

ISBN 9785604194836



9 785604 194836 >

БОБРЫ В ЗАПОВЕДНИКАХ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

**БОБРЫ В ЗАПОВЕДНИКАХ
ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ**



Министерство природных ресурсов и экологии Российской Федерации
Государственный природный заповедник «Рдейский»
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н.Северцова РАН
Институт биологии КарНЦ РАН

БОБРЫ В ЗАПОВЕДНИКАХ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

**ТРУДЫ ГОСУДАРСТВЕННОГО
ПРИРОДНОГО ЗАПОВЕДНИКА
«РДЕЙСКИЙ»**

ТОМ 4

ПОД РЕДАКЦИЕЙ Н.А. ЗАВЬЯЛОВА, Л.А. ХЛЯП



г. Великие Луки
2018

УДК 569.322.3:591.5
ББК 28.088лб
Б 72

Рецензенты:

А.В. Крылов — доктор биологических наук,
Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН.

Н.П. Кораблев — доктор биологических наук,
Великолукская государственная сельскохозяйственная академия.

Бобры в заповедниках европейской части России. Труды Государственного природного заповедника «Рдейский». Том 4. / Ред. Н.А. Завьялов, Л.А. Хляп. — Великие Луки: Великолукская типография, 2018. — 538 с.

В монографии впервые обобщены результаты длительных наблюдений за речными (евразийским) и канадскими бобрами. Восстановление речного бобра началось с заповедных территорий, и ныне он широко распространен во многих регионах европейской части России. Представлены материалы многолетних (максимально 85 лет) наблюдений за бобрами, проведенных в 14 заповедниках и 1 национальном парке. Для различных регионов, от северной тайги до лесостепи, проанализирована история становления и современное состояние бобровых популяций, их роль в водных и прибрежных экосистемах, многолетняя динамика численности и её прогноз. Книга имеет множество иллюстраций. Предназначена для научных работников и специалистов в области охраны природы, зоологов, охотоведов, преподавателей и студентов ВУЗов биологического профиля.

Beavers in the reserves of the European part of Russia. Proceedings of State Nature Reserve «Rdeysky». Volume 4. / Eds. N. A. Zavyalov, L.A. Khlyap — Velikiye Luki: Velikiye Luki printing house, 2018. — 538 p.

For the first time in the monograph the results of long-term monitoring of the Eurasian and Canadian beaver are summarized. Eurasian beaver restoration began with protected areas, and now it is widely distributed in many regions of the European part of Russia. The materials of long-term monitoring (max. 85 years) for beavers, carried out in 14 reserves and 1 national park, are presented. For different regions (from northern taiga to forest-steppe), the history of the occurrence and current state of beaver populations, their role in aquatic and riparian ecosystems, long-term population dynamics and its forecast are analyzed. The book is richly illustrated. Designed for scientists, environmental protection specialists, zoologists, hunters, lecturers and students of universities.

Фото на обложке Т.И. Олигер, Н.А. Завьялов.

ISBN 978-5-6041948-3-6

- © Государственный природный заповедник «Рдейский», 2018 г.
- © Институт проблем экологии и эволюции им А.Н. Северцова РАН, 2018 г.
- © Институт биологии КарНЦ РАН, 2018 г.
- © ООО «Великолукская типография» издание, 2018г.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ. Л.А. Хляп, Н.А. Завьялов	5
ЧАСТЬ 1. СОВРЕМЕННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БОБРОВОГО НАСЕЛЕНИЯ НА ООПТ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ	11
БОБРЫ КОЛЬСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ НА ПРИМЕРЕ ЛАПЛАНДСКОГО ЗАПОВЕДНИКА. Г.Д. Катаев	11
ХАРАКТЕРИСТИКА НАСЕЛЕНИЯ КАНАДСКОГО БОБРА КОСТОМУКШСКОГО ЗАПОВЕДНИКА. Ф.В. Фёдоров, П.И. Данилов .	40
МОНИТОРИНГ НАСЕЛЕНИЯ БОБРА (<i>CASTOR FIBER</i>) В НИЖНЕ-СВИРСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ. Т.И. Олигер	52
РЕЗУЛЬТАТЫ ДОЛГОВРЕМЕННОГО МОНИТОРИНГА БОБРОВОГО (<i>CASTOR FIBER</i>) НАСЕЛЕНИЯ РДЕЙСКОГО ЗАПОВЕДНИКА И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ. Н.А. Завьялов	85
БОБРЫ ЗАПОВЕДНИКА «КОЛОГРИВСКИЙ ЛЕС» В.А. Зайцев, М.В. Сиротина, Л.В. Мурадова, О.Н. Ситникова	125
БОБР (<i>CASTOR FIBER</i>) В ПРИОКСКО-ТЕРРАСНОМ БИОСФЕРНОМ ЗАПОВЕДНИКЕ. С.А. Альбов, Л.А. Хляп.	181
БОБРЫ В ОКСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ. Н.Л. Панкова, А.Б. Панков	202
БОБРЫ (<i>CASTOR FIBER</i>) МОРДОВСКОГО ЗАПОВЕДНИКА. Н.А. Завьялов, О.Н. Артаев, В.Г. Петросян	253
ДОЛГОВРЕМЕННАЯ ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ БОБРОВ (<i>CASTOR FIBER</i>) ВОРОНЕЖСКОГО ЗАПОВЕДНИКА И ПРИЧИНЫ, ЕЁ ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ. А.С. Мишин	274
ЧИСЛЕННОСТЬ И РАЗМЕЩЕНИЕ БОБРА (<i>CASTOR FIBER</i>) В ГОСУДАРСТВЕННОМ ПРИРОДНОМ ЗАПОВЕДНИКЕ «ПРИСУРСКИЙ». О.В. Глушенков	297
БОБРЫ (<i>CASTOR FIBER</i>) В НАЦИОНАЛЬНОМ ПАРКЕ «ЧАВАШ ВАРМАНЕ». О.В. Глушенков	311
НАСЕЛЕНИЕ БОБРОВ ХОПЕРСКОГО ЗАПОВЕДНИКА. Н.Ф. Марченко	321
БОБРЫ В ГОСУДАРСТВЕННОМ ПРИРОДНОМ ЗАПОВЕДНИКЕ «ПРИВОЛЖСКАЯ ЛЕСОСТЕПЬ». В.В. Осипов, И.В. Башинский.....	337
АНАЛИЗ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ БОБРОВ И ЕЕ ПРОГНОЗ В ЗАПОВЕДНИКАХ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ. В.Г. Петросян, Н.А. Завьялов, А.С. Мишин, Н.Н. Дергунова, Ф.А. Осипов	354
ЧАСТЬ 2. ВОЗДЕЙСТВИЕ БОБРА НА РАЗНЫЕ КОМПОНЕНТЫ ЭКОСИСТЕМ.....	364
ПРИМЕРЫ ВЛИЯНИЯ БОБРОВ НА ФЛОРУ ХОРОШО ИЗУЧЕННЫХ ОХРАНЯЕМЫХ ТЕРРИТОРИЙ. Н.М. Решетникова	364

ВЛИЯНИЕ БОБРА (<i>CASTOR FIBER</i>) НА СОСТАВ И СТРУКТУРУ НАЗЕМНЫХ СООБЩЕСТВ ЖИВОТНЫХ НИЖНЕ-СВИРСКОГО ЗАПОВЕДНИКА. Т.И. Олигер	383
ФАУНА И ЭКОЛОГИЯ ВОДНЫХ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ (INSECTA: COLEOPTERA) БОБРОВЫХ ПРУДОВ РДЕЙСКОГО ЗАПОВЕДНИКА. А.С. Сажнев, Н.А. Завьялов.....	423
ВОЗДЕЙСТВИЕ СРЕДОПРЕОБРАЗУЮЩЕЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ РЕЧНОГО БОБРА <i>CASTOR FIBER</i> НА СТРУКТУРУ РЫБНОГО НАСЕЛЕНИЯ МАЛОЙ РЕКИ МЕЩЕРСКОЙ НИЗМЕННОСТИ, ОКСКИЙ БАССЕЙН. В.П. Иванчев, Е.Ю. Иванчева	442
ВЛИЯНИЕ СРЕДООБРАЗУЮЩЕЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ РЕЧНОГО БОБРА <i>CASTOR FIBER</i> НА РЫБНОЕ НАСЕЛЕНИЕ ВОДОТОКОВ ГОСУДАРСТВЕННОГО ПРИРОДНОГО ЗАПОВЕДНИКА «ПРИВОЛЖСКАЯ ЛЕСОСТЕПЬ» В.В. Осипов, И.В. Башинский, Ю.Ю. Дгебуадзе.....	453
ЗАКЛЮЧЕНИЕ. Н.А. Завьялов, Л.А. Хляп.	471

ВВЕДЕНИЕ

Книга посвящена бобрам (*Castor fiber*, *C. canadensis*) в заповедниках России.

Русское название речного (обыкновенного) бобра (*Castor fiber* Linnaeus, 1758) до сих пор не устоялось. Известно, что видовая самостоятельность бобров Евразии (*Castor fiber* L., 1758) и Северной Америки (*Castor canadensis* Kuhl, 1820) была достоверно доказана лишь в 1973 г. (Лавров, Орлов, 1973). Однако еще в определителях млекопитающих 1960-х гг., подготовленных ведущими зоологами Советского Союза, говорится о 2 видах, входящих в род *Castor*, а русское название рода и автохтонного вида бобра Евразии дается одинаково: речной бобр (Громов и др., 1963) или бобр (Бобринский и др., 1965). В определителях 2000-х гг. русское название рода – бобры, а бобра Евразии – обыкновенный бобр, как синоним – речной бобр (Павлинов и др., 2002; Млекопитающие..., 2012). Название «речной бобр», видимо, было введено, чтобы отличать от «морского бобра» (калана) и «болотного бобра» (нутрии). А.П. Савельев (2011) предлагает применять название «евразийский бобр», что отражает происхождение и распространение вида, но правильное устоявшееся в мире название «Eurasian beaver» было бы перевести, как «евразийский бобр». В этом издании там, где написано «бобр¹», имеется в виду *Castor fiber*.

Сейчас, когда речной бобр стал во многих регионах европейской части России обычным видом, важно понимать, что к XVII – середине XVIII вв. этот вид в Евразии почти повсеместно исчез. К концу XIX в. сохранилось 11 изолированных друг от друга аборигенных (реликтовых) популяций (фото 1): Норвежская (р. Нид, юг Норвегии), Ронская (нижнее течение, север Франции), Эльбская (среднее течение, Германия), Неманская (среднее течение, граница Польши и Белоруссии), Березинская (р. Березина, правый приток Днепра, в нижнем течении), Сожская (р. Сож – левый приток Днепра, Белоруссия), Украинская (правые притоки Днепра – рр. Уж, Тетерев, Припять, Уборть), Воронежская (левые притоки р. Воронеж – рр. Усмань и Ивница), Кондо-Сосьвинская (рр. Конда, Б. Сосьва, М. Сосьва – Западная Сибирь), Тувинская (р. Азас – Тоджинская котловина), Монгольско-Китайская (рр. Булган и Урунгу близ Синьцзян-монгольской границы) (Кеппен, 1902; Жарков, 1969; Лавров, 1981; Дежкин и др., 1986; Halley, Rosell, 2002; Frosch et al., 2014). Эти 11 популяций – основатели современного бобрового населения, но их роль различна.

Основная часть современного ареала речного бобра простирается от Норвегии до Прибайкалья и Монголии (фото 1), бобр интродуцирован в Приамурье (Сафонов и др., 1983; Олейников, 2011). В Западной Европе, на Кольском полуострове и в азиатской части современный ареал фрагментирован. В европейской части России, начиная от юга Карелии (Данилов и др., 2007; Данилов, 2009), встречается почти повсеместно по подходящим местообитаниям, преимущественно малым рекам лесной зоны, которые в этой полосе образуют довольно густую сеть. В лесостепи и степи бобр обитает по облесенным долинам до устья Дона и Саратовского Заволжья.

В пределах современного ареала речной бобр фаунистически-автохтонный

¹ Кроме статьи Ф.В. Федорова и П.И. Данилова, которая посвящена канадскому бобру *Castor canadensis*.

(нативный) вид, но биоценотически (функционально) его можно считать новым видом. Во многих регионах России он был реинтродуцирован и в дальнейшем самостоятельно расселялся из мест выпуска. Известны и побеги из неволи. Так, бобры, завезенные из Минской губернии в зверинец около с. Рамонь в 1886 г., сбежали в р. Воронеж и, по расследованию В.К. Хлебовича (1938), именно они стали основателями воронежской популяции. Однако, по более поздним представлениям, воронежская популяция имеет аборигенное происхождение (Лавров, 1981 и мн. др.). Происхождение неманской популяции также не достаточно ясно: наряду с отсутствием данных об исчезновении там бобра, имеются сведения о завозах на р. Неман бобров неизвестного происхождения в 1904–1906 гг. и повторно в 1923 г. (Голодушко, 1969; Лавров, 1981). Среди ранних реинтродукций: выпуски бобров в Швеции – 1922 г. (Halleу, Rosell, 2002) и Латвии – 1927 г. (Жарков, 1969). На территории России первый выпуск (реинтродукция) совершен в 1934 г. (Лапландский заповедник). К этому времени бобр почти повсеместно был истреблен и отсутствовал во многих регионах более 100 лет (Жарков, Соколов, 1967; Жарков, 1969). За многие десятилетия (а иногда и столетия) исчезли все атрибуты биологического сигнального поля бобров, а разнообразные компоненты среды обитания (растительность, геоморфологическая структура малых рек и пр.) изменились из-за долгого отсутствия бобров и перестали «носить» в себе следы их воздействия. Бобрам пришлось заново реконструировать территории и включаться в экосистемные процессы, на что уходило 25–30 лет после вселения (Завьялов, 2015; Петросян и др., 2016).

Подробные сведения о расселении бобров в пределах СССР с 1930 по 1964 г. приведены И.В. Жарковым (1969). По 1941 г. было расселено 289 особей в 10 областях европейской части России и в двух областях Западной Сибири, в послевоенный период (с 1946 по 1970 гг.) – более 10 тысяч зверей в 52 областях, краях и автономных республиках России (Лавров, 1946; Жданов, 1963; Сафонов, 1963; Павлов и др., 1973; Бобров и др., 2008). К 1965 г. в РСФСР было выпущено 8479 бобров, из них воронежских – 1791, воронежского происхождения – 2738, белорусских – 3342, белорусского происхождения – 41, смешанного и неизвестно происхождения – 399 и 168 (Жарков, 1969). Состояние бобровых популяций в разных регионах СССР и сопредельных странах к 1975 г. опубликовано в 21 выпуске Трудов Воронежского государственного заповедника. В Приамурье (р. Немта) бобр был завезен из Белоруссии в 1964 г., и обитает по настоящее время (Олейников, 2013). К числу реинтродукций в Азии можно отнести выпуски булганских бобров в реки Ховд (Монголия, 1974–1985 гг.) (Stubbe et al., 1991) и Тэс (граница Монголии и России, 1985, 1988 и 2002 гг.) (Савельев и др., 2014). Не все интродукции бобра были успешными, например, бобры, выпущенные в природном парке «Усть-Вилуйский» в начале XX в., просуществовали несколько лет и исчезли.

Особую роль в восстановлении бобровых популяций сыграли заповедники и другие особо охраняемые природные территории (ООПТ). Именно сюда завозили для реинтродукции первые партии бобров, т.к. только здесь можно было организовать надежную охрану на первых этапах становления бобровых популяций. Именно заповедники стали первичными очагами расселения бо-

бров. В них целенаправленно отлавливали бобров для выпуска в другие регионы, и из них бобры самостоятельного осваивали новые территории. Кроме того, благодаря практике научных исследований в заповедниках и подготовке ежегодных Летописей природы, накапливался бесценный материал о жизни бобров и их влиянии на различные биотические и абиотические компоненты среды.

В 2017 г. с помощью В.Б. Степаницкого и Е.С. Филипповой (Департамент государственной политики и регулирования в сфере охраны окружающей среды Министерства природных ресурсов) в большинство заповедников и национальных парков (НП) федерального значения (исключали те, где обитание бобра не ожидалось) была разслана анкета для оценки современного состояния и мониторинга бобровых популяций. Анкеты пришли из 85 ООПТ, из них в 3 заповедниках и 2 НП встречается канадский бобр, а речной бобр обитает в настоящее время на территории 46 заповедников и 14 НП, встречается вблизи границ НП Югыд Ва (северный Урал), обнаружен на территории заказника «Цимлянский», подведомственной заповеднику «Ростовский», исчез из Астраханского заповедника, куда бобра вселяли в 1940-х гг. (рис. 1).

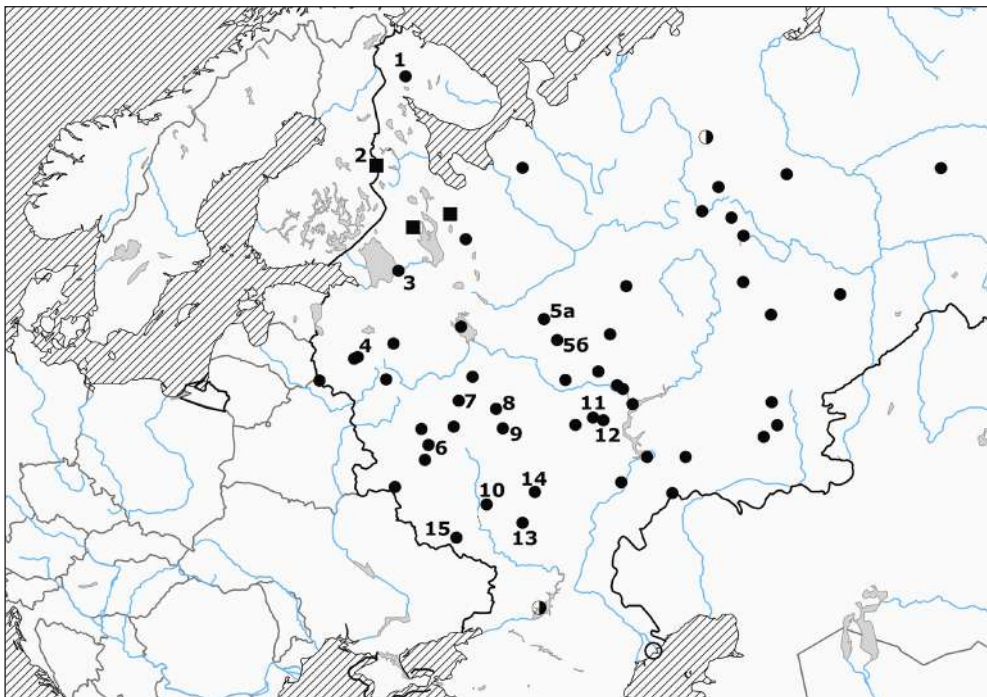


Рис. 1. Бобры в ООПТ России (по материалам анкетирования 2017 г.). ООПТ, в которых обитает канадский бобр (черный квадрат), речной бобр (кружок: полностью черный – присутствует, наполовину черный – встречается вблизи границ ООПТ, белый – был интродуцирован, но исчез). Пронумерованы ООПТ, материалы которых представлены в настоящем сборнике: 1. Лапландский; 2. Костомукшский; 3. Нижне-Свирский; 4. Рдейский; 5. Кологривский лес (а – Кологривский участок, б – Мантуровский участок); 6. Калужские засеки; 7. Приокско-Тerrasный; 8. Окский; 9. Мордовский; 10. Воронежский; 11. Присурский. 12. Чаваш Вармане (НП); 13. Хоперский; 14. Приволжская лесостепь; 15. Белогорье.

Интересные данные получены по времени интродукции бобров в ООПТ (рис. 2). Как аборигенный он обитал на территории 3 заповедников (Воронежский, Малая Сосьва, Азас), и наличие бобра было определяющим при создании этих заповедников. Опыт реинтродукции бобров начат с 6 заповедников: 1934 и 1937 гг. – Лапландский, 1936 – Мордовский и Центрально-Лесной, 1937 – Окский, 1937 и 1938 гг. – Хоперский, 1938 г. – Печоро-Ильчский. Следующий выпуск бобров в заповедники был в 1946 г. (Астраханский) и в 1948 г. (Приокско-Тerrasный, Ильменский и повторно Астраханский). Но в эти годы бобров начали выпускать и в другие места. Например, в 1940 г. бобров выпустили на территории охотничьего заказника в среднем течении реки Керженец, и лишь только в 1993 г. на левом берегу этой реки был организован Керженский заповедник. С середины 1950-х гг. начинается процесс самостоятельного вселения бобров на территории заповедников, который стал более значимым в 1970-1980-х гг.

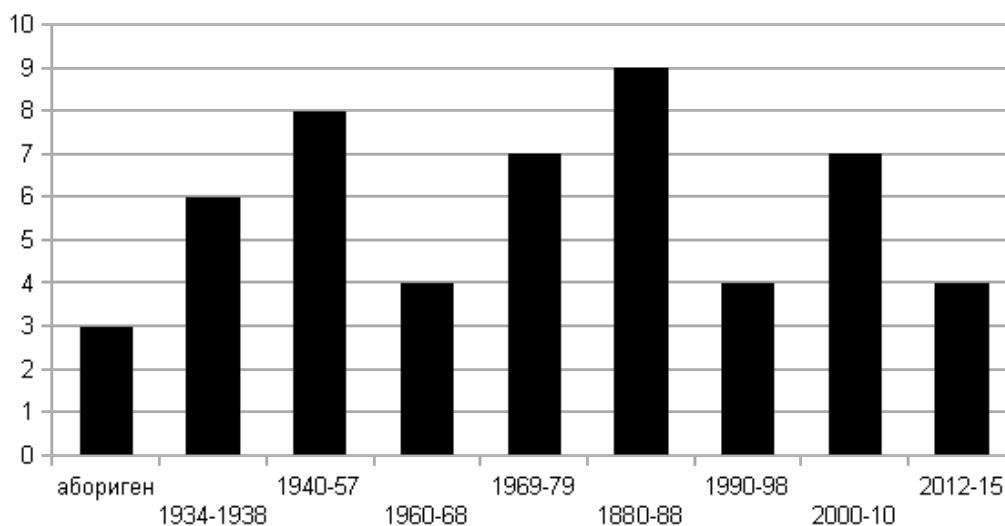


Рис. 2. Сроки вселения бобров в ООПТ по материалам анкетирования (по оси у – количество ООПТ).

Из заповедников азиатской части России бобр впервые появляется в Алтайском – 1988 г., до конца XX в. добавляется Тигирекский (начало 1990-х), Кузнецкий Алатау (1990–1992), Убсунурская котловина (в 1994–1995 гг. участок Хан Дээр-1, а в 1997–1998 гг. – Кара-Холь). Вселение в заповедники или их части продолжается и в последнее десятилетие: 2008 г. – заповедник «Столбы», 2012 г. – Жигулевский и Юганский, 2014–2015 гг. – участок Оруку-Шынаа (Убсунурская котловина), 2014 г. участок «Стенки-Изгорья» (Белогорье).

Таким образом, материалы, полученные из ООПТ, отражают и конкретизируют общую ситуацию с бобрами на территории России: обитание на значительной части речного бобра, его продолжающееся расселение и, местами, исчезновение.

В настоящем сборнике представлены работы, характеризующие как историю развития, так и современную характеристику бобрового населения на

ООПТ европейской части России, и воздействие бобра на разные компоненты экосистем. Представленные работы демонстрируют современный уровень исследований бобров и тесное сотрудничество научных сотрудников ООПТ с институтами РАН и университетами. При подготовке этого сборника решено больше внимания уделить бобрам европейской части России. Во-первых, здесь ареал бобра восстановлен более полно и именно здесь сосредоточена большая часть современного бобрового населения. Во-вторых, в европейской части России есть много заповедников с многолетними рядами наблюдений за бобрами в разных условиях обитания. Накопленный материал уже давно требует его обработки и осмысления. Собранный в единый сборник он обобщает полученные результаты и обозначает перспективы дальнейших исследований и те направления (и территории), которые потребуют большего внимания в будущем.

Благодарности. Выражаем искреннюю признательность всем сотрудникам заповедников и национальных парков, ответивших на вопросы нашей анкеты, а также всем авторам, принявшим участие в написании этой книги. Отдельная благодарность Н.Н. Дергуновой (ИПЭЭ РАН) и Ф.А. Осипову (ИПЭЭ РАН) за перевод аннотаций на английский язык.

Литература

Бобринский Н.А., Кузнецов Б.А., Кузякин А.П. Определитель млекопитающих СССР. М.: Просвещение. 1965. 384 с.

Бобров В.В., Варшавский А.А., Хляп Л.А. Чужеродные виды млекопитающих в экосистемах России / Ред. Дгебуадзе Ю.Ю., Неронов В.М. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2008. 232 с.

Голодушко Б.З. Опыт использования бобра в Белоруссии // Тр. Воронежского Гос. заповедника, в. 16 (Восстановление и рациональное использование запасов речного бобра в СССР Мат-лы Всесоюзн. Совещ.) Воронеж: Центрально-черноземное книжное издательство. 1969. С. 264–274.

Громов И.М., Гуреев А.А., Новиков Г.А., Соколов И.И., Стрелков П.П., Чапский К.К. Млекопитающие фауны СССР / ред. Соколов И.И. М.-Л.: Изд-во Акад. наук СССР. 1963. Ч.1. 638 с.

Данилов П.И. Новые виды млекопитающих на Европейском Севере России. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 2009. 308 с.

Данилов П., Каньшиев В., Федоров Ф. Речные бобры Европейского Севера России. М: Наука. 2007. 197 с.

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

Жарков И.В. Итоги расселения речных бобров в СССР // Тр/. Воронежск. Гос. 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.

Жданов А.П. Расселение и исследование речного бобра в Западной Сибири // Акклиматизация животных в СССР. Материалы конференции по акклиматизации животных в СССР 10-15 мая 1963 г., г. Фрунзе (отв. ред. А. И. Янушевич). Алма-Ата: Изд-во АН КазССР. 1963. С. 94–96.

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.

- Кеппен Ф.П. О прежнем и нынешнем распространении бобра в пределах России // Журнал министерства народного просвещения. Санкт-Петербург: Сенатская типография. 1902. Часть 341. Июнь. С. 330–368.
- Лавров Н. П. Акклиматизация и реакклиматизация пушных зверей в СССР. М: Заготиздат. 1946. 219 с.
- Лавров Л.С. Бобры Палеарктики. Воронеж: Изд-во ВГУ, 1981. 272 с.
- Лавров Л.С., Орлов В.И. Кариотипы и таксономия современных бобров (*Castor*, *Castoridae*) // Зоологический журнал. 1973. Том 52, №5. С. 734–742.
- Млекопитающие России: систематико-географический справочник / Павлинов И.Я., Лисовский А.А. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2012. 604 с.
- Олейников А.Ю. Современное состояние популяций двух видов бобров (*Castor* sp.), акклиматизированных в Хабаровском крае // Исследования бобров в Евразии: сб. науч. тр. / ГНУ ВНИОЗ им. Б.М. Житкова РАН. Отв. ред. А.П. Савельев. Киров: Альфа – Ком. 2011. Вып. 1. С. 79–86.
- Олейников А.Ю. Размещение аборигенных и интродуцированных полуводных млекопитающих на Сихоте-Алине // Российский Журнал Биологических Инвазий. 2013. № 2. С. 35–50.
- Павлинов И.Я., Крускоп С.В., Варшавский А.А., Борисенко А.В. Наземные звери России: справочник-определитель, 2002. М.: Изд-во КМК. 2002. 298 с.
- Павлов М.П., Корсакова И.Б., Тимофеев В.В., Сафонов В. Г. Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР, ч. 1. Киров. 1973. 536 с.
- Петросян В.Г., Голубков В.В., Завьялов Н.А., Горьянова З.И., Дергунова Н.Н., Омельченко А.В., Бессонов С.А., Альбов С.А., Марченко Н.Ф., Хляп Л.А. Закономерности динамики численности речного бобра (*Castor fiber* L.) после его вселения в особо охраняемые природные территории Европейской части России // Российский журнал биологических инвазий. 2016. № 3. С. 66–89.
- Савельев А.П. Исследования бобров в Евразии: успехи и нерешенные вопросы // Исследования бобров в Евразии: сб. науч. тр. / ГНУ ВНИОЗ им. Б.М. Житкова РАН. Отв. ред. А.П. Савельев. Киров: Альфа – Ком. 2011. Вып. 1. С. 23–34.
- Савельев А.П., Шар С., Скопин А.Е., Отгонбаатар М., Соловьёв В.А., Путинцев Н.И., Лхамсурэн Н. Полуводные млекопитающие – вселенцы Убсунурской котловины (распространение и экологические векторы натурализации) // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 4. С. 55–75.
- Сафонов В.Г. Результаты акклиматизации и перспективы использования речного бобра в СССР // Акклиматизация животных в СССР. Материалы конференции по акклиматизации животных в СССР 10-15 мая 1963 г., г. Фрунзе (отв. ред. А.И. Янушевич). Алма-Ата: Изд-во АН КазССР. 1963. С. 159–161.
- Сафонов В.Г., Савельев А.П., Павлов П.М. Акклиматизация бобров на Дальнем Востоке // Экология и промысел охотничьих животных. ВНИИОЗ. М. 1983. С. 132–145.
- Хлебович В.К. Итоги экспедиции по обследованию и количественному учету бобров в бассейне р. Воронеж в 1934 г. // Тр. Воронежск. Гос-го заповедника, в. 1 /ред. П.А. Мантейфель. Москва, Комитет по заповедникам при СНК РСФСР. 1938. С. 145–170.
- Frosch C., Kraus R.H.S., Angst C., Allgo R., Michaux J., Teubner J., Nowak C. The Genetic Legacy of Multiple Beaver Reintroductions in Central Europe // PLoS ONE. 2014. 9(5). P. 1–14. e97619. DOI: 10.1371/journal.pone.0097619
- Halley D.J., Rosell F. The beaver's reconquest of Eurasia: status, population development and management of a conservation success // Mammal Rev. 2002. 32: 153–178.
- Stubbe M., Dawaa N., Heidecke D. The autochthonous Central Asiatic beaver population in the Dzungarian Gobi // Mammals in the Palaearctic desert: status and trends in the Sahara-Gobian region / Ed. J.A. McNeely, V.M. Neronov. Moscow: RAS, 1991. P. 258–268.

Л.А. Хляп, Н.А. Завьялов

ЧАСТЬ 1. СОВРЕМЕННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БОБРОВОГО НАСЕЛЕНИЯ НА ООПТ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

БОБРЫ КОЛЬСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ НА ПРИМЕРЕ ЛАПЛАНДСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Г.Д. Катаев

*Лапландский государственный природный биосферный заповедник,
kataev105@yandex.ru*

Характеристика природных условий района исследований

Обследованный регион находится в восточном районе Фенноскандии, в средней части западной половины Кольского полуострова, в бассейне озера Имандра. Мурманская область почти полностью расположена за Полярным кругом (66–70° с. ш.). Лапландский заповедник расположен в 119–167 км к северу от Полярного круга, между 67°39' – 68°15' с. ш. и 31°44' – 32°44' в. д. с высотой территории над уровнем моря 128–1114 м абс. Площадь заповедника составляет 278435 га, в том числе лесная 60,5%, горная тундра 28,0%, болота 8,4% и водоемы 3,1%.

Территория Лапландского заповедника лежит на водоразделе Белого и Баренцева морей. Реки юго-восточной части заповедника принадлежат бассейну оз. Имандра, соединяющемуся с Белым морем. Наиболее крупные из них Чуна, Нявка, Купись и Мавра. В Кольский залив Баренцева моря впадают реки бассейна р. Туломы и Колы, это Печа, Вува, Конья, Лива. Все они имеют многочисленные притоки. В заповеднике 140 озер, наиболее крупные из них Чун, Нявка, Купись, Пиренга, Монче, Урд, Румель, Вайкись, Кензис.

Чунозеро огибает подножие Чунатундры, соединяется с оз. Имандра. В Чунозеро, в его западную часть, впадает р. Чуна. Бассейн этой реки целиком находится на территории заповедника. Ее питают горные ручьи, сбегаящие с западных склонов Чунатундры. Озеро Верхнее Гарюсное, откуда берет начало р. Чуна, расположено на 140 м выше ее устья. Почти на всем 37-км протяжении этой реки вода несется по неглубокому галечниковому ложу со скоростью 0,5–0,8 м/сек. И только за 8–10 км до впадения в Чунозеро река становится спокойной и расширяется до 40 м. Общая протяженность рек заповедника – 200 км.

Наряду с пятью крупными озерами тектонического происхождения (наибольшее – Чунозеро длиной 20 и шириной от 0,5 до 3 км) в заповеднике множество небольших ледниковых озер, самые большие из которых площадью 8 км². Озерки в подпруженных моренами долинах и на дне цирков встречаются во всех высотных поясах. Часть их не имеет поверхностного стока, другие являются проточными, третьи дают начало ручьям и речкам. Как хорошо разработанные, глубоко в горы врезанные долины ручьев, так и почти не выраженные там, где ручьи, вначале свободно сбегая, растекаются в широких лагах, – эти

места, хорошо увлажненные, но без заболачивания, представляют благоприятные условия для развития наиболее пышной растительности березняков. Способствует развитию травянистых мезофитов и мелкозём, сносимый в депрессии склонового рельефа поверхностными потоками при сильных дождях.

Воды большинства водоемов чисты, прозрачны, слабо минерализованы и холодны. Из болот наиболее распространены низинные, преимущественно осоково-пушицевые, меньше — с преобладанием гипновых мхов. Нередки и болота со значительным участием сфагнов, а также ключевые. В качестве специфической особенности следует указать, что берега лапландских водоемов бедны кормовой базой для гигрофильных видов грызунов (Пономарёв, 1949; Брагин, Катаев, 1981).

Рельеф Кольского п-ова расчлененный, отличается большим разнообразием и характеризуется сглаженными ледником вершинами и широкими долинами. Коренные породы (гнейсы и граниты) покрыты в разной степени моренным плащом, но большей частью выходят на поверхность. Наиболее пониженные участки сосредоточены в юго-восточной, а самые возвышенные — в середине восточной половины его территории.

В западной части Мурманской области рельеф средне- и низкогорный, с довольно значительными амплитудами высот. Восточная часть полуострова более однообразна — плоская, равнинная или увалистая. Местами заболоченные равнины чередуются с невысокими глыбовыми горами или небольшими плато. Среднюю часть Кольского п-ова занимает полоса средневысоких горных массивов, которые тянутся от границы с Финляндией до оз. Ловозеро. Горные массивы расчленены долинами рек, озерами на ряд обособленных массивов — Сальные, Нявка, Чуна, Монча, Волчи. В центральной части полуострова возвышаются плосковершинные Хибины и Ловозерские тундры. Севернее и южнее цепи горных массивов расположены равнинные территории, образованные депрессиями с высотой над уровнем моря до 100 м. Здесь масса озер и болот. Выше этой вытянутой равнины располагается плато Кейвы с высотами до 600 м. В южной части области возвышаются небольшие массивы Колвицких и Кандалакшских горных поднятий, малоотсортированные и в разной степени завалуненные. Лувеньгская тундра расположена западнее Колвицкой и примыкает к побережью Кандалакшского залива.

Климат региона под влиянием Атлантики и Нордкапского течения довольно мягкий для северных широт. По климатическому районированию центральная и южная части территории полуострова входят в Атлантико — Арктическую область умеренного пояса. Северное положение определяет значительное влияние холодных арктических воздушных масс и небольшую величину солнечной радиации. Ее суммарная величина составляет 70—80 ккал/см², годовой радиационный баланс — около 20 ккал/см². Годовая сумма осадков составляет 500—700 мм, в горах — до 1000 мм. Возможное испарение значительно ниже количества выпадающих осадков, поэтому увлажнение территории повсюду избыточное.

Термический режим воздуха тесно связан с циркуляцией атмосферы: в холодное время года наблюдается увеличение повторяемости циклонов, а в теплое — антициклонов. Под действием этих факторов зимой возможны частые

оттепели, а летом практически в любой месяц — заморозки. Можно условно принять температуру 0°C для разделения года на холодный и теплый периоды, +5°C для выделения вегетационного, а +10°C — для выделения летнего периодов. По многолетним данным расположенных вблизи заповедника метеостанций, теплый период года длится с 27 апреля по 16 октября, вегетационный — с 23 мая по 25 сентября и летний — с 13 июня по 30 августа. Зима продолжается в среднем 193 дня. Случается, что осенью ранние морозы сменяются оттепелью и по р. Чуне движется битый лед. Образовавшуюся шугу сковывают периоды новых морозов. В результате во многих местах в пределах бобровых поселений лед забивает реку до дна, уровень воды повышается более чем на метр, образуя обширные наледи. Неблагоприятная гидрологическая обстановка может сложиться и весной — бурное половодье затопляет и сносит все бобровые убежища.

Для подзоны северной тайги основными древесными породами являются ель *Picea obovata*, сосна *Pinus lapponica* и береза *Betula pubescens* в различном соотношении. Береза — единственная из лиственных пород, произрастающая в большом количестве по берегам рек. Запасы ольхи *Alnus incana* и осины *Populus tremula* незначительны. В прибрежной полосе сосредоточен березовый лес с хорошо развитым (до 60 видов) травянистым покровом. Кроны почти чистого насаждения спелых берез высотой 10–14 м с диаметром стволов до 40 см образуют сомкнутость 0,7–0,8. Этот ценоз *Betuletum revale*, как пастбище для бобров, наиболее благоприятен. Однако, подобных мест мало на Чуне и больше на Куписи — реке с широкой (до 200 м) и не заболоченной долиной.

Характеристика бобрового населения

Речной или обыкновенный бобр — *Castor fiber* Linnaeus, 1758 на Кольском полуострове был истреблен в XIX веке. Лапландский заповедник принял меры по восстановлению вида, осуществив двукратный выпуск на своих реках бобров их Воронежской области. В августе 1934 г. четыре пары бобров были выпущены на р. Чуне, еще три пары в 1937 г. на р. Нявке. Все грызуны были восточно-европейского происхождения, взятые из Воронежского заповедника. Грызунов завозили также в юго-восточную и восточную части Кольского полуострова: 19 особей на р. Оленица в 1935–1936 гг. и 34 особи на р. Поной в 1957 г. (фото 2, 3).

В самом начале реакклиматизации максимальная скорость перемещения животных по р. Чуне составила, в среднем, 10,5 км/год (Семенов-Тянь-Шанский, 1938). К 1947 г. более половины бобрового поголовья было сосредоточено на р. Чуне и приустьевых частях ее притоков, значительная часть — на р. Нявке. Кроме этих мест, бобры обосновались на р. Купись, в 30 км севернее мест выпуска животных. Было выявлено бобровое поселение на ручье Майяврийок, расположенное по восточному макросклону Чунатундры. Расселение бобров шло наиболее вероятно, озерно-речными путями, в частности, используя озера Чун, Монче и Пиренгу (рис.1). К этому времени минимальный размер сформировавшегося сплошного ареала популяции бобра составлял около 160000 га. В 60 — 70-х годах бобры поселились на руч. Куудасйок (оз. Нявка), протоке Воронья (Волчья тундры), на р. Ольче (оз. Урд), в 80-х — на р. Колна (р. Печа), на ручье Гирин (оз. Монче), на р. Роговая (Сальные тундры), на

р. Тиханка (оз. Кутырь). На горных ручьях бобры не селятся, однако А.Б. Брагиным в 1976 г. были отмечены давно срезанные ими две березы на мелководном Сылпуае, в 9 км от места его впадения в р. Чуна. Вне заповедной территории к 1950 г. крайние точки бобровых поселений обнаруживают на юго-западе в 50 км (р. Ена) и на севере в 130 км (пос. Мурмаши) от границ заповедника. Начиная с 1980 г. следы пребывания бобров регистрируются в западной части Мурманской области у границы с Финляндией в бассейне р. Нота, а также на юге области по р. Верман. В 2016 г. свежие следы пребывания бобров отметили на р. Кюме (оз. Сабер).

За бобрами, выпущенными на восточной части Мурманской области, достаточно подробных наблюдений не проводилось. К 1947 г. на р. Оленице обитало около 25 животных, к 1959 г. — 15, а к 1970 г. бобры здесь уже не регистрировались. На р. Поной в 1959 г. насчитывалось 15 грызунов, в 1976 — 10, а с 1978 г. их здесь перестали отмечать (Жарков, 1961; Катаев, Брагин, 1981). Современная общая численность переселенцев имеет стабильную величину, которая не является предельной для региона. Необходимы специальные мероприятия для увеличения темпов роста ценных животных, представляющих одну из самых северных в мире бобровых популяций, существующей на 68°20' с.ш. (Катаев, 2011).

Методы учета бобров и оценки их средообразующей деятельности

Материалы собраны автором в 1971–2017 гг. в процессе экспедиционных и стационарных исследований на территории Лапландского заповедника, а также в местах бывшего распространения бобров на Кольском полуострове. В статье использованы архивные и литературные данные. Объект исследования — поселение бобров, за которое принималась обособленная территория с необходимыми для грызунов условиями существования, занимаемая одной семьей или одиночным зверем, ограниченная следами их жизнедеятельности. Ежегодный учёт численности населения бобров проводили по методу, предложенному В.С. Поярковым (1953) и дополненному М.И. Бородиной и И.В. Жарковым (1959). Данная статистическая форма основана на общей грызущей деятельности животных. Для возможности сравнения все погрызы разновеликих деревьев приводятся к «условному диаметру» от 2,6 до 6,0 см. По количеству срезанных бобром деревьев в условном диаметре устанавливалась соответствующая численность бобров в поселении. Кроме этого, дополнительно количество бобров определяли при осмотрах поселений осенью и корректировали определение подсчетами осенне-зимних погрызов следующей весной по выделяющим сок пням. Кроме погрызов, при выявлении характера и мощности поселения, учитывали наличие и распределение жилых нор, хаток, плотин, запасов корма, вылазов, кормовых площадок и троп. Приняты во внимание визуальные встречи животных на территории каждого поселения. Возрастная структура населения грызунов определялась с использованием размеров ширины следа от пары резцов на свежих срезах дерева, отпечатков лап животных на грунте, а также визуально (Соловьев, 1991). Анализ бывшего размещения бобров по речной сети проводили ретроспективно на основе выявления возраста рубок березы, который поддается идентификации, по нашим наблюдениям, максимальным сроком до 30–35 лет. Обследование угодий проводили наземным способом, а также аэровизуально.

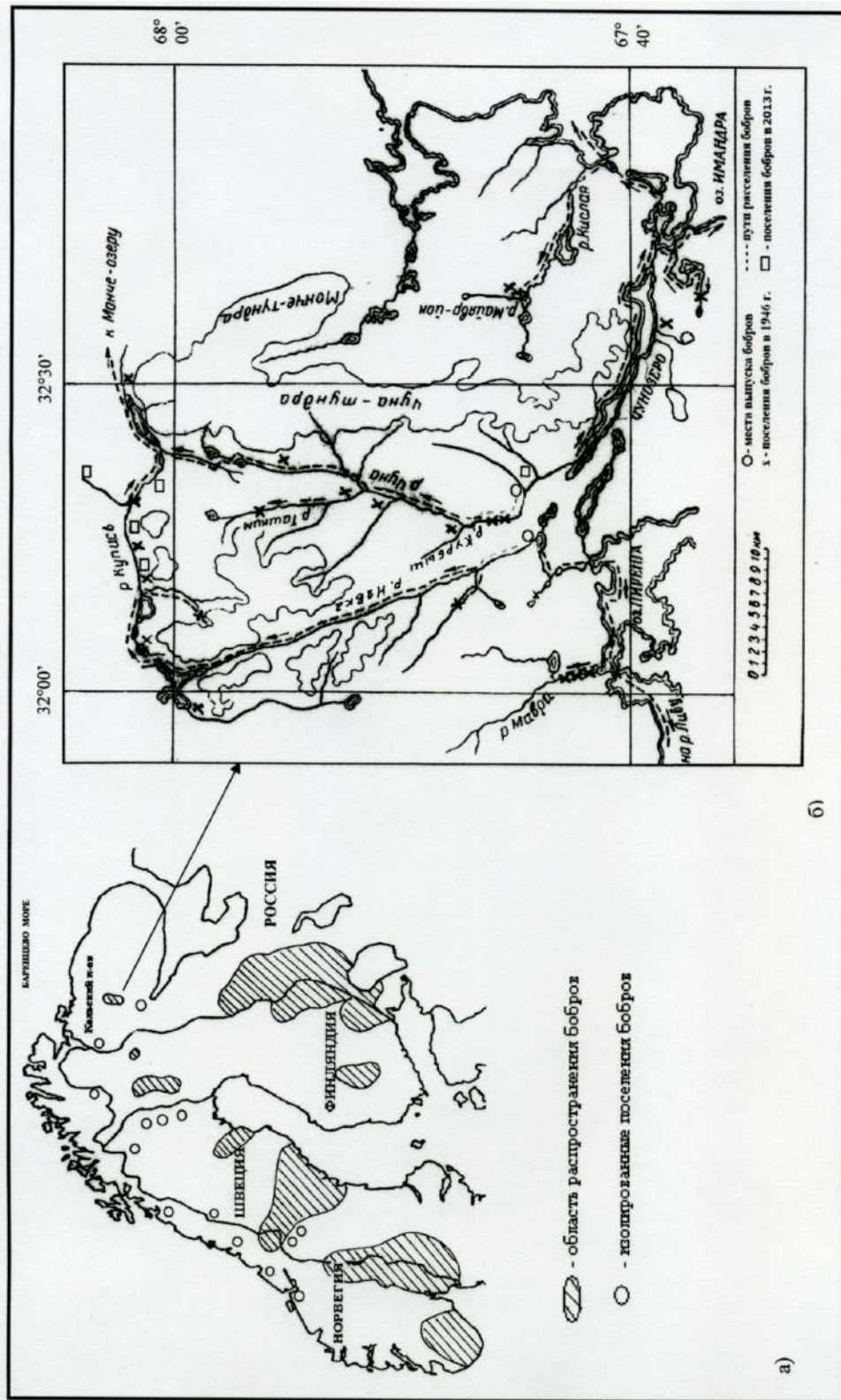


Рис. 1. Схема Кольского полуострова и Скандинавии (а) и территориальная структура (в) речных бобров в Лапландском заповеднике.

Интенсификация использования бобрами древостоев в долинах рек может изменять облик местообитаний грызунов. Северные популяции вида постепенно подрывают собственные кормовые ресурсы. Для определения сроков и характера истощения древесной растительности нами проводился учет изымаемой ее доли в приречных биоценозах. По наблюдениям А.М. Пономарева (1949), восстановление потравленных березняков на Севере затягивается на долгие годы. Для подтверждения этого положения велись стационарные наблюдения за возобновлением стволовой и прикорневой поросли искусственно созданных бобровых погрызов в местах обитания животных. Кроме этого, мы следили за степенью старения березовых пней и их хронологическим разрушением. В задачу исследований входило также установление энергетической напряженности бобров северной популяции. Для этого был проведен сравнительный количественный анализ питательных веществ в образцах березы и ивы. Химический анализ коры этих пород выполнялся в лаборатории кафедры физиологии растений Пермского госуниверситета. Содержание белка в материале определялось полумикрометодом Кьельдаля, содержание углеводов – по Бертрону (Ермаков, Арасимович, 1952). Жиры были определены методом обезжиренных остатков с использованием аппарата Сокслета (Плешков, 1968). В период 1971–2017 гг. были обследованы бассейны всех рек Лапландского заповедника. Проводились преимущественно визуальные наблюдения с целью выявления численности и размещения бобров. Протяженность обследованной береговой линии составила около 270 км. Спектр питания грызунов изучался во время полевых работ по погрызам и остаткам корма на местах жировок. Визуальные встречи, а также периодические круглосуточные наблюдения на местах их обитания в количестве 120 часов явились дополнительными сведениями по экологии вида.

Часть местообитаний бобров обследовалась автором не ежегодно, что связано с обширностью территории и сравнительно коротким летним периодом. Поэтому в мониторинговых работах использованы также наблюдения инспекторов охраны заповедника, а на прилегающей территории – сведения респондентов.

История заселения бобрами

Вопрос о реинтродукции речного бобра *Castor fiber* L. в Мурманской области был поднят в 30-е годы прошлого столетия в связи с полным исчезновением здесь этого вида. Аборигенный очаг речного бобра на Кольском полуострове охватывал всю его западную половину и вместе со скандинавскими популяциями представлял собой историческую северную границу его ареала в Евразии (рис. 1). Исследованиями Ф.Д. Плеске (1887) показано, что в XVI–XIX веках бобры были широко распространены по Кольскому полуострову по рекам Монче, Куренге, Ене, Западной Лице, Уре, Териберке, Вороньей, в бассейнах Колы и Туломы. Картина былого распространения грызунов свидетельствует, что по своим гидрологическим характеристикам эти реки были пригодны для их существования. Постепенно человеком бобры были сильно потеснены на запад, а вскоре и совсем исчезли с Кольского полуострова (Алымов, 1931). Причиной исчезновения лапландских бобров считается весьма высокая цена шкуры и сравнительно лёгкая их добыча. В Финской Лапландии

в районе оз. Инари бобры были истреблены раньше, уже в начале XIX века (Ermala, 2003). К 70-м годам XIX века на всей территории Финляндии и Швеции бобров не стало. В Норвегии к концу XIX века бобры обитали лишь на юге страны (Myrberget, 1977). Таким образом, в результате интенсивного преследования человеком к концу XIX века в северо-западном регионе Европы, за исключением Норвегии, бобры были истреблены полностью.

Для восстановления вида на Кольский полуостров тогда не удалось завезти бобров норвежского происхождения (*C. fiber fiber* L.) и доставили бобров из-под Воронежа (*C. fiber orientoeuropaeus* Lavrov subsp. nova). Это был первый опыт планового расселения грызунов в нашей стране, начавшийся с двукратного выпуска этих животных в 1934 и 1937 гг. на территории Лапландского заповедника.

Местообитания

Наиболее благоприятными участками для поселений грызунов в исследуемом регионе являются участки крупных и средних рек, шириной 5–12 м с медленным течением и достаточно высокими берегами. Бобры охотно колонизируют места естественного расширения рек, поймы и небольшие старицы. В своем расселении грызунов привлекают также приустьевые части ручьев, проток и родников. Свободными от поселений остаются берега всех озер, где и раньше бобры почти не обитали, за исключением приустьевых участков впадающих в них ручьев (Семенов-Тянь-Шанский, 1938; Герман, 1960). По соотношению пригодности береговой линии к существованию бобров надо заметить, что, например, в бассейне р. Чуны в лучшие годы регистрировали до 19 семейных и 4 одиночных поселений. Среди рек заповедника, кроме Чуны, наиболее обжитой является р. Купись, где бобры обосновались с 1941 г.

В изучаемом регионе бобры осваивают большинство подходящих мест (фото 4–16), в том числе созданных человеком. К примеру, обнаружено как второстепенное местообитание бобров в долине р. Печи, в ее нижнем течении (68° 35' с.ш.; 31° 48' в.д.). Поселение расположено в пределах старой мелиоративной системы, на 16-м км от пос. Верхне-Тулумский по Марфинской дороге. Здесь отметили летом 2016 г. свежие бобровые погрызы нескольких берез. Поселение локальное, привязано к одной из мелиоративных канав, расположенных вблизи северо-восточной части Верхне-Тулумского водохранилища. Ранее в этом районе следов грызущей деятельности бобров не отмечалось. Предположительно, звери (или один зверь) могли прийти с западной стороны по водной системе р. Лотты, либо с р. Юрийоки с территории соседней Финляндии, преодолев расстояние не менее 100 км. Ближайшее одиночное поселение бобров находится на финской части р. Лотта в 20 км от границы с Россией (O. Tuomo, P. Petteri, устное сообщение, 2017). Собранные наблюдения указывают на специфику освоения бобрами местообитаний на Крайнем Севере.

Динамика численности бобров — переселенцев прослежена с момента их выпуска, с 1934 г. по настоящее время (табл. 1). Одна из полных инвентаризаций населения бобров Лапландского заповедника была выполнена в 1947 г. Летним обследованием было выявлено всего 30 бобровых поселений с общей численностью более 130 особей (Насимович, 1948). Половина их населения,

до 80 бобров, обитало на р. Чуне. На р. Нявке было зарегистрировано 7 поселений, в которых существовало 26–28 грызунов, и на р. Купись – 18–24 особи. В период максимальной численности (1946–1948 гг.) плотность бобров составляла в среднем на реках: Чуне 4,1, на Нявке 2,5, на Куписи 1,4 экз./км водотока. В дальнейшем шло постепенное снижение численности бобров на заповедной территории. Учёт 1959 г. показал, что население бобров заповедника представлено 18 семейными поселениями и 4 одиночными, общей численностью 76 особей (Герман, 1960). В ходе реинтродукции бобров было замечено, что первые крупные семейные поселения возникли вскоре, уже через 4–5 лет после выпуска животных в природу. Доля крупных семейных поселений в зарождающейся бобровой популяции составляла 47, средних 24 и слабых 29%.

Таблица 1.

Численность населения бобров на р. Чуне и в Лапландском заповеднике (1934–2017 гг.).

Год	Всего поселений на р. Чуне	В том числе сильное	Среднее	Слабое	Число особей, экз. (среднее)	Всего в заповеднике, экз. (среднее)
1934	0	-	-	-	8	8
1935	3	0	2	1	8	8
1936	4	1	2	1	12	12
1937	4	3	0	1	16-20 (18)	22-24 (23)
1938	6	4	0	2	20-26 (23)	20-33 (26)
1941	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	40-50 (45)
1947	23	16	3	4	77-83 (80)	132
1950	11	6	1	4	33-37 (35)	61-69 (65)
1951	15	8	5	2	52-56 (54)	87
1958	26	5	14	7	65-69 (67)	91
1959	17	6	9	2	57-60 (59)	76
1960	18	5	7	6	52-57 (54)	76
1961	11	3	1	7	20-26 (23)	50
1962	11	4	3	4	30-32 (31)	50
1966	10	3	2	5	20-24 (22)	45
1967	6	2	1	3	16-19 (18)	39
1968	5	1	1	3	10-13 (11)	32
1969	5	2	1	2	12-15 (14)	34
1970	4	2	1	1	12-15 (13)	32
1971	4	1	3	1	11-14 (12)	27-30 (28)
1972	4	1	1	2	9-11 (10)	24-26 (25)
1973	3	1	2	0	5-8 (7)	21-25 (23)
1974	2	1	1	0	7-9 (8)	26
1975	2	1	1	0	7-10 (8)	25
1976	2	1	1	0	7-9 (8)	23
1977	2	1	1	0	5	28
1978	2	0	1	1	4	20
1979	3	0	0	3	3	15-16 (15)
1980	3	0	0	3	4	14
1981	3	0	2	1	3-4	11-12 (11)
1982	3	0	1	2	3-4	10-14 (12)
1983	4	0	0	4	3-4	14-18 (16)

Продолжение табл. 1

Год	Всего поселений на р. Чуне	В том числе сильное	Среднее	Слабое	Число особей, экз. (среднее)	Всего в заповеднике, экз. (среднее)
1984	1	0	0	1	0-1	15
1985	1	0	0	1	0-1	12-18 (15)
1986	0	0	0	0	0	14-15 (14)
1987	0	0	0	0	0	11-17 (14)
1988	0	0	0	0	0	18-27 (22)
1989	0	0	0	0	0	14-27 (20)
1990	0	0	0	0	0	16-30(23)
1991	0	0	0	0	0	18-31 (24)
1992	0	0	0	0	0	24-34 (29)
1993	0	0	0	0	0	19-27 (23)
1994	0	0	0	0	0	23-33 (28)
1995	0	0	0	0	0	19-21 (15)
1996	0	0	0	0	0	23-33 (28)
1997	0	0	0	0	0	21-30 (25)
1998	0	0	0	0	0	22-33 (27)
1999	0	0	0	0	0	21-32 (26)
2000	0	0	0	0	0	22-33 (27)
2001	0	0	0	0	0	18-20 (19)
2003	0	0	0	0	0	19-21 (20)
2004	1	0	0	1	1	20-25 (22)
2005	1-2	0	0	1	1-2 (1)	17-22 (19)
2006	1	0	0	1	0-1 (1)	13-18 (15)
2007	1-2	0	0	1	0-1 (1)	17-22 (19)
2008	1-2	0	0	1	0-1 (1)	15-20 (17)
2009	1-2	0	0	1	0-1 (1)	13-20 (16)
2010	1	0	0	1	0-1 (1)	15-20 (17)
2011	1-2	0	0	1	0-1 (1)	15-20 (17)
2012	1	0	0	1	0-1(1)	22
2013	0-1	0	0	1	0-1 (1)	20
2014	0	0	0	0	0	20-22 (21)
2015	0	0	0	0	0	16-18 (17)
2016	0	0	0	0	0	16-18 (17)
2017	0	0	0	0	0	15-19 (17)

Примечание: н/д – нет данных.

Последующие два десятилетия характеризовались периодом прекращения роста и стабилизации численности бобров в заповеднике на уровне 45–50 особей. Между 1965 и 1976 гг. численность бобров постепенно уменьшалась. В 1967 г. опустели поселения не только на Чуне, но и по другим рекам заповедника. В 1968–1976 гг. отмечен период относительной стабилизации численности населения бобров на низком уровне. Особенно заметным было сокращение числа животных в семье. Так, если в 1967–68 гг. в семье было 4, 5 и даже 6 бобров, то в 1973–1974 гг. только 2–4 особи. В 1975 г. каждая семейная колония занимала 3–4 км береговой линии.

Характерной особенностью 1979 г. явилось полное отсутствие семейных поселений с молодым и даже пар бобров. Таким образом, к 1980 г. намети-

лась тенденция распада крупных поселений, отсутствие молодняка. Границы поселений из-за местных кочевок зверей все более «расползались». Лапландская популяция постепенно ослабевает с 1979 г., прекратился не только рост численности, но и наметилось резкое сокращение семейных поселений. К 1982–1983 гг. бобры стали осваивать нижнее и верхнее течение р. Чуна, оставив ее среднее течение. С этого периода бобров все чаще стали регистрировать за пределами охраняемой территории, половина их населения обитала вне заповедника, что делало их охрану проблематичной. С 1979 г. бобр, как редкий вид, был занесен в Красную книгу Мурманской области. Бобрам нужна была новая территория для расселения, а мест таких было мало по причине преследования ценных пушных животных человеком. Бобры предприняли попытку повторного заселения р. Чуны в 2004 г., спустя 17 лет. Грызуны обосновались в тех же местах, где существовали прежде. Эта пара бобров просуществовала на реке 9 лет и не дала потомства.

Кроме заповедника, выпуск бобров в Мурманской области производили также на реках Поной и Оленица, расположенных на востоке и юго-востоке области. На р. Оленица в 1935 и 1936 гг. завезли 19 особей и на р. Поной в 1957 г. 34 воронежских бобра. Уже к 1959 г. бобров отметили на правом притоке – р. Пятчине, в 10 км от ее устья, а также в верховьях Поной близ Чурозера, это в 30–35 км от места их выпуска. Обследование запасов бобрового поголовья показало, что к 1959 г. в Мурманской области обитало до 150 бобров, в том числе, в бассейнах оз. Имандра и р. Туломы – около 25, на реках Оленица и Поной – не менее чем по 15 особей (Жарков, 1961). На неохраняемой территории, в отличие от заповедника, не наблюдалось акклиматизационной вспышки численности животных по причине несанкционированной их добычи. Река Оленица впадает в Белое море и представляет собой обособленную водную систему с незначительной площадью водосбора. Выпуск бобров в этой местности по экологическим и гидрологическим характеристикам был признан неудачным (Клейненберг, 1945; Насимович, Семёнов-Тян-Шанский, 1959). Исчезновению животных на р. Оленица также способствовал антропогенный пресс – учет, проведенный в 1976 г., показал полное отсутствие там грызунов (Каньшиев, 1978). К этому году на р. Поной продолжали существовать около 10 бобров, а спустя два года этот вид здесь уже не обнаруживали.

К настоящему времени популяция кольских бобров представлена животными, сосредоточенными в пределах территории Лапландского заповедника, его ближайших окрестностей, а также разрозненными поселениями на западе и юге Мурманской области. По самым оптимистическим оценкам в области обитает не более 25–30 бобров, в том числе на территории Лапландского заповедника и его охранной зоны – 15–19 особей (табл. 1).

Строительная деятельность бобров

Продолжительность существования бобров на одном участке водотока зависит от выбора и обустройства его жилища. Строительная активность бобров многообразна. От создания каналов, вылазов, тоннелей грызуны переходят к сложным постройкам – сооружениям плотин и хаток. В период 1955–1959 гг. доля поселений со следами строительной деятельности составляла 59% (Герман, 1960). Позднее количество жилых бобровых хаток и систем действующих плотин стало уменьшаться.

По нашим наблюдениям, к 1976–1980 гг. в заповеднике обитало 23–26 бобров, сосредоточенных в 10–13 поселениях. Реки Чуна, Купись бобрами осваивались наиболее интенсивно, в том числе приустьевые части их притоков. На р. Купись ежегодно подновлялись хатки. Хатки остаются основным жилищем бобров на крупных реках. Одна из самых давних хаток продолжает существовать на р. Нявке с 1958 года. На ручьях со слабым течением, например, на Туарехт-лумбол, плотины постоянно подновлялись в 1975–1976 г. Ручей этот протекает по низине с кормовой березой и ивняком. Для обеспечения доступа к кормам бобры соорудили нижнюю плотину высотой до 1,5 м. В результате выше плотин образовались пруды. Кроме хаток бобры существуют в норах, которые, как правило, недолговечны. Зачастую их земляной свод рушится со временем или под тяжестью копытных. В таких случаях бобры заделывают провал ветками и дёрном. Такой тип жилищ мы называем полухаткой.

После 1980 г. в связи с отсутствием роста численности популяции, строительная деятельность бобров затухает. Семейных поселений с молодняком почти нет. На р. Чуне зарегистрированы 4 участка со свежими погрызами бобров-одиночек. На р. Купись – также одиночные бобры, всего 5–6 особей. Продолжают обитать бобры на руч. Гирина в количестве 4–5 особей, здесь продолжает существовать плотина длиной 8–10 м и высотой 0,5 м. Одна из хаток подновлена до высоты 1,7 м. Освоение рек заповедника замедляется: на р. Чуне регистрируется 3, а на р. Купись всего 4 поселения с общим количеством бобров 10–12 особей. Звери проживают в основном в норах. Имеется всего одна хатка и одна полухатка, одиночные бобры ведут кочевой образ жизни. Поселение на руч. Гирина, просуществовав 4 года, было разорено человеком, пруд спущен. Перестало существовать с 1982 г. поселение бобров на руч. Туарехт-лумбол по причине истощения кормовой базы, плотины прерваны, вход в хатку обнажен. Несмотря на преследования, грызунам удается закрепиться в ряде мест к северу от заповедника с постройкой хаток и плотин. Эта тенденция сохраняется до 1988 г., когда почти половина их популяции существует на неохраняемой территории. Кратковременность существования бобров на одном месте не стимулирует строительную деятельность, и, возможно, поэтому период пребывания животных на одном участке рек Чуна и Купись не превышает трех лет. К 1986 г. все бобровые постройки на р. Чуне приходят в упадок, и грызуны ее оставили.

К 1995 г. строительная деятельность бобров на реках заповедника резко сократилась. Последующие 10–15 лет наблюдается стабилизация численности населения бобров Лапландской популяции. На реках заповедника зарегистрированы 1 действующая плотина, 2 хатки, 1 полухатка, 2 канала, 23 вылаза, 14 троп и 2 норы. На заповедных реках, кроме немногочисленных хаток, грызуны устраивают временные зимние убежища. По устройству последние можно разделить на три типа: старые гнездовые камеры в земле, ниши среди корней прибрежных деревьев и снежные норы возле берега, обычно среди ивняков. От таких нор к весне остается лишь лежка-подстилка из мелких березовых стружек диаметром 50–60 см и слоем 10–15 см и высохшего мха фонтиналиса (*Fontinalis sp.*). Поперечник гнездовых камер невелик – 0,4–1,0 м. Над земляной норой, для укрепления перекрытой ветками, в апрельскую оттепель образуется глубокая вентиляционная продушина. У жилых снежных нор к весне крыша и стены подтаивают без нарушения свода. Бобры зимуют в старых обвалив-

шихся норах, гнездовые камеры которых укрыты только снегом. Временные зимние убежища бобров или остатки таких убежищ, ранее находили довольно часто. Снежные норы служат бобрам зимой в сильные морозы, одно из подснежных убежищ бобра было выявлено на р. Чуне 20 марта 1967 г.

Строительная деятельность бобров периодически проявляется. На левом берегу р. Купись в 2016 г. обнаружено два местообитания бобров. Здесь долина реки четко выражена, на первой террасе произрастает сосновый лес с примесью березы. Вблизи уреза воды сплошные заросли ивняка с отдельно стоящими березами. Река перемежается порогами и мелководными плесами. Кормовые запасы для грызунов – удовлетворительные. Защитные условия – мало пригодные, берега низкие с наличием в почве крупных валунов. Русло реки с малым количеством меандр, скорость потока 4–5 км/час. В первом поселении, расположенном в 1,6 км по прямой от устья, выстроена бобровая хатка со следами недавнего подновления. Её размеры: высота 1,2 м, диаметр 3,4 м. Строительный материал – ветки березы (30%) и ивы (70%), дополнительно куски дерна, комья земли, камни. В непосредственной близости от бобровой постройки свежесрезанные ветки ивы диаметром от 0,5–1,5 см, есть сваленные березы летней рубки прошлого года (рис. 2). Диаметр стволов 6 шт. берез был в пределах 2–6 см и только один ствол был большего диаметра – 24 см. Следует отметить, что характерных зимних высоких пней от срезанных берез не обнаружено. Это указывает на то, что грызунами хатка в зимний период 2015–2016 гг. не использовалась. Наши поиски следов присутствия молодняка в данном поселении не дали положительных результатов.

Второе местообитание бобров зарегистрировано в 40 м выше по течению одноименной реки, также на левом ее берегу. Здесь река резко сужается после широкого плеса. Место возвышенное, на верхней его точке – бобровая хатка (рис. 3). Она по размерам уступает первой в диаметре, примерно наполовину. Здесь также обнаружены следы недавнего подновления. Рядом многочисленные следы грызушей деятельности животных, особенно среди ивняка. Кроме этого, замечены вылазы бобров из воды на берег и тропы их в траве (рис. 4). Протяженность таких троп до 6 м, некоторые из них кольцевые с вылазом на пологий берег и спуском в воду в разных местах. Отмечены 2 кормовые площадки, проходы в разнотравье. Есть лёжка, ее бобр выстлал ветками ивняка и ольхи.

К настоящему времени сохраняются в бобровых поселениях все элементы строительной деятельности бобров. Хатки, как правило, приурочены к местам естественного расширения рек, поймам и старицам. Приустьевые части ручьев, проток и родников чаще обустраиваются норами, логовами и полухатками. На специфику существования бобров на Севере, связанную с незначительной их строительной деятельностью, обращают внимание зоологи Карелии (Данилов и др., 2007).

Кормодобывание, состояние кормовых ресурсов

За Полярным кругом на 68 параллели период вегетации длится 33% года, что, примерно в 1,7 раза короче, чем в средней полосе России и по этой причине значение древесных пород в кормовом режиме бобра возрастает в противовес траве, листьям и гидрофильной растительности.

Список кормовых растений лапландских бобров составлен на основании

опубликованных работ (Семенов-Тянь-Шанский, 1938; Пономарёв, 1949) и сведений биологической картотеки (табл.2). Летние «мягкие» корма бобров довольно разнообразны. Их ассортимент определяется в основном составом приречной флоры заповедника. Вместе с тем бобры явно предпочитают некоторые растения, и в первую очередь – лабазник, или таволгу. К середине лета таволга в пределах бобровых поселений бывает использована грызунами на 18–75%, иван-чай и бодяк – соответственно на 17–50 и 20–25%. Стебли таволги долго не грубеют и не снижают кормовых качеств. Бобры охотно поедают это растение вплоть до середины сентября.



Рис. 2. Бобровая хатка со следами подновления, р. Купись. 23.07.2016 г.
Фото Р. Катаевой.



Рис. 3. Жилая бобровая хатка из поселения на р. Купись. 23.07.2016 г.
Фото Р. Катаевой.



Рис. 4. Вылаз бобра на р. Купись. 23.07.2016 г. Фото Г. Катаева.



Рис. 5. Берёза часто используется бобром р. Купись. 23.07.2016 г. Фото Г. Катаева.

Таблица 2.

Список кормовых растений бобра Лапландского заповедника

№ п/п	Деревья и кустарники
1.	Береза карликовая, ерник <i>Betula nana</i> L.
2.	Берёза повислая <i>Betula pendula</i> Roth.
3.	Берёза субарктическая <i>B. subarctica</i> Orlova
4.	Ель финская <i>Picea x fennica</i> (Regel) Kom.)
5.	Ива козья <i>S. carpea</i> L.
6.	Ива лопарская <i>S. lapponum</i> L.
7.	Ива миртолистная <i>Salix myrsinifolia</i> Salisb.
8.	Ива сизая <i>Salix glauca</i> L.
9.	Ива филиколистная <i>Salix phylicifolia</i> L.
10.	Можжевельник сибирский <i>Juniperus sibirica</i> Burgsd.
11.	Ольха кольская <i>Alnus kolaënsis</i> Orlova
12.	Ольха серая <i>Alnus incana</i> (L.) Moench
13.	Осина <i>Populus tremula</i> L.
14.	Смородина почти голая <i>Ribes glabellum</i> (Trautv.& C.A. Mey.) Hedl.
15.	Сосна обыкновенная <i>Pinus sylvestris</i> L.
16.	Черёмуха обыкновенная <i>Padus avium</i> Mill.
	Травянистые растения
17.	Бартсия альпийская <i>Bartsia alpina</i> L.
18.	Бодяк разнолистный <i>Cirsium heterophyllum</i> (L.) Hill.
19.	Брусника <i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.
20.	Василистник редкоцветковый <i>Thalictrum rariflorum</i> Friss
21.	Вахта трёхлистная <i>Menyanthes trifoliata</i> L.
22.	Вейник тростниковидный <i>Calamagrostis phragmitoides</i> C. (Hartm.)
23.	Герань лесная <i>Geranium sylvaticum</i> L.
24.	Голубика <i>Vaccinium uliginosum</i> L.
25.	Гравилат речной <i>Geum rivale</i> (L.)
26.	Ежеголовник всплывающий <i>Sparganium emersum</i> Rehm.
27.	Ежеголовник узколистный <i>Sparganium angustifolium</i> Michx.
28.	Звездчатка лесная <i>Stellaria nemorum</i> L.
29.	Золотарник лапландский <i>Solidago lapponica</i> With.
30.	Иван-чай узколистный <i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop.
31.	Калужница болотная <i>Caltha palustris</i> L.
32.	Канареечник тростниковидный <i>Phalaroides arundinacea</i> (L.) Raschert.
33.	Крапива двудомная <i>Urtica dioica</i> L.
34.	Крапива Сондена <i>Urtica sondenii</i> (Simm.) Avror. ex Geltm.
35.	Купальница европейская <i>Trollius europaeus</i> L.
36.	Лабазник вязолистный <i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.
37.	Латук сибирский <i>Lactuca sibirica</i> (L.) Maxim
38.	Луговик извилистый <i>Avenella flexuosa</i> (L.) Drej
39.	Лютик близкий <i>R. propinquus</i> C.A. Mey
40.	Манжетка клубочковая <i>Alchemilla glomerulans</i> Bus.
41.	Наумбургия кистецветная <i>Naumburgia thyrsoiflora</i> (L.) Reichenb.

42.	Одуванчик <i>Taraxacum sp.</i>
43.	Осока вздутая <i>Carex rostrata Stokes</i>
44.	Осока водная <i>Carex aquatilis Wahlenb.</i>
45.	Осока влагалищная <i>Carex vaginata Tausch</i>
46.	Осока двудомная <i>Carex dioica L.</i>
47.	Осока острая <i>C. acuta L.</i>
48.	Осока пузырчатая <i>Carex vesicaria L.</i>
49.	Осока редкоцветковая <i>C. rariflora (Wahlenb.) Snuth</i>
50.	Осока ситничек <i>Carex juncella (Fries) Th. Fries</i>
51.	Поляника <i>Rubus arcticus L.</i>
52.	Пушица многоколосковая <i>L.E. polystachion L.</i>
53.	Рдест <i>Potamogeton sp.</i>
54.	Сабельник болотный <i>Comarum palustre L.</i>
55.	Тысячелистник обыкновенный <i>Achillea millefolium L.</i>
56.	Фонтиналис <i>Fontinalis sp.</i>
57.	Хвощ лесной <i>Equisetum sylvaticum L.</i>
58.	Черника <i>V. myrtillus L.</i>

Однако «мягкая» пища доступна лапландским бобрам только 3 месяца, примерно с 20 июня по 20 сентября. При этом травостой бывает обильным и может удовлетворить почти все кормовые потребности бобров лишь в июле и августе. Роль водных растений в рационе лапландских бобров изучена недостаточно. Рдесты встречаются на участках поселений спорадически, данные об использовании их бобрами единичны. Растущий в воде листостебельный мох фонтиналис распространен широко, но, как пища очень грубая, бобры употребляют его, главным образом, для выстилки гнездовых камер. В мае-июне бобры иногда поедали листья и стебли ежеголовника, корневища вахты. В июне 1971 и 1975 гг. наблюдали свежие поеди сочных корневищ осоки. Стебли с обгрызенными корневищами образовали большие плавающие у берега пучки, обнаруживая своеобразные «кормовые столики». Главный корм бобров в зимний период – кора и ветви березы (рис. 5), на втором месте стоит ива (Пономарев, 1949). Бобры поедают, в общем, все виды ив, растущих у воды. Вместе с тем наличие определенных указаний на частое употребление двуцветной и сизой ив дало основание выделить эти виды как более существенные корма.

В первый же год после реакклиматизации бобры нашли и употребили все осины, росшие по берегам В. Чуны (Пономарев, 1949). Ныне осин в прибрежных лесах заповедника практически нет. К любимым кормам бобров можно отнести лист смородины. Однако смородина встречается нечасто и кормовое значение её невелико. На участках некоторых поселений имеется черемуха, но бобры срезают и используют ее редко и неохотно. Кору ольхи бобры употребляют в небольшом количестве.

В одном из поселений на р. Чуне 58% древесных кормов, потребляемых одиночным бобром зимой 1965/1966 гг., составила сосновая кора и только 42% – кора берёзы. Бобр полностью оглодал несколько больших сосен, сваленных на берегу р. Чуны половодьем и ветрами. В последующие годы поеди сосновой коры были отмечены в нескольких поселениях, правда, в гораздо меньшем

объеме. По количеству «погрызов», учтенных в 1966–1975 гг., доля сосны, оставая от ольхи, превосходит черёмуху.

Переходя летом на питание травянистой растительностью, бобры не перестают использовать иву и изредка березу (Пономарёв, 1949). Тальник даже в июле-августе может иметь значение главного корма, как это наблюдали в бобровом поселении при устье руч. Курбыш в 1969 г. Относящиеся к июлю-августу погрызы березы очень незначительны. В 1968 г., например, они составили 2% от годового повала. Напротив, в июне, когда трава только начинает развиваться, береза и другая древесно-кустарничковая растительность ещё остаются основным кормом. Не исключено, что первые «зеленые» корма лапландских бобряток состоят, за неимением более нежной пищи, из коры с тонких прутьев тальника. Так, 12 июня 1974 г. возле норы, у которой был пойман бобрёнок, найдены три веточки ивы со следами его зубов.

На протяжении всего осенне-зимнего периода основным и почти единственным кормом бобров лапландской популяции являются древесно-кустарниковые породы и, в первую очередь, береза – 71% и ива – 27%. На долю черемухи, ольхи, рябины и красной смородины приходится суммарно около 2% бобрового рациона. На территории Карелии состав древесно-кустарниковых кормов увеличивается незначительно за счет произрастающих там ясеня, лещины, липы (Данилов и др. 2007).

Работами А.Л. Пономарева (1949) показано, что восстановление приречных березняков в Лапландском заповеднике происходит медленно, чтобы достичь толщины в 5 см, берёза растёт около 30–35 лет. Нашими наблюдениями отмечена особенность пней березы в образовании прикорневой и стволовой поросли. Из 16 штук опытных погрызов диаметром 6–12 см на следующий год дали отростки 7, причём только прикорневую или только стволовую поросль образовали по 2 пня, а поросль смешанного типа была у трёх берёзовых пней. За два года высота отростков составила, в среднем 11 см (lim 2–65; n=26). За 18 лет наблюдений поросль увеличилась в среднем до 210 см (lim 170–350; n=25). По прошествии ещё 7 лет поросль достигла высоты в среднем 350 см (lim 330–420; n=25) при диаметре от 3 до 4 см. По количеству отростков оказалось, что прикорневой поросли было в 1,9 раза меньше, чем стволовой. Изучение особенностей размножения березы показало, что в условиях Кольского полуострова срезанные бобрами деревья дают поросль в 40% случаев.

Для выяснения причин, сдерживающих рост численности речного бобра в Лапландском заповеднике, необходимо рассмотреть питание бобра в энергетическом аспекте. На основании данных химического анализа коры и луба березы и ивы нами была установлена питательная ценность этих кормов (табл. 3).

Используя специальные переводные таблицы (Бородина, 1959), можно известное число бобровых погрызов выразить в условных кормовых единицах (УКЕ). За одну УКЕ принимается метровый отрезок ствола диаметром от 2,6 до 6,0 см, включая боковые побеги. Установлено, что со ствола таких размеров бобр использует около 1 кг корма (Лавров, 1954).

Таблица 3.

Химический состав кормовых растений бобра и их питательная ценность.

Древесный корм	Дата и место взятия пробы	Первоначальная влажность в %	Состав кормов в процентах на воздушно-сухое вещество				Калорийность условной кормовой единицы, ккал
			общий азот	протеин	жиры	углеводы (без клетчатки)	
Берёза, луб	25.08.2004 р. Чуна	53,1	0,895	5,594	2,005	13,760	342
Ива, кора	25.08.2004 р. Чуна	63,0	0,740	4,625	9,780	15,300	438

Это количество корма покрывает суточную индивидуальную пищевую потребность бобров северных популяций (Heather, 1982). Общепринятыми тепловыми коэффициентами для жира, протеина и углеводов соответственно являются: 9,3; 4,5; 4,1 (Перельдик, 1972). Коэффициент переваримости растительных кормов составил для протеина 0,64, жира – 0,80, углеводов – 0,72 (Томмэ, 1953). С учётом этих коэффициентов мы определили калорийность 1 УКЕ берёзы и ивы. Так, для луба берёзы она составила, в среднем, 342 и для коры ивы 438 ккал. Опытным путем было установлено, что один бобровый погрыз, приведённый к условному диаметру, в среднем равен 2,5 УКЕ. Зная общий объем использованных бобрами кормов за осенне-зимний сезон, был вычислен годовой запас питательных веществ – 947470 ккал. Если принять, что вся запасенная в корме энергия равномерно распределилась между всеми бобрами в заповеднике, то нетрудно определить потребность в энергии для одного бобра за указанный период – 55777 ккал. Как указывает М.И. Бородина (цит. по: Поярков, 1953), соответствующий показатель для бобров Окского заповедника равен, в среднем, 30791 ккал. Полученные нами результаты согласуются с предварительным выводом О.И. Семенова-Тян-Шанского (1938) относительно того, что в условиях Заполярья бобрами должно использоваться древесно-кустарниковой растительности больше, чем в Воронежском заповеднике.

Прослежены хронологические изменения в характере заготовки берез бобрами. Запас приречного березняка на р. Чуна в первые годы выпуска бобров составлял 3190 деревьев/га (Семёнов-Тян-Шанский, 1938). В настоящее время данный показатель снизился почти на 20 процентов. В период 1965–1984 гг. животные срезали деревья на расстоянии от уреза воды, в среднем 4,6 м (lim 0,5–7,1; n=630), а в последующее десятилетие этот показатель составил 8,3 м (lim 1,1–26,0; n=145). Кроме увеличения расстояния от воды, происходило постепенное «измельчание» берез, сваленных бобрами. Зимой 1935–1936 гг. бобры использовали березы с диаметром стволов 12–30 см до 40% от числа всех подгрызенных деревьев (Семёнов-Тян-Шанский, 1938). В дальнейшем в питании бобра встречаемость деревьев с таким диаметром ствола начала снижаться: 32% (1971–1972 гг.) и 19% (1984–1985 гг.). По нашим наблюдениям, в 2004–2005 гг. бобры лапландской популяции в 70% случаев валили деревья диаметром 2–12 см. Установлено,

что именно деревья с большим диаметром стволов от 12 до 30 см обладают наибольшей кормовой эффективностью (Бородина, Жарков, 1959). Таким образом, бобры в большой степени сдерживают продуктивность собственных пастбищ. Как следствие недостатка кормов происходит увеличение протяжённости участка одного поселения на реке до 4 км.

В процессе своей реинтродукции на севере бобры периодически предпринимали попытки создать запас древесного корма на зимний период. Самый большой из обнаруженных в заповеднике запасов имел объём 4,6 куб. м. Он состоял из березовых чурок диаметром 4–6 см, каждая длиной около 1,5 м и был обнаружен в середине октября 1959 г. Бобровые запасы отмечали на р. Чуне редко и только до 1985 г., позднее не наблюдали. Замечено, что крайними датами устройства зимних запасов были 26 сентября и 18 октября.

Изменения местообитаний в результате деятельности бобров

К 1947–1950 гг. начали проявляться первые признаки трансформации бобровых местообитаний. Отмечался распад семейных поселений, разрушение бобровых нор и прекращение существования колоний на отдельных участках рек. К 1980 г. бобры покидают р. Нявку, а с 1986 по 2003 гг. – р. Чуну. По речным берегам образовались проплешины, почти свободные от древесной и кустарниковой растительности. При этом оказалось, что отступивший от берегов лес восстанавливается чрезвычайно медленно, особенно береза (Пономарев, 1949). Лучшие бобровые угодья приходили в упадок – берега с потравленными березняками зарастали кустарниковой растительностью, представленной кустарниками *Salix phylicifolia*, *S. glauca*, *Juniperus sibirica*, *Betula nana* и разнотравьем из луговых и лесных видов. Мест, пригодных для многолетних бобровых поселений, становилось все меньше.

Сухие берега в местообитаниях бобров оказались изрытыми многочисленными и глубокими норами. В отдельных пониженных местах перешейки между руслом реки и устьем ручья пересекали соединительные норы, позже размытые паводковыми водами. Образовавшиеся новые протоки и обилие заброшенных нор скрывались среди густого травостоя. Крупным животным стало опасно передвигаться по прибрежной полосе. В 1967 г. в одну из таких земляных ловушек попал взрослый лось и в результате полученного перелома ноги вскоре скончался. С другой стороны, некоторым животным норы и хатки бобров служат в качестве укрытий. В 1970 г. 10 августа в бобровой норе обнаружили гнездо американской норки *Neovison vison* со щенками. Отмечен случай использования заброшенной хатки этим зверьком на руч. Курбыш.

В начальный период реакклиматизации в заповеднике бобры жили на одном участке реки в течение 10–12 лет, затем семья грызунов, по мере использования запасов березы, искала новый (Герман, 1960). Со временем продолжительность существования семейного поселения на одном месте начала сокращаться. Так, из 37 поселений, зарегистрированных на реках заповедника в период 1966–1975 гг., 25 просуществовали 1–3 года, 6 поселений 4–6 лет, 2 поселения 7–9 лет и только 4 в течение 10 лет. К 1986 году кормовые и защитные ресурсы р. Чуны подошли к порогу истощения настолько, что грызуны ее оставили и не осваивали 17 лет. После повторного заселения в 2004 г. поселение приобрело характер стабильного. Здесь в излучину реки впадает ручей, подпитываемый родником. Близ устья родника имеется полухатка, она построена на месте старой норы с обвалившимся-

ся сводом. Высота ее 0,8 м и 1,2 м основание в диаметре и сложена, в основном, из крупных веток ивы. Напротив жилища неглубокий пруд, на дне которого обнаружены многочисленные экскременты бобра. Рядом с полухаткой устроена временная лежка бобра. По берегу видны следы активной грызущей деятельности животного, в основном срезан ивняк, запасы которого значительны. Судя по оставленным свежим погрызам берез, бобры удаляются на 0,7 км от выявленного центра поселения вниз по реке.

В июне 2006 г. было выявлено поселение с плотиной, расположенное вне заповедной территории на протоке, соединяющей Нижнее и Верхнее Вороньи озера, лежащие в 6–8 км к северо-востоку от его границы. Длина плотины 6 м при ширине от 0,7 до 1,5 м. Ее расположение – наискось по отношению к руслу. К моменту осмотра верхняя ее часть была снесена паводковыми водами. Возле наклонной ели диаметром ствола 35 см на мысу построена хатка размером 2,2 м в высоту и диаметром в основании 3,6 м. Материалом для постройки послужили исключительно «отходы» – ошкуренные березовые стволы и ветки. Поблизости от бобрового жилища срезаны почти все березы, к деревьям вели тропы, вылазы и каналы. Кроме свежесрезанных деревьев, имеются в пределах поселения и старые погрызы, примерно, 30-летней давности.

Наиболее часто бобры осваивают приустьевые части многочисленных в заповеднике ручьев. Приводим данные биологической картотеки заповедника по наблюдениям многолетнего существования бобрового поселения на руч. Курбыш, правого притока р. Чуны. По А.Л. Герман (1960), бобры жили на этом месте до 1959 г. с перерывами. Непосредственно перед 1959 г. участок пустовал, о прежней истории поселения свидетельствовало только наличие старых погрызов.

Поселение вновь было заселено осенью 1959 г. Бобры сразу же перегородили ручей плотиной и построили хатку на берегу пруда. Однако уже через год поселение уменьшилось до одиночного, а в 1962 г. исчез и последний бобр. В 1963–1965 гг. устье его не осматривалось, а 4 октября 1966 г. здесь вновь обнаружили множество свежих сваленных берез, систему плотин, многочисленные погрызы со следами зубов молодняка и большой запас березовых чурок, затопленных у входа в хатку. Осенью 1967 г. поселение достигло расцвета. Между 26 сентября и 18 октября возле хатки создан запас корма, включающий около 20 березовых чурок диаметром 10 см и длиной до 1,5 м, не считая более мелких веток. На следующий год 6 марта оказалось, что запас использован полностью, одна из боковых плотин прорвана и уровень бобрового пруда резко понизился, что затруднило транспортировку нового корма к хатке. Бобры иногда плавали по ручью (визуальная встреча при температуре воздуха -10°) и посещали свои подснежные лазы. Судя по количеству погрызов, в конце марта 1–2 бобра откочевали на берега узкой протоки р. Чуны в 200–250 м ниже устья руч. Курбыш, где поселились в снежных норах, поблизости от нетронутого березняка. Около заброшенной хатки во второй декаде апреля усиленно рылась россомаха *Gulo gulo* следы которой тянулись и возле снежных нор бобров в протоке. 18 апреля на заваленном оглоданными чурками дне руч. Курбыш против хатки обнаружен труп бобра – сеголетка, павшего, по-видимому, ещё в феврале. Судьба остальных 2–3 бобров поселения неизвестна. Весной 1968 года была отремонтирована только плотина. 26 сентября 1968 г. большая хатка выглядела заброшенной, хотя в поселении ещё обитал бобр-одиночка. Весной и летом 1969 г. поселение вновь обрело облик семейного. Однако большая хатка в

устье руч. Курбыш осталась заброшенной, а пруд спущенным. Бобры поселились в старой норе на одном из островов р. Чуны, на расстоянии 250 м от покинутой хатки. 15 августа 1969 г. на речном дне возле этой норы найдены березовые чурки со следами зубов бобрёнка. Летом и осенью бобры кормились в густых зарослях низкого ивняка (*Salix glauca*) на болоте по руч. Курбыш. Чтобы подобраться к этим ивнякам, они соорудили на ручье плотину и сеть каналов.

В 1970 г. поселение оставалось семейным, но центр его переместился от устья Курбыш на 2 км ниже, к крутой излучине р. Чуны. Весной колония в излучине реки была принята за новую, но уже летом выяснилось, что обитающие здесь бобры периодически посещают устье руч. Курбыш и расположенные возле него острова. К 1971 г. на этих участках оставался только один бобр, а остальные спустились по р. Чуне на 5–6 км ниже по течению. В 1972 г. бобры вновь поднялись по реке в район руч. Курбыш. Протяженность семейного поселения здесь составила теперь около трёх километров. В период 1973–1976 гг. объединённое поселение оставалось в ранге семейного. В 1975 г. его протяженность по р. Чуне и руч. Курбыш приближалась к четырем километрам. Зимой 1974–1975 гг. бобры этого поселения интенсивно питались ивой. На поросших ивняком островах в излучине р. Чуны к весне 1975 г. осталось несколько целиком выеденных, будто скошенных участков площадью по 6–7 м². 17 июня 1975 г. возле речных островов выше устья Курбыш наблюдали, как крупный бобр очищал ствол поваленной в начале июня берёзы. В осенне-зимний сезон 1975/76 гг. центр поселения вновь переместился к руч. Курбыша. Поеденный ивняк зарегистрирован возле нового устья ручья, срезанные березы – по левому берегу р. Чуны против островов и на островах.

При обследовании поселения на р. Купись в 2016 г. отмечены следы погрызы травянистой растительности – крапивы, таволги, лабазника. Всего на данном участке р. Купись зарегистрировано 92 единицы погрызов бобров в условном диаметре (табл. 4).

Таблица 4.

Виды и количество древесной и кустарниковой растительности, использованной бобрами в нижнем течении р. Купись в 2016 г.

Деревья и кустарники	Количество	Диаметр	Количество погрызов в условном диаметре
Береза	6	25–6,0	6
Береза	1	6,1–12,0	4
Береза	2	12,1–20,0	32
Осина	2	2,5–6,0	2
Осина	1	6,1–12,0	4
Осина	1	20,1–30,0	24
Рябина	4	6,1–12,0	12
Ива	38	< 2,5 см	4
Ольха	1	6,1–12,0 см	4
Можжевельник	2	< 2,5 см	0,2
Всего	-	-	92,2

На основании количества учтенных погрызов, мест вылазов (7) и троп (4), оставленных грызунами, можно предположить, что на данном участке р. Купись обитают не менее трех бобров. Их пребывание здесь не круглогодичное, и используют эту территорию звери в бесснежный период года. Поселение старое, существует не менее 10–12 лет. Судя по недавно оставленным на древесине следам от зубов, это были взрослые особи (ширина пары резцов от 11 до 14 мм). Следы молодняка предположительно – обнаружена одна ветка ивы диаметром 8 мм со следами на коре от мелких резцов.

Со временем основным фактором, определяющим территориальное распределение животных, становится истощение зимней кормовой базы грызунов и дефицит гнездопригодных участков на берегах. Медленный характер восстановления березового древостоя на Севере отмечал Ф.Д. Плеске (1887). Так, в Северной Финляндии (район Куузамо) поврежденный бобрами приречный березняк восстанавливался на протяжении не менее 80 лет, и места таких потрав получили у местных жителей специальное название «*Maajavan perkauxeti*». П.И. Данилов с соавторами (2007) подчеркивают, что в условиях Карелии существование бобровой семьи продолжается до полного истощения запаса древесно-веточных кормов в данном поселении. Уменьшение запасов зимнего корма к середине 50–началу 60-х годов сказалось на активизации процессов расселения и строительной деятельности бобров. В период 1980–1986 гг. бобрами были впервые оставлены заповедные реки, где производился их выпуск.

Факторы, определяющие динамику численности

Население бобров испытывает дополнительную угрозу в период выкармливания потомства. Наиболее полные данные по наличию потомства в лапландской популяции бобров собраны за период 1966–1975 гг. За эти 10 лет было всего зарегистрировано 14 поселений с приплодом. Приблизительный расчет на основе наблюдений в заповеднике показывает, что темп размножения бобров, имевший место в Лапландии в те годы, был недостаточен для расширенного воспроизводства их населения. Кроме этого, имеются факты гибели бобряток и угрозе им в половодье. В апреле 1968 г. у хатки в устье Курбышуая был обнаружен труп бобренка в возрасте примерно 8 месяцев. При расселении осенью 1980 г. обнаружена гибель бобра под колесами автомобиля на Ленинградском шоссе в 2 км южнее моста через р. Монча.

В старице р. Чуна 12 июня 1974 г. заметили бросившегося в воду бобра. На берегу обнаружили короткую, около метра нору, а рядом в воде затаившегося бобренка. Короткая временная нора оказалась обсохшей и не могла предохранить эту семью от нападения крупных хищников (росомаха, бродячие собаки). Все время при осмотре местообитания взрослый бобр плавал поблизости.

Особую угрозу для животных представляло браконьерство. Этот социальный феномен получает то наибольшее развитие, то несколько затухает в зависимости от экономической ситуации и конъюнктуры рынка. Повышенный спрос на меха диких животных в середине – конце XX века привёл к полному уничтожению поголовья бобров, выпущенных на неохраямой территории, и браконьерскому прессу на животных в окрестностях заповедника. Полностью освоив заповедную территорию, переселенцы делали попытки выхода на

соседние неохранные реки, но закрепиться там надолго бобрам не удавалось по причине беспокойства их человеком, и даже в экологически благоприятных местах не возникло ни одной стабильной колонии (Катаев, Брагин, 1986). В настоящее время, в связи с резким уменьшением спроса на меха, в том числе и бобрового, браконьерство не наблюдается.

Обсуждая роль хищников в регулировании численности бобра, карельские исследователи пришли к выводу, что по масштабам урона их населению, наравне с деятельностью браконьеров, стоят крупные звери (Данилов и др., 2007). В условиях Лапландского заповедника преследование бобров хищниками – волк, росомаха, фиксировано единичными случаями (Семенов-Тянь-Шанский, 1938). Тем не менее, эти грызуны могли стать жертвами волков, а также бродячих собак. На основании данных Летописей природы, большое количество встреч волков приходилось на 10-летний период, начиная с 1967 г. Именно в этот период бобры снизили темп размножения, молодые были лишь в 20% семейных поселений (Брагин, 1979). Это были годы высокой численности северного оленя и начавшейся в окрестностях заповедника промысловой охоты на него, в ходе которой было изъято до 60% поголовья копытных животных (Баркан, 2007). С сопредельных территорий стаи волков и собак начали чаще проникать в заповедник, в том числе в долины бобровых рек – Чуны, Куписи, Нявки. Волки способны регулировать численность бобра, что подтверждается наблюдениями в Латвии и Канаде (Anderson, 1999; Kohira et al., 1997). Эта потенциальная опасность могла реально негативно повлиять на популяцию лапландских бобров, особенно в период отсутствия роста их населения.

Случаи прямого нападения хищных зверей на бобров на территории Лапландского заповедника не зафиксированы. Однако имеются косвенные данные о преследовании грызунов росомхой и другими зверями, которые сводятся к следующему. Так, 8 апреля 1968 г. возле устья руч. Курбыш росомаха сначала рылась у брошенной бобровой хатки, потом оставила многочисленные следы у снежных нор, где жили грызуны. Весной следующего года росомхой была разрыта жилая нора на р. Чуна. В этом же месте 1 ноября 1971 г. хищница крутилась вокруг бобрового продуха на льду реки. В августе 1975 г. по следам установлено, что росомхой разрыто несколько бобровых нор на берегу р. Купись и возле устья руч. Колнсайок, одного из притоков этой реки. В последнем случае раскоп могли произвести волк либо бродячая собака. 29 мая 1966 г. на берегу р. Чуна были обнаружены кости задней лапы взрослого бобра – жертвы наземного хищника. Кроме этого, за период 1966-1975 гг. на территории Лапландского заповедника был найден бобренок, погибший в зимнюю бескормицу. 6 марта 1971 г. два семейных поселения бобров привлекли внимание туристов, которые раскапывали бобровый вылаз и несколько подснежных нор. 11–13 октября 1971 г. на р. Купись в пределах бобрового поселения были обнаружены несколько браконьерских плотов и потайная землянка. В городе Мончегорске в одном из дворов 15 июня 1973 г. видели переднюю лапку бобра, брошенную браконьером.

На р. Чуне, где бобровые поселения закрепились с момента их реакклиматизации, с 1951 до 1957 г. осуществлялась хозяйственная деятельность, велся молевой сплав леса. Здесь функционировал поселок лесорубов, поскольку в

эти годы Лапландский заповедник был временно ликвидирован. Таким образом, в условиях нерегулируемой численности население бобров существовало менее 20 лет. В результате, за период 1959–1967 гг., когда научные наблюдения в заповеднике возобновились, выяснилось, что население бобров в низовьях р. Чуны сократилось с 17 до 5 поселений (табл. 1).

В 60-е годы восстановленный вид естественным образом расселился далеко от границ заповедника. Напомним, что выпуск европейских бобров производили и в восточной части Мурманской области – на реках Оленице, (1935–1936 гг.) и Поное (1957 г.), всего 53 особи. На первой из неохраемых рек бобры обитали до 1970, а на второй – до 1978 г.

Низкая плотность животных и незначительная площадь сплошного ареала стали определяющими в их запойном существовании. Установлено, что локальные популяции животных, изолированные от других сообществ того же типа, ограничены, как правило, в продолжительности своего существования, которое зависит от сочетания неблагоприятных факторов условий среды обитания, в том числе от площади, занимаемой животными, - изолятами (MacArthur, Wilson, 1963; Hanski et al., 1996). **Высокая степень изолированности популяции привела к нарушению пространственной структуры и постепенному стойкому снижению численности вида в регионе.** Выявленные новые местообитания бобров на Кольском полуострове указывают на высокую экологическую пластичность вида, а также возможное закрепление животных, проникающих с сопредельных территорий.

Перспективы существования популяции бобров на Кольском Севере

Расширение территории Лапландского заповедника в 1983 г. в западном направлении в район Сальных тундр способствовало тому, что к 1993–1994 гг. здесь в бассейне р. Туломы периодически обнаруживают бобров (оз. Явр, р. Вокман). Район междуречья Ноты и Лоты, приграничные с Финляндией территории могут служить резерватом бобрового населения и целесообразно установить для этих горно-лесных ландшафтных эталонов заповедный режим в рамках планируемого международного проекта «Зеленый пояс Фенноскандии».

Территория между городами Ковдором, Кандалакшей и Алакуртти на юге Мурманской области ранее бобрами не была освоена и представляла естественную зону изоляции между европейским и канадским видами (Катаев, 1998). Известно, что область бобровых поселений в Средней Карелии примыкает к финской речной системе Лиэксы – одного из местообитаний этих грызунов. Достоверных сведений о проникновении в Мурманскую область бобров из Карелии или из соседних государств не имеется. Рассматривая пространственную структуру бобровой популяции 40–50-х годов и особенности их территориального поведения, можно предположить, что в те годы реакклиматизированные грызуны продвинулись далее р. Ены в южном направлении и намного западнее Сальных тундр. При этом допущении современные наблюдения бобров в этих малолюдных районах Кольского полуострова следует отнести к прерванному мониторингу за воронежскими переселенцами. По опросным сведениям, происходит постепенное заселение бобрами водоёмов

на юге Мурманской области, в 20–25 км севернее Карелии. В частности недавние следы пребывания бобров были обнаружены в долинах рек Верман, Вуокса, Тумча, Куолайоки, Кемийоки, Тунсайоки и Кюме. Большинство указанных рек берут начало в Финляндии. Отсутствие регулярных наблюдений в этих малодоступных местах не позволяет однозначно судить о происхождении бобровых поселений в приграничных точках. Отметим, что система инженерных сооружений на госгранице не может служить надежным изолирующим барьером для бобров на Кольском полуострове. Наиболее вероятна иммиграция зверей в 1953 г. в Карелию и на Карельский перешеек Ленинградской области именно со смежной территории Финляндии (Сегаль, Орлова, 1961; Данилов и др., 2007). Бобр – широко распространенный вид и в будущем, возможно, естественное слияние малой локальной популяции Кольского Севера с большими соседними на территории Карелии и Финляндии.

В Восточной Фенноскандии только на Кольском полуострове существует в чистоте без смешения с другими географическими формами подвид – *Castor fiber orientoeuropaeus Lavrov subsp. nova*. Особый интерес представляет возможное обнаружение бобров в периферийных южных и западных участках – местах наиболее вероятного смыкания с ареалом канадского бобра *Castor canadensis* Kuhl. вида, вошедшего в состав фауны Финляндии в 1937 г. и Карелии в начале 1950-х годов (Lahti, 1968; Данилов, 1975). Кроме этого, в 1964 г. в Карелию проникли обыкновенные бобры из Ленинградской области. Известно, что этот вид завозился в 1935–1936 гг. и в Финляндию (Сегаль, Орлова, 1961).

Современный статус европейского речного бобра на Кольском полуострове вызывает опасения за успешность длительного существования и жизнеспособность популяции вида, даже в пределах Лапландского заповедника, несмотря на включение вида в Красную книгу Мурманской области (Катаев, 2011; 2014). Лимитирующим фактором, помимо замедленного восстановления древесных кормов, может являться также генетический. Со времени реинтродукции бобров прошло в отсутствие иммиграции более 70 лет. Сменилось несколько поколений грызунов. Возможно, из-за близкородственного скрещивания многие пары бобров не дают потомства. Быстрое изменение структурно-функциональных свойств характерно для популяций в рефугиумах по причине дрейфа генов и инбридинга (Савельев, 2003). Однако, имеются примеры иного рода. Так, завезенные на Огненную Землю в 1946 году 25 пар бобров обеспечили рост численности вида в 35000 голов (Lizarralde et al., 1963). В Финляндии в 1935–1937 гг. были выпущены 17 европейских и 7 канадских бобров, уже к 1955 г. их поголовье составило 450–500 особей (Lahti, Heiminen, 1974; Ermala, 2003). Известно, что в соседней Норвегии численность некогда редкого вида быстро росла и к 1920 г. в стране насчитывалось 14000 бобров (Salvesen, 1928). Этот успешный опыт позволил уже в 1927 г. завезти и выпустить для расселения на территории Латвии партию европейских бобров именно норвежского происхождения. Современная численность этих животных в Латвии высока и положение их стабильно (Балодис, 1979; Лавров, 1981).

Размер генетического резервата локальной популяции речного бобра на Кольском полуострове становится недостаточным для расширенного вос-

производства их населения. Проникновение в регион бобров из соседних регионов повысит стабильность существования вида. При условии вселения в регион европейских бобров именно норвежского происхождения произойдет их гибридизация. В случае, если материнская форма будет норвежской, это позволит увеличить бобровые запасы, улучшить генофонд и повысить устойчивость животных к малоблагоприятным условиям среды обитания и не будет считаться биологическим загрязнением местной териофауны в процессе ее натурализации (Дёжкин, 2001).

Литература

- Алымов В.К. Зверь майи // Карело-Мурманский край. 1931. № 9-10. С. 63–64.
- Балодис М.М. Вопросы бобрового хозяйства Латвийской ССР // Ведение заповедного хозяйства в лесостепной и степной зонах СССР. Воронеж, 1979. С. 103–106.
- Баркан В.Ш. Волк как естественный регулятор численности дикого северного оленя в Лапландском заповеднике (Кольский полуостров) // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 2007. Т. 112, вып. 2. С. 3–6.
- Бородина М.Н., Жарков И.В. Временная инструкция по учету численности речного бобра. М., 1959. 20 с.
- Брагин А.Б. Численность речных бобров Лапландского государственного заповедника // Проблемы экологии Прибайкалья: Иркутск, 1979. С. 37–38.
- Брагин А.Б., Катаев. К вопросу о сохранении речных бобров на Кольском полуострове // Природа Севера и её охрана. Мурманск, 1981. С. 9–15.
- Герман А. Л. Восстановление бобра в Лапландском государственном заповеднике // Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1960. Т. 65, вып. 3. С. 13–19.
- Данилов П.И. Состояние резервата канадского бобра в Карельской АССР и его перспективы // Тр. Воронежского заповедника. 1975. Т. 1, вып. 21. С. 105–114.
- Данилов П.И., Каньшиев В.Я., Федоров Ф.В. Речные бобры Европейского Севера России. М.: Наука, 2007. 198 с.
- Дёжкин В.В. Необходимость адекватного управления популяциями бобра на национальной и международной основе и решения в Евразии проблемы канадского бобра // Тр. Первого Евро-Американского конгресса по бобру (24–28 августа 1999 г.) и Тр. Волжско-Камского заповедника. Казань, 2001. Вып. 4. С. 20–26.
- Ермаков С.А., Арасимович В.В. Методы биохимического исследования растений // М.: Сельхозгиз, 1952. 361с.
- Жарков И.В. Итоги расселения речных бобров в целях восстановления их запасов и ареала в СССР // Тр. Воронежского государственного заповедника. Воронеж, 1961. Вып. 12. С. 5–23.
- Каньшиев В.Я. Современный ареал, численность и хозяйственное использование речных бобров на северо-западе СССР // Фауна и экология птиц и млекопитающих таёжного северо-запада СССР. Петрозаводск, 1978. С. 160–166.
- Катаев Г.Д. Состояние и перспективы популяции речных бобров Кольского Севера // Матер. II Межд. симпозиума «Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы» (22–26 июня 1998 г. Петрозаводск). Петрозаводск, КНЦ РАН. 1998. С. 75–78.
- Катаев Г.Д. Бобры *Castor fiber* L. на северной периферии ареала (Кольский полуостров) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 2011. Т. 116, вып. 3. С. 3–11.

- Катаев Г.Д. Обыкновенный бобр // Красная книга Мурманской области. Кемерово: Изд-во «Азия-принт», 2014. С. 560–561.
- Катаев Г.Д., Брагин А.Б. Речные бобры на северном пределе обитания // Экосистемы экстремальных условий среды в заповедниках РСФСР. ЦНИЛ Главохоты. М., 1986. С. 148–159.
- Клейненберг С.Е. Проблема восстановления численности речного бобра в СССР // Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1945. Т. 50, вып. 3–4. С. 50–59.
- Лавров Л.С. Биологическое и зоотехническое обоснование разведения бобров на ферме: Автореф. дис. канд. биол. наук. Воронеж, 1954. 20 с.
- Лавров Л.С. Бобры Палеарктики. Воронеж, 1981. 272 с.
- Насимович А.А. Расселение и численность речного бобра в Лапландском заповеднике // Охрана природы, 1948, № 4. С. 65–82.
- Насимович А.А., Семенов-Тянь-Шанский. Новые данные о речных бобрах на Кольском полуострове // Зоологический журнал, 1959. Т. 38. С. 1406–1412.
- Перельдик Н.Ш. Кормление пушных зверей. М., Колос, 1972. 342 с.
- Плеске Ф.Д. Критический обзор млекопитающих и птиц Кольского полуострова. СПб., 1887. 536 с.
- Плешков. Б.П. Практикум по биохимии растений. М.: Колос, 1968. 262 с.
- Пономарев А.Л. Возобновление березы и численность бобров на Севере // Охрана природы. 1949. №9. С. 91–97.
- Поярков В.С. Количественный учет речных бобров // Тр. Воронежского гос. заповедника. 1953. Вып. 4. С. 51–76.
- Савельев А.П. Бобры в России: очевидный охотхозяйственный успех с зоологическими проблемами 70 лет спустя // Матер. III Межд. симпозиума «Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы» (16–20 июня 2002 г. Петрозаводск). Петрозаводск, КНЦ РАН. 2003. С. 168–173.
- Сегаль А.Н., Орлова С.А. Появление бобров в Карелии // Зоол. журн. 1961. Т. 40, вып. 10. С. 1580–1583.
- Семенов-Тянь-Шанский О.И. Опыт реакклиматизации речного бобра в Лапландском заповеднике // Тр. Лапландского гос. заповедника. М., 1938. Вып.1. С. 177–216.
- Соловьев В.А. Речной бобр Европейского Северо-Востока. Л., 1991. 210 с.
- Томмэ М.Ф. Переваримость кормов. М., 1953. 356 с.
- Anderson Z. Beaver: A new prey of wolves in Latvia: comparison of winter and summer diet of *Canis lupus* Linnaeus, 1758 // Beaver protection, management and utilization in Europe and North America. N.Y., 1999. P. 103–108.
- Ermala A. A review to the Beaver population and its management in Finland. // The Third International Symposium «Dynamics of Game Animals Populations in Northern Europe». Petrosavodsk., 2003. P. 62–64.
- Hanski I., Moilanen A., Gyllenberg M. Minimum viable metapopulation size. // American Naturalist. 1996. Vol. 38. P. 527–541.
- Heather I.S. Beaver increase in Ontario: Result of changing environment // Mammalia., 1982. Vol. 46, №2. P. 167–175.
- Kohira M., Rexsteg E.A. 1997. Diets of wolves, *Canis lupus*, in logged and un logged forest of Southeastern Alaska // Canad. Field Natur. 1997. Vol. 111, № 3. P. 429–435.
- Lahti S. Majava. Suomen Luonto. 1968. №5. P. 110–111.
- Lahti S., Heiminen M. The beaver *Castor fiber* (L.) *Castor canadensis* (Kuhl) in Finland. // Acta theriol., 1974. Vol. 19. №1–13. P. 177–189.

Lizarralde M., Escobar J., Deferrari G.. Invader species in Argentina: A review about the beaver (*Castor canadensis*) population situation on Tierra del Fuego ecosystem. *Interciencia*. 2004. V. 29, № 7. P. 352–356.

MakArthur R.H., Wilson E.O. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*. 1963. Vol. 17. № 4. P. 373–387.

Myrberget S. Beverens utbredelse I Norge omkring. – Rapp.ochuppsats // Inst. skogzool. Skogshogsk., 1977. Bd. 26. P. 13–18.

Salvesen S. Bilberrassen Schutzmasnahmen und gegenwartige Verbreitung des Bibers // *Naturschutz*. 1928. Jahrg. 9, № 10.

THE BEAVERS OF THE KOL'SKY POPULATION IN TERMS OF LAPLANDSKY RESERVE

G.D. Kataev

The Lapland State Nature Biosphere Reserve, kataev105@yandex.ru

The Eurasian beaver or European beaver – *Castor fiber* Linnaeus, was exterminated on the Kola Peninsula in the XIXth century. Laplandsky Reserve took measures to restore the species by carrying out a two-time release of the beavers from Voronezh oblast in its rivers. In August 1934, four pairs of beavers were released in the Chuna River and three more pairs in 1937 in the Nyavka River. By 1950, the beaver population took a maximum – more than 100 head. In subsequent years, the number of animals began to decline. The boundaries of settlements «expanded» due to local migration of animals.

Since 1979-1980 – not only the growth in numbers has been stopped, but sharp reduction of family settlements with young individuals and even pairs of beavers has been noticed.

The modern status of the European beaver on the Kola Peninsula raises concerns for the success of the long-lived existence and viability of the species population, even within the Laplandsky Reserve, despite the inclusion of the species in the Red Book of the Murmansk oblast. A gradual settlement of reservoirs in the south of the Murmansk region, 20–25 km to the north of Karelia by beavers takes place. The penetration of beavers into the region from neighboring regions will increase the stability of existence of the species.

The expansion of the territory of Laplandsky Reserve in 1983 in a western direction to the Greasy Tundra region contributed to the fact that by 1993–1994 the beavers have been detected periodically here in the basin of the Tuloma River (Yavr Lake, Vokman River)

The region between the rivers Nota and Lota, bordering with Finland territories can serve as a reserve for the beaver population and it is advisable to establish a reserve regime for these mountain-forest landscape standards within the framework of the planned international project “Green Belt of Fennoscandia”.

ХАРАКТЕРИСТИКА НАСЕЛЕНИЯ КАНАДСКОГО БОБРА КОСТОМУКШСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Ф.В. Фёдоров, П.И. Данилов

*Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН»,
ffyodoroff@inbox.ru*

Характеристика района исследований

Государственный природный заповедник «Костомукшский» располагается на севере Карелии в пределах Костомукшского горсовета и Муезерского района, в 25 км к западу от г. Костомукша (64°28' с.ш., 30°16' в.д.) (Хохлова и др., 2000). Создан в декабре 1983 г. с целью сохранения эталонного участка северотаежной подзоны европейской части России. Его общая площадь тогда составляла — 47569 га. Однако в 2015 г. в результате уточнения границ площадь заповедника увеличилась до 49259 га. Ранее южная граница заповедника проходила по акватории озер Каменного и Минозеро. Обновленная граница проходит по береговой линии озера Каменного и озера Минозеро и полностью включает в территорию заповедника оба озера (Ковалевский, 2016). С 1991 г. входит в состав российско-финляндского заповедника «Дружба» вместе с пятью изолированными природоохранными зонами в Финляндии.

Четких естественных границ заповедник не имеет. Западная граница проходит параллельно Государственной границе с Финляндией, а юго-западная — по побережью оз. Каменного (рис. 1). Южная, восточная и северная границы заповедника проходят по квартальным визирам (Белоусова и др., 1988).

Заповедник находится в атлантико-арктической климатической области умеренного пояса (Алисов, 1956). Продолжительность светового дня в июне — июле составляет в среднем 21 час, период белых ночей продолжается более 2 месяцев.

Зима относительно мягкая, лето холодное и короткое. Продолжительность безморозного периода — 183 дня, среднегодовая температура воздуха 0,5°. Средняя температура июля (самого теплого месяца) 15°, января и февраля — 12°, среднее количество осадков составляет 535 мм. Большое количество осадков зимой (143 мм) приводит к образованию мощного снежного покрова: на открытых местах — 50–80 см, в лесу — 60–90 см (Белоусова и др., 1988).

В лесах Костомукшского заповедника господствуют сосняки, на них приходится 84% лесопокрытой площади, ельники занимают 16%, вторичные леса, сосняки и осинники — менее 1% (Хохлова и др., 2000). Среди сосновых лесов наиболее распространены зеленомошные сосняки — черничные (55%) и брусничные (23,2%). Довольно широко представлены сосняки лишайниковые и верещатниковые, долгомошные и сфагновые (Белоусова и др., 1988). Среди ельников наиболее широко распространены ельники черничные (4,8%) и долгомошные (3,7%). Всего на территории заповедника выделено 12 типов сосняков, 9 ельников, 8 — березняков (Щербаков и др., 1977).

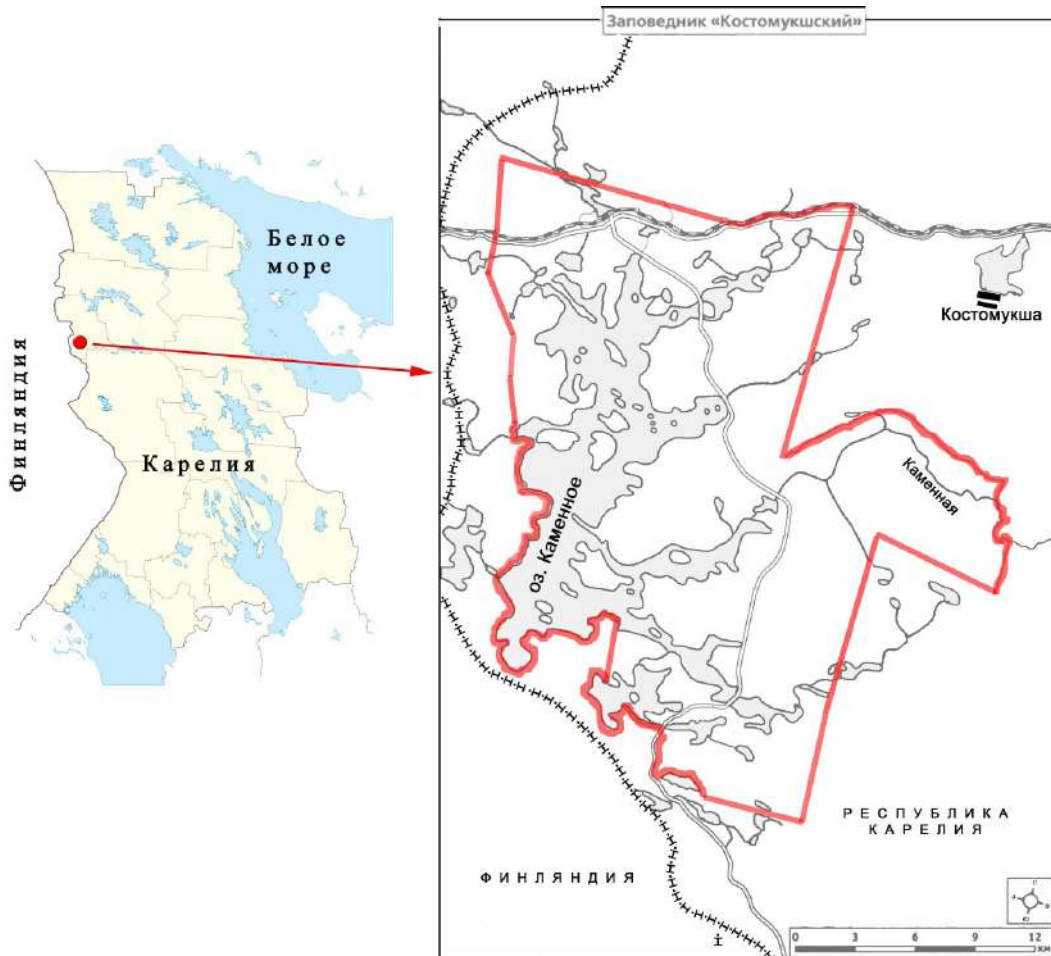


Рис. 1. Заповедник «Костомукшский»

Около 20% площади заповедника занимают небольшие болота с доминированием следующих типов: карельские кольцевые аапа и олиготрофные сфагновые грядово-мочажинные (Белоусова и др., 1988).

В заповеднике имеются многочисленные водные объекты, наиболее крупное из них – озеро Каменное. Его площадь – 95,5 км² (20% площади заповедника). Протяженность береговой линии – 193 км. Второе по величине, Минозеро, занимает 1,5 тыс. га. Остальные озера небольшие и занимают межсельговые котловины: Сяркярви (49 га), Утиное (38 га) и др. Всего в пределах заповедника около 250 крупных и мелких озер (ламб) (Белоусова и др., 1988; Выписка, 2017). Единственная крупная река заповедника – Каменная, длиной 25 км, вытекает из оз. Каменного и впадает в оз. Лувозеро.

Методы учета бобров и оценки их средообразующей деятельности

В основу настоящей работы положены учёт бобров и наблюдения за различными формами проявления их средообразующей деятельности, выполненные в заповеднике «Костомукшский» в 1999 и 2001 гг. Выявление бобровых

поселений и учет обитающих в них животных проводились путем маршрутного обследования береговой линии водоемов. Для определения количественного состава бобровой семьи использованы принципы методики, разработанной А.В. Федюшиным (1935), Л.С. Лавровым (1952) и дополненной Ю.В. Дьяковым (1975).

Присутствие молодняка текущего года рождения определялось по следам свежего ремонта хатки летом и по ширине резцов на погрызах веток осенью. При обнаружении в поселении одной возрастной группы бобров, число животных в нём считали равным 1–2 бобрам, при двух возрастных группах – 3–5 и при трёх – 6–8 бобрам. Состав семьи и её численность уточнялись во время ночных визуальных наблюдений.

Для оценки влияния жизнедеятельности бобров на лесные насаждения закладывались пробные площадки (25×25 м) количеством от 4 до 8 в каждом бобровом поселении и столько же на контрольных территориях. На каждой площадке определяли состав и распределение основных лесообразующих пород деревьев по диаметру. При изучении грызущей деятельности бобров и восстановительной способности деревьев производился полный перечень повреждённых деревьев и кустарников в пределах 50-метровой прибрежной зоны.

История заселения

Первые сведения о появлении бобров в бассейне озера Каменное (в пределах территории, принадлежащей г. Костомукша) датируются 1972 годом, когда бобровые поселения были обнаружены одновременно на нескольких водоемах – на реках Каменной, Контолки, Максим, Кимасозерке, озерах Каменное, Лувозеро. Судя по состоянию поселений можно предположить, что звери пришли сюда в 60-е годы, мигрировав из пограничных поселений Финляндии, в которых обитали канадские бобры. Таким образом, именно новый для экосистем Карелии вид – североамериканский или канадский бобр *Castor canadensis* – появился тогда на территории будущего заповедника и обитает в нём до сих пор. В середине 70-х годов здесь насчитывалось 11 поселений с общей численностью животных 40–45 бобров (Данилов и др., 1977).

Основными путями расселения зверей, очевидно, были озерно-речные системы, общие для Карелии и Финляндии: протока, соединяющая озера Йотсенлампи (Финляндия) и Миозеро (Россия); протока, соединяющая озера Калконлампи (Финляндия) и Варнанема (Койваярви, Россия); приграничное оз. Каранкаярви; река Ножна.

В дальнейшем процесс естественного расселения канадского бобра продолжался, наблюдался и рост его численности. В конце 1970-х в бассейне озера Каменное (в пределах муниципальной территории г. Костомукша) насчитывалось 13 поселений бобров, с численностью животных 70–80 особей (рукопись отчета Лаборатории зоологии, Петрозаводск, 1980 г). Вместе с тем, уже в этот период на некоторых водоемах, заселенных бобрами ранее, отмечено сокращение численности зверей в результате истощения кормовой базы. Тем не менее, в пределах упомянутой территории население бобра продолжало увеличиваться, но, главным образом, за счет освоения ими новых водоемов. В середине 80-х годов только на части территории заповедника площадью около

20 тыс. га было учтено 10 бобровых поселений с численностью более 30 особей. К этому времени бобры встречались почти на всех водоемах, находящихся не только на территории заповедника, но и за его пределами. Возможности дальнейшего расселения были практически исчерпаны, а численность зверей приблизилась к предельной.

По материалам учета 1999 г. в заповеднике зарегистрировано 37 поселений бобров, из них 16 – жилых, с общей численностью – около 40 особей, остальные поселения оставлены животными (Фёдоров, Каньшиев, 2003). Повторная инвентаризация бобров, проводимая в 2001 г., выявила 20 жилых и 29 брошенных поселений, покинутых бобрами вследствие истощения кормов и постоянного разрушения бобровых плотин человеком (табл. 1, рис. 2).

В условиях дефицита кормов половина поселений бобров (50%) представлено одиночными животными или парами. Большая доля одиночек определяет и сравнительно невысокий показатель среднего числа животных в поселении – 2,2 экз.

На большинстве обследованных водоемов по берегам отмечены следы многочисленных перемещений бобров. Нам пришлось неоднократно регистрировать повторное заселение животными участков, ранее брошенных бобрами вследствие истощения кормовой базы. По масштабам жизнедеятельности и размерам следов установлено, что здесь поселялись молодые (2–3 года) или взрослые (старше 3-х лет) одиночные животные. Вероятно, отмеченное явление не что иное как временная остановка на зиму бобров, не нашедших себе постоянного места обитания и не создавших семьи. Кроме того, нами трижды отмечено создание поселений в непосредственной близости от ранее брошенных бобрами участков.

Анализируя сведения о движении численности бобров в заповеднике, можно сказать, что первые два десятилетия после их появления (1970–1990 гг.) были периодами расселения и роста численности животных. Последующие годы характеризуются стабилизацией численности, и даже некоторым ее сокращением в южной части заповедника².

² Высказанное нами предположение (Каньшиев, Фёдоров, 2003) о том, что в ближайшем будущем в заповеднике будет происходить некоторое сокращение численности бобров, при уменьшении числа животных в семье, недавно нашло свое подтверждение: как показали учёты бобров, выполненные в 2018 г., – 80 % поселений (n=22) оказались нежилыми.

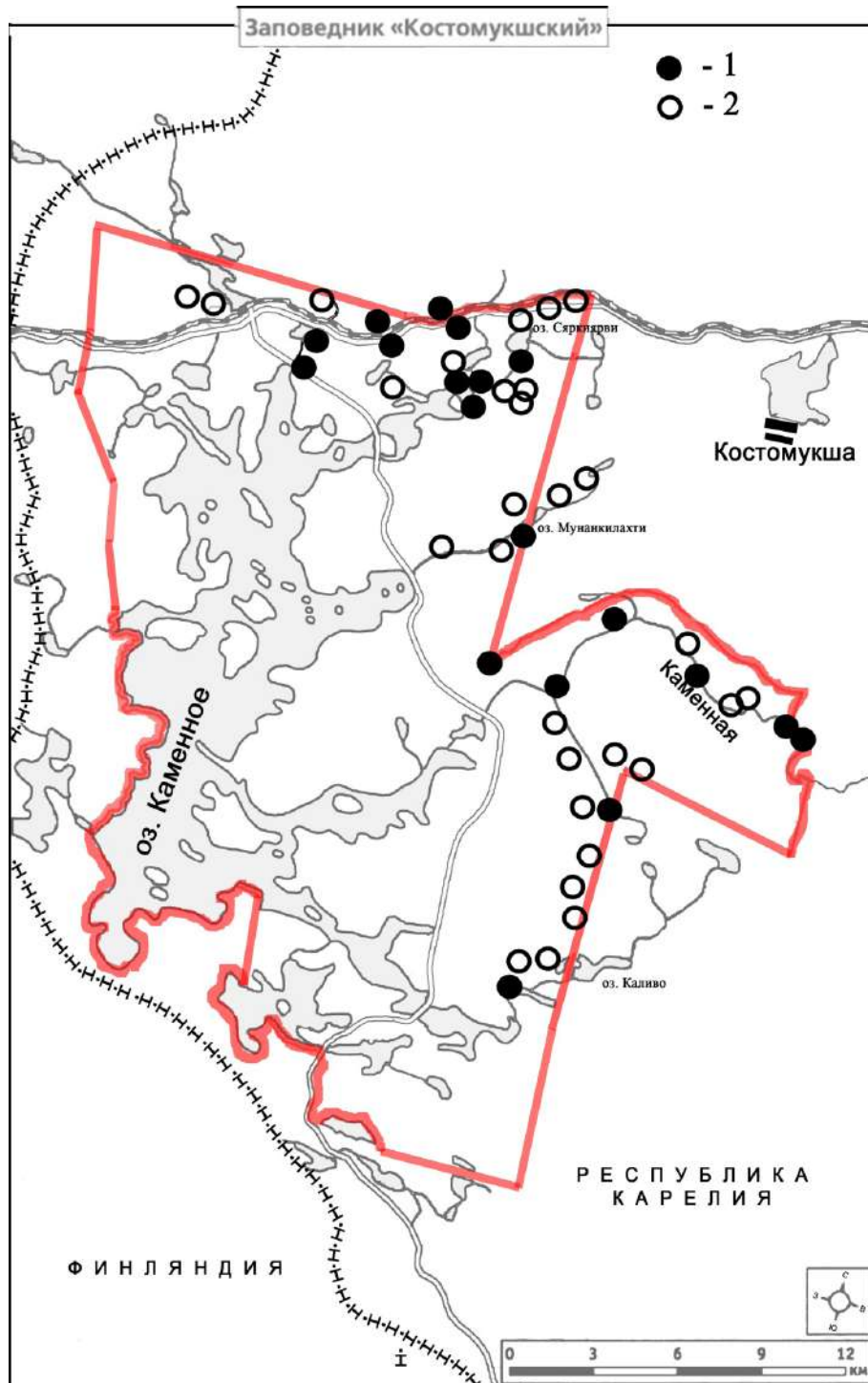


Рис. 2. Распределение бобровых поселений в заповеднике «Костомукшский» по результатам учетов 1999 и 2001 гг.; 1 – жилые, 2 – брошенные поселения.

Таблица 1.

Численность бобров в заповеднике “Костомукшский” (по: Фёдоров, Каньшиев, 2003, с дополнениями)

Название водоема	Год учета			
	1987		1999, 2001	
	число поселений	число бобров	число поселений	число бобров
Система рек, ручьев и озер, впадающих в оз. Каменное и пересекающих а/м Костомукша-Вартиус	1	4	-	-
	-	-	1	3–4
	-	-	1	1
Ламба, у а/м Костомукша-Вартиус	1	4	-	-
Оз. Сяркярви и его притоки	1	4	-	-
	-	-	1	1–2
Ручей, впадающий в губу Камалаhti	-	-	1	1–2
	-	-	2	6–8
Ручей, соединяющий оз. Ёкярви и губу Камалаhti	-	-	2	4–6
Ручей, впадающий в оз. Кивилампи	-	-	1	3–4
	-	-	1	2–3
Губа Камалаhti	-	-	1	1
Оз. Мунанкилаhti (Хуунтилампи)	1	4	1	2
Ламба в кв. № 89	1	1	-	-
Р. Каменная	1	4	-	-
	1	4	1	1
	-	-	1	1
	-	-	1	3–4
	-	-	1	4–5
Ручей, приток р. Каменная	-	-	1	2–3
Ручей, приток р. Каменная	-	-	1	3–4
Ламба в кв. № 173	1	1	-	-
Оз. Каливо	1	1	-	-
Ручей между озерами Минозеро и Каменное	1	4	-	-
Ручей, приток р. Каменная			1	1
Ручей, вытекающий из оз. Каливо	-	-	1	3–4
ВСЕГО	10	31	20	42–56

Местообитания

Несмотря на обилие в Костомукшском заповеднике водоёмов – более 250 озёр, 5 рек и 42 ручья (Выписка., 2017) – условия обитания бобров близки к пессимальным. Это обусловлено, прежде всего, скудостью кормовой базы животных: леса по берегам водоёмов представлены ельниками – таволжными,

долгомошными и приручейными, сосняками – сфагновыми или багульниковыми, иногда лишайниковыми. В приручейных понижениях изредка встречаются первичные березовые и березово-еловые заболоченные леса. В таких лесах основная кормовая порода бобров – осина – лишь изредка растет на склонах прибрежных холмов, формируя небольшие куртины. Ивы растут единично у самого уреза воды.

По нашим наблюдениям, в заповеднике бобры селятся, в основном, на 3-х типах водоёмов: крупная река (р. Каменная или Ногеус-йоки), средние и мелкие водотоки (речки, ручьи и протоки между озерами) и мелкие озёра (табл. 2), но предпочтение отдают средним и малым водотокам – 71% всех поселений, включая брошенные, сосредоточены именно на них.

Однако такая высокая доля поселений, расположенных на водотоках, объясняется, прежде всего, особенностью расселения бобров на севере Карелии. Обитая в условиях скудной кормовой базы, животные концентрируются вдоль автомагистралей, железнодорожных путей, линий электропередач и инженерно-технических сооружений, т.е. там, где ёмкость бобровых угодий стала выше благодаря смене состава древесно-кустарниковой растительности, последовавшей за рубкой леса (Фёдоров, Каньшиев, 2003; Фёдоров, 2017). Как показали наши исследования, из 35 жилых и брошенных поселений, найденных нами на водотоках, 22 (62,3 %) располагались в непосредственной близости от коммуникационных сооружений.

В целом, чуть более половины всех учтённых в Костомукшском заповеднике поселений (n=49) были сосредоточены вдоль дорог, ЛЭП и ИТС (фото 17, 18). Показатель учёта зверей здесь составляет в среднем 3–5 поселений на 10 км коммуникационных сооружений (в то время как на 10 км береговой линии естественных водоёмов приходится 1–2 поселения). В 60% (n=22) придорожных поселений бобры перекрывали дренажные трубы, что создавало угрозу затопления автодороги и даже размывания насыпи железнодорожного полотна.

Таблица 2.

Распределение бобровых поселений на водоемах заповедника «Костомукшский»

	Река Каменная		Ручьи, реки, протоки		Озёра	
	жилые	брошенные	жилые	брошенные	жилые	брошенные
n	5	3	14	21	1	5
%	16,3		71,5		12,2	

Краткая специфика выделенных бобровых местообитаний следующая.

1. Р. Каменная, или Ногеус-йоки, – единственная река, вытекающая из оз. Каменного. Её общая длина – 75 км (Филатов и др., 2001), из них 25 км протекает по территории заповедника (Выписка..., 2017). Заповедная часть реки имеет 15 порогов разного уровня сложности. Берега каменистые, высокие, поросшие сосной. Бобры встречаются на низких, часто заболоченных участках берега с немногочисленной березой.

2. Небольшие озёра, береговая терраса которых резко переходит в крутой каменистый склон, поросший сосной и елью. Лиственные породы представ-

лены довольно малочисленной березой. Состав древостоя в таких поселениях, как правило, имеет следующий вид – $5C_{140} 3E_{140} 2B_{80}$.

3. Ручьи, небольшие реки, их притоки и протоки между озерами, шириной до 10 м и глубиной до 2–3 м с низкими, заболоченными берегами. Иногда противоположный берег – высокий, скалистый, покрытый сосновым лесом. Состав древостоев – $7C_{150} 3B_{80}, 5C_{140} 4B_{80} 1E_{140}, 5C_{140} 3E_{140} 2B_{80}$. Вдоль дорог и линий электропередач древесная растительность представлена молодой березой (80% от общего числа деревьев) и сосной (16%), диаметр которых не превышает 12 см. Единично встречается ива и осина.

Строительная деятельность бобров

Для всего Европейского Севера России характерна сильно развитая гидрологическая сеть – обилие пресных водоемов самого разного типа. Это, прежде всего, разнообразные озера, которых в Карелии насчитывается около 64 тыс. Особенно много – около 75% всех озер – расположено в северной части Карелии. Многие озёра соединены между собой протоками и образуют озёрно-речные системы.

Карелия занимает часть Фенноскандинавского кристаллического щита. Большинство рек и ручьев не имеют выраженного русла, порожисты, с каменистыми или заболоченными берегами, такие же здесь и берега у многочисленных озер. Общее число рек и речек в Карелии составляет 27 тыс. Реки, как правило, короткие. Все эти условия обитания бобров – низкие, заболоченные или каменистые берега, невыраженность русла водотоков, небольшие размеры рек и ручьев – обуславливают высокую строительную активность бобров в Карелии (табл. 3).

В настоящее время в Карелии обитают два вида бобров – канадский и европейский – и, как показали наши исследования (Данилов, Фёдоров, 2015), оба вида строят хатки и плотины с одинаковой частотой.

Таблица 3.

Характеристика строительной деятельности канадского бобра в Карелии

	Всего поселений	Поселения с постройками, %	
		с хаткой	с плотиной
Карелия	124	74,2	76,6
Север Карелии (Калевальский р-н)	39	84,6	79,5
Костомукшский заповедник	49*	67,3	42,9

* Включая брошенные.

На севере Карелии (а именно в Калевальском р-не, частью которого был когда-то Костомукшский городской округ) условия для устройства бобрами нор, которые для них первичны как жилища, еще менее благоприятны. В результате строительная активность зверей здесь чуть выше, чем в целом по Карелии. Невысокие показатели строительной деятельности бобров в заповеднике объясняются её полным отсутствием на реке Каменная – самой крупной и порожистой реке заповедника – бобры здесь живут в норах, и поселения не имеют плотин. Однако, если мы разделим поселения по категориям водоёмов, то на некоторых типах водоёмов увидим характерное для севера высокое проявление строительной деятельности бобров (табл. 4).

Плотины бобры обычно строят на мелких водотоках. В Костомукшском заповеднике нередко в одном поселении встречается целый каскад от 2 до 9 плотин (столько было обнаружено в поселении на ручье, соединяющем группу озер, недалеко от оз. Каливо). Наименьшая длина плотин, отмеченная нами на территории заповедника, была 1,5 м (руч., впадающий в оз. Каменное, кв.15), наибольшая – 30 м, при высоте – 2,5 м. Перепад воды на отдельных плотинах достигал 2-х метров (фото 19). Бобровые хатки сравнительно небольшие, их высота 1,2–2,0 м, а диаметр основания – 3,0–4,5 м.

Таблица 4

Строительная деятельность бобров в Костомукшском заповеднике на разных типах водоёмов.

Тип водоёма	Всего поселений	Поселения с постройками, %	
		с хаткой	с плотинами
р. Каменная	8	0	0
озёра	6	66,7	0
ручьи (ручьи у дорог)	35 (20)	82,8 (90,0)	60,0 (75,0)

Отличительной особенностью расселения бобров в заповеднике, как уже отмечалось выше, является их концентрация вдоль автомобильных и железных дорог и линий электропередач. В этих поселениях бобры проявляют даже большую строительную активность, чем на других водотоках заповедника (табл. 4). Более того, в 60% поселений бобры перекрывали дорожные трубы (фото 20–22), вызывая угрозу затопления автомобильных дорог и размыва насыпи железнодорожного полотна.

Изменения местообитаний в результате деятельности бобров

Влияние подъема воды на прибрежные лесные массивы различно и зависит от характера берегов. При высоких и крутых берегах даже относительно большой подъем воды (0,7–1,0 м) не оказывает существенного влияния на растительность. Однако, при низких, особенно сырых и заболоченных берегах, выше бобровой плотины образуется довольно большой пруд, а значительные участки берегов затапливаются или подтапливаются. Площади затопленных участков варьируют весьма значительно: от 0,02 (ручей, пересекающий дорогу на 231 км; кв.15) до 1,0 га (поселение на ручье, впадающем в р. Каменная; кв.14). В случае, когда ручей, вытекающий из озера, перекрыт плотиной, подъем воды сказывается по всему берегу (поселение на ручье, вытекающем из оз. Сяркиярви).

Выше уже отмечалось, что наибольшая концентрация бобровых поселений на территории заповедника наблюдается вблизи автодорог. Общая площадь затопленных территорий, прилежащих к коммуникационным сооружениям, составляет 4,5 га, в целом по заповеднику – около 15 га. Повышенный уровень воды приводит через несколько лет к гибели деревьев. После ухода бобров на месте старых бобровых прудов появляются, как правило, заболоченные участки, зарастающие березой реже сосной и елью. Эти участки представлены преимущественно сфагновыми, осоково-сфагновыми *Carecetum sphagnosum*, сфагново-пушицевыми *Sphagnetum eriophorosum* и различными кустарничково-сфагновыми сообществами *Fruticuletum sphagnosum* с преоб-

ладанием того или иного вида кустарничков. Из травянистых растений здесь присутствуют — осока, пушица, вахта трехлистная, таволга вязолистная и т.д. Создаются более благоприятные условия для повторного заселения этих мест бобрами.

Может создаться впечатление, что при высокой кормодобывающей и строительной активности, которая наблюдается у бобров в северной тайге, они могут нанести некоторый ущерб старовозрастному и высокоствольному лесу. Однако вдоль дорог растут в основном молодняки малоценных пород — березы, осины, ольхи. От 70 до 95% растущей березы и осины имеют стволы диаметром до 12 см. Почти 94% сваленных бобрами деревьев в придорожных поселениях были диаметром до 12 см. На остальной территории заповедника несколько иное распределение деревьев, сваленных бобрами. В первичных биотопах заповедника береза и осина растут в небольшом количестве, их диаметр невелик и в среднем составляет 20–24 см. Больше половины осин, сваленных бобрами, были диаметром 15–24 см; 81% берез не более 12 см.

Следует заметить, что молодые деревья обладают довольно высокой восстановительной способностью. Так, подсчет погрызов в 4 бобровых поселениях, расположенных в придорожной полосе, показал, что прикорневую и стволовую поросль образовали 51,5 % (35 из 68) растений, поврежденной осины и 32,7 % (70 из 214) березы.

Если принять во внимание, что бобровыми поселениями занято чуть более 1,0% лесных угодий заповедника, то ущерб, причиняемый бобрами природному комплексу, незначителен. Более серьезный ущерб от деятельности бобров наносится хозяйственным сооружениям. Для его предотвращения нами предложен ряд биотехнических и других специальных мероприятий (Данилов и др., 2007; Фёдоров, Каньшиев, 2003).

Работа финансировалась из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания № 0221-2017-0046.

Литература

Алисов Б. П. Климат СССР. М.: «Издательство Московского университета». 1956. 547 с.

Белоусова Н.А., Данилов П.И., Зимин В.Б., Коршунов Г.Т., Кузнецов О.Л. Костомукшский заповедник // Заповедники СССР. Заповедники европейской части РСФСР. Ч. I. М.: «Мысль». 1988. С. 90–100.

Выписка из кадастровых сведений о государственном природном заповеднике «Костомукшский» за период 2013–2016 гг. Костомукша. 2017. 43 с.

Данилов П.И., Зимин В.Б., Ивантер Т.В., Лапшин Н.В., Марковский В.А., Анненков В.Г. Фаунистический обзор наземных позвоночных // Биологические ресурсы района Костомукши, пути освоения и охраны. Петрозаводск: «Карельский филиал АН СССР». 1977. С. 109–127.

Данилов П.И., Фёдоров Ф.В. Сравнительная характеристика строительной активности канадского и европейского бобров на Европейском Севере России. Экология, 2015. № 3. С. 212–219.

Дьяков Ю.В. Методы и техника количественного учёта речных бобров // Тр. Воронежского гос. заповедника. Воронеж. 1975. Т. 1, вып. XXI. С. 160–175.

Ковалевский Ю.И. Территория заповедника // Летопись природы. Книга 30, 2015 г. Костомукша. 2016. С. 4–5.

Лавров Л.С. Количественный учет речных бобров методом выявления мощности поселения // Методы учета численности и географического распространения наземных позвоночных. М. 1952. С. 147–155.

Фёдоров Ф.В. К вопросу о негативной роли бобра в сфере хозяйственной деятельности человека // Учёные записки Петрозаводского государственного университета. 2017. № 8 (169). Декабрь. С. 88–94.

Федоров Ф.В., Каньшиев В.Я. Канадский бобр (*Castor canadensis* Kuhl) в заповеднике «Костомукшский». Состояние популяции, роль в биоценозах и сфере хозяйственной деятельности человека // Материалы III Международного симпозиума «Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы» (16–20 июня 2002 г., Сортавала). Петрозаводск. 2003. С. 65–69.

Федюшин А.В. Речной бобр. М. 1935. 356 с.

Филатов Н.Н., Литвиненко А.В., Фрейндлинг В.А., Кекконен В.В., Зубова А.А., Лозовик П.А., Морозов А.К., Карпечко В.А., Перский Н.Е. Каталог озёр и рек Карелии. Петрозаводск: «КарНЦ РАН». 2001. 290 с.

Хохлова Т.Ю., Антипин В.К., Токарев П.Н. Особо охраняемые природные территории Карелии (второе издание, переработанное и дополненное). Петрозаводск. 2000. 310 с.

Щербаков Н.М., Зябченко С.С., Рябинин Н.И. Природные особенности лесов // Биологические ресурсы района Костомукши, пути освоения и охраны. Петрозаводск: «Карельский филиал АН СССР». 1977. С. 90–101.

CHARACTERISTICS OF THE POPULATION OF THE CANADIAN BEAVER IN KOSTOMUKSHSKY RESERVE

F.V. Fyodorov, P.I. Danilov

Institute of Biology of Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, ffyodoroff@inbox.ru

Kostomuksha Nature Reserve (49259 hectares) is located in the north of Karelia, 25 km to the west of Kostomuksha city (64°28 N 30°16 E). The reserve is located in the subzone of the northern taiga, its forests are dominated by pine forests (84% of the forest area); spruce forests occupy 16%, secondary forests – less than 1%.

In 1999 and 2001, a comprehensive study on beavers (abundance, distribution, prospects, role in the biocenosis and human economic activities) was conducted in the reserve. The study revealed the following features of their existence in the North of Karelia:

1. A low average number of beavers in the settlement and a large number of single animals.
2. Short stay of beavers in one place.
3. Rapid resettlement of animals and increase in their numbers, with subsequent reduction and stabilization of it at a low level.
4. Concentration of beaver settlements near highways, railways, power lines, i.e. in the places where forest cutting was carried out, followed by the formation of aspen and birch forests.
5. Re-colonization of animals previously abandoned by beavers.
6. A large proportion of non-residential settlements (29 out of 49 or 60%).
7. High construction activity of beavers.

Beavers in the reserve live on all types of water bodies, but preference is given to medium and shallow watercourses (71% of all settlements).

In 2001, we assumed that in the coming years there would be a certain decrease in the number of beavers in the reserve, with a decrease in the number of animals in the family. The calculations conducted in the summer 2018, confirmed our assumption – out of 22 surveyed settlements, 18 were non-residential (80%).

МОНИТОРИНГ НАСЕЛЕНИЯ БОБРА (*CASTOR FIBER*) В НИЖНЕ-СВИРСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

Т.И. Олигер

*Нижне-Свирский государственный природный заповедник,
jghcn4351@mail.ru*

Общие сведения

Нижне-Свирский заповедник был организован 11 июня 1980 г. в акватории и на берегу Свирской губы Ладожского озера (N 60°46–60°29', E 32°49–33°20') в Лодейнопольском районе Ленинградской области. С востока и юго-востока территория заповедника ограничена правым берегом р. Свирь, с севера выходит к границе с Карелией. Площадь его 42390 га, при этом на акваторию Ладоги приходится 5 тыс. га. Входит в биом среднетаежных мезотермальных и заболоченных лесов юго-восточного Приладожья, находясь между экосистемами северных хвойных и хвойно-широколиственных лесов (Ярмишко, 1995).

Территория выбрана не случайно. Она находится на пути массовых сезонных потоков птиц-мигрантов. При этом водоплавающие останавливаются для отдыха и кормежки на мелководьях Свирской губы Ладоги. Кроме того, здесь сохранился уникальный ландшафт озерно-ледникового происхождения в виде береговых валов Ладожского озера, который образовался в голоцене в результате отступления вод озера на ранних стадиях формирования Балтийского водоема (Скарлато и др., 1988).

Физико-географические условия

Рельеф ровный, слабо затронутый эрозией, абсолютные высоты достигают 22–24 м н. у. м., береговая полоса Ладоги возвышается на 4 м н. у. м. Водотоки представлены ручьями и небольшими речками, берущими начало с моховых болот. Кроме прибрежной полосы акватории Ладожского озера, на территории заповедника находится оз. Сегежское, северная половина которого входит в состав Олонецкого заказника Карелии. Большая часть остальных озер находится в низовьях р. Свирь и в годы с высокой водой связана с ней небольшими протоками. В центральной части заповедника в сушу вдается восьмикилометровый залив Лахта, представляющий собой старицу бывшего русла реки. Уровень воды р. Свирь связан с расположенной выше по течению ГЭС, которая, то сбрасывая, то задерживая воду, вызывает его ежедневные (до 0,7 м) и сезонные (до 2 м и более) колебания. Одновременно происходят обсыхания или затопления берегов р. Свирь и связанных с ней озер и проток, а также зал. Лахта. Многие в этом неустойчивом режиме зависят от уровня грунтовых вод.

Климат умеренно континентальный, характеризующийся неустойчивостью погоды, в особенности, в зимнее время. Близ ладожского побережья температурный режим более сглаженный, приморского типа, а в восточной половине – континентальный. Для района Лодейного Поля за 1982–2004 гг. (Шалдыбин, 2006) длительность вегетационного периода, с температурами выше 5°, колебалась от 158 до 233 дней, в среднем, 189. Среднегодовая температура воздуха 3,45°, среднемесячная для января -9,26°, для июля 17,74°. Число

дней с отрицательными температурами 175. Среднее количество осадков в год 737 мм при числе дней с осадками 235 (с дождем 120, со снегом 83, с дождем и снегом 28). Самый «сухой» месяц года — апрель, самый изобилующий осадками — июль. Осень дождливая. Снежный покров лежит обычно с ноября по апрель, при средней глубине 60–65 см. Весной ранее всего освобождаются ото льда устья речек и ручьев. Ледоход на р. Свирь проходит чаще всего в середине апреля. На озерах, прудах и зал. Лахта лед распадается в первых числах мая.

Зима редко выдается устойчиво морозной. Обычны частые продолжительные оттепели с дождями, довольно резко сменяющиеся сильными морозами, в результате чего всюду образуется крепкий наст. Весна часто ранняя, но в конце марта нередко бывают морозы ниже -20° и обильные снегопады. Снег и дождь продолжают идти и в апреле. Снежный покров в лесах сходит лишь к концу апреля, а островками снег лежит в логах еще и в первой декаде мая. Весна обычно затягивается, май и первая половина июня часто холодные. Самый короткий сезон года — лето, в среднем, около 70 дней. Средняя дата наступления фенологического лета, когда зацветает малина, 16–18 июня. Преобладают ветры юго-западного направления.

Ландшафт и растительность характеризуются высокой степенью мозаичности: широкие олиготрофные и мезотрофные болота, занимающие около 54% территории суши, перемежаются узкими лесистыми гривами, переходящими в небольшие массивы суходольных хвойных или мелколиственных лесов. Обширный мохово-болотный массив находится в окрестностях оз. Сегежского. Большая часть моховых болот заповедника поддерживается за счет атмосферных осадков. Низинные болота с тростниковыми зарослями располагаются в приустьевых участках р. Свирь и зал. Лахта, а также в северо-западном углу территории близ устья ручья Ситика.

Береговые валы Ладожского озера в настоящее время представлены песчаными лесистыми гривами, большая часть которых высотой до 1 м. Они вытянуты на многие километры параллельно береговой линии Ладожского озера, чередуясь с полосами переходных болот разного возраста, шириной от 20 м до 1500 м (фото 23). Всего на суше насчитывают более двадцати таких валов, самый высокий и широкий из которых — сухая гряда, протянувшаяся в средней части территории заповедника и как бы разделяющая ее на восточную и западную половины. Она тянется от берега р. Свирь через оконечность зал. Лахта (Кут Лахты) до пересечения с речкой Пельчужня, берущей начало на болотах Сегежского массива. С межгрядовых болот вытекают мелкие ручьи, впадающие в речки Гумбарка, Пельчужня, Сегежа и Зубец, в ручьи Часовенский и Ваемский, зал. Лахта и р. Свирь.

В северо-западной части заповедника дно лесных водотоков (р. Гумбарки и ее притоков, мелких ручьев в кв. 92–93) илисто-песчаное с гравием, но по более мощному потоку — ручью Ситика в его пограничной с Олонецким заказником части — крупногалечно-средневалунное. В центральной части заповедника ложе ручьев Часовенского, Лахтинского, Ваемского и более мелких ручейков во время обсыхания русла песчаное, нередко с илистыми наносами, но всегда с отдельными, редко раскинутыми по перекатам валунами средних и мелких размеров или галькой на песчаном фоне.

Леса, расположенные на возвышенных участках, по преимуществу, сосняки-черничники зеленомошные, на сухих песчаных увалах переходящие в сосняки-брусничники лишайниковые. Особенности микрорельефа ледникового происхождения выразились в смешивании слоев почвы из песка и глины, что вызвало их высокую мозаичность: хорошо дренированные места почвы соседствуют с глинистыми. Поэтому всюду встречаются участки сосняков, где пятна лишайников перемежаются небольшими полосками зеленых мхов и вкраплениями сфагнумов. Большие территории заняты сфагновыми сосняками или ельниками разной степени заболачивания, возраста и разреженности. Площади, занятые мезотрофными ельниками, невелики. В основном они тянутся по склонам ручьев и речек. В некоторых местах вдоль ручьев сохранились небольшие участки неморальных ельников с осиной *Pópus trémula*, с участием в подросте клена *Acer platanoides* и липы *Tilia cordata*. Кроме того, ко времени открытия заповедника осинниками и березняками заняты были площади, на которых в довоенное время располагались деревни и окружающие их поля. К настоящему времени на лесных вырубках конца 70-х годов XX века поднимаются загущенные сосновые и березовые молодые леса. Водосбор правобережья ручья Киевского, лежащего вдоль северо-западной границы заповедника, занят ельниками с черной ольхой *Alnus glutinosa*, включая такие элементы флоры, как клен платановидный, черная смородина *Ribes nigrum*, воронец *Actaea spicata*, недотрога *Impatiens noli-tangere*, зюзник *Lycopus europaeus*. Низинные луга сохранились лишь местами: в урочище Гумбарицы у берега Ладоги, по берегам зал. Лахта и в низовьях р. Свирь. От леса их чаще всего отделяют разросшиеся полосы ивняков 50–70-летнего возраста.

Наземные позвоночные

Фауна наземных позвоночных животных заповедника (Ковалев и др., 1996) представлена более чем 40 видами млекопитающих, 30 из них встречаются здесь ежегодно; 240 видами птиц, из которых 130 видов регулярно гнездятся на его территории; 4 видами рептилий и 4 видами амфибий.

Из мелких зверьков многочисленной другой землеройки малая *Sorex minutus*, живущая по берегам и сильно заболоченным местам, и средняя *S. caecutiens*, обитающая по влажным закрытым и открытым биотопам; полевка рыжая *Miodes glareolus*, обильная в благоприятные для неё годы по незаболоченным стациям; полевка темная *Microtus agrestis* — по разреженным влажным лесам и сырым открытым местообитаниям, и мышь малютка *Micromys minutus* — частый обитатель приопушечных и прибрежных кустарниковых зарослей. На опушках с участием берез и по колковым участкам мелколиственного леса среди лугов нередко встречи лесной мышовки *Sicista betulina*. Из крупных грызунов в заповеднике обычны исконные обитатели этой местности — белка обыкновенная *Sciurus vulgaris*, численность которой очень непостоянна, и речной бобр, вторичное появление которого в данной местности отмечено с начала 70-х гг. прошлого века (Скарлато и др., 1988), а также интродуцированный вид — ондатра *Ondatra zibethicus*, заселившая прибрежные места с зарослями тростника и другой водной и околководной растительностью по стоячим водоемам и бобровым прудам.

Из хищных зверей на территории заповедника ежегодно размножаются

обычные для данной местности волк *Canis lupus*, лисица *Vulpes vulpes*, европейский барсук *Meles meles*, лесная куница *Martes martes*, бурый медведь *Ursus arctos*, рысь *Felis lynx*, а также интродуцированные енотовидная собака *Nyctereutes procyonoides* и американская норка *Neovison vison*. Из копытных обычны лось *Alces alces* и кабан *Sus scrofa*, численность которых нарастала в первое десятилетие установления заповедного режима.

Бобр

Количество бобров в заповеднике нестабильно и в значительной мере зависит от ежегодных изменений уровня грунтовых вод и воды в р. Свирь и связанных с ней водоемах (Олигер, 2006). К 1995 г. насчитывали 100–120 особей (Ковалев и др., 1996). В настоящее время численность бобра в заповеднике снижается (Олигер, 2014).

В первые годы существования заповедника регистрировали лишь попутные сведения о следах деятельности бобров, преимущественно, в приустьевых участках основных речек и ручьев. Специальные работы по мониторингу бобра на территории заповедника проведены только в 1985–1991 гг. научным сотрудником С.Ю. Каратеевым, отмечавшим количество и структуру поселений, число бобров в поселении, пищевые предпочтения, состояние кормовых ресурсов, результаты кормовой деятельности бобров, зимнюю активность, поведение и пр. С 1992 г. по 2017 г. наблюдения проводили менее полно в рамках работ по «Летописи природы». В 1991–2018 гг. автором настоящего сообщения обследовались основные водотоки заповедника, кроме бассейна р. Сегежи и правобережья р. Свирь. С 2009 г. осенне-зимние работы проводились научным сотрудником В.А. Ковалевым. Немалую помощь в наблюдениях по ежегодному размещению бобров оказали инспекторы заповедника А.П. Смирнов (бассейн р. Сегежи) и П.М. Рогов (юго-западный участок территории).

Характеристика бобрового населения

Заселение территории заповедника бобрами происходило естественным путем. Ранее других бобры заселили речки, впадающие в Ладожское озеро, о чем свидетельствовали следы бывших поселений бобров в этих местах. К моменту организации заповедника в 1980 г. на его территории отмечалось не более десятка поселений бобров.

В годы низкого уровня грунтовых вод, сопровождающегося сухой и жаркой летней погодой, болота в значительной степени обсыхают, прекращая или значительно снижая подпитку мелких ручьев и речек. Бобровые пруды мелеют, входы в норы обнажаются, зимовка в таких условиях для бобров невозможна, бобры становятся легкой добычей для хищников. За годы наблюдений таких маловодных лет было шесть: 1985, 1992, 1996, 2003, 2006 и 2014. Из них 1992, 2003 и 2014 годы относятся к обычному 11-летнему циклу колебаний уровня грунтовых вод, связанному с ритмическими изменениями климата на больших территориях. В эти годы сильное обмеление наблюдалось не только на водотоках Ленинградской области, но и по всей Европейской части России. Годы низкого уровня вод в водоемах и водотоках в 1985, 1996 и 2006 гг. связывались не только с недостаточностью осадков, но и с работой ГЭС выше по течению р. Свирь. При низком уровне воды береговая кромка Ладожского озера отступает, обнажая песчаный пляж более ста метров ширины. На р. Свирь и зал.

Лахта вода уходит до свала в фарватер. Обсыхают все верховья ручьев и речек, а их средние течения превращаются в серию обособленных грязных луж между развалинами плотин с обнажившимися входами в норы бобров. Пересыхают также устья руч. Ситика, р. Гумбарка. Речки Пельчужня, Зубец и Сегежа сохраняют достаточные для жизни бобров глубокие приустьевые участки. Ручьи Часовенский и Ваемский превращаются в устье в мелкий поток, шириной до 1 м.

Особо катастрофичным для бобров оказался 2003 г., когда уже с зимы уровень воды в Ладоге и во всех речках и ручьях заповедника был чрезвычайно низким (рис. 1), бобровые подводные входы в норы оголились сразу после схода льда. Не исключено, что часть зверей погибла в норах, когда в результате зимнего спада воды прибрежный лед осел на берега, закрыв подводные входы, а наверх звери выбраться не могли из-за промерзания грунта. Выжившие к началу ледохода звери вынуждены были оставлять поселения и мигрировать вниз по течению на р. Свирь, но и здесь берега были оголены до самого свала в основное русло. В результате, в районе проток и островов приустьевых участков Свири в конце апреля – начале мая образовались скопления бобров. Звери понуро сидели по открытым берегам у воды поодиночке или небольшими группками. На мысу острова Руна 28 апреля 2003 г. наблюдалась особенно заметная группа бездомных зверей, насчитывающая около тридцати особей. Летом этого года на местах поселений бобров по ручьям и речкам неоднократно отмечались следы волков. К концу безводных сезонов отдельным особям или парам зверей удавалось закрепиться в устьевых участках речек или непосредственно на отводных канавах с больших болот. Бобры могли также пережить безводный сезон по наиболее глубоким прудам в средних течениях речек и ручьев. В последующие несколько лет со средним или высоким уровнем вод численность бобров быстро восстанавливалась. На ее величину влияло лишь состояние зимней кормовой базы

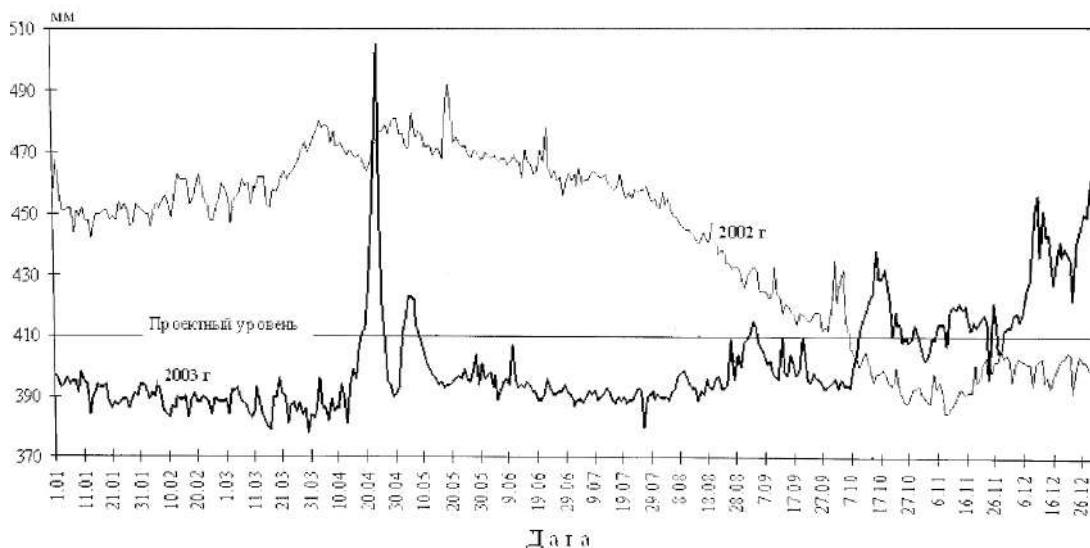


Рис. 1. Изменение уровня воды (в мм н.у. м.) в устье р. Свирь в 2002–2003 гг.

В 2018 г. отмечен очень высокий уровень воды на р. Свирь и связанных с ней водоемах, который начал повышаться еще с осени прошлого года, а затем и зимой. По устьевым участкам ручьев и речек, впадающих в Ладожское озеро, зал. Лахта и р. Свирь с весны образовались идущие на 2–4 км вверх по течению этих водотоков подпоры воды. Уровень ее снизился не более чем на полметра лишь к началу августа. Несмотря на очень высокую воду в основных водоемах, сухая и жаркая весенне-летняя погода в значительной степени подсушила болота. С мая по июль было 18 дней с несущественными осадками и только с двумя обильными дождями за все время, против 48 дней за эти же месяцы по средним многолетним данным (Шалдыбин, 2006). Сток с болот к концу июля в большинстве случаев прекратился. Уровень воды бобровых прудов, в особенности тех, что имели обширную площадь испарения, упал ниже верхнего края плотины на 30–40 см, несмотря на усилия грызунов укрепить плотины илом.

Материал по истории заселения и состоянию поселений бобров по отдельным водотокам и водоемам Нижне-Свирского заповедника располагается ниже в соответствии с географическим нахождением водоемов на местности: в северо-западной и западной части заповедника по водосбору Ладожского озера; в юго-западной части территории – по озерам и протокам в кв. 139–145; сверху вниз по правобережью р. Свирь от ручьев в кв. 59 до протоки Карелка в кв. 141–142; в центральной части заповедника – по зал. Лахта и его водосбору; в северо-восточной части, по р. Сегеже, ее притокам и Сегежскому озеру.

Следует заметить, что указываемая длина речек и ручьев соответствует лишь схематическим изображениям, тогда как на местности петляющие водотоки могут быть в полтора-два раза длиннее.

Северо-западная и западная части заповедника

Ладожское озеро. В заповедник входит двухкилометровая, примыкающая к берегу, мелководная полоса акватории Свирской губы озера, длиной 25 км. Низкий, очень пологий берег озера представляет собой голый песчаный пляж, шириной до 50–100 м, в зависимости от уровня воды. В годы с низким уровнем вод пляж обнажается и зарастает порослью ивы *Salix acutifolia*, ольхи серой *Alnus incana*, сосны *Pinus silvestris*, тростником *Phragmites australis* и даже рогозом *Typha angustifolia*. Однако в годы с более высоким уровнем воды в половодье или штормовыми волнами, достигающими здесь 2,5 м высоты, пляж вновь заливается, и растительность погибает, замытая песком. Поэтому для жизни бобров это побережье совершенно не пригодно. Бобры лишь перемещаются вдоль берега озера между устьями речек. Но в северной части Свирской губы, а также близ устья р. Свирь имеются обширные участки тростниковых зарослей, которые используются бобрами в качестве кормовых.

Ручей *Ситика* и его водосбор. Ручей начинается на болотах Олонецкого заказника в Карелии, где его неоднократно спрямляли лесозаготовители, отрезав от основного русла большую петлю ручья в кв. 91 заповедника, которая обсохла. По заповеднику руч. Ситика в настоящее время протекает около 3 км по кв. 91 и 96 и впадает в Ладожское озеро. Берега этого ручья на большей части его пути по сфагновым болотам и заболоченным лесам в этих кварталах низкие, топкие. В Ситику впадают мелиоративная канава, проходящая вдоль границы заповедника, и мелкие ручьи в кв. 91–92. Бобры обитают на ручье

Ситика постоянно, живут в хатках, а по его лесным притокам — в норах.

В 1985 г. большое поселение располагалось в кв. 91, и небольшая семья обосновалась в устьевом участке ручья. Такое расположение поселений сохранялось во все годы наблюдений. Время от времени немного менялось расположение и размеры плотин, а также количество бобров в поселениях. Подробнее прослежена судьба нижнего поселения, тогда как поселение в кв. 91 посещалось наблюдателями редко из-за его труднодоступности. В 1994 г. в устье ручья бобры построили две плотины и жили в двух хатках. Нижняя плотина высотой около 0,8 м перекрывала устье ручья, верхняя плотина длиной около 250 м, кроме русла, проходила также по ивнякам на берегах ручья. Бобры из этого поселения часто кормились в ивниках и зарослях тростника на берегу Ладоги.

В 2003 г. бобры поддерживали плотину длиной до 150 м, подняв уровень воды до 1,3 м. Это единственный ручей заповедника, уровень воды в котором в этом катастрофически маловодном году оставался соизмеримым с многоводными годами. Здесь, благодаря бобрам, росли кубышки *Nuphar lutea*, оказавшиеся на берегу по многим другим водоемам заповедника.

