

БОБРЫ (*CASTOR FIBER*) МОРДОВСКОГО ЗАПОВЕДНИКА: ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ ПОПУЛЯЦИИ, СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ЕЁ ДАЛЬНЕЙШИЕ ПЕРСПЕКТИВЫ

© 2015 Завьялов Н.А.¹, Артаев О.Н.², Потапов С.К.², Петросян В.Г.³

¹ Государственный природный заповедник «Рдейский»,
175270, Новгородская обл., г. Холм, Челпанова, 27, zavyalov_n@mail.ru

² Государственный природный заповедник «Мордовский»,
431230 Республика Мордовия, Темниковский р-н, пос. Пушта

³ Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
119071, Москва, Ленинский проспект, 33, petrosyan@sevin.ru

Поступила в редакцию 15.07.2014

Представлены результаты анализа многолетней динамики численности обыкновенного (речного) бобра (*Castor fiber*) и его поселений в бассейне р. Пушты и пойменных озёрах Мокши в юго-западной части Мордовского заповедника в 1940–2013 гг. Показано, что через 73 года после реинтродукции бобров количество их поселений и численность животных стабилизировались в диапазоне от 20 и 29 поселений и от 65 до 96 особей, соответственно. Проведенный комплексный анализ природных условий, климата, гидрологической сети, влияния хищников, болезней, пространственного размещения поселений, размеров занятых участков, количества плотин в поселениях, особенностей кормодобывания, запасов кормовых ресурсов, а также математическая обработка данных с помощью классических моделей популяционной динамики (Мальтуса, Бивертон-Холта и Рикера) и модели временных рядов позволяют утверждать, что динамика характеризуется климаксной стадией при флуктуации на низком уровне численности. Обсуждается гипотетическая – теоретическая качественная модель долговременной динамики численности бобровых популяций для разных скоростей восстановления кормовых ресурсов. В рамках этой модели показано, что динамика численности популяций на территории Березинского, Окского заповедников и национального парка Аллегейни характерна для высоких скоростей восстановления кормовых ресурсов (I тип динамики), а динамика численности для других популяций, обитающих на территории Лапландского, Ильменского, Печоро-Илычского и Мордовского заповедников – для низких скоростей восстановления кормовых ресурсов (II тип динамики). Утверждается, что дальнейшее развитие популяции в Мордовском заповеднике в основном будет зависеть от функциональных (скорости восстановления кормов в заброшенных местообитаниях, масштабов и скорости развития черноольшаников на заброшенных бобровых поселениях) и случайных (морозных зим, зимних паводков и летних засух) факторов, оказывающих влияние на динамику бобровой популяции в заповеднике.

Ключевые слова: реинтродукция, речной бобр, численность, поселения, математическая и гипотетическая модель, прогноз.

Введение

В настоящее время поголовье бобра (*Castor fiber* L.) в России стабильно увеличивается за счёт самостоятельного расселения животных на незанятые

водоёмы и уплотнения сформировавшихся популяций [Гревцев, 2011]. В 2011 г. в России насчитывалось 600–650 тыс. бобров [Борисов, 2011]. В истории

восстановления численности и ареала обыкновенного (речного) бобра на территории б. СССР и России особую роль сыграли три заповедника (Березинский, Воронежский, Кондо-Сосьвинский), созданные специально для сохранения бобровых популяций, а многие другие заповедники стали местом первых реинтродукций и источником для расселения бобров в своих регионах [Жарков, Соколов, 1967]. Восстановление численности бобров происходило одновременно с их изучением, поэтому экологические последствия восстановления бобра всё ещё остаются плохо изученными. В этой связи изучение бобровых популяций на территории заповедников имеет большое значение, поскольку известны места выпуска, количество, пол и возраст выпущенных животных; организованы их охрана и учёт, и проводится мониторинг состояния окружающей среды. Значительная часть современного ареала бобра [Жарков, Соколов, 1967], и большинство заповедников в Европейской части России находятся в регионах с высокой степенью антропогенной трансформации экосистем. Последнее обстоятельство затрудняет оценку эталонных качеств ООПТ, осложняет установление точки отсчёта, необходимой для анализа многолетних динамических процессов в экосистемах [Соколов и др., 1997]. Возвращение бобра приводит к восстановлению того режима нарушений, который, по-видимому, существовал на малых реках и в прибрежных местообитаниях с момента отступления ледников и примерно до I тысячелетия н.э., пока не началось заметное снижение численности бобров, завершившееся их почти полным исчезновением на большей части ареала к XVI–XVIII вв. [Дьяков, 1975; Лавров, 1981; Дёжкин и др., 1986]. Признавая, что на протяжении всего голоцена бобр был обязательным компонентом прибрежных и околородных экосистем, одновременно нельзя не признать, что

мы плохо себе представляем характерные особенности организации этих «бобровых экосистем», их структуру и динамику. Некоторые первые результаты анализа экологических последствий возвращения бобров в экосистемы уже известны [Restoring the European Beaver..., 2011], но эти результаты также показывают и сложность этой проблемы. Отсюда заповедники, на территориях которых были проведены первые реинтродукции бобров, где бобры обитали непрерывно в течение десятилетий и привнесли все возможные изменения в среду обитания, представляют особый интерес. И долговременная динамика численности, и последствия средообразующей деятельности бобров ранее уже были проанализированы для Лапландского [Катаев, 2011], Центрально-Лесного [Завьялов и др., 2011; Korablev et al., 2011; Кораблёв и др., 2012], Печоро-Илычского [Бобрецов и др., 2004], Приокско-Тerrasного [Zav'yalov et al., 2010; Речной бобр ..., 2012; Petrosyan et al., 2013], Воронежского [Николаев, 1997] заповедников. Мордовский заповедник также относится к числу старых заповедников и имеет свою историю расселения и многолетнего обитания бобров. Отсюда следует цель данного исследования: обобщить и проанализировать имеющиеся данные по долговременной динамике численности бобров Мордовского заповедника, факторах её определяющих и дать потенциальный прогноз на ближайшие годы.

Материалы и методы

Настоящая статья основана на материалах, собранных сотрудниками Мордовского заповедника за 75 лет его существования. Это: Н.И. Корчагин [2011], Н.И. Ивановская [Летопись природы..., 1939–1944], Л.В. Шапошников [Летопись природы..., 1939–1944], И.Д. Щербаков [1960], М.Н. Бородина [1956, 1966, 1967а,

1967б, 1971а, 1971б, 1974а, 1974б, 1974в], К.Е. Бугаев [2013], Н.И. Кузнецов [2013]. Использовались и собственные наблюдения авторов С.К. Потапова [Летопись природы..., 1939–1973] и Н.А. Завьялова (учёт 2013 г.).

Учёты бобров. До 1949 г. учёт бобров проводился путем подсчёта нор, при котором считалось, что каждая нора занята отдельной семьей. Это приводило к тому, что нередко семьи «учитывались» на расстоянии нескольких метров одна от другой, а полученные сведения делали имевшийся материал несравнимым по годам [Щербаков, 1960]. С 1949 г. и по настоящее время учёт бобров в Мордовском заповеднике проводится по методике Л.С. Лаврова [1952]. Осенний 2013 г. учёт бобров на р. Пуште также проведён по этой методике.

Методы анализа динамики численности. Для понимания особенности динамики численности бобра на территории Мордовского заповедника мы использовали два типа моделей.

Первый тип моделей включает набор классических моделей популяционной динамики, эффективность использования которых обсуждалась ранее при сравнительном анализе динамики численности бобра на территории модельных заповедников России и Белоруссии [Речной бобр..., 2012]. Необходимость использования этих моделей заключается в том, что они позволяют получать важные дополнительные параметры популяции с использованием данных динамики численности животных, которые имеют достаточно наглядную биологическую интерпретацию. К этим параметрам относятся – репродуктивный потенциал популяций, экологическая ёмкость среды обитания, величины годового воспроизводства и интенсивности миграционных потоков, которые оцениваются на основе модифицированных дискретных моделей Мальтуса, Бивертон-Холта и Рикера [Речной

бобр..., 2012]. Дискретная форма записи этих моделей представлена ниже:

модель Мальтуса:

$$X_{t+1} = r_0 X_t;$$

модифицированная модель Мальтуса:

$$X_{t+1} = r_1 X_t + m;$$

модель Бивертон-Холта:

$$X_{t+1} = r_2 X_t / (1 + c X_t);$$

модель Рикера:

$$X_{t+1} = r_3 X_t \text{EXP}(-b X_t);$$

где X_{t+1} , X_t – численность особей в моменты времени t и $t+1$; r_0 – параметр, характеризующий процесс годового воспроизводства, включающий миграционный поток; r_1 – параметр, характеризующий процесс годового воспроизводства; m – интенсивность условного годового иммиграционного потока; r_2 , r_3 – репродуктивный потенциал популяции (средняя плодовитость в расчёте на одну особь); c – интенсивность конкурентных взаимоотношений в популяции; b – пороговое значение развития популяции (порог, начиная с которого популяция начинает снижать численность).

Удобство использования моделей первого типа заключается в том, что они в явной или не явной форме включают в себя демографические параметры популяции, характеризующие процесс воспроизводства, смертности и миграции.

Второй класс моделей построен на основе методов анализа временных рядов. Анализ временного ряда динамики численности заключается в кратком описании характерных особенностей ряда численности бобров, то есть выявление тренда, циклического составляющего ряда и подбора математической модели, адекватно описывающей временной ряд. Этот тип моделей ранее был использован для количественного описания ряда важных видов охотничье-промысловых видов России на основе данных многолетнего мониторинга [Zav'yalov et al., 2010; Петросян и др., 2012а, 2012б].

Характеристика района исследований. Мордовский государственный

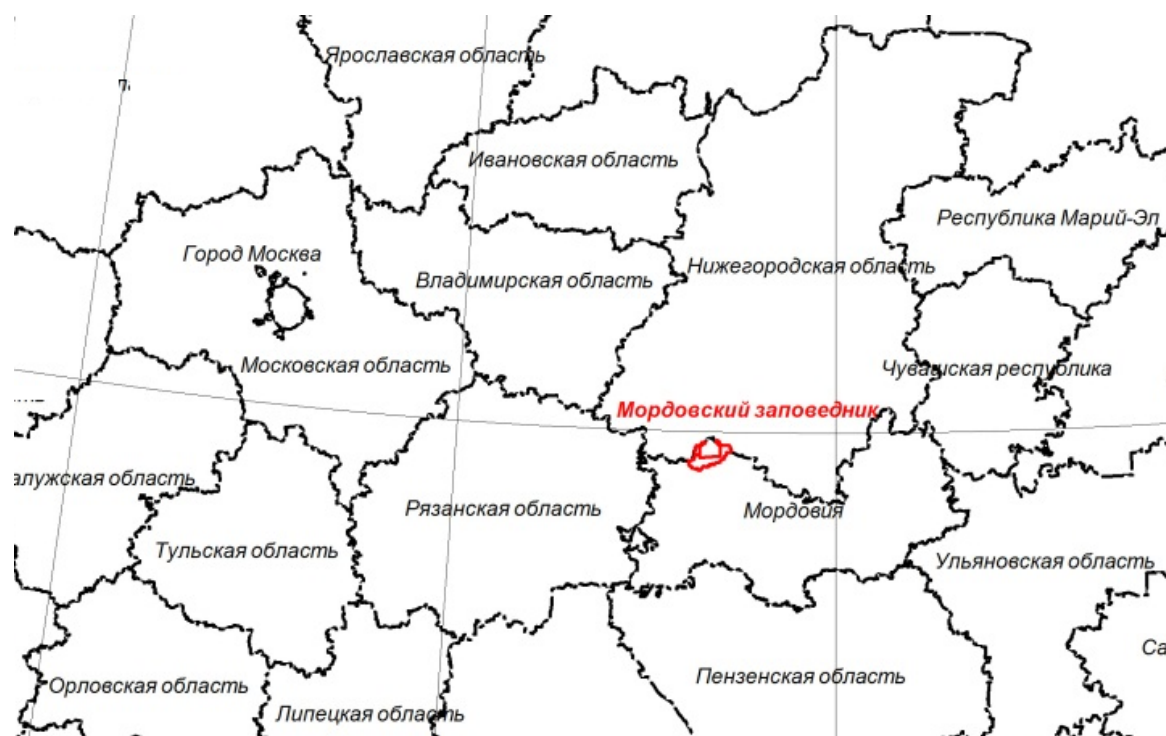


Рис. 1. Расположение Мордовского заповедника (географические координаты заповедника: $54^{\circ}41' - 54^{\circ}54'$ с. ш., $43^{\circ}14' - 43^{\circ}37'$ в. д.).

