

УДК 569.322.3:591.5

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ РЕЧНОГО БОБРА (*CASTOR FIBER L.*) ПОСЛЕ ЕГО ВСЕЛЕНИЯ В ОСОБО ОХРАНЯЕМЫЕ ПРИРОДНЫЕ ТЕРРИТОРИИ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

© 2016 Петросян В.Г.^{1*}, Голубков В.В.², Завьялов Н.А.^{3**}, Горяйнова З.И.¹,
Дергунова Н.Н.¹, Омельченко А.В.¹, Бессонов С.А.¹, Альбов С.А.⁴,
Марченко Н.Ф.⁵, Хляп Л.А.^{1***}

¹ Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
119071, Москва, Ленинский проспект, 33;

² Федеральный исследовательский центр «Информатика и управление» РАН,
119333, г. Москва, ул. Вавилова, д. 44;

³ Государственный природный заповедник «Рдейский»,
175271, Новгородская обл., г. Холм, Челпанова, 27;

⁴ Приокско-Террасный государственный природный биосферный заповедник,
Московская обл., Серпуховский р-н, пос. Данки;

⁵ Хопёрский государственный природный заповедник,
397418, Воронежская обл., Новохопёрский р-н, пос. Варварино.

E-mail: *petrosyan@sevin.ru, **zavyalov_n@mail.ru, ***LArodent@inbox.ru

Поступила в редакцию 12.05.2016

Представлены результаты анализа динамики численности бобров после их вселения в *Лапландский, Дарвинский, Приокско-Террасный, Центрально-Лесной, Окский и Хопёрский* заповедники, расположенные в Европейской России на севере, юге и в центре ареала бобра. Проведён анализ эффективности применения дискретной по времени модели, учитывающей обратную связь животных с кормовыми ресурсами для количественного описания динамики численности в оптимальных, субоптимальных и пессимальных местообитаниях. Показано, что паттерны динамики численности бобров могут быть описаны с помощью моделей 4 типов: эруптивный (*Лапландский* заповедник); одноступенчатый с квазипериодическим колебанием (*Приокско-Террасный* заповедник), многоступенчатый с квазипериодическими колебаниями (*Дарвинский, Центрально-Лесной и Хопёрский* заповедники) и логистическим трендом изменения численности с периодическими колебаниями вокруг него (*Окский* заповедник). Обсуждаются биотические и абиотические факторы, определяющие эти типы динамики численности животных.

Ключевые слова: реинтродукция, саморасселение, речной бобр, средообразующая деятельность, динамика численности, математическая модель, прогноз.

Введение

К началу XX в. речной бобр (*Castor fiber L.*) на большей части Евразии практически исчез. Восстановление речного бобра на территории Советского Союза в основном было связано с широкомасштабными работами 1950–1970-х гг. по его преднамеренной интродукции в исторический ареал (реинтродукции) в различные регионы [Жарков, Соколов, 1967; Жарков, 1969; Дежкин и др., 1986]. По существующим оцен-

кам, интенсивность воспроизводства популяций бобра в восстановленном ареале составляла от 4.5% среднегодового прироста в северо-таёжных районах до 32% в смешанных лесах на западе европейской части России [Лавров, 1975, 1981]. Л.М. Баскин с соавторами [Baskin et al., 2011] показал, что динамика восстановления бобров менялась с географической широтой местности. К 1972–2003 гг. в южных регионах (48–55.5° с. ш.) бобровые популяции

достигли плотности 0–1.4 особи/10 км², в средних широтах (56–59.5° с. ш.) – 0.1–3.3, а в северных (60–63.5° с. ш.) – 0.04–1.1. При этом, если в 1972 г. не было статистически значимых различий в плотности населения бобров регионов разных широт, то уже в 1991 и 2003 гг. достоверно различались плотности населения северных и средних широт, северных и южных, но не было достоверных различий показателей плотности населения бобров в средних и южных широтах. В настоящее время численность речного бобра стабильно увеличивается за счёт саморасселения бобров в незанятые ими водотоки и повышения плотности ранее сформировавшихся популяций [Гревцев, 2011]. В 2011 г. в России насчитывалось 600–650 тыс. бобров [Борисов, 2011].

Изучение бобра шло вслед за его восстановлением, однако экологические последствия и закономерности роста численности бобровых популяций всё ещё остаются мало изученными. Некоторые успехи были достигнуты при анализе состояния бобрового населения на территории заповедников, поскольку в этом случае были известны места выпуска, количество, пол и возраст выпущенных животных; организованы охрана и учёт, проводился мониторинг состояния окружающей среды.

В последние годы растёт понимание важности разного рода естественных нарушений для динамики лесных экосистем и сохранения биоразнообразия [Смирнова, 2004; Бобровский, 2010]. К числу источников таких нарушений относится речной бобр – ключевой вид (вид-эдификатор, экосистемный инженер), преобразующий водные и околоводные экосистемы, пронизывающие лесные ландшафты [Завьялов и др., 2005; Завьялов, 2015]. При этом роль бобров в структуре и динамике лесных экосистем всё ещё изучена недостаточно. Особенно это важно для стран Западной Европы и России, где, благодаря действовавшим программам по реинтродукции и последовавшему саморасселению, речной бобр восстанавливает свои прежние позиции в водных и околоводных экосистемах [Гревцев, 2011; Halley et al., 2012; и др.].

Эффективным методом описания, анализа и прогноза основных тенденций динамики численности бобра в различных экологических условиях является создание специальных математических моделей. Однако, модели, которые традиционно используются в экологии, не всегда подходят для изучения бобровых популяций, так как они учитывают трофическое взаимодействие и конкуренцию видов, но не учитывают влияния вида на среду обитания и обратного воздействия изменённой среды на вид. Например, в классической модели «хищник – жертва» Лотка – Вольтерра, или её модификации (модель Розенцвейга – Макаурта) для жертвы, хищника и суперхищника (хищника второго порядка) в основном учитываются трофические связи и конкуренция видов [Deng, 2001]. В работах [Cuddington, Hastings, 2007; Петросян и др., 2012а; Речной бобр как ключевой... 2012] показано, что использование этих моделей, а также модифицированных дискретных моделей Мальтуса, Бивертон-Холта, Рикера и моделей на основе аппарата временных рядов не корректно для моделирования динамики популяций ключевых видов, активно изменяющих среду обитания. Такие виды могут иметь более высокие темпы роста численности в субоптимальных и пессимальных местообитаниях, чем виды, которые активно среду не изменяют.

За исключением вербальных описаний существуют несколько общих моделей, предназначенных для прогноза воздействия ключевых видов на околоводные экосистемы. Например, Герни и Лоутон [Gurney, Lawton, 1996] разработали модель для ситуации, когда роль ключевого вида сводится к изменению местообитания и его переходу из одного состояния в 2–3 других. В работе Каддингтона и Хастингса [Cuddington, Hastings, 2004] было показано, что неравновесная динамика ключевых видов отличается от динамики неключевых видов, что создаёт трудности для прогноза их динамики численности и распространения. Райт с соавторами [Wright et al., 2004] использовали модель с учётом следующих предположений: в момент времени t E единиц особей могут использовать суммарное количество место-

обитаний $T=N+V+D$, слагающееся из местообитаний, пригодных для использования (активных) – N , восстанавливающихся – V и временно непригодных для бобров (деградированных) – D местообитаний. Используемая система дифференциальных уравнений отражает изменение значений N , V и D во времени с учётом следующих параметров интенсивности изменений местообитаний: g – скорости освоения новых местообитаний, p – скорости перехода из состояния V в N ; d и s – скорости деградации и восстановления местообитаний, соответственно. Представленные в этих работах модели предназначены для построения долгосрочных прогнозов, однако использование непрерывной шкалы времени создаёт определённые трудности при интерпретации полученных результатов. Для устранения этих недостатков нами была разработана дискрет-

ная модель, использованная для обработки данных динамики численности бобров Приокско-Террасного государственного биосферного природного заповедника [Петросян и др., 2012б].

Цель данной работы – на основе имеющихся многолетних данных установить закономерности динамики численности бобров в разных экологических условиях. В задачи исследований входили: количественная характеристика динамики развития бобровых популяций от вселения до наших дней на примере конкретных особо охраняемых природных территорий (заповедников); выявление основных общих тенденций и различий динамики численности бобров в заповедниках, расположенных в разных природных зонах России и прогнозирование состояния популяций этого ключевого вида.

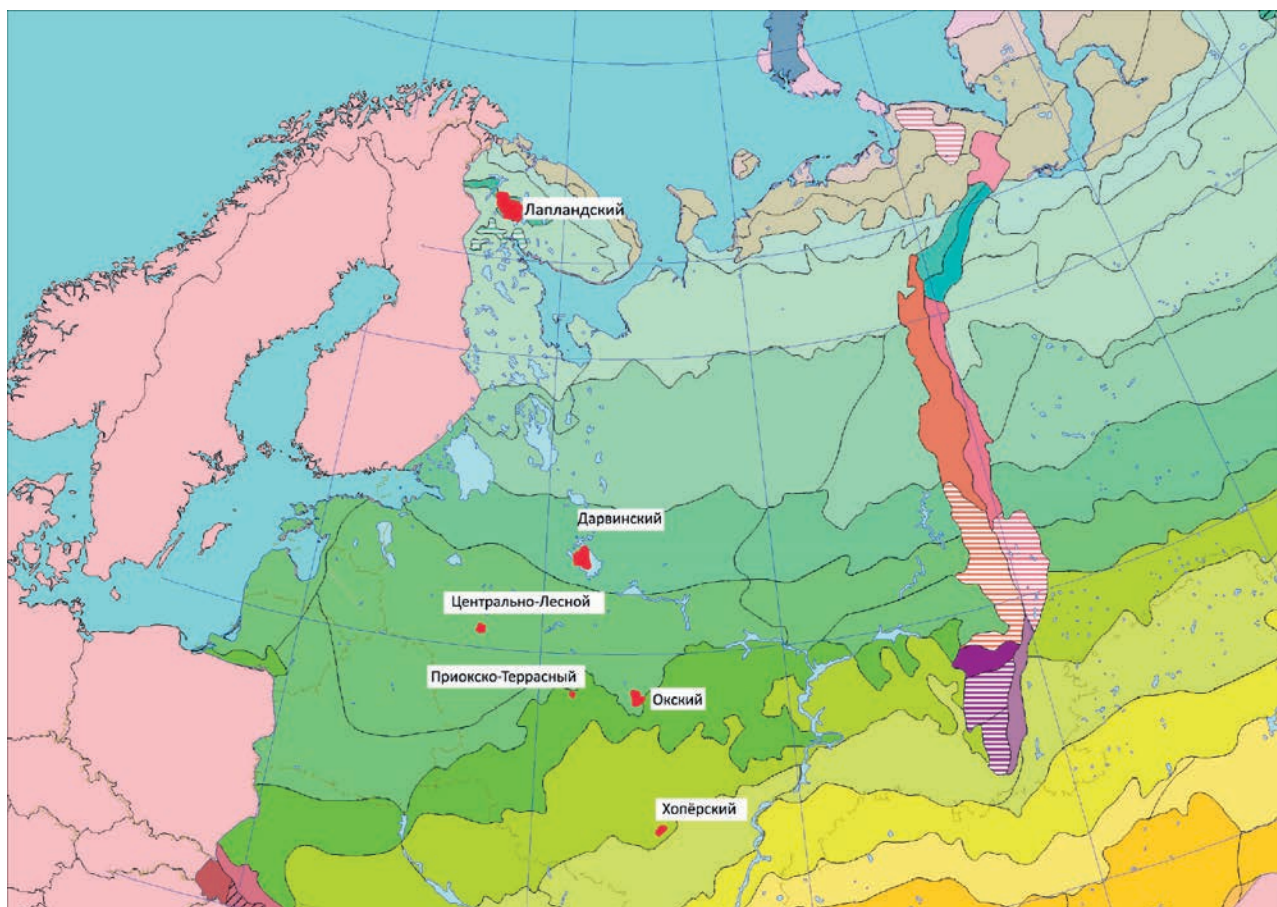


Рис. 1. Расположение изученных заповедников: Лапландский заповедник – гипоарктический (таёжный) тип горной поясности, Дарвинский заповедник – подзона южной тайги, Центрально-Лесной заповедник – подзона подтайги, Приокско-Террасный заповедник – на стыке подзон подтайги и широколиственных лесов; Окский заповедник – подзона подтайги, Хопёрский заповедник – подзона лесостепи. Названия и границы единиц растительного покрова даны по [Огуреева и др., 1999].

Материалы и методы

Мы анализировали данные по многолетней динамике численности бобров на территории 6 заповедников, расположенных в европейской части России от Заполярья до лесостепного Прихопёрья: Лапландскому, Дарвинскому, Центрально-Лесному, Приокско-Террасному, Окскому и Хопёрскому (рис. 1). Данные по динамике численности бобров за исключением наблюдений в Хопёрском заповеднике были ранее опубликованы (см. ниже).