В 2011–2013 гг. в низовьях ручья Ситика встречались один–два бобра, небольшая плотина в сотне метров от устья поддерживалась плохо. Но в 2014 г. бобры возвели высокую и длинную плотину, позволившую им выжить здесь в этот маловодный год. Поселение сохраняло свой статус и в два последующих года.

В 1996 г. на левых притоках руч. Ситика в районе зимовья Зенковщина в кв. 92 бобры к концу лета возвели высокую плотину у старой дороги на Обжу, так что большой участок леса здесь оказался затоплен. На следующий год бобры увеличили площадь этого разлива, достроив у основной подпирающей плотины дополнительные закрылки. Долина ручья с притоками здесь сравнительно широкая, берега ручья, в основном, невысокие, поэтому разлив расходился по оврагам и мелким ручейкам на площади не менее 3,5 га. На мелководном пруду всюду выросли макроводоросли. В 2000 г. в урочище Зенковщина нижняя плотина близ зимовья была полуразрушена, поэтому большого разлива, существовавшего здесь в предыдущие годы, уже не было. На его месте осталось много усохшего леса, в основном, елового. Бобры восстановили эту плотину в 2004 г. Выше плотины пруд простирался вплоть до дороги в Карелию. Бобры переходили через дорогу, широко осваивая кюветы, идущие вдоль нее, и мелиоративную канаву Лыкова болота. Но в 2006 г. пруд вновь обмелел. В последующие несколько лет основная плотина на ручье не поддерживалась, и бывший пруд потерял почти всю открытую воду (фото 24). Повсюду обнажились многочисленные норы в берегах. Бобры переселились также ниже по ручью, где в старом ельнике с осинкой и черной ольхой жили в норах, хотя берега ручья в этих местах редко бывали выше 1 м. Здесь на протяжении километра образовался каскад плотин с прудами диаметром около 50 м. Почва в лесу по всем депрессиям рельефа была сильно подтоплена, но деревья усыхали только на округлых прудах с открытой водой. Приствольный кочкарник и небольшая бугристость местности способствовали выживанию древостоя из ели *Picea abies*, черной ольхи и березы *Betula sp.*

В 2011 г. основной пруд в урочище Зенковщина окончательно обсох, но

лужи и болотины, а также древесные завалы вдоль русла остались. В последующие годы эти земли густо поросли белокрыльником *Calla palustris*, вахтой *Menyanthes trifoliata*, осоками и тростником. В 2016 г. бобры снова отстроили здесь длинную плотину, частично затопив бывшую площадь пруда, что позволяло им легко добираться до обильного летнего корма на мелководьях. Но уже в следующем году бобры снова ушли, пруд обсох, хотя выше по течению остались большие карьеры, заполненные водой с густо разросшейся в них пузырчаткой *Urticularia vulgaris*.

Мелиоративные каналы в кв. 92–94 берут начало близ северной границы заповедника. Одна из них, *Лыковская*, огибает болото с запада параллельно просеке 93/94, заканчиваясь впадением в речку Гумбарку в кв. 94. Ее берега до перекрытия русла бобрами были крутыми склонами насыпных двух-трехметровых песчано-торфяных валов, созданных лесозаготовителями во время дренажных работ. Ручей на дне канавы был не более полуметра в ширину, сужаясь в устье до неприметного ручейка. Северная часть канавы идет открытым болотом, где лишь по насыпному валу растут ивы *Salix* sp., сосна и береза. Вторая половина канавы проходит лесом. Низина здесь по сторонам потока сужена до ширины 5–7 м, ограничена с востока насыпным песчаным валом, а с запада постепенно возвышающимся лесистым увалом, изрезанным долинками с неприметными ручейками.

Бобры обитали на канаве постоянно с 1990 г., жили в хатке в северной половине канавы и в норах – в южной. Нижнюю половину бобры оставили к 2005 г. Верхняя половина канавы была перегороджена каскадом высоких плотин, затоплена полностью, оставляя над водой торфяные берега не более 0,3 м высотой (фото 25). Бобры выходили кормиться к границе заповедника, где растет мелколистственный лес, поросший тростником на заболоченных землях. К западу от канавы, в кв. 93, где подтопленные разливами места соединяются с таковыми от поселения бобров на придорожных кюветах и ручье Киевском, также выросло много тростника, белокрыльника, осок и ивняка. Бобры обоих поселений кормились здесь в летнее время. Поселение бобров сохранялось до 2016 г., в 2017 г. в этой части бывшего обширного разлива встречались следы присутствия одного-двух зверей. В 2018 г. бобров здесь не найдено, хотя верхние пруды сохранились. Из-за испарения с поверхности открытых прудов и недостаточного притока с болота уровень воды в прудах опустился ниже верхнего края плотин на 30–40 см (по данным от 1 августа). Хатка пятиметрового диаметра оказалась на берегу в метре от воды.

Вторая канава, *Пограничная*, огибает с севера кв. 92, впадает в руч. Ситика. У шлагбаума глубина ее более 1,5 м, а в устьевом участке – около 6 м, с довольно крутыми склонами. Она тянется вдоль насыпной лесовозной дороги, проходящей по границе заповедника и Олонецкого заказника. Бобры обитали здесь постоянно с 1990 г. по 2018 г., но занимали только верхнюю половину канавы, шириной 5 м. Пруд не выходил за кромку берегов канавы. Звери жили в норах, в том числе, в полотне насыпной дороги. Освоившая канава семья представляла собой часть большого поселения, обитавшего по другую сторону этой же дороги, уже в Карелии, где звери затопили не только придорожный кювет, но и его окрестности на площади не менее 16 га. В 2012–2017 гг. это

поселение включало лишь пару зверей, поддерживавших основную плотину сильно сократившегося разлива на северном кювете дороги.

Пруд на канаве с южной стороны дороги, в кв. 92 заповедника, в 350 м ниже карельского шлагбаума удерживается высокой, прочной плотиной, не нуждающейся в ремонте. По ней проходит пользующаяся большой популярностью у кабана, лося, медведя, волка звериная тропа. В середине августа 2018 г. по обоим кюветам на прудах, общей площадью примерно 0,35 га, отмечено присутствие пары бобров.

Гумбарка — лесная речка, длиной около 5,5 км, берет начало с моховых болот в кв. 94, впадает в Ладожское озеро в кв. 97. В верхней половине высота ее берегов до 1 м, в нижней — до 2–3 м. Ширина русла в устье около 3 м при низкой воде в озере. В среднем течении принимает правый приток — ручей Киевский. Левые притоки речки вытекают мелкими ручьями с межрядовых болот. Лес по водосбору этих ручьев преимущественно еловый, заболоченный, с включением осины, черной и серой ольхи, березы, ивы, рябины *Sorbus aucuparia* и черемухи *Padus avium*. Местами по берегам р. Гумбарка встречаются элементы неморального лесного комплекса в виде подроста клена платановидного, дуба *Quercus robur* и соответствующего набора трав. Речка постоянно заселена бобрами, живущими в норах, реже — в хатках.

В 1985–1990 гг. на Гумбарке было два-три поселения: в низовьях, кв. 97, среднем течении и в верховьях. В районе стационара Гумбарицы бобры в 1994 г. продолжали заселять Гумбарку. Здесь было два поселения с двумя жилыми хатками и девятью норами. Семья бобров обосновалась также в среднем течении речки. Но уже в 1996 г., когда прекратилась подпитка с болот и Гумбарка сильно обмелела, бобры покинули как ее верховья, так и низовья. Одиночные особи встречались лишь на остатках разливов среднего течения. В последующие шесть лет поселение бобров восстановилось лишь в среднем течении, где звери жили как в многочисленных норах, так и в хатках. Большой разлив верхнего течения речки так и не был возобновлен, окончательно обсохнув во время следующего маловодного периода в 2003 г. Начиная с этого года, на Гумбарке не отмечалось поселений бобров, и только в 2012 г. в среднем течении, в районе старых вырубок кв. 97–98, вновь поселилась семья бобров. В маловодный сезон 2014 г. на Гумбарке бобров не было, но осенью появилась пара зверей, зимовавших в норе близ устья речки. К 2016 г. это положение не изменилось: небольшая семья бобров обитала в приустьевом участке речки, а выше по течению отмечались только заходы бобров из поселений на ручье Киевском. В 2018 г. звери отмечались лишь в нижнем течении речки, где подпор воды с Ладоги простирался вверх более чем на два километра.

Ручей *Киевский*, длиной около 3 км, берет начало на болотах в кв. 93 и 94, а ниже собирает воду мелкими притоками в кв. 92. Заселение ручья началось одновременно с освоением бобрами Гумбарки, но относительно ровный рельеф местности при бобровых подтоплениях способствовал обширному заболачиванию окрестностей. Вкупе с древесными завалами вдоль ручьев это делало их непроходимыми для наблюдателя. Поэтому имеющиеся по данному водотоку материалы о степени его заселенности бобрами весьма фрагментарны. Можно сказать, что в годы среднего и высокого общего уровня воды ручей

с его притоками всегда был заселен бобрами, а в годы низкого уровня бобры существовали здесь единичными особями. Верховья ручья в кв. 92–93 были обследованы лучше, чем другие его части.

На восточном рукаве Киевского ручья, пропущенного под проселочной дорогой через бетонную трубу полутораметрового диаметра, осенью 2003 г. во время дождей бобры впервые перегородили поток, закупорив трубу и используя приподнятое полотно дороги в качестве плотины. Однако труба была прочищена людьми, и четыре последующих года бобры вновь и вновь ее закупоривали, а люди прочищали, из опасения, что потоками воды может размывать дорогу. Тем не менее, в зиму бобры всегда успевали починить эту брешь, поскольку жили в норах вблизи от плотины. Образовался разлив общей площадью около 12 га, простиравшийся на 600 м вверх по соединяющейся с ручьем придорожной канаве до границы заповедника с Карелией и на 200 м вниз, вдоль лесного увала, затопив не только ельник с березой, но и участки старых сосняков черничников и голубичников, а также подтопив значительную площадь молодого сосняка вдоль дороги. Лыковская дренажная канава тоже была в эти годы зарегулирована бобрами. Подтопленный лес между канавами быстро усыхал. Осенние дожди 2007 г. были настолько обильны, что вода вышла из берегов канавы, широким потоком переливаясь через дорогу. Усилия бобров удержать воду наспех сооруженной из древесного мусора плотиной вдоль кромки дороги оказались напрасными: потоками воды ее смыло (фото 26). В 2008 г. бобры не стали закупоривать дорожную трубу, но выстроили длинную и высокую плотину, отступив немного от жерла трубы и дороги. Пруд просуществовал до 2012 г., когда звери, выбрав древесные кормовые ресурсы, оставили его, переселившись летом ниже по ручью. Плотина разрушилась осенью этого же года во время сильных дождей. Вода ушла, оставив на месте бывшего разлива оголенный грунт с завалами древесины и сухим древостоем. Небольшой сток и вода по ямам сохранились лишь по придорожному кювету и основному руслу руч. Киевского. В течение нескольких последующих лет здесь лишь изредка можно было заметить присутствие бобра, оставлявшего метки на уцелевших вдоль придорожной канавы березах.

В июле 2018 г. в целом по этому массиву (кв. 91–94, 96–97) бобры встречались лишь в приустьевых участках Ситики и Гумбарки, где держался подпор воды с Ладоги. На остальной территории бобров не найдено, ручьи и большая часть канав пересохли. В русле Гумбарки выше ладожского подпора немного воды сохранялось лишь по редким глубоким ямам. Среднее течение руч. Ситика не обследовано, а на его притоке в районе зимовья Зенковщина сохранились только зарастающие травами грязные лужи на месте бывших прудов по придорожным карьерам.

Пельчужня – лесная речка, берущая начало с моховых болот в кв. 95, 101, 102, впадает в Ладожское озеро в кв. 103. Длина ее около 9 км. В верхнем течении, сразу по выходе с болот, берега низкие, представляющие собой «бобровый луг» в кв. 101 (фото 27), оставшийся здесь после ухода бобров еще до образования заповедника. Затем речка выходит на край открытого болота и поворачивает к западу, протекая далее лесом. Склоны ее берегов в среднем течении круто спускаются с высоты 8–10 м, покрыты лесом до самой воды.

Основное русло лежит среди древних наслоений из красных, желтых и голубых глин. Устьевой поток, шириной до 3–5 м, прорывается сквозь песчаную отмель, намываемую волнами Ладоги. В Пельчужню с обеих сторон впадает несколько мелких ручьев, вытекающих с межрядовых болот. Леса по склонам – старые, еловые, с большим включением сосны и редкими березами. В начальный период заповедности всюду по берегам речки и ее притоков было много старых толстых осин. К настоящему времени большая часть их свалена бобрами, но осины еще растут над береговыми склонами. В среднем течении речки, в кв. 100, в лесу присутствуют элементы неморальной флоры: подрост или молодые деревья клена платановидного и липы. Всюду много черемухи и рябины, а также елового подростка. На речке постоянно живут бобры, роя норы в береговых склонах. В последние два десятилетия бобры заселяли также левые притоки речки в кв. 103–105.

В 1985–1990 гг. на речке было два поселения: в нижнем участке, кв. 103 близ понтонного моста и в кв. 100, выше дорожного моста. В верхнем поселении с двумя прудами бобры сначала жили в норах, а в 1986 г. заняли и правые притоки, где поселились в полухатке. В 1991 г. бобры верхнего поселения распространили свои владения на левый рукав речки, где в старом ельнике с осинкой, кв. 101, построили высокую и длинную плотину, использовав в качестве основной опоры старый лесовозный мост. Разлив затопил лес на площади более 1 га. Звери жили в норах под крутыми надпойменными склонами. В маловодном 1992 г. все поселения сохранились, но зимой 1993 г. строители дороги нарушили поселения в кв. 100, и бобры летом вновь отстроили плотину выше моста на основном русле, но бросили поселение на правых притоках. Только через три года, в 1996–1998 гг., поселение в кв. 101 разрослось, бобры построили здесь шесть плотин, так что общая площадь прудов занимала уже около 5,3 га. Бобры здесь жили в норах, но на самом верхнем пруду близ выхода к открытому болоту была хатка. В кв. 100 у дорожного моста бобры продолжали жить на двух основных прудах, используя правые рукава речки в качестве кормовых. Там они во многих местах делали небольшие травяно-грязевые временные подпоры на мелких ручейках. В среднем течении Пельчужни видны были следы деятельности бобров на всем протяжении. В устьевом участке, куда заходила вода с Ладоги, продолжало обитать семейство бобров. Вдоль всей реки звери интенсивно валили толстые осины, росшие по береговым склонам.

В период с 1999 г. по 2003 г. на Пельчужне было 3–4 поселения, при этом в верховьях речки бобры меняли место жительства в зависимости от наличия кормовых ресурсов. К 1999 г. бобры выбрали большую часть древесных кормовых запасов на территории верхнего поселения. Оставшиеся там одиночные особи не смогли противостоять напору большой воды этого года, все плотины были разрушены, пруды спущены. Всюду остался стоять сильно захлащенный, разреженный усохший лес с пятнами сухого елового или березового подростка. В кв. 100 бобры вернулись в район своего старого поселения, брошенного семь лет назад. Звери, жившие в норах, построили на правом рукаве речки каскад плотин и активно валили старые осины. Бобры, поселившиеся в среднем течении Пельчужни, где непосредственно вдоль потока были уже выбранными старые березы и осины, вынуждены были выбираться вверх по крутым

склонам, преодолевая расстояния до 50 м. В устьевом участке встречали одиночных зверей. В маловодный 2003 г. бобры сохранили две основные плотины в кв. 100 выше моста. Ниже и выше по течению в этот год следы деятельности бобров были мало заметны.

В 2004–2016 гг. численность бобров на Пельчужне была низкой. Лучше прочих сохранилось лишь поселение выше моста, кв. 100. В 2007–2008 гг. звери строили запруды на вытекающих с межрядовых болот левом и правом притоках р. Пельчужня в кв. 103, а в более поздние годы – на левых притоках в кв. 104–105.

В 2018 г. подпор воды с Ладоги в мае достигал дорожного моста в кв. 100. В июле вода стала отступать, сохраняясь по углубленным местам русла и на мелеющем пруду выше моста. В конце июля в нижнем течении Пельчужни бобры не отмечались, а на всем протяжении среднего течения (по ладожскому подпору) заметны были многочисленные свежие погрызы осин по обоим берегам, особенно интенсивные в районе четырнадцатого (от устья Пельчужни) левого притока речки, в который заходила вода с Ладоги. В верхнем течении речки в кв. 101 к середине августа выше лесовозного моста вода стояла по глубоким излучинам, а на перекате сток был ничтожным – около 100 мл/мин. Но у выхода речки на открытое болото сохранилась часть сильно обмелевшего пруда. В первую декаду августа здесь видна была работа одного бобра, укреплявшего плотину илом.

Из впадающих в Пельчужню ручьев, берущих начало на межрядовых болотах, единственный, где сохранялась действующая, подновляемая бобрами плотина – 5-й (снизу) левый приток, в надустьевом участке которого был пруд с макроводорослями и прибрежной травянистой растительностью. По нижним левым притокам к концу июля еще сбегала тоненькими струйками вода, но, начиная с 10-го ручья, русла были безводными, заваленными сухими стволами деревьев. Все правые притоки речки обсохли. Бобры на Пельчужне и ее притоках живут в норах.

Зубец – лесная речка, длиной около 6 км, берущая начало с моховых болот в кв. 118–119, впадает в Ладожское озеро в кв. 116/122. В верховьях речка протекает около 1 км через старый бобровый разлив, почти не выделяясь на местности. Далее высота берегов основного русла не превышает 1 м, в среднем и нижнем течении доходит до 3–5 м. Пойма речки просматривается только в верховьях. Устье речки ежегодно меняет свои очертания, в зависимости от уровня воды в Ладоге и конфигурации песчаных наносов. В верхнем течении Зубца лес подступает к самому берегу, а в нижнем склоны береговых увалов песчаные, не облесенные, часто обрывистые. В Зубец впадает несколько мелких ручьев, вытекающих с межрядовых болот по обе стороны от речки. Окрестные леса здесь представлены сосняками, чаще вдоль речки зеленомошными, с включением старых елей, а на сухих песчаных гривах – лишайниковыми, с вкраплением сфагновых участков. В понижениях преобладают мелколиственные породы: осина, береза, ольха серая, ива. Зубец – постоянное место обитания бобров, которые живут здесь в норах. В последние годы они заселили левые притоки речки.

Следы пребывания бобров в приустьевом участке Зубца отмечались во все

годы наблюдений. В среднем течении бобры отмечались нерегулярно, чаще всего единично. В годы с низким уровнем грунтовых вод бобров можно было заметить лишь на левом притоке *Зубрянке* (кв. 117/124), где они жили как в норах, так и в хатках, и у истоков *Зубца*, в кв. 119. В 1985–1991 гг. поселения бобров располагались по притокам р. *Зубец* в ее среднем и верхнем течении. В последние годы наблюдений, 2012–2016 гг., приток *Зубрянки* был зарегулирован бобрами до верховий, в его среднем и нижнем течении встречались одиночные особи. Большая семья жила на разливе в кв. 118/119.

В 2018 г. подпор воды с *Ладоги* поднимался до середины кв. 117. На левом большом притоке *Зубрянке* в конце июля этого года в верхнем течении уцелела плотина с мелеющим прудом. Большой разлив был по правому притоку в кв. 118, а также в верховьях *Зубца*.

Ручей *Кечкужня* в кв. 135, впадает в *Ладогу*. Заселен бобрами с 2008 г. Ежегодно здесь на пруду встречаются одного-двух бобров.

Юго-западная часть заповедника

Малые озёра по правобережью устьевого участка р. *Свирь* – небольшие, глубиной до 2,5 м, с макроводорослями, в окружении низкорослых березок, зарослей ивняков и тростника по торфяным берегам. Это оз. *Кондольское* в кв. 140, площадью около 43 га; оз. *Канковское* в кв. 145, примерно 9 га (оба озера соединены с р. *Свирь* протоками); оз. *Николкина Кара* в кв. 144, площадью около 33 га, соединено протокой с одним из устьевых рукавов р. *Свирь*. Площадь этих озер очень непостоянна. В годы с низким уровнем воды в р. *Свирь* и в *Ладоге*, а также в годы с сухой и жаркой погодой связующие протоки пересыхают, озера сильно мелеют и площадь их значительно уменьшается. Бобры постоянно держатся по этим озерам, живут в хатках. В 90-х годах XX века здесь отмечались лишь отдельные особи, но по мере обрастания озер ивняками и березами бобры стали селиться здесь более охотно. В 2013 г. на оз. *Кондольском* и протоке *Засвирской* было по одной хатке, а в оз. *Николкина Кара* к октябрю этого года было две жилых хатки. Эти поселения уцелели до 2016 г.

Кроме того, бобров постоянно отмечали по протокам *Карелка*, *Руна* и *Лисья*, где звери жили в норах по берегам прилегающих островов. На протоке *Карелка* (кв. 141–143) одно поселение отмечалось с 1988–1990 гг. В дальнейшем наличие бобров в протоке отмечалось с 2002 г., когда здесь жили 3 семьи. В 2003 г. во время значительного спада воды все норы обсохли, бобры ушли. Затем они отмечались в протоке с 2008 г. Поселение было большим, 25 сентября 2010 г. здесь видели одновременно 10 особей. Зверь жили в норах. Поселение благополучно просуществовало до очередного значительного снижения уровня воды в реке в 2014 г., когда на протоке осталось не более двух-трех зверей.

В районе устья ручья *Шамшиева* (кв. 142) в июне 2001 г. неоднократно встречали одиночных бобров. Других сведений по этому ручью нет.

Юго-восточная граница заповедника

Река *Свирь* – акватория основного русла реки не входит в территорию заповедника, но ее правобережные протоки входят. Правый берег р. *Свирь* на большем своем протяжении обрывистый, возвышающийся над ложем реки до 6–9 м. Над обрывами стоят сосновые леса. Крутые волны от проходящих по р. *Свирь* многотоннажных судов подмывают берега, и стоящие у обрыва сосны

обрушиваются вниз. Только в местах впадения речек и ручьев, где образуются небольшие заливчики, берега постепенно понижаются, и деревья лиственных пород спускаются по склонам к самой воде. Однако даже в таких закутках не могут расти макроводоросли, поскольку прибой постоянно крушит грунт на дне заливчиков, забрасывая их древесными наносами. При понижениях уровня воды в реке вдоль берегов обнажается обширная полоса песчаной отмели. Все это делает большую часть правого берега р. Свирь непригодной для обитания бобров, которые пользуются этим водотоком лишь в качестве миграционного пути.

Тем не менее, в разные годы по разным участкам реки отмечалось присутствие бобров. Выше дер. Ковкеницы по течению р. Свирь бобры отмечены в кв. 74, где они жили в норах в 2012 г., но в 2014 г., когда уровень воды в реке был очень низок, норы обсохли, и звери их бросили. В 2015 г. один бобр, кормившийся в заболоченном березняке на берегу реки, жил в норе кв. 59. Впадающие в р. Свирь небольшие ручьи в кв. 70 и 58, несмотря на достаточные кормовые ресурсы, бобрами не заселялись.

С 2008 г. бобры заняли впадающие в р. Свирь *дренажные каналы* в кв. 59. Здесь на каскаде плотин обитала одна семья. Звери подтопили окрестные, зарастающие ивняком луговины и проложили многочисленные каналы. В 2013 г. бобры значительно расширили здесь зону подтопления. Судя по масштабам деятельности, в поселении было не менее шести зверей. В 2016 г. на этих дренажных канавах обитала большая бобровая семья. Звери регулировали как центральную, впадающую в р. Свирь канаву, так и вытекающие из болота небольшие ручьи ниже по течению Свири.

Ниже дер. Ковкеницы бобры часто запруживали небольшой ручей Горковский, впадающий в р. Свирь у дер. Горка. Здесь плотина постоянно разрушалась людьми, так как водами разлива постоянно размывало дорогу общего пользования. В последнее десятилетие бобры на ручье не селились, но встречались следы посещения одиночными особями. В 2018 г. ручей обсох, как и многие другие. В оставшихся местах небольших лужах бобры жить не могли. Июньским днем в Горке наблюдали бобра, шедшего через деревню к р. Свирь. От населения поступили сведения о нахождении в окрестностях деревни останков бобров, съеденных волками.

Протока *Гнильненская* в кв. 76, шириной не более 30 м и глубиной около 2 м, использовалась бобрами лишь при перемещениях по водоемам, поскольку при прохождении по р. Свирь судов на ближайшем к островку Гнильно мелководье поднимались высокие, крутые волны, стремительными потоками врывавшиеся в эту узкую щель и сметавшие все на своем пути. Дно протоки, обнажившееся в особо маловодный 2003 год, оказалось лишенным не только ила, но и какого-либо другого грунта, представляя собой голый, твердый, отполированный суглинок.

Залив *Гнильненский* в кв. 76 — около 1,5 км длиной и до 40 м шириной при средней глубине 2–3 м. В годы с высоким уровнем воды залив превращается в протоку, открываясь в своей северной части в зал. Лахта. В годы с низким уровнем вод он превращается в озеро, теряя связь не только с зал. Лахта, но и с р. Свирь. Левый берег залива низкий, полого поднимающийся на высоту до

2,5 м, правый берег — лесистый увал с довольно крутым и высоким склоном. На левом берегу раскинулся разнотравно-высокотравный луг и вдоль берега Гнильненской протоки на месте бывшей деревни разросся осинник. По правому берегу залива расположен хвойный лес, с большим включением осин и берез. Внизу, вдоль берега залива — чернолесье. По мелководьям разрослись макроводоросли и тростник. Между кутом Гнильненского залива и берегом зал. Лахта находится обширный массив зарослей тростника.

В 2001 г. бобры выкопали нору в правом берегу Гнильненского залива, прикрыв вход в нее ветками и чурбачками. Небольшая семья оставалась здесь даже в маловодный 2003 г., когда залив превращался в озеро. Крутой берег оказался благоприятным для многолетнего использования нор. Через пару лет семья увеличилась до 4–5 взрослых особей и продолжала держаться здесь до 2018 г. Звери валили толстые осины по берегам в кв. 76 и 80.

Протока у Сенных островов, кв. 87, была заселена бобрами в 1988–1989 гг. Здесь долгое время жила одна семья. В 2003 г. норы этого поселения бобров обсохли, но все же один зверь здесь оставался. Он сделал высоко вверху над берегом выход из норы в 30 м от воды и объедал в лесу всю доступную растительность в радиусе десятка метров от выхода.

В зал. *Линдига* (кв. 134) небольшое поселение бобров существовало в 1986–1990 гг.

Центральная часть заповедника

Залив *Лахта* представляет собой широкую и глубокую старицу р. Свирь и связан с ней непересыхающим устьевым проходом. Глубина и ширина залива соответствуют таковым р. Свирь — от 10 м до 17 м глубины при средней ширине 300 м. Берега по большей части облесенные, довольно крутые почти на всем протяжении, поднимаются до высоты 4–9 м. В местах с низкими берегами, в кв. 62, 64, 65, 76, 79, образовались низинные участки, занятые открытыми пойменными лугами. В залив с обеих сторон впадают ручьи. По левому берегу их больше и они полноводней, по правому — только мелкие ручейки.

Вдоль правого берега в первые годы существования заповедника росло много старых осин, которые сейчас остались лишь в глубине леса на месте бывшей деревни, огибавшей залив от ручья Ваемского до кв. 78 на противоположной стороне. В настоящее время по берегам в кв. 77–78 растет смешанный лес с хорошо развитым подлеском и подростом лиственных. Ниже по заливу в кв. 79 к берегу выходит хвойный лес с включением осин и берез, а в кв. 75–76 на низкой береговой полосе растут тростники и раскинулся участок сильно подтопленного кочкастого высокотравного луга, уходящего к лесу вдоль небольшого ручейка. С середины кв. 76 к берегу вновь подступает хвойный лес с осинами. В прибрежной полосе леса много рябины и черемухи. Левый берег залива весь высокий и лесистый, кроме участка в кв. 61–62, на котором располагаются пойменные и надпойменные луга. В верхней половине залива прибрежный лес представлен разновозрастными лиственными породами, в нижней — старыми хвойниками с включением березы и осины. Вдоль берегов по мелководьям всюду полосой тянутся заросли макроводорослей, а в приустьевых участках ручьев разрастается тростник. В годы высокого уровня воды он оказывается затопленным и частично срезанным весенним льдом, и

тогда мелководья заполняют заросли тростянки *Scolochloa festucacea*. В годы с низким уровнем воды обнажаются обширные участки берега, и вся водная растительность обсыхает на берегу.

До установления заповедного режима зал. Лахта был одним из любимых мест отдыха горожан. Поэтому поселений бобров на нем не было. Первые встречи бобров в заливе отмечены с 1985 г., когда звери стали заплывать сюда из р. Свирь, валить деревья по берегам приустьевому участку и сплавать их на реку, в район острова Гнильно. Первое поселение в заливе появилось в 1988 г.: бобры вырыли нору под песчаным обрывом в кв. 79. К 1994 г. бобры освоили весь залив. Они жили здесь в норах и только в одном месте, в низине кв. 75, отстроили небольшую хатку. Все норы располагались под крутым навесом правого лесистого берега залива. В полноводные годы этот склон на 1 м оказывался затопленным (фото 28). В годы высокой воды входы в норы находились под водой вблизи от уреза воды (с учетом ежедневного колебания ее уровня), а когда вода спадала, бобры прокапывали тоннель глубоко под водой. Вход оказывался в пяти–восемь метрах от главного, размещаясь на крутом скате основного русла бывшей реки. При этом первоначальный вход бобрам приходилось закладывать ветками и обрезками древесины. В 1995 г. в заливе жило не менее 8 семей бобров. Кроме того, по его берегам часто кормились звери, жившие по устьям впадающих в зал. Лахта ручьёв.

Однако в годы с низким уровнем воды, когда зимовать в норах с выходами далеко под водой было невозможно из-за льда, оседавшего на скат основного русла, бобрам приходилось бросать обжитые места. В 1997 г. после прошлогоднего снижения уровня воды в водоемах вдоль берега зал. Лахта по кв. 75, 76, 79 на 4 км маршрута было пять брошенных нор бобров и только две жилых. Другие места побережья бобры оставили.

Сходная картина наблюдалась в маловодный сезон 2003 г., когда в летнее время на правом берегу зал. Лахта в кв. 78 отмечался только один зверь, живший в норе, береговой выход которой он завалил ветками. Все стальные норы обсохли и были оставлены бобрами. Падение уровня воды 2014 г. также повлияло на заселяемость залива бобрами. Максимум численности, отмеченного в 1995 г., никогда уже не достигалось. Несмотря на многочисленные кормовые выходы бобров по обоим берегам залива и наличие доступных еще вдоль берегов толстых осин и деревьев других лиственных пород, на заливе в последние годы держится не более трёх небольших семей.

Часовенский ручей — берет начало с моховых болот в кв. 35–36, 47–48, протекает лесом около 4 км и впадает в зал. Лахта среди лугов в кв. 61. Берега только в верхнем течении приподняты не более чем на 0,3–0,6 м. Затем скаты покрытых лесом береговых увалов поднимаются до 3 м в среднем течении и до 6–7 м в нижнем, где ручей выходит из леса. В среднем течении ручей представляет собой неширокий (50–80 см) мелкий поток, неспешно текущий по песчаному дну, на котором, как и в обрывистых берегах, всюду заметны округлые камни, вымываемые водой из почвы. Высота берегов в районе бывших многолетних бобровых прудов среднего течения от 1 до 2 м. Песчаные или глинистые надпойменные увалы разнесены довольно широко, образуя между собой долину ручья, достигающую местами ширины в 50 м. В кв. 61, в полутора кило-

метрах от устья, ручей Часовенский принимает сравнительно крупный левый приток, вытекающий из болот в кв. 48. Здесь же берет начало верхний левый приток, извивающийся по ельникам кв. 60. В месте его впадения в основное русло Часовенский ручей выходит к открытому болоту. По его берегам здесь расположен участок высокоствольного старого осинника с большим участием ели в первом ярусе. Остальные притоки ручья короткие, быстро теряющиеся в лесных болотах. В кв. 60 ручей постоянно заселен бобрами. В верховьях они строили хатки, в нижней половине ручья живут в норах.

Период 1985–1995.

Ручей осваивался бобрами постепенно. Сначала наблюдались только заплывы в устьевой участок. Затем в 1985–1986 гг. бобры освоили участок ручья в кв. 61 близ выхода его из леса. Здесь они жили в норах по обоим берегам ручья, резали деревья по левому берегу и кормились на луговинах по обоим берегам, а также поднимались высоко по склонам на террасу, где валили толстые осины. Используя мелкие ручейки, они углублялись в лес на 100–150 м от русла и также валили старые осины у заполненных водой карьеров бывшего кирпичного завода. В 1987 г. бобры отстроили плотину близ устья самого крупного левого притока в кв. 61, а также расширили вверх по ручью нижнее поселение, построив плотины ниже и выше Медвежьего мостика (кв. 61, 0,9 км от устья ручья). При этом бобры плавали вверх по левому притоку до открытого мохового болота в кв. 48, оставляя зубами метки на стоящих у воды елях. В 1990–1991 гг. плотины у Медвежьего мостика прорвало половодьем, но бобры запрудили средний левый приток ручья Часовенского, уходящий на вырубке в кв. 47/48. Запруда существовала здесь до 1994 г.

В нижней половине ручья Часовенского в 1992 г. бобры стали встречаться реже, но каскад плотин выше Медвежьего мостика был починен и надстроен. Здесь обосновалась большая семья, жившая в норах. Звери кормились на лесных полянах по берегам, валили осины вдоль берегов, продолжая пользоваться и берегами ниже Медвежьего мостика, где оставались небольшие плотины на основном русле ручья. Широких разливов на занятых бобрами участках ручья нигде не было. Подсчет количества бобров в нижнем поселении осенью 1986 г., сделанный С.Ю. Каратеевым по методике Ю.В. Дьякова (1975), дал в среднем 7 особей. Можно сказать, что за указанный промежуток лет максимальная численность бобров на ручье достигала 18–20 особей, с учетом молодых экземпляров.

1996 г. был отмечен низким общим уровнем воды. По ручью Часовенскому в приустьевом участке бобры не встречались, и ни разу не было замечено, чтобы они перемещались из ручья в зал. Лахта. В среднем течении плотины и разливы были невелики, ремонт плотин и поддержание уровня воды велись вяло. Многие норы в среднем и нижнем течении обсохли. По берегам повсюду были протоптаны тропы в лес и на окрестные поляны. Осенью в нижнем течении ручья, на границе леса и лугов в кв. 61 (в 100 м от устья ручья), бобры взялись за восстановление плотины, доведя ее до двухметровой высоты.

Период 1997–2003 гг.

В 1997 г. подпор от нижней высокой плотины достигал Медвежьего мостика, выше которого другая семья бобров возвела плотину с подпором на 250 м

вверх по ручью. В 1998 г. бобры отстроились в старом осиннике с включением старых толстых елей у выхода на болото в кв. 60. Здесь они также жили в норах. Разлив был небольшим, не более 5–7 м в ширину и 25 м в длину. На этом разливе уже на следующий год разрослась кубышка желтая и горец *Persicaria amphibia*.

В 1999 г. в большой нижней плотине образовался пролом, но бобры не спешили его чинить, т.к. при высоком общем уровне воды в этот год по вечерам с подъемом воды в зал. Лахта поднимавшаяся по ручью вода проникала сквозь проран, восстанавливая уровень выше плотины. Далее по ручью воду держали вспомогательные плотины, позволявшие бобрам не покидать своих нор. Но в 2001 г. нижняя плотина была прорвана полыми водами, и бобры оставили нижний участок ручья. В этом году было расширено поселение в осиннике у болота, кв. 60. Кроме того, звери освоили верховья ручья Часовенского, построив плотины в кв. 47. В 2002–2003 гг. здесь образовался большой пруд над верхней из плотин, длина которой достигала 200 м и продолжала постоянно надстраиваться как в высоту, так и по бокам. Разлив уходил в верховья ручья на сотни метров, включая в подтопленную зону часть открытого мохового болота и разреженный лес по сторонам пруда. Общая площадь подтопленных земель составляла не менее 20 га. В 150 м ниже верхней плотины была плотина 50-метровой длины, но пруд здесь был гораздо меньше, т.к. его ограничивали лесистые склоны ручья. Бобры жили в двух хатках, одна из которых вскоре достигла в высоту более полутора метров, превратившись в поросший травами островок, использовавшийся утками для гнездования (фото 29). Вдоль берегов пруда повсюду разросся тростник. В 2003 г. несмотря на очень низкий уровень воды во всех водоемах, бобры продолжали населять ручей Часовенский, поддерживая высокую численность в верхней его половине. В нижней половине ручья держались лишь одиночные особи.

Период 2004–2006 гг.

В 2004 г. в нижнем поселении жила пара бобров, посещавшая старый осинник у опушки леса на левом берегу, кв. 61, а также плававшая на западный берег зал. Лахта. В среднем течении звери перекрыли двумя высокими, но не широкими плотинами левый приток ручья. Здесь также жила пара бобров. Выше по Часовенскому ручью, в ельнике, сохранился каскад плотин третьего поселения.

Верхнее (четвертое) поселение в кв. 47 также сохранило свой статус. Хатки здесь увеличились в размерах до 2,4 м в высоту. Вокруг основного разлива повсюду на боковых ручейках и канавках были устроены небольшие, углубляющие поток подпоры, позволявшие грызунам легко продвигаться по этим мелким водным артериям. Глубина бобровых каналов (до поверхности воды) по туннелям среди густо склонившихся трав над отвесными берегами доходила до полуметра. В качестве кормовых проходов звери в данном случае использовали дренажные борозды на месте лесопосадок по увлажненному грунту между двух больших сфагновых болот. Поэтому сеть кормовых ходов в этом поселении была чрезвычайно разветвлена, занимая не только подтопленную разливом часть леса по западному берегу ручья и мохового болота на севере по ходу ручья, но и более высокую местность с восточной стороны пруда. Бо-

бры питались здесь тростником, вейником *Calamogrostis phragmitoides*, злаками, подростом ивы и березы.

Общий уровень воды в р. Свирь и связанных с ней водоемах в 2005 г. был настолько высок, что в ста метрах ниже Медвежьего мостика течения уже не было. Со среднего течения ручья бобры ушли в левый приток. Поддерживался каскад из четырех плотин третьего поселения в ельнике с осиною. Но в кв. 47 плотины были менее ухожены, разливы уменьшились, следов жизнедеятельности стало меньше, чем в прошлом году, однако хатки оставались жилыми.

В 2006 г. Часовенский ручей в летнее время превратился в узкий мелкий водоток 10 см шириной. И только отстроенные бобрами плотины поддерживали его в нескольких местах. В нижнем течении бобры вновь отстроили прованную ранее высокую плотину в 200 м от устья. Разлив простирался на 300 м выше по течению, где воду поддерживала следующая плотина. Здесь жила большая семья. В среднем течении выше Медвежьего мостика плотины не восстанавливались, ручеек бежал, но у завалов оставались глубокие места с норами бобров. На разнотравных полянах по берегам среднего течения бобры активно кормились в течение всего лета. На боковом ручье поселение сохранилось в сокращенном варианте — только с одной приустьевой плотинкой, а в ельнике плотины поддерживаться перестали, пруды спущены. Верхнее поселение на этом притоке бобры оставили. Таким образом, несмотря на скудный сток воды этого года, бобры сумели сохранить на ручье три поселения, одно из которых было очень сильным.

Период 2007–2013 гг.

С 2007 по 2013 гг. обводненность ручья была на среднем уровне или немного выше. В 2007 в нижнем течении жили две семьи. В среднем течении ручья, включая левый приток, поселений не было. В ельнике по кв. 60 бобры чинили вспомогательные плотины, и течение здесь отсутствовало.

В верховьях (кв. 47) сохранился полуспущенный разлив с большой жилой хаткой посередине. В окрестном сосняке, по левобережью ручья, снова было закупорено множество старых канав, по которым плавали бобры. Все вокруг сильно подтоплено, но открытой воды, которая выходила бы из отвесных берегов узких туннелей, не было.

В 2008–2013 гг. в нижнем течении ручья бобры жили не ежегодно. Иногда один или два бобра селились в приустьевых норах. В среднем течении ручья в 2010–2012 гг. жила семья бобров на длинном пруду. В 2010 г. на ручье в темном высоком осиннике с елью, кв. 60, бобры отстроили плотину в 1,5 м высотой по основному руслу и более 100 м в длину. На разливе стояла хатка. При этом в многоводные 2012–2013 гг. бобры не могли удерживать поступавшую сверху по течению ручья воду, несмотря на то, что длина плотины составляла в эти годы уже более 150 м. Вода во время очень обильных осенних дождей повсюду просачивалась над основной, тщательно проштукатуренной плотинкой, а боковые закрывки обходила мощными стремительными потоками, шириной до десятка метров и до полуметра глубиной, смывая начисто лесную подстилку вместе с кустарничками. Диаметр пруда с открытой водой, выходящего своим западным краем на моховое болото, составлял более 100 м. Кроме леса, была подтоплена обширная площадь болота. В 2013 г. хатка на этом пруду достигала

в высоту более двух метров.

В верховьях, в кв. 47, в 2013 г. бобры забросили участок, где они за 12 лет выбрали весь подходящий древостой и не стали возобновлять плотин, промытых и частично разрушенных весенними полыми водами. В результате на верхнем поселении отчасти уцелел лишь самый верхний пруд над прочной длинной плотиной, на котором островком осталась стоять старая хатка.

2014–2016 гг.

В 2014 г. в устье ручья Часовенского в норе жили два бобра. В среднем течении ручья в кв. 60 звери продолжали поддерживать большой разлив с хаткой в осиннике с елью. Кормовой участок бобров из этой семьи простирался до кв. 47. Других поселений бобров по основному руслу ручья и притокам не было. Такое же состояние поселений бобра на ручье поддерживалось в 2015–2016 гг.

2018 г.

В многоводный по основным водоемам 2018 г. подпор воды с зал. Лахта вверх по ручью простирался более чем на 2 км в мае-июне и на 1,5 км — в июле, но выше на протяжении около 600 м было течение. Сохранившаяся в ельнике, кв. 60, старая плотина поддерживала остатки пруда, вода в котором не выходила за пределы русла ручья. Кроме жившего в устьевом участке ручья одиночного бобра, до этой старой запруды следы бобров встречались только на лугах по высоким склонам в кв. 61, старые плотины среднего течения нигде не обновлялись, переходов бобров через плотины не отмечалось.

В кв. 60, на месте старого осинника с елью, высокая старая, поросшая травой, ольхой и ивой плотина извивалась на местности на протяжении около 170 м. Она поддерживала только обозримый с нее пруд диаметром более 150 м. Зона подтопления над плотиной в июле 2018 г. была, по крайней мере, вдвое больше, в основном, по правобережью ручья. Кроме того, вода, обходившая закрылки плотины, подтапливала смешанный лес правобережья вниз от уровня плотины еще на протяжении около 200 м. На стометровой полосе между опушкой леса у открытого болота и ручьем усохли все ели, но лиственные породы были еще живы. На обширном разливе осталось немного древесного сухостоя. Хатка превратилась в высокий островок с зелеными елками. Бобры, как и в прошлом году, резали осины на опушке леса у самого края болота. Плотина подновлялась в нескольких местах, но в конце июля уровень воды в запруде упал ниже верхней кромки плотины почти на полметра (фото 31).

Выше этого разлива, в кв. 60 и 47, ручей тёк тонкой струйкой, перебегая из ямы в яму на его изгибах и минуя остатки бобровых плотин. В верховьях хорошо сохранилась только самая верхняя из плотин, поддерживающая значительно сократившийся разлив с оставшейся на нем, густо заросшей травой хаткой. В начале июня 2018 г. единичные следы бобра встречены только по восточному берегу разлива. Большая, обитавшая здесь ранее семья переместилась на полкилометра к западу, на выходящую к открытому моховому болоту в кв. 47 лесную опушку, где вдоль сочащихся из темного ельника ручейков растёт много старых осин. Бобры запрудили несколько соседних ручейков и валили по берегам запруд осины, оставляя пеньки полуметрового диаметра (фото 30). Сильно подтоплена также окраина мохового болота с зарослями тростника, которая осталась недоступной для обследования. Средняя ширина прудов

в лесной их части была 8–10 м, а глубина одного из них посередине оказалась более 2 м. Бобры живут в норах в лесной части ручейков. Судя по состоянию поселения, бобры занимают эту территорию уже третий год, осваивая все новые мелкие водотоки.

Итого по ручью Часовенскому:

в 1985–1995 было 4 поселения – две семьи в нижнем течении, одна – близ Медвежьего мостика и одна в районе левого притока ручья;

в 1996 г. встречались одиночные особи или пары бобров;

в целом за 1997–2003 гг. ежегодно размещались 2–3 поселения, включавших по 1–2 семьи и два-три одиночных бобра или пары бобров;

в бассейне ручья в 2004–2006 было 6 поселений: в нижнем течении 2 семьи, в среднем течении – 1 семья, в районе осинника с елью – одна семья, в верховьях – две семьи;

за период 2007–2012 гг. на ручье присутствовали 1 или 2 небольшие семьи в низовьях, 2 поселения в среднем течении и следы присутствия бобра в верховьях;

в 2013–16 гг. отмечены: 1 семья в устье и 1 семья в среднем течении, в осиннике с елью. Между ними встречались 2–3 одиночки. В верховьях ручья отмечались следы одиночек;

в 2018 г. одиночный бобр жил в устьевом участке ручья, следы жировки зверей встречались по берегам приустьевому участку; большая семья продолжала жить на месте бывшего осинника с елью в кв. 60 и следы одиночных особей встречались в верховьях.

Наиболее плотно ручей был заселен в период 2004–2006 гг., т.е. следом за годом очень низкого уровня воды (2003), когда пересохло множество водотоков. Часовенский ручей, продолжавший получать небольшую подпитку с болот Сегежского массива, смог принять семьи бобров из окрестных местобитаний и сохранить их. Но, поскольку легко доступные зимние кормовые ресурсы по берегам ручья были уже в сильной степени использованы, численность бобра здесь не могла оставаться долго на высоком уровне. Пережив на ручье еще один год с низким общим уровнем вод, бобры вынуждены были оставить поселения в верховьях и в среднем течении ручья. Существование семьи в устьевом участке ручья поддерживалось тем, что звери могли кормиться в зимнее время разросшейся на окрестных берегах ивой, ольхой, черемухой и малиной *Rubus* spp.

Лахтинский ручей, протяженностью менее 1 км, берет начало двумя потоками на открытом болоте в кв. 61. По мере выхода с болот, облесённые берега его все более возвышаются, достигая в нижнем течении высоты 5–6 м, с шириной русла в среднем течении до 1 м, в устьевой части 0,3–0,7 м. По склонам в нижнем течении высокотравные луга, в среднем – густые заросли ольхи, рябины, черемухи, ивы. Старые березняки и осинники с включением хвойных пород располагаются на надпойменной террасе. В верхнем течении, где ручей представлен двумя потоками, старый мелколиственный лес и сосняки подступают к самому руслу.

Бобры заселили ручей с 2001 г., отстроив в этот год восемь плотин. В 2003 г., когда в низовьях ручей пересох, выше дорожного моста он был мак-

симально зарегулирован бобрами, которые жили в норах, а в верховьях ручья — в хатке. В обоих поселениях, верхнем и нижнем, жили полноценные семьи. В 2005 г. ручей сильно обмелел, и с середины лета все бобры переселились в зал. Лахта. В два последующих года пара бобров подновила одну из нижних плотин, где был самый большой разлив. В 2008 г. бобры снова зарегулировали почти весь ручей каскадом плотин. Но уже в следующий сезон слишком малый приток воды с болота заставил часть зверей покинуть верховья и низовья ручья. Небольшая семья укрепились лишь на пруду среднего течения. До 2016 г. на ручье поддерживались в разные годы одна-две плотины. В июне 2018 г. следы одиночек на окрестных полянах встречались лишь в низовьях ручья. В июле этого года русло ручья полностью обсохло.

Кабаний ручей, протяженностью около 0,8 км, начинается на моховых болотах кв. 78, огибает высокую наносную лесистую гряду и впадает в залив близ Кута Лахты в кв. 77. По правому берегу ручья в верховьях — ельник, с включением березы, в низовьях — смешанный лес и черноольшаник. По левобережью в верховьях топкая окраина сфагнового болота с кочкарником, кустами ивы, вахтой, тростником, белокрыльником, в среднем течении — ельник с черной ольхой, далее — молодой березняк с ивняками, в нижнем — пойменные лугувины.

Бобры заселили ручей в 2013 г. Здесь жила в норах большая семья, устроившая по ручью запруды до самых верховий. В последующие годы бобры добавили одну плотину в приустьевом участке ручья. Поселение сохранялось в течение нескольких лет, но в начале августа 2018 г. на ручье обнаружены только остатки бывших плотин и вода по ямам, подпитка с болота прекратилась. Невнятные следы обследования бобром состояния ручейка заметны были только в среднем течении.

Ваемский ручей начинается двумя потоками, объединяющимися в кв. 50. Основное русло, протяженностью не менее 5 км, начинается на болотах кв. 26, 38—39. Правый ручей выходит с болот кв. 36—37. Последние 2,5 км, до впадения в зал. Лахта в кв. 63, долина ручья, достигающая местами стометровой и более ширины, до самого устья находится между крутыми лесистыми увалами. Пойма ручья в среднем течении сравнительно широкая, до 50 м. Берега русла обрывистые. Ширина его в среднем течении до 1,5 м, но сток может быть очень несущественным. Склоны верхнего течения покрыты хвойными лесами. В нижней части ручья на высоких (до 8—10 м) обрывистых склонах стоит спелый ельник, с включением сосны, березы и осины. Такой же лес был вырублен в среднем течении ручья. Вырубки отодвинули границу леса от берега ручья на 50—200 м. К 2016 г. вырубки на надпойменной террасе и по склонам густо покрылись молодым лесом — березняками и хвойниками, а в пойменной части разрослись высокотравные луга.

Бобры заселяют ручей постоянно, живут в норах. В 1985 г. поселения бобров были в кв. 63, кв. 50 и свежая плотина в кв. 38. В районе вырубок среднего течения ручья всюду были следы старых разрушенных плотин и оголены выходы нор. Бобры оставили эту часть ручья во время промышленных лесозаготовок. Но в 1985 г. кормовые тропы и переходы бобров вдоль ручья наблюдались на всем его протяжении. На следующий год бобры отстроили несколько пло-

тин в этом районе, так что вода прудов доходила до подножия склонов долины. Высокая плотина с перепадом воды 2 м была в кв. 50 в 1988 г., в месте слияния обоих рукавов ручья. На прудах всюду росли кубышки. В маловодный 1996 г. уцелело только нижнее поселение, звери из которого имели возможность выплывать для кормежки в зал. Лахта, и норы которых не обсохли. Большую плотину в кв. 50 звери обслуживать перестали, и в ней образовалась большая промоина. Пруд обсох.

В 1997–2003 гг. два поселения бобров были в нижнем течении и одно в верхнем, выше ельника, в кв. 38, где бобры жили на двух-трех подпиравших друг друга длинных прудах, затоплявших всю пойму ручья. Среднее течение ручья в районе вырубок бобрами посещалось редко. В 2004–2009 гг. ручей заселяли 4 семьи: в низовьях, на правом рукаве ручья в кв. 50, в южной части кв. 50 у начала вырубок и небольшое поселение в кв. 50/38 по левому потоку. В последние годы наблюдений следы бобров отмечались преимущественно в среднем течении (кв. 50), где старые вырубки заросли молодым лесом.

В середине июля 2018 г. при высоком уровне воды подпор ее с зал. Лахта доходил почти до начала старых вырубок, то есть, до кв. 50. Но поселение бобров на ручье было только в районе развилки ручья в кв. 50, выше вырубок. Зверь соорудил здесь две небольшие плотины. Верхняя — из дерна, длиной около 8 м, с перепадом воды не более 0,3 м, у старого земляного вала, оставшегося от бывшей большой плотины, которую огибает ручей. Образовавшийся пруд уходил метров на 300 вверх по правому рукаву ручья Ваемского. Вторая плотина, высотой около 0,8 м, длиной не более 2 м — в пятидесяти метрах ниже старого вала, перекрывала глубокое русло, была засыпана свежими березовыми ветками. Разлив уходил метров на 250 вверх по левому рукаву, заливая пойму ручья. Далее, выше старого ельника, в кв. 38, площади бывших длинных прудов заросли лесом: березой, ольхой и ивняком. Следов деятельности бобра здесь не отмечено.

Прочие ручьи. Небольшой ручеек, впадающий в зал. Лахта в кв. 78, бобры заселили в 2014 г. Зверь устроил небольшую плотину близ устья ручейка в районе высокотравных полей с кустарником. Выше по течению бобры этого поселения свалили две старые осины вдоль лесной опушки. В 2017–2018 гг. бобров в этом месте не было. При невысоких берегах и очень широкой долине сток этого ручья слишком мал для образования на нем глубокого зимовочного пруда. Зимний выход из ручья в залив Лахта невозможен, поскольку в этом месте располагается обширное мелководье, на котором лежит лед. Поэтому, несмотря на обильные запасы кормовых деревьев, бобры здесь не выживают.

Северо-восток заповедника

Сегежское озеро. Расположено вдоль северной границы заповедника. Площадь его 18 км², половина ее входит в состав заповедника. Удивительно, что среди торфяных берегов озеро сохраняет светлую пресную воду. Высота берегов около 1 м, максимальная глубина озера до 6 м. Северный берег озера лесистый, немного возвышающийся, а южный низкий, открытый, отделенный от мохового болота лишь узкой полоской ивняков с редкими чахлыми березами и ольхами. В юго-восточном углу, близ истока речки Сегежа располагается участок тростниковых зарослей. В мелких заливчиках вдоль береговой

линии растут кувшинковые и рдесты. Несмотря на небольшую глубину и полого опускающееся песчаное дно, водоросли не могут расти на открытой воде близ берегов из-за частого размыва дна волнами при сильном ветре. Бобры на заповедном берегу озера жили не ежегодно, рыли норы в торфяном берегу в местах произрастания деревьев или строили хатку.

В 1986–1994 гг. одна семья бобров жила в норе под корнями березы в кв. 26 и одна семья – в хатке близ истоков р. Сегежи. Весной 1995 г. хатка была вскрыта браконьерами, и бобры больше здесь не селились. Бобров из второго поселения на заповедном берегу не отмечали с 1993 г., когда накануне, осенью, при малой воде бобрам пришлось оставить обнажившуюся нору.

Река *Ирвинка* протекает по кв. 16, 17 и 24 на протяжении около 2,5 км. В 2003–2004 гг. верховья речки в кв. 17 и 24 были зарегулированы бобрами. Речку перегородили четыре плотины с большими разливами. Здесь находились два поселения бобров, в каждом из которых, ориентировочно, было от 3 до 5 зверей. С 2013 г. в кв. 24 плотины бобрами были брошены, река их прорвала. Но два бобра продолжали посещать территорию бывшего разлива и пользоваться норами на левом берегу речки.

Река *Сегежа* – самый длинный водоток заповедника, более 18 км, из которых около 15 км приходится на территорию заповедника. Она вытекает из Сегежского озера двумя потоками, объединяющимися через несколько километров, и впадает в р. Свирь у дер. Ковкиницы. По пути она принимает многочисленные, неоднократно делящиеся притоки в виде мелиоративных каналов и ручьев, вытекающих с окрестных моховых болот. Ширина русла Сегежи в устье около 10–20 м при низком уровне воды в р. Свирь, в среднем течении в летнее время до 2–3 м ширины. Это лесная речка с крутыми берегами, высота которых в среднем течении до 2 м, в нижнем – до 5–7 м. Речка течет среди сглаженных лесистых увалов, но местами образуются низины шириной до 30–50 м. Леса преимущественно сосновые разной степени влажности, но непосредственно по берегам часто растут разновозрастные ельники с включением лиственных пород. По высоким песчаным валам это лишайниковые боры, на более ровных местах зеленомошные хвойники с включением берез или сфагновые сосняки. В низинах – заболоченные хвойники с мелколиственными породами, а также участки торфяников. Речка постоянно заселена бобрами, образующими здесь несколько поселений. В верховьях бобры строят хатки, ниже по течению роют норы.

В 1985–1986 гг. на р. Сегежа было 5 поселений бобров: одно в кв. 21, одно – в кв. 33/45, два в кв. 57 и одно в кв. 68 (рис. 2). В 1990–1992 гг. количество поселений возросло до 9: одно в кв. 20/21, одно на правом притоке реки в кв. 31, два в кв. 33, по одному в кв. 45/46, в кв. 57, в кв. 56–57 и в кв. 68. В дальнейшем река обследовалась нерегулярно и зачастую не полностью.

Обследование реки в 2003 г. дало следующие результаты: поселение бобров было в кв. 19, а кроме того, бобры-одиночки найдены в кв. 45, 46 и в приустьевом участке речки. На ручье в кв. 71 (один из левых притоков р. Сегежа) находилось семь плотин, из которых бобрами поддерживалась только одна. Бобры оставили этот ручей в 2005 г. Другие левые притоки р. Сегежа бобрами заселены не были.

В 2009–2011 гг. р. Сегежа обследовалась в среднем и нижнем течении. Поселения бобров сохранялись в кв. 31 и 33, а также в окрестностях дер. Ковкиницы. Помимо этого одиночные звери обитали по реке в кв. 45, 57 и 69. В 2013 г. выше по течению, в кв. 30, образовалось новое поселение. Все эти поселения сохранились до 2016 г. (рис. 5). Левая канава Сегежи, вытекающая из Сегежского озера, была в 2016 г. зарегулирована бобрами в верхнем течении (кв. 19). Здесь обитали три бобровых семьи. Правая канава истоков Сегежи была заселена бобрами в среднем течении, где держались две семьи. Следы деятельности одиночных особей наблюдались в приустьевом участке Сегежи и в районе устья ручья Платоновского, в кв. 68.

Озеро *Сярьба* – размером около 1,1 га, овальное, в окружении леса в кв. 54–55. Во время весеннего половодья вода может подступать к самому лесу, в остальное время озеро окаймлено широкой лентой мохового болота. Низкие, топкие сфагновые берега подходят к самой воде. Бобры используют озеро в качестве кормового водоема. Через озеро протекает одноименный ручей, петляющий по окрестным ельникам и впадающий в р. Сегежа.

Ручей *Сярьба*, правый приток р. Сегежи, длиной около 10 км, начинается в болотах кв. 39, впадает в озеро с одноименным названием и вытекает из него в кв. 55. Далее ручей впадает в р. Сегежа в кв. 57. В 1985 г. на ручье было два поселения: выше оз. Сярьба, в кв. 43, и ниже озера, в кв. 53/54. Этот ручей с его небольшими притоками максимально был заселен бобрами в 1990 г., когда на нем отмечалось четыре больших поселения: в кв. 43/44, в кв. 42/43, в кв. 53/54 и в кв. 40/53. По местам больших разливов ельник усох. Дальнейшие наблюдения охватывают период с 2004 г. по 2016 г. Ручей с притоками был заселен постоянно, но места расположения поселений и количество зверей в них менялись.

Высокую заселенность следует отметить в 2004 г., когда по одному–два зверя обитали в кв. 44, 45 и 43/44, среднее поселение существовало в верховьях, в кв. 53, и большое поселение размещалось на левом притоке ручья Сярьба в кв. 42/43. В 2009–2010 гг. обследовалась только нижняя половина ручья, где большая семья жила в кв. 42 и обширное поселение находилось в кв. 43/44. В 2011 г. семья в кв. 42 расширила область подтопления с притока ручья на течение ручья Сярьба, тогда как поселение ниже по течению бобрами было оставлено. Здесь были отмечены лишь следы пребывания одиночек. По данным 2016 г., на ручье в окрестностях оз. Сярьба обитали семьи среднего размера: в кв. 42/43, в кв. 43 и в кв. 54.

Ручей *Платоновский*, правый приток р. Сегежи, начинается с болота в кв. 66, впадает в р. Сегежа в кв. 68, протяженность его около 3 км. Пойма ручья глубокая. Протекает он среди лесистых увалов. До середины 90-х годов прошлого века деревья спускались по склонам ручья до самой воды. Лес преимущественно темный, елово-березовый, с большим включением осины и серой ольхи. К настоящему времени на местах бывших бобровых прудов образовались разреженные места, зарастающие ивняком и травами. В 1985–1990 гг. на ручье располагалось одно большое поселение с каскадом плотин. Бобры жили в норах и в хатке. В первые годы XXI века здесь отмечались следы деятельности только одного зверя, но в 2009 г. снова было небольшое поселение. В последнее десятилетие на ручье обычно присутствие одного-двух бобров.

Анализ размещения поселений

На рис. 2–5 показаны характерные для каждого последующего десятилетия существования заповедника распределения бобровых поселений на местности.



Рис. 2. Поселения бобров на территории Нижне-Свирского заповедника в 1987 г.



Рис. 3. Поселения бобров на территории Нижне-Свирского заповедника в 1998 г.



Рис. 4. Поселения бобров на территории Нижне-Свирского заповедника в 2006 г.



Рис. 5. Поселения бобров на территории Нижне-Свирского заповедника в 2016 г.

На водотоках заповедника расстояние между поселениями было, в среднем, около 700 м. Протяженность одного поселения на основных водотоках заповедника от 500 м до 1500 м. Нижние участки водотоков, непосредственно впадающих в Ладогу, р. Свирь или зал. Лахта, в годы с высоким уровнем воды заливались подпирающими водами на 200–2500 м от устья, и только выше бобры строили свои плотины. В нижних и средних участках большинства водотоков, в условиях, когда долина ручья заключена между высокими увалами, а ширина поймы не превышает обычно 5–10 м, бобровые пруды вытянуты вдоль русла ручья. Подпор одной плотины упирается в основание другой. Площадь пруда в таком случае невелика, составляя 0,1–0,3 га. В верховьях водотоков, там, где они берут начало на болотных массивах, площадь открытого пруда может быть в несколько раз больше, а общая площадь подтопления более 10 га. На небольших ручейках, вытекающих с межрядовых болот и впадающих в р. Пельчужня или р. Зубец, бобры возводят плотины чаще всего по истоковым участкам, т.к. ручейки эти прокладывают себе путь глубокими канавками среди старых приречных ельников. В случае необходимости, бобры строят дополнительные плотины. Открытая вода пруда в этом случае полностью заликает межрядовое пространство, оставляя свободными лишь лесистые веретья, оставшиеся в виде невысоких, до полутора метров, наносных песчаных грив. Площадь открытой воды пруда выше каждой из плотин может составить от 0,1 га до 2–4 га и более, в зависимости от рельефа местности. А общая площадь подтопления окрестностей гораздо больше. Не поддаются описаниям большие площади подтоплений в районе болотных массивов: в среднем течении руч. Ситика, в верховьях р. Зубец и руч. Часовенского, на истоковых канавах р. Сегежа, а также в районе среднего течения Гумбарки и депрессиях по водосбору ручья Киевского.

К 2006 г. количество поселений бобров на основных водотоках заповедника снизилось не только по причине очередного падения уровня грунтовых вод, но также потому, что к этому времени по средним и верхним течениям ручьев и речек бобры успели выбрать большую часть легко доступного зимнего корма в виде осин или берез. Но в дальнейшем бобры стали занимать притоки речек и небольшие ручейки, вытекающие с болот (по водосборам речек Пельчужня и Зубец). В некоторых случаях там уже были несколько десятков лет назад поселения бобров, но за прошедшее время по их берегам разросся ивняк и поднялся молодняк березы и ольхи, что и позволило бобрам вновь освоить данные места. Способствовало заселению бобров и зарастание промышленных вырубок по берегам лиственными породами, как это произошло на Ваемском ручье.

Поселение малой мощности – это обычно один–два бобра, поселившиеся на новом месте или же оставшиеся поддерживать одну из старых плотин, когда семья уходит. Поселение средней мощности состоит из одной семьи, включающей 3–5 особей, в сильном поселении насчитывали до 8 зверей. В летнее время бобры сооружают каскад невысоких плотин, с перепадом воды до 0,3–0,7 м, пруды на которых позволяют им быстро передвигаться по ручью в пределах своих кормовых угодий. Кроме того, имеющиеся в окрестностях мельчайшие ручейки, позволяющие углубляться в лес, звери также повсюду

перегораживают временными запрудами из грязи, дерна или мха. Усиление строительной деятельности наблюдается осенью, в особенности в октябре. Для зимовки бобры отстраивают плотину с перепадом воды по основному руслу не менее 1,7–2,0 м. Закрылки плотин перекрывают не только потоки ручья, но могут простираться в стороны далеко по суше, что зависит от количества осенних осадков и рельефа местности. Если дождей выпадает слишком много, бобры не справляются с ее прибывающей массой, и она переливается через далеко растянувшиеся крылья плотин.

Крупные поселения в верховьях и по средним течениям ручьев держатся на одном участке, в среднем, в течение 5–8 лет, а когда покидают его, на месте остаются один–два бобра, которые, поддерживая одну из плотин, продолжают жить в оставшихся норах или хатках. Площадь пруда при этом немного сокращается, но бобры активно осваивают новые места кормежек, прочищая мелкие ручейки и канавки.

Динамика численности

По итогам учета поселений в разные годы наблюдений, представленных на схемах, наибольшее количество бобров на территории заповедника обитало в конце первого – начале второго десятилетия заповедного режима. Для этого периода характерным было наличие сравнительно большого количества поселений средней и высокой мощности (рис. 2). Во втором десятилетии количество бобров-одиночек возросло в несколько раз, тогда как количество поселений средней мощности снизилось вдвое, а сильных – в четыре раза (рис. 3). В третьем и четвертом десятилетиях существования заповедника (рис. 4, 5) количество слабых поселений почти не изменилось, редкими стали сильные поселения, а основу численности бобров представляли поселения средней мощности, возникающие по второстепенным потокам или местам повторного заселения. По примерным подсчетам ряд количества бобров, обитающих в заповеднике, по десятилетиям, начиная с 1980-х гг. и заканчивая 2016 г., выглядит как 126–85–115–118 экз., в среднем, 111 особей ежегодно. Учитывая регулярную территориальную недостаточность учета поселений, это число следует увеличить на десяток-полтора единиц.

Основными факторами, сдерживающими рост численности бобра в Нижне-Свирском заповеднике, следует считать, во-первых, низкий уровень воды в зимнее время. Погибшие зимой животные обнаруживаются иногда после распада льда в зал. Лахта. Во-вторых, это сухая и жаркая весенне-летняя погода, приводящая к прекращению стока с большинства моховых болот и обсыханию русел речек и ручьев, что вызывает резкое сокращение численности бобров на большей части территории заповедника.

Единственный хищник, регулярно охотящийся на бобров в заповеднике, – волк, который может застать бобра во время его кормежки на берегу далеко от воды в любое время года. В теплый сезон вдоль берега ручьев нередко на километры тянутся следы прохода медведей, пытающихся застать бобра врасплох.

В конце зимы бобры часто выходят на поверхность и грызут камбий сваленных осенью берез. Нехватка зимних кормов вынуждает семьи менять место жительства. При этом на территории заповедника достаточно угодий со старыми осинниками, которые бобрами еще не осваивались, а также мест с над-

пойменными участками лиственных лесов по заселенным бобрами водотокам. Однако объем стока воды далеко не всегда дает возможность бобрам собрать и удержать достаточное для зимовки количество воды. Глубина пруда у плотины должна быть зимой не менее полутора метров.

Представляет интерес, как повлияют начавшиеся в августе 2018 г. дожди на наполнение болот и водотоков и, соответственно, на скорость восстановления поселений бобров.

Литература

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

Ковалев В.А., Кудашкин С.И., Олигер Т.И. Кадастр позвоночных животных Нижне-Свирского заповедника. СПб. 1996. 46 с.

Олигер Т.И. Тема: Летопись природы. Раздел: Экологические обзоры. Бобр. 1998-2005 гг. // Научные исследования в заповедниках и национальных парках РФ за 1998-2005 годы (Д.М. Очагов ред.). М., ВНИИ Природы. 2006. Вып. 3. Ч. 1. С. 229.

Олигер Т.И. Средообразующая роль бобра в Нижне-Свирском заповеднике // Сохранение и изучение гео- и биоразнообразия на ООПТ Европейского Севера России. Матер. науч.-практ. конф., 2–5 сентября 2014 г., п. Пинега / Ижевск. 2014. С. 166–170.

Скарлато О.А., Ипатов В.С., Носков Г.А., Боч М.С. Нижне-Свирский заповедник / Заповедники европейской части РСФСР. I. М. «Мысль». 1988. С. 129–151.

Шалдыбин С.Л. Характеристика некоторых абиотических факторов, влияющих на формирование и динамику экосистем Нижне-Свирского природного заповедника // Результаты многолетних наблюдений в природных комплексах Нижне-Свирского заповедника. Тр. НСГПЗ. 2006. Вып. 1. С. 6–30.

Ярмишко В.Т. Растительный мир (включая леса) / В кн. «Состояние окружающей среды Северо-Западного и Северного регионов России». СПб., Наука. 1995. С. 183–204.

MONITORING OF THE BEAVER (*CASTOR FIBER*) POPULATION IN NIZHNESVIRSKY NATURE RESERVE

T.I. Oliger

Nizhnesvirsky Nature Reserve, jghcn4351@mail.ru

The results of monitoring of the distribution of beavers along the main watercourses and lakes of Nizhnesvirsky Nature Reserve (Leningrad oblast, northwestern Russia) since the early 1980s of the XXth century until 2018 are presented in the article. The reserve is located on the border between northern coniferous and coniferous-broad-leaved forests; its area is 42390 hectares.

The number of beavers in the reserve varies annually, averaging about 115 individuals. It depends, primarily, on the amount of precipitation that determines the fullness with the water of the sphagnum bogs, from where the watercourses originate, and also on the groundwater level.

РЕЗУЛЬТАТЫ ДОЛГОВРЕМЕННОГО МОНИТОРИНГА БОБРОВОГО (*CASTOR FIBER*) НАСЕЛЕНИЯ РДЕЙСКОГО ЗАПОВЕДНИКА И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

Н.А. Завьялов

Государственный природный заповедник «Рдейский», zavyalov_n@mail.ru

Введение

Заселение болот бобрами (*Castor fiber*, *C. canadensis*) – относительно недавнее явление, наблюдаемое одновременно в Европе, Северной и Южной Америке. Собственно болотный тип поселений известен давно и подробно охарактеризован еще И.А. Шиловым (1952). Долгое время такой тип поселений встречался редко. Например, болотные поселения бобров были редкими в бассейне Оки в 1950-е гг. (Бородина, 1956), в Березинском заповеднике из обследованных в 1972–1974 гг. 207 поселений на болотах было 9 (4%) (Ставровский, 1978), на северо-востоке европейской части России поселения болотного типа составили только 0,4% от общего числа поселений (Соловьев, 1991). В Дарвинском заповеднике за 1980–2002 гг. всего обнаружено 150 поселений, из них на болотах только 7 (4,7%) (Завьялов, 2015). В Белоруссии в 1980-х гг. болотный тип поселений был приурочен только к низинным болотам, на верховых и переходных болотах бобры не обитали (Толкачев, Саутин, 1988). Однако, по мере роста численности бобров и их расселения, появились поселения на начальных звеньях гидрологической сети, в том числе и на водораздельных болотах.

Так к началу 1990-х гг. в Литве плотность населения бобров была очень высокой (0,89 поселения/км русла), при этом не было значимых различий в плотности населения среди водоёмов разных типов, несмотря на то, что эти водоёмы значительно отличались по условиям обитания. Большая часть поселений была расположена на начальных звеньях гидрологической сети (каналы, озёра, малые реки, маленькие лесные болота) (Ulevicius, 1997).

В Миннесоте (США) за период с 1979 по 1981 гг. доля бобровых поселений на болотах увеличилась с 29 до 36%. Расселению бобров на болота способствовали: общая высокая плотность населения, многоводный 15-летний период и отсутствие волка *Canis lupus* (Rebertus, 1986).

Анализ космоснимков в аргентинской части Огненной Земли показал, что под воздействием бобров находилось более 31 тыс. га, или 1,6% территории. Распределение и влияние бобров на растительные сообщества было неравномерным, агрегированным. Наличие торфяных болот имело положительную достоверную связь с большей площадью воздействия бобров и количеством их плотин, но эта взаимосвязь становилась незначимой, если на площадке преобладали болота. Таким образом, торфяники, накапливающие воду, могут быть критически важными для выживания бобров в условиях Огненной Земли (Henn et al., 2016). В другой работе, выполненной в этом же регионе, показано, что бобры заселяли самые разнообразные местообитания за исключением обширных верховых болот. Из 51 обследованного поселения 29 были на болотах.

Из них 10 — в низинных болотах между холмов, а 19 поселений на проточных водоёмах между разными частями болотного массива, получающих воду из верховых болот. Во всех болотных поселениях отмечена интенсивная роющая деятельность бобров (Westbrook et al., 2017).

Наземные обследования и анализ аэрофотоснимков в горах Канады показали, что 73% торфяных болот имели следы современной или недавней деятельности бобров. Широкое использование бобрами торфяных болот как местообитаний, по мнению авторов, противоречит существующим взглядам на торфяные болота как маргинальные местообитания бобров (Morrison et al., 2014).

Заселение бобров *Castor fiber* в Полистово-Ловатскую болотную систему (ПЛБС) (Новгородская и Псковская области) началось в 1980-е гг. Этому способствовал ряд факторов: высокая плотность населения и освоение оптимальных местообитаний на соседних территориях; густая речная сеть, обширные мелиоративные работы в недалеком прошлом; интенсивные рубки и пожары вокруг болота, приведшие к появлению лиственных молодняков; сокращение численности сельского населения и забрасывание обширных территорий вокруг болота; в период 1981–1995 гг. речной сток был в 1,5 раза больше среднего многолетнего (Завьялов, 2015).

Таким образом, в Старом и Новом Свете в последние годы наблюдается расселение бобров на болота и их постепенное освоение, при этом роль бобров в эволюции и динамике болот до сих пор остается неизвестной (Huttunen, Tolonen, 2006; Gorham et al., 2007; Karran, 2018).

В задачи данного сообщения входит подведение итогов долговременного (2003–2018 гг.) мониторинга бобрового населения восточной части ПЛБС.

Район исследований

Полевые работы проводились в 2003–2018 гг. на площади 1200 км². Район исследований включал территорию Рдейского заповедника, его охранную зону, восточную часть территории Полистовского заповедника и заболоченные леса вокруг ПЛБС (рис. 1).

Район исследований относится к Заполье-Поддорскому (Полистовскому) геоботаническому району, для которого характерны обширные верховые болота с заболоченными лесами и сельскохозяйственными угодьями. Последние занимают не более 15% площади. Леса (30–40%) вкраплены небольшими островами среди болот или оконтуривают их. Заболоченность района более 50%, густота речной сети 0,84 км/км². ПЛБС — одна из самых крупных болотных систем на северо-западе европейской части России. Климат умеренно-континентальный (Андреев и др., 2002). Протяженность вегетационного периода более 130 дней, среднее годовое количество осадков 600–700 мм, устойчивый снежный покров лежит 105–110 дней, его средняя глубина 30 см.

Для ПЛБС характерна обширная гидрологическая сеть и множество небольших островов с хвойными и широколиственными лесами (Богдановская-Гиенеф, 1969). Для сохранения биоразнообразия, природных комплексов и естественных процессов болотной системы в 1994 г. организованы Полистовский (36 тыс. га) и Рдейский (36,9 тыс. га) заповедники.

Леса вокруг болота были вырублены в 1970–1980 гг., и сейчас это главным

образом вторичные молодые берёзовые *Betula* ssp. и осиновые леса и посадки ели *Picea abies*. Сельскохозяйственные земли давно заброшены, зарастают мелколесьем и кустарниками.

Материалы и методы

Территорию обследовали круглогодично, когда болото было проходимо: зимой на лыжах и снегоходе, летом и осенью – пешие маршруты. Подсчитывали все жилые и нежилые поселения, фиксировали их координаты с помощью GPS, измеряли каналы, хатки, плотины. Оценку численности выполняли методом «выявления мощности поселения» (Лавров, 1952). Принята следующая шкала оценки бобровых поселений: слабое – 1–2 бобра в поселении, среднее – 3–5, сильное – 6–8 зверей. Эта шкала проверена визуальными наблюдениями: в 5 поселениях проведено 59 ч. наблюдений. В 2016–2017 гг. для оценки численности бобров использовались фотоловушки Scout Guard 560, Keep Guard 760, Bushnell Nature View Cam HD. В 2016 г. они были установлены в 7 точках и отработали 474 л-с, было получено 2271 кадр, в т.ч. с бобрами – 185. В 2017 г. фотоловушки были установлены в 19 точках и отработали 914 л-с; всего снято 57723 кадра и 195 роликов, с бобрами – 1945 кадров.

Исследования состояния кормовой базы бобров проводились в 2007 г. в 3 брошенных поселениях (В35, В334, В326) в бассейнах малых рек Горелки и Копейницы. Длина р. Горелки 11 км, р. Копейницы – 12 км. В истоках реки имеют неясно выраженную долину и малый уклон русла, в среднем течении форма долины ящикообразная (термин по: Чеботарев, 1964), уклон русла 2,4–2,7 м/км.

В каждом заброшенном поселении были заложены серии трансект. Каждая трансекта начиналась от левой бровки долины, продолжалась по склонам и дну долины до правой бровки. Предварительные наблюдения показали, что на этих реках между бровками долин расположено 95–97% от общего количества подгрызенных бобрами деревьев за предыдущие годы. Следовательно, перечет даст корректную оценку количества кормов в бобровом поселении. В поселении В35 бровка долины не выражена, поэтому начало и конец каждой трансекты находились в лесу, не разрушенном подтоплением от бобровой плотины. Границы «бобрового пятна» были довольно четкими и легко различимы на местности. Расстояние между трансектами 20 м. Каждая трансекта состояла из серии примыкающих друг к другу площадок размером 2×5 м. На каждой площадке отмечали вид дерева или кустарника, измеряли диаметр на высоте 30 см от поверхности почвы – высоте, характерной для большинства бобровых погрызов. Диаметр тонких стволиков до 10 см был измерен специально подготовленным шаблоном с шагом 1 см. У стволов толще 10 см измерена длина окружности гибкой мерной лентой, затем по известной формуле рассчитан диаметр. Сухостой и валеж не учитывали. Перечеты были выполнены в июле–августе 2007 г.

Всего в поселении В334 было 11 трансект, включающих 184 площадки; в поселении В326 – 9 трансект, 128 площадок; в поселении В35 – 7 трансект, 249 площадок.

Для оценки характера пространственного распределения кормов использовался коэффициент агрегированности (КА), предложенный А.В. Смуровым

(1975). Величина этого коэффициента может быть от нуля, когда пятнистость в распределении отсутствует, до единицы – при сильной агрегированности.

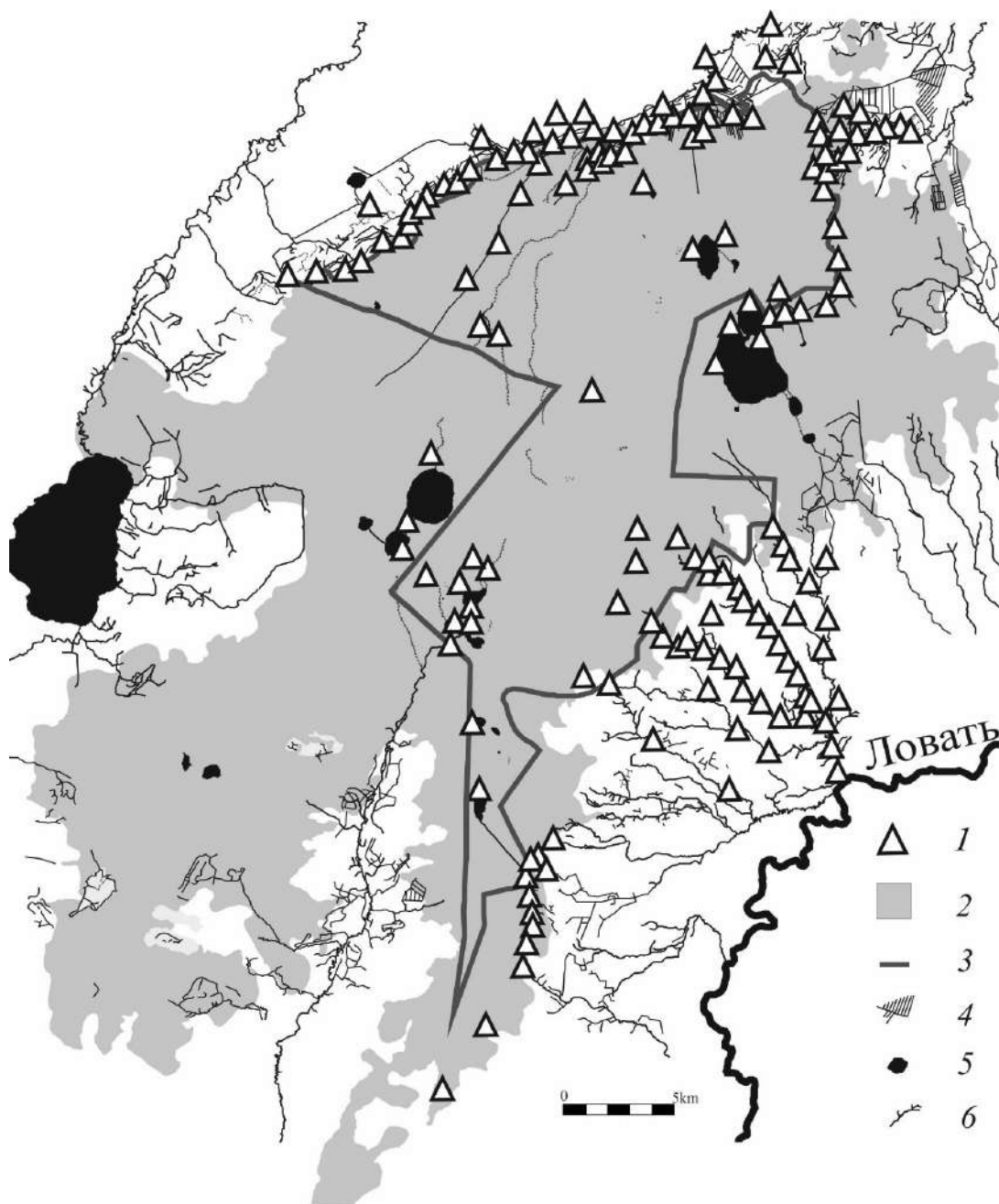


Рис. 1. Схема размещения бобровых поселений в районе исследований в 2003–2018 гг. 1 – бобровые поселения, 2 – Полистово-Ловатская болотная система, 3 – границы Рдейского заповедника, 4 – мелиоративные каналы, 5 – озёра, 6 – реки и ручьи.

Результаты

Объем и полнота полученных данных

Объём и полнота полученных данных за 2003–2017 гг. показаны в таблице 1.

Таблица 1.

Количество проверенных и непроверенных поселений в 2004–2017 гг.

Год	Всего проверено	Всего не проверено	Проверено в заповеднике	Не проверено в заповеднике абс. (% от всего в заповеднике)
2004	50	—	29	—
2005	87	13	39	4 (9%)
2006	85	22	42	3 (7%)
2007	88	26	44	5 (10%)
2008	84	32	42	7 (17%)
2009	75	36	42	8 (16%)
2010	94	28	43	5 (10%)
2011	110	25	47	6 (11%)
2013	84	58	44	10 (19%)
2014	86	61	40	14 (26%)
2015	102	47	42	16 (28%)
2016	79	80	39	21 (35%)
2017	119	45	59	2 (3%)

Анализ данных (табл. 1) показывает, что доля непроверенных поселений увеличивалась по мере роста общего количества поселений. Но даже в годы с максимальными усилиями по проверке бобровых поселений и благоприятными для этого погодными условиями (2017 г.), полного 100% охвата учетом всех известных территории получить не удалось.

Размещение бобровых поселений и основные типы местообитаний

Всего за 2003–2018 гг. обнаружено 164 поселения. Из них на озерах – 11 (6,7%), малых реках – 72 (43,9%), мелиоративных каналах – 52 (31,7%), болотных водотоках – 29 (17,7%). Большинство поселений расположены в полосе шириной 1–3 км по краю болота (рис. 1).

Внутриболотные водотоки имеют торфяные берега, часто русло «перехвачено» мхом и функционирует как подмоховая «труба», есть множество «окон» и сплавин. Руслу зимой слабо замерзают или не замерзают вовсе. Здесь главный древесно-кустарниковый корм для бобров – берёза, характерно также массовое объедание коры сосен. Из травянистых кормов большую роль играют белокрыльник болотный *Calla palustris*, вахта трёхлистая *Menyanthes trifoliata*, кубышка жёлтая *Nufar lutea*, осоки *Carex* sp., касатик ложноаирный *Iris pseudacorus*, тростник южный *Phragmites australis*, сабельник болотный *Comarum palustre*.

Малые реки с минеральными берегами. Ненарушенных деятельностью человека малых рек, текущих в минеральных берегах, в районе исследований нет. Мелиорированные малые реки имеют спрямленное и углубленное русло и отличаются от каналов только наличием сохранившихся фрагментов поймы – остаточных водоёмов, стариц. Однако некоторые участки водотоков сохранили естественную структуру: чередование плесов и перекатов, меандрирование. Прибрежные леса на таких участках подвергались рубкам, были расчищены под пастбища или сенокосы. Обитание без плотин невозможно, а строитель-

ство плотин быстро делает эти территории оптимальными местообитаниями для бобров.

Мелиоративные каналы — наиболее распространённые водные объекты в районе исследований. Даже на почти не затронутой мелиорацией территории Рдейского заповедника насчитывается 74 км каналов, тогда как на сопредельных территориях, особенно по краям болотного массива, густота сети каналов очень высока (рис. 1). Это каналы лесной и сельскохозяйственной мелиорации разного возраста и разной степени разрушения. Условия обитания бобров самые разные — от оптимальных до пессимальных. Но в любом случае их обитание возможно только при сооружении плотин.

Внутриболотные озёра малопривлекательны для бобров. Древесных кормов здесь мало, по берегам растут чистые сосняки. Бобры селились на озерах близ старых пожарищ, зарастающих березняками, или в истоках и устьях речек и каналов. В таких местах берега суше и лучше условия для развития древесной растительности, а в руслах рек (каналов) имеются заросли макрофитов.

Динамика численности

При мониторинге численности больше внимания уделялось территории заповедника, а в охранный зоне и на сопредельных территориях учёты были неполными, отсюда достоверные данные по динамике численности есть только для территории заповедника (рис. 2). Увеличение количества поселений и бобров в заповеднике в 2004–2009 гг. показывает не только реальный рост численности, но и увеличение степени изученности территории. После 2010 г., когда относительно полно была обследована вся территория, численность бобров в заповеднике флуктуирует в диапазоне 33–44 поселения и 149–176 особей. В 2017 г. в заповеднике было 38 жилых поселений и 175 бобров.

При этом необходимо отметить, что новые поселения все еще продолжают появляться. Так, например, весной 2018 г. были обнаружены 2 новых поселения на северо-западной границе заповедника, возле границ Новгородской и Псковской областей и одно ранее неизвестное поселение в центре болотной системы около острова Еловик.

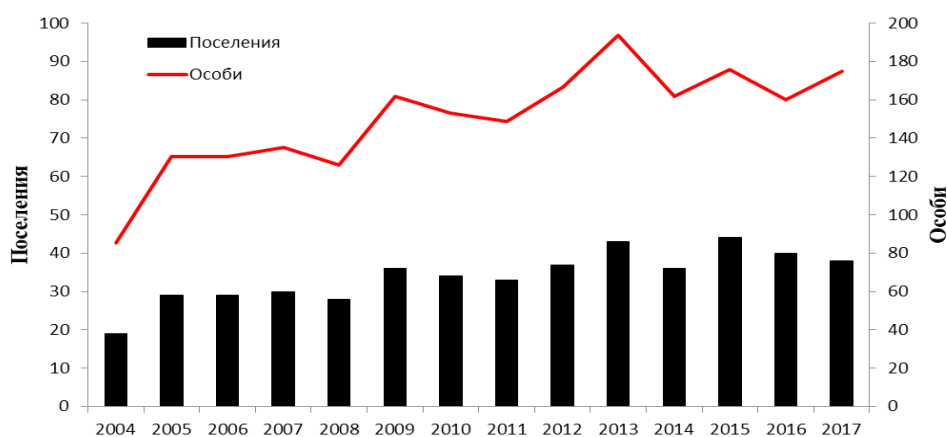


Рис. 2. Динамика численности бобров на территории Рдейского заповедника в 2004–2017 гг.

Плотность населения и «мощность» поселений

Плотность населения невозможно выразить традиционным показателем (число поселений на 1 км русла), но можно охарактеризовать как расстояние до ближайшего соседнего обитаемого жилища (межколониальное расстояние по: Müller-Schwarze, Schulte, 1999). Расстояние до ближайшего соседа изменилось с 1483 ± 762 м ($n=55$) в 2007 г. до 1546 ± 1121 м ($n=70$) в 2017 г. (табл. 2), что указывает на некоторое снижение плотности населения. Но на северной границе заповедника, где сосредоточено большинство поселений, расстояние до ближайшего соседа за последние 10 лет практически не изменилось. Так, осенью 2007 г. оно составило 1250 ± 605 м ($n=26$), в 2017 г. – 1270 ± 82 м ($n=39$).

Еще один важный показатель – количество бобров в поселении, или «мощность» поселения (Лавров, 1952). В течение всего периода исследований доля крупных (6–8 бобров) поселений в разные годы составляла 24–36% (табл.2). Например, осенью 2007 г. проведено определение «мощность» 59 поселений; из них 18 (30%) были сильными, 35 (59%) средними, 6 (11%) слабыми (табл. 2). В 2017 г. «мощность» была определена в 43 поселениях, из которых сильных было 13 (30%), слабых – 5 (12%), средних – 25 (58%). Среднее число бобров в поселении в 2017 г. составило 4,6 особи. Сеголетки были отмечены в 22 (51%) поселениях, а годовики – в 21 (49%) из 43 поселений.

Таблица 2.

Доля поселений (%) разного размера и плотность населения ($\pm SD$, м).

Поселения	2007	2011	2014	2017
Крупные (6–8 бобров)	36	34	24	30
Средние (3–5 бобров)	54	55	55	58
Слабые (1–2 бобра)	10	11	21	12
Расстояние до ближайшего соседа, м	1483 ± 762 ($n=55$)	1511 ± 938 ($n=62$)	1335 ± 763 ($n=54$)	1546 ± 1121 ($n=70$)

Продолжительность обитания и отсутствия бобров в поселениях

Средняя продолжительность обитания бобров в одном поселении за 2013–2017 гг. составила $4,5 \pm 4,3$ года ($n=215$), средняя продолжительность отсутствия $3,0 \pm 3,0$ года ($n=137$). Максимальная продолжительность непрерывного обитания бобров в одном поселении 15 лет, максимальная продолжительность отсутствия бобров в одном поселении также 15 лет. В 30 поселениях бобры обитали непрерывно более 10 лет (далее – «стабильные» поселения), в том числе в 12 поселениях бобры обитают непрерывно уже более 15 лет (табл. 3).

Стабильные поселения (поселения популяционного ядра)

Перечень стабильных поселений, продолжительность непрерывного обитания бобров и некоторые особенности местообитаний приведены в табл. 3, а их размещение – на рис. 3.

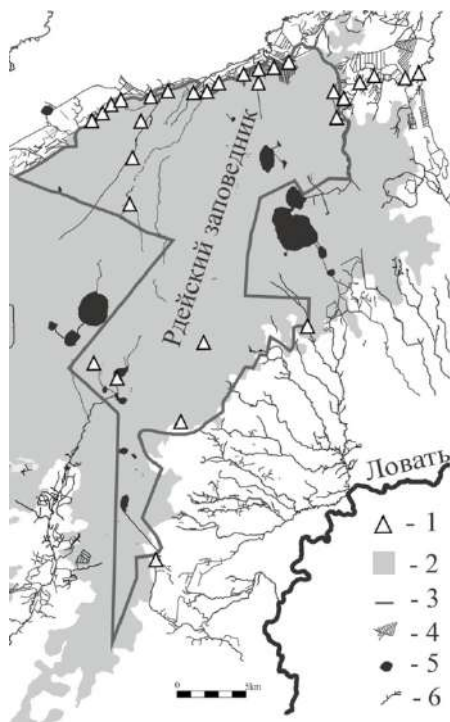


Рис. 3. Размещение поселений, в которых бобры обитали и обитают непрерывно 10 и более лет. Обозначения как на рис.1.

Таблица 3.

Некоторые характеристики «стабильных» поселений

№ поселения	Положение	Заселено, лет	Положение в ПЛБС	Мощность	Обилие ДКК	Прибр.-волн. растительность	Разнообразие	Плотины	Бобровые каналы	Жилища	Стратегия использования	Тип водоема и примечания
V14	1	11	БС	СР-СИ	++	+++	-	+++	+	хатка	ОМ	ВР, много русел, болотные колодцы, МК
V16	1	15	БС	СР-СИ	++	+++	-	+++	+	2 хатки	ПЦА	ВР, много русел, болотные колодцы, МК
V17	1	15	К	СИ	+++	+++	+++	+++	++	2 хатки	ОМ	МК, КС, ЗСХ
V18	1	15	К	СР-СИ	+++	+++	++	+++	+++	3 хатки	ПЦА	МК, КС, ЗСХ
V111	1	14	К	СИ	+++	+++	+++	+	++	хатка	ОМ	МК, КС, ЗСХ. Осина использована в первые годы
V112	3	12	К	СИ	+++	+++	++	+++	+++	хатка	ОМ	МК, КС, ЗСХ

Продолжение табл. 3

№ поселения	Положение	Заселено, лет	Положение в ПЛБС	Мощность	Обилие ДКК	Прибр.-волн. растительность	Разнообразие	Плотины	Бобровые каналы	Жилища	Стратегия использования	Тип водоема и примечания
V113	3	13	К	СР	++	+++	+	+++	+	хатка	ОМ	Переходное болото с МК и зарослями ивняков
V115	1	15	БС	СИ	+++	+++	-	+++	++	хатка	ОМ	МК, много КС в т.ч. и старых
V118	1	15	К	СИ	+++	+++	-	+++	++	3 хатки	ПЦА	МК, КС, обилие осин по берегам каналов
V120	3	13	К	СР-СИ	++	+++	-	+++	++	5 хаток	ОМ	МК, КС, торфокарьеры с валами грунта и молодым лесом
V124	1	15	К	СИ	+++	+++	++	+	++	хатка	ОМ	МК, КС, ЗСХ, обильные ивняки
V128	1	13	БС	СЛ-СР	+	+++	-	+++	+	3 хатки	ПЦА	ВР, замерзает частично, много промоин и продухов
V132	1	11	К	СР-СИ	+++	+++	-	+++	+	2 хатки, полухатка	ПЦА	МК, КС, осинники и березняки на гари конца 1970
V133	1	10	К	СИ	+++	+++	-	+++	+++	хатка	ОМ	МК, КС, остатки старой канальной сети, осинник
V136	1	12	К	СИ	+++	+++	++	+++	+	хатка	ОМ	МК, КС, ЗСХ
V137	1	12	К	СИ	+++	+++	++	+++	+++	2 хатки	ПЦА	МК, КС, ЗСХ
V140	1	12	К	СИ	+++	+++	-	+++	+++	2 хатки	ОМ	3 МК, КС, ЗСХ, осинники, березняки на пожарище
V24	1	12	БС	СЛ-СР	+	+++	-	+	++	хатка	ОМ	ВР – не замерзающее русло речки в истоке из озера
V27	1	10	БС	СР	++	+++	++	-	+++	2 хатки	ОМ	Копань и краевая топь вокруг острова
V31	2	15	К	СИ	+++	+++	+	+++	+++	2 хатки	ПЦА	Естественное русло малой реки, осинники
V314	1	15	К	СР-СИ	++	+++	+++	+++	+++	3 хатки	ПЦА	Насыпь старой дороги, МК, ЗСХ

Продолжение табл. 3

№ поселения	Положение	Заселено, лет	Положение в ПЛБС	Мощность	Обилие ДКК	Прибр.-волн. растительность	Разнообразие	Плотины	Бобровые каналы	Жилища	Стратегия использования	Тип водоема и примечания
V315	1	13	К	СИ	+++	+++	+++	+	+++	4 хатки	ОМ	Ручей и МК в заброшенной деревне, ЗСХ
V341	1	12	БС	СР	+	+++	-	+++	+++	хатка	ОМ	Краевая топь вокруг острова
V44	3	15	В	СИ	+++	+++	+++	++	+	хатка	ОМ	МРК, КС, ЗСХ
V45	3	15	В	СР-СИ	+++	+++	++	+++	++	хатка	ОМ	МРК, КС, ЗСХ
V46	3	15	В	СР	+++	+++	+++	++		п/хатка	ОМ	МРК, КС, ЗСХ
V410	1	15	К	СР-СИ	++	+++	++	+++	+++	хатка	ОМ	ВР и МК, ЗСХ
V415	3	14	В	СР-СИ	++	+++	+	+++	+++	2 хатки	ПЦА	МК, погибшие от затопления молодые леса, ЗСХ
V416	1	13	К	СР-СИ	++	+++	-	+++	+++	6 хаток	ПЦА	МК, погибшие от затопления осиново-березовые леса
V417	3	11	В	СР-СИ	+++	++	+++	++	+	5 полухаток	ПЦА	МРК, ЗСХ

Примечание. Положение: 1- заповедник, 2 – охранная зона, 3 – сопредельные территории. Положение относительно болотной системы: К – край, БС – в болотной системе, В – вне болотной системы. Сила поселений: СИ – сильное, СР – среднее, СЛ – слабое. ДКК – древесно-кустарниковые корма. + фактор слабо выражен, ++ умеренно выражен, +++ сильно выражен, – отсутствует. Стратегия использования: ОМ – центр активности поселения много лет на одном и том же месте, ПЦА – центр активности переносился. Тип водоема и примечания: МК – магистральный мелиоративный канал; КС – каналы-собиратели, МРК – канализованная малая река, ВР – внутриболотный водоток; ЗСХ – заброшенные сельхозугодья (пастбища, сенокосы, поля), зарастающие кустарником и лиственными молодняками.

Анализ данных табл. 3 позволяет сделать следующие выводы.

21 (70%) стабильное поселение расположено в заповеднике, 1 (3%) в охранной зоне и 8 (29%) на сопредельных территориях по р. Редья. В последнем случае участок в течение многих лет был воспроизводительным, и на нем также была запрещена охота.

18 (60%) стабильных поселений расположены по краям болотной системы, 7 (23%) – внутри и 5 поселений (17%) – вне болотной системы. При этом стабильные поселения отмечались в разных частях района исследований (рис.3), но на северной границе заповедника их было больше всего.

13 (43%) стабильных поселений все время наблюдений оценивались как сильные, 11 (37%) поселений изменяли «мощность» со средней до сильной, 2 (7%) – со слабой до средней и 4 (13%) оставались средними. Т.е. поселения были разной мощности, но большинство все же средние и сильные (80%).

В 3 (10%) поселениях обеспеченность древесно-кустарниковыми кормами слабая, в 9 (30%) – средняя, в 18 (60%) – отличная. Прибрежно-водная травянистая растительность только в 1 (3%) поселении средняя, в остальных 29 (97%) – отличная. Лесное и луговое разнотравье в 12 (40%) поселениях отсутствует, в 3 поселениях (10%) выражено слабо, в 8 (27%) – в средней степени, в 7 поселениях (23%) обильно.

Строительная деятельность. Канальная сеть была слабо развита в 9 (30%) стабильных поселениях, в 8 (27%) развита умеренно, в 13 (43%) – развитая канальная сеть. В то же время, полностью отсутствовали плотины только в 1 (3%) стабильном поселении, по 1–2 небольших плотины было в 4 (13%) поселениях, от 2 до 4 плотин было в 3 (10%) поселениях, и в 22 (74%) поселениях было более 4 плотин или же хотя бы одна большая (более 30 м) плотина. Только одна хатка была в 13 (43%) поселениях, во всех остальных случаях было от 2 до 6 хаток (полухаток) – 17 поселений (57%).

Стратегия использования территории. В 19 поселениях (63%) центр активности из года в год сохранялся на одном и том же месте, бобры зимовали в одном и том же жилище, но в 11 поселениях (37%) бобры переносили центр активности и зимовали в разных жилищах, удаленных одно от другого не более 200 м.

В 27 (90%) из 30 стабильных поселений отмечены остатки мелиоративной сети (каналы магистральные и собиратели, пруд-копань), в 16 (53%) поселениях есть заброшенные сельхозугодья (пастбища, сенокосы, поля), зарастающие кустарником и лиственными молодняками.

Жилища и убежища

Из обнаруженных за 2003–2018 гг. 310 бобровых жилищ 85% составили хатки, 8% – полухатки и только 6% – норы. Хатки часто большие, и в одном поселении может быть до 5–6 хаток разного размера. Дефицит мест, пригодных для сооружения хаток, вынуждает бобров в течение многих лет использовать одни и те же хатки, постоянно их ремонтировать, в результате образуются жилища более 20 м в длину. Например, в поселении В124, расположенном на краю болотного массива, в 2003 г. жилище бобров представляло собой две хатки (высотой 1,9 м каждая), соединенные надземным переходом. Общая длина этого сооружения 12 м. В 2006 г. бобры надстроили это жилище до 18 м, и оно состояло из трех соединенных друг с другом хаток. Еще через 2 года это жилище уже состояло из 4 куполов и соединяющего их длинного вала из ветвей и грунта. Общая длина жилища превысила 21 м. Другое крупное жилище 19×6×2 м отмечено в поселении В121. В центре болотного массива и вне болота такие крупные жилища не встречались.

Помимо хаток, нор и полухаток в последние годы бобры часто используют открытые логова с выстилкой из стружек сгрызенных ими стволиков (рис. 4). Такие логова размещаются по берегам озер и канав под прикрытием багульника или ивовых кустов, иногда на склонах хаток.



Рис. 4. Открытые логова бобров. Вверху – на берегу канавы из озера Кривого (09.11.2017); внизу – под кустом ивы на северной границе заповедника (02.11.16).

Плотины и пруды

Всего за 2003–2018 гг. зарегистрировано 573 плотины, в среднем 4,3–6,7 на 1 км русла. Средняя длина плотины 23,4 м ($n=257$), наименьшая 1 м, наибольшая 300 м. Самые большие плотины и самые большие пруды найдены на границе болота и минеральной почвы. Несмотря на то, что часть плотин ежегодно разрушается паводками, постоянно строятся новые плотины, и в результате общее количество плотин на малых реках увеличивается.

Например, за 2005–2015 гг. на р. Копейнице было отмечено 85 плотин, из которых 28 за это время полностью разрушились, 11 – значительно разрушены, 5 – затоплены водами бобровых прудов и 41 плотина успешно накапливала воду. За это же время на р. Горелке было найдено 96 плотин, из которых 31 – полностью разрушилась, 18 – значительно разрушены, 2 – затоплены и 45 успешно накапливали воду (рис. 5).



Рис. 5. Изменения количества и расположения бобровых плотин на реках Горелка и Копейница в 2005–2015 гг. 1 – граница заповедника, 2 – граница охранной зоны, 3 – бобровая плотина, 4 – направление течения.

Плотины на внутриболотных водотоках небольшие, строятся из комков торфа и древесных остатков, поднимают воду не более чем на 30–40 см и быстро разрушаются на русле. Обширные пруды образуются редко, а если и образуются, то существуют недолго. Чаще всего плотины сооружаются для сохранения воды в каналах, когда сама плотина является одним из берегов канала.

Каналы и тропы

Сеть бобровых каналов хорошо заметна в поймах малых рек вне болотного массива и в поселениях, расположенных по краям болотного массива (фото 33, 34). Например, в поселении В38 (рис. 6) на участке длиной 450 м протяженность каналов составляет 1440 м. Если принять минимальные размеры бобрового канала 40 см глубиной и 40 см шириной, то в этом поселении бобры переместили не менее 234 м³ торфа и грунта. Плотины в таких поселениях не образуют обширных прудов, а служат берегом канала. На водотоках внутри болот бобры создают такую же сеть коротких каналов, чередующуюся с руслами водотоков, но тонкие сплавины, не выдерживающие вес человека, не позволяют закартировать сеть каналов. Оценка подобного рода воздействий возможна только с помощью дистанционных методов, например, съемки с использованием беспилотников. Бобры используют для перемещений и погребенные под толщей мха участки малых рек, так называемые «торфяные трубы». Если русло на значительном протяжении (сотни метров) погребено под толщей мха, тогда бобры просто протаптывают тропу во мху над руслом. Но чаще моховой покров не сплошной, а погребенная река представляет собой чередование коротких отрезков открытого русла, заполненных водой окон и отрезков подмоховых «труб». В таких случаях бобры передвигаются по наземным тропам на длинных отрезках русла и по «трубам» от одного окна к другому подо мхом на расстояние 10–50 м.

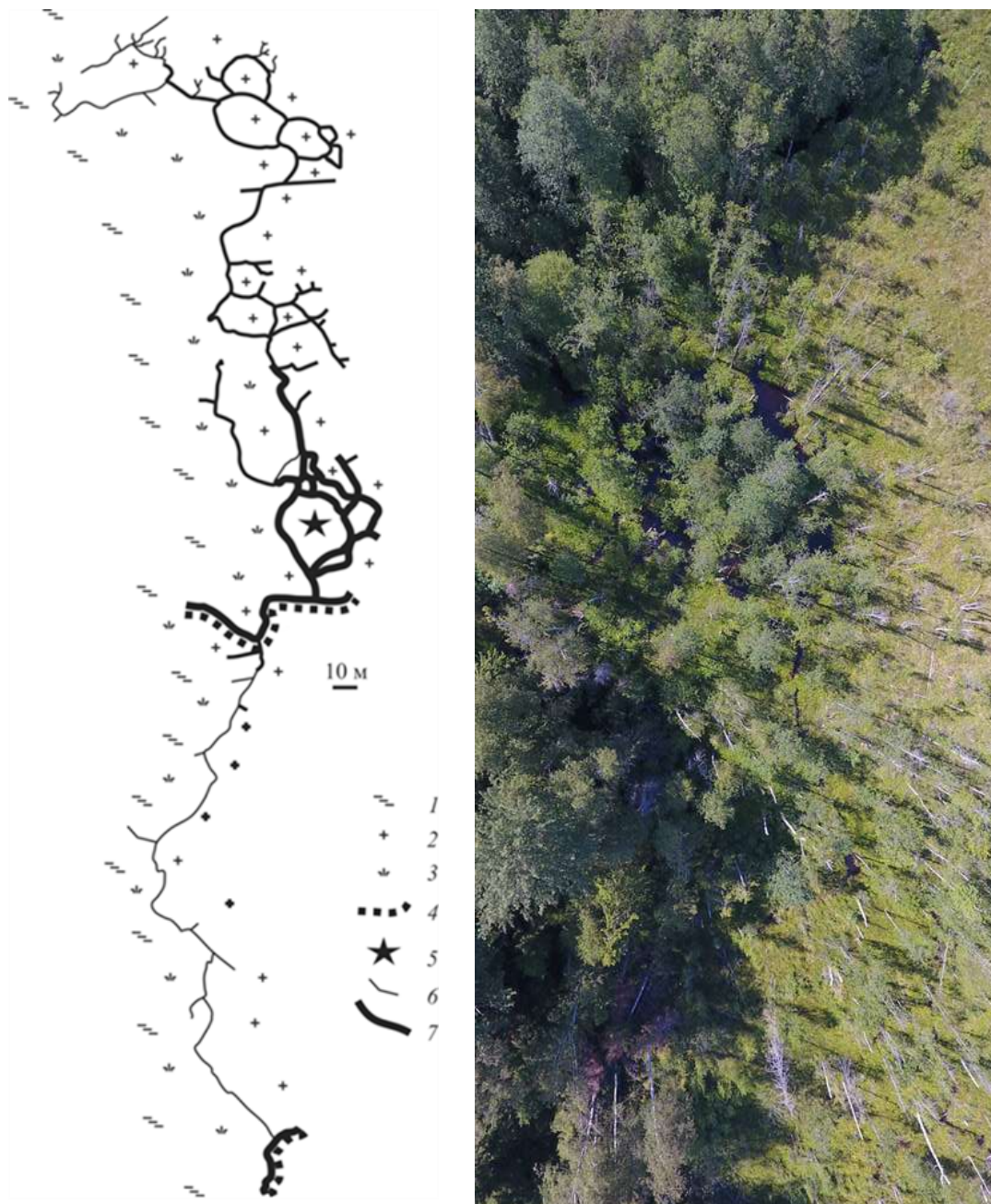


Рис. 6. Слева – схема канальной сети поселения В38. 1 – верховое болото, 2 – черноольшаник, 3 – осочники, 4 – плотины, 5 – хатка, 6 – каналы, 7 – каналы шириной более 1 м. Справа – фотография этого же поселения с квадрокоптера.

Весной 2015 г. в поселении В41, вновь заселенного бобрами после долгого перерыва, они протоптали несколько сот метров троп между озером Глубоким и группой маленьких озерков, заросших кувшинкой (*Nymphaea candida*) (рис. 7). Быстро использовав всю кувшинку, бобры уже в 2016 г. вновь покинули это поселение, а весной 2017 г. вся обширная сеть троп уже была плохо различима.



Рис. 7. Бобровые тропы в поселении В41 в апреле 2015 г.

Древесно-кустарниковые корма

Основным кормом на начальном этапе заселения окрестностей Полистово-Ловатской болотной системы бобрами была осина *Populus tremula*: многочисленные пни сгрызенных осин заметны по берегам всех малых рек на расстоянии до 30 м от русла. К настоящему времени доступные бобрам осины в значительной мере использованы, а запасы древесно-кустарниковых кормов сильно истощены многолетней эксплуатацией. В центре болотного массива главным кормом для бобров является береза, а по его периферии роль ивы и березы в питании бобров примерно одинакова. Состояние кормовой базы бобров удовлетворительное только в северной части Рдейского заповедника, где по берегам мелиоративных каналов произрастают густые ивняки, и обширные брошенные сельхозугодья зарастают мелколесьем. Во всех поселениях отмечено поедание сосновой коры; в центре болотного массива оно носит массовый характер.

Зимние запасы древесно-кустарниковых кормов в 2003–2009 гг. были отмечены только в 7–25% жилых поселений. Средний размер запасов составил $18,2 \pm 2,48 \text{ м}^3$ ($n=38$), минимальный – 1,5, максимальный – 84 м^3 . Чаще всего запасы корма находили на северной границе Рдейского заповедника, и ни разу они не были отмечены в центре болотного массива. Однако столь малая доля поселений с запасами отражает скорее не скудность древесно-кустарниковых кормов, а ограниченность времени и возможностей проведения учетов бобров в условиях крупной болотной системы. Как правило, запасы корма становятся и больше, и заметнее поздней осенью, но в это время осенние дожди и повышения уровня воды в болоте делает невозможным наземное обследование поселений. Поэтому показательны результаты осеннего учета 2017 г. когда зим-

ние запасы корма были отмечены в 33 (76%) из 43 обследованных осенью поселений, и их максимальный размер составил 58 м³. В эту осень чередовались кратковременные сильные морозы и оттепели, болото замерзло и стало проходимым для учетчика, но при этом все внутриболотные водотоки не покрылись льдом. Наблюдения с использованием фотоловушек показали, что бобры готовили зимние запасы корма и ремонтировали хатки с октября 2017 по январь 2018 гг. Ремонт хаток прекратился только во второй половине января 2018 г.

Получить количественные характеристики состояния кормовой базы бобров в болотной системе или по ее краям путем непосредственных измерений крайне трудоемко и требует больших затрат времени. В такой ситуации, даже если поселение заброшено и бобры ушли из него, каналы по-прежнему полны воды, и все трудности перемещения по болотным поселениям сохраняются. К тому же, учитывая ту большую роль, которую играют недревесные растения в жизни бобров, обитающих в центре и по краям болотной системы, истощающая характеристика состояния кормовой базы требует одновременной оценки не только древесно-кустарниковых, но и травянистых кормов, что делает задачу еще более сложной. Но на малых реках, вытекающих из болотного массива, в условиях, когда именно древесно-кустарниковые корма определяют саму возможность обитания бобров, когда уход бобров сопровождается и разрушением плотин и осушением (хотя и неполным) прудов, когда поселения прошли сразу несколько циклов заселения, характеристика состояния кормовой базы – задача вполне осуществимая. Рассмотрим это на примере 3 поселений, из которых бобры ушли из-за явного истощения кормов.

Поселение В35. Расположено в верхнем течении р. Копейницы, имеет площадь водосбора 5 км². По опросным сведениям, бобры обитали здесь с конца 1980-х гг. Они выстроили несколько плотин, позади самой большой из них длиной 300 м образовался пруд; молодой осиново-березовый лес был подтоплен и выпал в «пятне» радиусом 400 м. С 2002 г. и по 2007 г. поселение нежилое, плотина разрушена в русловой части, пруд дренирован.

Поселение В326. Расположено в среднем течении р. Горелки, имеет площадь водосбора 20 км², нежилое с 2004 по 2007 г. Судя по обилию жилищ и плотин разного возраста, и разной степени разрушения, это поселение бобры оставляли и вновь заселяли несколько раз. Многочисленны пни ранее сгрызенных осин. Четыре высокие плотины длиной от 6 до 17 м создавали один обширный пруд, но все плотины ежегодно повреждались паводком. С 2005 г. пруд дренирован. Много засохших от подтопления и подгрызания деревьев. Ложе спущенного пруда прорезано вновь образовавшимися новыми речными руслами и многочисленными бобровыми каналами.

Поселение В334. Расположено в среднем течении р. Копейницы, имеет площадь водосбора 19 км². Три плотины длиной 5, 60 и 63 м создавали комплекс смыкающихся между собой прудов. В 2004–2005 гг. бобры еще жили в этом поселении, в 2006–2007 гг. оно было нежилое. Плотины начали разрушаться сразу, как только бобры ушли, и в 2007 г. пруды обсохли полностью. Ложе спущенных прудов изрезано многочисленными новыми руслами и бобровыми каналами.

Характеристика древостоя (стволы более 10 см) приведена в табл. 4.

Таблица 4.

Характеристика древостоя в брошенных бобровых поселениях.

Порода	В334		В326		В35	
	КС	СПС	КС	СПС	КС	СПС
Береза <i>Betula sp.</i>	87±32	4,74±2,12	54±23	5,92±2,63	20±9	0,37±0,18
Ольха черная <i>Alnus glutinosa</i>	76±22	5,91±2,04	23±13	1,52±1,01	76±25	2,74±0,93
Липа <i>Tilia cordata</i>	201±48	7,34±2,14	78±32	3,68±1,59		
Ель <i>Picea abies</i>	33±15	2,46±1,33	78±26	2,09±0,83		
Клен <i>Acer platanoides</i>	11±8	0,66±0,59	8±8	0,10±0,10		
Вяз <i>Ulmus sp.</i>	5±5	0,33±0,33				
Ольха серая <i>Alnus incana</i>	5±5	0,11±0,11				
Рябина <i>Sorbus aucuparia</i>			8±8	0,09±0,09		
Осина <i>Populus tremula</i>					4±4	0,46±0,46
Итого	418±70	21,55±3,90	248±61	13,40±3,83	100±29	3,56±1,05

Примечание. Приведены средние оценки и ошибки средних. КС – количество стволов, шт.га⁻¹; СПС – сумма площадей сечений, м²га⁻¹.

Древостои всех трех поселений различаются по количеству стволов (КС) более чем в 4 раза, а по сумме площадей сечений (СПС) – более чем в 6 раз.

Самый бедный и наиболее разрушенный древостой в поселении В35: здесь есть только относительно не крупные (табл. 5) деревья черной ольхи и березы. В поселении В326 древостой сложен 7 видами, из которых самые многочисленные липа и ель (табл. 4), представлены относительно молодыми деревьями (табл. 5). Ольха черная и береза представлены крупными деревьями (табл. 5), оставшимися от первоначального древостоя, ныне разрушенного бобрами.

Таблица 5.

Средний диаметр ±SE (n) наиболее многочисленных деревьев толще 10 см.

Порода	Поселение	В334	В326	В35
Береза		25±2 (16)	36±4 (7)	15±2 (5)
Ольха черная		30±2 (14)	32±6 (4)	19±3 (10)
Ель		29±5 (6)	17±2 (10)	
Липа		20±2 (37)	23±3 (10)	

В поселении В334 древостой наиболее богат как по количеству слагающих его видов, так и по КС и СПС. При этом самая многочисленная порода – липа, представлена не крупными молодыми деревьями, а оставшиеся от прежнего древостоя береза, ольха черная и ель представлены относительно крупными деревьями (табл. 5).

При разном составе древостоя и разной степени его разрушения все три поселения объединяет полное отсутствие древесных кормов бобров: осина практически отсутствует (но пни сгрызенных бобрами осин многочисленны во всех поселениях!), а береза представлена крупными деревьями.

Характеристика подроста-подлеска (стволы меньше 10 см) приведена в табл. 6.

Таблица 6.

Характеристика подроста-подлеска (диаметр менее 10 см).

Порода	В334		В326		В35	
	КС	СПС	КС	СПС	КС	СПС
Береза <i>Betula sp.</i>	810±195	0,43±0,14	1636±342	0,53±0,12	3434±265	2,89±0,27
Ива <i>Salix sp.</i>	14516±2471	1,63±0,25	403±148	0,09±0,04	2614±420	0,54±0,09
Лещина <i>Corylus avellana</i>	1467±351	0,55±0,16	1558±435	0,51±0,16		
Клен <i>Acer platanoides</i>	1217±207	0,45±0,09	450±157	0,30±0,15		
Ольха черная <i>Alnus glutinosa</i>	1179±216	0,88±0,16	1736±323	1,33±0,28	378±79	0,38±0,09
Ольха серая <i>Alnus incana</i>	277±206	0,02±0,02	674±206	0,36±0,12	193±68	0,13±0,07
Крушина <i>Frangula alnus</i>	98±56	0,04±0,03			759±152	0,17±0,04
Липа <i>Tilia cordata</i>	2418±371	2,32±0,44	1713±472	0,59±0,16	72±50	0,01±0,00
Вяз <i>Ulmus sp.</i>	364±151	0,08±0,02	1605±291	0,25±0,06		
Дуб <i>Quercus robur</i>	130±100	0,01±0,01	225±210	0,02±0,02	32±32	0,00±0,00
Ель <i>Picea abies</i>	359±88	0,39±0,11	364±124	0,62±0,24	40±19	0,02±0,01
Жимолость <i>Lonicera xylosteum</i>	402±157	0,05±0,02	388±199	0,05±0,03		
Калина <i>Viburnum opulus</i>	54±37	0,01±0,01	39±28	0,00±0,00		
Осина <i>Populus tremula</i>	33±13	0,00±0,00	16±11	0,00±0,00	88±33	0,05±0,03
Рябина <i>Sorbus aucuparia</i>	152±41	0,05±0,02	426±126	0,19±0,09	40±17	0,02±0,01
Смородина <i>Ribes nigrum</i>	11±11	0,00±0,00	70±46	0,01±0,00	32±23	0,00±0,00
Черемуха <i>Padus avium</i>	11±11	0,00±0,00	54±35	0,02±0,01		
Ясень <i>Fraxinus excelsior</i>	16±12	0,00±0,00				
Сосна <i>Pinus sylvestris</i>					8±6	0,00±0,00
Яблоня <i>Malus sylvestris</i>					24±24	0,00±0,00
Итого	23516±2452	6,91±0,59	11357±1035	4,88±0,53	7715±609	4,22±0,35

Примечание. Приведены средние и ошибки средних. КС – количество стволов, шт.га⁻¹; СПС – сумма площадей сечений, м²га⁻¹.

Все три поселения различаются и по составу, и по плотности тонких стволов. Меньше всего пород (14) и наименьшее КС отмечено в поселении В35. Больше всего пород (18) в поселении В334. Различия по КС в 3 раза, по СПС – в 1,6 раза.

Ива, осина и береза – вот главные (предпочитаемые) древесные породы, поедаемые бобрами всех популяций в европейской части России. Значение остальных видов деревьев и кустарников определяется их обилием (Дьяков,

1975). Следовательно, если в поселении бобры переходят с питания главными древесно-кустарниковыми кормами на второстепенные, то можно утверждать, что происходит ухудшение качества местообитаний.

Для главных кормов во всех трех обследованных поселениях нужно отметить чрезвычайно малое количество стволиков осины ($16-88 \text{ шт.га}^{-1}$, табл. 6), тогда как две другие главные породы – ива и береза – встречаются чаще, и береза представлена, главным образом, тонкими стволиками диаметром менее 1 см. Так, в поселении В334 89% приходится на стволики ивы, в поселениях В326 и В35 – 76% и 37% (соответственно) на стволики березы. В поселении В35 они составляют 80% от общего КС и 82%, от СПС, в поселении В326 – 18 и 13%, в поселении В334 – 65 и 30% соответственно.

При этом, если для всего яруса подроста-подлеска характерны относительно невысокие значения коэффициента агрегированности (K_A), то ива и береза крайне неравномерно распределены в пространстве и имеют высокие показатели этого коэффициента (табл. 7).

Таблица 7.

Коэффициенты агрегированности ($K_A \pm SE$) общего количества стволиков, ивы и березы в подросте и подлеске

Поселение	K_A общий	K_A ива	K_A береза
В334	$0,15 \pm 0,03$	$0,57 \pm 0,04$	$0,83 \pm 0,03$
В326	$0,07 \pm 0,02$	$0,86 \pm 0,03$	$0,67 \pm 0,04$
В35	$0,20 \pm 0,03$	$0,67 \pm 0,03$	$0,31 \pm 0,03$

Таким образом, при меньшем КС и меньшей СПС в поселении В35 доля предпочитаемых кормов здесь больше, кроме того, они равномернее распределены по поселению и представлены более толстыми стволами.

Крупные хищники и браконьерство

Ежегодно в заповеднике и охранной зоне обитают 7–10 волков, 2–7 рысей *Lynx lynx* и 18–24 особей медведя *Ursus arctos* (Завьялова, Завьялов, 2017).

За 2003–2018 гг. зарегистрировано 26 случаев охоты волков на бобров. Волки активно добывали бобров чаще всего во второй половине зимы и начале весны, когда уплотняется снег, волкам легко перемещаться, а бобры выходят на берега для кормежки (рис. 8). Волки добывают бобров «с подхода», когда группой прочесывают края болотного массива. Кроме того, они пытаются добыть бобров, раскапывая их хатки (рис. 9). По-видимому, волкам известно расположение всех бобровых хаток, поскольку они совершают длинные прямолинейные переходы от одной хатки к другой. Активная охота волков на бобров на малых реках отмечается и после схода паводка, когда бобры обследуют территорию, маркируют её и идет процесс отселения молодняка. Использование фотоловушек показало, что волки контролируют бобровые поселения, расположенные по краю болотной системы не только зимой, но и летом.



Рис. 8. Останки молодого бобра, добытого волками на р. Редье. 21.03.2018.



Рис. 9. Бобровая хатка, раскопанная волком. Река Горелка 25.05.2017.

Медведи ежегодно разрушали бобровые хатки и норы. Так, только за 2016–2017 гг. известно 6 таких случаев (рис. 10). Наблюдения с применением фото-

ловушек показали, что медведи не просто разрушают бобровые жилища, но и активно пытаются добыть самих бобров. Так, в поселении В14 18.08.16 медведь вечером забрался на хатку и несколько минут разрушал ее и бегал вокруг. Затем он прыгал в воду, «глушил» бобров и пытался поймать их в воде (рис. 11). Охота продолжалась около 9 минут. Но поймать бобра медведю не удалось. На следующее утро медведь снова вернулся к этой хатке и в течение 3 минут обследовал ее, но в воду уже не лазил.



Рис. 10. Раскопанная медведем бобровая хатка на р. Редье. 27.04.2017.



Рис. 11. Медведь пытается добыть бобров из хатки В14, ловит их в воде и «глушит», ударяя лапами по воде.

Рыси регулярно обследовали бобровые поселения, но ни одного факта охоты на бобров не отмечено.

На территории заповедника не было случаев браконьерской добычи бобров. В охранной зоне и на сопредельных территориях бобров периодически отлавливают капканами, хотя уровень браконьерства невысок, что связано, по-видимому, с нерентабельностью добычи бобра.

Изменения местообитаний

В полевых условиях различимы так называемые «бобровые пятна» – участки, растительность которых изменена в результате жизнедеятельности бобров (фото 35–39). Как правило, они образуются после нескольких циклов заселения-забрасывания бобровых прудов и многолетних смещений границ преобразованных водно-болотных комплексов. Средняя площадь одного «бобрового пятна» в заповеднике составляет $11,5 \pm 3,0$ га ($n=32$). Общая площадь измененных бобрами местообитаний 1392 га, или 1,16% площади района исследований.

Использование фотоловушек для мониторинга бобрового населения

Описание мест установки фотоловушек приведены ниже, а результаты работы фотоловушек в 2016–2017 гг. приведены в табл. 8 и 9.

Таблица 8.

Результаты работы фотоловушек в 2016 г.

Поселение	B14	B14/B16	B354	B120	B416	B413	B153	Всего
Марка фотоловушки	BNVC	BNVC	KG760	KG760	SG560	KG760	BNVC	
Режим	фото	фото	фото	фото+видео	фото	фото	фото	
Установлена	07.06.16	11.08.16	30.04.16	14.06.16	11.04.16	06.06.16	03.11.16	
Снята	29.11.16	11.11.16	06.05.16	09.08.16	06.06.16	09.06.16	26.01.17	
Отработано лс	174	95	6	56	25	34	84	474
Всего снимков (роликов)	1537	473	34	11/6	55	17	144	2271
Информативных	89	261	5	4/4	8	0	19	386
Бобр	38	147	–	–	–	–	–	185
Лось	–	–	–	1	–	–	–	1
Кабан	–	–	–	3/4	–	–	–	3
Волк	1	4	–	–	–	–	16	21
Рысь	–	–	–	–	–	–	3	3
Медведь	38	–	–	–	–	–	–	38
Енотовидная собака	–	77	–	–	–	–	–	77
Норка американская	–	30	–	–	–	–	–	30
Утки	12	–	5	–	8	–	–	25
Воробьиные птицы	–	3	–	–	–	–	–	3

Примечание. BNVC – Bushnell Nature View Cam HD; KG760 – KeepGuard 760; SG560 – ScoutGuard 560.

В поселении В14 – фотоловушка была установлена на расстоянии 10-12 м от жилой хатки. Отработала дольше всех – 174 суток. Получены интересные снимки обследования волком бобровой хатки и 38 снимков охоты медведя на бобров. Бобры этого поселения проявляли большую осторожность и даже через несколько месяцев после нападения медведя выходили из хатки только в полной темноте, вследствие чего получены некачественные ночные снимки, по которым невозможно определить количество обитающих в хатке бобров.

На границе двух поселений В14 и В16 фотоловушка была установлена на маркировочной площадке. В результате получено много качественных фотографий бобров (табл. 8). Однако маркировочные площадки на границах поселений посещают бобры обеих семей (Завьялов, 2015), и полученные данные говорят скорее об интенсивности контактов бобров соседних поселений, нежели о количестве бобров.

В поселении на внутриболотном водотоке В153 – фотоловушка была установлена напротив зимнего запаса корма. Несмотря на то, что она отработала 84 суток (с начала ноября по январь), ни одного снимка бобров не было сделано. Однако установлено, что в это время поселение регулярно обследовали крупные хищники – рысь и волк (табл. 8).

Во всех остальных случаях в 2016 г. (поселения В354, В120, В416, В413) продолжительность работы фотоловушек варьировала от 6 до 56 суток, но ни одного снимка с бобрами сделано не было. При этом другие животные фиксировались регулярно, в том числе и такие небольшие и быстро перемещающиеся, как воробьиные птицы (табл. 8).

В 2017 г. фотоловушки расставили в 10 поселениях в 18 местах (табл. 9).

Таблица 9.

Результаты работы фотоловушек в 2017 г.

№	Поселение	Марка фотоловушки	Объект съемки, расстояние от фотоловушки до объекта, м	Поставлена	Снята	Отработано лс	Снято кадров	С бобром
1	В18	BNVC	пл. 382, перелаз через плотину, 10-15	05.05.17	07.07.17	49	10019	6
2	В18	BNVC	Тропа около х. 379, 5	08.07.17	22.09.17	75	1022	117
3	В18 т. 1005	BNVC	Тропа между водоемами, 5	08.07.17	22.09.17	75	468	41
4	В17 т. 1004	BNVC	Бобровый канал и кормовой столик, 5-8	08.07.17	22.09.17	75	1293	944
5	В17 х. 550	KG760	Маркировочная площадка, 2	08.07.17	22.09.17	40	16855	63
6	В14	BNVC	Хатка В14 и пруд около нее, 10-12	24.10.17	16.01.18	53	93	29
7	В126	BNVC	Бобровый канал, 5	06.07.17	12.09.17	61	297	0
8	В126	BNVC	Хатка, 10-12	06.07.17	12.09.17	61	276	36
9	В126	BNVC	Хатка, 10	10.10.17	17.01.18	68	2193	388
10	В126	BNVC	Кормовой столик, 5	10.10.17	17.01.18	68	606	234

Продолжение табл. 9

11	B329 точка 1	BNVC	Запас корма перед хаткой, 15	14.11.17	17.11.17	3	0	0
12	B329 точка 2	BNVC	Запас корма перед хаткой, 5-10	14.11.17	17.11.17	3	8	6
13	B354	BNVC	Хатка и запас корма перед ней, 5-8	03.11.17	05.11.17	3	12	0
14	B139	BNVC	Хатка 580, 5-8	11.10.17	27.10.17	16	1767	81
15	B16/B158 т. 1000	BNVC	Маркировочная площадка на границе поселений, 10	07.07.17	25.09.17	39	14898	0
16	B158	BNVC	Хатка 999, 15	07.07.17	25.09.17	21	14807	0
17	B158	BNVC	Хатка 999, 10	24.10.17	06.02.17	105	1959	43
18	B315	BNVC	Пруд между плотиной и хаткой, 2–30	29.06.17	12.09.17	58	195 ро-ликов	0

Примечание. BNVC – Bushnell Nature View Cam HD; KG760 – KeepGuard 760.

В поселении В18 фотоловушка стояли в трех местах. Одна (на плотине 382) установлена неудачно: из 10019 кадров 98% неинформативны – реакция датчика на ветер, солнечные блики и движения травы. Другая – на закрытой со всех сторон тропе около хатки 379. Прикреплена к колу на высоте около 1 м, пустых срабатываний – 58%. Зарегистрированы бобры разного возраста (взрослые, годовики, много кадров сеголеток), выводки и одиночные выдры *Lutra lutra*, ондатры *Ondatra zibethicus*, енотовидные собаки *Nyctereutes procyonoides*, американские норки *Neovison vison*, молодые и взрослые лесные куницы *Martes martes*, полевки и 2 медведя. Третья – на тропе между водоемами, прикреплена к березе, на высоте 1 м, пространство закрыто кустами, пустых срабатываний – 55%. Зарегистрированы только взрослые бобры, а также выводки и одиночные выдры, группа волков, медведи, енотовидные собаки, куницы и норки.

В17, бобровый канал и кормовой столик – фотоловушка установлена на пне на высоте 1,3 м, закрытое деревьями пространство, пустых срабатываний 25%. Самая эффективная фотоловушка по количеству отснятых кадров с бобрами. Сняты заготовка и транспортировка сгрызенных стволов, обгладывание их на кормовом столике (до 4 животных одновременно), наличие взрослых, годовиков и сеголеток (осенними учетами не выявлены), 3 стычки между двумя бобрами. Зарегистрированы также енотовидные собаки и переход группы волков через поселение.

В17, маркировочная площадка. Фотоловушка установлена на колышке высотой 60 см, расположенном на расстоянии 1,5 от маркировочной площадки. Столь близко размещение фотоловушки с одной стороны способствовало регистрации таких мелких животных как землеройки и полевки, изменений уровня воды после летних дождей, а с другой стороны стало причиной большого количества пустых срабатываний – 93%. Из бобров зарегистрирован только одиночный взрослый, который изредка посещал эту маркировочную площадку. Из других млекопитающих отмечены: горностай *Mustela erminea*, ондатра с выводком и енотовидная собака, выдры.

В14 – фотоловушка установлена на том же колышке, что и прошлым году (см. выше). Пустых срабатываний – 45%. Бобры были активны только в тем-

ное время суток и на хатке, преимущественно с противоположной от фотоловушки стороны.

V126, бобровая тропа и канал. Несмотря на то, что на момент установки фотоловушки бобровая тропа и канал были с многочисленными свежими следами, после установки бобры перестали ими пользоваться (регистраций бобра нет). Пустых срабатываний – 49%, еще 50% – регистрация лосей *Alces alces* и 1,5% (3 кадра) – медведь.

V126, хатка. С 06.07 по 12.09 фотоловушка была установлена неудачно, пустых срабатываний – 84%. Зафиксированы только перемещения одиночного взрослого бобра по тропам около хатки и переходы енотовидной собаки. Затем, с 10.10.17 фотоловушка была выставлена на другой стороне этой же хатки, где к тому времени бобры сделали зимний запас корма. Он располагался между хаткой и фотоловушкой, а фотоловушка стояла на колышке на высоте 1 м, в 10 м от хатки и на открытом месте. Доля пустых срабатываний (на ветер и блики солнца) была довольно большой – 62%. Остальные кадры были информативны. По ним удалось установить наличие 3 возрастных групп бобров (взрослые, сеголетки, годовики). Бобры активно готовили корма и ремонтировали хатку с октября 2017 до второй половины января 2018 г. Зимой бобровую хатку регулярно посещали енотовидные собаки (204 регистрации), а американская норка постоянно обитала непосредственно в самой хатке (194 регистрации).

V126, кормовой столик. Фотоловушка установлена на колышке на высоте 80 см, на расстоянии 5 м от кормового столика. Пустых срабатываний – 41%, с бобрами – 39% (234 кадра), с лосями – 90 кадров, американской норкой – 4 кадра, енотовидной собакой – 3. Бобры в основном занимались транспортировкой березовых стволов к хатке или на кормовой столик и обгладывали их. Примечательно, что расстояние между фотоловушками на кормовом столике и на бобровой хатке составило всего 20–25 м, но норку и енотовидную собаку чаще регистрировали у хатки.

V329. Две фотоловушки установлены в одном и том же пруду и ориентированы на запас корма около хатки. Расстояние от первой фотоловушки до запасов корма было около 15 м, и ни одного кадра с бобрами не было получено, тогда как вторая фотоловушка, установленная не далее 10 м от запасов, отсняла 6 кадров с молодым бобром, кормящимся запасенными ветвями.

V354. Фотоловушка была установлена неудачно, ни одного кадра с бобрами не получено, но свежие следы и погрызы явно указывали, что бобры были активны в этом поселении.

V139. Фотоловушка была установлена на колу не далее 5 м от хатки, высота 80 см, место открытое с высокими осоками и тростниками. Пустых срабатываний (на ветер) 95%. Зафиксированы сеголетки, годовики и взрослые бобры, которые ремонтировали хатку. Сразу после установки фотоловушки бобры, проплывая мимо, каждый раз хлопали хвостом, но уже на третий день успокоились и в дальнейшем на фотоловушку не реагировали.

V16/V158, точка 1000. Фотоловушка установлена на границе поселений, на колу на высоте 1 м. Объект съемки – маркировочная площадка, кормовой столик и заводь на повороте русла. Место открытое, без леса, с высокими злаками и осоками. Пустых срабатываний – 99%, ни одного кадра с бобрами.

В158. Фотоловушку устанавливали в двух разных позициях около одной и той же хатки: 7 июля на расстоянии 15 м выше хатки, на колу, на высоте 90 см. Объект съемки – заводь перед хаткой. В этом поселении нет лесного полога, открытое, хорошо продуваемое место, поэтому за 21 день карта памяти была полностью заполнена снимками. Доля пустых срабатываний – 96%, ни одного кадра с бобрами. 24 октября фотоловушка была выставлена на расстоянии до 10 м от хатки. Объект съемки – зимний запас корма, притопленный перед хаткой. Доля пустых срабатываний – 98%. Объектив фотоловушки был забит снегом, и некоторое время она вообще не работала. Получено 43 кадра с бобрами, установлено, что в поселении обитает 5 бобров.

В315. Фотоловушка установлена на колу на высоте 90 см, объект съемки – открытая часть бобрового пруда между плотиной и хаткой, расстояние примерно 50 м. Всего снято 195 роликов видео, но ни одного с бобром. Бобровый пруд служил местом купания пяти лосей. Лоси купались и днем и ночью, часто дважды в день, спасаясь от кровососущих насекомых.

Обсуждение результатов

Количество проверенных за год поселений заметно различалось по годам. Наименьшее количество проверенных поселений (50) было в 2004 г., наибольшее – 119 в 2017 г. Количество непроверенных поселений увеличивалось по мере увеличения общего числа поселений. Наибольшее число непроверенных поселений было в 2016 г. – 80 поселений. В процессе мониторинга бобрового населения района исследований больше внимания уделялось территории Рдейского заповедника, где доля ежегодно непроверенных поселений постепенно возрастала с 9% в 2005 г. до 35% в 2016. Даже в исключительно благоприятный для учетов 2017 г. полного 100% охвата учетом территории заповедника не удалось добиться. На обширных заболоченных территориях, с их заметно изменяющейся по годам и сезонам степенью обводненности и доступности, неустойчивостью снежного и ледового покровов, ограниченным количеством времени, когда можно проводить учеты бобров, невозможно ежегодно обследовать все поселения.

Первым на неприменимость существующих методов учета бобров в поселениях с малым количеством древесно-кустарниковых кормов, большой долей макрофитов в питании и заболоченными берегами водоёмов обратил внимание В.А. Соловьев (1971). Он же отмечал, что оптимальные условия для учета бобров в Тверской (Калининской) области образуются за неделю до ледостава и прекращаются после него (Соловьев, 1971). Таким образом, период, когда возможно проведение качественных учетов бобра составляет всего 1,5–2 недели. Отсюда, по мере увеличения общего количества поселений в районе исследований, неизбежно увеличивалась и доля необследованных.

Размещение бобровых поселений в районе исследований в целом подтверждает общие закономерности, ранее отмеченные на других болотных массивах. Для обитания бобров в болотах нужны открытая вода и некоторое количество древесно-кустарниковых кормов, поэтому бобры будут заселять внутриболотные водотоки, лесные болота и топи, особенно граничащие с минеральной почвой (Rebertus, 1986; Ray et al., 2001; Toretti, 2002; Milbrath, 2013; Morrison et al., 2014; Henn et al., 2016; Westbrook et al., 2017; Karran, 2018). При

этом обилие бобров зависит не столько от размеров болот, сколько от степени их обводненности и развития гидрологической сети. Так, в Южной Америке, наличие торфяных болот на модельных площадках имело положительную достоверную связь с большей степенью воздействия бобров, но если на площадке доминировали болота, то эта связь была незначимой (Henn et al., 2016). Однако в Монтане, где торфяники получают постоянное водное питание со склонов Скалистых гор, обилие бобров увеличивалось с увеличением площадей торфяников (Milbrath, 2013). ПЛБС – это крупная и сложная система с развитой внутриболотной гидрологической сетью (Богдановская-Гиенэф, 1969) и густой сетью мелиоративных каналов по границам (рис. 1), поэтому полное освоение бобрами болотной системы закономерно.

Полученные данные показывают, что в районе исследований существует устойчивая популяция бобров. Плотность населения, выраженная через расстояние до ближайшего соседнего обитаемого жилища (1,48–1,54 км), оказалась относительно высокой по сравнению с имеющимися литературными данными: 0,62–2,62 км для канадского бобра (Busher et al., 1983; Müller-Schwarze, Schulte, 1999) и 0,96–2,10 км для речного (Завьялов, 2015; Hartman, 1996). Плотность населения в ПЛБС слабо изменилась за весь период наблюдений.

Доля крупных поселений в районе исследований остается довольно высокой. Например, на северном пределе ареала бобра в Лапландском заповеднике крупных поселений не было вообще (Данилов и др., 2007); в Коми и на юге Карелии они составили 2,8–1,3% (Соловьев, 1991; Данилов и др., 2007; в Ленинградской и Вологодской областях – 13,5 и 21% (Данилов и др., 2007; Гревцев, 1990); в Литве – 51% (Ulevicius, 1997). Наличие крупных поселений характерно для бобровых популяций, численность в которых достигла или приближается к максимальной емкости среды (Гревцев, 1990; Ulevicius, 1997; Müller-Schwarze, Schulte, 1999). В районе исследований, по-видимому, бобровое население соответствует максимальной емкости среды, что подтверждается не только стабильно высокой долей крупных поселений, но и относительно стабильной динамикой численности бобров на территории заповедника в 2009–2017 гг. (рис. 3).

Средняя продолжительность обитания бобров в одном поселении в районе исследований составила $4,5 \pm 4,3$ года ($n=215$). Такая продолжительность обитания сопоставима с результатами, полученными для речного бобра на других территориях в зоне широколиственных лесов и южной тайги (Данилов, 1975; Сеницын, Русанов, 1989; Завьялов, 2015) и с результатами для канадского бобра в центре его ареала (Howard, Larson, 1985; Fryxell, 2001; Wright et al., 2004). Но средняя продолжительность обитания бобров на одном месте была меньше на северной границе ареала – 1,5–3 года в Лапландском заповеднике (Катаев, Брагин, 1986); на стадии депрессии численности бобров в Ильменском заповеднике – 1–3 года (Дворникова, 1987); в условиях сильного истощения кормов в Приокско-Террасном заповеднике, где бобры переселялись на новое место не только каждый год, но и иногда и несколько раз за год (Завьялов и др., 2016). Таким образом, среднее время обитания бобров в одном поселении (4,5 года) в районе исследований показывает неплохие условия обитания бобров.

В районе исследований бобры покидали поселение, переселяясь в другое

место, в среднем на $3,0 \pm 3,0$ года ($n=137$). Этот период оказался меньше, чем на других территориях. Например, в Дарвинском заповеднике повторное заселение происходило через 2,7–4,6 (Завьялов, 2015); в Адирондаке (США) – через 4,79 (Wright et al., 2004); в Карелии – через 9–10 лет (Данилов и др., 2007). Частое повторное заселение бобров в районе исследований указывает на постоянный приток мигрантов в верховья малых рек и на водоразделы. Этот процесс обусловлен следующими причинами: 1) сохраняется высокая плотность населения бобров на сопредельных территориях; 2) в районе исследований существуют стабильные поселения (поселения популяционного ядра), которые сами являются источником мигрантов; 3) стабильные поселения есть не только по краям болотной системы, но в центре ее; 4) преобразованные деятельностью бобров болота более восприимчивы для повторного вселения бобров (Westbrook et al., 2017), тогда как на реках и озерах с минеральными почвами бобры предпочитают ранее не заселенные участки (Wright et al., 2004).

С учетом вышесказанного особый интерес представляют 30 поселений, в которых бобры обитали непрерывно 10 и более лет. Наличие поселений, в которых бобры обитают постоянно в течение многих лет, известно давно (Жарков, 1968; Николаев, 1997; Slough, Sadler, 1977), однако до сих пор не охарактеризованными остаются основные экологические параметры, позволяющие бобрам обитать на одном месте многие годы. Из многочисленных работ по оценке факторов среды, определяющих выбор бобрами своих местообитаний (см. перечень работ и учитываемых параметров в Bergman et al., 2018), только в двух учитывалась продолжительность обитания бобров (Howard, Larsen, 1986; Bergman et al., 2018). В первой работе, при продолжительности ряда наблюдений в 28 лет, значимыми факторами были 4 водные переменные (ширина реки, уклон русла, класс дренажа почв и площадь водосборного бассейна), тогда как из 10 переменных, характеризующих доступность кормов, значимыми оказались только 3 (наличие твердолиственных пород на удалении 100 и 200 м от хатки и наличие заброшенных полей в радиусе 100 м). Доступность древесно-кустарниковых кормов могла быть важным фактором только в первые годы заселения, когда велика потребность в строительном материале. Доступность травянистой растительности сложно оценить, но между водными условиями и доступностью кормов, по-видимому, существует определенная зависимость (Howard, Larsen, 1986). **Необходимо отметить, что эта работа выполнена на малых реках с площадью водосбора менее 780 га, следовательно, полученные закономерности применимы только для малых рек сходного размера.** Во второй работе (Bergman et al., 2018) ряд наблюдений составляет 50 лет, и в качестве модельных выбраны бобровые поселения на малых озерах. Значимыми для долговременного обитания бобров факторами были периметр озера (функция извилистости и площади) и общее покрытие макрофитов. При этом процент покрытия всех видов деревьев в окрестностях хатки имел негативную взаимосвязь с продолжительностью обитания. Примечательно, что при величине периметра озера более 5 км и общем покрытии макрофитов более $0,1 \text{ км}^2$, продолжительность обитания бобров приближается к 20 годам, но при дальнейшем увеличении периметра озера или покрытия макрофитов, увеличения продолжительности обитания не происходит. Некоторые сообщества макро-

фитов показывают значительную скорость возобновления после фитофагии и продуцируют биомассу, позволяющую бобрам существовать многие годы (Bergman et al., 2018).

Приведенные в табл. 3 характеристики стабильных поселений ПЛБС содержат только самые общие, эмпирические оценки особенностей этих местообитаний и поведения бобров в таких местообитаниях. Но и эти предварительные оценки позволяют охарактеризовать стабильные поселения: они обитаемы 10 и более лет, расположены в заповеднике, на краю болотной системы, сильные или средние, отлично обеспечены древесно-кустарниковыми кормами, имеют развитую травянистую прибрежно-водную растительность, луговое и лесное разнотравье представлено в разной степени (от отсутствия до обилия), канальная сеть развита умеренно или сильно, плотин более 4 или же они большого размера, хаток более 2, бобры чаще живут много лет на одном и том же месте, имеются остатки мелиоративной сети и зарастающие сельхозугодья. Значимость разных факторов среды, как и количественная оценка результатов жизнедеятельности бобров, – это перспективные направления будущих исследований, и уже сейчас очевидно, что их успешная реализация возможна только при применении дистанционных методов исследований.

Строительная деятельность бобров в ПЛБС довольно интенсивна. Сравнение с литературными данными (Завьялов, 2015) показывает, что и средний размер плотины (23,4 м) довольно большой, и количество плотин на километр течения – относительно большое (4,3–6,7). Более того, как показали наблюдения на реках Горелка и Копейница, количество плотин, несмотря на их ежегодное разрушение, все же увеличивается. Аналогичная закономерность отмечена и для реки Таденки в Приокско-Тerrasном заповеднике (Завьялов и др., 2016). Таким образом, активное преобразование среды обитания в бобровых местообитаниях происходит непрерывно. Количество бобровых сооружений продолжает увеличиваться даже на территориях, заселенных в течение десятилетий (Завьялов, 2015; Завьялов и др., 2016), и в дальнейшем в районе исследований следует ожидать появления новых бобровых плотин и прудов.

Для болотных поселений наиболее заметной формой воздействия бобров на окружающую среду является не строительство плотин, а создание сети каналов (Шилов, 1952; Toretti, 2002; Николаев, 2006; Westbrook et al., 2017). Каналы, так же, как и плотины, бобры ежегодно расширяют и удлиняют. Например, картирование и прямые измерения каналов в двух бобровых поселениях в Индиане (США) показали, что только за один год в одном поселении длина каналов увеличилась на 10%, ширина на 21%, глубина – на 27%; в другом поселении, соответственно, на 2,5, 6,7 и 8,3% (Abbott et al., 2013). Однако прямые измерения канальной сети в условиях болотных систем трудозатратны и непродуктивны. В таких случаях перспективным направлением представляется использование фотографий, полученных с помощью беспилотных летательных аппаратов, позволяющих проводить мониторинг в быстромеменяющихся условиях среды, не беспокоя животных и не нарушая растительный покров (Puttock et al., 2015).

Количественные характеристики современного состояния кормовой базы бобров в районе исследований есть только для древесно-кустарниковых кор-

мов на малых реках с минеральными берегами. Проведенные перечеты показали, что бобры покинули свои поселения при разной степени разрушения древостоя (табл. 4). Эти различия могут быть обусловлены как разной степенью участия в древостое главных кормовых пород (ныне нам не известной), так и положением поселений в речном континууме. В исследованных поселениях на реках Горелке и Копейнице представлены два варианта возможного влияния плотин. В первом варианте (В35) при малой площади водосборного бассейна и слабом уклоне русла существовала большая плотина. Подтопление и затопление было сильное и продолжительное, древостой разрушен полностью. Во втором варианте (В334, В326) площадь водосбора и уклон русла были больше, что способствовало быстрому разрушению плотин, хорошему дренажу прудов, и, возможно, большей сохранности древостоя.

Но, при разнице условий вследствие разного положения, для всех трех поселений характерно отсутствие кормов для бобров в древостое: осины нет, а береза представлена крупными стволами, требующими больших затрат времени и энергии на их разделку. Ранее (Завьялов и др., 2005) было показано, что, когда главным кормом является береза, бобры явно предпочитали более тонкие стволы диаметром менее 7–12 см.

В подросте-подлеске для всех трех обследованных поселений характерно неудовлетворительное возобновление осины. Плохое возобновление осины в бобровых поселениях отмечали еще ранние исследователи (Бородина, 1960; Hall, 1960). Но другие главные кормовые породы (ива, береза) доминируют по КС в 2 из 3 обследованных поселений. Кроме того, в поселениях В326 и В334 также обильны и второстепенные (замещающие) корма. Однако, несмотря на свое обилие, главные корма представлены в большинстве своем тонкими стволиками диаметром до 1 см. И хотя ивовые стволики диаметром до 1 см характеризуются наилучшим соотношением корм/древесина (Baker, Cade, 1995), но в насаждениях из тонких стволов бобры оказывают предпочтение более толстым (McGinley, Whitham, 1985). Это противоречие объясняется большей нетто-эффективностью поиска и разделки более крупных стволов (Aldous, 1938). Следовательно, одно лишь обилие главных кормовых пород — условие явно недостаточное для повторного вселения бобров.

В поселении В326 доля главных кормовых пород наименьшая — 18% от общего КС. Здесь относительно обильны малопоедаемые бобрами липа, черная ольха, вяз (табл. 6). Известно, что скорость и уровень потребления кормовой растительности зависят от ее доступности для животных, которая в свою очередь определяется, в том числе, и структурой растительного покрова, в частности, долей некармовой фитомассы (Абатуров, 2005). В поселении В326 велика доля именно малопоедаемых пород, следовательно, к малой фитомассе главных кормов добавляется и необходимость дополнительных поисковых усилий, затрачиваемых на поиск главных кормов среди малопоедаемых растений. Отсюда, бобры смогут заселить это поселение только тогда, когда фитомасса главных кормов сможет компенсировать и эти дополнительные затраты.

Поселение В35 дольше заброшено бобрами, и растительность имела больше времени на восстановление. Но результаты перечета показали, что СПС березы (для подроста и древостоя вместе) в этом поселении составила всего

3,26 м²га⁻¹, что примерно в 7,8 раза меньше, чем в аналогичных условиях поселения на р. Искре после первого цикла вселения бобров (Завьялов и др., 2005). Таким образом, даже если после забрасывания поселений происходит восстановление главной кормовой породы (в данном случае березы), восстановление прежних объемов кормов при существующей динамике заселения-забрасывания, по-видимому, не успевает произойти, и каждое следующее поколение бобров скорее будет обитать в условиях не полного, а частичного восстановления кормов. Отсюда следует, что биотопы с частично восстановленными кормами, по-видимому, будут наиболее распространенными в местах обитания сформировавшихся популяций, и качество таких частично восстановленных биотопов будет для бобров хуже, чем в регионах, заселенных бобрами впервые, или после их долгого отсутствия.

Таким образом, распределение кормов в пространстве, их состав и обилие в брошенных бобровых поселениях на малых реках с минеральными берегами вынуждают следующие поколения бобров 1) переносить центры активности на новые участки, 2) приводить плотность населения в соответствие с кормовой базой и 3) продолжать преобразования среды обитания. Но все вышеизложенное подтверждено пока только для малых рек вне болотного массива, где состояние кормовой базы легко измерить. Совершенно очевидно, что оценить состояние кормовой базы в стабильных поселениях, находящихся на границе болотного массива, с многочисленными бобровыми каналами и плотинами, торфяными берегами и высоким уровнем воды, часто недоступных ни для пешего обследования, ни для обследования с лодки, совершенно невозможно. Здесь нужна комбинация дистанционных методов (съемок с БПЛА) и ограниченного количества наземных проб.

Анализ использования фотоловушек в некоторых поселениях ПЛБС позволил сделать следующие выводы. 1) Лучшие места установки – в экологическом центре поселения, объекты съемок – хатки или кормовые столики рядом с хаткой. 2) Лучшее время установки – начало осени, когда бобры переходят с питания травянистыми кормами на древесно-кустарниковые. 3) Лучший способ установки – на специально заготовленный кол из сухостоя, на высоте 80–90 см, на расстоянии от объекта съемки 5–10 м. 4) Продолжительность экспозиции – 2–3 недели. Если экспонировать фотоловушку меньше, бобры не успевают к ней привыкнуть, если оставить на больший промежуток времени, может быть много пустых срабатываний (изменения в растительности, объектив может быть забит снегом, дождем или насекомыми и т.п.). 5) В одном поселении лучше устанавливать одновременно 2–3 фотоловушки, будучи расположенными на расстоянии в 20 м одна от другой, они зафиксируют разную картину. 6) Трудозатраты на обслуживание фотоловушек оказались больше, чем при традиционном наземном обследовании поселений и учете бобров по их следам и погрызам. Это противоречит результатам европейских исследований, в которых продемонстрирована высокая эффективность использования фотоловушек. Например, в Северной Баварии, с помощью 12 фотоловушек (были установлены над тропами на суше) удалось по рисунку хвоста установить наличие 29 разных бобров. В среднем, за 30 дней удалось выявить всех обитающих на данной территории животных (Schwaiger et al., 2012). В Бель-

гии при использовании 12 фотоловушек в 9 поселениях за период между 20 июля и 8 октября 2012 г. был получен всего 1991 видеоролик, из них роликов с бобрами 52,3% (1043), записей других животных 19,8% (395), пустых записей – 27,8% (553). Обработка полученных роликов оказалась довольно трудоемкой и затратной по времени, поэтому исследователи попытались создать компьютерную программу для автоматической обработки полученного материала (Swinnen et al., 2014). Необходимо отметить, что в обоих вышеприведенных случаях фотоловушки применялись к бобрам, обитающим в условиях отсутствия крупных хищников. Ранее показано, что наличие крупных хищников может заметно повлиять на особенности поведения бобров, в частности, на дальность их перемещения на суше (Завьялов, 2015). Предыдущие наблюдения (Завьялов, 2015) и полученные с фотоловушек данные показывают, что бобры в ПЛБС находятся под непрерывным круглогодичным прессингом хищников, что могло оказать влияние на эффективность работы фотоловушек. С другой стороны, именно фотоловушки – эффективный инструмент для получения объективных данных о силе прессинга крупных хищников на бобров в условиях большого болотного массива. Это стало особенно актуально в последние годы в связи с резким падением численности кабанов *Sus scrofa* вследствие африканской чумы свиней (Завьялова, Завьялов, 2017). Известно, что при снижении численности копытных именно бобры становятся основным кормом волков (Shelton, Peterson, 1983).

Использование дистанционных методов для анализа влияния деятельности бобров давно доказало свою эффективность (Речной бобр..., 2012), однако использование только этих методов по-прежнему требует их верификации наземными исследованиями, и, что более важно, совершенно не даёт никаких популяционных характеристик самих бобров (Henn et al., 2016). Отсюда, дальнейшие перспективы исследования бобров, населяющих болота, потребуют синтеза как дистанционных, так и традиционных методов.

Анализ немногочисленных публикаций, посвященных разным аспектам обитания бобров на болотах Северной и Южной Америки, позволил сформулировать некоторые общие закономерности.

1. Строительная деятельность бобров на болотах интенсивна, наиболее заметная форма воздействия на среду – роющая деятельность (Karran, 2018; Westbrook et al., 2017; Toretti, 2002; Hood, Bayley, 2008), но и количество плотин может превышать таковое в речных местообитаниях (Rebertus, 1986).

2. Торф – первичный строительный материал для сооружения бобровых плотин на болотах. Бобры выкапывают его и создают валоподобные структуры не только на руслах, но и в стороне от них, что позволяет затопить большую площадь. Эти структуры могут сохраняться в течение длительного времени (Karran, 2018).

3. Бобровые плотины стабилизируют гидрологический режим болотных водотоков и перераспределяют влагу на расстоянии до 150 м ниже плотин. Подъем воды всего на 10–20 см уже может значительно изменить существовавший ранее гидрологический режим (Karran, 2018).

4. Изменения гидрологического режима после строительства плотин приводят к накоплению седиментов, изменению плотности торфа, ускоренному

выпуску метана в атмосферу, снижению накопления торфа и углевода (Karran, 2018).

5. На болотах бобры создают открытые водоемы, в т.ч. и выкапывая их (Rebertus, 1986; Toretti, 2002). По мере увеличения продолжительности обитания бобров количество таких водоемов и их общая площадь увеличиваются в несколько раз (Milbraht, 2013). Эти водоемы могут сохраняться десятилетия, по материалам исторических аэрофотоснимков до 40–70 лет (Rebertus, 1986; Ray et al., 2001; Toretti, 2002; Milbraht, 2013; Karran, 2018).

6. Затопление болот водами бобровых прудов приводит к изменениям в структуре растительного покрова (Mitchell, Niering, 1993; McMaster, McMaster, 2001; Reddoch, Reddoch, 2005), в результате более бедные питательными веществами участки с кустарниками заменяются более богатыми ассамблеями травянистых растений, и эти изменения имеют долговременное воздействие на развитие торфяников, поскольку затрагивают базовую функцию болота – накопление углевода (Karran, 2018).

7. Увеличение площадей открытой воды, создание новых водоемов благоприятствуют развитию водных видов растений (Mitchell, Niering, 1993); видовое богатство растений росло по мере увеличения возраста водоемов, но после 40 лет и видовое богатство, и разнообразие видов стабилизировались; большие пруды позволяют бобрам «культивировать» свои корма (Ray et al., 2001).

8. Бобры также дренируют болота своими каналами, а разрушение плотин может инициировать эрозионные события. С учетом высоких скоростей расселения бобров и периодического забрасывания бобровых прудов, можно ожидать иссушающего воздействия в долговременном плане (Grotjans et al., 2014).

9. Строительная деятельность бобров на болотах создает некую «ландшафтную инерцию», затрудняющую возврат ландшафта к прежнему состоянию; «теория бобровых лугов» (объясняющая результаты многолетней деятельности бобров на реках с минеральными берегами) на заселенных бобрами болотах не работает (Westbrook et al., 2017).

Насколько все вышеперечисленные закономерности проявляются на заселенных бобрами болотах Европы, остается неизвестным, следовательно, нужны дальнейшие исследования.

Заключение

Опыт работы в Полистово-Ловатской болотной системе в 2003–2018 гг. позволил сформулировать следующие выводы.

В Полистово-Ловатской болотной системе и вокруг неё сформирована устойчивая бобровая популяция с относительно высокой плотностью населения, большой долей крупных поселений и стабильной численностью. Бобры заселили все водоёмы района исследований, включая внутриболотные водотоки с торфяными берегами. Сохраняется постоянный приток мигрантов в верховья малых рек и на водоразделы.

В 30 поселениях бобры обитали непрерывно 10 и более лет, 12 поселений непрерывно заселены более 15 лет. Одним из перспективных направлений будущих исследований является количественная оценка разных факторов среды и результатов деятельности бобров в стабильных поселениях и в поселениях

недолго заселенных и затем брошенных. Вопрос о том, почему бобры могут обитать в стабильных поселениях, многие годы, остается открытым.

Строительная деятельность бобров в районе исследований интенсивна и выражается не только в сооружении плотин, но и многочисленных каналов. Изменения среды обитания происходят непрерывно, количество плотин, каналов, жилищ постоянно увеличивается.

Поскольку основное жилище бобров в болотных массивах – хатка, то для долговременного мониторинга можно ограничиться простым учетом и картированием хаток как жилых, так и нежилых. Ежегодный расчет расстояния до ближайшего соседа будет удобным и объективным показателем плотности населения.

Количественные характеристики современного состояния кормовой базы бобров в районе исследований получены только для древесно-кустарниковых кормов на малых реках с минеральными берегами. Остро стоит вопрос оценки состояния кормовой базы бобров с учетом того факта, что ее основу в районе исследований составляют недревесные растения.

Первый опыт использования фотоловушек в некоторых поселениях района исследований показал их относительно невысокую эффективность для определения численности бобров. Перспективным направлением в дальнейших исследованиях бобров, заселяющих болота, представляется синтез традиционных и дистанционных методов исследований.

Трудности передвижения по болотам общеизвестны, но трудности передвижений по болотам, преобразованным деятельностью бобров, во много раз больше. Торфяные берега водоемов не всегда выдерживают вес человека, а водоемы слишком глубоки, чтобы преодолеть их в сапогах, и/или слишком малы, чтобы можно было проплыть по ним на лодке. К трудностям передвижения добавляется и необходимость охватывать учетами большую территорию, включающую и прилегающие к болотам местообитания. Приведенные выше литературные данные показывают, что бобры могут обитать на болотах, но до сих пор не известно, насколько стабильно это население. Например, в Воронежской области, на начальных звеньях гидрологической сети, плотность населения бобров может быть высокой, но может и смениться глубокой депрессией численности вследствие истощения кормов (Николаев, 1984). Отсюда сопредельные с болотами территории могут быть как поставщиками бобров-мигрантов, так и местами, куда сбрасывается излишек молодняка, расселяющего с болот. Поэтому, мониторинг бобрового населения и его средообразующей деятельности целесообразно проводить и в полосе шириной 3-4 км вокруг болотного массива. Как показывают данные по Полистово-Ловатской болотной системе, именно в этой зоне находятся многие стабильные поселения, создающие ядро современной популяции.

Существующие методики учета бобров также требуют их адаптации к работе на болотах и к современным условиям. Учет бобров подразумевает обход водоемов по берегам или проплавание на лодке и регистрацию различных следов обитания (Лавров, 1952; Борисов, 1986). В болотных массивах это зачастую невозможно. Оптимальным временем учетов считаются октябрь-ноябрь (Лавров, 1952). Но именно в это время, после осенних дождей, берега внутриболот-

ных водоемов становятся недоступными для учетчика. Ситуацию осложняют как плохое промерзание болотных водоемов, так и длительная задержка в переходе бобров с питания травянистыми кормами на древесно-кустарниковые. Поэтому приходится проводить учеты не в оптимальные сроки, а когда болотная система доступна. Отсюда – заведомая неполноценность полученных сведений, поскольку некоторые поселения невозможно проверять ежегодно, ограниченность сведений о размерах поселений и наличии животных разных возрастных групп.

На примере Рдейского заповедника видно, что даже в наиболее благоприятные для учетов годы полного охвата учетом уже известных поселений не происходит. В течение десятилетий единственным способом получения данных о количестве и пространственном размещении бобровых поселений на ООПТ были наземные учеты, требующие и большого количества квалифицированных учетчиков, и значительных затрат времени и сил. К настоящему времени, с учетом увеличившихся и ареала, и плотности населения бобров, а также очевидного дефицита людей и финансовых ресурсов, остро стоит вопрос отработки методик использования дистанционных методов долговременного мониторинга бобрового населения и результатов их средообразующей деятельности и особенно в крупных болотных массивах.

Наконец, если общие закономерности воздействия бобров на болота отличаются от таковых, полученных для водоемов с минеральными берегами, то остается нерешенным самый интересный вопрос: как средообразующая деятельность бобров соотносится с процессом развития болот? Этот вопрос чрезвычайно важен с теоретической и практической точек зрения. Исторические данные показывают, что после схода ледников начался процесс развития торфяных болот, а уже развитые торфяники заселяли бобры (Gorham et al., 2007). Учитывая, что и бобры, и сфагновые мхи оба сильнейшие средообразователи (экосистемные инженеры), но в результате деятельность бобров затрагивается базовая функция болот – накопление углерода (Karrant, 2018), то вопрос долговременного взаимодействия этих двух экосистемных инженеров – один из наиболее важных для понимания и динамики, и эволюции болотных экосистем.

Литература

Абатуров Б.Д. Кормовые ресурсы, обеспеченность пищей и жизнеспособность популяций растительноядных млекопитающих // Зоол. ж. 2005. Т. 84, №10. С. 1251–1271.