заповедник, организованный в 1936 г., расположен на востоке Окско-Клязьминской геоморфологической и ландшафтной провинции и занимает междуречье рек Мокши и Сатиса (рис. 1).

Природные условия заповедника характерны для Окско-Клязьминской низменности, представляющей собой слабоволнистую равнину. В рельефе заповедника выражены небольшие повышения между поймами рек и логами, воронки и замкнутые понижения карстового происхождения. Территория заповедника занимает четыре террасы правого берега р. Мокши [Ремезов и др., 1947]. Первая терраса – пойма р. Мокши шириной 4–6 км, заливается весенними паводками. Для неё характерно наличие большого количества озёр-стариц. Три древние надпойменные террасы сглажены под влиянием процессов оледенения и эрозии и представляют собой равнину с общим уклоном к долине р. Мокши. Вторая и третья надпойменные террасы отличаются сильно расчленённым рельефом в виде карстовых воронок и всхолмлений.

Климат умеренно-континентальный с холодной зимой и умеренно жарким летом. Средняя годовая температура воздуха составляет $+3.2^{\circ}\text{C}$. Абсолютная максимальная температура – $+37^{\circ}\text{C}$, абсолютная минимальная составляет -43°C . Продолжительность вегетационного периода – 134 дня, количество дней со снежным покровом – 150. Средняя высота снежного покрова 60 см. В год в среднем выпадает 530–600 мм осадков.

Гидрологическая сеть образована системой притоков р. Мокши. Это р. Сатис, на западной границе заповедника; р. Пушта – приток Сатиса, в нижнем течении проходящая через старичные озёра поймы Мокши; реки Вязь-Пушта, Большая Чёрная и Малая Чёрная, Саровка, Ворскляй, Арга и Нулуй. Все малые реки, за исключением Пушты и Большой Чёрной пересыхают, или имеют прерывистое течение летом. Река Мокша лишь на протяжении 3 км течёт по западной границе заповедника. Ширина реки здесь составляет около 50 м. Её правый приток р. Сатис протекает по западной и северной границе заповедника, служа ей на протяжении

31 км. Ширина русла – от 8 м в верхнем течении до 13 м в нижнем. В заповеднике берут начало притоки Сатиса: Саровка (22 км), Глинка (9 км), Чёрная (10 км), Пушта с её притоком Вязь-Пуштой (35 км). Большая часть водосборных бассейнов этих рек располагается на территории заповедника.

Общая площадь девяти наиболее крупных озёр заповедника составляет 68,7 га. Все озёра Мордовского заповедника по происхождению – старицы р. Мокша. Озёра Сумежное, Пичерки, Каретное, Боковое, Таратинское, Кочеулово представляют современное расширение русла р. Пушты.

Растительность. Более 90% площади заповедника занято лесами. 56% лесопокрытой площади приходится на сосняки. Распространены также смешанные леса: сосново-липовые, сосново-дубовые. Сложные еловые леса приурочены к долинам рек. Значительные площади заняты березняками, есть липовые и дубовые насаждения, осинники, черноольшаники. Разнообразны заливные луга поймы. Во флоре отмечено свыше 1000 видов сосудистых растений [Елистратова, 2011а, 2011б].

Фауна позвоночных животных. В фауне сочетаются представители широколиственных лесов и степи: млекопитающих – 63 вида [Потапов и др., 2012], птиц – 219 видов [Гришуткин, Спиридонов, 2012], земноводных – 10 видов [Ручин, 2012а], рептилий – 7 видов [Ручин, 2012б]. В водоёмах заповедника отмечено 33 вида рыб [Артаев, Ручин, 2012].

Результаты

История формирования бобровой популяции

Реакклиматизация бобров на территории Мордовского заповедника началась с 1936 г. Выпуску бобров предшествовало детальное обследование водоёмов заповедника экспедицией С.С. Турова на предмет

их пригодности для проживания бобра [Туров, 2011]. Сотрудниками экспедиции была обследована р. Пушта и пойменные озёра р. Мокши. Лучшим местом для выпуска бобров признано оз. Пичерки, а менее подходящим – оз. Инорское [Туров, 2011]. Предполагалось, что водоёмы Мордовского заповедника в перспективе могут обеспечить существование до 160 бобровых семей общей численностью не менее 1120 бобров. В том числе в бассейне р. Пушты прогнозировалось существование до 44 поселений [Корчагин, 2011].

Всего в водоёмы заповедника было выпущено 34 бобра из Воронежского заповедника четырьмя партиями в период с 1936 по 1940 г.

Долговременная динамика численности, количество отловленных в заповеднике бобров, и климатические аномалии за 1940–2010 гг. показаны на рис. 2.

Из визуального качественного анализа рис. 2 следует, что с 1940 по 1949 г. численность бобров в заповеднике довольно быстро нарастала. К 1949 г. был достигнут первый пик численности: 40 поселений и 176 особей. После 1950 г. началось заметное снижение численности усиленное первыми отловами. В результате к 1952 г. численность бобров сократилась до 92 особей в 22 поселениях.

В 1957–1961 гг. численность почти не менялась: 41–43 поселения и 144–155 особей, несмотря на вылов 40 особей в 1958 г. С 1961 г. вновь начался период быстрого нарастания численности, завершившийся достижением второго пика в 203 особи и 37 поселений в 1964 г. С 1962 по 1971 г. отмечены флуктуации численности (по количеству особей) на высоком уровне. Максимальное количество поселений – 62 – отмечено в 1971 г. Высокая численность бобров быстро завершилась вторым спадом и в 1972–1973 гг. численность составила всего 66–72 особи, 18–20 поселений.

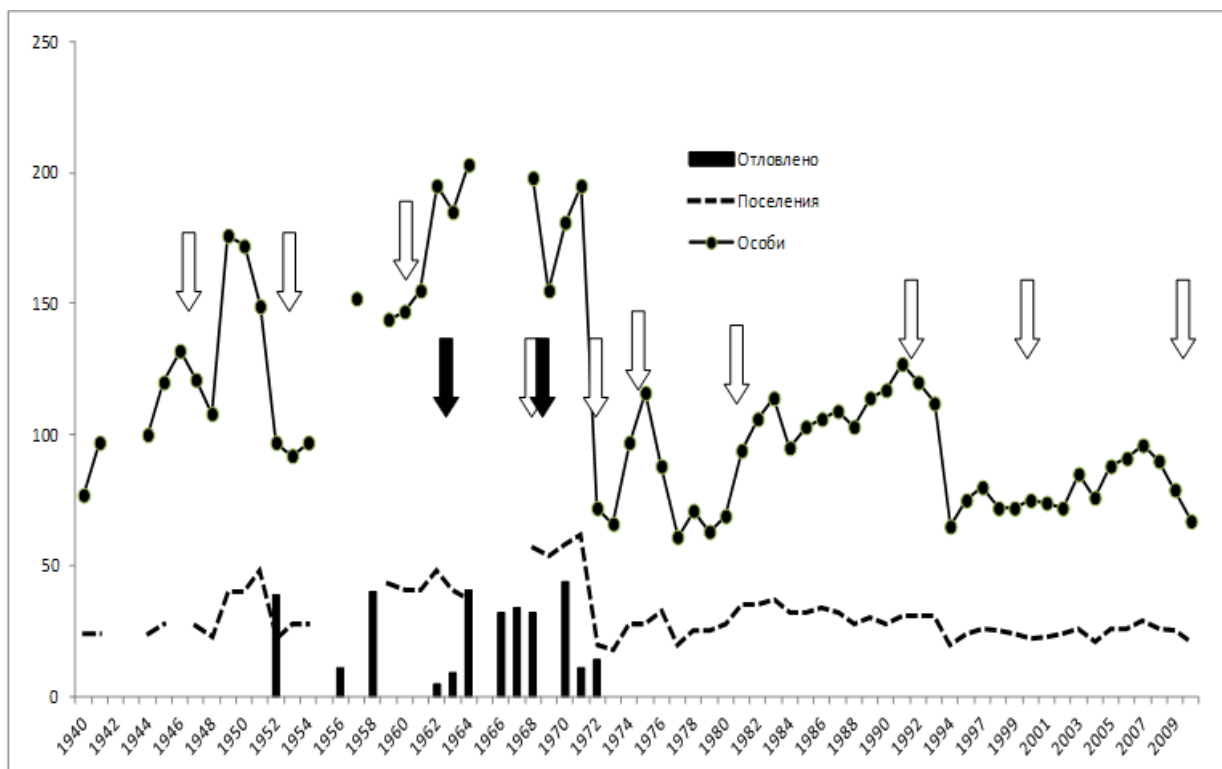


Рис. 2. Динамика численности (в поселениях и особях), количество отловленных бобров и климатические аномалии в Мордовском заповеднике в 1940–2010 гг. Светлые стрелки показывают годы с засухами, чёрные – особо морозные зимы.

Краткий период очередного роста численности завершился в 1975 г. (116 особей, 28 поселений), после чего последовал спад. В 1977–1980 гг. численность вновь была низкой – 61–71 особь, 20–28 поселений. Затем численность увеличилась, в 1981–1993 гг., она была относительно стабильной – 28–37 поселений, 94–127 особей.

В 1994 г. произошло заметное снижение количества и поселений (до 20) и особей (до 60). С 1995 по 2010 г. численность была относительно стабильной на низком уровне – 20–29 поселений, 65–96 особей.

Необходимо отметить, что с середины 1970-х гг. и до настоящего времени количество поселений варьировало достаточно слабо, а все изменения численности происходили за счёт увеличения и сокращения среднего числа бобров в поселениях. Среднее число бобров в одном поселении больше 4 и, соответственно, увеличение

доли крупных поселений отмечено в 1949–1951 гг., 1962–1964 гг., 1971 г. и в 1990–1991 гг.

Отлов бобров из Мордовского заповедника для их расселения по другим территориям проводился с 1952 по 1972 г. (рис. 2). Первый вылов был проведён в 1952 г. – отловлено 39 бобров или 40% от общей численности. В 1956 и 1958 гг. отлавливались партии в 49 и 40 особей, но при этом общая численность бобров была неизвестна. Интенсивность отлова бобров в некоторые годы была очень высокой. Так в 1964 г. отловлены 41 бобр или 20% от общего поголовья, в 1968 – 32 бобра или 16%, в 1970 – 44 или 24%, 1972 – 14 или 20%. Для сравнения средний прирост численности за 1959–1964 гг. составлял на заповедной территории 7.9%, а вне заповедника – 9% [Бородина, 1966]. Таким образом, интенсивность отлова не менее чем вдвое превышала естественный прирост численности.