Лапландский заповедник (ЛЗ) расположен в горных районах Кольского полуострова северней Полярного круга ($67^{\circ}39'$ с. ш., $32^{\circ}38'$ в. д.). Площадь заповедника 276 435 га. Он приурочен к гипоарктическому (таёжному) типу горной поясности (рис. 1). Большая часть территории (55%) покрыта северотаёжными лесами, образованными сосной (*Pinus sibirica* Du Tour; *Pinus friesiana* Wichura), елью (*Picea obovata* Ledeb.; *Picea fennica* (Regel) Kom.) и берёзой (*Betula callosa* Lindq.; *Betula kusmischeffii* (Regel) Sukaczew; *Betula pendula* Roth). В состав лесных фитоценозов также входят рябина (*Sorbus gorodkovii* Pojark), серая ольха (*Alnus incana* (L.) Moench), козья и двуцветная ивы (*Salix caprea* L.; *Salix phylicifolia* L.), небольшими группами встречается осина (*Populus tremula* L.). Гидрологическая сеть заповедника характеризуется озёрно-речными системами и несколькими реками от истока до устья [Заповедники..., 1998].

Реинтродукция речного бобра в заповеднике началась в 1934 г. Анализ динамики численности бобра на территории заповедника проводится с использованием данных мониторинга с 1934 по 1985 г. [Речной бобр..., 2012]. Некоторые результаты первичного анализа с помощью классических моделей были представлены ранее [Речной бобр..., 2012; Горайнова и др., 2011].

Дарвинский заповедник (ДЗ) расположен в южнотаёжных лесах Молого-Шекснинской низины ($58^{\circ}28' - 58^{\circ}50'$ с. ш., $37^{\circ}29' - 38^{\circ}10'$ в. д.) (рис. 1). Юго-восточный край низины до отметки 102 м над уровнем моря затоплен Рыбинским водохранилищем. Площадь заповедника 112 673 га. Более 27% территории суши запо-

ведника приходится на открытые болота. Леса в заповеднике приурочены к берегам рек. Преобладают сосновые (*Pinus sylvestris* L.) леса (73.5%). На долю берёзовых (*Betula pendula* Roth) лесов приходится 19.6%, ельников (*Picea abies* (L.) Karst.) – 5.2%, осинников (*Populus tremula* L.) – 1.3%, черноольшаников (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) – 0.4%. Леса на избыточно увлажнённых почвах составляют около 70% покрытой лесом площади заповедника. На территории заповедника первые погрызы рассеяющихся бобров были отмечены в августе 1976 г. [Завьялов и др., 2005].

Анализ динамики численности бобра на территории заповедника проводится с использованием данных мониторинга с 1980 по 2001 г. [Завьялов и др., 2005].

Центрально-Лесной заповедник (ЦЛЗ) расположен в юго-западной части Валдайской возвышенности в пределах главного Каспийско-Балтийского водораздела Русской равнины ($56^{\circ}26' - 56^{\circ}39'$ с. ш., $32^{\circ}39' - 33^{\circ}01'$ в. д.) – подтаёжная подзона тайги (рис. 1). Площадь заповедника 24 415 га. Территория представляет собой типичные моренные ландшафты Верхневолжского региона. В структуре растительного покрова преобладают коренные леса: еловые (46%), сосновые (9%) и черноольховые (1%). Олиготрофные и осоковые мезотрофные болота занимают 4% площади заповедника. Производные леса из берёзы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.), осины и ольхи серой образовались в результате ветровалов, распада перестойных древостоев, и отчасти рубок в период ликвидации заповедника в 1951–1961 г. Они занимают около 40% территории заповедника [Структура и продуктивность..., 1973]. На один квадратный километр площади заповедника приходится около 0.75 км лесных речек и ручьёв. Их большая часть входит в бассейн р. Тюдумы.

В 1936–1937 гг. на территории заповедника были выпущены 4 пары бобров из Воронежского заповедника [Korablev et al., 2011; Кораблёв и др., 2012]. Размещение поселений и численность бобров за 1936–2001 гг. приведены по материалам Летописи Природы Центрально-Лесного заповедника. Архивные данные из

Летописи природы за 1936–2001 гг. были предварительно обработаны и представлены для анализа Бобровым В.В. Данные за 2001–2010 гг. взяты из работы [Korablev et al., 2011].

Приокско-Тerrasный заповедник (ПТЗ) расположен на левом берегу Оки в Московской области (54°51′ – 54°55′ с. ш., 37°34′ – 37°41′ в. д.) и находится на стыке подтаёжной зоны тайги и подзоны широколиственных лесов. Площадь заповедника – 4945 га, из которой 93% занято лесами, преимущественно средневозрастными. Преобладают сосняки (*Pinus sylvestris* L.) (40%) и березняки (*Betula pendula* Roth, *Betula pubescens* Ehrh.) (35%). Из других лесобразующих пород заметную роль играют осина, ель, дуб (*Quercus robur* L), липа (*Tilia cordata* Mill) и чёрная ольха. Луга составляют 1.5% территории. До организации заповедника его территория подвергалась интенсивному антропогенному воздействию, что вместе с биотопической неоднородностью территории определяет высокую мозаичность современного растительного покрова заповедника [Атлас..., 2005]. Гидрологическая сеть на территории заповедника представлена речками, озёрами и болотами. Главные водотоки пересекают заповедник с севера на юг. Это – две лесные речки с системой логов и лощин с ручьями. Одна из них – Пониловка длиной около 6 км, другая – Таденка имеет протяжённость 8.7 км, из которых 6.5 км она протекает по заповеднику. В бассейне р. Таденки сейчас обитает 60–85% поголовья бобров заповедника [Речной бобр..., 2012].

В 1948 г. после почти 400-летнего отсутствия [Смирнова и др., 2000] в её среднем течении выпущены 2 пары бобров из Воронежского заповедника. Анализ динамики численности бобра здесь проведён по данным мониторинга с 1948 по 2010 г. Подробное описание методики сбора учётных данных и частичный анализ материалов представлены в ряде публикаций [Завьялов и др., 2010; Петросян и др., 2012б; Речной бобр..., 2012].

Окский заповедник (ОЗ) расположен в центральной части европейской территории России в юго-восточной части Мещёрской низменности (54°40′ – 55°0′ с. ш. и 40°35′ – 41°0′ в. д.).

Площадь его 55 744 га. Кроме типично задровых ландшафтов Мещёрской низменности в территорию заповедника входит долинный комплекс р. Оки. Ока – основа гидросети заповедника. Другие важные компоненты – р. Пра, впадающая в Оку, многочисленные пойменные старицы и внепойменные озёра. Заповедник лежит на юге полосы подтаёжных лесов, но растительность выпадает из зонального ряда. Леса, в основном, сосновые, в заболоченных низинах заменяются черноольшаниками и березняками, а вдоль рек – дубравами [Панкова, 2012а, 2012б]. Старичные водоёмы поймы Оки богаты водной растительностью, по берегам – обширные заросли ивняков [Заповедники..., 1998].

В 1937–1940 гг. в 3 пойменные озера выпущено 23 бобра из Воронежского заповедника [Кудряшов, 1975]. Для анализа мы использовали данные мониторинга численности бобров с 1949 по 2010 г. Результаты первичного анализа с помощью классических моделей были опубликованы ранее [Горяйнова и др., 2011; Речной бобр..., 2012].

Хопёрский заповедник (ХЗ) расположен в лесостепном Прихопёрье, приуроченном к юго-восточной части Окско-Донской низменности (50°42′ с. ш., 42°00′ в. д.). Площадь заповедника 16.2 тыс. га. Он вытянут вдоль р. Хопёр в его среднем течении. Территория заповедника включает низкую (1–3 м над уровнем реки) и высокую (5.5 м) поймы и надпойменную террасу, усложнённые эоловыми процессами, а также возвышенную часть с превышением над уровнем Хопра 70–80 м. Развиты овражно-балочная сеть [Дубравы Хопёрского заповедника..., 1976 а, б]. Преобладающая ширина поймы составляет 2–4 км. В пойме р. Хопёр насчитывается около 400 разных по площади водоёмов, самые крупные из них площадью 14–45 га. Леса занимают 85.7% площади заповедника, преобладают пойменные дубравы – 48.2%, черноольховые леса – 15.8%. На возвышенную часть приходится 15.2% лесопокрытой площади.

В 1937–1939 гг. 22 бобра из Воронежского заповедника были завезены в Хопёрский заповедник [Дьяков, 1975]. Для анализа исполь-

зованы учётные данные 1957–2012 гг., полученные по программе Летописи природы.

Методика определения численности бобров. Для учёта бобров в разных заповедниках применяли три метода: эколого-статистический [Дьяков, 1975], статистический и методике Л.С. Лаврова [1952]. В основе этих методов лежит определение числа жилых поселений в конце учётного года. Численность бобров получали умножением количества жилых поселений на среднее число бобров в поселении. В эколого-статистическом и методе Лаврова жилые поселения относили к одной из 3–4 групп, различающихся по количеству бобров в поселении. Принадлежность бобрового поселения к данной группе определяли или глазомерно по специально разработанной шкале (метод Лаврова), или же путём подсчёта общего количества сгрызенных бобрами стволов деревьев и кустарников и определения суммы «условных кормовых единиц», что в свою очередь было показателем размера поселения [Дьяков, 1975]. Помимо осенних учётов, в Хопёрском и Окском заповедниках результаты учётов корректировали по данным неоднократных отловов бобров [Дьяков, 1975; Кудряшов, 1975]. В Окском и Дарвинском заповедниках количество жилых поселений уточнялось специальными весенними учётами и визуальными наблюдениями [Кудряшов, 1975; Завьялов и др., 2005].

Моделирование динамики численности. Оригинальная параметрическая и дискретная (конечно-разностная) по времени математическая модель динамики численности бобров в зависимости от времени и доступности кормовых ресурсов впервые была представлена в работе [Петросян и др., 2012б]. Потенциальные возможности этой модели были продемонстрированы на примере Приокско-Террасного заповедника. Приведём основные положения этой модели.

1. На изучаемом интервале времени $[0, T]$ общий ресурс $R(t)$ со временем t не изменяется, то есть $R(t) = R = const$.

2. Общий ресурс, как и в работах [Wright et al., 2004; Петросян и др., 2012б] складывается из трёх компонентов

$$R = R^{(a)}(t) + R^{(p)}(t) + R^{(d)}(t)$$

где $R^{(a)}(t)$, $R^{(p)}(t)$ и $R^{(d)}(t)$ соответственно активный, потенциальный и деградированный кормовые ресурсы. Активный ресурс – это ресурс, доступный для потребления бобрами. Потенциальный ресурс – это ресурс, который восстанавливается из деградированного состояния и переходит в активный. Деградированным ресурсом становится истреблённый активный ресурс, затем он переходит в потенциальный.

3. Рекуррентные выражения для определения численности бобров $P(t_k)$ и значения активных $R^{(a)}(t_k)$, потенциальных $R^{(p)}(t_k)$ и деградированных ресурсов $R^{(d)}(t_k)$ в момент времени t_k описаны ранее [Петросян и др., 2012б].

Для определения параметров дискретной модели, стационарных значений динамики численности P_c и ресурсов $R_c^{(a)}$, $R_c^{(p)}$ и $R_c^{(d)}$, а также для анализа устойчивости стационарных решений были использованы методы, представленные в работе [Петросян и др., 2012б]. Коэффициент роста численности в работе определяется как отношение последующей численности к предыдущей (P_{t+1}/P_t) , то есть на фазе роста численности его значение превышает 1. Он оценён как по фактическим данным учёта бобров, так и на основе модели.

Результаты

Оценка параметров и адекватности моделей на основе данных динамики численности. Оценка параметров и адекватности моделей, описывающих динамику численности бобров и состояние кормовых ресурсов, была произведена с помощью специальной программы [Петросян и др., 2012б]. В работе адекватность модели оценивалась на основе коэффициента детерминации R^2 [Афифи, Эйзен, 1982], значения которого лежат в пределах от 0 до 1. Этот коэффициент указывает, какая доля изменчивости численности бобра и ресурсов объясняется (описывается) с помощью системы уравнений (1) (см. Петросян и др., 2012б). Вычисленные значения этого коэффициента по дискретной модели для изученных заповедников варьируют в диапазоне 0.62 до 0.99 (табл. 1).