Андреев Ю.Н., Антонова З.Е., Лисицин К.С. и др. География и геология Новгородской области: Учебное пособие. Великий Новгород: Изд-во НовГУ им. Ярослава Мудрого, 2002. 308 с.

Богдановская-Гиэнеф И.Д. Закономерности формирования сфагновых болот верхового типа на примере Полистово-Ловатского массива. Л.: Наука, 1969. 188 с.

Бородина М.Н. О методах хозяйственного использования речного бобра в связи с особенностями его экологии // Тр. Окского гос. заповедника. Вып. 3. Вологодское кн. изд-во, 1960. С. 41–76.

Бородина М.Н. Результаты и перспективы расселения речного бобра в бассейне реки Оки // Сборник материалов по результатам изучения млекопитающих в государственных заповедниках. М.: Изд-во Мин-ва сельского хоз-ва СССР, 1956. С. 95–136.

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

Данилов П.И. Состояние резервата канадского бобра в Карельской АССР и его перспективы // Труды Воронежского гос. заповедника. Вып. XXI. Т. 1. Воронеж: Центр.-Черноземн. кн. изд-во, 1975. С. 105–113.

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

Дворникова Н.П. Динамика популяций и биоценотическая роль речного бобра на Южном Урале: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1987. 24 с.

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

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.

Завьялов Н. А., Альбов С. А., Хляп Л. А. Мобильность поселений и элементов сигнального поля бобров (*Castor fiber*) на реке Таденка (Приокско-Террасный заповедник) // Зоологический журнал, 2016. Том 95. № 5. С. 584–596.

Завьялов Н.А. Средообразующая деятельность бобра (*Castor fiber* L.) в европейской части России // Труды Государственного природного заповедника «Рдейский». Вып. 3. Великий Новгород, 2015. 320 с.

Завьялов Н.А., А.В.Крылов, А.А.Бобров, В.К.Иванов, Ю.Ю. Дгебуадзе. Влияние речного бобра на экосистемы малых рек. М.; Наука. 2005.186 с.

Завьялова Л.Ф., Завьялов Н.А. Результаты мониторинга промысловых млекопитающих в Рдейском заповеднике в 2003–2016 годах. Эволюционные и экологические аспекты изучения живой материи. Материалы I Всероссийской научной конференции (Череповец, 8–9 февраля 2017 г.): В 4 кн. Кн. 2 / Отв. ред. Н.Я. Поддубная. – Череповец: Череповецкий гос. ун-т, 2017. ISBN 978–5–85341–747-2. С. 124–135.

Катаев Г.Д., Брагин А.Б. Речные бобры на северном пределе обитания // Экосистемы экстремальных условий среды в заповедниках РСФСР. Сб. науч. тр. ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М., 1986. С. 148–159.

Лавров Л.С. Количественный учёт речного бобра методом выявления мощности поселения // Методы учёта численности и географического распространения наземных позвоночных. М.: Изд-во АН СССР, 1952. С. 148–155.

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.

Николаев В.И. Закономерности динамики сообществ наземных позвоночных торфяных болот Центральной России и стратегия их сохранения: Дис. ... докт. биол. наук. М., 2006. 324 с.

Речной бобр (*Castor fiber* L.) как ключевой вид экосистемы малой реки (на примере Приокско-Террасного государственного биосферного природного заповедника). Дгебуадзе Ю.Ю., Завьялов Н.А., Петросян В.Г. (ред.) М.: Т-во науч. изд. КМК, 2012. 150 с.

Синицын М.Г., Русанов А.В. Воздействие речного бобра на фитоценозы и почвы долин малых рек Ветлужско-Унженского полесья // Бюлл. Моск. О-ва Испыт. Природы. Отд. биол., 1989. Том 94. № 5. С. 30–40.

Смулов А.В. Новый тип пространственного распределения и его применение в экологических исследованиях // Зоол. ж., 1975, том LIV, №2, с. 283–289.

Соловьев В.А. Количественный учет бобра методом измерений ширины следа резца на древесных погрызах // Учёные записки Рязанского гос. пед. ин-та. Зоология. Т. 105. Рязань, 1971. С. 110–125.

- Соловьев В.А. Речной бобр Европейского Северо-Востока. Л.: Изд-во ЛГУ, 1991. 208 с.
- Ставровский Д.Д. Классификация бобровых угодий Березинского заповедника // Заповедники Белоруссии. Вып. 2. Минск: Ураджай, 1978. С. 125–130.
- Толкачев В.И., Саутин В.И. Бобры в Белорусском Полесье. Минск: Университетское, 1988. 87 с.
- Чеботарев А.И. Гидрологический словарь. Л.: Гидрометеорологическое изд-во, 1964. 222 с.
- Шилов И.А. Влияние гидрологических и кормовых условий на различные типы поселений речного бобра // Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол. 1952. Т. LVII, вып. 5. С. 12–20.
- Abbott M.J., Fultz B., Wilson J., Nicholson J., Black M., Thomas A., Kot A., Burrows M., Schafer B., Benson D.P. Beaver-dredged canals and their spatial relationship to beaver-cut stumps // Proceedings of the Indiana Academy of Sciences. 2013. Vol. 121, №2. P. 91–96.
- Aldous S.E. Beaver food utilization study // J. Wildl. Managem., 1938, 2(4):215–222.
- Baker B.W., Cade B.S. Predicting biomass of beaver food from willow stem diameters // Journal of Range Management, 1995, 48:322–326.
- Bergman B.G., Bump J.K., Romanski M.C. Revisiting the Role of Aquatic Plants in Beaver Habitat Selection // The American Midland Naturalist, 2018. Vol.179. №2. P. 222–246. <https://doi.org/10.1674/0003-0031-179.2.222>
- Busher P.E., Warber R.J., Jenkins S.H. Population density, colony composition, and local movement in two Sierra Nevada beaver populations // J. Mamm. 1983. Vol. 64, №2. P. 314–318.
- Fryxell J.M. Habitat suitability and source-sink dynamics of beavers // Journal of Animal Ecology, 2001. Vol.70. P. 310–316.
- Gorham E., Lehman C., Dyke A., Janssens J., Dyke L. Temporal and spatial aspects of peatland initiation following deglaciation in North America // Quaternary Science Reviews, 2007. Vol. 26. P. 300–311.
- Grootjans A., Iturraspe R., Fritz C., Moen A. Joosten H. Mires and mire types of Peninsula Mitre, Tierra del Fuego, Argentina // Mires and Peat, 2014. Volume 14. Article 01. P.1–20. <http://www.mires-and-peat.net/>
- Hall J.G. Willow and aspen in the ecology of beaver on Sagen Creek, California // Ecology. 1960. V. 41 (3). P. 484–494.
- Hartman G. Habitat selection by European beaver (*Castor fiber*) colonizing a boreal landscape // J. Zool. Lond. 1996. Vol. 240, No. 2. P. 317–325. DOI: 10.1111/j.1469-7998.1996.tb05288.x
- Henn J.J., Anderson C.B., Martinez Pastur G. Landscape-level impact and habitat factors associated with invasive beaver distribution in Terra del Fuego // Biol. Invasions. 2016. Vol. 18, No. 6. P. 1679–1688. DOI: 10.1007/s10530-016-1110-9
- Hood G.A., Bayley S.E. Beaver (*Castor canadensis*) mitigate the effects of climate on the area of open water in boreal wetlands in western Canada // Biological Conservation, 2008. V.141. P.556–567.
- Howard R., Larson J.S. A stream habitat classification system for beaver // J. Wildl. Managem. 1985. Vol. 49, No. 1. P. 19–25.
- Huttunen A., Tolonen K. Mire development history in Finland // Finland – land of mires. T. Lindholm, R. Heikkilä (eds.)/ The Finnish Environment. Helsinki, 2006. Vol. 23. P.79–88.
- Karran D.J. The engineering of peatland form and function by beaver (*Castor spp.*) / A dissertation submitted to the College of graduate and postdoctoral studies in partial fulfillment of the requirements for the degree of doctor of philosophy in the Department of Geography and Planning University of Saskatchewan, Saskatoon, Canada, 2018. Электронный документ <https://harvest.usask.ca/handle/10388/8661>. Ссылка действительна 06.09.2018.

- McGinley M.A., Whitham T.G. Central place foraging by beavers (*Castor canadensis*): a test of foraging predictions and the impact of selective feeding on the growth form of cottonwoods (*Populus fremontii*) // *Oecologia* (Berlin), 1985, 66:558–562.
- McMaster R.T., McMaster N.D. Composition, structure, and dynamics of vegetation in fifteen beaver-impacted wetlands in Western Massachusetts // *Rhodora*, 2001. Vol. 103. № 915. P. 293–320.
- Milbrath J. T. Land-cover change within the peatlands along the Rocky Mountain Front, Montana: 1937-2009. Graduate Student Theses, Dissertations, 2013. 611 p. Электронный документ <https://scholarworks.umt.edu/etd/611>. Ссылка действительна 06.09.2018.
- Mitchell C.C., Niering W.A. Vegetation change in a topogenic bog following beaver flooding // *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 1993. Vol. 120. №2. P.136–147.
- Morrison A., Westbrook C.J., Bedard-Haughn A. Distribution of Canadian Rocky Mountain wetland impacted by beaver // *Wetlands*. 2014. Vol. 35, is. 1. P. 95–104. DOI: 10.1007/s13157-014-0595-1
- 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.
- Puttock A.K., Cunliffe A.M., Anderson K., Brazier R.E. Aerial photography collected with a multicopter drone reveals impact of Eurasian beaver reintroduction on ecosystem structure // *J. Unnamed Veh. Syst.* 2015. №3. P. 123–130. DOI: 10.1139/juvs-2015-0005
- Ray A.M., Rebertus A.J., Ray H.L. Macrophyte succession in Minnesota beaver ponds // *Can. J. Bot.*, 2001. Vol.79. P. 487–499.
- Rebertus A.J. Bogs as beaver habitat in North-Central Minnesota // *The American Midland Naturalist*. 1986. Vol. 116, № 2. P. 240–245.
- Reddoch J., Reddoch A.H. Consequences of beaver, *Castor canadensis*, flooding on a small shore fen in southwestern Quebec // *Canadian Field-Naturalist*, 2005. Vol. 119 №3. P.385–394.
- Schwaiger M., Schwemmer H., Schwab G. Using camera traps to investigate beaver territory and family size // *Book of Abstracts 6th Int. Beaver Symp.* 17–20 September 2012, Ivanić-Grad, Croatia. Faculty of Forestry, University of Zagreb. 2012. P. 129.
- Shelton P.C., Peterson R.O. Beaver, wolf and moose interactions in Isle Royale National Park, USA // *Acta Zoologica Fennica*, 1983. Vol. 174. P. 265-266.
- Slough B. G., Sadlier R.M.F.S. A land capability classification system for beaver (*Castor canadensis Kuhl*) // *Can. J. Zool.* 1977. Vol. 55. P. 1324–1335.
- Swinnen K.R.R., Reijniers J., Breno M., Leirs H. A novel method to reduce time investment when processing videos from camera trap studies// *PLoS ONE*. 2014. Vol. 9, №6. e98881. DOI: 10.1371/journal.pone.0098881
- Toretti L. Beaver engineering and zoogeomorphological alterations to large fen landscapes in northern Michigan and Minnesota. M.S. Thesis. Northern Michigan University, Marquette, MI, USA. 2002. 98 p.
- Ulevicius A. Beaver (*Castor fiber*) in Lithuania: formation and some ecological characteristics of the present population // *Proceeding of the First European beaver symposium*, Bratislava, Slovakia, September 15–19, 1997. Bratislava, 1997. P. 113–127.
- Westbrook C.J., Cooper D.J., Anderson C.B. Alteration of hydrogeomorphic processes by invasive beavers in southern South America // *Science of the Total environment*, 2017. Vol. 574. P. 183–190. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2016.09.045
- Wright J.P., Gurney W.S., Jones C.G. Patch dynamics in a landscape modified by ecosystem engineers // *Oikos*. 2004. Vol. 105, No. 2. P. 336–348.

THE RESULTS OF LONG-TERM MONITORING OF THE BEAVER (*CASTOR FIBER*) POPULATION OF RDEYSKY RESERVE AND ADJA- CENT TERRITORIES

N.A. Zavyalov

State Nature Reserve “Rdeysky”, zavyalov_n@mail.ru

The tasks of this report include summarizing the long-term (2003–2018) monitoring of the beaver population in the eastern part of the Polistovo-Lovatskaya marshy system (Novgorod Oblast, North-West of Russia). Field work was carried out on an area of 1200 km². The research area included the territory of the Rdeysky Reserve, its protection zone, the eastern part of the territory of the Polistovsky Reserve and adjacent territories.

The territory was surveyed year-round: we counted all residential and non-residential settlements, fixed their coordinates with GPS, measured canals, lodges, dams.

Estimation of the number was carried out by Lavrov's method (1952). In 2016–2017, in order to estimate the number of beavers, we used the photo traps Scout Guard 560, Keep Guard 760, Bushnell Nature View Cam HD. In 2016 they were installed at 7 points and worked out 474 camera/days, in 2017 – at 19 points and worked out 914 c/d. Studies of the state of the food base of beavers were conducted in 2007 in 3 abandoned settlements in the basins of the small rivers Gorelka and Kopeynitsa.

In all, for the years 2003–2018, 164 settlements were found. Of these, 11 were on the lakes, 72 – the small rivers, 52 – the irrigation canals, and 29 – on the marshy watercourses. Most of the settlements are located in a 1 to 3 km strip along the edge of the swamp. Since 2010, the number of beavers in Rdeysky Reserve has been fluctuating in the range of 33–44 settlements and 149–176 individuals; in 2017 the reserve had 38 residential settlements and 175 beavers.

The distance to the nearest neighbor changed from 1483 ± 762 m ($n=55$) in 2007 to 1546 ± 1121 m ($n=70$) in 2017. The part of large (6–8 beaver) settlements in different years was 24–36%. The average duration of habitat of beavers in one settlement is $4,5 \pm 4,3$ years ($n=215$), and that for absence – $3,0 \pm 3,0$ years ($n=137$). In 30 stable settlements, beavers lived continuously for 10 or more years, these settlements are located in the reserve, on the edge of the marsh system, strong or medium, are perfectly provided with tree and shrub fodder, have developed grassy coastal-aquatic vegetation; meadow and forest grasses are represented in different degrees; the channel network is developed moderately or strongly, dams are more than 4 or they are large, lodges are more than 2, beavers are more likely to live for many years in the same place, there are remnants of the meliorative network and overgrowing agricultural land.

Among found in 2003–2018 310 beaver dwellings, 85% were lodges, 8% – bank-lodges and only 6% – burrows. In recent years, beavers often use open lairs with lining of shavings. For period of 2003–2018 573 dams were registered in total, on average 4.3–6.7 dams per 1 km of the channel. The average length of the dam is 23.4 m ($n=257$), the smallest one is 1 m, and the largest – 300 m. The largest dams and the largest ponds are found on the border of the swamp and mineral soil.

By now, aspen available to beavers have been largely used, and the stocks of wood

and shrubby forages are depleted by years of exploitation. In the center of the marshy massif, the main food for beavers is birch, and along its periphery the role of willow and birch in the feeding of beavers is approximately the same. Winter stocks of wood and shrubby forages were noted in only 7–25% of the settlements. The spatial distribution of tree and shrub species, their composition and abundance in abandoned beaver settlements on small rivers with mineral shores force the next generations of beavers to move the activity centers to new sites, to bring the population density in line with the food base and to continue the transformation of the habitat. But all of the above-mentioned concerns only small rivers outside the marshy massif, where the state of the food base is easy to measure. To assess the condition of the forage reserve in stable settlements, when its basis is hygrophytes, a combination of remote methods with a limited number of ground samples is needed.

For 2003–2018, 26 cases of wolves hunting for beavers were recorded. Bears annually destroyed the beaver lodges and burrows, and actively tried to get the beavers.

The analysis of the use of photo traps has shown that the best places of installation are in the ecological center of the settlement, and the objects of filming are lodges or food tables. The best installation time is the beginning of autumn; the best way of installation is on a specially prepared stake made of deadwood, at an altitude of 80–90 cm, at a distance of 5–10 m from the subject. Exposure duration constitutes 2–3 weeks; in one settlement it is better to install 2–3 photo-traps at the same time. Labor costs for the maintenance of photo traps were greater than in the traditional ground survey of settlements and the recording of beavers by their tracks and bites.

Some general questions of the impact of beavers on swamps are discussed. Considering that both beavers and sphagnum mosses are ecosystem engineers, the question of their long-term interaction is one of the most important for understanding a dynamics as well as evolution of ecosystems.

БОБРЫ ЗАПОВЕДНИКА «КОЛОГРИВСКИЙ ЛЕС»

В.А.Зайцев^{1,2}, М.В.Сиротина^{2,3}, Л.В. Мурадова³, О.Н. Ситникова³

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,

²Заповедник «Кологривский лес им. М.Г. Сеницына»,

³Костромской государственный университет

Характеристика района исследований

Государственный природный заповедник «Кологривский лес» им. М.Г. Сеницына был создан Постановлением Правительства РФ № 27 от 21 января 2006 г. на площади в 58939,6 га и расположен в северо-восточной части Русской равнины, в подзонах европейской средней и южной тайги.

Заповедник включает 2 участка (кластера), расположенных в бассейнах рек Унжа и Нея на территории 5 районов Костромской области: Нейского, Кологривского, Чухломского, Парфеньевского – (кологривский кластер), Мантуровского – (мантуровский кластер).

Рельеф. Рельеф заповедника спокойный плосковолнистый и плоскохолмистый, крутые склоны отсутствуют, а преобладающие уклоны составляют 3–7°. Общий уклон кологривского кластера заповедника – на северо-восток к долине р. Унжи, относительные высоты холмов и плоских поверхностей между речей около 190 м. Мантуровский кластер заповедника имеет общий уклон на северо-запад и относительные высоты до 30 м.

Климат. Климат умеренно-континентальный, характерно короткое, сравнительно теплое лето и холодная многоснежная зима. Средние годовые температуры воздуха 1,5–2,1°С (размах колебаний: от -53 до +36°С), в течение года выпадает около 564 мм осадков.

Гидрологическая сеть. Территория заповедника богата сетью малых рек, относящихся к бассейну реки Унжи, которая протекает по территории Вологодской и Костромской областей в направлении с севера на юг и впадает в Унженский залив Горьковского водохранилища – зарегулированный участок реки Волги. В течение 4–4,5 месяцев в году малые реки заповедника покрыты льдом, их вскрытие происходит во второй половине апреля. Снеговые воды обеспечивают до 65% объема питания рек, 25% составляет подземный и 10% дождевой сток; в периоды межени, как летней, так и зимней преобладает грунтовое питание.

Реки заповедника относятся к восточно-европейскому типу. Для них характерно ярко выраженное весеннее половодье, летне-осенняя низкая межень, которая может прерываться паводками, и зимняя межень. Поэтому ширина и глубина каждой реки могут изменяться как сезонно, так и на протяжении короткого периода при наличии обильных осадков. Глубина рек варьирует на разных участках: наименьшая глубина наблюдается на перекатах, где обычны каменисто-песчаные грунты при высокой скорости течения. Имеются тихие плёсы, где глубина достигает 1 м и ямы, имеющие глубину 1,5–2 м при отсутствии течения.

Малые реки заповедника «Кологривский лес» по классификации О.А. Алекина (Алекин, 1948) относятся к классу гидрокарбонатных, по катионному составу являясь преимущественно кальциевыми.

Подстилающие породы и почвы. Территория заповедника сложена преимущественно московской мореной, представленной здесь средним суглинком рыжеватого-светло-коричневого, с редкими включениями разнозернистого песка и крупнообломочного материала. Обломки преимущественно представлены: местными известняками, песчаниками, кремнием, а реже – гранитом, порфиритом, кварцитом, жильным кварцем. Морена сильно «завалунена» и отличается большой пестротой и неоднородностью материала. Гранулометрический состав мелкозема может изменяться от тяжелого суглинка до оглиненных связных разнозернистых песков. На территории заповедника преобладают дерново-подзолистые почвы.

Растительность. Большая часть территории заповедника покрыта бореальными лесами, тем не менее, здесь наблюдается высокое разнообразие природно-территориальных комплексов южной тайги Русской равнины. В заповеднике «Кологривский лес» сохранились уникальные участки коренных южно-таёжных лесов (самый крупный из которых составляет 918 га). На территории заповедника смыкаются ареалы бореальной и неморальной флоры. Список флоры заповедника включает 591 вид сосудистых растений, относящихся к 205 родам и 78 семействам (Хорошев и др., 2013). Растительный покров и флористический состав кологривского и мантуровского кластеров заповедника значительно отличаются.

Кологривский кластер. Здесь располагаются участки коренных лесов и вторично сукцессионные леса на вырубках различной давности, старых гарях, на местах естественных вывалов. Наиболее ценными являются субнеморальные еловые леса с господством в древостое гибридных форм ели *Picea × fennica* (Зворыкина, 1988), с пихтой сибирской *Abies sibirica*, берёзой пушистой *Betula pubescens*, липой *Tilia cordata* в первом ярусе и клёном остролистным *Acer platanoides* и вязом шершавым (ильмом) *Ulmus glabra* во втором. Леса на вырубках 75–100-летней давности имеют разнообразные структуры во всех ярусах. Имеются также бореальные ельники, бореальные елово-сосновые леса, бореальные сосновые леса, восстанавливающиеся гари, небольшое количество болот, фрагменты пойменных лугов в долинах рек.

Мантуровский кластер. Территория покрыта преимущественно сосновыми *Pinus sylvestris* лесами, тем не менее, здесь встречаются дуб *Quercus robur*, орешник *Corylus avellana*, клён, вяз, а в травянистом ярусе присутствует комплекс европейского дубравного широколиственного леса.

Млекопитающие. Крупные хищники.

Крупные и средние по размеру растительноядные млекопитающие заповедника представлены в основном обычными для Костромской области видами: лось *Alces alces*, заяц-беляк *Lepus timidus*, белка обыкновенная *Sciurus vulgaris*, речной бобр *Castor fiber*. Среди хищников в заповеднике преобладают представители семейства куньих (7 видов, не считая редкой россомахи – *Gulo gulo*) и псовых (3 вида), среди которых обычны волки *Canis lupus*. Достаточно высока в заповеднике численность медведей *Ursus arctos* и рысей *Lynx lynx*.

Характеристика бобрового населения

Материалы и методы учёта бобров и оценки их средообразующей деятельности

Основной метод исследований — эколого-статистический, включающий маршрутные обследования водоемов на стационарных территориях с учетом встреченных следов деятельности бобра, а также других животных. Эти участки располагаются с 1985 г. на территории биостанции ИПЭЭ в Мантуровском районе вдоль р. Унжа, в том числе на мантуровском кластере заповедника и в его охранной зоне, с 1998 г. — на участке будущего кологривского кластера заповедника и прилегающей к нему территории. Выполненные описания поселений и расчеты касаются, в основном, центральной и северо-восточной частей кологривского кластера заповедника, а также части мантуровского кластера, включая охранную зону.

Сбор данных осуществлялся на маршрутах, пересекающих места обитания бобра или пролегающих вдоль водотоков. Часть русел рек посещали регулярно в течение ряда лет. На кологривском кластере заповедника длина маршрутов за их одно посещение вдоль рек достигала седьмой-восьмой части от протяженности водотоков кластера (235,75 км) и составила вдоль рек: Лондушка — 10,4 км; Сеха — 12,8 км; Понга — 6,8 км; Черная — 1,7 км; других водотоков и маршрутов, включающих и пересекающих местообитания бобра — 69,8 км. На мантуровском участке, охранной зоне и прилегающих окрестностях в 2009–2011 гг. длина маршрута составила около 67,5 км вдоль рек и озер-старич в разные периоды. Всего обследовано 47 поселений бобра на кологривском кластере, 26 поселений на мантуровском кластере и на прилегающих территориях.

Использованы данные учета околотовных зверей в заповеднике, проводимого ежегодно с 2010 г. в октябре-декабре месяцах по первому снегу. Учет проводится на постоянных маршрутах (31–35 км) вдоль водотоков. При общей протяженности рек на кологривском кластере заповедника 235,75 км, экстраполяцией определяется предполагаемая общая численность бобра. Данный метод нуждается в усовершенствовании, поэтому мы использовали часть экстраполируемых данных.

На маршрутах регистрировали следы деятельности бобра, оставленные в разные периоды освоения им водоемов: старые и свежие плотины, норы, хатки и полухатки, отдельные поеди-погрызы или площади лесоповала, площадки мечения и отдельные метки, каналы, вылазы, тропы и др. Часть следов деятельности подробно описывали, проводили необходимые измерения. Кроме того, обычно вели учет встреч других позвоночных животных и следов их деятельности. При регистрации следов, построек, очертаний бобровых прудов и др. использовали GPS-, GPS-Глонас-навигаторы.

Мы определяли количество жилых поселений бобра и среднее число особей в поселении. В работе использовали методические разработки, выполненные Дьяковым (1975) и другими исследователями (Синицын, 1992; Синицын, Русанов, 1989; Завьялов, 1997, 2015; Баскин, Новоселова, 2008; Завьялов и др., 2010). Поселение считалось жилым, если жилища обитаемы, и вокруг заметны свежие следы жизнедеятельности бобров. При отсутствии этих признаков поселение считалось заброшенным. Оценка влияния строительной и кормо-

добывающей деятельности бобра на древесно-кустарниковую растительность проводилась с учетом методики Джонсона и Наймана (Johnston, Naiman, 1990).

Размеры участка, занятого бобрами, определяли по крайним точкам встреченных вдоль русла следов погрызов деревьев, поедой трав (например, на лугах, заросших таволгой – род *Filipéndula*), зонтичными – семейство *Umbelliferae* и другими травами, в пойме – хвощами р. *Equisetum*). Центр поселения определяли как среднюю точку вдоль уреза воды между крайними пунктами погрызов. В каждом поселении были отмечены и закартированы все постройки бобров. Размеры хаток и полухаток определены по следующим измерениям: высота и диаметр основания. Диаметр основания определен как среднее арифметическое между наибольшим диаметром и перпендикулярным к нему диаметром, мысленно проведенным через центр хатки. В каждом поселении отмечали строительный материал плотин и хаток. При описании плотины регистрировали: действующая она или недействующая, тип: русловая или пойменная (прудовая), строительный материал, высоту и длину. Русловая плотина перегородивает русло реки или ручья, образованный пруд узкий, обычно не выходит за пределы русла (фото 40). Пойменная (прудовая) – характерна для водотоков с низкой поймой, обычно она длинная, фрагментирована, образует широкий бобровый пруд (фото 41).

Размеры плотин, прудов, бобровых «пятен» определяли выверенными шагами, GPS-навигаторами, с помощью лазерного дальномера. Участки, преобразованные бобрами, и пруды картировали по периметру объекта.

Численность и возрастной состав бобров в каждом поселении оценивали косвенными методами по ширине следов резцов на свежих погрызах. Наличие молодняка текущего года рождения считали установленными, если находили следы пар резцов размером 5–6 мм. При обнаружении следов резцов животных одной возрастной группы число бобров в поселении считалось равным 1–2, при следах резцов двух возрастных групп – 3–5, при трех – 6–8.

Для изучения воздействия бобра на лесную растительность в 2009–2011 гг. в Мантуровском районе было заложено 24 площадки в разных бобровых местообитаниях. Размеры данных площадок определены на основе результатов исследований Баскина и Новоселовой (2008) в том же районе, согласно которым около 90% погрызов располагается не далее 11 м от берега и 99% – не дальше 20 м. Согласно этим данным, в местах, где погрызов было мало, площадки закладывали до 11 м от воды; на участках с обилием погрызов растительности – до 20 м. Максимальная длина площадок вдоль кромки воды составляла 30 м. У плотин площадки закладывали следующим образом: если погрызов было мало – 2 пробные площади – в 5 метрах ниже и в 25 метрах выше плотины. Если погрызов было много, то закладывали одну пробную площадь в месте с наибольшей концентрацией погрызов.

На площадках регистрировали общее количество стволов деревьев и кустарников разных видов, число погрызенных бобром растений, зависших деревьев, диаметр поваленных деревьев по каждому их виду, процент поврежденных стволов. Давность погрызов определяли визуально по цвету и состоянию древесины на месте погрыза.

Исследования воздействия бобра на рН в почве, не подвергавшейся пря-

тому воздействию бобра, на участках непосредственного влияния и освобожденных после ухода бобров, проведены в небольшом объеме (18 повторностей). Пробы брали на почвенных профилях с однородным рельефом и растительным покровом на приустьевой пойме рек в Мантуровском районе: Воймеж, Кастово, Кондоба, а также у озер-старич р. Унжа (оз. Дружинино и оз. Долгое). Пробы отбирались из горизонта A_1 и частично из верхней части горизонтов B_1 на аллювиальных дерново-луговых почвах и B_g на аллювиальных болотных почвах. Образцы почвы были проанализированы в лаборатории Ярославского государственного университета им. П.Г. Демидова Н.В. Киселевым (2011).

Гидрохимический анализ проб воды осуществлялся в аккредитованных лабораториях (Испытательная лаборатория ФГУ ГСАС «Костромская» и Лаборатории экологического мониторинга ОГБУ «Природоохранная дирекция»).

Для изучения влияния средообразующей деятельности бобра на гидробиоценозы проведена оценка изменений в сообществах зоопланктона водотоков и бобровых прудов. Отбор и камеральная обработка зоопланктона малых рек проводились по общепринятым методикам (Методические рекомендации..., 1982). Анализировали видовой состав, таксономическую структуру, численность, биомассу зоопланктона. Видовое разнообразие сообщества оценивали с помощью индекса Шеннона-Уивера (Shannon, Weaver, 1963), сапробность – по методу Пантле и Букка в модификации Сладечека (Pantle, Buck, 1955, Sládeček, 1973).

Расположение плотин, хаток и других следов деятельности бобра анализировали, используя топографические карты, космические фотоснимки, программные NextQGIS, MapInfo и статистические (Excel, Statistica 8) продукты. На карте Кологривского кластера заповедника поселения бобров обозначены нумерацией: в числителе дроби – номер реки (ручья), в знаменателе – номер поселения.

История заселения бобрами Костромской области

Остатки следов присутствия ранее многочисленных бобров на северо-востоке центрального региона России сохранились с IX–XI вв. (Кузнецов, 1947). Вплоть до XVI в. в подзоне южной тайги Верхневолжья бобр был обычен, и его распространение определялось естественными причинами. Однако до середины XVII в. на территории современной Костромской области постепенно нарастало антропогенное воздействие, и при высоком спросе на мех увеличивалась добыча бобров. К этому периоду поселения этих животных были довольно разреженными, а численность постепенно снижалась. С середины XVII в. и до конца XVIII в. численность бобров снизилась до обособленных единичных поселений, а распространение приобрело мелкоочаговый характер. Бобр сохранялся лишь на востоке современной территории области и в Приветлужье (Сапоженков, 1973). По р. Керженец в соседней Нижегородской губернии последние поселения бобра отмечали до 1846 г. (Пузанов и др., 1942) и в 1912 г. на притоках р. Ветлуги еще находили остатки бобровых плотин. Вероятно, с середины XIX в. и совершенно определенно к началу XX в. бобров в Костромском крае, а также и на всем северо-востоке центрального региона

России не было.

Реинтродукция бобра в Костромскую область начата в конце 1950-х гг. В 1958 г. из Воронежского заповедника завезли 34 бобра, 10 из которых были выпущены в реки Межу и приток Костромы – Язильницу, 12 в приток Унжи – р. Болть и 12 в приток Ветлуги – реку Карцевуха. В октябре 1958 г. 47 бобров из Белоруссии выпустили в реку Шую (приток р. Нея), а в 1961 г. были завезены ещё две партии бобров из Воронежского заповедника и одна из Брянской области (92 особи) (Жарков, 1966; Богатырев, 1976).

С 1958 по 1961 гг. было выпущено всего 173 бобра, и с 1964 г. отлов прижившихся бобров проводился уже с целью выпуска в реки и озера области. На реке Болть было отловлено 40 бобров. Затем в верховьях р. Кострома в р. Вочу было выпущено 32 бобра, 28 – в пойменные озёра р. Ветлуги в Вохомском районе, 32 бобра – в реки Шолешку и Суксулу (притоки реки Межи, бассейн Унжи). С начала 1970-х гг. бобры широко распространились вдоль всех основных рек (Сапоженков, 1973), вероятно, за исключением Красносельского и Сусанинского районов (Мясников, Матвеев, 1971). Из области бобров завозили также в соседнюю Ярославскую область, где в отдаленных на десятки километров от мест выпуска участках поселения бобра встречали уже в 1971–1972 гг.

В результате успешной реинтродукции к началу 1964 г. в области было учтено около 400 бобров, а в 1965 г. – 600 особей в 135 поселениях (Богатырев, 1976). С 1972–1973 гг. был разрешен отлов 30 бобров «на шкурку». К 1973 г. численность бобра достигла 2 тыс. особей, и ежегодно стал возможен отлов до 300 особей без ущерба для дальнейшего поддержания численности (Мясников, Матвеев, 1971; Богатырев, 1976). К 1985–1988 гг. численность достигла наибольших значений и в 1991–1995 гг. поддерживалась на уровне 10–12 тыс. (Борисов, 1996). В 1980–2000 гг. бобр заселял все исследуемые нами территории, включая водоемы будущего заповедника «Кологривский лес». Поселения бобра встречались не только по основным и малым рекам, но и на многих мелких ручьях и заболоченных участках.

Наибольшая численность бобра наблюдалась спустя 29–30 лет после начала реинтродукции и через 24–26 лет после начала быстрого роста численности. Обобщение роста численности бобра в Костромской области, по данным учета охотоведов, опубликовано Л.М. Баскиным (Baskin, 1998). Согласно этим данным, быстрое увеличение численности бобра происходило вплоть до второй половины 1980-х гг. Затем последовала стабилизация численности с ежегодными небольшими изменениями. Интенсивный рост численности бобра с 1964 г. до 1987 г. характеризуется уравнением регрессии: $N_t = 9,46 - 3,052x_{(i \dots j)} + 0,241x_{(i \dots j)}^2$; где N_t – численность бобра; $x_{(i \dots j)}$ – порядок года (1, 2, 3 ...j) с начала реинтродукции (Зайцев, 2006). В этот период население бобров увеличивалось в среднем на 200–500 особей ежегодно, что свидетельствует о высокой эффективной (размножающейся) численности популяции и небольшом уровне смертности. Заселяя новые места обитания с обилием пищевых и других ресурсов, бобровая популяция в фазе роста численности фактически не испытывала существенного влияния неблагоприятных факторов среды, в том числе и хищников. Стабилизация и колебания численности в дальнейшем обусловлены преимущественно сокращением количества пищи в основных бобровых местообитаниях вслед-

ствии повреждения и выедания бобром своих кормовых ресурсов.

Местообитания и поселения бобра

Характеристика основных местообитаний

Заселение района исследований бобром из мест выпуска происходило вдоль русла р. Унжа и ее притоков – малых рек. Последние в настоящее время представляют собой основные местообитания бобра в заповеднике и на прилегающих территориях. Многие небольшие ручьи, вытекающие из низин, заболоченных участков, придорожных канав, также освоены бобром, но на некоторых из них до сих пор поселения не выявлены. Поселения бобра на основном русле р. Унжа, имеющего ширину до 100 м и больше, и озерах-старницах распределены дисперсно вдоль участков с невысокими (до 3 м) береговыми обрывами, крутыми берегами. Поселяясь на малых реках, бобры перегораживают их русла плотинами. Образуются бобровые пруды разного размера или повышается уровень воды в реках с крутым берегом. Малые реки, истоки которых в большинстве находятся на заболоченных участках, сохраняют меандрирование, чередование плесов и перекатов. Через **кологривский кластер** заповедника протекают правые притоки р. Унжа разного порядка: Понга, Лондушка, Сеха, Вонюх, Ухта, Юрманга, Нелка, Черная, Талица, Робля, Нельша, Дороватка. Самая крупная из них, длиной 73 км и площадью водосборного бассейна 824 км² – р. **Понга**, образуется слиянием рек Лондушка и Сеха. По классификации В.Л. Рохмистрова и С.С. Наумова (1984) Понга является средне-малой рекой. Ширина её русла в верхнем течении составляет 12 м, в нижнем – 15 м. Скорость течения около 0,3 м/с. Средняя глубина в июне-августе от 0,14 м на перекатах до 2,0 м на участках, подпруженных бобровыми плотинами. Растительные сообщества в бассейне реки имеют относительно выраженный бореальный облик с включением липы, вяза, клена *Acer platanoides*. На участках вторичной сукцессии произрастают высокотравные березняки с участием ели финской *Picea x fennica* – гибрида ели сибирской *Picea obovata* и обыкновенной *Picea abies* (Зворыкина, 1988), и высокотравные березняки с осинкой *Populus tremula*. Ближе к урезу воды встречаются ивняки высокотравные, сероольшаники высокотравные с участием черемухи.

Река **Сеха** имеет длину 34 км, площадь водосборного бассейна 198 км² и пересекает территорию кластера в северном направлении от Парфеньевского района. Растительные сообщества по её берегам разнообразны: ельники с участием берёзы и осины высокотравные, ельники кисличники, ельники осоковые, березняки с участием ели и липы, березняки с подростом ели высокотравные, осинники с участием берёзы и подростом ели, на некоторых участках пихты сибирской *Abies sibirica*. Ближе к урезу воды формируются также сероольшаники: ивовые высокотравные, осоково-папоротниковые, папоротниковые, с участием рябины. Наиболее крупный левый приток р. Сеха река **Чёрная** достигает в длину 7 км, и на большом протяжении имеет сравнительно низкую пойму. По берегам реки располагаются ельники разного характера, у уреза воды – сероольшаники.

Река **Лондушка** – правый приток р. Понга длиной 26 км и площадью водосборного бассейна – 206 км², принимает в 800 метрах от своего устья реку Ломенга. Течёт в северном направлении через елово-берёзовые леса. По берегам

— ельники с участием берёзы папоротниковые и ельники с участием берёзы таволго-кипрейные. У уреза воды располагаются сероольшаники осоковые, сероольшаники ивовые таволго-кипрейно-папоротниковые, ивняки осоковые.

Река **Вонюх** имеет истоки в Парфеньевском районе и впадает в реку Унжа. Длина реки составляет 33 км, площадь водосборного бассейна — 102 км². Растительные сообщества представлены ельниками разного характера: ельниками с участием берёзы и осины таволго-крапивными, старовозрастными ельниками пихтовыми с подлеском из клёна остролистного и рябины обыкновенной. В ядре заповедника на реке Вонюх представлены условно коренные сообщества субнеморального характера.

Другие малые реки, протекающие по кологривскому кластеру, имеют гораздо меньший размер. Все они в настоящий период заселяются бобром, как и многие ручьи с шириной естественного русла не больше 1–2,5 м.

Самые крупные водотоки **мантуровского кластера** и прилегающей части охранной зоны представлены реками **Кастово** (Кастовка) (39 км) и **Пумина** — левыми притоками р. Унжа, **р. Иванчиха** (Иваньково) (25 км), **р. Хмелевка** — левыми притоками р. Кастово, а также многочисленными небольшими ручьями, низкая пойма которых местами заболочена. В отличие от кологривского кластера на мантуровском значительные площади заняты сосновыми лесами разной структуры, состава и стадии вторичной (обычно послепожарной) сукцессии, березняками с осиной и елью по депрессиям рельефа, на некоторых участках среднего течения вплотную подступающие к крутым берегам рек и ручьев.

В среднем течении рек в расширениях и низинах подтопляемой в половодье поймы формируются высокотравные луга, зарастающие таволгой, крапивой, зонтичными, осоками, злаками, хвощем, которыми бобр кормится в теплое время года. В пойме рек Иванчиха, Хмелевка и других произрастают широколиственные или злаковые леса из берёзы, осины с включением липы, ив, черемухи *Prunus padus*, ели, сосны и пихты. Вблизи уреза воды нередко растут кустарниковые ивы и почти вплотную к берегу подступают фрагменты осинников, особенно интенсивно выедаемых бобром. Верховья рек и ручьев нередко подпружены плотинами, широко разливаются, подтапливая лес, что способствует обильному произрастанию ивы. Реки Кастово и Пумина в своих низовьях текут вблизи озер-стариц р. Унжа. Старицы в центральной части достигают 70–100 м, имеют участки высоких берегов и низкой поймы. Оз. Дружинино соединяется с руслом р. Кастово узким мелким протоком. Вдоль берегов озер Дружинино, Долгое и др. узкими лентами тянутся спелые дубняки с включением ели, сосны, липы и других пород. У озер и по низинным участкам, удалённых от р. Унжа на нескольких километрах, в 1960–1970 гг. проводили мелиоративные работы с формированием водосточных каналов.

Характеристика поселений бобра

Размещение известных к 2017 г. бобровых поселений на территории кологривского кластера заповедника показано на рис. 1.

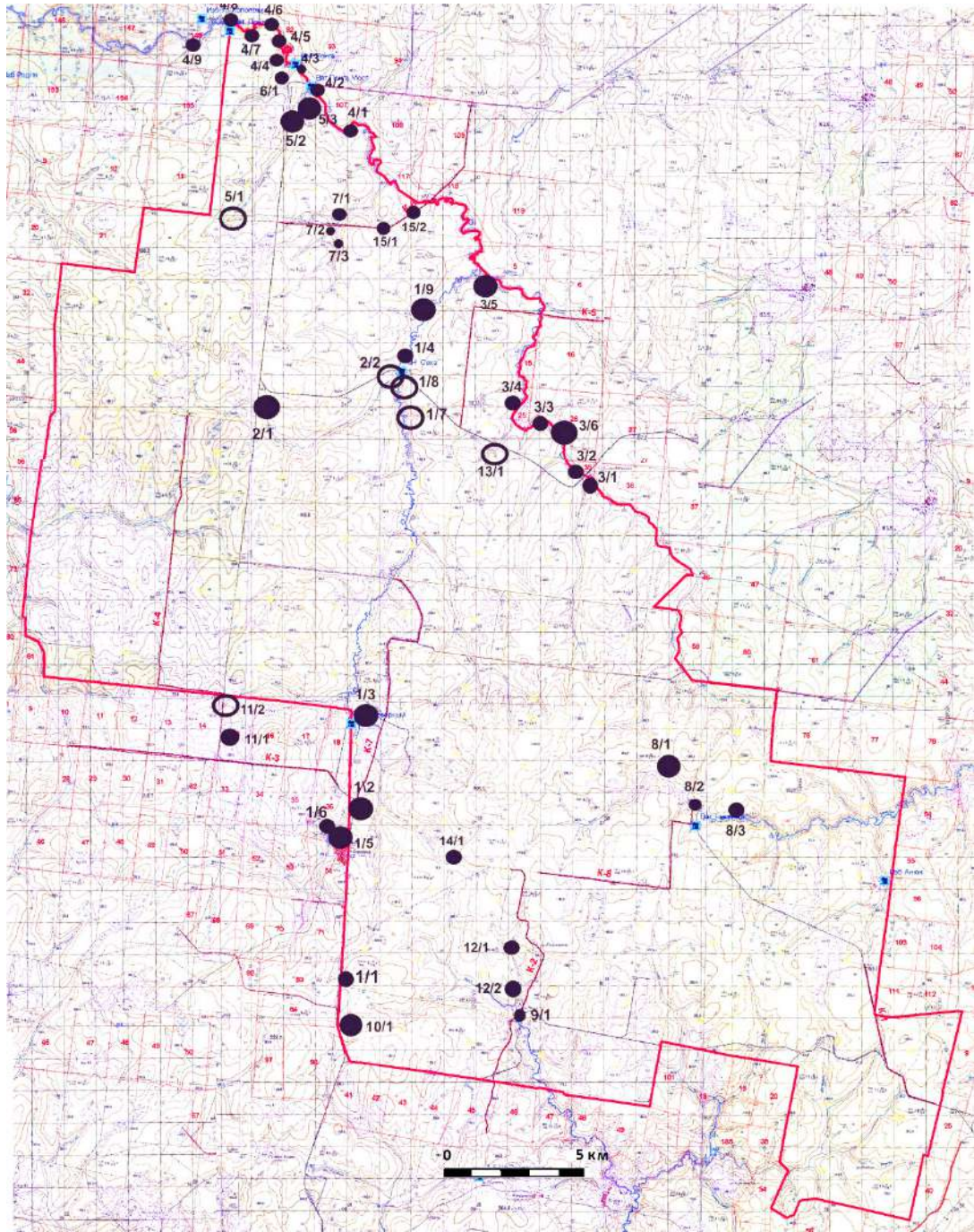


Рис. 1. Бобровые поселения на территории кологривского кластера заповедника в 2017 г. Мощность поселений:

● – слабое ● – среднее ● – сильное ○ – нежилое

Для анализа бобровых поселений заповедника и прилегающих территорий мы использовали экологическую типизацию поселений, особенности которых тесно связаны со свойствами русел, характером береговой зоны, участков поймы, окружающей растительностью и другими чертами местообитаний. Наличие или отсутствие плотин, характер и число убежищ отражают одни из наиболее существенных связей населения бобра с местообитанием в аспекте поддержания необходимого комплекса условий существования.

1. Поселения без плотин

К такому типу относятся поселения по руслам рек – притоков Волги первого порядка и озер-стариц (по р. Унжа, некоторые участки р. Понга, Сеха, озера Долгое, Дружинино и др.). Один из примеров местообитаний подобных поселений на старице реки Унжи показан на рис. 2.



Рис. 2. Поселение без плотины на озере-старице у р. Унжа. Близ озера заливные луга. Фото В.А. Зайцева.

2. Поселения с плотинами

Среди последних выделяются следующие варианты.

А) Русловые поселения на малых реках с высокой поймой

Поселения с плотинами, перекрывающими русло, что, однако, не приводит к широкому разливу реки и подтоплению (рис. 3). Вода разливается в пределах высоких, часто обрывистых берегов или до ближней приречной террасы. Существенно увеличивается глубина реки выше плотины по течению.

Б) Русловые поселения на малых реках с низкой поймой

Поселения в местах низкой широкой поймы малой реки (рис. 4). Плотины перекрывают русло реки между невысокими участками берега. Расширение поймы выше плотины подтапливается значительным разливом реки.

В) Ручьевые поселения

Поселения бобров на ручьях, ручейках с низкой и заболоченной поймой. В таких случаях, как правило, сооружается фрагмент плотины, перекрывающей русло, затем дополнительные фрагменты прудовой плотины, перекрывающие широкий разлив мелкого ручейка.

Г) Поселения на заболоченных участках и болотах

Поселения на верховых, переходных и низинных болотах с очень небольшим вытекающим водотоком и на придорожных канавах. Перекрытие плотиной приводит к широкому разливу и подтоплению. Плотина обычно имеет характер прудовой.

Примером *руслового поселения на реках с высокой поймой* (2.А) может служить поселение (1/3) (фото 40), сформировавшееся в 2014 г. в верхнем течении р. Сеха среди березняка с липой, елью и ольхой серой высокотравным (таволга, кипрей, крапива). Здесь бобры (5–6 особей) построили русловую плотину длиной около 6 м, с перепадом воды 0,8 м. Площадь пруда составляла всего 100 м². В 2017 г. старая плотина разрушилась, но ниже по течению была построена новая плотина 6–7 м длиной. В таких поселениях обычны долговременные и временные (устраиваемые в половодье) норы в обрыве берега или у основания ближней террасы. Широко распространены русловые поселения с высокой поймой на реках Кастовка, Иванчиха, Вонюх, Сеха, Понга (рис. 3).



Рис. 3. Плотины русловых поселений на реках с высокой поймой (вариант 2.А) на р. Понга (фото М.В. Сиротиной) и р. Вонюх (фото Л.В. Мурадовой).

К варианту 2.Б (*русловые поселения на малых реках с низкой поймой*) относятся поселения на притоках малых рек 2–4 порядков, например, в нижнем и верхнем течении р. Черная (2/1, 2/2) (рис. 4), в низовье р. Лондушка (3/5), в верхнем течении р. Сеха (1/2 и др.) на кологривском кластере, участки по р. Кондоба, в верховьях р. Кастово Мантуровского района и др. На данных участках бобры нередко формируют систему каналов. Жилища представляют собой в основном норы, гораздо реже – хатки и полухатки, по 1–2 в поселении.



Рис. 4. Поселения на участках рек с низкой поймой (2.Б) в нижнем (слева) и верхнем (справа) течении р. Черная в 2014 г. Фото И.Г. Креницына.

В настоящее время поселения на малых реках составили 72,9% от всех известных нам на кологривском кластере. Из них к экологическому варианту 2.А можно отнести 73,5% поселений, обычно средней (64%) или малой (20%) мощности. В каждом таком поселении обитает 1–5 бобров. Среди поселений варианта 2.Б высока доля крупных поселений (88,9%) с 6–8 бобрами разных возрастных групп. Расстояние между центрами соседних поселений вдоль р. Понга составило 986 м; р. Сеха – 830 м; Лондушка – 950 м.

К варианту **ручьевых поселений 2.В** можно отнести, например, сильное поселение 13/1, где бобры перекрыли русло ручья у водосточного канала через дорогу (рис. 5). К 2010–2011 гг. образовался обширный пруд с бобровым пятном 1 га. В 50 м от дороги бобры вырыли многочисленные норы и ходы. К 2015 г., площадь поселения уменьшилась (2–3 особи), заняв примерно треть от прежнего, и после разрушения плотины бобры устроили новую, ниже сократившегося в размерах старого пруда, но использовали оба пруда. Так, в теплый февраль 2016 г. два бобра прыжками перешли от нор нижней части поселения 13/1 у новой плотины в верхнюю часть старого пруда, где устроились в подледных убежищах среди коблов берез, ольхи и начали подгрызать кустарник ивы, подрост березы и ольхи. В 2017 г. площадь поселения вновь возросла. В среднем по обоим кластерам в подобных поселениях обитало 2–3 особи.



Рис. 5. Бобровый пруд в поселении 13/1 (вариант 2.В) в 2016 г. (слева) и в 2017 г. (справа). Фото В.А. Зайцева.

Перекрытие плотиной ручьев и ручейков приводит к широкому разливу и подтоплению. В одних случаях плотина имеет характер русловой (например, вдоль некоторых придорожных канав с высокой насыпью дороги), в других дополняется протяженной прудовой (фото 41). Например, при пересечении старой лесовозной дороги и русла ручья Робля в 2015–2017 гг. было поселение 7/1 с протяженной плотиной (рис. 6). В 20–30 м от плотины расположена хатка, а выше по течению, по берегам пруда – норы. На пруду много сухостоя елей, частично вывалившихся.

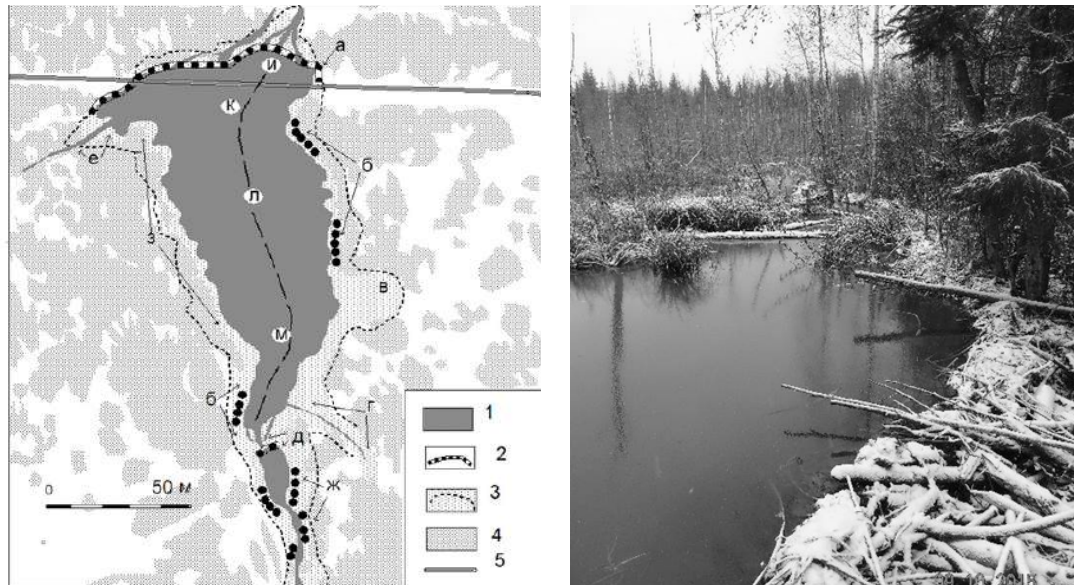


Рис. 6. Структура поселения 7/1 (вариант 2.В) на небольшом ручье с плотиной (слева) у лесной дороги в июне 2017 г.; 1 – пруды (2,3 га) с хаткой, сухостоями ели; 2 – нижняя и верхняя плотины; 3 – зона присутствия бобра по следам погрызов, вывалу деревьев и наличию нор; 4 – участки с хвойными деревьями (елями); 5 – дорога, подпруженная плотиной; а – нижняя плотина, перегораживающая подтопленную пойму ручья с несколькими новыми руслами; б – норы, в основном старые, частично обвалившиеся (временные убежища бобров) в невысоком берегу, подтапливаемом в половодье; в – участок свежих рубок осины и березы, верхние ярусы леса полностью изъяты; г – небольшой правый приток в ложине со следами деятельности бобра; д – несколько рукавов ручья и верхняя плотина, перегораживающая русло; ж – норы, выходы бобров на берег с обрывами; з – низкая подтопленная пойма со следами вывала деревьев и погрызами осин и берез; е – небольшой левый приток, выходы бобра на берег и погрызы; и – глубокий участок пруда выше плотины вдоль дороги, древесная и кустарниковая растительность отсутствует; к – первое сужение пруда с мозаикой сухостоев ели; л – небольшое расширение пруда с широким разливом вод в понижении; м – верхнее сужение пруда вдоль русла ручья с кочкарником, переходящее в несколько рукавов русла перед верхней плотиной. Справа – фотография части пруда у нижней плотины (фото В.А. Зайцева, 9.10.2015).

У той же дороги протяженностью 4 км на других ручьях обнаружены еще три поселения. Одно из них заброшенное не менее 5 лет назад, с хаткой и большим спущенным прудом, заросшим травянистой растительностью

На незначительной реке-ручье Талице (поселение 5/2) было известно поселение (вариант 2.В), занимающее в 2012–2014 гг. низину у дороги, с плотиной, перекрывающей русло. К 2016 г. бобры достроили плотину до 200 м, перекрыв ею и всю прилегающую пойму. Высота плотины достигала 1,5–2 м, а длина пруда больше 300 м. Ниже на той же реке располагалось второе мощное поселение (5/3). Жилища в обоих поселениях представлены хатками (рис. 7).



Рис. 7. Бобровая хатка и обширный пруд в поселении 5/2 (вариант 2.В) на р. Талица в 2016 г. Фото В.А. Зайцева.

В поселении 11/2 (вариант 2.В) в 2010 г. (рис. 8) бобры использовали участок пересечения ручья с дорогой, перегородив водопропускную трубу под дорогой. К 2011 г. большая часть семьи перешла в другую низину, берега которой заняты ельником с березой и серой ольхой, построив плотину длиной 10,4 м. Сформировался обширный пруд (в 2016 г. 500х40 м, площадь 2 га), который к 2017 г. увеличился более чем в 2 раза (467х100 м, площадь 4,7 га) за счет сооружения второй плотины (11,5 м). Кроме многочисленных нор в поселении было 2 хатки. В июле 2012 г. здесь удалось сфотографировать бобра, который был активен днем (фото 42).



Рис. 8. Оставленное бобрам поселение 11/2 с остатками пруда (левый снимок) и пруд в новом поселении 11/1 в низине вдоль дороги в 2013 г. Фото В.А. Зайцева.

В 2018 г. в поселении 11/1 старые хатки бобры не использовали, постепенно они разрушились. Однако бобры соорудили каскад из трех новых плотин и большую хатку около 3,5 м высотой и диаметром 5 м в центральной части пруда (фото 43).

В течение нескольких последних лет после длительного обитания в малых реках и больших ручьях бобры осваивают очень мелкие притоки следующих порядков. Так, одно из подобных свежих поселений 3/4 было обнаружено у реки Лондушка на мелком потоке (глубиной 5–10 см ниже плотины) в октябре 2016 г. Низкой фрагментированной плотиной 7,5 м, сооруженной на возвышенном участке, бобры отгородили большую площадь низины с ельником и осиново-березовым лесом. К началу октября были повалены почти все крупные осины и березы на площади пруда до 0,4 га, образовались завалы стволов (рис. 9, справа).



Рис. 9. Бобровая лесосека в низине ручья Берёзовый, подтопленной бобрами (слева), и у реки Лондушка (справа, поселение 3/4). Фото В.А. Зайцева.

В Мантуровском районе подобные поселения встречали в 1995–2005 гг. на удалении до 0,4–2 км от рек (Кастово, Иванчиха и др.) по соседству с заповедником. Так, в июне 2009 г. было обследовано поселение на ручье Березовый, протекающем через участок спелого ельника с березой (рис. 10, 11).

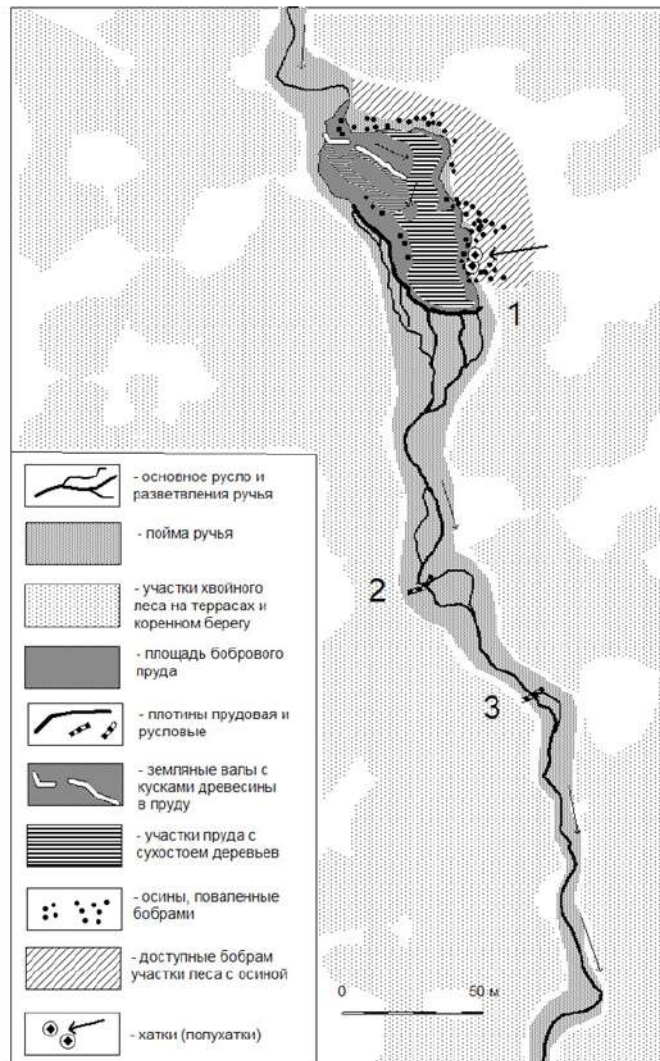


Рис. 10 Схема поселения бобров на ручье Березовый (Мантуровский район), по данным съемки GPS-навигатором в июне 2009 г.; 1 – основная свежая плотина длиной 78 м; 2, 3 – небольшие русловые плотины, созданные раньше основной плотины.

В верхней части ручья (в 0,9–1 км от его устья) бобры построили 78-метровую плотину, образовавшую пруд размером 0,3 га в расширении поймы. Заселение произошло годом ранее, о чем свидетельствовали подтопленные усыхающие ели. Множество приспевающих и мелких осин было повалено на левом берегу и вдоль пруда. Две хатки располагались у пологого откоса левого берега по соседству друг с другом. По ручью было встречено еще две плотины подпора высотой 52 и 75 см, одна из которых (3 на рис. 10) была подновлена бобрами. По центру вдоль пруда располагались два земляных вала с включением бревен (рис. 11) – вероятно, фрагменты плотины, возникшей по мере углубления русла. Валы делили пруд на две части: мелкую с погибшими деревьями и углубленную, над руслом ручья, где предпочитали курсировать бобры.



Рис. 11. Земляной вал с включением древесины в пруду на р. Березовый, 2010 г. Фото Н.В. Киселева.

К 2000–2005 гг. часть подобных поселений на левобережье р. Унжа была уже оставлена бобрами и заросла травянистой растительностью, местами молодняком ивы.

Система мелиоративных каналов была создана людьми в основном по соседству с заповедником – в охранной зоне вблизи р. Унжа с озерами-старницами в её пойме. Больших поселений на каналах не отмечено. Каналы с молодыми лесами по берегам использовали одиночки или небольшие группы бобров. Они перегораживали каналы плотинами, жилища устраивали обычно в норах, вырытых в насыпи.

Часть сохранившихся в заповеднике придорожных канав вдоль узкоколейных и лесовозных дорог с насыпью или без нее нередко используется бобрами. Некоторые из прудов вдоль насыпей прежних железных дорог, представляют собой одни из наибольших по размеру в настоящее время, как например, пруды в поселении 10/1 (рис. 12).



Рис. 12. Обширные пруды в низинах вдоль бывшей узкоколейной железной дороги в поселении 10/1 в 2012 г. (слева) и в 2017 г. (справа) Фото В.А. Зайцева, М.В. Сиротиной.

Примером поселений на заболоченных участках и болотах (2.Г) служит поселение 15/1 (3–4 бобра). В 2015 г. свежая плотина перегораживала небольшой ручеек, часть дороги и придорожную канаву. Хатка была расположена на болоте в 10 м от дороги. В 250–300 м по дороге с 2015 г. известно третье, такое же свежее поселение (15/2, 3–5 особей) с плотиной на придорожной канаве и по низине. В поселении две хатки, одна из них – на обочине дороги (рис. 13). В обоих поселениях бобры рубили осину диаметром до 10–17 см, березу, иву и активно запасали зимний корм.



Рис. 13. Поселения на заболоченной низине у дорог. Слева плотина, перегораживающая придорожную канаву (2016 г.), справа хатка в поселении 15/2 (2015 г.). Фото В.А. Зайцева.

Имеется классификация плотин (Woo, Waddington, 1990), связанная с их функционированием, зависящим во многом от присутствия бобров и давности их ухода. К типу *overflow* (верхнего потока) авторы относят действующие, активно ремонтируемые бобрами плотины с переливом излишка воды через их верх; для плотин *garflow* (плотины с прорывом) характерно течение воды по одному или нескольким прорывам в плотине; для *underflow* (нижнего потока) – сброс воды через ослабевшее основание плотины; *throughflow* (остатки плотины) представляют собой самые старые, промытые плотины с остатками ветвей и стволов, почти не сдерживающие поток. На территории заповедника нами отмечены плотины всех названных типов (рис. 14). Кроме того, на реках Сеха, Лондушка и других встречались остатки очень старых плотин, созданных бобрами более 10 лет назад, которые мы обозначили как «*trackflow dam*» («след плотины»). Их земляное основание с остатками стволов, нередко заросшее злаками и осокой, сохранялось обычно лишь на прилегающем к берегу участке, иногда в виде островка. Другая часть была полностью разрушена потоком воды (рис. 15). Можно полагать, что наиболее сильное разрушение таких плотин происходило в период весеннего ледохода и половодья. В настоящее время подобные земляные валы представляют собой препятствия, сдерживающие поток воды на части русла. В некоторых случаях через 10 и более лет после того, как бобры оставили поселение, они возвращались и использовали сохранившиеся остатки таких плотин для строительства новых.



Рис. 14. Плотина типа garflow (с прорывом), среднее течение р. Сеха (слева) и underflow (нижнего потока), р. Понга, поселение 4/9 (справа). Фото В.А. Зайцева.



Рис. 15. Следы плотин (trackflow dam): заросшая (слева) и с намывом песка и ила (справа) на р. Сеха. Фото В.А. Зайцева.

На некоторых участках внутри обитаемых поселений встречены каскады плотин разного возраста, включающие 1–2 свежие (overflow, реже garflow). Эти плотины постоянно или эпизодически подновлялись бобрами. В каскад могли входить и старые плотины (underflow, throughflow), незначительно повышающие уровень воды в каскаде. Расстояния между плотинами в таких каскадах составили 240 м ($C_v=49,8\%$; $n=10$). В русловых поселениях варианта 2.А встречались плотины всех типов. Зброшенные русловые поселения на большом протяжении русла реки с весны до осени бобры посещали регулярно, нередко ремонтируя и плотины garflow. На участке русла р. Сеха длиной 8,5 км в 2016–2017 гг. летом в разных местах, используемых бобрами, была встречена всего одна плотина overflow, одна – garflow. Остальные 7 были представлены типами underflow и throughflow. Встречали и плотины trackflow.

В поселениях варианта 2.Б, уже через 1 год после сокращения численности или ухода всех бобров, уровень воды в пруду и площадь подтопления зна-

чительно снижались, а через несколько лет на месте прудов формировались бобровые луга. Так, между старым, но еще используемым поселением 1/2 и долговременными поселениями 1/5 и 1/6 (рис. 16), по пойме р. Сеха тянулись бобровые злаково-осоковые и хвощовые луга общей протяженностью 1,8 км.



Рис. 16. Пойма р. Сеха между поселениями бобров 1/2 и 1/5 в 2017 г. Слева – канал со следами перекрытия русла бобром; справа – подтопленный луг и канал с маркировочной площадкой. Фото В.А. Зайцева.

Средняя продолжительность существования бобровых поселений, по нашим данным, на кологривском кластере составила 5,5 года. При этом некоторые русловые поселения, а также на заболоченных участках с устройством новых плотин и смещением жилищ существуют несколько больший период – до 7–8 лет и дольше. Весь период наблюдений (2009–2018 гг.) существовали поселения на реке Сехе (1/4 и др.) и Чёрной (2/2). В Мантуровском районе поселения бобров существовали до 7–10 лет, но на мелиоративных каналах, а также на ручьях с U-образным руслом несколько короче: не более 3–5 лет (Синицын, 1992; Синицын, Русанов, 1989).

Изменения численности

В Кологривский район, по сведениям жителей, охотников, бобр был завезен в начале 1950-х гг. Несколько особей были выпущены в верховьях р. Княжая (вне современного заповедника), где был организован бобровый заказник. Не исключено его появление в районе и из мест других выпусков. К 1985 г. бобр начал распространяться по другим рекам района. В период организации заповедника в 1990–2000 гг. этот вид заселял уже все исследуемые нами территории, включая водоемы двух кластеров будущего заповедника «Кологривский лес». В начале 1980-х гг. присутствие бобра было отмечено нами на всех малых реках Мантуровского и Макарьевского районов. Обустроенные поселения бобра с норами и хатками встречались не только по основным и малым рекам, но и на многих мелких ручьях и в их заболоченных поймах. В 2000-х гг. в период создания заповедника мы регистрировали уже немало оставленных в засушливые годы поселений в истоках рек и ручьев в Кологривском районе. Резуль-

таты обследования территории вместе с данными опросов местных жителей позволяют констатировать широкое распространение бобра по территории Кологривского района и заповедника к 1990-м гг., а также дальнейшую фазу более медленного увеличения и стабилизации численности, что согласуется с общим направлением изменения численности вида в Костромской области.

Данные учетов околоводных зверей в заповеднике, проводимых на части русел рек, показывают увеличение числа регистрируемых плотин, созданных бобром. При подсчете как свежих, подновляемых в год учета плотин, так и заброшенных на 30 км учета в 2014 г. приходилось 19 плотин, а в 2017 г. – 23. В эти же годы на тех же маршрутах было учтено 76 и 92 бобра.

В 2017 г. из 47 учтённых поселений, по нашим данным, 28,3% составили мощные поселения, 47,8% – средней силы, 10,9% – слабые, 13,0% – нежилые. Наиболее мощные поселения бобров размещались на очень небольших боковых притоках малых рек и на заболоченных участках. Руслу малых рек бобры использовали неравномерно, лишь в некоторых местах формируя компактные плотные поселения. Это может также свидетельствовать об относительной стабилизации численности в последние годы. По данным наших учетов современную численность бобра на кологривском кластере можно оценить в 250–350 особей.

Кормодобывание и состояние кормовых ресурсов

В период вселения бобров естественные растительные сообщества на территории заповедника в большинстве своем были представлены ельниками разного характера и осинниками. На вырубках и гарях восстанавливались молодняки – обычно березняки с участием осины и ели по правобережью р. Унжа и березняки с осинкой, сосной и елью на левобережье. К моменту создания заповедника и в настоящее время лесные площади представлены во многом молодняками и средневозрастными древостоями. Участки спелых лесов в настоящее время немногочисленны и представлены ельниками сложного породного состава на правобережье р. Унжа и сосновыми лесами, сосняками с елью и ельниками по депрессиям рельефа на ее левобережье. Фрагменты полос водоохранных спелых лесов особенно сохранились вдоль рек Сеха, Понга, Лондушка, Пумина.

Крупные и средние по размеру бобровые поселения обычно приурочены к участкам рек, ручьев и заболоченных мест с лесами, в которых повышена доля лиственных деревьев и кустарников. В 60% таких поселений по берегам водотоков произрастали березово-осиновые леса, преимущественно до стадии приспевания, с участием ели, сосны и других пород. На площади остальных поселений на кологривском участке преобладали ельники с березой, осинкой.

Мы попытались охарактеризовать соотношение древесных и кустарниковых пород в пригодных для бобра местообитаниях мантуровского кластера заповедника, но до прихода бобра. Для этого на 24 площадках, заложенных в недавно возникших поселениях бобров, подсчитали количество стволов деревьев и кустарников любого диаметра. Из 1916 стволов 44,2% составляли березы, 10,5% – осины, 14,4% – ивы *Salix sp.*, 8,9% – ольха серая *Alnus incana*, 5,5% – ель *Picea fennica*, 5,2% – рябина *Sorbus aucuparia*, 4,3% – черемуха *Prunus padus*, 4,1% – липа *Tilia cordata*, 2,9% – сосна.

Достаточно полный состав видов растений, поедаемых бобром в заповеднике, пока не известен. Из более чем 300 видов, обнаруженных в пище бобра (Дежкин и др., 1986; Балодис, 1990 и др.), значительную долю составляют травянистые растения, которые бобры используют во все сезоны года. В осенние и зимние месяцы в рационе бобра преобладали древесные породы и кустарники, с которых звери объедают в основном молодые побеги и свежую кору. В летний период из травянистых растений среди поедей бобра в заповеднике наиболее часто регистрируют таволгу вязолистную *Filipéndula ulmária*, малину *Rúbus idáeus*, дудник *Angélica sp.*, сныть *Aegopódium podagrária* и некоторые другие зонтичные (*Umbelliferae*), реже крапиву (*Urtica sp.*). Эти растения обычны по берегам водоемов и на некоторых прилегающих к ним, подтопляемым половодьем лугах. Отмечено также использование листьев и побегов черники *Vaccínium myrtíllus* на участках, где заросли этих кустарничков примыкают к воде. Среди водных и околоводных видов в бобровом рационе отмечены хвощ приречный *Equisétum fluviatile*, представители осоковых (*Cyperáceae*), тростник (*Phragmites sp.*), калужница *Cáltha palústris*, кувшинка *Nymphaea alba*, кубышка *Núphar lútea*, рдест плавающий *Potamogéton nárans*. Поедание последних трех видов выявлено на старицах р. Унжа, где эти растения многочисленны (рис. 17).

При использовании травянистых растений в пищу в период вегетации бобры прокладывали протяженные тропы. Так, в 2000-х гг. тропы и желоба к зарослям таволги и другим травянистым растениям на приречных лугах в низинах от берега р. Каство достигали длины 20–65 м. На 3,5 км берега были встречены 153 тропы и желоба, по которым звери преодолевали возвышение берега, переходя в низину, достигали зарослей таволги и вытаптывали в них площадки размером до 5–8 м². На р. Понга бобры обычно уходили на крутой берег с лугами, заросшими зонтичными и разнотравьем до 5–10 м от берега, на р. Сеха отходили от русла почти на 30 м.



Рис. 17. Бобровая тропа и поеди в зарослях хвоща у зарастающей части озера-старицы р. Унжа. Фото Н.В. Киселева.

Среди поедей древесных растений достаточно обычны несколько видов ив (трехтычинковая – *Salix triandra*, русская – *S. viminalis*, побегошерстистая – *S. gmelinii* и др.), осина, березы (пушистая – *Bétula pubéscens* и бородавчатая – *B. péndula*), черемуха, рябина, ольха серая, липа мелколистная, сосна, ель, пихта, реже встречается клен. Отмечены также черная смородина *Ribes nígrum* и (данные Н.В. Киселева) свидина белая *Swida alba*. Наибольшее число погрызов, регистрируемых на площадках учета, на мантуровском участке в 2009–2010 гг. приходилось на ивы (25,7% от 672), осину – 24,9% и березы – 19,1%. Погрызы других видов встречались реже: 8,2% – рябины, 7,3% – черемухи, 5,7% – ели, 4,9% – ольхи серой, 1,8% – сосны, 0,9% – свидины белой (не часто встречающейся в бобровых местообитаниях), 0,7% – липы, 0,5% – смородины черной, 0,3% – пихты. Основу питания древесными кормами (85–86%) составляли стволы ив, осины, березы, рябины и черемухи. Среди них 50–51% составили осина и ивы.

На малых водоемах, которые бобры недавно начали осваивать, в прибрежном лесу процент ив и осины среди погрызов достигал 38% и 36%, соответственно. При этом береза (12%) и другие деревья использовались существенно меньше.

Данные соотношения характеризуют предпочтения бобра в использовании древесных и кустарниковых кормов, которые зависят от состава древостоев в местообитаниях. На конкретных участках и, вероятно, в каждый период времени доля того или иного вида в бобровых погрызах может немного меняться при сохранении основных предпочтений. Так, например, по данным Новоселовой (2004), проводившей исследования в Мантуровском районе, на бобровых лесосеках 96,2% погрызов приходилось на 4 породы: осину, иву, березы и липу, среди них на осину – 67,2%. К середине сентября осина составила 40% от всех поедей, ива 45% и 15% – береза (Новоселова, 2004).

Высокая доля осины отмечена нами осенью 2000 и 2001 гг. на бобровых лесосеках в мелколесье вдоль берега р. Хмелевка. На пологом берегу погрызы осин диаметром до 12–14 см составили 83% от 237 поврежденных деревьев, на некоторых участках осины были почти полностью вывалены. Однако в пойме реки явно преобладали погрызы обычной здесь ивы.

Средний диаметр деревьев, используемых бобром, на уровне погрызов на р. Кастово, Иванчиха составил для осины 11 см, березы – 8,3 см, ивы – 4 см, ольхи серой – 3,8 см, рябины – 3,7 см, черемухи – 3,4 см, ели – 3 см, пихты – 2,5 см, свидины белой – 2 см. Столь небольшой диаметр в значительной мере связан с произрастанием по берегам молодняков и подроста. В береговых зарослях у рек были многочисленны погрызы побегов ивы диаметром 1 см. Часть крупных берез, осин с опробковевшей корой, елей не имели следов погрызов. Сходную толщину подгрызаемых бобрами деревьев отмечает, например, Балодис (1990) – 12 см.



Рис. 18. Погрызы осины диаметром 32 см на берегу р. Сеха (поселение 1/7) (слева, фото В.А. Зайцева) и погрызенная опробковевшая кора осины (справа, фото Н.В. Киселева).

В поселениях, окаймленных по берегам спелым и приспевающим лесом, по нашим данным, диаметр поврежденных стволов достигает больших размеров – до 37–50 см (рис. 18, 19). В июне 2013 г. в поселении 1/8 на р. Сеха в ельнике с участием берёзы и осины бобрами были повреждены преимущественно берёзы. Диаметр ствола на уровне погрызов составил $36,8 \pm 4,0$ см ($C_v = 43\%$), при среднем диаметре ствола $30,0 \pm 3,0$ см ($C_v = 42\%$). В поселении 1/4 в осиннике с участием ели и берёзы погрызенными оказались в основном осины (93% повреждённых деревьев) с диаметром на уровне погрызов $38,2 \pm 5,4$ см ($C_v = 50,8\%$). В поселении 3/1 на реке Лондушка в июне 2013 г. в ельнике с участием осины и берёзы из всех повреждённых стволов 95% составляли осины, 5% – берёзы. Диаметр деревьев на уровне погрызов составил $41,0 \pm 2,5$ см ($C_v = 22,3\%$).



Рис. 19. Погрызы осины с диаметром до 50 см на берегу р. Сеха в июне 2010 г. Фото М.В. Сиротиной.

Выбор стволов определенного диаметра, однако, не маскирует общего видового предпочтения в использовании корма. Явное преобладание в древостое березы, в том числе большое количество молодняка, не связано с относительным обилием ее среди погрызов бобра (рис. 20, слева). Если по берегам рек Кастово, Иванчиха и других ива использовалась бобром на 68% от общего числа стволов, осина на 89%, рябина на 52%, черемуха на 56%, то березу бобр грыз значительно реже – в 17%, ольху – 19%. В поселениях, впервые заселенных бобрами, процент использования ивы и осины был еще больше, в то время как береза подгрызалась также нечасто (рис. 20, справа).

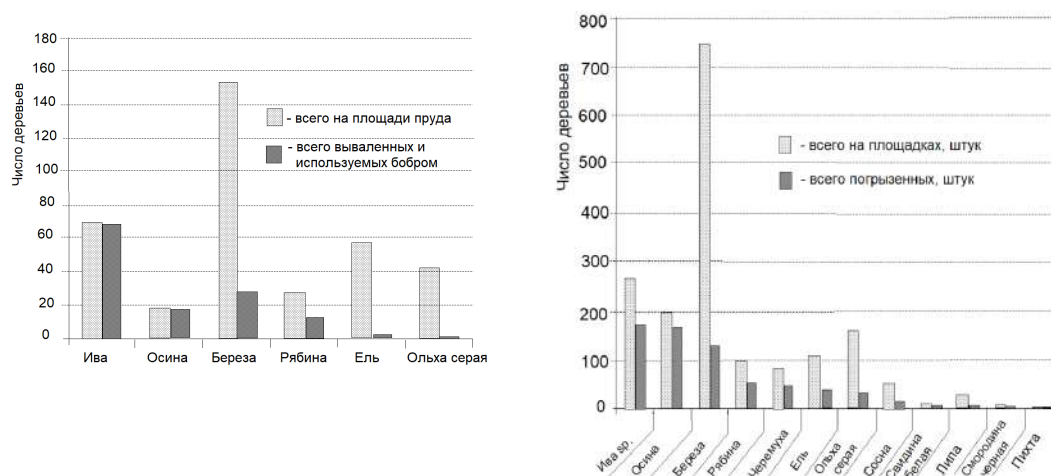


Рис. 20. Общее число деревьев и кустарников разных видов и число их погрызов на площадках учета мантуровского кластера заповедника и в охранной зоне в 2009 и 2010 гг. (слева). То же, но в пределах впервые заселенного поселения на ручье Березовый (справа).

Таким образом, береза и ольха серая – наименее предпочитаемые виды корма среди других лиственных деревьев. Избирательное использование бобрами осины и ивы приводит к тому, что через нескольких циклов заселения, из приречных местообитаний исчезают осинники, а из древостоев осины. Такая ситуация наблюдается в настоящее время в обоих кластерах заповедника. На большинстве изученных территорий кологривского кластера осины в подросте нет. Бобры активнее использовали березу, липу, а также и быстро возобновляющуюся иву.

Повреждения хвойных деревьев незначительны (рис. 21). В некоторых случаях более существенно повреждалась пихта, иногда сваленная бобрами, как и небольшие елочки и сосенки диаметром до 3–3,5 см, поваленные в местах с небольшим количеством лиственных деревьев. Многие погрызы на елях и соснах бобры подновляли в течение нескольких лет, что позволяет трактовать часть этих следов деятельности в качестве специфических меток. Подобные метки-закусы отмечены на средних и крупных березах. На части осин с опробковевшей корой, а также на елях и соснах была обгрызена только кора.



Рис. 21. Погрызы бобра на стволах ели (левый снимок), сосны (средний) и пихты (правый). Фото Н.В. Киселева.

Стволы деревьев, используемые в пищу, бобры нередко обгрызали на месте их повала, но обычно перетаскивали по тропе в водоем (рис. 22). Обгрызая стволы осин и реже берез, звери нередко разделяли их на фрагменты. Некоторые из них оказывались воткнуты одним концом в почву. Затем бобры обгрызали верхний фрагмент ствола. И так использовали весь ствол дерева. В изображенном на рис. 23 случае несколько чурбачков располагались у края прудовой плотины.



Рис. 22. Бобровая лесосека в осиновом лесу (25 квартал кологривского кластера) (слева, фото М.В. Сиротиной) и «обработанный» бобром фрагмент ствола осины в реке (справа, фото Н.В. Киселева).



Рис. 23. «Чурбашики» осины, воткнутые одним концом в землю у плотины. Фото Н.В. Киселева.

Изъятие бобрами видов древесного корма в разных местообитаниях характеризуют данные учета, согласно которым на болотах и вдоль мелиоративных каналов в охранной зоне мантуровского кластера звери подгрызали 36,5% деревьев и кустарников, на малых лесных реках – 33,2%, на озерах-старницах р. Унжа, окаймленных лугами, – 63,3%. Это обусловлено небольшим количеством древесно-кустарниковых кормов по берегам стариц по сравнению с лесными площадями, с более быстрым восстановлением ивы, устойчивой к стравливанию. Ивы, произрастающие на заболоченных площадях, подгрызались бобром заметно реже, предпочитались осина, рябина и черемуха.

На месте поваленных древостоев, в образующихся окнах развивается молодая поросль светолюбивых лиственных пород (осина, береза, ива), на возвышенных берегах также ели и сосны, на части поселений – участки травянистой растительности. Количество побегов значительно увеличивается в поймах рек и ручьев. Так, по данным 1998–2002 гг., в пойме р. Кастово на мантуровском участке биомасса побегов достигала 480 г на 1 м² кустарника ивы, всего на 1 га поймы приходилось от 32 кг до почти 100 кг воздушно-сухой биомассы побегов кустарника и подроста лиственных деревьев (Зайцев, 2006).

В результате медленного восстановления древесных кормов, активно используемых бобром в зимний период, в настоящее время наблюдается сокращение трофических ресурсов и существуют ограничения для дальнейшего увеличения численности бобра. Вследствие этого многие старые поселения по руслам рек и ручьев, даже с сохранившимися стволами осин и берез по берегам, посещаются бобрами нерегулярно. Часть бывших поселений исключается из мест обитания бобра на длительный срок. Например, поселение 11/2 на одном из ручьев не функционирует уже минимум 5 лет и посещается бобрами эпизодически.

Экосистемная роль бобра. Изменения местообитаний в результате их деятельности

М.Г. Синицын и А.В. Русанов (1989), изучавшие бобра на прилегающих к заповеднику территориях Мантуровского района в 1980–1990-х гг., сделали заключение о воздействии этого вида на весь природно-территориальный

комплекс и особенно на околородные экосистемы. Данное заключение согласуется с выводами многих авторов, изучавших бобра в других географических регионах (Фадеев, 1966; Дежкин и др., 1986; Балодис, 1990; Большов, Синицын, 1992; 2000; Федоров, 2003; Горшков, 2004; Пашенко, 2005; Подшиваев, 2009; Алейников, 2010; Завьялов, 2013, 2015 и др.).

Из всего разнообразия средообразующей деятельности бобров и ее последствий в настоящее время нами изучается: а) строительная, в т.ч. роющая деятельность – сооружение нор, хаток, каналов, желобов, плотин; б) влияние деятельности бобра на растительный покров прибрежной полосы, образование площадей подтопления и соответствующее изменение состава и структуры растительности; в) изменения состояния водоемов и прибрежной полосы, химических свойств воды в бобровых водоемах и почв на подтопленных участках; г) изменение в структуре зоопланктона водоемов (состав и соотношение видов); д) изменение трофических цепей крупных хищников (бобр как жертва); е) формирование местообитаний для некоторых видов позвоночных животных.

Строительная деятельность бобров

Жилища (норы и хатки). На территории колоривского кластера глубина врезки речных долин составляет от 7–10 до 25 м (Летопись природы, 2009). У рек Лондушка, Сеха и Понга можно выделить два уровня надпойменных террас, которые располагаются на высотах 3,5–5 и 5–7 м над урезом воды. Достаточная высота берегов основных малых рек заповедника позволяет бобрам большинства поселений (79%) строить жилища только в виде нор. Норы представляют собой сложные подземные сооружения, уходящие в берег до 7–8 м от входа. Норы имеют до 4–5 входов, ширина которых иногда достигает 70 см (рис. 24). В такие норы может свободно проникнуть взрослый человек. По данным обследований, в жилых камерах нор высота свода достигала 70–80 см, а подстилка была представлена остатками трав, листьями и древесными фрагментами. Кровля нежилых нор может обрушиваться, что ведёт к образованию промоин длиной до 12 и глубиной до 1,5 м.



Рис. 24. Входы в жилые норы бобра в поселении 1/3 в 2016 г. (слева, фото М.В. Сиротиной) и в поселении на реке Иванчихе на мантуровском кластере в 2018 г. (справа, фото А.Р. Меркурьевой).

Долины многочисленных притоков малых рек заповедника имеют трапециевидный корытообразный профиль с нечёткими тыловыми швами и бровками. Поднимаясь выше по течению самых малых и незначительных рек и ручьёв, можно наблюдать, что их поперечный профиль становится U-образным или желобообразным, после чего эрозионная форма переходит в ложбину без постоянного водотока, которая в верховьях расширяется, выполаживается и часто становится заболоченной (Летопись природы, 2009). На такого рода водотоках располагаются преимущественно плотины прудового типа, наблюдаются широкие разливы, берега здесь значительно ниже, чем в долинах малых рек, и бобры вынуждены устраивать жилища в виде хаток и полухаток. Жилища такого типа встречаются на кологривском кластере заповедника в 21,3% поселений (всего 9 хаток и 3 полухатки). В менее обводненном мантуровском кластере хатки отмечены в четырех поселениях (15,3%).

В большинстве поселений бобры устраивали по одной хатке, но в поселении 11/1 в охранной зоне заповедника были обнаружены одна хатка и 2 полухатки, а в поселении 15/2 – хатка и полухатка. Высота полухаток в поселении 11/1 составила 0,5 и 0,7 м, при диаметре 4,45 и 5,12 м, соответственно, высота хатки – 0,96, при диаметре 4,05 м (рис. 25, 26, фото 44). Средняя высота хаток в заповеднике составила $1,31 \pm 0,15$ м, $C_v = 38\%$, $n=9$, средний диаметр основания хатки – $4,78 \pm 0,64$ м, $C_v = 38\%$, $n=9$. Максимальные размеры хатки, отмеченные нами на исследованной территории: 2 м по высоте и 7,5 м в диаметре – в поселении 5/3 на речке Талице.

Отмечены хатки, построенные бобрами на заболоченных участках вдоль дороги и в придорожной канаве (поселения 15/1, 15/2).

Хатки и полухатки на 80–90% состоят из веток и стволов деревьев небольшого диаметра, преимущественно это осина и берёза, есть включения ольхи и пихты. Однако в одном из поселений на ручье – притоке р. Сеха, хатка почти на 80% состояла из грунта (фото 44). Кроме того, в качестве строительного материала бобры использовали длинные волокна луба осины (фото 45).



Рис. 25. Полухатка и хатка в поселении 11/1 в 2017 г. Фото М.В. Сиротиной.



Рис. 26. Хатка на реке Робля (поселение 7/1) в 2017 г. Фото М.В. Сиротиной.

Плотины. За период исследований до 2017 г. в кологривском кластере нами учтено 56 плотин. На территории заповедника в узких участках речных долин отмечены бобровые плотины руслового типа. Средняя длина таких плотин в начале XXI в. составляла 5–7 м, максимальная – около 18 м, ширина у основания 1,2–1,8 м, по гребню 0,5–0,8 м. Перепад уровней воды составлял от 0,7 до 1,2 м (Летопись природы, 2009). В 2017 г. средняя длина таких плотин составила $7,73 \pm 1,27$ м, $C_v = 57\%$, ширина гребня плотины $0,9 \pm 0,07$ м, $C_v = 28\%$. В настоящее время такие плотины встречаются на некоторых участках рек Волюх, Нелка, Сеха, Понга, Лондушка, Кастово, Иванчиха (рис. 27).



Рис. 27. Плотина руслового типа на реке Волюх (поселение 8/3). Фото Л.В. Мурадовой.

Наиболее распространён в заповеднике пойменный (прудовый) тип плотин. Такие плотины имеют большие размеры, могут быть многосекционными и формировать каскады запруд (встречаются, как правило, на незначительных реках Робля, Талица, Чёрная, на безымянных ручьях, на некоторых участках рек Сеха, Лондушка). Так, например, в поселении 10/1 серия прудов, образовавшихся при запруживании ручья вдоль бывшей узкоколейной дороги, поддерживалась тремя плотинами длиной 3, 20 и 30 метров (рис. 28).



Рис. 28. Плотины на безымянном ручье (поселение 10/1). Фото М.В. Сиротиной.

Широкий разлив на речке Робля (поселение 7/1) сформирован тремя плотинами 4 м, 4,5 м и 151 м. Ширина плотин около метра, высота гребня составляет 0,4 м, 1 м и 1 м, соответственно. Наиболее протяженная плотина, длина которой составила 200 м, ширина 1 м, высота гребня – 1,5 м, была обнаружена нами на небольшой речке Талице (поселение 5/2). Тело плотин обычно содержит от 50 до 80% грунтовой массы и от 20 до 50% древесной, представленной осинкой, берёзой с включениями ивы и ели. Средняя длина плотин в заповеднике составляет $19,22 \pm 6,14$ м, ширина гребня $0,99 \pm 0,11$ м, $C_v = 11\%$ ($n=390$), высота гребня – $0,89 \pm 0,13$ м, $C_v = 67\%$ ($n=39$). На одно поселение заповедника к 2013–2017 гг. приходилось 1,2 плотины, которые отмечены в 79% поселений. Среднее расстояние между плотинами на обследованных участках русла в 2016–2017 гг. по р. Сеха – 620 м ($C_v = 3,3\%$; $n = 11$; 1,1 на км); Лондушка – 450 м ($C_v = 85,2\%$; $n=7$). В 2017 г. на 1 км русла рек заповедника приходилось 0,53 плотины. В среднем течении р. Каство вблизи мантуровского кластера данный показатель в 2000 г. составил одну плотину на 1 км.

Пруды. В результате строительства плотин образуются зачастую значительные по величине водоёмы – бобровые пруды. Удалось измерить площадь 39 прудов. Самые большие из них (более 5 га) сформировались в поселении 11/1 в охранной зоне заповедника. На реке Талица образовался пруд размером 1,5

га, на реке Робля – 1,8 га, в поселении на безымянном ручье (10/1) с двух сторон от дороги располагаются пруды размером 1,9 га и 0,1 га (рис. 29). Следует отметить, что М.Г. Сеницын (1994) указывал для Ветлужско-Унженского по- лесья максимальный размер прудов 0,47 га. Форма прудов – округлая в 21,42% случаев, вытянутая вдоль русла или придорожных канав (фото 46) в 57,14% случаев и вытянутая поперёк русла в 21,42% случаев.



Рис. 29. Пруд в поселении бобров 10/1 на безымянном ручье. Фото М.В. Сиротиной.

Тропы и каналы. На берегах в бобровом поселении формируется сложная сеть троп, имеющих длину до 70 м и глубину от 3 до 30 см. Если по ним бобры регулярно транспортировали кормовые и строительные материалы, то остается большое количество древесной щепы (рис. 30). Многие тропы соединены с прудом каналами (рис. 31) глубиной до 1 м при ширине 0,6–1,0 м.



Рис. 30. Щепы на тропе в поселении 1/2. Фото М.В. Сиротиной.



Рис. 31. Бобровые каналы в поселениях 1/3 и 1/2 на реке Сеха. Фото М.В. Сиротиной.

Наиболее сложные каналные сети нами отмечены в поселениях в верхнем течении р. Сеха (поселение 1/2) и в поселении 7/1 на р. Робля. Так, в поселении 1/2 общая протяжённость каналной сети составила более 1200 м. Каналы тянулись от бобрового пруда через подтопленные участки с сухостоем, зарослями ивняка и поваленными берёзами к участкам смешанного леса с осиною. В 2017–2018 гг. они также были проложены по низкой пойме этой реки к поселению 1/5.

Система троп и каналов, а также небольших тоннелей, представляющих собой выход из норы на тропу, со временем подвергаются эрозионным процессам, усиливающимся во время половодий и паводков. В результате на территории бобровых поселений формируется своеобразный ячеисто-мелкобугристый микрорельеф.

Влияние деятельности бобра на растительный покров

Размеры зоны прибрежного воздействия бобров. Используемые бобром ресурсы пищи сосредоточены, в основном, в узкой полосе вдоль русел рек и ручьев, прудов. В Мантуровском районе бобр подгрызал деревья и кустарники обычно не далее 13–26 м от уреза воды (Синицын, 1992; Баскин и др., 2004). На участках речных русловых поселений (р. Сеха, Лондушка, Понга, Кастово) вблизи высокого берега бобры выходили к местам погрызов на 1,5–9 м, иногда до 14 м, в том числе и по снегу в феврале и марте 2016 г. В низкой пойме рек и особенно прудов и стариц с подтопленной поймой дальние выходы на кормежку достигали 12–37 м, реже больше. Наименьшие расстояния (до 1,5–6 м) регистрировали на участках ельников, почти лишенных лиственных по-

род. Так, от пруда поселения 7/1 бобры уходили к лесосеке с осиной на 20–27 м, что превышало расстояние обнаружения погрызов на остальной части водоема в два-четыре раза (6–10 м). Наибольшие расстояния расположения погрызов отмечены на р. Кастово и составили 65 м.

В заповеднике расстояния, на которые бобр удаляется от воды для сбора корма, прежде всего древесного, ограничены хищничеством волка. Многие боброведы (Кудряшов, 1975; Сеницын, 1992; Баскин и др., 2004; Новоселова, 2008) отмечали, что повышение уровня воды плотинами расширяет зону доступности пищевых растений. Однако это справедливо для поселений, занимающих низкие поймы рек и ручьев, заболоченные участки. Плотины на малых реках с обрывистыми берегами, в основном, только увеличивали глубину водотока.

Влияние подтопления на состояние растительного покрова. Более чем в половине поселений на кологривском кластере, в том числе на всех ручьевых поселениях, наблюдалось формирование прудов. При этом затоплялись в основном низкобонитетные березовые леса с осинкой, ольхой серой, елью, сосной, фрагментами ельника в пойме на переувлажненных почвах. Осинники прямому затоплению не подвергаются, так как они не формируются в таких условиях.

Уже на второй год подтопление приводило к постепенному усыханию вначале ели и сосны, до 46% которых начало засыхать в первый год после подтопления, затем и лиственных деревьев.

Сухостой ели и березы продолжали стоять и через десять лет после ухода бобров. Часть елей вываливалась при действии ветра, как и на бобровых лесосеках. Верхняя часть таких прудов после ухода бобров и падения уровня воды наряду с *Filipendula ulmaria*, *Festuca rubra* на заболоченных участках и *Phalaroides arundinacea* и *Angelica sylvestris* в пойме, зарастала куртинами ив, ольхой и порослью березы. На части прежних прудов с подтоплением и сохраняющимися каналами долгое время доминируют травянистые сообщества (рис. 32): хвощевники, осоковые, тростниковые с камышом, на сухих участках со злаками, разнотравные.



Рис. 32. Развитие травянистых сообществ на брошенных прудах в поселениях бобра. Слева – спущенный пруд в поселении 13/1 с остатками сухостоя берез и валежом ели в июне 2018 г. Фото О.Н. Ситниковой. Справа – травянистые сообщества на месте пруда в бассейне р. Робля в 2017 г. Фото В.А. Зайцева.

Вдоль русловых речных поселений, особенно варианта 2.А кологривского кластера, повышение уровня воды затрагивало меньшую прибрежную полосу. На участках малых рек мантуровского кластера, занятых после затопления бобрами луговой пойменной растительностью, позже формируется болотная осоково-тростниковая, осоковая или разнотравно-осоковая (Синицын, Русанов, 1989).

Восстановление древесной растительности на месте бобровых лесосек

Из состава древостоя прибрежных ельников разного возраста, березняков и осинников первой выбывала осина и постепенно берёза, формировалась также полоса зарослей ольхи и ивы. В прибрежных спелых и приспевающих лесах бобры валили вначале лишь часть крупных деревьев. Использование оставшейся части лиственных пород растягивалось на десятилетия. Многие стволы с погрызами стоят еще несколько лет, продолжая вегетировать. Бобры оставляли на месте своих рубок свыше 65%, а на некоторых участках до 90% стволов осин и особенно берез большого диаметра (10 см и больше) (рис. 33).



Рис. 33. Бобровая лесосека в осиновом лесу (25 квартал кологривского кластера). Фото М.В. Сиротиной.

На месте поваленных деревьев, в образующихся окнах развивается молодая поросль светолюбивых лиственных пород (осина, береза, ива), на возвышенных берегах также ели и сосны, на части поселений – участки травянистой растительности. Однако изъятие лиственных деревьев, дополняемое ветровалом и засыханием подтопленных стволов, затягивает период восстановления леса на десятилетия.

В 1999–2010 гг. в мантуровском кластере заповедника и в охранной зоне мы исследовали способность порослевого возобновления подгрызенных бобром деревьев. Через 3–7 лет после перегрызания из 1020 осиновых пней возобновлялись стволовой порослью только 11,3%; из 410 березовых пней возобновление отмечено для 25,2%; из 616 ольховых пней – для 53%; из 123 пней рябины – 57%; из 607 пней ивы для 56%. Тем не менее, число побегов на пнях

осины достигало 5–13 штук, березы – 14–17. Наибольшая длина побегов была характерна для ивы (средний прирост 23 см за вегетативный период) и березы (до 25 см). Ивы, дающие многочисленные побеги, быстрее восстанавливают трофические ресурсы бобра, однако, для достижения размеров, которые бобры обычно используют в пищу, проходит 2–5 лет. Ивы, поврежденные бобрами на площади подтопления, нередко засыхали.

Поскольку периоды использования бобрами поселений и повторного их заселения зависят от ресурсов местообитания, то в условиях заповедника интервал для повторного заселения многих участков составляет не менее 6–8 лет. Тем не менее, на малых реках, особенно в бесснежный период года, бобры уже несколько десятилетий используют многие участки русел, оставляя в разных местах погрызы стволов разного диаметра.

Некоторые экосистемные последствия деятельности бобра

Состояние водоемов и прибрежной полосы. Боровые плотины, как функционирующие, так и оставленные, меняют гидрологический режим водоемов. Плотины действуют в качестве фильтра для механических частиц, в том числе осенью многочисленных опавших листьев деревьев (рис. 34). Намокая, листья осаждаются на дно водоема, увеличивая содержание донной органики. В запрудах осаждаются ил, взвешенный в воде и принесенный из верхней части водотока. Значительное количество биомассы, особенно на обширных прудах ручьевых поселений поступает в водоемы с поваленными в воду стволами деревьев, дополнительно влияющими на уменьшение скорости течения. В половодье разлагающаяся биомасса и ил осаждаются по берегам с низкой поймой, что способствует формированию плодородных почв. В весеннее половодье талые воды стекают через поймы сравнительно медленно, не размывая берегов. На площадях старых спущенных прудов развивается богатая травянистая, а затем и древесная растительность. Подобные следствия влияния деятельности бобра характерны для разных регионов (Дёжкин и др., 1986; Балодис, 1990 и др.).



Рис. 34. Одна из старых плотин в поселении 1/7 на р. Сеха (2013 г.), действующая как фильтр для опавших листьев деревьев. Фото В.А. Зайцева.

Рельеф. Роющая деятельность бобра также оказывает значительное влияние на состояние берегов водоемов заповедника. На некоторых участках мантуровского кластера создание каналов, желобов, нор, и после их оставления — осыпание, обваливание грунта, приводят к почти полному исчезновению почвенного покрова (Синицын, Русанов, 1989). Используя одни и те же тропы, кормовые площадки и столики, бобры разрушают верхние горизонты почвы и уплотняют почвенный покров (рис. 35). Каналы дополнительно способствуют подтоплению поверхностными водами, повышению уровня грунтовых вод в окружающих основное русло реки или ручья местообитаниях. На каналах происходит сползание пластов почвы в воду, расширение русла и выполаживание берегов.



Рис. 35. Слева — уплотнение и разрушение почвенного покрова на одной из троп бобра, справа — оползни берега р. Пумина на мантуровском участке (2010 г.). Фото Н.В. Киселева.

Многочисленные норы на участках с крутыми берегами также нередко приводят к оползням и выполаживанию береговой зоны (рис. 35). Известно, что норы выполняют и дренажные функции, меняют температурный режим почв (Завьялов и др., 2005).

Гидрохимические особенности вод. В процессе изучения гидрохимических показателей малых рек кологривского кластера (Сиротина, 2017) часть исследований проводилась на зоогенно-трансформированных участках водотоков. В частности, было отмечено, что водородный показатель воды рек (рН) варьирует в диапазоне 5,82–9,14, его значения изменяются в разные сезоны года и при продвижении от истока к устью. За время исследований наиболее кислые воды наблюдались в весенний период, что связано с активным таянием снежного покрова, интенсивным половодьем и поступлением кислых вод с заболоченных верховий. В летний период и в начале осени значения рН повышаются

в связи с функционированием фитопланктонных сообществ, использующих гидрокарбонат-ионы в качестве источника углерода в процессе фотосинтеза, что вызывает подщелачивание среды. Так, в 2014 г. до образования бобрового пруда в верхнем течении реки Сехи значения рН составили 5,82 (слабокислые воды), а в сентябре в образовавшемся пруду – 8,35 (слабощелочные). Летом 2015 г. значения рН в этом пруду характеризовали воды как нейтральные (6,53).

Летом 2017 г. значения рН в бобровых прудах на территории заповедника изменялись в диапазоне 6,1–6,9 – от слабокислых до нейтральных значений. В сентябре 2017 г. значения водородного показателя бобровых прудов несколько сдвинулись в сторону щелочных и составили диапазон 7,1–8,0 – от нейтральных до слабощелочных.

Воды малых рек кологривского кластера заповедника обладают особенностями, связанными с болотным питанием и поступлением с водосбора вод, содержащих большое количество гуминовых веществ и железоорганических комплексов. По этой причине в водах малых рек наблюдается значительное превышение ПДК по железу (до 32,5 ПДК). По сходным механизмам с железом, в воды рек поступает марганец, который накапливается в почвах, развитых на основных породах и богатых соединениями железа или органическим веществом. По марганцу отмечено 4-кратное превышение ПДК. Поступление меди в малые реки заповедника связано с вымыванием этого элемента из аллювиальных почв пойм, где она содержится в гумусово-аккумулятивных и торфяных горизонтах. Особенно активно процесс вымывания меди идёт в кислых условиях, при рН менее 4,5, поэтому воды заболоченных участков содержат значительные концентрации меди (превышение ПДК до 60 раз). Аллювиальные почвы, имеющие кислую реакцию, стимулируют переход фтора из малоподвижных соединений в легкорастворимые флюориды, вымываемые грунтовыми и речными водами. В связи с этим все малые реки кологривского участка заповедника имеют повышенное содержание фторидов, нами наблюдалось превышение ПДК по этим веществам для рыбохозяйственных водоёмов (Нормативы..., 2010) в 2,0–9,4 раза. Таким образом, в водах малых рек заповедника отмечено высокое превышение ПДК по меди и железу и немного меньшее по фторидам и марганцу.

Аналогичная картина наблюдалась в бобровых прудах на зоогенно-трансформированных участках малых рек и ручьев. Так, в бобровом пруду в верхнем течении р. Сехи в сентябре 2014 г. наблюдалось превышение ПДК по фторидам в 3,8 раза (0,19 мг/дм³), по железу – в 4 раза (0,4 мг/дм³), в июне 2015 г. – по фторидам в 5,6 раза (0,28 мг/дм³), по меди – в 18 раз (0,018 мг/дм³), по железу – в 13,3 раза (1,33 мг/дм³).

В июне 2017 г. в воде бобрового пруда в верхнем течении реки Нелка (поселение 9/1) содержание железа превышало предельно допустимые концентрации для рыбохозяйственных водоёмов в 5,3 раза (0,53 мг/дм³), меди – в 3,2 раза (0,0032 мг/дм³), цинка – в 1,7 раза (0,017).

Одновременно зоогенно-трансформированные участки малых рек заповедника имеют особенности, связанные с процессами, вызванными строительной деятельностью бобров и их жизненными отправлениями. Содержание кислорода в бобровых прудах значительно ниже, чем на участках, не подвер-

женных влиянию зоогенного фактора. Так, содержание кислорода в сентябре 2014 г. в бобровом пруду в верхнем течении реки Сехи составило 4,07 мг/дм³, что в 1,8 раза ниже, чем на проточном участке верхнего течения этой реки (7,36 мг/дм³). Это связано как со значительным ослаблением течения на зоогенно-трансформированном участке, так и с большим прогреванием воды в пруду, что вызывает снижение растворимости кислорода.

Аммонийный азот в водотоки, не подвергающиеся антропогенному прессу, поступает из почв водосбора, где он содержится в составе гумуса, но также аммонийный азот образуется в результате биохимической деградации белковых веществ, мочевины и свидетельствует о свежем органическом загрязнении (Сибатуллин, Шарафутдинов, 2010). В сентябре 2014 г. концентрация аммонийного азота в воде малых рек находилась в пределах 0,13–0,97 мг/дм³. В верхнем участке реки Сехи, верхнем течении р. Чёрной в сентябре 2014 г. наблюдалось превышение ПДК по аммонийному азоту. В июне 2015 г. концентрация аммонийного азота в среднем течении р. Лондушка достигла 1,87 мг/дм³, что составляет 3,74 ПДК, в верхнем течении р. Чёрной – 0,63 мг/дм³ (1,26 ПДК). Следует отметить, что все участки с повышенным содержанием аммонийного азота практически не имели течения и были перегорожены бобровыми плотинами.

Таким образом, воды бобровых прудов сохраняют все особенности водотоков и водоёмов обитаемой территории, их качество неразрывно связано с происхождением малых рек, дренируемыми горизонтами и особенностями водосбора. Одновременно, деятельность бобров накладывает отпечаток на гидрологические и гидрохимические особенности водотоков, приводит к снижению скорости течения, образованию обширных прудовых комплексов, в которых, как правило, наблюдается снижение содержания кислорода и увеличение количества биогенных веществ в воде.

Почвы. Подъем уровня грунтовых вод на площадях бобровых поселений способствует увеличению гидроморфности почв, процессам оглеения и торфонакопления. В Ветлужско-Унженском полесье (р. Кастово, Иванчиха, Пумина и др.) в поймах, где поселения бобра отсутствовали, по нашим данным, преобладали слаборазвитые слоисто-дерновые, дерново-луговые и оподзоленные поемно-подзолистые почвы. На участках, освоенных бобрами, происходит образование аллювиальных лугово-болотных, торфяно- и перегнойно-глеевых почв, слаборазвитых почв болотного ряда. В результате интенсивного илонакопления, в понижениях рельефа формируются иллювиальные, иловато-торфяно-глеевые и иловато-глеевые почвы (Синицын, Русанов, 1989). При повышении уровня грунтовых вод происходит грунтовое оглеение горизонтов почвы, уменьшается микробиологическая активность. Этот процесс затрагивает не только пойму, но и внепойменные комплексы долинных склонов.

Отражается на соответствующих показателях почв заповедника и изменение химического состава вод. В июне 2010 г. получены данные по показателю кислотности почв рН 6 пунктов наблюдений на мантуровском кластере (18 повторностей). Актуальные показатели рН для проб из пойм трех рек изменялись от 4,22 до 6,21, потенциальная кислотность – от 7 мг-экв/100 г до 21,88 мг-экв/100 г. На площадях, подвергшихся влиянию бобра, значения рН

превышали те, которые были взяты на участках без подтопления: по средним значениям в каждом бассейне – 5,82 против 5,12; 4,94 против 4,39; 5,01 против 4,32. Потенциальная кислотность также была меньше на площадях, прежде подтопленных бобровыми прудами: 6,13 против 7,00; 10,50 против 10,94; 11,38 против 21,88, соответственно в каждом бассейне. При этом показатели потенциальной кислотности последней диады цифр получены на участке поймы, откуда бобры давно ушли, и на участке, где они недавно обосновались.

Предварительные результаты анализа указывают, что вследствие деятельности бобра происходит частичная нейтрализация почвы, что связано с увеличением ее гидроморфности. При этом избирательное изъятие осины дополнительно увеличивает гидроморфность почв. Можно также полагать, что после ухода бобров из поселения потенциальная кислотность почв будет увеличиваться.

На оставленных бобрами поселениях обычно значительно меняется мезорельеф береговой зоны, на прудах образуются кочкарники. В целом, деятельность бобра приводит к деградации почв, образованию водно-болотных фитоценозов. Однако полной трансформации почвенного покрова на площади, занятой поселением бобра, не происходит (Синицын, Русанов, 1989) вследствие переложного использования бобром местообитаний.

Влияние бобров на зоопланктон

Средообразующая деятельность бобров оказывает значительное влияние на структуру зоопланктонных сообществ водотоков и водоёмов.

Нами отмечено значительное увеличение видового состава зоопланктона на зоогенно-трансформированных участках рек (в среднем $8,24 \pm 0,53$ видов) по сравнению с участками, не подверженными такому влиянию (в среднем $4,25 \pm 0,31$ видов). Изменяется таксономическая структура зоопланктона: на не зарегулированных участках в составе зоопланктона преобладают науплиальные, копеподитные стадии и взрослые особи представителей подкласса *Copepoda*. В бобровых прудах отмечается преобладание представителей надотряда *Cladocera*, часто его крупных форм: *Polyphemus pediculus* (L.), *Simocephalus vetulus* (O.F.Müller), *Daphnia longispina* (O.F.Müller), *Diaphanosoma brachyurum* (Liévin) и др. Одновременно появляются коловратки, характерные для эвтрофных лимнических систем, в частности, представители рода *Brachionus*.

Создание прудов и других рефугиумов со слабым течением или его отсутствием ведёт к повышению численности и биомассы зоопланктонного сообщества. Так, например, в 2014 г. в верхнем течении реки Сехи (у кордона Северный) зоопланктоценоз был развит слабо. В мае численность зоопланктеров составила 800 экз/м³, биомасса – 0,03 г/м³, летом эти показатели несколько увеличились – до 1600 экз/м³ и 0,07 г/м³, соответственно. В конце лета на этом участке была сооружена бобровая плотина, длина которой составила 6,2 м, высота 0,7–0,8 м (поселение 1/3). Течение реки резко снизилось с 0,37 м/с до 0,05 м/с, образовался бобровый пруд. В сентябре 2014 г. численность зоопланктона составила 5200 экз/м³, биомасса – 0,76 г/м³, что в 3,25 раза выше по численности и в 10,85 раза выше по биомассе по сравнению с летними показателями. Летом 2015 г. численность зоопланктона выросла незначительно (5400 экз/м³), но в 5,51 раза увеличилась биомасса (до 4,19 г/м³) за счёт

массового развития крупного *Polyphemus pediculus*. В залитых водой бобровых каналах численность зоопланктона составила 95200 экз/м³, биомасса — 5,57 г/м³. Здесь доминировали *Daphnia longispina*, часто встречался *Polyphemus pediculus*. В сентябре 2015 г. показатели численности и биомассы зоопланктона в бобровом пруду оставались высокими — 143200 экз/м³ и 5,65 г/м³, соответственно, массовым видом продолжала оставаться *Daphnia longispina*. В июне 2016 г. бобровая плотина продолжала функционировать, и показатели численности и биомассы зоопланктона составили: 15600 экз/м³ и 2,94 г/м³. В 2017 г. бобровая плотина была размыва паводковыми водами, бобры перешли на участок, расположенный ниже по течению реки, а разлившаяся вследствие дождевого паводка Сеха на этом участке приобрела проточность. Эти изменения нашли отражение в количественных показателях зоопланктона. Так, в июне 2017 г. численность зоопланктона на участке отбора проб составила 800 экз/м³, а биомасса — 0,02 г/м³.

Индекс видового разнообразия изученного участка р. Сехи по Шеннону-Уиверу (H'_n) летом 2014 г. составил 0,81, его низкие значения описывают экстремальные условия развития зоопланктона и характерны для водотоков с наличием течения. Осенью 2014 г. индекс видового разнообразия вырос до 2,35, в 2015 г. он изменялся от 1,53 до 1,78, что характерно для эвтрофных водоёмов, летом 2016 г. составил 1,31, а летом 2017 г. — 2,28 (мезотрофные условия).

Индекс сапробности по Пантле и Букку летом 2014 г. составил 1,15, что соответствует олигосапробным условиям, осенью 2014 г. после постройки бобровой плотины и снижения скорости течения реки — 1,90 (β-мезосапробные условия). В 2015 г. значения индекса сапробности достигали 1,98, в 2016 г. — 1,96, а после разрушения плотины в 2017 г. индекс сапробности снизился до 1,52, что уже близко к значениям, характерным для олигосапробных условий в водотоке.

Крупные, сравнительно недавно образовавшиеся бобровые пруды характеризуются сравнительно невысокими количественными показателями зоопланктона, но превышающими аналогичные показатели на незарегулированных участках. Так, численность зоопланктона бобрового пруда (площадью 1,8 га) на р. Робля (5 квартал, поселение 7/1) составила в июне 2017 г. 8600 экз/м³, биомасса — 0,75 г/м³, тогда как на участках, не подверженных влиянию бобров, зоопланктон был развит слабо и в пробах был представлен отдельными экземплярами ювенильных *Copepoda*.

После ухода бобров, как правило, наблюдается снижение биомассы и численности зоопланктона, хотя плотина может ещё удерживать водную массу. Так, биомасса зоопланктона бобрового пруда на безымянном ручье в 25 квартале (поселение 13/1), в июне 2017 г. снизилась в 3,16 раз по сравнению с аналогичным показателем за июнь 2015 г. Одновременно, преобладавшие в 2015 г. *Ceriodaphnia reticulata* (Jurine) и *Daphnia longispina*, сменились копеподитными и науплиальными стадиями представителей *Copepoda* (*Eucyclops serrulatus* (Fischer), *Megacyclops viridis* (Jurine) и коловратками *Keratella cochlearis* (Gosse) и *Euchlanis dilatata* (Ehrenberg).

Таким образом, в созданных бобрами прудах изменяется таксономическая структура зоопланктона, увеличиваются численность и биомасса зоопланктона, а также индексы видового разнообразия и сапробности. Аналогичные ре-

зультаты получены и в других регионах (Завьялов и др., 2005, Крылов, 2005, Крылов, 2012, Завьялов, 2015).

Значение бобра в функционировании зоокомплексов позвоночных животных и формировании их местообитаний

В течение нескольких десятилетий после значительного увеличения своей численности и последующего её сохранения на высоком уровне бобр прочно вошел в структуру экосистем, играя роль не только значимого средообразователя, но и важного звена в функционировании системы «хищник-жертва».

Бобр как жертва. Из трех видов крупных хищников, обычных в заповеднике: волка, бурого медведя и рыси, – в настоящее время только для рыси нет достоверных подтверждений ее охоты на бобра. Основу питания этого хищника в заповеднике, по данным троплений и анализа экскрементов, составляет заяц-беляк (92,3%, n=39), тетеревиные птицы (10–11%) и более мелкие животные (Зайцев, Ачкасова, 2016). Однако рыси нередко по несколько километров следуют зимой по замерзшему руслу реки, подходят к вылазам бобра и заснеженным хаткам (рис. 36). На северо-западе России бобр в составе добычи рыси составил сравнительно небольшую часть: всего 4,1% (Данилов, 2009), во многих других регионах – не отмечен (Рысь, 2003).



Рис. 36. Следы выводка и самца рысей, пересекающих бобровый пруд и хатку в поселении 7/1 в феврале 2018 г. Фото В.А. Зайцева.

Факты добычи бурым медведем бобра в заповеднике не известны, однако несколько раз по берегам рек и ручьев встречали норы, разрытые этим хищником (рис. 37). Вблизи одной из них в пойме пруда был встречен и медведь,

следующий от норы у берега. Следы медведя нередко регистрируются весной и летом в бобровых поселениях, где звери собирают сочную молодую траву, а осенью ягоды рябины и находят благоприятные условия для отдыха.



Рис. 37. Жилая нора бобров, разрытая медведицей с двумя медвежатами на р. Сеха (слева, сентябрь 2014 г.), и следы взрослого медведя на берегу бобрового пруда (справа). Фото В.А. Зайцева.

Для нередкого в заповеднике волка бобр представляет собой один из основных видов добычи. В экскрементах этого хищника остатки бобров в бесснежное время года составили 19,7% ($n=61$), что уступает по своему значению лишь зайцу-беляку (47,5%) и близко числу встреч остатков лося (21,3%) (Зайцев и др., 2016, 2017). Уже с началом таяния льда на водоемах волки следовали вдоль русел рек, обследуя места вылаза бобров на лед (рис. 38).



Рис. 38. Следы трех волков, обследующих поселение бобров на р. Понге в марте 2014 г. Фото В.А. Зайцева.

В кологривском кластере заповедника обитает в основном одна семейная группа волков (11–16 особей разного возраста), логово которой постоянно с начала создания заповедника и вплоть до 2017 г. располагалось вблизи р. Сеха в ее верхнем течении (Зайцев и др., 2016; 2017). Другие постоянные места возможных логов не установлены, однако, со стороны р. Понга, а также с южной границы заповедника заходы волков других группировок наблюдали регулярно.

Охотясь обычно в составе рассредоточенной группы и поодиночке, хищники добывали бобров, подкарауливая их у вылазов и троп. По берегам рек и ручьев нередко встречали экскременты волков, полностью состоящие из остатков (волос, мелких косточек) бобра. Зимой волки чаще охотились на прилегающих к заповеднику территориях, когда бобры выходили для питания на берег во время оттепелей.

Топические связи бобра и других позвоночных животных. Влиянию бобра на качество среды других позвоночных животных уделяется большое внимание (Дежкин и др., 1986; Горшков, 2004 и др.). Тем не менее, региональные особенности создают разнообразные варианты данного процесса. В условиях заповедника измененные бобром водные и прибрежные условия среды привлекают многие виды позвоночных, а распространение некоторых из них в сплошных лесных массивах нередко почти полностью зависит от деятельности бобра.

Рыбы. Создание прудов, увеличение объема воды и расширение площади водной поверхности после сооружения плотин на водоемах заповедника отражается на численности и распределении ряда видов рыб. Замедление скорости течения малых рек выше плотин отрицательно сказывается на видах, предпочитающих воды с повышенной скоростью течения, обогащенных кислородом. Среди них в реках особенно редок налим *Lota lota*. Выше недавно построенных плотин по течению реки численность европейского хариуса *Thymallus thymallus*, ельца *Leuciscus leuciscus*, а местами ерша *Gymnocephalus cernuus* заметно меньше, чем ниже плотин в водах с более быстрым течением. Этих рыб обычно отлавливали или наблюдали визуально в теплую и жаркую погоду за стрежнем воды в углублениях. На некоторых небольших речках в углублениях дна ниже плотины по руслу отмечались косяки хариуса до 30 особей. Благоприятные условия для видов рыб, предпочитающих обогащенные кислородом воды, создают остатки плотин (trackflow), основание которых перегораживает часть русла, но ускоряет водный сток. Особенно большое количество подобных «следов» плотин мы отмечали по руслу р. Сеха, где на многих участках обычен хариус. На бобровых прудах русловых речных поселений обычны плотва *Rutilus rutilus*, уклея *Alburnus alburnus*, верховка *Leucaspis delineatus* и окунь *Perca fluviatilis*.

На расширениях, прудах в верховьях рек на прогреваемом солнцем мелководье регистрируются стайки и одиночки мелких рыб: щиповок *Cobitis taenia*, обыкновенного гольца *Barbatula barbatula*, встречается вьюн *Misgurnus fossilis* и мальки других видов рыб. Повсеместно на малых реках, части ручьев и мелиоративных каналах встречается щука *Esox lucius*, обладающая широкой эвритопностью. По отловам на спиннинг, она обычна на многих участках малых рек, заселяя и некоторые бобровые пруды ручьевых поселений. Этому способ-

ствует широкий спектр пищевых объектов шуки: от мелких особей своего вида и лягушек *Rana temporaria*, *R. arvalis* до дождевых червей. Последних в дождливые периоды (например, летом 2016 г.) так много смывает в русло реки, что они становятся основным кормом шуки. Каскады плотин, вероятно, не препятствуют сезонному скату рыб, а увеличение глубины водоема способствует благоприятной зимовке.

По сообщениям рыбаков, ловивших рыбу на тех же реках до создания заповедника, соотношение видов рыб после интенсивного заселения бобром в 1980–1990 гг., значительно изменилось. Гораздо реже стал встречаться хариус и все другие виды, связанные с обогащенным кислородом водами.

Земноводные. Численность двух видов лягушек в кологривском кластере невелика. Она значительно увеличивается в окрестностях мантуровского кластера, особенно у озер- стариц р. Унжа, где за сутки в ловчих 10-метровых канавках регистрировали десятки и сотни особей, перемещающихся весной к водоему (Зайцев, 2006). На бобровых прудах, особенно ручьевых поселений численность лягушек, а также серой жабы *Bufo bufo*, тритонов *Triturus vulgaris*, *T. cristatus* несколько выше, чем в окружающих лесах. Так, в июне 2017 г. вдоль берега бобрового пруда на р. Робля на 100 м берега регистрировали от 5 до 12 травяных лягушек *Rana temporaria*. Различия в распределении лягушек на разном удалении от водоема особенно характерны для части мантуровского кластера, где у рек Иванчиха и Хмелевка, заселенных бобром, у сырого берега в июне встречали до 11–20 лягушек двух видов (также *R. arvalis*) на 100 м, а в сосняке с березой и осиной в 20–30 м всего 2–5 особей. Подобные градиенты регистрации не связаны только с присутствием в водоемах бобра. Участки пойм с влажным травостоем, заболоченные места – обычные местообитания лягушек в регионе. Однако в отдалении от естественных озер бобровые пруды на ручьевых поселениях и болотах среди леса имеют особенно большое значение для размножения земноводных и их питания. На прогреваемом мелководье некоторых прудов отмечали стайки из десятков и сотен головастиков лягушек и более редких жаб.

Пресмыкающиеся. Подходящие места обитания бобры создают и для некоторых пресмыкающихся, особенно для прыткой ящерицы *Lacerta agilis*. Этот вид обычен на востоке Костромской области, в заповеднике – в мантуровском кластере среди лишайниковых, вересковых и других ксерофильных и мезофильных сосняков. В кологривском кластере встречается реже, преимущественно на месте бывших вырубок леса. Обследованием в 1995–2010 гг. установлено, что вырубки леса благоприятны для существования плотных группировок ящериц обычно в первые 7–10 лет (Зайцев, 2006). Аналогичное явление характерно и для мест бобровых лесосек. На р. Хмелевка, Иванчиха и др. мантуровского кластера бобры последовательно вываливали участки осинника, ивняка и березы, на которых сразу же концентрировались ящерицы. На таких лесосеках площадью всего до 15–40 м² встречали до 3–8 крупных особей, среди них 1–4 самцов с зеленой окраской. Через 10–12 лет восстановления леса на этих участках ящерицы вынуждены использовать другие места. Для живородящей ящерицы *Zootoca vivipara*, которая обычно заселяет в заповеднике депрессии рельефа с влажной растительностью и имеет небольшую

плотность населения, спущенные бобровые пруды с влажной почвой и травянистой растительностью становятся значимыми дополнительными местами обитания.

На прогреваемых солнцем плотинах на прудах нередко встречались гадюки *Vipera berus* (рис. 39), у прудов мантуровского кластера – ужи *Natrix natrix*. Змей привлекают повышенные в окрестностях прудов плотности лягушек, серой жабы, ящериц, наземногнездящихся и гнездящихся в низком кустарнике птиц (лесного конька – *Anthus trivialis*, славок нескольких видов – *Sylvia sp.* и пеночек – *Phylloscopus sp.* и др.).



Рис. 39. Гадюка на бобровой плотине (слева, фото Н.В. Киселева) и самец прыткой ящерицы на бобровой лесосеке (справа, фото В.А. Зайцева).

Птицы. Многие авторы обращают внимание на участие птиц в «бобровых» зоокомплексах (Дежкин и др., 1986; Горшков, 2004; Данилов и др., 2008 и др.). В заповеднике заселение бобровых поселений птицами определяют большие площади окружающего водоемы леса, преобладание в древостое лесных молодняков с большим содержанием кустарника, высокотравье в низинах у водоемов и на террасах, узкие полосы-фрагменты спелого и приспевающего леса вдоль русел рек. Эти условия нередко маскируют различия населения птиц вблизи и вдали от бобровых поселений.

В понижениях, депрессиях рельефа с кустарниковой растительностью показатели плотности населения мелких птиц выше, чем в лесу на возвышенных площадях, особенно в мантуровском кластере с его большими площадями ксерофильных сосняков разного возраста и состава (Зайцев, 2006). Лишь часть этих депрессий по рекам и ручьям заселена бобром. Последствия изменения бобрами местообитаний по составу видов птиц наиболее существенны при формировании прудов в ручьевых поселениях и на болотах. В этом случае образуются существенные открытые площади: водоемы, бобровые луга. На данных участках стали обитать некоторые виды птиц (воробьинообразные, кулики, водоплавающие), полностью отсутствующие или встречающиеся реже в других местах. Появившиеся с приходом бобров открытые пространства воды посещают многие виды птиц.

Из 59 видов птиц, обычно регистрируемых в обоих кластерах заповедника, 18 видов в своей жизни более связаны со спелыми и приспевающими фрагментами леса, 24 вида — с восстанавливающимися после рубок и пожаров лесами разных стадий сукцессии, и 17 видов с более выровненной плотностью населения заселяли в весенне-летний период молодняки на прежних вырубках и приспевающий спелый лес (Зайцев, 2006). На местах прудов в ручьевых поселениях бобров встречались многие виды, однако, факты гнездования, гнездовые участки и токовое поведение было отмечено для 7 мелких воробьинообразных: камышовой овсянки *Emberiza schoeniclus* (в мантуровском кластере), обыкновенной овсянки *Emberiza citrinella*, чечевицы *Carpodacus erythrinus*, садовой *Acrocephalus dumetorum* и серой славки *Sylvia communis*, речного сверчка *Locustella fluviatilis*, зарянки *Erithacus rubecula*, а также болотной камышевки *Acrocephalus palustris*, камышевки-барсучка *A. schoenobaenus* (в мантуровском кластере), белой трясогузки *Motacilla alba*.

Присутствие камышовой овсянки на прудах по р. Хмелевка, Иванчиха в 2000-х гг. в отдалении от обычных мест их распространения вдоль р. Унжа было обусловлено только деятельностью бобров. Однако обыкновенная овсянка в этот период встречалась также и на сплошных свежих вырубках леса двух участков, как и белая трясогузка. В заповеднике к 2010–2018 гг. трясогузка отмечена только на некоторых бобровых прудах ручьевого и речного русловых вариантов (поселения 13/1, 2/2, 2/1). Для славки р. *Sylvia*, камышевок (р. *Acrocephalus*), заселяющих береговую зону прудов с плотностями 0,7–6,0 поющих самцов на 10 га, что в 1,1–1,6 раза больше, чем показатели по депрессиям рельефа без бобровых поселений на ручьях, имеют значение кустарниковые заросли, высокий травостой на прудах.

Бобровые пруды на ручьевых поселениях имеют особенно большое значение в качестве новых местообитаний трех видов водоплавающих: кряквы *Anas platyrhynchos*, чирка-свистунка *Anas crecca*, хохлатой чернети *Aythya fuligula*, а также кулика черныша *Tringa ochropus* и перевозчика *Actitis hypoleucos*, более редкого бекаса *Gallinago gallinago*.

Плотности населения кряквы в кологривском кластере не превышали 1 особь на 1 км², чирка-трескунка — 2 особей. Встречи с ними (в том числе и выводков) происходили не только на бобровых прудах (поселения 2/1, 1/6, 4/8, 3/5, 11/2, 13/1, 5/2, 10/1), но и на небольших водоемах придорожных канав среди леса. Хохлатая чернеть с небольшой плотностью (0,9 выводков на 10 км русла) гнездится вдоль русел малых рек с глубокими бочагами (Сеха, Лондушка, Понга). Такие реки в настоящее время на большой протяженности используются бобрами. На бобровых прудах по ручьям и канавам (поселения 3/1, 11/1, 1/4, 10/1) встречено по паре взрослых и одному выводку чернети в каждом, что существенно повышает общую плотность населения этой утки в кологривском кластере (рис. 40). На таких прудах, а также у поселений 1/2, 11/2, 7/1, 15/1 в 2012–2018 гг. были обычными встречи с куликом чернышом. Другое обычно используемое чернышом для гнездования местообитание представлено придорожными заболоченными участками небольшой площади среди леса. В 2017 г. обе группы местообитаний были заселены куликом приблизительно в схожей пропорции. На бобровых прудах кулик был отмечен в 7 случаях из

12, у придорожных канав в лесу – в 4 из 6. Бобровые пруды черныш использовал даже чаще после периода гнездования. Перевозчик наиболее обычен вдоль р. Унжи и прилегающих к ее руслу притоках. В глубину лесных массивов проникает по малым рекам, заселяя по одной-две пары лишь некоторые их участки, в том числе и некоторые пруды на небольших речках вблизи их устья (поселение 2/2).



Рис. 40. Выводок хохлатой чернети на пруду поселения 13/1 (август 2013 г.) и челнок на присаде вблизи поселения 1/6 на р. Сеха в 2017 г. Фото В.А. Зайцева.

Таким образом, в заповеднике и в охранной зоне, видами-индикаторами созданных бобрами местообитаний среди обширного леса, обладающих явно новыми качествами, являются, прежде всего, камышовая овсянка, камышевка-барсучок, чечевица, в меньшей мере белая трясогузка и водоплавающие, особенно, хохлатая чернеть. В настоящее время после создания заповедника и восстановления леса к ним можно отнести и обыкновенную овсянку. Результаты деятельности бобров существенно влияют на расширение распространения и увеличения численности чирка-трескунка, кряквы, хохлатой чернети, бекаса, овсянок и чечевицы, способствуют увеличению локальной плотности гнездящихся славков, камышевок, речного сверчка, серой мухоловки *Muscicapa striata* (в кологривском кластере) и некоторых других птиц. Для многих видов птиц (славков, камышевок, сверчков), связанных с кустарниками, травянистыми местообитаниями, бобровые поселения на ручьях и болотах представляют собой сравнительно небольшие участки увеличения локальной плотности населения.

Большее число видов использует разреженные бобрами древостои, особенно площади заброшенных бобрами прудов и береговую зону для сбора пищи, водопоя и токования. Это дрозды – р. *Turdus*, лесной конек, зяблик *Fringilla coelebs*, серая мухоловка *Muscicapa striata*, в кологривском кластере в последние годы встреченная только у рек, заселенных бобром. К ним относятся также горихвостка *Phoenicurus phoenicurus*, вальдшнеп *Scolopax rusticola*, большой улит *Tringa nebularia* и другие. Осенью на прудах отмечены стаи пролетных дроздов. Зимой на плодоносящей на осветленных прудах ольхе обычны встречи обыкновенной чечетки *Acanthis flammea*, в окружающих зарослях синиц *Parus montanus*, *P. major*, *Aegithalos caudatus*.

Хищные птицы в обширных лесах заповедника имеют небольшую плотность населения. Наиболее обычный среди них канюк *Buteo buteo* гнездится с плотностью не больше 0,2–0,8 пар на 100 км², и с общей численностью на кологривском участке до 2,5–5,0 пар, осоед *Pernis apivorus* – 4–6 пар. Численность ястреба-перепелятника *Accipiter nisus* достигает здесь 5,4–6 пар, ястреба-тетеревятника *Accipiter gentilis* – 4–5 пар. Пролеты и присады этих птиц регистрировали и на деревьях у бобровых прудов. В 2016 г. выводок перепелятников для присад и охоты использовал сухие деревья на пруду между поселениями 1/2 и 1/5. В следующем сезоне на тех же присадах были отмечены слетки чеглока *Falco subbuteo* (рис. 40), численность которого в кологривском кластере заповедника и в охранной зоне не превышает 1–2 пар.

Млекопитающие. Среди околородных млекопитающих в заповеднике на малых реках в настоящее время обычна американская норка *Neovison vison*, но, вероятно, сохранилась и более редкая европейская норка *Mustela lutreola*. Общая численность норок двух видов составляет в кологривском кластере около 100–150 особей. Норки посещают и крупные бобровые пруды (поселение 2/2), однако, придерживаются в основном русел рек Понга, Сеха, Лондушка и других. Отмечен случай перетаскивания норкой в обвалившиеся норы бобра своей добычи – небольшого налима (рис. 41). Нередко встречается выдра *Lutra lutra* – до 8–15 особей по данным учетов разных лет. К 2000-м гг. и в 2011–2018 гг. выдр регистрировали в средней части основных рек: Понга, Сеха, Лондушка вблизи плотин бобров. По р. Вонюх, Анюж выдра заселяла и верховья рек, где в 1980-х гг. её нередко отлавливали охотники в поселениях бобра. Судя по следам, выдры используют норы и вылазы бобров, а зимой и продухи во льду. У бобровых прудов среди леса на небольших ручьях отмечена водяная полевка *Arvicola amphibius (terrestris)*. Пруды у озер-стариц р. Унжа и прилегающие разливы на мелиоративных каналах, а также созданные бобром, использует ондатра *Ondatra zibethicus*.



Рис. 41. Небольшой налим, добытый норкой, в обвалившейся норе бобра (слева, фото Н.В. Киселева); следы волков и зайца-беляка на бобровом пруду поселения 11/1 в марте 2018 г. (справа, фото В.А. Зайцева).

Интродуцированная в регионе в 1936–1937 гг. енотовидная собака *Nyctereutes procyonoides* в настоящее время имеет неравномерное распределение, заселяет лес

у рек и небольшие припойменные биотопы в их верховьях, на части из которых отмечены поселения бобра (1/7, 1/8, 2/2, 14/7 и др.).

Обильное порослевое возобновление древесной растительности на бобровых лесосеках и зарастание травянистой растительностью освободившейся от воды площади старых прудов приводит к обычным посещениям их зайцем-беляком. Так, в начале марта 2018 г. в бобровых поселениях по реке Сехе (поселения 2/2, 1/7, 1/8 и выше по течению), на 1 км регистрировали 124 следа зайцев 1–4-дневной давности, а в отдалении от реки – 32–68 следов. Особая концентрация следов, образующих «наброды», наблюдается зимой на прудах с зарослями ивы. В период гона волков их следы также нередко встречаются на замерзших бобровых прудах (рис. 41).

В 2002–2004 гг. в мантуровском кластере мы изучали продуктивность пастбищ в нескольких лесных насаждениях на пробных площадках по 100 м² (Зайцев, 2006). По берегам водоемов, на которых бобры использовали древесные корма, воздушно-сухая биомасса пригодных в пищу лосей побегов ивы, осины и рябины предельного диаметра до 6 мм достигала 32 кг на 1 га, в зарослях кустарника более 100 кг. Для сравнения: в спелых сложных ельниках и на 5–7-летних вырубках около 7 кг/га. В лесах другого типа – еще меньше.

Высокие запасы корма в свежих бобровых поселениях привлекают лося и зайца-беляка. Эти фитофаги нередко совместно с бобром используют кору осин и тонкие ветви (рис. 42). Подтопленные, максимально использованные и недавно покинутые бобром площади теряют свою привлекательность для лося и зайца. Однако с появлением новой поросли и развитием кустарников продуктивность пастбищ для этих видов вновь возрастала. Немалое значение имеет сочная травянистая растительность, развивающаяся по берегам прудов летом, зверей привлекает и возможность водопоя на прудах. Однако в современный период, когда леса на водоразделах активно восстанавливаются после рубок, значительных концентраций немногочисленных лосей (в кологривском кластере зимует около 30–40 особей) у бобровых прудов не отмечено. Группы лосей регулярно посещали зимой замерзшие пруды, объедали побеги, в оттепели – кору осин и ив, однако, через несколько часов или через 1–2 суток уходили в окружающий лес. Зимние стоянки или медленные перемещения рассредоточенных групп лосей также не были связаны с бобровыми прудами. В глубокоснежье их нередко отмечали в спелых и приспевающих ельниках, где лоси питались побегами рябины, ивы, осины и других растений.



Рис. 42. Осины, погрызенные бобром и зайцем-беляком (левый снимок; поселение 3/4) и лосем на р. Пумина.

Заключение

После своего длительного (с середины-конца XIX в.) отсутствия в регионе и успешной реинтродукции в конце 1950-х гг. к 1987–1990 гг. бобр заселил большинство подходящих для него местообитаний, интенсивно наращивая свою численность. К 1990-м гг. в Костромской области наблюдалась стабилизация численности на высоком ее уровне, при этом бобр продолжал осваивать новые, ранее не заселенные участки малых водоемов. Этот процесс продолжается и в настоящее время, в том числе и в заповеднике «Кологривский лес», в обширных лесах которого бобр был уже широко распространен к 1990–2000 гг.

В настоящее время, заселяя новые для него участки, бобр с малой интенсивностью использует и ранее освоенные. Это относится, прежде всего, к малым рекам, в то время как часть поселений на ручьях и заболоченных территориях после их использования в течение 5–8 лет и более были уже оставлены бобрами. Вдоль рек на многих участках пищевые ресурсы бобра уже использованы достаточно полно, что и способствует дальнейшему поиску новых участков и повторному заселению ранее оставленных. Результаты исследований свидетельствуют о своеобразной тактике использования бобром местообитаний, сложившейся к настоящему времени. Мощные поселения с интенсивным использованием ресурсов формируются в краевой зоне проникновения бобра в новые места, внутри ранее освоенной территории отмечается дисперсное распределение небольших поселений.

Успеху реинтродукции бобра способствовали благоприятные гидрологические, трофические и другие экологические условия региона. Лесные площади к моменту вселения бобра и в процессе его распространения были заняты молодняками и фрагментами спелого и приспевающего древостоя с большим участием лиственных пород, составляющих основные виды корма. Для бобра фактически отсутствовали конкуренты, а активная трансформация среды обитания, водоемов гарантировала безопасное существование многих особей. При этом до создания заповедника охотники вылавливали бобра более интенсивно на реках вблизи полосы сельскохозяйственных земель вдоль р. Унжа.

После значительного увеличения своей численности и последующего её сохранения на высоком уровне бобр прочно вошел в структуру экосистем заповедника и прилегающих территорий, выполняя функции значимого средообразователя, а также важного звена в функционировании систем «хищник-жертва». В своих исследованиях мы характеризовали лишь часть из многочисленных явлений, сопутствующих деятельности бобра в трансформации биоценозов. Последствия данной деятельности многообразны и важны, в первую очередь, формированием среды обитания для последующих поколений бобра. Однако преобразования касаются всего природного комплекса, включая гидрохимические свойства вод и почвы, прибрежную растительность, изменения численности планктона, а также других организмов, связанных с водоемами. Влияние бобра на прибрежные фитоценозы Кологривского заповедника приводит к исчезновению осинников, выпадению осины из состава древостоя и формированию сероольшаников вблизи уреза воды. В водотоках малых рек заповедника изменяются гидрологические и гидрохимические условия, наблюдается развитие лимнофильных видов, меняется трофический статус образовавшихся водоёмов – бобровых прудов. Все эти преобразования повлекли изменение в соотношении численности и распространении многих групп организмов.

При оценке воздействия бобра на распространение и численность разных видов животных следует учесть, что территория заповедника почти сплошь занята лесом, окруженным таким же обширным лесом. Это ограничивает заселение созданных бобром местообитаний многими видами, характерными для лесолуговых и лесополевых биотопов. В связи с этим сравнительно небольшие изменения в составе фауны, а также численности видов отмечены для наземных позвоночных животных и птиц. Создание бобровых прудов, углубление водотока существенно отразилось на увеличении численности трех видов водоплавающих. Для некоторых птиц (чечевича, овсянки, трясогузки и др.) открытые бобровые местообитания представляют собой своеобразные рефугиумы, так как эти виды были более широко распространены в период интенсивных рубок леса до 2006 г. Деятельность бобра увеличивает продуктивность пастбищ млекопитающих-фитофагов, прежде всего лося и зайца-беляка. Но в связи с общей небольшой плотностью населения этих видов в заповеднике, а также обширными площадями лесов, восстанавливающихся после рубок и пожаров 1970-х гг., деятельность бобра не оказывает значительного влияния на распределение млекопитающих-фитофагов, а если это и происходит, то на локальных участках.

Благодарности

Авторы благодарят сотрудников ИПЭЭ и Таежной биостанции ИПЭЭ РАН: Л.И. Гуляеву, В.А. Кочеткова, М.М. Лебедева, Л.М. Баскина и других, принимавших участие в исследованиях, их организации в 1985–2010 гг. в мантуровском кластере заповедника и на прилегающих территориях; Н.В. Киселева, с которым были проведены специальные исследования экологии бобра; всех сотрудников заповедника «Кологривский лес» за поддержку в проведении полевых исследований. Огромное спасибо студентам кафедры биологии

и экологии Костромского государственного университета (за помощь в сборе информации о бобровом населении, строительной деятельности бобров и влиянии бобра на гидроценозы заповедника). Особые слова благодарности мы выражаем инспекторам опергруппы заповедника С.В. Шкаликову, С.Н. Цветкову, С.П. Невзорову, В.Н. Смирнову, на протяжении нескольких лет сопровождавших нас на бобровых тропах. Благодарим также администрацию заповедника в лице П.В. Чернявина, А.Ю. Терентьева, С.А. Чистякова, Ю.П. Чистова за участие в организационных вопросах и ценные советы.

Литература

Алейников А.А. Состояние популяций и средообразующая деятельность бобра европейского на территории заповедника «Брянский лес» и его охранной зоны: Автореф. канд. дис. М., 2010. 22 с.

Алекин О.А. К вопросу о химической классификации природных вод // Вопросы гидрохимии. Тр. НИУ ГУГМС. 1948. Сер. 4. Вып. 32. С. 25–39.

Балодис М.М. Бобр: Биология и место в природно-хозяйственном комплексе республики. Рига: Зинатне, 1990. 271 с.

Баскин Л. М., Синицын М. Г., Барышева С.Л. Питание и оборонительное поведение бобра (*Castor fiber* L.) в южной тайге / Биотехнология – охране окружающей среды. М.: изд-во МГУ. 2004. С. 25–27.

Баскин Л.М., Новоселова Н.С. Опасность нападения хищников как один из факторов, влияющих на протяженность пищевых маршрутов бобров (*Castor fiber*). // Зоол. журнал. 2008. Т. 87. Вып. 2. С. 226–230.

Богатырев А.Е. Реакклиматизация речного бобра // Природа Костромской области и ее охрана. Ярославль, 1976. С. 100 – 109.

Борисов Б.П. Бобр / Ресурсы основных видов охотничьих животных и охотничьи угодья России (1991– 1995 гг.). М: ЦНИЛ, 1996. С. 137–140.

Горшков Д.Ю. Экология и средообразующая роль бобра (*Castor fiber*) в центральной части Волжско-Камского края: Автореф. канд. дис. М., 2004. 26 с.

Данилов П.И. Новые виды млекопитающих на Европейском Севере России. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2009. С. 64–156.

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

Дьяков Ю.В. Бобры Европейской части Советского Союза. М., 1975. 479 с.

Емельянов А.В. Размерная характеристика бобрового поселения // Популяционная экология животных. Материалы Международной конференции «Проблемы популяционной экологии животных». Томск: Томский гос. университет. 2006. С. 119–120.

Жарков И.В. Итоги расселения речных бобров в СССР. М.: Изд-во Бюро технич. информации. Гл. управления охот. хоз-ва и заповедников при Совете Министров РСФСР. 1966. Вып. 8. С. 1–68.

Завьялов Н. А.. К вопросу о взаимоотношениях бобра и выдры // Проблемы сохранения и оценки состояния природных комплексов и объектов. Воронеж, 1997. С. 160.

Завьялов Н. А., Крылов А. В., Бобров А. А., Иванов В. К., Дгебуадзе Ю. Ю. Влияние речного бобра на экосистемы малых рек. М.: Наука, 2005. 186 с.

Завьялов Н.А., Альбов С.А., Петросян В.Г., Хляп Л.А., Горяйнова З.И. Инвазия средообразователя – речного бобра (*Castor fiber* L.) в бассейне р. Таденки (Приокско-Террасный заповедник) // Российский Журнал Биологических Инвазий, 2010. № 3, С. 39–61.

Завьялов Н.А. Средообразующая деятельность бобра (*Castor fiber* L.) в европей-

ской части России // Труды государственного природного заповедника «Рдейский». Вып.3. Великий Новгород, 2015. 320 с.

Зайцев В.А. Позвоночные животные северо-востока центрального региона России (виды фауны, численность и её изменения). М.: Т-во научных знаний КМК, 2006. 513 с.

Зайцев В.А., Ачкасова О.И. Рысь (*Lynx lynx* L., 1758) на востоке Костромской области и в заповеднике «Кологривский лес» / Крупные хищники Голарктики. М.: ИПО «У Никитских ворот», 2016. С. 219–222.

Зайцев В.А., Прохорова М.В., Чернявин П.В., Чистяков С.А. Волк (*Canis lupus* L., 1758) на востоке Костромской области и в заповеднике «Кологривский лес» // Крупные хищники Голарктики. М.: ИПО «У Никитских ворот», 2016. С. 60–66.

Зайцев В.А., Прохорова М.С., Ачкасова О.И., Чернявин П.В., Чистяков С.А. Результаты исследований экологии волка (*Canis lupus*) на востоке Костромской области и в заповеднике «Кологривский лес» / Научные труды государственного природного заповедника «Кологривский лес». 2017. Вып. 1. С. 123–138.

Зворыкина К.В. Флористические особенности лесов // Коренные темнохвойные леса южной тайги (резерват «Кологривский лес»). М.: Наука, 1988. С. 45–48.

Киселев Н.В. Исследование экологии и средообразующей деятельности бобра (*Castor fiber*) в подзоне Южной тайги. Дипломная работа студента ЯГУ им. П.Г. Демидова. Ярославль, 2011. 95 с.

Крылов А. В. Зоопланктон равнинных малых рек. М.: Наука, 2005. 263 с.

Крылов А.В. Зоопланктон // Речной бобр (*Castor fiber* L.) как ключевой вид экосистемы малой реки (на примере Приокско-Террасного государственного биосферного природного заповедника). М.: Т-во научн. изд. КМК, 2012. С. 60–77.

Кудряшов В.С. О факторах, регулирующих движение численности речного бобра в Окском заповеднике // Млекопитающие. Численность, ее динамика и факторы, их определяющие. Тр. Окского гос. заповедника. 1975. Вып. XI. С. 5–124.

Кузнецов Г.В. Влияние лося на лесную растительность в южной тайге. // Бюлл. МОИП, Отд. Биол. 1983. Т. 88. №1. С.28–39.

Летопись природы государственного природного заповедника «Кологривский лес» им. М.Г. Синицына. Книга 1. 2009 г. Кологрив, 2010. 99 с.; Книга 2. 2010 г. Кологрив, 2013. 104 с.; Книга 4. 2012 г. Кологрив, 2013. 134 с.; Книга 7. 2015 г. Кологрив, 2016. 157 с.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоёмах. Зоопланктон и его продукция. – Л.: Изд-во ГосНИОРХ, 1982. 33 с.

Мясников Б.И., Матвеев В.И. Охотничье-промысловые животные // Природа Костромской области и ее охрана. Вып. 1. Ярославль: Верхне-Волжское кн. изд-во, 1971. С. 111–128.

Новоселова Н.С. Некоторые особенности расселения и экологии бобра (*Castor fiber*) в южно-таежных лесах Костромской области. М.: ИПЭЭ РАН, 2004. 14 с. Электронный документ. http://www.greenfox.anynotes.com/PDF/Novoselova_Beaver_MOIP_RUS_2005.pdf. Доступно 07.10.2018.

Нормативы качества воды водных объектов рыбохозяйственного значения, в том числе нормативы предельно допустимых концентраций вредных веществ в водах водных объектов рыбохозяйственного значения. – М.: утверждены приказом Федерального агентства по рыболовству от 18 января 2010 г. №20.

Пашенко М.Н. Роль европейского бобра (*Castor fiber* L.) в экосистемах малых водотоков Ленинградской и Новгородской областей: Автореф. канд. дис. СПб, 2005. 24 с.

Подшиваев Е.Е. Регулирование численности бобров в осушаемых лесах Северо-Запада. // Лесные ресурсы таежной зоны России: проблемы лесопользования и лесовосстановления: Материалы Всероссийской научной конференции с международным участием. – Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. С. 222–223.

Пузанов И.И., Кипарисов Г.П., Козлов В.И. Звери, птицы, гады и рыбы Горьковской области. Горький: Горьковское областное из-во, 1942. С. 1–452.

Рохмистров В.Л., Наумов С.С. Физико-географические закономерности распределения речной сети Ярославского Нечерноземья // Географические аспекты рационального природопользования в Верхневолжском Нечерноземье: Межвуз. сб. научн. трудов. Вып. 206. Ярославль, 1984. С. 45–47.

«Рысь. The Lynx». Региональные особенности экологии, использования и охраны. (Отв. ред. Е.Н. Матюшкин, М.А. Вайсфельд.). М.: Наука, 2003. 523 с.

Сапоженков Ю.Ф. Редкие и вымершие животные Костромской области // Природа Костромской области и её охрана. Ярославль: Верхне-Волжское книжное изд-во, 1973. С.143–158.

Сибатуллин Ф.С., Шарафутдинов Г.С. Технология производства продукции животноводства. Казань: Изд-во «Идел-Пресс», 2010. С. 600.

Синицын М.Г. Использование сверх крупномасштабных аэрофотоснимков в изучении поселений бобров (*Castor fiber*) // Зоол. журнал. 1992. Т.71. Вып.7. С.130–139.

Синицын М.Г. Анализ средообразующей деятельности и оценка местообитаний речного бобра с использованием дистанционных методов (на примере Ветлужско-Унженского полесья): автореф....дис. к.б.н. М., 1994. 33 с.

Синицын М.Г., Русанов А.В. Влияние деятельности речного бобра на рельеф долин и русел малых рек Ветлужско-Унженского полесья // Геоморфология. 1990. №1. С. 85–91.

Сиротина М.В. Гидрохимические особенности малых рек на территории государственного природного заповедника «Кологривский лес» // Материалы Межрегиональной научно-практической конференции: Природа Костромского края: современное состояние и экомониторинг: Кос. гос. ун-т, ОГБУК «Музей природы Костромской области». Кострома, 2017. С.71–76.

Федоров Ф.В. Современное состояние популяций бобров в Карелии и их роль в биоценозах: Автореф. канд. дис. Петрозаводск, 2003. 24 с.

Хорошев А.В., Немчинова А.В., Авданин В.О. Ландшафты и экологическая сеть Костромской области. Кострома: КГУ им. Н.А. Некрасова, 2013. 428 с.

Baskin L.M. Hunting of game mammals in the Soviet Union / Milner-Gulland E.J., Mace R. (eds.) Conservation of biological resources. L.: Blackwell Science, 1998. P. 331–45.

Johnston C.A, Naiman R.J. The Use of geographic information system to analyze long-term landscape alteration by beaver // Landscape Ecology. 1990. Vol. 4/ № 1. P. 5–19.

Pantle R., Buck H. Die biologische Überwachung der Gewässer und Darstellung der Ergebnisse // Gas- und Wasserfach, 1955. Jg. № 18. P. 17–21.

Shannon C.E., Weaver W. The mathematical theory of communication / Urbana, 1963. 117 p.

Sládeček V. System of water quality from the biological point of view. // Arch. Hydrobiol. Beihoft. 1973. Vol. 7. P.1–218.

Woo M.K., Waddington J.M. Effect of beaver dams on subarctic wetland hydrology // Arctic. 1990. Vol. 43. № 3. P. 223–230.

BEAVERS IN «KOLOGRIVSKY FOREST» RESERVE

V.A. Zaitsev^{1,2}, M.V. Sirotina^{2,3}, L.V. Muradova³, O.N. Sitnikova³

¹ *A.N. Severtsov Institute of Ecology
and Evolution Russian Academy of Sciences*

² *The State natural reserve “Kologrivsky forest” named after M. G. Sinitsyn*

³ *Kostroma State University*

In this article we present the results of the research on ecology and formation of habitats by river beaver as well as the pattern and the distribution of its settlements on the territories of the State natural reserve «Kologrivsky forest» named after M.G. Sinitsyn during the period of 2009–2017. At the end of 1950's the beaver was successfully reintroduced to Kostroma area. Up to 1990 an intensive escalation of its number was observed.

Yet, in the beginning of the 1990's the number of beaver stabilized, however, it continued to colonize of a small water-currents and water reservoirs. After 1960 the river beaver was widely present in the reserve «Kologrivsky forest» and on the neighboring territories. The greatest density of beaver settlements are the northern areas of the reserve at Ponga river – up to 0.4 settlements on 1 km², and also in the southern part: 0.3–0.4 on km². In the central part where the big areas are occupied with watersheds, – up to 0.14–0.15 on km².

The most powerful settlements with an intensive use of trophic resources are formed on “peripheral” sites of beaver habitat, i.e. along the rivers up to their sources, on streams, on boggy territories. The beaver has a disperse distribution in small settlements on already populated territories. It is caused by the depletion of food resources on many sites which stimulates the beaver for the further search for new sites and resettling old ones.

We have conducted ecological classification of settlements of the beaver in the reserve «Kologrivsky forest» in terms of the capacity of settlements and the character of settling by the beaver of different waterways, reservoirs and environmental habitats. We provide the description of structures (dams, refuges and dwellings) of construction activity of beavers and its consequences.

In the reserve «Kologrivsky forest» the beaver was included in the structure of ecosystems as an important trophic part, simultaneously carrying out some functions of habitat formation. We characterize only a part of the numerous phenomena accompanying activity of a beaver in transformation of biocenoses.

The data on the influence of a beaver on the ground, a vegetative cover, community of zooplankton is provided. Value of a beaver in functioning of vertebrate animals zoo-complexes and formation of their habitats is shown. Impact of a beaver on riparian phytocenosis in “Kologrivsky forest” reserve results in disappearance of aspen forests, loss of aspens from structure of a forest stand and to formation of speckled alder (*Alnus incana*) forest along water's edge. Hydrological and hydrochemical conditions of water-currents of the small rivers and streams in the reserve has changed. We observe the development of limnophyte species in hydrocoenosis and an increase of the trophic status of the formed reservoirs – beaver ponds.

All these transformations have entailed a change in the ratio of quantity and distribution of many groups of organisms. We have noted some changes in structure of fauna, and also in the quantity of vertebrate species: mammals and birds. These changes, however, are limited to the big areas of the forest which was previously cut down.

БОБР (*CASTOR FIBER*) В ПРИОКСКО-ТЕРРАСНОМ БИОСФЕРНОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

С.А. Альбов¹, Л.А. Хляп²

¹Приокско-Террасный государственный природный биосферный заповедник,

²Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

s-albov@yandex.ru, khlyap@mail.ru

В 2012 г. была издана книга, посвященная бобру в Приокско-Террасном заповеднике (Речной бобр..., 2012). В эту книгу и в другие публикации (Завьялов и др., 2010; 2016; Петросян и др., 2012, 2016; Горяйнова, 2014 и др.) вошли результаты многолетних учетов и работ по оценке средообразующей деятельности бобра. В этой связи здесь мы сосредоточились в основном на неопубликованных материалах последних лет или же включаем уже известные данные, объясняющие или дополняющие современную ситуацию. Описание природных условий и характеристики местообитаний бобра в заповеднике частично скомпилировано из нашей обзорной работы (Альбов и др., 2016).

Общие сведения

Территория Приокско-Террасного заповедника впервые взята под охрану летом 1945 г., как участок Московского заповедника, а с 1948 г. — оформлена как самостоятельная единица. Заповедник лежит в центре Среднерусской возвышенности в пределах южной части Москворецко-Окской морено-эрозионной равнины. Он расположен на левом берегу р. Оки (рис. 1) в 12 км к востоку от города Серпухова (юг Московской области), координаты: 54°50 с.ш.; 37°50 в.д. (Кадастровый..., 2014). Заповедник относится к числу самых маленьких федеральных заповедников России (4960 га).

Рельеф

Небольшая северная часть заповедника лежит на коренном берегу, а основная территория располагается на террасированном склоне долины р. Оки, постепенно спускаясь в южном направлении к пойме. Это и определяет основные черты рельефа заповедника. Склоновая часть чередуется с выположенными участками террас. Разность высот северной и южной части заповедника составляет 76 м. Максимальная высота — 182 м над ур. м., минимальная — 106 м над ур. м. Современная пойма Оки почти не заходит на территорию заповедника и находится в его охранной зоне. Малые реки расчленяют поверхности рельефа на местные водоразделы и склоны. Широко представлены ложбины. Для территории заповедника характерно проявление карста в виде четко выраженных карстовых воронок, а также небольших углублений (в т.ч. суффозионных) на начальных стадиях карстовых процессов. На надпойменных террасах юга заповедника расположены эолово-эрозионные валы (Атлас ..., 2000).

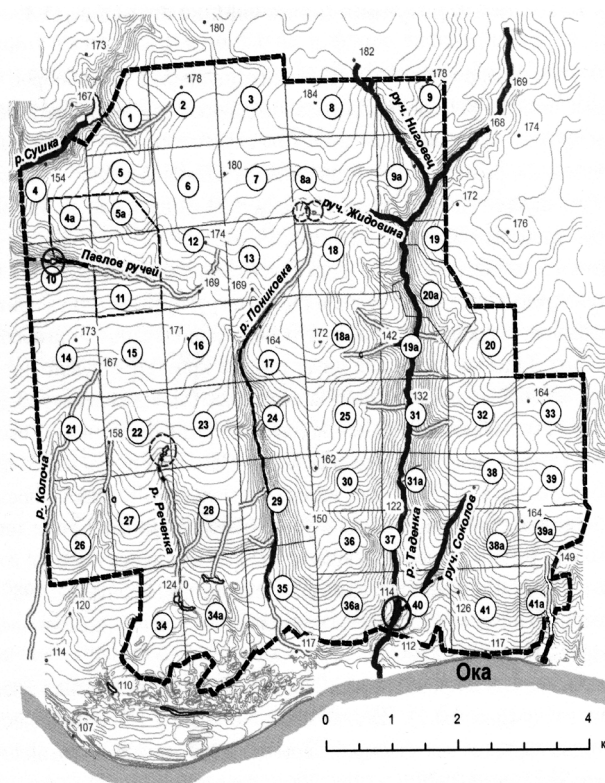


Рис. 1. Обитание бобра (по руслу - черным и кружки без цифр) в ПТЗ.

Климат

Территория заповедника входит в атлантико-континентальную климатическую область. Долинные ландшафты Оки более обеспечены теплом, благодаря южной экспозиции левобережья и, возможно, теплорегулирующему воздействию водных масс Оки, текущей из более южных районов (Осипов, 1999). Средняя температура воздуха наиболее холодного месяца (января) за последние 10 лет составляет $-8,3^{\circ}\text{C}$, наиболее теплого (июля) $17,6^{\circ}\text{C}$. Средняя годовая сумма осадков 683 мм (Кадастровый..., 2014), что несколько выше, чем в среднем по южной части области. Более половины осадков (67% от годовой суммы) выпадает в теплый период года. Максимальное их количество выпадает в июле (91,2 мм), минимальное – в марте (33,5 мм). Продолжительность вегетационного периода – 186 дней. Снежный покров устанавливается в конце ноября – начале декабря, сходит в середине апреля. Его глубина достигает 50–55 см.

Гидрографическая сеть заповедника представлена речками, ручьями, озерами, прудами и болотами. Основные водотоки – две лесные речки (Таденка и Пониковка) с притоками и системой переувлажненных ложбин разного порядка. Они пересекают заповедник с севера на юг. Небольшой участок северо-западной границы заповедника проходит по р. Сушка. Среди озер наиболее крупные – Протокское и Сионское. Первое из них образует небольшая речка

Реченка, второе безымянный небольшой ручей. Время от времени в период жаркого лета озера почти полностью пересыхают. Болота занимают не более 1% территории заповедника. Верховые болота находятся в северной части заповедника. Низинные – небольшие, но широко распространены, особенно в поймах малых рек и ручьев. Имеется много родников. Более подробная характеристика гидросети дана в разделе «Местообитания».

Растительность

По лесорастительному районированию территория заповедника отнесена к подзоне тенивых широколиственных лесов, а в системе геоботанического районирования – к подтаежной (хвойно-широколиственной) полосе (Смирнов, 1958, Атлас ..., 2005). Почти вся территория заповедника (92,2% площади) занята малонарушенными лесами, преимущественно средневозрастными приспевающими и спелыми. Преобладают сосняки (44,5%), березняки (35%) и осинники – 10,9%. Из других лесобразующих пород заметную роль играют липа *Tilia cordata*, ель *Picea abies*, черная ольха *Alnus glutinosa* и дуб *Quercus robur*. Луга, в том числе сенокосные площади, составляют только 1,7% территории заповедника, но с юга (охранная зона) примыкают пойменные приокские луга.

Вся территория Приокско-Террасного заповедника характеризуется высокой интенсивностью антропогенных воздействий, предшествующих организации заповедника. К концу XIX в. она была пройдена пожарами и сплошными рубками. В течение последних столетий наблюдалось многократное изменение способов использования всех угодий, в результате сформировалась мелкоконтурность территории. Это в сочетании с высокой экотопической неоднородностью определяет высокую мозаичность современного почвенного и растительного покрова заповедника (Кадастровый..., 2014).

С организацией заповедника воздействие на природные комплексы значительно снизилось. Рубки ухода за лесонасаждениями проводили в незначительных размерах до 1965 г., а потом были полностью прекращены. В 1960–1980-х гг. на территории заповедника проводили мероприятия по регуляции численности копытных, а также режимное сенокошение для сохранения степной флоры. В последние десятилетия сенокосы охватывают около 2/3 луговых территорий, а хозяйственная деятельность в лесах заповедника (за исключением зубрового питомника и земель хозяйственного использования) сводится к уборке сухостойных деревьев вблизи дорог и расчистке просек.

Характеристика бобрового населения

Методы учета бобров и оценки их средообразующей деятельности

Учеты бобров в заповеднике в последние десятилетия проводятся ежегодно поздней осенью, когда бобры приступают к заготовке зимних запасов, и территория, используемая ими, сужается. Обследуются все водотоки и водоемы в пределах заповедника, дополнительно – все русло р. Таденки. В последние годы ведется наблюдение за бобровым поселением в охранной зоне близ юго-восточной границы заповедника. Единственный раз удалось обследовать примыкающее к заповеднику левобережье р. Оки. Одновременно с учетными работами регистрировали расположение бобровых сооружений: всех плотин, независимо от степени их сохранности, обитаемых жилищ, основных троп,

каналов, мест заготовки корма, некоторых крупных деревьев с погрызами бобров или метками. Выявление обитаемых бобровых жилищ на р. Таденке не представляло большой сложности, поскольку река мелководна, а вода в ней прозрачна. Вблизи обитаемой норы или хатки имеется плотина. Обитаемые бобровые жилища хорошо заметны по свежим следам и мути в воде около входа. Осенью недалеко от жилища обычно имеются запасы корма. Координаты всех найденных объектов определяли с помощью GPS. Определение численности бобров в поселении проводили по методу, предложенному Л.С. Лавровым (1952), заключающемуся в глазомерной оценке обилия следов деятельности по разработанной им шкале, что позволяет классифицировать поселения по их мощности и оценивать численность: поселение слабое 1–2 бобра, в среднем 1,5; поселение среднее 3–5, в среднем 4; поселение крупное 6–8, в среднем 7.

История заселения бобрами

Исчезновение бобров в Серпуховских землях можно датировать достаточно точно, а именно серединой XVI века. По сведениям, опубликованным в обзоре О.В. Смирновой с соавторами (2000) г. «бобровники» были переведены в разряд «пашенных людей» в 1552 г. Такой переход свидетельствует, что «бобровники» — люди, жившие этой отраслью охотничьего хозяйства и составлявшие в древней Руси особое мощное сословие (Скалон, 1951), — оказались не у дел, и им нашли иное занятие. Реинтродукцию бобра удалось впервые осуществить в июне 1948 г., когда 2 пары бобров, привезенные из Воронежского заповедника, были выпущены на р. Таденка. Повторно, в ноябре 1955 г., еще 2 пары бобров, привезенные из Белоруссии, были выпущены на р. Пониковка (Заблоцкая, 1979). За пределами заповедника на р. Речма бобров обнаружили в 1952 г., в верховьях р. Сушка — на четвертый год после первой реинтродукции. Со стороны Сушки бобр в 1953 г. вселился на протекающий по заповеднику Павлов ручей. Дальнейшее освоение гидросети заповедника шло из этих 3 относительно независимых очагов.