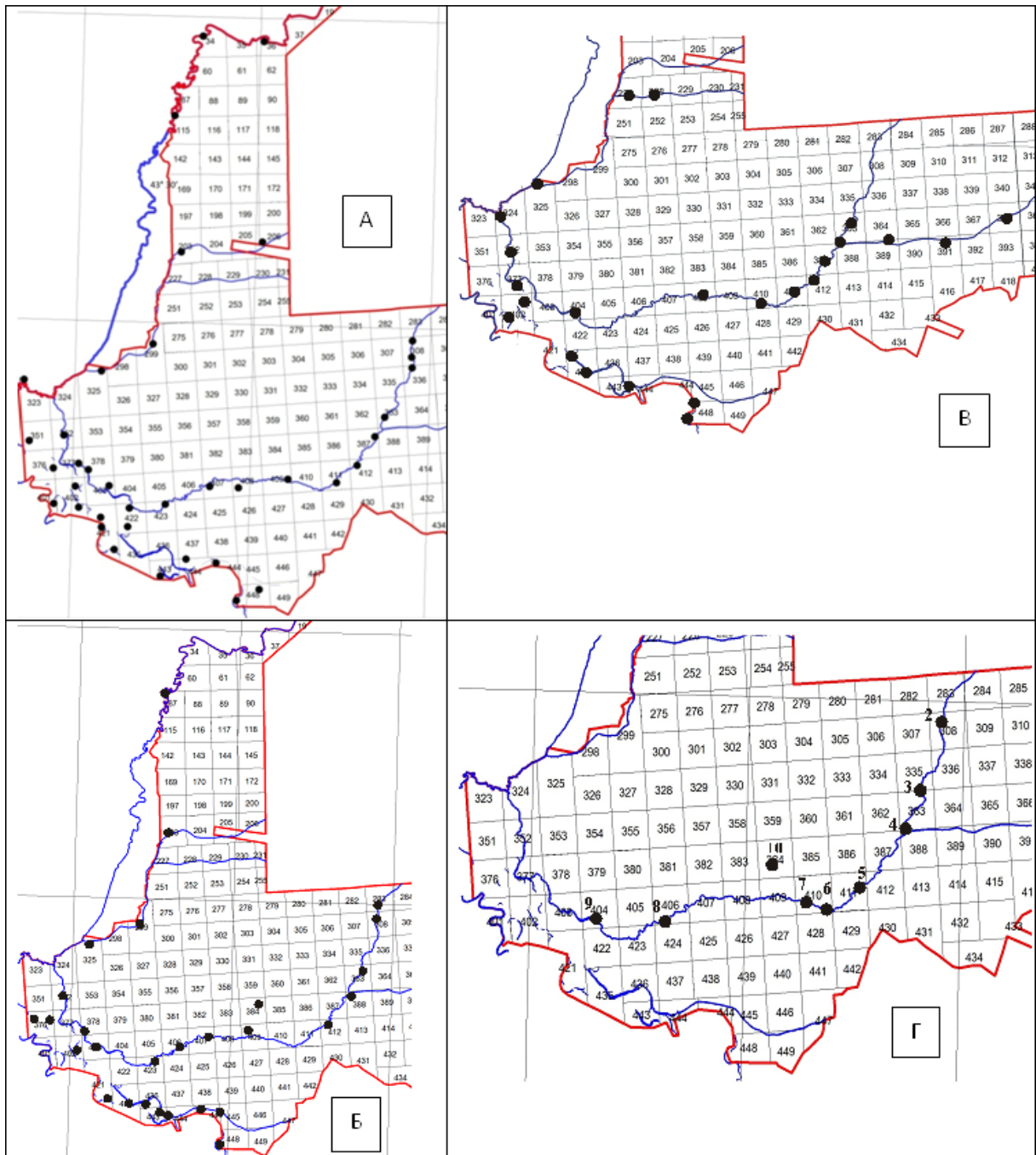


Рис. 3. Размещение бобровых поселений в Мордовском заповеднике. А – в 1957 г. [Щербаков, 1960], Б – в 1980, В – в 2010, Г – в бассейне р. Пушта в 2013 г. (номера поселений согласно табл. 2).

Размещение (локализация) поселений. Анализ пространственного распределения поселений показал, что большая часть бобрового населения Мордовского заповедника в течение многих лет была сконцентрирована в основном на двух участках – пойменных озёрах Мокши в юго-западной части заповедника и в бассейне р. Пушты. И в обоих этих участках наблюдается как

забрасывание старых поселений, так и образование новых. По данным пространственного размещения поселений, в бассейне Пушты в 2010 и 2013 гг. этот процесс идёт относительно быстро, поселения постепенно «перемещаются» вдоль речного русла, и в конечном итоге бобры осваивают все минимально пригодные для них местообитания (рис. 3).

Климатические аномалии. Засухи на территории заповедника отмечены в 1946, 1952, 1960, 1968, 1972, 1975, 1981, 1992, 2001 и 2010 гг. Однако информация об их влиянии на бобровое население есть только по трём наиболее сильным засухам.

Засуха 1952 г. привела к пересыханию водоёмов и миграциям бобровых семей [Щербаков, 1960].

Засуха 1972 г. привела к резкому ухудшению гидрологических условий на всех водоёмах. Реки Большая и Малая Чёрная уже к середине лета имели прерывистое течение, а к концу августа полностью пересохла. Река Сатис сильно обмелела, и входы в убежища бобров оказались на суше. Отмечены миграции бобров за пределы заповедника в русло р. Мокши. В дальнейшем в течение четырёх лет бобр на р. Сатис не отмечался.

Притоки р. Пушты полностью пересохла к середине лета. В самой Пуште к концу июля обсохли бобровые пруды в среднем течении, а в первой декаде августа обсохли и самые глубокие ямы русла в нижнем течении. Вода сохранилась только в сильно обмелевших Пуштинских озёрах. Отмечены перемещения бобров из обсохшего русла реки в озёра.

Обсохшие хатки и норы бобров стали доступны хищникам, в особенности медведям. Семь поселений пострадали от медведей; в пяти поселениях бобры были уничтожены полностью, а в двух – частично. По мнению М.Н. Бородиной [Летопись природы..., 1972], общее число съеденных медведями бобров в заповеднике достигало 20–25 особей.

Засуха 2010 г. была одной из наиболее сильных. Среднее месячное количество осадков в июне и июле составило 5 и 4 мм при норме 57 и 74 соответственно. Среднемесячные температуры воздуха были выше нормы на протяжении всего тёплого сезона [Антонюк и др., 2010]. Засуха

сопровождалась обширными пожарами на территории заповедника. Отмечено обмеление и высыхание водоёмов. В р. Вязь-Пушта вода сохранилась только на самых нижних 2 км течения, в р. Пуште обсохли верхние 3 км. Отмечены значительные перемещения бобров вниз по течению Пушты, вслед за водой. Одно поселение, расположенное в верховьях Вязь-Пушты, наоборот, переместилось вверх, к роднику. Однако после засухи не было найдено ни одного погибшего животного и снижения численности бобров в верховьях р. Пушты к концу года не произошло [Бугаев, 2013]. Полевые работы 2013 г. показали, что бобровые местообитания по р. Пуште оказались затронутыми пожарами 2010 г. в минимальной степени. Бобровые плотины способствовали накоплению воды и сохранению влаги в почве, поэтому прибрежные черноольшаники в большинстве своём от пожаров не пострадали.

Аномально холодные зимы оказывали заметное влияние на бобровое население. Так, зимой 1962/1963 отмечено промерзание пойменных водоёмов и гибель бобровой семьи замурованной в хатке в пойменном болоте [Бородина, 1966]. Но наиболее суровой была зима 1968/1969 г. Сильные морозы привели к образованию льда толщиной 80–94 см на луговых озёрах Мокши и 60–76 см – на лесных. Прибрежная полоса воды промёрзла на 27 и 3.5–6.5 м, соответственно. Промерзание водоёмов лишило бобров доступа к воде и запасам корма. В течение двух месяцев бобры существовали в условиях низких температур, и много времени проводили на поверхности, заготавливая корма. После этой суровой зимы численность бобров на озёрах заповедника сократилась на 30.5%, на малых реках и ручьях – на 26% [Бородина, 1974а].

Весенние наводки, превышающие среднемноголетние по высоте или продолжительности были важны только для бобров в пойме Мокши. Весной

1963 г. отмечен быстрый подъём уровня воды в р. Мокше – на 3 м за 3 дня. Затопленными оказались привычные места спасения бобров в половодье и отмечена гибель отдельных животных [Бородина, 1966].

Зимние паводки. В 1960 г. был декабрьский паводок на р. Мокше. Быстрый подъём воды на 180 см привёл к затоплению жилищ и запасов корма, вынужденным перекочевкам бобров, численность обитающих на русле Мокши бобров сократилась примерно на одну треть [Бородина, 1966].

Болезни. Эпизоотия туляремии, зарегистрированная в Мордовии 1963 г. не отразилась на состоянии бобров [Бородина, 1966], других массовых заболеваний не зарегистрировано.

Хищники. Отмечены случаи гибели бобров от хищничества волка (*Canis lupus*), рыси (*Lynx lynx*), медведя (*Ursus arctos*), но случаи нападений редки, а ущерб, причиняемый бобровому поголовью, ничтожен [Бородина и др., 1970]. Исключение составляет 1972 г., когда зарегистрирована массовая гибель бобров от медведей на р. Пуште. Но имеющиеся материалы не позволяют сделать однозначный вывод о том, что именно медведи были первопричиной гибели бобров. Возможно, что медведи просто добирали бобров погибших от пересыхания водоёмов и перегрева. Следует отметить, что за последние двадцать лет случаев гибели бобра от хищников в заповеднике не зафиксировано.

В настоящее время волки лишь изредка заходят на территорию заповедника. Средняя многолетняя численность медведя 9–12 особей, максимальная – 21 особь в 1972 г. Рысь редка, максимальная численность – 10 зверей в 1953–1954 гг., в настоящее время обитают 2–3 особи. [Потапов и др., 2012].

Браконьерство вне заповедника уже в 1957 г. приняло широкие размеры [Бородина, 1966]. Скрыто протекающее систематическое браконьерство на пойменных озёрах Мокши за пределами

заповедника в 1959–1965 гг. оказывало на движение численности бобров много большее воздействие, чем изменения гидрологических условий [Бородина, 1966]. Основным фактором снижения численности бобров в 1994 г. было браконьерство, наиболее сильное на пойменных озёрах заповедника. Были полностью обловлены поселения на озёрах Корлушки, Инорки, Тучерки, Тарманки.

Биотехния. Перед выпуском бобров в 1936 г. были подготовлены искусственные норы. После выпуска, зимой 1936–1937 г. проводилась подкормка бобров свежими ветками осины, ивы, берёзы и кормовой свёклой, которую бобры охотно ели. В 1937 г. около бобровых нор была посажена кормовая свёкла на площади 150 м², но свёкла взошла плохо и бобры её игнорировали [Кузнецов, 2013].

В конце 1950-х гг. были вырублены 3 га леса в кв. 408 в пойме р. Пушты для замены ольховых насаждений на ивовые и улучшения кормовой базы бобров, но ольха быстро восстановилась за счёт пнёвой поросли [Терёшкин, 1998]. Подкормка бобров ветвями проводилась в особо суровую зиму 1963 г. [Бородина, 1974а].

Конкуренция со стороны дендрофагов-копытных могла быть значимым фактором только в середине 1950-х – начале 1960-х гг., когда численность и плотность населения копытных достигали максимальных значений. Так, пятнистый олень (*Cervus nippon*) был завезён в заповедник в 1938 г. и достиг максимума численности, 380 особей, в 1968 г. Но с 1978 г. его численность начала быстро снижаться и в последнее десятилетие составляет всего 10–12 особей. благородный олень (*Cervus elaphus*) обитал в заповеднике около 40 лет, максимальная численность – 140 особей в 1953 г., после чего начался спад численности, и в настоящее время оленей в заповеднике нет. В период организации заповедника лось (*Alces alces*) насчитывалось не более 10–15

особей. Максимальный показатель – 352 особи – отмечен в 1952 г. В последующие 20 лет численность колебалась в пределах 200–250 особей, затем постепенно снижалась. В последнее десятилетие она варьировала от 141 в 1999 г. до 32 в 2009 г. [Потапов и др., 2012].

Состояние кормовой базы и изменения местообитаний. Проведенное перед выпуском бобров обследование показало благоприятное состояние кормовой базы на берегах озёр в бассейне р. Пушты. Так, по десятибалльной шкале доля осины в прибрежных лесонасаждениях оценивалась в 3–7 баллов, дуба – 2, берёзы – 1, липы – 1, ивы серой – 1–3, ивы козьей – 1, рябины – 1, ольхи чёрной – 5–7 баллов [Кузнецов, 2013].