Таблица 1. Численность бобров P_c , доля активных R_a^c , потенциальных R_p^c и деградированных R_d^c ресурсов в стационарном состоянии системы для изученных заповедников с указанием коэффициента детерминации R^2

Заповедник	P_c	R_a^c	R_p^c	R_d^c	R^2
ЛЗ	25.6	0.14	0.83	0.03	0.97
ДЗ	713.5	0.007	0.45	0.543	0.99
ЦЛЗ	316.7	0.001	0.367	0.632	0.62
ПТЗ	42.28	0.012	0.598	0.39	0.86
ОЗ	474.43	0.4208	0.2791	0.2991	0.73
ХЗ	780.8	0.022	0.429	0.549	0.84

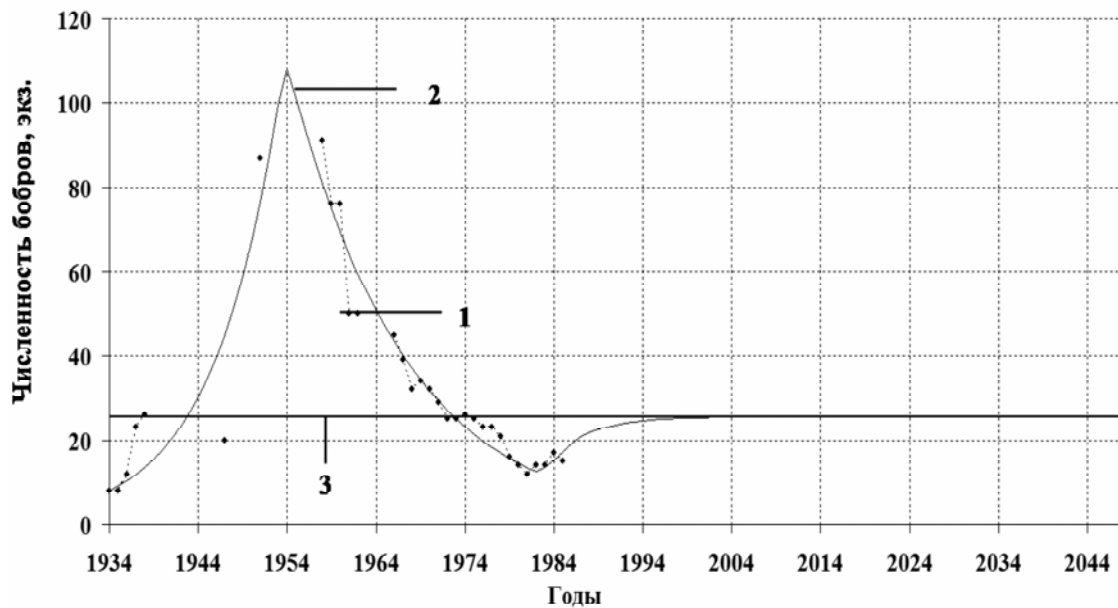


Рис. 2а. Динамика численности бобров Лапландского заповедника (1 – данные мониторинга, 2 – модельные оценки, 3 – стационарная численность).

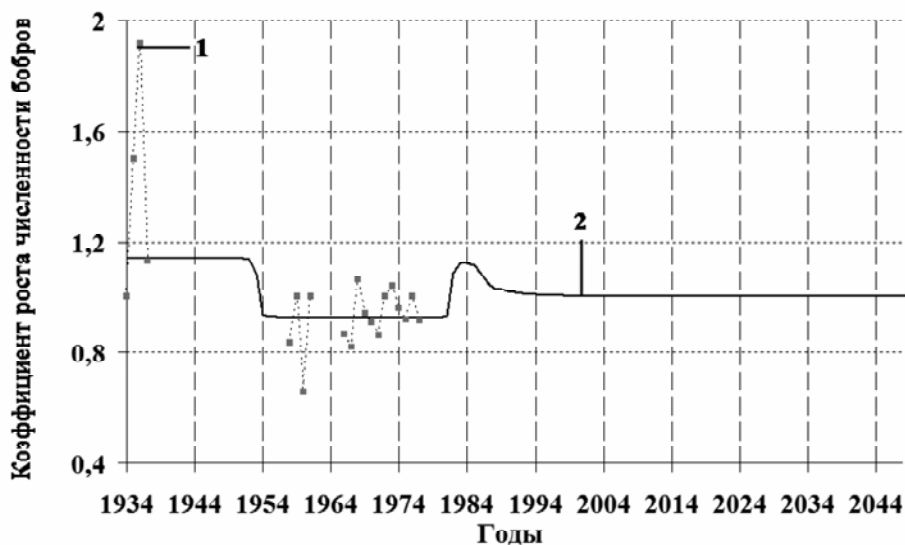


Рис. 2б. Динамика коэффициента роста численности бобров (P_{t+1}/P_t) Лапландского заповедника (1 – коэффициент роста, определённый на основе данных мониторинга, 2 – его модельная оценка)

Полученные значения коэффициента детерминации позволяют сделать вывод, что предложенные модели достаточно адекватно описывают динамику численности бобров, особенно, если учесть относительно большие разбросы фактических данных и отсутствие сведений о численности бобров в некоторые годы. Динамика численности наилучшим образом описывается для Дарвинского заповедника

($R^2=0.99$), наихудшим – для Центрально-Лесного ($R^2=0.62$) (см. табл. 1).

Динамика численности бобров на основе наблюдений и моделирования. Количественная оценка динамики численности бобров и коэффициента её роста во времени для *Ланландского заповедника* представлены на рисунках 2а и 2б. Динамику численности условно можно охарактеризовать тремя разными

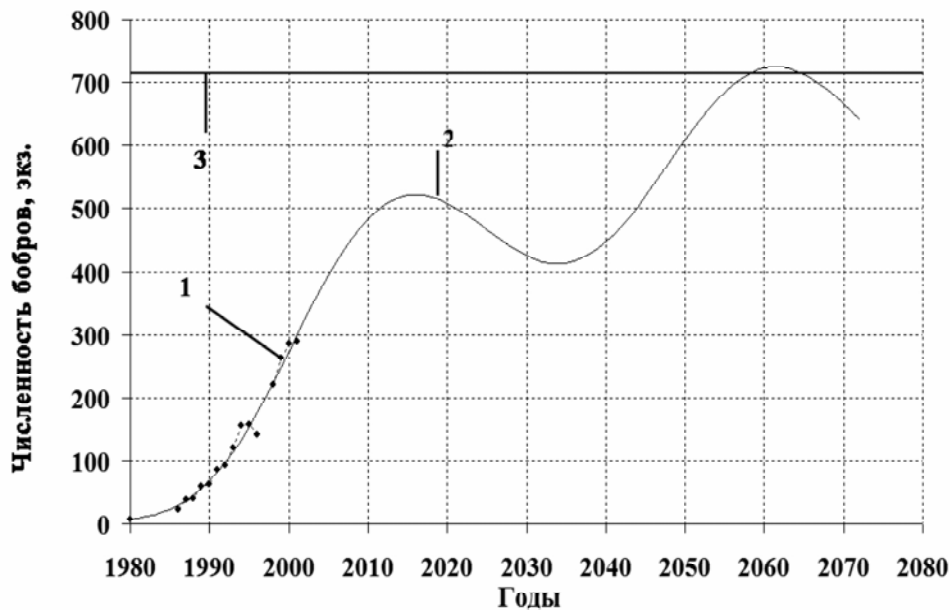


Рис. 3а. Динамика численности бобров Дарвинского заповедника (1 – данные мониторинга, 2 – модельные оценки, 3 – стационарная численность).

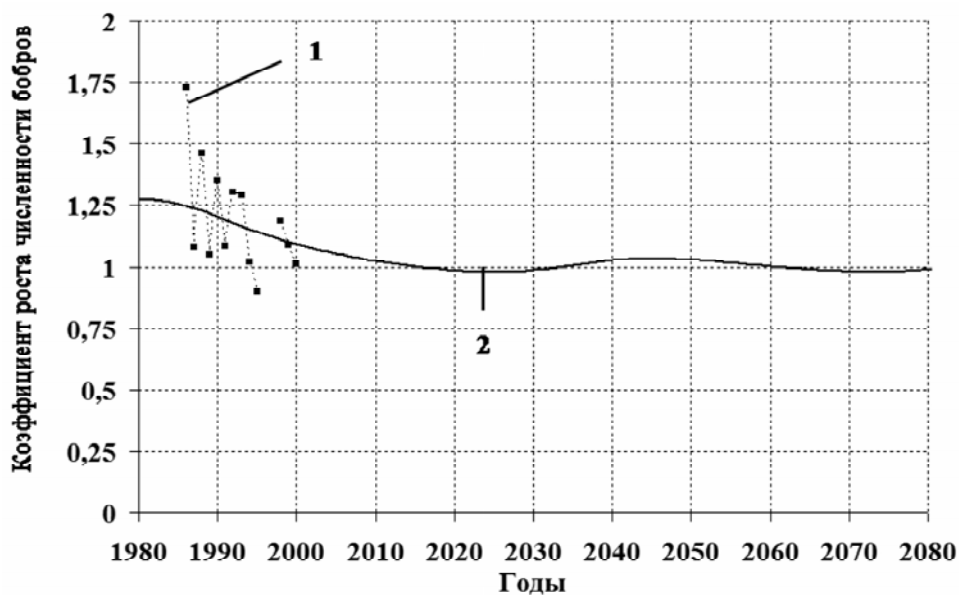


Рис. 3б. Динамика коэффициента роста численности бобров Дарвинского заповедника (1 – коэффициент роста определён на основе данных мониторинга; 2 – его модельная оценка).

временными интервалами. В течение первого: с 1934 до 1954 г. длительностью 20 лет наблюдался монотонный рост до 108 особей. Во второй интервал длительностью 28 лет происходило уменьшение численности до 12. Третий интервал – стабилизация численности при стационарном значении около 26 особей. Коэффициент роста численности для первого интервала в среднем равен 1.14, для второго – 0.95, а для третьего он стремится к стационарному значению 1 (после достижения показателя 1.14 в 1982 г.). Доли активного, потенциального и деградированного ресурсов в стационарном состоянии составляют 14; 83 и 3% (табл. 1). Доля ресурса, находящегося в стадии восстановления (83%), намного превышает таковую в других изученных заповедниках (табл. 1). В сочетании с относительно высокой долей кормов, которые активно используются животными (14%) это позволяет сделать вывод, что низкая численность бобров в основном связана здесь с медленным восстановлением кормов.

Данные динамики численности бобров *Дарвинского заповедника* показывают, что от момента вселения (в конце 1970-х гг.) и до 1987 г. происходил медленный рост численности, сменившийся быстрым ростом в период с 1988 по 2015 г. Модельные оценки показывают, что

дальнейшие изменения численности будут характеризоваться длительной флуктуацией на высоком уровне численности. При этом период квазипериодического колебания составит 47 лет (см. рис. 3а). График динамики коэффициента роста численности показывает, что его значения, достигнув 1.75, начали резко снижаться. По модельной оценке, после 2020 г. ожидаются слабые колебания этого коэффициента относительно 1 (см. рис. 3б). Доли активного, потенциального и деградированного ресурсов в стационарном состоянии составляют 0.7; 45 и 54.3%, соответственно (табл. 1). Динамика численности бобрового населения *Приокско-Тerrasного заповедника* характеризуется стремлением к стационарному состоянию при наличии квазипериодической составляющей с периодами от 14 до 26 лет (см. рис. 4а). Модельные оценки динамики показали, что квазипериодическая составляющая имеет пилообразную форму, причём в каждом периоде первые 6 лет численность бобров возрастает от минимального до максимального значения, а в остальные годы (8–20 лет) уменьшается от максимального до минимального значения (рис. 4а).

На рисунке 4б представлен график изменения коэффициента роста численности бобров. Начиная с 1968 г., динамика коэффициента

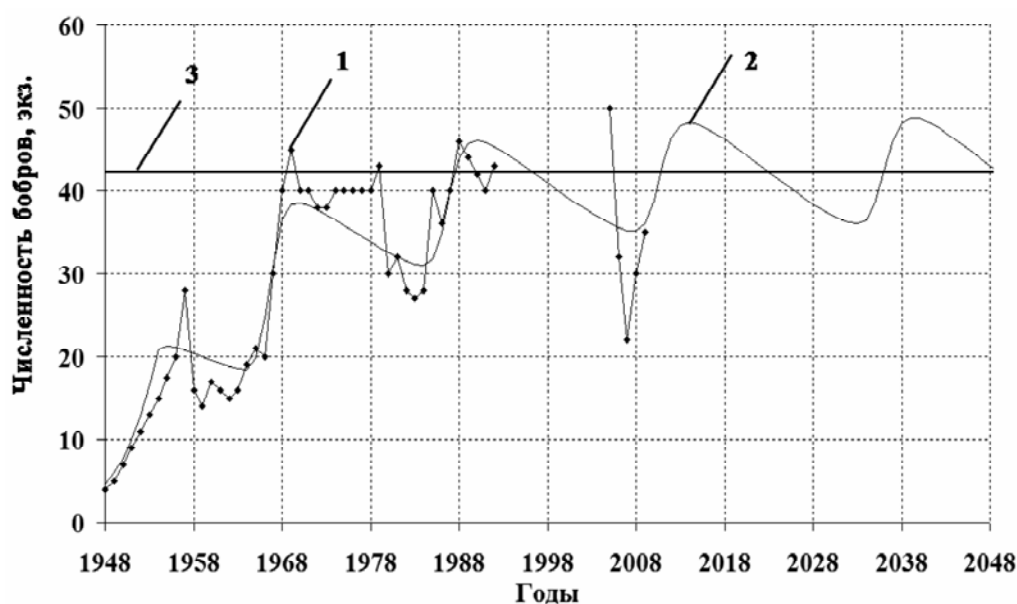


Рис. 4а. Динамика численности бобров Приокско-Тerrasного заповедника (1 – данные мониторинга, 2 – модельные оценки, 3 – стационарная численность) [по Петросян и др., 2012б].