Местообитания

В заповеднике бобры в основном обитают на двух речках: Таденке и Пониковке — типичных малых реках. Речка Таденка — спускается в северо-восточной части заповедника от водораздела к Оке. Ее протяженность чуть более 10 км, из которых около 7 км приходится на заповедник. Верховья и низовья лежат в охранной зоне. Площадь водосборного бассейна Таденки — 27,2 км². Уклон русла — 8 м/км. Питается река как водами атмосферных осадков, так и многочисленными родниками. Быстро реагирует на ливневые дожди, и поэтому паводки бывают не только весной, но и летом. В засуху река заметно мелеет, а на некоторых участках, включая устье, поверхностный сток прекращается полностью.

Максимальная ширина русла р. Таденки 3 м, чаще 1,0–1,5 м; глубина до 1 м. Как и для многих малых рек, для Таденки характерно чередование перепадов (глубина 0,07–0,10 м; скорость течения 0,45–0,75 м/сек), тихих плесов (глубина 0,25–0,40 м; скорость течения 0,20–0,33 м/сек) и ям глубиной 0,6–1,0 м и скоростью течения 0,0–0,1 м/сек (все данные приведены для межени — середины лета). Дно р. Таденки чаще всего песчаное и илистое, на некоторых

участках встречаются мелкая галька и камни. Прибрежная полоса занята древесными сообществами, преимущественно черноольшаниками, в формировании которых велика роль речного бобра, изымающего осину, березу и другие лиственные деревья. Реже встречаются травяные сообщества, слагаемые растениями преимущественно увлажненных и влажных местообитаний (Кацман, 2012).

В нижнем течении Таденки имеется дамба (переезд через реку), а русло ниже дамбы состоит из двух примерно одинаковых по протяженности, но резко неоднородных по характеру участков. Верхний (ближний к дамбе) участок расчленен на несколько рукавов, заросших преимущественно рогозом *Typha latifolia* и тростником *Phragmites australis*. Нижний участок представляет собой каньон с крутыми склонами и узким дном, обычно полностью занятым руслом реки.

Другая речка – Пониковка – берет свое начало в болотистых участках квартала 8а, пересекает южную границу заповедника, но не доходит до Оки, впадая в карстовую воронку в охранной зоне близ д. Республика. Её длина около 6 км, и она почти полностью лежит в пределах заповедника. Русла обеих речек бедны макрофитами.

Северо-западная граница заповедника проходит по реке Сушке. Она берет начало в болотистых участках к северу от заповедника за пределами его охранной зоны и впадает в Оку. Общая ее протяженность более 10 км, но лишь 1 км левого берега входит в заповедник. Правый берег, где находятся строения дачного типа и приусадебные участки, активно используется людьми.

На речке Колоче, верховья которой лежат на юго-западе заповедника, мы не нашли ни былых плотин, ни погрызов, но Б.С. Мамонтов (2005) отмечал 1 бобровое поселение с 3 брошенными плотинами. Между этой рекой и Пониковкой есть еще небольшая (менее 2 км) речка Реченка. Здесь Б.С. Мамонтов в 2005 г. отметил 2 бобровых поселения, а мы в 2007 г. в верховьях реки близ Маслова пруда находили старые бобровые погрызы.

Наряду с речками бобры селятся на впадающих в них ручьях. Поселения бобров отмечали на крупных притоках Таденки, которые целиком лежат в границах заповедника: правых – ручьи Ниговец (1,9 км) и Жидовина (1,3 км), левом – Соколов ручей (1,5 км). Есть бобровое поселение и на Павловом ручье, который начинается в заповеднике, протекает по его территории в западном направлении и впадает в р. Сушка уже в охранной зоне.

На двух ручьях, Павловом и Ниговце, а также на Таденке имеются рукотворные пруды. Последний, самый крупный, расположен в нижнем течении р. Таденки, в квартале № 40. Он образовался в результате строительства в 1975–1977 гг. дамбы. Длина пруда 350–400 м, ширина около 100 м, акватория около 40000 м². Акватория прудов на ручьях 1500 и 600 м², соответственно. Пруды бобры используют, как готовые водохранилища, устраивая в их берегах жилища (норы или полухатки). Пруд в верховьях Ниговца (Федосов) не имеет крутых берегов, и там бобры живут в хатке. Дамбу пруда бобры могут повреждать, роя в ней нору, но могут укреплять путем постройки плотины в месте, где дамба начинает промываться.

В дамбе-переезде через р. Сушка имеется труба для стока воды, но бобры

иногда стоят здесь плотину, загораживая сток и создавая свой бобровый пруд.

В результате строительства плотин бобры создают на речках и их притоках пруды, размещение которых меняется по мере переселения бобров. Обычно они небольшие — 2×3 м, но некоторые достигают значительных размеров. Так, один из прудов в верховьях р. Таденки в 2009–2013 гг. имел размеры 46×50 м, а на ручье Ниговец — 30×13 м. Следует отметить, что из-за недостатка пищевых ресурсов бобры, обитающие на р. Таденке и ее притоках, часто меняют свое распределение по руслу, в результате плотины теряют свою функцию и «бобровые пруды» оказываются спущенными (Завьялов и др., 2016). При этом для Таденки, особенно в среднем ее течении, характерно сравнительно быстрое (за 1–2 года) восстановление русла реки. Это явление в меньшей степени свойственно другим «бобровым рекам» средней полосы России (Завьялов и др., 2005; Экосистема малой реки..., 2007). По всей видимости, быстрое восстановление русла в среднем течении Таденки связано с относительно большим уклоном русла и преобладанием здесь песчаных грунтов.

На территории заповедника близ верховий Пониковки имеются 2 заполненные водой суффозионные воронки с акваторией около 500 м², в засушливые годы полностью пересыхающие. Они практически не имеют сообщений с водотоками. Бобры использовали их, как и другие пруды, но в последние 10 лет здесь не обитали.

В охранной зоне заповедника бобровые поселения располагаются в верховьях и низовьях Таденки, на р. Сушке и в низовьях впадающего в неё Павлова ручья. Кроме того, бобр обитает в низовьях безымянного ручья к юго-востоку от заповедника. Ручей берет свое начало в заповеднике (кв. 39а), но особенно заметным становится в кв. 41а после подпитки родником. За границей заповедника ручей течет на юг по охранной зоне и, не доходя до Оки примерно 300 м, образует в обычные годы водоем и уходит под землю. Берега водоема изрезаны многочисленными каналами и даже тоннелями, проложенными на глубине до 0,8 м. Выходы из них могут находиться на расстоянии до 10–20 м от воды, предоставляя бобрам удобный подход к травянистой растительности на берегу или зарослям порослевой ивы. В сложившихся условиях бобры-одиночки могут сравнительно легко переживать засуху или зимовать, не создавая зимних запасов.

Селится бобр и по Оке. Погрызы ив, обильных вдоль её берега, — обычное явление, но детально удалось обследовать левобережье Оки лишь в 2015 г., когда уровень воды в реке за лето упал примерно на 1 м, и вдоль берега образовалась полоса отмелей шириной около 10 м.

На обследованном отрезке от места пересечения Оки с ЛЭП (к югу от 34 кв.) до восточной границы заповедника (шлагбаум на Зиброво), протяженностью около 6,5 км, обнаружено 3 поселения: одно выше устья Таденки и 2 ниже. Два из трех выявленных поселений оценены как сильные (6–8 особей) и одно средней силы (3–5 особей). Судя по отпечаткам резцов на погрызах, в поселениях существовали особи всех возрастных групп: сеголетки, годовики и взрослые. В общей сложности на этом участке обитало 15–21 бобров. Это внушительная цифра, если учесть, что на всей территории заповедника в по-

следнее десятилетие обитало 34–54, в среднем 44 бобра (табл. 1). Плотность поселений на Оке составила 0,46 на 1 км. Наряду с обитаемыми встречены и старые покинутые норы бобров.

Примыкающий к воде левый берег Оки – крутой склон от низкой поймы к высокой или к первой надпойменной террасе. Преимущественно песчаные участки берега чередуются с каменистыми и глинистыми. Последние почти лишены кустарниковой растительности. Напротив, каменистые и особенно песчаные участки густо поросли ивой и беспрепятственный спуск человека к воде возможен лишь в отдельных местах. Кусты ив низко нависают над водой, но полностью бывают залиты только в половодье. По мере удаления от берега глубина реки быстро возрастает, но имеются и мелководья, поросшие макрофитами (кубышка *Nufar lutea*, рогоз, сусак *Butomus umbellatus*). Сочетание хорошей кормовой базы с возможностью рытья нор в крутых песчаных берегах создает благоприятные условия для обитания бобров.

Жилища во всех поселениях на Оке представляли собой норы с подводными входами. Крутые берега позволяют устраивать входы на разной высоте в зависимости от уровня воды. Поэтому наряду с функционирующими входами существуют и старые обсохшие, обвалившиеся используемые ранее при более высоком уровне воды. Все вместе взятое свидетельствует о долговременном использовании или периодическом возвращении бобров к однажды облюбованному участку берега.

В 2015 г. к заготовкам корма бобры преступили уже в сентябре, и к октябрю запасы представляли собой «языки» из плотно уложенных ветвей ивы, перпендикулярно простирающиеся от берега к стремнине (фото 47). В сильных поселениях их длина достигала 10–12 м, в среднем 3 м при ширине 3,5 и 2,5 м, соответственно. Запасы корма начинались недалеко от входа в нору, где глубина составляла от 0,6 до 1,5 м. Чем дальше от берега, тем глубже река, но запасы явно находились не на плаву, а упирались в дно.

Период, когда заповедник был единственным источником расселения бобров на прилегающие территории, по-видимому, остался в прошлом. Вероятно, теперь и поселения на Оке поставляют бобров-мигрантов для речек и ручьев заповедника.

Динамика численности

Динамика численности бобров в ПТЗ от начала вселения до 2009 г. подробно изложена и проанализирована в предыдущих публикациях (Завьялов и др., 2010; Петросян и др., 2012, 2016). Здесь мы приводим результаты мониторинга состояния бобрового населения с 2008 по 2017 гг. Приведены данные по суммарной численности бобров и их поселений в границах заповедника (табл. 1). Общее количество бобровых поселений на территории заповедника варьировало незначительно (от 11 до 14, в ср. 12,4) (табл. 1). Минимальный показатель численности (35 бобров) отмечен в 2016 г. при 11 поселениях. Максимальный (54 бобра) – в 2009 г. при максимальном количестве поселений (14), в среднем – 43,75 бобров. Подъем численности 2014 г. до 50 бобров сопровождался ростом количества поселений, почти все они были средней мощности и только одно слабое.

Таблица 1.

Численность бобра и мощность поселений на территории Приокско-Террасного заповедника (без охранной зоны).

Год	Всего		Мощность поселения		
	Поселений	особей	сильное	среднее	слабое
2008	12	37	1	6	5
2009	14	54	3	7	4
2010	13	43	2	5	6
2011	14	47	1	8	5
2012	12	44	2	6	4
2013	11	38	2	4	5
2014	13	50	0	12	1
2015	13	48	1	9	3
2016	11	35	1	5	5
2017	12	44	2	6	4

Отмечено 2 пика численности: в 2009 г. – 54 особи в 14 поселениях и в 2014 г. – 50 особей в 13 поселениях, и между ними спад в 2013 г. – 38 бобров. Последний минимум – 35 бобров отмечали в 2016 г. (11 поселений).

Засуха 2010 г. практически не отразилась на ходе численности, но после засушливого 2015 г. количество поселений и численность бобров в заповеднике сократились. Небольшая амплитуда флуктуаций, плавный спад численности, резкий подъем и 7-летний период циклики близки к предсказаниям математической модели (Завьялов и др., 2010; Петросян и др., 2012, 2016).

Основное население бобров заповедника сосредоточено в бассейне Таденки: от 54 до 83% от всех поселений, отмеченных в заповеднике (рис. 2), и от 56,6 до 87,5% особей. На втором месте – Пониковка (7,1–30,8% поселений и 7,4–27,3% особей).

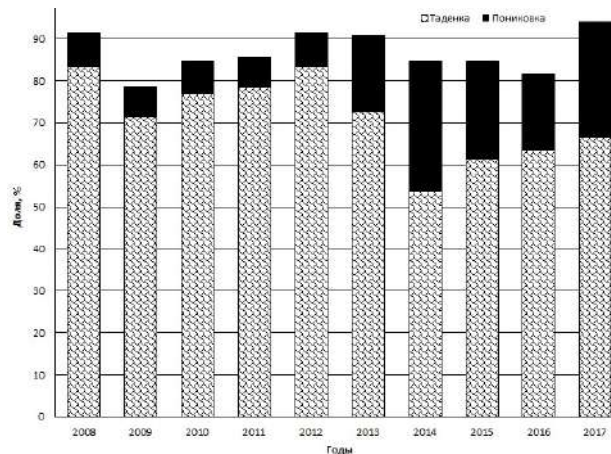


Рис. 2. Доля бобровых поселений (в % от общего их числа в заповеднике) в бассейне р. Таденки (в границах заповедника) и на р. Пониковке.

Динамика численности и мощности поселений бобра в бассейне и в русле (без притоков) реки Таденки, включая поселения за границами заповедника, дана в табл. 2.

Таблица 2.

Численность и мощность поселений бобра в бассейне и в русле р. Таденки (включая охранную зону).

Год	Всего: бассейн (русло)		Мощность поселения: бассейн (русло)		
	поселений	особей	сильное	среднее	слабое
2008	11 (5)	34 (18)	1 (0)	5 (4)	5 (1)
2009	12 (7)	53 (35)	4 (3)	5 (3)	3 (1)
2010	11 (7)	38 (29)	2 (2)	4 (3)	5 (2)
2011	11 (7)	40 (29)	1 (1)	7 (5)	3 (1)
2012	10 (6)	39 (23)	2 (2)	5 (1)	3 (3)
2013	9 (5)	35 (18)	2 (0)	4 (4)	3 (1)
2014	9 (6)	36 (24)	0 (0)	9 (6)	0 (0)
2015	9 (6)	34 (25)	1 (1)	6 (4)	2 (1)
2016	8 (5)	25 (15)	1 (0)	3 (3)	4 (2)
2017	9 (6)	35 (25)	2 (1)	4 (4)	3 (1)

После 2013 г. отмечено изменение распределения бобров в заповеднике. Если в 2009–2012 гг. в бассейне Таденки обитало 33–42 бобра, то 2013–2017 гг. их стало меньше – 23–31 бобр. На Пониковке, напротив, отмечен рост: 4 бобра до 2013 г. и 6–14, в 2013–2017 гг. Рост бобрового населения р. Пониковки не связан с убылью бобров в бассейне Таденки и объясняется событиями только на Пониковке: изменения водного режима и перестройка структуры населения.

В 2006–2012 гг. бобры жили только в низовьях Пониковки (кв. 35), хотя брошенные плотины были и выше, вплоть до южной части 17 квартала. В 2013 г. нижнее поселение ослабло, но примерно в 3 км выше по течению, там, где следы бобровой деятельности ранее отсутствовали (север 17 кв.), возникло новое поселение средней силы. Лето 2013 г. отличалось обильными осадками и, как следствие, подъемом воды в верховьях Пониковки, что и позволило бобрам закрепиться в этом новом месте. В следующий, 2014 г., уровень воды понизился, и вновь возникшее поселение распалось. На старом месте, существенно высохшем, остался бобр-одиночка, а в среднем течении образовалось 2 новых поселения средней силы. При этом в каждом из них имелись сеголетки, годовики и взрослые особи. Наряду с этим окрепло и существовавшее все эти годы поселение в низовьях Пониковки (кв. 35). В результате на этой речке к концу 2014 г., с учетом бобра-одиночки, насчитывалось 4 бобровых поселения и 14 бобров.

В последующем бобр-одиночка погиб, 2 бобровых поселения в среднем течении сохранились, и наметилась тенденция к их смещению вниз по руслу. Самое нижнее поселение (кв. 35) продолжало существовать, менялось лишь расположение жилищ. Осенью 2015 г. бобры использовали даже 2 жилища одновременно. Оба располагались на левом берегу в 30 м друг от друга, оба находились в пруду, созданном одной и той же плотиной, возле обоих жилищ имелись запасы корма на зиму. К 2017 г. общая численность бобров на Пониковке была ниже, чем в 2014 г., но оставалась достаточно высокой – 3 поселения и 10 особей. Рост бобрового населения связан с распадом семьи и возможностью её расселения по Пониковке на участки, которые бобры не эксплуатировали около 10 лет.

В верховьях Таденки (в северо-восточной части охранной зоны) в разные годы то отмечали 3 поселения, то вообще не было жилых поселений. Притоки Таденки небольшие. Лишь на Ниговце отмечали до 4 поселений. На Жидови-

не и Соколовом ручье – по одному. На самой реке размещено 45–67% поселений от числа имеющихся во всем бассейне и 51–77% бобров (табл. 2).

Плотность населения бобров в бассейне р. Таденки в 2007–2012 гг. составляла от 7 до 9 поселений на 10 км русла.

Изменения «мощности» поселений

С 2008 по 2017 гг. на территории заповедника чаще было 1–2 крупных (сильных) поселения. Лишь в 2009 г. их было 3, а в 2014 г. – не отмечали. Крупные поселения обычно были в меньшинстве (табл. 3.). Слабые поселения преобладали лишь в 2010 и 2013 гг., составляя 46,2 и 45,5% соответственно. В 2016 г. их было столько же, сколько и поселений средней силы (по 45,5%). Во все остальные годы преобладали поселения средней силы. Их доля была минимальной в 2010 г. (38,5%) и максимальной в 2014 г. (92,3%).

Таблица 3.

Соотношение поселений разной мощности на территории заповедника

Год	Всего поселений	Доля (%) поселений, имеющих мощность:		
		сильную	среднюю	слабую
2008	12	8,3	50	41,7
2009	14	21,4	50	28,6
2010	13	15,4	38,5	46,2
2011	14	7,1	57,1	35,7
2012	12	16,7	50,0	33,3
2013	11	18,2	36,4	45,5
2014	13	0	92,3	7,7
2015	13	7,7	69,2	23,1
2016	11	9,1	45,5	45,5
2017	12	16,7	50	33,3

Размеры одной и той же семьи могут, как сохраняться во времени, так и изменяться (табл. 4). С 2009 по 2012 гг. 4 года подряд оставалось крупным только 1 поселение, расположенное в среднем течении реки Таденки (№ 5 в табл. 4 и на рис. 3).

Таблица 4.

Изменение «мощности» поселений в бассейне р. Таденки, по данным осенних учетов 2008–2012 гг.

№ поселения	2008	2009	2010	2011	2012
1	?	+	СРЕДНЕЕ	?	?
2	+	СИЛЬНОЕ	+	СРЕДНЕЕ	+
3	СРЕДНЕЕ	СИЛЬНОЕ	СИЛЬНОЕ	СРЕДНЕЕ	слабое
4	-	слабое	слабое	СРЕДНЕЕ	слабое
5	СРЕДНЕЕ	СИЛЬНОЕ	СИЛЬНОЕ	СИЛЬНОЕ	СИЛЬНОЕ
6	слабое	СИЛЬНОЕ	СРЕДНЕЕ	СРЕДНЕЕ	СИЛЬНОЕ
7	СРЕДНЕЕ	СРЕДНЕЕ	СРЕДНЕЕ	СРЕДНЕЕ	СРЕДНЕЕ
8	СРЕДНЕЕ	СРЕДНЕЕ	слабое	СРЕДНЕЕ	слабое
9	СРЕДНЕЕ	СРЕДНЕЕ	СРЕДНЕЕ	СРЕДНЕЕ	СРЕДНЕЕ
10	-	слабое	-	-	-
11	слабое	слабое	слабое	слабое	СРЕДНЕЕ
12	СИЛЬНОЕ	СРЕДНЕЕ	слабое	СРЕДНЕЕ	СРЕДНЕЕ
13	-	слабое	слабое	СРЕДНЕЕ	СРЕДНЕЕ
14	-	-	-	слабое	-
Итого особей	29	41	32	40	40

Примечание: + поселение жилое, но его «мощность» не определена; – поселение не жилое, ? – не обследовано

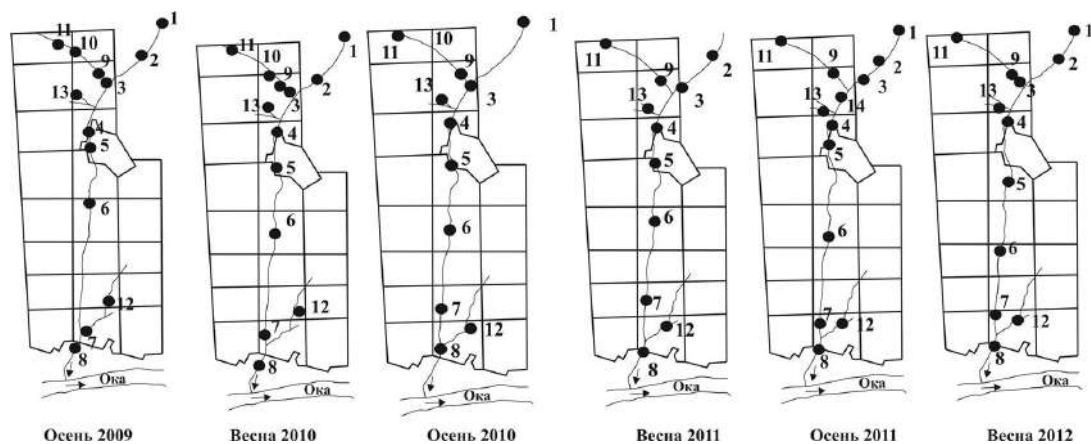


Рис. 3. Изменения расположения поселений в бассейне р. Таденки в 2009–2012 гг. Поселения обозначены черными кружками, номера поселений согласно табл. 4 (по: Завьялов и др., 2016).

Место зимовки этой семьи не оставалось ежегодно постоянным (рис. 3). Зиму 2008/2009 гг. они провели в 300 м ниже по течению от места зимовки 2007/2008 гг. Летом бобры выстроили большую плотину в 250 м выше по реке, в пруду которой пережили 2 зимы. Здесь река подпитывается родниками, по берегам – ивовые заросли. Это позволило бобрам успешно пережить летнюю засуху 2010 г. Весенний паводок 2011 г. промыл плотину, но бобры отремонтировали ее. Летом бобры подновляли еще одну плотину в 180 м ниже по течению, но на зимовку переместились вверх по течению, вернулись в жилище, которое они занимали в 2007 г., отремонтировав и его, и нижележащую плотину. Весной 2012 г. эта плотина была промыта. Летом бобры переселились на 1,2 км вниз по Таденке, где были построены плотины как совершенно новые, так и с включением фрагментов старых. Две из этих плотин функционировали только летом, но другие две плотины обеспечили зимовку 2012/2013 гг.

Весной 2013 г. сильный паводок полностью разрушил или существенно повредил почти все бобровые плотины на Таденке, в том числе и плотины поселения №5. К осени в семье осталось 2 особи, и она сместилась вверх по течению на 940 м от предыдущего места зимовки. Еще через год (к осени 2014 г.) семья увеличилась до 3–5 бобров, бобры поднялись по реке еще на 230 м, выбрали место, где они жили с лета 2009 г. до весны 2011 г. Здесь поселение существовало еще 4 зимовки подряд, окрепнув к осени 2017 г. до сильного. Летом 2018 г. бобры ушли отсюда.

Такие места, где бобры могут обитать непрерывно несколько лет подряд, для Таденки большая редкость. Так, с 2007 по 2012 гг. бобры на р. Таденке чаще обустроивали места зимовок лишь на один год, в 5 случаях зимовали в одном и том же месте два года подряд и лишь в 1 случае – три года. Отмечен возврат семьи в старое место их зимовки через 4 года, а также использование одного и того же места разными семьями. Центры поселения (приурочены к жилищу) смещались на 200–1200 м, иногда трижды в год (Завьялов и др., 2016).

Жилища

В заповеднике бобры используют норы, полухатки и хатки. Мы подсчитали среднее количество обнаруженных жилищ в год, используемых бобрами на каждом водотоке за период 2009–2017 гг., и соотношение жилищ разного типа (табл. 5). На Сушке и Павловом ручье среднегодовое количество жилищ меньше 1, т.к. в некоторые годы на этих водотоках в пределах заповедника вообще не было поселений. В среднем в заповеднике и его окрестностях в год обнаруживали 14 убежищ. Преобладало использование полухаток (43%), особенно на Таденке, Ниговце и Жидовине. На втором месте – норы (35%). Они преобладали над другими убежищами на Сушке, Пониговке и Павловом ручье, где имелись крутые участки берега. Хатки бобры сооружали реже других жилищ (22%). Однако они хорошо заметны, что позволяет лучше отслеживать их использование.

Таблица 5.

Использование жилищ различных типов с 2009 по 2017 гг.

Водоток	Среднее к-во жилищ в год	Соотношение (%)		
		нора	п/хатка	хатка
Таденка	6,4	38	50	12
Ниговец	1,5	0	57	43
Жидовина	1	22	56	22
Соколов ручей	1	22	33	45
Безымянный ручей	1	0	0	100
Сушка	0,6	66	17	17
Пониговка	2,1	47	37	16
Павлов ручей	0,7	71	29	0
Всего	14,5	35	43	22

Всего было зарегистрировано 10 хаток, чаще по одной на водотоке, на Ниговце – одна в низовьях и одна в верховьях (на Федосовом пруду), на Таденке – 3. Хаток бобры не строили лишь на Павловом ручье, имеющем на участке, где селятся боры, относительно крутые берега. По своей форме хатки обычно представляли довольно правильные конуса от 1 до 3 м высотой с диаметром основания от 2 до 5 м. Встречаются хатки с основанием овальной (1,5×2,5 м) или грушевидной формы (9×3 м). Хатки, расположенные на низменных участках, могут быть окружены со всех сторон водой, и тогда их постройка начинается на каком-либо возвышении: кочка, кобел, островок. Возвышения такой же природы могут находиться и возле уреза воды. Возведенные на них хатки оказываются на берегу, но во всех случаях вход в хатку (как и в другие зимние жилища) находится под водой.

Дольше всего (все 5 лет наблюдений без перерыва) бобры использовали хатку на безымянном ручье, в охранной зоне к юго-востоку от заповедника. Её наибольшая высота – 1,5 м, диаметр основания – 3 м.

На Таденке было 3 хатки. Большая (3 м высота и 5 м – диаметр основания) – на выположенном заболоченном участке верховий. Она впервые была описана в 2014 г., и бобры зимовали в ней все последующие годы (4 зимы наблюдений). Несколько ниже, но тоже на заболоченном участке – хатка меньшего размера (1,2 м высотой и 1,5 диаметр основания). Она располагалась на кочке,

из которой росли 3 небольшие ольхи. Хатка разрушилась уже на следующий год. Третья хатка — в среднем течении реки в кв. 20а, достигала 1 м в высоту и 2 м в диаметре основания. Бобры выстроили её на берегу созданного их плотиной пруда, когда семья (№ 5 — в табл. 4 и на рис. 3) в жаркое лето 2010 г. переселилась поближе к родникам. Постепенно пруд наполнялся водой, и его площадь росла. К поздней осени хатка оказалась в центре пруда. В 2011 г. она перешла в категорию временных убежищ, т.к. на левом берегу было устроено новое жилище — полухатка. Бобры переселились вниз по реке, и весной 2012 г. хатка в пруду была полностью разрушена паводком. Полухатку на левом берегу бобры начали ремонтировать к осени 2014 г., когда вновь вернулись в благоприятный для них участок реки. Размеры её надземной части стали расти. К осени 2017 г. высота жилища достигла 1,5 м, а диаметр основания — 5 м.

Хатка на Соколовом ручье обнаружена в 2009 г., и на тот момент она была 2,2 м высотой и 3×4 м в основании. В 2011 г. бобры переселились, и хатка начала проседать. Осенью 2014 г. бобры вновь вернулись в неё, оставшись и на следующий год. Они укрепляли жилище грунтом, но его размеры оставались небольшими. На 1 год бобры переселились на другое место, а в 2017 г. вернулись вновь. Хатка осталась небольшой и довольно бесформенной, имея вид хаотичного нагромождения ветвей, скрепленных грунтом.

На Ниговце одна хатка отмечена близ его впадения в Таденку. Здесь к осени 2009 г. поселилась семья из 6—8 бобров, запрудила ручей и на берегу большого пруда с пологими берегами выстроила хатку с грушевидным основанием 9×3 м. Бобровая семья прожила в этой хатке 2 зимы и лето между ними. После ухода бобров хатка разрушилась.

Верховья Ниговца запружены небольшой дорогой-переездом. Она теперь почти не используется, но образовавшийся пруд (Федосов пруд) сохраняется, и бобры обычно живут в нём, укрепляя запруду. Берега пруда пологие. Хатка была нами впервые описана в 2008 г.: высота 1,8 м, диаметр основания — 2,7 м. Она располагалась под корнями растущей выше по склону березы, что и привело на следующий год (2009 г.) к падению последней. Выворотень повредил хатку, но бобры продолжали ее использовать до 2011 г., почти не ремонтируя, а затем покинули пруд на 1 год. В 2013 г. бобры вернулись (1—2 зверя), отремонтировали хатку, перезимовали, но осенью 2014 г. пруд обмелел, и одного бобра загрызли бродячие собаки. В 2016 г. бобры вновь заселили пруд и подновили хатку. В 2017 г. ее высота составляла 1,4 м, а диаметр основания — 3 м.

Жидовина — небольшой ручей. В его верховьях имеются родники и заболоченная низина. Бобры обитали здесь ежегодно, меняя расположение жилищ и плотин. Менялась и мощность поселения. Зарегистрированное в 2013 г., как полухатка, жилище не использовалось в 2014 г. В 2015 г. бобры вернулись в эту полухатку, а в 2016 г. она оказалась на острове, приобрела вид хатки и существует по настоящее время. Особое жилище на этом ручье наблюдали после распада семьи, поддерживающей большую плотину. Когда течение ручья разрушило часть плотины и уровень воды в пруду упал, оставшийся бобр-одиночка соорудил нору в крыле плотины и провел в ней зиму 2010/2011 гг.

На р. Понииковке семья из 3—5 бобров построила хатку высотой 1,5 м, с основанием 3,7 м в диаметре, поселившись в 2013 г. в верховьях реки с пологи-

ми берегами (17 квартал). На зиму 2014/2015 гг. в ней остался зимовать бобр-одиночка и, видимо, погиб в ней. За последующие годы хатка разрушилась (фото 48–50).

На р. Сушке хатку (0,8 м высотой и в основании 1,5×2,5 м) видели в 2010 г. в поселении с 3–5 бобрами в среднем течении реки. До этого семья обитала ниже по течению реки, используя нору. Позже поселений в среднем течении Сушки не отмечали.

Наши наблюдения показывают, что далеко не всегда можно провести четкую грань между типами жилищ, например, хатками и полухатками. Хатки, даже оставаясь обитаемыми, могут со временем проседать, особенно при сокращении семьи. Полухатки, напротив, могут надстраиваться бобрами. По-видимому, для использования и конструкции жилища немаловажную роль играет трудноподдающаяся изучению его подземная часть.

Описанные выше наблюдения подтверждают сделанный ранее вывод (Завьялов и др., 2016), что бобры повторно используют свои жилища чаще, чем плотины. Очевидно, наличие удобных мест для устройства жилищ относится к важным факторам размещения поселений и продолжительности обитания бобров.

Некоторые факторы, влияющие на динамику численности

Засуха

Наличие воды – один из лимитирующих факторов обитания бобра. Переживание засушливых периодов происходит по различным сценариям.

Низовье Таденки. К середине августа экстремально жаркого лета 2010 г. р. Таденка обмелела. Уровень воды в пруду 40 квартала упал, и сток из него в низовье реки, где бобры жили много лет в норах, вырытых в крутом берегу, полностью прекратился. Бобровые плотины здесь потеряли свое функциональное значение и стали препятствовать перемещениям бобров между прудами, превратившимися в отдельные лужи. Тогда бобры разрушили плотины, прорыв в них туннели, а лужи углубили. Это объединило разрозненные лужи в одно целое и облегчило перемещение бобров, но вода продолжала убывать. Бобры стали углублять дно реки, но только у входа в нору, чтобы закрыть его водяной пробкой (фото 51). В таком состоянии они оставались жить до окончания засухи.

В конце августа – начале сентября сток воды из пруда 40 кв. возобновился, но вода еще около месяца не доходила до Оки. Так, 7 сентября вода в русле Таденки на 200 метров не доходила до описанной выше бобровой норы, но уровень грунтовых вод повысился, и копать перед входом в нору бобр перестал. Выше норы на участке русла, где вода появилась, бобры стали прокладывать и прочищать каналы. С 11 сентября стала заметна их деятельность и на пруду 40 кв.: возникли набитые тропы из воды на берег, появились погрызы рогаза и прочих травянистых растений. К 23 октября бобры покинули норы, в которых пережидали засуху, поднялись примерно на 700 м вверх по течению и обосновались в пруду кв. 40, где и остались на зимовку.

Пониковка. По-другому развивались события в поселении, располагавшемся в верховьях р. Пониковки. Оно возникло в обильное на осадки лето 2013 г. На новом месте были сооружены 2 плотины, образовавшие относитель-

но небольшой пруд, и хатка (фото 48). В засушливый 2014 г. сток воды в этом месте русла полностью прекратился и бобровый пруд обмелел. Обитавшая здесь бобровая семья распалась: один бобр остался на старом месте, а остальные спустились по речке и образовали 3 поселения на ее обводненных участках. Оставшийся в пруду одиночка покинул хатку и создал короткую нору в плотине, потому что здесь пруд был наиболее глубоким. Затем эта нора превратилась в туннель, который окончательно спустил пруд. Одиночка вернулся в хатку, которая теперь находилась на абсолютно сухом месте. Запасов корма он не делал. В декабре по снегу он еще выходил из хатки, обгрызая кору растущих вблизи деревьев (фото 52), но вскоре следы его жизнедеятельности перестали встречаться.

Спустившиеся по Пониловке бобры обосновались на обводненных участках русла. Там они создали пруды и жилища. В двух поселениях бобры, сделав запасы, остались на зиму и успешно перезимовали. Третье поселение создал другой бобр-одиночка, который в ноябре стал жертвой бродячих собак *Canis familiaris*. В октябре того же года гибель бобра от бродячих собак наблюдали и на обсохшем пруду в верховьях Ниговца (Федосов пруд).

Безымянный ручей. Представляет интерес история поселения на маловодном ручье, который начинается в заповеднике (кв. 39а), выходит в охранный зону и, не доходя до Оки, просачивается под землю. В дождливые годы в устье ручья образуется водоем до 50 м диаметром. Впервые бобровое поселение здесь обнаружено в 2013 г. При этом прорытые по берегам каналы, разновозрастные рубки и заброшенная хатка свидетельствовали, что поселение имеет давнюю историю. На момент обнаружения оно имело сравнительно новую окруженную со всех сторон водой хатку с диаметром основания 3 м и высотой 1,5 м. Возле хатки в водоеме имелись запасы корма размером 1×2×1 м. На берегу — рубки ивы и черной ольхи. Поселение было оценено, как средней силы (3–5 особей). В 2014 г. следы жизнедеятельности бобров отсутствовали всю первую половину года и появились только в июле. Примерно в это же время ручей и водоем начали мелеть. Бобры предприняли попытку подняться по ручью. Они построили ряд плотин, но закрепиться на новом месте не смогли и вернулись в водоем. По его дну бобры стали прокладывать каналы, особенно глубокие возле входа в хатку. С наступлением осени бобры начали создавать запасы, складывая их на сухом месте возле хатки (фото 53), вход в которую располагался под водой. В ноябре уровень воды немного поднялся, и запасы оказались слегка затоплены, а их объем несколько возрос. Судя по размерам отпечатков лап на грязи и следам от резцов, оставленных на погрызах, в поселении обитали годовики, а само поселение можно было охарактеризовать, как слабое (1–2 особи). Следов жизнедеятельности бобров постепенно становилось все меньше, к декабрю 2014 г. они полностью исчезли и вновь появились только в марте 2015 г. Были видны выходы бобра из-под льда (проломы), а запас корма, оставшийся с осени возле хатки, был съеден.

В апреле 2015 г. появились следы расчистки и углубления каналов, сигнальные холмики, следы кормежки зеленью на берегу, а на грязи — отпечатки задней лапы длиной 12 см. В начале июня вход в хатку оставался под водой, но бобр перестал им пользоваться. Он выходил кормиться зеленью из подзем-

ных тоннелей (располагались на глубине до 80 см), берущих начало в хатке и выходящих на поверхность в 10–20 м от нее. В конце июня пруд высох, и от него осталась только сеть заполненных водой каналов, которые бобр продолжал углублять. Вслед за этим бобр сменил жилище, обосновавшись в норе, примерно в 30 м от хатки. Наряду с этим следы задней лапы длиной 12 см перестали встречаться, но появились следы длиной 14 см. В июле – августе бобр (следы которого замерить не удалось) продолжал углублять каналы, кормиться зеленью, не приступая к заготовке кормов на зиму. В сентябре (24.09.2015) бобр перестал углублять каналы. Следы его пребывания на дне высохшего пруда полностью исчезли. Он стал жить на берегу. Свежие следы его пребывания (грязные выходы из тоннелей для кормежки зеленью) были видны только там (фото 54, 55). Множество прорытых тоннелей, нор, каналов и поваленные деревья позволяли ему укрываться и обходиться без воды. К заготовке кормов на зиму бобр по-прежнему не приступал. Кроме того, в поселении появились следы бродячей собаки. Вероятно, по этой причине с конца октября 2015 г. (26.10) свежие следы бобра перестали встречаться. На следующий год (в апреле 2016 г.) на берегу ручья были найдены обглоданные останки бобра, в частности, нижняя челюсть с резцами, ширина которых составляла 8 мм, что соответствует взрослой особи. Вероятней всего, бобра задавили бродячие собаки.

Вновь свежие следы бобров в этом поселении появились в начале июня 2016 г. С июля и до поздней осени сплошного зеркала воды в водоеме не было. Вместо него по дну была проложена сеть периодически прочищаемых каналов, глубина которых возле хатки составляла 40 см. Свежие следы (выходы к рубкам порослевой ивы, проломы льда в каналах), как мы считаем бобра-одиночки, наблюдали до середины ноября (18.11.2016), но зимних запасов корма не было. Бобр смог перезимовать, поскольку уже в конце марта следующего года (24.03.2017) канал у входа в хатку был хорошо углублен, были видны зимние погрызы порослевой ивы, к которым зверь выходил из глубоких прокопанных в берегу каналов.

За лето 2017 г. воды в низине не прибавилось, дно поросло осокой, но сеть бобровых каналов сохранилась. Хатка оставалась на том же месте, и была подновлена. Вход в хатку находился под водой на глубине около 1 м. На берегах имелись рубки порослевой ивы, а на грязи отпечаток задней лапы 18 см длиной, что свидетельствует об обитании взрослой особи. В одном месте по стволу поваленной ветлы бобр поднимался на высоту до 1 м и грыз поросль 4–5 см толщиной. На зиму 2017/2018 гг. запасов бобр-одиночка делать не стал. Таким образом, в довольно пессимальных водных условиях бобровые поселения могут сохраняться на протяжении ряда лет.

Итак, мы полагаем, что, когда водотоки пересыхают редко и на небольшой срок, бобрам удается исправить ситуацию разрушением плотин и усилением роющей деятельности, что позволяет им существовать при минимальном количестве воды. Другой сценарий – переселение в более обводненные участки. Если засуха носит затяжной характер, то бобры могут относительно долго существовать и в таких неблагоприятных условиях. Однако нередко наблюдается распад семей или гибель от хищников.

Хищники

Из крупных хищников в заповеднике устойчиво (начиная с 2006 г.) обитает только рысь *Lynx lynx*. Нерегулярно (последний раз в 2007, 2008 и 2015 гг.) и кратковременно заходят одиночные волки *Canis lupus*. Из средних и мелких хищников, потенциально представляющих угрозу для бобров, в заповеднике постоянно обитают лисица *Vulpes vulpes* и американская норка *Neovison vison*: ежегодно (на протяжении последних 9 лет) происходят различные по продолжительности заходы выдры *Lutra lutra*. Конфликтных ситуаций между бобром и всеми перечисленными выше видами хищников не отмечено.

Начиная с 1962 г. и по настоящее время, в заповедник из окрестных селений проникают бродячие собаки. В последние 10 лет их численность колебалась от 2 до 6 особей. Они уверенно ориентируются в заповеднике, передвигаясь не только по дорогам или просекам, но и внутри кварталов. Доминируют собаки величиной с лайку, но встречаются и крупные особи: с длиной шага около 70 см, отпечатком передней лапы 8×8 см, пястным мякишем 5×5 см. В последние годы наметилась тенденция к полному одичанию, укоренению собак в дикой природе без связи с человеком (обитание в норах). Наряду с этим в заповеднике ведется постоянный отстрел бродячих собак, и это не позволяет сформироваться стае, специализирующейся на определенной добыче. Добыча собаками бобров отмечена трижды и только в засушливые годы, когда доступ бобров к воде особенно осложнен. В обычные по водности годы пресс бродячих собак на бобров, видимо, несущественен, т.к. бобры могут уходить за древесными кормами довольно далеко от воды (за осинами до 300 м) без негативных для себя последствий. Специальные исследования показали, что бобры Приокско-Тerrasного заповедника в последние годы осваивают удаленные от воды корма, что смягчает фактор переэксплуатации кормовых ресурсов бобрами (Горайнова и др., 2014).

Попыток проникновения бродячих собак в обитаемые бобровые норы или хатки не отмечено. Напротив, норы в заброшенных бобрами поселениях в заповеднике заселяли бродячие собаки, барсуки *Meles meles*, енотовидные собаки *Nyctereutes procyonoides*, лисы. Их привлекают уже готовые пустоты под землей, входы в которые они прокапывают сами, а бобровыми входами почти не пользуются. Возвращению бобров в заброшенные норы это не препятствует. Вернувшись, бобры поднимают уровень воды, ремонтируя или строя заново плотины, в результате норы становятся вновь пригодными только для их обитания.

Антропогенные факторы

С 2004 по 2017 гг., кроме описанных выше случаев гибели бобров от бродячих собак, найдено 7 погибших бобров, из них 2 по вине браконьеров и 5 по невыясненным причинам. На Сушке люди недовольны близким обитанием бобров и затоплением принадлежащих им земель. Они разрушают плотины, беспокоят бобров, а иногда и сами занимаются гидротехническими работами, сдвигающими русло реки к заповедному берегу.

Заключение

К настоящему времени за 70 лет обитания в заповеднике бобр освоил практически все пригодные для него биотопы, что привело к весьма суще-

ственной модификации прибрежных и водных экосистем (Заблоцкая, 1979; Речной бобр ..., 2012) и воздействию практически на все их компоненты (Речной бобр ..., 2012). К 1980 г. общая численность бобра в заповеднике достигла 40 особей, ее рост и рост количества поселений замедлились, и наблюдается флуктуация численности в относительно небольшом диапазоне. Прогноз с помощью математической модели (Петросян и др., 2013; 2016) предсказывает долговременное устойчивое существование бобровой популяции в заповеднике при слабом росте численности и наличии квазипериодических колебаний. Это объясняется мобильностью поселений (Завьялов и др., 2016), расширением бобрами зоны кормодобывания и повторным вселением в ранее использованные местообитания (Горяйнова и др., 2014).

В первичных очагах интродукции – на реках Таденке и Пониковке – изменения числа поселений и количества бобров происходят несинхронно и определяются местными факторами. Так, в 2013–2017 гг. в бассейне Таденки наблюдалось снижение численности бобров, а в бассейне Пониковки – рост численности, который объяснялся изменениями водного режима и перестройкой структуры населения. Исследования левого берега Оки и наличие на нем крупных поселений также показали, что в наши дни эта река может поддерживать устойчивое состояние бобрового населения заповедника.

Большинство бобров заповедника обитает в бассейне р. Таденки, а внутри бассейна – на русле реки. Самое устойчивое поселение размещалось в средней части Таденки на участке с благоприятными гидрологическими (родники) и кормовыми (ивняки) условиями (кв. 20а). Это поселение можно считать значимой территорией (по Ильяшенко и др., 2017) для бобров заповедника.

Важным структурным элементом любого поселения служит жилище. В заповеднике бобры чаще использовали полухатки, но нет резкой грани между жилищами разного типа. Например, полухатки по мере роста семьи могут достраиваться до хаток, а хатки в слабых семьях становиться полухатками и быстро разрушаться после ухода бобров.

Засуха, прежде всего, делает бобров более уязвимыми для наземных хищников. Относительно короткие ее периоды бобры способны переживать даже при полном отсутствии воды. При продолжительной засухе изменяется структура населения: крупные семьи могут распадаться, бобры начинают перемещаться по обсохшим руслам в поисках воды.

Благодарности. Авторы благодарны Н.А. Завьялову за помощь в сборе полевого материала и при подготовке рукописи. Поддержано программой Президиума РАН № 41 «Биоразнообразие природных систем и биологические ресурсы России».

Литература

Альбов С.А., Астахов И.А., Башинский И.В., Дгебуадзе Ю.Ю., Леонтьева О.А., Хляп Л.А. Позвоночные животные Приокско-Террасного заповедника. Рыбы, земноводные, пресмыкающиеся, млекопитающие (аннотированные списки видов). [Флора и фауна заповедников. Вып. 129] / ред. Хляп Л.А. М.: Комиссия РАН по сохранению биологического разнообразия, ИПЭЭ РАН, 2016. 52 с.

Атлас карт Приокско-Террасного заповедника, 2005. Ред. Бобровский М.В., Брынских М.Н. Пушино: Биопресс. 63 с.

- Горьяйнова 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.
- Заблоцкая Л.В. Интродукция охотничьих зверей и птиц на юге Подмосквья // Экосистемы южного Подмосквья / Ред. А.Г. Назаров, Л.В. Заблоцкая. М.: Наука, 1979. С. 198–233.
- 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., Крылов А.В., Бобров А.А., Иванов В.К., Дгебуадзе Ю.Ю. Влияние речного бобра на экосистемы малых рек М.: Наука. 2005. 186 с.
- Ильяшенко В.Ю., Хляп Л.А., Ильяшенко Е.И., Куваев А.В., Мищенко А.Л., Бобров В.В., Варшавский А.А. К концепции значимых и критически значимых территорий, выделенных для оптимизации управления биоразнообразием: описание значимых территорий // Вестник Тамбовского университета. Серия Естественные и технические науки. Тамбов, 2017. Т. 22. В. 5. С. 906-910. DOI: 10.20310/1810-0198-2017-22-5-906-910
- Кацман Е.А. Флора травянистых растений местообитаний речного бобра на р. Таденке // 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 науч. изданий КМК, 2012. С. 117–127.
- Кадастровый паспорт ФГБУ «Приокско-Террасный государственный заповедник». Рукопись в архиве Приокско-Террасного гос. заповедника. Данки, 2014. 129 с.
- Лавров Л.С. Количественный учет речного бобра методом выявления мощности поселения // Методы учета численности и географического распространения наземных позвоночных. М.: Изд-во Академии наук СССР, 1952. С. 148–155.
- Мамонтов Б.С. Инвентаризация поселений бобров в пределах заповедника и охранный зоны в 2005 году. Рукопись в архиве Приокско-Террасного гос. биосферного заповедника. Данки, 2005. 52 с.
- Осипов И.Н. Топонимика Приокско-Террасного заповедника. Пушино: Изд. Приокско-Террасного биосферного гос. заповедника, 1999. 43 с.
- Петросян В.Г., Голубков В.В., Горьяйнова 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. 2012, № 3. С. 44–59.
- Петросян В.Г., Голубков В.В., Завьялов Н.А., Горьяйнова З.И., Дергунова Н.Н., Омельченко А.В., Бессонов С.А., Альбов С.А., Марченко Н.Ф., Хляп Л.А. Закономерности динамики численности речного бобра (*Castor fiber L.*) после его вселения в особо охраняемые природные территории Европейской части России // Российский журнал биологических инвазий. 2016. № 3. С. 66–89.
- Речной бобр (*Castor fiber L.*) как ключевой вид экосистемы малой реки (на примере Приокско-Террасного государственного биосферного природного заповедника) / ред. Дгебуадзе Ю.Ю., Завьялов Н.А., Петросян В.Г. М.: Т-во научных изданий КМК, 2012. 150 с.
- Скалон В.Н. Речные бобры северной Азии / Ред. Цалкин В.И. М.: Изд-во Моск. о-ва испыт. природы. 1951. 210 с.
- Смирнов П.А. Флора Приокско-Террасного государственного заповедника // Тр. Приокско-Террасного гос. заповедника. М., 1958. В. 2. 246 с.
- Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Ханина Л.Г., Бобровский М.В., Коротков В.Н., Евстигнев О.И. и др. Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России / Ред. Л.Б. Заугольнова. М.: Научный мир. 2000. 196 с.
- Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды. М.: Т-во науч. изд. КМК. 2007. 372 с.

THE BEAVERS (*CASTOR FIBER*) IN PRIOKSKO-TERRASNY NATURE RESERVE

S.A. Albov, L.A. Khlyap

¹ *Prioksko-Terrasny Nature Biosphere Reserve*, s-albov@yandex.ru

² *A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution Russian Academy of Sciences*, khlyap@mail.ru

Prioksko-Terrasny Reserve is located in the south of Moscow oblast on the left bank of the Oka River, 12 km far from Serpukhov and it is one of the smallest federal reserves in Russia (4960 hectares). Census of beavers in the last decade are carried out annually late in autumn by the Lavrov's method (1952). All watercourses and reservoirs within the reserve are surveyed, in addition – the entire Tadenka riverbed, less often other nearby watercourses.

Beavers disappeared in the Serpukhov lands in the middle of the 16th century and were reintroduced in the reserve territory in 1948 and 1955.

By now, for 70 years of habitation in the reserve, the beavers have settled almost all the biotopes suitable for them, which led to a very significant modification of riparian and aquatic ecosystems and to impact on virtually all of their components. From 2008 to 2017, 43 beavers (from 34 to 54) lived in the reserve on average in 12 settlements (from 11 to 14). Of the 10 years of observations in 7 of them the settlements of medium strength dominated, in 2 – weak and once weak and medium were in equal parts. Strong settlements have always been in minority. The population density of beavers in the basin of the river Tadenka in 2007–2012 constituted from 7 to 9 settlements per 10 km of the channel. The drought of 2010 had practically no effect on the population, but after a droughty 2015 the number of settlements and the number of beavers in the reserve decreased. Small amplitude of fluctuations, a smooth decline in number, a sharp rise and a 7-year cyclical period are typical for the population. The long-term sustainable existence of the beaver population in the reserve is explained by the mobility of the settlements, the expansion of the beaver's foraging areas and the re-introduction into previously used habitats.

In primary centers of introduction – on the rivers Tadenka and Ponikovka – the changes in the number of settlements and the number of beavers occur in an inconsistent manner and are determined by local factors. Thus, in 2013–2017 years in the Tadenka basin, there was a decrease in the number of beavers, and in the Ponikovka basin – an increase in number, which was explained by changes in the water regime and the reorganization of the population structure. Studies of the left bank of the Oka River and the presence of large settlements on it have shown that today this river can maintain a stable state of the beaver population of the reserve.

Most beavers of the reserve live in the basin of the river Tadenka, and inside the basin – on the riverbed. The most stable settlement was located in the middle part of the Tadenka, on the site with favorable hydrological (springs) and fodder (willow) conditions (sq. 20a). This settlement can be considered a significant territory for beavers of the reserve.

An important structural element of any settlement is the dwelling. In the reserve

and its vicinity, beavers more often wintered in bank-lodges (43%), burrows were in the second place (35%), and less often they wintered in lodges (22%). In total, 10 lodges are registered, 6 of them – in the upper course of rivers or streams. There is no sharp edge between dwellings of different types. For example, bank-lodges with the family growth can be completed to the lodges, and lodges in the weak families can become semi- lodges and quickly decay after the leaving by the beavers. Beavers reuse their dwellings more often than dams. Obviously, the availability of convenient places for the arrangement of dwellings is one of the important factors in the location of settlements and the duration of the habitat of beavers in one place.

Various scenarios of behavior of beavers in extremely dry conditions are described. Drought, first of all, makes beavers more vulnerable to terrestrial predators. Beavers can survive relatively short periods of time even in the complete absence of water. With prolonged drought, the structure of the population changes: large families can decay, and beavers begin to move along the dried beds in search of water.

БОБРЫ В ОКСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

Н.Л. Панкова, А.Б. Панков

*ФГБУ «Окский государственный природный заповедник»,
n.l.pankova@mail.ru*

Характеристика района исследований

Окский государственный природный биосферный заповедник организован 10 февраля 1935 г. и расположен в центральной части европейской России, в среднем течении р. Оки, в юго-восточной части Мещерской низменности (Спасский, Спас-Клепиковский и Касимовский районы Рязанской области). Координаты: 54°40' – 55°00' с.ш., 40°35' – 41°01' в.д. Мещерская низменность представляет собой типичное «полесье», для которого характерны развитые поймы рек и эоловые (дюнные) формы рельефа междуречий. Поверхность сложена водно-ледниковыми и речными песками и суглинками, лежащими на «перемытой» днепровской морене или на коренных породах (известняках и глинах карбона). Леса в основном сосновые, в заболоченных низинах заменяются черноольшаниками и березняками, а вдоль рек и озер – дубравами. Рельеф территории равнинный, плоскоравнинный с наличием террас и эоловых форм.

Площадь заповедника 77 177 га (с учетом охранной зоны), из них территория заповедника (Центральное лесничество или «ядро») 22 900 га; биосферного полигона – 33 100 га, охранной зоны 21 177 га. 50461,5 га занимает лес, 2 539,5 га – болота, 2 089,4 га – открытые и сухие угодья, 637,6 га – озера и реки (воды).

Климат умеренно континентальный, с теплым летом и умеренно холодной зимой; среднегодовая температура 4,2 °С. Средняя температура самого холодного месяца (февраля) –11,5°С, самого теплого (июля) 19,8 °С. Зимой погода неустойчива, с частыми оттепелями. Снежный покров (высота 23–77 см) держится 83–165 дней. Безморозный период длится 130–150 дней, первые заморозки бывают в конце сентября. Среднегодовое количество осадков около 530 мм (максимум в июле), преимущественно в виде дождя. Весеннее половодье длится от 25 до 62 дней; уровень воды поднимается на 2,4–4,8 м, при этом затопливается вся охранный зона и часть территории заповедника. Часто бывают осенние и зимние паводки.

В пределах заповедника находится нижнее течение (56 км) сильно меандрирующей реки Пры (приток Оки), образующей многочисленные старицы, а также речки Ламша и Черная. Также на территории заповедника присутствует сеть рукотворных канав, созданных в разное время. Наиболее старая (в «ядре» заповедника) – Казенная канава, вырыта в конце XIX века, как считается, для осушения массива ольхового и ивового болота, однако, в Летописи природы (1940) она фигурирует как «сплавная канава». На территории биосферного полигона до сих пор функционирует Городновская гидромелиоративная система (середина XX века), в луговой части поймы Оки (охранная зона), также, предполагается система канав, поддерживаемая в настоящее время.

Вдоль восточной границы заповедника протекает р. Ока (42 км). Одно из

ее пойменных расширений с многочисленными старицами частично входит в охранную зону Окского заповедника. Всего на территории заповедника и охранной зоны расположено более 500 водоемов, включая крупные внепойменные озера ледникового происхождения (Святое, Полунинское, Кальное, Уханское, Ерус, Татарское) и небольшие остаточные болотные водоемы.

Заповедник расположен на стыке смешанных лесов и лесостепи. Здесь представлены почти все типы растительности, характерные для Мещерской низменности. В западной части преобладают сосновые леса (беломошные, зеленомошные, черничные), осоковые и осоково-сфагновые болота. Дубовые и дубово-еловые леса встречаются реже. Есть смешанные дубово-еловые леса с большой примесью липы в заполненных аллювием широких протоках, идущих с севера и северо-востока к озерам Уханскому и Святому Полунинскому. Местами липа образует здесь чистые насаждения или сплошной ярус (примесь этой породы в дубравах или травяных ельниках характерна для полесий). В восточной части основной тип леса – пойменные дубравы, а также сосняки на надпойменной террасе Оки. Центральную часть заповедника занимает обширное Бабье болото с пространными отрогами переходных болот разного типа по периферии. Пойменные дубравы переходят в черноольховые леса, приуроченные к наиболее низким участкам притеррасной поймы. Черноольшаники занимают в заповеднике довольно большие площади и представлены разнообразными сообществами – от труднопроходимых черноольховых топей на глубоких торфяных толщах до сравнительно сухих. Полосы леса из черной ольхи окаймляют берега лесных ручьев и водоемов (район речек Черной и Ламши, Казенной канавы).

Животный мир заповедника характерен для центрального района европейской части России. В фауне позвоночных животных насчитывается 61 вид млекопитающих, 266 видов птиц, 11 видов амфибий, 6 видов рептилий, 39 видов рыб. Из околородных млекопитающих, помимо бобра, обычны речная выдра *Lutra lutra*, американская норка *Neovison vison*, ондатра *Ondatra zibethicus*. В водоемах поймы Оки встречается выхухоль *Desmana moschata*. Из наземных хищников распространены такие виды как волк *Canis lupus*, лисица *Vulpes vulpes*, енотовидная собака *Nyctereutes procyonoides*, рысь *Felix linx*, редко с прилегающих территорий в заповедник заходит медведь *Ursus arctos*. Фауна копытных животных представлена такими видами как лось *Alces alces*, косуля *Capreolus capreolus*, кабан *Sus scrofa* (Чернов, 1940; Зыкова, 1974; Онуфрениа, 2001; Окский заповедник ..., 2005).

Методы учета бобров

Территория исследования

В 1937–1941 гг. наблюдения за процессом реинтродукции бобров под руководством М.Н. Бородиной проводились на всей территории заповедника (в нынешних границах – Центральное лесничество). В 1941 г., когда бобры начали уходить за границу заповедника, учетная территория была обозначена как «заповедник и окрестности». Анализ первичных материалов показывает, что под понятие «окрестности» подходит охранная зона заповедника в нынешних ее границах. С 1946 по 1950 гг. учетная территория вновь сужается до границ заповедника (Центральное лесничество), с 1950 по 1957 гг. учеты проводились в заповеднике и на прилегающей территории шириной 1 км. С 1958 по 2000 гг.

учеты проводились на территории заповедника (Центральное лесничество) и охранной зоны, однако, малое число обнаруженных поселений с 1960 по 1965 гг., с последующим увеличением их в 2 раза в 1966 году, наводит на мысль о том, что территория охранной зоны в эти годы обследовалась не полностью. К сожалению, первичные материалы за эти годы сохранились не в полном объеме. С 2001 по 2007 гг. учетная территория сильно сократилась, работой была охвачена лишь центральная часть Центрального лесничества, включающая участок поймы р. Пра и внепойменные озера (59 водоемов и 20 км русла р. Пра). С 2008 г. учеты проводятся на той же территории, что и до 2000 года. Ежегодно обследуемый учетный участок включает пойму р. Пра в границах заповедника (Центрального лесничества и биосферного полигона) и охранной зоны, внепойменные озера, 7-километровый участок нижнего течения р. Ламши и Казенной канавы, озера в луговой части поймы р. Оки. Всего протяженность обследуемой береговой линии водотоков и водоемов составляет около 270 км (табл. 1).

Таблица 1.

Распределение бобровых угодий на территории Окского заповедника и его охранной зоны.

Территория	Протяженность береговой линии, км					Кол-во водоемов
	р. Ока	р. Пра	канавы	речки, ручьи	водоемы	
Охранная зона	42	25,4	35 (обследуется 8 км)		152	316
Заповедник		30,6	14 (7)	15,3 (7)	84,8	215

С 2014 г., после того, как бобры впервые были обнаружены в русле р. Оки, Ока обследуется в границах охранной зоны (42 км). Ежегодно обследуемый учетный участок не включает мелиоративную систему в пойме Оки (кроме 8 км канавы 1 порядка – Центральная канава), мелиоративную систему, ручьи и болота Центрального лесничества (кроме 7 км русла р. Ламша и 7 км Казенной канавы), а также обширную мелиоративную систему биосферного полигона.

Методы учета

В основу учета бобра положен подсчет числа поселений («поселение», по В.К. Хлебовичу (1947) – участок угодий, занятый семьей бобров, парой или одиночным зверем), но способы определения численности бобров в разные годы различались. До 1945 г., пока бобров в заповеднике было немного, их численность устанавливалась при визуальных наблюдениях. Затем, когда число поселений заметно увеличилось, М.В. Бородина, чтобы сократить трудозатраты, ввела использование пересчетного коэффициента, отражавшего среднее число особей в поселении (4 особи), (статистический метод В.К. Хлебовича, 1938). В 1951 г. впервые была произведена оценка мощности поселений. Поселения подразделялись на одиночные (1 особь – ос.), слабые (2–3 ос., в среднем 2,5), средние (4–5 ос., в среднем 4,5), сильные (6–7 ос., в среднем 6,5), очень сильные (8–12 ос., в среднем 10). В 1954 г. эта методика была пересмотрена, и выделялось уже не 5, а 4 градации мощности поселений: одиночные (1 ос.), слабые (2 ос.), средние (4 ос.), сильные (7 ос.) (Бородина, 1957). В 1960 году вновь численность бобров стали рассчитывать с применением пересчетного коэффициента, устанавливаемого ежегодно (или раз в несколько лет) при вы-

лове бобров или визуальных наблюдениях на поселениях. Затем В.С. Кудряшов (Методические ..., 1986) предложил рассчитывать численность бобров, определяя среднее число бобров в поселении (пересчетный коэффициент) по доле семей, участвующих в размножении (табл. 2). Наличие в поселении сеголеток устанавливали по прямым наблюдениям, а также по следам и погрызам. Этот метод расчета численности используется в заповеднике и до настоящего времени.

Таблица 2.

Определение пересчетного коэффициента по доле поселений с сеголетками (Методические ..., 1986).

Доля поселений с сеголетками, %	Пересчетный коэффициент (среднее число бобров в одном поселении)
Менее 34	2,5
35–51	3,0
52–59	3,5
60–72	4,0
Более 73	4,5

Н.В. Уваров, проводя учеты на части территории заповедника (2001–2007 гг.), разделял поселения по мощности, основываясь на оценке возрастной структуры семьи, определяемой по следам и погрызам (Соловьев, 1971). Учитывалось наличие в поселении различных возрастных групп – сеголетки, годовики и взрослые. Исходя из этого, семьи квалифицировались как «полноценные» (представлены все возрастные категории, средний размер семьи (К) равен 4), «хорошие» (присутствовали две возрастные категории, К=3) и «слабые», где обитали 1–2 взрослых бобра.

С 2008 г. расчет численности бобров опять производится статистическим методом, посредством умножения числа выявленных поселений на пересчетный коэффициент, меняющийся в зависимости от доли поселений с сеголетками (табл. 2). Дополнительно мощность поселений определяется по методике Лаврова (1952).

Учет бобров проводился, в основном, в период предзимья (конец октября – начало декабря). В период с 1966 по 2000 гг. В.С. Кудряшовым практиковался также весенний учет (Кудряшов, 1970), проводимый в марте-апреле, в период плотного наста. По его мнению, этот метод более точен и в 2,5 раза производительнее, чем осенний учет. Поскольку весной район активности бобров невелик (как правило, не далее 150 м от зимовочных жилищ), между соседними поселениями образуются буферные зоны, позволяющие легко разграничить поселения, что, при высокой плотности населения бобров, бывает непросто сделать в осеннее время. Как отмечает В.С. Кудряшов, при осеннем учете возможны значительные ошибки в определении числа поселений. Так, в 1968 г. на участке поймы р. Пра, где было точно известно число поселений, осенний учет завысил результаты на 39%. Весенний же учет, напротив, может занижать результаты на 10–12%. Таким образом, наиболее точные данные можно получить, сопоставляя материалы, полученные в результате весеннего и осеннего учетов (Кудряшов, 1970). С 2008 г. весенний учет проводится на участках, малодоступных для обследования в осеннее время (болота в пойме

р. Ламша и другие), а также на водоемах, где данные, полученные в осеннее время, требуют уточнения.

В процессе учета все обнаруженные поселения бобра наносили на карту, а с 2007 г. в работе использовали **GPS-навигатор, с помощью которого фиксировали** размещение основных элементов инфраструктуры бобровых поселений: жилые норы и хатки, запасы веточного корма, вылазы, места кормежек и заготовок корма. Размер запаса веточного корма оценивался по 3-балльной шкале. При обработке данных учета использовали ГИС-технологии (программа QGIS).

С 2007 г. практиковали также осмотр части бобровых поселений с моторной лодки в период половодья (апрель-май) с целью визуальных наблюдений за бобрами в открытых убежищах, поиска погибших животных и обнаружения выводов.

Для анализа распределения поселений бобра по водоемам и водотокам заповедника в 1937–2006 гг. использовались материалы М.В. Бородиной, В.Н. Кудряшова, Н.В. Уварова из архивов Окского заповедника и Летописей природы.

Данные об особенностях местообитаний бобра собирали с 2004 по 2010 гг. в рамках изучения растительного покрова водоемов Окского заповедника. При изучении растительности водоемов описывали водные и прибрежно-водные фитоценозы в соответствии с методикой В.Г. Папченкова (2001, 2003). Всего было составлено 283 картосхемы водоемов (Панкова, 2014).

При обследовании водоемов на картосхему наносили следы жизнедеятельности бобров (жилые норы и хатки, плотины, вылазы, тропы, каналы). При каждом посещении бобровых поселений фиксировали поеди макрофитов – составляли список видов поедаемых растений и характеризовали интенсивность их использования по глазомерной шкале (единично, много, массово). В течение 2007–2008 гг. 9 поселений обследовали регулярно во все сезоны года.

Зимой 2007/2008 гг. нами были проведены наблюдения за надледной активностью бобров, обитающих в водоемах, различающихся по кормовым условиям. 9 пойменных водоемов, относящихся к разным типам, посещали с периодичностью один раз в 7–10 дней с конца ноября по март (12 посещений). Регистрировали все случаи появления бобров на поверхности льда, погрызы, поеди макрофитов около лунок.

Для изучения влияния деятельности бобров на растительный покров водоемов проводили описания макрофитной растительности возле выходов 294 нор на 63 водоемах. Также изучалась динамика растительности водоемов, в течение многих лет используемых бобрами (Панкова, 2014). Исследования проведены на 18 наиболее характерных озерах Окского заповедника, для которых предыдущими исследователями были составлены схемы распределения растительности и флористические списки. Для изучения динамики растительности водоемов использовали материалы, содержащиеся в отчетах и статьях В.Н. Чернова (1935–1940) и Б.Ф. Самариной (1974).

Динамика численности

Изменения числа поселений и количества бобров в Окском заповеднике и в его охранной зоне представлены в табл. 3.

Таблица 3.

Результаты учетов численности бобра на территории Окского заповедника и охранной зоны.

Годы	Поселения	Особь	Мощность			Годы	Поселения	Особь	Мощность		
			СИ	СР	СЛ				СИ	СР	СЛ
1937	2	7				1978	124	406			
1938	2	7				1979	127	412			
1939	6	13				1980	121	301			
1940	12	27				1981	131	354			
1941	12	35				1982	112	358			
1942	15	39				1983	124	409			
1943	15	59				1984	116	429			
1944	26	101				1985	130	507			
1945	33	132				1986	124	496			
1946	40	80				1987	131	520			
1947	42	84				1988	137	488			
1948	44	88				1989	139	538			
1949	46	92				1990	130	425			
1950	48	96				1991	137	480			
1951	36	130	5	12	19	1992	141	512			
1952	48	192				1993	123	492			
1953	58	232				1994	138	414			
1954	67	226	6	33	28	1995	137	411			
1955	82	286	8	43	31	1996	129	516			
1956	76	220	6	29	41	1997	123	492			
1957	78	274	9	40	29	1998	103	309			
1958	84	301				1999	100	350			
1959	97	350	22	31	42	2000	97	243			
1960	74	242				2001*	21	36-51	2	4	15
1961	73	246				2002*	26	60	6	2	18
1962	81	296				2003*	24	56	4	5	23
1963	76	246				2004*	29	69	5	9	15
1964	70	260				2005*	29	84	10	7	12
1965	68	250				2006*	30	87	10	11	9
1966	124	254				2007*	34	96	14	10	10
1967	166	307				2008	92	414	34	35	23
1968	171	602				2009	110	440	43	39	38
1969	172	505				2010	108	432	46	37	25
1970	137	586				2011	124	496	52	48	24
1971	166	586				2012	127	508	53	41	26
1972	126	444				2013	151	604			
1973	130	487				2014	161	644	57	41	6
1974	142	509				2015	193	772	75	49	33
1975	132	461				2016	180	720	53	12	20
1976	133	351				2017	194	776	67	64	40
1977	126	381									

Примечания: * учетом охвачена только центральная часть Центрального лесничества (пояснения в тексте); мощность поселений: СИ – сильное, СР – среднее, СЛ – слабое.

Местообитания

Изучаемая территория богата разнообразными водоемами и водотоками (фото 56–61, 67, 68, 71–75), которые можно условно разделить на 6 типов (за основу взята типология Бородиной, 1957, с дополнениями).

1. Крупная река (р. Ока).

Ширина русла р. Оки достигает 200–300 м, имеются плесы, ямы, перекаты. Скорость течения 0,2–0,7 м/сек. В период половодья ширина водного потока достигает 21,5 км (Онуфренин, 2001), максимальный подъем воды – 7,3 м. Река на исследуемом участке активно меандрирует, образуя многочисленные пойменные водоемы. Берега высокие, асимметричные, большей частью открытые, покрытые луговой растительностью, на отмелях встречаются ивовые заросли. Водная растительность в русле слабо развита. Река судоходна, по берегам в летнее время бывает много рыбаков и отдыхающих (особенно по правому берегу, не входящему в охранную зону заповедника).

2. Река средней величины (р. Пра).

Река имеет ширину 30–60 м, глубина от 30–40 см на мелях, до 8 м на плесах. Скорость течения в период половодья достигает 0,8 м/сек, в межень – 0,4–0,5 м/сек. Расход воды в паводок превышает таковой при минимальном уровне почти в 29 раз (Квятковская, 1945). Амплитуда колебания уровня воды – до 3,5 м. До 60-х годов XX века по реке производился молевой сплав. Река активно меандрирует, обрывистые подмываемые берега имеют высоту 2–2,5 м, многочисленны отмели. В некоторые годы наблюдается вторичный подъем воды осенью или зимой, сопровождающийся затоплением поймы. С руслом соединяются многочисленные придаточные (не полностью отделившиеся от русла) водоемы. Берега покрыты осоково-злаковыми лугами, ивняками, березовыми и дубовыми лесами, реже (в западной части заповедника) встречаются незаливаемые сосновые гривы. Доля ивняков в береговой растительности увеличивается по мере приближения к устью. Водная растительность в русле Пры слабо развита.

3. Река малой величины (р. Ламша).

Мелководная речка (глубиной до 0,7 м), шириной 3–10. В нижнем течении (последние 7 км) спрямлена (в 70-е годы 19 века) Казенной (или Ламшинской) канавой. Прибрежные угодья представляют собой черноольховые и ивовые болота, с примесью березы и с богатой травянистой растительностью. Прибрежно-водная растительность представлена зарослями таких поедаемых бобрами растений, как сабельник болотный *Comarum palustre* и белокрыльник болотный *Calla palustris*. Дно канавы заилено, местами заросло водно-болотной растительностью, извилистое русло реки то сливается с канавой, то отходит от нее на расстояние до 150 м. По нашему мнению, речка и канава представляют собой единое комплексное местообитание. Во время половодья в пойму р. Ламши поступают воды р. Оки, болота затапливаются, ширина разлива составляет до 2,3 км.

4. Водоемы поймы крупной реки (р. Оки).

Пойменные водоемы отличаются большим разнообразием, в зависимости от происхождения, возраста и положения относительно русла реки, их подробная типология и характеристика приводится в специальных работах (Панкова, 2014). Можно выделить 7 основных типов местообитаний бобров в пойменных водоемах.

1. Затоны – придаточные водоемы, имеющие слепой конец, обращенный вверх по течению, образовавшиеся в результате отделения участка русла реки от его проточной части песчаной косой.

2. Старицы – водоемы, образовавшиеся из излучин, рукавов и протоков реки в результате спрямления русла путем промыва полыми водами поверхности поймы в перешейке излучины. К старицам р. Оки мы относим пойменные водоемы более 3 га, сохранивших типичную для речной излучины серповидную форму.

3. «Баклуши» (далее без кавычек) – народное название небольших пойменных водоемов (до 3 га) различного генезиса (проточные озерки на ручьях добегаания, фрагменты древних староречий, затоны-старицы, восстановленные водоемы) (Панкова, 2014).

4. Озера разлива и наливные озера (по В.И. Матвееву, 1990) – мелководные водоемы, существующие за счет регулярного (озера разлива) или периодического (наливные озера) заполнения пойменных понижений во время весеннего половодья. Для водоемов этого типа характерны низкие берега и сильное сокращение водной поверхности к концу лета, вплоть до полного усыхания.

5. Болотные водоемы – озера ледникового происхождения, остаточные водоемы среди низинных (черноольховых) болот на участках Окской поймы высокого уровня.

6. Мелиоративная канава.

7. Торфяной карьер.

В целом, пойма Оки, по мнению М.В. Бородиной (1957), не благоприятна для обитания бобров, несмотря на обилие водоемов и возможность беспрепятственного проникновения в них во время половодья. Неудобство пойменных условий связано как раз с фактором половодья, бывающего высоким и бурным, и не оставляющего бобрам возможности найти полноценные укрытия. Ширина разлива может достигать 21 км, и над водой оказываются лишь «горы» (пологие бугры посреди поймы), такие, как Липовая, Киреева, Агеева горы и Красный Холм. В годы с высоким половодьем, что случается в последние годы редко, заливаются и они. Растительность поймы Оки преимущественно луговая, лесные насаждения представлены отдельными куртинами дубрав и березняков, что еще усиливает негативное влияние поводков.

Помимо этого, присутствует фактор беспокойства, так как пойменные угодья, расположенные в охранной зоне заповедника, используются в хозяйственных целях, таких, как сенокосение, выпас скота, сбор ягод и плодов шиповника, охота и рыбная ловля.

Средняя степень зарастания водоемов поймы Оки водной растительностью составляет 60% (от площади водоема). Наибольшее участие в зарастании водоемов принимают телорез (7,9%), манник большой *Glyceria maxima* (5,5%), ряска малая *Lemna minor* (3,4%), кубышка желтая *Nuphar lutea* (2,8%), стрелолист стрелолистный *Sagittaria sagittifolia* и роголистник погруженный *Ceratophyllum demersum* (2,7 и 2,6%) (Панкова, 2014).

Свойства пойменных водоемов как местообитаний бобра во многом определяются особенностями пойменного режима, поэтому далее мы охарактеризуем водоемы, разделив их на группы по признаку их положения в пойме: водоемы прирусловой поймы, водоемы низкой части центральной поймы, водоемы высокой части центральной поймы, водоемы притеррасной части поймы.

4.1. *Водоемы прирусловой поймы* (затоны, старицы, баклуши). Больше других испытывают на себе влияние половодья, так как находятся в непосредственной близости от реки и имеют, чаще всего, открытые, безлесные берега. Незаливаемые участки берегов при высоком уровне разлива практически отсутствуют, но при более низком уровне над водой оказываются песчаные валы, характерные

для рельефа прирусловой поймы. Часть водоемов этой наиболее молодой части поймы имеют придаточный характер, т.е. соединяются с действующим руслом одним из концов. К таким водоемам относятся затоны (Кочемарский, Чарусский, Рябов, Краснохолмский, площадью до 11 га) и «молодые», не до конца отделившиеся старицы (Медвежка). Здесь же располагаются отделившиеся от русла старицы (Большое и Малое Ореховские, Орешное, Травное и другие, площадью от 7 до 26 га) и небольшие (чаще всего до 1 га) замкнутые водоемы (баклуши), образовавшиеся в процессе горизонтальных деформаций речного русла (оз. Перхус и другие, без названий). Все эти водоемы имеют богатую водную растительность (степень зарастания до 100% в некоторых старицах) и ивовые заросли по берегам.

4.2. *Водоемы низкой части центральной поймы* (старицы, озера разлива, баклуши) не связаны с руслом в межень, но затапливаются даже при низком уровне половодья. Скорость водного потока в период паводка ниже, чем в прирусловой пойме. Рельеф этой более древней части поймы сглаженный, без выраженных грив и валов. Растительность представлена лугами, дубовыми перелесками, зарослями ивы и черной ольхи *Alnus glutinosa* в понижениях. Из естественных водоемов имеют место сильно заросшие старицы со сглаженными берегами (озера Ватажное, Лопата Кочемарская и Валово, площадь 5-6 га), озера разлива (оз. Медведи, площадью 0,2 га) и многочисленные баклуши.

С 1968 по 1971 гг. были проведены работы по осушению участка заболоченных лугов окской поймы, приведшие к образованию еще одного бобрового местообитания – мелиоративной канавы. Осушаемый участок проходит по древнему дельтовому участку р. Пры в пойме Оки (Панкова, 2014), вдоль современного русла, начиная от подножья надпойменной террасы у д. Папушево (урочище «Карты»). Центральная канава, протяженностью 8 км, сбрасывает воду в Оку. Руслу канав заросли и заилились, берега покрылись ивняком. В 2007 г. Центральная канава была расчищена и углублена на протяженности 5 км, бобровые плотины были разрушены, ивняк срублен, но в настоящее время заросли восстанавливаются. Канава имеет высокие крутые берега, ширина русла до 5 метров, степень зарастания водной растительностью незначительна.

В период с 1979 по 1997 гг. в основных местообитаниях выхухоли были проведены работы по восстановлению (углублению) 44 пойменных озер (Онуфрени, Онуфрени, 2005). Восстановленные водоемы представляют собой kopани различной формы площадью 0,5–3 га, с крутыми берегами, расположенные в старичных понижениях.

В целом, условия центральной поймы несколько более благоприятны для бобров по сравнению с прирусловой поймой за счет большей облесенности и снижения скорости транзитного потока в половодье. При создании искусственных водоемов (в том числе и канавы) образовывались высокие валы, ставшие для бобров дополнительными убежищами на время паводков.

4.3. *«Притеррасные» водоемы* расположены близ надпойменной террасы (и останцов надпойменной террасы), покрытой, в основном, лесной растительностью (сосняки, березняки, дубравы). Притеррасные водоемы представлены крупными старицами (оз. Лакаш, Шилище) площадью до 86 га (ширина до 400 м, глубина до 5 м), торфяным карьером и баклушам (оз. Терешкино, Балашиха). Торфоразработки на притеррасном ольховом болоте близ д. Папушево велись до середины 1960-х гг., в настоящее время карьер представляет собой ряд соединенных между собой водоемов прямоугольной формы с низкими топкими берегами,

общей площадью около 6 га. Особенностью притеррасных местообитаний является большая, по сравнению с другими, защищенность во время половодья, из-за наличия вблизи водоемов незаливаемых облесенных участков. Минусом же является их расположение рядом с населенными пунктами (с. Лакаш, Папушево) и, соответственно, большая доступность для населения.

4.4. *Водоемы высокой поймы.* На центральной пойме высокого уровня (заливаемой в годы с высоким паводком) располагаются болотные водоемы и наливные озера.

В восточном отделе заповедника располагается сильно заболоченное оз. Ерус (рис. 1), площадью 25,5 га. Сюда же мы относим несколько небольших (до 1 га) сильнозаросших водоемов округлой формы (оз. Черное, оз. Лещинник), расположенных близ озера Ерус (кв. 46, 106, 136), а также озера Липатово (кв. 159) и Пилки (кв. 180).

Наливные озера, расположенные в восточном отделе заповедника (Большие Сады, Дубовое (кв. 181), Оськино и др., площадью от 0,3 до 6 га) заполняются водой лишь в годы с высоким половодьем. Их значение для бобров зависит от погодных условий и сильно меняется по годам. В годы с низким паводком водная растительность в котловине сменяется на болотную и луговую (Панкова, 2014).

5. *Водоемы поймы реки средней величины (р. Пра).*

В пойме р. Пры находится более 200 водоемов, большей частью старичного происхождения. Ширина поймы колеблется от 300 м до 1,5 км. Среди поймы встречаются повышения рельефа, не заливаемые в половодье, — «горы» (Олеева гора, Чернилова гора и др.). Коренные леса поймы Пры — дубравы. Местами они замещены березняками и осинниками. В извилистых понижениях староречного типа встречаются ольшаники. Некоторые участки поймы, например, урочище «Корчажное» (участок охранной зоны южнее кварталов 169–173), подвергались расчистке и мелиорации (в 1970-е), в настоящее время они заняты тростниковыми, манниковыми, осоковыми болотами и ивняками.

В районе пос. Брыкин Бор р. Пра выходит на пойму Оки (наложенная пойма), и характер поймы меняется: дубравы сменяются лугами и перелесками, повышаются площади ивовых зарослей, условия обитания бобров приближаются к таковым в соответствующей части поймы Оки. Половодье на приустьевом участке происходит в условиях подпора. Подъем уровня воды на большой реке происходит быстрее, а расход притока оказывается недостаточным, чтобы заполнить емкость долины, что и вызывает поступление водных масс из главной реки (Маккавеев, 1955). Таким образом, условия существования водоемов на приустьевом участке сильно отличаются от таковых в верхнем и среднем течении. Тем не менее, мы будем рассматривать водоемы современной поймы р. Пра отдельно от окских водоемов, поскольку они имеют свою специфику.

Средняя степень зарастания водоемов поймы Пры водной растительностью — 37,5% (ниже, чем в пойме Оки). Наибольшее участие в зарастании водоемов принимают кубышка желтая (4,2%), осока острая *Carex acuta* (3,7%), рдест плавающий *Potamogeton natans* (3%), сабельник болотный (3%) и манник большой (2,4%).

Водоемы поймы р. Пра, как и поймы Оки, можно разделить на затоны, старицы и баклуши.

Затоны Пры похожи на соответствующие образования поймы Оки, но наиболее крупные затоны имеют площадь не более 1 га (Киселев затон, Эстакадная заводь).

Наиболее многочисленный тип водоемов в пойме реки Пры – это старицы, образовавшиеся из излучин. Река Пра меняет русло быстрее, чем Ока, и ее излучины эволюционируют с большей скоростью. За время существования заповедника (с 1935 г.) несколько излучин, отделившись от русла, перешли в разряд стариц (оз. Гараськин Крест, Березовый омут, Макаров прорыв, Белые Бродки, Новая, Гусев Брод). Глубина стариц Пры редко превышает 2 м, ширина – 20–50 м, площадь – 2–3 га, реже – до 10 га. Форма водоемов преимущественно подковообразная, кольцообразная, реже – вытянутая. Многие старицы одним концом соединяются с рекой, чаще всего это не до конца отделившиеся молодые водоемы, но бывают и вторичные размывы уже обособившихся озер. К баклушам (по аналогии с поймой Оки) можно отнести небольшие (до 0,5 га) водоемы, оставшиеся на месте древних староречий (Чертова Борозда, Шаховое, Трилистник и многочисленные водоемы без названия). Форма, характер берегов и зарастание водной растительностью зависят от возраста старицы и ее положения относительно транзитного потока в половодье (Панкова, 2014).

Старицы р. Пра можно также разделить на следующие группы, отражающие их пригодность для обитания бобров:

- 1) богатые кормовыми макрофитами глубоководные старицы (10% от всех стариц – оз. Толпега, Санкина Лука, Скопинка и др.);
- 2) обеспеченные кормовыми макрофитами глубоководные старицы (49% от всех стариц – оз. Андропова Лука, Сабельниковое, Алешина Лука);
- 3) малообеспеченные кормовыми макрофитами, слабо заросшие водоемы (15% от всех стариц – оз. Эстакадное, Прорва, Кривое);
- 4) богатые кормовыми макрофитами, мелкоководные (пересыхающие) водоемы (26% от всех стариц – оз. Кабанье, Глушица-5, Харламово).

б. Водораздельные водоемы

В водораздельных частях заповедника расположено 10 озер ледникового происхождения (Святое Полуниинское, Бельское, Кальное, Уханское, Писмерки, Татарское, Вещерки, Святое Лубяницкое, Мымрус Семенки), которые примыкают к большим массивам низинных (ивовых, черноольховых, тростниковых и осоковых) и переходных болот. Представляют собой большие (от 7 до 62,8 га, глубиной от 1,5 до 7 м) блюдцеобразные понижения. Сюда же мы относим разнообразные остаточные водоемы среди болот (болото Кохарь) и так называемые «выгоры» – водоемы на месте выгоревшего торфа.

Внепойменные водоемы уступают старицам р. Пра в кормовом отношении. Они отличаются относительно небольшой степенью зарастания водной растительностью – от 1,2 до 13% от площади водной поверхности при наибольшей роли кубышки желтой (она в среднем занимает 3,1% от площади водоема). Берега водораздельных водоемов бедны запасами ивы и осины. Некоторые озера (Святое Полуниинское, Бельское, Мымрус, Семенки) во время половодья сообщаются с поймами рек канавами и ручьями.

История заселения бобрами территории заповедника и использование местобитаний разных типов

Выпуск бобров

23 бобра, привезенные из Воронежского заповедника, были выпущены с 1937 по 1940 гг. на территории Окского заповедника (рис. 1): 7 бобров в одном из озер болотного массива (оз. Уханское), 16 бобров в старицах поймы р. Пра (оз. Сундрица, Толпега, Закотецкое) и в двух озерах (Святое Полуниинское, Бельское), сообщающихся с поймой во время половодья (Бородин, 1957).

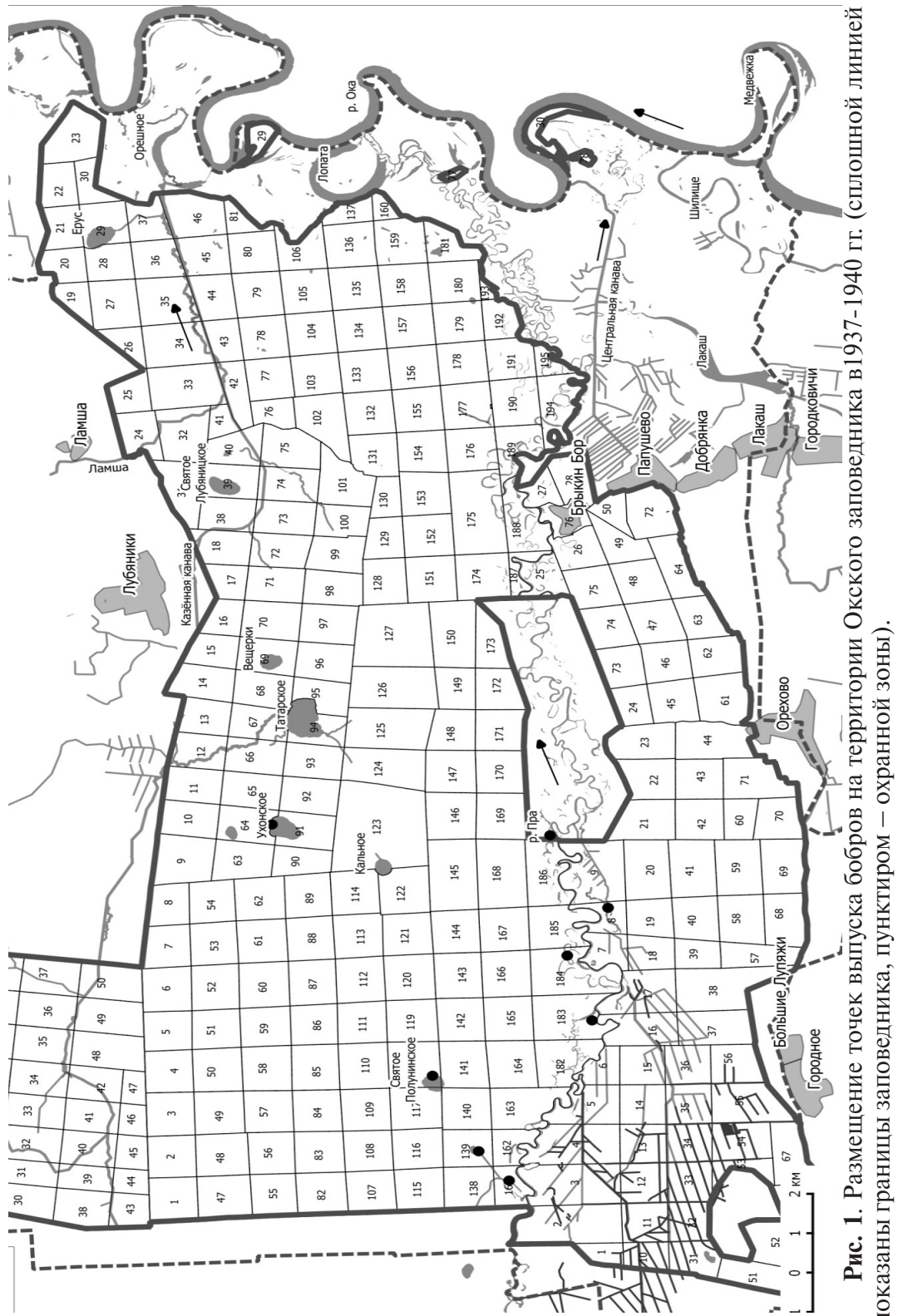


Рис. 1. Размещение точек выпуска бобров на территории Окского заповедника в 1937-1940 гг. (сплошной линией показаны границы заповедника, пунктиром — охранный зоны).

Бобры, выпущенные с 1937 по 1940 годы (рис. 1) на двух более или менее изолированных участках, начали расселяться по двум направлениям: водораздельные болота и озера; пойма Пры.

Водораздельные водоемы

Из оз. Уханское, где был произведен первый выпуск в 1937 г., бобры двигались по окрестным болотам, оседая во встречающихся по пути водоемах и водотоках. В первое десятилетие после начала расселения бобры обосновались во внепойменных озерах Мымрус (1942), Вещерки (1948), Семенки (1949), на небольших болотных водоемах («выгорах»), на Казенной канаве (1943) и Черной речке (1952). К 1949 г. во внепойменной части заповедника было сосредоточено 32% от всех бобровых поселений (рис. 2). В дальнейшем число поселений в этих местообитаниях росло, но доля их от общего числа поселений сокращалась, составив к настоящему времени (2017 г.) всего 10% (табл. 4, рис. 3–7).

Бобры ежегодно заселяют от 20 до 70% от всех внепойменных озер. Такая нестабильность связана с тем, что в некоторые годы семьи перемещаются с озер на ближайшие ручьи и речку Черную (кв. 66–67).

Некоторые внепойменные местообитания, используемые бобрами в первые годы заселения, в настоящее время потеряли свое значение для бобров. Например, озеро Писмерки (кв. 64) в последние 10 лет не использовалось бобрами, что, возможно, связано с заполнением озерной котловины жидким илом (Панкова, 2008). Некоторые водоемы уже не обнаруживаются на местности (мелкие водоемы среди болот, обозначенные в учетах 1940-х годов как «выгоры»).

Таблица 4.

Распределение бобровых поселений по типам местообитаний в разные годы, %

Местообитания	1949	1959	1972	2010	2017
Внепойменные местообитания (озера, болота, речки, канава)	32,0	25,3	21,0	13,9	9,8
Пойма р. Пры	60,0	44,8	46,2	38,0	28,0
Русло р. Пры	4,0	14,9	17,6	25,9	28,0
Пойма Оки высокого уровня	4,0	9,2	2,5	1,9	0,0
Пойма Оки среднего и низкого уровней	0,0	5,7	11,8	18,5	26,6
Русло р. Оки	0,0	0,0	0,8	1,9	7,5

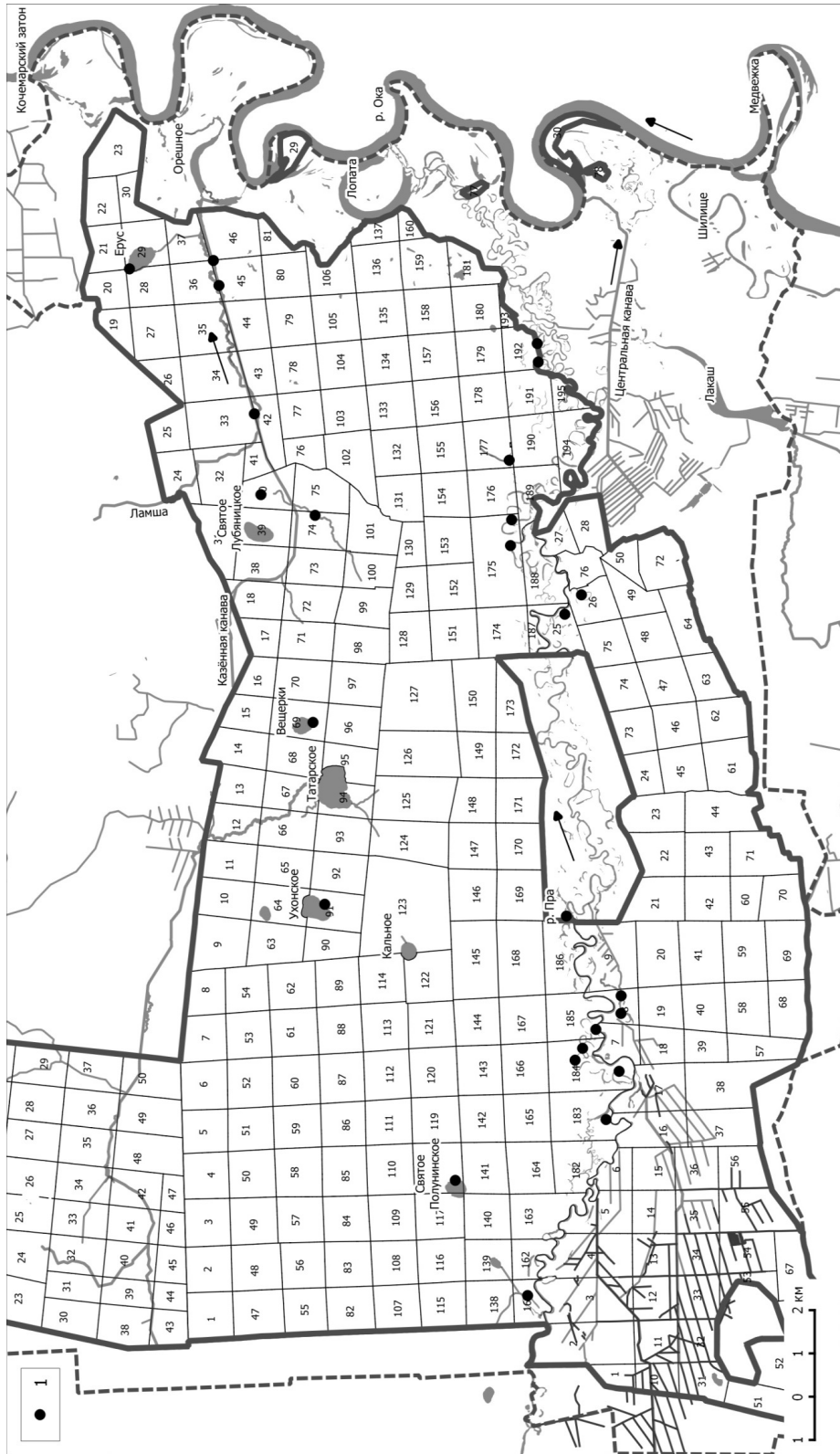


Рис. 2. Размещение поселений бобров на территории Окского заповедника в 1949 г.

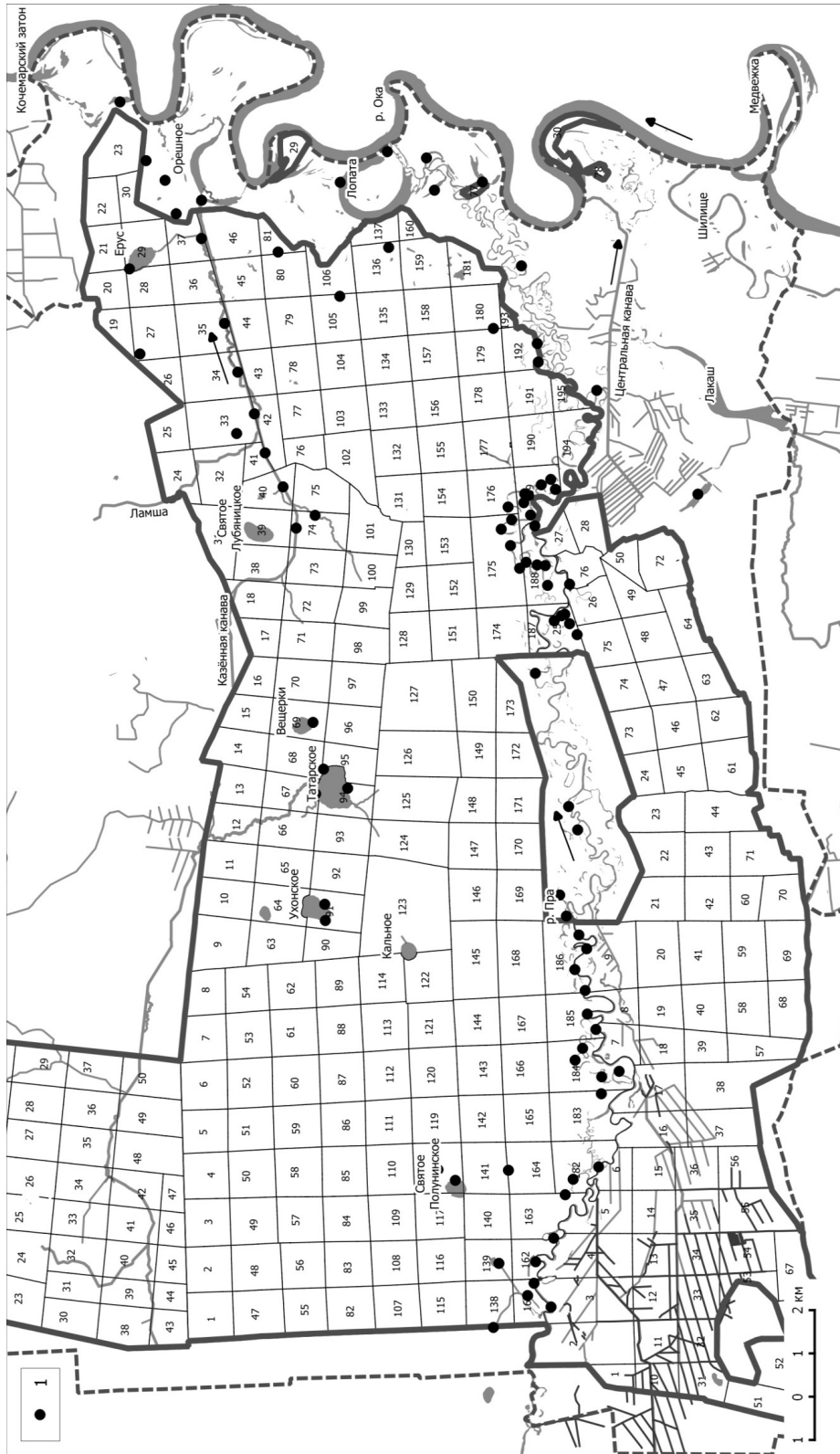


Рис. 3. Размещение поселений бобров на территории Окского заповедника в 1959 г.

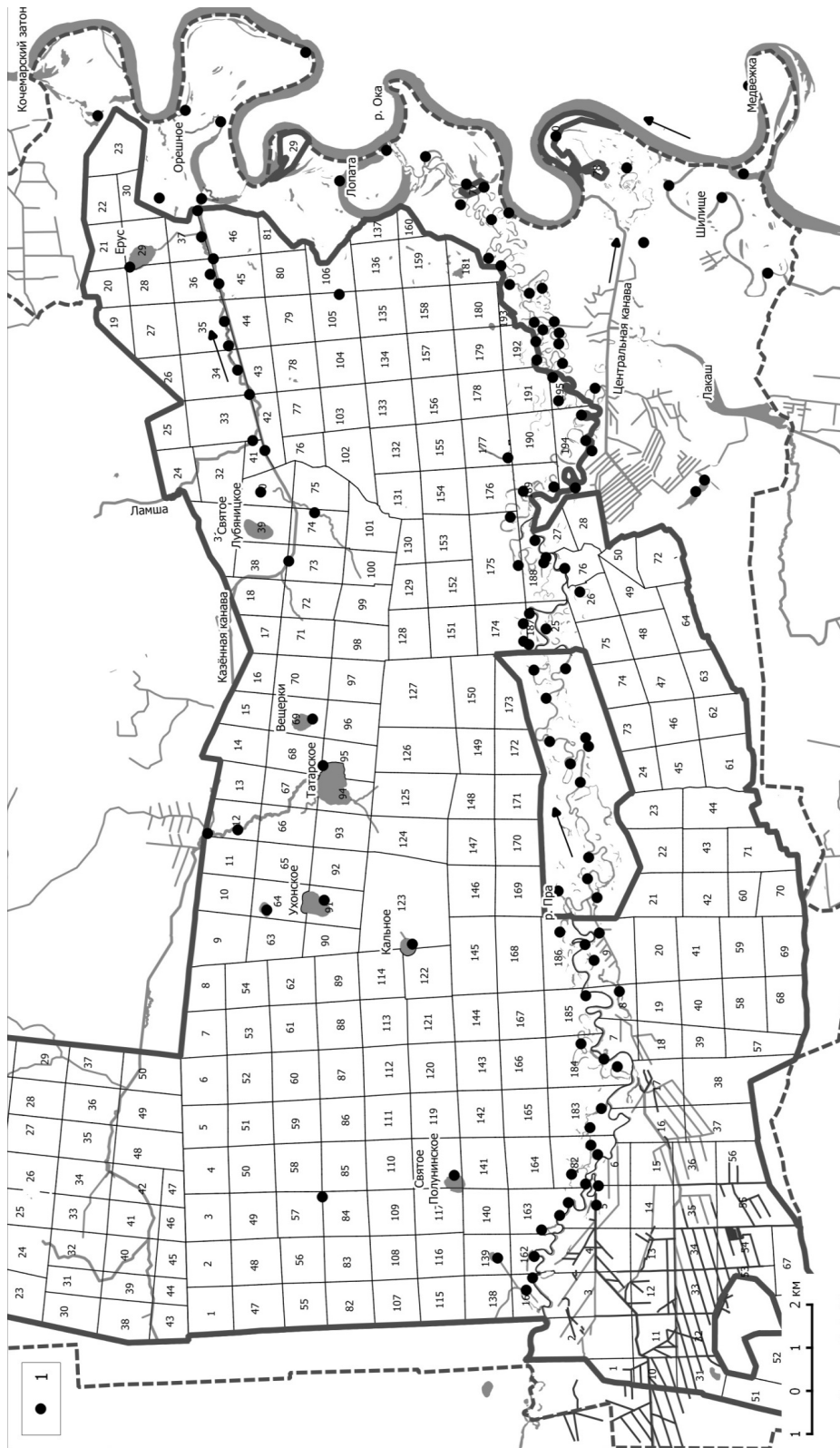


Рис. 4. Размещение поселений бобров на территории Окского заповедника в 1972 г.

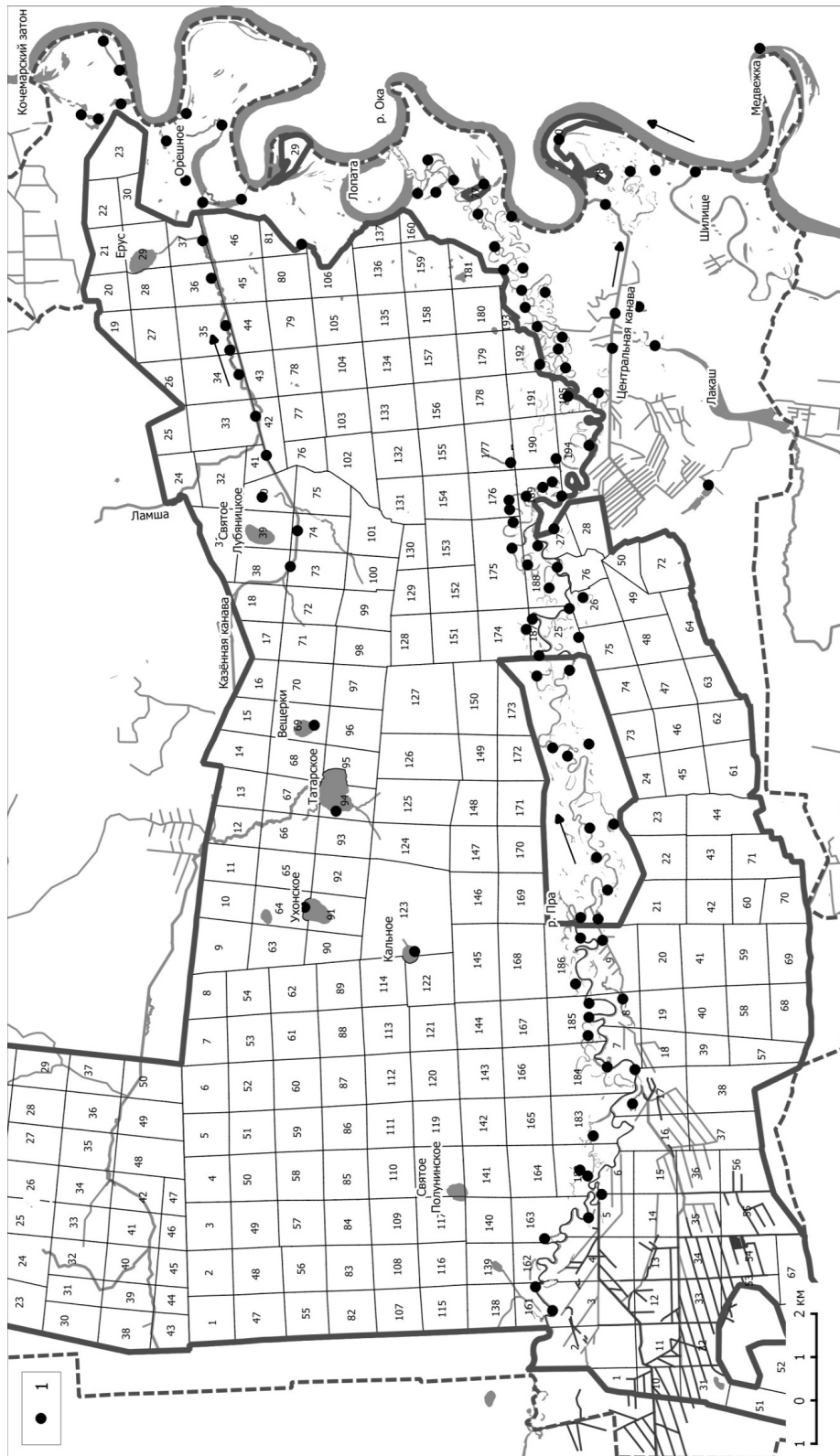


Рис. 5. Размещение поселений бобров на территории Окского заповедника в 2010 г.

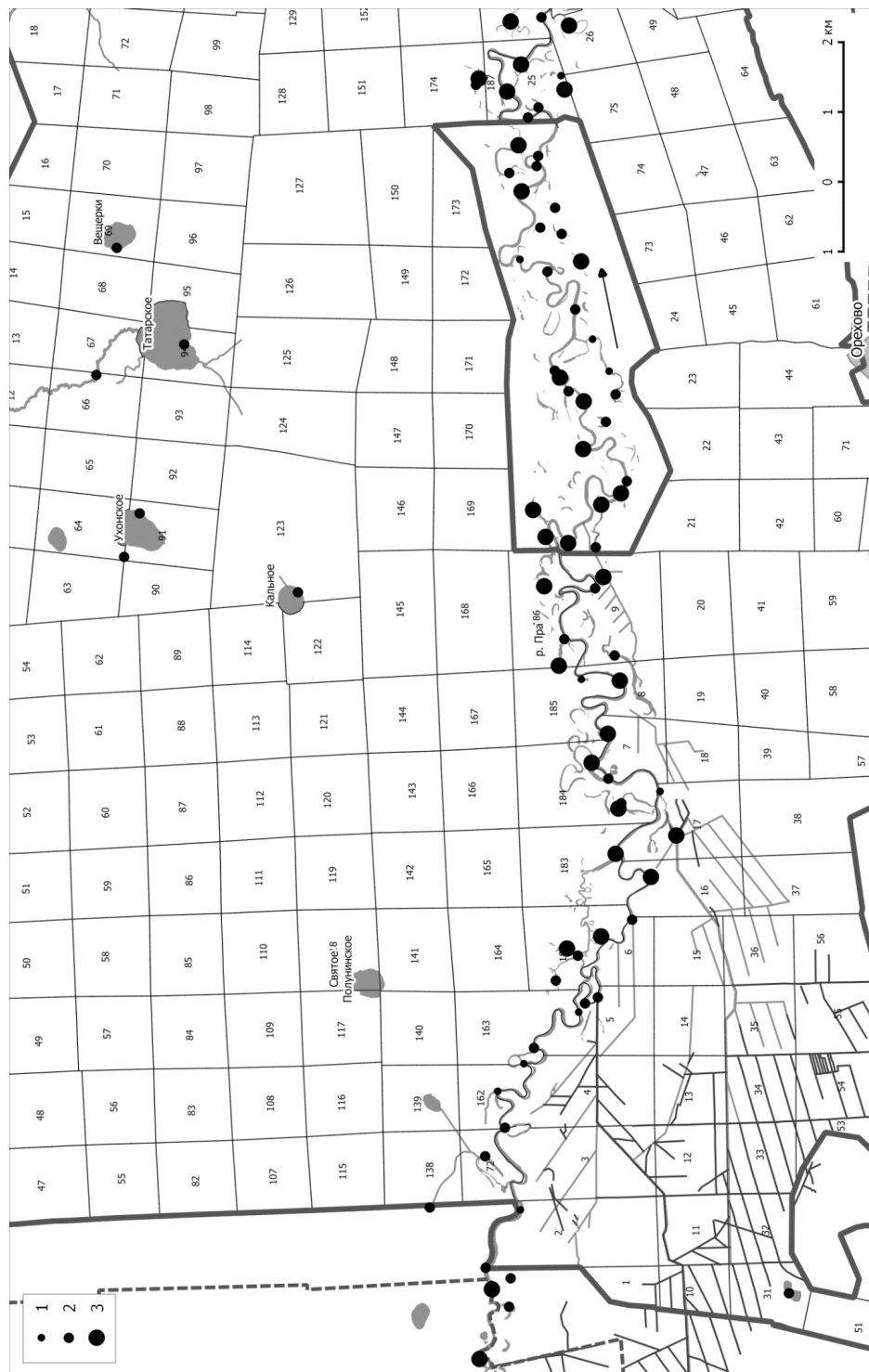


Рис. 6. Размещение поселений бобров на территории Окского заповедника в 2017 г. (западная и центральная части заповедника). Кругами разного размера показаны поселения различной мощности: 1 – слабое, 2 – среднее, 3 – сильное.

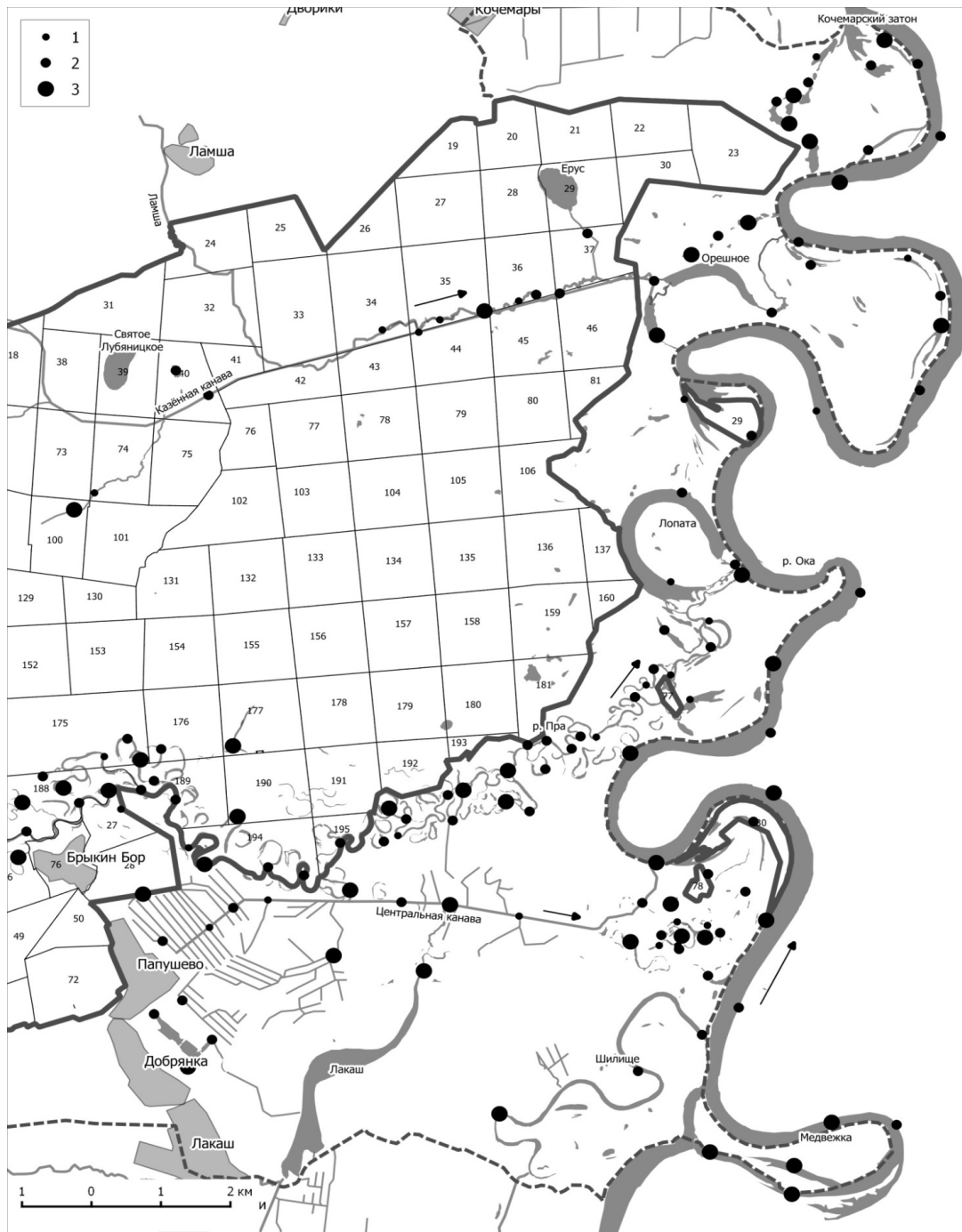


Рис. 7. Размещение поселений бобров на территории Окского заповедника в 2017 г. (восточная часть заповедника и охранный зона). Кружками разного размера показаны поселения различной мощности: 1 – слабое, 2 – среднее, 3 – сильное

Речка Ламша. Первое поселение на р. Ламша, спрямленной в нижнем течении Казенной (Ламшинской) канавой (кв. 33–37), появилось в 1943 г. Начиная с 1954 г., на обследуемом участке водотока учитывались в разные годы от 5 до 8 поселений. Русло речки и канавы перекрыто плотинами. Плотность населения на 2017 г. составила 0,6 поселений на 1 км русел речки и канавы.

Пойма р. Пры. Во все годы большая часть поселений бобров приходилась на пойму р. Пры (старицы и русло), составляя от 56 до 64% от всех поселений (табл. 4). Заселение стариц р. Пра происходило параллельно с освоением внепойменных местообитаний. Первые поселения возникли в старицах Сундрица (1937), Алешина Лука (1942), Большое Попово (1943), Санкина Лука (1945), Прорва (1948), Смолянка (1948). В первые годы существования популяции именно старицы Пры были основным местообитанием бобров в заповеднике (в 1949 г. в старицах было сосредоточено 60% бобровых поселений заповедника, в русле – только 4%).

Однако, с середины 1950-х годов наблюдается относительное выравнивание соотношения числа старичных и русловых поселений (рис. 8).

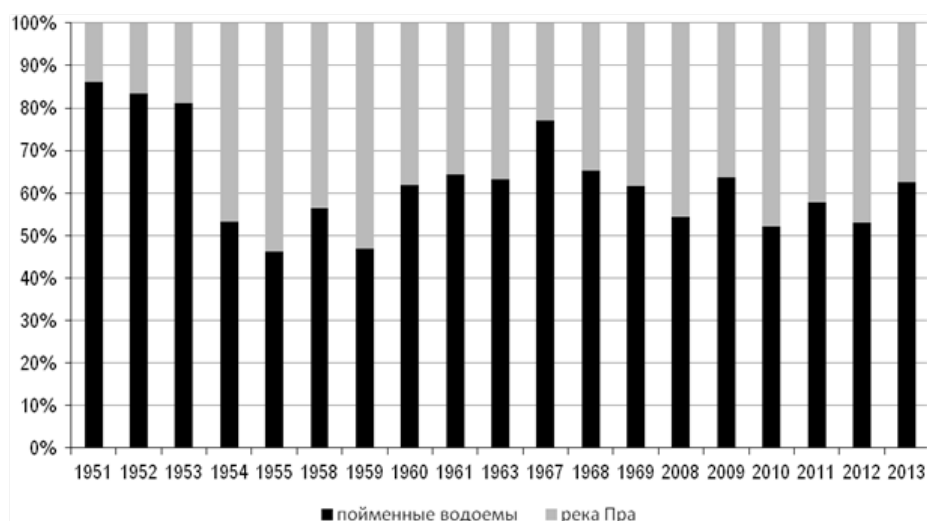


Рис. 8. Соотношение между старичными (пойменные) и русловыми поселениями бобра по р. Пра в разные годы.

Возможно, это связано с исчезновением действия негативного фактора – молевого сплава по р. Пра, прекращение которого пришлось как раз на вышеозначенный период (Бородина, 1956). Дальнейшее колебание соотношения русловых и старичных поселений по годам зависело от гидрологических условий, а именно, от высоты уровня воды перед ледоставом. При низком уровне воды доля зимовок в русле реки повышается ($r = 0,66$, $p < 0,05$). Очевидно, это связано с тем, что территория отдельных семей, используемая ими в течение года, включает в себя как старицу (или несколько стариц), так и участок русла, и при низком уровне воды бобры переходят зимовать в водоток, где промерзание до дна менее вероятно (рис. 9).

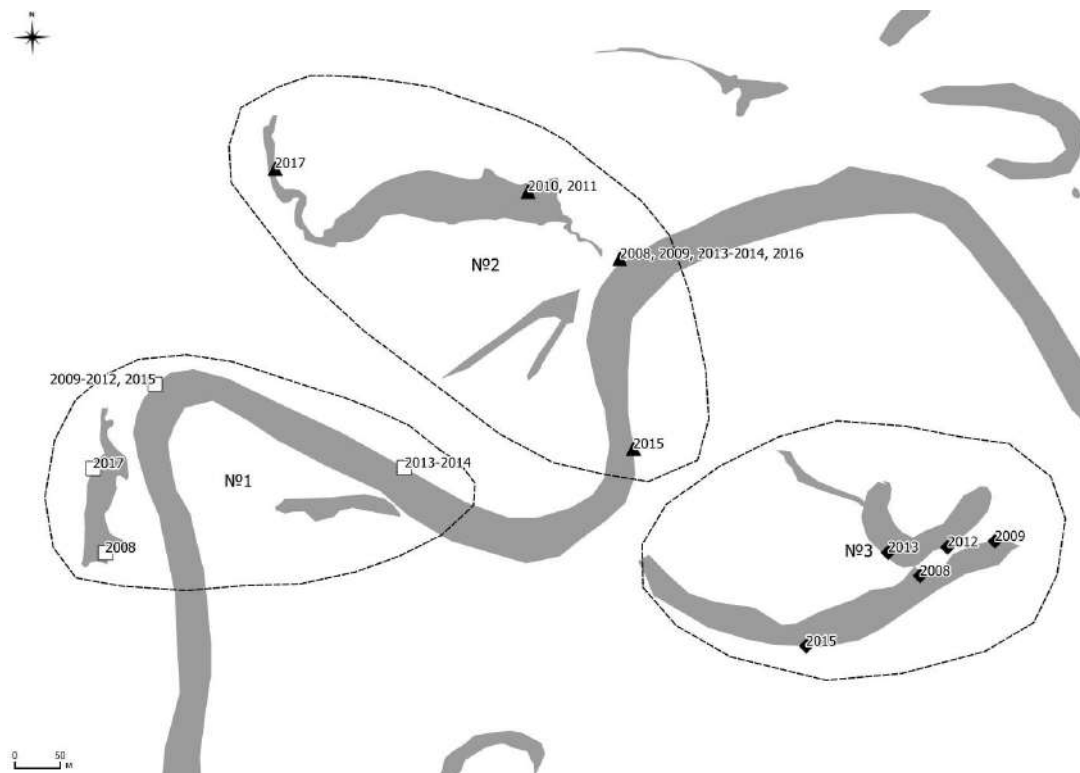


Рис. 9. Динамика расположения зимовальных нор в 3 поселениях бобра в пойме р. Пры. Значками одного типа обозначены зимовальные норы в пределах одного поселения и годы зимовки.

Берега реки Пры в качестве места для зимовки менее привлекательны для бобров, чем берега стариц, однако, в отдельные годы значение первого местобитания возрастает. Плотность заселения бобрами русла Пры (на ноябрь 2017 г.) – 1 поселение на 1 км русла (4,2 бобра на 1 км).

Появление новых поселений в старицах р. Пры практически закончилось в 1980-е годы (рис. 10), к тому времени бобры зимовали в 16% стариц. Дальнейший рост числа поселений в пойме Пры происходил, в основном, за счет повторного заселения покинутых ранее стариц и «уплотнения» бобровых поселений. В 2014 г. доля стариц, использовавшихся бобрами для зимовки, составила 22%, в 2017 г. – 27% (табл. 4). Как правило, одну старицу занимает одна семья, однако, в 8 водоемах, протяженность которых составляет более 1 км, обитало по 2 семьи (оз. Скопинка, Алешина Лука, Белые Бродки, Большое Попово и другие).

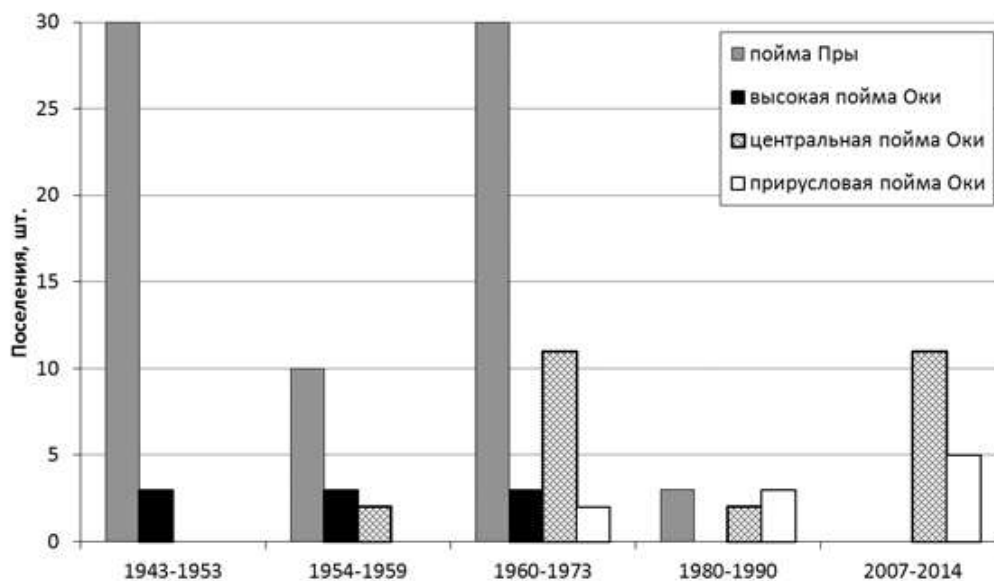


Рис. 10. Динамика заселения новых водоемов на участках пойм Пры и Оки в разные годы.

Большая часть стариц, в которых бобры не зимуют, используется ими в летнее время и соединяется с «зимовальными водоемами» тропами и каналами. Из всех обследованных водоемов поймы р. Пра только 17% не имели следов посещения бобрами. Эти водоемы имеют глубину менее 50 см, пологие берега, сплошное зарастание гидро- и гелофитами, к тому же, они находятся в отдалении от русла.

Пойма р. Оки. В первое десятилетие после появления в заповеднике бобры, наряду с внепойменными водоемами, а также руслом и поймой Пры, использовали только водоемы в высокой, не регулярно заливаемой и облесенной пойме р. Оки: оз. Лещинник, Липатово (кв.136, 159) и др. (рис. 10).

Как известно из литературы, после выпуска бобр осваивает сначала лучшие (оптимальные) и только потом субоптимальные и пессимальные местообитания (Nolet, Rosell, 1994), поэтому местообитания, освоенные бобрами на этом этапе заселения, были оптимальными для них. Однако, водоемы высокой поймы Оки, заселенные бобрами в ранний период колонизации, в настоящее время практически не используются ими по причине обмеления (оз. Липатово, Медведи, Лещинник). Исключение составляет оз. Тышловское (кв. 80) – бобры не покидали его до 2017 г., несмотря на то, что в маловодные годы к осени оно усыхало на 95%. Очевидно, водоемы высокой поймы Оки в настоящее время потеряли свое значение для бобров по гидрологическим причинам (Панкова, 2014).

Таблица 5.

Динамика доли (%) используемых бобрами водоемов от общего числа обследуемых водоемов.

Типы водоемов	Всего водоемов, шт.	1951	1967	2010	2014	2017
Внепойменные озера	10	50	20	50	70	50
Пойма р. Ока						
Болотные водоемы	9	22,2	22,2	0	0	0
Озера разлива	9	0	11,1	0	0	0
Наливные озера	13	0	0	7,7	15,4	0
Старицы Оки	20	0	35,0	55,0	55,0	85
Затоны Оки	9	0	0	11,1	33,3	33,3
Водоемы поймы Оки различного генезиса, площадью до 3 га*	132	0	2,3	7,6	12,9	17,0
Пойма р. Пра						
Затоны Пры	25	12	12	16	0	0
Старицы Пры	188	13,8	16,5	16,5	21,8	27,0

*старицы-затоны, межгривные понижения, древние старицы Пры в пойме Оки, озера на ручьях добегания, искусственные и углубленные водоемы.

Окскую низкую пойму бобры начали заселять только с 1950-х гг. по мере нарастания плотности в оптимальных местообитаниях. Заселение поймы Оки бобрами, расселяющимися из поймы Пры, началось с правого берега, где располагаются водоемы Б. Чахт, Ныпорки, Исток, Румка, входившие с 1935 по 1950 гг. в территорию охранной зоны заповедника. По мнению М.Н. Бородинной (1960), бобры в первую очередь освоили водоемы, имеющие укрытия в период половодья, — расположенные возле коренного берега, незаливаемых возвышенностей или имеющие по берегам крупные деревья. Территорию охранной зоны заповедника (левый берег) бобры начали заселять в 60-е годы. В 1960 г. были зарегистрированы поселения на озерах М. Ореховское, Таловое, Тоня. В первую очередь заселялись водоемы центральной поймы (рис. 10), затем — прирусловой. Если в первые 20 лет существования бобровой популяции большая часть поселений приходилась на территорию заповедника (внепойменные водоемы, пойма Пры), то в последующие годы охранный зона заповедника (пойма Оки, включая луговую часть нижнего течения Пры) стала приобретать все большее значение для бобров (рис. 2–7). Рост числа бобровых поселений, наблюдающийся с 2008 по 2017 гг., происходил, в основном, за счет заселения бобрами водоемов луговой поймы Оки в охранной зоне (рис. 5–7, 11).

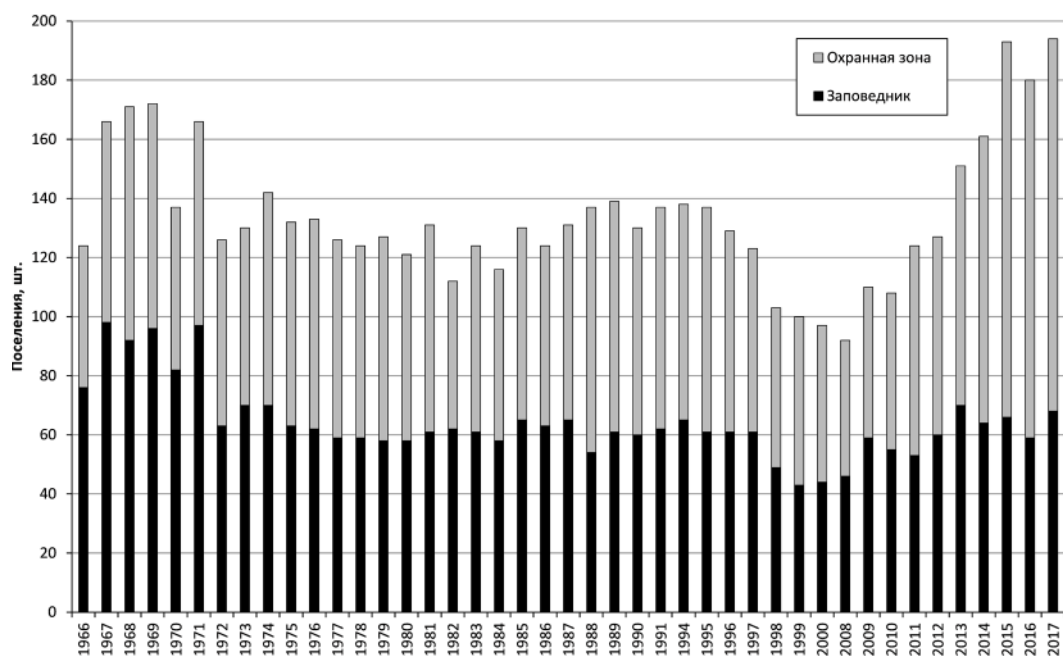


Рис. 11. Динамика числа поселений бобра в заповеднике и охранной зоне.

Следует отметить, что в период с 1979 по 1997 гг. в пойме Оки емкость бобровых угодий повысилась, благодаря мероприятиям, направленным на сохранение русской выхухоли, — искусственному углублению некоторых пойменных водоемов и созданию копаней. Искусственные водоемы охотно заселяются бобрами, так как имеют высокие берега.

В 2017 г. бобры зимовали в 85% от всех стариц Оки, в 33% затонов и 17% баклуш.

Р. Ока. Крупные судоходные реки средней полосы России с безлесными берегами, быстрым течением, бурным и высоким половодьем считаются малопригодными для обитания бобров, предпочитающих селиться в небольших лесных речках и пойменных водоемах (Дьяков, 1975). Однако рост плотности населения в оптимальных угодьях заставляет бобров искать и использовать новые местообитания. При обследовании русла р. Оки в пределах охранной зоны в 1972 г. бобры были отмечены только в излучине (Медвежка), находящейся на стадии отделения от русла. Первые достоверные случаи зимовки бобров на Оке отмечены в 2014 г., а при обследовании в ноябре 2015 г. реки в границах охранной зоны (42 км) было выявлено 19 поселений (0,42 поселения на 1 км береговой линии). Слабые поселения с 1–2 бобрами составили всего 20%. Вероятно, массовое появления бобров в русле Оки было связано с перемещением семей из близлежащих пойменных водоемов, пересохших во время сильной засухи. Осень 2017 г., напротив, была очень многоводной. Было выявлено 15 поселений (0,34 на 1 км, что почти в 4 раза меньше, чем на р. Пра, рис. 6). Только 4 из них располагались там же, где в 2015 г., остальные были значительно смещены вверх или вниз по течению. Доля слабых семей (1–2 бобра) составила одну треть, 80% имели затопленные зимние запасы. Бобры из-

бегали как крутых и обрывистых, так и пологих берегов, предпочитая крылья излучин. Обширные заросли древовидных и кустарниковых ив на песчаных наносах обеспечивают бобрам неистощимую кормовую базу, а также служат им защитой во время половодья, когда звери вынужденно держатся на открытых плотиках или плавающем мусоре.

В 2017 г. на пойму р. Оки приходилось 35% от всех бобровых поселений Окского заповедника и его охранной зоны (в 1972 г. – 15%). Заселение бобрами поймы р. Оки и, тем более, ее русла, может быть связано с неуклонным снижением уровня весеннего половодья (Онуфренин, 2002). В последнее десятилетие высокое половодье наблюдалось лишь в 2013 г., в остальные годы максимальные уровни воды были значительно ниже среднееголетних значений.

Факторы, влияющие на очередность заселения водоемов бобрами

Была посчитана ранговая корреляция Спирмена между показателем очередности заселения бобрами водоемов пойм Пры и Оки и характеристикой этих водоемов по некоторым экологическим факторам (табл. 6). Очередность заселения бобрами водоемов определялась по году, в который водоем был впервые использован бобрами для зимовки (начиная с 1943 г., когда, по данным М.Н. Бородиной (1956), бобры начали расселяться самостоятельно).

Как показал анализ экологических факторов (табл. 6), бобры в первую очередь выбирали водоемы, окруженные лесом ($r=0,59$, $p < 0,05$), удаленные от русла крупной реки (р. Ока) ($r=0,53$, $p < 0,05$), с **низким уровнем антропогенного воздействия** ($r=0,31$, $p < 0,05$). Наличие леса по берегам и удаленность от русла Оки, очевидно, облегчают бобрам переживание весеннего половодья. Однако, очередность заселения водоемов очень слабо коррелировала с обилием кормов ($r=0,28$, $p < 0,05$), что объясняется, вероятно, хорошей обеспеченностью бобров древесными или травянистыми кормами практически на всех пойменных водоемах заповедника (Кудряшов, 1975).

Таблица 6.

Оценка (в баллах) экологических факторов (Панков, Панкова, 2015).

Факторы	Баллы	Расшифровка
1. Связь с руслом реки	0	внепойменные
	1	пойменные, не соединенные с рекой в межень
	2	пойменные, в межень соединенные с рекой действующими протоками
	3	заводи
2. Облесенность	0	берега открыты
	1	полоса ивняка по берегам
	2	часть водоема прилегает к лесу
	3	водоем полностью окружен лесом
3. Характер берегов	0	низкие (непригодны для норения)
	1	один из берегов высокий (пригодный для норения)
	2	оба берега высокие

Факторы	Баллы	Расшифровка
4. Поемность (по степени увеличения уровня воды при весеннем половодье)	0	внепойменные
	1	высокая пойма Оки
	2	пойма Пры
	3	низкая пойма Оки
5. Постоянство уровня воды	0	уровень воды постоянный
	1	обсыхает в «сухие» годы менее чем на 30 % от водного зеркала
	2	обсыхает ежегодно менее чем на 30% от водного зеркала
	3	обсыхает ежегодно более чем на 30% от водного зеркала
6. Обеспеченность веточными кормами	0	древесно-кустарниковые корма практически отсутствуют
	1	ив почти нет, лес с преобладанием сосны или черной ольхи
	2	лес с преобладанием березы, дуба, осины
	3	обширные ивняки
7. Зарастание водной растительностью (пригодной для питания бобра (Панкова, 2014))	0	незаросшие – степень зарастания водной растительностью
	1	слабозаросшие – 10–25%
	2	заросшие – 25–70%
	3	сплошь заросшие – более 70%
8. Уровень антропогенного воздействия	0	водоем находится на территории заповедника
	1	водоем находится на территории охранной зоны, где разрешена хозяйственная деятельность (сенокошение, выпас скота, охота и рыбалка)

Стабильность бобровых поселений

Для изучения интенсивности использования водоемов бобрами мы использовали индекс заселенности (ИЗ), рассчитанный аналогично показателю, впервые предложенному А.Г. Николаевым (1984), для характеристики бобрового поселения – отношение числа лет, когда поселение было заселено, к общему числу лет наблюдений (с 1943 г.), вне зависимости от года появления бобров на каждом конкретном водоеме. Для повышения информативности полученных данных мы разделили значения индекса по трем размерным классам, как это было сделано в работе А.А. Киреева и А.В. Емельянова (2012), применив данный подход для характеристики использования бобрами водоема:

- 1) $ИЗ \leq 0,3$ – I класс – нестабильно использующийся водоем;
- 2) ИЗ от 0,4 до 0,6 – II класс – стабильно использующийся водоем;
- 3) $ИЗ \geq 0,7$ – III класс – устойчиво заселенный водоем.

Помимо этого, мы использовали индекс стабильности поселения (ИС), рассчитанный как отношение числа лет существования поселений к числу лет наблюдений с момента первого вселения бобра на водоем. Этот показатель позволяет оценить стабильность использования водоемов вне зависимости от времени их первого заселения.

Можно предположить, что наиболее подходящие для бобров водоемы будут не только выбираться бобрами в первую очередь, но и будут использоваться с наибольшим постоянством. Проанализировав состав водоемов, заселенных бобрами на первом этапе освоения угодий (при низкой плотности населения, в первые 10 лет от начала расселения), мы выяснили, что только 35% из них

впоследствии использовались бобрами стабильно (ИС $\geq 0,7$). Возможно, столь низкий процент стабильно используемых водоемов от общего числа заселенных на первом этапе отчасти связан с высокой динамичностью пойменных местообитаний, которую мы не всегда можем учесть (Панкова, 2014). Часть водоемов, очевидно, потеряла свое значение для бобров в связи с изменением гидрологического режима.

Анализ зависимости ИЗ от вышеперечисленных факторов (табл. 6) показал некоторую связь с облесенностью ($r=0,45$, $p < 0,05$) и стабильностью гидрологического режима ($r=0,42$, $p < 0,05$), корреляция с остальными факторами была незначительна.

Рассмотрим продолжительность непрерывного обитания бобров на водоемах и водотоках заповедника за десятилетний период (с 2008 по 2017 гг.). В анализ включено 157 поселений в пойме Оки и Пры, контроль за которыми проводился ежегодно во время осеннего учета. Вопрос о границах поселения решался следующим образом: все перемещения центра активности бобров в пределах водоема, протяженность которого составляла не более 500 м, считались перемещениями в пределах одного поселения; на водоемах с большей протяженностью береговой линии и в русле реки бобры, обосновавшиеся более чем в 300 метрах от ранее использованной зимовальной норы (хатки), считались покинувшими поселение.

Соотношение нестабильных, стабильных и устойчивых поселений бобра было практически одинаковым (35, 32 и 32%). 31 из 157 поселений бобра существовали непрерывно 10 лет и более (19,7% от общего числа поселений). О некоторых поселениях на старицах р. Пры (оз. Санкина Лука (кв. 191), Шаище (южнее кв. 195), Шаховое (кв. 73), Хатка (кв. 26), Харламово (кв. 177) известно, что они функционировали непрерывно не менее 14 лет. Устойчивые поселения составили половину от поселений бобра в прирусловой пойме Оки, 41,7 и 36,1% от стариц Пры в луговой и лесной пойме, соответственно, одну треть в водоемах центральной поймы Оки (33,3%) и всего 21,2% от поселений в русле р. Пры (табл. 7, 8).

Таблица 7.

Распределение поселений трех классов стабильности по типам местообитаний, % от числа поселений.

Поселения по типам местообитаний	Число поселений	Индекс стабильности поселений		
		менее 0,3	0,4–0,6	более 0,7
Водоемы высокой поймы р. Оки	1			100
Водоемы центральной поймы р. Оки	21	23,8	33,3	33,3
Водоемы прирусловой поймы р. Оки	10	10,0	40,0	50,0
Водоемы притеррасной поймы р. Оки	2	50		50
Старицы Пры в луговой пойме	12	16,7	41,7	41,7
Старицы Пры в лесной пойме	61	41,0	23,0	36,1
Русло р. Пры	52	40,4	38,5	21,2

Таблица 8.

Характеристика поселений бобра, непрерывно функционирующих не менее 10 лет (расшифровка цифровых обозначений в табл. 6)

Название поселения	Год вселения бобра	Связь с руслом реки	Облесенность	Характер берегов	Постоянство уровня воды	Обеспеченность веточными кормами	Заращение водной растительностью	Антропогенное воздействие	Зимовочное убежище	Убежище в половодье
старицы р. Пра										
Шаище	1958	1	2	1	1	3	2	1	н	п
Тимошина	1958	2	2	1	1	3	2	1	н	п
Гольшка	1958	1	3	1	2	3	2	1	н	вх
Закотецкая	1939	2	3	1	1	3	2	0	н	вх
Толпега	1940	1	3	1	1	3	2	0	н	вх
Большое Попово	1943	2	3	1	1	3	2	0	н	вх
Санкина Лука	1945	1	2	1	1	3	2	0	н	н
Харламово	1948	1	3	0	3	2	2	0	х	п
Смолянка	1948	2	3	1	1	2	2	0	н	н
Хатка	1959	1	3	0	2	3	2	1	х	вх
Прорва	1959	2	3	1	1	2	2	0	н	вх
Шаховое	1966	1	2	0	2	3	2	1	х	вх
Березовое	1966	1	2	0	3	2	2	1	х	вх
Каменный крест	1966	2	2	1	1	3	2	1	н	н
Подковка	1966	1	3	1	3	3	2	1	н	вх
р. Пра										
Киселев затон	1954	р	1	1	1	3	0	1	н	вх
Пра выше Желтого брода	1959	р	1	1	1	3	0	0	н	п
Желтый Брод	?	р	1	1	1	3	0	0	н	п
Пра выше Лосевой	?	р	2	1	1	3	0	0	н	вх
Пра у Поповой	?	р	1	1	1	3	0	0	н	вх
Пра ниже Быстрого ключа	?	р	2	1	1	3	0	0	н	п
Пра выше Макарова прорыва	?	р	1	1	1	3	0	0	н	вх
Пра у Чесноковой старицы	?	р	1	1	1	3	0	0	н	н
пойма Оки										
Алексеево	1952	2	2	0	1	2	3	1	х	вх
Ватажное	1959	1	2	0	1	3	3	1	х	п
Кривое Кочемарское	1961	1	1	1	1	3	3	1	н	п

Продолжение табл. 8

Название поселения	Год вселения бобра	Связь с руслом реки	Облесенность	Характер берегов	Постоянство уровня воды	Обеспеченность веточными кормами	Заращение водной растительностью	Антропогенное воздействие	Зимовочное убежище	Убежище в половодье
Лакаш-Тынок	1966	1	1	2	1	3	2	1	н	п
Канавы у Оки	после 1972	2	1	2	1	3	2	1	н	п
Сумы	1966	1	1	1	1	3	2	1	н	п
Травное	1960	2	2	1	1	3	3	1	х	п
Шилище	1966	2	1	1	1	3	3	1	н	п

Примечание: р – русло, н – нора, х – хатка, п – плотик, вх – весенняя хатка.

17 лет подряд существует бобровое поселение на оз. Алексеево (старица Оки), располагающемся в охранной зоне заповедника близ оз. Лопата и впервые заселенное бобрами в 1952 г. Не менее 14 лет бобры занимают южную часть оз. Травное (старица Оки, восточнее кв. 46), где бобры известны с 1960 года (табл. 8).

Для устойчивых поселений на водоемах, в целом, были характерны хорошая обеспеченность макрофитными, древесными или кустарниковыми кормами, стабильный уровень воды. Площади водоемов колебались от 9 до 0,5 га. В период половодья большая часть бобровых семей в пойме р. Пры использовала весенние хатки, ежегодно возобновляемые на одном и том же месте. В пойме Оки бобры, в основном, устраивали убежища на плотиках и плавающем мусоре. Устойчивые русловые поселения характеризовались обилием древесно-кустарниковых кормов при недостатке кормовых макрофитов.

Однако, в некоторых случаях бобры образовывали устойчивые поселения на сильно пересыхающих водоемах. Примером может служить мелководное оз. Тышловское (кв. 80), расположенное на высокой части поймы р. Оки, поселение бобров на котором известно с 1955 г. Об обитании бобров в этом водоеме в засушливый год (1955–56) М.В. Бородина упоминает в своей диссертации. Осенью 1955 г. глубина озера составляла 0,4–0,6 м. Единственным глубоководным участком было пространство вокруг зимней норы, представлявшей собой траншею глубиной 1–1,1 м, где бобры затопили запас ветвей на зиму. В морозную зиму 1955–56 г. почти весь водоем оказался промерзшим, и вода оставалась только возле норы. Тем не менее, бобры благополучно перезимовали. В период наших исследований, бобры были обнаружены на оз. Тышлово засушливой осенью 2010 г. Озеро полностью высохло, и вода (10–20 см) оставалась только в канале, прорытом бобрами у входа в хатку. Запас веточного корма был сооружен возле хатки на обсохшем грунте. При следующем посещении водоема (в марте 2011 г.) были обнаружены многочисленные следы бобров на снегу (как взрослых, так и молодых), ведущие из хатки в ближайший

ивняка. Поскольку воды в каналах не осталось, вход в хатку был совершенно сухим. В последующие годы хатка была надстроена, сеть каналов расширена и углублена. Засушливой осенью 2015 г. все озеро было рассечено глубокими канавами, в которых практически не оставалось воды, однако сами канавы оказались закрыты довольно толстым льдом, что позволило бобрам свободно перемещаться по ним. Часть запаса веточного корма оказалась сложена на поверхности воды возле хатки (фото 70). Сеть прорытых канав хорошо видна на космическом снимке Google, сделанном 25 сентября 2015 г. (Панков, Панкова, 2016). Бобры зимовали на озере в течение 7 лет, но исчезли из него к осени 2017 г., несмотря на то, что благодаря обильным осадкам, уровень воды был очень высоким.

Доля поселений, существовавших не более 1–3 лет подряд (нестабильные), была выше всего в пойме р. Пра. Вероятно, это связано с легкостью перехода бобров из водоема в водоем или из водоема в реку в условиях пойменной системы активно меандрирующей реки. Для многих бобровых семей характерно использование для зимовки попеременно то водоема, то прилегающего участка реки, в зависимости от гидрологических условий в осенний период, о чем уже было сказано выше (см. рис. 9). Разделение поселений на русловые и старичные отчасти условно, поскольку участок обитания бобров может в течение года включать одновременно и старицу, и русло. В многоводные годы (например, в 2013 и 2017 гг.) бобры временно занимали мелководные водоемы, малопригодные для обитания в засушливые годы.

Изменения «мощности» поселений

Первые сведения о мощности поселений бобров в Окском заповеднике получены М.В. Бородиной в 1951 г., через 14 лет после начала реинтродукции. Мощность поселений определялась глазомерно. На тот момент преобладали слабые поселения, заселенные одиночными животными или семьями из 2–3 бобров (52,8%), 13,9% приходилось на поселения, состоящие из 6–7 особей, 33% – семьи из 4–5 бобров. С 1951 по 1959 гг. доля слабых поселений колебалась от 52,8 до 37,8%, сильных – от 9 до 23,2% (табл. 9).

По данным В.С. Кудряшова в 1966–1972 гг., в водоемах с достаточной зимней кормовой базой (хорошо развита древесно-кустарниковая и водная растительность) поселения с 1–2 бобрами составили 23,4%, 3–6 – 71,9%, 7–9 – 4,7%. В водоемах с плохой кормовой базой (ивняки отсутствуют, водная растительность развита слабо) на поселения с 1–2 бобрами приходилось 28,1%, на поселения с 3–6 бобрами – 71,9%. Число бобров в поселении определялось в процессе отловов и визуальных наблюдений.

Несмотря на нормальный ход размножения бобров (после благоприятной зимовки) летом 2000 г. сеголетки были обнаружены лишь в девяти из тридцати одного обследованного поселения (32,3 %). В 2001 г. 71,4% поселений относились к слабым (1–2 бобра), 19% к средними, и только 9,5 – к сильным. Вероятно, такое увеличение доли слабых поселений могло быть связано с массовой гибелью бобров от неизвестного заболевания, отмеченного летом 2000 г. (см. болезни). После 2003 г. доля слабых поселений начала уменьшаться, достигнув минимума (5,8%) в 2014 г. В последние 10 лет на долю слабых поселений приходилось от 5,8 до 31,7%, на долю сильных – от 35,8 до 62,4% (табл. 9).

Таблица 9.

Соотношение поселений бобра различной мощности в разные годы, %

Годы	Мощность поселения			Годы	Мощность поселения		
	сильное	среднее	слабое		сильное	среднее	слабое
1951	13,9	33,3	52,8	2006	33,3	36,7	30,0
1954	9,0	49,3	41,8	2007	41,2	29,4	29,4
1955	9,8	52,4	37,8	2008	37,0	38,0	25,0
1956	7,9	38,2	53,9	2009	35,8	32,5	31,7
1957	11,5	51,3	37,2	2010	42,6	34,3	23,1
1959	23,2	32,6	44,2	2011	41,9	38,7	19,4
2001	9,5	19,0	71,4	2012	44,2	34,2	21,7
2002	23,1	7,7	69,2				
2003	12,5	15,6	71,9	2015	47,8	31,2	21
2004	17,2	31,0	51,7	2016	62,4	14,1	23,5
2005	34,5	24,1	41,4	2017	39,2	37,4	23,4

Таблица 10.

Мощность поселений в местообитаниях разного типа (по данным учета 2017 г.).

	Поселения по мощности (%)			Всего поселений (абс.)
	Сильное	Среднее	Слабое	
Русло Оки	33,3	33,3	33,3	15
Водоемы поймы Оки	45,8	29,2	25,0	48
Русло Пры	33,9	48,2	17,9	60
Старицы Пры	47,2	35,8	17,0	60
Внепойменные озера, болота, канавы	20	30	50	21

В разных типах местообитаний соотношение поселений различной мощности было неодинаковым (табл. 10). По наблюдениям 2017 г., сильные поселения преобладали в пойменных водоемах рек Пры и Оки (47,2 и 45,8% соответственно). Меньше всего доля поселений с 1–2 бобрами была в старицах (17,0%) и русле р. Пры (17,9%), в то время как во внепойменных водоемах они составляли 50%. Преобладание слабых поселений во внепойменных местообитаниях может быть отчасти связано с недостаточностью кормовой базы, в сравнении с поймами рек, богатыми ивовыми зарослями. Также, удаленность озер друг от друга и от пойменных систем затрудняет поиск потенциальных партнеров. Так, по данным Н.В. Уварова, в 4 из 6 внепойменных поселений в течение 7–10 лет (в период с 1996 по 2006 гг.) обитало по одному бобру (Уваров, 2008).

Факторы, определяющие динамику численности бобров

Хищники

За всю историю исследования отмечены случаи хищничества со стороны волка, лисицы, енотовидной собаки, медведя и рыси.

Численность волка в заповеднике до 1970-х годов жестко контролировалась со стороны человека и была очень низкой (Окский заповедник..., 2005). Первые случаи нападения волков на бобров были отмечены в 1960–1961 годах, когда на территории заповедника изредка отмечали одиночных особей. В период с 1967 по 1972 гг. было два случая успешного нападения волка на жирующего бобра. В 1974 г. волки впервые принесли приплод на территории заповедника, и их численность начала расти (в разные годы составляла от 3 до 14 особей). За последние 20 лет (1996–2017) известно 14 случаев гибели бобров от волков. Почти все они происходили в снежное время (с конца ноября по конец марта), кроме двух случаев: 11 мая бобр был добыт волком у придорожной канавы; в октябре – на старице Смолянке. Волки добывали бобров, обитающих как в реке, так и на старицах, болотах и мелиоративных канавах. В Летописи природы за 2001 г. приводятся следующие наблюдения В.С. Кудряшова. «В 5 случаях, когда удалось подсчитать молодняк у бобров, обнаружено всего по одному бобренку в поселении. Эти наблюдения свидетельствуют о большой смертности бобров-сеголеток в июне-июле, когда они являются легкой добычей хищников. Прямых наблюдений в этом плане нет, но следы волков постоянно регистрировались на песчаных косах р. Пры... При отлове отмечены изменения в поведении бобров, что, возможно, связано с постоянным прессом хищников. Если раньше из нор их выгоняли лишь с помощью собаки, то этим летом бобров невозможно было закрыть в норе, т.к. они уходили в воду при малейшем шуме.»

20 февраля 2015 г. единственный раз было зафиксировано успешное нападение на бобра рыси на берегу мелиоративной канавы. Также однажды отмечено разрушение бобровой хатки медведем: 15.08.1943, внепойменное озеро Святое Полуниинское, по данным М.В. Бородиной (1957). Медведь не обитает на территории заповедника постоянно, заходы отдельных особей отмечаются раз в несколько лет.

М.В. Бородина сообщает о случаях гибели бобрят-сеголетков от лисицы и енотовидной собаки на водоемах в пойме Пры (23.08.1954; 06.06.1956). Однако позже подобных наблюдений не было, хотя у лисьих нор находили кости бобров (Кудряшов, 1975).

Болезни

По данным В.С. Кудряшова, в 1966–1972 гг. в районе работ не было отмечено гибели бобров от заразных заболеваний. Зафиксировано три случая гибели бобров от истощения при заболевании зубов (Кудряшов, 1975). Летом 2000 г. отмечено неизвестное заболевание, от которого погибло 6 из 7 бобров, отловленных для расселения. Животные неожиданно отказывались от пищи и через сутки погибали от воспаления кишечника (Летопись природы, 2000). Число поселений с сеголетками в тот год составило всего 32%, поголовье бобров сократилось на 30%. К сожалению, с 2001 по 2007 гг. учет проводился не на всей территории заповедника, поэтому мы не можем судить о масштабах падения численности бобра. Однако в последующие три года доля слабых поселений держалась на уровне 70%, что указывает на некоторое неблагоприятное популяции.

Антропогенные факторы

Браконьерство. В статье, обобщающей факторы, влияющие на движение численности бобра в Окском заповеднике, В.С. Кудряшов (1975) пишет, что сравнение собранных им материалов о браконьерстве с данными М.Н. Бородиной (1957) позволяет констатировать значительное усиление браконьерской охоты на бобра за последние годы. Большая часть случаев незаконной добычи бобра приходилась на охранную зону, где проводится регулируемая спортивная охота. С 1966 по 1972 гг. было найдено 9 трупов бобров, пострадавших от браконьеров. Кроме того, у 13 из 227 зверей, добытых в научных целях, под шкурой была обнаружена мелкая дробь. Встречено 7 бобров со следами пребывания в капканах.

В 1990-е годы вновь было отмечено усиление интереса населения к бобрам – стали полностью исчезать бобровые поселения вблизи деревень Орехово, Городное, Лубяники (рис. 1). В период с 2007 по 2017 гг. случаи преднамеренного преследования бобров людьми на территории заповедника и охранной зоны нам не известны, но два раза были найдены трупы бобров, погибших в рыбацких сетях. О спаде интереса охотников к бобру говорит и тот факт, что, когда в 2010 г. на территории охранной зоны заповедника открыли спортивную охоту на бобра, желающих получить разрешение не находилось в течение 4-х лет.

Отлов, регулирование численности. Регулирование численности бобрового населения началось в Окском заповеднике в 1952 г., когда был проведен первый опытный отлов 10 зверей (табл. 11). За период с 1952 по 1967 гг., главным образом для расселения в другие области страны изъято 283 бобра (по данным Летописи природы). Начиная с 1968 г. спрос на живых зверей понизился, и регулирование численности проводилось отловом зверей на шкурку (Кудряшов, 1975). До 1991 г. почти ежегодно изымалось от 2 до 12% бобровой популяции. В дальнейшем отлов проводился не регулярно – 9 бобров были вывезены в 1997 г. для расселения в районах Рязанской области, в 2001 г. 7 особей отловили для интродукции бобра в Ямало-Ненецкий автономный округ. В 2010 г. на территории охранной зоны заповедника открыли осенне-зимнюю спортивную охоту на бобра, однако, первый бобр был добыт только в 2015 г. В 2016 г. было добыто 19, а в 2017 г. – 7 особей. В основном, охотников интересует бобровая струя, реже – мясо и шкурка.

Таблица 11.

Вылов бобров в Окском заповеднике и охранной зоне в 1937–2017 гг.

Годы	Общее число		Число выловленных (добытых) особей	Годы	Общее число		Число выловленных (добытых) особей
	поселений	особей			поселений	особей	
1952	48	192	10	1979	127	412	22
1956	76	220	109	1980	121	301	14
1961	73	246	58	1981	131	354	1
1963	76	246	43	1982	112	358	11

Продолжение табл. 11

Годы	Общее число		Число выловленных (добытых) особей	Годы	Общее число		Число выловленных (добытых) особей
	поселений	особей			поселений	особей	
1968	171	602	29	1984	116	429	11
1969	172	505	60	1986	124	496	14
1970	137	586	57	1987	131	520	14
1971	166	586	53	1988	137	488	22
1972	126	444	56	1989	139	538	18
1973	130	487	46	1990	130	425	30
1974	142	509	35	1997	123	492	9
1975	132	461	14	2001*	21	36–51	7
1976	133	351	19	2015	193	772	1
1977	126	381	23	2016	180	720	19
1978	124	406	20	2017	194	776	7

Примечание: * – учеты выполнены только в центральной части Центрального лесничества.

Зимние паводки

По наблюдениям В.С. Кудряшова, весеннее половодье, даже такое катастрофическое, как в 1970 г., когда под водой оказалась большая часть территории заповедника, не оказывает значительного отрицательного воздействия на бобровую популяцию (Кудряшов, 1975). Однако зимние паводки после ледостава могут приводить к гибели большого числа бобров. После завоза бобров в Окский заповедник (1937–1940 гг.) зимние паводки наблюдали в 1947, 1950, 1952 и 1953 гг., но во всех случаях они проходили до ледостава (Бородина, 1960). Зимой 1971 г. р. Пра замерзла на отметке 263 см над ординаром 14 декабря, прибыв воды продолжалась после ледостава, вследствие чего жилища бобров во многих поселениях оказались затоплены. Предположительно, в результате неблагоприятных условий в эту зиму погибло около 10% бобрового населения (Кудряшов, 1975). После зимнего паводка 1980 г. численность бобров сократилась на 26%, в 1990 г. – на 22% (Летопись природы, 1981). Также осенне-зимние паводки отмечались в 1992, 1994, 2007, 2014 гг., но значительных изменений численности бобра после них не происходило, поскольку прибыв воды сопровождалась оттепелями.

В 2017–2018 гг. для изучения влияния осенне-зимнего паводка на бобров были проведены наблюдения за 16 поселениями, расположенными в пойме р. Пры. Поселения были обнаружены и закартографированы с 20 октября по 20 ноября 2017 г. до начала паводка. В дальнейшем поселения посещали минимум три раза – в январе, сразу после ледостава, в феврале-марте и в апреле-мае, во время весеннего половодья. На одном из поселений (на старице Смолянке) с 10.10.2017 по 16.03.2018 велись наблюдения при помощи фотоловушки Seelock Spromise, направленной на бобровый вылаз возле жилой полухатки. Результаты наблюдений представлены в таблице 12.

Таблица 12.

Поселения бобров на старицах (№1–7, 9,10,12–15) и русле (№8, 11, 16) р. Пра до и после зимнего паводка 2017–2018 гг.

№	Поселение	Кол-во бобров	Убежище до паводка	Убежище во время паводка, расстояние от осеннего убежища	Контроль после зимнего паводка
1	Чертова борозда	3-4	нора	хатка в ивняке на берегу старицы	18.03 следы не обнаружены
2	Подковка	3-4	полухатка	хатка, 70 м	15.03 свежие вылазы
3	Хатка	5-6	хатка	весенняя хатка, 65 м	15.03 свежие вылазы
4	Смолянка	3-4	полухатка	подледная полость, 150 м	18.02 гибель
5	Трилистник	1	полухатка	нора под дорожной насыпью, 100 м	15.04 визуальная встреча
6	Ключ у Алешиной Луки	3-4	нора в высоком берегу	нора в высоком берегу	20.03 свежие вылазы
7	Эстакадная заводь	3-4	нора	весенняя хатка, 80 м	20.03 следы не обнаружены
8	р. Пра, напротив ст. Смолянки	1-2	нора	нора, 200 м	15.04 свежие погрызы
9	Харламово	3-4	хатка	не известно	10.02, 20.03 следы не обнаружены
10	Малое Попово	3-4	нора	подледная полость	15.04 встреча 2-х бобров на оз. Минаково
11	р. Пра возле ст. Бровской	3-4	нора	весенняя хатка на ст. Бровской, 700 м	23.04 встреча 2-х бобров на ст. Бровской
12	Сабельниковое	3-4	полухатка	подледная полость, 300 м	23.04 встреча 2-3 бобров в весенней хатке
13	Митина Роща	2	нора	логово из веток в ивняке, 107 м	23.04 встреча 2 бобров в логове
14	Скопинка	3-4	полухатка	не известно	23.04, 05.05 следы не обнаружены
15	Алешина Лука	1	нора	нора, 400 м	20.03 свежие вылазы
16	р. Пра у моста	3	нора	нора	12.04 встреча 3 бобров

21–22 ноября 2017 г. прошли обильные снегопады, морозы по ночам достигали -9°C . На реках появились забереги, по воде пошла шуга. В течение трех недель стояла зимняя погода с морозами, но затем пришло потепление, снегопады сменились ливневыми дождями, снежный покров стал быстро оседать и к 17 декабря исчез полностью. Резко повысился уровень воды на водое-

мах, р. Пра вышла из берегов и затопила пойму. Максимальный уровень воды держался с 26 по 28 декабря и составил 319 см над ординаром (средний уровень весеннего половодья – 332 см). Ледостав на р. Пре установился 12 января 2018 г. при уровне воды 315 см (фото 69). К 20 января вода начала постепенно уходить из поймы, и образовались обширные подледные пустоты, однако, в берега река вернулась только в марте.

Наиболее детальные данные о переживании бобрами зимнего паводка получены с поселения на старице Смолянка, где была установлена фотоловушка (табл. 12). Камера, установленная в районе зимовальной полухатки, до 21 декабря регулярно фиксировала 3–4 бобров. Большая часть водоема была покрыта рыхлым льдом. К 25 декабря вода поднялась настолько, что затопила полухатку, а к 27 декабря после ночных заморозков образовался лед, способный выдержать вес бобра. После 27 декабря бобры фотоловушкой не фиксировались, а осмотр поселения 20 января, когда на старице установился достаточно крепкий лед, показал отсутствие свежих следов пребывания бобров в районе зимовальной полухатки. Однако вылазы бобров были обнаружены в 150 метрах от водоема, в затопленной низине, примыкающей к коренному берегу. Несмотря на наличие высокого берега, бобры устроили убежище в подледных пустотах и вылезали за веточным кормом через отверстие во льду. У этого отверстия вновь была установлена фотоловушка. Бобров (в кадр попадало только две особи, различающиеся по размеру, вероятно, взрослый бобр и годовик) регистрировали до 18 февраля. Затем бобры перестали появляться на поверхности, это совпало с падением уровня воды, приведшим к проседанию и обрушению льда. С 10 по 16 марта у вылаза постоянно появлялась лисица и даже устроила возле него лежку. При осмотре поселения во льду было обнаружено отверстие, ведущее в обрушившуюся подледную полость, где лежал наполовину съеденный лисицей труп взрослого бобра. Можно предположить, что бобр погиб в результате обрушения льда. Поиск свежих следов остальных членов бобровой семьи результата не дал, обследование поселения и его окрестностей 8 мая на лодке также не выявило признаков обитания бобров.

Также семьи бобров (3–4 особи) исчезли к концу января из озер Харламово и Чертова борозда, где их хатки, расположенные на низких берегах, полностью ушли под воду. К весне исчезло поселение на оз. Скопинка, где осенью в полухатке обитало также 3–4 бобра. В апреле-мае при неоднократном осмотре весеннего убежища, регулярно используемого в течение последних лет, никаких признаков пребывания бобров обнаружено не было. Таким образом, из 16 контролируемых поселений 3 прекратили свое существование после зимнего паводка. Перемещения бобров от постоянного до временного убежища в разных поселениях составили от 65 до 700 м. В 3 из 16 случаев после падения уровня воды убежищем бобрам служили подледные полости, в которых они устраивали логова из веток и стружек. Вероятно, период максимального уровня воды эти звери были вынуждены, как и во время весеннего половодья, переживать в открытых логовах. По каким-то причинам не все бобры смогли воспользоваться весенними хатками, распложенными в пределах их территории. Так, бобры из оз. Малое Попово в течение февраля обитали в подледных пустотах на берегу своего водоема, и только в апреле были обнаружены в весенней хатке на соседнем оз. Минаково.