Впервые сильное истощение кормовой базы бобров в Мордовском заповеднике отмечено в 1957 г. Уже в то время не было дальнейших перспектив роста численности бобров в заповеднике [Щербаков, 1960]. Переселения бобров из местообитаний с истощёнными кормами наблюдались в начале 1960-х, в это же время на р. Пуште отмечено образование крупных бобровых семей и перенаселённость [Бородина, 1966]. В дальнейшем, факторами, ограничивающими рост численности бобров на заповедной территории, стали прогрессирующее истощение запасов древесно-кустарниковых кормов и отсутствие свободных участков для расселения [Бородина и др., 1970]. Многолетнее обитание бобров привело к полному истреблению прибрежных зарослей ив на пойменных озёрах заповедника, выборочному изъятию берёзы из прибрежных древостоев на малых реках и развитию ольшаников [Бородина, 1974а]. Быстрому изъятию осины из прибрежных древостоев на озёрах Мокши способствовали и пятнистые олени, концентрирующиеся в пойме и активно объедавшие кору сваленных бобрами осин.

Анализ современного состояния популяции и динамики численности

Современное состояние популяции в бассейне р. Пушты представлено в табл. 1. Плотность населения бобров на 2013 г. составила 0.46 поселений на 1 км водотока, расстояние до ближайшего соседа 3.03 ± 1.64 км ($\pm SD$) ($n=10$).

В бассейне Пушты бобры чаще обитают в хатках, выстроенных на основе черноольховых коблов. Хатки среднего размера (высотой до 1.5 м), крупных жилищ не зарегистрировано. На 21.7 км водотоков обнаружены 66 плотин, в среднем 3 плотины/км водотока. Средняя длина плотин 39.9 ± 41.3 ($\pm SD$) м, ($n=34$), наименьшая – 2 м, наибольшая – 170 м. Особенностью плотин бассейна Пушты является малое количество уложенной в них древесины. В большинстве случаев плотины представляют собой извилистый вал из грунта, вытолкнутого со дна пруда. Поскольку большая часть водотоков протекает через черноольшаники, то бобровые пруды, по-видимому, быстро заполняются опавшей листвой и в них осаждаются много взвеси, а плотины зарастают травянистой и древесной растительностью. Площади образовавшихся прудов также невелики.

Анализ динамики численности бобров Мордовского заповедника. Оценка интенсивности r_0 годового воспроизводства на основе дискретной модели Мальтуса показала, что она равна 0.98, то есть для изучаемого периода анализа 1940–2010 гг. этот мальтузианский параметр (r_0) указывает, что естественное воспроизводство новорождённых особей не превышает уменьшение численности по другим причинам (смертности, эмиграции и др.). В случае сохранения характеристик воспроизводства, а именно приоритета убыли численности популяций над его пополнением, модель Мальтуса предсказывает дальнейшее уменьшение численности животных. Однако увеличение рождаемости (пополнения) на 0.02% приведёт к увеличению

Таблица 1. Характеристика «мощности» бобровых поселений в 2013 г.

№	Мощность	Общая характеристика
1	среднее	Взрослые и годовики. Жилище – норы и хатка высотой менее 1 м. Запас корма – пучки берёзовых и черноольховых веток. Плотина длиной 62 м высотой 80 см, старая, заросшая молодняком чёрной ольхи и вся отремонтирована бобрами.
2	слабое	Одиночка. Погрызы редкие и немногочисленные. Комплекс старых бобровых нор на правом берегу реки.
3	среднее	Взрослые и сеголетки. Новая хатка высотой 1.1 м. Бобр слышно в хатке, перед хаткой притоплен запас корма 3×4 м, ива.
4	среднее	Взрослые и сеголетки. Жилая хатка на основе черноольхового кобла. Запасы корма в 2 местах: 1×2 м и 1×1 м. В запасе ива, черёмуха, липа. Ниже хатки – подремонтированная старая плотина длиной 10 м.
5	слабое	Свежий кормовой столик, запас корма – пучок ивовых веток. Старая плотина длиной 15 м, бобрами не ремонтирована. Погрызы немногочисленны.
6	слабое	Хатка высотой 0.7 м, плохо отремонтирована. Погрызы редкие, разбросанные, запаса корма нет.
7	среднее	Взрослые, сеголетки и годовики. Жилище – черноольховый кобел высотой до 1 м. Запас корма 2×3 м, берёза.
8	среднее	Взрослые и сеголетки. Жилище – черноольховый кобел высотой до 1 м. Запас корма 2×4 м (чёрная ольха, черёмуха, ива). Вокруг хатки активно расчищали подходы и каналы. Зимуют в этом месте впервые.
9	среднее	Используют два жилища. Первая хатка высотой до 1 м, вход в неё над водой. Вторая хатка, расположена чуть в стороне от берега озера. Она выстроена на основе черноольхового кобла, высота хатки 1.3 м. Вокруг неё расчищены каналы, а в озере напротив этой хатки притоплен запас корма 2×5 м (ива).
10	не установлена	Большая, сложная, извилистая плотина общей длиной 170 м. Отремонтирована на всём протяжении. Топкое болото, обследование возможно только после ледостава.

численности, что вероятно позволит удержать численность на стабильном уровне.

Применение модифицированной модели Мальтуса позволяет оценить долю миграционного потока m . В соответствии с оценкой коэффициент, характеризующий процесс годового воспроизводства с учётом миграционного потока составляет 0.85, что отражает тенденцию снижения численности популяций. Миграционный поток (17 особей) в среднем составляет 15% от среднего значения численности 114.8 особи. Равновесная численность, которая определяется по формуле $K=m/(1-r_1)$

равна 114.5. Эти оценки позволяют утверждать, что увеличение рождаемости на 15% с учётом миграционного потока, позволит достигать равновесной численности популяций 115 особей в среднесрочной перспективе.

Для описания характера динамики численности модель Бивертон-Холта также определяет равновесную численность 127 особей, которая незначительно отличается от оценки, полученной с помощью модифицированной модели Мальтуса. В этой модели равновесная численность определяется как $K=(r_2-1)/c$. В связи с тем, что стационарная численность

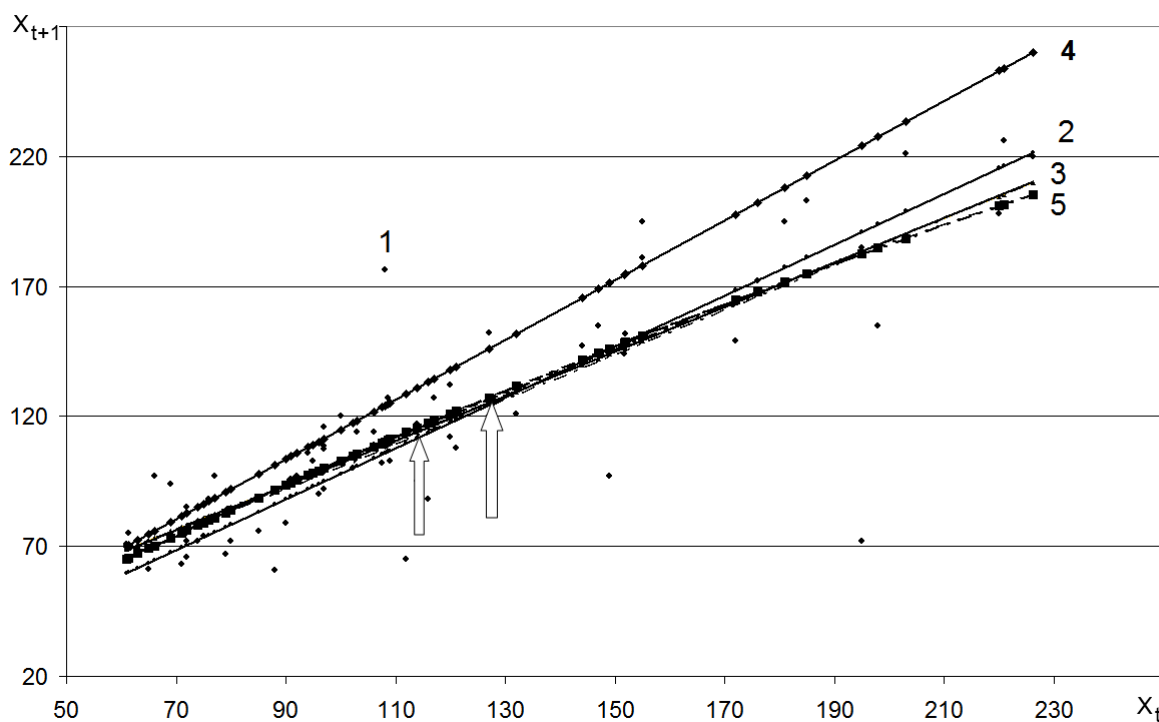


Рис. 4. Модельные и фактические значения численности бобра на территории Мордовского заповедника (1 – фактические данные; 2, 3, 4, 5 – модельные значения: 2 – Мальтуса, 3 – модифицированного Мальтуса; 4 – Бивертон-Холта; 5 – Рикера; стрелками указаны области равновесных значений).

127 больше численности в последний (2010) год в 67 особей, то можно ожидать естественное увеличение численности. По этой модели максимально возможная численность для заповедника составляет 975 особей.

Оценки максимально возможной численности (M) и равновесной численности популяции (K) на основе модели Рикера равны 420 и 128 особей соответственно. Эти значения в работе определялись с помощью формул $M=r_3/(b \cdot \text{Exp}(1))$ и $K=\text{Ln}(r_3)/b$. В этой модели, в которой более адекватно учитывается интенсивность конкуренции, равновесная максимальная численность более близка к фактическим данным. По фактическим данным максимальная численность и среднее значение популяции равны 226 и 115 особей соответственно.

Итак, модифицированная модель Мальтуса, Бивертон-Холта и Рикера описывают схожие сценарии динамики численности с точки зрения достижения равновесных значений (см. рис. 4). Из

этих оценок следует, что равновесная численность для этих моделей лежит в диапазоне 115–128 особей. Поскольку фактическое значение численности в последние годы наблюдения ниже стационарных значений, то можно ожидать дальнейшее увеличение численности.

Для выявления основных закономерностей динамики численности бобров Мордовского заповедника мы также использовали методы временного анализа. В этом анализе особое внимание уделено выделению закономерных составляющих временного ряда, зависящих от времени: тренда, циклической составляющей, и построению математической модели для описания случайной составляющей. При анализе временных рядов отсутствующие данные о численности бобров восстанавливали с помощью алгоритма сглаживания, включающего от 3 до 15 точек наблюдений.