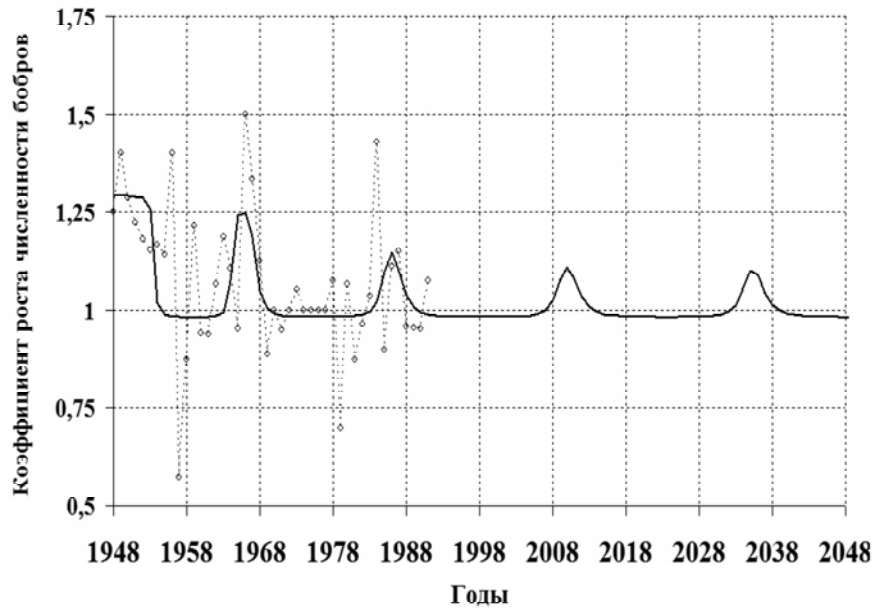


Рис. 46. Динамика коэффициента роста (P_{t+1}/P_t) численности бобров Приокско-Тerrasного заповедника (1 – коэффициент роста, определённый на основе данных мониторинга, 2 – его модельная оценка).

представляет собой квазипериодическую функцию. При этом средняя длительность периода составляет 26 лет. Этот коэффициент имеет максимальное значение ~ 1.1 , минимальное ~ 0.98 . Длительность фаз со значениями большими или равными 1 составляет около 6 лет, а со значениями меньше 1 – 20 лет. Это означа-

ет, что рост численности бобров происходит в 3.3 раза быстрее, чем сокращение. Доли активного, потенциального и деградированного ресурсов составляли 1.2; 59.8 и 39% (табл. 1).

Фактические данные и модельные оценки динамики численности бобров *Центрально-Лесного* заповедника представлены на рис. 5а

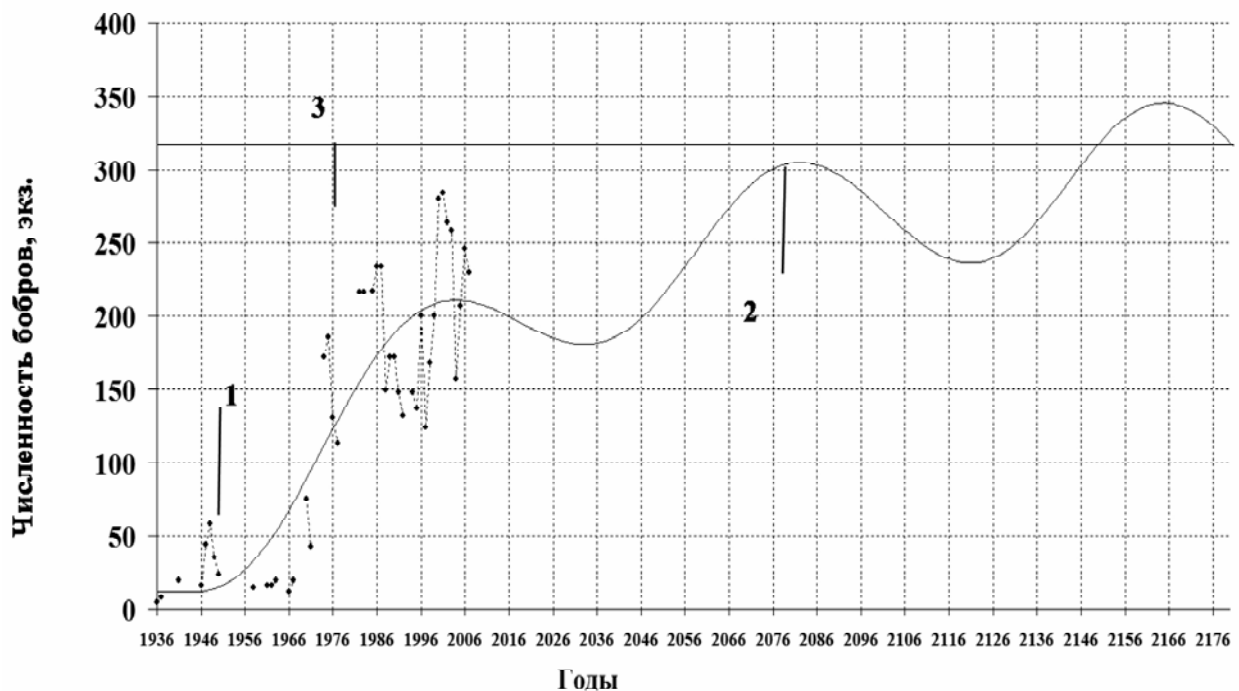


Рис. 5а. Динамика численности бобров Центрально-Лесного заповедника (1 – данные мониторинга, 2 – модельные оценки, 3 – стационарная численность).

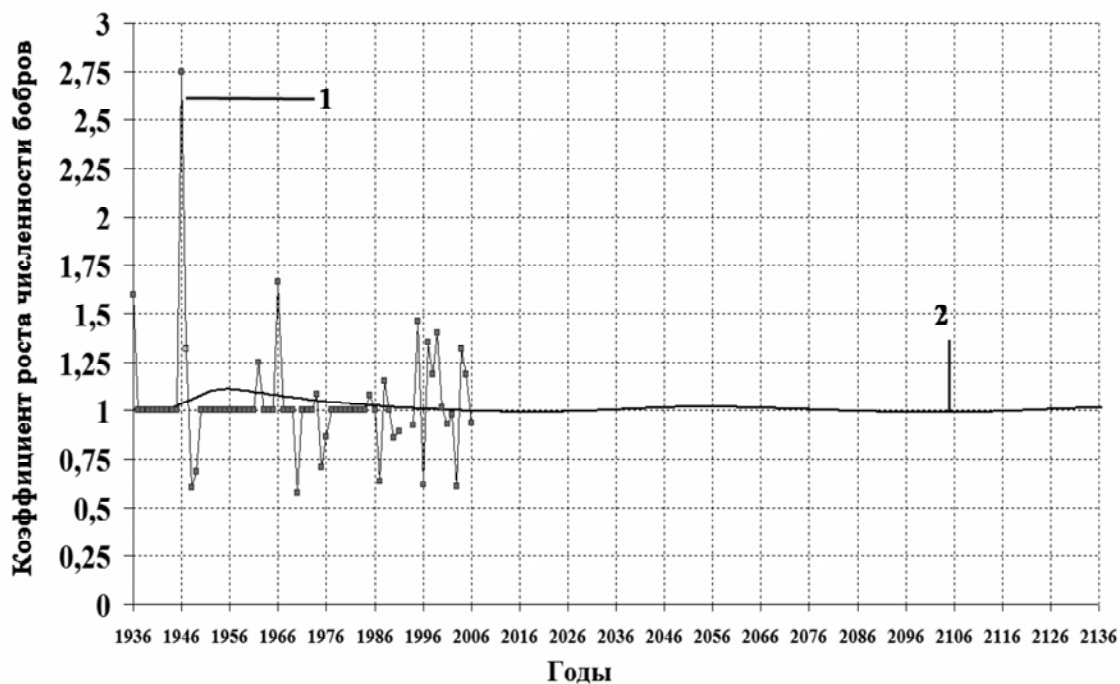


Рис. 5б. Динамика коэффициента роста численности (P_{t+1}/P_t) бобров Центрально-Лесного заповедника (1 – коэффициент роста, определённый на основе данных мониторинга, 2 – его модельная оценка).

и 5б. Медленный рост численности наблюдался с 1936 до 1954 г., затем последовал рост численности до максимального значения в 2001 г. В дальнейшем прогнозируется длительная флуктуация на высоком уровне численности. При этом период квазипериодического колебания составит 84 года (см. рис. 5а).

Анализ динамики коэффициента роста численности показывает, что после достижения этим показателем величины 2.75 в 1946 г. наступает его спад, а затем наблюдаются его слабые колебания относительно 1 (см. рис. 5б). Доли активного, потенциального и деградированного ресурсов в стационарном состоянии составляют 0.1; 36.7 и 63.2%, соответственно (табл. 1). Значение доли активного ресурса – самое низкое из отмеченных для изученных заповедников, а деградированного – самое высокое. Однако низкая доля потенциального ресурса (ещё ниже получено только для Окского заповедника) говорит о быстром его переходе в активное состояние, что благоприятно для бобрового населения.

Результаты мониторинга и модельные оценки динамики численности бобров и коэффициента роста численности на территории *Окского заповедника* представлены на

рис. 6а и 6б. В отличие от других заповедников рост численности бобров здесь описывается логистической кривой с некоторым периодическим колебанием (длительность периода 16 лет) вокруг кривой роста. Другими словами, наша модель выявляет некоторую колебательную составляющую хода численности бобров в заповеднике, одновременно она корректно показывает наличие логистического тренда этой динамики. Для проверки этого утверждения были найдены параметры логистической модели, которая с высокой точностью описывает тренд изменения численности (см. рис. 6в). Параметр адекватности ($R^2=89.42\%$) указывает, что наличие логистического тренда роста численности объясняет эту динамику примерно на 90%. В соответствии с данной моделью (рис. 6в, 1 – кривая), численность популяции на первом этапе довольно быстро растёт, но затем скорость роста популяции замедляется и становится бесконечно малой вблизи величины $K=452$ особей (то есть логистическая кривая асимптотически приближается к стационарному значению). Из этих моделей также следует, что имеющиеся ресурсы (активный и потенциальный) могут обеспечивать долго-

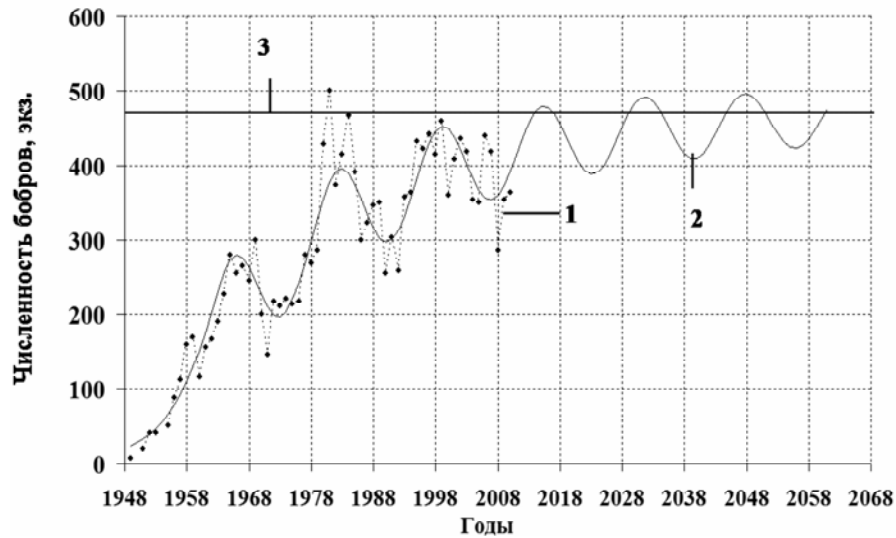


Рис. 6а. Динамика численности бобров Окского заповедника (1 – данные мониторинга, 2 – модельные оценки, 3 – стационарная численность).