Строительная деятельность бобров

Жилища

Жилища бобров по характеру и времени использования можно разделить на постоянные и временные. Все убежища бобров, обнаруживаемые нами на водоемах, мы относили к следующим категориям: весенние (временные), постоянные и брошенные (без следов посещения бобрами в текущем году) (Панкова, 2010). Каждая семья использует в течение года несколько нор. При постройке и использовании нор бобры воздействуют на прибрежно-водный экотоп, создавая отвалы грунта и каналы. При сооружении норы бобры перемещают в водоем большое количество грунта из берегов. Для сооружения 100 м норы в песчаном грунте бобры должны переместить в воду не менее 20 м³ грунта весом 35–40 т (Панов, 1990). Произведенные бобрами изменения имеют долговременный характер.

В Окском заповеднике наиболее распространенным видом бобровых убежищ являются норы (76,3% от всех убежищ), реже, на низких, болотистых берегах, – хатки (16%) и полухатки (7,6%).

Только в норах живут бобры на р. Оке, Центральной канаве, в 97% поселений на р. Пра (табл. 13). На старицах р. Пра преобладают норы в высоких берегах (64,6%), но в некоторые годы бобры используют полухатки. Хатки встречаются на водоемах с низкими берегами (13,4%). На старицах Оки бобры также устраивают норы в высоких берегах (76,3%), реже хатки (18%) и полухатки (5,4%). Только в хатках бобры обитают на низких берегах торфокарьера и на болотах.

Таблица 13.

Соотношение жилищ разных типов в различных типах местообитаний, %.

Типы местообитания	Хатки	Полухатки	Норы
Река Пра	3	0	97
Старицы Пры	13,4	22	64,6
Река Ока	0	0	100
Старицы Оки	18,1	5,5	76,4
Торфокарьер	100	0	0
Центральная канава	0	0	100

В одном поселении насчитывается от 1 до 49 выходов из нор. В поселениях на водоемах с низкими берегами отмечается от 1 до 3 хаток.

В период весеннего (реже – осеннего и зимнего) паводка, бобрами используются временные убежища, характер которых зависит от местоположения водоема и особенностей его берегов. Временные убежища можно разделить на 6 типов.

1. Весенние норы — норы, расположенные в высоких, незаливаемых берегах. Выходы из них расположены выше выходов летних нор и обсыхают ко времени окончания половодья. Встречаются на незаливаемых буграх в поймах рек Пры и Оки (в 15,4 и 7,7% всех обнаруженных убежищ, соответственно, табл. 14) (фото 62).

2. Весенние полухатки и хатки (фото 63). Сооружаются на небольших островках или возвышенностях, недостаточно высоких для устройства норы. Часто на пике половодья такие хатки частично погружаются в воду, и бобры спасаются на их «крыше», но к маю уровень воды падает, гнездовая камера обсыхает, и бобры большую часть времени проводят внутри хатки. В лесной пойме р. Пра 80,8% поселений имели весенние хатки (табл. 14). Многие из них использовались в течение как минимум 10 лет. Сооружения могут значительно различаться по качеству. Некоторые из них представляют собой крепкие постройки, сложенные из палок и веток, щели между которыми замазаны глиной и илом. Иногда в качестве строительного материала использовался принесенный рекой мусор, такой как обломки досок, бутылки, кусок пенопласта. В некоторых случаях хатки устраивались на упавших дубовых стволах, дополнительно приподнимающих постройку над водой. Как правило, бобры в начале половодья ремонтируют свои временные жилища. Во время весеннего половодья 2018 г. при помощи фотоловушки, установленной у весенней хатки на возвышенности Верхне-Шейкино, мы наблюдали за беременной самкой, обмазывающей снаружи стенки своего жилища илом, принесенным из водоема. Самка работала по ночам с 27 по 30 апреля. 5 мая по звукам, доносящимся из хатки, было установлено наличие сеголетков. К 7 мая канал, ведущий из хатки в водоем, начал пересыхать. Ночью 10 мая самка по пересохшему каналу перенесла трех бобряток в водоем. Вероятно, они заняли расположенную недалеко нору, выход из которой был закрыт водой. Однако 2 раза бобряток находили в хатках, не имевших следов ремонта, с такими обширными дырами в стенах и крыше, что через них можно было пересчитать бобров, находящихся в гнездовой камере (фото 66). 3 мая 2009 г. в весенней хатке на оз. Рожок (в пойме Пры) была обнаружена семья, состоявшая из самки, 2–3-х сеголетков, взрослого и молодого бобров. Звери хорошо просматривались через отверстие в крыше хатки. 9 мая 2018 г. в такой же хатке на старице Бровской (пойма Пры) находилась семья из самки, 2 сеголетков и взрослого бобра.

3. Плотики. Плотики можно условно назвать открытые убежища, основу которых составляют кучи веток и плавающие бревна, застрявшие в густых ивняках (фото 64). Этот тип убежища преобладает в пойме Оки (69,2%) и луговой пойме Пры в устьевой части (90,9% от всех убежищ). Чаще всего на плотиках бобров встречали в первой половине разлива — до начала спада воды и распускания листьев на деревьях. Выводков на плотиках не удалось обнаружить ни разу, что, видимо, связано с тем, что ко времени появления потомства бобры перемещаются вглубь поймы и найти их становится значительно сложнее.

4. Открытые островки. Иногда бобры располагаются на отдых на небольших покрытых травой островках, представляющих собой торчащие из воды бровки канав (Центральная канава) или береговые валы (прирусловая пойма р. Оки) — 23,1% от всех обнаруженных убежищ.

5 Выворотни (фото 65). В пойме р. Ламши наблюдалось обитание бобров во всплывших ольховых выворотнях, внутри которых выгрызалась гнездовая камера. Такие убежища были хорошо замаскированы и защищали от непогоды.

Таблица 14.

Типы весенних убежищ в различных местообитаниях, % (по наблюдениям в апреле-мае 2018 г. при высоте половодья близкой к среднемуголетнему уровню, – 557 см).

Местообитание	Тип весеннего убежища, %				№
	нора	хатка	плотик	островок	
Пойма Пры (лесная)	15,4	80,8	3,8	0,0	26
Пойма Пры (луговая)	9,1	0,0	90,9	0,0	11
Пойма Оки	7,7	0,0	69,2	23,1	13

Плотины

В Окском заповеднике бобры сооружают плотины на мелиоративных канавах и малых речках (Черная, Ламша), реже – на старицах Оки и Пры (12% от всех стариц). В ноябре 2017 г. на Центральной канаве, проходящей по луговой пойме Оки, на 1 км русла приходилось 1,3 действующих плотины. В июле 2017 г. на 1 км магистральной канавы Городновской мелиоративной системы (канавы I порядка) в среднем приходилось 3 бобровые плотины, на 1 км канавы II порядка – 2 плотины.

Плотины сооружались бобрами на протоках стариц Оки (оз. Алексеево, Шилище, Травное), которые соединяют водоем с рекой (фото 58). Плотины (длиной 3–5 метров) на таких протоках поддерживались бобрами в течение не менее 10 лет и способствовали повышению уровня озера за счет удержания воды, поступившей в водоем в период половодья.

Также не менее 10 лет подряд на одних и тех же местах существовали плотины на старицах р. Пра (оз. Прорва, Холодный ключ, Смолянка). Эти длинные извилистые водоемы одним концом открываются в русло реки, с другого конца в них поступает вода с низинных болот (фото 57). Бобры перегораживают эти водоемы ближе к середине (длина плотины до 25 м), как бы разделяя их на две части. Также постоянно (более 10 лет) существует плотина (длиной 2 м) в устье старицы Б. Попово.

Не ежегодно, в зависимости от уровня воды в водоемах, появлялись небольшие плотины на ряде стариц, имеющих протоки, соединяющие их с рекой, с другими водоемами или канавами (оз. Белое, Скопинка, Ключева заводь, Шайше и др.).

Воздействие бобров на растительность водоемов вблизи своих жилищ

Бобры проводят в жилищах и около них значительное время. Поэтому рассмотрим влияние бобров на водную растительность вблизи жилищ.

Временные (весенние) убежища (хатки, норы) используются бобрами только в период высокой воды. Эксплуатация таких убежищ происходит главным образом до развития макрофитов, поэтому влияние их на растительность невелико. По всей вероятности, растительность частично повреждается лишь в процессе строительства норы. Проголов в зарослях водных растений возле весенних мест отдыха обнаружено не было.

Постоянные жилища, используемые бобрами в течение года, летом, осенью и зимой в 58% случаев (табл. 15) имели у выходов проголы в прибрежно-водной и водной растительности (фото 59). Средняя площадь прогала составляла 8,5 м². Прогол образуется вследствие углубления дна, в результате выедания бобрами водных растений, а также при частом перемещении зверей. В прогале растения присутствуют единично или отсутствуют полностью. Нами наблюдались чаще всего проголы в сомкнутых зарослях нимфейных, а так же «дорожки» среди сабельника. 38% выходов из нор вели в акваторию, вовсе лишенную растительности. Такие норы располагались в высоких берегах слабозаросших водоемов.

Таблица 15.

Характеристика участков водоема, прилегающих к выходам из бобровых убежищ.

Тип убежищ	Всего случаев	Отсутствие растительности, % случаев	Наличие прогала в растительности, % случаев	Измененная растительность (по сравнению с прилегающими участками), % случаев	Ненарушенная растительность, % случаев
Временные	28	46,4	0	0	53,6
Постоянные	188	38,8	58,5	0,5	2,1
Брошенные	78	48,7	10,3	17,9	23,1

К брошенным мы относили норы, не имеющие в этом году признаков посещения бобрами. Характер нарушения растительности возле них зависел в первую очередь от того, насколько давно в последний раз использовалась нора. Около половины обследованных выходов из нор не имели у входов растительности, у входа 10% нор был более или менее выраженный прогал, у 17,9% имелся участок измененной растительности и 23% (самые старые норы) выходили в сомкнутые заросли водной растительности, не имеющие признаков изменения.

Характер зарастания прогала у входа в нору, после того, как нора была оставлена бобрами, зависит в первую очередь от состава окружающей растительности. Так, по нашим наблюдениям, участки, «расчищенные» бобрами от растительности, окруженные кубышковыми сообществами с участием погруженных гидрофитов, зарастают такими видами, как *Ceratophyllum demersum*, виды рода *Potamogeton*, *Urticularia vulgaris*, *Lemna minor*, *Hydrocharis morsus-ranae*. Постепенно в заросли этих гидрофитов внедряются нимфейные, и сообщество восстанавливается в прежнем виде. Были отмечены случаи, когда

прогалы в чистых зарослях кубышки сразу зарастали кубышкой. Дорожки и прогалы в зарослях *Comarum palustris* зарастают также *Ceratophyllum demersum*, видами *Potamogeton*, *Urticularia vulgaris*, *Lemna minor*, *Hydrocharis morsus-ranae* и нимфейными.

Площадь нарушенных бобрами участков на разных водоемах составляла 2–6% от площади, занятой сообществами гигрогело- и гелофитов и 0,1–19% от площади, занятой сообществами, образованными гидрофитами.

Наличие по берегам водоема большого количества нор сказывается на распределении водной растительности. Была выявлена зависимость между наличием водной растительности у берегов водоема и количеством выходов из нор на 1 км берега. Чем больше было нор, тем больший процент от всей протяженности береговой линии составляли участки, лишенные водной растительности ($r=0,48$, $p<0,05$). В водоемах, на которых бобры живут давно и постоянно, водная растительность располагается преимущественно у берегов, не пригодных для постройки нор. В то же время на водоемах с пологими берегами, где количество нор невелико или же бобры постоянно живут в хатке и не создают новых построек, растительность располагается по водоему более равномерно. Таким образом, бобры препятствуют разрастанию водной растительности вдоль высоких берегов.

М.Н. Бородина в ряде работ по Окскому заповеднику (Бородина, 1956, 1960) осветила вопросы питания бобра древесно-кустарниковой и травянистой растительностью. Для всего окского бассейна она приводит список, включающий 116 видов (27 видов деревьев и кустарников, 89 травянистых растений).

По наблюдениям М.В. Бородиной, из травянистых растений часто и в большом количестве бобрами поедались следующие виды: *Carex sp.*, *Comarum palustre*, *Lycopus europaeus*, *Lysimachia vulgaris*, *Nuphar lutea*, *Nymphaea candida*, *Phragmites australis*, *Ranunculus repens*, *Sagittaria sagittifolia*, *Stachys palustris*, *Symphytum officinale*, *Typha sp.*, *Urtica dioica*, а также некоторые виды береговых мезофитов.

Изредка, но в большом количестве, поедались растения, которые можно назвать заменителями основных травянистых кормов: *Alisma plantago-aquatica*, *Calla palustris*, *Equisetum fluviatile*, *Glyceria maxima*, *Mentha arvensis*, *Potamogeton natans*, *Rorippa amphibia*, *Rumex hydrolapathum*, *Scirpus lacustris*, *Scutellaria galericulata*, *Solanum dulcamara*, *Sparganium sp.*, *Stratiotes aloides*, *Thelypteris palustris*.

Касательно поедания бобрами телореза М.В. Бородина (1957) приводит следующие наблюдения: «... в пойме Пры мы столкнулись с фактами массового поедания телореза в обмелевшей части оз. Попово. Осенью на бобровых тропах мы обнаружили 5 скоплений остатков листьев, каждое из которых могло относиться не менее чем к 30–40 растениям, у листьев были объедены нижние, наиболее мясистые части. То же самое наблюдалась в озерах Толпега и Алешина Лука. Не исключено, что телорез в большом количестве участвует в питании бобра в подледный период. По данным Смиренского (1952), телорез представляет собой ценное кормовое растение, богатое белками и минеральными веществами. По количеству протеина, составляющему зимой и весной около 22,3% его сухого вещества, телорез приближается к молодым листьям ивы».

Единично встречались поеди следующих растений: *Bidens sp.*, *Calamagrostis canescens*, *Caltha palustris*, *Cicuta virosa*, *Galium palustre*, *Iris pseudacorus*, *Oenanthe aquatic*, *Phalaroides arundinacea*, *Ranunculus lingua*, *Scirpus sylvaticus*, *Sium latifolium*.

По наблюдениям, проведенным летом (1954–1956) в пойме Пры, травянистые корма составили 61,2 % от всех поедей. Основным травянистым кормом являлся сабельник (43% от всех поедей), рацион дополняли *Stachys palustris* (12,5%), *Alisma plantago-aquatica* (9,2%), *Lysimachia vulgaris* (6,0%) (Бородина, 1956).

Для того, чтобы оценить значение водной растительности в подледной жизни бобров, зимой 2007/2008 г. мы регулярно посещали несколько водоемов и фиксировали случаи выходов бобров на поверхность льда.

На оз. Алексеевом, 20% площади которого (0,5 га) составляли заросли телореза с участием нимфейных, пара бобров не выходила на поверхность с ноября по март (3,5 месяца), питаясь, видимо, исключительно водными растениями (зимнего запаса древесных кормов обнаружить не удалось). На оз. Санкина Лука семья не менее чем из 4-х животных не появлялась на поверхности 2,5 месяца, питаясь водными растениями (остатки которых были обнаружены нами в полыньях) и используя заготовленные ветки. В оз. Сабельниковом и Андроновой Луке бобры (не менее трех зверей в каждом озере) не выходили на поверхность почти 3 месяца, поедая корневища кубышки, запасы веток и, возможно, сабельник. Однако, у животных других поселений (оз. Глушица, Рогастое, Кривое, Нефедова старица), зимовавших в подобных условиях, перерыв в надледной деятельности был не более 1–2 месяцев.

Зимние запасы веточного корма были обнаружены нами на всех обследованных водоемах поймы р. Пра, в которых зимовали семьи, имеющие сеголеток, кроме оз. Харламово и Смолянка. Это хорошо заросшие, богатые водной растительностью водоемы, на которых бобры уже много лет зимуют в хатках, расположенных в заболоченных, заросших тальником участках. На оз. Смолянка бобры регулярно в течение зимы выходили на поверхность через незамерзающие полыньи и, судя по погрызам и поедям, питались преимущественно ивой и ежеголовником. На оз. Харламово семья из 3-х бобров не выходила на поверхность 1,5 месяца.

В двух других водоемах, где нам не удалось обнаружить зимний запас веточного корма, зимовали одиночные бобры. По мнению Н.В. Уварова (2008), в поселениях, не имеющих приплода, бобры редко заготавливают корм на зиму, так что мы можем предположить, что отсутствие запаса в данном случае связано не с особенностью кормовых условий, а с отсутствием в поселении молодняка. Следует отметить, что во многих водоемах запас корма к весне остается практически не тронутым (оз. Подкова, Нефедово и др.). Большие запасы ветвей, лежащие возле зимовочных нор 2–3 года, мы наблюдали на 30% водоемов (возможно, что в других водоемах неиспользованные запасы корма уносятся половодьем). Никакой взаимосвязи между обеспеченностью водоема макрофитами и полнотой использования запаса древесно-кустарниковых кормов нам проследить не удалось. В некоторых случаях бобры осенью просто «под-

новляют» старый запас, втыкая в него 5–10 свежих веток ивы (оз. Шилище, Чулимиха, Митина роща). Также нами не было отмечено зависимости между объемом зимнего запаса и обеспеченности водоема водной растительностью.

Бобры не только поедают макрофиты, но и запасают их. Так, заготовки корневищ кубышки были отмечены нами на оз. Скопинка и Минаково. Корневища кубышки, длиной около 1 м (3–5 штук), были сложены в воде, возле зимовочных нор, вместе с ветвями ивы. Подобное поведение ранее было описано Л.В. Колбиным (1970) для бобров Березинского заповедника.

Несмотря на то, что бобры в условиях обеспеченности макрофитными кормами могут круглогодично обходиться без древесных кормов (Панов, Легейда, 1981), бобры, обитающие в водоемах поймы р. Пра, предпочитают ежегодно заготавливать веточные корма, вне зависимости от того, зимуют они в водоеме, богатом водной растительностью или практически не заросшем.

Наибольшее влияние бобры оказывают на заросли *Nuphar lutea* и *Nymphaea candida*, корневища которых являются для них излюбленным кормом. Степень зарастания водоема нимфейными находится в обратной зависимости от возраста бобрового поселения на водоеме ($r = -0,65$, $p < 0,05$). Анализ динамики растительности 10 водоемов, первое описание которых было произведено до вселения бобров, показал, что бобры значительно сокращают заросли кубышки, особенно в районе зимовочных нор. При постоянном частичном использовании кубышки бобрами этот вид теряет доминирующее положение и входит в состав формирующихся сообществ водных растений в качестве примеси.

Для примера рассмотрим изменения, происходившие в растительности оз. Санкина Лука под воздействием бобра (рис. 12). Поселение бобров на этом водоеме было впервые зарегистрировано в 1945 г. в северо-западной и западной части. С 1945 по 1966 гг. бобры зимовали в норах, расположенных в северо-западном берегу озера, где в 30-е годы отмечались заросли сообщества *Nupharetum luteae* и *Potameto-Nupharetum luteae*. На схеме распределения растительности, составленной в 1966 г. (Самарина, 1974), видно, что в районе обитания бобров исчезли сообщества асс. *Potameto-Nupharetum luteae* и заметно сократились чистые заросли кубышки. Начиная с 1966 г., бобры стали обживать юго-восточную часть водоема, заросшую к тому времени рдестами и кубышкой. В последние годы (2004–2010 гг.) они также держались в юго-восточной части, зимую попеременно в трех разных норах, расположенных недалеко друг от друга. В районе нор (на протяжении 75 м) в эти годы водная растительность вдоль высокого берега практически отсутствовала, а прибрежно-водная была представлена разреженной полосой *Sparganium erectum* L. и *Sagittaria sagittifolia* L., шириной не более 1 м.

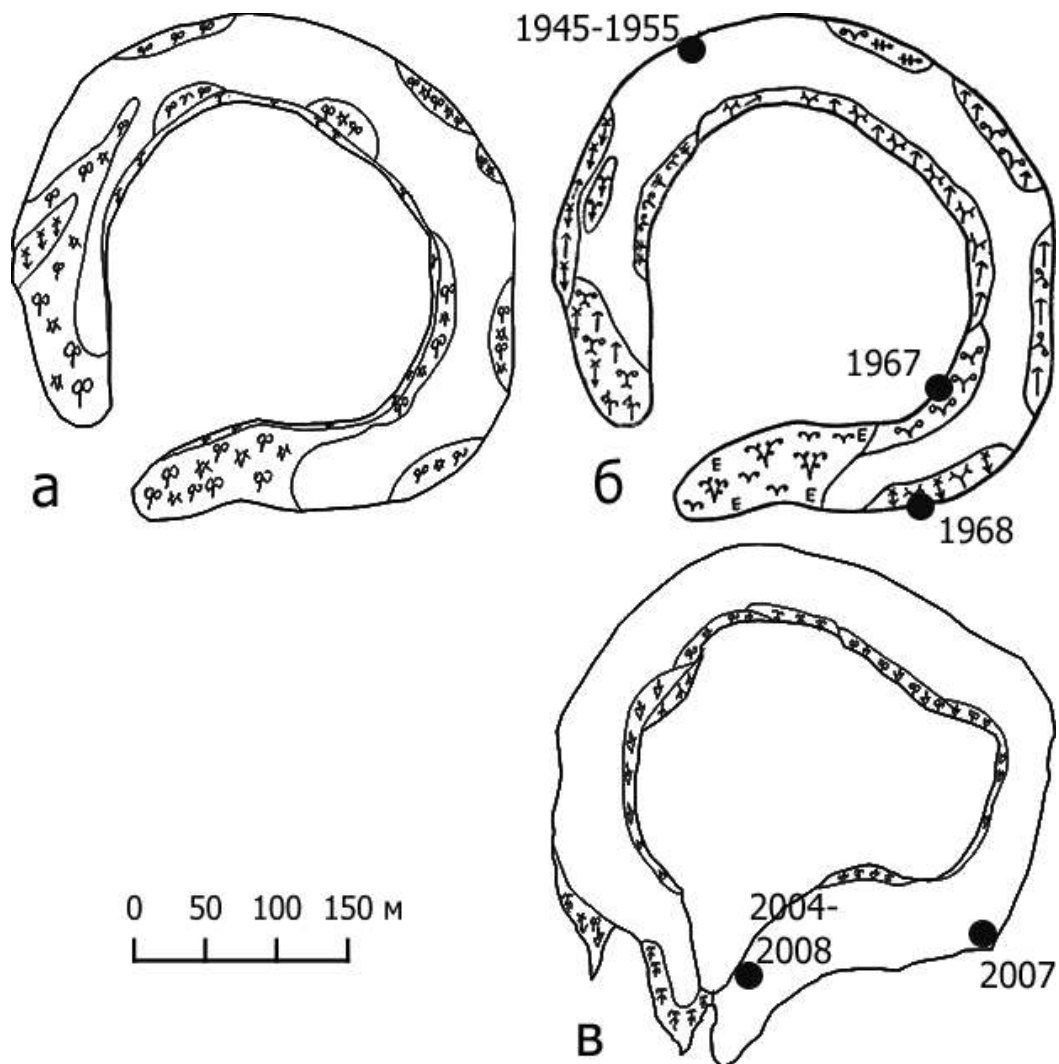


Рис. 12. Распределение водной растительности и зимовочных бобровых нор на оз. Санкина Лука в разные годы: а) до вселения бобров (1936 г., по данным В.Н. Чернова); б) через 25 лет после первого вселения (1968 г., по данным Б.Ф. Самаринной); в) через 64 года (2009 г., наши данные (Панкова, 2014)). Показаны: места зимовочных нор (кружки), годы зимовки, водная растительность.

С 2007 по 2008 гг. на участке водоема, являющемся центром бобрового поселения, исчезли 563 м² зарослей *Trapeto-Nupharetum luteae* (табл. 16). В юго-восточном конце озера, где бобры регулярно обитали до 1966 г., водная растительность в настоящее время развита только вдоль низкого берега (заросли *Nuphar lutea* с проективным покрытием не более 30%, *Trapa natans* и *Stratiotes aloides*). Чистые заросли нимфейных составляют в последние годы от 1 до 5% от площади водоема, большей частью кубышка входит в состав сообщества

асс. *Trapeto-Nupharetum luteae* (от 3 до 16% от площади водоема в разные годы). Рдесты к настоящему времени встречаются в водоеме единично. Подобная картина наблюдалась и в прочих заселенных бобром водоемах с высокими берегами, пригодными для устройства нор.

Таблица 16.

Динамика площадей, занятых разными ассоциациями водных растений (в % от площади водоема), на оз. Санкина Лука.

Ассоциации	1937	1968	2004	2005	2006	2007	2008	2009
Степень зарастания водоема, %	50,0	46,0	29,1	29,4	34,6	25,9	26,0	22,5
<i>Caricetum acutae</i>	5,0	3,0	4,5	5,0	5,5	0,5	1,7	2,0
<i>Comareto-Caricetum acutae</i>			0,4	0,3	0,3	9,3	4,1	4,0
<i>Comaretum palustris</i>			2,0	3,0	3,3			
<i>Eleocharietum palustris</i>				0,5	0,9			
<i>Hydroherboso-Nupharetum lutea</i>	30,0							
<i>Hydroherboso-Potametum natantis</i>						1,0		
<i>Hydroherboso-Sagittarietum sagittifoliae</i>	1,0	7,0						
<i>Nuphareto-Sagittarietum sagittifoliae</i>		9,0						
<i>Nuphareto-Trapetum natantis</i>						2,1		
<i>Nupharetum lutea</i>	7,0	6,0	2,0	1,5	1,5	0,6	5,0	4,0
<i>Nymphaeto-Sagittarietum sagittifoliae</i>		7,0						
<i>Potametum perfoliati</i>		8,0						
<i>Persicarietum amphibii</i>			1,5	1,0				
<i>Sagittarieto-Sparganietum erecti</i>		3,0				1,9	1,9	2,0
<i>Sagittarietum sagittifoliae</i>						0,5	0,1	0,1
<i>Sparganietum emersi, Sparganietum erecti</i>	8,0		1,0			0,0	0,2	0,1
<i>Stratiotetum aloides</i>			4,5	4,0	3,3	3,3	0,7	0,7
<i>Stratioto-Nymphaetum candidae</i>			0,2	0,1	0,1	0,7		
<i>Trapeto-Nupharetum luteae</i>			10,5	12,0	16,2	3,6	3,1	1,1
<i>Trapeto-Sparganietum erecti</i>			0,5			0,3	2,0	2,0
<i>Trapeto-Stratiotetum aloides</i>						0,7		
<i>Trapetum natantis</i>			2,0	2,0		1,7	7,1	1,1

В качестве примера воздействия бобров на растительность водоема с низкими берегами, не пригодными для устройства нор, рассмотрим оз. Харламово. В этом водоеме сообщества с преобладанием кубышки в настоящее время занимают площадь, ранее занимаемую чистыми зарослями телореза (28% от площади водоема). Бобры пришли на водоем в 1948 г., и до 1966 г. зимовали в юго-восточной части озера. С 1966 г. они стали зимовать в хатке, построенной в заболоченной низине в 50 м от озера. В последние годы они зимовали там же, используя для передвижения сеть каналов. Озеро перестало использоваться бобрами в зимний период (когда макрофиты употребляются в пищу наиболее интенсивно), что снизило зоогенный пресс на водную растительность. В последние 40 лет влияние бобров на растительность было ограничено летне-осенним периодом, что позволило кубышке разрастись равномерно по всему водоему.

Однако следует отметить, что, помимо деятельности бобров, на сокращение площадей, занятых нимфейными, могут влиять и другие факторы. Так, В.Н. Чернов в 1939 г. в восточной части оз. Сундрица отметил значительное уменьшение зарослей кувшинки по сравнению с наблюдениями 1936 г., связанное с промерзанием до дна водоема и вынесением льдом корневищ в половодье (Чернов, 1940).

По интенсивности использования все заселенные бобрами водоемы можно разделить на 2 группы: 1) водоемы, практически ежегодно, с момента заселения бобрами (1940–1966 гг.) и до настоящего времени, являющиеся для бобров зимовочными; 2) водоемы, в которых бобры зимуют не регулярно (или не зимуют вовсе), и, по крайней мере, в последние 3 года посещаемые бобрами лишь в летнее время (Панкова, Панков, 2010). В водоемах, заселенных бобрами круглогодично, отмечается значительное сокращение зарослей нимфейных, по сравнению с водоемами, используемыми бобрами только в летнее время, так как зимой корневища кубышки выедаются, и заросли не успевают разрастись за лето. В зимовочных водоемах средняя площадь, занятая кубышкой и кувшинкой, вместе составляет $5 \pm 1,1\%$ от площади водоема ($n=23$), в «летних» – $18,6 \pm 1,8$ ($n=19$). Различия достоверны (t -критерий; $P < 0,001$). Это подтверждает выводы С.И. Шаповалова (1987) о том, что обилие кувшинки и кубышки находится в обратной зависимости от возраста поселения. По нашим наблюдениям, в течение 9–10 лет обитания бобра в водоеме обилие водных растений снижается, после чего происходит его некоторая стабилизация.

По мнению Д.В. Дубыны (1982), околородные животные и, в частности, бобры разреживают заросли нимфейных, чем способствуют вселению других видов, особенно из группы погруженных прикрепленных растений. Полное уничтожение кубышки и кувшинки происходит редко и наблюдается лишь при перенаселении небольшого водоема околородными животными. Нами было отмечено всего четыре озера в поймах рек Пра и Ока, где кубышка и кувшинка отсутствовали, несмотря на то, что глубины водоемов не препятствовали их произрастанию. Поскольку все эти водоемы в течение почти 50 лет были круглогодично заселены бобрами и имели при этом площадь не более 0,5 га, можно предположить, что в отсутствии зарослей нимфейных повинны именно бобры.

Бобры могут также влиять на растительность водоема, изменяя условия обитания растений. Поселившись на оз. Алексеево в 2000 г., бобры построили плотину на протоке, соединяющей озеро с рекой, и подняли уровень воды. Растительность оз. Алексеева сильно изменилась. Так, до вселения бобров основными растительными группировками этого озера являлись кубышково-кувшинковая и рдестовая (с *Potamogeton perfoliatus*). Озеро интенсивно зарастало *Scirpus lacustris* и *Sparganium erectum*, в небольшом количестве присутствовал *Stratiotes aloides* (Самарина, 1974). В настоящее время в растительном покрове водоема доминирует *S. aloides*; нимфейные входят в состав телорезовых сообществ в качестве незначительной примеси. Заросли гелофитов разредились и сократились вследствие повышения уровня воды и прямого уничтожения бобрами, а *P. perfoliatus* полностью исчез из водоема. Также повышение уровня воды привело к затоплению и гибели прибрежного ивняка.

Литература

- Борисов Б.П. Методические указания по учету речного бобра на больших территориях. Главохота РСФСР. Москва, 1986. 19 с.
- Бородина М.Н. К вопросу реакклиматизации речного бобра в Мещерской низменности. Рукопись. 1945. Деп. в библиотеке Окского заповедника. 275 с.
- Бородина М.Н. Результаты и перспективы расселения речного бобра в бассейне реки Оки // Сборник материалов по результатам изучения млекопитающих в госзаповедниках. Москва, 1956. С. 95–136.
- Бородина М.Н. Реакклиматизация речного бобра в бассейне р. Оки и биологические основы его хозяйственного использования. Диссертация на соискание степени кандидата биологических наук. Рукопись. 1957. Деп. в библиотеке Окского заповедника.
- Бородина М.Н. Млекопитающие Окского заповедника: эколого-фаунистический очерк // Труды Окского гос. заповедника. Вып. 3. Вологда, 1960. С. 3–40.
- Дьяков Ю.В. Бобры европейской части Советского Союза. Москва, 1975. 497 с.
- Дубына Д.В. Кувшинковые Украины. Киев, 1982. 232 с.
- Зыкова Л.Ю. Окский заповедник. Москва, 1974. С. 1–80.
- Квятковская В.Н. Физико-географический очерк Окского государственного заповедника в Мещере. Рукопись. 1945. Деп. в библиотеке Окского заповедника. 76 с.
- Киреев А.А., Емельянов А.В. Экологические факторы, определяющие качество местообитаний обыкновенного бобра (*Castor fiber* Linnaeus, 1758) // Вестник ТГУ, т. 17, вып. 4. 2012. С. 1212–1214.
- Колбин Л.В. Питание бобра в Березинском заповеднике // Березинский заповедник. Исследования. Вып. 1. Минск, 1970. С. 180–192.
- Кудряшов В.С. Опыт весеннего учета бобров // Тр. IX международного конгресса биологов-охотоведов. Москва, 1970. С. 393–389.
- Кудряшов В.С. О факторах, регулирующих движение численности речного бобра в Окском заповеднике // Млекопитающие. Численность, ее динамика и факторы, их определяющие. Труды Окского заповедника. Вып. 11. Рязань, 1975. С. 5–124.
- Лавров Л.С. Количественный учет речных бобров методом выявления мощности поселения // Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных. Москва, 1952. С. 148–155.
- Летопись природы Окского государственного природного биосферного заповедника: Сводные тома I–LXIX. 1940–2017 гг. Деп. в научной библиотеке Окского заповедника. 69 томов.

- Маккавеев Н.И. Русло реки и эрозия в ее бассейне. Москва, 1955. 346 с.
- Матвеев В.И. Динамика растительности водоемов бассейна Средней Волги. Куйбышев, 1990. 292 с.
- Николаев А.Г. Формы существования микропопуляций бобров и рациональное использование вида // Научные основы боброводства. Воронеж, 1984. С. 46–49.
- Окский заповедник: история, люди, природа. Ред. В.П. Иванчев. Рязань, 2005. 449 с.
- Онуфреня А.С., Онуфреня М.В. Некоторые аспекты биологии русской выхухולי *Desmana moschata* в среднем течении р. Ока // Роль заповедников лесной зоны в сохранении и изучении биологического разнообразия европейской части России (Материалы научно-практической конференции, посвященной 70-летию Окского государственного природного биосферного заповедника) / Труды Окского государственного природного биосферного заповедника. Вып. 24. Рязань, 2005. С. 92–134.
- Онуфреня М.В., Горянцева О.В. Динамика климата и биоты южной Мещеры в последние 60 лет (Окский заповедник) // Влияние изменения климата на экосистемы. Москва, 2001. С. 32–38.
- Онуфреня М.В. Гидрологический режим водоемов Окского заповедника // Труды Окского заповедника. Вып. 22. Рязань, 2003. С. 586–620.
- Панкова Н.Л. Динамика растительности некоторых водораздельных озер Окского заповедника // Мониторинг редких видов животных и растений и среды их обитания в Рязанской области. Рязань, 2008. С. 284–307.
- Панкова Н.Л., Панков А.Б. Территориальное распределение речного бобра в Окском заповеднике // Экология, эволюция и систематика животных: Материалы Всероссийской научно-практической конференции с международным участием. Рязань, 2009. С. 253–254.
- Панкова Н.Л. Влияние деятельности речных бобров на растительность водоемов Окского заповедника // Проблемы мониторинга природных процессов на особо охраняемых природных территориях: материалы международной научно-практической конференции, посвященной 75-летию Хоперского государственного природного заповедника. Воронеж, 2010. С. 495–498.
- Панкова Н.Л., Панков А.Б. Характер использования бобрами водоемов поймы р. Пра в Окском заповеднике // Поволжский экологический журнал. № 3. Саратов, 2010. С. 291–301.
- Панкова Н.Л. Структура и динамика растительного покрова водоемов Окского заповедника / Труды Окского государственного природного биосферного заповедника. Вып. 31. Рязань, 2014. 166 с.
- Панков А.Б., Панкова Н.Л. Поселения речного бобра на пересыхающих водоемах пойменных угодий Окского заповедника // Труды Мордовского государственного природного заповедника имени П.Г. Смидовича. Вып. 17. Саранск; Пушта, 2016. С. 168–174.
- Панов Г.И., Легейда И.С. Адаптация бобров к условиям жизни на Киевском водохранилище // Эколого-морфологические особенности животных и среда их обитания. Сборник научных трудов. Киев, 1981. С. 1–176.
- Панов. Г.М. Бобры. Киев, 1990. 173 с.
- Папченков В.Г. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль, 2001. 214 с.
- Папченков В.Г. Картирование растительности водоемов и водотоков // Гидрботаника: методология, методы: Материалы Школы по гидрботанике. Рыбинск, 2003. С. 132–137.
- Самарина Б.Ф. Высшая водная растительность водоемов Окского заповедника и

характер использования их утками // Флора и растительность Окского заповедника. Труды Окского заповедника. Вып. 10. Москва, 1974. С. 123–167.

Смиренский А.А. Водные кормовые и защитные растения в охотничье-промысловых хозяйствах. Вып. 2. Москва, 1952. 134 с.

Соловьев В.А. Количественный учет бобра методом измерений ширины следов резца на древесных погрызах // Ученые записки, зоология. Т.105. Рязань, 1971. С. 110–126.

Уваров Н.В. К экологии бобра *Castor fiber* юго-восточной Мещеры в поздне-осенний период // Мониторинг редких видов животных и растений и среды их обитания в Рязанской области. Рязань, 2008. С. 62–68.

Хлебович В.К. Материалы по экологии речного бобра в условиях Воронежского заповедника // Труды Воронежского гос. заповедника. Вып.1. Москва, 1938. С. 43–144.

Хлебович В.К. Зависимость колебаний численности популяции речных бобров от условий обитания. // Научно-методические записки Гл. Упр. по заповедникам. Вып. 9. Москва, 1947. С. 10–22.

Чернов В.Н. К характеристике растительности пойменных озер Окского государственного заповедника. Рукопись. 1935. Деп. в библиотеке Окского заповедника. 53 с.

Чернов В.Н. Геоботаническое обследование внепойменных озер Окского государственного заповедника. Рукопись. 1938. Деп. в библиотеке Окского заповедника. 21 с.

Чернов В.Н. Геоботанический очерк пяти озер Окского государственного заповедника. Рукопись. 1939. Деп. в библиотеке Окского заповедника. 23 с.

Чернов В.Н. Геоботанический очерк Окского государственного заповедника // Труды Окского заповедника. Вып. 1. Москва, 1940. С. 59–120.

Шаповалов С.И. Канадский бобр как средообразующий фактор экосистем Карельского перешейка. Рукопись. 1987. Деп. в ВИНТИ 16.11.87. 8044-В87. 18 с.

Nolet В.А., Rosell F. Territoriality and time budgets in beavers during sequential settlement // Can J Zool 72. 1994. P. 1227–1237.

BEAVERS OF OKSKY RESERVE

N.L. Pankova, A.B. Pankov

Oksky Nature Biosphere Reserve, n.l.pankova@mail.ru

The reintroduction of the river beaver in the Oksky Reserve was carried out in 1937–1940, 23 beavers were brought from the Voronezh Reserve.

The number of beaver settlements on the territory of the reserve and the buffer zone grew steadily until 1970 (172 settlements), but then a little declined, and until 1998 it remained at the level of 120–140 settlements. In 1998, the number of settlements decreased to 100 and no growth occurred during the next decade. However, since 2008, beavers have begun to settle actively again in the reserve, not only returning to abandoned habitats, but also exploring the new ones.

The number of settlements from 2008 to 2017 increased by 43% and reached 194 settlements. The population density of beavers on the Pra River was 1 settlement per 1 km of the channel (4.2 beaver per 1 km). The emergence of new settlements became possible due to the development of new habitats by beavers in the Oka floodplain.

The active independent development of new habitats by the beavers began in 1943. The first to be inhabited was in the oxbow lake of the Pra River (middle river), the lakes out of flood-plain and marshes then the settlements appeared on the Pra riverbed.

Active development of the floodplain of the Oka River (a large river) began only in the 1960s, and settlements along the riverbed of the Oka River became common only in the last decade.

Beavers, first of all, chose water bodies surrounded by forest ($r = 0.59$, $p < 0.05$), remote from the channels of a large river ($r = 0.53$, $p < 0.05$), with low anthropogenic impact ($r = 0.31$, $p < 0.05$). Presence of forest along the banks and remoteness from the channel of the Oka, obviously facilitate beavers survival during the spring flood. The order of the water bodies occupancy was very weakly correlated with the abundance of feed ($r=0.28$, $p < 0.05$) because all water bodies had good supply of food in the reserve. The analysis of the dependence of the population index of water bodies (the ratio of the number of years when the water body was populated by a beaver to the number of years of observations) from the factors mentioned above showed some correlation with afforestation ($r = 0,45$, $p < 0,05$) and the stability of the hydrological regime ($r=0.42$, $p < 0.05$), the correlation with other factors was insignificant.

By 2017, all types of water bodies in the reserve have been more or less inhabited by beaver. Most of the beaver settlements (56%) are concentrated in the floodplain and channel of the Pra River, 34% of the settlements are in the Oka River flood plain (of which 7.5% are riverbed ones), 10% are in the out-flooded water bodies and small rivers. Twenty percent of the settlements under observation from 2008 to 2017 have been continuously populated by beavers for at least 10 years ($n=157$). On some water bodies, beavers have continuously lived for at least 17 years.

The most widespread kind of beaver shelters were burrows (76.3% of all shelters), less often, on the low, marshy banks – lodges (16%) and bank-lodges (7.6%). Among the spring shelters used by the beavers in the flood, in the forest floodplain of the Pra

River, spring lodges dominated (81%), in the meadow floodplain of the Pra and in the floodplain of Oka – debris rafts (91 and 69%, respectively).

The dams were found mainly in settlements on meliorative ditches and small rivers. Within 1 km of the channel of the Central Meliorative Ditch in the Oka floodplain, there were 1.3 beaver dams; 1 km of the I-st order Gorodnovskoe melioration system contained 3 dams, 1 km of ditches of the II-nd order – 2 dams. Less often, beavers built dams on the ducts that connected the oxbow lake with the river or with another oxbow lake (12% of all oxbows), which prevented the water level from dropping to low water. In some cases, beavers arranged dams dividing the water body into two parts.

Beavers influence the vegetation of water bodies as a result of fodder and construction activities. The area of the beaver-damaged sites in different water bodies was 2–6% of the area occupied by the communities of hygrogelo- and helophytes and 0.1-19% of the area occupied by the communities formed by hydrophytes. The beavers had the greatest influence on the thickets of *Nuphar lutea* и *Nymphaea candida*, the rhizomes of which are their favorite food. The degree of overgrowth of the water body by the nymphs is inversely related to the age of the beaver settlement ($r = -0.65$, $p < 0.05$). Analysis of the dynamics of vegetation in 10 water bodies, the first description of which was made before the introduction of beavers, has shown that beavers significantly reduce the growth of the *Nuphar*, especially in the area of wintering burrows. With a constant partial use of the *Nuphar* by beavers, this species loses its dominant position and forms a part of the emerging aquatic plant communities as an impurity.

In water bodies inhabited by beavers year round, there is a significant reduction in the thickets of nymphaeids, compared to the water bodies used by beavers only in the summer, since in winter the rhizomes are eaten up and the thickets do not have time to grow up over the summer. In wintering water bodies, the average area occupied by *Nuphar* and water lily constitutes together $5.0 \pm 1.1\%$ of the water body area ($n=23$), in the «summer» ones – 18.6 ± 1.8 ($n=19$) Differences are reliable (t-test; $P < 0.001$).

The presence of a large number of burrows along the banks affects the distribution of aquatic vegetation. A correlation between the presence of aquatic vegetation near the shores of the water body and the number of outcrops from burrows per 1 km of shore was revealed. The more burrows there were, the greater percentage of the entire length of the shoreline was the areas devoid of aquatic vegetation ($r=0.48$, $p < 0.05$). In water bodies on which beavers live long and constantly, the water vegetation is located mainly off the coast, not suitable for the burrows construction. At the same time, in water bodies with shallow banks where the number of burrows is small or the beavers live permanently in the hut and do not create new buildings, the vegetation is located more evenly along the water body.

БОБРЫ (*CASTOR FIBER*) МОРДОВСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Н.А. Завьялов¹, О.Н. Артаев, В.Г. Петросян²

¹ Государственный природный заповедник «Рдейский», zavyalov_n@mail.ru

² Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

Характеристика района исследований

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



Рис. 1. Расположение Мордовского заповедника (географические координаты заповедника: 54°41'–54°54' с.ш., 43°14'–43°37' в.д.).

Природные условия заповедника характерны для Окско-Клязьминской низменности, представляющей собой слабоволнистую равнину. Для рельефа заповедника характерны небольшие повышения между поймами речек и логоми, 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 нее характерно наличие большого количества озер-старич. 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 расчлененным рельефом в виде карстовых воронок и всхолмлений.

Климат умеренно-континентальный с холодной зимой и умеренно жарким летом. Средняя годовая температура воздуха +3,2°C. Абсолютная максимальная температура – +37°C, абсолютная минимальная – -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 река Сатис, на западной границе заповедника; река Пушта — приток Сатиса, в нижнем течении проходящая через старичные озера поймы Мокши; реки Вязь-Пушта, Большая Черная и Малая Черная, Саровка, Ворскляй, Арга и Нулуй. Все малые реки, за исключением Пушты и Большой Черной, пересыхают или имеют прерывистое течение летом. Река Мокша лишь на протяжении 3 км течет по западной границе заповедника. Ширина реки здесь составляет около 50 м. Ее правый приток р. Сатис, протекает по западной и северной границе заповедника, являясь ею 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), Черная (10 км), Пушта с ее притоком Вязь-Пуштой (35 км). Большая часть водосборных бассейнов этих рек располагается на территории заповедника.

Общая площадь девяти наиболее крупных озер заповедника составляет 68,7 га. Все озера Мордовского заповедника по происхождению являются старицами реки Мокша. Озера 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, 2011, 2011а).

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, 2012), рептилий — 7 видов (Ручин, 2012а). В водоемах заповедника отмечено 33 вида рыб (Артаев, Ручин, 2012).

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 гг.), Л.В. Шапошников (Летопись природы..., 1939–1944), И.Д. Щербаков (1960), М.Н. Бородина (1956, 1966, 1967, 1967б, 1971, 1971а, 1974, 1974а, 1974б), С.К. Потапов (Летопись природы..., 1973–2010 гг.), К.Е. Бугаев (2013), Н.И. Кузнецов (2013). Использовались и собственные наблюдения авторов (учет 2013 г.).

Учеты бобров. До 1949 г. учет бобров проводился путем подсчета 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 учет бобров в Мордовском заповеднике проводится по методике Л.С. Лаврова (1952). Осенний 2013 г. учет бобров на р. Пуште также проведен по этой методике.

Результаты

История формирования бобровой популяции

Реакклиматизация бобров на территории Мордовского заповедника началась с 1936 г. Выпуску бобров предшествовало детальное обследование водоемов заповедника экспедицией С.С Турова на предмет их пригодности для проживания бобра (Туров, 2011). Сотрудниками экспедиции была обследована р. Пушта и пойменные озера р. Мокши. Лучшим местом для выпуска бобров признано оз. Пичерки, а менее подходящим – оз. Инорское (Туров, 2011). Предполагалось, что водоемы 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 водоемы заповедника было выпущено 34 бобра из Воронежского заповедника четырьмя партиями в период с 1936 по 1940 гг.

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

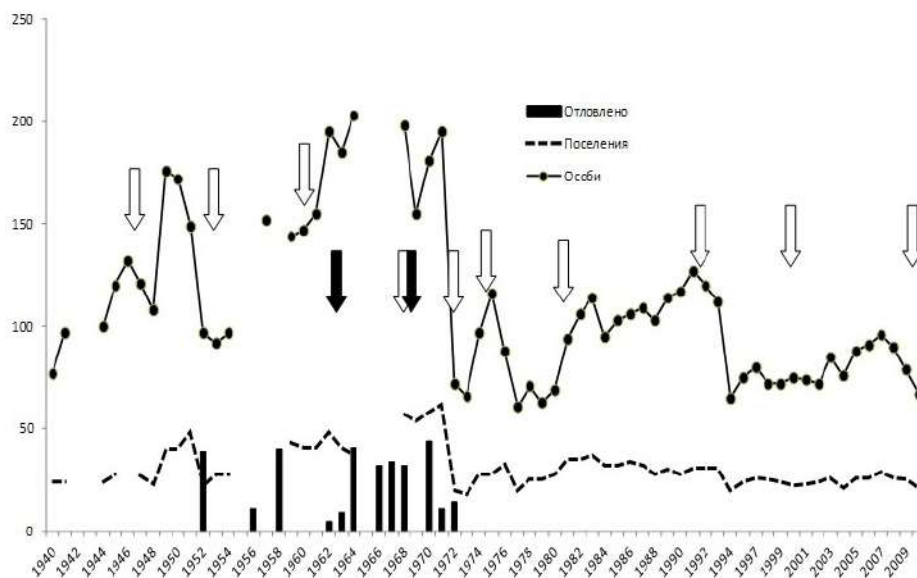


Рис. 2. Динамика численности (в поселениях и особях), количество отловленных бобров и климатические аномалии в Мордовском заповеднике в 1940–2010 гг. Светлые стрелки показывают годы с засухами, черные — особо морозные зимы.

Из визуального качественного анализа рис. 2 следует, что с 1940 по 1949 гг. 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 гг. 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 особей, 18–20 поселений.

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 особи, 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 гг. численность была относительно стабильной на низком уровне – 20–29 поселений, 65–96 особей.

Необходимо отметить, что с середины 1970-х и до настоящего времени количество поселений варьировало достаточно слабо, а все изменения численности происходили за счет 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 гг. (рис. 2). Первый вылов был проведен 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.

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 озерах 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 идет относительно быстро, поселения постепенно «перемещаются» вдоль речного русла, и в конечном итоге бобры осваивают все минимально пригодные для них местообитания (рис. 3).

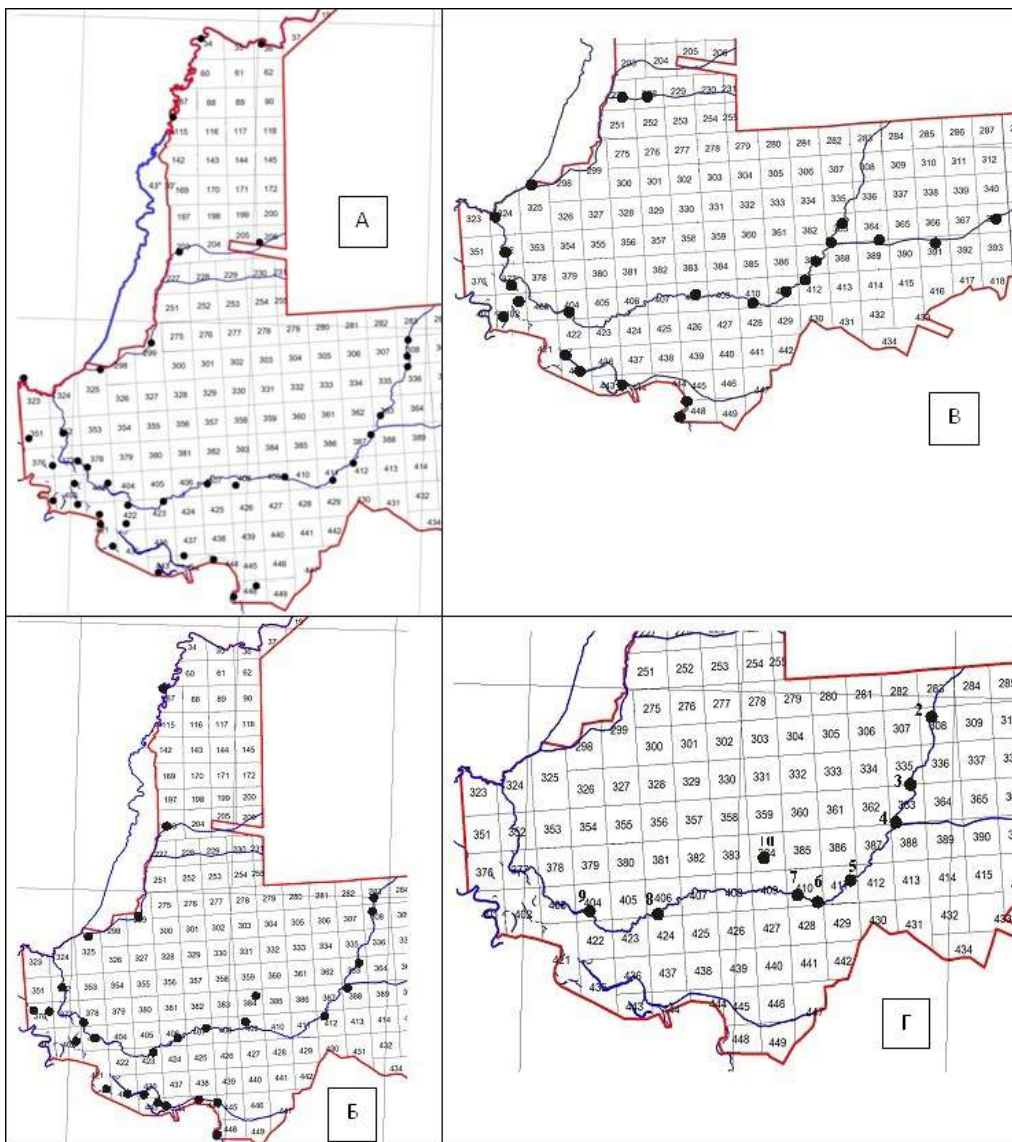


Рис. 3. Размещение бобровых поселений в Мордовском заповеднике. А – в 1957 г. (Щербаков, 1960), Б – в 1980, В – в 2010, Г – в бассейне р. Пушта в 2013 (номера поселений согласно табл. 2).

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 трем наиболее сильным засухам.

Засуха 1952 г. привела к пересыханию водоемов и миграциям бобровых семей (Щербаков, 1960).

Засуха 1972 г. привела к резкому ухудшению гидрологических условий на всех водоемах. Реки Большая и Малая Черная уже к середине лета имели пре-

рывистое 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 четырех лет бобр на р. Сатис не отмечался.

Притоки р. Пушты полностью пересохла к середине лета. В самой р. 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 озерах. Отмечены перемещения бобров из обсохшего русла реки в озера.

Обсохшие хатки и норы бобров стали доступны хищникам, в особенности медведям. Семь поселений пострадали от медведей *Ursus arctos*; 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 ос.

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 теплого сезона (Антонюк и др., 2010). Засуха сопровождалась обширными пожарами на территории заповедника (рис. 4). Отмечено обмеление и высыхание водоемов. 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 своем от пожаров не пострадали (рис. 5, фото 76–78).

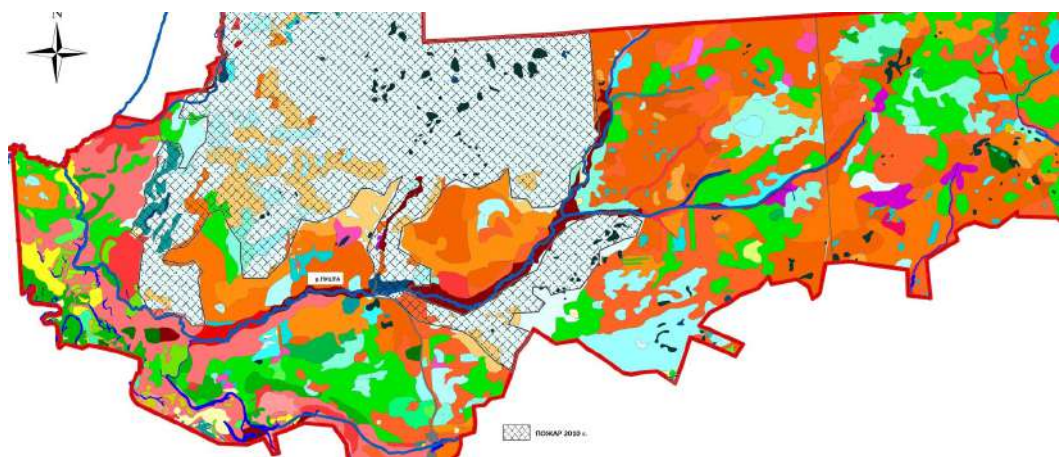


Рис. 4. Контуры пожара 2010 г. на плане лесонасаждений Мордовского заповедника после лесоустройства 2014 г.

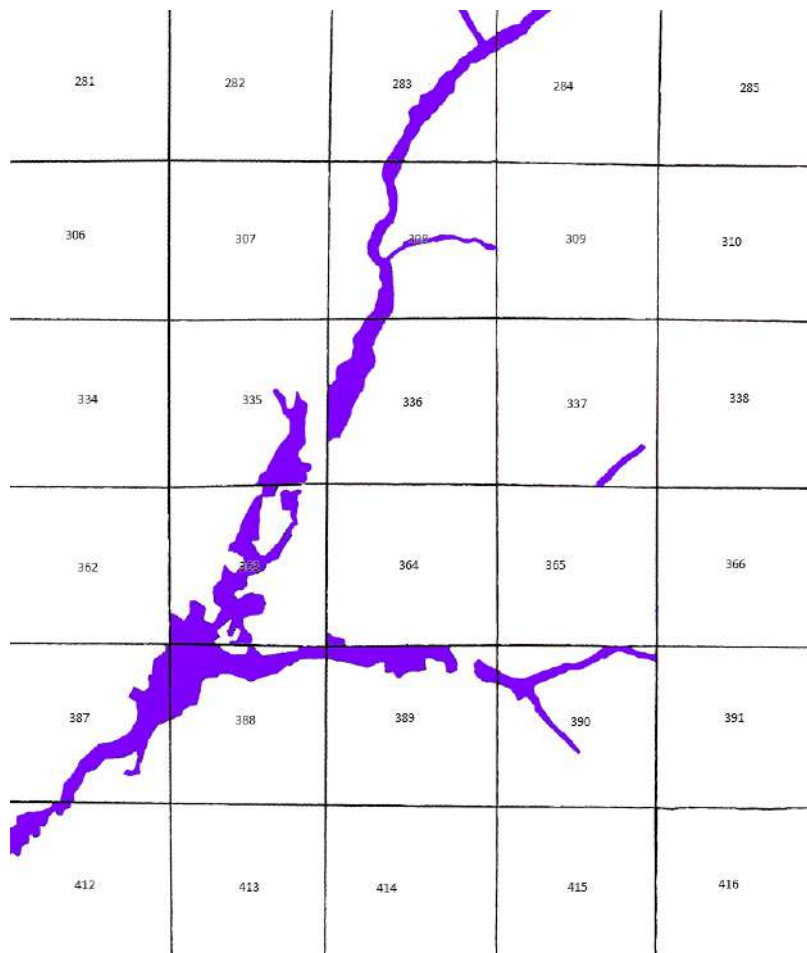


Рис. 5. Размещение черноольшаников в верховьях реки Пушты, по данным лесоустройства 2014 г. Показаны кварталная сеть и выделы с черной ольхой.

Аномально холодные зимы оказывали заметное влияние на бобровое население. Так, зимой 1962/1963 отмечено промерзание пойменных водоемов 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 озерах Мокши и 60–76 см на лесных. Прибрежная полоса воды промерзла на 27 и 3,5–6,5 м, соответственно. Промерзание водоемов 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 озерах заповедника сократилась на 30,5%, на малых реках и ручьях – на 26% (Бородина, 1974).

Весенние наводки, превышающие среднемноголетние по высоте или продолжительности, были важны только для бобров в пойме Мокши. Весной 1963 г. отмечен быстрый подъем 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 подъем воды на 180 см привел 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, 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 водоемов 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 ос., максимальная – 21 ос. в 1972 г. Рысь редка, максимальная численность – 10 зверей в 1953–1954 гг., в настоящее время обитают 2–3 ос. (Потапов и др., 2012).

Браконьерство вне заповедника уже в 1957 г. приняло широкие размеры (Бородина, 1966). Скрыто протекающее систематическое браконьерство на пойменных озерах 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 озерах заповедника. Были полностью обловлены поселения на озерах 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, березы и кормовой свеклой, которую бобры охотно ели. В 1937 г. около бобровых нор была посажена кормовая свекла на площади 150 м², но свекла взошла плохо, и бобры ее игнорировали (Кузнецов, 2013).

В конце 1950-х 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 счет пневой поросли (Терешкин, 1998). Подкормка бобров ветвями проводилась в особо суровую зиму 1963 г. (Бородина, 1974).

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 завезен в заповедник в 1938 г. и достиг максимума численности – 380 ос., в 1968 г. Но с 1978 г. его численность быстро снижается и в последнее десятилетие составляет всего 10–12 ос. благородный олень *Cervus elaphus* обитал в заповеднике около 40 лет, максимальная численность – 140 ос., в 1953 г., после чего начался спад численности и в настоящее время оленей в заповеднике нет. В период организации заповедника лося *Alces*

alces насчитывалось не более 10–15 ос. Максимальный показатель – 352 ос., отмечен в 1952 г. В последующие двадцать лет численность колебалась в пределах 200–250 ос., 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 озер в бассейне р. Пушты. Так, по десятибалльной шкале доля осины в прибрежных лесонасаждениях оценивалась в 3–7 баллов, дуба – 2, березы – 1, липы – 1, ивы серой – 1–3, ивы козьей – 1, рябины – 1, ольхи черной – 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 истощенными кормами наблюдались в начале 1960-х, в это же время на р. Пуште отмечено образование крупных бобровых семей и перенаселенность (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 озерах заповедника и выборочному изъятию березы из прибрежных древостоев на малых реках и развитию ольшаников (Бородина, 1974). Быстрому изъятию осины из прибрежных древостоев на озерах Мокши способствовали и пятнистые олени, концентрирующиеся в пойме и активно объедавшие кору сваленных бобрами осин.

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 $3,03 \pm 1,64$ км ($\pm SD$) ($n=10$).

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 березовых и черноольховых веток. Плотина длиной 62 м высотой 80 см, старая, заросшая молодняком черной 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. Бобров слышно в хатке, перед хаткой притоплен запас корма 3×4 м, ива (рис. 6).
4	среднее	Взрослые и сеголетки. Жилая хатка на основе черноольхового кобла (рис. 7). Запасы корма в 2 местах: 1×2 м и 1×1 м. В запасе ива, черемуха, липа. Ниже хатки – отремонтированная старая плотина длиной 10 м.
5	слабое	Свежий кормовой столик, запас корма – пучок ивовых веток. Старая плотина длиной 15 м, бобрами не отремонтирована. Погрызы немногочисленны.
6	слабое	Хатка высотой 0,7 м, плохо отремонтирована (рис. 8). Погрызы редкие, разбросанные, запаса корма нет.

Продолжение табл. 1

№	Мощность	Общая характеристика
7	среднее	Взрослые, сеголетки и годовики. Жилище – черноольховый кобел высотой до 1 м. Запас корма 2×3 м, береза (рис. 9).
8	среднее	Взрослые и сеголетки. Жилище – черноольховый кобел высотой до 1 м (рис.10). Запас корма 2×4 м (черная ольха, черемуха, 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 нее над водой. Вторая хатка расположена чуть в стороне от берега озера. Она выстроена на основе черноольхового кобла, высота хатки 1,3 м. Вокруг нее 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 всем протяжении. Топкое болото, обследование возможно только после ледостава.



Рис. 6. Хатка и запас корма в поселении №3 (здесь и далее номера поселений согласно рис. 3Г и табл. 1). 25.10.2013.



Рис. 7. Хатка и запас корма в поселении №4. 25.10.13.



Рис. 8. Хатка в поселении №6. 25.10.13.



Рис. 9. Хатка и запас корма в поселении №7. 25.10.13.



Рис. 10. Хатка на р. Пуште ниже Долгого моста, поселение №8. 27.10.13.

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 $39,9 \pm 41,3$ ($\pm SD$) 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 (фото 79–81). 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.

Обсуждение

В бассейне р. Пушты плотность населения бобров и интенсивность их строительной деятельности меньше, чем на других территориях, но больше, нежели в соседнем Керженском заповеднике (табл. 2). Это объясняется малыми запасами древесно-кустарниковых кормов, истощенных многолетней эксплуатацией бобров. В отличие от бобров р. Таденки, приспособившихся использовать удаленные кормовые ресурсы (Горайнова и др., 2014), бобры р. Пушты не могут этого сделать, поскольку р. Пушта имеет относительно широкую долину, унаследованную от ледниковых потоков, с довольно широкой полосой прибрежных черноольшаников (рис. 5). 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, т.к. 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.

Таблица 2.

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

Территория (источник)	Расстояние до ближайшего соседа $\pm SD$, км (n)	Поселений / км водотока	Плотин / км водотока	Средняя длина плотин (n)
р. Тюдьма, Центрально-Лесной заповедник (Завьялов, 2015)	$1,21 \pm 0,42$ (21)	0,70	6,8	$10,7 \pm 1,2$ (151)
Рдейский заповедник (Завьялов, статья в этом сборнике)	$1,48 \pm 0,76$ (55) $1,55 \pm 1,12$ (70)		4,3–6,7	$23,4 \pm 3,4$ (257)
р. Таденка, Приокско-Террасный заповедник (Завьялов, 2015)	$0,96 \pm 0,68$ (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

Территория (источник)	Расстояние до ближайшего соседа \pm SD, км (n).	Поселений / км водотока	Плотин / км водотока	Средняя длина плотин (n)
р. Пушта	3,03 \pm 1,64 (10)	0,46	3	39,9 \pm 41,3 (34)

Примечание: *n* – объем выборки.

Отсутствие больших жилищ и скудность древесно-кустарниковых кормов указывают на возможные частые перемещения бобров вследствие истощения кормов. Наблюдения на р. Пуште подтверждают ранее высказанное предположение о том, что бобры вполне адаптированы к тому, чтобы длительное время существовать в условиях и низкой плотности населения, и скудности кормов (Завьялов, 2015).

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 (Завьялов, 2015). В условиях заповедника «Брянский лес» примерно к 30–40 годам после заселения бобров ведущая роль в организации растительных сообществ полностью переходит к черной ольхе, которая формирует верхний полог и сдерживает развитие популяций древесных растений и лугово-опушечных трав в нижнем ярусе (Евстигнев, Беляков, 1997). 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 березы, 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, неопубликовано). Результаты долговременных наблюдений на р. Пуште также подтверждают эту общую тенденцию. Очевидно, что в пределах современного ареала черной ольхи весь комплекс жизнедеятельности бобров постепенно приводит к изменению экологических условий в сторону более благоприятную для развития черноольшаников. Таким образом, средообразователи – бобр и черная 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 биогеоценотическому циклогенезу. Пример бобра и черной 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).

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 бассейне Хопра до 40% в среднем и нижнем течении (Дьяков, 1959). 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 погиб именно в холодную малоснежную зиму 1976–1977 гг. (Дворникова, 1987). В Мордовском заповеднике массовая гибель бобров отмечена только зимой 1968–1969 гг.

Но могут быть и случайные внешние факторы, оказывающие заметное влияние на динамику численности бобров. Такими факторами могут быть послепожарные сукцессии растительности, ветровальная динамика лесов и годы с обильными (особенно осенними) осадками.

Лесные пожары – важный экологический фактор, влияющий на структуру, динамику и эволюцию лесных экосистем (Швиденко, Щепаченко, 2013). В России за 1998–2010 гг. в среднем в год природными пожарами охвачено $(8,2 \pm 0,8) \times 10^6$ га, из которых 2/3 было на лесных землях. Заметно усилилась частота катастрофических пожаров (Швиденко, Щипаченко, 2013). За 2006–2013 гг. общая площадь погибших лесов составила $19,4 \times 10^6$ га, в среднем за год $2,26 \times 10^6$ га (Барталев и др., 2015). В литературе часто высказывается предположение о том, что обширные лесные пожары в прошлом благоприятствовали расселению бобров. После пожаров начиналось интенсивное возобновление раннесукцессионных видов деревьев, которые являются предпочитаемым для бобров кормом. Обилие кормов способствовало росту бобровых популяций до тех пор, пока корма не истощались и не происходила смена пород

на позднесукцессионные (Lawrence, 1954; Slough, Sadler, 1977; Naiman et al., 1986; Fryxell, 2001; Barnes, Mallik, 2001; Donkor, Frixell, 2000; Cunningham et al., 2006). Однако анализ всей доступной нам литературы по бобрам и пожарам показал, что это предположение слабо подтверждено фактическими данными. «Предполагается, что взаимодействия между бобрами и пожарами выгодны для бобров, но это предположение редко проверялось» (Hood et al., 2007, с. 200). «Мало или совсем нет опубликованных эмпирических доказательств пользы пожаров для бобровых местообитаний» (Hood et al., 2007, с. 201). Более того, в Канаде одноразовое выгорание современных бобровых местообитаний привело к снижению доли заселенных хаток и длительному периоду восстановления численности бобров (Hood et al., 2007). В Воронежском заповеднике с 1936 по 2014 гг. крупные пожары отмечались неоднократно, но за все время выгорело только одно бобровое поселение из 222. Анализ распределения бобровых поселений и пожаров по территории Воронежского заповедника показал, что в большинстве случаев они были разобщены в пространстве (Завьялов и др., 2016). Территория Керженского заповедника горела многократно и особенно сильно в 1972 (80%) и 2010 гг. (45%). Плотность населения бобров увеличилась с 0,1 поселение/км русла в 1993 г. до 0,41 в 2006–2007 гг. В 2010 г. в некоторых бассейнах малых рек, населённых бобрами, выгорело до 80% площади. Но 0,8–2,1 бобровых плотин/км водотока оказалось достаточно для поддержания влажности горючих материалов и препятствия распространению огня (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. Бобры, как средообразователи и экосистемные инженеры, накапливают значительные объемы влаги в прудах и почвах (Gurnell, 1997; Zahner, 2001) и могут создавать естественные противопожарные барьеры. При этом в отличие от пожаров бобры действуют на противоположном конце градиента влажности и богатства почв (Nummi, Kuuluvainen, 2013).

Ветровальная динамика все ярче проявляется по мере старения лесов Мордовского заповедника. Групповые вывалы уже характерны для верхнего течения р. Пушты, но со временем их станет все больше. Пример бобрового населения р. Тюдьмы (Центрально-Лесной заповедник) показывает, что зарастающие листовыми молодняками ветровальные «окна» — это новый источник корма для бобров (Завьялов, 2015).

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). Именно благодаря большому количеству осадков происходило заселение бобрами крупных болотных систем (Rebertus, 1986; Завьялов, 2015). Несмотря на то, что пожар 2010 г. слабо воздействовал на современные бобровые местообитания, интенсивное послепожарное возобновление листовых молодняков в

комбинации с серией многоводных лет в будущем вполне могут создать благоприятные условия для заселения бобрами самых малых водотоков Мордовского заповедника.

Заключение

Современная популяция бобра на территории Мордовского заповедника была образована в результате реинтродукции четырех партий животных в период с 1936 по 1940 гг. Всего в водоемы заповедника были привезены из Воронежского заповедника и выпущены 34 бобра. После достижения максимальных значений количества поселений (62) и числа особей (203), с середины 1970-х гг. и до настоящего времени количество поселений флуктуировало на уровне 20–29, а численность животных 65–96 особей. Дальнейшее развитие бобровой популяции Мордовского заповедника будет зависеть от функциональных (скорости восстановления кормов, масштабов и скорости развития черноольшаников в заброшенных бобровых местообитаниях) и случайных (морозных зим, зимних паводков и засух) факторов.

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>.

Артаев О.Н., Ручин А.Б. Рыбы // В кн.: Позвоночные животные Мордовского заповедника / (Флора и фауна заповедников. Вып. 120). – М.: Изд. Комиссии РАН по сохранению биологического разнообразия, 2012. – С. 6–11.

Барталев С.А., Стыщенко Ф.В., Егоров В.А., Лупян Е.А. Спутниковая оценка гибели лесов России от пожаров // Лесоведение, 2015. №2. С. 83–94.

Бородина М.Н. Анализ данных о заражении Мокшанских и Клязьминских бобров трематодой стихорхис // В кн.: Труды Мордовского гос. заповедника им. П.Г. Смидовича. Вып. 6. Саранск, 1974б. С. 152–168.

Бородина М.Н. Возрастная изменчивость некоторых морфологических признаков бобров мокшанской популяции // В кн.: Труды Мордовского гос. заповедника им. П.Г. Смидовича. Вып. 5. Саранск, 1971. С. 91–130.

Бородина М.Н. Возрастной состав и производительность бобровых семей // В кн.: Труды Мордов. гос. заповедника им. П.Г. Смидовича. Вып. 6. Саранск, 1974а. С. 23–30.

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», 1967. С. 48–50.

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. Вып. 3. Саранск, 1966. С. 5–38.

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. Вып. 6. Саранск, 1974. С. 31–37.

Бородина М.Н. Опыт применения морфометрических показателей для оценки состояния мокшанской бобровой популяции // В кн.: Труды Мордовского гос.

- заповедника им. П.Г. Смидовича. Вып. 3. Саранск, 1967б. С. 39–54.
- Бородина М.Н. Справочные таблицы для определения возраста речных бобров // В кн.: Труды Мордовского гос. заповедника им. П.Г. Смидовича. Вып. 5. Саранск, 1971а. С. 131–136.
- Бородина М.Н., Бородин Л.П., Терешкин И.С., Штарев Ю.Ф. Млекопитающие Мордовского заповедника (Эколого-фаунистический очерк) // В кн.: Труды Мордовского гос. заповедника им. П.Г. Смидовича. Вып. 5. Саранск, 1970. С. 5–60.
- Бугаев К.Е. Речной бобр (*Castor fiber*) в верховьях реки Пушты // В кн.: Труды Мордовского гос. заповедника им. П.Г. Смидовича. Вып. 11. Саранск; Пушта, 2013. С. 248–249.
- 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.
- Гришуткин Г. Ф., Спиридонов С. Н. Птицы // В кн.: Позвоночные животные Мордовского заповедника / (Флора и фауна заповедников. Вып. 120). – М.: Изд. Комиссии РАН по сохранению биологического разнообразия, 2012. – С.19–49.
- Дворникова Н.П. Динамика популяций и биоценотическая роль речного бобра на Южном Урале: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16. Свердловск, 1987. – 23 с.
- Дежкин 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.
- Евстигнев О.И., Беляков К.В. Влияние деятельности бобра на динамику растительности малых рек (на примере заповедника «Брянский лес») // Бюлл. Моск. О-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 отчет, 1953 год) // Вестник Мордовского университета. Серия «Биологические науки». 2011. №4. С. 4–48.
- Елистратова А.С. Разработка научных основ правильного использования и управления развитием лугов Мордовской АССР (научный отчет, 1954 год) // Вестник Мордовского университета. Серия «Биологические науки». 2011а. №4. С. 48–56.
- Жарков И.В. Итоги расселения речных бобров в СССР // В кн.: Труды Воронежского государственного заповедника. – Вып. XVI. Воронеж: Центрально-Черноземное 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. XII. – №3. – P. 27–46.
- 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.
- Завьялов Н.А., Крылов А.В., Бобров А.А., Иванов В.К., Дгебуадзе Ю.Ю. Влияние речного бобра на экосистемы малых рек. – М.: Наука, 2005. – 186 с.
- Завьялов Н.А. Средообразующая деятельность бобра (*Castor fiber*) в европейской части России. Труды государственного природного заповедника «Рдейский». Вып. 3. Великий Новгород, 2015. 320 с.
- Завьялов Н.А. Результаты долговременного мониторинга бобрового (*Castor fiber*) населения Рдейского заповедника и сопредельных территорий // Бобры в заповедниках европейской части России. Труды государственного природного заповедника «Рдейский». Том. 4. Великие Луки, 2018.
- Завьялов Н.А., Петросян В.Г., Горайнова З.И., Мишин А.С. К вопросу о взаимодействии бобров (*Castor fiber*, *C. canandensis*) и лесных пожаров // Повышение эффек-

тивности использования и воспроизводства природных ресурсов: материалы науч.-практ. конф., Великий Новгород, 24-25 ноября 2016 года. – Великий Новгород. 2016. С.200–202.

Залетаев В.С. Жизнь в пустыне (географо-биогеоценотические и экологические проблемы). – М.: Мысль, 1976. – 271 с.

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.

Корчагин Н.И. Отчет по теме: Выпуск речного бобра в водоемы МГЗ и меры его усиленной реакклиматизации. 1937 год // В кн.: Труды Мордовского гос. заповедника им. П.Г. Смидовича. Вып. 8. Саранск; Пушта, 2011. С. 34–55.

Кудряшов В.С. Экология и хозяйственное использование речного бобра на юге Мещеры. Автореферат 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. Вып. 11. Саранск; Пушта, 2013. С. 58–75.

Лавров Л.С. Количественный учет речного бобра методом выявления мощности поселения // В кн.: Методы учета численности и географического распространения наземных позвоночных. – М.: Изд-во Академии наук СССР, 1952. С. 148–155.

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.

Потапов С. К., Бугаев К. Е., Артаев О. Н. Млекопитающие // В кн.: Позвоночные животные Мордовского заповедника / (Флора и фауна заповедников. Вып. 120). – М.: Изд. Комиссии РАН по сохранению биологического разнообразия, 2012. С.50–61.

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 имени 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. Дгебуадзе Ю.Ю., Завьялов Н.А., Петросян В.Г. – М: Т-во научных изданий КМК, 2012. – 150 с.

Ручин А. Б. Земноводные // В кн.: Позвоночные животные Мордовского заповедника / (Флора и фауна заповедников. Вып. 120). – М.: Изд. Комиссии РАН по сохранению биологического разнообразия, 2012. С.11–15.

Ручин А. Б. Пресмыкающиеся // В кн.: Позвоночные животные Мордовского заповедника / (Флора и фауна заповедников. Вып. 120). – М.: Изд. Комиссии РАН по сохранению биологического разнообразия, 2012. С. 16–19.

Ставровский Д.Д. Бобры Березинского биосферного заповедника: (Морфо-экологический анализ популяции). Минск: Урожай, 1986. 112 с.

Терешкин И.С. Мордовский заповедник: вопросы экологии в связи с антропогенными воздействиями // В сб.: Антропогенные воздействия на природные комплексы заповедников. Проблемы заповедного дела. – Вып. 9. М., 1998. С. 56–75.

Туров С.С. Отчет 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. Вып. 8. Саранск; Пушта, 2011. С. 14–31.
- Швиденко А.З., Щепашенко Д.Г. Климатические изменения и лесные пожары в России // Лесоведение, 2013. №5. С. 50–61.
- Щербаков И.Д. Расселение и численность бобров в Мордовской АССР // В кн.: Труды Воронежского государственного заповедника. Вып. XI. Воронеж. 1960. С. 31 – 40.
- Barnes D.M., Mallik A.U. Effect of beaver, *Castor canadensis*, herbivory on streamside vegetation in Northern Ontario watershed // Canadian Field-Naturalist, 2001. Vol. 115. № 1. P. 9-21.
- Cunningham J.M., Calhoun A.J.K., Glanz W.E. Patterns of beaver colonization and wetland change in Acadia National Park // Northeastern Naturalist. 2006. V.13. №4. P. 583–596.
- Donkor N.T., Frixell J.M. Lowland boreal forest characterization in Algonquin Provincial Park relative to beaver (*Castor canadensis*) foraging and edaphic factors // Plant Ecology, 2000. Vol. 148. P. 1–12.
- Fryxell J.M. Habitat suitability and source-sink dynamics of beavers // Journal of Animal Ecology, 2001. Vol.70. P. 310–316.
- Gurnell A.M. Analysis of the effects of beaver dam-building activities on local hydrology // Scottish Natural Heritage Review. 1997. № 85. 73 p.
- 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.
- Hood G.A., Bayley S.E., Olson W. Effects of prescribed fire on habitat of beaver (*Castor canadensis*) in Elk Island National Park, Canada // Forest Ecology and Management. 2007. V.239. P. 200–209
- Lawrence, W. H. Michigan beaver populations as influenced by fire and logging. Ph.D. Diss., Univ. Michigan, Ann Arbor, 1954. 219 p.
- Naiman R.J., Melillo J.M., Hobbie J.E. Ecosystem alteration of boreal forest streams by beaver (*Castor canadensis*) // Ecology. 1986. Vol. 67. № 5. P. 1254–1269.
- Nummi P., Kuuluvainen T. Forest disturbance by an ecosystem engineer: beaver in boreal forest landscapes // Boreal Env. Res. 2013. Vol. 18 (suppl.). P.13-24.
- Rebertus A.J. Bogs as beaver habitat in North-Central Minnesota // The American Midland Naturalist. 1986. Vol. 116, № 2. P. 240–245.
- Slough B. G., Sadlier R.M.F.S. A land capability classification system for beaver (*Castor canadensis* Kuhl) // Can. J. Zool. 1977. Vol. 55. P. 1324–1335.
- Zahner V. Dam building by beaver (*Castor fiber*) and its impact on forest stands in South Germany // Труды Первого Евро-Американского конгресса по бобру. Труды Волжско-Камского заповедника. Вып. 4. Казань, 2001. С. 119-126.

BEAVERS (*CASTOR FIBER*) OF MORDOVIAN RESERVE

N.A. Zavyalov¹, O.N. Artaev, V.G. Petrosyan²

¹ *State Nature Reserve “Rdeysky”, zavyalov_n@mail.ru*

² *A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the RAS*

Mordovsky Reserve is situated near the northern border of Republic of Mordovia and Nezhegorodskaya oblast (the central part of European Russia). The reserve was organized in 1936 and its area is 32.1 thousand hectares, it is located in the interfluvium of the rivers Moksha and Satis. The relief is slightly wavy plain. The climate is moderate continental with a cold winter and moderately hot summer. The hydrological net is formed by a system of tributaries of the river Moksha. More than 90% of the reserve area is occupied by the forests: coniferous, mixed and broad-leaved ones.

In all, since 1936 till 1940 thirty-four beavers (*Castor fiber*) had been released into the reservoirs of Mordovian Reserve. The results of beaver number dynamics analyses in the basin of the Pushta River and floodplain lakes of the Moksha in the southwestern part of Mordovian Reserve for the period of 1940–2013 are presented. It is shown that in 73 years after beaver reintroduction the quantity of their settlements and animal number stabilized in the range of 20 to 29 settlements and 65 to 96 individuals, respectively. The carried out complex analysis of natural conditions, climate, hydrological net, influence of predators, diseases, spatial displacement of settlements, sizes of occupied areas, number of dams in settlements, peculiarities of foraging, forage resources supply is demonstrated. Further development of population in Mordovian Reserve will be mainly dependent on functional (the rate of forage renewal in abandoned habitats, the scale and rate of black alder forest development in the settlements left by beavers) and casual (frosty winters, winter floods and summer droughts) factors, influencing the dynamics of beaver population in the reserve.

ДОЛГОВРЕМЕННАЯ ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ БОБРОВ (*CASTOR FIBER*) ВОРОНЕЖСКОГО ЗАПОВЕДНИКА И ПРИЧИНЫ, ЕЁ ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ

А.С. Мишин

*Воронежский государственный природный
биосферный заповедник имени В.М. Пескова,
mishin.vrn@gmail.com*

Характеристика района исследований

Воронежский государственный природный биосферный заповедник имени В.М. Пескова расположен на стыке Воронежской и Липецкой областей. Он занимает северную часть Усманского бора – островного лесного массива. Площадь заповедника составляет 31 053 га.

В 1922 г. экспедиция Московского университета под руководством профессора С.И. Огнева при активном участии местного лесничего Н.Н. Спицына подтвердила сведения о наличии поселений бобра *Castor fiber* L. на речках Усманского бора – Усмани и Ивнице, принадлежащих бассейну реки Воронеж. Зная критическое состояние этого вида в России, С.И. Огнёв обратился с ходатайством в Наркомзем РСФСР об организации в Воронежской губернии бобрового заповедника. Через год, 3 декабря 1923 г., был создан Государственный Бобровый заповедник на реках Усмань, Ивница, Мешёрка и Кривка с притоками. Первоначально заповедной зоной были объявлены полосы вдоль этих рек шириной в 2 версты (2,13 км). В 1930-е годы площадь заповедника была увеличена почти до современных размеров. В 1985 г. Воронежскому заповеднику присвоен статус биосферного.

Климат. Заповедник расположен на границе атлантико-континентальной и континентальной климатических областей. Климат заповедника умеренно континентальный, с относительно жарким летом и умеренно холодной зимой (Лавров и др., 1989). Среднегодовая температура 5,6°C, средняя температура июля 19,5°C, января -8,7°C. Абсолютный максимум температуры 41,4°C, абсолютный минимум -41,8°C. Безморозный период, который практически совпадает с границами устойчивых переходов минимальных температур воздуха через рубеж в 0°C, продолжается в среднем 199 дней. Средняя многолетняя сумма осадков 638 мм. По многолетним наблюдениям снежный покров устанавливается 4 декабря, сходит – 4 апреля. Среднее значение максимальных глубин снега по месяцам: декабрь – 22 см, январь – 35 см, февраль – 44 см, март – 44 см. Рекордная высота снега была отмечена в феврале 1967 года – 98 см (Базильская, Булкина, 1979; Летопись природы, 2011; Сапельникова, Базильская, 2015).

Рельеф. Воронежский заповедник расположен на западной окраине Окско-Донской равнины. Его территория занимает древние террасы по левобережью реки Воронеж, образование которых связано с оледенением четвертичного периода. Коренные известняковые породы залегают глубоко, поэтому решающее влияние на природные комплексы оказывают рыхлые осадоч-

ные породы — пески, реже суглинки и глины. Геоморфологически территория заповедника представляет собой слабоволнистую равнину с высотами от 90 м над ур. м. до 169 м над ур. м. В долине Воронежа выделяются четыре надпойменные террасы. По рельефу заповедник подразделяется на водораздельные пространства с песчаными буграми и множеством болотных и полуболотных впадин, склоны к рекам со сглаженной поверхностью, сниженные бугристые пески второй надпойменной террасы р. Воронеж и поймы рек Воронежа, Усмани и Ивницы (Лавров и др., 1989).

Гидрологическая сеть заповедника представлена бассейнами рек Усмани и Ивницы — левыми притоками р. Воронеж. Усмань течёт в меридиональном направлении, своё начало она берёт севернее заповедника, в его границах находится её верхнее течение. Протяжённость реки 151 км, в границах заповедника — 23 км. Русло Усмани состоит из нескольких плёсов (фото 83) шириной до 60 м и глубиной до 3–4 м, соединённых узкими протоками (фото 82). Из-за незначительного уклона река представляет собой цепочку слабопроточных озёр (плёсов) с заболоченными берегами и затонами. В засушливые годы протоки местами сильно мелеют. Пойма большей частью заболочена, ширина её от 300 м до 1 км. На территории заповедника в Усмань впадают до 20 притоков, длиной от 0,6 до 4,6 км. Пополняется она в основном за счёт атмосферных осадков, весьма неравномерно по годам. 70–75% годового стока приходится на весну за счёт талых вод, грунтовое питание не превышает 15–20%, дождевое не более 3–10% (Лавров и др., 1989).

Ивница почти полностью протекает по территории заповедника. Её протяжённость 25 км. Истоки Ивницы находятся в северной части заповедника, течёт она с северо-востока на юго-запад. Пойма шириной до 500 м сильно заболочена. В речку впадает 7 притоков от 1,1 до 15 км длиной.

Воронеж протекает по западной границе заповедника на протяжении 5 км. Заповедная левобережная часть его поймы имеет ширину до 1,5 км, включает в себя до десяти небольших старичных озёр площадью от 2 до 10 га и заболоченные понижения среди сухих грив.

Долины рек и ручьёв в приустьевой части имеют вид слабо выраженных заболоченных впадин, переходящих в поймы принимающих их водотоков. Бугристо-грядовый рельеф, обилие котловин выдувания на водораздельной части и второй надпойменной террасе Воронежа способствуют образованию травяноосоковых болот.

Флора. На территории Воронежского заповедника отмечено 1042 вида сосудистых растений (Стародубцева, 2016), 134 вида мхов (Попова, 1999) и 159 видов лишайников (Мучник, 2012). Разнообразие флоры проявляется благодаря переходному характеру лесостепи от лесной зоны к степной. По геоботаническому районированию территория заповедника относится к Усманскому району зеленомошных сосновых и осоковых дубовых лесов Боброво-Усманского округа Среднерусской дубово-сосновой провинции (Лавров и др., 1989).

Леса Усманского бора сформировались на левобережных песчаных террасах реки Воронеж и входят в Левобережный придолинно-террасный район подзоны типичной лесостепи лесостепной провинции Окско-Донской низ-

менности. Леса занимают 93% площади заповедника, основными лесообразующими породами являются сосна *Pinus silvestris* (35%), дуб *Quercus robur* (33%) и осина *Populus tremula* (18%). Леса естественного происхождения занимают 24196 га, искусственного – 4696 га (Гончарова, Стародубцева, 2016). Нелесная площадь (болота, луга, дороги и др.) занимает 1859 га.

Фауна. В Воронежском заповеднике и его охранной зоне по данным 2008 г. насчитывается 333 вида позвоночных животных, в том числе 1 вид миног, 39 видов рыб, 9 видов земноводных, 7 видов пресмыкающихся, 217 видов птиц и 60 видов млекопитающих (Аннотированный список, 2008). За 2012–2016 гг. отмечено шесть новых для фауны заповедника видов птиц (Венгеров, 2016) и один вид млекопитающих – средиземноморский нетопырь *Pipistrellus kuhli* (Летопись природы, 2016).

Характеристика бобрового населения

Методы учета бобров и оценки их средообразующей деятельности

Учёт численности бобра в Воронежском заповеднике впервые организован в 1928 г. с целью инвентаризации поселений. В то время только начиналась разработка методик количественного учёта бобра, под «поселением» понимали всякую жилую нору (Лавров, 1952). В.К. Хлебович в 1930-е годы дал характеристику поселения как территории, занятой одной семьёй бобров или одиночным зверем и значительно усовершенствовал методику учёта бобра, основанную на двух принципах: определение жилого поселения и установление среднего размера семьи (Хлебович, 1938). Этим методом в заповеднике пользовались до 1939 г. Затем до 1947 г. использовался метод определения мощности поселения, разработанный Л.С. Лавровым и опубликованный им позже (1952).

В 1940-х гг. в Воронежском заповеднике В.С. Поярковым был разработан эколого-статистический метод. Учёт численности бобров этим методом проводится в несколько этапов: выявление поселений и регистрация следов жизнедеятельности бобров, подсчёт погрызов в каждом поселении осенью в период активного потребления древесных кормов и затем определение численности семьи на основе количества погрызов разного диаметра с помощью специальных таблиц (Поярков, 1953). Этим методом ежегодно проводился учёт бобров с 1946 г. В сложных условиях применялась методика Л.С. Лаврова. Материалы по численности бобра собраны научными сотрудниками – Л.С. Лавровым, В.В. Дёжкиным, И.В. Жарковым, Ю.Н. Куражковским, А.Г. Николаевым при поддержке лесников и егерей заповедника. Ежегодные учёты бобров не проводятся с 2006 г. В 2008 г. Воробьёвым И.И. собран материал по их численности на реке Усманке статистическим методом с умножением количества поселений на коэффициент 4,0–4,5. Учёты количества поселений и их распределение по всей территории заповедника проведены в 2012 и 2014 гг. Мишиным А.С., Сапельниковым С.Ф., Цветковым А., Венгеровым П.Д., численность бобров в каждом поселении не устанавливалась. За расстояния между поселениями принято расстояние между соседними обитаемыми жилищами.

История заселения бобрами

Сведения об обитании бобров на территории современного Воронежского заповедника и прилегающих районов относят к началу XX века. Их обзор подробно сделан И.И. Барабаш-Никифоровым (1954). В 1886 г. четыре бобра было завезено из Белоруссии в зверинец в имении Ольденбургских (западная часть заповедника) и в том же году сбежавших в р. Воронеж. Часть исследователей предполагают, что только эти животные стали родоначальниками бобров Воронежского заповедника, однако большинство считают, что аборигенные бобры сохранились на местных глухих речках и болотах и сыграли основную роль в восстановлении вида. Воронежская популяция имеет ряд особенностей, отличающих её от других географических рас (Лавров, 1981).

Местообитания

Основное местообитание бобров в Воронежском заповеднике — малые реки и пойменные болота. Значительно меньшее количество поселений располагается на ручьях и озёрах. На реке среднего размера — Воронеже, поселения располагаются лишь в затонах и старицах. На внепойменных болотах в настоящее время бобровых поселений нет.

Общая протяжённость малых рек заповедника — Усмани и Ивницы, 50 км. По реке Усмани поселения бобров располагаются на протоках между плёсами (фото 82) и на оконечностях плёсов около проток (фото 83). В средней части плёсов следов жизнедеятельности бобров почти нет. Бобры предпочитают селиться в местах с относительно сухими берегами и с наличием зарослей ивняка. На участках проток, петляющих по сырым черноольшаникам, поселения не встречаются. Река Ивница протекает по сырым ольшаникам, почти не имея сухих берегов (фото 84). Плёсы на ней отсутствуют. Ивница течёт через 3 небольших тростниковых болота (до 6 га) и одно крупное (22 га). Тростниковые заросли на болотах перемежаются куртинами ивняка и единичными деревьями ольхи чёрной *Alnus glutinosa*, русло реки разбивается на протоки. Местообитания на ручьях схожи с таковыми по руслу Ивницы.

В нижнем течении Ивница протекает через большое Ступинское торфяное болото (по названию близлежащего села Ступино) площадью около 80 га, соединяющееся с болотами в пойме реки Воронеж. В 1943 г. его территория, а также заболоченные участки реки выше по течению (всего 255 га) были выведены из заповедника для добычи торфа. Разработка торфа прекращена в 1975 г. и территория возвращена заповеднику. Через болото проложена канава, по которой идёт основной сток реки. К ней прилегают обширные заросли тростников *Phragmites australis*, перемежающихся куртинами ивняка, редкого ольшаника и небольшими участками открытой воды (фото 85).

В пойме реки Воронеж (Октябрьская пойма) расположено много озёр, стариц и заболоченных понижений, разделённых сухими гривами. Озёра не крупные, площадью от 2 до 10 га, с сырыми берегами, заросшими тростниками и ивняками. Небольшие болота (до 1 га) имеют участок открытой воды в центре, по периметру окружены ивняками. На сухих гривах произрастают дубняки. Не менее половины поймы занимают ольшаники. Во время сильных половодий вся пойма заливаётся водой. Её общая площадь составляет около 500 га. Берег

реки Воронеж сухой и высокий, в устьях проток, вытекающих из стариц и затонов, заболочен.

Динамика численности

Наблюдения за численностью бобров ведутся в Воронежском заповеднике с 1932 г., до 1950-х гг. велась отработка и совершенствование методик. Наиболее полный и точный ряд наблюдений вёлся А. Г. Николаевым с 1974 по 2005 гг., им же проведён анализ динамики численности бобра (Николаев, 1997, 1998).

В заповеднике наблюдается как изменение заселённости отдельных участков, так и колебание общей численности бобров. В этом процессе прослеживаются три этапа: увеличение количества бобров, спад численности и её стабилизация (рис. 1).

Рост численности бобра сменился спадом уже в 1940-х гг. Негативное влияние на популяцию бобра оказало начало торфоразработок в низовьях р. Ивницы в 1943 г. Ухудшился водный режим реки, прилегающие водоёмы пересохли, Ивница и её притоки превратились в пересыхающие ручьи. Численность бобров в её бассейне за 1946–1950 гг. уменьшилась на 50% (документы из архива заповедника). До 1966 г. проводились регулярные отловы бобров для расселения, ежегодно изымалось значительное число животных, в среднем 17,5% численности вида (максимально 195 бобров в 1946 г.). В последующее время отлов проводили реже, и его размеры не превышали 9,5% от осенней численности бобров. В начале 1990-х годов участился браконьерский отлов бобров в поселениях на периферии заповедника.

Динамика численности бобров достигла фазы стабилизации уже к 1950-гг. Для этой фазы свойственны колебания численности около среднего уровня, причём прослеживается тенденция периодичности таких колебаний с периодом в 10 лет. Связи этих колебаний с влиянием климатических факторов и изменений гидрологической обстановки не выявлено, адаптивные способности вида полностью их нейтрализуют. Климатические явления и изъятие человеком могут лишь усиливать или ослаблять имеющиеся тенденции изменения численности (Николаев, 1997).

В Воронежском заповеднике все пригодные для бобров водоёмы представляют собой систему семейных участков, большинство из которых постоянно заселено бобрами на протяжении многих десятков лет. За время наблюдений минимально фиксировалось 69 поселений, максимально — 96. Возможности роста численности бобров за счёт образования новых пар незначительны. Основной прирост даёт увеличение количества бобров в уже имеющихся семьях. В популяции происходит увеличение доли взрослых особей, что в период пика усиливает антагонистические отношения между бобрами разных семей и, возможно, между особями разных поколений внутри семейных групп. Наблюдается увеличение гибели животных старших возрастов. Основным механизмом сокращения численности бобров явилось усиление частоты замены производителей в семьях. Следствием этого явилось формирование простых семей из пары животных и снижение воспроизводства из-за некоторой задержки вступления новых пар в размножение (Николаев, 1997).

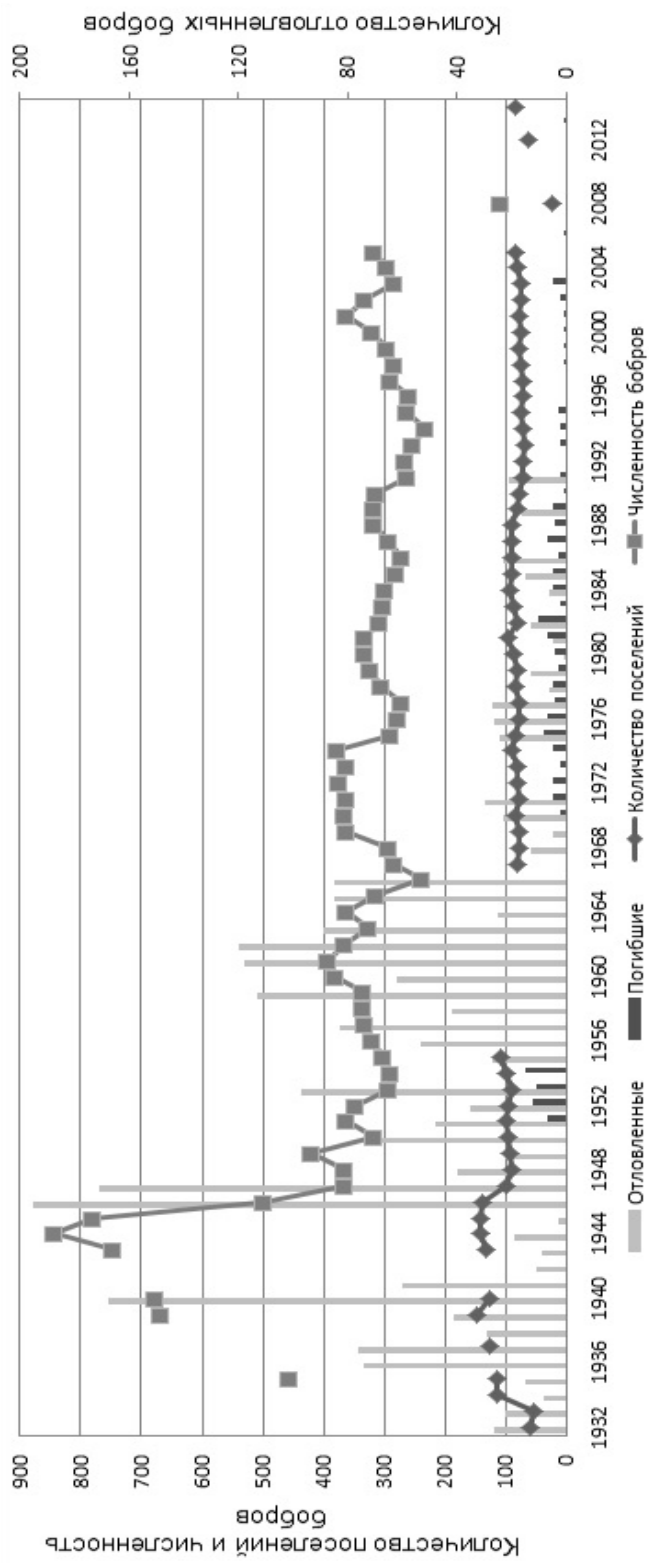


Рис. 1. Многолетняя динамика численности бобров Воронежского заповедника.

С начала проведения наблюдений за бобрами, помимо учётов численности, производилось картирование поселений и жилищ бобров. На схему (рис. 2) нанесены все известные к 1939 г. времени жилища бобров. На оригинальной схеме из архива заповедника не указано состояние этих жилищ, на ней, видимо, отмечены в том числе и брошенные в 1939 г. жилища. Всего тогда было отмечено 146 поселений, но, вероятно, их число завышено, под поселением могло подразумеваться каждое обитаемое жилище. Уже в первые годы после создания заповедника и организации охраны бобров, животные заселили большинство пригодных местообитаний.

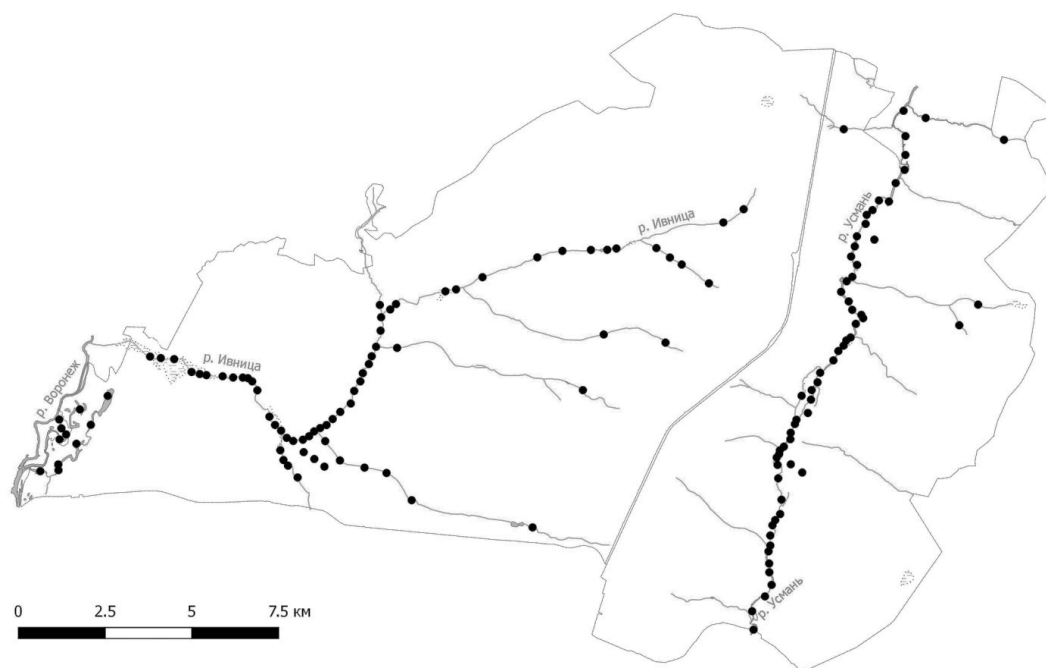


Рис. 2. Схема размещения жилищ бобров в 1939 г.

В период проведения наиболее подробных учётов бобра, наибольшее количество жилых поселений (96) было отмечено в 1981 г. (рис. 3). В то время были заселены почти все достаточно крупные ручьи, увеличилось количество поселений в низовьях р. Ивницы (Ступинское торфоболото) и в пойме р. Воронез.

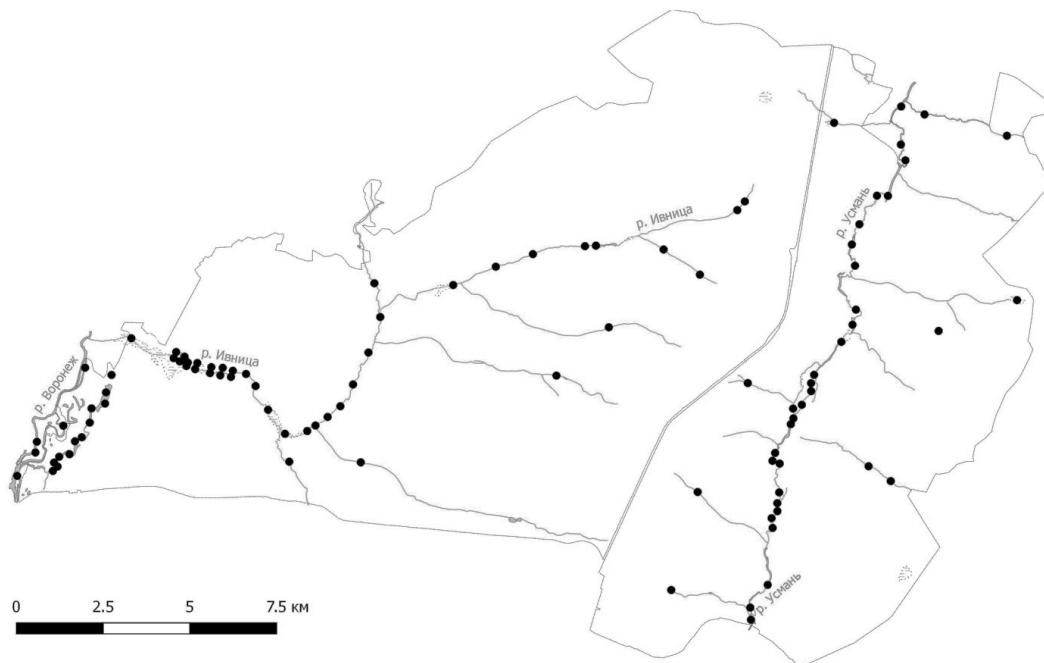


Рис. 3. Схема размещения жилых бобровых поселений в 1981 г.

В последние годы количество жилых бобровых поселений на реках заповедника снизилось (85, по данным 2014 г.), поселения на притоках практически исчезли (рис. 4). Из 16 поселений на ручьях, отмеченных в 1981 г., сохранилось лишь 4. Но при этом надо отметить, что несколько поселений в верховьях Ивницы и на её притоках оказались вновь заселены впервые за 20–30 лет.

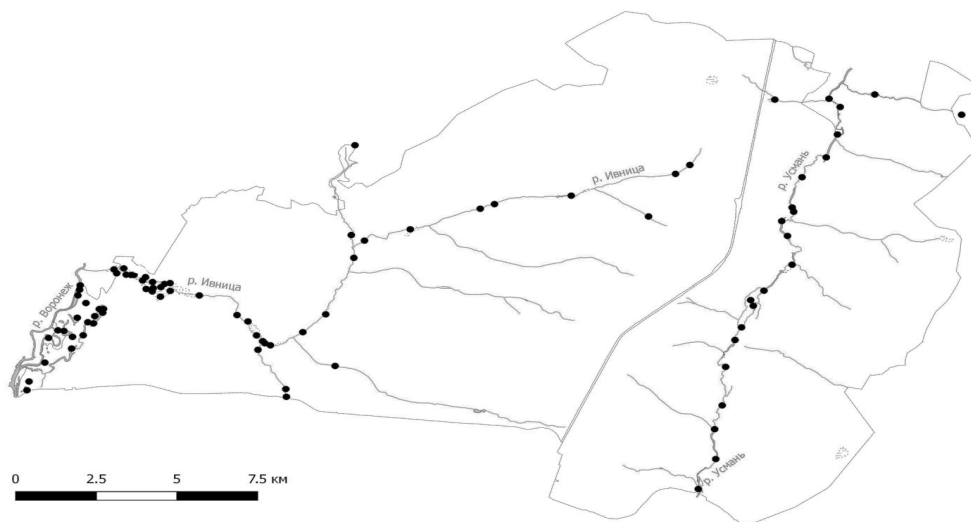


Рис. 4. Схема размещения жилых бобровых поселений в 2014 г.

Снижение заселённости бобровых угодий можно связать с естественным восстановлением малопродуктивных для бобра пойменных черноольшаников (Николаев, 1998). Этот процесс затронул поймы р. Ивницы и ручьёв (рис. 5, 6). До создания заповедника на р. Ивнице располагалось 9 крупных водяных мельниц. Много мельниц действовало и на ручьях (Казаков, 1975). Зарегулированный сток препятствовал обсыханию и зарастанию русел в засушливые годы. Позже часть этих плотин поддерживалась для нужд бобрового хозяйства. Также возводились новые плотины – небольшие земляные на ручьях и капитальная бетонная плотина в верховьях Ивницы. Во время сильных летних засух для спасения бобров практиковался их отлов и передержка до осени. А при отлове для расселения обязательно оставлялись на месте пары производителей или выпускались заранее подготовленные пары бобров. В результате поселения оставались обитаемыми, а бобры поддерживали в рабочем состоянии свои плотины. После прекращения этих мероприятий в 1970-80 гг. существование бобров здесь оказалось неустойчивым и заселённость этих биотопов снизилась. Система плотин разрушилась, обсохшее ложе прудов заросло чёрной ольхой и тростником (Николаев, 1998). Разрастанию ольшаников в среднем течении р. Ивницы, вероятно, способствовала разработка торфа в её низовьях. Прокладка канавы для стока воды, нарушения при постройке плотины для поддержания уровня воды в реке привели к ухудшению водного режима и пересыханию водоёмов её поймы. Широкая заболоченная пойма р. Усмань мало использовалась человеком, за исключением пойменных сенокосных лугов. Ольшаники здесь занимают в настоящее время примерно те же площади, что и 80 лет назад (рис. 6). Доля лесных насаждений с преобладанием чёрной ольхи от всей лесной площади заповедника выросла с 4,4% в 1937 г. до 6,6 % в 2013 г. (Гончарова, Стародубцева, 2016).

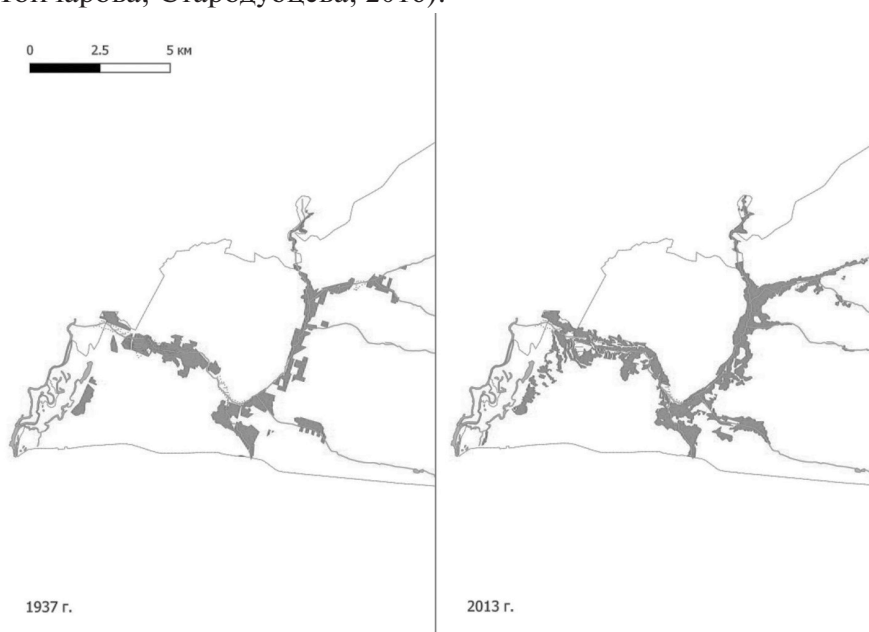


Рис. 5. Схема расположения черноольшаников в бассейне р. Ивница.

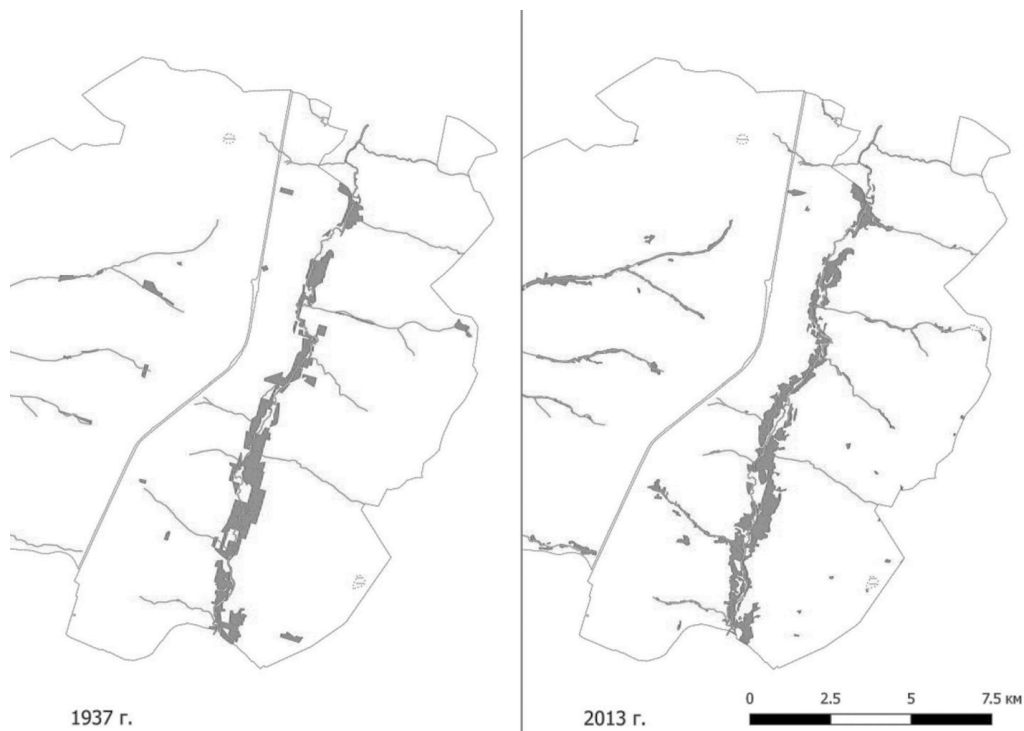


Рис. 6. Схема расположения черноольшаников в бассейне р. Усмань и верховьях р. Ивницы.

Черноольшаники в Воронежском заповеднике нередко появляются на месте приручьевых осинников и ивняков (Жарков, 1968). Даже однократное использование прибрежных древостоев основной кормовой породы (осины) может наполовину сократить её общие запасы в этой зоне. Однако замена осинников на второстепенные кормовые породы не является препятствием для постоянного обитания полноценных бобровых семей, а лишь снижает их общее количество, способное одновременно существовать в этих биотопах. Использование бобрами ивняков лишь незначительно сократило их запасы в доступной зоне. Бобры, занимающие участки с зарослями различных видов ив, не испытывают недостатка в древесно-кустарниковых кормах в силу высокой устойчивости ивняков к стравливанию (Николаев, 1998). Исчезли лишь небольшие участки ивняков под пологом развивающихся ольшаников (Жарков, 1956). Первые признаки дефицита древесных кормов обнаружили в заповеднике ещё в конце 1930-х гг. в период роста численности бобров. Тогда же в заповеднике начали проводить биотехнические мероприятия по повышению ёмкости угодий — высаживать ивы и тополя по берегам водоёмов. Ежегодно, в семьях, живущих в условиях недостатка корма, практиковалась зимняя подкормка бобров путём выкладывания на их вылазах хлыстов осины или тальника. К 1955 г. в пойме р. Усмани большинство бобровых семей существовало за счёт искусственно выращенных древесных кормов. Несмотря на отличную обеспеченность кормами, на р. Усмани не произошло значительного увеличения численности бобров. К началу посадки кормовых культур плотность за-

селения угодий была близка к предельной и повысить её не удалось (Жарков, 1968).

Накопление возбудителей гельминтозов в угодьях, длительное время используемых бобрами, может оказывать влияние на динамику численности популяций бобра (Жарков, 1968). Гельминтологические исследования выявили наличие нематоды *Capillaria hepatica* (паразитирующей в печени) у бобров, живущих в бассейне р. Усмань. Тогда как у бобров бассейна р. Ивницы этого паразита нет. В природных условиях, где зарегистрирована эта нематода, отмечено снижение продуктивности (репродуктивного потенциала) микропопуляций бобров более чем на 10% (Ромашов, 2015).

В 2014 г. по Усмани из 20 жилых поселений 17 были руслового типа без плотин, поскольку необходимости в их постройке здесь нет, даже на протоках глубина может достигать 2 м и более. Лишь в трёх поселениях на узких мелких протоках было по одной небольшой плотине, образовывавших небольшие вытянутые пруды. Чаще всего звери здесь поселяются в выгрызенных ими коблах (сросшиеся основания старых ольх) – 43%, реже в норах (31%) и хатках (26%). Средние расстояния между соседними обитаемыми жилищами составили – 786 ± 273 м (n=20, min: 375 м, max: 1105 м) (Сапельников, Мишин, 2016). На протоках Усмани насчитано 3 жилых поселения, большинство же поселений на ручьях её бассейна необитаемы уже более 20 лет.

На реке Ивнице и ручьях её бассейна (исключая Ступинское торфяное болото) в 2014 г. насчитывалось 26 жилых поселений, основной тип жилищ здесь – хатки (46%), затем коблы (31%) и норы (23%). Непосредственно на русле располагаются 12 поселений прудового типа с небольшими многолетними прудами (фото 84). Поселения в верховьях реки с середины 1990-х годов длительное время были нежилыми. На небольших болотах располагалось по одному поселению бобров. На крупном болоте вдоль русла реки – 5 поселений. Все эти поселения можно отнести к болотному типу, они имеют разветвлённую сеть каналов среди тростников. Иногда на русле среди болота бобры строят небольшие плотинки, прудов здесь нет. На ручьях бассейна Ивницы располагались 6 жилых поселений, все прудового типа. Средние расстояния между соседними обитаемыми жилищами составили на р. Ивнице - 1592 ± 935 м (n=20, min: 219 м, max: 3293 м) (Сапельников, Мишин, 2016).

На Ступинском торфяном болоте в 2014 г. отмечено 16 жилых поселений, 2 из них рядом с границей заповедника (рис. 7). Здесь все бобровые жилища представлены хатками, однако они, как правило, были построены на основаниях бывших коблов. Размеры хаток небольшие, высота большинства не превышает метра над водой. Среднее расстояние между жилищами – 179 ± 73 м (n=16, min: 71 м max: 338 м). Бобры здесь не строят плотин, недостатка воды не наблюдается даже в сильные засухи. Имеется разветвлённая сеть глубоких каналов среди тростников, соединяющих пространства открытой воды, жилища бобров и заросли ивняков. Только в 2 поселениях бобры сделали зимние запасы корма из веток ив. Основными кормами являются ива пепельная *Salix cinerea* и водная растительность. Все поселения на торфоболоте тяготеют к его периферии, где растут ольхи и есть небольшие участки открытой воды. В сплошных же тростниковых зарослях и около крупных заводей хаток нет.

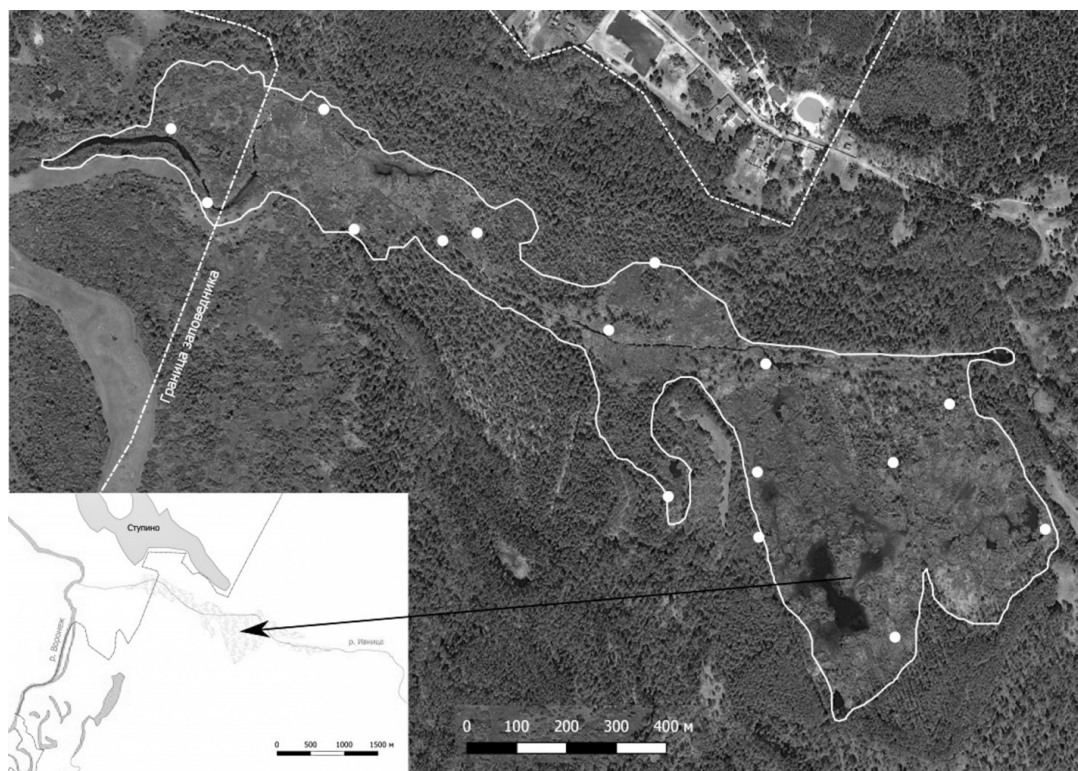


Рис. 7. Размещение жилых хаток (белые точки) на Ступинском торфоболоте в 2014 г. (белой линией выделена граница болота, не включая сплошные ольшаники).

Перед началом разработки торфа на отчуждаемой от заповедника территории было отловлено 19 бобров. Всего же переселить предполагалось 13 поселений. Сколько было поселений именно на территории нынешнего Ступинского торфоболота, неизвестно, поскольку имеется некоторая путаница в названиях, в разных источниках встречаются наименования Берёзовские торфоразработки, Шерешково болото, Шерешков пруд. Эти названия могут обозначать не только конкретное болото, которое мы называем Ступинским, но и всю территорию, на которой велись торфоразработки.

В 1972 г. на торфоболоте (в кварталах, в которые оно входит) было найдено 3 бобровых поселения. До 2005 г. Николаевым А.Г. здесь отмечалось в разные годы до 11 поселений (рис. 8). Он же указывает, что среднее число семей на Ступинском торфоболоте составляет 11,9 (Николаев, 1997), однако в его работе нет никаких сведений об этом болоте и какую именно территорию он указывает под этим названием. Вероятнее всего, это данные для всех низовьев Ивницы, частью которых и является торфоболото. Уже через 10 лет после возвращения болота заповеднику численность бобров на нём достигла максимальных значений — 11 поселений и около 40 животных. Динамика численности подвержена периодическим колебаниям. Изменение численности бобров связано с изменением количества поселений, среднее число животных в семье

остаётся достаточно стабильным с тенденцией к уменьшению. Вероятной причиной уменьшения количества поселений может быть исчезновение временных поселений в результате ухудшения кормовых или водных условий. Резкое падение численности бобров без существенного уменьшения количества поселений в начале 1990-х гг. скорее всего связано с браконьерством, поскольку для этого времени отмечался значительный рост количества нарушений режима охраны на периферии заповедника. В 2012 г. после перерыва в учётах бобров на торфоболоте обнаружено 6 жилых хаток, но было обследовано не всё болото. В 2014 г. все эти хатки были обитаемы. А на ранее не обследованной территории обнаружено ещё 10 жилых хаток.

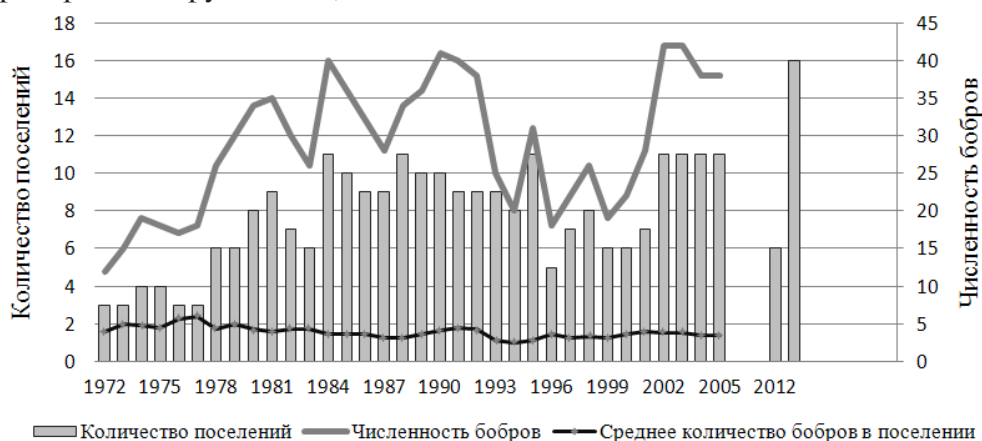


Рис. 8. Многолетняя динамика численности бобров на Ступинском торфоболоте.

После завершения торфоразработок территория болота была слабо обводнена, постепенно развивалась древесно-кустарниковая растительность (рис. 9). По периметру и частично в центральных частях торфоболота развиваются черноольшаники.

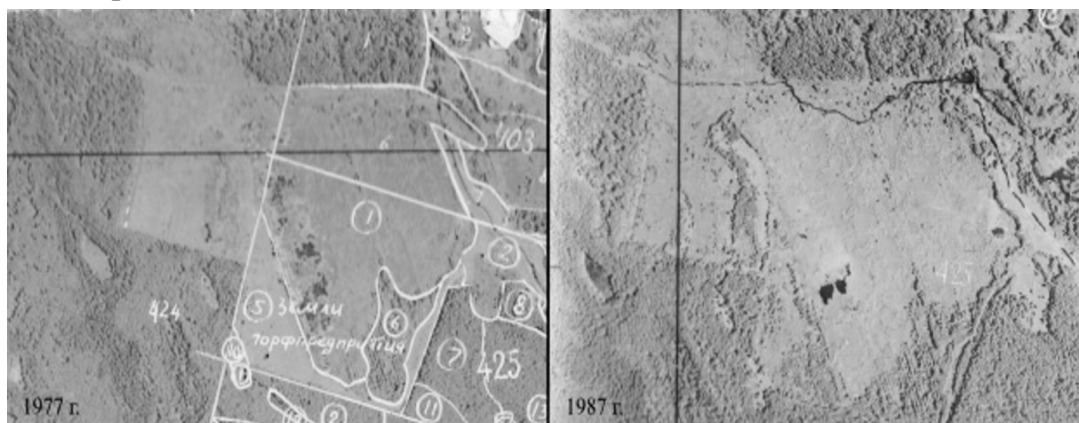


Рис. 9. Аэрофотосъёмка основной части Ступинского торфоболота 1977 и 1987 гг. (архив заповедника).

В настоящее время Ступинское торфоболото хорошо обводнено (фото 85). Весной накапливается значительный объём воды, а во время большого половодья оно представляет собой единый водоём с разлившейся рекой Воронеж. Разреженно растущие деревья чёрной ольхи создают условия для постройки жилищ, большинство бобровых хаток построены на ольховых коблах. В основаниях многих упавших ольх можно найти следы деятельности бобров — остатки бобровых жилищ и убежищ. Обводнённость территории способствует развитию обильной водной растительности и ивняков — основных кормов бобра. На торфоболоте имеется, возможно, лучшая кормовая база для бобра во всём заповеднике. Эти условия позволили бобрам создать здесь максимальную плотность населения.

В пойме реки Воронеж в 2014 г. учтено 20 жилых поселений, большинство расположено на озёрах (фото 86). По основному руслу реки жилых поселений нет, однако ранее одно существовало в течение нескольких лет. В местах, где затоны отделены от основного русла небольшой сухой гривой, бобры могут выходить в реку по тропам. Основной тип жилища — хатка (75%), доля нор — 25%. Жилых коблов не обнаружено, хотя, вероятно, некоторые хатки построены на их основе. Средние расстояния между соседними обитаемыми жилищами составили 281 ± 171 м ($n=20$, min: 127 м, max: 857 м). Пойма Воронежа хорошо обводнена и богата кормовыми ресурсами, что позволяет размещаться бобровым поселениям с высокой плотностью.

За всё время существования Воронежского заповедника на его территории отмечено более 250 поселений бобра (рис. 10). Найденному новому поселению присваивался номер, всего накопилось около 220 номеров, а многие поселения, особенно временные, остались без номеров. Все без исключения пригодные для обитания бобров места были в разные годы заселены бобрами, и на местности накопилось огромное количество следов их жизнедеятельности — остатков жилищ, плотин и прудов. По значению индекса стабильности (отношение числа лет, когда поселение было занято бобрами, ко всему анализируемому периоду) все бобровые поселения заповедника можно разделить на два класса: постоянные (индекс $>0,5$) и временные (индекс $<0,5$). Доля постоянных и временных поселений примерно одинакова — 43,8% и 46,2%, соответственно. Доля постоянных поселений с численностью бобров менее 3 особей не превышает 2%, а в классе временных поселений доля семей с низкой численностью близка к 50%. Большая часть постоянных поселений занята сложившимися семьями с высокой способностью к воспроизводству. Иногда участки постоянных поселений могут использоваться мигрантами. Временные поселения осваиваются вновь сформировавшимися парами и расселяющимся молодняком или семьями, сместившимися из районов постоянных поселений (Николаев, 1997).

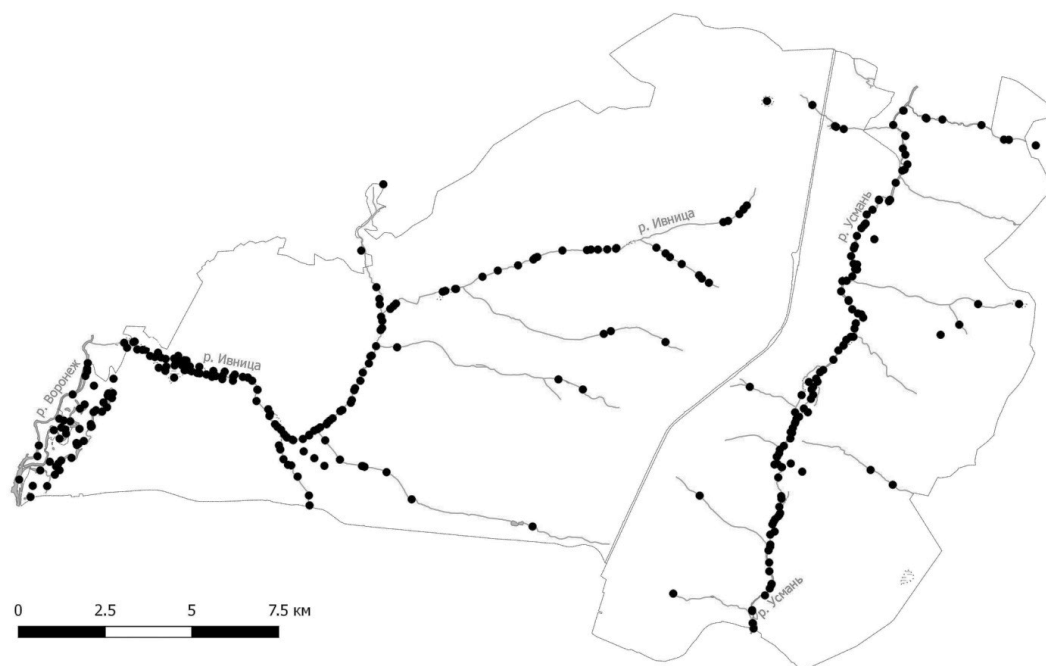


Рис. 10. Схема размещения всех бобровых поселений с 1939 по 2014 гг.

На правом притоке Усмани — Мареевом (Марьевском) ключе располагается одно из самых примечательных поселений бобра в Воронежском заповеднике. Ручей здесь протекает в овраге с крутыми склонами, это единственное место в заповеднике, где в настоящее время в поселении имеется действующий каскад плотин. Известно о существовании в прошлом ещё не менее 4 подобных поселений. В 1952 г., на р. Ивнице отмечен каскад из 5 плотин, позднее, в 1972 г. для улучшения условия обитания бобров здесь была построена бетонная плотина. К настоящему времени она разрушилась, на месте запруды образовалось заросшее ивняком болото, на котором продолжает существовать бобровое поселение. На притоке Ивницы, Моховском ключе, в конце 1940-х гг. отмечено поселение с каскадом из 6 плотин. Основные корма здесь были представлены старыми осинниками. Завалы из поваленных бобрами деревьев, затрудняли бобрам доступ к корму, и они переселялись в новый пруд (Шилов, 1952). Это поселение существовало с перерывами до 2001 г. и в последующие годы оставалось нежилым. На другом небольшом притоке Ивницы, Каверинском ключе, в 1959 г. на отрезке в 2 км насчитывалось 22 плотины длиной от 1 до 70–80 м и 3 семьи бобров (Барабаш-Никифоров и др., 1961). Бобры обитали здесь непрерывно до 1998 г., с тех пор бобры там не живут. На притоке Усмани, Черпахинском ключе, в 1950 г. была построена плотина, и в образовавшийся пруд была выпущена беременная самка. А в 1954 г. здесь уже существовал каскад из 8 плотин (Барабаш-Никифоров и др., 1961). Бобровое поселение здесь просуществовало до 1988 г. Эти два ручья схожи по условиям, протекают по поймам, поросшим черноольшаником, с пологими берегами. Почти каждое лето они пересыхают. Основные плотины здесь построены человеком. Исчез-

новение бобров, вероятно, связано с прекращением поддержания искусственных плотин в рабочем состоянии и истощением скудных запасов основных древесных кормов.

Точная дата появления бобрового поселения на Мареевом ключе неизвестна, однако, судя по архивным данным, оно образовалось еще до 1940 г. Таким образом, этому поселению не менее 80 лет. В материалах учёта бобров 1946 года указано, что уже тогда на Мареевом ключе был каскад из 6 плотин (рис. 11, 12), бобры здесь жили в норах, кормились в основном молодой осинной, частично дубом, берёзой и ольхой.



Рис. 11. Бобровая плотина в поселении на Марьевском ключе, 1951 г., фото В.С. Пояркова (архив заповедника).

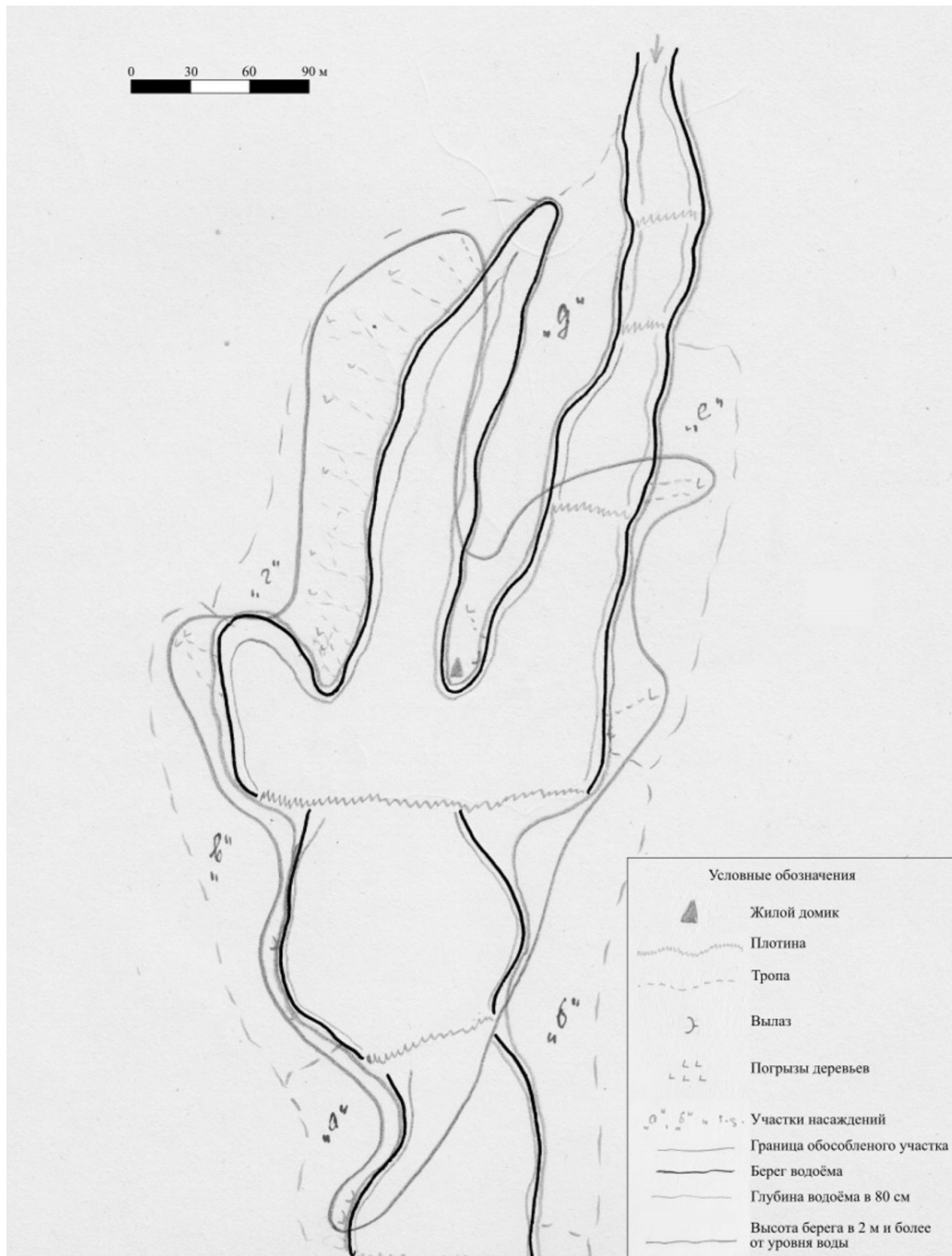


Рис. 12. Схема бобрового поселения на Мареевом ключе, 1952 г. (архив заповедника).

В то время по берегам ручья произрастали молодые леса, возрастом не более 10–15 лет с преобладанием дуба и осины. В 1966 г. на Марьевском ключе существовало 7 плотин (рис. 13), численность бобров составляла 6–8 зверей.

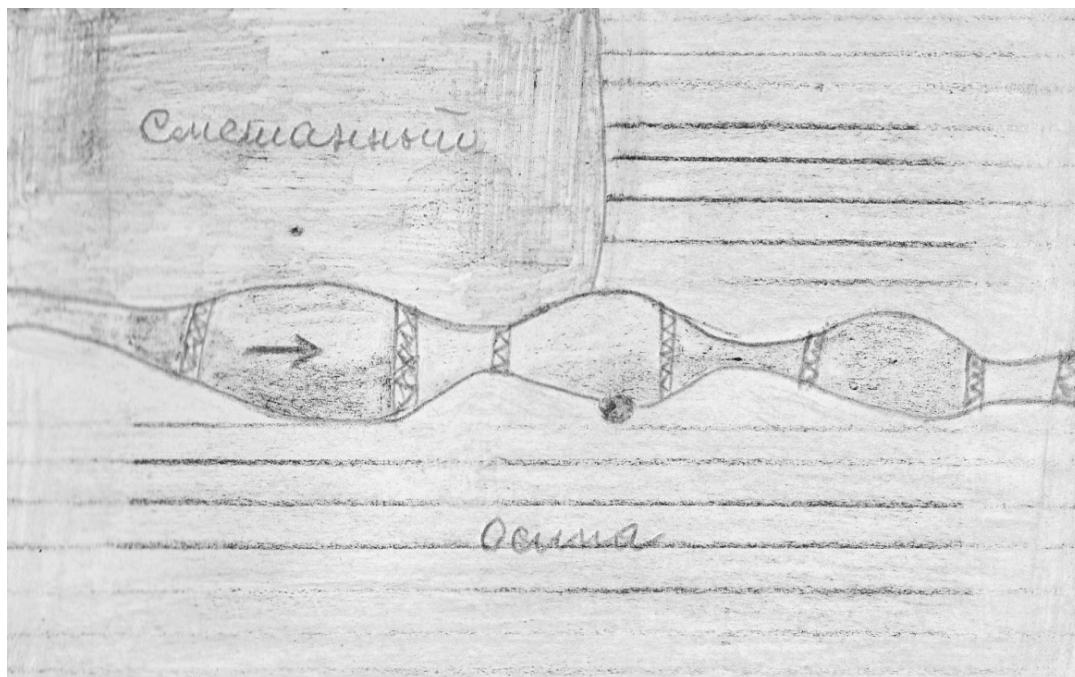


Рис. 13. Схема расположения плотин в бобровом поселении на Мареевом ключе, 1966 г. (дневник лесного наблюдателя, архив заповедника).

В составе древесных кормов заметное место стала занимать лещина *Corylus avellana*, основным кормом по-прежнему осталась осина. С 1972 по 2005 гг. имеются непрерывные данные по численности бобров в этом поселении, собранные Николаевым А.Г. (рис. 14) (Летопись природы, 1966–2005).

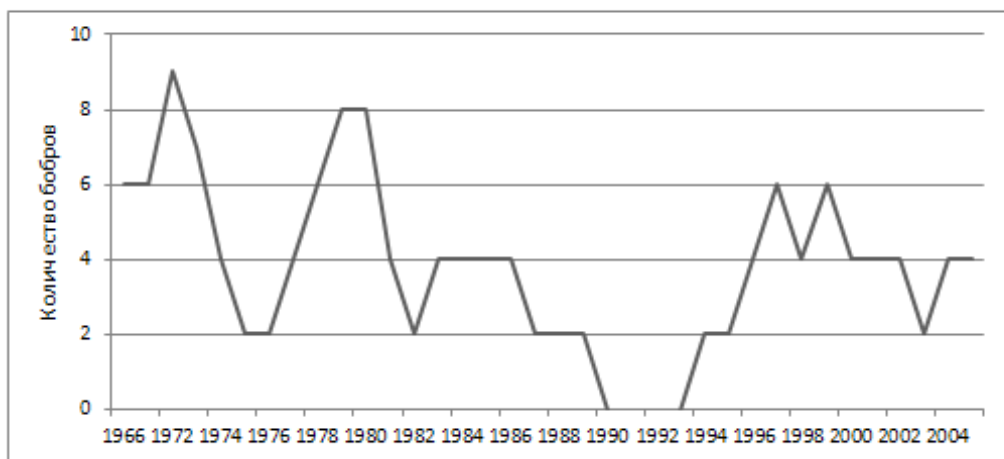


Рис. 14. Динамика численности бобров в поселении на Мареевом ключе.

Максимальная численность бобров на ручье — 8 особей, отмечена в 1972 г., однако после жесточайшей засухи 1972 г. численность животных значительно снизилась — в 1975–1976 гг. на ручье отмечена только пара животных. Затем — к концу 70-х годов численность достигла прежнего уровня. В конце 80-х годов численность вновь снизилась, на этот раз в результате браконьерства, с 1990 г. поселение на 4 года опустело. В последующие годы численность восстановилась, но не достигла своих максимальных значений. Современный каскад состоит из 9 плотин, более новые плотины находятся выше по течению ручья. Ещё 2 плотины находятся на притоках, впадающих в ключ в центральной части поселения. В 2012–2015 гг. поселение на Мареевом ключе было жилым (фото 87).

Произошли значительные изменения в составе древесной растительности по берегам ручья — березняки исчезли, непосредственно по берегам произрастает клён остролистный *Acer platanoides*, чёрная ольха, лещина и единичные дубы. Старовозрастные осинники располагаются не ближе 100 м от берега. Основу древесных кормов в настоящее время составляет лещина, реже осина, ольха и берёза. В границах поселения были отмечены сваленные бобрами деревья клена остролистного, однако на них не было следов использования их в пищу. Отличием поселения на Мареевом ключе является наличие крутых берегов, и бобровые пруды разливаются на всю ширину поймы ручья. Чёрная ольха здесь произрастает только по кромке водоёмов, и основные древесные корма доступны непосредственно на берегу. Крутые берега также предоставляют возможность устройства нор практически в любом месте. Весенние талые воды на небольшом ручье не могут разрушить массивные многолетние бобровые плотины. Даже без следов ремонта они хорошо удерживают воду в пруду. Вероятно, именно перечисленные условия позволяют бобровому поселению на Мареевом ключе существовать столь продолжительное время.

Заключение

Восстановление популяции бобра на территории Воронежского заповедника осуществлялось животными смешанного происхождения — аборигенными и потомками переселенцев из Белоруссии. На начальном периоде истории заповедника велась разработка и апробация методов учёта численности бобра, которые позволили провести качественные наблюдения за динамикой его численности на протяжении более чем полувека. Развитие популяции бобров Воронежского заповедника происходило в три фазы: рост численности, её спад и стабилизация. Уже в первые десятилетия существования заповедника рост численности сменился спадом. Основными его причинами стали нарушение местообитаний бобров в бассейне р. Ивницы и изъятие значительного числа животных для расселения. Плотность же заселения угодий стала близка к предельной, возможности для расселения внутри заповедника были практически исчерпаны. В то же время наметилась нехватка кормовых ресурсов. В этих условиях повысить численность бобров не удалось даже с помощью биотехнических мероприятий (Жарков, 1968).

Бобры Воронежского заповедника живут в условиях слабого воздействия лимитирующих природных факторов. В фазе стабилизации численности для

их популяции стали характерны циклические изменения около среднего уровня (Николаев, 1997). Авторегуляторные механизмы контроля численности связаны с плотностью населения и изменением половозрастного состава семьи (Николаев, 1998). Гельминтозы бобров способны снижать репродуктивный потенциал микропопуляций бобров, таким образом влияя на динамику численности животных (Ромашов, 2015).

За всё время существования заповедника на его территории отмечено более 250 поселений бобра, все без исключения пригодные для обитания бобров места были в разные годы заселены бобрами. В настоящее время отмечено снижение заселенности бобрами рек заповедника и их притоков в результате ухудшения местообитаний. Основной причиной этого явления стало развитие малопродуктивных для бобра пойменных черноольшаников и снижение количества доступных древесных кормов. В хорошо обводнённых угодьях с обильной водной растительностью наблюдается увеличение количества поселений бобра и плотности их размещения. В течение длительного времени популяция бобров Воронежского заповедника существует в стабильном состоянии. Ожидается, что и в перспективе она сохранится на устойчивом и жизнеспособном уровне. Имеющиеся факты повторного заселения бобрами давно пустующих поселений свидетельствуют о возможном небольшом росте численности бобров в будущем.

Литература

Барабаш-Никифоров И.И. История и современное состояние воронежского стада бобров // Труды Воронежского гос. заповедника. Воронеж, 1954. Вып. 5. С. 157–161.

Барабаш-Никифоров И.И., Дёжкин В.В., Дьяков Ю.В. Бобры бассейна Дона (монографический очерк) // Труды Хопёрского гос. заповедника. Воронеж, 1961. Вып. 5. С. 3–115.

Жарков И.В. Типы бобровых угодий бассейна р. Ивницы // Труды Воронежского гос. заповедника. – Воронеж, 1956. Вып. 6. С. 132–135.

Жарков И.В. Структура и динамика населения млекопитающих на примере бобра в СССР. Доклад на соискание учёной степени доктора биол. наук по совокупности опубликованных работ. Воронеж, 1968. 42 с.

Казаков С.А. Состояние бобрового хозяйства Воронежского государственного заповедника в период засухи 1972 года и мероприятия по улучшению гидрологического режима основных водоёмов // Труды Воронежского гос. заповедника. Воронеж, 1975б. Вып. 12. Т. 2. С. 132–135.

Лавров Л.С. Количественный учет речного бобра методом выявления мощности поселения // Методы учета 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.

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.

Николаев А.Г. Пространственная структура воронежской популяции бобров, основы ее охраны и рационального использования: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.08 / Николаев Александр Георгиевич. Воронеж, 1998. 26 с.

Поярков В.С. Количественный учет речных бобров // Труды Воронежского гос. заповедника. Воронеж, 1953а. Вып. 4. С. 51–76.

Сапельников С.Ф., Мишин А.С. Современная численность и распределение поселений речного бобра на территории Воронежского заповедника // Териофауна России и сопредельных территорий (X съезд Териологического общества при РАН). М.: Товарищество научных изданий КМК. 2016. С. 374.

Хлебович В.К. Материалы по экологии речного бобра в условиях Воронежского заповедника // Труды Воронежского гос. заповедника. М., 1938а. Вып. 1. С. 43–136.

Базильская И.В., Булкина А.П. Закономерности и отклонения в годовом цикле климатического режима Воронежского заповедника (по данным за 1932-1974 гг.) // Труды Воронежского государственного заповедника. – Вып. XXII. Вопросы метеорологии и фенологии. Воронеж, 1979. С. 3–23.

Венгеров П.Д. Орнитологические находки и наблюдения редких видов птиц в Воронежском заповеднике и на прилегающих территориях в 2012-2016 годах // Труды Воронежского государственного заповедника. Вып. XXVIII. Ижевск, 2016. С. 254–277.

Гончарова Н.Л., Стародубцева Е.А. Динамика структуры площадей Воронежского заповедника и основных характеристик древостоев (1937-2013 гг.) // Труды Воронежского государственного заповедника. Вып. XXVIII. Ижевск, 2016. С. 328–359.

Лавров Л.С., Семенов В.А., Трегубов В.В. Воронежский заповедник // Заповедники европейской части РСФСР. Часть II. / ред. В.В. Соколов, Е.Е. Сыроечковский. М.: Мысль, 1989. С. 164–187.

Летописи природы Воронежского заповедника за 1926–2016 гг. Воронеж (Архив Воронежского гос. заповедника)

Мучник Е.Э. Дополнения к списку лишенобиоты Воронежского заповедника // Труды Воронежского государственного заповедника. Вып. XXVI. Воронеж, 2012. С. 51–55.

Позвоночные животные Воронежского заповедника: аннотированный список / ред. П.Д. Венгеров. – Воронеж: ВГПУ, 2008. Вып. 2. 76 с.

Попова Н.Н. Мохообразные // Флора и фауна заповедников. Флора Воронежского заповедника. Вып. 78. Москва, 1999. С. 96–111.

Ромашов Б.В. Гельминты речных бобров: *Castor fiber* и *Castor canadensis*. Воронеж: ФГБОУ ВПО Воронежский ГАУ, 2015. 214 с.

Сапельникова И.И., Базильская И.В. Долговременные изменения некоторых фенологических параметров календарного года в Воронежском биосферном заповеднике // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т. XXVI, Вып.1 М.: ИГКЭ. 2015. С. 49–67.

Стародубцева Е.А. Дополнения к списку сосудистых растений Воронежского заповедника (2013–2016 гг.) // Труды Воронежского государственного заповедника. Вып. XXVIII. Ижевск, 2016. С. 76–82.

Шилов И.А. Влияние гидрологических и кормовых условий на различные типы поселений речного бобра // Бюллетень МОИП, отд. Биологический. 1952. Т.57, вып. 5. С. 12–20.

LONG-TERM NUMBER DYNAMICS OF THE BEAVERS (*CASTOR FIBER*) OF THE VORONEZHISKY RESERVE AND THE REASONS THAT DETERMINE IT

A.S. Mishin

*V.M. Peskov Voronezhsky State Nature Biosphere Reserve,
mishin.vrn@gmail.com*

The main habitats of beavers in Voronezhsky Reserve are the small rivers Usman and Ivnitsa, floodplain swamps. Significantly lesser number of settlements is located on creeks and lakes. On a medium-sized river – Voronezh, the settlements are located only in the backwaters and oxbow lakes. There are no beaver settlements in swamps out of flood-plain.

Restoration of the beaver population in the territory of Voronezhsky Reserve was carried out by animals of mixed origin – aboriginal and descendants of migrants from Belarus. At the initial period of the reserve's history, the development and approbation of methods for recording the number of beavers was carried out, which allowed to conduct qualitative observations of the dynamics of its population for more than half a century. The development of the beaver population of the Voronezhsky Reserve occurred in three phases: population growth, its decline and stabilization. Already in the first decades of the reserve's existence, the growth of the population was replaced by decline. Its main causes were the disturbance of the habitat of beavers in the Ivnitsa River basin and the withdrawal of a significant number of animals for resettlement. The density of settlement had become close to the maximum, the possibilities for resettlement within the reserve had been practically exhausted. At the same time there was a shortage of fodder resources. Under these conditions, the number of beavers could not be increased even with the help of biotechnical measures.

Beavers of Voronezhsky Reserve live in conditions of weak impact of limiting natural factors. In the phase of population number stabilization, cyclical changes near their average level have become characteristic for their population. The connections of these fluctuations with the influence of climatic factors and changes in the hydrological situation have not been revealed, the adaptive abilities of the species neutralize them completely. Climatic phenomena and withdrawal by humans can only strengthen or weaken the existing trends in the number change. Autoregulatory mechanisms of population size control are connected with the density of the population and the change in the sex and age composition of the family. The reproductive potential of beaver micro-populations can be reduced by helminthiases, thus affecting the dynamics of the beaver number.

For the whole time of reserve existence, more than 250 beaver settlements have been recorded on its territory, all places suitable for habitation have been inhabited by beavers in different years, and a huge number of traces of their vital activity have accumulated on the terrain – the remains of dwellings, dams and ponds. The share of permanent and temporary settlements is approximately equal – 43.8% and 46.2%, respectively. Most of the permanent settlements are occupied by well-established families with a high capacity for reproduction. Sometimes sites of permanent settlements can be used by migrants. Temporary settlements are being developed by newly formed couples and settling youngsters or families displaced from the areas of permanent settlements.

At the present time a decrease in the beaver population density on the rivers of the reserve and their tributaries as a result of deterioration of habitats is noted. The main reason for this phenomenon has become the development of low-yielding for the beaver floodplain black alder forests and the reduction of the amount of available wood fodder. In well-watered areas with abundant aquatic vegetation, an increase in the number of beaver settlements and the density of their distribution is observed. The maximum density of habitable beaver dwellings, 16 lodges per 80 hectares, is noted on former peat extraction. The powerful fodder base, conditions for the construction of dwellings and a relative inaccessibility of the territory allowed the creation of such a density of population.

ЧИСЛЕННОСТЬ И РАЗМЕЩЕНИЕ БОБРА (*CASTOR FIBER*) В ГОСУДАРСТВЕННОМ ПРИРОДНОМ ЗАПОВЕДНИКЕ «ПРИСУРСКИЙ»

О.В. Глушенков

ФГБУ «Государственный природный заповедник «Присурский»»,
prisurskij@mail.ru

Характеристика района исследований

Государственный природный заповедник «Присурский» площадью 9025 га организован в 1995 г. в Алатырском районе Чувашской Республики. Вокруг него выделена охранная зона площадью 25497,5 га. В марте 2000 г. в состав заповедника вошли два степных участка в Батыревском и Яльчикском районах – заповедник стал кластерным (Осмелкин и др., 2013). Бобры обитают только на Алатырском участке, поэтому ниже приводится характеристика только этого участка.

Алатырский участок заповедника «Присурский» располагается в юго-западной части Засурского полесского района смешанных лесов в Центральной части Восточно-Европейской (Русской) равнины, в лесостепной провинции северной части Приволжской возвышенности. Засурский полесский район представляет собой холмистую равнину, сложенную нижнемеловыми и юрскими песчано-глинистыми отложениями, перекрытыми четвертичными песчаными отложениями зандрового типа. Максимальная высота рельефа – 221 м, минимальная – 85 м. Склоны водоразделов расчленены развитой овражно-балочной сетью. Преобладающие виды почв: дерново-подзолистые – 71,7%; серые лесные суглинистые почвы – 22,3% (Ступишин, 1964).

Среднемесячная температура воздуха января – $-12,5^{\circ}\text{C}$, среднемесячная температура воздуха июля – $+19^{\circ}\text{C}$. Сумма активных температур (за период со средними суточными температурами выше 10°C) – 2185 градусов. Преобладающие ветры северо-западного, южного и юго-западного направлений. Годовая сумма осадков – 503 мм. Продолжительность вегетационного периода 153 дня. Продолжительность периода с устойчивым снежным покровом 151 день. Глубина снежного покрова – 61,4 см (Карягин, 2007).

Заповедник и его охранная зона располагаются в правобережье р. Сура. Гидрологическая сеть представлена реками, впадающими в р. Суру, и их притоками, озерами, преимущественно пойменными и болотами. Все реки относятся к Присурскому гидрологическому району и характеризуются следующими параметрами: густота речной сети $0,1\text{--}0,4\text{ км/км}^2$, средний многолетний сток $120\text{--}160\text{ мм}$, средний весенний многолетний сток $70\text{--}80\text{ мм}$, мутность в период половодья $100\text{--}500\text{ г/м}^3$ (Александров, 2014).

При общей площади 9025 га Алатырского участка покрытая лесом площадь составляет 8450 га (93,6%). Возрастной состав основных лесообразующих пород: молодняки 1 класса – 608,7 га, молодняки 2 класса – 1407 га, средневозрастные – 4358,1 га, приспевающие – 795,1 га, спелые и перестойные – 1125,3 га, лесные культуры – 167,7 га. Лесопокрытая площадь характеризуется большим

разнообразием и высокой мозаичностью растительных сообществ: сосняки (35%), березняки (45%), осинники (5%), черноольшаники (5%), другие (10%) (Осмелкин и др., 2013).

Флора Алатырского участка заповедника насчитывает 658 видов высших сосудистых растений. В фауне заповедника выявлено более 2500 видов насекомых, около 100 видов паукообразных, 8 видов рыб, 11 видов земноводных, 5 видов пресмыкающихся, 130 видов птиц, 42 вида млекопитающих. Крупные хищные млекопитающие волк *Canis lupus*, рысь *Lynx lynx*, медведь *Ursus arctos* обычны.

Характеристика бобрового населения

Методы и объем работ по учету бобров и оценке их средообразующей деятельности

Учетные работы до 2004 г. проводили согласно Методическим указаниям учета речного бобра Минсельхоза СССР 1976 г. (составитель Л.С. Лавров), в последующие годы – в соответствии с методикой для изучения численности речного бобра, разработанной в Окском заповеднике (Кудряшов, 1976). Учет осуществлялся относительно однородной и постоянной группой учетчиков (научные сотрудники, государственные инспекторы, волонтеры из Дружины охраны природы) под руководством (в разные годы) В.А. Панченко, А.В. Дмитриева, С.А. Сергеева, А.В. Константинова, А.Н. Александрова, О.В. Глушенкова.

С момента организации заповедника «Присурский» (1996 г.) первый рекогносцировочный учет был проведен в 1998 г. на 23 км отрезке р. Люля. Первый полномасштабный учет бобровых поселений по основному местообитанию – р. Люля с притоками в пределах заповедника и охранной зоны – проведен в 1999 г. (Панченко, 1999). В 2000 и 2001 гг. бобров учитывали только в пределах заповедной территории и на нескольких озерах охранной зоны (Панченко и др., 2002). С 2004 г. (за пропуском 2007 г.) учет бобровых поселений на лежащих в пределах территории заповедника и его охранной зоны участках правых притоков р. Сура – малых рек: Люли с притоками, Атратки, Абачки, Чарклейки – осуществляется полномасштабно (охват 100%). В 1999, 2005, 2008–2014 гг. дополнительно к исследуемым водотокам учитывали поселения по правому берегу Суры в пределах охранной зоны, с 2008 по 2017 гг. ежегодно обследовали мелиоративные каналы в охранной зоне (Шилова, Сергеев, 2006; Константинов и др., 2009).

В пойме Суры (охранная зона) в первые годы (1998–2001) обследовали лишь 5–15% озер-стариц. С 2005 г. учеты здесь проводят ежегодно, полнота обследования в разные годы составляет 45–100% (Александров, Глушков, 2017).

История заселения

Реинтродукция в Чувашию начата с 1951 г., когда 29 бобров из Белоруссии выпустили в пойме р. Сура в озера Бобер и Ургуль (Шумерлинский р-н, 80 км ниже заповедника по р. Суре) и в оз. Черные Амаскары в левобережной пойме Волги выше Чебоксар. В 1963 г. из Марийской АССР 36 особей выпущены в водотоки бассейна р. Бездна в Алатырском и Шемуршинском районах. С 1969 г. в Чувашии по лицензии разрешен отлов и перевоз бобров в другие области (Воронов, 1979).

Местообитания

Гидрологическая сеть Алатырского участка заповедника и его охранной зоны представлена малыми реками, пойменными озерами- старицами, болотами и мелиоративными каналами (фото 88–92).

Общее число рек и ручьев длиной более 100 м на рассматриваемой территории 54, из них постоянных 19, регулярно или нерегулярно заселяемых бобрами 7. Суммарная протяженность последних 91,1 км. Реки и ручьи заповедника имеют родниковое происхождение. Водный режим характеризуется резко выраженным весенним половодьем, устойчивой зимней и летней меженью. До 80% годового стока реки приходится на весенний период. В меженный период питание рек в основном подземное.

Основное местообитание бобров – р. Люля и три ее правых притока. Протяженность р. Люля 58,3 км, площадь бассейна 377,25 км². Ее среднее и нижнее течение (33 км) лежит в пределах ООПТ (заповедник и охранный зона). Правые притоки: р. Орлик, р. Чарка, р. Султанка – в пределах ООПТ имеют протяженность 11 км, 4,5 км и 3,7 км, соответственно. Река Люля узкая (ширина в нижнем течении 9,2–11,8 м), извилистая (коэффициент извилистости 1,75) и спокойная (средний уклон русла 2,63 м/км). Практически на всем протяжении протекает через смешанные хвойно-лиственные (сосна *Pinus silvestris*, ель *Picea abies*, осина *Populus tremula*, береза *Betula sp.*) или мелколиственные (береза, осина) леса, пойма узкая, местами отсутствует (глубокое врезание в рельеф), основные породы, произрастающие непосредственно в пойме: ольха черная *Alnus glutinosa* и серая *A. incana*, вяз шершавый *Ulmus glabra*, черемуха *Radus avium*, кустарниковые ивы (Александров, 2014). К заселяемым бобрами водотокам относятся мелиоративные каналы в сурской пойме, суммарной протяженностью около 10 км. Часть из них в северо-западной оконечности охранной зоны прорыты в 80-х г. с целью осушения заболоченных лугов, другая часть в южной оконечности обеспечивают режим обводнения прудов рыбозаводного хозяйства, организованного в конце 90-х.

В западной части охранной зоны, включающей в себя участок сурской поймы, основные места обитания бобра – пойменные озера- старицы. Здесь насчитывают около 300 водоемов площадью более 100 м², около 20 имеют площадь более 3 га (Александров, 2015). Длина береговой линии крупных и средних озер около 70 км, из нее 63% приходится на облесенный берег, который часто хорошо выражен и пригоден для рытья нор (Осмелкин и др., 2012). Именно в старицах размером от 3 га, с крутыми берегами наблюдаются постоянные поселения бобров. Озера располагаются преимущественно среди пойменных вязово-дубовых, черноольховых и ивовых лесов, частично среди пойменных, местами закустаренных или с участками пойменных дубрав, лугов. Непосредственно водная и околородная растительность представлена в разных озерах в различной степени обилия и занятых ее площадях акватории. Зависит это от стадии эволюционного развития озера, от его параметров: площади и глубин. К числу широко распространенных относятся: телорезовые, кубышковые, рдестовые ассоциации, в прибрежной зоне – ежеголовниковые, осоковые, манниковые.

Бобры охотно селятся и в озерах меньшей площади, если они проточные. Группы таких озер есть в местах пересечения сурской поймы малыми реками, притоками Суры первого порядка – Атраткой (19 км), Абачкой (11 км) и Чарклейкой (6,8 км). Верховья этих рек бобры заселяют лишь в некоторые годы и поселения здесь непостоянны.

Динамика численности и размещения

Изменения численности бобров, числа поселений и их мощности на территории заповедника «Присурский» и в его охранной зоне приведены в таблицах: суммарно по всем водотокам (табл. 1), из них на реке Люля и её притоке Орлике (табл. 2), на озерах охранной зоны (табл. 3).

Таблица 1.

Результаты учетов численности бобра на водотоках заповедника «Присурский».

Год	Всего поселений	Мощность поселения			Число особей
		сильное	среднее	слабое	
1999	22	9	9	4	85–125
2004	32	11	12	9	111–166
2005	33	12	12	9	117–174
2006	30	10	9	11	98–147
2008	47	14	15	18	147–223
2009	41	11	10	20	116–178
2010*	38	16	6	16	130–188
2011**	35	12	12	16	124–188
2012	43	12	15	16	133–203
2013	38	11	12	15	117–178
2014	37	12	10	15	115–176
2015	36	19	8	9	147–205
2016	36	21	5	10	151–203
2017	39	15	9	15	132–195

Примечание: * засуха, ** после экстремальной зимовки.

Популяцию речного бобра района исследований можно условно подразделить на две части: речную, представители которой занимают водотоки, и озерную – пойменные озера-старицы. По количеству поселений и численности речная часть незначительно превышает озерную. Возможно, сказывается непродолжительность и нерегулярность существования бобровых поселений на малых старицах, несмотря на то, что на больших старицах поселения существуют постоянно. Бобры озерной части живут преимущественно в норах (90%), хатки строятся на старицах с низкими или заболоченными берегами, плотины бобры возводят только в устьях временных (паводковых) или постоянных (речных) проток, наличие которых свойственно практически всем старицам. Бобры, населяющие зону нижнего течения малых рек и основные водотводные каналы мелиоративных систем, тоже живут в норах, плотины здесь невысокие с функцией замедления стока, до 3–4 на участок обитания семьи.