Один из важных вопросов, которые возникают при анализе данных

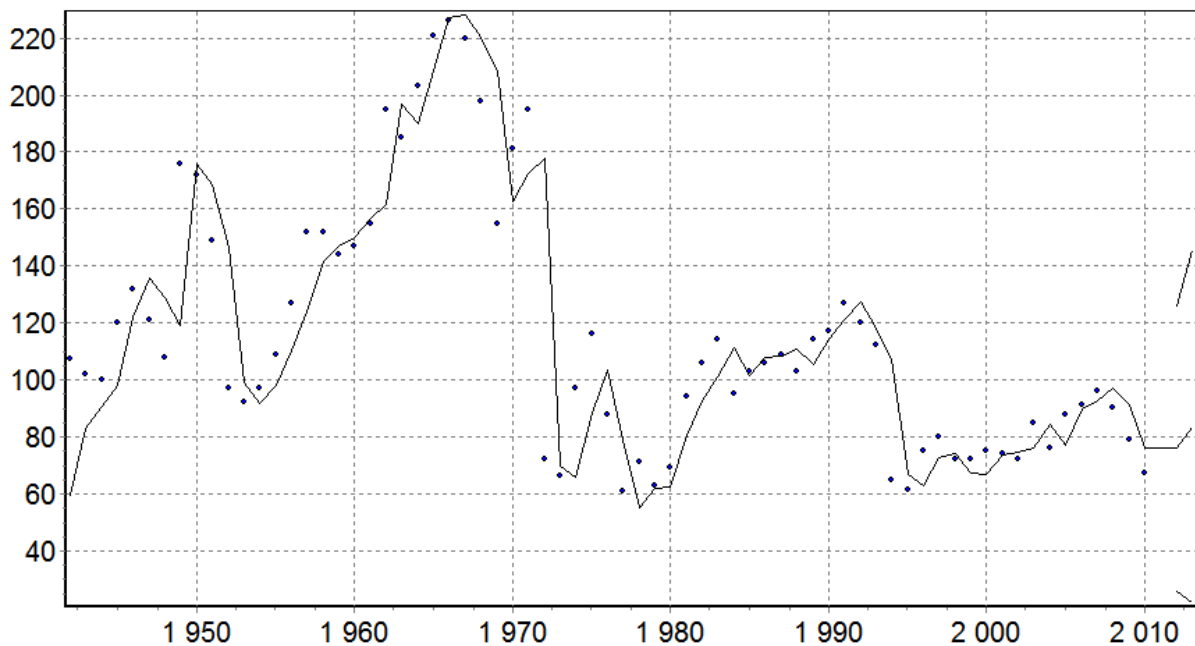


Рис. 5. Динамика численности бобров в заповеднике (по оси X – годы мониторинга, по оси Y – количество бобров (шт.); * – фактические данные и отсутствующие значения, которые определялись с помощью специального алгоритма сглаживания; линия – комплексная модель авторегрессии – скользящего среднего: ARMA(2,13,3); пунктирные линии – 95% доверительная трубка).

временных рядов: является ли последовательность числовых данных временного ряда случайной? О неслучайном характере временной динамики данных свидетельствуют результаты анализа автокорреляционных функций. Оценки показали, что существует значимая зависимость между количеством численности бобров в соседние моменты времени длительностью до 5 лет. Например, коэффициенты автокорреляции для лагов 1–4 равны 0.84, 0.67, 0.61, 0.56 ($P < 0.05$), которые значимо отличаются от нуля. Статистическая незначимость коэффициентов автокорреляции порядков выше 4 (т.е. с 5 до 24) позволяет говорить о возможности использования авторегрессионной модели 4-го порядка для количественного описания динамики численности.

Для выявления возможной периодичности в характере изменения данных во времени был проведён спектральный анализ с помощью Фурье преобразования временного ряда. Поведение периодограммы с максимальным значением ординаты на

частоте 0.042 и затем резким снижением значений ординат на последующих частотах позволяет утверждать, что во временной динамике численности бобра в заповеднике присутствует циклическая составляющая. Эти оценки указывают, что период колебания составляет $1/0.042=24$ лет.

С целью выбора адекватной модели, описывающей динамику численности бобров в заповеднике, анализировались пять классов моделей с различными параметрами. После анализа этих моделей с использованием метода наименьших квадратов была выбрана комплексная модель авторегрессии (AR) и скользящего-среднего (MA). Графики комплексной модели авторегрессии – скользящего среднего (ARMA) представлены на рис. 5.

Анализ остатков на основе коэффициентов автокорреляции показывает, что ошибки, то есть разность фактических и модельных данных, можно рассматривать как гауссовский белый шум. На рисунке 6 представлены коэффициенты автокорреляции остатков для временного ряда.

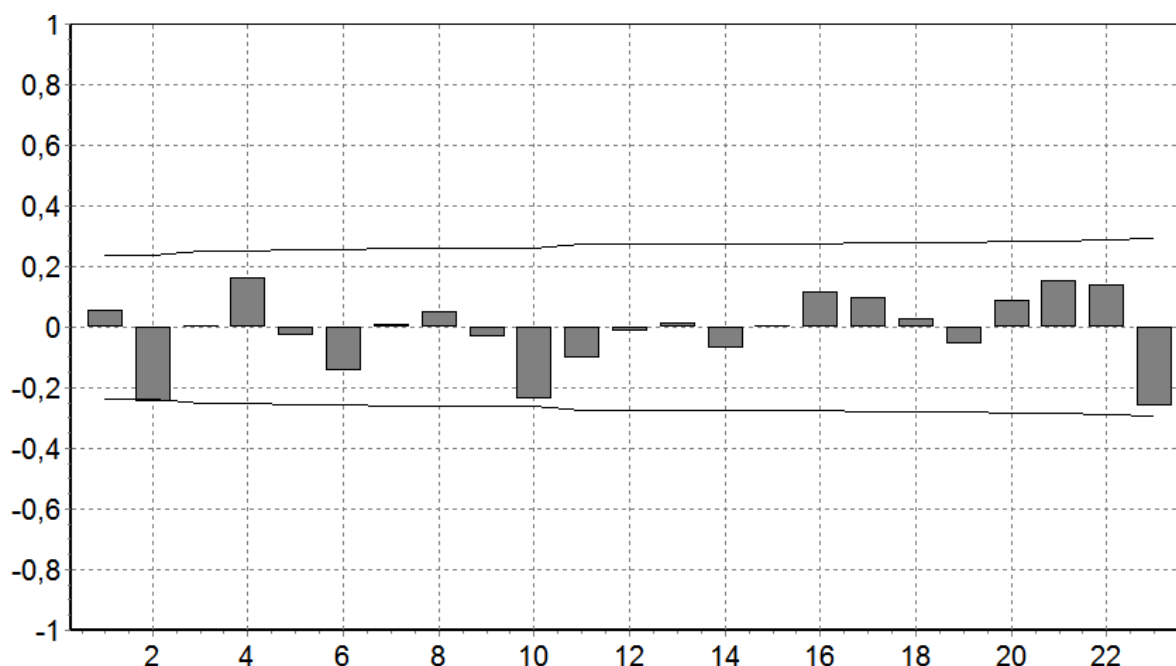


Рис. 6. Остатки автокорреляционных функций временных рядов (по оси X – порядок автокорреляции, по оси Y – значения коэффициентов автокорреляции остатков количества бобров в заповеднике).

Видно, что все коэффициенты автокорреляции остатков остаются в доверительной трубке, то есть случайная составляющая является белым шумом. Коэффициенты автокорреляции остатков для выбранной модели достоверно не отличаются от нуля, что подтверждает пригодность данной модели для описания, исследуемого временного ряда.

Таким образом, проведённый нами сравнительный анализ динамики численности бобров с помощью классических моделей показывает, что при благоприятных условиях возможно некоторое увеличение численности бобров в Мордовском заповеднике. Относительно невысокие показатели годового воспроизводства (по модели Мальтуса) подчёркивают уменьшение численности в последние годы наблюдения. Однако увеличение рождаемости (пополнения) на 0.02% приведёт к увеличению численности, что, вероятно, позволит удержать численность на стабильном уровне. Оценки демографических параметров популяции бобра, определённых на основе модифицированной дискретной

модели Мальтуса, Бивертон-Холта и Рикера, позволяют утверждать, что равновесная численность для этих моделей лежит в диапазоне 115–128 особей. В целом комплексная модель авторегрессии – скользящего среднего: ARMA(2,13,3) также указывает, что наблюдается постепенное увеличение численности в последующие годы (см. рис. 5).

Хотя спектральный анализ с помощью Фурье преобразования временного ряда показал, что выявляется цикличность в динамике численности животных, тем не менее, визуально это можно обнаружить только для периодов 1954–1978, 1978–2002 гг. В целом проявление нечёткой цикличности изменения численности животных в исследуемый период (1940–2013 гг.), по-видимому, связано с тем, что на территории заповедника в период 1956–1972 гг. отлавливали животных для расселения. Это оказало существенное влияние на естественный ход развития популяции. Кроме этого, на анализ динамики также влияет модельное восстановление отсутствующих данных по мониторингу численности бобров.

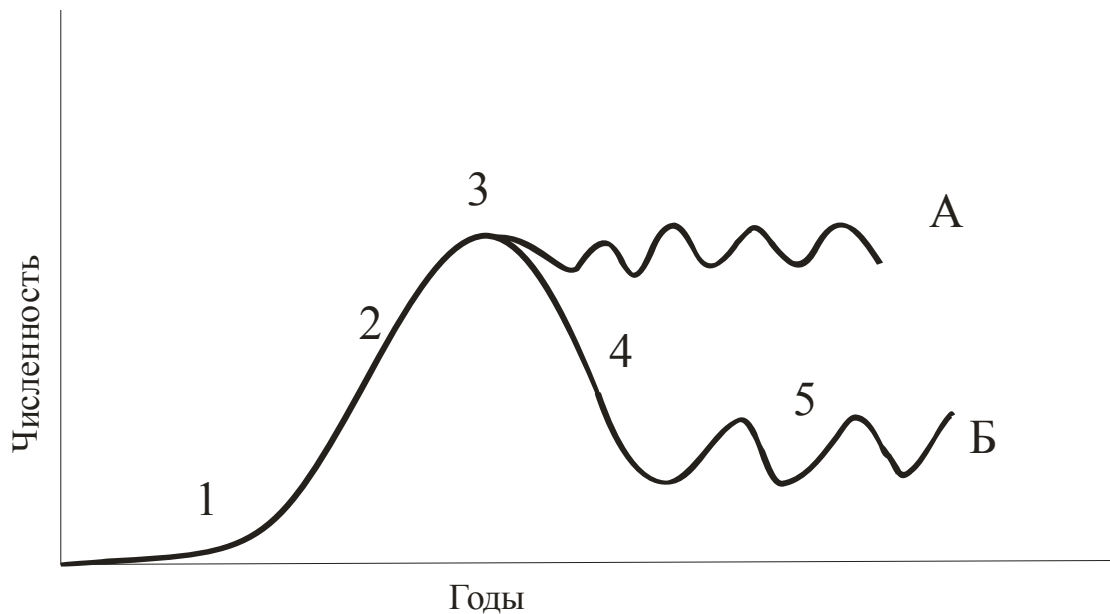


Рис. 7. Гипотетическая модель долговременной динамики численности бобровой популяции. 1–5 – стадии развития популяции. А – вариант с высокой скоростью восстановления кормов – флуктуации на высоком уровне численности («климаксная» на высоком уровне). Б – вариант с низкой скоростью восстановления кормов – флуктуации на низком уровне численности («климаксная» на низком уровне).

Анализ динамики количества поселений также показал, что все модели демонстрируют достаточно близкие стационарные значения количества поселений (31.24 – модифицированная модель Мальтуса; 33.2 – Бивертон-Холта; 33.72 – Рикера). Незначительное различие этих показателей от среднего количества поселений 31.22 для периода 1940–2010 гг. указывает на то, что количество поселений будет варьировать в интервале 31–34 поселения с выходом из этого интервала с периодичностью 12 лет и 24 года при условии естественного процесса динамики численности. Наличие цикличности динамики поселений было установлено на основе Фурье преобразований. Этот анализ показал, что периодограммы с максимальным значением ординаты наблюдаются при частотах 0.042 и 0.085, поэтому во временной динамике поселений бобра в заповеднике присутствуют циклические составляющие. Периоды колебания составляют $1/0.042=24$ года и $1/0.085=12$ лет.

Обсуждение

Обобщение накопленных данных по долговременному мониторингу бобровых популяций позволяет выдвинуть гипотетическую качественную модель динамики численности бобров при различных сценариях скорости восстановления кормовых ресурсов. Многочисленные литературные и собственные данные [Теплов, 1960; Жарков, 1968; Дёжкин и др., 1986; Катаев, Брагин, 1986; Ставровский, 1986; Дворникова, 1987; Zuirowski, Kasperzyk, 1988; Hartman, 1994, 2003; Николаев, 1997; Busher, Lyons, 1999; Muller-Schwartz, Schulte, 1999; Busher, 2001; Müller-Schwarze, Sun, 2003; Бобрецов и др., 2004; Кораблёв, 2005; Restoring the European Beaver..., 2011 и др.] позволяют выделить 5 стадий развития популяций (рис. 7).