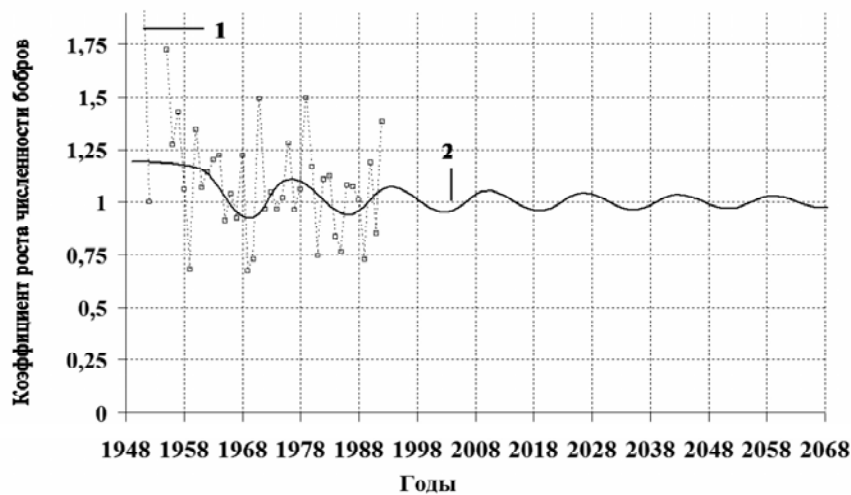


Рис. 6б. Динамика коэффициента роста численности (P_{t+1}/P_t) бобров Окского заповедника (1 – коэффициент роста, определённый на основе данных мониторинга, 2 – его модельная оценка)

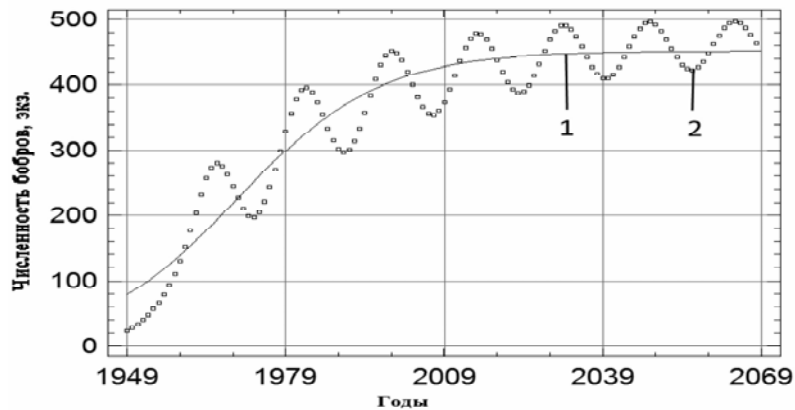


Рис. 6в. Сравнение логистической и дискретной моделей динамики численности бобров Окского заповедника (1 – кривая, описывающая логистический тренд динамики численности $P_k = 451.763 / (1 + \text{EXP}(1.62741 - 0.0742073 * (t_k - 1948)))$; 2 – модельные оценки, полученные с помощью дискретной модели)

временное колебание численности вокруг установленного стационарного значения.

График изменения коэффициента роста численности также указывает, что после определённого колебания этот коэффициент стремится к стационарному состоянию. Доли активного, потенциального и деградированного ресурсов в стационарном состоянии составляют 42; 28 и 30%, соответственно (табл. 1). При этом значение доли активного ресурса выше,

чем для других 5 изученных заповедников, доли потенциального ресурса – самое низкое, а значение доли деградированного – невысокое, превышающее только рассчитанное для Лапландского заповедника. Это ещё раз подтверждает благоприятные для бобров условия существования в Окском заповеднике.

Оценки динамики численности речного бобра для *Хопёрского заповедника* представлены на рис. 7а и 7б. Стабильный рост численности

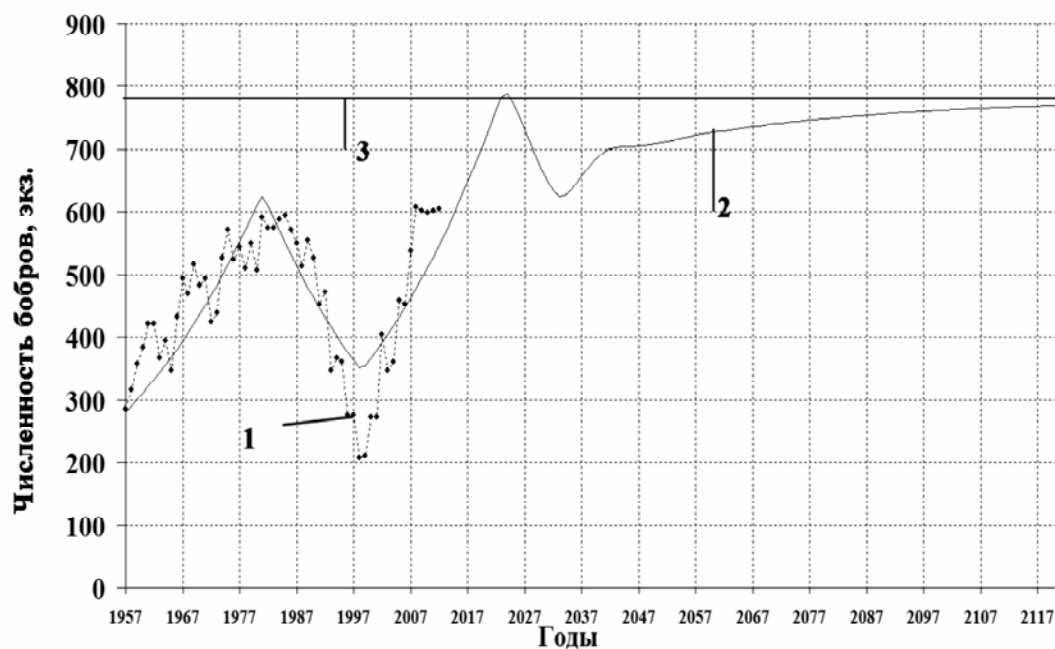


Рис. 7а. Динамика численности бобров Хопёрского заповедника (1 – данные мониторинга, 2 – модельные оценки, 3 – стационарная численность).

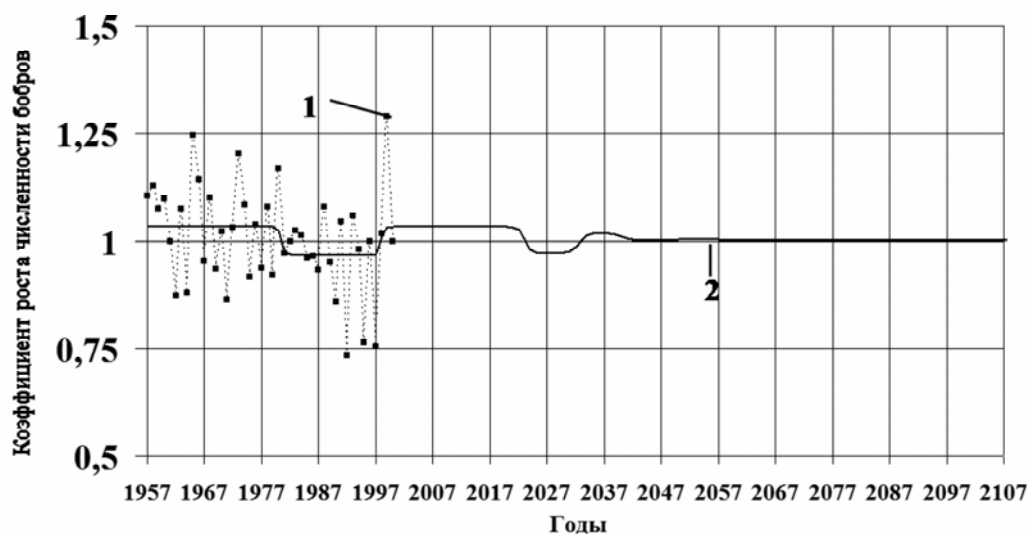


Рис. 7б. Динамика коэффициента роста численности бобров Хопёрского заповедника (P_{t+1}/P_t) (1 – коэффициент роста, определённый на основе данных мониторинга, 2 – его модельная оценка).

Таблица 2. Собственные числа матрицы A , характеризующие стационарные состояния системы (см. формулу 8 по: [Петросян и др., 2012б])

Заповедник	ρ_1	ρ_2	ρ_3	$\max_{i=1,2,3} \rho_i $
ЛЗ	0.01	0.8019	0.3666	0.8019
ДЗ	0.9899–0.131i	0.9899–0.131i	0.9759	0.9989
ЦЛЗ	0.9988+0.07406i	0.9988–0.074i	0.9882	1.0015
ПТЗ	0.9640+0.2868i	0.9640–0.2868i	0.9392	1.0058
ОЗ	0.9166+0.3764i	0.9166–0.3764i	0.9643	0.9643
ХЗ	0.7409+0.2887i	0.7409–0.28876i	0.9732	0.9731

бобра наблюдался до начала 1980-х, затем последовал спад, длившийся до 1997–1998 гг. Спад сменился новым подъёмом и флуктуациями на высоком уровне численности. Анализ динамики с помощью модели (1), показал, что для 1957–2037 гг. характерен 16-летний цикл квазипериодического колебания численности (рис. 7а). График изменения коэффициента роста численности также демонстрирует периодическое колебание (рис. 7б). Доли активных, потенциальных и деградированных ресурсов составляют 2.1; 42.9 и 54.9% (табл. 1).

Анализ устойчивости стационарных решений. Для проведения анализа были вычислены собственные векторы ρ_1, ρ_2, ρ_3 матрицы A (см. формулу 8 [Петросян и др., 2012б]). Эти векторы характеризуют стационарные состояния системы уравнений. Их значения для каждого из заповедников, а также максимальные из них (по модулю) представлены в таблице 2.

Из таблицы 2 видно, что для всех заповедников собственные числа ρ_3 имеют действительные положительные значения, и для большинства заповедников, за исключением Лапландского, находятся собственные числа ρ_1, ρ_2 выраженные комплексно-сопряжёнными числами [Петросян и др., 2012б]. Для Лапландского заповедника все собственные числа – действительные меньше 1, следовательно, стационарное решение устойчивое и периодическая составляющая полностью отсутствует. Решение уравнений динамики численности в других пяти заповедниках имеет периодическую составляющую. Их условно можно разделить на две группы. К первой группе относятся заповедники Дарвинский, Окский и Хопёрский,

для которых стационарные решения устойчивы: максимальные (по модулю) значения собственных чисел по модулю меньше 1 (последний столбик табл. 2). Для Приокско-Террасного и Центрально-Лесного заповедников эти значения больше 1, следовательно, стационарные решения не устойчивы. Однако получено, что в первом приближении неустойчивость стационарного решения достаточно слабая и носит колебательный характер (см. рис. 4а, 5а). Проведённый анализ поведения решения системы уравнений на довольно большом интервале времени (были взяты отрезки времени 1948–2050 гг. и 1936–2136 гг.) показал, что со временем переменные системы стремятся к предельным периодическим функциям.

Обсуждение

В нашей предыдущей работе [Завьялов и др., 2015] была представлена общая концептуальная модель динамики численности бобров при различных сценариях скорости восстановления кормовых ресурсов, однако для получения более детальной картины восстановления численности в различных условиях возникла необходимость проведения дополнительных исследований с применением специальной дискретной модели. Использование предложенной модели важно тем, что в ней учитывается обратная связь животных со средой обитания, позволяющая выявлять квазипериодическую природу динамики, а также строить прогнозные оценки численности на ближайшие 30–50 и более лет. В целом на основе динамики численности бобров, представленной на рисунках 2–7, можно утверждать, что дискретная модель позволяет выявлять общие тенден-

ции и различия динамики численности животных в разных природных условиях.

В данной работе для интерпретации результатов динамики численности бобров кроме эруптивной и логистической моделей, которые достаточно хорошо описаны в литературе, мы выделяем в качестве отдельных типов одноступенчатую и многоступенчатую модели с квазипериодическими колебаниями. Под одноступенчатой моделью с квазипериодическим колебанием мы понимаем такую динамику численности животных, когда после достижения максимального значения наблюдаются колебания численности вокруг этого порогового значения. В случае с динамикой численности ключевых видов одноступенчатая модель показывает быстрое достижение предела возможных изменений (модификации) местообитаний в результате деятельности этих видов и формирования системы обратных связей, препятствующей дальнейшим изменениям среды.

Под многоступенчатой моделью мы понимаем такую динамику численности, когда после достижения первого порогового значения возникают необходимые условия для следующей волны роста численности. В случае с динамикой численности ключевых видов многоступенчатая модель отражает более сложные взаимоотношения животных со своими местообитаниями. Она, видимо, показывает не только современные изменения среды в результате деятельности ключевых видов, но и накопленные последствия деятельности предыдущих поколений, а также отражает большую восприимчивость экосистем к производимым ключевыми видами изменениям.