В среднем и верхнем течении малых рек бобры сооружают хатки ($h=1,1-1,6$ м; $d=3-4$ м) и полухатки, строят каскады плотин, образующие бобровые пруды, размер которых зависит от рельефа. Здесь имеются достаточно протяженные плотины, приводящие к затоплению обширных территорий.

Таблица 2.

Результаты учетов численности бобра на рр. Люля и Орлик.

Год	Всего поселений	Мощность поселения			Число особей	К-во поселений		Плотность, пос./км	
		сильное	среднее	слабое		Люля	Орлик	Люля	Орлик
1999	21	9	8	4	82–120	16	5	0,48	0,45
2004	19	8	6	5	71–104	15	4	0,45	0,36
2005	20	9	6	5	77–112	15	5	0,45	0,45
2006	22	8	6	9	75–112	16	6	0,48	0,55
2008	25	8	7	10	79–119	19	6	0,58	0,55
2009	27	7	6	14	74–114	22	5	0,67	0,45
2010	27	14	3	10	103–147	22	5	0,67	0,45
2011	19	7	3	9	60–89	12	7	0,36	0,64
2012	26	10	8	8	92–136	21	5	0,64	0,45
2013	30	11	9	10	103–153	25	5	0,76	0,45
2014	27	11	7	9	96–141	21	6	0,64	0,55
2015	31	17	5	9	129–181	26	5	0,79	0,45
2016	31	17	5	9	126–179	26	5	0,79	0,45
2017	30	12	8	10	106–156	24	6	0,73	0,55

Таблица 3.

Результаты учетов численности бобра на озерах в охранной зоне заповедника «Присурский».

Год	Всего поселений	Мощность поселения			Число особей	Обитаемые озера/ обследовано озер
		сильное	среднее	слабое		
2005	10	2	6	2	32–50	9/12
2006	35	6	19	10	103–163	27/27
2008	31	11	12	8	110–164	20/27
2009	17	2	9	7	46–79	13/27
2010	9	2	2	5	23–36	8/12
2011	16	5	8	3	57–86	10/12
2012	34	4	21	9	96–155	22/27
2013	26	7	4	15	69–106	19/27
2014	28	10	8	10	94–140	19/27
2015	15	6	4	5	53–78	13/16
2016	27	11	7	9	96–141	18/27
2017	33	15	13	5	134–175	20/27

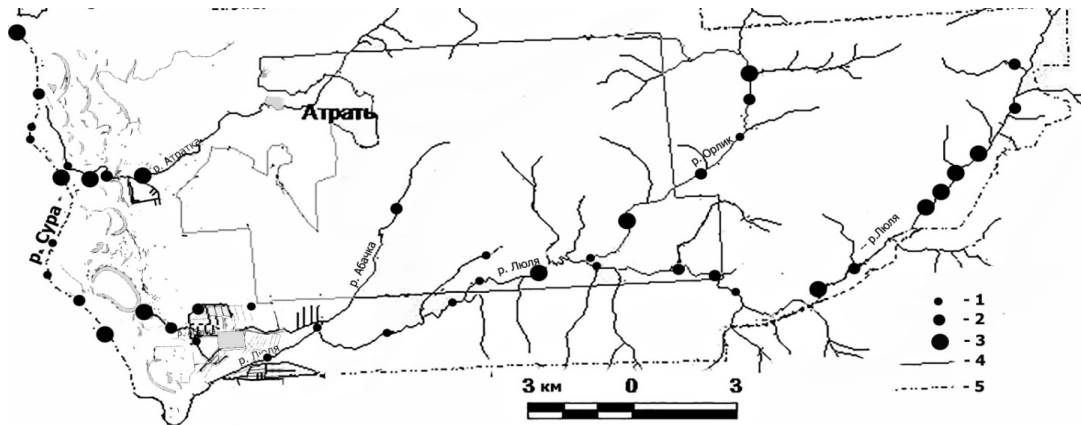


Рис. 1. Размещение и мощность бобровых поселений в водоемах заповедника «Присурский» и его охранной зоны в 2008 г. Поселения: 1 – слабые; 2 – средние; 3 – сильные; 4 – границы заповедника; 5 – границы охранной зоны.

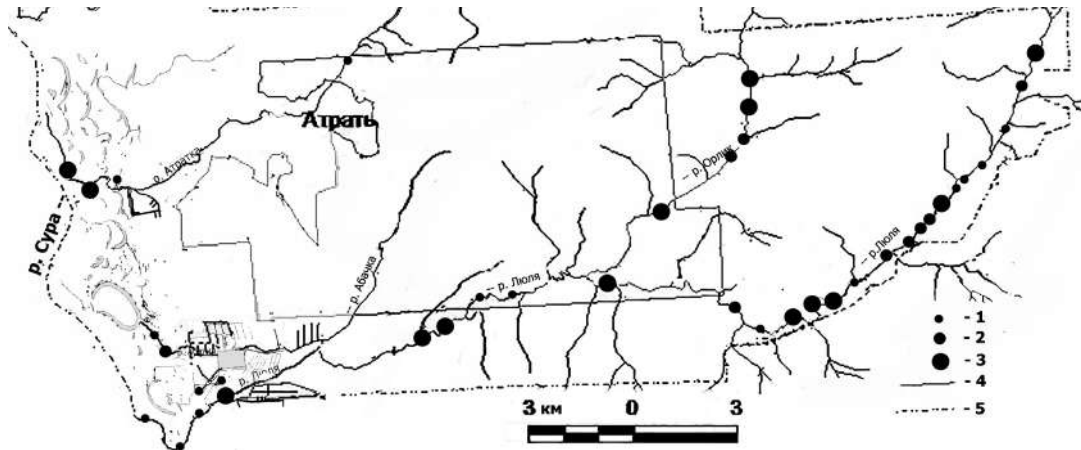


Рис. 2. Размещение и мощность бобровых поселений в водоемах заповедника «Присурский» и его охранной зоны в 2013 г. Условные обозначения, как на рис. 1.

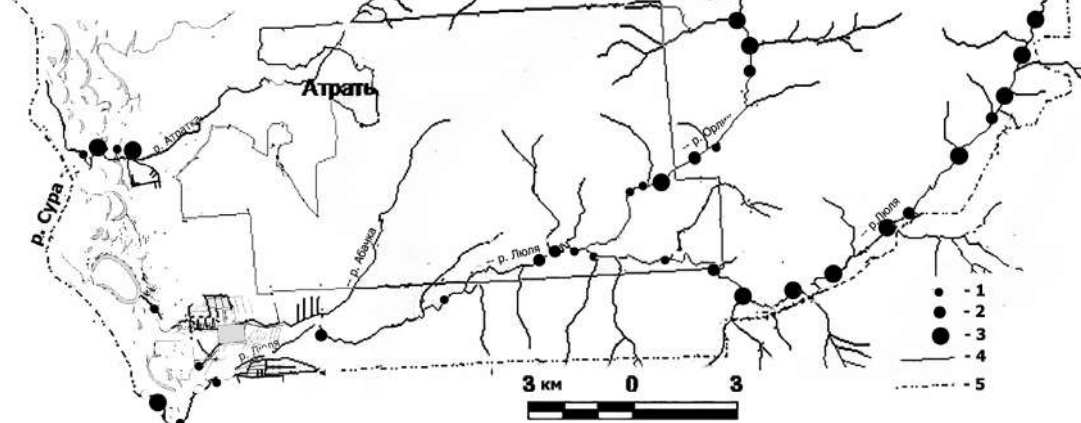


Рис. 3. Размещение и мощность бобровых поселений в водоемах заповедника «Присурский» и его охранной зоны в 2017 г. Условные обозначения, как на рис. 1.

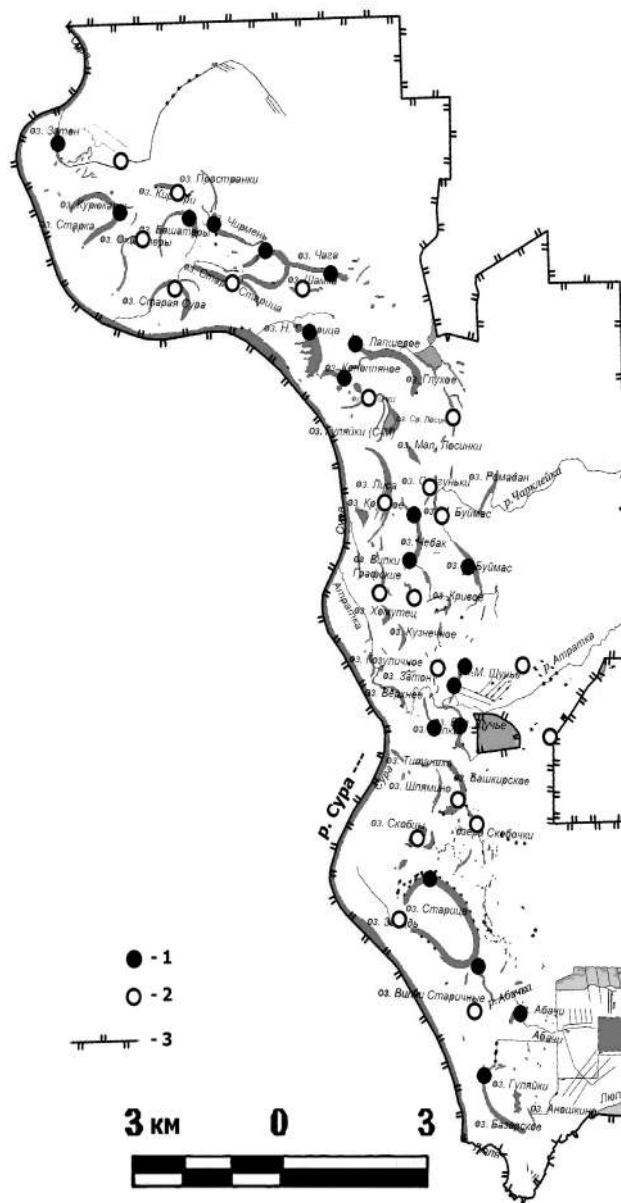


Рис. 4. Размещение бобровых поселений на пойменных озерах охранной зоны заповедника «Присурский». 1 – постоянные поселения; 2 – поселения, меняющие свое положение; 3 – граница охранной зоны.

За период наблюдений на главном водотоке ООПТ р. Люля и его основном притоке р. Орлик количество поселений и численность бобров в них по годам достаточно стабильны – колебания в пределах естественных флуктуаций (табл. 2). В год засухи (2010) сокращения поголовья бобров не произошло. Судя по увеличению количества крупных поселений, бобры в возрасте более 2 лет задержались с отселением. Однако, тяжелой для них оказалась зимовка 2010/2011 гг. в условиях маловодья, что привело к сокращению количества по-

селений и поголовья в них на реке на следующий (2011) год – на 30%, при этом часть бобров с нижнего течения р. Люля ушли в р. Суру.

На реке Атратке, имеющей ряд озерных расширений и протекающей через заболоченные территории, засуху и зимовку бобры перенесли благополучно, что привело к увеличению их численности сначала вдвое, а затем еще на 40%. В обводненную зону в районе болот и озерных расширений на р. Атратка переселились бобры с ее верховьев и, вероятно, с соседних пересохших малых озер. В год засухи переселение в район озерного (оз. Абача) и приозерного (оз. Старица) расширений произошло и с верховьев реки Абачка. В связи с различной стратегией выживания на разных типах водотоков общее количество поселений и численность бобров на них сократились незначительно.

В 2015 г. численность в бобровых поселениях на реках повысилась на 13% относительно средней численности за предыдущие семь лет и на этом уровне держится до настоящего времени. Рост численности связан с увеличением мощности бобровых поселений и освоением новых участков р. Люля в северо-западной части заповедника и в среднем течении (сравните рис. 1–3). При этом численность бобров на реках Орлик и Атратка была относительно стабильной, с реки Абачка практически все бобры ушли на каналы и озера (рис. 1–4). Кроме того, с 2013 г. большинство поселений на р. Суре оказались заброшенными, одно жилое поселение сохранилось лишь близ устья р. Люля (рис. 1–3).

Таблица 4.

Координаты бобровых поселений и количество бобров в них на рр. Люля и Орлик (2008, 2012–2017 гг.).

2008		2012		2013		2014		2015		2016		2017	
Широта Долгота	Кол-во бобров	Широта Долгота	Кол-во бобров	Широта Долгота	Кол-во бобров	Широта Долгота	Кол-во бобров	Широта Долгота	Кол-во бобров	Широта Долгота	Кол-во бобров	Широта Долгота	Кол-во бобров
р. ЛЮЛЯ													
										55°01'57'' 47°01'01''	6	55°01'57'' 47°01'01''	6
				55°01'15'' 47°00'22''	6	???		55°01'39'' 47°00'45''	6	55°01'30'' 47°00'35''	8	55°01'30'' 47°00'35''	8
										55°00'56'' 47°00'15''	2		
55°00'43'' 46°59'56''	4	55°00'36'' 46°59'54''	6	55°00'36'' 46°59'54''	4	55°00'34'' 46°59'55''	8	55°00'34'' 46°59'55''	10	55°00'31'' 46°59'55''	8	55°00'31'' 46°59'55''	8
55°00'13'' 46°59'41''	4	55°00'05'' 46°59'34''	2	55°00'05'' 46°59'34''	2	55°00'07'' 46°59'38''	6	55°00'07'' 46°59'38''	6	55°00'01'' 46°59'30''	4	55°00'01'' 46°59'30''	4
54°59'42'' 46°59'04''	8	54°59'33'' 46°58'53''	6	54°59'33'' 46°58'53''	2	54°59'51'' 46°59'17''	8						
54°59'11'' 46°58'03''	8	54°59'11'' 46°58'03''	4	54°59'16'' 46°58'21''	2	54°59'16'' 46°58'21''	2	54°59'16'' 46°58'23''	6	54°59'16'' 46°58'23''	6	54°59'16'' 46°58'23''	6
				54°59'05'' 46°58'00''	2					54°59'01'' 46°58'02''	2	54°59'01'' 46°58'02''	4

Продолжение табл. 4

2008		2012		2013		2014		2015		2016		2017	
Широта Долгота	Кол-во бобров	Широта Долгота	Кол-во бобров	Широта Долгота	Кол-во бобров	Широта Долгота	Кол-во бобров	Широта Долгота	Кол-во бобров	Широта Долгота	Кол-во бобров	Широта Долгота	Кол-во бобров
54°58'39'' 46°57'15''	6	???		54°58'39'' 46°57'16''	3	54°58'09'' 46°56'12''	2	54°58'27'' 46°57'00''	6	54°58'36'' 46°57'10''	8	54°58'36'' 46°57'10''	8
				54°58'30'' 46°57'03''	3								
				54°58'16'' 46°56'40''	3					54°58'09'' 46°56'12''	8	54°58'09'' 46°56'12''	8
		54°58'09'' 46°56'13''	4	54°58'09'' 46°56'13''	3								
54°57'36'' 46°55'05''	4	???		54°57'43'' 46°55'30''	2	54°57'30'' 46°54'58''	2	54°57'30'' 46°54'58''	4	54°57'24'' 46°54'44''	6	54°57'24'' 46°54'44''	6
54°57'22'' 46°54'22''	6	54°57'23'' 46°54'39''	4	54°57'23'' 46°54'39''	9	54°57'25'' 46°51'41''	2	54°57'22'' 46°54'19''	6				
								54°57'02'' 46°54'06''	4				
54°57'14'' 46°52'13''	2	???		54°57'09'' 46°53'43''	6	54°57'05'' 46°53'32''	6	54°57'09'' 46°53'38''	8	54°57'05'' 46°53'32''	4	54°57'06'' 46°53'32''	6
								54°56'54'' 46°53'09''	4				
				54°56'57'' 46°52'46''	2	54°56'59'' 46°52'42''	4	54°57'03'' 46°52'23''	8	54°57'06'' 46°52'18''	6	54°57'03'' 46°52'17''	6
		54°57'20'' 46°52'03''	8	54°57'20'' 46°52'03''	4								
54°57'32'' 46°51'42''	4	54°57'34'' 46°51'39''	2	???		54°57'34'' 46°51'39''	6	54°57'34'' 46°51'39''	6	54°57'36'' 46°51'35''	4	54°57'33'' 46°51'38''	4
54°57'40'' 46°50'54''	4	54°57'38'' 46°51'12''	6			54°57'41'' 46°50'16''	4	54°57'38'' 46°51'12''	6			54°57'40'' 46°50'17''	2
						54°57'38'' 46°49'51''	6						
		54°57'41'' 46°49'27''	6			54°57'41'' 46°49'27''	2	54°57'43'' 46°49'15''	2				
54°57'46'' 46°48'22''	1			54°57'46'' 46°48'41''	6					54°57'49'' 46°48'35''	4	54°57'46'' 46°48'24''	1
		54°57'50'' 46°47'06''	6			54°57'50'' 46°47'06''	6	54°57'50'' 46°47'06''	6	54°57'52'' 46°47'25''	6	54°57'52'' 46°47'18''	4
54°57'48'' 46°46'56''	6	???		54°57'35'' 46°46'04''	2	54°57'32'' 46°46'04''	2	54°57'42'' 46°46'26''	6	???		54°57'48'' 46°47'02''	4
54°57'37'' 46°45'16''	1											54°57'53'' 46°47'49''	2
54°57'15'' 46°44'29''	2	54°57'06'' 46°44'12''	2	54°57'06'' 46°44'12''	3					54°57'15'' 46°44'19''	2	54°57'15'' 46°44'19''	2
54°57'02'' 46°43'40''	2	54°57'02'' 46°43'40''	4	54°57'02'' 46°43'40''	6	54°57'04'' 46°43'46''	4	54°57'08'' 46°43'53''	2				
								54°56'53'' 46°43'14''	2				
54°56'42'' 46°41'43''	2	54°56'42'' 46°41'43''	4					54°56'49'' 46°40'54''	6	54°56'42'' 46°41'33''	4	54°56'41'' 46°41'07''	4

Продолжение табл. 4

2008		2012		2013		2014		2015		2016		2017	
Широта Долгота	Кол-во бобров	Широта Долгота	Кол-во бобров	Широта Долгота	Кол-во бобров	Широта Долгота	Кол-во бобров	Широта Долгота	Кол-во бобров	Широта Долгота	Кол-во бобров	Широта Долгота	Кол-во бобров
		54°56'05'' 46°38'03''	2	54°56'05'' 46°38'03''	6			54°56'13'' 46°38'45''	6	54°56'04'' 46°38'02''	4	54°56'04'' 46°38'02''	1
54°55'50'' 46°37'34''	2	54°55'50'' 46°37'34''	2	54°55'50'' 46°37'34''	2	54°55'52'' 46°37'38''	4	54°55'52'' 46°37'38''	4	54°55'52'' 46°37'38''	4		
		54°55'35'' 46°36'41''	4	54°55'21'' 46°36'53''	1	54°55'21'' 46°36'54''	4	54°55'21'' 46°36'54''	4	54°55'21'' 46°36'54''	4	54°55'21'' 46°36'43''	2
				54°55'47'' 46°36'02''	1	54°55'35'' 46°36'41''	2	???		54°55'46'' 46°36'08''	2	54° 55' 45'' 46° 36' 25''	6
р. ОРЛИК													
55°01'02'' 46°52'45''	6	55°01'07'' 46°52'42''	8	55°01'07'' 46°52'42''	8	55°01'20'' 46°52'30''	6	55°01'20'' 46°52'30''	8	55°01'20'' 46°52'30''	6	55°01'20'' 46°52'30''	6
55°00'29'' 46°52'39''	4	55°00'29'' 46°52'38''	6	55°00'29'' 46°52'38''	8	55°00'58'' 46°52'46''	4	55°00'58'' 46°52'46''	8	55°00'58'' 46°52'46''	10	55°00'58'' 46°52'46''	10
54°59'54'' 46°52'22''	1	54°59'59'' 46°52'31''	6	54°59'59'' 46°52'31''	4	54°59'55'' 46°52'25''	8	55°00'03'' 46°52'34''	6	55°00'29'' 46°52'37''	8	55°00'29'' 46°52'37''	4
54°59'19'' 46°51'24''	4	54°59'42'' 46°52'03''	6	54°59'42'' 46°52'03''	4	54°59'18'' 46°51'22''	1	54°59'18'' 46°51'22''	8	54°59'20'' 46°51'35''	2	54°59'20'' 46°51'35''	1
												54° 59' 16'' 46° 51' 09''	4
54°58'28'' 46°49'15''	10	54°58'49'' 46°49'49''	6	54°58'54'' 46°50'19''	6	54°58'41'' 46°49'13''	6	54°58'13'' 46°49'08''	2	54°58'41'' 46°49'13''	6	54° 58' 42'' 46° 49' 14''	2
54°57'57'' 46°48'29''	2					54°57'57'' 46°48'23''	1					54° 58' 48'' 46° 49' 50''	1

Примечание: В одной строке приведены данные, касающиеся местообитания, предположительно, одной и той же семьи; ??? – предполагается, что в этот год учетчиками поселение случайно пропущено.

На р. Люля насчитывается 8 поселений, существующих не менее 10 лет, из них 7 в среднем течении. Все они относятся к категории сильных, лишь в некоторые годы учетчики (скорее всего, субъективно по неопытности) классифицируют их как слабые. Регистрация расположения поселения с помощью GPS-навигатора (табл. 4) показывает, что большая часть семей занимает один и тот же участок реки, незначительно перемещаясь вверх или вниз по течению. Еще 20 поселений существовали или существуют около 5 лет, среди них есть такие, которые бобры заселяют через несколько лет после того, как их покинули. Практически ежегодно от 4 до 7 особей пытаются заселить новое место, где живут в некоторых случаях всего один год.

На р. Орлик 5 стабильных поселений. Бобры из них расселяются на р. Люлю, иногда задерживаясь на год на Орлике, на котором практически нет больше мест для формирования сильных поселений.

Стабильные, существующие более 10 лет, как правило, сильные поселения существуют на пойменных озерах-старицах площадью более 3 га (рис. 4). На остальных, меньших старицах поселения возникают периодически, но, исчерпав пищевой ресурс, снова перестают существовать.

Заключение

Изменения общей численности бобров в ГПЗ «Присурский» и в его охранной зоне в первую очередь зависят от состояния популяции на р. Люля, основном водотоке территории, и на озерах поймы. Наименьшая общая численность 2010 и 2011 гг. – результат воздействия сильнейшей засухи летом 2010 г. и неблагоприятной зимовки в маловодье зимы 2010/2011 гг. Максимальные показатели численности в последние три года (2015–2017) – это результат наиболее полного использования бобрами ресурсов р. Люли и высокой водности озер – факторов, способствующих расселению и закреплению на новых территориях.

Несмотря на имеющиеся колебания численности бобров, можно говорить о стабильности их популяции на охраняемой территории Алатырского участка заповедника и его охранной зоны. Об этом свидетельствует достаточно постоянное количество поселений на ключевых участках территории: больших озерах и некоторых отрезках основных рек. Различие хода гидрологических процессов на старицах и на реках позволяет популяции с наименьшими потерями выходить из катастрофических ситуаций, как, например, сильнейшая засуха 2010 г. Наличие постоянных (существующих много лет) мощных бобровых поселений дает возможность в короткие сроки восстанавливать численность популяции после критических периодов.

Литература

Александров А.Н. Гидрологическая характеристика реки Люля (2013-2014 гг.) // Научные труды государственного природного заповедника «Присурский». Т. 29. Чебоксары-Атрат. 2014. С. 36–41.

Александров А.Н. Топонимия озер-стариц охранной зоны заповедника «Присурский» // Научные труды государственного природного заповедника «Присурский». Т. 30. Чебоксары. 2015. С. 140–145.

Александров А.Н., Глушенков О.В. Состояние популяции европейского бобра на Алатырском участке заповедника «Присурский» и в его охранной зоне (2008-2017 гг.) // Научные труды государственного природного заповедника «Присурский». Т. 32. Чебоксары-Атрат. 2017. С. 73–82.

Воронов Н.П. Полезные животные // Природа Чувашии и ее охрана. – Чебоксары, Чувашское книжное издательство, 1979. С. 116-130.

Карягин Ф.А. Современные гидроклиматические изменения в Чувашии. Книга 1. Чебоксары, 2007. 268 с.

Константинов А.В., Исаков Г.Н., Сергеев С.А., Суин М.В. Итоги осеннего учета бобровых поселений на территории Алатырского участка заповедника «Присурский» и его охранной зоне в 2008 году // Научные труды государственного природного заповедника «Присурский». Т. 21. Чебоксары-Атрат. 2009. С. 74–76

Кудряшов В.С. Методические указания по наземному учету бобра. М.: 1976. 25 с.

Методические указания учета речного бобра (составитель Лавров Л.С.). М.: Минсельхоз СССР. 1976.

Осмелкин Е.В., Димитриев А.В., Егоров Л.В., Балясный В.И., Синичкин Е.А., Федоров М.Н., Кочурова Н.А., Исаков Г.Н., Каракулова (Султанова) Н.Г.,

Панченко Н.Л., Алюшин И.В., Арзамасцев К.И., Рахматуллин М.М., Подшивалина В.Н. Заповедник «Присурский»: материалы к Государственному кадастру особо охраняемых природных территорий Российской Федерации. Монография. Чебоксары, 2013. 64 с.

Осмелкин Е.В., Суин М.В., Александров А.Н., Подшивалина В.Н., Морфометрические показатели ряда озер государственного природного заповедника «Присурский», его охранной зоны // Научные труды государственного природного заповедника «Присурский». Т. 27. Чебоксары-Атрат. 2012. С. 61–68.

Панченко В.А. Итоги учета бобров ГПЗ «Присурский» 1998 г. / Материалы съезда териологического общества при АН. Тезисы докладов 13–16 апреля 1999 г. М. 1999. С. 122.

Панченко В.А., Федорова Н.К., Терентьева А.В., Коноваленко А.В. Численность и биотопическое распределение речного бобра в Алатырском участке заповедника «Присурский» // Научные труды государственного природного заповедника «Присурский». Т. 10. Чебоксары-Атрат. 2002. С. 112–114.

Ступишин А. Б., Бабанов Ю. В., Гусева А. А. и др. Физико-географическое районирование Среднего Поволжья/ Ред. Ступишин А.Б. Казань, изд-во КГУ, 1964. 197 с.

Шилова Е.А., Сергеев С.А. Итоги учета поселений бобра в государственном природном заповеднике «Присурский» в 2004–2005 годах // Научные труды государственного природного заповедника «Присурский». Т. 14. Чебоксары-Атрат. 2006. С. 154–156.

THE NUMBER AND LOCATION OF THE BEAVER (*CASTOR FIBER*) IN PRISURSKI STATE NATURE RESERVE

O.V. Glushenkov

Prisurski Nature Reserve, prisurskij@mail.ru

The population of the river beaver in Prisurski Nature Reserve can be conditionally divided into two subpopulations: river, whose representatives settle along the watercourses and lake – settling is going along the floodplain oxbow lakes. By the number of settlements and population number, the river subpopulation slightly exceeds the lake subpopulation.

The main habitat of beavers is the Lyulya River and its three right tributaries. The length of the river Lulya is 58.3 km, the basin area is 377.25 km², in the middle and lower reaches (33 km) the river is included into the limits of the reserve and its buffer zone.

Right tributaries of the rivers Orlik, Charka, Sultanka – within the Specially Protected Natural Areas have a length of 11 km, 4.5 km and 3.7 km, respectively.

The Lyulya River has a narrow (width in the lower reaches is of 9.2-11.8 m) winding channel (coefficient of tortuosity is 1.75) with a calm flow of water (average channel slope is of 2.63 m / km). Almost all along the river flows through the mixed and small-leaved (birch, aspen) forests, the floodplain is narrow, in some places there is no floodplain at all (deep incision into the relief). The main breeds grow directly in the floodplain are alder black and gray, elm, rough, cherry, shrubby willow. The watercourses populated by the beavers include channels in the floodplain of the river Sura of the total length of about 10 km.

In the western part of the buffer zone, which includes the area of the floodplain of the Sura River, the main habitats of the beaver are floodplain oxbow lakes. Within the territory, about 300 water bodies with an area of more than 100 m² are located, 20 of them have an area of more than 3 hectares. Large and medium-sized lakes have a coastline length of about 70 km, with 63% of the length lying on a steep and forested shore, suitable for digging burrows. It is right in the oxbow lakes with the size of 3 hectares, with steep banks, where constant beaver settlements are observed. Beavers willingly settle in smaller lakes if they are flowing. Groups of such lakes became flowing, or formed as lake-like extensions when crossing the river Sura floodplain by small rivers, the first-order tributaries of Sura – Atratka (19 km), Abachka (11 km) and Charklikaya (6.8 km). The upper reaches of these rivers, beavers inhabit only in some years and the settlements here are unstable.

The lakes are mainly located among the elm-oak, black alder and willow forests, partly among flooded oak forests and meadows.

Beavers on the considered territory lived before its becoming a protected area. The modern population is the result of the reintroduction of beavers in 1963 from the Mari ASSR.

Since the organization of protection, the number of beaver settlements on the watercourses has increased by an average of almost 2 times from 22 to 40, and the number on average has increased 1.5 times from 100 to 150 individuals. Currently, the

number of settlements varies between 25–32, and the number – 120–200 individuals. A subpopulation of beavers in floodplain oxbow lakes in the buffer zone of the reserve is more stable, there are constantly about 30 settlements with an average number of beavers in them – 130 individuals.

The change in the total number of beavers in the protected area is a consequence of the imposition of processes occurring in the reservoirs of the Surskaya floodplain and watercourses. First of all, this depends on the state of the population on the Lyulya River and on the lakes of the floodplain. Despite certain fluctuations in the number of beavers, we can speak of the stability of their population in the territory of the Alatyrsky site of the reserve and its buffer zone. This is evidenced by a fairly constant number of settlements at key points of the territory: large lakes and some sections of major rivers. The difference in the flow of hydrological processes on the oxbow lakes and on the rivers allows the population to leave the catastrophic situations with the least losses, which was the strongest drought in 2010. The presence of permanent settlements with a high beaver number makes it possible to restore the population size after critical periods in a short time.

БОБРЫ (*CASTOR FIBER*) В НАЦИОНАЛЬНОМ ПАРКЕ «ЧАВАШ ВАРМАНЕ»

О.В. Глушенков

ФГБУ «Национальный парк «Чаваш вармане»,
npark@cbx.ru

Характеристика района исследований

Национальный парк «Чаваш вармане» образован в 1993 г., располагается в юго-восточной части Чувашской Республики в Шемуршинском районе. Общая площадь территории составляет 25200 га, протяженность с севера на юг 24 км, с востока на запад 17 км. Выделение охранной зоны только планируется в 2018 г.

Территория национального парка (НП) располагается в юго-западной части Засурского полесского района смешанных лесов в Центральной части Восточно-Европейской (Русской) равнины, в лесостепной провинции северной части Приволжской возвышенности. Засурский полесский район представляет собой холмистую равнину, сложенную нижнемеловыми и юрскими песчано-глинистыми отложениями, перекрытыми четвертичными песчаными отложениями зандрового типа. Максимальная высота рельефа – 221 м, минимальная – 85 м. Склоны водоразделов расчленены развитой овражно-балочной сетью. Преобладающие виды почв: дерново-подзолистые – 71,7%; серые лесные суглинистые почвы – 22,3% (Ступишин и др., 1964).

Средняя годовая температура воздуха – 3,5°C. Сумма активных температур (за период со средними суточными температурами выше 10 °C) – 2150–2160 градусов. Преобладающие ветры северо-западного, южного и юго-западного направлений. Годовая сумма осадков – 625–705 мм. Продолжительность вегетационного периода 153 дня. Глубина снежного покрова 40–60 см (Карягин, 2007).

Основу гидрологической сети НП составляют малые реки и ручьи бассейна средней реки Бездны, относящейся к Присурскому гидрологическому району. Пойменные озера- старицы и болота малочисленны и небольшие по площади.

Река Бездна, протяженностью 97,7 км, является правым притоком р. Сура и характеризуется следующими параметрами: площадь бассейна 1298,8 км², густота речной сети 0,43 км/км², уклон реки 1,3‰, падение реки около 100 м, меженный расход варьирует от 0,1 до 1,0 м³/с. Крупные притоки: р. Черная Бездна (34 км) с площадью водосбора 232,7 км², р. Абамза (27,5 км) с площадью водосбора 207,1 км², р. Агафонка (19,3 км) с площадью водосбора 115,9 км², р. Бичурга (13,5 км) с площадью водосбора 64,5 км², р. Хирла (15,7 км) с площадью водосбора 47,9 км², протекают по территории национального парка в своем среднем и нижнем течении (кроме Черной Бездны – только в нижнем течении) (Учет и использование..., 1967).

Покрытые лесом земли занимают 23680 га, 95,5% от общей площади и являются частью Присурского лесного массива на границе с лесостепью. Насаждения с преобладанием хвойных пород занимают площадь 11033 га, в т.ч.

сосны *Pinus silvestris* – 10710 га; мелколиственных пород – 12 196 га, в т.ч. – осины *Populus tremula* 3445 га. Нелесные земли представлены сенокосами, пастбищами и болотами и занимают 1115 га (6,3%) (Елисеев, Тихонов 2002).

Флора НП насчитывает 744 вида высших сосудистых растений. В фауне парка выявлено 1698 видов насекомых, 240 видов паукообразных, 184 вида птиц, 10 видов земноводных, 5 видов пресмыкающихся, 19 видов рыб, 40 видов млекопитающих. Крупные хищные млекопитающие: волк *Canis lupus*, рысь *Lynx lynx* очень малочисленны, медведь *Ursus arctos* присутствует единично, отмечается не каждый год.

Характеристика бобрового населения

Методы учета бобров и оценки их средообразующей деятельности

Работы проводились в соответствии с методикой для изучения численности речного бобра, разработанной в Окском заповеднике (Кудряшов, 1976). Учет осуществлялся относительно однородной и постоянной группой учетчиков: государственные инспекторы под руководством (в разные годы) С.С. Ильина, А.А. Яковлева; Н.Ю. Татарских, О.В. Глушенкова, в 2007 и 2009 гг. в учетах приняли участие волонтеры из Дружины охраны природы ВУЗов г. Чебоксары.

Первый полномасштабный учет бобровых поселений проведен в 2007 г. лишь через 12 лет после образования национального парка. С тех пор осуществляется постоянно на всех водотоках охраняемой территории. Материалы учтов 2007 и 2009 гг. опубликованы (Ильин и др., 2008; 2010).

История заселения

Реинтродукция бобров в Чувашию на территорию, ставшую впоследствии национальным парком, была осуществлена в 1963 г. из Марийской АССР – 36 особей были выпущены в реки Текинка и Абамза Шемуршинского р-на (Воронов, 1979). К моменту организации национального парка на выбранной территории бобры обитали на всех основных водотоках, но учетные данные на тот период отсутствуют.

Местообитания

Основными местами обитания бобров являются пять притоков р. Бездна (протяженность в пределах парка 35, 3 км) в ее среднем течении, левых: р. Бичурга (8,4 км) и Черная Бездна (6,6 км); правых: р. Абамза (15,9 км), р. Хирла (13,5), р. Агафонка (9,7 км). В некоторые годы бобрами заселяются ручьи – притоки второго порядка.

Река Бездна относится к типу рек с резко выраженным весенним половодьем (70% стока), устойчивой зимней (8%) и летней меженью (22%) с устойчивым ледяным покровом. Средняя дата установления ледостава – 20 ноября, средняя продолжительность – 134 дня, толщина льда – 30–50 см. Начало половодья обычно наблюдается в начале апреля, реже в конце марта, продолжительность – 30–40 дней (Карягин, 2007). В среднем течении имеет узкое, сильно варьирующее по ширине (5,0–15,0 м), извилистое, неглубокое (в среднем 0,4–0,5 м, в омутах достигает 1,5–2,0 м) русло, со спокойным течением воды (средняя скорость у поверхности 0,35 м/с). Глубина вреза русла реки 4–5 м, дно песчаное, местами илистое. Берега преимущественно облесены. Прибрежная древесно-кустарниковая растительность представлена ольхой черной

Alnus glutinosa и ивой белой *Salix alba*, в пойме Бездны преобладают ельники липовые, в пойме притоков – ольшаники (Шевурталов и др., 2010).

Распределение бобровых поселений на водотоках НП «Чаваш вармане» в разные годы показано на рисунках 1–3.

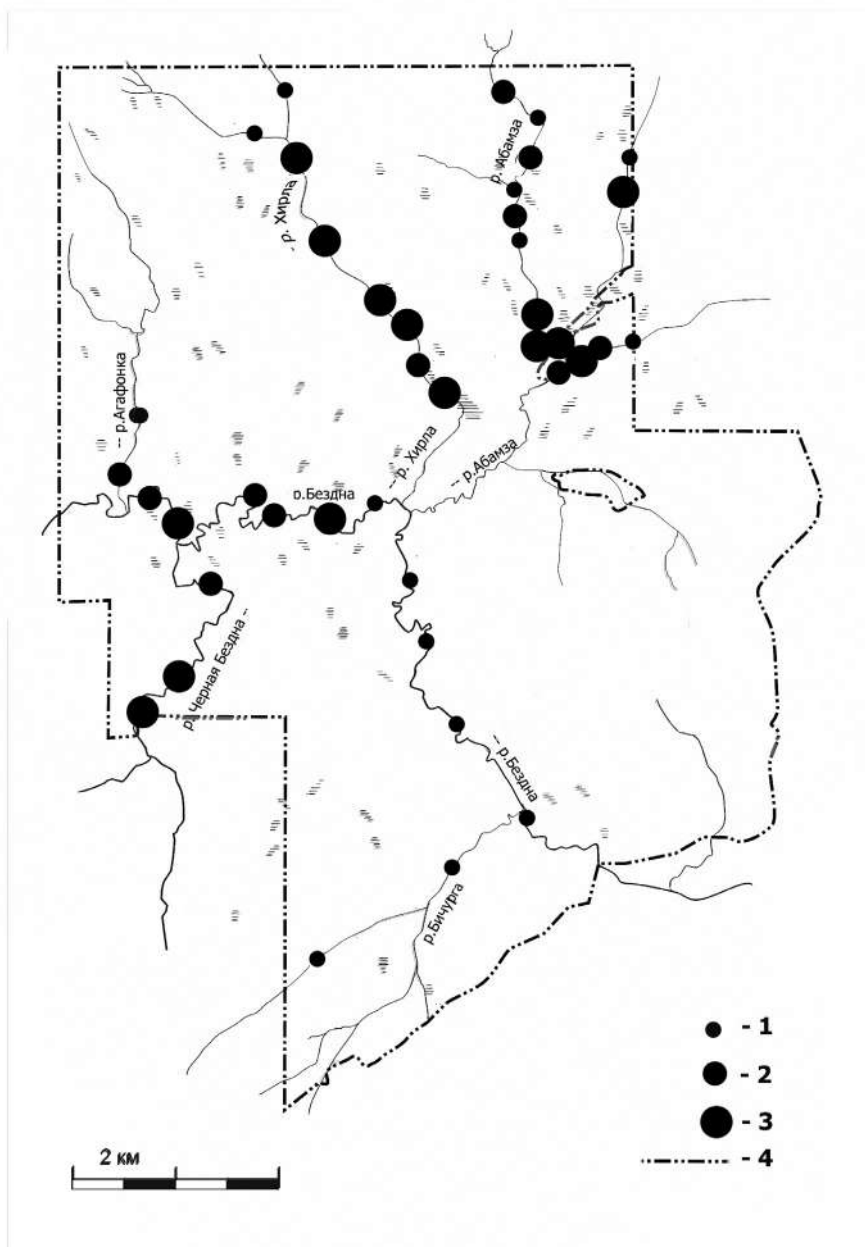


Рис. 1. Распределение бобровых поселений в НП «Чаваш вармане» на 2009 г. 1 – слабые поселения; 2 – средние поселения; 3 – сильные поселения; 4 – границы парка.

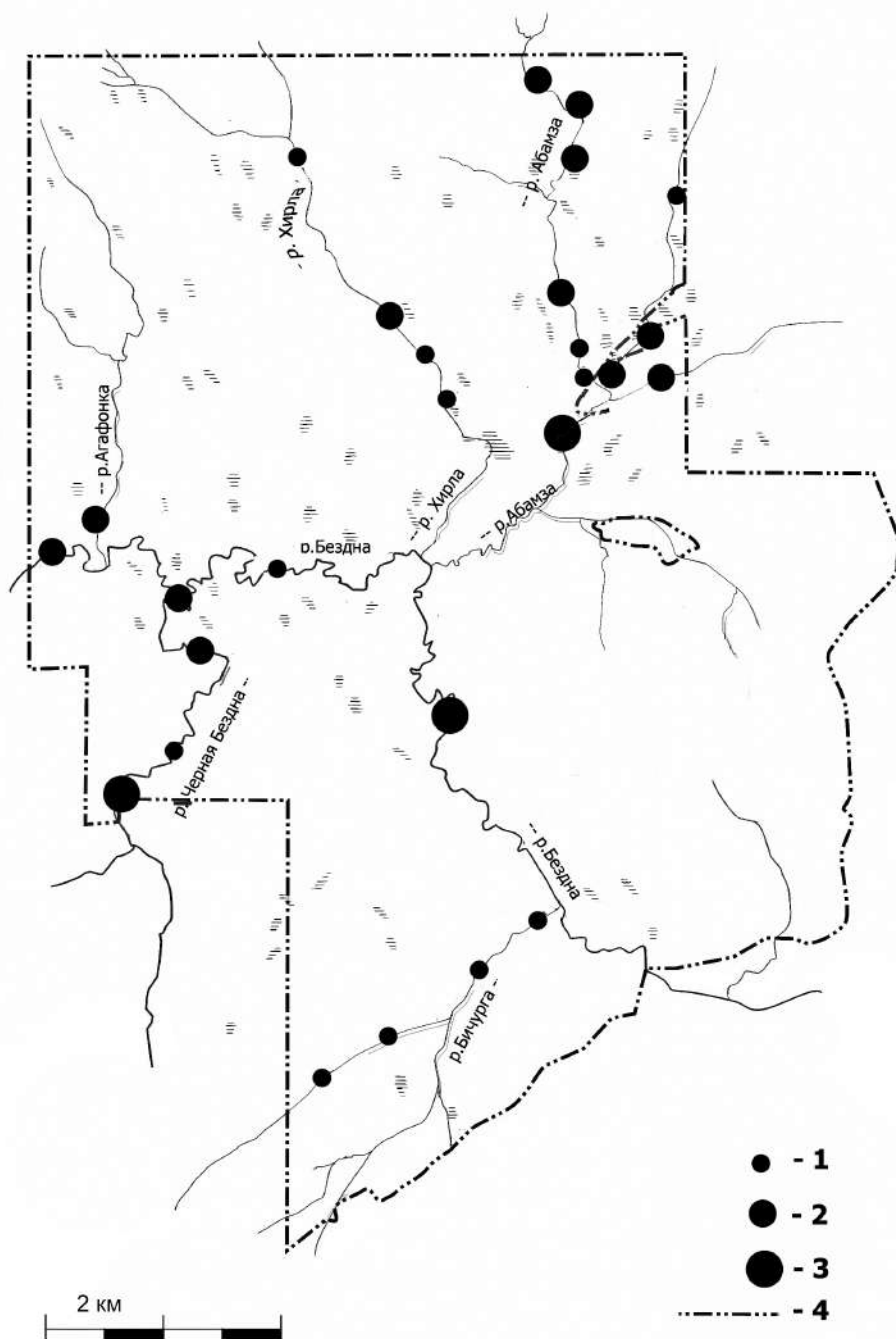


Рис. 2. Распределение бобровых поселений в НП «Чаваш вармане» на 2011 г. (после засухи). Обозначения, как на рис. 1.

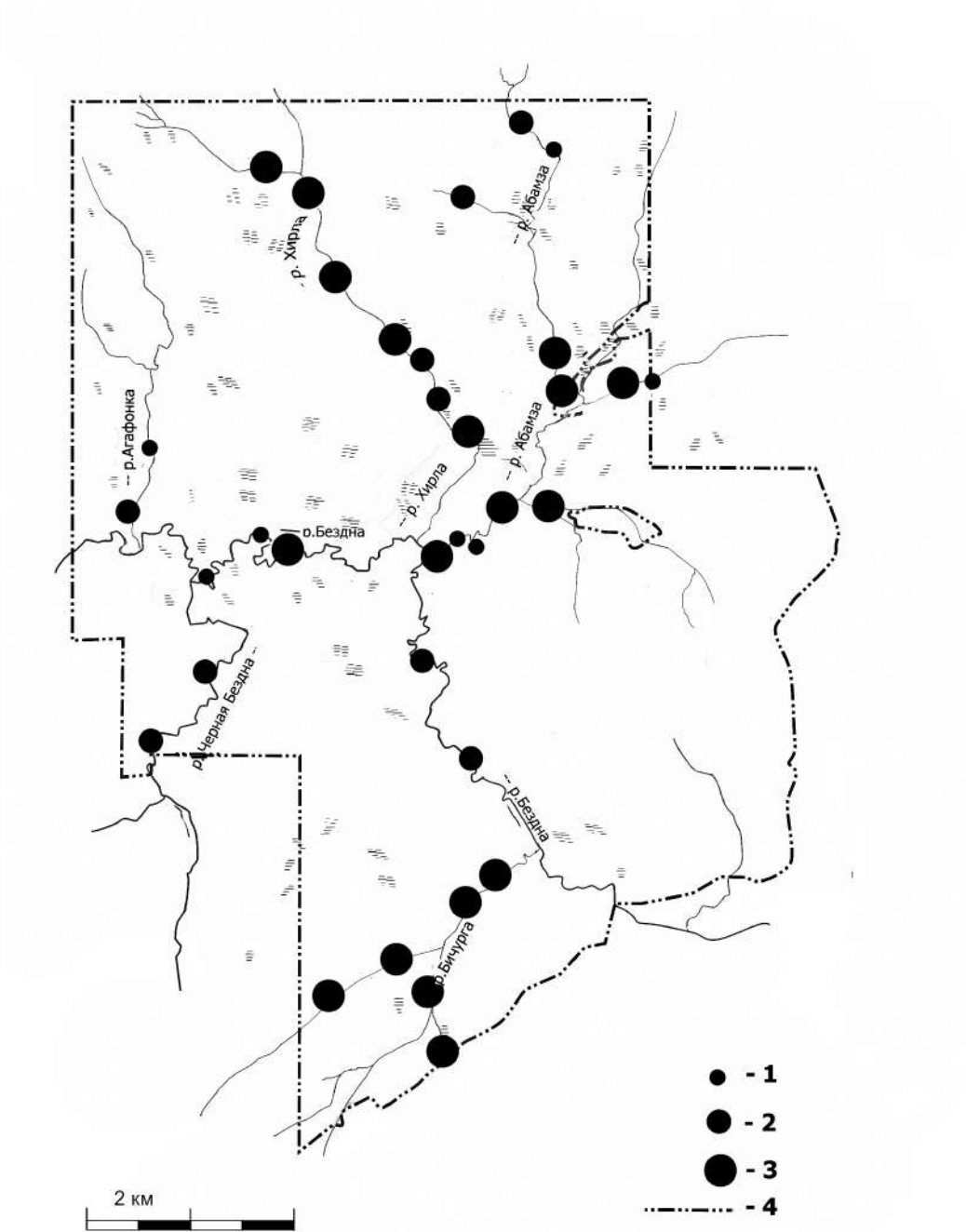


Рис. 3. Распределение бобровых поселений в НП «Чаваш вармане» на 2017 г. Обозначения, как на рис. 1.

Динамика численности

Изменения численности бобров на водотоках НП за последние 11 лет показаны в таблице 1, по конкретным водотокам – в таблице 2. Самым заселенным в системе водотоков НП является р. Абамза с притоками. На ней расположена треть всех поселений бобра и ее население составляет треть численности бобра в национальном парке. Плотность расположения поселений по водотоку в пределах парка самая высокая – 0,6 поселений на км (в среднем по годам). Наименьшая численность бобров в них наблюдалась на этой реке в год засухи (2010) и на следующий год после нее (2011), после чего восстановилась и постепенно превысила показатели до засухи. В последние годы численность растет. Такая же высокая плотность расположения поселений наблюдается на левом притоке Черная Бездна.

Таблица 1.

Результаты учетов численности бобра на водотоках национального парка.

Год	Всего поселений-во поселений	Мощность поселения			Число особей
		сильное	среднее	слабое	
2007	29	10	7	12	93–139
2008	29	9	8	12	90–136
2009	33	14	9	10	121–177
2010	23	14	4	5	101–142
2011	25	9	8	8	86–128
2012	28	15	10	3	123–176
2013	32	12	11	9	114–169
2014	25	12	6	7	97–140
2015	26	17	6	3	123–172
2016	29	8	14	7	113–167
2017	30	16	9	5	129–185

Таблица 2.

Результаты учетов численности бобра по водотокам.

Год	Всего поселений	Мощность поселения			Плотность расположения (поселений на 1 км)	Число особей
		сильное	среднее	слабое		
р. Бездна (35,5 км)						
2007	7	1	1	5	0,20	14–23
2008	6	0	1	5	0,17	8–15
2009	10	2	3	5	0,28	26–41

Продолжение табл. 2

Год	Всего поселений	Мощность поселения			Плотность расположения (поселений на 1 км)	Число особей
		сильное	среднее	слабое		
2011	4	1	2	1	0,11	13–20
2012	5	1	2	2	0,14	14–22
2013	8	0	2	6	0,23	12–22
2014	4	2	0	2	0,11	14–20
2015	2	2	0	2	0,11	14–20
2016	5	1	1	3	0,14	12–19
2017	4	1	2	1	0,11	13–20
р. Абамза (15,9 км)						
2007	9	4	4	1	0,57	37–54
2008	9	4	3	2	0,57	35–51
2009	9	5	2	2	0,57	38–54
2010	6	2	0	4	0,38	16–24
2011	7	3	2	2	0,44	26–38
2012	11	6	4	1	0,69	49–70
2013	11	5	4	2	0,69	44–64
2014	10	5	3	2	0,69	41–59
2015	9	4	4	1	0,57	37–54
2016	11	5	4	2	0,69	44–64
2017	13	7	3	3	0,82	54–77
р. Хирла (13,5 км)						
2007	6	4	0	2	0,44	26–36
2008	6	3	3	0	0,44	27–39
2009	9	5	3	1	0,67	40–57
2010	4	3	1	0	0,30	21–29
2011	4	3	1	0	0,30	21–29
2012	5	3	2	0	0,37	24–34
2013	5	3	2	0	0,37	24–34
2014	6	2	1	3	0,44	18–27
2015	5	3	2	0	0,37	24–34
2016	8	3	3	2	0,59	29–43
2017	8	5	2	1	0,59	36–50
р. Черная Бездна (6,6 км)						
2007	5	1	0	4	0,76	10–16
2008	5	1	0	4	0,76	10–16
2009	3	2	1	0	0,45	15–21
2010	3	3	0	0	0,45	18–24
2011	6	2	3	1	0,91	22–33
2012	4	3	1	0	0,61	21–29

Продолжение табл. 2

Год	Всего поселений	Мощность поселения			Плотность расположения поселений (на 1 км)	Число особей
		сильное	среднее	слабое		
2014	3	2	1	0	0,45	15–21
2015	3	3	0	0	0,45	18–24
2016	3	1	2	0	0,45	12–18
2017	3	0	2	1	0,45	7–12
р. Бичурга (8,4 км)						
2007	2	0	2	0	0,24	6–10
2008	3	1	1	1	0,36	10–15
2009	2	0	0	2	0,24	2–4
2010	2	2	0	0	0,24	12–16
2011	4	0	0	4	0,48	4–8
2012	3	2	1	0	0,36	15–21
2013	2	1	1	0	0,24	9–13
2014	2	1	1	0	0,24	9–13
2015	5	5	0	0	0,60	30–40
2016	4	2	1	1	0,48	16–23
2017	3	3	0	0	0,36	18–24

Следующим по значимости местообитанием для бобров является река Хирла – плотность расположения поселений 0,44 поселения/ км. В настоящее время четверть всех поселений располагается на ней, и это преимущественно крупные поселения, количество обитающих бобров второе по численности в районе исследований.

Не намного меньше плотность расположения поселений еще на одном не-большом притоке – Бичурге – 0,34 поселения/км. В последние три года на ней наблюдается усиление поселений и расселение бобров по ее притокам.

Основная река парка – Бездна, наименее заселена бобрами. Вероятной причиной малого числа бобровых поселений на ней можно считать большую глубину вреза русла, при малом количестве мест пойменных расширений, и, соответственно, труднодоступность и бедность кормовых ресурсов на крутых высоких берегах. Река используется бобрами, в основном в качестве транзитного пути расселения в новые места обитания по притокам.

Менее всего используются ресурсы р. Агафонка, правого притока Бездны, где количество поселений во все годы не превышает двух.

Литература

Воронов Н.П. Полезные животные // Природа Чувашии и ее охрана. – Чебоксары, Чувашское книжное издательство, 1979. С. 116–130.

Елисеев В.И., Тихонов В.П. Краткая характеристика национального парка «Чаваш вармане» // Научные труды национального парка «Чаваш вармане». Т.1., Чебоксары-Шемурша, 2002. С. 4–9.

Ильин С.С., Суин М.В., Хмельников А.В., Яковлев А.А. Изучение поселений бобра в национальном парке «Чаваш вармане» // Научные труды национального парка «Чаваш вармане». Т. 2., Чебоксары, 2008. С. 57–60.

Ильин С.С., Сергеев С.А., Яковлев А.А. Распространение бобра (*Castor fiber*) в национальном парке «Чаваш вармане» // Научные труды национального парка «Чаваш вармане». Т. 3., Чебоксары, 2010. С. 131–133.

Карягин Ф.А. Современные гидроклиматические изменения в Чувашии. Книга 1. Чебоксары, 2007. 268 с.

Материалы по длинам и площадям водосборных бассейнов малых рек ЧАССР // Учет и использование водных ресурсов Чувашской АССР. Казань, 1967. 232 с.

Ступишин А. Б., Бабанов Ю. В., Гусева А. А. и др. Физико-географическое районирование Среднего Поволжья/ Ред. Ступишин А.Б. Казань, изд-во КГУ, 1964.197 с.

Шеверталов С.С., Глушенков О.В., Яковлев А.А. Изучение водного режима малых рек национального парка «Чаваш вармане» // Научные труды национального парка «Чаваш вармане». Т.3., Чебоксары, 2010. С. 19–28.

THE BEAVERS (*CASTOR FIBER*) IN CHAVASH VARMANE NATIONAL PARK

O.V. Glushenkov

Chavash Varmane National Park, npark@cbx.ru

The main habitat of beavers in Chavash Varmane National Park is the Bezdna River in its middle, partly in upper reaches – the extent within the park is 35.3 km, and its five main tributaries, left: the Bichurga and Chernaya Bezdna rivers; right: the Abamza, Hirla and Agafonka rivers – within the limits of the park and its protection zone, the lengths are 8.4, 6.6, 15.9, 13.5 and 9.7 km respectively. In some years the streams are populated by beavers – tributaries of the second order. The river Bezdna is a type of rivers with an expressed spring flood (70% runoff), a stable winter (8%) and a summer low water (22%), with a stable ice cover. In the middle course, there is a narrow, highly variable in width (5.0–15.0 m) meandering, shallow (on average 0.4–0.5 m, in deep end reaches 1.5–2.0 m) bed, with calm flow (the average velocity at the surface is 0.35 m/s).

The depth of the river bed is 4–5 m, the bottom is sandy and in places it is muddy. The banks are mostly afforested. Coastal tree and shrub vegetation is represented by black alder and white willow, in the flood plain of the Bezdna, spruce forests with linden predominate, in the floodplain of the tributaries – alders. On the territory of the park, the number of settlements varies between 25–32, the number is 90–180 individuals.

The river Abamsa with tributaries is the most populated in the system of waterways of the national park. The third part of all beaver settlements is located on it, and its population is the one third of the number of beavers in the national park. The density of distribution of settlements along the watercourse is the highest – on average of 0.6 settlements per km. The smallest number was observed on this river in the drought of 2010 and the following year after it, the numbers recovered and gradually exceeded the indicators before the drought. In recent years, the number is growing. The same high density of distribution of settlements with a high abundance in them is observed on the small left tributary of the Chernaya Bezdna.

The next most important habitat for beavers is the Hirla River, the density of distribution is 0.44 settlements per km. Currently, a quarter of all settlements are located on it and this is mainly large settlements, the number of inhabiting beavers is second in number.

Slightly less distribution density is in another small tributary – the river Bichurga – 0.34 settlements per km. In the past three years, there has been an increase in settlements and the resettlement of beavers along its tributaries.

The main river of the park – the Bezdna, has the lowest density of distribution of settlements along the watercourse. But due to the large extension within the national park before the drought it was the second most important for beavers by the number of settlements. In a drought, it became a place of salvation for families from intermittent drying up tributaries and settled singles. In the past four years, it is used by the beavers a little, mainly for pre-settlement.

НАСЕЛЕНИЕ БОБРОВ ХОПЕРСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Н.Ф. Марченко

Хоперский государственный природный заповедник,
natmarchenko@yandex.ru

Географическое положение заповедника

Хоперский государственный природный заповедник находится в юго-восточной части Окско-Донской низменности в Вороно-Хопёрском геоморфологическом районе (Гончарова, 1976). Он занимает часть долины р. Хопёр протяжённостью 52,75 км, располагаясь в среднем течении реки, где долина на участке между гг. Борисоглебск и Новохоперск образует большую асимметричную излучину с выпуклостью к северо-западу. По современному административному делению он лежит на востоке Воронежской области на территории Новохоперского, Поворинского и Грибановского районов (50° 42' с.ш.; 42° 00' в.д.). Общая площадь 16178 га.

Особенности территории

Территорию заповедника можно разделить на три участка с характерными особенностями рельефа и геологической историей (Кадастровые сведения..., 2016).

1. Правый коренной берег р. Хопра – моренная равнина, с преобладанием пологоволнистых форм рельефа, занимает около 16% от площади заповедника, превышает уровень Хопра на 35–45 м. На пологоволнистой основной поверхности и склонах в заповеднике распространены нагорные дубравы; в верхних, прибрежных и средних частях склонов леса чередуются с остепненными полянами по выпуклым частям склонов, луговинами более мезофитного состава по вогнутым участкам, иногда с признаками засоления.

2. Основная часть заповедника занимает песчано-гривистую пойму Хопра. Ширина поймы изменяется от 1,5 до 6–9 км. По возрастным изменениям субстрата, фиксируемых растительностью, в заповеднике выделены формации урочищ молодой, зрелой и старой поймы, соответствующие её нижней, средней и верхней ступеням. Молодая пойма образует сегменты внутри меандр действующего русла, береговые валы вдоль участков спрямленных участков реки. Зрелая пойма представлена сочетанием отделившихся от русла в разное время и включённых в общую поверхность поймы сегментов, окаймлённых старицами; она перемыта в местах активного действия полых вод (омоложение). Поверхность старой поймы выровнена, контуры сегментов едва различимы. В пойме почвообразовательные, паводковые и др. процессы очень динамичны. В направлении от молодой к старой пойме меняются свойства субстрата, условия увлажнения, почвообразовательные процессы развиваются в сторону оглеения, засоления, местами – заболачивания, хотя на участках омоложения эти процессы принимают обратное направление (Егорова, 1997; 1999).

3. Надпойменная терраса с усложнённым эоловыми процессами рельефом занимает 10% площади заповедника. Она имеет два уровня: низкий – до 7 м и высокий – до 10 м; вторая надпойменная терраса – до 15–20 м над уров-

нем Хопра сложена песками и супесями. На основной дюнно-волнистой или выровненной поверхности распространены посадки сосны разного возраста, местами сохранились участки песчаных степей с ковылем днепровским, тимофеевкой, житняком гребенчатым, подмаренником русским. Склоны покрыты сосновыми насаждениями или естественными древостоями из дуба, липы, вяза. Местами обрывающиеся к руслу склоны почти лишены растительности.

Гидрологический режим. Река Хопер – главная водная артерия заповедника, самый крупный по площади водосбора левый проток реки Дон. Русло Хопра очень извилистое и образует множество излучин, затонов и стариц. Река Хопёр относится к рекам с восточно-европейским типом питания, характеризующимся высоким весенним половодьем, не всегда выраженным осенним максимумом и низкими летней и зимней меженьями. Для Хопра характерно преобладание снегового питания, определяющего половодье с величиной стока в среднем 2,44 км³. Общая длина реки 1008 км, общая площадь водосбора 61120 км². Площадь водосбора для водомерного поста у г. Новохоперска – 34800 км².

Ширина русла в межень 60–100 м, глубина от 0,3–0,5 м на перекатах и до 10 м на плесах. В вершинах большинства излучин, развивающихся со средне-многолетней скоростью 2–4 м, прослеживаются сукцессионные ряды развития элементов пойменного ландшафта.

В пределах заповедника в Хопер впадают 2 притока: речки Карачан и Калмычок. В целом, площадь акватории заповедника составляет 971 га (или 6%). Водный режим Хопра определяет главные особенности охраняемых пойменных экосистем – сочетание высокой продуктивности, высокого биоразнообразия и высоких скоростей природных процессов, а также особенности фенологического развития. Главная особенность гидрологического режима заповедника – это половодье, затопляющее 80% территории.

По данным метеостанции заповедника среднесезонные даты начала половодья на его территории 23 марта, окончания – 3 июня. Продолжительность паводка в среднем составляет 73 дня при колебаниях от 41 до 112 дня. Абсолютная амплитуда изменений уровня воды в центре заповедника в среднем составляет 5,7 м, а в отдельные годы достигает 9,5 м (1942 г.), среднегодовой расход реки – 132 м³/сек. Расходы летней межени, за счет сильного испарения в жаркие летние месяцы, обычно ниже, чем зимой (Кумани, 1987).

В пределах территории Хопёрского заповедника, имеется около 400 пойменных водоемов, которые занимают примерно 6% площади заповедника. Чаще это старицы Хопра, вытянутые параллельно руслу реки или петлеобразной формы, реже – озера эрозионного происхождения. Площадь подавляющего большинства водоемов – от 0,001 до 0,01 км². Около 40 озер – от 0,01 до 0,05 км², 17 – от 0,05 до 0,1 км², 10 – более 0,1 км² (Печенюк, 2005).

Глубина большинства озер – около 5 м, в 12 озерах – 7–9 м (Кумани, 1985). В пойме Хопра имеются также большие округлые озера, питающиеся преимущественно за счет паводковых вод. Эти озера, как правило, мелководные, от 0,5 до 1,5 м, с заболоченными берегами и топким дном. В притеррасной части поймы озера образовались из стариц Хопра при последующем размыве павод-

ком подножий террасы. Обычно они довольно глубокие (до 9 м), с пологими песчаными берегами в верхней части и обрывистыми – в нижней, там, где они постоянно подмываются полыми водами (Печенюк, 2005а).

Климат

Климатические условия заповедника занимают промежуточное положение между климатом Центрально-Черноземного региона (правобережье Хопра) и Среднего Поволжья (левобережье). Фенологические явления и процессы, за которыми проводятся наблюдения на территории собственно заповедника, формируются на границе этих двух климатических районов, при смягчающем влиянии лесной поймы Хопра.

Преобладают юго-восточные ветры, которые несут понижение температур зимой, а летом – периодические засухи. Смягчается острота континентальности климата северо-западными и западными ветрами, приносящими повышенную влажность и осадки.

Среднегодовая температура воздуха $+6,0^{\circ}$, января $-9,2^{\circ}\text{C}$, июля $+20,7^{\circ}\text{C}$. Абсолютный минимум составляет $-31,6^{\circ}\text{C}$; абсолютный максимум – $+35,7^{\circ}\text{C}$. Годовая сумма осадков 545,4 мм. Больше всего осадков выпадает в июле, ноябре, меньше всего – в феврале, марте, апреле. Продолжительность безморозного периода – 197 дней. Снежный покров устанавливается в начале декабря и держится до конца марта (Бирюков, 2001).

Почвы

По правому нагорному берегу Хопра преобладают глинистые и суглинистые мощные и тучные черноземы с пятнами серых лесных оподзоленных почв, в лесостепной части левого берега – песчаные и обыкновенные черноземы, но встречаются и солончаковые участки (остаточно-солончаковые солонцы). Почвы в пределах поймы представлены пойменными дерново-лесными, пойменными серыми и темно-серыми, пойменными лугово-лесными почвами.

Специфической особенностью пойм, влияющей на произрастание растений, является неглубокое (2–3 м) залегание грунтовых вод. В последнее время отмечается процесс засоления почв и грунтовых вод как следствие антропогенного уменьшения паводковой составляющей стока Хопра (Свиридова, 1976; 1976а).

Растительность

Хоперский заповедник находится на границе лесостепной и степной зон. По характеру растительности территория принадлежит к Среднерусской (Верхнедонской) подпровинции Восточноевропейской лесостепной провинции. На территории заповедника преобладают, в основном, леса: в пойме Хопра и на высоком правобережье – естественные лиственные леса, а на надпойменной террасе – сосновые культуры различного возраста на месте бывшей здесь прежде песчаной степи. Травяные фитоценозы составляют лишь около 4% всей территории заповедника.

Согласно данным лесоустройства 1980 г. (Проект ..., 1982), покрытая лесной растительностью площадь составляет 81,7%. Основные площади занимают: дуб черешчатый *Quercus robur*, ольха черная *Alnus glutinosa* и осина *Populus tremula*. Преобладают древостои II класса бонитета, что характерно для пой-

менных дубрав. Насаждения представлены в основном среднеполнотными древостоями (0,5–0,7) – 64,4%; высокополнотные древостои (0,8–1,0) составляют 28%; низкополнотные – 7,6%.

Дубравы Хоперского заповедника занимают свыше 46% всей покрытой лесом площади. Почти все они (98%) порослевого происхождения и имеют возраст 80–100 лет. Многие деревья достигают 35 м высоты при диаметре ствола 80–90 см, а стволы некоторых дубов имеют диаметр более метра. В дубравах растут ясень обыкновенный *Fraxinus excelsior*, клен остролистный *Acer platanoides*, липа мелколистная *Tilia cordata*, вяз шершавый *Ulmus glabra*, осина.

В подлеске нагорных дубрав лещина обыкновенная *Corylus avellana*, клены полевой и татарский *Acer campêtre*, *A. tataricum*, бересклет бородавчатый *Euonymus verrucosus*, жёстер слабительный *Rhamnus cathartica*. Травяной ярус здесь формирует осока волосистая *Carex pilosa*, которой сопутствуют сочевичник весенний *Orobanchis vermiculata*, копытень европейский *Asarum europaeum*, медуница неясная *Pulmonaria obscura*, купена многоцветковая *Polygonatum multiflorum*, сныть обыкновенная *Aegopodium podagraria*. Весной здесь в массе цветут хохлатки, пролеска сибирская *Scilla siberica*, гусиные луки.

В пойменных дубравах наиболее обильны крушина ломкая *Frangula alnus*, жёстер слабительный, черемуха обыкновенная *Prunus padus*, бересклет европейский *E. europaeus*, шиповник майский *Rosa majalis*, калина *Viburnum opulus*, свидина кроваво-красная *Swida sanguinea*. Для травяного покрова пойменных дубрав характерен ландыш *Convallaria majalis*, широко распространены ежевика *Rubus caesius*, кирказон обыкновенный *Aristolochia clematitis*, лабазник *Filipendula ulmaria*, кострец безостый *Bromus inermis*, местами основной фон создают крапивы *Urtica dioica* и *U. kioviensis*, будра плющевидная *Glechoma hederacea* или сныть *A. podagraria*.

В подлеске разреженных дубрав надпойменной террасы встречаются терн *Prunus spinosa*, яблоня дикая *Malus sylvestris*, ракитник русский *Chamaecytisus ruthenicus*. В травостое господствуют мятлик дубравный *Poa nemoralis*, ежа сборная *Dactylis glomerata* с примесью ширококострава и орляка *Pteridium aquilinum*, а на повышенных участках – мятлик узколистный *P. angustifolia*, кострец безостый *B. inermis*, осока ранняя *C. praecox*, осока приземистая *C. supina* и светолюбивые двудольные – ластовень лекарственный *Vincetoxicum hirundinaria*, клевер альпийский *Trifolium alpestre* и др.

Замечательны черноольховые леса заповедника, занимающие 15,4% лесопокрытой площади. Растут они на богатых свежих иловато-торфянисто-глеевых почвах с избыточным увлажнением, местами заболоченных. Их возраст достигает 80–100 лет – такие старые ольховые леса очень редки. Напочвенный покров образуют камыш, осоки, лабазник, разнообразные папоротники. Только в ольшаниках произрастают виды, отсутствующие в других растительных сообществах поймы Хопра: кочедыжник женский *Athyrium filix-femina*, щитовник гребенчатый *Dryopteris cristata*, страусник обыкновенный *Matteuccia struthiopteris*, белокрыльник болотный *Calla palustris*, вахта трёхлистная *Menyanthes trifoliata* (Цвелев, 1986; 1988).

Обычны в заповеднике осинники (11,2%), хотя площадь их сокращается – осинные леса сменяются дубовыми, и такая смена пород естественна. Уже в возрасте

60 – 70 лет осины почти сплошь поражены сердцевинной гнилью и выпадают из древостоя при буреломах и ветровалах.

В пойме Хопра есть небольшие насаждения тополя белого *Populus alba*, всего свыше 200 га. Белый тополь достигает высоты 35–40 м, диаметр отдельных деревьев – около метра, причем деревья здоровые, не пораженные ни вредителями, ни стволовой гнилью. Несмотря на длительное затопление, частые засухи, воздействие диких копытных и другие неблагоприятные условия, тополь в заповеднике хорошо размножается семенами, порослью и корневыми отпрысками, и площадь белотопольников, составлявшая в 1940 г. менее 50 га, увеличилась в следующие годы почти в 4 раза.

Немного в заповеднике и тополя черного *P. nigra*, растущего в основном по левобережью Хопра. Насаждения с преобладанием древовидной ивы белой *Salix alba* занимают более 500 га, за период существования заповедника площадь их значительно возросла. В нагорных дубравах правого берега Хопра встречаются участки леса с преобладанием ясеня обыкновенного *F. excelsior*. Ясневых лесов в заповеднике около 600 га.

В заповеднике вдвое сократилась площадь ильмовых насаждений (около 200 га). С 1957 г. началось их усыхание, вызванное голландской болезнью. Очень немного березняков, которые в естественном состоянии растут только в самой северо-восточной его части. Также невелики по площади и участки липняков.

Естественных хвойных лесов в Хоперском заповеднике нет. Культуры сосны, некоторым участкам которых более 100 лет, созданы на песчаных почвах надпойменной террасы из сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* с включениями *P. nigra* и *P. pallasiana* различного возраста. Сохранилось немного степных участков с преобладанием ковыльной растительности.

Окружающая заповедник территория – сельскохозяйственные поля, где встречаются в разбросанном виде элементы нарушенного естественного ландшафта – поймы малых рек, притоков Хопра; степные озера, показывающие следы русла праХопра; колковые леса, представляющие терминальную стадию экологической сукцессии степного озера; островная дубрава, останец более крупного в прошлом лесного массива (Печенюк, 1999).

Позвоночные животные

Ихтиофауна заповедника представлена 40 видами рыб и круглоротых. В Хопре встречаются украинская минога *Eudontomyzon mariae*, стерлядь *Acipenser ruthenus*, налим *Lota lota*, сом *Silurus glanis*, лещ *Abramis brama*, судак *Stizostedion lucioperca*, жерех *Aspius aspius*, чехонь *Pelecus cultratus* и др. (Гладких, 2015; 2016).

В заповеднике отмечено 9 видов земноводных и 9 видов пресмыкающихся. К числу наиболее многочисленных видов следует отнести краснобрюхую жерлянку *Bombina bombina*, обыкновенную чесночницу *Pelobates fuscus*, озерную *Rana ridibunda*, прудовую *R. lessonae* и остромордую *R. arvalis* лягушек, болотную черепаху *Emys orbicularis*, ящерицу прыткую *Lacerta agilis*, гадюку Никольского *Vipera nikolskii* (Гончаров, 1976; Лада и др., 2012). Современный список птиц заповедника содержит 226 видов, среди которых 79% гнездящиеся, 11% встречающихся во время весеннего и осеннего пролетов, 3% зимующие и 6%

зимующих (Золотарев, 1997, 1999, 2001).

На момент организации заповедника в 1935 г. на его территории насчитывалось 39 видов млекопитающих (Измайлов, 1953). За прошедшие 60 лет видовое богатство увеличилось, во-первых, за счет видов, искусственно введенных в охраняемые биоценозы – пятнистого оленя *Cervus nippon*, зубра *Bison bonasus*; во-вторых, видов, самостоятельно внедрившихся при расширении своего ареала, – лося *Alces alces*, кабана *Sus scrofa*, ондатры *Ondatra zibethicus*, благородного оленя *C. elaphus*, или возрастании численности косули *Capreolus capreolus*. В-третьих, были выявлены виды, которые ранее не были найдены на территории заповедника из-за низкой численности или скрытного образа жизни, – малая белозубка *Crocidura suaveolens*, белобрюхая белозубка *Cr. leucodon*. Два вида, ранее включенных в список, в настоящее время в заповеднике отсутствуют – зубр *B. bonasus*, бурый медведь *Ursus arctos*. Таким образом, в настоящее время фауна млекопитающих заповедника включает 46 видов (Марченко, 2012; 2012а; 2013; 2014; 2016).

Материал и методы учета бобров

Учеты численности бобра на территории Хоперского заповедника проводятся ежегодно, начиная с момента выпуска. До 1941 г. имеется лишь оценка общей численности. С 1942 по 1945 гг. приводятся данные по числу поселений. В начале 50-х гг. введен эколого-статистический метод учета В.С. Пояркова, который впоследствии был дополнен Ю.В. Дьяковым. Этот метод предусматривает сплошной подсчет и классификацию по возможности всех следов деятельности бобров в каждом из поселений, с последующим определением на их основе числа зверей (Дьяков, 1975а). С 1996 г. проводится только подсчет числа поселений, в основном силами инспекторов по охране. Дополнительные контрольные учеты проводят научные сотрудники заповедника. Ежегодно обследуется свыше 200 водоемов по всей его территории.

История заселения бобром Хоперского заповедника и его окрестностей

На изучаемой территории бобры, как и по всей Воронежской губернии, были истреблены к концу XVII в. (Барабаш-Никифоров, 1955, 1957). В Хопёрский заповедник бобров завозили из Воронежского заповедника. Первая партия из 7 зверей привезена 6 августа 1937 г. Две пары двухлетних бобров выпущены в оз. Сосновое (фото 93). Двухлетние самец и самка, а также взрослая самка выпущены в оз. Юрмище (рис. 1). В обоих озерах были приготовлены искусственные норы глубиной около 3 м. Другая партия из 5 зверей выпущена 6 июля 1939 г. в оз. Сосновое. 6 августа привезли еще 10 бобров, 4 из которых (по 2 особи годовалых самцов и самок) выпустили в оз. Юрмище, остальных (молодые животные от сеголеток до 2-х лет) – в оз. Сосновое. Сеголеток выпустили в старые искусственные норы, остальных зверей – в заросли рогоза и тростника по берегам озера. В общей сложности на оз. Сосновое выпущено 15 бобров, на оз. Юрмище – 7 (Динамика явлений..., 1946).

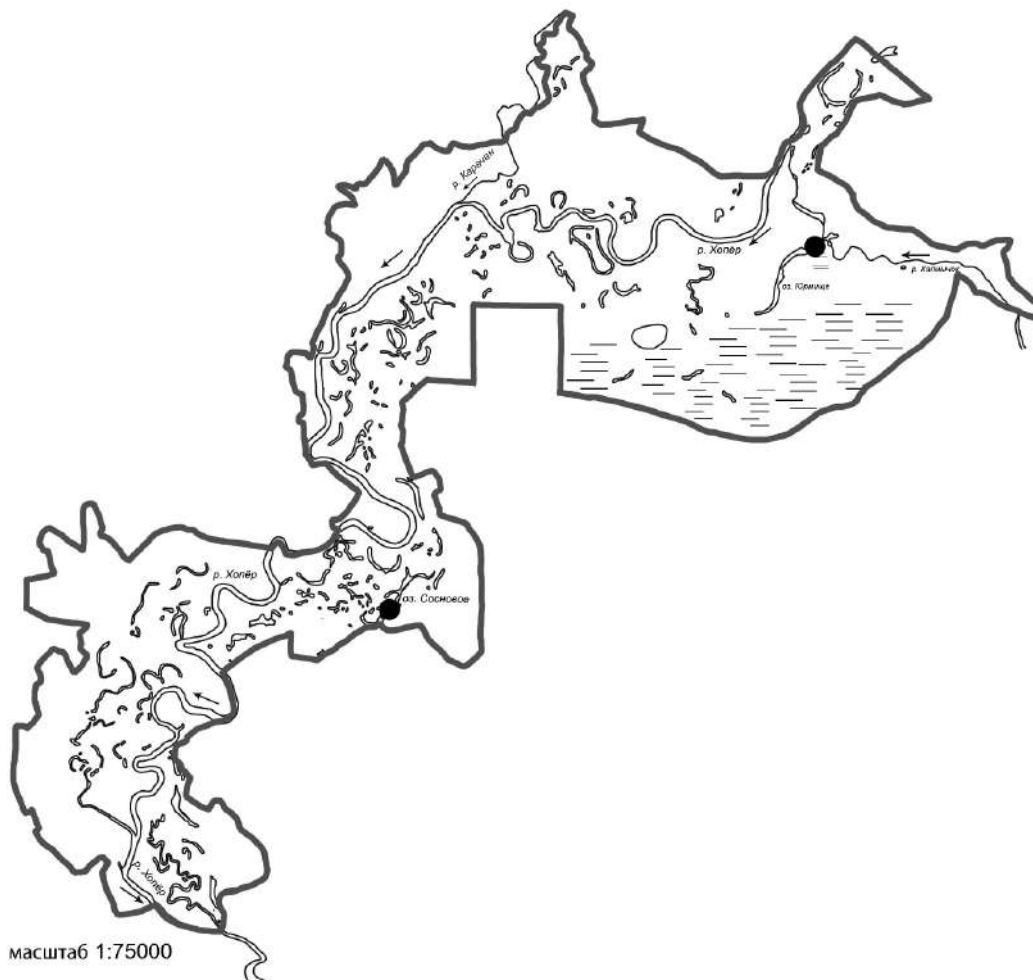


Рис. 1. Места выпуска бобров на территории Хопёрского заповедника в 1937–1938 гг.

В оз. Сосноее бобры закрепились, сами вырыли недалеко от места выпуска норы, в которых и зимовали. Из оз. Юрмище, несмотря также на наличие приготовленных искусственных нор, уже 10 августа один бобр был отмечен на р. Хопер и по нему поднялся вверх на 5,3 км до озера Верхнее Осиновское, расположенного на границе заповедника ($51^{\circ} 18'30''$ с.ш.; $41^{\circ} 53' 17''$ в.д.). Однако к осени все звери собрались вместе, ушли в речку Калмычек, где и зимовали. Направление первоначального расселения бобров по территории после выпуска, очевидно, было случайным, т.к. территория не была им знакома, и, вероятней всего, определялось лишь удобством передвижения — наличием ериков, протоков, особенностями рельефа.

Расстояние, на которое расселялись бобры, сильно варьировало даже в те-

чение одного года. Поэтому говорить о «концентрическом расселении от мест выпуска» (Динамика явлений..., 1948), на наш, взгляд нет оснований. Также не представляется возможным проследить за расселением бобров из разных мест выпуска. Вряд ли можно согласиться с В.П. Красовским и М.Н. Неемченко (Динамика явлений..., 1950), которые считают дальние расселения бобров с территории заповедника чем-то аномальным. Скорее, здесь проявлялась способность данного вида к расселению, что необходимо рассматривать как необходимое условие для его выживания. Расселение снижает скорость роста популяции (Бигон и др., 1989), что имеет огромное значение для бобра как для вида, скорость воздействия которого на кормовые ресурсы превышает скорость их восстановления. Дальние расселения (за пределы заповедника) происходили и в последующие годы, т.к. на месте впервые отмеченных одиночек возникали вполне нормальные поселения, которые в дальнейшем служили источником заселения водоемов в окрестностях заповедника. В первые годы постоянные перемещения зверей стимулировало и то, что выпускали молодых зверей, отловленных из разных семей.

К сожалению, подробного описания процесса заселения территории в архивах заповедника не имеется. Известно лишь, что после 1950 г. бобры встречались практически по всей территории заповедника.

Морфометрия, окрас

На основании просмотра 497 бобров, отловленных в Хоперском заповеднике в 1950–1963 гг., Ю.В. Дьяков (1975) пришел к выводу, что население бобров Хоперского заповедника полностью состоит из особей черного окраса, что отличается от всех других известных бобровых популяций. В последующие годы до настоящего времени бурых бобров на территории заповедника также не отмечалось

Данные о размерах хоперских бобров известны лишь по монографии Ю.В. Дьякова (1975) и представлены в таблицах 1 и 2.

Таблица 1.

Лимиты промеров бобров (см), отловленных в бассейне р. Хопер в 1950–1963 гг. (по Дьякову, 1975).

Показатели	возраст отловленных бобров			
	взрослые	2 года	1 год	сеголетки
длина головы	15,0–19,0	14,2–16,0	13,5–15,0	10,0–13,0
длина тела	61,8–77,1	57,8–69,0	50,2–62,2	33,0–50,0
длина хвоста	25,2–32,0	25,4–29,0	22,1–27,2	14,1–26,0
длина задней ступни	15,2–18,7	15,4–17,6	14,0–16,6	10,2–14,9
ширина хвоста	11,0–16,1	9,2–4,0	8,5–12,0	4,5–9,0

Таблица 2.

Вес бобров (кг), отловленных на территории заповедника в июле – августе 1950–1959 гг. (по Дьякову, 1975).

Показатели	Возраст отловленных бобров			
	взрослые	2 года	1 год	сеголетки
число взвешенных бобров	103	31	41	51
средний вес	18,2	14,4	9,5	3,6
лимиты	15,1–23,5	11,6–18,4	8,3–11,9	2,2–5,7
ошибка средней	1,89	1,36	0,84	0,77
коэф. вариации	10,4	9,9	8,7	21,2

Распределение по станциям

Бобры в Хоперском заповеднике обитают как по Хопру и его притокам, так и в пойменных озерах (фото 93–105). Мы использовали опубликованные данные (Дьяков, 1975) за период с 1937 по 1957 гг. о количестве лет, прошедших от момента завоза бобров до заселения конкретного водоема, отдельно на территории заповедника и за его пределами (рис. 2).

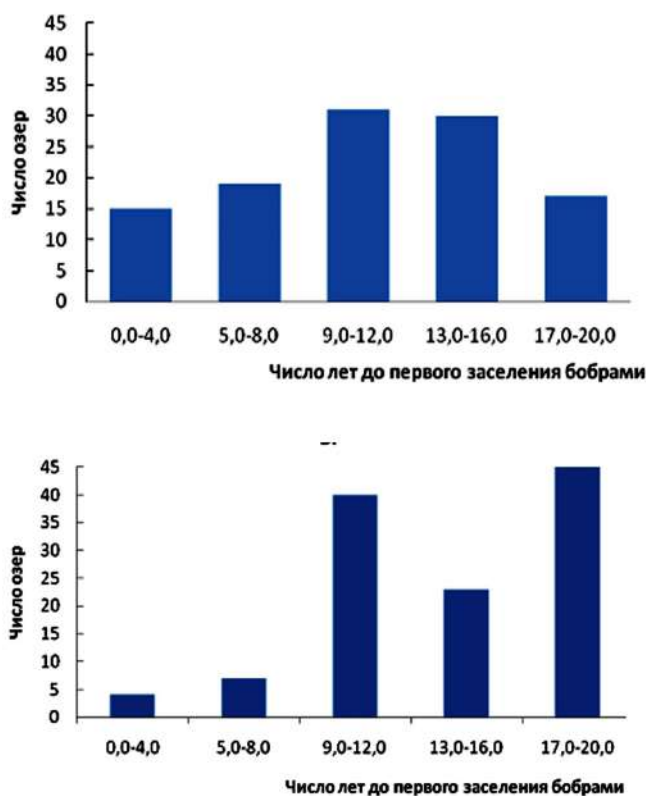


Рис. 2. Распределение пойменных озер по числу лет до первоначального заселения бобрами. Вверху – на территории Хоперского заповедника, внизу – за пределами заповедника.

На территории заповедника распределение озер по срокам первоначального заселения близко к нормальному, что говорит о достаточно случайном и равномерном процессе. Для озер вне заповедной территории выделяются два периода, когда заселение шло более интенсивно, – через 9–12 и через 17–20 лет, т.е. примерно в 1948–1949 гг. и в 1955–1957 гг. (рис. 2). Очевидно, эти всплески следует отнести к волнам миграции, возникавшим на территории заповедника. При этом и в заповеднике, и вне его бобры первоначально заселяли крупные по площади водного зеркала водоемы, а по мере их заполнения все более и более мелкие (рис. 3).

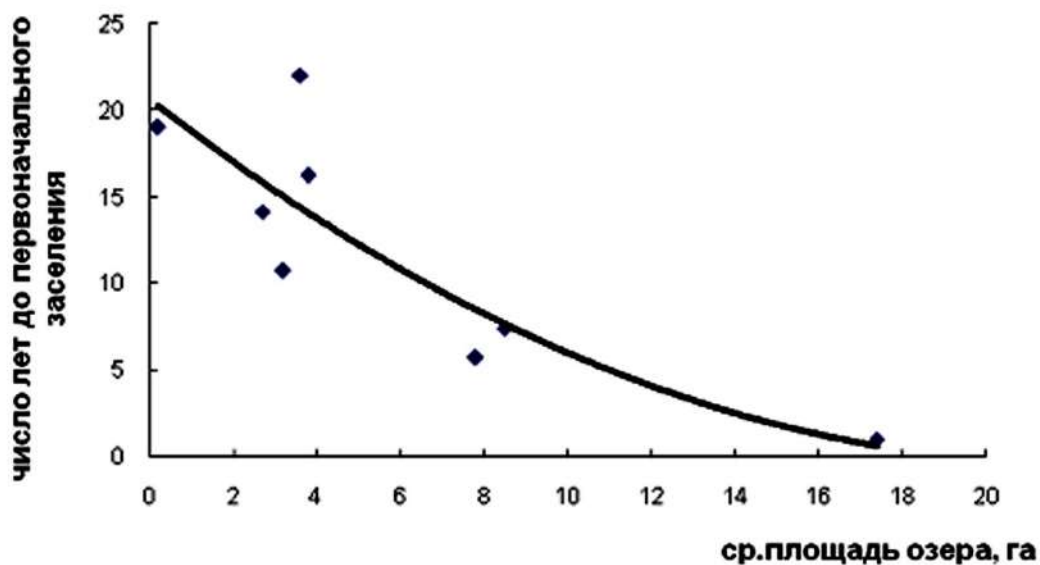


Рис. 3. Зависимость заселения бобрами озер от площади водоема.

Новый водоем или его часть обычно заселяла пара бобров – основателей семьи. Постепенно мощность семьи возрастала, достигая максимума, увеличивая нагрузку на кормовые ресурсы участка, иногда полностью уничтожая мягколиственные древесные породы, в основном тальник и осину. После чего семья распадалась и переселялась с этого места в другую часть озера или на прилегающие баклужи (небольшие пойменные временами пересыхающие водоемы), где запасы кормов были высокими. После их истощения семья перемещалась на другое место, оказываясь через несколько лет на исходном участке, завершая цикл. Продолжительность цикла определялась скоростью восстановления кормовых ресурсов, гл. образом тальников, и занимала период до 10 лет (Марченко, 2016).

Размножение

Данные по размножению бобров, которые хранятся в архивах заповедника, относятся только к периоду с 1950 по 1963 гг. (Дьяков, 1961; 1975). Средняя

дата начала гона в этот период – 14.01 (n=5). Наибольшее количество спариваний приходится на февраль (>70%). Максимальная (физиологическая, или потенциальная) удельная рождаемость, выраженная в среднем количестве плацентарных пятен на одну размножавшуюся самку, составляла 2,6. Реализованная рождаемость, выраженная в количестве бобрят возрастом до двух месяцев на одну размножавшуюся самку, составляла 2,3. Таким образом, эффективность размножения на тот период равнялась 88%. Поскольку в дальнейшем подробного изучения бобров на территории заповедника не проводилось, данные об изменении этих показателей по годам отсутствуют.

Во время ежегодных осенних учетов численности в период с 1978 по 1995 гг. подсчитывали процент семей с молодняком рождения текущего года. После 1995 г., из-за ухода постоянного исполнителя, этот показатель также не подсчитывается.

Динамика численности

Численность бобров на территории заповедника от момента выпуска постепенно нарастала и достигла своего максимума в 1986 г. после чего наметилась тенденция к снижению (рис. 4). Основными древесными породами корма для бобров на территории заповедника являются тальник и осина. Другие деревья используются бобрами крайне редко или не используются вообще. Сравнение материалов лесотаксации за 1965, 1982 и 2001 гг. в 50-метровой полосе вокруг пойменных озер, на которую приходятся основные места кормежки бобров, не показал снижения запасов и площадей тальников. Снижение запасов осинников происходило не только вокруг водоемов, но по всей лесной площади, что связано, очевидно, с естественным ходом смены пород, и выделить влияние на этот процесс деятельности бобров не удалось.

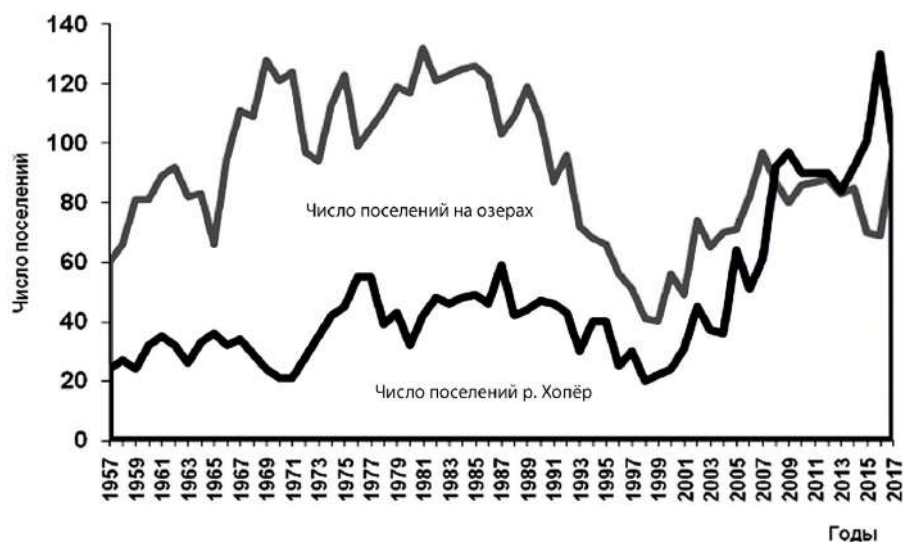


Рис. 4. Динамика числа поселений бобров на территории Хопёрского заповедника.

За все годы наблюдения за бобрами, начиная с момента завоза, ни разу не отмечена массовая их гибель от эпизоотии, случаи гибели их от хищников (волка) регистрировались единично и не могли повлиять на динамику численности.

На приведенном графике выделяется период резкого снижения числа поселений и числа бобров, приходящийся на 90-е гг. прошлого столетия. Именно на этот период приходилось резкое повышение уровня браконьерства с применением капканов, петель, а также электрошокеров большой мощности. Влияние браконьерства в этот период более заметно на озерах, т.к. добыча бобров на реке Хопер, особенно с помощью электрошокеров, сильно затруднена, а скорее всего невозможна.

После восстановления заповедного режима в начале 2000-х гг. популяция бобров начала довольно быстро восстанавливаться. В настоящее время браконьерство по бобру на территории заповедника не отмечается.

Таким образом, основными факторами, определяющими динамику численности бобров на территории Хопёрского заповедника, в настоящее время являются, очевидно, внутривидовые факторы, т.е. факторы, зависящие от плотности.

Литература

Барабаш-Никифоров И.И. Общие итоги работ экспедиции по изучению фауны наземных позвоночных Воронежской области // Бюлл. общества естествоиспытателей при Воронежском гос. ун-те. Воронеж, 1955. Т. 9. С. 48–53.

Барабаш-Никифоров И.И. Звери юго-восточной части Черноземного центра. Воронеж: Воронеж. кн. изд-во, 1957. 367 с.

Бигон М. Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. Т.1. 667 с.; Т. 2. 447 с.

Бирюков В.И., Марченко Н.Ф. Характеристика погодных-климатических показателей территории Хоперского заповедника и их изменения за период 1939 – 2000 гг. // Влияние изменения климата на экосистемы. СПб.: Рус. ун-т, 2001. С. 82–86.

Гладких К. К., Карпов Н.А. Список ихтиофауны Хоперского государственного заповедника // Прошлое, настоящее и будущее охраняемых территорий: сб. науч. материалов, посвящ. 80-летию Хоперского гос. заповедника / под ред. Н.А. Карпова. Воронеж: Науч. кн., 2015. С. 33–36.

Гладких К.К., Карпов Н.А. Систематический список круглоротых и рыб, обитающих в водоемах Хоперского государственного заповедника // Тр. Хоперского гос. заповедника / под ред. Н.А. Карпова. Воронеж: Науч. кн., 2016. Вып. X. С. 28–38.

Гончаров А.Г. Распространение и морфолого-экологическая характеристика ящериц (*Sauria*) Центрального Черноземья: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2016. 24 с.

Гончарова В.Н. К вопросу геоморфологической характеристики участка долины р. Хопер в пределах Хоперского заповедника // Дубравы Хоперского заповедника: в 2 ч. – Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 1976. Ч. I; Условия местопроизрастания насаждений. С. 13–23.

Динамика явлений и процессов в природном комплексе Хопёрского заповедника. «Летопись Природы» за 1941–1948 гг. Кн. 2-58 (Рукоп. // Арх. Хоперского заповедника). – Рег. № 2.

Динамика явлений и процессов в природном комплексе Хопёрского заповедника. «Летопись Природы» за 1949 г. Кн. 3-50 (Рукоп. // Арх. Хоперского заповедника,

– № 3).

Динамика явлений и процессов в природном комплексе Хопёрского заповедника. «Летопись Природы» за 1950-1951 гг. Кн. 4-75 (Рукоп. // Арх. Хоперского заповедника). – Рег. № 4.

Дьяков Ю. В. Материалы по биологии размножения бобров Хопёрской популяции // Тр. Хопёрского гос. заповедника. Воронеж: Воронеж. кн. изд-во, 1961. Вып. V. С. 119–130.

Дьяков Ю. В. Бобры Европейской части Советского Союза / Ю. В. Дьяков. – М.: Московский рабочий, 1975. 478 с.

Дьяков Ю. В. Методы и техника количественного учета речных бобров // Тр. Воронежского гос. заповедника. Воронеж: Центр.-Чернзем. кн. изд-во, 1975а. Т. 1. Вып. 21. С. 160–175.

Егорова Г.Н., Нескрябина Е.С. Ландшафтная карта поймы р. Хопер (Хоперский заповедник) как исходный этап геоботанического картирования // Проблемы сохранения и оценки состояния природных комплексов и объектов: материалы науч.-практ. конф., посвящ. 70-летию Воронежского гос. биосферного заповедника. Воронеж: Биомик, 1997. С. 48–49.

Егорова Г.Н., Нескрябина Е.С. Лесостепные ландшафты в районе Хоперского заповедника // Проблемы сохранения и восстановления степных экосистем: материалы межрегион. науч. чтений, посвящ. 10-летию организации заповедника «Оренбургский». Оренбург, 1999. С. 56–57.

Золотарев А.А. Глобально редкие и уязвимые в Европе виды птиц Хоперского заповедника // Проблемы сохранения и оценки состояния природных комплексов и объектов. Воронеж, 1997. С. 107–108.

Золотарев А.А., Воробьев И.И. Тенденции изменения численности редких видов птиц ЦЧО в Хоперском заповеднике и сопредельных территориях // Редкие виды птиц и ценные орнитологические территории Центрального Черноземья. Липецк: Изд-во Липецк. гос. пед. ин-та, 1999. С. 16–18.

Золотарев А. А. Полувековая динамика гнездовой фауны птиц Хоперского заповедника и пограничных территорий (с 1936 по 1990 гг.): в 2 ч. // Зоологические исследования в заповедниках Центрального Черноземья: тр. Ассоциации особо охраняемых природных территорий Центрального Черноземья России. Тула, 2001. Вып. 2. С. 85–93.

Измайлов И. В. Фауна и экология птиц и млекопитающих Хоперского заповедника / рук. И. И. Барабаш-Никифоров; исп.: И. В. Измайлов; Воронеж. гос. ун-т., 1953. 223 с. – (Рукоп. дис. ... канд. биол. наук // Арх. Хоперского заповедника. – Рег. № 3809).

Кадастровые сведения о Хоперском заповеднике для ведения государственного кадастра особо охраняемых природных территорий за 2013–2016 гг. / Рук.: А. В. Головкин; отв. исп.: Н. А. Карпов; исп.: Н. Ф. Марченко, Е. С. Нескрябина, Е. В. Печенюк, Н. А. Родионова, А. В. Задорожний. 2016. 118 с. (Рукоп. отчета // Арх. Хоперского заповедника. – Рег. № 344).

Кумани М. В. Изучение водного баланса пойменных озер Хоперского заповедника. Курск. гос. пед. ин-т. – 1985. 54 с. (Рукоп. отчета // Арх. Хоперского заповедника. – Рег. № 226).

Кумани М. В. Изучение водного режима поймы р. Хопер в пределах Хоперского заповедника 1987. 46 с. (Рукоп. отчета // Арх. Хоперского заповедника. – Рег. № 228а).

Лада Г.А., Кулакова Е.Ю., Резванцева. М.В., Аксенов Д.С., Гончаров А.Г., Моднов А.С., Болдырева М.П. Амфибии и рептилии Хоперского заповедника // Тр. Хоперского гос. заповедника. Воронеж: Издат.-полиграф. центр Воронеж. гос. ун-та, 2012.

Вып. VII. С.71–80.

Марченко Н. Ф. Млекопитающие Хоперского заповедника. Повидовой обзор. – Ч. 1. Отряд Insectivora, Bowdich, 1821 – Насекомоядные // Тр. Хоперского гос. заповедника. Воронеж: Издат. – полиграф. центр Воронеж. гос. ун-та, 2012. Вып. VII. С. 81–107.

Марченко Н. Ф. Млекопитающие Хоперского заповедника. Повидовой обзор. – Ч. 2. Отряд Chiroptera, Blumenbach, 1779 – Рукокрылые // Тр. Хоперского гос. заповедника. Воронеж: Издат. – полиграф. центр Воронеж. гос. ун-та, 2012а. Вып. VII. С. 81–107.

Марченко Н. Ф. Млекопитающие Хоперского заповедника. Повидовой обзор. – Ч. 2 Отряд Carnivora, Bowdich, 1821 – Хищные // Тр. Хоперского гос. заповедника. Воронеж: Науч. кн., 2013. Вып. VIII. С. 71–113.

Марченко Н.Ф. Млекопитающие Хоперского заповедника. Повидовой обзор. Отряд Artiodactyla, Owen, 1848 – Парнопалые // Тр. Хоперского гос. заповедника. Воронеж: Науч. кн., 2014. Вып. IX. С.137–172.

Марченко Н. Ф. Млекопитающие Хоперского заповедника. Повидовой обзор. Отряд Rodentia, Bowdich, 1821 – Грызуны // Тр. Хоперского гос. заповедника / под ред. Н.А. Карпова. Воронеж: Науч. кн., 2016. Вып. X. С.82–153.

Печенюк Е.В., Нескрябина Е.С., Печенюк А.Д. Перспективы формирования и функционирования экологической сети вокруг Хоперского заповедника // Проблемы сохранения и восстановления степных экосистем: материалы межрегион. науч. чтений, посвящ. 10-летию организации заповедника «Оренбургский». Оренбург, 1999. С. 110–111.

Печенюк Е.В. Изменение площади русла р. Хопер в Хоперском заповеднике, по материалам лесоустройств 1940–2003 годов // Состояние особо охраняемых природных территорий Европейской части России: сб. науч. ст., посвящ. 70-летию Хоперского гос. заповедника. Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 2005. С. 54–59.

Печенюк Е. В. Развитие водоемов в пойме реки Хопра // Состояние особо охраняемых природных территорий европейской части России: сб. науч. ст., посвящ. 70-летию Хоперского гос. заповедника. Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 2005а. С. 59–64.

Проект организации и развития лесного хозяйства Хоперского государственного заповедника. Воронеж: Воронежлесопроект, 1982 Т. I-IV.

Свиридова К.И., Удодова Е.Ф. К характеристике размеров накопления и качественного состава гумуса в пойменно-лесных почвах Хоперского заповедника // Дубравы Хоперского заповедника в 2 ч. – Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 1976. Ч. 1: Условия местопроизрастания насаждений. С. 78–86.

Свиридова К.И., Удодова Е.Ф. Строение и свойства лесных почв правобережной поймы р. Хопра в пределах Хоперского заповедника // Дубравы Хоперского заповедника: в 2 ч. Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 1976а. Ч. 1: Условия местопроизрастания насаждений. С. 56–78.

Цвелев Н. Н. Хоперский государственный заповедник – ценнейший резерват дикорастущей флоры на юго-восточной границе лесостепи // Изучение и охрана природы малых заповедных территорий сб. Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 1986. С. 72–77.

Цвелев Н. Н. Флора Хоперского государственного заповедника. Л.: Наука, 1988. 192 с.

THE POPULATION OF BEAVERS OF THE KHOPERSKY RESERVE

N.F. Marchenko

Khopersky State Reserve, natmarchenko@yandex.ru

The history of the formation and current condition of the beaver population on the territory of the Khopersky Reserve (Voronezh oblast) is described. The archive data stored in the reserve are used, as well as the author's data.

To the territory of the Khopersky Reserve the beavers were brought in 1937–38 from the Voronezh Reserve. Only black-colored beaver individuals were imported, and by now a single stable grouping of composed only of black individuals has been formed.

The beavers of the described population are referred to the subspecies *C.f. orientoeuropaeus Lavrov subsp. nova* – East European beaver. Number of chromosomes is equal to 48.

Beavers in the protected area live both on the Khoper River and its tributaries, and in floodplain lakes. The distribution of lakes by the terms of the initial settlement is close to normal, which indicates a fairly random and uniform process.

For the lakes outside the reserve area, two periods are distinguished, when settlement was more intensive – in 1948–49 and in 1955–57. Obviously, these outbursts should be attributed to the waves of migration that occurred on the territory of the reserve. The settlement of an individual water body or its site began usually with a pair of individuals.

The size of the family increased gradually, reaching a maximum, increasing the impact on the forage base of the site, sometimes completely destroying the soft wood species, in the main willows and aspens. After that, the family disintegrated and moved from that place to another site or to adjoining small water body, where the food supply was high. The entire cycle repeated, and the family moved to another place, finding themselves in a few years on the starting site, completing the cycle. The duration of the cycle is determined, mainly, by the speed of recovery of the willows and takes a period of up to 10 years.

The second most important fodder for beavers is aspen forest. Other tree species are rarely used or not used at all. The analysis of taxation indices in a 50-meter strip around floodplain lakes, which account for the main feeding places of beavers in forest inventories in 1965, 1982 and 2001, did not show a decrease in the reserve supplies and areas of willows. And the decrease in aspen reserves occurred not only around the water bodies, but throughout the forest area. This is obviously connected with the processes of natural succession change of forests, and it is impossible highlight the impact of beavers on this process.

For all the years of observation of beavers, since the moment of settlement, there has never been a noticeable mass death from an epizootic; the cases of their death from predators (wolves) have been registered singly and could not affect the number dynamics.

The number of beavers on the territory of the reserve from the moment of release

increased gradually and reached its maximum in the early 80s, after which a tendency to a decrease was observed. In the 90-ies of the last century the number of beavers decreased sharply. It fell right for that period in which there was a sharp increase in the level of poaching, associated not only with the use of traps, loops, etc., but also high-power electric shocks. Influence of poaching during this period is especially noticeable on lakes, because their poaching on the Khoper River, especially with the help of electric shocks, is hampered greatly, and is most likely impossible.

After the restoration of the protected regime in the early 2000s, the population of beavers began to recover sufficiently quickly. Currently the poaching on the beaver on the territory of the reserve is not observed. The numbers of settlements in the Khoper River and floodplain lakes are connected with each other: with the decrease in flooding in the floodplain in arid years the number of settlements in Khoper increases, with the increase – the animals return to floodplain lakes.

Thus, the dynamics of the beaver number in the territory of the Khopersky Reserve is determined, obviously, by the intra-population factors, i.e. factors depending on density.

БОБРЫ В ГОСУДАРСТВЕННОМ ПРИРОДНОМ ЗАПОВЕДНИКЕ «ПРИВОЛЖСКАЯ ЛЕСОСТЕПЬ»

В.В. Осипов¹, И.В. Башинский²

¹Государственный природный заповедник «Приволжская лесостепь»,

²Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

osipovv@mail.ru, ivbash@mail.ru

Характеристика района исследований

Государственный природный заповедник «Приволжская лесостепь» расположен в Пензенской области, в лесостепной зоне Среднего Поволжья России. Заповедная территория была создана в 1989 г. для сохранения уникальных степей северного типа. Заповедник располагается на юго-западе Приволжской возвышенности, в пределах главного водораздела бассейнов Волги и Дона. Его общая площадь в настоящее время составляет 8 368 га. Заповедник является кластерным и состоит из пяти удаленных друг от друга участков (рис. 1). Самый западный из участков находится у истоков р. Хопёр (приток Дона), самый восточный – у истоков р. Суры (приток Волги). Благодаря подобному географическому положению в заповеднике представлен широкий спектр природных условий, характерных для лесостепной зоны Среднего Поволжья (Добролюбов и др., 2013). Из пяти участков три («Попереченская степь», «Островцовская лесостепь» и «Кунчеровская лесостепь») относятся к степному и лесостепному комплексу, а два («Борок» и «Верховья Суры») к лесному комплексу.

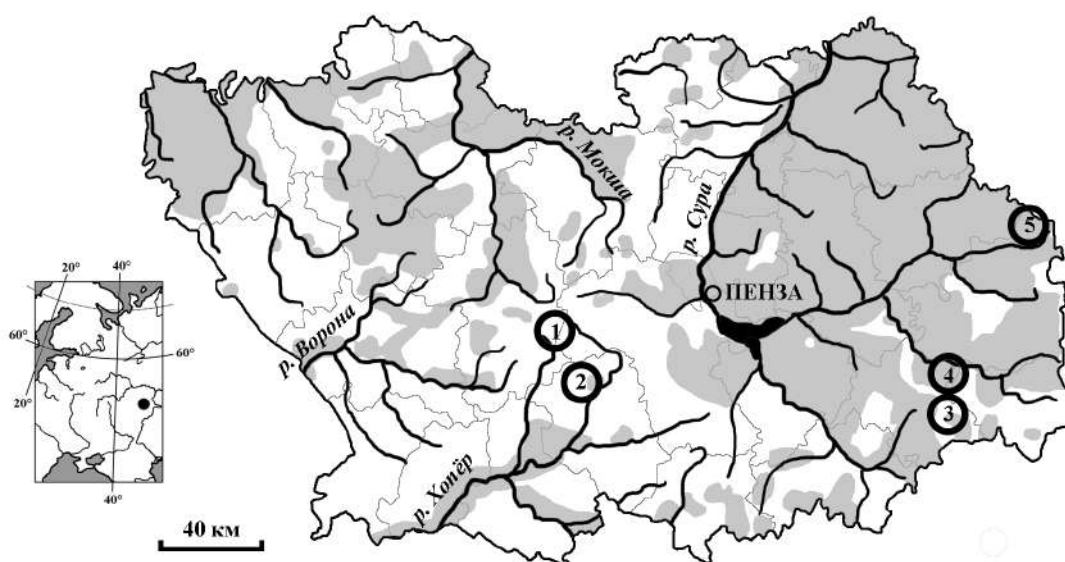


Рис. 1. Расположение участков заповедника в границах Пензенской области. 1 – «Попереченская степь», 2 – «Островцовская лесостепь», 3 – «Кунчеровская лесостепь», 4 – «Борок», 5 – «Верховья Суры».

Попереченская степь. Площадь 252,0 га. Степь находится на стыке двух районов — Пензенского и Каменского, ближайшие населенные пункты — села Поперечное и Пустынь (52° 58' — 52° 59' с.ш. и 44° 19' — 44° 21' в.д.), протяженность с востока на запад 2,2 км, с севера на юг — 2,5 км. Участок занимает высокое междуречное плато рек Хопер и Арчада (Донской бассейн) с высотными отметками 260–265 м над уровнем моря. Грунтовые воды на водораздельном плато находятся на большой глубине и не оказывают влияния на почвообразование и формирование растительных ассоциаций (Добролюбов и др., 2013). Под степной растительностью преобладают слабовыщелоченные и оподзоленные черноземы. Растительный покров «Попереченской степи» представлен луговыми степями и остепненными лугами с доминированием ксерофитной растительности (Добролюбов и др., 2013). Водные объекты присутствуют только в охранной зоне участка. По южной границе участка протекают два безымянных ручья, впадающих в р. Арчада, на которых зарегистрировано два бобровых поселения.

Островцовская лесостепь. Площадь участка 352,0 га, протяженность с востока на запад 3,9 км, с севера на юг 2,2 км. Ближайшие населенные пункты села Алфёровка и Березовка. Участок находится в Колышлейском районе (52° 49' — 52° 50' с.ш. и 44° 23' — 44° 27' в.д.) и лежит на водоразделе рек Арчада и Хопер. С юга и востока окаймлен довольно глубокой балкой с многочисленными ответвлениями, по западной границе протекает р. Хопер. До организации заповедника прилегающие участки водораздельной равнины были значительно изменены антропогенными процессами: сплошной распашкой плоских высоких участков; неоднократным сведением лесов и связанной с этим активизацией эрозионных процессов; прокладкой и эксплуатацией грунтовых дорог; использованием отдельных участков под фруктовые сады, выпасом крупного рогатого скота, многочисленными пожарами и пр. (Неворотов, Новикова, 2015). По территории протекают две реки Селимутка и Южная, которые сливаются около южной границы участка, а затем впадают в р. Хопер. Общая протяженность водотоков в пределах заповедника составляет 7,8 км. В «Островцовской лесостепи» преобладают уникальные выщелоченные среднечерноземные и мощные черноземы, развитые на лессовидных суглинках. Представлена степная, луговая, кустарниковая и лесная растительность. Наибольшую площадь занимают луговые степи. Чрезвычайно своеобразна древесно-кустарниковая растительность, представляющая собой сложный комплекс, в котором можно наблюдать естественные переходы от степи к лесу. Здесь обычны миндаль *Amygdalus nana*, степная вишня *Cerasus fruticosa*, раkitник *Chamaecytisus ruthenicus*, спирея *Spiraea crenata*, терн *Prunus spinosa*, шиповник *Rosa majalis* (Добролюбов и др., 2013).

Кунчеровская лесостепь. Площадь участка 1031 га. Находится на стыке Кузнецкого, Камешкирского и Неверкинского районов. Участок находится в левобережье р. Кадады, притока р. Суры, между с. Старый Чирчим и д. Красное Поле (52° 48' — 52° 51' с.ш. и 46° 19' — 46° 24' в.д.). Протяженность участка с востока на запад 5,8 км, с севера на юг 6,0 км. Кунчеровская лесостепь расположена в пределах Приволжской возвышенности на южных отрогах Сурской Шишки и водораздельного плато Кададино-Узинского междуречья бассейна р. Суры.

Участок не богат водными ресурсами. С запада по границе участка протекает р. Кунчеровская, который берет начало в оврагах и балках с обнаженными родниками. В верховье этого водотока расположено одно бобровое поселение. С севера к одному из лесных кварталов примыкает небольшое травяное болото площадью 7 га. Почвы «Кунчеровской степи» – переходные от темно-серых лесных к слабощелочным слабоподзолистым черноземам. Площадь собственно степного участка 336 га, из них целинной степи принадлежат только 190 га. Растительность представлена дерновинно-разнотравно-злаковой луговой степью с господством ковыля узколистного *Stipa tirsia*, овсеца пустынного *Helictotrichon desertorum* и типчака *Festuca valesiaca*. Остепненные луга не имеют широкого распространения. Кустарники, хотя и присутствуют в сообществах, в целом не превышают 5%. Участок открытой степи практически со всех сторон окружен лесными сообществами: с запада, северо-запада и севера к нему примыкают порослевые дубняки с единичным участием сосны, с юго-востока – березняки с участием дуба *Quercus robur* и сосны *Pinus sylvestris* (Добролюбов и др., 2013).

Верховья Суры. Площадь 6339 га. Участок «Верховья Суры» расположен на крайнем востоке Пензенской области, в наиболее высокой части Приволжской возвышенности, известной под названием Сурская Шишка. Он находится в Кузнецком районе, к востоку от с. Часы и к северу от с. Тихменево, ($53^{\circ}17' - 53^{\circ}22'$ с. ш. и $46^{\circ}44' - 46^{\circ}55'$ в. д.), в правобережной части надпойменной террасы реки Суры. С запада ограничен р. Час, с востока – р. Сурой, текущей в меридиональном направлении, с юга – ею же, но текущей в широтном направлении. Растительность участка преимущественно лесная, почвы очень бедные подзолистые. Сложный рельеф и разнообразие гидрологии обуславливает широкое разнообразие лесорастительных условий. Преобладают (77% площади) сосновые леса, различные по составу, строению и производительности. Производные леса представлены, в основном, березняками (22%) из березы бородавчатой *Betula verrucosa* и повислой *Betula pendula* с примесью осины *Populus tremula*, липы *Tilia cordata* и сосны. Осинники занимают 5%. В северной части участка на достаточно богатых почвах сохранились коренные дубравы, но большинство из них сменилось производными осинниками. Всего на этой территории произрастает 19 видов деревьев и 28 видов кустарников. (Добролюбов и др., 2013). Среди всех участков заповедника здесь самая высокая численность бобров.

Борок. Площадь участка 399 га, протяженность с востока на запад 3,3 км, с севера на юг 1,8 км. Участок расположен на северо-востоке Камешкирского района, около с. Шаткино ($52^{\circ}55' - 52^{\circ}56'$ с.ш. и $46^{\circ}16' - 46^{\circ}19'$ в.д.). Его северная граница проходит по р. Кадада – левому притоку Суры. Занимает часть поймы и надпойменные террасы р. Кадада. Здесь, в пойме реки, большие площади занимают низинные болота, старицы и заболоченные каналы, оставшиеся после торфоразработок. Прирусловая терраса и часть центральной поймы сложены аллювиальными отложениями со своеобразным растительным покровом. Русло Кадады образует излучины одного порядка и сходных очертаний. Низкая пойма узкой наклонной поверхностью окаймляет русло реки. В ее пределах река оставила небольшие старицы. Почвы участка преимущественно

оподзоленные, различного механического состава, в том числе песчаные и каменистые. По своим условиям этот участок в значительной степени близок к «Верховьям Суры». Видовой состав флоры также почти одинаков. В основном – это лесные виды. Преобладают сосновые боры (81%), в т.ч. коренные высокой производительности. В пойме представлены леса из березы (12%) и ольхи черной *Alnus glutinosa* (Добролюбов и др., 2013).

Характеристика бобрового населения

Методы учета бобров и оценки их средообразующей деятельности

Исследования численности и пространственного распределения бобров в заповеднике и его охранной зоне начаты в 2007 г. на участке «Верховья Суры» и продолжают в настоящее время. При этом наиболее полные данные по численности бобра для этого участка начинаются с 2010 г. Учеты численности на других участках заповедника начаты в 2013 г. Из них наиболее полно изучена «Островцовская лесостепь». Оценки численности бобра на участке Борок носят предварительный характер. Для учета бобров использовали методические указания Б.П. Борисова (1986) и Дьякова (1975). Изучение средообразующей деятельности бобра проводили по Н.А. Завьялову с соавторами (2005). Для количественной оценки степени влияния бобров на водотоки и водоёмы с помощью GPS регистрировали расположение плотин и других следов деятельности бобра. Это помогло оценить численность бобров, состояние и мощность их поселений.

Первая оценка влияния средообразующей деятельности бобра на рыбное население «Верховий Суры» проведена в 2008–2009 гг. (Осипов, 2011). С 2012 г. по настоящее время проводятся комплексные работы по изучению влияния средообразующей деятельности бобра на водные экосистемы участка «Островцовская лесостепь» (Bashinskiy, Osipov, 2016; Осипов и др., 2017).

История заселения

Впервые в Пензенскую область бобр был завезен в 1947 г. Выпуск 9 бобров, завезенных из Воронежской области (по-видимому, из Воронежского заповедника), был произведен в Неверкинском районе (Денисов и др., 1980). Нет достоверных сведений, в какой именно водоем выпускали бобров, возможно, в р. Каслей-Кадада (приток р. Кадада, бассейн р. Суры). Через 14 лет, в 1961 г., из Рязанской области завезли 38 экземпляров этого вида и выпустили в Шнаевские озера (бассейн р. Суры). В 1963 г. из Брянской области было получено 64 бобра, которых расселили в заказниках Лунинского и Нижне-Ломовского районов. В этом же году из Горьковской (ныне Нижегородской) области были завезены и выпущены в Лунинском районе в пойму р. Суры 12 бобров. К 1978 г. численность бобров в Пензенской области достигла 1300 особей (Денисов и др., 1980).

С какого времени бобр обитает на участке «Верховья Суры», неизвестно. Известно, что в год основания заповедника (1989) бобр здесь уже жил (Добролюбова и др., 2002). В 1996 г. по результатам учета бобров здесь было отмечено 7 семей и еще 4–5 семей в охранной зоне заповедного участка, а общая численность зверьков не превышала 40 животных (Добролюбов, Осипов, 2007). На участке «Борок» в р. Кадада бобр также обитал еще до основания заповедника. По данным местных жителей, бобры в реке появились в 1987 г. Хотя нельзя

исключать, что бобры могли проникнуть сюда еще в 1950-1960-х годах, после выпуска их в р. Каслей-Кадада, находящуюся в 80 км от участка. На степных участках заповедника бобр появился относительно недавно. В Островцовской лесостепи бобр впервые отмечен в 2004 г., проникнув сюда из р. Хопер (Добролюбов, 2012). В «Кунчеровской лесостепи» бобр появился в 2011 г., проникнув из р. Верховзимка, а в «Попереченской степи» в 2012 г. (Осипов и др., 2017).

Местообитания

Заповедник не богат водными ресурсами. Наиболее развита гидросеть на участке «Верховья Суры», где расположены верховья Суры и комплекс впадающих в неё небольших речек, зарегулированных бобровыми плотинами. Протяженность Суры на территории заповедника составляет 6,8 км, а ее правого притока – реки Час – 3,5 км. Истоки р. Сура лежат в нескольких километрах от границы заповедника, в Ульяновской области. Общая длина лесных рек равна 20,8 км. Русло рек извилистое. Средняя ширина р. Сура 3,0–6,0 м, ее притоков от 1,0 до 3,0 м. В питании рек главную роль играют талые воды, поэтому на весенний период приходится основная масса годового стока. Наличие грунтовых вод отмечается многочисленными родниками, чаще всего они встречаются там, где эрозионная деятельность реки или оврага обнажает водоносный горизонт. Большинство водотоков берет начало в оврагах и балках с обнаженными родниками. Площадь болот на участке составляет 52,3 га. В центре участка расположено озеро Светлое площадью 2,8 га (Добролюбов и др., 2013). Поселения бобров отмечены на всех малых реках заповедника. На болотах и в оз. Светлое постоянных бобровых поселений не обнаружено. В охранной зоне имеется одно поселение бобра на антропогенном пруду, созданном на р. Скипидарка. Наибольшее число поселений бобра отмечено на реках Сура, Ручейка, Час. Некоторые параметры водоемов участка приведены в таблице 1.

Таблица 1.

Краткая характеристика водоемов и водотоков на участке «Верховья Суры»

Биотоп	O ² , мг/л ±sd	скорость течения	pH
Антропогенный пруд	8,1±0,25	0,03	8,3
Бобровый пруд на р. Суре	5,5±0,85	0,02	6,6
Русловый участок р. Суры	6,3±0,21	0,3	6,9
Р. Черная	7,3±0,16	0,2	6,7
Бобровый пруд на р. Час	6,4±0,42	0,05	6,9

На участке «Борок», основной водной артерией является р. Кадада, протекающая по северной и западной границам заповедного участка. Ширина реки 12,0–15,0 м, средняя скорость течения 0,4 м/с, на перекатах до 0,6 м/с. Средняя глубина 0,5–0,8 м, дно песчаное и песчано-илистое. На территории участка имеются также две старицы р. Кадады, каждая площадью около 0,5 га. В весенний период одна из стариц соединяется с р. Кададой протоками, на которых бобры строят плотины. В восточной части участка расположены каналы, оставшиеся от торфоразработок. На всех водных объектах живут бобры.

Степные участки заповедника весьма ограничены в водных ресурсах. Преобладающими водными объектами, в которых живут бобры, являются малые

реки (табл. 2). И только на участке «Островцовская лесостепь» в охранной зоне находятся верховья р. Хопер. Ширина водотоков на степных участках варьирует от полуметра до двух метров, глубина – от нескольких сантиметров до полуметра. Ширина р. Хопер 5,0–6,0 м, глубина на перекатах 0,4–0,5 м, в омутах более 1,5 м. Грунт преимущественно песчаный и песчано-илистый. Самая крупная из малых рек – Селимутка – имеет наибольший расход воды. Но из-за высокого уровня весенних паводков и крутых склонов, она недостаточно подходящая для бобров. Остальные водотоки малы и до воздействия бобров некоторые были пересыхающими реками. Кислотность воды и количество растворенного в воде кислорода незначительно различаются в реках, по этим параметрам условия относительно идентичны. Выделяется р. Южная, которая наиболее бедна кислородом, что связано с высокой численностью бобров и большим количеством плотин (Осипов и др., 2017).

Таблица 2.

Краткая характеристика водотоков степных участков заповедника «При-волжская лесостепь».

Участок	Островцовская лесостепь		Попереченская степь	Кунчеровская лесостепь
	Селимутка	Южная	Попереченская	Кунчеровская
Расход воды, м ³ /с	0,1–0,17	0,001	0,003	0,001
Количество растворенного кислорода, мг/л	7,6	4,13	7,3	9,4
pH	8,0	8,0	7,9	8,0

Помимо малых рек, отдельно необходимо выделить старичную систему р. Хопер, в охранной зоне участка «Островцовская лесостепь», также заселенную бобром. Старичная система состоит из двух частей, которые условно обозначены нами как «лесная» и «степная». «Лесная» часть представлена цепочками водоемов, не пересыхающих даже в самые сухие годы. В прибрежье «лесной» части расположена дубрава с примесью липы, вяза и черной ольхи. Ширина стариц 20–30 м, глубина 1,5–2 м, прозрачность воды 0,3–0,4 м, температура воды весной 9,5°С, летом 20,9°С, содержание растворенного в воде кислорода летом в среднем 5,4 мг/л, pH 7,1–7,4. Берега стариц «степной» части заняты в основном ивами и луговыми сообществами, лишь местами встречается смешанный лес с преобладанием черной ольхи. Площадь «степных» стариц в среднем составляет 1,7 га, глубина весной достигает 4,0–5,0 м, летом 1,5–2 м, но большинство стариц высыхает в летнее время. Прозрачность воды 0,4–0,5 м, температура воды весной 10,7°С, летом 24,4°С, содержание растворенного в воде кислорода летом в среднем 3,8 мг/л, pH 6,9–7,6.

Динамика численности

Верховья Суры

Наиболее полно динамика численности бобров изучена на участке «Верховья Суры» (табл. 3). Первое исследование численности бобров было проведено нами в 2007 г. Всего было обследовано около 3,5 км русла рр. Суры и Черной (от истоков до устья), на которых было обнаружено 5 поселений и

8 бобровых плотин. Из них 3 жилых поселения на Сура и 2 нежилых на р. Черной. Ориентировочная численность бобров исследованного участка составляла 10–14 особей. Первый полноценный учёт бобров проведен осенью 2008 г. По его данным, на участке «Верховья Суры» и в его охранной зоне обнаружено 25 поселений бобра со 165 бобровыми плотинами, а общая численность бобров на участке оценивалась в 80–96 особей.

Таблица 3.

Результаты учетов численности бобра на территории заповедника «Приволжская лесостепь», участок «Верховья Суры» (с охранной зоной)

Год	Всего поселений	Мощность поселения			Число особей, мин-мах, (среднее)
		сильное	среднее	слабое	
2010	19	6	9	4	64–81 (72)
2011	18	5	10	3	66–81 (74)
2012	19	6	10	3	62–79 (71)
2013	18	6	8	4	60–77 (68)
2014	22	6	12	4	61–79 (70)
2015	22	6	8	7	68–84 (76)
2016	21	5	9	7	66–82 (74)
2017	23	3	14	6	70–86 (78)

В 2009 г. учет бобра не проводился.

В 2010 г. число поселений сократилось до 19, а численность бобра до 64–81 особей (табл. 3). Снижение численности бобра могло быть связано с аномально жарким летом 2010 г. и пожарами на территории заповедного участка. В антропогенном пруду и вытекающей из него р. Скипидарка не обнаружено бобрового поселения. Пропали бобры и с нижнего течения р. Пятиямная, а поселение, находившееся в верхнем течении реки, уменьшилось. Не отмечены бобры и на р. Черная. В р. Сура число бобровых поселений сократилось с 13 до 8, из которых, 3 были сильными, а 5 средними. С другой стороны, в 2010 г. впервые отмечено бобровое поселение на р. Тарасовка. Поселение было слабым, насчитывало одну плотину и, по-видимому, образовано молодым бобром-одиночкой.

В 2011 г. численность бобра почти не изменилась – 18 поселений и 74 бобра. Но число действующих плотин сильно сократилось с 158 до 129 штук (Osipov, 2012).

В 2012 г. число поселений по сравнению с прошлым годом увеличилось до 19 (за счет р. Черная), при этом численность бобра сократилась с 74 до 71 особи. Средняя плотность бобра по участку составляла 2,3 особи на км исследованного русла (табл.4).

В 2013 г. на двух притоках (Западная и Восточная) р. Ручелейка найдены 2 крупных поселения бобра. На р. Сура число поселений сократилось до 5, мощность поселений стала ослабевать (осталось 2 сильных поселения). Появилась тенденция рассредоточения бобров на малых реках.

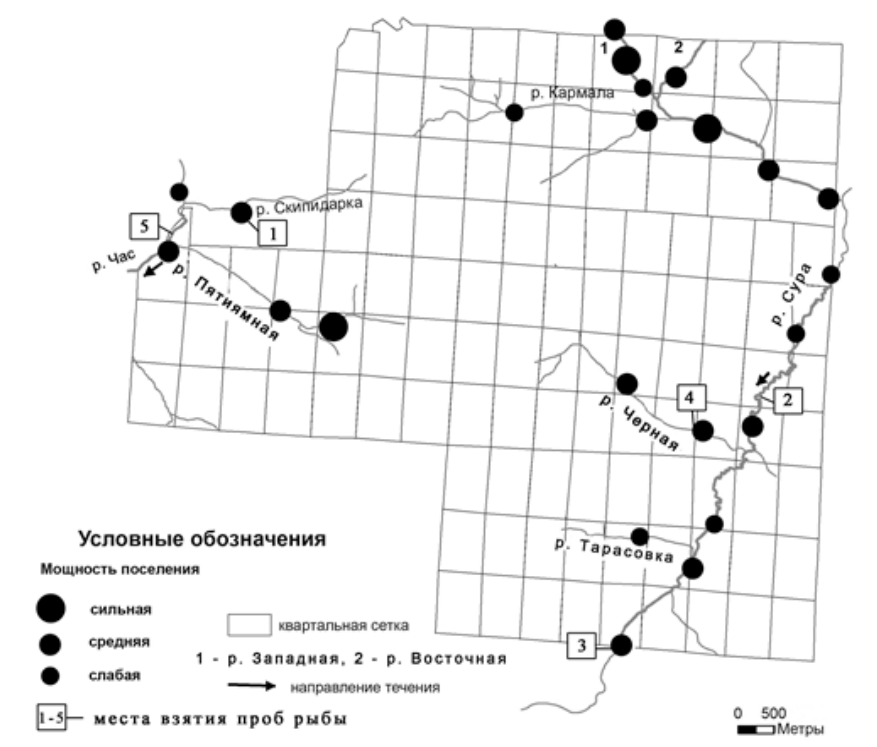
В 2014 г. на р. Сура появилось одно новое слабое поселение. Осталось одно, самое мощное поселение на реке, в районе устья р. Черной. Поселение стабильное и существовало уже более 5 лет. Высокая численность бобра здесь связана с высокой плотностью произрастания и хорошей доступностью березы. В других поселениях в пищевом спектре бобра преобладает малокалорийная и неохотно поедаемая черная ольха и вяз. В верховьях р. Западная (в охранной зоне заповедника) в 2014 г. обнаружено еще одно новое поселение бобра. В верхних кварталах на водоеме находилось самое мощное поселение, насчитывающее не менее 6 особей бобра. Позитивная динамика плотности поселений бобра на р. Западная, на наш взгляд, связана с недавним временем вселения (около 3 лет назад) бобров в верхнее течение и хорошей кормовой базой с большими запасами березы и осины. На р. Восточная численность бобров несколько меньше. В целом состояние популяции бобра на этих ручьях очень хорошее. Таким образом, с 2014 г. на р. Ручелейка с притоками стало 7 поселений бобра (табл. 3). Здесь же отмечена самая высокая на «Верховьях Суры» плотность бобров, которая по годам менялась от 4,2 до 4,5 экз. на км исследованного русла (табл. 4). Отдельно стоит отметить обнаружение двух новых бобровых поселений на р. Черная. Бобровое поселение, расположенное в среднем течении ручья, найдено нами впервые в 2015 г., и, судя по следам деятельности, оно существовало не менее 3 лет. Другое поселение обнаружено нами в нижнем течении водотока в 2006 г. Ранее здесь существовало крупное бобровое поселение, о чем свидетельствуют мощные следы бывшего преобразования бобром среды. С 2006 г. имелась только одна плотина и, по-видимому, обитал одиночный бобр, но и он зимовал здесь не ежегодно. Только в 2014 г. это поселение вновь разрослось.

С 2015 г. общая численность бобра на «Верховьях Суры» несколько увеличилась. В этом году насчитывали 22 поселения. Поселения на р. Сура, благодаря высокой протяженности реки на территории заповедника, имели наибольшее число бобров. При этом русло р. Суры бобры заселяли неравномерно. Расположенный выше участок реки был заселен гораздо слабее, мощность поселений слабая, много заброшенных поселений и плотин. На наш взгляд, это связано с тем, что здесь пойма выражена плохо, долина реки V-образная, берега крутые, а ближайший древесный корм (береза) находится далеко от русла реки. Крупные поселения бобра отмечались на рр. Ручелейка, Западная и Восточная, в верхнем течении р. Черная. На рр. Кармала, Пятиямная, Скипидарка поселения бобра деградировали.

В 2016 г. сохранилась небольшая флуктуация численности, но самое мощное поселение бобров на р. Сура в районе р. Черная, где бобр жил не менее 8 лет, уменьшилось до среднего уровня.

В 2017 г. обнаружено 23 поселения бобра (табл. 3, рис. 2). Наблюдались дальнейшее падение численности бобра на р. Сура (остались только средние и слабые по мощности поселения) и её увеличение на малых водотоках. Самые мощные поселения отмечали на р. Ручелейка, р. Западная и в верхнем течении р. Пятиямная (рис. 2). При этом на р. Западная число поселений не изменилось, но деятельность бобра несколько снизилась. Самое мощное поселение сместилось выше по течению реки. Два других поселения уменьшились в раз-

мерах. На р. Кармала, по сравнению с прошлым годом исчезло одно поселение. Деятельность бобра здесь ослабла. На р. Скипидарка и в антропогенном пруду появилось новое поселение бобров, средней мощности. Кроме того, новое сильное поселение зафиксировано в верхнем течении р. Пятиямная. Средняя плотность бобра составила 2,6 экземпляра на км исследованного русла. Минимальная плотность бобра была на рр. Скипидарка, Кармала и Сура,



максимальная на р. Ручелейка и р. Час (табл. 4).

Рис. 2. Бобровые поселения на участке «Верховья Суры», заповедник «Приволжская лесостепь» в 2017 г.

Таблица 4.

Динамика числа поселений (числитель) и количества бобров на км русла (знаменатель) на водотоках участка «Верховья Суры».

Водоем (длина исследованного русла, км)	2012	2013	2014	2015	2016	2017
р. Пятиямная (2,7)	1/1,5	1/1,1	1/0,7	1/2,7	1/2,7	2/2,7
р. Скипидарка (2,2)	0/0	1/0,9	1/0,9	1/0,9	0/0	1/1,4
р. Час (2,3)	2/3,5	2/3,5	2/2,6	2/2,6	2/2,2	2/2,6
р. Кармала (4,0)	3/3,0	2/1,8	2/2,0	2/1,8	3/2,8	2/1,5
р. Ручелейка с притоками (6,7)	4/2,4	6/4,2	7/4,3	7/4,5	7/4,2	7/4,5
р. Сура (9,9)	7/2,6	5/2,2	6/1,8	6/2	6/1,9	6/1,8
р. Черная (2,0)	1/0,5	0/0	2/2	2/3	2/3	2/3
р. Тарасовка (0,5)	1/4	1/2	1/2	1/2	1/2	1/2
Итого: (30,3):	19/2,3	18/2,2	22/2,3	22/2,5	22/2,4	23/2,6

Борок

На другом лесном участке заповедника — «Борок» учеты бобров носят не регулярный характер. В настоящее время на рассматриваемой заповедной территории можно отметить 4 поселения бобра, из которых два расположены на р. Кадада (мощность поселений высокая), одно — на бывших торфоразработках и еще одно — в старицах р. Кадады (оба поселения средней мощности). Средняя численность бобров на участке оценивается нами в 18–22 особи.

Островцовская лесостепь

Среди степных участков заповедника самая высокая численность бобров отмечена в «Островцовской лесостепи». Всего на этом участке насчитывали от 9 до 13 бобровых поселений (рис. 3). Плотность бобров на территории и в охранной зоне участка «Островцовская лесостепь» с 2014 по 2017 гг. уменьшилась с 3,1 до 2,5 экз. на км исследованного русла (табл. 5).

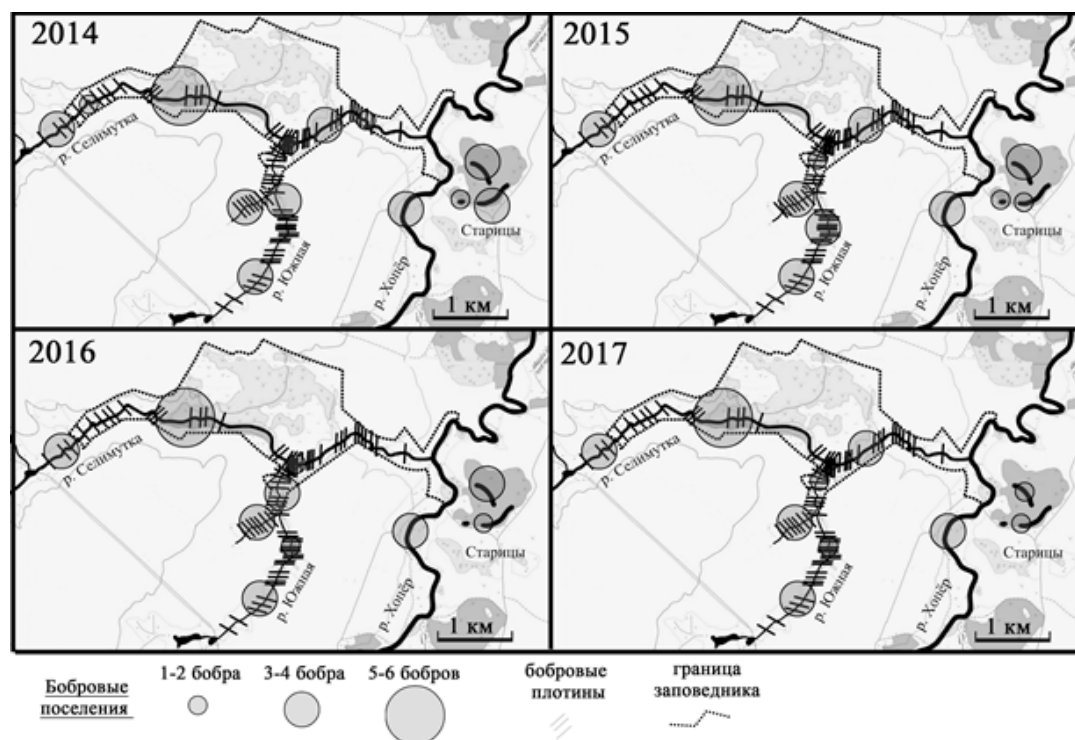


Рис. 3. Динамика размещения бобровых поселений и плотин с 2014–2017 гг. в «Островцовской лесостепи».

Наибольшее число поселений (13) наблюдалось в 2014 г. Из них 6 поселений было на р. Селимутка, три на р. Южная, 3 поселения в старицах р. Хопёр и одно в р. Хопер. В 2015 г. два бобровых поселения на р. Селимутка оказались покинутыми. В 2016 г. пропали одно поселение в среднем течении р. Селимутка и одно в старицах. По данным 2017 г. на заповедном участке и сопредельных

территориях обитало не менее 30 бобров, число поселений не изменилось, но размеры двух поселений стали меньше (рис. 3) (Башинский, Осипов, 2017). Динамика числа поселений и плотность бобров на исследованном участке приведены в таблице 5.

Таблица 5.

Динамика числа поселений (числитель) и количества бобров на км русла (знаменатель) на водотоках и старицах участка «Островцовская лесостепь».

Водоем (длина исследованного русла, км)	2014	2015	2016	2017
р. Южная с притоками (3,2)	3/3,8	4/3,8	4/4,3	3/3,1
р. Селимутка (6,5)	6/2,5	3/1,8	2/1,2	3/1,8
р. Хопер (2,2)	1/1,8	1/1,8	1/1,8	1/1,8
старицы р. Хопер	3	3	2	2
Всего (10,3):	13/3,1	11/2,7	9/2,5	9/2,5

В настоящее время существует лишь одно крупное многолетнее поселение в верхнем течении р. Селимутки в облесенной части долины. На этом участке преобладают предпочитаемые бобром деревья (осина, ива), а низкая скорость течения (0,08 м/с) и развитая пойма позволяют создавать стабильные крупные пруды. Остальные поселения имеют среднюю или малую мощность (рис. 3). Самые стабильные поселения наблюдаются в центральной части р. Южная. Из-за малого объема воды (расход в незапруженной части – 0,001 м³/с) бобры вынуждены создавать каскады прудов. Низкая скорость течения (0,05 м/с) и слабое воздействие паводка позволяют созданной бобрами инфраструктуре (плотины, каналы, норы) сохраняться долгие годы. Среднее и нижнее течение р. Селимутки малоприспособлено для формирования крупных и стабильных поселений. Сильное течение (0,44–1,18 м/с), узкая пойма (5–10 м), крутизна и высота долинных склонов дают возможность создавать пруды лишь руслового типа. Плотины в таких местах каждый год размываются весенними паводками, бобры вынуждены ежегодно менять территорию. В таких поселениях живут, как правило, молодые семьи и одиночки. Часть из них приходит из р. Хопёр, которая связывает все окрестные рек и служит основным путем расселения бобров.

Кроме рек, бобры на изученной территории обитают в старицах р. Хопер. В 2016–2017 гг. нами отмечено уменьшение численности бобров в старицах (табл. 5), возможно часть животных была добыта охотниками, так как часть стариц находится за пределами охранной зоны заповедника и активно используется для охоты на водоплавающую дичь. В настоящее время здесь живет 3–5 бобров.

«Попереченская лесостепь»

В охранной зоне участка «Попереченская степь» бобр впервые обнаружен в 2012 г. Одно бобровое поселение насчитывало 2 зверька и 3 плотины. В 2015 г. из охранной зоны бобр проник на территорию заповедника, где создал еще одно поселение. В 2017 г. здесь стало два бобровых поселения, насчитывающих от 6 до 8 бобров, 3 хатки и 14 плотин.

«Кунчеровская лесостепь»

В «Кунчеровской лесостепи» первая находка бобра датируется 2011 г. Бобровое поселение было обнаружено в охранной зоне заповедного участка на

р. Кунчеровская, притоке р. Верховимка (бассейн р. Сура), протекающей в овраге. Поселение было средней мощности, насчитывало не менее 3 бобров и до 8 плотин. Через два года бобры поднялись выше по течению реки на территорию заповедника и создали здесь еще одно поселение. В 2015 г. они зимовали только в верхнем (заповедном) поселении. В 2017 г. численность бобра на участке составляла 3–4 экземпляра, в поселении была одна хатка и две плотины.

Строительная деятельность бобров

Строительная деятельность бобров весьма разнообразна и во многом зависит от особенностей рельефа заповедных участков. Так на участках «Кунчеровская лесостепь» и «Попереченская степь» бобры живут только в хатках, т.к. реки здесь имеют пологие берега и развитую пойму. На участке «Островцовская лесостепь» только в одном самом крупном поселении на р. Селимутка с развитой поймой бобры живут в хатке, а в остальных поселениях – в норах. На лесном участке «Борок» бобры обитают только в норах. На участке «Верховья Суры», по данным 2017 г., в 9 из 23 поселений бобры жили в хатках (рис. 4), а во всех остальных случаях – в норах.

Обитая в заповеднике преимущественно на малых реках, бобры вынуждены строить и поддерживать плотины. Наиболее подробные сведения получены нами о бобровых плотинах на участке «Верховья Суры». По данным 2017 г. на реках этого участка было зарегистрировано 165 действующих и 48 заброшенных плотин (табл. 6). Среднее число плотин на км исследованного русла составило 9,7 шт. Средняя длина плотин на участке составила $6,7 \pm 5,2$ м ($n=69$). Максимальная длина плотины зафиксирована на р. Сура (38 м) в поселении №17 (рис. 4), минимальная – 0,4 м. Средний перепад уровня воды обычно составляет $35,5 \pm 21,6$ см ($n=69$). Наибольшее число плотин обычно сохраняется на рр. с малым водосбором Западная, Восточная и Пятаямная (табл. 6). На более крупных водотоках количество плотин заметно ниже. Плотины обычно построены из древесного материала (более 90% от всех плотин), иногда встречаются земляные, на рр. Западная и Восточная, из-за близко расположенных к поверхности земли материнских пород часть плотин построена из песчаника (фото 115).

Таблица 6.

Характеристика бобровых плотин на участке «Верховья Суры».

Водоем	Число плотин, действующих/заброшенных	Число плотин на км русла	Средняя длина плотин \pm sd, м	Средний перепад уровня воды \pm sd, см
р. Пятаямная	35/6	15,2	6,2	-
р. Скипидарка	2/3	2,3	$4,6 \pm 4,3$	$38,9 \pm 21,0$
р. Час	12/0	7,1	5,0	-
р. Кармала	21/8	11,6	4,8	-
р. Ручейка	17/2	5,9	$3,2 \pm 0,7$	$35,5 \pm 26,5$
р. Западная	23/11	24,3	4,4	-
р. Восточная	12/1	18,6	4,5	-
р. Сура	31/14	4,5	$8,1 \pm 5,4$	$34,9 \pm 21,3$
р. Черная	11/3	7,0	$7,0 \pm 7,1$	$35,0 \pm 7,0$
р. Тарасовка	1/0	0,5	5,0	-
Среднее по участку	-	9,7	$6,7 \pm 5,2$	$35,5 \pm 21,6$
Итого:	165/48	-	-	-



Примечание: sd – стандартное отклонение, $n=69$, длина плотин и перепад уровня воды даны по данным 2008 г., число плотин по данным 2017 г.

Рис. 4. Бобровые жилища и плотины на участке «Верховья Суры», осень 2017 г.

Кормодобывание и состояние кормовых ресурсов

Исследования кормодобывания и кормовых ресурсов на территории заповедника специально не проводили, поэтому данные носят предварительный характер. Характер питания бобров во многом зависит от растительности, произрастающей вдоль водных объектов заповедных участков. На участке «Верховья Суры» основной корм бобра – береза. Запасы осины бобром были подорваны в процессе расселения по территории более 10 лет назад. В слабых поселениях (обычно, повторно заселенные бобром), где кормовая база бедная, в питании бобра может доминировать вяз гладкий *Ulmus laevis*, молодая поросль черной ольхи. Кроме отмеченных видов, в рационе питания бобров отмечались черная смородина *Ribes nigrum*, калина *Viburnum lantana*, малина *Rubus idaeus*, бересклет бородавчатый *Euonymus verrucosus*, ивы *Salix* sp. Высшая водная растительность на участке развита очень слабо и не играет большой роли в питании бобра. На участке «Борок» спектр питания бобра несколько другой. В поселениях, расположенных в р. Кадада, бобр преимущественно

питаются ивами, кленом ясеневидным *Acer negundo*, изредка березой и осиной. Кроме того, здесь довольно часто можно увидеть погрызы сосны. В старицах р. Кадада бобр предпочитает осину, дуб, иногда березу. Из высшей водной растительности зафиксировано питание кубышкой. На участке «Островцовская лесостепь» питание бобра наиболее разнообразно. В самом большом поселении бобра в верхнем течении р. Селимутка в питании бобра доминирует осина. Других запасов осины на участке нет. В остальных бобровых поселениях доминирует молодая поросль черной ольхи. На р. Южной в спектре питания зверька зафиксированы ивы, тёрн, высшая водная растительность. Небольшие запасы березы, расположенные рядом, бобр игнорирует. В поселениях на старицах р. Хопер в питании бобра преобладают вяз широколистный, дуб, береза, ивы. На участке «Кунчеровская лесостепь» бобр предпочитает березу и дуб. На участке «Попереченская степь» в питании бобра преобладают ивы и полуводная растительность. Другой древесно-кустарниковой растительности рядом нет.

Факторы, определяющие динамику численности

В настоящее время на всей территории заповедника насчитывается 130–150 бобров. На разных участках численность меняется в зависимости от года вселения и наличия благоприятных условий обитания. На участке «Верховья Суры» численность бобров относительно стабильная, имеют место лишь некоторые годовые флуктуации. В настоящее время миграции бобра происходят преимущественно из более крупных водотоков в малые. Большие поселения заменяются средними и слабыми, которые появляются на месте старых поселений по мере восстановления кормовых ресурсов. Несмотря на небольшую численность волка *Canis lupus*, он может влиять на численность бобра. На р. Ручелейка осенью 2011 г. обнаружен желудок добытого волком бобра. Кроме того, следы волка часто отмечаются на берегу вдоль бобровых поселений, что может косвенно также свидетельствовать об охоте волка на бобров. Других хищников, которые могли бы охотиться на бобра, на «Верховьях Суры» нет. Фактов браконьерства на заповедном участке не отмечено. На участке «Борок» наблюдается рост численности бобра. Если 10 лет назад бобров отмечали только в старицах реки Кадада, то сейчас и в русле реки насчитывается два больших поселения. Этому способствует как охранный режим, так относительно хорошая кормовая база. В «Попереченской степи» бобр, несмотря на скудную кормовую базу, также увеличивает свою численность, что может быть связано как с быстрым восстановлением древесной растительности, так и развитой травянистой растительностью. За 6 лет с момента вселения количество бобров выросло в два раза. Для «Островцовской лесостепи» также характерна относительно слабая кормовая база, что вместе с высокой плотностью поселений и особенностями рельефа не позволяет предполагать увеличение численности в следующие годы. Потенциально бобры еще могут заселить некоторые небольшие водотоки – притоки р. Селимутки и р. Южной. Однако с учетом антропогенного пресса в окрестностях заповедника и увеличивающейся популярности бобров как охотничьего объекта, можно прогнозировать уменьшение численности на данном участке. В «Кунчеровской лесостепи» числен-

ность бобра имеет тенденцию к сокращению.

Литература

Башинский И.В., Осипов В.В. Особенности пространственного распределения и динамика численности бобра в Островцовской лесостепи // Природное наследие России: сб. науч. ст. Междунар. науч. конф., посвящ. 100-летию национального дела и Году экологии в России (г. Пенза, 23-25 мая 2017 г.)/ под ред. д-ра биол. наук, проф. Л.А. Новиковой. Пенза: Изд-во ПГУ, 2017. С. 221–223.

Борисов Б.П. Методические указания по учёту речного бобра на больших территориях. ВНИЛ Главохоты РСФСР. М.: 1986. 19 с.

Денисов В.П., Гурьлева Г.М., Титова Н.А. Акклиматизация и реакклиматизация млекопитающих в Пензенской области// Охрана и рациональное использование естественных ресурсов Пензенской области. М.: 1980. С. 57–64.

Добролюбов А.Н. Фауна млекопитающих Островцовской лесостепи // Биологическое разнообразие и динамика природных процессов в заповеднике «Приволжская лесостепь». Островцовская лесостепь. Труды Государственного природного заповедника «Приволжская лесостепь». Вып. 2. Пенза: 2012. С. 245–248.

Добролюбов А.Н., Осипов В.В. Динамика пространственного распределения бобра *Castor fiber* и его влияние на экосистемы заповедника «Приволжская лесостепь» // Териофауна России и сопредельных территорий. Мат. Международного совещания, Москва 31 января – 2 февраля 2007 г., М.: КМК. 2007. С. 132.

Добролюбова Т.В., Добролюбов А.Н., Кудрявцев А.Ю., Лебяжинская И.П. Государственный природный заповедник «Приволжская лесостепь» (Физико-географическая характеристика и биологическое разнообразие природных комплексов), Пенза: 2002. 91 с.

Добролюбов А.Н., Лебяжинская И.П., Кудрявцев А.Ю., Горбушина Т.В., Добролюбова Т.В., Осипов В.В. Государственный природный заповедник «Приволжская лесостепь»: физико-географическая характеристика и биологическое разнообразие природных комплексов// Труды Государственного заповедника «Приволжская лесостепь», вып. 4. Пенза: 2013. 70 с.

Дьяков Ю. В. Бобры Европейской части СССР. М., 1975. 480 с.

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.

Неворотов А.И., Новикова Л.А. Физико-географические условия Островцовской лесостепи// Биологическое разнообразие и динамика природных процессов в заповеднике «Приволжская лесостепь. Труды Государственного заповедника «Приволжская лесостепь», вып. 2, Пенза, 2012. С. 7–10.

Осипов В.В., Башинский И.В., Подшивалина В.Н. О влиянии деятельности речного бобра *Castor fiber* на биоразнообразие экосистем малых рек лесостепной зоны // Поволжский экологический журнал, 2017. №1. С. 69–83.

Bashinskiy I.V. Osipov V.V. Beavers in Russian forest-steppe – characteristics of ponds and their impact on fishes and amphibians // Russian J. Theriol., 2016. 15 (1). P.34–42.

Osipov V.V. New data on number of beavers in upper reaches of Sura river // VI International Beaver Symposium. Book of abstracts. 17–20 september 2012, Ivancic-Grad, Croatia, Faculty of Forestry, University of Zagreb, 2012. P. 119.

BEAVERS IN PRIVOLSHKY FOREST-STEPPE STATE NATURE RESERVE

V.V. Osipov¹, I.V. Bashinskiy²

¹ *State Nature Reserve "Privolshky Forest-Steppe"*
² *A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the RAS*
osipovv@mail.ru, ivbash@mail.ru

The State Nature Reserve «Privolshky Forest-steppe» is located in the Penza oblast, in the forest-steppe zone of the Middle Volga region of Russia. The reserve area was established in 1989 to preserve the unique steppes of the northern type. Of five sites, three («Poperechenskaya steppe», «Ostrovtsovskaya forest-steppe» and «Kucherovskaya forest-steppe») belong to the steppe and forest-steppe complex, and two («Borok» and «Upper Sura») to the forest complex.

Studies of the number and distribution of beavers in the reserve and its buffer zone were started in 2007 on the «Upper Sura» site and are still going.

Accounting for beaver numbers in other areas of the reserve started in 2013. Of these, «Ostrovtsovskaya forest-steppe» has been most thoroughly studied. To account for beavers, the methodical instructions of Borisov (1986) and Dyakov (1975) were used. To quantify the degree of influence of beavers on waterways and water bodies, the location of dams and other traces of beaver activity were recorded using GPS. This helped to assess the number of beavers, the condition and capacity of their settlements.

At present, there are 130–150 beavers in the whole territory of the reserve. At different sites, the number varies depending on the year of introduction and the existence of a favorable habitat. On the «Upper Sura» site, the number of beavers is relatively stable, only some annual fluctuations occur. Currently, the beaver migration occurs mainly from larger watercourses to the smaller and upper reaches of streams. Large settlements are replaced by medium and weak ones, which appear on the site of old settlements as the food resources are restored. A total of 23 beaver settlements were found here.

The average density of the beaver was 2.6 specimens per km of the investigated watercourse. Inhabited in the reserve mainly in small rivers, beavers are forced to build and maintain dams. The most detailed information was obtained by us on beaver dams on the «Upper Sura» site. According to the data of 2017, 165 active and 48 abandoned dams were registered on the rivers of this site. The average number of dams per km of the investigated watercourse was 9.7 pcs. The average length of the dams in the area was 6.7 ± 5.2 m (n=69). The maximum length of the dam is fixed on the Sura River and was 38 m, the minimum – 0.4 m. The average difference in water level is usually 35.5 ± 21.6 cm (n=69).

On the «Borok» site, there is an increase in the number of beavers. If 10 years ago beavers were noticed only in the oxbow lake of the Kadad River, now there are two large settlements in the riverbed. This is facilitated by both a security regime and a relatively good feed base. Currently, in the «Bork» 4 settlements of the beaver can be noted, the number is estimated by us as 18–22 individuals. In the «Poperechenskaya

steppe» there were two beaver settlements, numbering from 6 to 8 beavers, 3 lodges and 14 dams. Here, the beaver, despite its weak forage reserve, increases its number, which can be related both with the rapid restoration of woody vegetation as well as developed grassy vegetation. For 6 years since the introduction, the number of animals has doubled.

According to 2017 data, there were 9 settlements on the «Ostrovtsovskaya forest-steppe» site and adjacent territories with a population of at least 30 beavers. For «Ostrovtsovskaya forest-steppe» is characterized by a relatively weak food base, which, together with the high density of settlements and features of the relief does not allow for an increase in numbers in the following years. Potentially, beavers can still inhabit some small streams – the tributaries of the rivers Selimutka and Yuzhnaya. However, taking into account the anthropogenic impact in the vicinity of the reserve and the increasing popularity of beavers as a hunting object, it is possible to predict a decrease in the number in this section. In the «Kuncherovskaya forest-steppe» the first find of the beaver dates to 2011. In 2017, the number of beavers on the site was 3–4 individuals, in the settlement there was one lodge and two dams. In «Kucherovskaya forest-steppe» the beaver number tends to decrease.

АНАЛИЗ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ БОБРОВ И ЕЕ ПРОГНОЗ В ЗАПОВЕДНИКАХ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

В.Г. Петросян¹, Н.А. Завьялов², А.С. Мишин³,
Н.Н. Дергунова¹, Ф.А. Осипов¹

¹Институт проблем эволюции и экологии им. А.Н. Северцова РАН,
petrosyan@sevin.ru,

²Государственный природный заповедник «Рдейский»,
zavyalov_n@mail.ru

³Воронежский государственный биосферный заповедник им. В.М. Пескова

В восстановлении численности речного бобра (*Castor fiber*) на территории России огромную роль играли заповедники. Они были местами сохранения оставшихся популяций и центрами дальнейшего расселения бобров. В настоящее время роль заповедников не менее важна, поскольку только для заповедных территорий имеются долговременные данные по динамике численности бобров, в них проводится мониторинг состояния среды, и именно на заповедных территориях мы можем лучше понять возможные изменения биотических и абиотических параметров среды, обусловленные многолетним обитанием бобров. Динамика численности бобров важна не только для понимания биологии самого вида, но и для анализа преобразованных бобрами местообитаний (Gurney, Lawton, 1996; Wright et al., 2004; Cuddington et al., 2009) и зависимых от преобразований видов (Wright, 2009; Soszyńska-Maj et al., 2009).

Цель данного сообщения – анализ долговременной динамики численности бобров в заповедниках европейской части России и прогноз возможных изменений численности.

На основании большого массива литературных данных нами была составлена гипотетическая модель динамики численности бобров (Завьялов и др., 2015), состоящая из следующих стадий (рис. 1).

1 – начальная стадия медленного роста численности. Бобры занимают лучшие, наиболее удобные 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 (Müller-Schwartz, Schulte, 1999), или состояние перенаселения (Жар-

ков, 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; Müller-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; Müller-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).

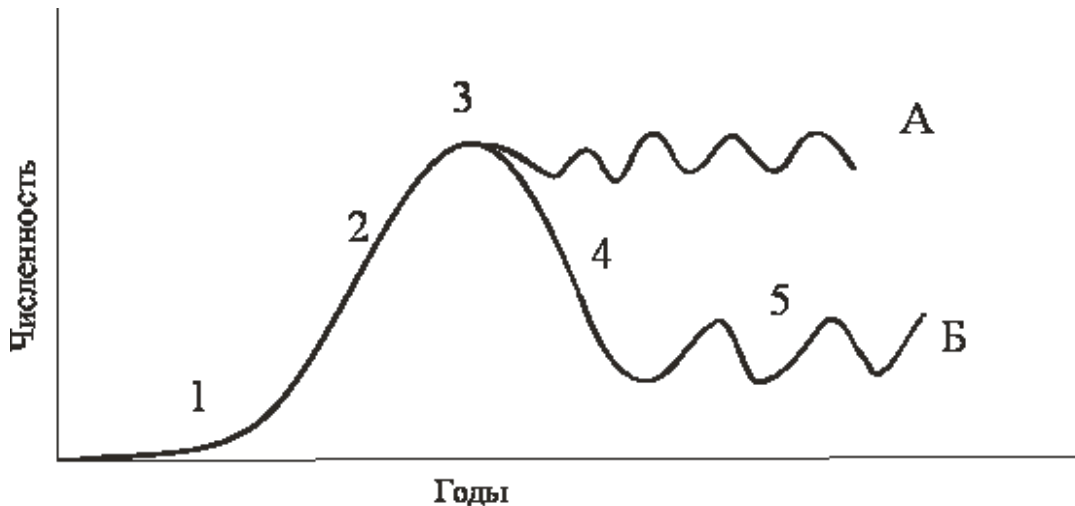


Рис. 1. Гипотетическая модель динамики численности бобров (по Завьялов и др., 2015). 1-5 — стадии развития популяции. А — вариант с высокой скоростью восстановления кормов. Б — вариант с низкой скоростью восстановления кормов.

4 — снижение численности. Зброшенных 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).

Затем мы проанализировали многолетние данные по динамике численности бобров Лапландского, Дарвинского, Приокско-Тerrasного, Центрально-Лесного, Окского, Мордовского и Хоперского заповедников, расположенных в Европейской России на севере, юге и в центре ареала бобра (Петросян и др., 2012; Завьялов и др., 2015; Петросян и др., 2016). Позже, с использованием ранее разработанной модели были обработаны данные по Рдейскому (ряд наблюдений 15 лет) и Воронежскому (80 лет) заповедникам. Результаты анализа и прогноз представлены на рис. 2–10.

Для изученных заповедников выделено несколько стадий развития популяций (рис. 1). Первые две характеризуют рост численности на первых этапах реинтродукции бобров. Реализация последующих стадий зависит от скорости восстановления кормов, от накопления результатов средообразующей деятельности бобра и ряда других факторов, а итог может варьировать. При этом на кривую, отражающую общий характер изменения численности, как правило (за исключением Лапландского заповедника), накладываются колебательные процессы.

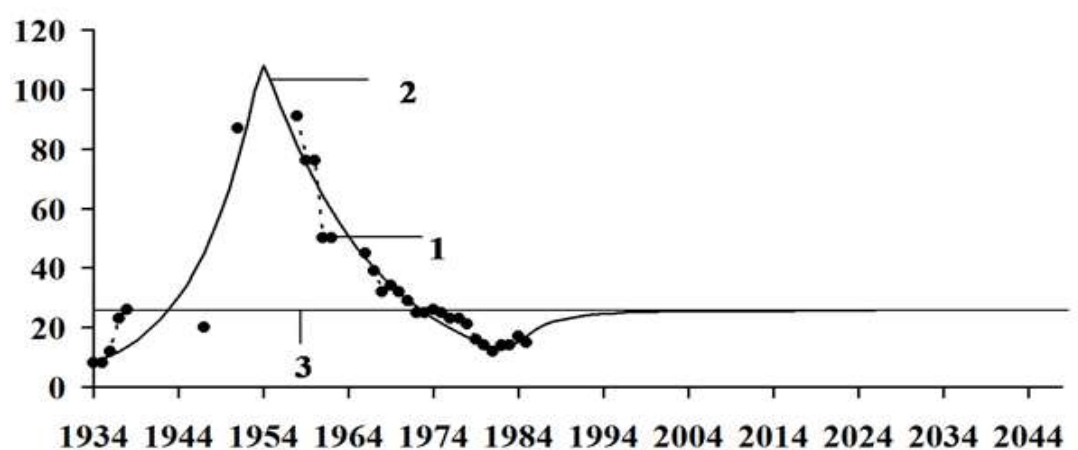


Рис. 2. Многолетняя динамика и прогноз численности для Лапландского заповедника. Далее для рис. 2–10 по оси абсцисс — численность в особях, по оси ординат — годы. 1 — данные мониторинга, 2 — модельные оценки, 3 — стационарная численность.

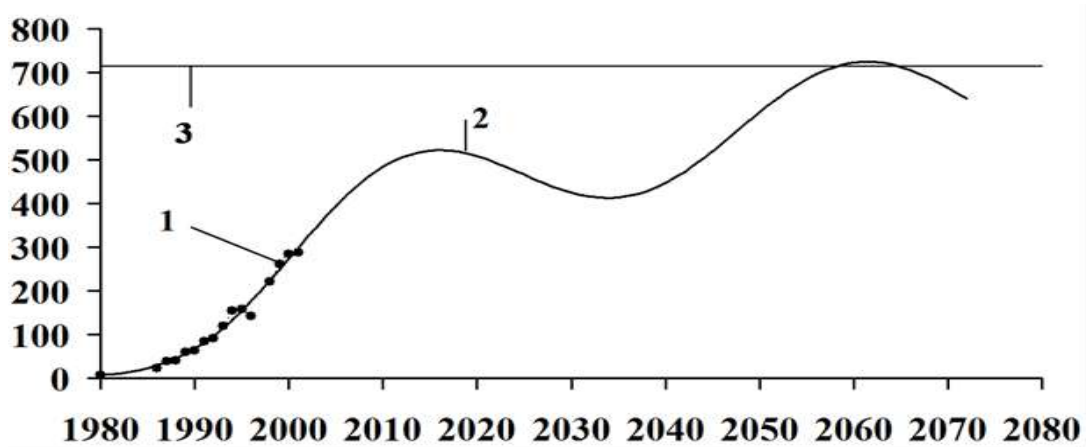


Рис. 3. Многолетняя динамика и прогноз численности для Дарвинского заповедника.

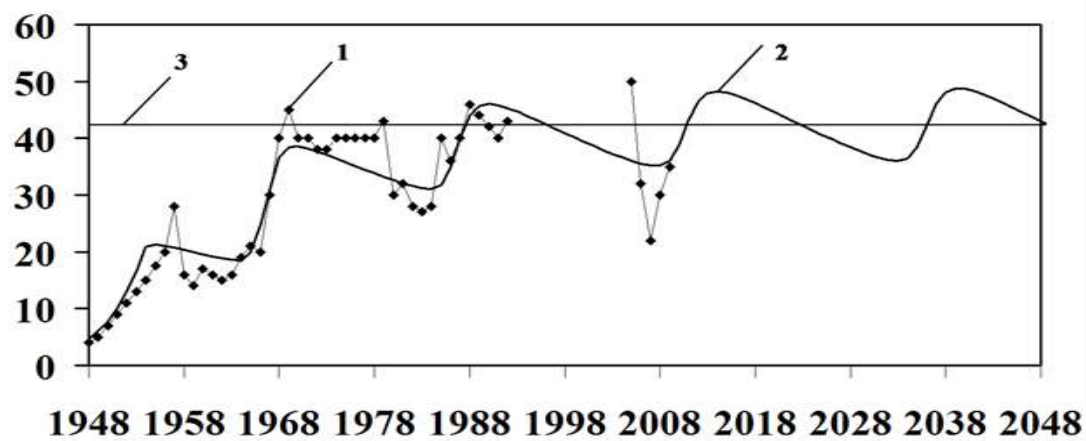


Рис. 4. Многолетняя динамика и прогноз численности для Приокско-Террасного заповедника.