1 – начальная стадия медленного роста численности. Бобры занимают лучшие, наиболее удобные кормные участки [Жарков, 1968]; кормятся наиболее предпочитаемыми кормами; размеры территорий настолько

большие, что они не успевают их патрулировать за одну ночь [Nolet, Rosell, 1994].

2 – стадия быстрого нарастания численности. Увеличивается численность, количество поселений и плотность населения, но прирост постепенно снижается [Дёжкин и др., 1986]. Невысокие показатели среднего количества бобров в одном поселении: много пар и одиночек [Payne, 1989]. Новые поселения образуются в субоптимальных и пессимальных местообитаниях [Жарков, 1968]. Новых поселений больше, чем заброшенных, следы бобров встречаются на всех водоёмах [Кудряшов, 1975, 1978; Дворникова, 1987; Payne, 1989].

3 – флуктуация на уровне высокой численности, или «климаксная» популяция [Muller-Schwartz, Schulte, 1999] или состояние перенаселения [Жарков, 1968]. Заселены все минимально пригодные местообитания, появляются «пловцы» [Aleksiuk, 1968], не имеющие постоянных территорий. Поселения могут быть расположены вплотную друг к другу, без буферных участков, маркировка интенсивная, территориальные конфликты частые [Кудряшов, 1975]. Предпочитаемые корма уже использованы, бобры кормятся второстепенными кормами, или на значительном удалении от воды [Дворникова, 1987; Muller-Schwartz, Schulte, 1999]. Новых поселений не образуется. Значительная часть половозрелых бобров не участвует в размножении, образуется много крупных поселений, увеличивается среднее число бобров в поселении; задерживается созревание самок и увеличивается прохолостание старых особей; наблюдается большая смертность молодняка; преобладание самцов, особенно среди молодняка; больше относительная доля взрослых животных [Кудряшов, 1975; Payne, 1989; Гревцев, 1990; Muller-Schwartz, Schulte, 1999]. По другим данным, годовики и сеголетки составляют более половины (59.2%) от общего количества

животных [Busher, Lyons, 1999]. Накапливаются возбудители гельминтозов, и сами звери уже сильно заражены паразитами [Жарков, 1968].

4 – снижение численности. Заброшенных поселений больше, чем жилых [Кудряшов, 1975; Дворникова, 1987; Payne, 1989]. Кормовая база истощена многолетней эксплуатацией. Сокращаются среднее число бобров в одном поселении, численность, плотность населения, плодовитость самок, гибель молодняка в первое лето, доля поселений с молодняком старше трёх лет. Но одновременно увеличиваются размеры территории одного поселения, доля семей с приплодом текущего года, доля самок и размер выводков [Кудряшов, 1975]. По другим данным, наоборот, доля взрослых и двухлеток увеличивается до 67.5% [Busher, Lyons, 1999]. Меняется пространственное распределение поселений [Дворникова, 1987].

5 – флуктуации на уровне, определяемом всем комплексом факторов, характерных для данной местности (территории, региона). На этой стадии находится большая часть современных популяций в европейской части России, и пока не накоплено достаточного количества данных для анализа.

В зависимости от скорости восстановления кормов, положения в центре или на границах ареала, суровости условий, долговечности создаваемых бобрами структур, можно выделить два варианта динамики после прохождения первого пика численности. В центре ареала, в благоприятных условиях, при высокой скорости возобновления кормов возможны длительные флуктуации на высоком уровне численности (рис. 7), например, это отмечалось в Березинском [Ставровский, 1986] и Окском [Панкова, Панков, 2011] заповедниках, национальном парке Аллегейни [Müller-Schwarze, Sun, 2003]. В условиях медленного восстановления кормов, суровых условий среды, после

Таблица 2. Сравнение некоторых характеристик бобровой популяции бассейна р. Пушты с другими территориями.

Территория (источник)	Расстояние до ближайшего соседа \pm SD, км (<i>n</i>).	Поселений / км водотока	Плотин / км водотока	Средняя длина плотин, м (<i>n</i>)
р. Тюдьма, Центрально-Лесной заповедник [Завьялов и др., 2011]	1.21 \pm 0.42 (21)	0.70	6.8	10.7 \pm 1.2 (151)
Рдейский заповедник [Завьялов, 2012a]	1.48 \pm 0.76 (55)		4.3–6.7	23.4 \pm 3.4 (257)
р. Гаденка, Приокско-Террасный заповедник [Zav'yalov et al., 2010]	0.96 \pm 0.68 (11)	0.90	10–22	26.0 \pm 2.8 (100)
Керженский заповедник [Константинов, Минина, 2013]		0.39	0.8–2.1	большинство более 20 м
р. Пушта	3.03 \pm 1.64 (10)	0.46	3	39.9 \pm 41.3 (34)

Примечание: *n* – объём выборки.

достижения первого пика численности следует спад, затем флуктуации на уровне низкой численности (рис. 7). Это было отмечено в Лапландском [Катаев, Брагин, 1986], Ильменском [Дворникова, 1987] заповедниках, на р. Большой Шежим (Печоро-Илычский заповедник) [Теплов, 1960; Бобрецов и др., 2004], на полуострове Прескотт [Busher, 2001], в Швеции [Hartman, 1994, 2003]. Последний вариант, по-видимому, отмечается чаще и на большей части ареала бобра. Из приведённых выше данных видно, что и динамика численности бобров Мордовского заповедника развивается по этому варианту. Отрицательная обратная связь, определяющая долговременные флуктуации численности бобров на низком уровне, выражается, прежде всего, в создании бобрами условий (в результате строительства плотин и выборочного изъятия из древостоев осины и берёзы), благоприятных для развития прибрежных черноольховых лесов.

В бассейне р. Пушты плотность населения бобров и интенсивность их строительной деятельности меньше, чем в «климаксных» бобровых популяциях,

но больше, нежели в соседнем Керженском заповеднике (табл. 2). Это объясняется малыми запасами древесно-кустарниковых кормов, истощённых многолетней эксплуатацией бобров. В отличие от бобров р. Гаденки, приспособившихся использовать удалённые кормовые ресурсы [Zav'yalov et al., 2010; Речной бобр..., 2012], бобры р. Пушты не могут этого сделать, поскольку р. Пушта имеет относительно широкую долину, унаследованную от ледниковых потоков. Этим же отчасти объясняется и относительно небольшое среднее количество плотин – 3 на километр водотока. Однако верховья реки и ручьи бобры успешно перегораживают своими плотинами, достигающими там значительных размеров. Возможно, что фактическое количество плотин несколько больше, так как наше обследование русла Пушты проводилось в 2013 г. в условиях осеннего паводка, когда некоторые плотины могли быть затоплены. В целом бобры, заселяющие р. Пушту, предпочитают строить относительно немногочисленные, но длинные плотины.

Отсутствие больших жилищ и скудность древесно-кустарниковых кормов указывают на возможные частые перемещения бобров вследствие истощения кормовых ресурсов. Наблюдения на р. Пуште подтверждают наше предположение о том, что бобры вполне адаптированы к тому, чтобы длительное время существовать в условиях и низкой плотности населения, и скудности кормов [Завьялов, 2012б].

Важным фактором, ограничивающим рост популяции в условиях Мордовского заповедника, является дефицит древесно-кустарниковых кормов и сукцессионные изменения прибрежных лесов, связанные с развитием черноольшаников. Развитие черноольшаников на брошенных бобровых прудах отмечено и ранее в заповедниках «Брянский лес» [Евстигнев, Беляков, 1997], Воронежский [Николаев, 1997], Дарвинский [Завьялов и др., 2005], Приокско-Террасный [Zav'yalov et al., 2010]. В условиях заповедника «Брянский лес» примерно к 30–40 годам после заселения бобров ведущая роль в организации растительных сообществ полностью переходит к чёрной ольхе, которая формирует верхний полог и сдерживает развитие популяций древесных растений и лугово-опушечных трав в нижнем ярусе [Евстигнеев, Беляков, 1997]. На Моховском ключе Воронежского заповедника первоначально бобры нашли богатые запасы древесных кормов и быстро размножились. Затем, после строительства плотин, и выборочного изъятия из древостоев осины и берёзы, создались условия для формирования в прибрежной полосе чистых черноольшаников. Это привело к снижению плотности населения бобров и вынудило их увеличить размеры территорий и ежегодно изменять места зимовок [Николаев, 1997]. Наше обследование Моховского ключа в 2013 г. выявило только наличие старых плотин и полностью или

частично осушенных прудов и отсутствие обитаемых поселений [Завьялов, Мишин, не опубликовано]. Результаты долговременных наблюдений на р. Пуште также подтверждают эту общую тенденцию. Очевидно, что в пределах современного ареала чёрной ольхи, весь комплекс жизнедеятельности бобров постепенно приводит к изменению экологических условий в сторону, более благоприятную для развития черноольшаников. Таким образом, средообразователь – бобр и чёрная ольха вступают во взаимодействия с передачей ведущей функции в сообществе от одного вида к другому. Такого рода взаимодействия в условиях пустыни В.С. Залетаев [1976] относил к сложному зоогенно-фитогенному биогеоценологическому циклогенезу. Пример бобра и чёрной ольхи показывает, что такого рода взаимодействия распространены более широко. Данная проблема является одной из наиболее интересных и перспективных в исследованиях средообразующей деятельности организмов [Hastings et al., 2007].

Представленная выше модель динамики численности бобров в Мордовском заповеднике (рис. 5) имеет очень широкую 95%-ю доверительную трубку, а это означает, что случайные события будут иметь существенное влияние на численность бобров. Важнейшие случайные (непериодические) события, неблагоприятно повлиявшие на численность бобров Мордовского заповедника в прошлом, – это особо морозные зимы, зимние паводки и засухи. Частота этих событий и сила их влияния очень изменчивы.

Летние засухи играют в жизни бобров немаловажную роль именно в силу их частоты [Жарков, 1969]. Например, в Окском заповеднике после засухи 1972 г. около 70 бобров (8.8% населения) покинули свои местообитания или погибли [Кудряшов, 1978]. В Ильменском заповеднике, из 38 бобров, найденных погибшими в 1975–1983 гг., 48% погибло засушливым

летом 1975 г. [Дворникова, 1987]. В Мордовском заповеднике за 1940–2010 гг. было 10 засух. Однако, только после двух из них – 1952 и 1972 гг. произошло заметное сокращение численности бобров. Но, необходимо отметить, что в эти или предшествующие им годы в заповеднике проводился отлов зверей для расселения, что могло усугубить снижение численности вследствие природных аномалий. Все остальные 8 засух, включая и сильную засуху 2010 г., не повлияли сколь-нибудь значимо на динамику численности бобров.

Зимние паводки могут быть причиной массовой гибели бобров. Например, в Воронежском заповеднике в 1954–1955 гг. в результате зимнего паводка погибло 40% поголовья [Жарков, 1969], в Хопёрском заповеднике – 39% [Дьяков, 1975]. В Окском заповеднике зимний паводок 1971–1972 гг. погубил до 10% бобров в пойме р. Пры [Кудряшов, 1978]. В Мордовском заповеднике зимний паводок, от которого погибла треть бобров, обитавших на русле р. Мокши, отмечен только в 1960 г. [Бородина, 1966]. Зимние паводки в целом не представляют значимого регулирующего влияния для динамики численности бобров Мордовского заповедника, поскольку, во-первых, они чрезвычайно редки, во-вторых, только половина современного бобрового населения обитает в Мокшанской пойме.

Гибель бобров в особо суровые малоснежные зимы может быть значительной. Так, в Ильменском заповеднике 21% из найденных погибшими 38 бобров погибли именно в холодную малоснежную зиму 1976–1977 гг. [Дворникова, 1987]. В Мордовском заповеднике массовая гибель бобров отмечена только зимой 1968–1969 гг.

Широкий интервал 95%-й доверительной трубки в нашей модели подразумевает, что могут быть и случайные внешние факторы,

положительно влияющие на динамику численности бобров. Таким факторами могут быть послепожарные сукцессии растительности, ветровальная динамика лесов и годы с обильными (особенно осенними) осадками.