В *Лапландском* заповеднике (рис. 2а) после вселения бобров в 1934–1937 гг. их численность достигла максимальных значений в 1947–1954 гг. В эти же годы наметились первые признаки трансформации бобровых местообитаний: лучшие бобровые угодья пришли в упадок, сократилась продолжительность непрерывного обитания бобров на одном месте [Катаев, 2011]. Численность бобров снизилась, и в 1970–1980 гг. она не превышала 20 особей. Известно, что в эти годы бобровые семьи,

поселившиеся в окрестностях заповедника, не были обеспечены охраной и постепенно истреблялись браконьерами, тогда как на территории заповедника рост численности бобров сдерживался медленным восстановлением древесно-кустарниковых кормов. В условиях Лапландского заповедника период вегетации короче в 1.7 раза, чем в средней полосе России. При этом основной и почти единственный корм лапландских бобров – кора берёзы (71%) и ивы (27%). В условиях Заполярья берёза в бобровых местообитаниях восстанавливается настолько медленно (50–80 лет), что места бобровых кормёжек получили даже специальное название в языке местных жителей [Катаев, 2011]. Поэтому, в течение 1950–1980 гг. численность снижалась, и это было связано с отсутствием незаселённых бобрами территорий и медленным восстановлением кормовых ресурсов в пригодных местообитаниях. Не вызывает сомнения, что молодняк не находил мест для образования новых поселений. После 1994 г. численность населения бобра находится на стабильно низком уровне (рис. 2а). При наличии ограничений кормовых ресурсов, высокая численность бобра может поддерживаться только за счёт расселения и размножения [Havens et al., 2013]. Последнее в условиях Лапландского заповедника невыполнимо, поэтому местная бобровая популяция не может выйти из стадии депрессии. Этот вывод подтверждается новыми данными Г.Д. Катаева [Kataev, 2015] о стабильно низкой численности бобров Лапландского заповедника. Важно отметить, что в нашей работе для анализа динамики были использованы только материалы за 1934–1985 гг. (табл. 1), данные за более длительный период (1934–2009 гг.) [Катаев, 2011] мы использовали для оценки точности прогнозов. Наш дополнительный анализ с привлечением наблюдений в 1986–2009 гг. показал, что коэффициент детерминации составляет 0.99, то есть дискретная модель с точностью 99% объясняет современную динамику численности. Следует отметить, что для этого заповедника полностью отсутствует периодическая составляющая (см. табл. 2). В целом можно констатировать высокое качество

прогноза динамики численности длительностью не менее 30 лет.

Ранее в литературе неоднократно указывалось, что в большинстве регионов отмечается эруптивный характер динамики численности бобров [Теплов, 1960; Катаев, Брагин, 1986; Дворникова, 1987; Hartman, 1994, 2003; Busher, 2001; Бобрецов и др., 2004]. Такой тип динамики численности бобров отмечен в 2-х районах Швеции: через 34 и 25 лет после реинтродукции бобров скачкообразный рост численности сменился спадом, темпы роста популяций стали отрицательными при плотностях 0.25 и 0.20 колоний/км² соответственно [Hartman, 2003]. В других регионах через 20–25 лет после начала реинтродукции бобров и роста численности происходило её снижение с последующей стабилизацией на уровне 17–23% от максимальной. В Лапландском заповеднике модельная максимальная численность бобров составляет 108 особей, а 17–23% от этой численности составляет 18–25 особей. Можно видеть, что верхняя граница этого интервала соответствует (с ошибкой 4%) стационарному значению – 26 особей (см. табл. 1). Наш анализ, выполненный в более широком диапазоне условий обитания бобров, показал, что эруптивная динамика численности наблюдалась только в случае, когда скорость восстановления кормовых ресурсов низкая, как например, в Лапландском заповеднике.

Из результатов моделирования динамики численности бобра в условиях Дарвинского заповедника численность бобров за первые 20 лет их обитания (1980–2000 гг.) увеличилась с 7 особей до 273 особей, в то время как в условиях Лапландского заповедника за первые 20 лет обитания (1934–1954 гг.) численность увеличилась с 8 до 108 особей, то есть линейная скорость роста численности составила 13.3 особей/год для Дарвинского заповедника и 5 особей/год для Лапландского. После 1986 г. в Дарвинском заповеднике наблюдали ускоренный рост численности бобров, так как они стали активно заселять зону затопления Рыбинского водохранилища, мелиоративные каналы, пруды и участки между некоторыми крупными поселениями на малых реках. В результате, к

концу 2000 г. в районе исследований насчитывалось 91 жилое поселение и 273 особи бобра [Завьялов, 2015]. Наша модель предсказывает достижение первичного максимума численности (около 520 особей) примерно в 2016 г., после чего ожидается следующий многолетний подъём до 720 особей (см. рис. 3а). Важно отметить, что следующая ступень роста численности в значительной степени связана с тем, что многолетняя средообразующая деятельность бобров заметно улучшила условия их обитания в Дарвинском заповеднике. Сооружение многочисленных плотин стабилизировало гидрологический режим малых рек и ручьёв. Создание множества убежищ и путей перемещений (тропы, каналы, «осоковые туннели») позволило бобрам адаптироваться к обитанию в изменчивых условиях зоны затопления Рыбинского водохранилища и даже заселить плавающие торфяные острова [Завьялов и др., 2005; Завьялов, 2015].

Из рис. 4а, 4б видно, что динамика численности бобров *Приокско-Террасного* заповедника характеризуется стремлением популяции к стационарному состоянию при наличии квазипериодической составляющей с периодами от 14 до 26 лет. Ещё до выпуска бобров на территории заповедника было очевидно, что р. Таденка – не самое благоприятное местообитание, тем не менее, бобры были здесь выпущены [Речной бобр..., 2012]. При выпуске малых групп бобров, даже в оптимальных местообитаниях, срок нарастания численности до максимальных значений может растянуться до 40 лет [Zugowski, Kasperzyk, 1988], поэтому, неудивительно, что в условиях р. Таденки он занял около полувека: от вселения в 1948 г. до максимальных значений в 2005 г. Наш анализ показывает, что периодическая составляющая имеет пилообразную форму, причём в каждом периоде колебания первые 6 лет численность бобров возрастает от минимального до максимального значения, а потом уменьшается от максимального до минимального значений. Амплитуда квазипериодических колебаний составляет около 6 особей и имеет слабую тенденцию к увеличению. Эти колебания, по-видимому, обусловлены скоростью восста-

новления древесно-кустарниковых кормов, которые в бассейне Гаденки истощены многолетней эксплуатацией. При первичном заселении ширина зоны заготовки древесно-кустарниковых кормов не превышала 50 м, при многократном повторном заселении и отсутствии крупных хищников зона кормодобывания бобров расширилась до 165 м [Горяйнова и др., 2014]. В целом тип динамики численности бобров Приокско-Террасного заповедника может быть охарактеризован как одноступенчатый с квазипериодическим колебанием.

Из рис. 5а следует, что динамика численности речного бобра в *Центрально-Лесном* заповеднике имеет сложный характер, связанный с действием различных факторов. Бобры были выпущены малыми партиями (5 и 4 особи) в р. Тюдьму с изначально не самыми благоприятными условиями, прессом крупных хищников и небогатыми кормами [Юргенсон, Юргенсон, 1951]. Следующий неблагоприятный фактор связан с ликвидацией заповедника в 1951–1960 гг. и активным браконьерским промыслом в это время. Так, если в 1947 г. на всех водоёмах заповедника насчитывалось 62 бобра, то к 1958 г. их сохранилось только 15–16. Уже после восстановления заповедника, в 1962 г. на р. Тюдьме насчитывалось только 2 поселения и не более 10 бобров [Соловьёв, 1964]. Примерно с 1940 до 1970-х гг. бобры в бассейне р. Тюдьмы были на уровне стабильно низкой численности (около 5 поселений), что соответствовало максимальной ёмкости среды того времени. В 1981–2008 гг. на территории заповедника наблюдали рост численности бобра (рис. 5а). Это сопровождалось накоплением последствий их средообразующей деятельности в результате существенного увеличения числа поселений по всему бассейну р. Тюдьмы [Завьялов и др., 2011]. Кроме того, ёмкость среды значительно увеличилась из-за обширных ветровалов. Бобры получили дополнительный источник корма в виде поваленных ветром крупных осин и берёз. Зарастающие молодняком лиственных пород ветровальные «окна» стали основным местом кормёжки для бобров в бассейне Тюдьмы. Именно значительное катастрофическое разрушение

спелых еловых лесов сделало возможным обитание бобров в верховьях Тюдьмы. Дополнительно, обширные ветровалы временно ограничили перемещения крупных хищников. Например, рыси до ветровалов имели систему регулярно используемых троп, а после них стали избегать труднопреодолимые завалы [Завьялов и др., 2011]. Расчёты на основании модели прогнозируют, что численность бобров вырастет с 211 особей в 2004 г. до 305 особей в 2082 г., а стационарная численность для заповедника в 317 особей может быть достигнута через 100 лет. Согласно модели для Центрально-Лесного заповедника характерна многоступенчатая динамика численности бобров с квазипериодическим колебанием.

В *Окском* заповеднике (рис. 6а) 23 бобра, завезённые в 1937–1940 гг., оказались в благоприятных условиях и стали интенсивно размножаться. Приспособление к местным условиям наблюдалось, прежде всего, в изменении кормового рациона в соответствии с окружающей растительностью, а также в создании разнообразных временных убежищ во время половодья, в том числе и специальных «весенних хаток» [Бородина, 1960]. В отличие от других заповедников здесь наблюдается тренд логистического роста численности, сопровождающийся короткопериодными колебаниями (см. рис. 6в). Это означает, что на начальной стадии развития популяции не было ограничений ни в наличии свободных территорий, ни в кормах [Панков, Панкова, 2015]. С 1943 по 1953 г. плотность населения бобров на р. Пра была низкой (0.34–0.35 поселения/1 км береговой линии), большинство поселений находились в старицах, р. Ока бобры не заселяли. С 1954 по 1969 г. плотность населения на р. Пра увеличилась до 0.4–0.6 поселения/км, доля старичных и русловых поселений сравнялась; появились первые поселения в субоптимальных местообитаниях р. Ока. С 1960 г. начинается падение плотности заселения р. Пра до 0.3–0.1 поселения/км, с последующим восстановлением плотности до прежних значений к 1972 г. С 1973 по 1990 г. процесс освоения стариц р. Пра пошёл на убыль, новые поселения возникали в субоптимальных мес-

тообитаниях Оки. На современном этапе (2007–2014 гг.) процесс освоения новых стариц р. Пра прекратился при плотности населения 0.66–0.83 поселения/1 км. Новые поселения появились на р. Ока, наблюдались случаи зимовки бобров в пессимальных местообитаниях [Панков, Панкова, 2015].

Стабильному росту численности бобров в Окском заповеднике и её длительному поддержанию на высоком уровне способствовали наличие разнообразных водоёмов, возможности для расселения подростяка и стабильная кормовая база. Очередность заселения водоёмов слабо коррелировала с обилием кормов, что объясняется хорошей обеспеченностью бобров травянистыми и древесными кормами практически на всех пойменных водоёмах заповедника [Панков, Панкова, 2015]. Именно поэтому Кудряшов [1975] пришёл к выводу, что внутривидовые механизмы регуляции численности более важны для динамики численности бобров заповедника, чем изменения обилия кормов. Бобры Окского заповедника имеют быстро возобновляемые и обильные древесно-кустарниковые корма (ивняки). Кроме того, они активно используют в пищу макрофиты (*Nuphar lutea*, *Nymphaea candida*, *Sparganium erectum*, *Stratiotes aloides*, *Scirpus lacustris*), обилие которых позволяет бобрам не показываться на поверхности в течение 2.5–3.5 зимних месяцев. При этом они заготавливают на зиму корма, как древесно-кустарниковые, так и из корневищ макрофитов [Панков, Панкова, 2015]. В Окском заповеднике на некоторых водоёмах бобры зимуют непрерывно 50 и более лет [Панкова, 2014]. Всё это объясняет продемонстрированную моделью логистический рост численности с периодическим колебанием вокруг тренда роста (см. рис. 6в).

После реинтродукции бобров на территорию *Хопёрского* заповедника начался быстрый рост их численности. С 1943 г. бобры стали расселяться за пределы заповедника [Зобов, 2005]. Освоение территории заповедника проходило в соответствии с общими закономерностями: в первую очередь заселялись оптимальные местообитания, затем субоптималь-

ные и пессимальные [Жарков, 1969]. В Хопёрском заповеднике для обитания бобров были оптимальны пойменные озёра и затоны р. Хопёр. Поэтому до 1950 г. бобры в основном заселяли именно эти местообитания, и только после того, как все они были заняты, начали заселять русло р. Хопёр и пессимальные местообитания (топи и самые маленькие озёра) [Дьяков, 1975]. Освоение территории и достижение максимальных значений плотности населения в Хопёрском заповеднике, по-видимому, происходило быстрее, чем в Окском. Так, уже в 1976 г. из 154 жилых поселений на пойменных водоёмах было 99 поселений (64%), а в русле р. Хопёр – 55 поселений (36%).