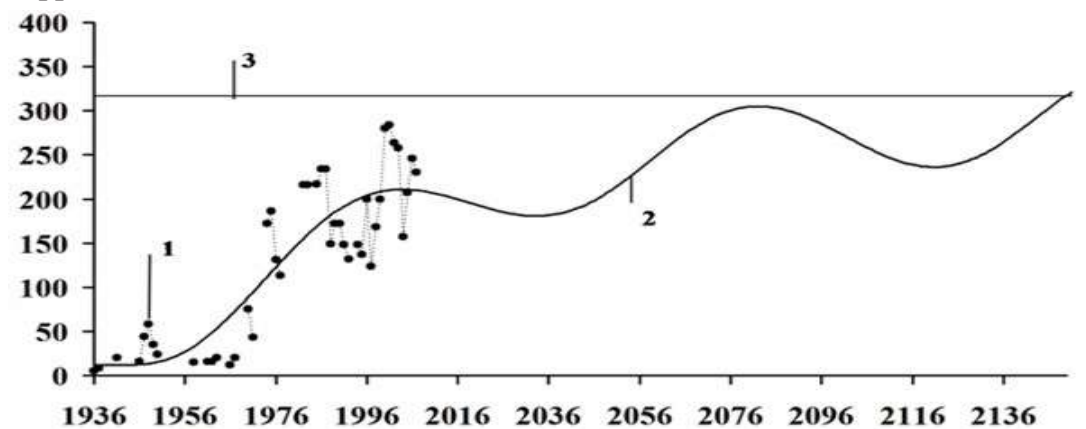


Рис. 5. Многолетняя динамика и прогноз численности для Центрально-Лесного заповедника.

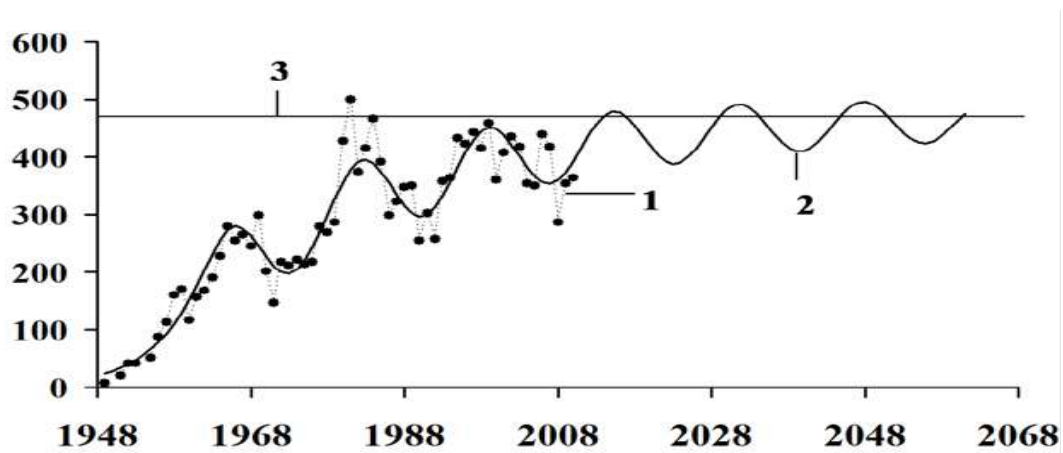


Рис. 6. Многолетняя динамика и прогноз численности для Окского заповедника.

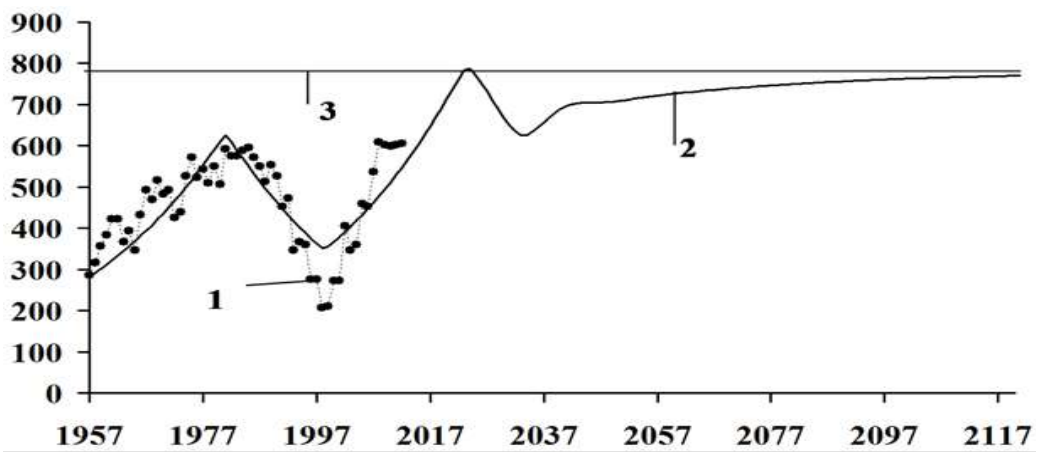


Рис. 7. Многолетняя динамика и прогноз численности для Хоперского заповедника.

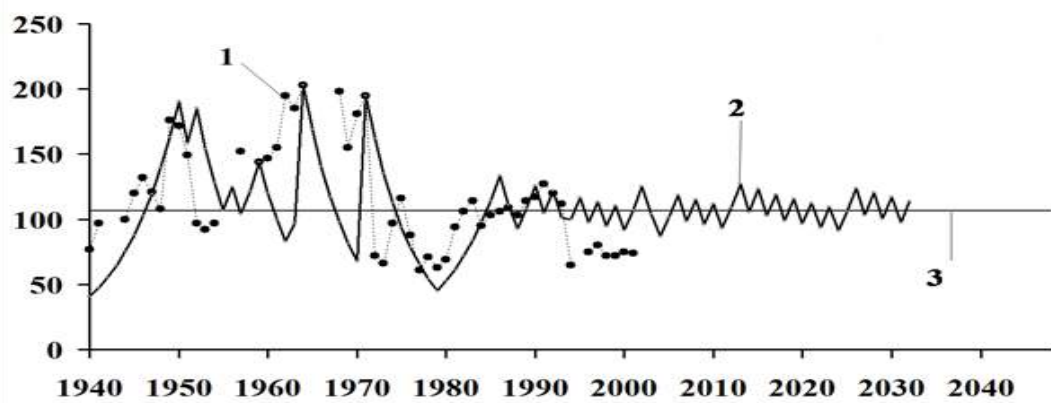


Рис. 8. Многолетняя динамика и прогноз численности для Мордовского заповедника.

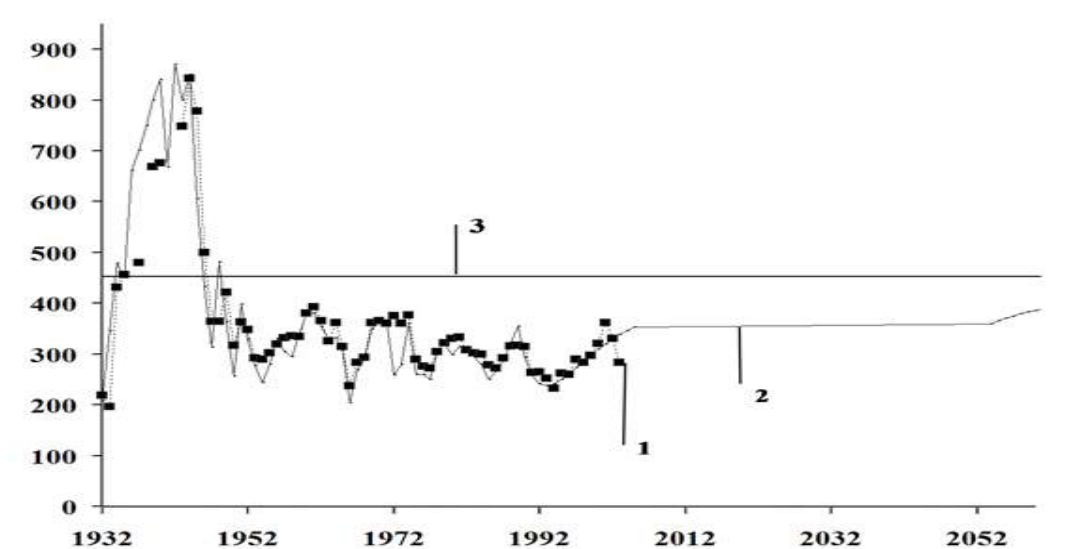


Рис. 9. Многолетняя динамика и прогноз численности для Воронежского заповедника.

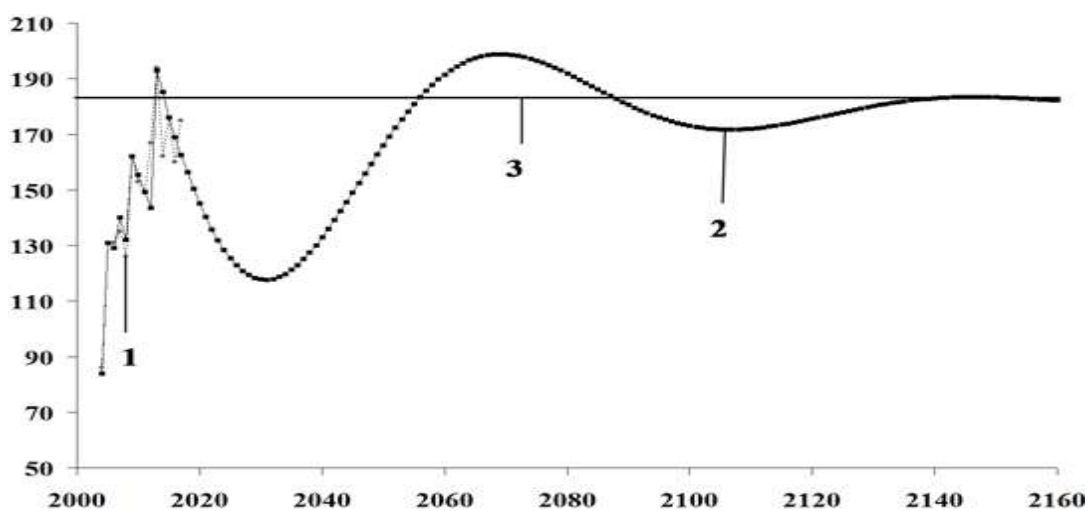


Рис. 10. Многолетняя динамика и прогноз численности для Рдейского заповедника.

При низких скоростях восстановления и ограниченном количестве доступного ресурса справедлив **первый тип** эруптивной динамики, то есть динамика численности характеризуется кратковременной вспышкой с дальнейшим спадом и стремлением к стабильному стационарному низкому значению. Он отмечен в Лапландском заповеднике (рис. 2), где скорость возобновления изъятых бобром древостоев крайне мала (Катаев, статья в этом сборнике). **Второй тип** хода численности – одноступенчатая модель с квазипериодическими

колебаниями, характеризуется стремлением к достигнутому за первую волну подъема уровню численности при наличии квазипериодической составляющей. Его наблюдали в пессимальных местообитаниях Приокско-Террасного заповедника (рис. 3). При высокой скорости возобновления кормов возможен значительный рост численности. Такой тип динамики численности – **третий**: многоступенчатая модель с квазипериодическими колебаниями – был показан для бобровых популяций Центрально-Лесного (рис. 5), Дарвинского (рис. 3), Хоперского (рис. 7) заповедников. **Четвертый** тип динамики – логистический рост численности до высокого уровня с периодической колебательной составляющей – отмечен в Окском заповеднике (рис. 6). Он характеризуется стремлением к стационарному состоянию при отсутствии ограничений на доступные кормовые ресурсы.

Промежуточное положение (между первым и вторым типами динамики) представляют данные по Мордовскому (рис. 8) и Воронежскому (рис. 9) заповедникам. Нужно отметить, что для обоих заповедников характерно значительное изъятие бобров для расселения, что могло повлиять на характер динамики численности (Завьялов и др., статья в этом сборнике; Мишин, статья в этом сборнике). Также для обоих этих заповедников характерно формирование устойчивой отрицательной обратной связи – развитие черноольховых лесов в бобровых местообитаниях. Весь комплекс жизнедеятельности бобров сдвигает экологические условия в сторону, наиболее благоприятную для черноольшаников (Завьялов, 2015), которые в свою очередь не самые лучшие местообитания для бобров (Николаев, 1997). Но существует и важное различие в прогнозе динамики численности для Воронежского и Мордовского заповедников. Если в Мордовском заповеднике прогнозируются флуктуации численности на уровне стационарной численности (т.е. на уровне максимальной емкости угодий), то в Воронежском заповеднике численность прогнозируется на уровне ниже стационарной (т.е. ниже максимальной емкости угодий). Возможное объяснение таких различий – это то, что в Воронежском заповеднике даже после прекращения массового изъятия зверей для расселения и восстановления естественной динамики численности не происходит заселения верховий малых рек и ручьев (Мишин, статья в этом сборнике), тогда как в Мордовском заповеднике такое возможно. Для Рдейского заповедника модель предсказывает быстрое и значительное снижение численности в ближайшие 10–15 лет с последующим восстановлением численности. Период колебания составляет 76 лет. Снижение численности бобров можно объяснить истощением древесно-кустарниковых кормов, которое заметно во многих поселениях Рдейского заповедника (Завьялов, статья в этом сборнике). Поскольку большая часть бобровых поселений Рдейского заповедника так или иначе связана с большим болотным массивом, где наиболее заметной формой воздействия бобров на среду обитания на болотах является не только сооружение плотин, но и роющая деятельность, то дальнейший рост численности бобров можно объяснить следующими причинами. Во-первых, в бобровых прудах на болотах максимальное развитие макрофитов (основного корма бобров) наблюдается между 20 и 40 годами после образования прудов (Ray et al., 2001). Во-вторых, многочисленные бобровые каналы оказывают, в том числе, и дренирующее

влияние на болота (Grotjans et al., 2014), а по берегам этих каналов начинают разрастаться деревья и кустарники – потенциальный корм бобров. Однако количество мест, пригодных для обитания бобров, на болотах ограничено, существующие бобровые водоемы могут сохраняться десятилетиями (Milbraht, 2013; Kagan, 2018), поэтому прогноз дальнейшей динамики численности на уровне стационарной представляется вполне правдоподобным.

На основе литературных данных и собственных наблюдений мы предполагаем, что вышеперечисленные четыре типа поведения динамики, по-видимому, будут отмечаться и в других частях обширного ареала бобра на территории европейской части России. Результаты анализа также показывают, что для всех изученных заповедников, расположенных в самых разных частях ареала вида, бобры остаются постоянным компонентом экосистем. Следовательно, таким же постоянным компонентом остаются и все привносимые бобрами изменения биотических и абиотических характеристик экосистем.

Литература

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

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.

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.

Завьялов Н.А., Артаев О.Н., Потапов С.К., Петросян В.Г. Бобры (*Castor fiber*) Мордовского заповедника: история развития популяции, современное состояние и ее дальнейшие перспективы // Российский Журнал Биологических Инвазий, 2015, № 2. С. 20–45.

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.

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.

Петросян В.Г., Голубков В.В., Горайнова З.И., Завьялов Н.А., Альбов С.А., Хляп Л.А., Дгебуадзе Ю.Ю. Опыт моделирования динамики численности речного бобра (*Castor fiber* L.) в бассейне малой реки Таденки, притока Оки (Приокско-Террасный заповедник) // Российский Журнал Биологических Инвазий. – 2012. № 3. С. 44–60.

Петросян В.Г., Голубков В.В., Завьялов Н.А., Горайнова З.И., Дергунова Н.Н., Омельченко А.В., Бессонов С.А., Альбов С.А., Марченко Н.Ф., Хляп Л.А. Закономерности динамики численности речного бобра (*Castor fiber* L.) после его вселения в особо

охраняемые природные территории Европейской части России // Российский журнал биологических инвазий, 2016. № 3. С. 66–89.

Aleksiuk M. Scent-mound communication, territoriality, and population regulation in beaver (*Castor canadensis*) // J. Mamm. 1968. Vol. 49. №4. P. 759–762.

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.

Cuddington K., Wilson W.G., Hastings A. Ecosystem engineers: feedback and population dynamics // The American Naturalist, 2009. Vol. 173. No 4. P. 488-498.

Grootjans A., Iturraspe R., Fritz C., Moen A. Joosten H. Mires and mire types of Peninsula Mitre, Tierra del Fuego, Argentina // Mires and Peat, 2014. Vol. 14. Article 01. P.1–20. <http://www.mires-and-peat.net/>

Gurney W.S., Lawton J.H. The population dynamics of ecosystem engineers // Oikos, 1996. Vol. 76. P. 273–283.

Karran D.J. The engineering of peatland form and function by beaver (*Castor* spp.) / A dissertation submitted to the College of graduate and postdoctoral studies in partial fulfillment of the requirements for the degree of doctor of philosophy in the Department of Geography and Planning University of Saskatchewan, Saskatoon, Canada, 2018. Электронный документ <https://harvest.usask.ca/handle/10388/8661>. Ссылка действительна 06.09.2018.

Milbrath J. T. Land-cover change within the peatlands along the Rocky Mountain Front, Montana: 1937-2009. Graduate Student Theses, Dissertations, 2013. 611 p. Электронный документ <https://scholarworks.umt.edu/etd/611>. Ссылка действительна 06.09.2018.

Müller-Schwarze D., Schulte B.A. Behavioral and ecological characteristics of a “climax” population of beaver (*Castor canadensis*) // Beaver protection, management and utilization in Europe and North America. New York: Kluwer Academic, Plenum Publishers, 1999. P. 161–177.

Nolet B.A., Rosell F. Territoriality and time budgets in beavers during sequential settlement // 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 09.10.2018.

Ray A.M., Rebertus A.J., Ray H.L. Macrophyte succession in Minnesota beaver ponds // Can. J. Bot., 2001. Vol.79. P. 487–499.

Soszyńska-Maj A., Soszyński B., Klasa A. Distribution and ecology of the saproxylic hoverfly *Chalcosyrphus eunotus* (Loew, 1873) (Diptera: Syrphidae) in Poland // Fragmenta Faunistica, 2009. Vol.52. No 2. P. 191-195.

Wright J. Linking populations to landscapes: richness scenarios resulting from changes in dynamics of an ecosystem engineer // Ecology, 2009. Vol.90. No 12. P. 3418–3429.

Wright J.P., Gurney W.S., Jones C.G. Patch dynamics in a landscape modified by ecosystem engineers // Oikos, 2004. Vol. 105. P. 336–348.

ANALYSIS OF BEAVER NUMBER DYNAMICS AND DYNAMICS PROGNOSIS IN THE RESERVES OF EUROPEAN PART OF RUSSIA

V.G. Petrosyan¹, N.A. Zavyalov²,
A.S. Mishin³, N.N. Dergunova¹, F.A. Osipov¹

¹ *A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the RAS,*
petrosyan@sevin.ru,

² *State Nature Reserve "Rdeysky", zavyalov_n@mail.ru*
³ *V.M. Peskov Voronezhskiy State Biosphere Reserve*

Analysis of the beaver *Castor fiber* number restoration in European part of Russia was carried out in terms of 9 reserves located in the north, south and center of the modern beaver range (Laplandskiy, Rdeyskiy, Darvinskiy, Central-Forest, Pioksko-Terrasnyi, Okskiy, Mordovski, Hoperskiy, Voronezhskiy). The data of long-term monitoring of the beaver number for those reserves were collected for periods of 15 to 80 years. With the use of original model, the analyses results are presented and prediction of possible changes in the number for every reserve is given. It is shown that the patterns of beaver number dynamics may be of four types: 1) eruptive; 2) one-stage with quasiperiodic oscillations; 3) multi-stage with quasiperiodic oscillations and 4) logistic trend of the number change with periodic oscillations around it. The results of analysis has shown that for all studied reserves placed in very different parts of the species range the beaves remain a constant component of ecosystems. Hence, all made by beaves changes of biotic and abiotic characteristics of ecosystems remain such a constant component also.

ЧАСТЬ 2. ВОЗДЕЙСТВИЕ БОБРА НА РАЗНЫЕ КОМПОНЕНТЫ ЭКОСИСТЕМ

ПРИМЕРЫ ВЛИЯНИЯ БОБРОВ НА ФЛОРУ ХОРОШО ИЗУЧЕННЫХ ОХРАНЯЕМЫХ ТЕРРИТОРИЙ

Н.М. Решетникова

*Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Государственный
природный заповедник «Белогорье», n.m.reshet@yandex.ru*

Начиная с 1999 г. я ежегодно работаю на охраняемых территориях Средней России. Некоторые из них были хорошо изучены ранее, и данные предыдущих лет позволяют выявить динамику флоры и оценить ее возможные причины.

Одним из факторов, который может влиять на флору, — это трансформация местообитаний под влиянием деятельности бобров. Это произошло на двух хорошо изученных ранее территориях: в заповеднике «Калужские засеки» и участке «Острасьевы Яры» заповедника «Белогорье».

Работы на всех локальных территориях проведены с помощью маршрутно-флористического метода на основе метода А.В. Щербакова, использовавшего идеи В.В. Алехина (Щербаков, Полевова, 2002; Решетникова, 2006, 2016). Для каждого маршрута составлен отдельный список сосудистых растений (на заготовленном заранее бланке). Каждый маршрут привязан к некоторой локальной площади, ландшафтному выделу (урочищу, долине небольшой речки, лесному кварталу, болоту, окрестностям деревни и др.). При этом регистрируются не только присутствие вида, но и типы местообитаний, в которых вид встречен на маршруте. Осмотрены все основные ландшафты, представленные на территориях. Наиболее близок этот подход к методу конкретных флор, разработанному Б.А. Юрцевым (Юрцев, 1968, 2000), однако при работах делаются не геоботанические описания площадок (или трансект), а описания отдельного маршрута (протяженностью 2–10 км), что позволяет значительно повысить скорость изучения территории и быстро анализировать материал. Виды, которые ранее не были отмечены в заповедниках, собраны в гербарий (образцы переданы в гербарий Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина). При обработке маршрутных данных получены: 1) число маршрутов, на которых встречен вид; 2) дислокация вида по территории; 3) характерные для вида местообитания; 4) маршруты, где зарегистрировано большое число видов вообще или большое число редких видов растений (ключевые ботанические территории, на которых в дальнейшем можно проводить мониторинг флоры); 5) точные указания мест произрастания редких видов.

Задача наших исследований — сделать новую ревизию флоры, то есть выявить растения, не встреченные ранее, проанализировать все старые данные по территории, а также сравнить полученные материалы по распространению видов и попробовать выявить те, чья численность изменилась за прошедшие 15–20 лет. В данной статье мы обсуждаем изменения флоры, наблюдаемые на участках, где расселились бобры.

Государственный природный заповедник «Калужские засеки» был создан в 1992 г. на юго-востоке Калужской области (в Ульяновском районе), где сохранились большие по площади массивы многовидовых старовозрастных широколиственных лесов. Уникальность территории во многом связана с давней историей заповедания отдельных участков (Бобровский, 2002). Вероятно, уже с 14 века территория имела оборонное значение на границе с «диким полем» — лесостепными и степными пространствами, бывшими под контролем кочевых племен (Арнольд, 1895). К 1563—1566 гг. отдельные звенья засек сложились в Заокскую засечную черту — оборонительную линию по границе Московского государства. В XVIII—XIX веках засечные леса сохраняла от уничтожения забота государства о резервах корабельного и строевого леса, в XX веке — отсутствие удовлетворительных дорог и сократившаяся (особенно после Великой Отечественной войны и перестройки) численность населения. Территория заповедника «Калужские засеки» включила в себя фрагменты Белевской Бобриковской засеки и Козельскую Дубенскую засеку (Южный участок заповедника), южную половину Козельской Столпицкой засеки (Северный участок).

Первые списки видов растений на территории заповедника (современный Южный участок) были составлены в начале XX века А.Ф. Флёрковым (1912). Позднее на территории собирали гербарный материал А.К. Скворцов — в 1981 г. (Скворцов, 2005; сборы хранятся в МНА), и А.А. Шмытов в 2001 г. (Шмытов, 2003, сборы переданы в МВ). Подробное изучение флоры территории было начато в конце 1980-х годов под руководством О.В. Смирновой в связи с организацией заповедника и продолжено после его создания, итогом стала публикация аннотированного списка «Сосудистые растения заповедника «Калужские засеки» (Шовкун, Яницкая, 1999), насчитывающего 702 вида сосудистых растений. При составлении конспекта флоры авторами использованы данные более чем 700 геоботанических описаний и многочисленных маршрутных исследований, выполненных ими совместно с сотрудниками МГУ им. М.В. Ломоносова, МГПУ им. В.И. Ленина и ПушГУ в 1987—1997 гг. Большое число данных позволяет достоверно оценить частоту вида на территории. Для 75 видов отмечено, что их произрастание нуждается в подтверждении (Шовкун, Яницкая, 1999) — 32 из них удалось найти на территории. Еще 26 видов без этого комментария также не учитываем в анализе, поскольку они не произрастают в Средней России или не отмечены в Калужской области, а также если для трудно диагностируемых видов указаны не свойственные им местообитания (Решетникова, Крылов, 2013; Решетникова, Бобровский, 2016).

В 2014—2016 и 2018 гг. выполнены описания около 60 маршрутов по Южному и Северному участкам территории. К известной флоре заповедника «Калужские засеки» добавлено более 130 видов. Однако некоторые редкие виды могли встречаться и раньше, но не были отмечены в силу своей редкости. По нашим подсчетам, за 20 лет на территории заповедника «Калужские засеки» могли именно появиться около 80 видов сосудистых растений, которые ранее могли отсутствовать (среди них 26 адвентивных и 6 синантропных). В статье (Решетникова, Бобровский, 2016) проанализированы тенденции расселения 48 из них, отмеченных в 2015 г., остальные виды зарегистрированы позднее. Столь большое пополнение флоры связано с появлением новых местообита-

ний — средообразующей ролью бобров, зубров, разрушением поселков на территории и сооружением бетонной дороги, где на обочине регулярно заносятся новые растения.

С деятельностью бобров может быть связано появление 20 видов, которые отмечены непосредственно на участках, преобразованных бобрами. В поймах малых рек бобры формируют специфический ландшафт, включающий разнообразные экотопы: плотины, пруды, заболоченные луга, каналы и др. (фото 117–124). После заповедания бобры резко увеличили свою численность в заповеднике, к настоящему времени освоив все доступные водотоки. В начале XX века следов деятельности бобров не наблюдалось (Флеров, 1912), в 1980-х годах их следы были незначительны (наблюдения М.В. Бобровского). Поэтому появление или исчезновение некоторых водных видов можно связать с изменением гидрологии малых рек на территории заповедника. Специальное изучение рек, на которых много бобровых плотин, в 2018 г. в течение 4 дней позволило прибавить к флоре 4 новых для территории вида.

На спущенных **бобровых прудах** возникают обширные пустые пространства, открытые для вселения видов растений. Здесь **впервые** отмечены:

1) *Eleocharis acicularis* (L.) Roem. et Schult. — Ситняг игольчатый — собран в 2018 г. у р. Дубровка в урочище Клягино, растет по крупным рекам Калужской области;

2) *Eleocharis austriaca* Hayek — Ситняг австрийский — этот вид впервые найден в Калужской области (в 2014 г. — на р. Титов верх, в 2018 г. — на р. Песочня), редок в Средней России, известен из сопредельных Тульской и Московской областей (Маевский, 2014), был собран 2010 гг. в Смоленской области;

3) *³ *Salix rubens* Schrank (*S. alba* × *S. fragilis*) — Ива краснеющая — отмечен в 2014 г. р. Песочня, гибрид, растет в долинах рек и на нарушенных участках в поймах;

4) *Chenopodium rubrum* L. — Марь красная — отмечена впервые в 2018 г. на спущенном пруду у р. Дубровка (Дубровня) в урочище Клягино; в области растут по нарушенным местообитаниям и по отмелям крупных рек;

5) **Epilobium hirsutum* L. — Кипрей волосистый — отмечен впервые в 2014 г. на р. Титов верх, р. Песочня, р. Мошок, также найден и у бетонной дороги, нередок в регионе, в последние годы регистрируется в Средней России чаще.

В заводях бобровых прудов отмечен целый ряд новых растений. В этих местообитаниях впервые в 2014–2016 и 2018 гг. найдены:

6) *Potamogeton pusillus* L. s. str. — Рдест маленький — отмечен впервые в 2018 г. в пруду р. Мошок, в регионе встречается изредка, в Средней России чаще встречается в южных областях;

7) *Elodea canadensis* Michx. — Элодея канадская, отмечена впервые в 2014 г. в пожарном пруду, в 2018 г. наблюдалась в большом числе в бобровых прудах в р. Титов верх, вид нередок в регионе и известен на сопредельных территориях;

8) *Scirpus radicans* Schkuhr — Камыш расходящийся — этот вид растет по берегам рек Жиздры и Вытебети, но найден и в бобровом пруду на р. Дубровка в урочище Клягино в 2014 г.;

9) *Lemna turionifera* Landolt — Ряска турионообразующая — вид впервые достоверно отмечен в Калужской области, найден в 2018 г. на р. Титов верх;

³ Знаком * обозначены растения, имеющие летучие семена.

10) *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid. — Многокоренник обыкновенный — отмечен в 2014 г., растет в прудах в р. Мошок, на р. Песочня, р. Дубровка, в регионе нередок, известен севернее и южнее заповедника.

11) *Polygonum amphibium* L. — Горец земноводный — отмечен в 2014 г. в пруду на р. Дубровка в урочище Клягино, в регионе нередок, в XXI веке, по видимому, становится чаще (найден и на обочинах дорог), известен на сопредельных территориях;

12) *Ceratophyllum demersum* L. — Роголистник погруженный — отмечен в 2014 г. в пруду на р. Дубровка в урочище Клягино, нередко в Калужской области, известен на сопредельных территориях;

13) *C. submersum* L. — Роголистник полупогруженный — отмечен в 2015 г., редкий в области южный вид, впервые в регионе найден только в 2001 г., позднее зарегистрирован в 6 точках из разных районов региона (Решетникова и др., 2010), его появление, очевидно, связано и с прогреванием водоемов в результате потепления последних лет (средние температуры августа в регионе возросли — данные Калужской метеостанции);

14) *Utricularia australis* R. Br. (*U. neglecta* Lehm.) — Пузырчатка южная — отмечена в 2015 г. в пруду на р. Дубровка в урочище Клягино, малоизученный вид, распространение нуждается в дальнейшем изучении.

Новые виды в заболоченных в результате деятельности бобров местообитаниях. В заболоченных в результате затопления (после постройки бобровых плотин) лесах и лугах отмечены следующие новые растения:

15) * *Epilobium pseudorubescens* A. Skvorts. — Кипрей ложнокраснеющий. Вид отмечен на 15 маршрутах — на пойменных лугах, на спущенных бобровых прудах, в лесах в поймах рек, на обочинах дорог и у бетонной дороги (более влажные местообитания, чем у близкого кипрея железистостебельного, см. ниже). В регионе вид быстро прогрессирует по нарушениям субстрата в лесах и у жилья, впервые был отмечен в 1975 г., затем в начале 2000-х регистрировался преимущественно по населенным пунктам, в 2010-х начал встречаться и в ненарушенных местообитаниях;

16) *Viola* × *ruprechtiana* Vorbas (*V. epipsila* × *V. palustris*) — Фиалка Рупрехта — собрана в 2015 г. в заболоченном ельнике у р. Песочня — гибрид (не очень редок в Средней России) впервые зарегистрирован в Калужской области, гибриды по нашим наблюдениям, свойственны местообитаниям с регулярными колебаниями экологических условий, в данном случае — фактор водного режима, хотя именно этот гибрид многочислен в «Орловском Полесье»;

17) По заболоченным лугам р. Машок у бобровых протоков в большом числе растет *Scrophularia umbrosa* Dumort. (отмечен в 2015 г.) — Норичник теневой — этот вид занесен в Красную книгу Калужской области. Сохранность этого вида в редких местонахождениях с XIX века до настоящего времени свидетельствует об устойчивости популяции при сохранении местообитаний (Решетникова и др., 2015). Примечательно, что подавляющее большинство находок сделаны за последние 20 лет, что свидетельствует о прогрессе этого вида (Решетникова и др., 2015);

18) *Carex elata* All. — Осока высокая — отмечена в 2015 г. по заболоченным лугам у р. Машок (Решетникова, 2018) — западный вид (иногда *C. omskiana*

считают его восточным подвидом), известный в России на территории северо-западных областей (Цвелев, 2000), в Средней России найден впервые;

19) * *Calamagrostis* × *rigens* Lindgr. (*C. canescens* (Web.) Roth × *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth) – Вейник жесткий – заболоченный луг у р. Песочня, найден вместе с И.Б. Кучеровым в 2016 г., отмечен на протяжении приблизительно 200 метров по течению реки (Решетникова, 2018). Во «Флоре Средней полосы...» (Маевский, 2014) подобные гибриды не указаны, но в Калужской области уже были найдены в Мосальском р-не, хотя росли в меньшем обилии (Решетникова, 2015);

20) В затопленном бобрами черноольшаниках и на заболоченных лугах у р. Песочни в 2015 и 2018 гг. отмечена *Barbarea stricta* Andrz. – Сурепка прямая – редкий в регионе вид, известный в настоящее время из 5 точек из разных районов (Решетникова и др., 2010).

Увеличение частоты встреч группы гидрофильных видов может быть связано с **изменением гидрологии рек**, вызванной деятельностью бобров.

Стали встречаться чаще.

Potamogeton alpinus Balb. – Рдест альпийский – ранее указан «редко» в лесных речках. Сейчас в большом обилии растет в лесных речках и бобровых запрудах (на 3 речках). В регионе нередок.

Leersia oryzoides (L.) Sw. – Леерсия рисовидная – ранее в заповеднике была встречена в одной точке (А.Ф. Флёрным указана в двух описаниях). В настоящее время отмечена на 8 маршрутах: на пойменных лугах (в том числе и подтопленных бобрами) у небольших речек и у бобровых запруд, в заболоченной колее дороги, на лесном болоте – также с бобровыми каналами. Вид заметно прогрессирует по всей области, поэтому возрастание частоты встреч может быть обусловлено не только деятельностью бобров, но и другими факторами (Решетникова, 2016).

* *Salix viminalis* L. – Ива корзиночная – встречен один раз в канаве у дороги, а теперь отмечена на заболоченном «бобровом лугу» у ручья к югу от д. Ягодное. В Калужской области распространена в долинах крупных рек.

Polygonum minus Huds. [*Persicaria minor* (Huds.) Opiz] – Горец малый – ранее указывался как «обычный», но только по сырым лесным дорогам (в начале XX века в Средней России был очень редок). Сейчас отмечен на 16 маршрутах: обочины и колеи дорог в лесах, на лугах в поймах рек, затопленных бобрами, отмечен в черноольшанике у ручья. В Средней России в настоящее время вид прогрессирует (Решетникова, 2016, 2017).

Callitriche cophocarpa Sendtger – Болотница короткоплодная – ранее росла только в заводях р. Чичера. Возможно, стала встречаться чаще, указана как редкий, сейчас отмечен на 9 маршрутах в разных частях заповедника: в заводях рек и обводненных колеях (в том числе и у Чичеры). Однако к этому виду могут относиться ошибочные указания Болотника обоеполого, в этом случае распространение вида не изменилось. В регионе нередок.

* *Epilobium adenocaulon* Hausskn. – Кипрей железистостебельный. Был отмечен в огородах в одной точке с пометкой «указание нуждается в подтверждении» (Шовкун, Яницкая, 1999). В настоящее время отмечен на 30 маршрутах – на обочинах дорог, у троп, на полянах, на пойменных лугах, также на спущен-

ных бобровых прудах и по отмелям рек. Прогресс этого вида, по-видимому, связан не только с деятельностью бобров.

* *Epilobium roseum* Schreb. — Кипрей розовый — ранее был отмечен в приречном высокотравье у р. Чичеры с пометкой «произрастание нуждается в подтверждении» (Шовкун, Яницкая, 1999). Сейчас отмечен на 5 маршрутах: в черноольшанике, на обочине дороги в сосняке с вязами в большом числе и на лугах, затопленных бобрами, — обильно.

Veronica anagallis-aquatica L. — Вероника ключевая — ранее встречен один раз в ручье с пометкой «произрастание нуждается в подтверждении». Вероятно, стал чаще, отмечен на 8 маршрутах: в лесных речках, в колее дороги в пойме реки, у ключа на прикормочной площадке зубров.

* *Cirsium rivulare* (Jacq.) All. — Бодяк приречный — указан на заливном лугу р. Песочни с пометкой «произрастание нуждается в подтверждении» (Шовкун, Яницкая, 1999). Найден в большом числе на затопленных бобрами лугах и на сыром лугу южнее д. Ягодное. Редкий вид, занесенный в Красную книгу Калужской области. Известен в долине р. Вытебеть южнее — в Орловском Полесье, а в Калужской области был известен еще лишь из одной современной точки, где рос всего один экземпляр (Решетникова и др., 2015).

Не встречено 3 вида сосудистых растений, приуроченных к обводненным местообитаниям. Это водяной лютик, указанный как *Ranunculus trichophyllus* Chaix обычно в лесных речках — по-видимому, указания следует относить к *R. kauffmannii* Clerc — в настоящее время водяные лютики в речках не отмечены, скорее всего, это связано с отсутствием участков с быстрым течением и холодной водой; *Triglochin palustris* L. — Триостренник болотный — вид, приуроченный к низкотравным заболоченным лугам и, возможно, исчезающий в связи с появлением высокотравья в поймах рек; *Scirpus lacustris* L. — Камыш озерный — который был ранее отмечен в заросшем пруду у бывшей д. Кумово, где в настоящее время упал уровень воды.

Многие виды из впервые найденных на участках, трансформированных бобрами, ранее не были известны (3 вида и гибрид) или были редки (4 вида и гибрид) на территории относительно хорошо изученной Калужской области (Решетникова и др., 2010; Решетникова, 2016). Это говорит о том, что аналогов подобных местообитаний в регионе не было. Среди 20 видов, которые впервые зарегистрированы на местообитаниях, измененных бобрами, летучие семена имеют 5 видов и 2 гибрида, цепляющиеся — 3 вида (*Eleocharis austriaca* — дальний занос, а также *Eleocharis acicularis* и *Scirpus radicans*). Появление гибридов (3 гибрида) говорит о колебаниях экологических условий в изучаемых местообитаниях.

Два охраняемых в регионе вида (*Scrophularia umbrosa* и *Cirsium rivulare*) расселяются именно по заболоченным лугам, в регионе охраняется *Carex omskiana*, а близкая к ней более редкая *C. elata* найдена впервые. Чужеродных видов два: *Elodea canadensis* — вид зарегистрирован вблизи жилья, а затем на бобровых прудах, *Epilobium pseudorubescens* — вначале распространился по нарушенным местообитаниям, а позднее появился на участках естественных местообитаний, которые затронула деятельность бобров.

Еще интереснее материалы, полученные в заповеднике «Белогорье» на

участке «Острасьевы Яры» («Астрасьевы Яры»). Он был организован в 1995 г. на площади 90 г. и расположен на западе Белгородской области в Борисовском р-не на левобережье р. Гостинка (в системе ее балок и оврагов) — левого притока р. Ворсклы. Участок представляет собой степную балку, в верховьях которой расположен лес, а низовья упираются в один из искусственных прудов на р. Гостинке. Основной лог балки вытянут приблизительно с севера на юг. Площадь лесного участка в настоящее время сопоставима с площадью степного. Среди леса имеется несколько обширных прогалин — открытых склонов, несколько больших по площади на склонах восточной и западной экспозиций. В настоящее время они постепенно зарастают лесом. Днище основного лога в настоящее время местами заболочено. Относительная влажность в низовьях яра (лога) могла возрасти как следствие организации пруда-водохранилища на р. Гостинке в 1949 г. (Украинский, 2018, в печати). Дальнейшее заболачивание, возможно, произошло только в последние десятилетия, так как на участке находятся два поселения бобров (следы их отмечены впервые в 2003 г. — *Летопись природы*, 2003) с плотинами и каналами.

Участок заповедника невелик по площади, что позволило сравнительно хорошо его обследовать в разные исторические периоды. Первые сборы с этой территории были сделаны еще в 1930-х годах — эти образцы хранятся в гербарии заповедника «Белогорье» (BELZ) (Решетникова, 2019, в печати). Некоторые из этих сборов не удалось повторить впоследствии (Золотухин, Решетникова, 2018, в печати).

Флора этой территории была изучена в 1996–1992 гг. Ю.А. Дорониной, Ю.Н. Нешатаевым и В.Н. Ухачевой (Доронина и др., 1993), однако возможно, границы изученного ими участка были несколько больше современной территории. На территории ими было отмечено 364 вида сосудистых растений, при этом они считали, что флора участка выявлена на 70%. В статье Ю.А. Дорониной с соавторами цифрами указаны основные местообитания видов, что делает возможным анализ их изменения.

В 1995 г. на территории работал В.Н. Тихомиров с группой студентов и преподавателей (Тихомиров, 1996), они добавили к флоре Острасьевых Яров 36 видов и перечислили некоторые уже известные под другими названиями. Еще 7 ранее неизвестных для территории видов приведены в конспекте флоры Белгородской области А.Г. Еленевского с соавторами (2004) — со ссылкой на сборы 1936, 1938–1940 и 1995 гг. и собственные наблюдения 1995 г.

Исследования флоры были продолжены Н.И. Золотухиным в 2005, 2006, 2007, 2008 и 2012 гг.; Н.М. Решетниковой в 2008 вместе с Н.И. Золотухиным и М.И. Попченко, в 2016 г. вместе с Е.И. Макосеевой. Вместе с учителем биокласса школы № 179 г. Москвы Е.Г. Петраш и ученицами А.Д. Нефедовой, К.И. Поликарповой, М.И. Жуковой в августе 2017 г. и в мае 2018 мы прошли все днище основного лога, особое внимание уделяя участкам, трансформированным бобрами. Специальное изучение расположения бобровых плотин было сделано учениками А.Г. Цидулко и С.А. Мачулиным вместе с сотрудницей заповедника М.В. Щекало.

На «переувлажненных лугах и прибрежно-водных сообществах по днищу основного лога» (Доронина и др., 1993; материалы гербариев) ранее (до 2005

года) было отмечено 74 вида. С 2005 г. не встречено 13 видов, которые ранее отмечались на днище.

Пять видов были отмечены на территории урочища (Доронина и др., 1993), но не регистрировались ранее на днище лога. Отмечено еще 45 видов, которые раньше не были зарегистрированы на территории «Острасьевых Яров». Таким образом, в доленом отношении флора основного лога изменилась более чем наполовину, что подтверждает существенное изменение его местообитаний.

После 2005 г. на днище основного лога зарегистрированы 45 видов, ранее не отмеченные на территории участка (за видом указан год регистрации). Имеющие летучие диаспоры (плоды, семена, споры и др.) обозначены знаком «*» перед названием. Виды, имеющие тенденцию к расселению (по нашим наблюдениям) на других территориях Средней России: Калужская область (Решетникова и др, 2010; Решетникова, 2016), Центрально-Черноземный заповедник и Курская область в целом (Золотухин, Золотухина, 2001; Золотухин Н.И., другие многолетние исследования), участок «Ямская степь» заповедника «Белогорье» (Золотухин, Золотухина, 2005), участок «Лес на Ворскле» заповедника «Белогорье», Белгородская область в целом (Золотухин Н.И., Решетникова Н.М., многолетние исследования) – выделены жирным шрифтом.

- * *Thelypteris palustris* Schott – Телиптерис болотный – 2008;
- Sparganium erectum* L. s. l.** – Ежеголовник прямой – 2005;
- Agrostis gigantea* Roth – Полевица гигантская – 2016;
- Catabrosa aquatica* (L.) Beauv** – Поручейница водная – 2017;
- Glyceria notata* Chevall.** – Манник складчатый – 2016;
- Leersia orysoides* (L.) Sw.** – Леерсия рисовидная – 2005;
- Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert – Двуклесточник тростниковидный;
- * ***Phragmites altissimus* (Benth.) Nabile** – Тростник высочайший – 2012;
- * ***Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.** – Тростник южный, или обыкновенный – 2005;
- Carex nigra* (L.) Reichard – Осока черная – 2017;
- Carex rostrata* Stokes – Осока вздутая – 2017;
- Carex riparia* Curtis – Осока береговая – 2016;
- Scirpus lacustris* L. – Камыш озёрный – 2005;
- Juncus articulatus* L. – Ситник членистый – 2017;
- * *Salix alba* L. – Ива белая, Ветла – 2005;
- * *Salix fragilis* L. – Ива ломкая, Ракита – 2005;
- * *Salix cinerea* L. – Ива пепельная – 2005;
- * ***Salix viminalis* L.** – Ива корзиночная, Лоза – 2005;
- Humulus lupulus* L. – Хмель вьющийся, или обыкновенный – 2005;
- Atriplex patens* (Litv.) Iljin – Лебеда отклонённая – 2005;
- Atriplex prostrata* Boucher ex DC. (*A. hastata* auct. non L.)** – Лебеда простёртая – 2017;
- Atriplex sagittata* Borch** – Лебеда лоснящаяся – 2005 (СР);
- Persicaria hydropiper* (L.) Spach (*Polygonum hydropiper* L.) – Горец перечный, Водяной перец – 2005;
- Chenopodium hybridum* L. – Марь гибридная – 2008;
- Cucubalus baccifer* L.** – Волдырник ягодный – 2005;

Myosoton aquaticum (L.) Moench — Мягковолосник водный — 2005;
Ranunculus sceleratus L. — Лютик ядовитый — 2017;
Geum aleppicum Jacq. — Гравилат алеппский — 2017;
 * *Epilobium hirsutum* L. — Кипрей волосистый — 2005;
 * *Epilobium parviflorum* Schreb. × *E. palustre* L. (*E.* × *rivulare* Wahlenb.);
 * *Epilobium roseum* Schreb. — Кипрей розовый — 2016;
 * *Epilobium tetragonum* L. — Кипрей четырехгранный — 2012;
Sium sisarum L. (*S. sisaroides* DC.) — Поручейник сахарный — 2005;
Cuscuta europaea L. — Повилика европейская — 2008;
Lysimachia vulgaris L. — Вербейник обыкновенный — 2016;
Symphytum officinale L. — Окопник лекарственный — 2007;
Galeopsis bifida Boenner — Пикульник двунадрезанный — 2005;
Galium spurium L. var. *vaillantii* (DC.) Gren. et Gord. — Подмаренник ложный — 2016;
Bidens cernua L. — Черда поникшая — 2005;
A Bidens frondosa L. — Черда олиственная — 2005;
 * *Cirsium oleraceum* (L.) Scop. — Бодяк огородный — 2005;
 * *Cirsium canum* (L.) All. — Бодяк седой — 2016;
 * *Eupatorium cannabinum* L. — Посконник коноплевый — 2005;
 * *Sonchus palustris* L. — Осот болотный — 2005;
 * *Sonchus uliginosus* Vieb. — Осот топяной — 2007.

Больше число зарегистрированных после 2005 г. сосудистых растений (45 видов) объясняется непостоянством гидрологического режима этой территории. Вероятно, первоначальные изменения связаны с появлением ивняка на днище лога, в 2005 г. Н.И. Золотухиным (Золотухин, 2006) были отмечены заросли ивняка в низовьях основного лога из *Salix alba*, *S. cinerea*, *S. fragilis*, *S. viminalis*. На кустах был отмечен *Humulus lupulus*. Дальнейшие изменения гидрологии и экологии связаны с деятельностью бобров, которые до 2003 г. не регистрировались в урочище.

Следы жизнедеятельности бобра (следы зверя, погрызы деревьев и кустарников) впервые были обнаружены у ручья в лесу в средней части Острасьевых Яров 10 мая 2003 г. Следы зверя в степной части урочища рядом с дамбой (переезд через балку) были отмечены 4 мая 2005 г. Скорее всего, бобры пришли туда в результате миграции по р. Гостенка (Летопись природы, 2003). В 2008 г. сотрудниками заповедника наблюдалось поселение бобров в нижней открытой части балки. В 2016 г. мы вместе с Е. Макашеевой отметили два бобровых поселения — первое на поляне в верхней части лога (где ранее нами в 2008 г. бобры не наблюдались) — три плотины (две больших запруды), и второе в открытой нижней части — в зарослях ивняка — одну запруду. Специальных исследований по деятельности бобров в заповеднике до 2017 г. не проводилось. В 2017 г. М. Щекало вместе со школьниками Московской школы № 179 были специально закартированы следы жизнедеятельности бобров (рис. 1). Причем, по сравнению с наблюдениями 2016 г., площадь, трансформированная бобрами, расширилась.

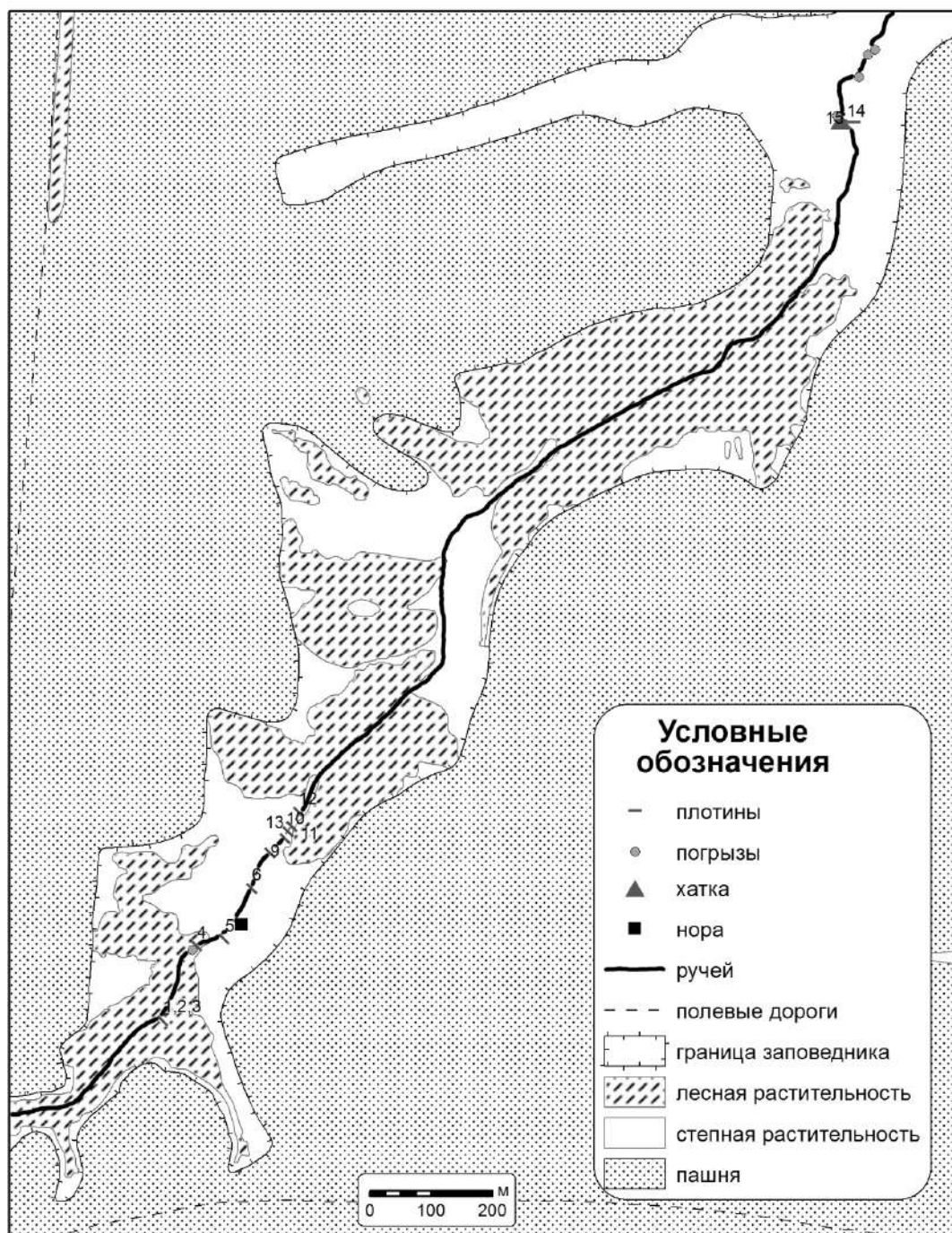


Рис. 1. Схема участка Острасьевы Яры (предоставлена М.В. Щекало).

По сведениям М.В. Щекало, в настоящее время в Острасьевых Ярах проживают две бобровые семьи. В верховьях балки — на лесной поляне по днищу — в настоящее время 3 плотины с прудами и еще 9 небольших плотин на каналах. Ив в 2008 г. в верховьях балки нами не отмечено, плотины в основном по-

строены из веток терна и стеблей рогоза, в 2018 г. у плотины в небольшом числе наблюдались ивы. Протяженность участка составляет всю открытую часть поляны и заходит немного в лес — более 500 м.

В низовьях (в открытой части) балки имеется разветвленная цепь неглубоких узких каналов (глубиной около полуметра) среди зарослей ив (*Salix cinerea*, *S. viminalis* известной ранее на участке *Salix triandra*), сходящихся в одну большую запруду. Плотина построена из ивовых веток. Наблюдаются бобровые тропы. Участки, примыкающие к каналам и ниже по логу, заболочены. Протяженность этого участка составляет более 300 м. Таким образом, прямое влияние бобров наблюдается в настоящее время более чем на половине открытой части балки (фото 125–128). В 2017 г. при специальном изучении бобровых плотин нами были отмечены 6 новых для территории видов, причем 2 из них в бобровой запруде (*Catabrosa aquatica*, *Ranunculus sceleratus*). Найденная ранее в 2005 г. *Leersia orysooides* росла у новой запруды в большом числе. В предыдущем 2016 г. — также 2 новых вида (*Epilobium roseum*, *Glyceria notata*) было найдено непосредственно у плотин. На бобровых тропах были обнаружены *Juncus articulatus*, *Atriplex prostrata* и найденные ранее *Bidens frondosa*, *Galeopsis bifida*, *Persicaria hydropiper*, *Myosoton aquaticum*.

Нарушения грунта и колебания режима увлажнения способствуют появлению однолетних сорных растений. Естественные нарушения на дне лога способствовали появлению *Polygonum hydropiper*, *Atriplex patens*, *Atriplex sagittata*.

Косвенное влияние бобров сказывается в заболачивании территории. На заболоченных участках отмечены: *Thelypteris palustris*, *Sparganium neglectum* (этот вид в 2016 г. не зарегистрирован), *Scirpus lacustris*, *Carex riparia*, *C. nigra*, *Phragmites australis*, *Lysimachia vulgaris*, *Sium sisarum*. Отмечен гибрид *Epilobium parviflorum* × *E. palustre*, что свидетельствует о неравномерности режима увлажнения.

Среди растений, появившихся после 2005 г. на днище балки, многие виды имеют летучие семена (17 из 45), что способствует их быстрому расселению по открытым к вселению местообитаниям — участкам с нарушением растительного покрова (*Phragmites australis*, *Ph. altissimus*, *Epilobium hirsutum*, *E. parviflorum*, *E. roseum*, *E. tetragonum*, *Cirsium oleraceum*, *Eupatorium cannabinum*, *Sonchus palustris* и др.).

Охраняемых в области видов растений на днище балки нет.

Чужеродные виды. К ним можно отнести только *Bidens frondosa*. Этот вид быстро вытесняет аборигенную *B. tripartita* и почти не имеет естественных вредителей. Интересно, что бобры скусывают ее побеги (этот вид в большом числе наблюдался у их троп, и на участке в низовьях балки сильно погрызен). Возможно, адвентивным в регионе является и *Phragmites altissimus*, но этот вид можно трактовать и как естественно прогрессирующий с юга на север.

Днище «Острасевых Яров» может быть модельным для выявления последствий деятельности бобров. Однако нельзя сказать, что происходящие изменения флоры — это следствие только их деятельности. Мы имеем дело с комплексом изменений, происходящих во флоре Средней России, а бобры, трансформируя территорию, создавая «открытые» для вселения новых видов площади, только ускоряют более глобально происходящие процессы.

Многие виды, появившиеся на дне лога в Острасьевах Ярах, прогрессируют и в других областях Средней России по нашим наблюдениям (Решетникова, 2016). С появлением бобров в заповеднике «Калужские засеки» совпадает прогресс *Leersia oryzoides*, *Epilobium hirsutum* (Решетникова, Бобровский, 2016) однако они прогрессируют и на территориях, где деятельность бобров не заметна. Совпадает первая регистрация у *Salix viminalis* и *Eupatorium cannabinum*. В Калужской области по долинам рек быстро расселяются *Cucubalus baccifer*, *Epilobium roseum*, *Epilobium tetragonum*. На сопредельной территории участка «Лес на Ворскле», где средообразующая роль бобров не велика, так как они живут в норах по берегу реки и не строят плотин в пойме, в последние годы нами отмечены виды, которые ранее отсутствовали в списке флоры заповедника (Доронина и др., 1993) и совпадают с отмеченными в «Острасьевах Ярах»: *Catabrosa aquatica*, *Glyceria notata*, *Leersia oryzoides*, *Phragmites altissimus*, *Sium sisarum*, *Bidens frondosa*, *Cirsium canum*, *Eupatorium cannabinum*, *Sonchus palustris*, *Atriplex prostrata*, *Epilobium hirsutum*, *Geum aleppicum*.

Пять видов, которые в настоящее время в большом числе растут по днищу Острасьева Яра, ранее были указаны (Доронина и др., 1993) в других местообитаниях.

* *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth – Вейник наземный – ранее был указан как встречающийся на лесных полянах, лугах среднего увлажнения и местообитаниях с нарушенным покровом.

Urtica dioica L. – Крапива двудомная – ранее указан как встречающийся в лесах, на лесных полянах и лугах среднего увлажнения.

* *Acer negundo* L. – Клен ясенелистный – ранее указан только для полян.

Glechoma hederacea L. – Будра плющевидная – ранее указан как встречающийся в лесах, на лесных полянах и лугах среднего увлажнения.

Artemisia absinthium L. – Полынь горькая – ранее указан как встречающийся на лесных полянах, лугах среднего увлажнения и местообитаниях с нарушенным покровом.

Возможно, все они, кроме **чужеродного** *Acer negundo*, росли и раньше по днищу лога, но в меньшем числе. В настоящее время *Urtica dioica* занимает обширные площади, доминирует местами как по относительно сухим, так и по увлажненным участкам. *Acer negundo* в верховьях лога растет у бобровых плотин, причем, следов погрызов на нем незаметно, в то время как аборигенные виды *Acer platanoides* L. и *Acer campestre* L. используются бобрами (есть и погрызы и спиленные деревья).

Не встречены – 13 видов, которые ранее были отмечены на днище Острасьева Яра (Доронина и др., 1993; Тихомиров и др., 1996; материалы гербария BELZ, Решетникова, в печати).

Typha angustifolia L. – Рогоз узколистный.

Viburnum umbellatum L. – Сусак зонтичный.

Triglochin palustre L. – Триостренник болотный

Agrostis canina L. – Полевица собачья.

Alopecurus geniculatus L. – Лисохвост коленчатый.

Carex atherodes Spreng – Осока прямоколосая.

Carex vesicaria L. – Осока пузырчатая.

Lemna trisulca L. – Ряска трёхдольная.
Spirodela polyrhiza (L.) Schleid. – Многокоренник обыкновенный.
Eleocharis uniglumis (Link) Schult. – Болотница одночешуйная.
Juncus bufonius L. – Ситник жабий.
Juncus compressus Jacq. – Ситник сплюснутый.
Polygonum minus Huds. (*Persicaria minor* (Huds.) Opiz) – Горец малый.

В списке Дорониной с соавторами (1993) площадь урочища «Острасьевы Яры» указывается как приблизительно 100 га, в настоящее время заповедная территория составляет 90 га, поэтому, вероятно, ими включались в анализ и верховья пруда, которые в настоящее время находятся вне территории заповедного участка. Водные виды: *Butomus umbellatus*, *Lemna trisulca*, *Spirodela polyrhiza*, *Typha angustifolia* – в настоящее время произрастают в пруду, причем, в большом количестве. Поэтому, скорее всего, не следует считать их исчезнувшими, но интересна возможность их нового появления в бобровых запрудах (например, не включенный в анализ по формальным соображениям прибрежно-водный *Oenanthe aquatica* (L.) Poir. – **Омежник водный, был зарегистрирован** только в 2017 г. непосредственно у бобровой тропы).

Среди видов заболоченных местообитаний наиболее интересна находка *Agrostis canina* – единственный достоверный сбор в Белгородской области, сделанный Г.В. Гузь и хранящийся в BELZ (Решетникова, 2019, в печати).

Численность *Triglochin palustre* сокращается в настоящее время не только в Белгородской области (Решетникова, 2016), не найден он и в «Калужских за-секах» (см. выше).

Ранее в балке наблюдался интенсивный выпас (Доронина и др., 1993). С его отсутствием можно связать исчезновение или редкость *Juncus bufonius*, *J. compressus*, *Alopecurus geniculatus*, *Polygonum minus*. В 2016–2017 гг. на днище балки нами также не были отмечены наблюдавшиеся в 2005–2007 гг. Н.И. Золотухиным *Plantago major* L., *Potentilla anserina* L., *Trifolium pratense* L., *T. repens* L., которые обычно в большом числе растут на пастбищах. Впрочем, эти виды могут быть найдены в дальнейшем у бобровых троп.

Таким образом, очевидно, в настоящее время на днище лога произошли существенные изменения экологических условий. Модельная заповедная территория может отражать тенденции по всей Средней России и нуждается в постоянном мониторинге.

Е.Г. Петраш и Кудрявцевой с учениками школы 179 в анализе на школьной конференции было предложено оценить изменения по экологическим шкалам Элленберга (Ellenberg et al., 1991). **Выборка изученных видов у школьников** была меньше, при увеличении числа видов в нашем анализе тенденции изменения флоры стали еще более заметны.

Для проверки гипотезы увеличения влажности на дне лога в результате деятельности бобров мы построили гистограмму по шкалам Элленберга. В первой (рис. 2) из них каждому виду дается балльная оценка приуроченности к местообитаниям по влажности почв (Die Feuchtezahl) – от почти сухих (3 балла) до постоянно обводненных (12 баллов) водоемов. Безусловно, шкалы были построены не в нашем флористическом и географическом районе, поэтому для некоторых видов балльные значения не точны. Кроме того, в имеющемся

варианте шкал для нескольких видов значения отсутствовали. Мы давали ее на основе балльных значений видов, сходных по экологии в Белгородской области. В первом столбце полученной гистограммы – виды, которые регистрировались ранее (растут и сейчас или исчезли на днище лога), во втором столбце – новые виды для этого местообитания (отмеченные впервые в «Острасьевых Ярах» или регистрировавшиеся ранее, но в других местообитаниях).

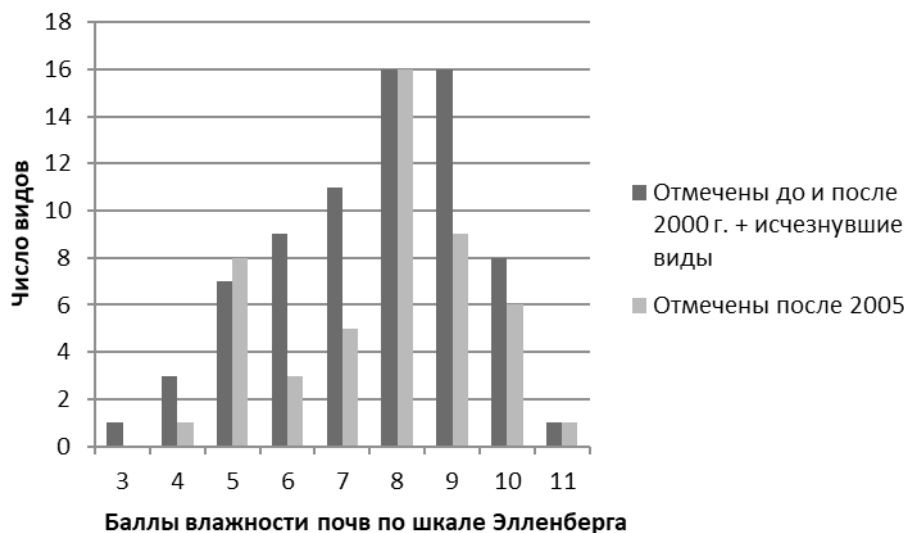


Рис. 2. Число видов по баллам влажности по шкале Элленберга.

Из гистограммы видно, что принципиального изменения уровня влажности не произошло. Во-первых, это может быть следствием того, что в анализ включены водные виды, в настоящее время произрастающие вне территории. Во-вторых, новые растения найдены не только в бобровых запрудах, а по берегам бобровых каналов, где бобрами по краю выложены гряды земли и на повреждениях грунта у бобровых троп. Некоторое уменьшение численности среди новых видов на гистограмме наблюдается среди мезофильных (приуроченных к среднему уровню увлажнения) видов, возможно, это растения, исчезнувшие в результате выпаса и зарастания балки высокотравьем.

Нами построена еще одна гистограмма по шкалам Элленберга, отражающая нитрофильность (N-Zahl) новых видов (рис. 3). На ней показано число видов по степени чувствительности к питанию азотом – от олиготрофных (с баллами 1-2) к нитрофильным (9 баллов). В первом столбце – виды, которые регистрировались ранее (растут и сейчас или исчезли на днище лога), во втором столбце – новые виды и виды, которые ранее отмечались на территории, но не в этом местообитании.

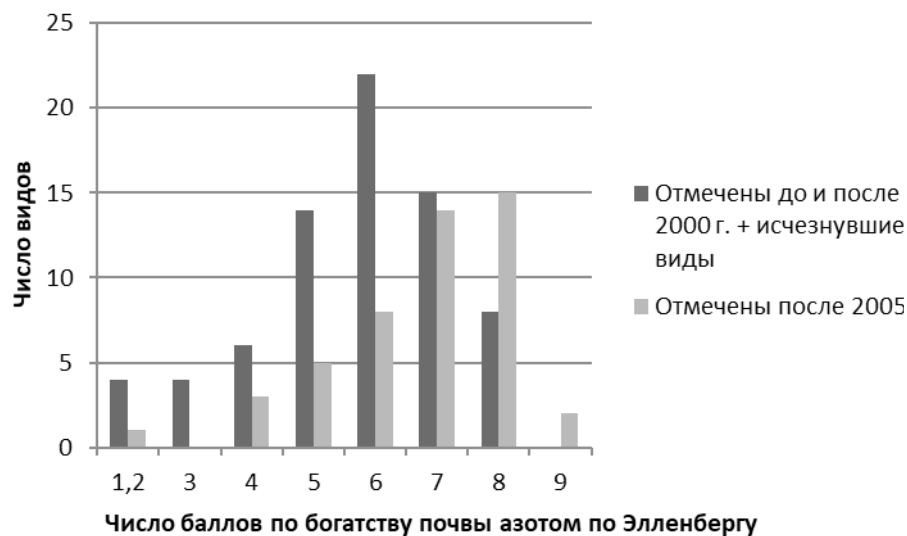


Рис. 3. Число видов по баллам обеспеченности азотом по шкале Эллиенберга.

На рис. 3 заметен сдвиг в сторону появления нитрофильных видов. Большинство из видов, появившихся на днище лога, предпочитают почвы богатые азотом. Эта тенденция общая для Средней России, где в последнее время исчезают виды олиготрофных местообитаний и прогрессируют нитрофильные, что было показано на конкретных региональных исследованиях во Владимирской (Серегин, 2012, 2014) и Калужской областях (Решетникова, 2016, 2017), и в Западной Европе (Preston et al., 2002; Van Landuyt et al., 2008). Причины увеличения количества доступного азота на территории «Острасьевых Яров» различны – во-первых, лес в верховьях балки стал старше и опад в нем больше, кроме того, упавшие деревья и хворост ранее убирали в рамках лесотехнического ухода, а в настоящее время они разлагаются на месте, обогащая почву азотом, который после весеннего паводка смывается частично на днище лога. Это было показано при работе почвоведов в заповеднике «Калужские засеки». Во-вторых, при выпасе и сенокосении также убиралась значительная биомасса на открытых склонах. В настоящее время на таких участках образуется войлок из отмерших побегов, который, разлагаясь, тоже обогащает почву азотом, а затем смывается на дно балки. Третья возможная причина – азотные удобрения на полях, хотя по технологии возделывания в черноземной полосе они не должны использоваться. Таким образом, несмотря на то, что изменения на днище балки очень значительны, они связаны со средообразующей деятельностью бобров не напрямую.

Таким образом, влияние бобров на территории может заключаться:

а) в создании новых местообитаний, где могут быть найдены новые для региона и для локальных территорий виды;

б) в ускорении процессов изменения флоры за счет появления открытых для внедрения новых видов растений участков. В результате на трансформированных бобрами участках повышается скорость наблюдаемого по всей Средней России изменения флоры.

Наиболее высока скорость расселения у видов, семена которых распространяются ветром. Вместе с бобрами на охраняемых территориях расселяются преимущественно аборигенные виды, причем некоторые из них охраняются в регионах (в Калужской области).

Благодарности. Искренне благодарю за организацию работ директора заповедника «Белогорье» А.С. Шаповалова, за помощь в сборе материала сотрудников заповедника М.В. Щекало, Е.И. Макасееву и И.О. Коряжмину, директора заповедника «Калужские засеки» С.В. Федосеева и его сотрудников (особенно Е.М. Литвинову), оказывавшим помощь при работах на его территории. Благодарю за дружеское содействие и совместную работу принимавших участие в работах и сборе материала М.Н. Абадонову (НП «Орловское полесье»), А.С. Безра (МГУ), М.В. Бобровского (ИФХиБПП РАН), И.Б. Кучерова (БИН РАН), В.В. Телеганову (НП «Угра»), Е. Шепелеву и М. Ягодинскую (МГУ). Помощь в полевых работах и сборе гербария, а также анализе данных оказали преподаватели и ученики школы 179 г. Москвы, в первую очередь Е.Г. Петраш и Е.В. Кудрявцева, Е.М. Гунько, М.И. Жукова, Н.А. Лапина, А.Д. Нефедова, М.С. Панкин, М. Плыкина, К.И. Поликарпова, А.Г. Цидулко и С.А. Мачулин. Глубоко признательна за консультации по флоре Белгородской области Н.И. Золотухину (Центрально-Черноземный заповедник). Благодарю работавших, оказавших помощь в организации работ М. Гурьеву, Н.А. Решетникова, А.В. Быкову, Н.А. Бурлешину. Работы на территории заповедника «Калужские засеки» выполнены при частичной поддержке гранта РФФИ офи_м 15-29-02724.

Литература

- Арнольд Ф.К. История лесоводства в России, Франции и Германии. СПб, 1895. 405 с.
- Бобровский М.В. Козельские засеки (эколого-исторический очерк). Калуга, 2002. 92 с.
- Доронина Ю.А., Нешатаев Ю.Н., Ухачева В.Н. Сосудистые растения заповедника «Лес на Ворскле» (Аннотированный список видов) / Флора, фауна заповедников. Москва, 1993. 48 с.
- Еленевский А.Г., Радыгина В.И., Чаадаева Н.Н. Растения Белгородской области (конспект флоры). 2004. 120 с.
- Золотухин Н.И. Дополнение к флоре участка Острасьева Яры заповедника «Белогорье» // Летопись природы заповедника «Белогорье» за 2005 год. Машинопись. Заповедник «Белогорье», 2006.
- Золотухин Н.И., Золотухина И.Б. Многолетняя динамика флоры Стрелецкой плакорной степи // Растительный покров Центрально-Черноземного заповедника: Тр. Центр.-Черноземн. гос. заповедника. Тула, 2001. Вып. 18. С. 225-257.
- Золотухин Н.И., Золотухина И.Б. Многолетняя динамика флоры Ямского заповедного участка в Белгородской области // Роль заповедников лесной зоны в сохранении и изучении биологического разнообразия европейской части России (Материалы науч.-практ. конф., посвящ. 70-летию Окского государственного природного биосферного заповедника) / Тр. Окского гос. природ. биосфер. заповедника. Рязань, 2005. Вып. 24. С. 463-472.

Золотухин Н.И., Решетникова Н.М. Флора участка «Острасьеви Яры» заповедника «Белогорье». Труды государственного природного заповедника «Белогорье». Выпуск 7. 2018 (в печати).

Летопись природы заповедника «Белогорье» за 2005 год. Машинопись. Заповедник «Белогорье».

Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. 11-е изд. М. 2014. 635 с.

Решетникова Н.М. Дополнения к флоре Калужской области по материалам 2014 г. // Бюл. МОИП. Отд. биол., 2015, Т.120, вып. 6. С. 69-74.

Решетникова Н.М. Неизвестные и редкие в Белгородской области виды из Гербария заповедника «Лес на Ворскле» (BELZ)// Бюл. МОИП. Отд. биол., 2019 (в печати).

Решетникова Н.М. Динамика флоры средней полосы европейской части России за последние 100 лет на примере Калужской области... Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук. М., 2016. 599 с. Рукопись. ГБС им. Н.В. Цицина РАН.

Решетникова Н.М. Дополнения к флоре Калужской области по материалам 2015-16 гг. // Бюлл. МОИП. Отд. биол., 2018. Т.123, вып. 3. С. 64-70.

Решетникова Н.М. О различиях флоры бассейнов р. Угры и р. Жиздры (на территории национального парка «Угра», Калужская область)...// Бюлл. Главного ботанического сада, 2006. Вып. 191. С. 38-87.

Решетникова Н.М. Прогрессирующие виды растений (на примере Калужской области) – изменения за 100 лет // Биоразнообразие: подходы к изучению и сохранению: материалы Международной научной конференции, посвященной 100-летию кафедры ботаники Тверского государственного университета (г. Тверь, 8-11 ноября 2017 г.). Тверь, 2017, С. 346-350.

Решетникова Н.М., Бобровский М.В. Анализ изменения флоры сосудистых растений заповедника «Калужские засеки» // Ботанический журнал, 2016. Т.101, № 11. С. 1321-1344.

Решетникова Н.М., Крылов А.В. О необходимости новой инвентаризации флоры заповедника «Калужские засеки». Вопросы археологии, истории, культуры и природы Верхнего Поочья. Материалы XV Всероссийской научной конференции. Полотняный Завод-Калуга, 2-4 апреля 2013 г. Калуга, 2013. С. 389–394.

Решетникова Н.М., Крылов А.В., Сидоренкова Е.М., Воронкина Н.В., Попченко М.И., Шмытов А.А., Романова Р.А. Материалы к Красной книге Калужской области: данные о регистрации сосудистых растений за 150 лет с картами распространения. Калуга: ООО «Ваш Домъ», 2015. 448 с.: ил.

Решетникова Н.М., Майоров С.Р., Скворцов А.К., Крылов А.В., Воронкина Н.В., Попченко М.И., Шмытов А.А. Калужская флора: аннотированный список сосудистых растений Калужской области. М., 2010. 548 с.

Серёгин А.П. Флора Владимирской области: Конспект и атлас. Тула. 2012. 620 с.

Серёгин А.П. Флора Владимирской области: анализ данных сеточного картирования. М., 2014. 441 с.

Скворцов А.К. Материалы к флоре Калужской области. Бюлл. МОИП. Отд. биол. 2005, Вып. 110(2). С. 73–80.

Тихомиров, В.Н., Девятов А.Г., Полева С.В., Гузь Г.В. О флоре заповедника «Лес на Ворскле» // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 106, вып. 3. С. 82-86.

Украинский П.А. Особенности природопользования на территориях участка «Острасьевы Яры» и сопредельных землях во второй половине XX – начала XXI веков. Труды государственного природного заповедника «Белогорье». Выпуск 7. 2018 (в печати).

Флёров А.Ф. Флора Калужской губернии. 1912. В 3-х частях. Ч.1.: Литература по флоре Калужской губернии. 61 с. Ч.2.: Собственные исследования. 435 с. Ч.3.: Список растений Калужской губернии. Калуга. 264 с.

Цвелёв Н.Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб., 2000. 781 с. Шмытов А.А. Два новых вида во флоре заповедника «Калужские засеки». Труды государственного природного заповедника «Калужские засеки». Вып.1. Калуга, 2003. С. 56–60.

Шовкун М.М., Яницкая Т.О. Сосудистые растения заповедника «Калужские засеки»: Аннотированный список видов. М. 1999. 52 с. (Флора и фауна заповедников. Вып. 77).

Щербаков А.В., Полевова С.П., Решетникова Н.М. К динамике изучения флоры особо охраняемой природной территории // История и развитие идей П.П. Семенова-Тян-Шанского в современной науке и практике школьного образования: Материалы Всерос. науч.-практ. конф., посвящ. 175-летию со дня рожд. П.П. Семенова-Тян-Шанского. Липецк, 2002. Т.2. С.208-209.

Юрцев Б.А. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. 1968. Л. 235 с.

Юрцев Б.А. Некоторые перспективы развития сравнительной флористики на рубеже XXI века. Сравнительная флористика на рубеже III тысячелетия: достижения, проблемы, перспективы. Материалы V рабочего совещания по сравнительной флористике. Ижевск, СПб, 2000. С. 12–19.

Ellenberg H., Weber H.E., Dull R., Wirth V., Werner W., Paulsen D. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa // Scripta Geobotanica. 1991. 18. S. 9–166.

Preston C.D., Pearman D.A. Dines T.D. New Atlas of the British and Irish Flora. Oxford. 2002. 922 pp.

Van Landuyt W., Vanhecke L., Hoste I. Hendrickx F., Bauwens D. Changers in the distribution area of vascular plants in Flanders (northan Belgium): eutrophication as a major driving force // Biodiversity and Conservation. 2008. Vol. 17. No 12. P. 3045–3060.

THE EXAMPLES OF THE INFLUENCE OF BEAVERS ON THE FLORA OF WELL-STUDIED PROTECTED AREAS

N.M. Reshetnikova

*Main Botanical Garden of RAS, State Nature Reserve Belogorye,
n.m.reshet@yandex.ru*

The article discusses the changes in the flora of vascular plants that may be associated with the appearance of beavers in the territories of two well-studied reserves: «Kaluzhskiye Zaseki» Nature Reserve (Kaluga oblast) and the site of Belogorye Reserve – Ostrasevy Yary (Belgorod oblast). The species not previously known and noted for the first time on the habitats transformed by the beaver are listed. It is shown that in «Kaluzhskiye Zaseki» some of them were not previously known or were rare in the territory of the relatively well studied Kaluga oblast.

This suggests that there were no analogues of similar habitats in the region.

The range of ecological confinement of previously known and modern plants, the moisture content of soils and the richness of nitrogen in the «Ostrasevy Yary» is also analyzed. As shown the humidity range has not changed, but the modern flora has become more nitrophilous. Apparently, due to the appearance of habitats for beavers that are open for introduction of new species of plants, the speed of changes in the flora observed throughout the central part of European Russia is increasing. Specific features of dissemination of plants appearing on the areas explored by beavers are discussed – many of them have seeds spread by the wind. Along with the beavers, indigenous species are settled in protected areas, some of them are protected in the regions (in Kaluga oblast).

ВЛИЯНИЕ БОБРА (*CASTOR FIBER*) НА СОСТАВ И СТРУКТУРУ НАЗЕМНЫХ СООБЩЕСТВ ЖИВОТНЫХ НИЖНЕ-СВИРСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Т.И. ОЛИГЕР

Нижне-Свирский государственный природный заповедник
jghcn4351@mail.ru

В последнее время интерес к бобрам как ключевым видам-модификаторам экосистем повысился (Naiman et al., 1988; Дгебуадзе и др., 2007; Hood, Bayley, 2008 и др.), хотя до сих пор деятельности бобров как экосистемных инженеров уделяется недостаточно внимания (Hood, Larson, 2014). В литературе представлены обзоры по данной тематике (Janiszewski et al., 2014; Stringer et al., 2015). Появились работы, демонстрирующие воздействие строительной деятельности бобра на местную фауну и флору в системе бассейнов малых водотоков. Как отмечает большинство авторов, бобры создают мертвые леса и wetlands, то есть, подтопленные земли (Rosell et al., 2005; Stringer et al., 2015; Thompson et al., 2016 и др.). Особо подробно описаны элементы биоценозов бобровых прудов (Lochmiller, 1979; Lönnqvist, 2014; Bashinskiy, Osipov, 2016). Размеры средообразующей деятельности бобра во многом зависят от профиля рельефа (Rosell et al., 2005; Завьялов, 2015; Ulevičius et al., 2015). Запруживая водотоки среди пологих, низких берегов, что характерно, в частности, для Ленинградской области (Даринский, 2001), бобровые биотопы с прудами и подтопленными окрестностями охватывают сравнительно большие территории. Повышая гетерогенность среды, бобры увеличивают видовое богатство флоры и фауны (Wright et al., 2002; Cooke, Zack, 2008; Bartel et al., 2010).

Как было признано (Rosell et al., 2005; Thompson et al., 2016), создаваемая в результате строительной деятельности бобров гетерогенная среда, с ее осветленным или мертвым лесом, высокими пнями, корягами и кочкарником, не характерна для местностей, где бобров нет, и в бореальной области служит источником высокого биоразнообразия и численности растений и животных.

Воздействие бобра на окружающую среду принято рассматривать с двух сторон (Nummi, Kuuluvainen, 2013; Stringer, Gaywood, 2016). Во-первых, запруживая потоки, он преобразует ландшафты, превращая на время наземные экосистемы в водные и водно-болотные. Во-вторых, бобр растительнояден, но кроме трав и кустарников, использует в пищу кору и ветви деревьев. В результате срезания бобрами листовенных деревьев вдоль малых водотоков образуются разреженные лесные полосы (Donkor, Fryxell, 1999) или открытые участки, лишенные лесной растительности (Martell et al., 2006). В последнее время стало уделяться внимание и третьей, косвенной роли бобров как преобразователей среды: после ухода бобров и разрушения плотин на ранее затопленных местах начинается восстановительный процесс (Олигер, 2014, 2015).

Результаты деятельности бобров на изменения и состояние окружающей среды имеет смысл анализировать поэтапно:

– в начальный период подтопления, когда образуются сначала небольшие

пруды вдоль русел водотоков, а потом отстраивается основная плотина, выше которой находится разлив, глубиной у плотины 1,5–2,5 м. В это время вся подтопленная территория находится под сенью еще живых деревьев;

– во время жизни разлива в устоявшихся условиях, с большими и малыми прудами, со стоящим на них усохшим и вываленным древостоем; этот этап, в зависимости от запасов зимних кормов для бобров, продолжается несколько лет;

– в период сукцессии осветленных участков леса в местах бобровых лесосек или подтопленных лесов и окраин моховых болот в окрестностях поселений как при обитании бобров, так и после оставления ими территории, а также на месте спущенных прудов.

В условиях особо охраняемых лесных территорий одним из основных средообразующих факторов служит деятельность бобров (Олигер, 2012). В Нижне-Свирском заповеднике обитает европейский бобр *Castor fiber*. Бобровая семья удерживается на одном месте несколько лет, в течение которых бобры выбирают кормовые запасы древесины в окрестностях пруда. После ухода бобров, оставшаяся без надзора плотина разрушается, и на месте бывшего разлива остается мокрый, с лужами и мочажинами грунт, а также упавший или частично оставшийся стоять древесный сухостой. Такой участок целесообразно называть постбобровым биотопом, где начинается восстановительная сукцессия, продолжающаяся либо до восстановления лесного покрова при отсутствии бобров, либо до повторного заселения этого места бобрами через несколько лет на стадии его зарастания лиственными деревьями и кустарниками (Nummi, Kuuluvainen, 2013). По-видимому, в таком случае следует говорить уже о вторичных бобровых и постбобровых биотопах.

Кроме непосредственных разливов воды, места по склонам долин ручьев или на террасах над склоном, где бобры валили деревья и сгрызали древесную и кустарниковую поросль, также следует называть бобровыми биотопами. Здесь лес разрежен, возникают условия экотона, или же остаются участки, лишенные древесной, а часто и кустарниковой растительности, называемые «бобровым лугом» (Simonavičiūtė, Ulevičius, 2007). Такие места тянутся полосами вдоль водотоков и водоемов. Это сказывается на развитии своеобразных биоценозов таких мест, отличающихся от окрестных. Животные обычно очень чувствительны к любому биотопическому разнообразию. При этом многие беспозвоночные способны осваивать специфические для своего обитания места даже в виде мелких пятчков, диаметром менее полуметра, находящиеся посреди совершенно неподходящих для их обитания стаций. К примеру, переходная полоса, обеспечивающая достоверную качественную разницу населения пауков герпетобия между разнородными биотопами, ограничивается примерно метровой шириной (Олигер, 2012).

Несмотря на частоту образования различных биотопов бобрового происхождения, мониторинг их, практически, не ведется. Как происходит возобновление экосистем? В какие сроки? Каким организмам принадлежит пальма первенства при заселении первичного постбобрового биотопа или экотона, образовавшегося на месте бобровой лесосеки? Насколько велико биоразнообразие новой формации? Какова устойчивость и каков характер модифика-

ций новых сообществ? На эти и массу других вопросов следует получить ответ, освещая роль бобров как преобразователей емкости и свойств среды. Многолетний мониторинг сообществ беспозвоночных и позвоночных животных лесных и открытых стадий, наличие большого количества бобровых и постбобровых биотопов разного профиля и возраста позволяет провести сравнительный анализ их состояния и динамики на тех ООПТ России, где обитают бобры.

Ко времени организации Нижне-Свирского заповедника в 1980 г. бобровые поселения встречались здесь лишь в устьевых участках рек, впадающих в Ладожское озеро и в среднем течении ручья Часовенского. Уже через несколько лет ведения охранного режима бобры заселили не только устьевые, но и участки среднего течения всех больших и малых водотоков заповедника, а также озера, заливы и протоки р. Свирь. По мере увеличения численности, бобры продвигались всё выше по руслам ручьев и рек, вырезая по приручьевым лесам осину и березу.

Биотопы бобрового происхождения разного возраста располагаются вдоль всех водотоков заповедника, где обитают или когда-либо обитали бобры (Oliiger, 2015). Они плохо выражены только в приустьевых участках ручьев, где звери не строят плотин, а выше по течению — чем шире пойма водотока и ниже берега, тем обширней бобровые, а впоследствии и постбобровые территории.

На зарегулированных бобрами водотоках с крутыми берегами, несмотря на подъем уровня воды на 0,7–2,2 м, пруды тянулись вдоль русел, не охватывая больших площадей. Склоны покрывались хаотично вываленными стволами лиственных деревьев, лежащих между оставшихся стоять хвойных. Деревья, попавшие в зону затопления, усыхали через два года. Вдоль серии запруд по водотокам всюду образовались осветленные экотонные биотопы. Особенно заметными стали такие прогалы по местам разветвления водотоков на рукава: на р. Зубец (кв. 118), на ручьях Ваемском (кв. 50) и Часовенском (кв. 61).

По ручьям с низкими берегами плотины бобров с годами становились все длиннее, увеличивая площадь подтопления. Бобры здесь часто устраиваются жить в хатках. Таких мест уже через 8–10 лет охранного режима на территории заповедника было несколько: на ручье Ситики в кв. 91 и 96, по речкам Гумбарка (кв. 94, 97) и Сегежа (кв. 18), р. Зубец и ее притоке Зубрянке (кв. 116–118).

В 1992 г. часть поселений, в окрестностях которых был исчерпан древесный корм, была бобрами оставлена. Плотины перестали поддерживаться и частично разрушились, а на местах бывших глубоких разливов остались торчать остовы усохших деревьев. Бобры ушли далее по водотокам, заселяя их верховья и притоки. Через 15 лет заповедного режима бобрами были освоены практически все естественные водоемы заповедника, а также запружены мелиоративные каналы, оставленные лесозаготовителями, и дорожные кюветы. В условиях плоского рельефа в верховьях водотоков, берущих свое начало с моховых болот, бобровые разливы занимают большие площади. Подтопляются не только окрестные леса, расположенные по низким песчаным гривам, но и участки болот, превращающиеся в непроходимые топкие трясины.

В настоящее время большая часть таких запруд не поддерживается: на руч. Часовенском (кв. 47), Платоновском (кв. 67) и Сярьба (кв. 43), в урочище Зенковщина (кв. 92), на речках Зубец (кв. 118) и Гумбарка (кв. 94) с площадями

подтопления 5–20 га. На обмелевших полуспусценных запрудах и по мелководьям полноводных прудов разрастаются корневищные травы. Это, прежде всего, белокрыльник *Calla palustris*, тростник *Phragmites australis*, ирис *Iris pseudocorus*, калужница *Caltha palustris*, различные осоки *Carex* spp., пушица *Eriophorum* spp., ситники *Juncus* spp. и камыши *Shoenoplectus* spp. На поверхности бобровых прудов развивается обычно большое количество ряски *Lemna* spp, поедаемой как самими бобрами, так и водоплавающими птицами. В многолетних прудах встречаются кубышка желтая *Nuphar lutea*, ежеголовники *Spartanium* spp., горец земноводный *Persicaria amphibian*, а по мелководьям – пузырчатка *Utricularia vulgaris* и др. Вдоль более крутых осветленных береговых склонов после схода воды начинается бурный рост трав, поднимается подрост березы *Betula* spp., ивы *Salix* spp., ольхи *Alnus incana* и ели *Picea abies*.

Цель данной работы – обобщить накопленные в Нижне-Свирском заповеднике данные, касающиеся взаимосвязи между существованием бобров и изменениями качественных и количественных показателей местной фауны.

В задачи входит рассмотрение трансформаций отдельных элементов среды обитания и реакции животного населения на изменение внешних условий после прореживания леса бобрами или спуска бобрового пруда, определение состава и количественного соотношения животных различных систематических и экологических уровней, оценка состояния и динамики пионерного населения модельных групп животных, по сравнению с контрольными данными.

Материалы и методы

Основное направление работы – выяснение влияния деятельности бобра на отдельные компоненты животного населения водных и прибрежных биотопов вдоль малых водотоков Нижне-Свирского заповедника. Материалом послужили мои личные многолетние сборы и наблюдения. Население беспозвоночных и позвоночных животных исследовалось по биотопам бобрового происхождения одновременно с контрольными участками лесов и водотоков. Описания биотопов и материалов даются далее при непосредственном отображении результатов работ.

Материал по эпигеобионтам собирался в теплое время года почвенными ловушками по стандартной методике, но с использованием соленой или пресной воды в качестве фиксатора. Десяток пластиковых стаканов, с диаметром горла и высотой девять сантиметров, выставлялся в линию через каждые 5–8 метров. Ловушки проверялись раз в четыре–пять дней. Собранный материал определялся камерально. Динамическая плотность (ДП) населения беспозвоночных, а также мелких позвоночных животных (**Anura**, **Reptilia**, **Mammalia**), попадавших в ловушки, пересчитана в экз./100 ловушко-суток (лс). Суммарная для сезона или группы животных величина плотности обозначена как ОДП (общая динамическая плотность). Хортобионты (обитатели нижнего яруса растительности) собирались стандартным энтомологическим сачком, с пересчетом результатов в экз./100 взмахов сачка (взм).

Для детального анализа населения беспозвоночных в качестве модельных групп выбраны пауки **Aranei** и жуки **Carabidae**. Эти членистоногие легко расселяются как наземным, так и воздушным путем. Группы удобны как индикаторные при исследованиях наземных биоценозов (Гиляров, 1965; All-

red, 1975; Hein et al., 2014), так как всегда присутствуют в почвенных сборах различными методами, составляя по разным биотопам в благоприятные для своего размножения сезоны 10–40% от ОДП (Узенбаев, 1985; Олигер, 2006). В ряде случаев материал по паукам оказался репрезентативным для вычисления видового разнообразия и связанных с ним других структурных характеристик населения. Видовое богатство социума (абсолютное количество найденных видов) обозначено через S . Были использованы понятия α -разнообразия, или полидоминантности S_λ (Песенко, 1982), определяющего количество членов основного по численности ядра видов комплекса. Процентное соотношение этих величин определяет долю основного ядра видов в общем наборе:

$$S\% = S_\lambda / S \times 100.$$

Индекс Шеннона H' (Одум, 1975) – информативная величина взаимосвязи (в битах, в среднем, на один вид), которую принято рассматривать как меру вариантов развития, приводящих к изменению статуса каждого из видов социума в текущих условиях (Наумов, 1977). Теоретическая величина H' , или $H'_{max} = \log S$, представляет максимальную меру вариантов развития для найденного набора видов при условии, что все они равнообильны. Соотношение этих величин указывает на то, какую часть найденное значение H' составляет от максимально возможного: $h = H' / H'_{max}$.

Видовое разнообразие V , вычисленное с учетом информативных взаимосвязей H' в сообществах (Hill, 1973), определено по общепринятой формуле $V = 2^{H'}$ и выражено количеством постоянных для данного социума видов, успешно приспособившихся к поддержанию жизнеспособности своих популяций в данных условиях (Майр, 1968). В это число не входит большая часть случайных видов, встреченная за время наблюдений в единственном экземпляре.

Выравненность структуры социума E вычислялась как соотношение между α -разнообразием и видовым разнообразием V , определяя долю основного ядра видов в общем количестве устойчивых видов населения: $E = (S_\lambda - 1) / (V - 1)$. Определена также недостаточность потока информации о присутствии каждого из видов внутри комплексов $m = 1 - h$ (в среднем, на один вид).

Для оценки сходства видового состава населения использованы стандартные индексы Чекановского-Съёренсена: качественного $I_{кач} = a / [(b+c)/2] = 2a / (b+c)$ и количественного $I_{кол}$ (Песенко, 1982), представленного суммой минимальных значений статусов общих видов из сравниваемых перечней. Под термином «статус» подразумевается долевое участие вида в долях или процентах от ОДП. За доминирующих приняты виды, статус которых превышает 10%.

Точечные учеты птиц (Aves) постбобрового биотопа (кв. 92) проводились в гнездовый период с конца мая по начало июня в 2014–2015 гг. визуально и по голосам в пределах площадей по сбору беспозвоночных, а результаты пересчитаны в парах на 1 га. Наблюдения на учетной точке каждый раз длились не менее одного часа, что обеспечивало высокую точность полученных данных. Всего проведено восемь учетов. За птицами опытного и контрольного биотопов проводились визуальные наблюдения и вне описанных площадей в течение всего времени работ.

На водной глади прудов и свободных от бобров водотоках, в непосредственной близости от воды, на стоящих в пределах разливов и бобровых экотонных деревьях и сухостое птицы учитывались визуальными на временных маршрутах. Лесные учеты охватывали полосу не далее 10 м от береговой кромки водоемов. Обобщены учетные данные 1987, 1990, 1992, 1999 и 2011 гг. по ручьям Часовенскому и Ваемскому (Олигер, 2014), а также визуальные наблюдения 2015 г.

Далее материал рассматривается по биотопам бобрового происхождения: на бобровой лесосеке; на местах спущенных бобровых прудов; по зарегулированным бобрами водотокам. Анализируется состояние различных компонентов населения беспозвоночных и позвоночных животных.

Результаты и обсуждение

Бобровая лесосека

Беспозвоночные

В мае-сентябре 1997 г. изучалась поверхностная мезофауна (герпетобий) и население пауков нижнего растительного яруса (хортобий) на месте бобровой лесосеки по левобережью ручья Часовенского в кв. 61.

Осинник-контроль расположен на высокой террасе по левому берегу ручья Часовенского. Рельеф ровный, с приствольными кочками. Древоостой: осина *Pópulus trémula*, береза *Betula pendula* с участием ели и сосны *Pinus sylvestris*: 6Ос2Б+ЕС, возраст 40–60 лет, сомкнутость крон (СК) 0,8–0,9. Подрост редкий, угнетенный: рябина *Sórbus aucupária*, черемуха *Padus avium*, ель, прикорневая поросль березы. В подлеске крушина *Rhamnus frangula* (редко). Травостой: общая площадь покрытия (ОПП) 40–60%, черника *Vaccinium myrtillus*, папоротники *Filicopsida*, кислица *Óxalis acetosélla*, таволга *Filipendula ulmaria*, гравилат *Geum rivale*, вербейник *Lysimachia vulgaris*, седмичник *Trientalis europaea*, хвощ лесной *Equisetum sylvaticum*, злаки, разнотравье. Местами, особенно на кочках, зеленые мхи. Листовой и хвойный опад 100%. Древесный валеж (ветролом). Почва глинистая, в депрессиях в мае стоит вода.

Разреженный бобрами осинник, именуемый далее постбобровым биотопом, расположен по склону и на береговой террасе ручья. Он состоял из двух участков — открытого и лесного. Открытый участок представлял собой спускающийся к ручью склон с наклоном около 45°, западной экспозиции. Поляна полностью лишена древоостоя, длина ее около 50 м при ширине 10–12 м. Всюду лежали срезанные бобрами более 10 лет назад стволы толстых осин. Травостой: ОПП 100%. Злаки, ландыш *Convallaria majalis*, таволга вязолистная, купальница *Trollius europaeus*, хвощ лесной, разнотравье. Почва очень плотная, глинистая. Граница с лесом на террасе резкая, без кустарникового обрамления. Лесной участок расположен выше, на ровной террасе. Это разреженная бобрами приопущенная часть старого высокоствольного осинника, описанного выше как контроль. В древоостое осина, береза, ольха серая 7Ос2Б+Ол(с), СК 0,5. Подрост редкий, потравленный лосем: черемуха, рябина, ольха серая, осина, ель. В подлеске крушина, калина *Vibúrnum ópulus*, шиповник *Rosa sp.* Травостой: ОПП около 80%, купырь лесной *Anthriscus sylvestris*, гравилат, таволга, хвощ лесной, злаки, воронец *Actaea spicata*, майник *Maianthemum bifolium*, разнотравье. Листовой опад 100%, зеленые мхи. Пеньки и много валежа из ство-

лов и ветвей осин, сваленных бобрами 3–4 года назад. Почва твердая глинистая.

Площади описаны 20.06.1997.

Погодные условия весенне-летнего сезона 1997 г. были неблагоприятны для большинства групп беспозвоночных. Холодная затяжная весна препятствовала их своевременному выплоду. Фенологическое лето этого года (23.06–12.08) было необычно сухим. Сумма летних осадков составила 37,5% от средней десятилетней за предшествующие годы. Июль был жарким. Почва быстро просохла на большую глубину, что снизило численность всех ее обитателей как в открытых биотопах, так и в лесах.

Учеты беспозвоночных проводились на опушке разреженного осинника вдоль бровки террасы и на примыкающей к нему метровой полосе открытого склона в постбобровом биотопе, а также в 50 м вглубь леса от края этой опушки – в контроле. Всего отработано по 150 лс в каждом биотопе. Пауки хортобия как модельная группа животных собирались в этих же биотопах. Всего сделано по четыре укуса (по 75–100 взм каждый) в каждом из биотопов.

Мезофауна герпетобия.

Основные по численности группы. В населении беспозвоночных герпетобия обоих биотопов хорошо выделяются группы, многочисленные в течение одного или более сезонов: сенокосцев, коллембол, пауков и жуужелиц (табл. 1). Сезонные изменения статуса этих групп в уловах из обоих биотопов носили сходный характер и были близки по значениям, то есть, структура населения была сходной. Статус сенокосцев возрастал к осени, а у остальных групп снижался. При этом весной и летом статус группы жуужелиц был в контроле почти вдвое выше, чем в постбобровом биотопе. Это легко объяснить сухой и жаркой летней погодой. В разреженном лесу почва высохла гораздо сильнее, чем в затененном осиннике. Жуужелицы как почвенно-подстилочные стратобионты оказались в условиях разреженного леса и на поляне в гораздо менее благоприятных условиях, чем под сенью крон в контрольном лесу. Одного порядка были величины долевого участия в населении и их сезонных изменений для групп коллембол и пауков.

Таблица 1.

Состав и доля (% от ОДП) беспозвоночных герпетобия в уловах из постбобрового (пб) и контрольного (к) биотопов в 1997 г.

Группа животных	Весна		Лето		Осень		В среднем	
	пб	к	пб	к	пб	к	пб	к
Сенокосцы Oriliones	7,5	4,7	55,9	35,2	75,0	69,2	45,4	36,4
Пауки Aranei	23,7	34,4	3,2	3,7	2,9	6,4	9,7	14,8
Многоножки Mugiapoda	0	0	0	0,5	0,7	0	0,2	0,3
Коллемболы Collembola	12,9	12,5	11,8	9,1	4,4	6,4	10,3	9,3
Равнокрылые Homoptera	0	0	1,1	0	1,5	0	0,8	0
Клопы Hemiptera	3,2	0	0,5	2,7	0,7	0	1,4	0,9
Жужелицы Carabidae	15,1	26,6	8,6	15,1	3,7	2,6	9,4	14,7
Стафилиниды Staphilinidae	12,9	7,8	2,2	29,7	0,7	0	5,2	12,5
Прочие жуки	2,2	4,7	3,8	0,9	0,7	1,3	2,5	2,3
Двукрылые Diptera	5,4	6,3	5,9	0	5,1	3,8	5,5	3,4
Прочие б/п	10,8	3,2	3,2	3,2	2,9	6,4	5,4	3,6
В т.ч. хищных	50,1	65,0	16,4	38,7	8,1	10,0	22,3	35,2
ОДП (экз./100 лс)	372,0	256,0	531,4	625,7	377,8	216,7	427,0	366,1

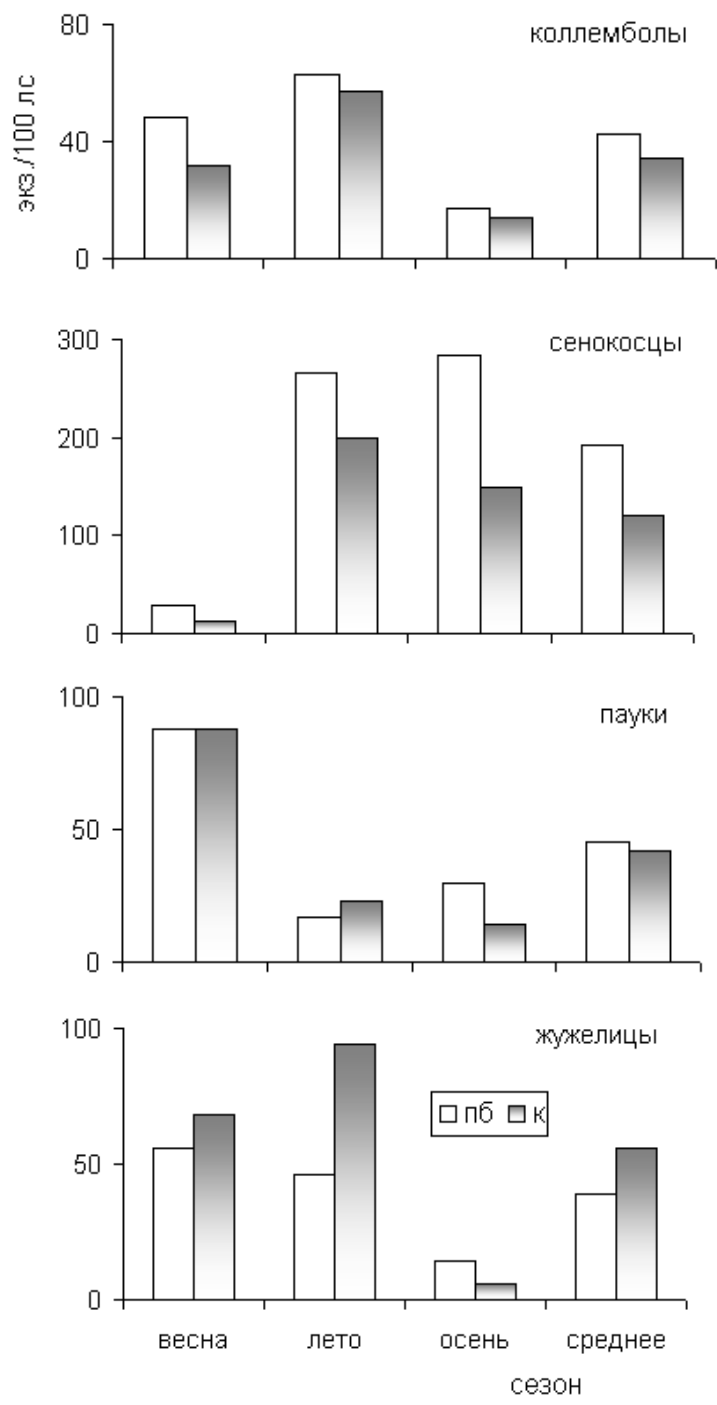


Рис. 1. Сезонные изменения динамической плотности наиболее многочисленных групп беспозвоночных в мезофауне герпетобия постбобрового (пб) и контрольного (к) осинника в 1997 г.

Но по ОДП мезофауны и уровню численности основных групп беспозвоночных наблюдались более выраженные расхождения. Значение ОДП только в жаркое летнее время было в контроле немного выше, чем в постбобровом биотопе, весной оно составляло 69% от опытного и осенью — 57% (табл. 1). Сезонная численность коллембол, сенокосцев и пауков в постбобровом биотопе была выше контрольной (рис. 1), но жужелицы были многочисленней в затененном биотопе.

Доминанты. Состав доминирующих по численности групп менялся в зависимости от освещенности и влажности биотопа. В обоих биотопах весной доминировали жуки и пауки. В дальнейшем основу населения в сборах из бобрового биотопа составляли Opiliones, а в контрольном лесу летом встречалось, кроме того, много стафилинид.

По трофическому составу в обоих биотопах весной преобладали хищные беспозвоночные. В их число включены пауки, хищные виды жуков и часть муравьев. Летом в сборах из контроля присутствовало большее количество пауков, жужелиц и стафилинид, поэтому уровень их общей численности здесь был в три раза выше, чем из бобрового биотопа: 204 экз./100 лс против 70 экз./100 лс. Численность группы хищников в весенний и осенний сезоны были одного порядка для обоих биотопов: в среднем, 176 ± 10 экз./100 лс весной и 26 ± 4 экз./100 лс осенью. Необычно низкой была численность муравьев, хотя, как правило, в мелколиственных лесах заповедника их статус в ОДП достигает в весенне-летнее время 22–24% и только осенью снижается до 2,5% (Олигер, 2012). Это можно связать с неблагоприятными погодными условиями в год наблюдений. Из-за чрезмерного пересыхания глинистого грунта эти насекомые ушли в поисках корма на растительность ранее типичных сроков.

Модельные группы Aranei и Carabidae. Сезонные сборы по видовому составу и численности модельных групп в этот неблагоприятный в климатическом отношении год в обоих биотопах были невелики как по видовому составу, так и по численности (табл. 2, 3). Структурный анализ населения по каждой из модельных групп проведен по данным, объединенным за все время наблюдений.

Aranei. Всего в контроле найдено 13 видов, в постбобровом биотопе — 16, при пяти общих видах (табл. 2). Индекс качественного сходства социумов 0,34, количественного — 0,27. В сборах преобладали виды семейства Linyphiidae: 77% видового списка в контроле и 81% — постбобровом биотопе.

Весной в осветленном постбобровом биотопе с большим преимуществом доминировал светлюбивый *P. lugubris* (43%), а в контроле 77% отловленных имаго пауков приходилось на тенелюбивого *P. hygrophilus*, который затем доминировал в обоих биотопах до конца наблюдений. По суммарным за период наблюдений данным социум пауков герпетобия осинника-контроля был монодоминантен: на долю доминанта *P. hygrophilus* приходилось около 2/3 ОДП населения пауков, и численность только одного из прочих видов *A. scopigera* доходила до уровня содоминантов. Остальные были очень малочисленны. В постбобровом биотопе население пауков герпетобия было более выравнено: три численных доминанта *P. lugubris*, *P. hygrophilus*, *B. parvulus* представляли половину ОДП социума, на долю четырех содоминантов падало около четверти уровня ОДП.

Соответственно, структурные показатели социума в контроле были ниже таковых для социума пауков постбобрового биотопа (табл. 2). На долю устойчивого количества видов социума V в контроле приходилось 75% ОДП, а в постбобровом биотопе – 86%. При этом уровень видового разнообразия V группировки пауков из постбобрового биотопа превосходил таковой показатель из контроля более чем в два раза, а показатель полидоминантности S_λ – в три раза. В соответствии с этими данными, уровень недостаточности информации m в социуме пауков герпетобия постбобрового биотопа был в три раза ниже контрольного.

Таблица 2.

Долевое участие видов (% от ОДП группы), величина ОДП социума (экз./100 лс) и структурные показатели взрослой части населения пауков из разреженного бобрами (пб) и контрольного (к) участков осинника в 1997 г.

Вид	пб	к
<i>Agyneta conigera</i>	0	3,0
<i>Agyneta subtilis</i>	2,7	3,0
<i>Allomengea scopigera</i>	2,7	6,1
<i>Bathyphantes nigrinus</i>	8,1	0
<i>Bathyphantes parvulus</i>	10,8	3,0
<i>Ceratinella brevis</i>	0	3,0
<i>Ceratinella scabrosa</i>	5,4	0
<i>Dicymbium tibiale</i>	0	3,0
<i>Diplocephalus picinus</i>	2,7	0
<i>Diplostyla concolor</i>	2,7	0
<i>Lepthyphantes alacris</i>	0	3,0
<i>Lepthyphantes leprosus</i>	2,7	0
<i>Lepthyphantes tenebricola</i>	5,4	0
<i>Microneta viaria</i>	0	3,0
<i>Pelecopsis radiciala</i>	2,7	3,0
<i>Porrhomma pygmaeum</i>	0	3,0
<i>Tapinocyba insecta</i>	2,7	0
<i>Walckenaeria dysderoides</i>	5,4	0
<i>Walckenaeria atrotibialis</i>	2,7	0
<i>Pardosa lugubris</i>	24,3	0
<i>Pirata hygrophilus</i>	16,2	60,6
<i>Ero cambridgei</i>	2,7	0
<i>Robertus lividus</i>	0	3,0
<i>Ozyptila trux</i>	0	3,0
ОДП (экз./100 лс)	24,7	22,0
S_λ = а-разнообразие	8,4	2,6
$V = 2^H$ = видовое разнообразие	11,4	5,1
$E = (S_\lambda - 1) / (V - 1)$ выравненность структуры	0,71	0,39
$m = 1 - h$, недостаточность информации	0,12	0,36

В обоих биотопах отлавливались, по преимуществу, типичные лесные виды: в контроле – 46% видового списка, в экотоне – 50%. В контроле 31% видов были эвритопами на территории заповедника (Олигер, 2010): *C. brevis*,

R. lividus, *O. trux*, *P. hygrophilus*. В постбобровом биотопе эвритопны были 44% видового списка социума, встречаясь как в его лесной, так и в открытой части. Это *D. concolor*, *T. tenebricola*, *T. insecta*, *W. atrotibialis* *E. cambridgei*, *P. lugubris* и *P. hygrophilus* – типичные для заповедника как в открытых, так и в лесных стациях (Олигер, 2010).

Таким образом, сообщество пауков постбобрового биотопа на месте бобровой лесосеки уже через 10 лет после ее образования обладало не только более высоким богатством видов и их численностью, но и более высоко организованной и экологически разнообразной количественной и качественной структурой населения, чем это было найдено для осинника-контроля.

Carabidae (табл. 3). В контроле отловлено 10 видов, при доминировании в сборах очень мелкого *T. secalis*. В целом на долю трех доминантов приходилось около 70% общей плотности населения этих жуков. Количественные показатели социума: $V = 6,1$, $E = 0,67$, $m = 0,21$.

В постбобровом экотоне найдено 16 видов, при доминировании в сборах крупного *C. granulatus*. В целом на долю трех доминантов приходилось 50% ОДП, при структурных показателях социума $V = 9,3$, $E = 0,82$, $m = 0,19$.

Таблица 3.

Долевое участие (% от ОДП группы) видов в населении Carabidae из разреженного бобрами (пб) и контрольного (к) участков осинника в 1997 г. и величина их ОДП (экз./100 лс).

Вид	пб	к
<i>Amara plebeia</i>	5,0	
<i>Bembidion mannerheimi</i>		1,5
<i>Bembidion</i> sp.	1,2	
<i>Carabus clathratus</i>	5,0	4,4
<i>Carabus hortensis</i>		4,4
<i>Carabus granulatus</i>	20,0	10,3
<i>Carabus cancellatus</i>	1,2	
<i>Cychrus caraboides</i>	2,5	1,5
<i>Leistus piceus</i>	2,5	
<i>Loricera pilicornis</i>	1,2	
<i>Pterostichus diligens</i>	12,0	5,9
<i>Pt. niger</i>	17,6	20,6
<i>Pt. nigrita</i>	7,6	2,9
<i>Pt. oblongopunctatus</i>	10,0	8,8
<i>Trechus secalis</i>		39,7
Carabidae spp. = 4 вида	13,8	
ОДП	80	68

Структура населения жуков этого семейства в новых условиях уже через несколько лет оказалась более выравненной, а видовое разнообразие V выше, чем в контроле, в 1,5 раза. При одинаковом количестве крупных видов *Carabus* в списках жуков из обоих биотопов их численная доля в ОДП населения жу-

желиц постбобрового биотопа оказалась заметно выше, чем в контроле. Кроме того, в постбобровом биотопе обнаружено несколько мелких видов, не найденных в контроле. Тем не менее, следует отметить высокую степень сходства населений жуличиц в измененном бобрами биотопе и контроле: $I_{кач}=0,53$, $I_{кол}=0,53$. Высокий уровень количественного сходства обеспечивался тем, что более трети видов жуков из общего списка встречались в обоих биотопах примерно с одинаковым уровнем плотности.

Итого по мезофауне герпетобия. В данном случае постбобровый биотоп представлял собой экотон, в котором лесные черты соседствовали с луговыми. Вдоль склона ручья в результате спиливания бобрами всех осин образовался устойчивый открытый биотоп, который можно назвать «бобровой поляной», примыкающей к разреженной бобрами опушке спелого осинника. ОДП мезофауны герпетобия этого биотопа превосходил таковой контрольного. Несмотря на схожесть тенденций сезонных изменений численности и статуса отдельных компонентов населения, а также их близкие значения по обоим сравниваемым биотопам, при детальном анализе наиболее богато представленных видами модельных групп *Aranei* и *Carabidae* обнаружались значительные биотопические различия. В постбобровом экотоне социумы модельных таксонов оказались богаче в видовом отношении и экологически более разнообразны, чем в контроле. Их внутренняя структура в постбобровом экотоне была устойчивей и организована выше контрольной.

Хортобий (обитатели травостоя и кустарничков).

Рассматривается на примере модельной группы *Aranei*. В нижнем растительном ярусе на описанных выше площадях найдено по 16 видов пауков в обоих биотопах при 7 общих видах (табл. 4). По сезонам весна–лето–осень величины $I_{кач}$ между списками видов взрослой части социума пауков из постбобрового биотопа и контроля распределились как 0–0,33–0,35, а $I_{кол}$, соответственно, 0–0,30–0,36.

Таблица 4.

Сезонные изменения состава и статуса (% от ОДП) взрослой части населения пауков хортобия в постбобровом биотопе (пб) и осиннике-контроле (к) в 1997 г. и величина их динамической плотности (экз./100 взм).

Вид	Весна		Лето		Осень	
	пб	к	пб	к	пб	к
<i>Larinioides patagiatus</i>					3,3	
<i>Clubiona lutescens</i>					3,3	
<i>Bathyphantes nigrinus</i>					26,7	
<i>Bolyphantes alticeps</i>					13,3	15,6
<i>Dismodicus elevatus</i>		14,3				
<i>Gonatium rubellum</i>						6,3
<i>Gongylidium rufipes</i>	20,0		15,0	14,3	6,7	
<i>Helophora insignis</i>			55,0		16,7	18,8

Продолжение табл. 4

Вид	Весна		Лето		Осень	
	пб	к	пб	к	пб	к
<i>Lepthyphantes alacris</i>				14,3		37,5
<i>Lepthyphantes cristatus</i>						9,4
<i>Lepthyphantes nigriventris</i>						6,3
<i>Linyphia triangularis</i>			15,0	28,6	20,0	6,3
<i>Neriere clathrata</i>	20,0			14,3		
<i>Neriere empfana</i>				14,3		
<i>Neriere furtiva</i>		14,3				
<i>Neriere peltata</i>		14,3		14,3		
<i>Pityohyphantes phrygianus</i>		28,6				
<i>Pardosa fulvipes</i>					3,3	
<i>Metellina mengei</i>		14,3			3,3	
<i>Metellina segmentata</i>	20,0					
<i>Tetragnatha extensa</i>		14,3	2,5			
<i>Enoplognatha ovata</i>			2,5		3,3	
<i>Theridion varians</i>	20,0					
<i>Misumena vatia</i>			5,0			
<i>Xysticus luctuosus</i>	20,0		5,0			
ОДП:	7,0	14,0	32,0	5,6	30,0	32,0

В контрольном осиннике найден только один вид пауков – *T. extensa*, обитающий обычно в открытых биотопах. Остальные были приверженцами лесных биотопов, половина из которых может быть встречена также по лесным опушкам или кустарниковому окаймлению лесных полей (Олигер, 2010).

В постбобровом биотопе 26% найденных видов пауков – обитатели открытых стадий или разреженных лесов, 54% встречаются как в открытых, так и в закрытых стадиях, и только 20% видов – приверженцы тенистых лесов. Из видов, общих для хортобия обоих рассматриваемых биотопов, два вида лесные – *M. mengei* и *H. insignis*, четыре эвритопны: *B. alticeps*, *G. rufipes*, *L. triangularis* и *N. clathrata*, а *T. extensa*, как уже упоминалось, предпочитает открытые стадии.

В травостоях основу населения пауков составляли личиночные формы. Если плотность взрослой части населения в среднем за время наблюдений была в постбобровом биотопе 18,7 экз./100 взм, в контроле 15,3 экз./100 взм, то плотность населения личинок была 38,3 экз./100 взм в постбобровом биотопе и вдвое ниже в контрольном – 17,8 экз./100 взм. При этом в постбобровом биотопе среди молодежи численно преобладал *Helophora*, и вдвое реже попадалась молодежь *Metellina*, а в контроле, напротив, численность молодежи *Metellina* была почти вдвое выше таковой *Helophora*.

Плотность взрослой части населения пауков травостоя постбобрового биотопа, в отличие от таковой подстилочного яруса, увеличилась в летнее время, когда разросся травостой, и превышала аналогичный показатель для контроля в 6 раз. Осенью уровни плотности населения пауков хортобия в обоих биотопах были одинаковы.

Структура взрослой части населения пауков растительного яруса обоих биотопов различалась немного. В постбобровом биотопе число видов основного численного ядра населения (α -разнообразия, или S_λ) лишь немного превышало таковое в контроле, но именно это сказалось на величине видового разнообразия V , которое было, учитывая большую информационную недостаточность m внутри комплекса пауков постбобрового биотопа, ниже контрольного (табл. 5).

Таблица 5.

Структурные показатели взрослой части социума пауков хортобия постбобрового биотопа (пб) и контроля (к) в сборах 1997 г.

Показатель	пб	к
S = видовое богатство, общее количество найденных видов	16	16
S_λ = α -разнообразие, количество видов основного ядра социума	7,13	6,73
$S\% = S_\lambda / S \times 100$, доля (%)	44,5	42,0
H' = индекс Шеннона, мера общего разнообразия (в битах)	3,24	3,33
$H'max = \log S$, максимальная мера общего разнообразия для данного набора видов S (в битах)	4,0	4,0
$h = H' / H'max$, доля	0,81	0,83
$V = 2^{H'}$ = видовое разнообразие, устойчивое количество видов социума	9,47	10,0
$E = (S_\lambda - 1) / (V - 1)$ выравненность структуры социума (в долях)	0,72	0,63
$m = 1 - h$, недостаточность информации внутри социума (в долях)	0,19	0,17

Таким образом, сообщество пауков хортобия постбобрового биотопа не уступало контрольному ни количеством видов, ни плотностью их населения и превосходило его по разнообразию экотипов видового состава, а также по ряду признаков внутренней структуры.

В целом по разделу. Участок бобровой лесосеки превосходил контрольный лес по разнообразию экологических условий, и в соответствии с этим его населяли животные, присущие для обитания в каждой из градаций структуры: под разреженной сенью леса и на открытой поляне. При этом, спустя несколько лет от начала сукцессии после прореживания высокоствольного леса бобрами,

здесь уже сложились достаточно устойчивые и разнообразные в видовом отношении социумы группировок беспозвоночных герпетобия и хортобия, которые превосходили контрольные количеством видов и их численностью. Внутренняя структура населения наиболее богатых в видовом отношении групп членистоногих была более организованной, чем в контроле.

Биотопы на месте спущенных бобровых прудов

Исследования проводились в двух местах. В 1995 г. изучалась начальная стадия сукцессии эпигейного населения беспозвоночных биотопа, оставшегося на месте бобрового пруда на р. Пельчужня и приручьего ельника (контроль), расположенного в пойме этой же речки сотней метров ниже по течению, в кв. 100. В 2013–2015 гг. проведены наблюдения за начальными фазами развития мезофауны герпетобия на месте спущенного бобрового пруда, итоги которых уже отражены в литературе (Олигер, 2015; 2018, в печати), и за некоторыми позвоночными животными этого же биотопа.

Беспозвоночные герпетобия

Контроль: ельник неморальный по правому берегу р. Пельчужня. Пойма речки в месте наблюдений 5–12 м шириной, ограничена крутыми лесистыми склонами высотой до 8 м, Ю–ЮВ экспозиции. В древостое два основных яруса. I ярус: 5ЕЗБ2Ос – ельник, возрастом более 150 лет, с березами, осиной и тополем *Populus* sp. II ярус: ЕКлРОл(с)Л – ели, возрастом 40–60 лет, молодые деревца клена платановидного *Acer platanoides*, рябины, ольхи серой и липы *Tilia cordata*. СК 0,5–0,7, местами образовались прогалы в результате падения старых, вывернутых с корнями деревьев. Подрост: ель, липа, рябина, клен, ольха серая, осина, черемуха. Подлесок редкий: крушина, ива, калина. Травостой: хорошо развит, ОПП 80%. Папоротники: орляк *Pteridium aquilinum*, щитовники *Dryopteris* sp., голокучник Линнея *Gymnocarpium dryopteris*, черника, малина *Rubus idaeus*, костяника *R. saxatilis*, ландыш, майник, кислица, седмичник, сныть *Aegopodium podagraria* (вегетирующая форма), воронец, хвощ лесной, звездчатка дубравная *Stellaria nemorum*, злаки; местами – заросли крапивы двудомной *Urtica dioica*. На пнях и колодах – зеленые мхи. Всюду хвойный и лиственный опад. Древесный валеж. Пойменная часть весной полностью заливается водой, почва здесь наносная, песчано-илистая.

Постбобровый биотоп: территория бывшего бобрового пруда по правому притоку р. Пельчужня (фото 27), обсохшая после прошлогоднего схода воды в июне-сентябре. Размеры изучавшейся площади около 50×50 м, между двумя рукавами ручья. Рельеф бугристый, с понижениями, заполненными водой. Древостой: усохший ельник с включением мертвой березы, СК около 0,3, древесный валеж (до 30% территории). В подросте много однолетней березы. У воды встречаются кустики ивы *Salix* sp. Травостой бедный, преимущественно осоково-злаковый, в понижениях – ситник *Juncus* sp., калужница, камыш лесной *Scirpus sylvaticus*. Почва – наносный песок. Весной вся площадь была залита полыми водами.

Описания биотопов сделаны 11.06.95.

Всего в постбобровом биотопе отработано 215 лс, в контроле 260 лс, при этом собрано 925 особей беспозвоночных животных в постбобровом биотопе и 840 особей – в контроле. Обработка материала проведена по месяцам июнь–

июль—август.

Результаты и обсуждение

Контроль. Несмотря на сухую и жаркую летнюю погоду, микроклимат в ельнике неморальном сохранял высокую влажность, почва здесь не пересыхала. В течение всего периода наблюдений в массе отлавливались сенокосцы (табл. 6). Из других членистоногих чаще попадались коллемболы, стафилиниды и муравьи. Доля хищных животных в сборах была ниже среднего многолетнего уровня для ельников (Олигер, 2006).

В сборах из *постбобрового* биотопа почти половина отловленных особей была представлена хищными формами (табл. 6). Доминировали сенокосцы, из других групп многочисленны были пауки и жужелицы. Общая количественная структура комплекса для наиболее многочисленных групп членистоногих мезофауны герпетобия по сравниваемым биотопам (рис. 2) достоверно различалась ($\lambda=14,7$, $P> 0,999$). Среди жужелиц первыми заселили обсохшую территорию представители рода *Agonum*. Сравнительно малочисленны были коллемболы *Enthomobriidae*, что легко объясняется недостаточностью гумуса на чистой и плотной песчаной почве. Жуки представлены были видами из семейств *Nitidulidae*, *Leiodidae*, *Endomychidae*, *Erotylidae*, то есть такими, для которых характерно питание на мертвой древесине и разлагающейся коре, плесени или трутовиках, что характерно для сухостоев хвойных северных лесов (Кауханен и др., 2009).

Таблица 6.

Состав и доля (% от ОДП) беспозвоночных мезофауны герпетобия в уловах из *постбобрового* (пб) и контрольного (к) биотопов в 1995 г.

Группа животных	Лето		Осень	
	пб	к	пб	к
Opiliones	37,4	44,9	42,1	67,2
Aranei	17,7	2,2	22,8	0,8
Collembola	8,3	13,5	-	16,8
Hemiptera	2,2	0,3	3,5	1,4
Coleoptera:				
Carabidae	13,9	4,3	26,3	0,8
Staphylinidae	3,0	9,1	-	3,6
Coleoptera etc.	1,1	1,8	-	0,8
Formicidae	8,9	18,7	3,5	2,2
Diptera	1,9	2,7	-	2,9
Прочие б/п	5,6	2,5	1,8	3,6
В т.ч. хищных	43,0	28,3	50,0	7,4
ОДП (экз./100 лс):	217,3	550,0	228,0	548

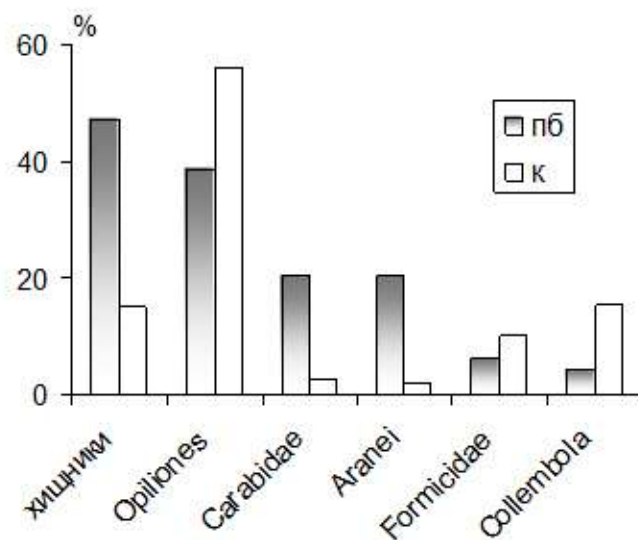


Рис. 2. Долевое участие (в % от ОДП) различных таксонов беспозвоночных в населении герпетобия постбобрового биотопа (пб) и контроля (к) по среднесезонным данным.

В целом, уровень ДП беспозвоночных в постбобровом биотопе был гораздо ниже контрольного, но это связано с высоким содержанием сенокосцев в сборах из ельника, где численность этих тенелюбивых животных была в три-четыре раза выше, чем в полуоткрытом биотопе на месте обсохшего пруда. Пауки, напротив, предпочитали более светлый постбобровый биотоп. Плотность их населения здесь была, в среднем, в 2,5 раза выше, чем в контроле.

Более подробно заселение постбобрового биотопа первого года рассмотрено далее на примере формирования социума пауков. Всего в постбобровом биотопе найдено 20 видов пауков, в контроле – 18, при пяти общих для обоих местообитаний (табл. 7).

Таблица 7.

Сезонные изменения состава и статуса (% от ОДП группы Aranei) взрослой части населения пауков герпетобия в постбобровом биотопе (пб) и ельнике-контроле (к) и величина ее динамической плотности (экз./100 лс) в 1995 г.

Вид	Июнь		Июль		Август	
	пб	к	пб	к	пб	к
<i>Araneus diadematus</i>					3,0	
<i>Haplodrassus cognatus</i>		3,1				
<i>Antistea elegans</i>					3,0	
<i>Allomengea scopigera</i>					30,2	21,6
<i>Allomengea vidua</i>					18,2	
<i>Bathyphantes approximatus</i>			6,2			
<i>Bathyphantes gracilis</i>	5,5					

Продолжение табл. 7

Вид	Июнь		Июль		Август	
	пб	к	пб	к	пб	к
<i>Bathyphantes parvulus</i>		6,2	25,1	9,9		
<i>Centromerus arcanus</i>		6,2				
<i>Ceratinella scabrosa</i>		3,1				
<i>Diplocephalus latifrons</i>				20,0		7,1
<i>Diplocephalus picinus</i>		3,1				
<i>Diplostyla concolor</i>		6,2		20,0		
<i>Drepanotylus uncatus</i>					3,0	
<i>Entelecara errata</i>		3,1				
<i>Helophora insignis</i>				9,9		14,2
<i>Linyphia triangularis</i>					3,0	7,1
<i>Macrargus rufus</i>		6,2				
<i>Microneta viaria</i>		3,1				
<i>Tenuiphantes alacris</i>		3,1				14,2
<i>Tenuiphantes tenebricola</i>		14,0		9,9		14,2
<i>Walckenaeria mitrata</i>	2,7					
<i>Agroeca brunnea</i>	2,7					
<i>Acantholycosa lignaria</i>			6,2			
<i>Pardosa amentata</i>	10,7		6,2		12,0	
<i>Pardosa lugubris</i>	13,5	3,1			3,0	
<i>Pardosa riparia</i>	2,7					
<i>Pardosa sphagnicola</i>	16,2				3,0	
<i>Pirata hygrophilus</i>	43,3	33,3	56,3	30,3	15,8	21,6
<i>Pirata uliginosus</i>	2,7					
<i>Trochosa terricola</i>		6,2				
<i>Pachygnatha clercki</i>					3,0	
<i>Pachygnatha degeeri</i>					3,0	
ОДП:	66,1	33,0	19,5	18,2	44,0	18,7

В начале сезона в постбобровом биотопе 78% перечня видов принадлежало хорошо бегающим, свободно живущим паукам средних размеров из семейств Lycosidae и Liocranidae. Мелких Linyphiidae было два вида, на их долю падало около 5,5% ОДП в июне. В это же время в контроле 71% видов пауков относился к семейству Linyphiidae, а остальные пауки были бродяжками средних размеров из семейств Lycosidae и Gnaphosidae.

В июне плотность населения группы пауков в герпетобии осветленного постбобрового биотопа вдвое превышала таковую в сильно затененном ельнике-контроле. Июльская ОДП группы была невелика и одного порядка в обоих биотопах (табл. 7). К концу периода наблюдений в контроле она оставалась на том же низком уровне. Состав контрольного социума в августе по большей части также совпадал с июльским (*Икач* 0,62, *Икол* 0,48). В постбобровом биотопе плотность населения пауков в августе возросла, по сравнению с июльской, в два раза, *Икач* сходства между населением пауков в июле и августе составил 0,25, *Икол* – 0,22. То есть, со сменой сезонов социум пополнялся новыми видами или же происходила смена одних видов другими.

В целом индекс качественного сходства между группировками пауков из сравниваемых биотопов был в полтора раза ниже количественного (рис. 3). Высокое значение *I*кол объясняется высокой численностью некоторых из общих для обоих биотопов видов. При этом по месяцам наибольшие качественные и количественные различия были в июне, когда формирование социума пауков в постбобровом биотопе только начиналось. В это время среди найденных здесь видов присутствовали лесные – *B. gracilis*, *W. mitrata*, *A. brunnea*, *P. lugubris*; эвритопы – пауки-волки *P. sphagnicola*, *P. hygrophilus*, *P. uliginosus*; луговые – *P. amentata*, *P. riparia*. В июле также было только два луговых вида, а в августе преобладали обитатели луговых стадий или сильно разреженных участков леса и открытых берегов – *A. elegans*, *A. scopigera*, *A. vidua*, *D. uncatu*s, *P. amentata*, *P. degeeri*. Приверженцы леса и его опушек *A. diadematus*, *L. triangularis*, *P. clercki*, а также эвритопы, способные заселять как закрытые, так и открытые биотопы разной степени влажности *P. lugubris*, *P. sphagnicola*, *P. hygrophilus*, отлавливались в равных долях. Биотопические предпочтения видов рассмотрены в соответствии с их распределением в Нижне-Свирском заповеднике (Олигер, 2010, 2016). В населении пауков контроля в августе все виды были лесными, при этом только один из них эвритоп – *P. hygrophilus* и один опушечно-луговой – *A. scopigera*.

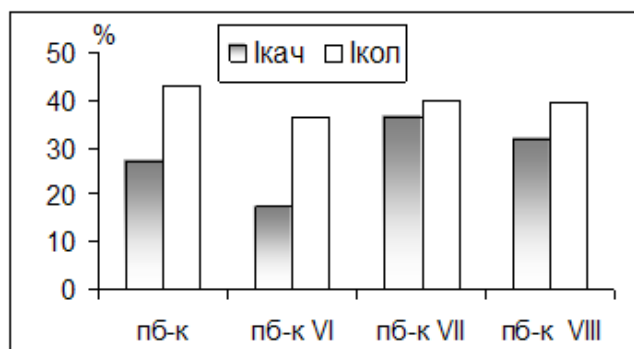


Рис. 3. Индексы качественного и количественного сходства (в %) населения пауков герпетобия из постбобрового биотопа (пб) и контроля (к) в целом и по месяцам (римские цифры).

Таким образом, в постбобровом биотопе первыми поселенцами обнаружившейся после стока воды почвы, единственными укрытиями на которой служили стволы и ветви мертвого древесного валежа, среди пауков были свободно живущие виды из семейства Lycosidae, на долю которых приходилось около 90% ОДП в июне. Затем группировка пауков нового биотопа пополнялась преимущественно обитателями луговых стадий или открытых берегов.

В контрольном лесу всегда все виды были лесными, с одним-двумя эвритопами среди них, и лишь к осени в составе населения пауков ельника появился *A. scopigera*, который попадался в тех местах, где ветром были свалены деревья, и вдоль берега речки среди крон образовались большие прогалы.

Доминирующим по численности в обоих биотопах в течение всего летнего

периода наблюдений был эвритопный и эврихронный *P. hygrophilus*, плотность населения и статус которого в постбобровом биотопе были выше, чем в контроле (табл. 8). К осени в роли доминанта в постбобровом биотопе выступал бродячий, сравнительно крупный для линифид *A. scopigera*. Этот вид отмечался ранее в районе исследований с августа как массовый в луговых стациях (Олигер, 2010, 2010а).

Таблица 8.

Сезонные изменения состава и динамической плотности (экз./100 лс) доминирующих по численности групп пауков герпетобия в 1995 г.

Биотоп	Июнь	Июль	Август
Постбобровый	<i>P. hygrophilus</i> – 28,6 <i>P. sphagnicola</i> – 10,7 <i>P. lugubris</i> – 8,6	<i>P. hygrophilus</i> – 11,0 <i>B. parvulus</i> – 4,9	<i>A. scopigera</i> – 13,2, <i>A. vidua</i> – 7,9 <i>P. hygrophilus</i> – 6,6
Ельник-контроль	<i>P. hygrophilus</i> – 11,0 <i>T. tenebricola</i> – 4,6	<i>P. hygrophilus</i> – 5,5 <i>D. concolor</i> – 3,6 <i>D. latifrons</i> – 3,6	<i>P. hygrophilus</i> – 3,9 <i>A. scopigera</i> – 3,9

Видовой состав июньских доминантов из постбобрового биотопа включал только представителей пауков-волков *Lycosidae*. Это свободно живущие, хорошо бегающие пауки, наиболее многочисленный из которых *P. hygrophilus* – сумеречной активности. Здесь, на оголенной попервоначально очень влажной почве, он получил преимущество, по сравнению с двумя другими доминантами, менее успешными в данных условиях дневными видами, предпочитающими жить на почве с моховым слоем, древесным опадом или травяной ветошью (Palmgren, 1972; Олигер, 2010).

В контроле, кроме уже упомянутого доминанта *P. hygrophilus*, к осени содоминантом был *A. scopigera*, численность которого здесь была втрое ниже, чем в постбобровом биотопе. Среди многочисленных видов в июле найден *D. concolor*, наряду с *P. hygrophilus* отмечаемый как типичный для доминирующих групп пауков в ельниках заповедника (Олигер, 2006а). Общий по обоим биотопам доминант *P. hygrophilus* в контроле был всегда вдвое малочисленней, чем в постбобровом биотопе.

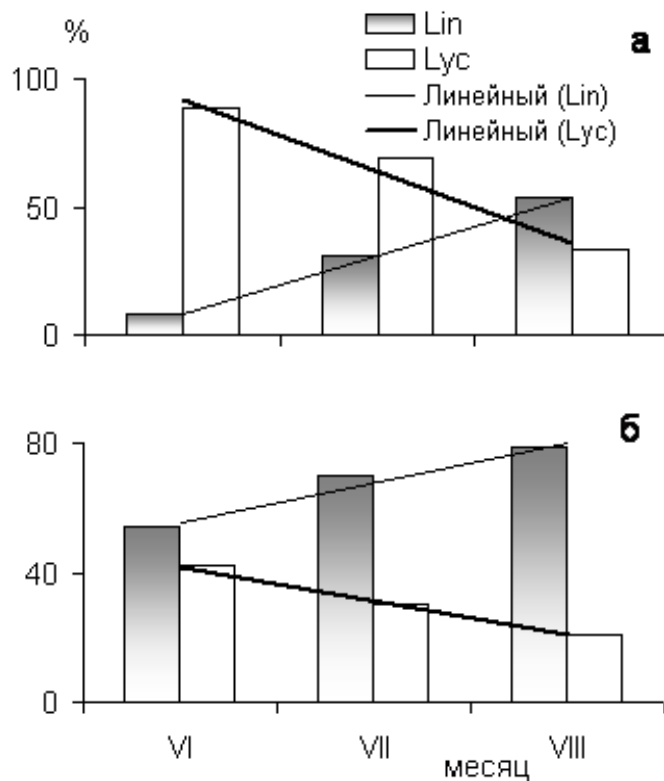


Рис. 4. Долевое участие (в % от ОДП группы) семейств пауков по месяцам в социуме пауков постбобрового биотопа (а) и контроля (б). Обозначения: Lin – Linyphiidae, Lyc – Lycosidae.

Ряд суммарного долевого участия (в % от ОДП группы пауков) доминирующих групп по месяцам располагался для бобрового биотопа как 72–81–63, а для контрольного как 48–70–42. Ряд суммарной ДП доминирующих по сезонам групп в населении пауков постбобрового биотопа был 47,9–15,8–27,7, а в контроле, в среднем, в 2,5 раза ниже: 15,9–12,7–7,8.

На уровне семейств в постбобровом биотопе в июне-июле преобладали представители ликозид (рис. 4), а в августе более половины общего уровня плотности группы пауков приходилось на линифиид. В контроле, напротив, обилие линифиид всегда было выше, чем ликозид. В обоих биотопах обилие линифиид со временем возрастало, а ликозид падало. При этом изменения доли семейств в населении пауков постбобрового биотопа происходили гораздо резче, чем в контроле. При высоких коэффициентах корреляции между значениями долей этих семейств в населении пауков в постбобровом биотопе $r = -0,98667$ и в контроле $r = -0,99696$, можно считать тренды изменений значимыми. С ослаблением давления сравнительно крупных дневных пауков-бродяжек семейства Lycosidae возрастала активность мелких пауков-пигмеев семейства Linyphiidae, многие из видов которого свободно передвигаются в толще подстилки или по ее поверхности, то есть, в том ярусе, где охотятся

пауки-волки. Сезонные значения доли каждого из семейств в населении пауков постбобрового биотопа были близки к таковым в открытых луговых станциях для Нижне-Свирского заповедника (Олигер, 2010а).

Однако видовое богатство и уровень численности взрослой части населения пауков герпетобия постбобрового биотопа, превосходящие контрольные величины, еще не служат свидетельством высокой степени ее внутренней организации. Сравнительный анализ структуры позволяет заметить, что в формирующемся биотопе целый ряд структурных показателей социума пауков значительно ниже, чем в хорошо устоявшемся сообществе этой группы из контрольного леса (табл. 9).

Таблица 9.

Структурные показатели взрослой части социума пауков герпетобия постбобрового биотопа (пб) и контроля (к) в 1995 г.

Показатель	пб	к
S = видовое богатство	20	18
S_λ = а-разнообразие	6,0	7,5
$S\% = S_\lambda / S \times 100$	30,0	41,7
H' = индекс Шеннона (в битах)	3,29	3,53
$H'_{max} = \log S$ (в битах)	4,32	4,17
$h = H' / H'_{max}$, доля	76,1	84,7
$V = 2^{H'}$ = видовое разнообразие	9,8	11,6
$E = (S_\lambda - 1) / (V - 1)$ выравненность структуры (в долях)	0,57	0,61
$m = 1 - h$, недостаточность информации (в долях)	0,24	0,15

При более равномерном распределении видов по плотности в основном ядре населения пауков контроля наблюдалось и более высокое значение индекса общего разнообразия (H'), т.е., меры возможных (в среднем, на один вид) вариантов дальнейшего изменения статуса каждого из видов социума в текущих условиях. И если в контроле такие возможности ($H'\%$) охватывали почти 85% от теоретически возможных (H'_{max} , для условий, когда все члены сообщества равнообильны), то в постбобровом биотопе уровень таких возможностей был на 9% ниже. Причиной тому служил ярко выраженный монополизм одного доминанта в пионерном сообществе, где ему принадлежала львиная доля распространяемого о себе потока информации. Пищевая агрессия доминанта, беспокойство для других видов, причиняемое его двигательной активностью, конкуренция за кормовые объекты и убежища подавляли активность прочих видов, уменьшая их шансы на повышение своей численности, что характерно для монодоминантных сообществ (Майр, 1974). В контрольном ельнике среднемесячный уровень потока информации, приходящийся на долю доминанта, был в полтора раза ниже, чем в пионерном биотопе. Соответственно, недостаточность информации m в постбобровом биотопе была в полтора раза выше, чем в сообществе пауков контроля.

В постбобровом биотопе набор видов первой половины лета сильно от-

личался от позднелетнего ($I_{кач} = 0,17$), тогда как в контроле за этот же период времени $I_{кач} = 0,56$. Это объясняется сезонной изменчивостью состояния растительности, вызвавшей смену весенне-летних светлюбивых видов пауков осенними тенелюбивыми, тогда как в контрольном ельнике условия освещенности и состояние травостоя в изучавшееся время изменялись не столь существенно. Кроме того, с течением времени новый биотоп открытого типа привлекал все большее количество видов, не свойственных окрестным лесам.

По величине видового разнообразия V пионерная группировка пауков постбобрового биотопа первого года сукцессии была ниже, чем, по многолетним данным, в окрестных лесах и в открытых стациях заповедника (Олигер, 2010а).

Таким образом, почти половина состава пионерной мезофауны герпетобия постбобрового биотопа была представлена хищными группами членистоногих беспозвоночных. В составе мезофауны постбобрового биотопа социум модельной группы *Aranei* уже с первых месяцев сукцессии превосходил контрольный не только богатством видов, но и их обилием. В пионерном социуме пауков поначалу образовалась доминантная группировка из бродячих видов ликозид, с преобладанием эврихронного и эвритоного гигрофила *P. hygrophilus*. Сильно выраженное численное превосходство доминанта обеспечило неустойчивость структуры всего формирующегося социума пауков постбобрового биотопа первого года сукцессии постбобрового биотопа.

Позвоночные

Материал по позвоночным животным собран в весенне-летнее время 2013–2015 гг. на территории постбобрового биотопа в кв. 92 и расположенного поблизости ельника-контроля.

Контроль. Участок старого ельника с осиной и березой *Conifera-parvifoliata-hylosomium* принят за контрольный как идентичный исходному биотопу, существовавшему до затопления его бобрами. В древостое ель, сосна, осина, береза: 5ЕС2Ос2Б, СК ~0,9, $h > 28–32$ м. В очень редком подросте ель, рябина. В подлеске отдельные кустики черемухи и крушины. Травостой скудный, куртинами, ОПП ~15%. Папоротники *Polypodiophyta*, черника, разнотравье, зеленые мхи *Bryidae*. Хвойный и лиственный опад. Почва рыхлая, супесчаная. Древесный валёж до 3% территории. С востока участок леса ограничивается проселочной дорогой, образуя опушку, с юга выходит к ручью.

Постбобровый биотоп на месте спущенного бобрового пруда, общей площадью около 12 га. Территория находится среди хвойных лесов с включением мелколиственных пород, меридионально вытянута примерно на 1 км, а в ширину достигает 100–150 м. Она соседствует с участками средневозрастного сфагнового сосняка и старого ельника с включением осины и березы, а с одной стороны ограничена глубокой, заполненной водой канавой, идущей вдоль открытого участка проселочной дороги. Пруд был образован в 2004 г., вода сошла поздней осенью 2012 г.

Летом 2013 г. оголившаяся торфяная почва была еще слишком напитана водой, чтобы по ней можно было передвигаться, поэтому обследования не проводилось. Всюду на территории лежали как сваленные бобрами деревья – осины и березы, так и обломанные ветрами усохшие стволы сосен, берез и

елей. На вывернутых комлях берез стала появляться прикорневая поросль и редкие экземпляры иван-чая *Chamaenerion angustifolium*, а по кочкам проросли пучки осок. В 2014 г. вывал сухостоя усилился (фото 32), торфяные приствольные возвышения сильно обсохли, а ровный рельеф между ними густо покрылся сфагнумом *Sphagnum* sp., слой которого к концу лета достиг толщины 12–15 см. Местами торчали пышные осоковые кочки. Особо топкие места зазеленели куртинами белокрыльника. К концу теплого сезона все незначительные влажные возвышения рельефа скрылись под густым ковром березовой поросли семенного происхождения, высотой до 10 см. Зимой 2015 г. шквальными ветрами переломало большую часть стоявшего сухостоя или свалило, вывернув деревья с корнями. С мертвых стволов сосен и елей усилилось опадение коры, образовавшей наслоения у комлей стоящих сушин или под упавшими стволами. Подлесок отсутствовал. В понижениях толщина слоя сфагнума достигала 20 см. Дальнейшее обсыхание почвы привело к уменьшению прироста мхов и трав прибрежно-болотного комплекса, но вызвало рост злаково-осоковой растительности и интенсивное развитие березового и реже – ивового подроста. При этом подрост березы к середине июля достигал местами полуметровой высоты. Древесный валёж покрывал до 30% территории.

При бывшей сомкнутости крон исходного леса около 0,8–0,9 древесный сухостой был довольно густым. Высокий прикомлевый кочкарник с пересушенной, голой, рассыпчатой торфяной почвой перемежался двух-пятиметровыми депрессиями переувлажненных участков, где развивались травостой и мхи. Влажные участки, в свою очередь, разделялись упавшими древесными сушинами, часто с зависшими над землей, опирающимися на сучья кронами и завалами коры под стволами.

Таким образом, важным фактором первого года существования постбобрового биотопа было полное отсутствие подстилочного и мохового слоя, а также наземной растительности, которые могли бы служить укрытием или кормом для животных. На освобожденной от открытой воды поверхности образовались мозаичные по гигропреференту условия, среди которых выделялись две основные контрастные станции: ксероморфная – на обсохших вывернутых корнях деревьев, возвышенных приствольных кочках с рыхлой торфяной почвой и поднятых над грунтом упавших сучкастых стволах деревьев, и гигроморфная – непосредственно на открывшемся голом грунте. Первая из них, по мере продолжающегося обсыхания, расширялась, вторая – по-иному меняла свой статус. Здесь началось интенсивное развитие мохового яруса, травянистой осоково-злаковой растительности и густой березовой поросли. Площади, занятые белокрыльником, постепенно сокращались. Сохранившийся всюду древесный сухостой подвергся ветролому, приведшему к увеличению объема валежа. При этом деревья обломились в нижней трети ствола, оставив пеньки высотой 3–7 м. У комлей деревьев и под упавшими стволами, удерживающимися на весу сучьями, с каждым годом наращивались залежи сосновой и еловой коры. Обнажившиеся берега канавы, по которой продолжала скатываться вода, уже на второй год сукцессии обильно поросли осоками.

Усиливающаяся с течением времени гетерогенность и мозаичность среды постбобрового биотопа создавали повышенную емкость угодий и необходи-

мые для жизни условия существования как для беспозвоночных, так и позвоночных животных.

В контрольном лесу за время наблюдений изменений рельефа, мохово-подстилочного слоя и высшей зеленой растительности не происходило.

Амфибии и рептилии

В контроле холоднокровные позвоночные в уловах отсутствовали и визуально не наблюдались.

В постбобровом биотопе в почвенные ловушки за время наблюдений попадались годовалые особи лягушек травяной *Rana temporaria* и остромордой *Rana arvalis*, а также жабы *Bufo bufo*. У заполненной водой канавы, через которую во многих местах перекинута стволы упавших деревьев, в ловушках обнаруживались разного возраста ящерицы-живородки *Lacerta vivipara*. Всего за два сезона отловлено по два экземпляра амфибий каждого из видов и три ящерицы: 1 самец *ad*, 1 самец *subad* и 1 *juv*. Ящериц разного возраста можно было видеть также в течение всего периода наблюдений на древесном валеже внутри изучавшейся площади на удалении до 30 метров от границ биотопа (4 визуальных встречи).

Итого, в первые годы сукцессии постбобрового биотопа наземные холоднокровные позвоночные на его территории встречались единично. Быстрое обсыхание грунта и отсутствие растительности не способствовали задержке здесь бурых лягушек, хотя в бобровых биотопах на стадии запруд они попадают повсеместно (Башинский, 2009; Dalbeck et al., 2014; Bashinskiy, Osipov, 2016), и бобров считают видом, способствующим сохранению бесхвостых амфибий в северных регионах Европы и Канады (Anderson et al., 2015; Dalbeck et al., 2007; Lehtinen et al., 1999; Stevens et al., 2007). В Нижне-Свирском заповеднике мелководья бобровых прудов также служат успешным местом нереста бурых лягушек. Ящерицы быстрее осваивали территорию, нежели амфибии.

Все найденные виды – облигатные зоофаги. Несмотря на низкую численность холоднокровных, их нахождение здесь следует считать плюсом, по сравнению с коренным биотопом, где они не встречались.

Птицы

Всего на описываемых площадях, радиусом около 50 м, в постбобровом биотопе обнаружено 18 видов птиц, а в контроле – 16 (табл. 10). Виды птиц рассматриваются далее по категориям в соответствии с местом их гнездования.

Таблица 10.

Сравнение видового состава птиц на учетных площадях в постбобровом биотопе (пб) и в контроле (к) 2014–2015 гг.

Вид	пб		к	
	2014 г.	2015 г.	2014 г.	2015 г.
Дуплогнездники				
Большой пестрый дятел <i>Dendrocopos maior</i>	+		+	
Большая синица <i>Parus major</i>	+	+	+	+
Гренадерка <i>Parus cristatus</i>			+	
Лазоревка <i>Parus caeruleus</i>	+			

Продолжение табл. 10

Вид	пб		к	
	2014 г.	2015 г.	2014 г.	2015 г.
Пухляк <i>Parus montanus</i>	+			+
Горихвостка-лысушка <i>Phoenicurus phoenicurus</i>	+			
Мухолов малый <i>Ficedula parva</i>			+	+
Мухоловка-пеструшка <i>Ficedula hypoleuca</i>	+	+		
Стриж <i>Apus apus</i>	+	+		
Наземногнездящиеся				
Конек лесной <i>Anthus trivialis</i>	+	+		+
Пеночка-весничка <i>Phylloscopus trochilus</i>		+	+	
Пеночка зеленая <i>Phylloscopus trochiloides</i>			+	
Пеночка-теньковка <i>Phylloscopus collybita</i>			+	+
Пеночка-трещетка <i>Phylloscopus sibilatrix</i>			+	+
Древесногнездящиеся				
Зяблик <i>Fringilla coelebs</i>	+	+	+	+
Мухоловка серая <i>Muscicapa striata</i>	+	+		
Кустарниковые				
Камышовка садовая <i>Acrocephalus dumetorum</i>		+		
Славка-завирушка <i>Sylvia curruca</i>	+	+		
Славка садовая <i>Sylvia borin</i>	+			
Славка черноголовая <i>Sylvia atricapilla</i>			+	+
Валежниковые				
Дрозд черный <i>Turdus merula</i> ,			+	+
Зарянка <i>Erithacus rubecula</i>			+	+
Крапивник <i>Troglodytes troglodytes</i>		+	+	+
Трясогузка белая <i>Motacilla alba</i>	+			
Черныш <i>Tringa ochropus</i>	+	+		
Прочие				
Кукушка <i>Cuculus canorus</i>	+	+	+	+
Всего видов:	15	12	14	12
Плотность населения (пар/га)	34	28	32	36

В контроле в 2014 г. дуплогнездящих и наземногнездящихся видов было поровну (по 29% от общего числа видов и по 12% от общей плотности населения). Кроме того, позднее здесь были встречены выводки вальдшнепа *Scolopax rusticola*, вяхиря *Columba palumbus* и рябчика *Tetrastes bonasia*. В 2015 г. на учетной площадке зафиксировано дуплогнездящих и наземногнездящихся по 25% от общего числа видов и по 33% от общей плотности населения. Высокий уровень общей плотности населения для данного типа леса обусловлен выходом учетной площади к опушке, что обеспечило условия для гнездования здесь веснички и лесного конька. За два года наблюдений значительных изменений населения птиц в контроле не произошло ни в качественном, ни в количественном выражениях: *Икач* по видовому составу 0,77, по уровню плот-

ности населения 0,69.

В *постбобровом* биотопе, по визуальным наблюдениям 2013 г., на недоступной еще для большинства птиц территории бывшего пруда, с которой продолжала уходить вода, отмечались занимавшие дупла сухостоя стриж, мухоловка-пеструшка, пухляк, мухоловка серая, а также черныш, придерживавшийся ветролома. По итогам учетов в 2014 г. в пределах изучавшейся площади на долю дуплогнездников приходилось 47% от общего числа видов и 41% от общей плотности населения. В этом году здесь отмечен только один вид, гнездившийся на земле, и по два вида из других категорий. Кроме того, поблизости от учетной площади на территории обсохшего пруда гнездились дятел трехпалый *Picoides tridactylus*, овсянка-ремез *Emberiza rustica* и чирок-свистунок *Anas crecca*.

В 2015 г. здесь зафиксировано меньшее количество видов, с плотностью населения также ниже прошлогодней. Встречено дуплогнездников 25% от общего числа видов и 30% от общей плотности населения. Вне учетной площади отмечались как гнездившиеся в прошлом году виды, так и птицы, посещавшие данный биотоп в поисках корма. Это ворон *Corvus corax*, желна *Dryocopus martius*, журавль серый *Grus grus*, пищуха *Certhia familiaris*, осоед *Pernis apivorus*, ястреб-тетеревятник *Accipiter gentilis*.

По типу питания в населении птиц *постбобрового* биотопа 55% общего числа видов были зоофагами, остальные относились к смешанному типу питания. В контроле обнаружено 44% видов-зоофагов. При этом в *постбобровом* биотопе 55% видов связывали поиски пищи с кронным ярусом деревьев, а в контроле – 69%.

Качественное и количественное сходство населения птиц первого и второго годов наблюдений на учетной площади *постбобрового* биотопа были достаточно велики: *Икач* 0,67 и *Икол* 0,74. Степень сходства населения птиц *постбобрового* биотопа и контроля в 2014 г. была небольшой: показатели *Икач* и *Икол* были, соответственно, 0,28 и 0,24. На втором году исследований степень сходства возросла: *Икач* 0,42, *Икол* 0,41.

Для качественного сходства структуры населения птиц по указанным в табл. 10 категориям (характеру гнездования, при $n = 6 - 3$) критерий $\chi^2 = 10,6$, а для количественного сходства $\chi^2 = 9,0$. То и другое значения превышают пороговый предел для уровня вероятности $P = 0,95$, то есть, структурные различия населения птиц опытного и контрольного биотопов в 2014 г. были неслучайны. В 2015 г. как по качественному, так и по количественному критерию, различия между рассматриваемыми группировками птиц не достигали порогового значения критерия χ^2 для уровня вероятности 0,95, т. е. носили случайный характер.

В *контроле* качественные и количественные изменения населения птиц за годы наблюдений были малозаметны. Численным доминантом данного социума был зяблик, как и повсюду в лесах среднетаежной полосы Северо-Запада России (Зимин, 1988; Олигер, 2012а; Сазонов, 2014).

В *постбобровом* биотопе в годы наблюдений доминантом гнездового населения птиц следует считать стрижа, который не только гнезвился здесь, но и кормился, собирая мелких летающих членистоногих над усохшим лесом.

Структура птичьего населения во второй теплый сезон после ухода бобров существенно отличалась от таковой из других биотопов заповедника, где в лесных стациях обычно преобладают наземногнездящиеся птицы, а в лугах с колковыми участками леса – кустарниковые (Олигер, 2012а). Высокая доля дуплогнездников в постбобровом биотопе стала возможна из-за того, что лес здесь усох несколько лет назад на стадии бобрового разлива, что привело к загниванию древесины под корой, ветровалу, отслаиванию коры и выпадению сучков с образованием щелястых и полостных укрытий. Это дало возможность птицам, активно выдалбливающим дупла и пассивно использующим естественные полости на стволах, занять гнездовые места задолго до спуска воды. То есть, 33% найденных при учетных работах 2014 г. гнездящихся видов находились в постбобровом биотопе изначально, заняв стацию еще до ухода бобров.

Дополнительное выпадение части древостоя в 2015 г. вызвало уменьшение доли дуплогнездников в населении птиц. Одновременно с повышением захламленности территории и разрастанием древесной поросли, увеличилось содержание валежниковых и кустарниковых видов птиц. По древесным завалам стал встречаться крапивник, обитающий обычно в захламленных хвойно-лиственных лесах с хорошо развитым подлеском, а в разросшемся березовом подросте и пучках кипрея поселилась садовая камышовка – типичный представитель колковых зарослей кустарников в открытых стациях Северо-западного региона (Мальчевский, Пукинский, 1983; Олигер, 2012а). С продолжающимся обсыханием почвы и зарастанием ее травами в 2015 г. перечень наземногнездящихся видов пополнился весничкой. Рост видового состава мелких воробьиных в постбобровом биотопе привлек сюда кукушку, которая в Ленинградской области паразитирует, в основном, на горихвостке-лысушке, зарянке или весничке (Мальчевский, Пукинский, 1983), встречаясь во всех лесных и полукрытых стациях.

В населении птиц постбобрового биотопа обнаружены не только живущие в окрестных лесах виды (53% от общего числа обнаруженных), но и присущие открытым или полукрытым стациям, не соседствующим с данным биотопом. В 2014 г. это славка-завирушка, славка садовая, трясогузка белая, дятел трехпалый, а на следующий год здесь появилась также камышовка садовая. Трясогузка белая и трехпалый дятел отмечаются также как частый элемент населения первичных гарей по соснякам на начальных этапах восстановления сообществ птиц (Беляева и др., 2002). На черных гарях, в условиях, частично сходных с таковыми в первичном постбобровом биотопе, когда почва лишена подстилки, подлесок и древостой погибли, в населении птиц также наблюдалось возрастание роли видов, связанных с открытыми местообитаниями (Елаев, 2002; Кулешова, 2002). Редкий в заповеднике трехпалый дятел находит наиболее подходящие места для своего обитания именно по таким полукрытым участкам с древесным сухостоем, каковым и был в данном случае постбобровый биотоп. Следует полагать, что он присутствовал здесь изначально, еще на стадии бобрового пруда. Этот дятел селится в сухостоях на бобровых запрудах и в Финляндии (Huvönen, Nummi, 2011).

По типу питания в населении птиц постбобрового биотопа преобладали

зоофаги, менее, чем в контрольном лесу, связанные с поисками пищи в кронах деревьев, поскольку кроны сухостоя были оголены.

Сообщества птиц коренного и постбобрового биотопа первого года наблюдений (2014) различались по структуре, так как в новом биотопе преобладали дуплогнездники – что не свойственно населению птиц любых других стадий. Однако в последующем, по мере выпадения изобилующего дуплами древесного сухняка и развития в нижнем ярусе зеленой растительности, степень сходства населения птиц постбобрового биотопа и контрольного леса увеличилась.

В целом, начальный период формирования населения птиц постбобрового биотопа характеризовался более широким, чем в контроле, видовым набором. Присутствие в населении видов открытых или полуоткрытых биотопов, ассоциируется с первыми фазами сукцессионного ряда возобновления сообществ на черных гаях (Беляева и др., 2002; Кулешова, 2002). Однако в отличие от гаярей, где восстановление сообществ носит затяжной, длящийся годами характер, в постбобровом биотопе уже на второй-третий сезон сукцессии население птиц не уступало коренному ни богатством видов, ни уровнем численности. По мере возобновления растительности в постбобровом биотопе появились опушечные виды, а также птицы, присущие открытым биотопам.

Таким образом, в первые годы сукцессии основные отличия населения птиц постбобрового биотопа от такового коренного участка леса заключались в наличии большого количества видов-дуплогнездников и почти полном отсутствии наземно гнездящихся птиц, а также в неустойчивости социума первого. Плотность пионерного населения птиц не уступала таковой в контроле, а видовой состав был более разнообразен, включая не только типичные лесные, но и виды более открытых пространств. Подавляющее количество видов были зоофагами. Для некоторых видов птиц постбобровый биотоп оказался предпочтительным местом обитания.

Млекопитающие

Репрезентативные данные получены только по мелким насекомоядным, попадавшим в почвенные ловушки для беспозвоночных. За другими видами млекопитающих регулярных наблюдений не проводилось, но при осмотрах ловушек в обоих биотопах каждый раз фиксировались следы деятельности барсука *Meles meles*.

В контроле отлавливалась только бурозубка средняя *Sorex caecutiens* с плотностью около 3 экз./100 лс.

В постбобровом биотопе зафиксированы два вида землероек: бурозубка малая *Sorex minutus* (около 5 экз./100 лс за два года отловов) и кутора *Neomys fodiens*, встречающаяся только в 2014 г. (0,6 экз./100 лс). Мышевидные грызуны в ловушки не попадались, скорее всего, из-за их чрезвычайно низкой численности именно в эти годы.

Как следует из вышеизложенного, в постбобровом биотопе и контроле отлавливались разные виды землероек. С начального этапа сукцессии в постбобровом биотопе отмечено присутствие куторы, которая, несомненно, обитала здесь еще при действующей бобровой запруде, и бурозубки малой – типичного элемента как пойменных лугов, так и земель типа wetlands, созданных бобрами (Glabischnig, 2015; Samas, 2015). Кутора и малая бурозубка отмечены так-

же как обычные сожители бобра в его хатках и норах (Барабаш-Никифоров, 1950; Samas et al., 2015; Ulevičius, Janulaitis, 2007). Гетерогенность среды уже в первые годы сукцессии создала в постбобровом биотопе благоприятные для мелких млекопитающих условия обитания. На достоверно более высокую численность мелких млекопитающих по берегам занятых бобрами ручьев, чем по незанятым ими участкам этих же водотоков, имеются данные для Орегона (Suzuki, McComb, 2004), хотя по составу видов сообщества тех и других местообитаний не отличались.

В целом по разделу. Основной чертой постбобрового биотопа на месте бывшего пруда первого сезона сукцессии было полное отсутствие зеленой растительности при внезапности его появления, что сближает его с первичными гарями. Однако процесс восстановления экосистемы в постбобровом биотопе проходил гораздо быстрее, чем на гарях, где он затягивается на десятилетия (Олигер, 2006б). После быстрого скатывания воды бобрового пруда на месте остался ручей в окружении местности с голым полужидким грунтом и мертвым древостоем. По мере обсыхания грунта, в этом осветленном биотопе возникали благоприятные условия для разрастания мхов и высшей наземной и околоводной растительности. Создавшаяся гетерогенность профиля постбобрового биотопа способствовала привлечению сюда животных разных экологических уровней.