В Керженском заповеднике во время обширных пожаров 2010 г. в некоторых бассейнах малых рек, населённых бобрами, выгорело до 80% территории. Но средней линейной плотности 0.8–2.1 плотины на километр водотока оказалось достаточно для поддержания влажности горючих материалов и препятствия распространению огня. Благодаря бобровым плотинам образовались естественные противопожарные рефугиумы [Константинов, Минина, 2013]. Аналогичная ситуация отмечена и в Мордовском заповеднике после пожаров 2010 г. Несмотря на интенсивность пожаров, бобровые местообитания оказались затронутыми ими в минимальной степени. Обследование бассейна р. Пушты осенью 2013 г. показало, что пожары затронули только впадающие в Пушту ручьи, но не дошли до речного русла.

Ветровальная динамика всё ярче проявляется по мере старения лесов заповедника. Групповые вывалы уже характерны для верхнего течения р. Пушты, но со временем их станет всё больше. Пример бобрового населения р. Тюдьмы (Центрально-Лесной заповедник) показывает, что зарастающие лиственными молодняками ветровальные «окна» – это новый источник корма для бобров [Завьялов и др., 2011].

Годы с обильными осадками, когда наполняются маловодные реки и ручьи, бобры могут широко перемещаться и осваивать новые территории, способствуют и расселению бобров, и росту их численности. Так было в 1962 г., когда бобры освоили верховья р. Вязь-Пушты и маловодные ручьи. Примечательно, что прирост населения за тот год составил 25.8% [Бородина, 1966].

Заключение

Современная популяция бобра на территории Мордовского заповедника была образована в результате реинтродукции четырёх партий животных в период с 1936 по 1940 г. Всего в водоёмы заповедника были привезены из Воронежского заповедника и выпущены 34 бобра. В течение 73 лет количество поселений стабилизировалось на уровне 20–29 и численность животных 65–96 особей. Модифицированные модели Мальтуса, Бивертон-Холта и Рикера описывают схожие сценарии динамики численности с точки зрения достижения равновесных значений. Из этих оценок следует, что равновесная численность для этих моделей лежит в диапазоне 115–128 особей. Поскольку фактическое значение численности в последние годы наблюдения ниже стационарных значений, то можно ожидать дальнейшее увеличение численности. Комплексная модель авторегрессии – скользящего среднего: $ARMA(2,13,3)$ также указывает, что наблюдается постепенное увеличение численности в последующие годы. Обобщение результатов наших и литературных данных позволило выделить 5 стадий развития популяций (рис. 7). Предлагаемая нами гипотетическая модель долговременной динамики численности бобровой популяции имеет достаточно наглядную интерпретацию для различных скоростей восстановления кормовых ресурсов. Например, при высокой скорости возобновления кормов возможны длительные флуктуации на высоком уровне численности. Такой характер (первый тип) динамики численности животных ранее был показан для популяций Березинского, Окского заповедников и национального парка Аллегейни [Ставровский, 1986; Müller-Schwarze, Sun, 2003; Панкова, Панков, 2011]. Утверждается, что при медленном восстановлении кормов, после достижения первого пика численности следует спад, затем

флуктуации на уровне низкой численности (рис. 7). Второй тип поведения численности ранее был отмечен в Лапландском, Ильменском, Печоро-Илычском заповедниках, на полуострове Прескотт и в Швеции [Теплов, 1960; Катаев, Брагин, 1986; Дворникова, 1987; Hartman, 1994, 2003; Busher, 2001; Бобрецов и др., 2004]. Есть гипотеза о том, что второй тип поведения, по-видимому, отмечается чаще и на большей части ареала бобра. Модельные оценки с помощью комплексной ARMA-модели (см. рис. 5) и гипотетическая – теоретическая модель долговременной динамики численности бобровых популяций (рис. 7) позволили утверждать, что динамика численности бобров Мордовского заповедника развивается по второму типу. По-видимому, долговременные флуктуации численности бобров на низком уровне обусловлены интенсивным изъятием из древостоев осины и берёзы и развитием прибрежных черноольховых лесов в бобровых местообитаниях. Дальнейшее развитие бобровой популяции Мордовского заповедника будет зависеть от функциональных факторов (скорости восстановления кормов, масштабов и скорости развития черноольшаников в заброшенных бобровых местообитаниях) и случайных факторов (морозных зим, зимних паводков, засух).

Работа частично финансировалась грантами РФФИ № 15-04-06423, № 15-29-02550 и программы ОБН РАН «Рациональное использование биологических ресурсов России: Фундаментальные основы управления».

Литература

Антонюк Г.С., Хлевина С.Е., Тарасова А.Г. Засуха 2010 г. в Мордовии (Электронный журнал) // Актуальные проблемы географии и геоэкологии. 2010, 2 (8) // (<http://geoeko.mrsu.ru/2010-2/PDF/Antonuk.pdf>) Проверено 18.06.2014.

- Артаев О.Н., Ручин А.Б. Рыбы // В кн.: Позвоночные животные Мордовского заповедника М.: Изд-во Комиссии РАН по сохранению биологического разнообразия, 2012. С. 6–11. [Флора и фауна заповедников. Вып. 120.]
- Бобрецов А.В., Нейфельд Н.Д., Сокольский С.М., Теплов В.В., Теплова В.П. Млекопитающие Печоро-Илычского заповедника Сыктывкар: Коми книжное изд-во, 2004. 464с.
- Борисов Б.П. Бобр. Состояние охотничьих ресурсов в Российской Федерации в 2008–2010 гг.: Информационно-аналитические материалы // В сб.: Охотничьи животные России (биология, охрана, ресурсосведение, рациональное использование). Выпуск 9. М.: Физическая культура, 2011. С. 86–90.
- Бородина М.Н. Итоги расселения бобров в Мордовии и некоторые особенности динамики бобрового населения // В сб.: Материалы к научной конференции. Саранск: Изд-во Мордовского ун-та, 1956. С. 48–50.
- Бородина М.Н. Материалы к изучению динамики мокшанской бобровой популяции // В кн.: Труды Мордовского гос. заповедника им. П.Г. Смидовича. Саранск, 1966. Вып. 3. С. 5–38.
- Бородина М.Н. Итоги расселения бобров в Мордовии и некоторые особенности динамики бобрового населения // В сб.: Мат. науч. конф. (сельскохозяйственные и биологические науки). Ч. III. Животноводство. Саранск: Тип. «Рузаевский печатник», 1967а. С. 48–50.
- Бородина М.Н. Опыт применения морфометрических показателей для оценки состояния мокшанской бобровой популяции // В кн.: Труды Мордовского гос. заповедника им. П.Г. Смидовича. Саранск, 1967б. Вып. 3. С. 39–54.
- Бородина М.Н. Возрастная изменчивость некоторых морфологических признаков бобров мокшанской популяции // В кн.: Труды Мордовского гос. заповедника им. П.Г. Смидовича. Саранск, 1971а. Вып. 5. С. 91–130.
- Бородина М.Н. справочные таблицы для определения возраста речных бобров // В кн.: Труды Мордовского гос. заповедника им. П.Г. Смидовича. Саранск, 1971б. Вып. 5. С. 131–136.
- Бородина М.Н. О влиянии гидрометеорологических условий 1968–1969 гг. на бобров, населяющих среднее течение реки Мокши // В кн.: Труды Мордовского гос. заповедника им. П.Г. Смидовича. Саранск, 1974а. Вып. 6. С. 31–37.
- Бородина М.Н. Возрастной состав и производительность бобровых семей // В кн.: Труды Мордовского гос. заповедника им. П.Г. Смидовича. Саранск, 1974б. Вып. 6. С. 23–30.
- Бородина М.Н. Анализ данных о заражении Мокшанских и Клязьминских бобров трематодой стихорхис // В кн.: Труды Мордовского гос. заповедника им. П.Г. Смидовича. Саранск, 1974в. Вып. 6. С. 152–168.
- Бородина М.Н., Бородин Л.П., Терёшкин И.С., Штарев Ю.Ф. Млекопитающие Мордовского заповедника (Эколого-фаунистический очерк) // В кн.: Труды Мордовского гос. заповедника им. П.Г. Смидовича. Саранск, 1970. Вып. 5. С. 5–60.
- Бугаев К.Е. Речной бобр (*Castor fiber*) в верховьях реки Пушты // В кн.: Труды Мордовского гос. заповедника им. П.Г. Смидовича. Саранск; Пушта, 2013. Вып. 11. С. 248–249.
- Гревцев В.И. Итоги реакклиматизации и перспективы воспроизводства бобра в Вологодской области // В сб.: Интенсификация воспроизводства ресурсов охотничьих животных. Киров, 1990. С. 206–219.
- Гревцев В.И. Ресурсы бобров в России: современные тенденции и региональные проблемы использования // В сб.: Исследования бобров в Евразии. Киров: Альфа-Ком, 2011. Вып. 1. С. 35–39.

- Гришуткин Г.Ф., Спиридонов С.Н. Птицы // В кн.: Позвоночные животные Мордовского заповедника М.: Изд-во Комиссии РАН по сохранению биологического разнообразия, 2012. С. 19–49. [Флора и фауна заповедников. Вып. 120.]
- Дворникова Н.П. Динамика популяций и биоценотическая роль речного бобра на Южном Урале: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1987. 23 с.
- Дёжкин В.В., Дьяков Ю.В., Сафонов В.Г. Бобр. М.: Агропромиздат, 1986. 256 с.
- Дьяков Ю.В. Бобры Европейской части Советского Союза / Ю.В. Дьяков. М.: Моск. рабочий, 1975. 480 с.
- Евстигнеев О.И., Беляков К.В. Влияние деятельности бобра на динамику растительности малых рек (на примере заповедника «Брянский лес») // Бюлл. Моск. Об-ва Испытателей природы. Отд. Биол. 1997. Т. 102, вып. 6. С. 34–41.
- Елистратова А.С. Разработка научных основ правильного использования и управления развитием лугов Мордовской АССР (научный отчёт, 1953 год) // Вестник Мордовского университета. Серия «Биологические науки». 2011а. №4. С. 4–48.
- Елистратова А.С. Разработка научных основ правильного использования и управления развитием лугов Мордовской АССР (научный отчёт, 1954 год) // Вестник Мордовского университета. Серия «Биологические науки». 2011б. №4. С. 48–56.
- Жарков И.В. Структура и динамика населения млекопитающих на примере бобра в СССР: Дис. ... д-ра биол. наук по совокупности опубликованных работ. 1968. 42 с.
- Жарков И.В. Итоги расселения речных бобров в СССР // В кн.: Труды Воронежского государственного заповедника. Воронеж: Центрально-Чернозёмное кн. изд-во, 1969. Вып. XVI. С. 10–51.
- Жарков И.В., Соколов В.Е. Речной бобр (*Castor fiber* Linnaeus, 1758) в СССР // Acta Theriologica. 1967. Vol. XII. №3. P. 27–46.
- Завьялов Н.А. Особенности экологии бобров (*Castor fiber*), заселяющих водоразделы и начальные звенья гидрографической сети // Зоологический журнал. 2012а. Том 91. № 4. С. 464–474.
- Завьялов Н.А. Динамика состояния кормовой базы бобров в поселениях, прошедших несколько циклов заселения // Поволжский экологический журнал. 2012б. № 2. С. 196–207.
- 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, вып. 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.
- Залетаев В.С. Жизнь в пустыне (географо-биогеоценотические и экологические проблемы). М.: Мысль, 1976. 271 с.
- Катаев Г.Д. Бобры *Castor fiber* на северной периферии ареала (Кольский полуостров) // Бюллетень Моск. Общ-ва Испыт. Природы. Отд. Биол. 2011. Т. 116, вып. 3. С. 3–11.
- Катаев Г.Д., Брагин А.Б. Речные бобры на северном пределе обитания // Экосистемы экстремальных условий среды в заповедниках РСФСР. Сборник научных трудов ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М., 1986. С. 148–159.
- Константинов А.В., Минина Л.М. Состояние популяции и средообразующая деятельность бобра (*Castor fiber*) в заповеднике «Керженский» и на сопредельных территориях // Зоологический журнал. 2013. Т. 92, №5. С. 602–611.