Известно, что, когда численность бобров в 1950 г. достигла 400 особей, заповедник начал их отлов для расселения в другие места. За 1950–1973 гг. из Хопёрского заповедника было вывезено по разным данным от 483 [Кузнецова, 1979] до 616 [Зобов, 2005] или 694 бобра [Чичикин, 1989]. Столь большой объём отловов, по-видимому, быстро компенсировался приростом, поскольку численность и плотность населения продолжали нарастать. Примечательно, что в 1972–1975 гг. среднее количество бобров в одном поселении составляло 4.2–4.9 бобра [Кузнецова, 1979], то есть образовалось значительное количество крупных поселений с молодняком, в силу неизвестных нам причин не имевшим возможности расселения. Вполне вероятно, что отмечавшееся в 1980–1990-е гг. значительное сокращение численности бобров (рис. 7а) было результатом внутривидовых процессов регулирования численности, механизм действия которых для бобров детально описан Кудряшовым [1975] на примере Окского заповедника. Неясно, какую роль в этом снижении численности играли изменения кормовой базы бобров. По крайней мере, ещё в 1970-е гг. Н.Н. Кузнецова [1979] отмечала высокую обеспеченность хопёрских бобров кормами. По её наблюдениям, бобры не покидали водоёмы с обеднённой древесно-кустарниковой растительностью, благодаря обилию водно-болотных травянистых растений [Кузнецова, 1979]. Численность бобрового населения достигла своего макси-

муна в 1986 г. (рис. 7а). Квазипериодическая составляющая с 16-летним периодом может быть связана с действием двух факторов: а) внутривидовых: накопление в родительских поселениях взрослых, но не размножающихся животных, не имеющих мест для расселения, и б) периодическое повторение особенно сильных (или продолжительных) весенних паводков на р. Хопёр, приводящих к «переформатированию» пойменных водоёмов (образованию новых или гибели старых).

Обобщение результатов модельных оценок позволило выделить общие характерные черты и различия динамики численности в зависимости от функциональных и случайных факторов. Предлагаемая концептуальная модель долговременной динамики численности бобровой популяции имеет наглядную интерпретацию для различных скоростей восстановления кормовых ресурсов в различных регионах.

При медленном темпе восстановления кормов (на северной периферии ареала, Лапландский заповедник) динамика численности характеризуется кратковременной вспышкой численности с дальнейшим спадом и стремлением к стабильному стационарному значению. Этот вывод подтверждается как модельными оценками, так и данными мониторинга 1986–2009 гг. [Катаев, 2011]. Низкая численность животных здесь обусловлена интенсивным изъятием бобром основных кормовых пород в древостоях и крайне медленным их восстановлением. Например, в работе Г.Д. Катаева [2011] отмечается, что к 1986 г. кормовые и защитные ресурсы р. Чуна подошли к порогу истощения настолько, что бобры её оставили и не осваивали 15 лет. Этот тип динамики можно отнести к эруптивному (*I тип*), который был описан и в других работах [Теплов, 1960; Катаев, Брагин, 1986; Дворникова, 1987; Hartman, 1994, 2003; Busher, 2001; Бобрецов и др., 2004].

Второй тип динамики численности (*II тип – одноступенчатая модель с квазипериодическими колебаниями*) отмечен в Приокско-Террасном заповеднике. Изменение численности бобра здесь характеризуется стремлением к стационарному состоянию при наличии ква-

зипериодической составляющей с периодами от 14 до 26 лет. Как и в других заповедниках, здесь наблюдали постепенное накопление различных бобровых сооружений и их фрагментов, которые улучшают для бобров качество среды их обитания, но не столь существенно, как для заповедников с двухступенчатым типом роста численности. Квазипериодичность динамики в Приокско-Террасном заповеднике объясняется расширением бобрами зоны кормодобывания и многократным вселением в ранее использованные местообитания с восстановившейся растительностью [Завьялов и др., 2016]. Этот тип динамики принципиально отличается от наблюдавшегося в Лапландском заповеднике, где темп восстановления кормовых ресурсов очень низкий. Приокско-Террасный заповедник отличается и от Центрально-Лесного, где квазипериодичность динамики связана с обширными ветровалами и существенным увеличением ёмкости среды обитания по мере накопления различных бобровых сооружений.

При высокой скорости возобновления кормов возможны длительные флуктуации на высоком уровне численности. Такой тип (*III тип – многоступенчатая модель с квазипериодическими колебаниями*) динамики численности животных был показан для Дарвинского, Центрально-Лесного и Хопёрского заповедников. Из этих трёх заповедников только в Хопёрском при вселении бобров были оптимальные для них местообитания (обилие корма, убежищ и незаселённых водоёмов) [Дьяков, 1975]. Местообитания Дарвинского и Центрально-Лесного заповедников изначально были пессимальными (сильные колебания уровня воды на побережье Рыбинского водохранилища в Дарвинском заповеднике и мелкая пересыхающая и перемерзающая река с малым количеством корма и обилием крупных хищников в Центрально-Лесном) [Завьялов и др., 2011; Завьялов, 2015]. Однако бобры своей многолетней средообразующей деятельностью, а в Центрально-Лесном ещё и ветровалы, заметно изменили и улучшили условия обитания. В результате стала возможна вторая ступень подъёма численности. Наличие вто-

рой ступени подъёма численности бобра отличается от многих других видов-вселенцев, поскольку динамика его численности в значительной степени определяется мощной преобразующей деятельностью и, как следствие, интегральным увеличением ёмкости среды.

Динамика численности бобра в Окском заповеднике характеризуется *логистическим трендом роста и периодической колебательной составляющей* (16 лет) вокруг него (*IV min*). Такой тип формируется при отсутствии ограничений на доступные кормовые ресурсы. Из ряда изученных заповедников он отмечен только в одном.

Представленные четыре типа моделей хорошо интерпретируются долей потенциальных ресурсов. Для динамики численности эруптивного типа этот показатель составлял 83%, одноступенчатой модели – 60, многоступенчатой – 36–45, логистического роста – 28%.

Заключение

Представлена математическая модель динамики численности популяции бобров на протяжении многих десятилетий начиная от вселения, с учётом доступности и скорости восстановления ресурсов. Модель реализована на примере Лапландского, Дарвинского, Приокско-Тerrasного, Центрально-Лесного, Окского и Хопёрского заповедников, расположенных в Европейской России на севере, юге и в центре ареала бобра. Обобщение результатов модельных оценок позволило выделить общие характерные черты и различия динамики численности в зависимости от функциональных и случайных факторов. Для изученных заповедников выделено несколько стадий развития популяций. Первые две характеризуют рост численности на первых этапах реинтродукции бобров. В пессимальных местообитаниях эти стадии могут растягиваться до 40 лет. Реализация последующих стадий зависит от скорости восстановления кормовых ресурсов, от накопления результатов средообразующей деятельности бобра, а также ряда других факторов. Результирующий итог может варьировать: повторный подъём численности, логистический рост, стабилизация на среднем или низком уровне чис-

ленности. При этом на кривую, отражающую общий характер изменения численности, как правило (в нашем анализе за исключением одного заповедника, расположенного на северной периферии ареала бобра), накладываются колебательные процессы. Предлагаемая концептуальная модель долговременной динамики численности бобровой популяции имеет наглядную интерпретацию для различных скоростей восстановления кормовых ресурсов.

При низких скоростях восстановления и ограниченном количестве доступного ресурса справедлив *первый тип* эруптивной динамики, то есть динамика численности характеризуется кратковременной вспышкой численности с дальнейшим спадом и стремлением к стабильному стационарному низкому значению. Он отмечен в Лапландском заповеднике, где скорость возобновления изъятых бобром древостоя, крайне мала. *Второй тип* хода численности: *одноступенчатая модель с квазипериодическими колебаниями*, характеризуется стремлением к достигнутому за первую волну подъёма уровню численности при наличии квазипериодической составляющей. Его наблюдали в пессимальных (мелководная река, бедность травянистых и быстрое истощение древесно-кустарниковых кормов) местообитаниях Приокско-Тerrasного заповедника. При высокой скорости возобновления кормов возможен значительный рост численности. Такой тип динамики численности – *третий: многоступенчатая модель с квазипериодическими колебаниями* – был показан для бобровых популяций Хопёрского, Дарвинского и Центрально-Лесного заповедников. Важно, что возможность второй волны роста численности (II ступень) связана с изменениями ёмкости среды, в том числе за счёт многолетней средообразующей деятельности бобров, заметно улучшающей их условия обитания в этих заповедниках. *Четвёртый* тип динамики – *логистический рост численности до высокого уровня с периодической колебательной составляющей* – отмечен в Окском заповеднике. Он характеризуется стремлением к стационарному состоянию при отсутствии ограничений на доступные кормовые ресурсы.

На основе литературных данных и собственных наблюдений мы предполагаем, что эти четыре типа поведения динамики, по-видимому, будут отмечаться и в других частях обширного ареала бобра, сформировавшегося к настоящему времени на территории России.

Проведённый анализ наличия стационарных решений показал, что динамика численности бобров во многих заповедниках характеризуется устойчивостью (см. табл. 1). Лишь для Лапландского заповедника устойчивое стационарное решение и периодическая составляющая полностью отсутствуют. Популяции бобров остальных пяти заповедников можно разделить на две группы. К первой группе относятся заповедники Дарвинский, Окский и Хопёрский, для которых стационарные решения моделей динамики численности бобров устойчивы. Для Приокско-Тerrasного и Центрально-Лесного заповедников стационарные решения не устойчивы. Однако проведённый анализ поведения динамики на достаточно большом интервале времени 1948–2050 гг. и 1936–2136 гг. показал, что с течением времени переменные системы стремятся к предельным периодическим функциям. Отсюда следует, что модели предсказывают долговременное устойчивое существование бобровых популяций при условии их естественного развития.

Проведённое модельное исследование динамики численности речного бобра, конечно, имеет ряд ограничений, связанных с особенностями территории, ходом инвазионного процесса и с возможностью вселения или выселения части бобров, однако, оно позволяет получить количественную характеристику процесса восстановления бобров в разных регионах России. Анализ долговременной динамики численности речного бобра даёт возможность не только сделать прогноз о будущем самих бобровых популяций, но также помогает понять направление и масштабы тех изменений в гидрологии, почвах, растительном покрове и животном населении, которые можно ожидать, учитывая мощную преобразующую деятельность бобра.

Исследование выполнено за счёт гранта Российского научного фонда (проект №16-14-10323).

Литература

- Атлас карт Приокско-Тerrasного заповедника / Ред. М.В. Бобровский, М.Н. Брынских. Пушино: Биопресс, 2005. 63 с.
- Афифи А., Эйзен С. Статистический анализ: подход с использованием ЭВМ. М.: Мир, 1982. 486 с.
- Бобрецов А.В., Нейфельд Н.Д., Сокольский С.М., Теплов В.В., Теплова В.П. Млекопитающие Печоро-Ильчского заповедника. Сыктывкар: Коми книжное изд-во, 2004. 464 с.
- Бобровский М.В. Лесные почвы Европейской России: биотические и абиотические факторы формирования. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 359 с.
- Борисов Б.П. Бобр (*Castor fiber* L., 1758). // В кн.: Государственное управление ресурсами. Охота и охотничьи ресурсы Российской Федерации. Специальный выпуск. Пермь: Молодая Гвардия, 2011. С. 65–67.
- Бородина М.Н. О методах хозяйственного использования речного бобра в связи с особенностями его экологии // Труды Окского гос. заповедника. Вып. 3. Вологда: Книжное изд-во, 1960. С. 41–76.
- Горайнова З.И., Кацман Е.А., Завьялов Н.А., Хляп Л.А., Петросян В.Г. Оценка древесно-кустарниковых кормов речного бобра (*Castor fiber* L.) и изменение стратегии кормодобывания при их истощении. Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 3. С. 27–45. Перевод: Goryainova, Z.I., Katsman, E.A., Zavyalov, N.A., Khlyap, L.A., Petrosyan, V.G. Evaluation of tree and shrub resources of the Eurasian beaver (*Castor fiber* L.) and changes in beaver foraging strategy after resources depletion. Russian Journal of Biological Invasions. 2014. 5 (4). P. 242–254.
- Горайнова З.И., Петросян В.Г., Завьялов Н.А., Панкова Н.Л. Модели динамики численности локальных популяций речного бобра (*Castor fiber* L.) // Математическое моделирование в экологии. Материалы Второй Национальной конференции с международным участием (23–27 мая 2011 г.). Пушино: ИФХиБПП РАН, 2011. С. 78–80.
- Гревцев В.И. Ресурсы бобров в России: современные тенденции и региональные проблемы использования // Исследования бобров в Евразии: Сборник научных трудов / ГНУ ВНИИОЗ им. проф. Б.М. Житкова РАСХН. Киров, 2011. Вып. 1. С. 35–39.
- Дворникова Н.П. Динамика популяций и биоценологическая роль речного бобра на Южном Урале: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16. Свердловск, 1987. 23 с.
- Дёжкин В.В., Дьяков Ю.В., Сафонов В.Г. Бобр. М.: Агропромиздат, 1986. 256 с.
- Дубравы Хопёрского заповедника. Ч. 1. Условия местопроизрастания насаждений / Ред. Р.И. Дерюжкин. Воронеж: Изд-во ВГУ, 1976а. 136 с.
- Дубравы Хопёрского заповедника. Ч. 2. Современное состояние пойменных насаждений / Ред. Р.И. Дерюжкин. Воронеж: Изд-во ВГУ, 1976б. 104 с.
- Дьяков Ю.В. Методы и техника количественного учёта речных бобров. // Труды Воронежского гос. заповед-

- ника. Вып. 21. Т. 1. Воронеж: Центрально-Чернозёмное кн. изд-во, 1975. С. 160–175.
- Жарков И.В. Восстановление запасов бобра // Труды Воронежского гос. заповедника. Вып. 16. Воронеж: Центрально-Чернозёмное кн. изд-во, 1969. С. 10–51.
- Жарков И.В., Соколов В.Е. Речной бобр (*Castor fiber* Linnaeus, 1758) в СССР // Acta Theriologica. 1967. Vol. 12. №3. P. 27–46.
- Завьялов Н.А. Средообразующая роль обыкновенного бобра (*Castor fiber* L.) в Европейской части России // Труды Государственного природного заповедника «Рдейский». Вып. 3. Великий Новгород, 2015. 320 с.
- Завьялов Н.А., Альбов С.А., Петросян В.Г., Хляп Л.А., Горайнова З.И. Инвазия средообразователя – речного бобра (*Castor fiber* L.) в бассейне р. Таденки (Приокско-Террасный заповедник) // Российский журнал биологических инвазий. 2010. №3. С. 39–61. Перевод: Zav'yalov N.A., Al'bov S.A., Petrosyan V.G., Khlyap L.A., Goryainova 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. No. 4. P. 267–281.
- Завьялов Н.А., Альбов С.А., Хляп Л.А. Мобильность поселений и элементов сигнального поля бобров (*Castor fiber* L.) на р. Таденке (Приокско-Террасный заповедник) // Зоологический журнал, 2016. Т. 95. № 5. С. 584–596.
- Завьялов Н.А., Артаев О.Н., Потапов С.К., Петросян В.Г. Бобры (*Castor fiber*) Мордовского заповедника: история развития популяции, современное состояние и их дальнейшие перспективы // Российский журнал биологических инвазий. 2015а. № 2. С. 20–45. Перевод: Zav'yalov N.A., Artaev O.N., Potapov S.K., Petrosyan V.G. Beavers (*Castor fiber*) of the Mordovskii Nature Reserve: Population Development History, Current State, and Prospects // Russian Journal of Biological Invasions. 2015. Vol. 6. No 3. P. 148–164.
- 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 биол. 2011. Том 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.
- Заповедники и национальные парки России / Авт-сост. Н.М. Забелина и др. М.: Логата, 1998. С. 61.
- Зобов А.И. Сравнительная характеристика и изучение особенностей бобров Хопёрского заповедника и других регионов // Состояние особо охраняемых природных территорий Европейской части России: Сборник научных статей, посвящённый 70-летию Хопёрского заповедника (пос. Варварино, Воронежская область, 20–23 сентября 2005 г.). Воронеж: Издательство Воронежского университета, 2005. С. 338–343.
- Катаев Г.Д. Бобры *Castor fiber* на северной периферии ареала (Кольский полуостров) // Бюллетень Московского Общества Испытателей Природы. Отдел биологический. 2011. Т. 130, 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.
- Кораблёв Н.П., Пузаченко Ю.Г., Желтухин А.С., Завьялов Н.А. Многолетняя динамика численности реинтродуцированной популяции бобра (*Castor fiber* L.) на охраняемой территории Центрально-Лесного заповедника // Динамика многолетних процессов в экосистемах Центрально-Лесного заповедника: Труды Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника / Ред. А.С. Желтухин. Вып. 6. Великие Луки, 2012. С. 257–271.
- Кудряшов В.С. О факторах, регулирующих движение численности речного бобра в Окском заповеднике // Млекопитающие. Численность, её динамика и факторы их определяющие: Тр. Окского заповедника. Рязань: Моск. рабочий, 1975. Вып. 11. С. 5–124.
- Кузнецова Н.Н. К характеристике хопёрской популяции бобра // Ведение заповедного хозяйства в лесостепной и степной зонах СССР. Воронеж: Издательство Воронежского университета, 1979. С. 106–110.
- Лавров Л.С. Количественный учёт речного бобра методом выявления мощности поселения // Методы учёта численности и географического распространения наземных позвоночных. М.: Изд-во Академии наук СССР, 1952. С. 148–155.
- Лавров Л.С. Современное состояние запасов речного бобра и перспективы ведения бобрового хозяйства в СССР // Труды Воронежского государственного заповедника. Воронеж: Центрально-Черноземное кн. изд-во, 1975. Вып. 21. Т. 1. С. 4–17.
- Лавров Л.С. Бобры Палеарктики. Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 1981. 272 с.
- Огуреева Г.Н., Микляева И.М., Сафронова И.Н., Юрковская Т.К. Карта «Зоны и типы пояности растительности России и сопредельных территорий» (1:8 000 000). М.: Экор Москва, 1999. 2 с.
- Панков А.Б., Панкова Н.Л. О факторах, влияющих на выбор местообитаний речными бобрами *Castor fiber* L. в условиях пойменных угодий Окского заповедника // Труды Окского государственного природного биосферного заповедника. Вып. 33. Рязань: НП «Голос губернии». 2015. С. 108–117.
- Панкова Н.Л. Типология водоёмов Окского заповедника // Труды Окского государственного природного биосферного заповедника. Рязань: НП «Голос губернии», 2012а. Вып. 27. С. 285–314.
- Панкова Н.Л. Характеристика и синтаксономический состав высшей водной растительности Окского заповедника // Труды Окского государственного природного биосферного заповедника. Рязань: НП «Голос губернии», 2012б. Вып. 27. С. 265–280.
- Панкова Н.Л. Структура и динамика растительного покрова водоёмов Окского заповедника // Труды Окс-

- кого государственного природного биосферного заповедника. Рязань: НП «Голос губернии», 2014. Вып. 31. 166 с.
- 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., Голубков В.В., Горяйнова З.И., Завьялов Н.А., Альбов С.А., Хляп Л.А., Дгебуадзе Ю.Ю. Опыт моделирования динамики численности речного бобра (*Castor fiber* L.) в бассейне малой реки Таденки притока Оки (Приокско-Террасный заповедник) // Российский журнал биологических инвазий. №3. 2012б. С. 44–60. Перевод: Petrosyan V.G., Golubkov V.V., Goryainova Z.I., Zav'yalov N. A., Al'bov S.A., Khlyar 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.
- 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.
- Смирнова О.В. Теоретические представления биогеоценологии и популяционной экологии. Кн.1. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / Отв. ред. О.В. Смирнова. М.: Наука, 2004. С. 16–25.
- Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Ханина Л.Г., Бобровский М.В., Коротков В.Н., Евстигнеев О.И. и др. Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России / Ред. Л.Б. Заугольнова. М.: Научный мир, 2000. 196 с.
- Соловьёв В.А. Заметки по биологии речного бобра в Калининской области // Учёные записки Калининского гос. пед. института. Том 31. Кафедра зоологии. Калинин, 1964. С. 123–135.
- Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги / Отв. редактор В.Г. Карпов. Л.: Наука, 1973. 311 с.
- Теплов В.П. Динамика численности и годовые изменения в экологии промысловых животных Печорской тайги // Труды Печоро-Илычского государственного заповедника. Вып. 8. Сыктывкар: Коми книжное изд-во, 1960. 222 с.
- Чичикин Ю.Н. Хопёрский заповедник // Заповедники Европейской части РСФСР. М.: Мысль, 1989. С. 188–208.
- Юргенсон И.А., Юргенсон П.Б. Экологический обзор млекопитающих Центрально-Лесного заповедника и его окрестностей (Итоги за 1931–1950 гг.): Отчёт по НИР / Центрально-Лесной заповедник, 1951. Рукопись № Р-73. 352 с.
- Baskin L.M., Barysheva S.L., Ermolaeva E.Z. Reintroductions of beavers in the southern taiga of Central Eastern Russia // Restoring of European beaver: 50 years of experience / Eds. G.Sjöberg, J.P. Boll. Sofia; Moscow: Pensoft, 2011. P. 113–126.
- Busher P. Long-term demographic patterns of unexploited beaver populations in the United States // Proceedings of the First Euro-American Congress on beaver. Proceedings of the Volzhsko-Kamskiy Nature Reserve. Kazan, 2001. Vol. 4. P. 39–50.
- Cuddington K., Hastings A. Invasive engineers. Ecological Modelling. 2004. 178: 335–347.
- Cuddington K., Hastings A. Balancing the engineer-environment equation: the current legacy // Ecosystem engineers: plants to protists / Eds. K. Cuddington, J.E. Byers, W.G. Wilson, A. Hastings. Amsterdam: Academic Press, 2007. P. 253–274.
- Deng B. Food chain chaos due to junction-fold point // Chaos. September. 2001. Vol. 11. No 3.
- Gurney W.S.C., Lawton J.L. The population dynamics of ecosystem engineers. Oikos, 1996. 76. P. 273–283.
- Halley D., Rosell F., Saveljev A. Population and distribution of Eurasian Beaver (*Castor fiber*) // Baltic Forestry. 2012. 18(1). P. 168–175.
- Hartman G. Irruptive population development of European beaver (*Castor fiber* L.) in southwest Sweden // Lutra. 2003. Vol. 46. No 2. P. 103–108.
- Hartman G. Long-Term Population Development of a Reintroduced Beaver (*Castor fiber*) Population in Sweden // Conservation Biology. 1994. Vol. 8. Issue 3. P. 713–717.
- Havens R.P., Crawford J.C., Nelson T.A. Survival, home range, and colony reproduction of beavers in east-central Illinois, an agricultural landscape // Am. Mid. Nat., 2013, Vol. 169. Д. 17–29.
- Kataev G.D. Long-term observations over re-introduced beavers *Castor fiber orientoeuropaeus* on Kola Peninsula, NW Russia. Beavers – from genetic variation to landscape – level effects in ecosystems: 7-th international Beaver Symposium Book of Abstracts (14–17 September 2015, Voronezh, Russia). Voronezh: Biomik Active, 2015. P. 35
- Korablev N., Puzachenko Y., Zavyalov N., Zheltukhin, A. Long-term Dynamics and Morphological Peculiarities of Reintroduced Beaver Population in the Upper Volga Basin // Baltic Forestry. 2011. 17(1). P. 136–147.
- Wright J.P., Gurney W.S.C., Jones C.G. Patch dynamics in a landscape modified by ecosystem engineers. Oikos, 2004. 105. P. 336–348.
- Zurowski W., Kasperzyk B. Effect of reintroduction of European beaver in lowland of the Vistula basin // Acta Theriologica. 1988. Vol. 33. No 24. P. 325–338.

PATTERNS OF POPULATION DYNAMICS OF EURASIAN BEAVER (*CASTOR FIBER L.*) AFTER REINTRODUCTION INTO NATURE RESERVES OF EUROPEAN PART OF RUSSIA

Petrosyan V.G.^{1*}, Golubkov V.V.², Zavyalov N.A.^{3}, Goryainova Z.I.¹,
Dergunova N.N.¹, Omelchenko A.V.¹, Bessonov S.A.¹, Albov S.A.⁴,
Marchenko N.F.⁵, Khlyap L.A.^{1***}**

¹A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia;

²Federal Research Centre «Information and Management» of the Russian Academy of Sciences, 119333, Moscow, str. Vavilova, 44;

³Rdeyskiy Nature Reserve, Novgorod oblast, 175270 Russia;

⁴Prioksko-Terrasnyi Nature Biosphere Reserve, Moscow oblast, 142200 Russia;

⁵Khoperskiy Nature Reserve, Voronezh oblast, 397418 Russia.

E-mail: *petrosyan@sevin.ru, **zavyalov_n@mail.ru, ***LArodent@inbox.ru

The results of the analysis of Eurasian beaver population dynamics after their reintroduction into the Laplandskiy, Darvinskiy, Central-Forest, Prioksko-Terrasnyi, Okskiy and Khoperskiy reserves, located in the European part of Russia in the northern, southern and central parts of the beaver range, are given. The analysis of the effectiveness of a discrete time model, which takes into account a feedback from the animal feed resource for the quantitative description of the population dynamics in the optimal, suboptimal and pessimal habitats, is demonstrated. It is shown that the patterns of beaver population dynamics can be described by using 4 types of models: irruptive (Laplandskiy Reserve); single-stage with a quasi-periodic oscillation (Prioksko-Terrasnyi Reserve), multiple-stage with quasi-periodic oscillations (Darvinskiy, Central-Forest and Khoperskiy reserves) and by logistic trend of population number change with periodic oscillations around it (Okskiy Reserve). We discuss various biotic and abiotic factors that determine these types of animal population dynamics in the reserves.

Keywords: reintroduction, self-resettlement, Eurasian beaver, ecosystem engineering activity, population dynamics, mathematical model, prognosis.