- Кораблёв Н.П. Методические рекомендации по учёту европейского бобра // В кн.: Методические рекомендации по ведению мониторинга на особо охраняемых природных территориях (на примере Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника). М., 2005. С. 174–184.
- Кораблёв Н.П., Ю.Г. Пузаченко, А.С. Желтухин, Н.А. Завьялов. Многолетняя динамика численности реинтродуцированной популяции бобра (*Castor fiber* L.) на охраняемой территории Центрально-Лесного заповедника // В кн.: Труды Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника. Динамика многолетних процессов в экосистемах Центрально-Лесного заповедника. Великие Луки, 2012. Вып. 6. С. 257–271.
- Корчагин Н.И. Отчёт по теме: Выпуск речного бобра в водоёмы МГЗ и меры его усиленной реакклиматизации. 1937 год // В кн.: Труды Мордовского гос. заповедника им. П.Г. Смидовича. Саранск; Пушта, 2011. Вып. 8. С. 34–55.
- Кудряшов В.С. О факторах, регулирующих движение численности речного бобра в Окском заповеднике // В кн.: Млекопитающие, численность, её динамика и факторы, их определяющие. Труды Окского гос. заповедника. Рязань, 1975. Вып. XI. С. 5–124.
- Кудряшов В.С. Экология и хозяйственное использование речного бобра на юге Мещёры: Автореф. ... дисс. канд. биол. наук. ЦНИЛОП МСХ РСФСР. Зоология. М.: 1978. 20 с.
- Кузнецов Н.И. Растительный покров в районе поселения бобров (1938 г.) // В кн.: Труды Мордовского гос. заповедника им. П.Г. Смидовича. Саранск; Пушта, 2013. Вып. 11. С. 58–75.
- Лавров Л.С. Количественный учёт речного бобра методом выявления мощности поселения // В кн.: Методы учёта численности и географического распространения наземных позвоночных. М.: Изд-во Академии наук СССР, 1952. С. 148–155.
- Лавров Л.С. Бобры Палеарктики. Воронеж: Изд-во ВГУ, 1981. 272 с.
- Летопись природы Мордовского государственного заповедника за 1939–2010 гг. Рукописи. Архив ФГБУ «Мордовский государственный природный заповедник им. П.Г. Смидовича». Пушта.
- Николаев А.Г. Многолетняя динамика численности бобров Воронежского биосферного заповедника. Развитие природных комплексов Усмань-Воронежских лесов на заповедной и антропогенной территориях // Труды Воронежского биосферного государственного заповедника. Воронеж: Биомик, 1997. С. 81–98.
- Панкова Н.Л., Панков А.Б. История формирования и современное состояние популяции бобра на территории Окского заповедника // В сб.: Териофауна России и сопредельных территорий. Международное совещание (IX Съезд Териологического общества при РАН). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. С. 362.
- Петросян В.Г., Дергунова Н.Н., Бессонов С.А., Омельченко А.В. Анализ динамики численности и пространственного распределения важнейших ресурсных видов диких копытных (лося, косули, кабана) России на основе данных многолетнего мониторинга // Успехи современной биологии. 2012а. Т. 132. № 5. С. 463–476.
- Петросян В.Г., Дергунова Н.Н., Бессонов С.А., Омельченко А.В. Моделирование динамики численности, оценка и сравнительный анализ демографических параметров популяций лося в России и Финляндии с использованием данных многолетнего мониторинга // Математическая биология и биоинформатика. 2012б. Т. 7. № 1. С. 244–256.

- Потапов С.К., Бугаев К.Е., Артаев О.Н. Млекопитающие // В кн.: Позвоночные животные Мордовского заповедника / М.: Изд-во Комиссии РАН по сохранению биологического разнообразия, 2012. С. 50–61. [Флора и фауна заповедников. Вып. 120].
- Ремезов Н.П., Смирнова К.М., Успенская А.А. Почвенные условия развития лесной растительности и зависимость между почвенным покровом и типами леса в Мордовском государственном заповеднике им. П.Г. Смидовича. Рукопись. М., 1947. 245 с.
- Речной бобр 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. 150 с.
- Ручин А.Б. Земноводные // В кн.: Позвоночные животные Мордовского заповедника. М.: Изд-во Комиссии РАН по сохранению биологического разнообразия, 2012а. С. 11–15. [Флора и фауна заповедников. Вып. 120].
- Ручин А.Б. Пресмыкающиеся // В кн.: Позвоночные животные Мордовского заповедника. М.: Изд-во Комиссии РАН по сохранению биологического разнообразия, 2012б. С. 16–19. [Флора и фауна заповедников. Вып. 120].
- Соколов В.Е., Филонов К.П., Нухимовская Ю.Д., Шадрин Г.Д. Экология заповедных территорий России. М.: Янус-К, 1997. 576 с.
- Ставровский Д.Д. Бобры Березинского биосферного заповедника: Морфо-экологический анализ популяции. Минск: Урожай, 1986. 112 с.
- Теплов В.П. Динамика численности и годовые изменения в экологии промысловых животных Печорской тайги // В кн.: Труды Печоро-Илычского государственного заповедника. Вып. VIII. Сыктывкар: Коми книжное изд-во, 1960. 222 с.
- Терёшкин И.С. Мордовский заповедник: вопросы экологии в связи с антропогенными воздействиями // В сб.: Антропогенные воздействия на природные комплексы заповедников. Проблемы заповедного дела. М., 1998. Вып. 9. С. 56–75.
- Туров С.С. Отчёт о работе зоологической экспедиции в Мордовском государственном заповеднике им. П.Г. Смидовича в 1936 г. под руководством профессора С.С. Турова // В кн.: Труды Мордовского гос. заповедника им. П.Г. Смидовича. Саранск; Пушта, 2011. Вып. 8. С. 14–31.
- Щербаков И.Д. Расселение и численность бобров в Мордовской АССР // В кн.: Труды Воронежского государственного заповедника. Воронеж. 1960. Вып. XI. С. 31–40.
- Aleksiuk M. Scent-mound communication, territoriality, and population regulation in beaver (*Castor canadensis*) // J. Mamm. 1968. Vol. 49. №4. P. 759–762.
- Busher P. Long-term demographic patterns of unexploited beaver populations in the United States // В кн.: Труды Первого Евро-Американского конгресса по бобру. Труды Волжско-Камского заповедника. Казань, 2001. Вып. 4. P.39–50.
- Busher P.E., Lyons P.J. Long-term population dynamics of the North American beaver, *Castor canadensis*, on Quabbin reservation, Massachusetts, and Sagehen Creek, California // Beaver Protection, Management, and Utilization in Europe and North America. 1999. С. 147–160.
- Hartman G. Long-term population development of a reintroduced beaver (*Castor fiber*) population in Sweden / G. Hartman // Conservation Biology. 1994. Vol. 8. № 3. P. 713–717.
- Hartman G. Irruptive population development of European beaver (*Castor fiber*) in southwest Sweden // Lutra. 2003. Vol. 46. № 2. P. 103–108.

- Hastings A., Byers J.E., Crooks J.A., Cuddington K., Jones C.G., Lambrinos J.G., Talley T., Wilson W.G. Ecosystem engineering in space and time // *Ecology Letters*. 2007. Vol. 10. P. 153–164.
- Korablev N., Puzachenko Y., Zavyalov N., Zeltukhin A. Long-term dynamics and morphological peculiarities of reintroduced beaver population in the Upper Volga Basin // *Baltic Forestry*. 2011. V. 17. №1. P. 136–147.
- Müller-Schwarze D., Schulte B.A. Behavioral and ecological characteristics of a “climax” population of beaver (*Castor canadensis*) // *Beaver protection, management and utilization in Europe and North America*. New York: Kluwer Academic, Plenum Publishers, 1999. P. 161–177.
- Müller-Schwarze D., Sun L. The beaver. Natural History of a wetlands engineer. Ithaca; London: Comstock Publishing Associates, a division of Cornell University Press, 2003. 192 p.
- Nolet B.A., Rosell F. Territoriality and time budgets in beavers during sequential settlement / B.A. Nolet // *Can. J. Zool.* 1994. Vol. 72. P. 1227–1237.
- Payne N.F. Population dynamics and harvest response of Beaver (1989) (Электронный документ) // Fourth Eastern Wildlife Damage Control Conference, 1989. Paper 33. // (<http://digitalcommons.unl.edu/ewdcc4/33/>) Проверено 18.06.2014
- Petrosyan V.G., Golubkov V.V., Goryainova Z.I., Zav'yalov N.A., Al'bov S.A., Khlyap L.A., Dgebuadze Yu.Yu. Modeling of the Eurasian Beaver (*Castor fiber* L.) Population Dynamics in the Basin of a Small Oka River Tributary, the Tadenka River (Prioksko Terrasnyi Nature Reserve) // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2013, 4 (1). P. 45–53.
- Restoring the European Beaver: 50 Years of Experience / Edited by Goran Sjoberg, John P. Ball., Sofia: Pensoft Pub., 2011. 280 p.
- Zav'yalov N.A., Al'bov S.A., Petrosyan V.G., Khlyap L.A., Goryainov Z.I. Invasion of Ecosystem Engineer – the European Beaver (*Castor fiber*) – in the Tadenka River Basin (Prioksko-Terrasnyi Nature Reserve) // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2010. Vol. 1. N. 4. P. 267–281
- Zurowski W., Kasperzyk B. Effect of reintroduction of European beaver in lowland of the Vistula basin // *Acta Theriologica*. 1988. Vol. 33. № 24. P. 325–338.

BEAVES (*CASTOR FIBER*) OF MORDOVSKIY RESERVE: POPULATION DEVELOPMENT HISTORY, MODERN STATE AND ITS FURTHER DEVELOPMENT PROSPECT

© 2015 Zavyalov N.A.¹, Artaev O.N.², Potapov S.K.², Petrosyan V.G.³

¹ State Nature Reserve “Rdeiskiy”,
175270, Novgorod oblast, the city of Holm, Chelpanova str., zavyalov_n@mail.ru

² State Nature Reserve “Mordovskiy”,
431230 Mordovia Republic, Temnikovskiy region, Pushta settlement

³ A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the RAS,
119071, Moscow, Leninskiy, petrosyan@sevin.ru

The results of long-term number dynamic analysis of European beaver (*Castor fiber*) and its settlements in the Pushta River basin and flood-plain lakes of the Moksha in the south-western part of Mordovskiy Reserve within the period of 1940–2013 are presented. It is shown that 73 years after beavers' reintroduction, the number of their settlements and animals themselves have stabilized in the range of 20 to 29 settlements with 65 to 96 individuals, respectively. Carried out complex analysis of nature conditions, climate, hydrologic net, predator and disease influence, spatial distribution of settlements, sizes of occupied areas, dam number in settlements, foraging peculiarities, food resource stock and also math proceeding of the data with the help of classic models of population dynamics (Maltus, Biverton-Hault and Ricker) and a model of time-series allow to suggest that the dynamics is characterized by a climax stage under fluctuation at a low number level. Hypothetical and theoretical qualitative model on long-term beaver population number dynamics for various rates of food resource restoration is discussed. In the frames of the model we show that population number dynamics on the territories of Berezinskiy, Okskiy reserves and National Park ‘Alleheini’ is inherent for high rates of food resource reconstitution (the first type of dynamics), and that of other populations living on the territory of Laplandskiy, Il'menskiy, Pechoro-Ilychskiy and Mordovskiy reserves – for the low rates of food resources reconstitution (the second type of dynamics). It is stated that further development of population in Mordovskiy Reserve will be mainly dependent on functional (the rates of food restoration in abandoned ecotopes, the scales and rates of black alder forest development in abandoned beavers' settlements) and occasional (frosty winters, winter floods and summer droughts) factors, influencing the dynamics of beaver population in the reserve.

Key words: reintroduction, European beaver, number, settlements, math and hypothetic model, forecast.