Заселение постбобрового биотопа животными (без учета насекомых-ксилофагов и гнездящихся в дуплах птиц) начиналось сразу же после схода воды. Первыми были виды, обитавшие по берегам бывшего бобрового пруда и на древесном сухостое: сапрофаги и зоофаги. Затем, по мере обсыхания грунта, гниения древесного мусора и развития растительности, происходило заселение его новыми видами из окрестных и отдаленных биотопов: растительоядными, разноядными или сапроксилами, и уже с первых двух-трех лет сукцессии видовое богатство и численность пионерных группировок животных превышали таковые коренного биотопа, существовавшего здесь до затопления бобрами. Некоторые из найденных в постбобровом биотопе видов не встречались в окрестностях по другим станциям заповедника или же были там крайне редки.

Интенсивность обживаемости зависела от степени обсыхания грунта, развития растительности, состояния усохшего древостоя и захламленности территории. Пионерные комплексы животных разного таксономического уровня были представлены преимущественно зоофагами. Население нового биотопа включало как типичных эвритопных представителей лесных станций, так и обитателей луговых или сфагновых открытых и полуоткрытых пространств.

Гетерогенность и мозаичность среды постбобрового биотопа поддерживали повышенную емкость угодий, обеспечивая животных разных таксономических уровней и экологических ниш обитания убежищами, кормом и местами для размножения. Как отмечено для Канады с ее развитой системой озерно-речной сети wetlands, в этом ряду наиболее гетерогенными и ёмкими оказались wetlands бобрового происхождения (Hood, 2015).

Многообразие среды второго и третьего года восстановительной сукцессии постбобрового биотопа обеспечило обитание здесь животных разных так-

сономических групп, широкого спектра по отношению к водному режиму (гигро-, мезо- и ксерофилов), а также дендрофилов – обитателей сухостоя. По мере развития зеленой растительности, микоценоза и мохового слоя, население животных постбобрового биотопа пополнялось новыми видами, возрастало их обилие. Но структура сообществ была непостоянной и невыравненной, соответствуя по ряду параметров таковой для населения животных луговых стаций, где особо сильно выражены сезонные изменения микроусловий.

Бобровые биотопы на водотоках

Биоценотические последствия средообразующей деятельности бобра на лесных водотоках показаны на примере населения птиц. Особо сильно она влияет на встречаемость водных и околотовных видов. Далее анализируются сведения о средней июньской встречаемости различных видов птиц на ручьях и речках Нижне-Свирского заповедника, не освоенных бобрами, а также на этих же участках водотоков при разной степени их освоения: а) при зарегулировании русла временными небольшими плотинами, высотой до 0,3–0,7 м; б) на основной запруде, подпираемой плотиной более 1 м высоты; в) на полуспущенном или обсохшем пруду оставленного бобрами поселения.

С началом строительной деятельности бобров неприметные до этого лесные водотоки преобразуются, и вдоль них возникает новый биотоп, со всеми признаками экотона и набором новых, отсутствовавших здесь ранее видов животных и растений. Чем больше глубина и площадь основного пруда, чем обширней зарастающие травмами мелководья, чем более валежа и сухостоя, тем длиннее список видов птичьего населения. Как показали исследования в Канаде, видовое богатство водных птиц положительно коррелировало не только с площадью и глубиной бобровых прудов или их мелководий, но также с длиной береговой линии лесных и открытых участков ручьев (Brown et al., 1996).

На свободных от бобра лесных водотоках Нижне-Свирского заповедника, берега которых заняты обычно темными приручьевыми ельниками или черноросьем, видовой набор птиц как на самих ручьях, так и в их прибрежной полосе гораздо беднее. В рассматриваемом случае (табл. 11) число гнездящихся видов птиц в полосах наблюдений вдоль зарегулированных бобрами водотоков вдвое превосходило таковое на свободных от бобров ручьях. При этом почти все виды свободного водотока продолжали встречаться и на бобровых прудах, поэтому индексы качественного и количественного сходства между населением птиц этих биотопов были высокими: $I_{кач} = 0,56$, $I_{кол} = 0,74$.

Водоплавающие могут обитать на ручьях заповедника только при наличии на них разливов. Речные утки привлекаются сюда растительным кормом: ряской, семенами осок и пр., а также разрастанием растительности по берегам, создающей хорошие укрытия для гнезд и выводков. Для нырков необходимы пруды более обширные и глубокие, на которых они кормятся придонными моллюсками, членистоногими и их личинками.

Таблица 11.

Встречаемость водных, околотовных и некоторых лесных видов птиц на зарегулированных бобрами или свободных лесных водотоках и бобровых прудах, а также по их берегам (по Олигер, 2014, с добавлением данных 2015 г., обозначенных как «+»).

Вид	Не освоенный бобрами водоток (на 1 км маршрута)	освоенный бобрами водоток, с валежом (на 1 км маршрута)	пруд на основной плотине и его берега с валежом и сухостоем (на 1 га)	полупустынный пруд 2-го года сукцессии, с валежом и сухостоем (на 1 га)
Водные				
Гоголь <i>Vucephala clangula</i>	нет	1 выводок	0,2 выводка	0,4 выводка
Кряква <i>Anas platyrhynchos</i>	нет	нет	2 выводка	2 выводка
Чирок-свистунок <i>Anas crecca</i>	нет	2 выводка	1 выводок	2–3 выводка
Свиязь <i>Anas penelope</i>	нет	нет	1 выводок	нет
Чернеть хохлатая <i>Aythya fuligula</i>	нет	нет	0,2 выводка	нет
Околотовные				
Большой улит <i>Tringa nebularia</i>	нет	нет	0,2 выводка	нет
Черныш <i>Tringa ochropus</i>	нет	2 пары	1 пара	1 пара
Дуплогнезники				
Большой пестрый дятел <i>Dendrocopos major</i>	0–1 экз.	1 экз.	1 экз.	0,2 экз.
Малый пестрый дятел <i>Dendrocopos minor</i>	нет	нет	0,1 экз.	0,1–0,5 экз.
Трехпалый дятел <i>Picoides tridactylus</i>	нет	нет	нет	+
Большая синица <i>Parus major</i>	+	+	+	+
Пухляк <i>Parus montanus</i>	+	+	+	+
Мухоловка-пеструшка <i>Ficedula hypoleuca</i>	нет	нет	0,5–1 пары	1–2 пары
Мухоловка малая <i>Ficedula parva</i>	+	нет	нет	нет
Стриж <i>Apus apus</i>	нет	+	0,3–1 пары	0,5–1 пары
Наземногнездящиеся				
Вальдшнеп <i>Scolopax rusticola</i>	1 экз.	2 экз.	нет	1 экз.
Глухарь <i>Tetrao urogallus</i>	+	+	+	нет
Рябчик <i>Tetrastes bonasia</i>	нет	1 выводок	нет	нет
Весничка <i>Phylloscopus trochilus</i>	нет	+	+	+
Пеночка зеленая <i>Phylloscopus trochiloides</i>	+	+	нет	+
Теньковка <i>Phylloscopus collybita</i>	+	нет	+	нет
Конек лесной <i>Anthus trivialis</i>	нет	+	нет	+
Валежниковые				
Дрозд черный <i>Turdus merula</i> ,	+	+	+	нет
Зарянка <i>Erithacus rubecula</i>	нет	+	+	нет
Крапивник <i>Troglodytes troglodytes</i>	0,5 пары	1–2 пары	1 пара	1 пара
Трясогузка белая <i>Motacilla alba</i>	нет	нет	нет	+
Прочие				
Журавль серый <i>Grus grus</i>	нет	нет	0,1 пары	0,1 пары
Неясыть бородатая <i>Strix nebulosa</i>	нет	+	нет	нет
Неясыть длиннохвостая <i>Strix uralensis</i>	нет	+	нет	нет

Продолжение табл. 11

Вид	Не освоенный бобрами водоток (на 1 км маршрута)	освоенный бобрами водоток, с валежом (на 1 км маршрута)	пруд на основной плотине и его берега с валежом и сухостоем (на 1 га)	полупущенный пруд 2-го года сукцессии, с валежом и сухостоем (на 1 га)
Кукушка <i>Cuculus canorus</i>	нет	+	+	+
Зяблик <i>Fringilla coelebs</i>	+	+	+	+
Мухоловка серая <i>Muscicapa striata</i>	нет	+	+	+
Всего видов:	11	21	23	21

Развивающиеся и прячущиеся в толще плавающей ряски или в илистом грунте мелкие водные насекомые и прочие водные беспозвоночные привлекают сюда куликов. Большой улит встречается на открытых берегах разливов в приустьевых участках речек. Черныш обитает по всем большим и малым лесным запрудам, но особенно любит места, где подтопление выражено мелководными лужами под сенью живого леса. В разреженном, частично усохшем, подтопленном местами лесу по берегам охотно гнездится вальдшнеп. В разреженных бобрами старых ельников с осиной у Часовенского ручья и по его притокам гнездились и охотились бородастая и длиннохвостая неясыти.

При сравнении структуры населения птиц водотоков по указанным в табл. 11 экологическим категориям получено, что критерий $\chi^2 = 6,5$ (при $n = 6 - 3$). Это указывает на достоверные различия видового состава птиц по неосвоенному и зарегулированному бобрами водотокам с порогом доверительной вероятности $P=0,95$. При учете количественных показателей $\chi^2 = 9,0$, что превышает пороговый предел для уровня вероятности $P = 0,99$. То есть, видовой состав и соотношение видов в населении птиц бобрового и свободного от бобров водотоков и их берегов различались на достоверном уровне.

Между населением птиц на обширных бобровых разливах с их осветленными лесными побережьями и на заболоченных землях после схода прудов с остатками разводий на ручьях, мертвым лесом, массой древесного валежа и начавшей возобновление растительностью ни качественных, ни количественных достоверных различий не найдено. Но на более высокую численность водоплавающих, в особенности, чирка-свистунка, по бобровым прудам, нежели в других местах, есть указания в литературе (Nummi, Pöysä, 1997; Nummi, Hah-tola, 2008).

По экотонам бобрового происхождения, кроме гнездящихся здесь насекомоядных и разноядных птиц, регулярно встречаются и пернатые хищники, привлекаемые сюда обилием пищи. У заселенных водоплавающими бобровых запруд ежедневно можно видеть охотящихся на уток ястребов-тетеревятников, устраивающих свои гнезда неподалёку в лесу. Запруженные и осветленные долины водотоков регулярно патрулируются канюками *Buteo buteo* и оседами, а по ночам здесь нередко охотятся бородастая или уральская неясыти. Над обширными пространствами разливов любит кружить, выслеживая уток, орлан-белохвост *Haliaeetus albicilla* или болотный лунь *Circus aeruginosus*. В тростни-

ках, разрастающихся по окраинам выходящих к моховым болотам и редколесьям прудов, прячутся журавли. Быстро вырастающий выше полутора метров тростник хорошо скрывает и защищает птиц от нападков сверху, а глубокая вода и чаща растительности не дает возможности наземным хищникам добраться до мест гнездовий.

Следует заключить, что нахождение размножающихся пар птиц в разреженных бобрами лесах или выводков водоплавающих на бобровых прудах и небольших подпорах по ручьям свидетельствует об успешности их обитания в этих местах. Население птиц любого из рассмотренных в таблице типов биотопов бобрового происхождения, как при обитании в них бобров, так и после оставления ими, разнообразнее и обильнее такового из мест, неосвоенных бобрами.

Заключение

Данная работа знакомит с возможностями комплексной оценки экосистем, находящихся под непосредственным влиянием или оставленных бобрами, и мониторинга сукцессионных процессов на этих территориях, что способствует увеличению объема знаний о средообразующей деятельности бобра. Проведенные анализы показали, что строительная и кормовая деятельность бобра ведут к росту видового разнообразия и численности населения беспозвоночных и позвоночных животных на занятых им территориях. В случае прекращения прямой деятельности бобров, их косвенное влияние на жизнь преобразованного ландшафта продолжается, вызывая повышение гетерогенности и емкости среды. Это, в свою очередь, привлекает сюда многие виды наземных животных как из окрестных, так и из удаленных станций, а некоторые виды встречаются только по биотопам бобрового происхождения. Подобные работы с успехом могут быть проведены на территории тех ООПТ России, где обитают бобры и где многие годы ведется многоуровневый мониторинг естественной среды.

Литература

Барабаш-Никифоров И.И. Материалы к изучению биотических связей бобра (норовые сожители бобра) // Докл. АН СССР. 1950. Т. LXX, № 6. С. 1057–1059.

Башинский И.В. Влияние средообразующей деятельности речного бобра (*Castor fiber* Linnaeus, 1758) на население амфибий малых рек. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. 2009. 26 с.

Беляева Н.В., Ларин Е.Г., Лукьянов О.А., Лукьянова Л.Е., Марина Л.В., Сибгатуллин Р.З., Ухова Н.Л. Начальные стадии послепожарных сукцессий в природных комплексах Висимского заповедника // Мониторинг сообществ на горячих и управление пожарами в заповедниках. Отв. ред. Кулешова Л.В. М.: ВНИИприроды. 2002. С. 108–119.

Гиляров М.С. Зоологический метод диагностики почв. — М.: Наука. 1965. 278 с.

Даринский А. В. Рельеф и полезные ископаемые // География Ленинградской области. СПб.: Глагол. 2001. С. 5–15.

Дгебуадзе Ю.Ю., Слынько Ю.В., Кияшко В.И. Рыбное население // Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды. М.: Т-во научных изданий КМК., 2007. С. 267–279.

Елаев Э. Н. Состояние и перспективы мониторинга населения птиц на горячих за-

- поведника «Джержинский» // Мониторинг сообществ на горях и управление пожарами в заповедниках. Отв. ред. Кулешова Л.В. М.: ВНИИприроды. 2002. С. 132–136.
- Завьялов Н.А. Средообразующая деятельность бобра (*Castor fiber* L.) в Европейской части России // Труды государств. заповедника «Рдейский». Вып. 3. Великий Новгород. 2015. 320 с.
- Зимин В. Б. Экология воробьиных птиц Северо-Запада СССР. Л.: Наука. 1988. 184 с.
- Кауханен Х., Нешатаев В., Хухта Э., Вуолио М. Хвойные леса северных широт – от исследования к экологически ответственному лесному хозяйству. МЕТЛА. 2009. 172 с. Опубликовано в: www.metla.fi/julkaisut/muut/.
- Кулешова Л.В. Опыт комплексного мониторинга лесных сообществ на горях 1972 года в Окском заповеднике // Мониторинг сообществ на горях и управление пожарами в заповедниках. М.: ВНИИприроды. 2002. С. 6–35.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. Пер. с англ. М.: «Мир». 1968. 598 с.
- Майр Э. Популяции, виды и эволюция. Пер. с англ. М.: «Мир». 1974. 460 с.
- Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий. Т. 1. Л.: изд. Ленингр. ун-та. 1983. 480 с.
- Наумов Н.П. Структура и саморегуляция биологических макросистем / Биологическая кибернетика. Ред. Коган А.Б. М.: «Высшая школа». 1977. 408 с.
- Одум Ю. Основы экологии. Пер. с англ. М.: Мир. 1975. 742 с.
- Олигер Т.И. 2006. Поверхностно-активная фауна членистоногих в типичных биотопах Нижне-Свирского заповедника // Результаты многолетних наблюдений в природных комплексах Нижне-Свирского заповедника. Труды. Вып. 1. СПб. С. 64–71.
- Олигер Т.И. Тема: Биологическое разнообразие экосистем Нижне-Свирского заповедника. Раздел: Наземные беспозвоночные. Пауки. 1998-2005 гг. // Научные исследования в заповедниках и национальных парках РФ за 1998-2005 годы. (Д.М. Очагов – ред.). М., ВНИИ Природы. 2006а. Вып. 3. Ч. 1. С. 230-231.
- Олигер Т. И. Численность наземных беспозвоночных. 2003 г. // Научные исследования в заповедниках и национальных парках РФ за 1998-2005 годы. (Д.М. Очагов – ред.). М., ВНИИ Природы. 2006б. Вып. 3. Ч. 1. С. 228.
- Олигер Т.И. Пауки юго-восточного Приладожья. СПб.: Изд. СПб университета. 2010. (Тр. С.-Петербур. о-ва естествоисп.; Сер. 4. Т. 89). 340 с.
- Олигер Т.И. Видовое разнообразие и богатство фауны пауков (*Araneae*) в открытых биотопах Приладожья // Антропогенная трансформация природной среды. (Матер. междунар. конф. 18-21 окт. 2010 г., Пермь.) Том 2. Пермь. 2010а. С. 171–176.
- Олигер Т.И. Пауки (*Arachnida, Aranei*) в мозаике биотопов юго-восточного Приладожья // XIV Съезд Русского энтомологического общества. Материалы съезда. СПб. 2012. С. 260.
- Олигер Т.И. О населении гнездящихся птиц в основных биотопах Нижне-Свирского заповедника // Результаты многолетних наблюдений в природных комплексах Нижне-Свирского заповедника. Труды. Вып. 2. Лодейное Поле. 2012а. С. 133–149.
- Олигер Т.И. Средообразующая роль бобра в Нижне-Свирском заповеднике // Сохранение и изучение гео- и биоразнообразия на ООПТ Европейского Севера России // Матер. науч.-практ. конф., 2-5 сентября 2014 г., п. Пинега / Ижевск. 2014. С. 166–170.
- Олигер Т.И. Пионеры эпигейного яруса в возобновляющейся мезофауне на месте спущенного бобрового пруда // Научные труды гос. природн. заповедника «Присур-

ский». Чебоксары. 2015. Т. 30. Вып. 2. С. 105–107.

Олигер Т.И. Аннотированный перечень пауков (Araneae) Нижне-Свирского заповедника (Ленинградская область, Россия). Лодейное Поле. 2016. 84 с.

Олигер Т.И. Беспозвоночные животные – пионеры биотопа на месте спущенного бобрового (*Castor sp.*) пруда // 2018. В печати.

Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 1982. 286 с.

Сазонов С.В. Орнитофауна таежных ландшафтов Зеленого Пояса Фенноскандии и ее зоогеографический анализ // Труды. КарНЦ РАН., Петрозаводск. 2014. № 6. С. 96–115.

Узенбаев С.Д. О месте пауков в комплексе хищных членистоногих болотного биоценоза южной Карелии // Фауна и экология пауков СССР. Тр. ЗИН АН СССР. 1985. Т. 139. С. 78–83.

Allred D. Arachnids as ecological indicators // Great Basin Natur. 1975. Vol. 35. № 4. P. 405–406.

Anderson N.L., Paszkowski C.A., Hood G.A. Linking aquatic and terrestrial environments: can beaver canals serve as movement corridors for pond-breeding amphibians? // Animal conservation. 2015. Vol. 18, iss. 3. P. 287–294.

Bartel R.A., Haddad, N.M., Wright J.P. Ecosystem engineers maintain a rare species of butterfly and increase plant diversity. *Oikos*. 2010. Vol. 119, iss. 5. P.883–890.

Bashinskiy I.V., Osipov V.V. Beavers in Russian forest-steppe — characteristics of ponds and their impact on fishes and amphibians // Russian J. Theriol. 2016. Vol.15. No 1. P. 34–42.

Brown D.J., Hubert W.A., Anderson H. Beaver ponds create wetland habitat for birds in mountains of southeastern Wyoming // *Wetlands*. 1996. Vol. 16. No. 2. P. 127–133.

Cooke H.A., Zack S. Influence of beaver dam density on riparian areas and riparian birds in shrubsteppe of Wyoming // *Western North American Naturalist*. 2008. Vol. 68. Iss. 3. P. 365–373.

Dalbeck L., Janssen J., Völsigen S.L. Beavers (*Castor fiber*) increase habitat availability, heterogeneity and connectivity for common frogs (*Rana temporaria*) // *Amphibia-Reptilia*. 2014. Vol. 35. P. 321–329.

Dalbeck L., Lüscher B., Ohlhoff D. Beaver ponds as habitat of amphibian communities in a central European highland // *Amphibia-Reptilia*. 2007. Vol. 28. P. 493–501.

Donkor N.T., Fryxell J.M. Impact of beaver foraging on structure of lowland boreal forests of Algonquin Provincial Park, Ontario // *Forest Ecol. Manage.* 1999. Vol. 118. P. 83–92.

Glabischnig F. Abundance and diversity of small mammals in Swedish beaver systems. Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala. 2015. 45 p.

Hein N., Feilhauer H., Finch O.-D., Schmidtlein S., Löffler J. Snow cover determines the ecology and biogeography of spiders (Araneae) in alpine tundra ecosystems // *Erdkunde*. 2014. Vol. 68. No 3. P. 157–172.

Hill M.O. Diversity and evenness: a unifying notion and its consequences // *Ecology*. 1973. Vol. 54. № 2. P. 427–432.

Hood G.A. Beavers as an ecological restoration tool: a cautionary tale // 7th International Beaver Symposium, Voronezh, Russia, 13-18 September, 2015. 2015. P. 32.

Hood G.A., Bayley S.E. Beaver (*Castor canadensis*) mitigate the effects of climate on the area of open water in boreal wetlands in western Canada // *Biological Conservation*. 2008. V. 141. P. 556–567.

Hood G.A., Larson D.G. Ecological engineering and aquatic connectivity: a new perspective from beaver-modified wetlands // *Freshwater Biology*. 2014. Vol. 60. P. 198–208. doi:

10.1111/fwb.12487.

Hyvönen T., Nummi P. Plant succession in beaver patches during and after flooding. Restoring the European beaver: 50 years of experience / Ed. Göran Sjöberg; John Ball. Sofia: Pensoft Publishers. 2011. P. 163–172.

Janiszewski P., Hanzal V., Misiukiewicz W. The Eurasian beaver (*Castor fiber*) as a keystone species – a literature review // Baltic forestry. 2014. Vol. 20, No. 2 (39). P. 277–286.

Lehtinen R.M., Galatowitsch S.M., Tester J.R. 1999. Consequences of habitat loss and fragmentation for wetland Amphibian assemblages // Wetlands, Vol. 19, No. 1, pp. 1–12.

Lochmiller R.L. Use of beaver ponds by southeastern woodpeckers in winter // Journal of Wildlife Management. 1979. Vol. 43, No. 1. P. 263–266.

Lönnqvist J. Local and landscape effects on the diversity of plant communities in Swedish beaver ponds. Department of Aquatic Sciences and Assessment. 2014. Uppsala. 50 p.

Martell K.A., Foote A.L., Cumming S.G. Riparian disturbance due to beavers (*Castor canadensis*) in Alberta's boreal mixedwood forests: Implications for forest management // Ecoscience. 2006. Vol. 13, iss. 2. P. 164–171.

Nummi P., Hahtola A. The beaver as an ecosystem engineer facilitates teal breeding // Ecography. 2008. Vol. 31, iss. 3. P. 519–524.

Naiman R.J., Johnston C.A., Kelley J.C. Alteration of North American streams by beaver // Bioscience. 1988. Vol. 38. P. 753–762.

Nummi P., Kuuluvainen T. Forest disturbance by an ecosystem engineer: beaver in boreal forest landscapes // Boreal environment research. 2013. Vol. 18 (suppl. A). P. 13–24.

Nummi P., Pöysä H. Population and community level responses in Anas-species to path disturbance caused by an ecosystem engineer, the beaver // Ecography. 1997. Vol. 20, No. 6. P. 580–584.

Oliger T.I. Beaver activity as one of the main environment-forming factors in Nizhne-Svirsky nature reserve // 7th International Beaver Symposium, Voronezh, Russia, 13–18 September, 2015. 2015. P. 47.

Palmgren P. Studies on the spider populations of the surroundings of the Tvarminne Zoological Station, Finland. // Comment. Biol. 1972. Vol. 52. P. 1–133.

Rosell F., Bozsér O., Collen P., Parker H. Ecological impact of beavers *Castor fiber* and *Castor canadensis* and their ability to modify ecosystems // Mammal Rev. 2005. Vol. 35. P. 248–276.

Samas A. Impact of the keystone species, the Eurasian beaver (*Castor fiber*), on habitat structure and its significance to mammals / Vilnius University. Vilnius. 2015. 130 p.

Samas A., Ulevičius A., Prankaitė T. Mammals in beaver burrows (Camera traps vs snap traps). 7th International Beaver Symposium, Voronezh, Russia, 13–18 September, 2015. 2015. P. 60.

Simonavičiūtė L., Ulevičius A. Structure of phytocenoses in beaver meadows in Lithuania. Ekologija, 2007. Vol. 53, No. 3. P. 34–44.

Stevens C.E., Paszkowski C.A., Foote A.L. Beaver (*Castor canadensis*) as a surrogate species for conserving anuran amphibians on boreal streams in Alberta, Canada // Biol. Conserv. 2007. Vol. 134, iss. 1. P. 1–13.

Stringer A.P., Blake D., Gaywood M.J. A review of beaver (*Castor* spp.) impacts on biodiversity, and potential impacts following a reintroduction to Scotland. Scottish Natural Heritage Commissioned Report 2015. No. 815.

Stringer A.P., Gaywood M.J. The impacts of beavers *Castor* spp. on biodiversity and the ecological basis for their reintroduction to Scotland, UK // Mammal Review. 2016. Vol. 46, iss. 4. P. 270–283.

Suzuki N., B.C. McComb. Associations of Small Mammals and Amphibians with beaver-

- occupied streams in the Oregon coast range // *Northwest Sci.*, 2004. Vol. 78, No. 4. P. 286–293.
- Thompson S., Vehkaoja M., Nummi P. 2016. Beaver-created deadwood dynamics in the boreal forest // *Forest Ecology and Management*. Vol. 360. p. 1–8.
- Ulevičius A., Janulaitis M. Abundance and species diversity of mammals on beaver lodges // *Ekologija*. 2007. Vol. 53. No. 4. P. 38–43.
- Ulevičius A., Samas A., Pašukonis J. Land cover characteristics of beaver sites in Lithuania / Beavers – from genetic variation to landscape-level effects in ecosystems. Book of abstracts. 7th Int. Beaver Symp., Voronezh, Russia, 14-17 September 2015. 2015. P. 68.
- Wright J.P., Jones C.G., Flecker A.S. An ecosystem engineer, the beaver, increases species richness at the landscape scale // *Oecologia*. 2002. Vol. 132. P. 96–101.

**THE INFLUENCE OF THE BEAVER (*CASTOR FIBER*) ON THE
COMPOSITION AND STRUCTURE OF TERRESTRIAL ANIMAL
COMMUNITIES OF NIZHNEVIRSKY NATURE RESERVE**

T.I. Oliger

Nizhnevskiy Nature Reserve, jghcn4351@mail.ru

The possibilities of assessing ecosystems that directly affected or left by beavers are introduced in this work. The carried out analyzes have shown that the building and feeding activity of the beavers lead to an increase in invertebrate and vertebrate species diversity and population number on the territories occupied by them.

In case of ending of the direct activity of beavers, their indirect influence on the life of the transformed landscape continues, causing a significant increase in the heterogeneity and capacity of the environment. This, in turn, attracts here many species of terrestrial invertebrates and vertebrates, both from the surrounding and remote areas, and some species are found only in biotopes of beaver origin.

ФАУНА И ЭКОЛОГИЯ ВОДНЫХ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ (INSECTA: COLEOPTERA) БОБРОВЫХ ПРУДОВ РДЕЙСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

А.С. Сажнев¹, Н.А. Завьялов²

¹*Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,*
sazh@list.ru

²*Государственный природный заповедник «Рдейский»,*
zavyalov_n@mail.ru

Введение

В связи с восстановлением численности обыкновенного или речного бобра (*Castor fiber* Linnaeus, 1758) активно изучаются результаты влияния его средообразующей деятельности на почвы, растительность, беспозвоночных и позвоночных животных (Дгебуадзе и др., 2001; Завьялов и др., 2005; Данилов и др., 2007; Завьялов, 2015). Подобные исследования как элемент комплексной оценки роли видов-эдификаторов, несомненно, актуальны и важны в понимании экосистемных взаимодействий.

Бобры заселяют широчайший спектр естественных и искусственных водных объектов — от горных рек и ручьев до копаней, берегов водохранилищ и болот. Отмечено, что бобровые плотины стабилизируют и повышают температуру воды, накапливают седименты, которые через детритные пищевые цепи вовлечены в трофические отношения беспозвоночных, а в засуху пруды, созданные бобром, выступают в роли рефугиумов для водных обитателей (Collen, Gibson, 2001). Бобр не просто модифицирует водные экосистемы путем их динамического преобразования, но и поддерживает созданные новые условия относительно продолжительное время, что вписывается в концепцию динамики пятен (Townsend, 1989) и было показано при изучении макрозообентоса (Прокин, 2012). При исследовании зообентоса получено, что влияние зоогенного фактора жизнедеятельности бобра носит комплексный характер, который может давать как положительный, так и отрицательный эффект на разных периодах существования поселения (Туманов, Галанцева, 2009). Это влияние проявляется как специфическое нарушение (Иванов, 2005).

Для подавляющего большинства поселений бобра характерно чередование периодов обитания и забрасывания (Завьялов, 2015). В связи с чем, бобровые пруды можно разделить на новые и заброшенные, часто дренированные, а также повторно заселённые, — каждый из них обладает уникальными условиями гидрологического и гидрохимического характера. Водные жесткокрылые, являясь гидробионтами, должны одними из первых испытывать на себе результаты воздействия деятельности бобра. Однако исследования в этой области остаются фрагментарными. Специализированных исследований сообществ и экологии водных жесткокрылых бобровых прудов не проводилось. В частности, на территории Рдейского заповедника изученность жесткокрылых имеет фрагментарный характер, хотя инвентаризация фауны жесткокрылых акту-

альна и перспективна. К настоящему времени практически нет данных по наземным жесткокрылым заповедника (Сажнев, 2016) и известно лишь несколько работ, посвященных водным жукам подотряда Aderphaga (Дядичко, 2010, 2013), частично затрагивающие население жесткокрылых бобровых прудов.

Материалы и методы

Материалом послужили сборы водных жесткокрылых в заповеднике «Рдейский» (Новгородская область) и в его охранной зоне (южная и северо-восточная границы) на территории обширной Полистово-Ловатской болотной системы. В рамках настоящей работы за весенне-летний период 2016 г. (27.04–2.05 и 6–14.06) обследовано 16 поселений обыкновенного бобра на ручьях, мелиоративных каналах и мелиорированных малых реках. Энтомологический материал отбирался в береговой зоне безрыбных бобровых прудов на разной стадии бобрового цикла в бассейнах рр. Редья, Порусья, на малых реках и ручьях Холмской котловины около д. Фрюнино и д. Замошье (рис. 1). Пробы для анализа видового состава отбирали кошением водным сачком (10 взмахов в тройной повторности, диаметр обруча 35 см) по прибрежной растительности и на мелководье. Для получения количественных данных на бобровых прудах устанавливали бесприманочные вороночные ловушки типа «верши» в количестве 5 шт. Исключение составило одно поселение «Кладбищенский ручей» (КР или В358), где было установлено 8 ловушек. Время экспозиции 4–5 сут. Количественные оценки получены для 9 прудов в бобровых поселениях на малых водотоках.

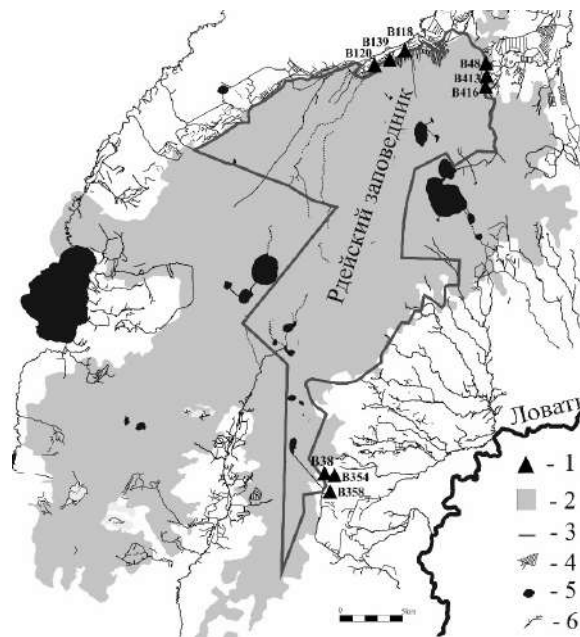


Рис. 1. Места сбора проб в бобровых поселениях на территории Рдейского заповедника и его охранной зоны. 1 – обследованные бобровые поселения, 2 – Полистово-Ловатская болотная система, 3 – границы заповедника, 4 – мелиоративные каналы, 5 – озера, 6 – реки и ручьи.

Состояние обследованных бобровых поселений к моменту отбора проб и их краткая предыстория таковы:

Поселение В118. Пограничный мелиоративный канал около д. Андроново в границах заповедника. Поселение непрерывно жилое с начала наблюдений в 2003 г. В 2006 г. бобры выстроили плотину длиной 8 м, подняли уровень воды на 75 см и затопили участок осинника площадью 3,6 га. В последующие годы бобры расчистили множество каналов, затопленный осинник быстро разрушился, и с 2011 г пруд начал зарастать тростником. До 2016 гг. пруд сохранялся в прежних размерах, но постепенно исчезли участки открытой воды, образовались тростниковые заросли, по берегам появились ивы и березовый молодняк (фото 38).

Поселение В120. Старый торфяной карьер на границе верхового болота и заболоченных лугов около д. Ельно. Система из магистрального канала, собирателей и прямоугольных мелких водоемов, оставшихся после выемки торфа. По берегам водоемов — полоса не крупного осинника. Бобры непрерывно обитают с 2003 г. Магистральный канал перекрыт плотиной. Площадь образовавшегося пруда около 2 га. На его правом берегу — высохший осиново-березовый лес, на левом — осоковые болота и полоса еще живых осин и берез на береговых валах.

Поселение В139. Мелиоративные каналы между д. Ельно и д. Андроново. До затопления по берегам каналов был спелый осиновый и молодой березовый лес, а по левому берегу и луговые участки. Первая плотина появилась в 2006 г., но до 2011 г. больших затоплений не было. С 2011 по 2016 г. существует крупное поселение с плотиной длиной более 150 м. Образован пруд площадью около 5 га. Затопленные осиновые и березовые леса уже выпали как из-за затопления, так и в результате кормодобывания бобров. В настоящее время пруд очистился от сухостоя, но сильно зарос водной и прибрежно-водной растительностью (фото 39).

Поселение В38. Топкий черноольшаник с сохранившимися фрагментами старой мелиоративной канавы на краю болота между д. Фрюнино и д. Замошье в охранной зоне заповедника. Бобры заселили краевую топь в 2003 г. В 2004–2007 гг. поселение было нежилым, в 2008 г. бобры заселились повторно. После 2009 г. бобры выстроили плотину длиной более 50 м и расчистили систему каналов, общая протяженность которых составляет 1440 м. Площадь пруда изменчива и в зависимости от количества осадков составляет 0,3–0,5 га. Затопленный водами бобового пруда черноольшаник высох и через 2 года сильно изредился. С 2008 г. и по настоящее время бобры обитают здесь постоянно (фото 34).

Поселение В354. Ложбина среди брошенных полей около д. Фрюнино. Через ложбину протекает временный водоток, летом пересыхающий. Центральную часть ложбины занимает сосняк сфагновый. По краям ложбины — осинник, заросли ивняка и черноольшаники. Бобры непрерывно обитают с 2001 г., выстроили невысокую плотину длиной менее 10 м и расчистили множество каналов на мелководьях. Площадь пруда изменчива и в зависимости от количества осадков составляет 0,2–0,3 га (фото 35).

Поселение В358 (КР). Запруженный ручей около кладбища д. Замошье в

ложбине, заросшей смешанным березово-осиновым лесом, черноольшаниками и ивняками около русла. Бобры обитают непрерывно с 2010 г. Две бобровые плотины длиной 30 и 20 м создают пруд площадью 1–1,5 га. Затоплены только ивовые кусты вдоль русел, массового усыхания древостоев нет.

Поселение В48. Мелиоративный канал, начинающийся в верховом болоте и протекающий через приболотные леса и заросшие поля. На левом берегу канала до затопления был сосняк сфагновый, на правом – смешанный лес с преобладанием осины и густые заросли осиново-березовых молодняков на краю брошенных полей. В 2003 г. на этой канаве была только одна старая бобровая хатка. До 2010 г. бобры постоянно не жили, после 2011 г. выстроена плотина длиной более 30 м. С 2001 по 2016 гг. размеры пруда не изменялись – примерно 5 га. Через 3 года затопленные древостои выпали, а мелководья пруда густо заросли злаками, рогозом, белокрыльником.

Поселение В413. Система из магистрального канала и собирателей на границе верхового болота и брошенной деревни. До вселения бобров по берегам каналов был смешанный осиново-березовый лес. Бобры попытались заселить это место в 2003–2006 гг., но постоянное поселение образовалось только в 2009 г. Вначале они выстроили на каналах серию коротких плотин. В 2011 г. в нижней части поселения была выстроена плотина длиной более 100 м, площадь затопления составила 11–12 га. Через 2 года началось массовое выпадение мертвых деревьев, к настоящему времени сухостой большей частью выпал, пруд стал открытый и хорошо прогреваемый. По правому берегу пруда – подтопленный сосняк черничник, по левому – полоса березового молодняка, ивняки, луговые участки

Поселение В416. Мелиоративный канал, вытекающий из верхового болота. До вселения бобров по берегам канала был молодой осиново-березовый лес. Бобры непрерывно обитали с 2003 по 2016 гг. В 2004 г. уже существовала большая плотина длиной более 60 м, а затопленные деревья засохли и выпадали от ветровалов. На месте погибшего леса образовалось осоково-травяное болото диаметром около 400 м. Плотину бобры ремонтировали все время, но вода уходила из пруда через слабое основание плотины. В результате, полоса открытой воды шириной не более 10 м сохраняется только около плотины. На остальной части пруда вода стоит у поверхности почвы, что препятствует лесовозобновлению.

Надо отметить, что в районе исследования почти все поселения бобров прошли через несколько циклов заселения-забрасывания, пруды при этом не имеют четких границ, а в ряде случаев образуют водно-болотные комплексы (Завьялов, 2015). Изученные нами бобровые пруды были представлены в основном новыми и вторично заселёнными стадиями, видовой состав жесткокрылых в заброшенных прудах изучали во время весеннего половодья, когда они не были дренированы (Сажнев, 2017).

За время исследования взято 45 проб кошением и отработано 235 ловушко-суток. Общее количество жесткокрылых в пробах – 1757 экз. Для каждого поселения, где были отобраны количественные пробы, рассчитывали биомассу видов (В, г/пробу) в пересчёте на 100 ловушко-суток. Для оценки количественного доминирования видов применяли индекс плотности Бродской-Зенкевича (D, %), выраженный в процентах (Баканов, 1987):

$$D = \sqrt{Bp};$$

где: D – доминирование; B – биомасса, %; p – встречаемость, %.

При расчете индекса виды, доминирование которых в сообществах составило $\leq 5\%$, не учитывали.

Для определения степени равномерности распределения видов в сообществах применяли индекс Шеннона (H , бит/экз.), рассчитанный по численности и биомассе (Песенко, 1982), с учетом m_H , H_{\max} , H_{\min} (Odum, 1967; Гиляров, 1969):

$$H = \sum p_i \log p_i;$$

где: $p_i = n_i/N_i$, n_i – число особей вида, N – общее число видов в пробе, m_H – стандартная ошибка индекса Шеннона; H_{\max} – максимальное информационное разнообразие при данном наборе видов, бит/экз.; H_{\min} – минимальное информационное разнообразие при данном наборе видов, бит/экз. (Филиппов и др., 2017).

По совокупности проб определяли видовое богатство в сообществе, для чего применяли индекс видового богатства сообщества (d), основанный на учете числа видов в отдельных пробах к количеству особей (Песенко, 1982):

$$d = S/\sqrt{N};$$

где: S – число видов в пробе, N – число экз. в пробе.

Параллельно с этим применяли показатель видового разнообразия Маргалефа (Margalef, 1968):

$$\alpha = (S - 1)/\ln N;$$

где: S – число видов, N – число экз. в пробе.

Для отражения распределения видов в сообществах применяли индекс выравнивания или эквитабельности (e):

$$e = H \log_2 N;$$

где: H – индекс Шеннона, N – численность особей в пробе.

Чем выше величина индекса, тем равномернее распределены особи по видам.

Кладограмма сходства видового состава жесткокрылых в исследованных бобровых прудах построена в системе Statistica.

Типы жизненного цикла Hydradephaga выделяли на основании типологии, предложенной А. Nilsson (1986), литературных (Дядичко, 2009) и собственных данных. Стоит учитывать, что жизненные циклы представителей разных таксонов имеют свои специфические черты, обусловленные географическим регионом (широтой), температурными и погодными условиями, временем начала откладки яиц и особенностями фенологии личиночной стадии. Краткая характеристика каждого типа представлена ниже.

I. Моновольтинный – откладка яиц проходит весной – в начале лета. Личинки отрождаются весной и летом. Зимуют имаго. Этот жизненный цикл характерен для большинства видов Hydradephaga.

II. Моновольтинный с откладкой яиц летом и осенью. Зимовка в стадии яйца.

III. Двухгодичный с откладкой яиц весной. Первая зимовка на стадии яйца, вторая – в стадии имаго. Наличие эстивации в фазе яйца, позволят заселять небольшие лесные водоемы, включая временные.

IV. *Двухгодичный с откладкой яиц летом* и проведением первой зимовки в стадии личинки, а второй в стадии имаго. Такой тип характерен для видов рода *Ilybius*.

V. *Смешанный* цикл с гибким репродукционным периодом и зимовкой в стадии яйца.

Деление водных жесткокрылых на размерные классы принято согласно работе П.Н. Петрова (2004):

- 1 класс – виды со средней длиной тела 2–5 мм,
- 2 класс – виды со средней длиной тела 7–18 мм,
- 3 класс – виды со средней длиной тела 26–41 мм.

Результаты и их обсуждение

Для изученных бобровых прудов зарегистрировано 63 вида водных жесткокрылых (Сажнев, Завьялов, 2017) из 6 семейств. При этом среднее количество видов (S_{med}) для каждого поселения составило 21 ± 3 вида ($S_{min} = 16$, $S_{max} = 39$), а среднее количество экземпляров (N_{med}) на пробу – 181 ± 5 ($N_{min} = 39$, $N_{max} = 640$) (рис. 2).

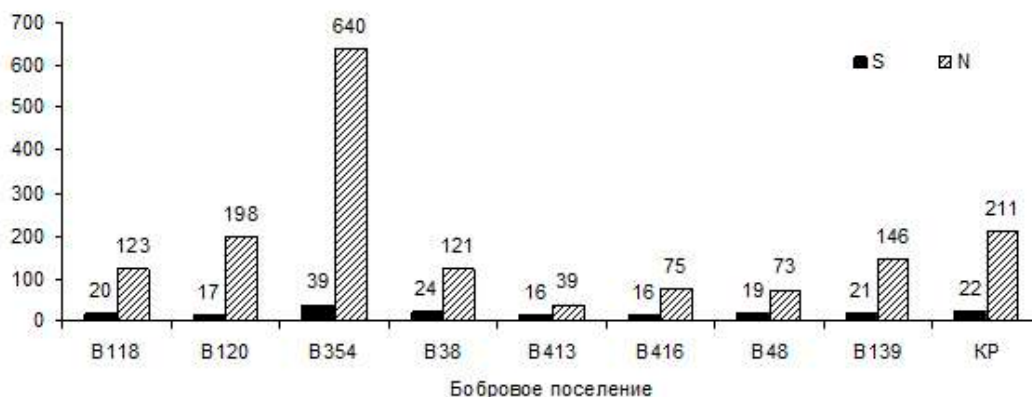


Рис. 2. Число видов (S) и количество экземпляров (N) водных жесткокрылых в интегральных пробах с бобровых поселений района исследования.

Наиболее представленным в сборах оказалось семейство Dytiscidae – 44 вида, на втором месте семейство Hydrophilidae – 9 видов, Haliplidae – 4, Hydrochidae – 3, Noteridae – 2 и Gyridae – 1 (табл. 1).

Комплекс доминантов составили 16 видов жесткокрылых: *Acilius canaliculatus*, *A. sulcatus*, *Agabus sturmi*, *A. uliginosus*, *Copelatus haemorrhoidalis*, *Cybister laterimarginalis*, *Dytiscus circumcinctus*, *D. dimidiatus*, *D. marginalis*, *Graphoderus cinereus*, *Hydaticus seminiger*, *H. transversalis*, *Hydrochara caraboides*, *Ilybius ater*, *I. quadriguttatus* и *Noterus crassicornis*.

Интересны находки *Cybister laterimarginalis*, которые сделаны на северной границе ареала вида в европейской части России, наиболее северные точки распространения находятся в соседней Ленинградской области (Литовкин, Сажнев, 2016).

Таблица 1.

Распределение видов в пробах из разных бобровых поселений

№	Вид	Бобровое поселение										
		B38	B48	B118	B120	B139	B314	B354	B413	B415	B416	B358
Haliplidae												
1	<i>Haliphus fluviatilis</i> Aubé, 1836			•			•		•	•		
2	<i>H. fulvicollis</i> Erichson, 1837	•			•			•				•
3	<i>H. immaculatus</i> Gerhardt, 1877							•				
4	<i>H. ruficollis</i> (DeGeer, 1774)			•	•	•	•	•		•		
Noteridae												
5	<i>Noterus clavicornis</i> (DeGeer, 1774)								•	•		
6	<i>N. crassicornis</i> (O.F. Müller, 1776)	•	•	•	•		•	•	•	•	•	•
7	<i>Acilius canaliculatus</i> (Nicolai, 1822)	•	•		•			•		•	•	•
8	<i>A. sulcatus</i> (Linnaeus, 1758)		•					•	•		•	•
9	<i>A. affinis</i> (Paykull, 1798)		•									
10	<i>A. sturmii</i> (Gyllenhal, 1808)	•	•					•			•	
11	<i>A. uliginosus</i> (Linnaeus, 1761)	•										
12	<i>A. unguicularis</i> Thomson, 1867	•						•				•
13	<i>Colymbetes paykulli</i> Erichson, 1837	•										
14	<i>Copelatus haemorrhoidalis</i> (Fabricius, 1787)	•			•			•				•
15	<i>Cybister laterimarginalis</i> (DeGeer, 1774)								•			
16	<i>Dytiscus circumcinctus</i> Ahrens, 1811		•		•			•	•		•	
17	<i>D. dimidiatus</i> Bergsträsser, 1778				•			•	•		•	•
18	<i>D. marginalis</i> Linnaeus, 1758		•		•			•	•		•	
19	<i>Graphoderus cinereus</i> (Linnaeus, 1758)								•			
20	<i>Graptodytes granularis</i> (Linnaeus, 1767)	•										
21	<i>Hydaticus aruspex</i> Clark, 1864	•			•			•				
22	<i>H. seminiger</i> (DeGeer, 1774)	•	•		•			•			•	•
23	<i>H. transversalis</i> (Pontoppidan, 1763)	•	•		•			•			•	•
24	<i>Hydroporus angustatus</i> Sturm, 1835			•				•				•
25	<i>H. erythrocephalus</i> (Linnaeus, 1758)			•				•		•		•
26	<i>H. glabriusculus</i> Aubé, 1838										•	
27	<i>H. melanarius</i> Sturm, 1835							•				•
28	<i>H. morio</i> Aubé, 1838				•							
29	<i>H. obscurus</i> Sturm, 1835	•										•
30	<i>H. palustris</i> (Linnaeus, 1761)			•				•			•	
31	<i>H. rufifrons</i> (Müller, 1776)							•				
32	<i>H. scalesianus</i> Stephens, 1828	•						•				
33	<i>H. striola</i> (Gyllenhal, 1826)	•						•	•			
34	<i>H. tristis</i> (Paykull, 1798)			•				•				
35	<i>H. umbrosus</i> (Gyllenhal, 1808)				•	•		•	•			
36	<i>Hygrotus decoratus</i> (Gyllenhal, 1810)	•	•		•			•		•	•	•
37	<i>H. impressopunctatus</i> (Schaller, 1783)							•				

Продолжение табл. 1

№	Вид	Бобровое поселение										
		В38	В48	В118	В120	В139	В314	В354	В413	В415	В416	В358
39	<i>H. ovatus</i> (Linnaeus, 1761)			•			•					
40	<i>Ilybius aenescens</i> Thomson, 1870	•		•								•
41	<i>I. angustior</i> (Gyllenhal, 1808)		•									
42	<i>I. ater</i> (DeGeer, 1774)		•						•			
43	<i>I. fuliginosus</i> (Fabricius, 1792)								•			
44	<i>I. guttiger</i> (Gyllenhal, 1808)	•			•			•				•
45	<i>I. quadriguttatus</i> (Lacordaire, 1835)	•	•		•			•	•			•
46	<i>Laccornis oblongus</i> (Stephens, 1835)		•									
47	<i>Porhydrus lineatus</i> (Fabricius, 1775)			•		•	•	•				
49	<i>Rh. notaticollis</i> (Aubé, 1837)		•									
50	<i>Suphrodytes dorsalis</i> (Fabricius, 1787)	•	•		•			•	•	•	•	
Gyrinidae												
51	<i>Gyrinus substriatus</i> Stephens, 1828							•				
Hydrochidae												
52	<i>Hydrochus brevis</i> (Herbst, 1793)	•										
53	<i>H. elongatus</i> (Schaller, 1783)									•		
54	<i>H. ignicollis</i> Motschulsky, 1860	•										
Hydrophilidae												
55	<i>Anacaena lutescens</i> (Stephens, 1829)									•		
56	<i>Berosus luridus</i> (Linnaeus, 1761)	•		•				•			•	
57	<i>Enochrus affinis</i> (Thunberg, 1794)						•		•	•	•	
58	<i>E. coarctatus</i> (Gredler, 1863)			•			•			•		•
59	<i>E. ochropterus</i> (Marshall, 1802)			•						•		
60	<i>Helochaeres obscurus</i> (Müller, 1776)								•	•		
61	<i>Hydrobius fuscipes</i> (Linnaeus, 1758)	•						•				•
62	<i>Hydrochara caraboides</i> (Linnaeus, 1758)		•	•	•			•	•		•	•
63	<i>Hydrophilus aterrimus</i> Eschscholtz, 1822							•				

Для изученных поселений бобра были получены следующие результаты о структуре населения водных жесткокрылых по степени доминирования отдельных видов (табл. 2).

Таблица 2.

Степень доминирования (D, %) значимых видов водных жесткокрылых в сообществах бобровых прудов района исследования.

Вид	Бобровое поселение								
	В358	В38	В48	В118	В120	В139	В354	В413	В416
<i>Acilius canaliculatus</i>	11,70	9,19	–	–	–	–	12,60	–	–
<i>A. sulcatus</i>	–	–	–	–	–	–	9,16	–	–
<i>Agabus sturmii</i>	–	7,02	–	–	–	–	–	–	–
<i>A. unguicularis</i>	–	8,10	–	–	–	–	–	–	–
<i>Copelatus haemorrhoidalis</i>	–	9,62	–	–	–	–	–	–	–
<i>Cybister laterimarginalis</i>	–	–	–	–	–	–	–	13,10	–
<i>Dytiscus circumcinctus</i>	–	–	–	9,07	–	5,19	–	11,70	6,35
<i>D. dimidiatus</i>	–	–	–	25,20	10,20	8,25	–	9,09	6,97
<i>D. marginalis</i>	–	–	12,90	13,60	32,40	13,00	–	25,70	30,00
<i>Graphoderus cinereus</i>	–	–	–	–	–	11,70	–	–	–
<i>Hydaticus seminiger</i>	6,89	10,60	–	–	–	–	–	–	–
<i>H. transversalis</i>	–	6,73	14,60	–	–	7,64	–	–	–
<i>Hydrochara caraboides</i>	61,80	–	21,80	–	–	–	36,80	–	–
<i>Ilybius ater</i>	–	–	8,54	–	–	–	–	–	–
<i>I. quadriguttatus</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	7,39
<i>Noterus crassicornis</i>	–	7,78	–	–	–	–	–	–	–

Модифицирующая деятельность бобра формирует сложную высокодинамичную мозаику биоценозов (Прокин, 2012), что отражается на населении водных жесткокрылых в прудах на разных стадиях бобрового цикла (Дядичко, 2009; Сажнев, Завьялов, 2017). Средообразующая деятельность бобров на водотоках приводит к повышению разнообразия условий водной среды и создает предпосылки для совместного обитания видов с разным отношением к проточности, температуре и другим экологическим факторам (Дядичко, 2013), однако, в бобровых прудах наблюдается элиминация реофильных форм жесткокрылых (рис. 3).

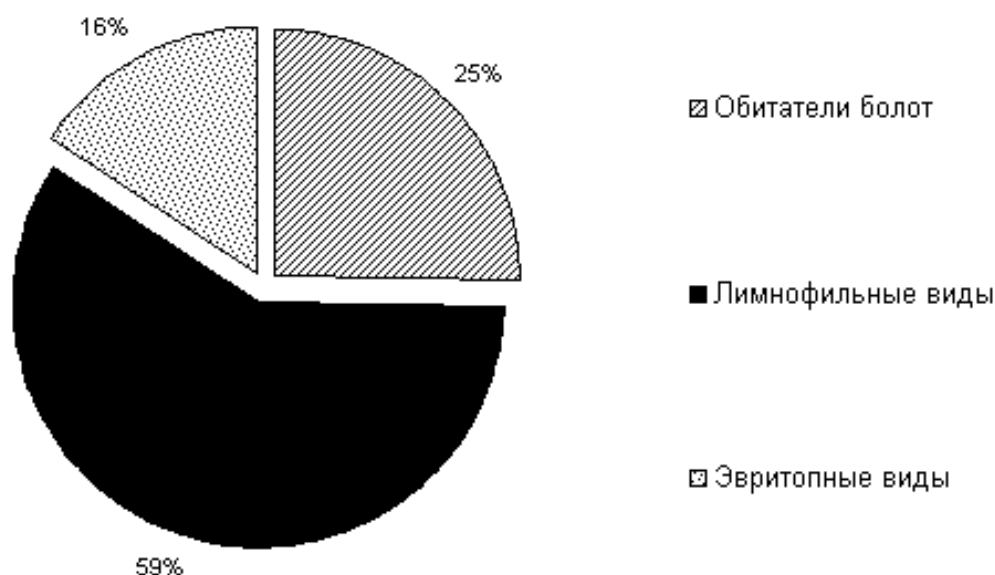


Рис. 3. Экологические группировки водных жесткокрылых исследуемых бобровых прудов.

В фауне изученных бобровых прудов преобладают лимнофильные виды (59,7%), обитатели стоячих и медленно текущих водоёмов: *Haliphus immaculatus*, *Copelatus haemorrhoidalis*, *Cybister laterimarginalis*, виды родов *Dytiscus*, *Acilius*, *Hydaticus*, *Colymbetes paykulli*, *Graphoderus cinereus*, *Hyphydrus ovatus*, *Ilybius ater*, *Rhantus latitans*, представители Hydrochidae и Hydrophilidae, а также виды рода *Hydroporus*, характерные для мелководий и временных водных объектов, и др. Из этих видов лесные затененные водоёмы, которым соответствует часть исследованных бобровых прудов (например, поселение В38), предпочитают *Agabus uliginosus*, *A. unguicularis*, *Hydroporus melanarius*.

Четверть фауны (25,4%) водных жесткокрылых изученных бобровых прудов составляют виды – обитатели травяных, облесённых и сфагновых торфяных болот, такие как *Haliphus fulvicollis*, *Agabus affinis*, *A. unguicularis*, *Graptodytes granularis*, *Hydroporus glabriusculus*, *H. obscurus*, *H. rufifrons*, *H. scalesianus*, *H. tristis*, *Hygrotus decoratus*, *Ilybius aenescens*, *I. angustior*, *I. guttiger*, среди которых присутствуют лимнофильные ацидофилы *Hydroporus erythrocephalus*, *H. melanarius*, *Hydrochus elongatus* и *Enochrus ochropterus*, что можно объяснить близостью и влиянием Полистово-Ловатской болотной системы.

Haliphus ruficollis, виды рода *Noterus*, *Hydroporus palustris*, *H. striola*, *Hygrotus impressopunctatus* можно отнести к эвритопным элементам фауны с высокой степенью экологической пластичности. Часть из них – *Anacaena lutescens*, *Berosus luridus*, *Helochares obscurus* и *Hydrobius fuscipes* могут расцениваться как виды-индикаторы (Рындевич, 2004) зоогенной эвтрофикации и органического загрязнения (Крылов, 2002). Эти виды отмечены на заросших участках бобровых прудов без течения, при этом степень зарастания влияет на представленность отдельных групп жесткокрылых: например, миксофитофаги и детритофаги из родов *Haliphus*, *Hydrochus* и большинства Hydrophilidae при-

урочены к мелководьям с зарослями макрофитов, в том числе ряски. Так, в хорошо освещенном мелководном и заросшем пруду поселения В358 индекс доминирования для *Hydrochara caraboides* достигает максимальных величин ($D=61,8\%$).

Значения индекса Шеннона свидетельствуют об относительно высокой выравненности сообществ водных жесткокрылых по численности (в пределах $H_N=1,84-2,58$, $H_{\max}=4,00-5,29$, $H_{\min}=0,44-1,71$). Показатели индекса по биомассе оказались значительно ниже, но варьируют в сходных пределах ($H_B=1,05-2,27$), что, вероятно, связано с одновременным присутствием в пробах жесткокрылых разных размерных классов. Индекс эквитабельности оказался менее чувствительным (табл. 3).

Таблица 3.

Средние значения основных показателей и индексов сообществ водных жесткокрылых изученных бобровых прудов

Поселение	H_N	H_{\min}	H_{\max}	H_B	e	d	α
В118	2,58±0,15	0,88	4,32	1,26±0,12	1,24	1,80	3,95
В120	2,19±0,17	0,51	4,09	1,12±0,17	0,95	1,21	3,03
В354	2,56±0,11	0,44	5,29	1,81±0,11	0,91	1,54	5,88
В38	2,51±0,15	1,08	4,59	2,27±0,15	1,21	2,18	4,79
В413	2,58±0,18	1,71	4,00	1,61±0,21	1,63	2,56	4,09
В416	2,46±0,17	1,04	4,00	1,25±0,18	1,31	1,85	3,47
В48	2,53±0,19	1,27	4,25	1,95±0,16	1,36	2,22	4,19
В139	2,55±0,15	0,81	4,39	1,20±0,15	1,18	1,74	4,01
В358	1,84±0,15	0,63	4,46	1,05±0,15	0,79	1,51	3,92

Обозначения: H_N – индекс Шеннона по численности (экз./бит), H_B – индекс Шеннона по биомассе (мг./бит) с учетом стандартной ошибки индекса Шеннона; e – индекс выравненности или эквитабельности; d – индекс видового богатства сообщества; α – показатель видового разнообразия Маргалефа.

Ниже представлены краткие характеристики населения водных жесткокрылых исследованных поселений бобра.

Поселение В118. Сообщество с довольно низким видовым богатством. Здесь отмечено 20 видов водных жесткокрылых. По численности доминируют *Noterus crassicornis* – 15,45% и *Hygrotus decoratus* – 14,63%. По индексу доминирования (D), учитывающему биомассу организмов, преобладают крупные (3 размерный класс) виды рода *Dytiscus*.

Поселение В120. В бобровом пруду обнаружено 17 видов водных жесткокрылых. Наибольший вклад в население вносят 2 вида рода *Dytiscus* ($D=32,40$; 10,20%) – крупные хищники (3 размерный класс), обитатели стоячих и медленно текущих водных объектов. За счет этих видов в интегральных пробах средняя биомасса водных жесткокрылых в данном бобровом пруду самая высокая – 103,04 г. Однако по численности доминируют мелкие виды (1 размерный класс) *Noterus crassicornis* – 26,77% и *Hygrotus decoratus* – 21,21%. Пока-

затели видового разнообразия для данного сообщества относительно других наименьшие ($d=1,21$, $\alpha =3,03$).

Поселение В354. Самое богатое по числу видов ($S=39$) и по показателям видового разнообразия ($\alpha =5,88$) сообщество. По степени доминирования выделяются *Hydrochara caraboides* (Linnaeus, 1758) и виды рода *Acilius* (виды 2 размерного класса), они же совместно с *Noterus crassicornis* и видами рода *Hygrotus* преобладают по численности. Здесь же на заросших мелководьях отмечено достаточно много видов 1 размерного класса из родов *Haliplus*, *Noterus*, *Hygrotus*, *Hydroporus*. Средняя биомасса водных жесткокрылых составляет 60,82 г.

Поселение В38. Для бобрового пруда отмечено 24 вида водных жесткокрылых. По степени доминирования виды в этом сообществе распределились следующим образом: *Hydaticus seminiger*, *H. transversalis*, *Copelatus haemorrhoidalis*, *Acilius canaliculatus*, *Agabus unguicularis*, *A. sturmi*, *Noterus crassicornis*. По численности преобладает *Noterus crassicornis* – 27,27%. Здесь обитают лимнофильные и эвритопные виды 1 и 2 размерного класса, отсюда и наименьшие показатели средней биомассы – 3,46 г. Наряду с этим показатели видового разнообразия довольно высокие ($d=2,18$, $\alpha =4,79$).

Поселение В413. В сообществе водных жесткокрылых этого бобрового пруда отмечено 16 видов (минимальный показатель S), доминируют крупные виды 3 размерного класса из рода *Dytiscus* и *Cybister laterimarginalis*, что дает существенный вклад в общую биомассу интегральной пробы ($B_{cp} =57,38$ г). По численности преобладает – *Noterus crassicornis*.

Поселение В416. Показатели поселения схожи с предыдущим. Здесь также отмечено 16 видов водных жесткокрылых. Доминируют крупные виды 3 размерного класса из рода *Dytiscus*, но по численности преобладает вид 1 размерного класса – *Noterus crassicornis*. Средняя биомасса интегральной пробы – 51,24 г.

Поселение В48. Отмечено 19 видов водных жесткокрылых, из которых доминируют лимнофильные: *Hydrochara caraboides*, *Dytiscus marginalis*, *Hydaticus transversalis*, *Ilybius ater*. За счет преобладания в пробах жесткокрылых 1 и 2 размерного класса средняя биомасса незначительна и составляет 27,76 г.

Поселение В139. Отмечен 21 вид. По степени доминирования (D) значимыми видами в сообществе являются *Graphoderus cinereus*, виды рода *Dytiscus* и *Hydaticus transversalis* – 2 и 3 размерные классы. По численности преобладают мелкоразмерные (1 класс) виды *Hygrotus inaequalis* – 15,75 и *H. decoratus* (Gyllenhal, 1810) – 15,07%. Средняя биомасса – 32,71 г.

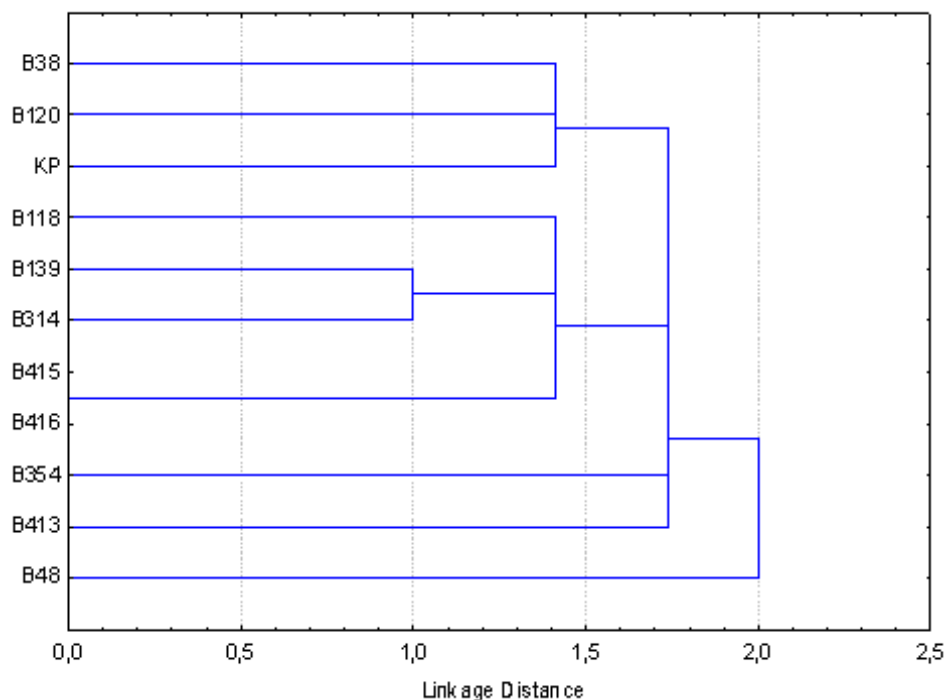


Рис. 4. Кладограмма сходства видового состава жесткокрылых в исследованных бобровых прудах. Евклидово расстояние. По оси ординат – №№ поселений, КР – поселение В358

Поселение В358 (КР). В составе таксоценоза доминируют крупные (2 класс) лимнофильные виды *Hydrochara caraboides* ($D=61,8\%$ – максимальное значение), *Acilius canaliculatus*, *Hydaticus seminiger*. Однако если рассматривать относительную численность вне индекса Бродской – Зенкевича, то значительную долю (7,58%) в населении водного объекта поселения занимает болотный *Hygrotus decoratus*.

При сравнении списков видов жесткокрылых, заселяющих исследованные бобровые пруды, путем кластеризации (рис. 4) четких границ между ними не обнаружено. Можно предположить, что в этом особую роль играет относительное постоянство уровня воды, поддерживаемое бобрами в прудах в пределах поселения, а также высокий уровень воды в период исследований. Таким образом, происходит выравнивание параметров среды в биотопах, в чем-то аналогичное весенним и летним паводкам, когда границы между микростациями размываются.

Различия между весенними и летними сообществами водных жесткокрылых по значимым таксонам также незначительны, с преобладанием в весеннем аспекте мелких видов рода *Hydroporus*, а летом – средних и крупных *Dytiscidae*. В более глубоководных прудах доминируют виды рода *Dytiscus* и близкий к ним по экологии и биологии *Cybister laterimarginalis*, причем по степени доминирования в сообществе эти виды сопоставимы ($D=9,1–25,7\%$). Видовая представленность водных жесткокрылых в таких прудах незначительна, но ниже (S от 16 до 19).

В большинстве (6, $n=9$) бобровых прудов в населении жесткокрылых преобладает группа хищников широкого спектра с присутствием миксофитофагов, а также отмечается полидоминантность сообществ (до 7 содоминантов). Наиболее богаты в видовом отношении ($S=22-39$) мелководные участки прудов с зарослями макрофитов.

Таблица 4.

Размерные классы имаго водных жесткокрылых*

Таксон (семейство, подсемейство, рода)	Размерный класс	Количество видов в пробах
Haliplidae	1	4
Noteridae	1	2
Gyrinidae	1	1
Dytiscidae: Hydroporinae	1	19
Dytiscidae: Copelatinae, Agabinae, Colymbetinae, <i>Acilius</i> , <i>Graphodeus</i> , <i>Hydaticus</i>	2	21
Dytiscidae: <i>Dytiscus</i> , <i>Cybister</i>	3	4
Hydrochidae	1	3
Hydrophilidae: <i>Anacaena</i> , <i>Berosus</i> , <i>Enochrus</i> , <i>Helochares</i> , <i>Hydrobius</i>	1	7
Hydrophilidae: <i>Hydrochara</i>	2	1
Hydrophilidae: <i>Hydrophilus</i>	3	1

*Примечание: размерные классы для водных Aderphaga приняты согласно системе П.Н. Петрова (2004), с учетом спектра питания видов, для миксофитофагов и детритофагов из семейств Hydrochidae и Hydrophilidae классы выделены по средним размерам тела.

Разработанная П.Н. Петровым (2004) система размерных классов для водных Aderphaga основана на том, что их размеры не перекрываются, а виды, принадлежащие к одному из классов, отличаются спектром питания. В рационе видов из первого размерного класса преобладают представители зоопланктона и мелкие личинки двукрылых. Виды из второго размерного класса питаются личинками насекомых и другими беспозвоночными, доля зоопланктона в их питании значительно ниже. Представители третьего класса могут нападать на позвоночных (мальков рыб и амфибий). Принадлежность вида к тому или иному размерному классу определяет также его биотопическую приуроченность, в частности, глубину обитания. Поэтому виды, принадлежащие к 2 и в особенности 3 размерному классу, предпочитают более крупные и глубокие водные объекты, что прослеживается и на обследованных бобровых прудах.

Для бобровых прудов района исследования отмечены представители всех трех размерных классов водных жесткокрылых. По числу видов в сборах преобладают жесткокрылые 1 и 2 размерного класса – 38 и 21, соответственно. Виды 3 размерного класса отмечены для поселений В38, В48, В120, В413, В416, В354. Для поселения В413 характерно наличие 3 видов рода *Dytiscus* и близкого к ним по экологии и биологии *Cybister*, причем по степени доминирования в сообществе эти виды сопоставимы. Можно предположить, что в данном бобровом пруду (как и в сходных с ним поселениях В118, В120, В416) происходит нерест земноводных или некоторых видов рыб, которые и составляют

кормовую базу для таких крупных хищников, как представители родов *Dytiscus* и *Cybister*, при этом сами жуки занимают позиции высших консументов.

С биотопической приуроченностью тесно связаны и типы жизненных циклов водных жесткокрылых, для реализации которых требуются определенные условия среды. В обследованных бобровых прудах встречены виды с 1 (*Gyrinidae*, *Noteridae*, *Haliplidae*, большинство *Dytiscidae*) и 4 типом (виды рода *Ilybius*) жизненного цикла. Так, для видов с 4 типом жизненного цикла зимующих в воде на стадии личинки необходимо, чтобы водный объект был постоянным и не пересыхал, а зимой не промерзал до дна, чему вполне соответствуют бобровые пруды. *Ilybius* отмечены для большинства поселений В38, В48, В120, В413, В 416, В354 и В358, среди которых встречаются наиболее полноводные и глубоководные пруды. Для некоторых видов с первым типом (*Dytiscus*, *Cybister*), развития которых растянуто, также требуются постоянные или поздно пересыхающие водные объекты. Представители этой группы встречены в тех же прудах, что и виды с 4 типом жизненного цикла.

Заключение

По видовому составу, а также по встречаемости и биомассе среди водных жесткокрылых в бобровых прудах на малых водотоках Рдейского заповедника доминируют обычные для европейской части России лентические виды с широкими ареалами. Наряду с этим происходит элиминация реофильных форм. Лимнофильный состав сообществ формируется и за счёт того, что в районе исследования нет ненарушенных деятельностью человека и текущих в минеральных берегах малых водотоков (Завьялов, 2015), а также из-за довольно высокой плотности бобровых поселений.

В целом, для бобровых прудов характерна полидоминантность сообществ водных жесткокрылых с преобладанием хищников широкого спектра питания. В районе исследования прослеживаются некоторые различия сообществ водных жесткокрылых в прудах разных стадий развития, когда на заключительных этапах бобрового цикла в населении увеличивается доля миксофитофагов и детритоядных форм. В период, когда пруды наполнены, таких различий практически не наблюдается. Различия между весенними и летними сообществами водных жесткокрылых по значимым таксонам также незначительны. Наиболее богаты в видовом отношении мелководные участки прудов с зарослями макрофитов, что объясняется краевым эффектом этих биотопов — здесь преобладают мелкие виды рода *Hydroporus*. В более глубоководных прудах доминируют виды 3 размерного класса (*Dytiscus* и *Cybister*). Бобровые пруды удовлетворяют требованиям фенологии видов водных жесткокрылых с 4 типом развития, для которых необходимы постоянство водного объекта и глубина, достаточная, чтобы не промерзнуть в зимние холода.

Литература

- Баканов А.И. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах. Рук. деп. в ВИНТИ 08.12., 1987. № 8593—В87, 63 с.
- Гиляров А.М. Индекс разнообразия и экологическая сукцессия // Журн. общей биологии. 1969. Т. 30, № 6. С. 652—656.

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

Дгебуадзе Ю.Ю., Завьялов Н.А., Крылов А.В., Иванов В.К. Сезонное распределение рыб в «бобровых реках» Дарвинского государственного заповедника // Тр. I Евро-американского конгресса по бобру. Казань: Матбугат йорты, 2001. Вып. 4. С. 140–151.

Дядичко В.Г. Водные плотоядные жуки (Coleoptera, Hydradephaga) Северо-Западного Причерноморья. Одесса, 2009. 204 с.

Дядичко В.Г. Предварительные итоги изучения видового состава водных плотоядных жуков (Coleoptera, Hydradephaga) ГПЗ «Рдейский» и смежных территорий Новгородской области (Россия) // Первые Международные Беккеровские чтения: Сб. науч. тр. по материалам конф.: В 2 ч. Ч. 1. Волгоград, 2010. С. 370–372.

Дядичко В.Г. Водные жуки подотряда Adepnaga (Coleoptera) Полистово-Ловатской болотной системы: видовой состав, биотопическое распределение, особенности биологии // Труды Государственного природного заповедника «Рдейский». Вып. 2. Великий Новгород, 2013. С. 69–84.

Иванов В.К. Видовой состав, трофическая структура и пищевые сети сообществ макробеспозвоночных в водотоках, измененных бобром // Влияние речного бобра на экосистемы малых рек. М.: Наука, 2005. С. 151–157.

Завьялов Н.А. Особенности экологии и трудности изучения бобров на болотах // Труды ИБВВ РАН. 2017. Вып. 79(82). Гидробиологические исследования болот. С. 63–75.

Завьялов Н.А. Средообразующая деятельность бобра (*Castor fiber* L.) в европейской части России // Труды Государственного природного заповедника «Рдейский». Вып. 3. Великий Новгород, 2015. 320 с.

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.

Крылов А.В. Влияние деятельности бобров как экологического фактора на зоопланктон малых рек // Экология. 2002. № 5. С. 350–357.

Литовкин С.В., Сажнев А.С. Новые данные по распространению и биологии водных жуков (Coleoptera: Haliplidae, Dytiscidae, Helophoridae, Georissidae, Hydrophilidae, Limnichidae, Curculionidae) в России // Евразийский энтомолог. журн. 2016. Т. 15, № 1. С. 17–24.

Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 288 с.

Петров П.Н. Водные жесткокрылые подотряда Adepnaga (Coleoptera) Урала и Западной Сибири: автореферат дис. ... кандидата биологических наук: 03.00.09. М., 2004. 21 с.

Прокин А.А. Зообентос // Речной бобр (*Castor fiber* L.) как ключевой вид экосистемы малой реки (на примере Приокско-Террасного государственного биосферного природного заповедника). М.: Тов-во науч. изд. КМК. 2012. С. 77–100.

Рындевич С.К. Фауна и экология водных жесткокрылых Беларуси (Haliplidae, Noteridae, Dytiscidae, Gyrinidae, Helophoridae, Georissidae Hydrochidae, Spercheidae, Hydrophilidae, Hydraenidae, Limnichidae, Dryopidae, Elmidae). Монография в 2-х частях. Ч. 1. Минск: УП «Технопринт», 2004. 272 с.

Сажнев А.С. К фауне жесткокрылых (Insecta: Coleoptera) ГПЗ «Рдейский» (Новгородская область). Сообщение 1 // Труды Казанского отделения Русского энтомоло-

гического общества. Казань, 2016. Вып. 4. С. 54–56.

Сажнев А.С. Материалы к фауне и экологии водных жесткокрылых (Insecta: Coleoptera) бобровых прудов малых водотоков Рдейского заповедника в пределах Полистово-Ловатской болотной системы (Новгородская область) // Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. 2017. Вып. 79(82). Гидробиологические исследования болот. С. 189–193.

Сажнев А.С., Завьялов Н.А. Материалы к фауне и экологии водных жесткокрылых бобровых прудов заповедника «Рдейский» (Новгородская область) // Эволюционные и экологические аспекты изучения живой материи. Череповец, 2017. С. 113–120.

Туманов О.Н., Галанцева Л.Ф. Сравнительный анализ влияния антропогенного и зоогенного факторов на зообентос малых рек республики Татарстан // Ученые записки Казанского государственного университета. Естественные науки. 2009. Т. 151. Кн. 2. С. 122–131.

Филиппов Д.А., Прокин А.А., Пржиборо А.А. Методы и методики гидробиологического исследования болот: учебное пособие. Тюмень: Изд-во Тюменского государственного университета, 2017. 207 с.

Anderson C.B., Rosemond A.D. Ecosystem engineering by invasive exotic beavers reduces in-stream diversity and enhances ecosystem function in Cape Horn, Chile // *Oecologia*. 2007. № 154. P. 141–153. DOI: 10.1007/s00442-007-0757-4

Collen P., Gibson R.J. The general ecology of beavers (*Castor* spp.), as related to their influence on stream ecosystems and riparian habitats, and subsequent effects on fish – a review // *Reviews in Fish Biology and Fishery*. 2001. Vol. 10. P. 439–461. DOI: 10.1023/A:1012262217012

Margalef R. *Perspectives in ecological theory*. Univ. Chicago. Press, 1968. 111 p.

Nilsson A.N. Life cycles and habitats of the northern European Agabini (Coleoptera: Dytiscidae) // *Entomologica basilarum*. 1986. Vol. 11. P. 391–417.

Odum E.P. The strategy of ecosystem development // *Science*. 1967. Vol. 164. P. 262–270.

Townsend C.R. The patch dynamics concept of stream community ecology // *Journal of the North American Benthological Society*. 1989. Vol. 8, № 1. P. 36–50. DOI: 10.2307/1467400

FAUNA AND ECOLOGY OF WATER BEETLES (INSECTA: COLEOPTERA) OF THE BEAVER PONDS OF RDEYSKY RESERVE

A.S. Sazhnev¹, N.A. Zavyalov²

¹ *Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS,*
sazh@list.ru

² *State Nature Reserve "Rdeysky",*
zavyalov_n@mail.ru

Beavers (*Castor fiber* Linnaeus, 1758) inhabit the widest range of natural and artificial water bodies – from mountain rivers and streams to ponds, banks of reservoirs and marshes. As a key species, the beaver not only modifies the environment by dynamically converting the watercourses, but also maintains it in the new state for a long time, increasing the number of habitats suitable for water coleopterans, which fits into the concept of “patch dynamics”.

As a result of the environment-forming activity of the beaver, new landscape units – beaver ponds and meadows – are formed. For the majority of beaver settlements, the alternation of periods of habitation and abandonment are characteristic. Beaver ponds can be divided into new and abandoned, often drained, and also re-populated. Each of them has unique hydrological and hydrochemical conditions. Water-beetles, being hydrobionts, should be among the first who perceive the results of the beaver’s impact. However, research in this field remains fragmentary, and specialized studies of the fauna and ecology of water-beetles in beaver ponds have not been carried out.

The qualitative and quantitative collections of water beetles in Rdeysky Reserve (Novgorod Region) and its buffer zone on the territory of the extensive Polistovo-Lovatsky mire system for the spring-summer period of 2016 served as material for the present study. Sixteen beaver settlements on brooks, melioration channels and melioration small rivers were surveyed. The beaver ponds studied by us were mainly represented by new and secondarily populated stages, and abandoned ponds were studied qualitatively during the spring stage of research during the flood period when they were not drained. Entomological material was collected in the coastal zone of beaver ponds in the basins of the rivers Redya, Porusya, on small rivers and streams of the Kholm hollow. During the study 45 quality samples were taken, 235 trap-days were worked out. The total number of Coleoptera in the samples was 1757 specimens. Various biological indices (Brodsky-Zenkevich, Shannon, etc.) were used to assess the state of the communities of water coleopterans.

For the studied beaver ponds 63 species of water coleopterans from 6 families were registered. The average number of species (S_{med}) for each settlement was 21 ± 3 species, and the average number of specimens (N_{med}) per sample was 181 ± 5 . The family of Dytiscidae was the most represented in the collections – 44 species, the second place was occupied by the family of Hydrophilidae – 9 species, Haliplidae, Hydrochidae, Noteridae and Gyrididae constituted 4, 3, 2 and 1 species, respectively. The dominant complex consisted of 16 species of Coleoptera. The fauna of the studied beaver ponds is dominated by limnophilous species (59.7%), inhabitants of stagnant

and slowly flowing ponds. A quarter of the fauna (25.4%) of the water coleopterans of the studied beaver ponds are represented by inhabitants of grassy, afforested and sphagnum peat bogs, which can be explained by the proximity and influence of the Polistovo-Lovatsky mire system. The rest species are attributed to eurytopic elements of fauna with a high degree of environmental plasticity, some of them can be regarded as indicators of zoogenic eutrophication and organic pollution.

The values of the Shannon index indicate a relatively high leveling of communities of water Coleoptera in number. The biomass indices were significantly lower, but varied within the similar limits. When comparing the faunas of the studied beaver ponds by clustering, the clear boundaries between them were not found. Differences between spring and summer communities of water coleopterans within significant taxa are also insignificant, with the predominance in the spring fauna of communities of small species of the genus *Hydroporus*, and in summer – among medium and large *Dytiscidae*.

In the majority of beaver ponds in the fauna of Coleoptera, a group of predators of a wide spectrum predominate in nutrition with the presence of myxophytophagous, and the poly-dominance of the communities is also noted. For the beaver ponds of the study area representatives of water Coleoptera of three size classes were identified according to the P.N. Petrov classification. The coleopterans of the 1-st and 2-nd size classes dominate in the collections by the number of species. With biotopic confinement, the types of life cycles of water Coleoptera, identified by A. Nilsson, are closely related, for the realization of which certain environmental conditions are required. In the surveyed beaver ponds, species with the 1-st (*Gyrinidae*, *Noteridae*, *Haliplidae*, most *Dytiscidae*) and the 4-th type (species of the genus *Ilybius*) of life cycle were encountered, with the predominance of the first type.

It can be concluded that not only in the species composition, but also in the occurrence and biomass the usual for the European part of Russia lentic species with wide ranges are predominated among the water coleopterans in the beaver ponds of Rdeysky Reserve. Along with this, there is an elimination of rheophilic forms. Limnophilic composition of fauna is formed due to the fact that there are no undisturbed by human activities and flowing in the mineral bank small watercourses in the area under study, and also due to the rather high density of beaver settlements.

In general, for the beaver ponds, the poly-dominance of aquatic coleopteran communities is noted with a predominance of predators of a wide range of food. In the study area, there are some differences in the communities of water coleopterans in the ponds on different stages of development, when the share of myxophytophages and detritus forms increases in the final stages of the beaver cycle. In the period when the ponds are filled, there is practically no difference in the fauna. Differences between spring and summer communities of water coleopterans are also insignificant. The shallowest parts of ponds with macrophyte thickets are the richest in species ratio, which is explained by the marginal effects of these biotopes – small species of the genus *Hydroporus* predominate here. In the more deep-water ponds, the 3-d class types dominate (*Dytiscus* and *Cybister*). Beaver ponds satisfy the requirements of the phenology of species of water coleopterans with the 4-th type of development, for which the constancy of the water body and sufficient depth are necessary, and that it does not freeze during the winter period.

**ВОЗДЕЙСТВИЕ СРЕДОПРЕОБРАЗУЮЩЕЙ
ДЕЯТЕЛЬНОСТИ РЕЧНОГО БОБРА *CASTOR FIBER*
НА СТРУКТУРУ РЫБНОГО НАСЕЛЕНИЯ МАЛОЙ РЕКИ
МЕЩЕРСКОЙ НИЗМЕННОСТИ, ОКСКИЙ БАССЕЙН**

В.П. Иванчев, Е.Ю. Иванчева

*Окский государственный природный биосферный заповедник,
ivanchev.obz@mail.ru*

В последние два десятилетия воздействие средообразующей деятельности речного бобра *Castor fiber* на рыбное население малых рек стало повсеместно заметным и имеется ряд исследований, посвященных этой проблеме (Дгебуадзе и др., 2001, 2007, 2009; Завьялов и др., 2005; Dgebuadze, Zavyalov, 2011 и др.). Было установлено, что при строительстве бобрами на реках плотин происходит существенное изменение режима водотоков: снижается скорость течения, образуются малопроточные «бобровые пруды», заболачиваются прибрежья, в воде снижается уровень растворённого кислорода, повышается кислотность воды (Завьялов и др., 2005; Дгебуадзе и др., 2007; Завьялов, 2008, 2015). Условия обитания для рыб и других гидробионтов изменяются очень значительно. При этом исследователи отмечали, что в молодых, только что созданных прудах видовое обилие рыб было очень низким, а в старых, давно функционирующих прудах, обилие рыб существенно возрастало.

Вместе с тем некоторые исследователи (Bashinskiy, Osipov, 2016) установили, что в процессе продолжительного существования прудов численность рыб уменьшается, а в качестве основного воздействующего фактора они считают снижение уровня растворённого в воде кислорода. Также считается, что бобровые плотины приводят к физической изоляции рыб на разных участках рек (Дгебуадзе и др., 2001, 2009; Осипов, 2008 и др.).

Настоящее исследование было предпринято с целью установления реакции рыб на попеременное использование бобрами одного и того же участка реки: строительство плотин и обитание в образовавшихся прудах, дальнейшее покидание этих участков и повторное их заселение. В настоящей работе рассмотрены результаты наблюдений на одних и тех же участках реки. Материалы, охватывающие большее число биотопов, опубликованы нами ранее (Иванчев, Иванчева, 2016а).

Материал и методика

Исследование проводили на р. Ламша (Касимовский р-н Рязанской обл.) в 2009, 2014 и 2016 гг. Общая протяжённость реки составляет 25 км, ширина на большей части 6–12 м, глубина 0,5–1,4 м, течение слабо выражено. Река Ламша берёт начало из болот, в верхнем течении на отдельных участках она спрямлена мелиорированием, а в нижнем течении протекает по болотному массиву среди ольшаника. Здесь она во многих местах пересекает Казённую канаву и обильно заселена бобрами.

В 2009 г. были обловлены два участка в нижнем течении: в обитаемом бобровом пруду (станция № 1, 19/VII и 22/IX) и ниже бобрового пруда (станция № 2, 19/VII и 22/IX).

В 2014 г. бобры построили новую плотину ниже предыдущей на 150 м. Она полностью перегородила реку, образовался пруд (станция № 3). Старая бобровая плотина, формировавшая пруд в 2009 г., в 2014 г. была заброшена и промыта. Наши исследования проведены 18-19/VIII 2014 г. в бывшем бобровом пруду (станция № 1), в новом бобровом пруду (станция № 3) и на участке реки ниже по течению, сразу за бобровой плотиной (станция № 4).

В 2016 г. бобры восстановили плотину на станции № 1, при этом продолжала функционировать и плотина, построенная в 2014 г. Т.е. на исследуемом участке был каскад из двух прудов. Отловы рыб были проведены 13/IX 2016 г. на станциях № 1, 2, 3 и 4.

Описание станций.

Станция № 1 находилась в бобровом пруду в нижнем течении реки. В этом месте в 2007 г. бобры перегородили реку плотиной длиной 4,5 м, высотой 0,7 м. Ниже плотины русло реки было прямым, ширина 5 м, глубина до 1,4 м, в основном 1,2–1,3 м. Выше по течению образовались разливы по обе стороны русла по 50–100 м шириной и сплошь заросшие ряской, а по окраине – сабельником. В русле также были сильно развиты заросли роголистника, ряски, сабельника, стрелолиста, водокраса и кубышки с проективным покрытием до 100%. Дно плотное, глинистое с илом. К сентябрю 2009 г. бобры ещё надстроили плотину, и уровень воды в пруду повысился как минимум на 20 см (фото 71).

В 2014 г. после того, как бобры перестали жить в этом пруду, уровень воды в нем понизился незначительно – не более чем на 10 см. Плотина была разрушена полностью и от нее ничего не осталось (фото 75). После постройки новой плотины в 2016 г. на том же месте пруд, по визуальной оценке, ничем не отличался от состояния 2009 года.

Станция № 2 – участок реки ниже бобровой плотины – это прямое русло шириной 4–5 м, глубиной 0,5–1,3 м, в основном 0,5–0,8 м и протяжённостью около 150 м. В воде вдоль берега распространены заросли стрелолиста, кубышки жёлтой, ряски. Дно плотное, глинистое. Скорость течения воды – 0,03 м/с. К сентябрю 2009 г. на этом участке уровень воды повысился на 30 см, так как на станции №3 бобры построили ещё одну плотину. Течение на этом участке замедлилось, практически до полной остановки (фото 74).

Станция № 3 – новый бобровый пруд шириной около 40 м и длиной около 100 м. Глубина 1,5–2,5 м, дно заиленное. Бобры перекрыли реку в начале сужения её русла плотиной длиной 6 м и высотой 0,9 м. Перепад уровня воды в бобровом пруду и на нижнем участке реки составил около 70 см. В пруду сильно развита водная растительность – сабельник, ряска, водокрас лягушачий. Размеры пруда и состояние водной растительности в нем в 2014 и 2016 гг. не различались (фото 72, 73).

Станция № 4 – участок реки у новой бобровой плотины ниже по течению (фото 72). Раньше река была спрямлена мелиорированием и в настоящее время имеет вид канавы шириной 6–8 м, глубиной 0,6–0,8 м. По стрежню реки дно плотное, глинистое, по краям – сильно заиленное.

Отлов рыб на станциях №2 и 4 проводили с помощью мальковой волокуши длиной 15 м с ячейей 6,5 мм, а на станциях №1 и 3 – с помощью лесочных жаберных сетей длиной 30 м и ячейей 11, 12, 22, 25, 30 и 40 мм.

13/IX 2016 г. отобраны пробы воды в заселенном бобровом пруду (станция №1) и на контрольном участке, представляющим собой один из отрогов «бобрового разлива» и удаленного от бобрового пруда в сторону на 250 м (табл. 1).

Таблица 1.

Химическая характеристика воды на различных станциях

Определяемое вещество	Единица измерения	Концентрация	
		Бобровый пруд	Контроль
Прозрачность	см	14	15
Цветность	град.	329	204
Взвешенные вещества	мг/дм ³	56,2	40,4
рН	един. рН	7,24	6,64
Растворенный кислород	мг/дм ³	2,48	2,88
ХПК	мг/дм ³	115,2	28,8
БПК 5	мг/дм ³	6,05	3,89
Азот аммонийный	мг/дм ³	1,03	0,59
Азот нитритный	мг/дм ³	<0,010	<0,010
Азот нитратный	мг/дм ³	0,150	0,150
Фосфаты (по фосфору)	мг/дм ³	0,044	0,274
Фенол	мг/дм ³	0,0028	0,0008

Описание видовой структуры рыбного населения основано на анализе интегральных характеристик – видового богатства (числа видов) и индексов биологического разнообразия и выравненности. В работе также оперировали понятиями доля видов лимнофилов и реофилов. Последние показатели устанавливали в соответствии с экологической классификацией по образу жизни (Крыжановский, 1949; Фёдоров, 1971; Иванчев, Иванчева, 2010). Названия рыб приводятся по «Атласу пресноводных рыб России» (2002) с учётом последних изменений (Рыбы в заповедниках России, 2010).

Химический анализ воды проведен в Рязанском центре по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды и был оформлен в виде Протокола КХА №126-2016.

Результаты и обсуждение

В Окском заповеднике с 1937 г. по настоящее время речным бобром освоены все подходящие местообитания (Бородина, 1960; Кудряшов, 1975; Панков, Панкова, 2015). Бобровое поселение в нижнем течении р. Ламша существует с 1945 г. (Фонды Окского заповедника).

Результаты отловов рыб в 2009, 2014 и 2016 гг. на различных станциях р. Ламша представлены в табл. 2–4.

Таблица 2.

Видовая структура рыбного населения различных участков р. Ламша в 2009 г., %.

Виды рыб	№ 1		№ 2	
	19/VII	22/IX	19/VII	22/IX
<i>Abramis brama</i> (Linnaeus, 1758) – лещ	-	-	1,00	-
<i>Leucaspis delineatus</i> (Heckel, 1843) – обыкновенная верховка	3,03	-	13,00	12,70
<i>Leuciscus idus</i> (Linnaeus, 1758) – язь	-	-	13,00	-
<i>Scardinius erythrophthalmus</i> (Linnaeus, 1758) – красноперка	-	2,63	1,00	-
<i>Barbatula barbatula</i> (Linnaeus, 1758) – усатый голец	-	-	-	1,59
<i>Misgurnus fossilis</i> (Linnaeus, 1758) – обыкновенный вьюн	-	-	1,00	-
<i>Esox lucius</i> (Linnaeus, 1758) – обыкновенная щука	27,27	-	8,00	11,11
<i>Perca fluviatilis</i> Linnaeus, 1758 – речной окунь	-	-	62,00	53,97
<i>Perccottus glenii</i> Dybowski, 1877 – головешка-ротан	69,7	97,37	1,00	20,63
Всего, экз.	33	38	100	63

Таблица 3.

Видовая структура рыбного населения различных участков р. Ламша в 2014 г., %.

Виды рыб	№ 1	№ 3	№ 4
<i>Carassius carassius</i> (Linnaeus, 1758) – золотой карась	5,56	-	-
<i>Carassius auratus</i> (Linnaeus, 1758) – серебряный карась	11,11	-	-
<i>Leuciscus idus</i> (Linnaeus, 1758) – язь	27,77	84,62	21,05
<i>Rutilus rutilus</i> (Linnaeus, 1758) – плотва	5,56	-	-
<i>Scardinius erythrophthalmus</i> (Linnaeus, 1758) – красноперка	11,11	-	-
<i>Misgurnus fossilis</i> (Linnaeus, 1758) – обыкновенный вьюн	16,67	7,69	-
<i>Esox lucius</i> (Linnaeus, 1758) – обыкновенная щука	-	-	10,53
<i>Perca fluviatilis</i> Linnaeus, 1758 – речной окунь	22,22	-	57,89
<i>Perccottus glenii</i> Dybowski, 1877 – головешка-ротан	-	7,69	10,53
Всего экз.	18	13	19

Таблица 4.

Видовая структура рыбного населения различных участков р. Ламша в 2016 г., %.

Виды рыб	№ 1	№ 2	№ 3	№ 4
<i>Abramis brama</i> (Linnaeus, 1758) – лещ	-	-	-	14,82
<i>Carassius auratus</i> (Linnaeus, 1758) – серебряный карась	-	12,5	11,11	22,22
<i>Leuciscus idus</i> (Linnaeus, 1758) – язь	-	87,5	55,56	51,85
<i>Misgurnus fossilis</i> (Linnaeus, 1758) – обыкновенный вьюн	87,1	-	11,11	-
<i>Esox lucius</i> (Linnaeus, 1758) – обыкновенная щука	-	-	22,22	-
<i>Perccottus glenii</i> Dybowski, 1877 – головешка-ротан	12,9	-	-	11,11
Всего экз.	31	8	9	27

Всего в реке Ламше обнаружено 12 видов рыб: в 2009 и 2014 гг. – по 9 ви-

дов, а в 2016 г. — 6. В 2009 г. р. Ламша на 2 станциях была обследована дважды: в июле и сентябре. В бобровом пруду (станция №1) в июле было 3 вида рыб, в сентябре — 2. На участке реки, расположенном ниже бобровой плотины (станция №2), в июле было отмечено 8, а в сентябре 5 видов. Т.е. в бобровом пруду при обоих отловах отмечено меньшее число видов рыб, чем на участке, расположенном ниже его. При этом в обоих случаях в бобровых прудах отмечались виды рыб, устойчивые к недостатку кислорода, — щука, головешка-ротан, верховка и краснопёрка.

В 2014 г. в новом бобровом пруду (станция № 3) также было отмечено меньшее число видов рыб, по сравнению с другими участками реки. Примечательно, что на участке № 1, бывшем в 2009 г. «бобровым прудом» и на котором при отловах отмечалось 2–3 вида рыб (суммарно 4 вида), в 2014 г. после переселения бобров число видов рыб увеличилось до 7. Вновь были отмечены золотой и серебряный караси, язь, плотва, вьюн и речной окунь. На этом участке также отмечены максимальные значения индекса видового разнообразия Шеннона (2,59) и выравненности населения (0,92) (табл. 5, 6).

Таблица 5.

Характеристика интегральных показателей населения рыб различных участков р. Ламша в 2009 г.

Параметры	№ 1		№ 2	
	19/VII	22/IX	19/VII	22/IX
Индекс видового разнообразия Шеннона	1,03	0,18	1,75	1,78
Выравненность	0,65	0,18	0,58	0,77
Количество видов	3	2	8	5
Относительная доля видов-доминантов	97,0	97,4	88,0	98,4

Таблица 6.

Характеристика интегральных показателей населения рыб различных участков р. Ламша в 2014 г.

Параметры	№ 1	№ 3	№ 4
Индекс видового разнообразия Шеннона	2,59	0,77	1,61
Выравненность	0,92	0,49	0,81
Количество видов	7	3	4
Относительная доля видов-доминантов	88,9	84,6	100,0

Таблица 7.

Характеристика интегральных показателей населения рыб различных участков р. Ламша в 2016 г.

Параметры	№ 1	№ 2	№ 3	№ 4
Индекс видового разнообразия Шеннона	0,17	0,54	1,66	1,73
Выравненность	0,17	0,54	0,83	0,87
Количество видов	2	2	4	4
Относительная доля видов-доминантов	100,0	100,0	100,0	100,0

В молодых бобровых прудах и в 2009, и в 2014 гг. отмечены минимальные

значения индексов видового разнообразия. В 2016 г. в молодом бобровом пруду и в нижележащем участке реки (станции № 1 и 2; табл. 7) как индекс видового разнообразия, так и выравненность оказались значительно меньше, чем в старом пруду и на смежном с ним участке реки (станции № 3 и 4; табл. 7).

При многолетнем обитании бобров на одном и том же участке реки – в данном случае в низовьях р. Ламша (Окского бассейна) – различные её части испытывают периодическое воздействие от жизнедеятельности бобров. При этом одни и те же участки, запруженные бобровыми плотинами, могут характеризоваться как уменьшением видового богатства рыб, так и его увеличением. Последнее отмечается в брошенных, старых бобровых прудах, в которых бобры или вообще отсутствуют, или появляются крайне редко. Такое же явление ранее наблюдали Ю.Ю. Дгебуадзе с соавторами (2001) на реке Лоша Рыбинского водохранилища, а мы на реке Паника Донского бассейна (Иванчев и др., 2013). В последнем случае при разрушении бобровой плотины на следующий год на месте бывшего бобрового пруда было отмечено увеличение видового обилия рыб. По данным Ю.Ю. Дгебуадзе и Н.А. Завьялова (Dgebuadze, Zavyalov, 2011; Завьялов, 2015), разнообразие, численность и биомасса рыб в бобровых прудах ниже, чем на неизменных бобрами участках. Высокие показатели разнообразия и биомассы рыб отмечены только в бобровых прудах, находящихся на поздней стадии сукцессии, когда бобры в них отсутствуют, а моча и кал в процессе деструкции разложились и части могли быть унесены течением реки.

По результатам выполненного в 2016 г. анализа воды из двух прудов, было отмечено существенное превышение аммонийного азота в молодом, заселенном бобрами пруду по сравнению с контролем. По данным О.Л. Цельмович (2008), на р. Латка, притоке Рыбинского водохранилища, в бобровом пруду также было отмечено увеличение содержания аммонийного азота. В этой работе автором было высказано предположение о его дополнительном поступлении из донных отложений

Повышение содержания в воде аммонийного азота обычно указывает на свежее загрязнение. Основными источниками поступления в водоёмы ионов аммония являются животноводческие фермы, хозяйственно-бытовые сточные воды, сточные воды предприятий пищевой и химической промышленности. Лимитирующий показатель вредности – токсикологический (Магомедова, Субботина, 2016).

Именно токсикологическим эффектом воздействия аммонийного азота на гидробионтов объясняется их пониженное содержание в молодых, заселенных бобрами, прудах. По данным Г.Х. Щербины и С.Н. Перовой (2007), в р. Латка в самом «молодом» бобровом пруду численность и биомасса макрозообентоса, по сравнению с предыдущим периодом, снижалась более чем на порядок. В старых прудах, покинутых бобрами, продукты их жизнедеятельности используются гидробионтами в качестве пищевого субстрата. По наблюдениям на р. Латка в пруду, не посещаемом бобрами изо дня в день, помимо максимальной биомассы зарегистрировано максимальное видовое богатство оксифильных моллюсков (Щербина, Перова, 2007).

По нашему мнению, источником поступления в водоём ионов аммония

являются продукты жизнедеятельности бобра — моча и кал. Накапливаясь в молодых бобровых прудах, они оказывают токсикологическое воздействие на все водные организмы, в том числе и рыб. При попеременном использовании различных участков реки бобрами численность и видовое обилие водных животных то уменьшается, то увеличивается. При этом возраст пруда не имеет какого-либо значения, а принципиально важно то, что живут в нем бобры или нет.

При переселении бобров концентрация аммонийного азота в пруду существенно уменьшается, он вовлекается в деструкционные процессы, происходит увеличение трофности водоема и, как следствие, — видового обилия и численности водных животных.

Из других показателей качества воды в различных пробах стоит отметить более высокие значения цветности, количества взвешенных веществ, ХПК и содержания фенола в бобровых прудах. Все эти параметры связаны с жизнедеятельностью бобров — выделением ими в пруды помета, содержащего измельченные и непереваренные кусочки древесины, а также накопление в прудах фрагментов стволов и ветвей. Наибольшее воздействие на биологические организмы оказывает фенол, концентрация которого в воде почти в три раза превышает предельно допустимую концентрацию (0,0028 мг/л) (Приказ Министерства сельского хозяйства Российской Федерации от 13 декабря 2016 года №552). Фенол так же, как и аммонийный азот, оказывает токсическое воздействие на живые организмы (поражаются слизистые оболочки пищеварительного тракта, верхних дыхательных путей, глаза). Однако в отличие от аммонийного азота концентрация фенола в воде увеличивается постепенно, так как обычно фенолы в естественных условиях образуются при биохимическом распаде и трансформации органических веществ, протекающих как в водной толще, так и в донных отложениях. Рыбы сравнительно устойчивы к присутствию в воде фенола и имеются сведения о их обитании при концентрации более 0,006 мг/л (Грищенко и др., 1999).

Следует остановиться еще на одном моменте — роли бобровых плотин в качестве физической преграды для рыб. Этот фактор воздействия имеет достаточно условное значение, так как, например, у рек Мещерской низменности во время половодья под водой оказывается значительная часть поймы, в том числе и бобровые плотины. Рыбы в это время имеют возможность свободного перемещения по всему пространству и занимают свойственные им биотопы (Иванчев, Иванчева, 2016а, 2016б). В реках Среднерусской возвышенности, например, Панике и Сухой Лубне, в весенний период происходит бурный подъем воды. Происходит разрушение отдельных бобровых плотин. Превышение уровня меженного периода длится в течение 7–10 дней. За это время также происходит распределение рыб по водотокам. В нижнем течении этих рек мы отмечали успешное продвижение вверх на нерестилища украинских миног (Иванчев и др., 2011, 2013; Иванчев, Иванчева, 2016в). Также имеются отдельные данные о преодолении рыбами бобровых плотин вниз по реке (устн. сообщ. В.В. Лавровского). Но в меженный период бобровые плотины сдерживают движение рыб (Дгебуадзе и др., 2001).

Заключение

Для малой реки Мещёрской низменности, находящейся под многолетним воздействием средообразующей деятельности речного бобра, отмечено уменьшение видового богатства рыб в прудах, где живут бобры. При покидании бобрами этих участков видовое обилие рыб в них возрастало, а при повторном поселении бобров – вновь уменьшалось.

Анализ химического состава воды из заселенных бобрами прудов показал, что в таких прудах наблюдается высокая концентрация аммонийного азота. Это подтверждают и литературные данные (Цельмович, 2008). В водоём ионы аммония попадают в результате выделения бобрами мочи и кала. Накапливаясь в молодых бобровых прудах, ионы аммония оказывают токсикологическое воздействие на все водные организмы. Это является основным лимитирующим фактором видового богатства и численности гидробионтов.

Продолжительность существования бобровых прудов на рыбное население какого-либо влияния не оказывает, так как первостепенное значение имеет заселенность его бобрами. Покинутые бобрами старые пруды имеют большее видовое богатство и показатели видового разнообразия рыбного населения.

Значение бобровых плотин в качестве физической преграды распространению рыб имеет ограниченное воздействие только в меженный период. В половодье рыбы могут расселяться по заселенным бобрами рекам и занимать свойственные им биотопы.

Благодарности

Авторы благодарят Н.В. Иванчева и госинспектора по охране территории заповедника А.П. Лыскова за помощь в сборе материала в полевых условиях, А.Б. и Н.Л. Панковых – за консультации по поселениям речного бобра в исследованном районе, а О.В. Гробову и Е.И. Федотову – за проведение химического анализа проб воды.

Литература

Атлас пресноводных рыб России / Под ред. Ю.С. Решетникова. М., 2002. Т. 1. 379 с.; Т. 2. 253 с.

Бородина М.Н. Млекопитающие Окского заповедника (эколого-фаунистический очерк) // Тр. Окского заповедника. Вып. III. Вологда, 1960. С. 3–40.

Грищенко Л.И., Акбаев М.Ш., Васильков Г.В. Болезни рыб и основы рыбоводства. М.: Колос. 1999. 456с.

Дгебуадзе Ю.Ю., Завьялов Н.А., Крылов А.В., Иванов В.К. Сезонное распределение рыб в «бобровых» реках Дарвинского государственного заповедника // Тр. I Евро-американского конгресса по бобру / Тр. Волжско-Камского заповедника. Вып. 4. Казань: 2001. С. 140–151.

Дгебуадзе Ю.Ю., Слынько Ю.В., Кияшко В.И. Рыбное население // Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды. М.: 2007. С. 267–279.

Дгебуадзе Ю.Ю., Скоморохов М.О., Завьялов Н.А. Предварительные материалы по рыбному населению малой «бобровой реки» Новгородской области // Тр. заповедника «Рдейский». Вып. 1. Великий Новгород: 2009. С. 173–186.

Завьялов Н.А. Бобры – ключевые виды и экосистемные инженеры // Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана / Лекции и мат-лы докл. I Всеросс.

школы-конф. Ярославль: 2008. С. 4–24.

Завьялов Н.А. Средообразующая деятельность обыкновенного бобра *Castor fiber* L. в лесной зоне европейской части России / Автореф. дисс. ... доктора биол. наук. М.: 2015. 42 с.

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.

Иванчев В.П., Иванчева Е.Ю. Круглоротые и рыбы Рязанской области и прилегающих территорий. Рязань: 2010. 292 с.

Иванчев В.П., Иванчева Е.Ю. Структура рыбного населения в малой реке Окского бассейна, находящейся под воздействием средообразующей деятельности речного бобра *Castor fiber* (на примере реки Ламша Окского заповедника) // Тр. Окского заповедника. Вып. 35. Рязань: 2016а. С. 173–179.

Иванчев В.П., Иванчева Е.Ю. Динамика рыбного населения в искусственно созданном водотоке // Тр. Окского заповедника. Вып. 35. Рязань: 2016б. С. 159–165.

Иванчев В.П., Иванчева Е.Ю. Сезонные изменения рыбного населения в малой реке Донского бассейна, заселённой речным бобром *Castor fiber* // Тр. Окского заповедника. Вып. 35. Рязань: 2016в. С. 166–172.

Иванчев В.П., Сарычев В.С., Иванчева Е.Ю. Особенности распределения рыб в малой реке бассейна Верхнего Дона, заселённой речным бобром (на примере реки Сухая Лубна в Липецкой области) // Экология малых рек в XXI веке: биоразнообразие, глобальные изменения и восстановление экосистем / Тез. докл. Всерос. конф. с международн. участием (г. Тольятти, 5–8 сентября 2011 г.). Тольятти: 2011. С. 71.

Иванчев В.П., Сарычев В.С., Иванчева Е.Ю. Миноги и рыбы бассейна Верхнего Дона / Тр. Окского заповедника. Вып. 28. Рязань: 2013. 275 с.

Крыжановский С.Г. Эколого-морфологические закономерности развития карповых, вьюновых и сомовых рыб / Тр. ин-та морфологии животн. АН СССР. Вып. 1. М.: 1949.

Кудряшов В.С. О факторах, регулирующих движение численности речного бобра в Окском заповеднике // Млекопитающие. Численность, ее динамика и факторы, их определяющие. Тр. Окского заповедника. Вып. 11. Рязань: 1975. С. 5–124.

Магомедова Ф.Э., Субботина Ю.М. Загрязнение водоемов азотсодержащими веществами и их действие на гидробионты // Мат-лы VIII международн. студ. электронной научн. конф. «Студенч. научн. форум». URL: (дата обращения: 21.08.2018).

Осипов В.В. Предварительные данные о влиянии деятельности бобра на биоразнообразие и численность рыбного населения верховьев р. Суры // Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана / Лекции и мат-лы докл. I Всерос. школы-конф. Ярославль: 2008. С. 206–208.

Панков А.Б., Панкова Н.Л. О факторах, влияющих на выбор местообитаний речными бобрами *Castor fiber* L. в условиях пойменных угодий Окского заповедника // Тр. Окского заповедника. Вып. 33. Рязань: 2015. С. 108–117.

Приказ Министерства сельского хозяйства Российской Федерации от 13 декабря 2016 года № 552. «Об утверждении нормативов качества воды водных объектов рыбохозяйственного значения, в том числе нормативов предельно допустимых концентраций вредных веществ в водах водных объектов рыбохозяйственного значения».

Рыбы в заповедниках России. В 2 томах (Под ред. Ю.С. Решетникова). Т. 1. М.:

Т-во научн. изд. КМК, 2010. 627 с.

Фёдоров А.В. Экологический облик ихтиофауны бассейна Верхнего Дона // Вопросы зоологии и физиологии. Воронеж, 1971. С. 45–52.

Цельмович О.Л. Основные тенденции изменения гидрохимического режима малой реки под воздействием жизнедеятельности бобров // Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана. Лекции и мат-лы докладов Всеросс. школы-конф. Борок: 2008. С. 326–328.

Щербина Г.Х., Перова С.Н. Макрозообентос в условиях зарегулирования стока бобрами и прекращения влияния сточных вод в 2005 г. // Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды. М.: 2007. С. 206–217.

Bashinskiy I.V., Osipov V.V. Beavers in Russian forest-steppe – characteristics of ponds and their impact on fishes and amphibians // Russ. J. of Theriology. 2016. V. 15. N 1. P.34–42.

Dgebuadze Yu.Yu., Zavyalov N.A. A preliminary study of the influence of beaver activity on fish assemblage of small low gradient streams in the Volga River // Restoring the European Beaver: 50 years of experience. Sofia-Moscow: 2011. P. 229–240.

THE INFLUENCE OF THE ENVIRONMENT-FORMING ACTIVITY OF THE EUROPEAN BEAVER *CASTOR FIBER* ON THE STRUCTURE OF THE FISH POPULATION OF THE SMALL RIVER OF THE MESHCHERA LOWLAND, THE OKA BASIN.

Ivanchev V.P., Ivancheva Ye.Yu.

Oksky State Nature Reserve, ivanchev.obz@mail.ru

The results of research held in 2009–2016 on the structure of the fish population of different parts of the river Lamsha (Kasimov district of the Ryazan oblast), populated by a European beaver are presented. For the small river of the Meshchera lowland, being under the long-term impact of the engineering activity of the European beaver, a decrease in the fish species abundance in young ponds has been observed. When the beavers left those areas, the species abundance of fish in them increased, and with the subsequent resettlement of the beavers, it decreased again.

Based on the analysis of the chemical composition of water from the ponds inhabited by beavers and literature data, it is noted that a high concentration of ammonium nitrogen is observed in them. Ammonium ions enter the reservoir as a result of the excretion of urine and feces by the beaver. Accumulating in young beaver ponds, ammonium ions have a toxicological effect on all aquatic organisms, including fish. This is the main limiting factor of species abundance and number.

The duration of the existence of the beaver ponds has no influence on the fish population, since the population of the pond by beavers is of paramount importance. Abandoned old beaver ponds have greater species richness and diversity compared to control ones.

The importance of beaver dams as a physical obstacle to the spread of fish has a limited impact in the intervening period. In high water, fish can be resettled along the rivers inhabited by beavers and occupy their habitual biotopes.

ВЛИЯНИЕ СРЕДООБРАЗУЮЩЕЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ РЕЧНОГО БОБРА *CASTOR FIBER* НА РЫБНОЕ НАСЕЛЕНИЕ ВОДОТОКОВ ГОСУДАРСТВЕННОГО ПРИРОДНОГО ЗАПОВЕДНИКА «ПРИВОЛЖСКАЯ ЛЕСОСТЕПЬ»

В.В. Осипов¹, И.В. Башинский², Ю.Ю. Дгебуадзе²

¹ Государственный природный заповедник «Приволжская лесостепь»,

² Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
osipovv@mail.ru, ivbash@mail.ru

Введение

К началу XXI века на территории Евразии в результате реинтродукции и последующего саморасселения произошло практически полное восстановление естественного ареала речного бобра (*Castor fiber*). В связи с тем, что многие экосистемы в пределах исторического ареала этого вида за время его отсутствия претерпели существенные изменения, речной бобр во многих случаях выступает в роли чужеродного вида (Дгебуадзе, 2000; Дгебуадзе и др., 2001; Завьялов и др., 2005). В последнее время в отечественной литературе влияние бобров на окружающую среду именуют средообразующей деятельностью. Особенно велико воздействие бобров на экосистемы малых рек.

На территории России изменения экосистем, в связи с климатическими и антропогенными воздействиями, привело к тому, что бобры в настоящее время сталкиваются с нехваткой местообитаний с подходящими условиями и кормовой базой. Наиболее ярко это проявляется в условиях лесостепной природной зоны, где бобр начинает осваивать даже степные периодически высыхающие малые реки и ручьи.

В нашей стране комплексные исследования воздействия бобров на водные и околоводные экосистемы начаты сравнительно недавно (Завьялов и др., 2005; Крылов, Бобров, 2007; Дгебуадзе и др., 2012). Большая часть этих работ проведена в ООПТ. Значительная часть исследований по изучению влияния бобров на рыбное население малых рек выполнена для канадского бобра. При этом, для обоих видов бобров большое внимание уделялось воздействию их на рыб семейства лососевых (Murphy et al, 1989; Collen, Gibson, 2001; Mitchell, Cunjak, 2007; Лещенко и др., 2013; Virbickas et al, 2015). По карповым, шуковым, балиторным и рыбам других семейств работ значительно меньше (Schlosser, 1995; Hugglund, Sjoberg, 1999; Kukula, Bylak, 2010). В России работы по оценке влияния речного бобра на рыбное население проводились в лесной зоне северо-запада России и показали несколько иные результаты по сравнению с американским континентом (Дгебуадзе и др., 2001; Завьялов и др., 2005; Дгебуадзе и др., 2007; Дгебуадзе и др., 2009; Осипов, 2011; Иванчев и др., 2013). В лесостепной зоне, где для бобров принципиально другая среда обитания (см. статью Осипова и Башинского в этом сборнике), работы были начаты сравнительно недавно (Bashinskiy, Osipov, 2016; Осипов и др., 2017).

Целью настоящего исследования было оценить воздействие бобров на рыбное население малых рек лесостепной зоны России в пределах заповедника «Приволжская лесостепь» (Пензенская область).

Описание района исследований

Исследования рыбного населения водоемов заповедника «Приволжская лесостепь», в которых обитает бобр, проводили на четырех участках из 5-ти: одном лесном – «Верховья Суры» и трех степных – «Попереченская степь», «Кунчеровская лесостепь» и «Островцовская лесостепь» (см. рис. 1 в статье Осипова и Башинского в этом сборнике).

Верховья Суры. Для изучения изменений, происходящих в рыбном населении участка «Верховья Суры», было выбрано 5 местообитаний, в разной степени подверженных влиянию бобра (рис. 2 в статье Осипова и Башинского в этом сборнике).

Антропогенный пруд (станция 1 на рис. 2 в статье Осипова и Башинского в этом сборнике) на р. Скипидарка, впадающей в р. Час – правый приток р. Суры. Этот пруд был создан для противопожарных целей около 50 лет назад. С 1989 г. пруд находится в охранной зоне заповедника и для хозяйственных нужд не используется. Благодаря бобровой плотине в пруду поддерживается более высокий уровень воды. Площадь пруда сильно менялась по сезонам от 0,4 до 0,7 га; дно песчано-илистое; глубина до 2 м. Выше по течению от этого пруда располагаются многочисленные родники, поэтому температура воды здесь даже в июле не поднимается выше 15°C, а содержание растворенного в воде кислорода среди исследованных участков максимально (см. Табл. 1 в разделе Осипова и Башинского в этом сборнике). В пруду постоянно живет одна семья бобров из 2–3-х особей.

Старый бобровый пруд (станция 2 на рис. 2 в статье Осипова и Башинского в этом сборнике) на Суре представлял собой вытянутый в длину затопленный участок русла реки, глубиной до 2,5 м и площадью 0,5 га. Грунт песчано-илистый. Бобровая деятельность на этом участке была выражена сильно. Бобры создали разветвленную систему каналов, соединяющую реку с заболоченной поймой. Поселение довольно большое, насчитывало не менее 4 особей. Пруд использовался бобрами как зимовальный.

Русловый участок находится (станция 3 на рис. 2 в статье Осипова и Башинского в этом сборнике) в 8 км ниже по течению Суры от местообитания «Старый бобровый пруд». Представляет собой участок реки, длиной 300 м, с сохранившимся течением (табл. 1). Дно преимущественно песчаное и галечно-песчаное, глубина на перекатах 0,1–0,2 м, в ямах до 2,0 м, ширина русла до 5 м. Берега обрывистые, пойма выражена слабо. Бобровые плотины отсутствовали. Деятельность бобра не выражена.

Заброшенный бобровый пруд (станция 4 на рис. 2 в статье Осипова и Башинского в этом сборнике) на р. Черная (правый приток Суры, длиной 2 км). Водоток представлял собой спущенный в 2007 г. бобровый пруд, обильно поросший травянистой растительностью («бобровый луг»), по ложу которого протекал небольшой часто пересыхающий летом ручей. Грунт песчано-илистый, скорость течения 0,2 м/с, глубина 0,1–0,2 м, ширина 0,5–1,0 м. Раньше на реке было большое поселение бобров, во время взятия проб бобры отсутствовали.

Молодой бобровый пруд (станция 5 на рис. 2 в статье Осипова и Башинского в этом сборнике) располагался в бобровом пруду на р. Час (правый приток Суры, частично протекающий в охранной зоне заповедника). Час – неболь-

шая речка с песчано-илистым дном, длиной 15 км, шириной до 3 м, глубиной 1,0–1,5 м. Пруд представлял собой вытянутый в длину участок русла реки, площадью 0,2 га, по берегам обильно заросший черной ольхой *Alnus glutinosa*. Бобры здесь были довольно активны, часто мигрируют по реке в поисках корма. Численность бобров оценивалась в 2–3 особи. Основные гидрологические показатели исследованных местообитаний приведены в таблице 1 в статье Осипова и Башинского в этом сборнике.

Попереченская степь. Исследования проводили на трех станциях (русловый участок, молодой бобровый пруд, спущенный бобровый пруд) на р. Попереченская (приток второго порядка р. Арчада, бассейн р. Хопёр) (рис.1). На каждой станции облавливали непосредственно сам бобровый пруд и русловый участок ниже пруда. Скорость течения реки на русловом участке была в среднем 0,04 м/с, средняя ширина 0,47 м, средняя глубина 0,16 м. Молодой бобровый пруд имел площадь 0,3 га и глубину 0,4–0,5 м, течение отсутствовало. Спущенный бобровый пруд имел площадь 0,025 га, глубину в среднем 0,1 м, течение отсутствовало. Прибрежная зона была представлена кустарниковой (*Salix* sp.) и злаковой разнотравной растительностью. Древесной растительности по берегам не было.

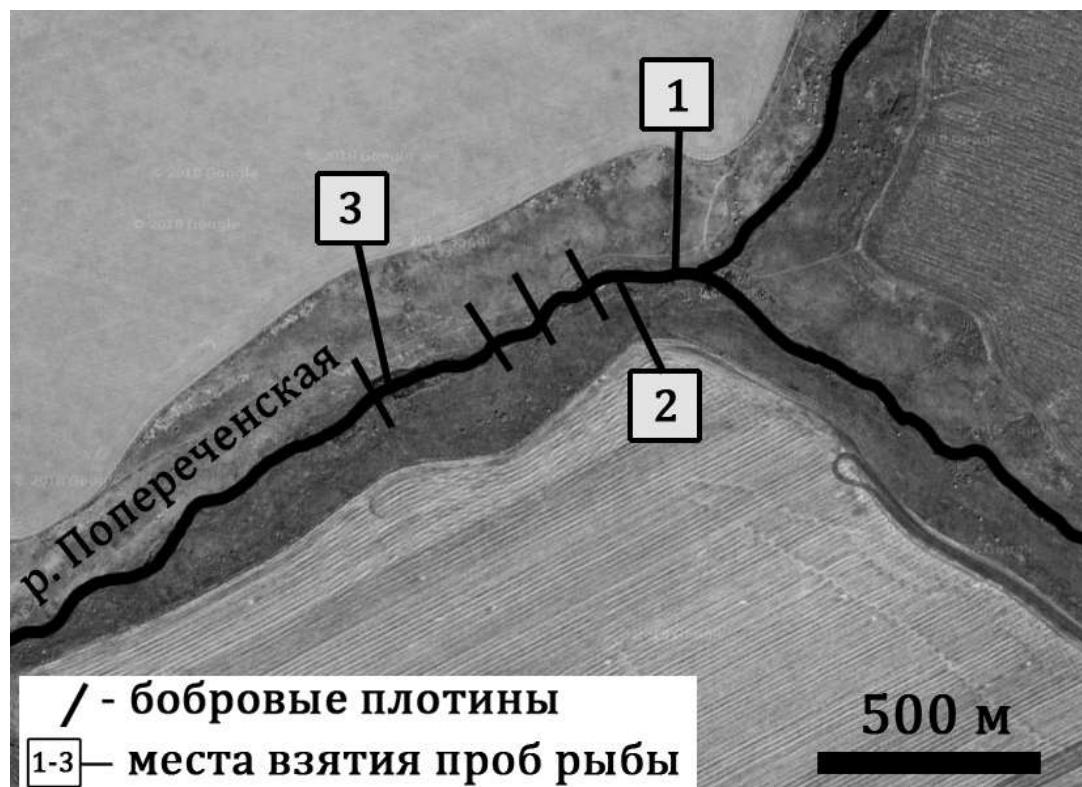


Рис 1. Карта-схема участка «Попереченская степь». 1 – русловый участок, 2 – молодой бобровый пруд, 3 – спущенный бобровый пруд.

Кунчеровская лесостепь. Исследования ихтиофауны проводились на р. Кунчеровская (бассейн р. Сура). Пробы брались на двух станциях: бобровый пруд (глубина 0,4-0,8 м, площадь 0,26 га) и брошенный бобровый пруд (глубина 0,3–0,4 м, площадь 0,05 га) (рис. 2). До 2011 г. бобры на участке Кунчеровская лесостепь не наблюдались. Однако в 2012 г. их здесь было обнаружено не менее трех особей и 8 построенных ими плотин, а в 2014 г. – 4 особи. В 2015 г. бобры покинули этот участок, а плотины размыло в весенний период (Осипов, 2015).

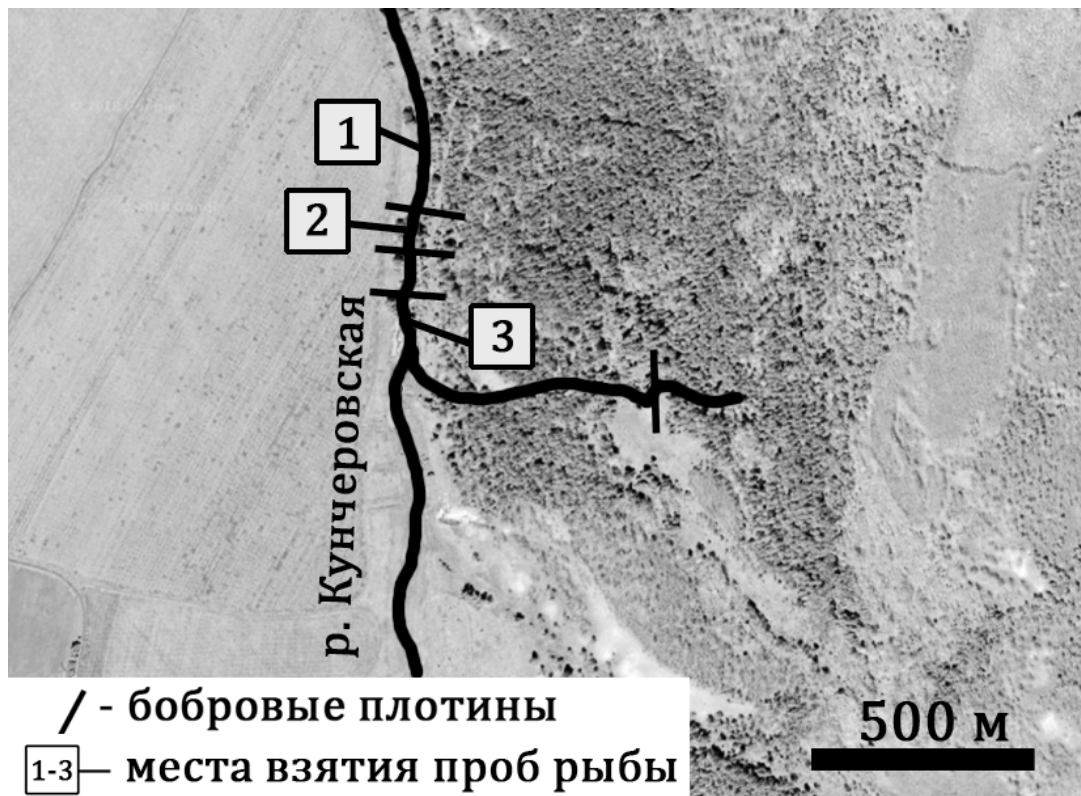


Рис 2. Карта-схема участка «Кунчеровская лесостепь». 1 – русловой участок, 2 – бобровый пруд, 3 – спущенный бобровый пруд.

Островцовская лесостепь. По территории участка протекают две небольшие речки Селимутка и Южная, которые сливаются около южной границы этого участка заповедника, а затем впадают в р. Хопёр (рис. 3). Длина р. Селимутки – 11,2 км, площадь водосбора – 44 км (Неворотов, Новикова, 2012). Средняя ширина русла реки – 1,5–2,5 м, глубина от 0,1 м на перекатах, до 1,5 м в боровых прудах и омутах. Река сильно зарегулирована бобрами и насчитывает 33 бобровые плотины на 6,5 км исследованного русла. Общая длина р. Южная 3,2 км, из которых 1,5 км приходится на территорию заповедника и охранную зону, русло представляет собой почти непрерывный каскад бобровых прудов и насчитывает 26 бобровых плотин. По восточной границе запо-

ведного участка в охранной зоне находятся верховья р. Хопёр. На бобровых реках участка «Островцовская лесостепь» было выделено четыре типа местообитаний (табл. 1).

Русловые участки без воздействия бобров. Представляют собой незапруженные русловые участки реки. Часто они чем-то не удобны для обитания бобров, например, высокими крутыми берегами, слабой кормовой базой, беспокойством антропогенными факторами. Бобры могут посещать такие местообитания, но не сооружают там плотин. На р. Селимутке четко выражены типичные для малых рек местообитания: тихий плес, яма и пережат, различающиеся по скоростям течения (тихий плес – 0,2–0,4 м/с; яма – 0,05–0,1 м/с, пережат – 0,7–0,8 м/с) и глубинам (табл. 1). Прибрежная растительность представлена черноольшаниками, на наиболее остепненных участках – лугово-кустарниковыми степями.



Рис 3. Карта-схема, места взятия проб на участке «Островцовская лесостепь». Буквами обозначены орудия лова рыбы: Б – бредень, В – верши, П – подъемник (2014-2017 гг.), Э – электролов (2015–2016 гг.).

Таблица 1.

Основные гидрохимические показатели в разных типах бобровых местообитаний на участке «Островцовская лесостепь» (апрель и июнь 2014-2016).

Тип местообитания	Площадь (м ²)	Глубина (м)	Содержание растворенного в воде кислорода (мг/л)	pH	Освещенность (тысяч люкс)	Температура воды (°C)
Русловые участки (n=5)	$\frac{30-100}{46}$	$\frac{0,05-0,4}{0,15}$	$\frac{3,5-11,5}{7,12}$	$\frac{7,2-8,1}{7,9}$	$\frac{3,8-41}{22,4}$	$\frac{10,1-21,5}{16,8}$
Молодые бобровые пруды (n=3)	$\frac{90-3000}{1110}$	$\frac{0,4-0,8}{0,43}$	$\frac{2,5-9,4}{8,6}$	$\frac{7,7-8,1}{7,9}$	$\frac{7,6-56}{29,22}$	$\frac{10,9-20,8}{19,46}$
Старые бобровые пруды (n=5)	$\frac{400-8250}{1878,13}$	$\frac{0,3-1,5}{0,56}$	$\frac{0,5-11,2}{6,66}$	$\frac{7,4-8,2}{7,75}$	$\frac{7,8-75}{37,96}$	$\frac{14,5-21,5}{18,89}$
Заброшенные пруды (n=4)	$\frac{25-1936}{980,5}$	$\frac{0,1-0,5}{0,13}$	$\frac{3,9-11,2}{7,73}$	$\frac{7,8-8,5}{8,3}$	$\frac{5,6-56}{24,87}$	$\frac{12,1-29}{24,33}$

Примечание: в числителе – диапазон значений, в знаменателе – среднее.

Молодые бобровые пруды. Пруды, которые появились в недавнее время (время образования 1–2 года) или пруды руслового типа на реках с высоким уровнем паводков, где плотины ежегодно размываются. В молодых прудах относительно высокие уровни растворенного в воде кислорода и освещенности (табл. 1). Размер прудов от 500 до 3000 м², глубина 0,7–1,5 м. Околоводная растительность представлена осоками, после запруживания начинает активнее развиваться водная растительность.

Старые бобровые пруды. Возраст таких водоёмов составляет более 3-х лет. Обычно они расположены на слабых водотоках, где бобры вынуждены строить каскады плотин. По берегам преимущественно травянистая растительность и ивняки. Старые пруды достигают крупных размеров, до 10 000 м², с глубиной до 1,5–2,0 м. Такие пруды отличаются относительно низким содержанием растворенного в воде кислорода, высоким уровнем освещенности (табл. 1). Типичной ситуацией можно считать появление самых крупных бобровых прудов на месте старых антропогенных водоемов. Остаточная заболоченность и элементы рельефа, созданные человеком (дамбы, дорожные насыпи), помогают бобрам поддерживать уровень воды и обеспечивают его большой растительной биомассой (ивняки, тростники, рогозники).

Заброшенные бобровые пруды. Образуются после разрушения плотин. От русловых участков отличаются остаточными элементами бобровой деятельности – валы плотин, бобровые каналы, заводи, повышенная освещенность из-за снятия бобрами древесного покрова. На таких участках ниже скорость течения и меньшие по сравнению с прудами глубины. По сравнению с другими участкам в заброшенных бобровых прудах выше температура, а по сравнению с русловыми участками – выше освещенность (табл. 1). Растительность соответствует растительности прилегающих русловых участков, с образованием небольших окон после выедания бобрами некоторых деревьев. Если раз-

рушение пруда произошло в весенне-летний период, то наблюдается слабая выраженность травянистой растительности. Как правило, спустя год, если не произошло повторного заселения бобрами, такие участки переходят в разряд русловых местообитаний. По мере восстановления местообитания, бобры могут сюда вернуться.

Материалы и методы

На участке «Верховья Суры» исследования проводили летом и осенью в 2008–2012 гг. Для оценки видового разнообразия рыб (табл.2) использовали мальковый подъемник 1×1 м, мальковый бредень без мотни, длиной 6 м, с диаметром ячеи 3 мм, набор сетей ячеей 10–30 мм, общей длиной 15 м, высотой 1,0 м. Для оценки относительной численности рыб в выбранных местообитаниях использовали 10 ловушек (вершей) (табл.3). Из десяти вершей шесть было с ячеей 5 мм, длиной 700 мм, с диаметром входного отверстия 120 мм и четыре с ячеей 2 мм, длиной 350 мм, с диаметром входного отверстия 60 мм. Уловы ловушками производились в июле, августе и октябре 2009 г. Всего выполнено 90 постановок вершей с общим объемом наблюдений 16 ловушко/суток. Для каждого местообитания определялась относительная численность рыб на единицу промыслового усилия. Всего было поймано и проанализировано 640 экземпляров рыб.

Исследования на трех степных участках заповедника «Приволжская лесостепь» проводились по несколько лет: «Попереченская степь» в 2014–2015 гг., «Кунчеровская лесостепь» в 2014–2018 гг. и «Островцовская лесостепь» в 2014–2018 гг. Пробы брали на четырех малых реках Селимутка, Южная, Попереченская и Кунчеровская. Для исследований видового разнообразия рыб на выбранных местообитаниях (см. раздел Описание района исследования) использовались подъемник 1×1 м с ячейкой 3 мм, а также 6 ловушек (типа верша). Из шести вершей три было с ячеей 5 мм, длиной 700 мм, с диаметром входного отверстия 120 мм и три с ячеей 2 мм, длиной 350 мм, с диаметром входного отверстия 60 мм. Лов мальковым подъемником производили в апреле–мае 2014 г.; ловушками – в июне и июле 2014 г. Всего выполнено 18 постановок вершей с общим объемом наблюдений 12 ловушко/суток. Для всех станций использовался один и тот же набор орудий лова. Продолжительность лова также была одинаковой. Для оценки видового разнообразия на участке «Островцовская лесостепь» в р. Хопёр в августе 2014–2018 гг. для взятия проб рыб использовался мальковый бредень, длиной 6 м, без мотни, с ячеей 3 мм. Кроме того, на участке Островцовская лесостепь в июне-июле 2015 и 2016 гг., пробы брали с помощью электроловильной установки ДЕКА 3000 (Германия), с током с напряжением 300 В при 50–90 Гц. Перед взятием проб участок лова отгораживался сеткой с ячеей 3 мм. Большинство рыб, пойманных электроловом, после подсчета отпускалось.

Русские наименования миноги и рыб даны по Аннотированный каталог..., 1998.

Численность бобров и их воздействие оценивали по мощности поселений (Борисов, 1986). Возраст бобровых прудов оценивали по данным учетов бобров. Если бобровый пруд имел возраст более 3 лет, его относили к старым, менее 3 лет к молодым.

Результаты и обсуждение

Верховья Суры. Ихтиофауна «Верховий Суры» представлена типичными для верховий рек европейской части России видами. В водоемах участка и в его охранной зоне обитают 15 видов рыб (Осипов, 2011). Кроме рыб, приведенных в таблице 2, единично встречались уклейка *Alburnus alburnus* и обыкновенный елец *Leuciscus leuciscus*. Почти половина из отмеченных рыб чувствительны к гидрохимическим и гидрологическим условиям водотоков. Известно, что деятельность бобра в реках наибольшее влияние оказывает на оксифильных и реофильных рыб (Завьялов и др., 2005). Эта тенденция наблюдалась и в верховьях Суры, где по мере роста численности бобров снижалась доля типично речных рыб. Так, в 2008–2009 гг. в составе уловов в водотоках всего участка, доминировали обыкновенный голянь и усатый голец, а доля остальных видов составляла всего 16,8%, а в 2012 г. доля верховки в уловах выросла более чем в 3 раза, значительно увеличилась относительная численность плотвы и золотого карася (отмеченного только в антропогенном пруду). Доля обыкновенного голяня упала почти в 10 раз, меньше стало и усатого гольца. Исчезли из уловов такие оксифильные виды, как обыкновенный пескарь, обыкновенная щиповка, ёрш, налим и обыкновенный подкаменщик (табл. 2).

Таблица 2.

Состав уловов по всему участку «Верховья Суры», лето–осень 2008–2012 гг.

Вид	2008	2009	2010	2011	2012
	%	%	%	%	%
Обыкновенная щука <i>Esox lucius</i>	0,4	1,1	0,8	-	1,1
Плотва <i>Rutilus rutilus</i>	-	-	-	-	28,0
Верховка <i>Leucaspis delinatus</i>	7,4	16,7	22,8	40,7	49,6
Обыкновенный голянь <i>Phoxinus phoxinus</i>	44,2	52,8	30,9	-	4,9
Пескарь <i>Gobio gobio</i>	0,7	0,5	1,6	-	-
Золотой карась <i>Carassius carassius</i>	0,7	2,2	-	-	11,9
Усатый голец <i>Barbatula barbatula</i>	39,0	21,0	40,7	51,9	2,2
Обыкновенная щиповка <i>Cobitis taenia</i>	3,0	2,7	2,4	7,4	-
Сибирская щиповка <i>Cobitis melanoleuca</i>	-	-	0,8	-	0,4
Ёрш <i>Gymnocephalus cernuus</i>	1,1	-	-	-	-
Речной окунь <i>Perca fluviatilis</i>	1,9	2,7	-	-	1,9
Налим <i>Lota lota</i>	0,4	0,3	-	-	-
Обыкновенный подкаменщик <i>Cottus gobio</i>	1,1	-	-	-	-

Примечание: уловы мальковым бреднем, вершами и подъемником проводили только в местообитаниях №1 и №3 (см. рис. 2 в статье Осипова и Башинского в этом сборнике), на остальных местообитаниях использовали верши и мальковый подъемник.

При анализе распределения рыб по разным местообитаниям наибольшее разнообразие и относительная численность рыб наблюдались в антропогенном пруду (табл.3). Благодаря двум втекающим в него родникам, он выделялся

и самым высоким содержанием кислорода, и относительно низкой численностью бобров.

В старом бобровом пруду на р. Сура, с относительно низким уровнем содержания кислорода в воде, за весь сезон 2009 г. вершами не поймано ни одного экземпляра рыб (табл. 3). В уловах в молодом бобровом пруду, расположенном на р. Час, отмечено 4 вида рыб. Здесь численность рыб составила 8,7 экз. на единицу промыслового усилия. В уловах доминировали обыкновенный голян и усатый голец, составляя вместе 93,0% от всего улова (табл. 3). Здесь пойман редкий для «Верховий Суры» пескарь. По-видимому, влияние деятельности бобра на ихтиофауну р. Час значительно слабее, чем в р. Сура. Антропогенный пруд может выступать своеобразным рефугиумом для обыкновенного голяна и поддерживает относительно высокую численность вида в реке. На р. Час, меньшей по размерам по сравнению с р. Сура, бобры строят большое количество плотин, но все они небольшого размера, служат не более 2–3 лет и весной часто смываются половодьем.

Таблица 3.

Видовой состав и относительная численность рыб в исследованных местообитаниях «Верховий Суры» (пробы брали вершами, в июле, августе и октябре 2009 г).

Местообитание	Виды рыб	n	Численность	
			численность на единицу рыболовного усилия в сутки, экз.	%
Антропогенный пруд	Усатый голец	24	7,2	9,7
	Обыкновенный голян	149	44,7	60,3
	Верховка	62	18,6	25,1
	Золотой карась	8	2,4	3,2
	Обыкновенная шиповка	4	1,2	1,6
всего:	-	247	27,4*	100
Старый бобровый пруд	-	-	0	-
Русловый участок	Усатый голец	5	1,5	55,6
	Налим	1	0,3	11,1
	Окунь	3	0,9	33,3
всего:	-	9	0,3*	100
Молодой бобровый пруд	Усатый голец	27	8,1	34,2
	Обыкновенный голян	47	14,1	59,5
	Пескарь	2	0,6	2,5
	Обыкновенная шиповка	3	0,9	3,8
всего:	-	79	8,7*	100

Примечание: * – средняя численность рыб в исследованном биотопе на единицу промыслового усилия. Лов вершами в заброшенном бобровом пруду из-за его мелководности не проводили.

На русловом участке р. Суры плотность рыб была довольно низкой и составила 0,3 экз. на единицу промыслового усилия (табл. 3), при этом видовое разнообразие было самым высоким. В 2008 г. мальковым подъемником здесь были пойманы плотва, пескарь, елец, обыкновенная щиповка, налим, ёрш, речной окунь. В 2009 г. в уловах вершами отмечено только три вида. Это можно объяснить селективностью орудий лова. Большое видовое разнообразие (7 видов) свидетельствует о более благоприятных условиях для рыб в нижнем, менее подверженном влиянию бобра участке. В 2006 г. на неизменном бобром русловом участке р. Суры был обнаружен обыкновенный подкаменщик. Всего отловлено 7 особей. После прихода в это местообитание бобра и образования каскада прудов в 2008 г., данный вид в уловах больше не отмечался (Осипов, 2013).

Заброшенный бобровый пруд на р. Черная оказался бедным по видовому составу рыб. Из-за мелководности ручья отловы вершами не проводились. В общих уловах мальковым подъемником присутствовали усатый голец (67,6% от всего улова), обыкновенный голяк (14,7%) и обыкновенная щиповка (11,7%). В других небольших водотоках наблюдалась схожая ситуация, только менялось соотношение видов в уловах. Обыкновенный голяк оказался более многочисленным в притоках, впадающих в р. Час, менее измененных деятельностью бобра (реках Пятиямная и Скипидарка); усатый голец доминировал в водотоках, впадающих в р. Суру (р. Кармала, р. Черная).

Попереченская стель. В ходе исследований на трех станциях рыбы в р. Попереченская в 2014 и 2015 гг. обнаружено не было. Причин этого установить не удалось. После 2015 г. работы на этом участке не проводили.

Кунчеровская лесостель. По наблюдениям в 2012–2013 гг., в р. Кунчеровская при попытках взятия проб мальковым подъемником рыбы не были пойманы. В конце апреля 2014 г. на двух станциях р. Кунчеровская было поймано 4 половозрелых (IV–V стадии зрелости) экземпляры усатого гольца длиной тела 62–80 мм. В июне в уловах присутствовала молодь усатого гольца длиной тела 30–35 мм, что свидетельствовало о наличии в реке самовоспроизводящейся популяции этого вида. Вероятно, появление усатого гольца на этом водотоке связано с заселением в 2011 г. реки бобрами. В результате строительства плотин бобрами уровень реки повысился и в реку проникли рыбы из р. Верховимка, в которую впадает р. Кунчеровская. После исчезновения бобров и исчезновения плотин в 2015 г. рыб на рассмотренном участке р. Кунчеровская по данным 2017–2018 гг. обнаружено не было.

Островцовская лесостель. Всего в водоёмах на территории участка и в его охранной зоне обнаружено 14 видов рыб и один вид миног (табл. 4). Наибольшее число видов рыб – 11, наблюдалось в р. Хопёр, протекающей в охранной зоне заповедника и не испытывающей существенного воздействия со стороны бобров. В притоках Хопра ихтиофауна менее разнообразна: в р. Селимутке обнаружено 10 видов рыб, в р. Южной – 7. При этом на рассмотренных участках этих рек, подверженных средообразующей деятельности бобров, ихтиофауна еще беднее: в р. Селимутке 8 видов, в р. Южной – 4.

Таблица 4.

Видовой состав уловов рыб и миног участка «Островцовская лесостепь», июнь-июль 2014-2018 г.г. (на основе данных всех орудий лова).

Вид	водоток		
	р. Селимутка	р. Южная	р. Хопёр
Украинская минога <i>Eudontomyzon mariae</i> (личинки)	+	-	+
Обыкновенная щука <i>Esox lucius</i>	+	+	+
Плотва <i>Rutilus rutilus</i>	+	-	+
Голавль <i>Leuciscus cephalus</i>	+	-	+
Верховка <i>Leucaspis delineatus</i>	+	+	+
Уклейка <i>Alburnus alburnus</i>	-	-	+
Золотой карась <i>Carassius carassius</i>	-	+	-
Серебряный карась <i>Carassius gibelio</i>	+	+	+
Линь <i>Tinca tinca</i>	-	+	-
Пескарь <i>Gobio gobio</i>	-	-	+
Горчак <i>Rhodeus sericeus</i>	-	-	+
Усатый голец <i>Barbatula barbatula</i>	+	+	+
Вьюн <i>Misgurnus fossilis</i>	+	+	-
Балтийская щиповка <i>Sabanejewia baltica</i>	+	-	+
Обыкновенная щиповка <i>Cobitis taenia</i>	+	-	+

Русловые участки без воздействия бобров. Русловые участки на р. Селимутке (рис. 3), которые не были заселены бобром, имели более разнообразную ихтиофауну, чем участки с бобрами (табл. 5). Причем это касалось всех естественных типичных для малых рек местообитаний: тихий плес, яма, перекат. Видовой состав на этих участках определяется в большей степени скоростями течения. В р. Южная, имеющей меньшую величину стока, видовое разнообразие рыб на таких участках в июне-июле было таким же низким, как и на бобровых участках.

Молодые бобровые пруды. В молодых бобровых прудах, по данным из р. Южной видовое разнообразие рыб было низким.

Старые бобровые пруды. Согласно двухлетним наблюдениям, на данном местообитании в р. Южной разнообразие рыб было таким же низким, как и в молодых бобровых прудах, но отсутствовал усатый голец, а вместо него был отмечен вьюн. Это объясняется тем, что в старых бобровых прудах наблюдались самые низкие уровни растворенного в воде кислорода (табл. 1), а вьюны, как известно, нечувствительны к этому фактору.

Заброшенные бобровые пруды. В этом местообитании ихтиофауна была немногим богаче, чем на других участках, подверженных деятельности бобров (табл. 5).

Таблица 5.

Видовой состав рыб и миног в разных местообитаниях рек Селимутка и Южная в июне-июле 2015–2016 гг. (по данным электролова: по 2–3 однотипных местообитания с 1–2-мя пробами на каждом).

Местообитания без воздействия бобров			Участки заселенные бобрами		
Тихий плес	Яма	Перекат	Молодой бобровый пруд	Старый бобровый пруд	Заброшенный бобровый пруд
Украинская минога (личинки) Верховка Голавль Плотва Пескарь Серебряный карась Усатый голец Балтийская щиповка	Украинская минога (личинки) Верховка Голавль Плотва Горчак Серебряный карась Усатый голец Обыкновенная щиповка	Верховка Голавль Серебряный карась Усатый голец	Верховка Серебряный карась Усатый голец	Верховка Серебряный карась Вьюн	Минога (личинки) Верховка Серебряный карась Усатый голец

Сетные уловы в заброшенном искусственном пруду, в верхнем течении р. Южная (вне охранной зоны заповедника) показали наличие здесь трех видов рыб: верховки, серебряного карася и линя.

Важным фактором, влияющим на видовой состав и пространственное распределение рыб в зарегулированных бобрами реках, является физическая изоляция (рис. 3). Так, 24 мая 2014 г. наблюдался массовый ход украинской миноги на нерест из р. Хопёр в р. Селемутку. Наблюдения показали, что нерестующие особи в большом количестве скапливались у самой нижней бобровой плотины и не могли её преодолеть. Отсутствие в уловах миноги в выше расположенных участках позволяет предположить, что бобровые пруды могут негативно влиять на нерестовую миграцию этого редкого, исчезающего вида, занесенного в Красную книгу России. Бобровые плотины могут служить барьером для проникновения и других видов рыб. Причем изоляция наблюдается не только в низовьях, но и в верховьях рек. Как показали исследования ихтиофауны антропогенного пруда, расположенного в верхнем течении р. Южная, виды, населяющие этот водоём (верховка, серебряный карась, линь), за исключением верховки не проникали в созданные бобром местообитания. За исключением 2016 г., когда в результате весеннего половодья промыло плотину антропогенного пруда и серебряный карась стал одним из массовых видов в реках Южная и Селимутка. В 2017–2018 гг. серебряный карась в уловах на исследованных реках встречаться перестал. Золотой карась ловился в верши в старом и молодом бобровых прудах на р. Южная в июне-августе 2015 г. В уловах присутствовали как молодь карася длиной тела от 0,4–5 см, так и половозрелые особи 12–18 см и массой тела 60–103 г. Всего было поймано 10 экземпляров. В годы, когда серебряный карась проник в эту реку, золотой карась в уловах не был отмечен.

По нашему мнению, в меньшей степени подвержена «бобровой изоляции» обыкновенная щука, поскольку этот вид обычно совершает нерестовые миграции ранней весной, в половодье, когда многие бобровые плотины разрушены. Однако в периоды со слабым уровнем весенних паводков и низким уровнем воды взрослые особи и сеголетки щуки не всегда успевают вернуться в родную реку и образуют локальные изолированные популяции. Щука попадалась в верши в 2015 г. в тех же бобровых прудах, что и золотой карась (в старом и молодом прудах). При этом были пойманы и половозрелые особи длиной 25,0–32,0 см и массой до 300 г., и молодь щуки длиной тела 6,0–12,0 см и массой 3,0–6,0 г. Это свидетельствует о том, что р. Южная весной используется щукой для нереста.

Проведенные исследования на бобровых реках заповедника «Приволжская лесостепь» (Пензенская область) показали большую изменчивость разнообразия, состава, и распределения рыб по разным местообитаниям. В некоторой степени это обусловлено местоположением рассмотренных рек: лесная зона (участок «Верховья Суры»), степь (участки: «Попереченская степь», «Кунчеровская лесостепь» и «Островцовская лесостепь»). Кроме того, исследованные реки относятся к двум разным бассейнам: реки Сура и Кунчеровская – к бассейну Волги, а реки Попереченская, Селимутка, Южная и Хопёр – к бассейну Дона. Большое влияние на количественный и качественный составы ихтиофауны оказывали и бобры. В местообитаниях рек лесных участков, где численность бобров была выше, их средообразующая деятельность оказывала и более существенное влияние на рыб. Так, на участке «Верховья Суры» в бобровых прудах разнообразие и численность рыб имели низкие значения по сравнению с участками, на которых воздействие бобров отсутствовало (табл. 3). Наиболее чувствительными к преобразованию местообитаний бобрами оказывались реофильные виды рыб, встречающиеся на участке «Верховья Суры»: обыкновенный голянь, пескарь и обыкновенный подкаменщик, численность которых резко сократилась.

В степных ландшафтах воздействие бобров на экосистемы малых рек схоже с воздействием в лесной зоне, но есть несколько различий. Из-за геоморфологических и гидрологических особенностей степных участков образование больших бобровых поселений возможно на небольших водотоках с низким уровнем расхода воды, что вынуждает сооружать каскады плотин. Другие степные реки обычно населены небольшими семьями или молодыми одиночками, и в таких случаях бобровые пруды узкие, нестабильные, и плотины разрушаются ежегодно из-за весенних паводков. Спущенные пруды на степных реках, несмотря на появление остаточной заиленности и прибрежных затопленных луговин, в целом аналогичны по условиям незапруженным водотокам. В «Островцовской лесостепи» ихтиофауна малых рек несколько богаче, чем на других участках, кроме того, здесь была обнаружена и минога. На участках, не подверженных влиянию бобров, наибольшее число видов было отмечено в тихих плесах и на ямах. На перекатах в основном встречались усатый голец, серебряный карась и голавль (табл. 5). На всех участках лесостепных рек, заселенных бобром, также наблюдалось падение видового разнообразия рыб. Однако на р. Южной увеличение разнообразия наблюдалось лишь в ве-

сенный период, что, видимо, связано с проникновением рыб из низовьев после разрушения бобровых плотин половодьем. В июне-июле ихтиофауна как в бобровых прудах, так и в не зарегулированных участках была практически одинаковой – везде встречались верховка, серебряный карась и усатый голец. Лишь в старом бобровом пруду наблюдался вьюн, характерный для водоемов с низким уровнем растворенного в воде кислорода. Появление вьюна в бобровых прудах с относительно низким содержанием растворенного кислорода в воде отмечалось ранее и в лесных малых реках Дарвинского государственного заповедника (Завьялов и др., 2005).

Сравнение результатов наблюдений на четырех участках Государственного природного заповедника «Приволжская лесостепь» с материалами, полученными на других бобровых реках Европейской части России, показывают сходство в общем характере изменений в рыбном населении под влиянием бобров. В лесостепной зоне, как и на лесных малых реках бассейна верховьев Волги (Завьялов и др., 2005; Дгебуадзе и др., 2007; Dgebuadze, Zavyalov, 2011), и на малой реке бассейна Балтийского моря (Дгебуадзе и др., 2009), наблюдается резкое снижение численности и разнообразия рыб на участках, испытывающих воздействие бобров. Большое сходство наблюдается и в сезонных изменениях в рыбном населении, связанных с потерей изоляции верховьев и притоков, населенных бобром при разрушении плотин во время весеннего паводка. Основное отличие заключается в том, что воздействие бобров на речные условия в лесной зоне, например, верховьев Волги, гораздо сильнее, как непосредственно на участках, заселенных бобром, так и ниже по течению. Это связано с тем, что реки Дарвинского заповедника вытекают из болот и их вода изначально имеет существенное закисление и низкий уровень растворенного кислорода. В бобровых прудах и ниже по течению эти показатели падали до критических для рыб значений (см. рис 7.4. в Завьялов и др., 2005). Аналогичные данные получены и в р. Горелка (бассейн Балтийского моря) Государственного природного заповедника «Рдейский» (Дгебуадзе и др., 2009). Результаты наблюдений на реках Кунчеровская и Южная свидетельствует о том, что в лесостепной зоне появление бобров приводит к подъему уровня слабых водотоков и образованию новых местообитаний (пруды), что создает благоприятные условия для рыб.

Заключение

Видовой состав и пространственное распределение рыб в бобровых реках лесостепной зоны отличается большой изменчивостью, которая связана с сезонными и межгодовыми колебаниями водности и численности бобров.

После возникновения бобровых прудов видовое разнообразие рыб падает. Большинство бобровых прудов имеет небольшие размеры, плотины ежегодно размываются. Образование стабильных многолетних прудов наблюдается на реках с небольшим расходом воды. На некоторых из них до строительства плотин бобрами и вследствие этого зарегулирования стока рыбы отсутствовали. Стабильность существования плотин на реках с низким водотоком приводит к изоляции части их русла от основных водотоков бассейна, что препятствует росту разнообразия рыб на участках, заселенных бобрами.

Сравнение бобровых прудов разных природных зон России показало, что воздействие бобров на речные условия и рыб в лесной зоне, например, верховьев Волги гораздо сильнее, как непосредственно на участках заселенных бобром, так и ниже по течению.

Литература

Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России (под ред. Ю.С. Решетникова). М.: Наука, 1998. 220 с.

Борисов Б.П. Методические указания по учёту речного бобра на больших территориях. М.: ВНИЛ Главохоты РСФСР. 1986. 19 с.

Дгебуадзе Ю.Ю. Экология инвазий и популяционных контактов животных: общие подходы. // Виды-вселенцы в Европейских морях России. Сб. науч. трудов. Апатиты, 2000. С. 35–49.

Дгебуадзе Ю.Ю., Завьялов Н.А., Крылов А.А., Иванов В.К. Сезонное распределение рыб в «бобровых» реках Дарвинского государственного заповедника // Труды I Евро-американского конгресса по бобру. Вып. 4., Казань: Матбугат йорты. 2001. С. 140–151.

Дгебуадзе Ю.Ю., Скоморохов М.О., Завьялов Н.А. Предварительные материалы по рыбному населению малой «бобровой реки» Новгородской области // Труды государственного природного заповедника «Рдейский». Вып. 1., Великий Новгород. 2009. С.173–186.

Дгебуадзе Ю.Ю., Слынько Ю.В., Кияшко В.И. Рыбное население // Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды. М.: КМК. 2007. С. 267–279.

Завьялов Н.А., Крылов А.В., Бобров А.А., Иванов В.К., Дгебуадзе Ю.Ю. Влияние речного бобра на экосистемы малых рек. М.: Наука. 2005. 186 с.

Завьялов Н.А. Бобры – ключевые виды и экосистемные инженеры // Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана. Лекции и материалы докладов Всероссийской школы-конференции. Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина. 18–21 ноября 2008 г. 2008. С. 4–24.

Иванчев В.П., Сарычев В.С., Иванчева Е.Ю. Миноги и рыбы бассейна Верхнего Дона // Труды Окского государственного природного биосферного заповедника. Вып. 28, Рязань, НП «Голос губернии», 2013. 275 с.

Лещенко В.А., Плюта М.В., Янута Г.Г. Оценка влияния прудообразующей деятельности бобра на эффективность нереста проходных лососевых рыб в водотоках Беларуси // Вопросы рыбного хозяйства Беларуси: сб. науч. тр., 2013. Вып. 29. С. 243–249.

Неворотов А.И., Новикова Л.А. Физико-географические условия Островцовской лесостепи // Биологическое разнообразие и динамика природных процессов в заповеднике «Приволжская лесостепь. Труды Государственного заповедника «Приволжская лесостепь», вып. 2., Пенза. 2012, С. 7–10.

Осипов В.В. Влияние средообразующей деятельности речного бобра *Castor fiber* на рыбные ассоциации малых рек заповедника «Приволжская лесостепь» // Поволжский экологический журнал, 2011. № 3. С. 278–286.

Осипов В.В. Редкие виды круглоротых и рыб Пензенской области // Вестник Тамбовского государственного университета, 2013. Т. 18, вып. 6. С. 3052–3054.

Осипов В.В. Ихтиофауна степных участков заповедника «Приволжская лесостепь»//Научные труды государственного природного заповедника «Присурский». Т. 30, вып. 1. Чебоксары, 2015, С. 202–205.

Осипов В.В., Башинский И.В., Подшивалина В.Н. О влиянии деятельности речного бобра *Castor fiber* на биоразнообразии экосистем малых рек лесостепной зоны // Поволжский экологический журнал, 2017. №1. С. 69–83.

Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая промышленность. 1966. 226 с.

Bashinskiy I.V. Osipov V.V. Beavers in Russian forest-steppe – characteristics of ponds and their impact on fishes and amphibians// Russian J. Theriol. 2016. 15 (1). P. 34–42.

Dgebuadze Yu.Yu., N.A. Zavyalov A preliminary study of the influence of beaver activity on fish assemblages of small low gradient streams in the Volga River basin // Restoring the European Beaver: 50 Years of experience” Pensoft. 2011. P. 228–240.

Collen P., Gibson R.J. The general ecology of beavers (*Castor* spp.), as related to their influence on stream ecosystems and riparian habitats, and the subsequent effects on fish – a review// Reviews in Fish Biology and Fisheries, 2001. Vol. 10. P. 439–461.

Hugglund A., Sjoberg G. Effects of beaver dam on the fish fauna of forest stream// Forest Ecology and Management. 1999. Vol. 115. P. 259–266.

Mitchell S., Cunjak R. Stream flow, salmon and beaver dams: roles in the structuring of stream fish communities within an anadromous salmon dominated stream// Journal of Animal Ecology. 2007. Vol. 76. P. 1062–1074.

Osipov V. Beaver (*Castor fiber* L.) impact on fish of the small rivers of zapovednik „Privolzhskaya lesostep“// V International beaver symposium, Dubingiai, Lithuania, 20-23 september 2009. 2009. P. 45

Kukula K., Bylak A. Ichthyofauna of a mountain stream dammed by beaver// Arch. Pol. Fish. 2010. Vol. 18. P. 33–43

Murphy M.L., Heifetz J., Thedinga J.F., Johnson S.W., Koski K.V. Habitat utilization by juvenile Pacific salmon (*Onchorynchus*) in the glacial Taku River, southeast Alaska. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1989. Vol. 46. P. 1677–1685.

Schlosser I.J. Dispersal, boundary processes and trophic-level interaction in streams adjacent to beaver ponds// Ecology, 1995. Vol.76. P. 908–925.

Virbickas T., Stakėnas S., Steponėnas A. Impact of beaver dams on abundance and distribution of anadromous Salmonids in two lowland streams in Lithuania // PLoS ONE, 2015. Vol. 10(4). P. 1–12.

**INFLUENCE OF THE ECOSYSTEM ENGINEERING ACTIVITY OF THE
EUROPEAN BEAVER *CASTOR FIBER* ON THE FISH ASSEMBLAGES
OF THE STREAMS OF THE STATE NATURE RESERVE
“PRIVOLZHSKAYA FOREST-STEPPE”**

V.V. Osipov¹, I.V. Bashinskiy², Yu.Yu. Dgebuadze²

¹ – State Nature Reserve “Privolzhskaya forest-steppe», Penza, ²

²- A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution
Russian Academy of Sciences

osipovv@mail.ru, ivbash@mail.ru

The study of the impact of the European beaver (*Castor fiber*) on the ecosystems of small rivers in four sections of the “Privolzhskaya forest-steppe” reserve (Penza Province, Russia) showed influence on assemblages of lamprey and fish first of all the age and stability of beaver ponds. Most of the beaver ponds are small; the dams are washed out annually. The formation of stable perennial ponds is observed on rivers with low water discharge.

Studies conducted on the beaver rivers of the Privolzhskaya forest-steppe reserve demonstrated a great variability in the diversity, composition, and distribution of fish in different habitats. To some extent this is due to the location of the rivers considered: forest zone (section “Upper Sura”), steppe (sections: “Poperechenskaya steppe”, “Kuncherovskaya forest-steppe” and “Ostrovtsovskaya forest-steppe”). In addition, rivers under consideration belong to two different basins: the Sura and Kuncherovskaya rivers – to the Volga River basin, and the Poperechenskaya, Selimutka, Yuzhnaya and Khoper rivers – to the Don River basin. Beavers also had a great influence on the quantitative and qualitative composition of the ichthyofauna. In the habitats of rivers in forest areas, where the number of beavers was higher, their ecosystem engineering activity also had a more significant effect on fish. In beaver ponds of the “Upper Sura” section the diversity and abundance of fish had low values compared with sites where the impact of beavers was absent. The most sensitive to the transformation of habitats by beavers turned out to be rheophilic fish species found on the “Upper Sura” section: the common minnow, the gudgeon, and the common bullhead, whose numbers have dramatically declined.

In steppe landscapes, the impact of beavers on the ecosystems of small rivers is similar to the impact in the forest zone, but there are several differences. Due to the geomorphological and hydrological peculiarities of the steppe areas, the formation of large beaver settlements is possible on small streams with a low level of water discharge, which makes it necessary to construct cascades of dams. Other steppe rivers are usually inhabited by small families or young individuals, and in such cases beaver ponds are narrow, unstable, and dams are destroyed annually due to spring floods. The run-down ponds on the steppe rivers, despite the appearance of residual siltation and coastal flooded meadows, are generally similar in terms of non-flooded water courses. In the “Ostrovtsovskaya forest-steppe”, the fish fauna of small rivers is somewhat richer than in other areas, moreover, the lamprey was found here. In sites not affected

by beavers, the largest number of species was observed in raceways and ponds of rivers. On the shallows there were mainly stone loach, silver carp and chub. In all parts of the forest-steppe rivers inhabited by beaver, a decrease in the species diversity of fish was also observed. However, in the Yuzhnaya River, an increase in diversity was observed only in the spring, which was apparently due to the penetration of fish from the lower reaches after the destruction of beaver dams by flood. In June-July, the fish fauna in both beaver ponds and non-regulated sites was almost the same – everywhere there was sunbleak, silver carp, and stone loach. Only in the old beaver pond was observed the weatherfish characteristic of waters with a low level of dissolved oxygen. The appearance of the weatherfish in beaver ponds with a relatively low content of dissolved oxygen in water was also noted earlier in the forest small rivers of the Darwin State Reserve.

Comparison of the results of observations at four sites of the State Nature Reserve “Privolzhskaya Forest-Steppe” with materials obtained at other beaver rivers in the European part of Russia shows similarities in the general nature of changes in the fish assemblages under the influence of beavers. In the forest-steppe zone, as well as on small forest rivers of the Volga basin, and on the small river of the Baltic Sea basin there is a sharp decline in the number and diversity of fish in sites affected by beavers. Great similarity is also observed in the seasonal changes in the fish assemblages, associated with the loss of isolation of the headwaters and tributaries inhabited by beavers during the destruction of dams during the spring flood. The main difference is that the impact of beavers on river conditions in the forest zone, for example, the upper Volga, is much stronger, both directly in the sites inhabited by beaver and downstream. This is due to the fact that rivers of the Darwin Reserve flow from the marshes and their water initially has a significant acidification and a low level of dissolved oxygen. In beaver ponds and downstream, these values fell to critical levels for fish.

Similar data were obtained in the Gorelka River (Baltic Sea basin) of the “Rdeysky” State Nature Reserve. The results of observations on the Kuncherovskaya and Yuzhnaya rivers indicate that the appearance of beavers in the forest-steppe zone leads to an increase in the level of weak streams and the formation of new habitats (ponds), which creates favorable conditions for fish.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представленная монография впервые обобщает материалы многолетних наблюдений за бобрами, проведенных в 14 заповедниках и 1 национальном парке, в различных регионах европейской части России и различающихся по условиям обитания бобров. Такой уникальный материал собран впервые. Он получен благодаря существующей системе ООПТ и трудам нескольких поколений сотрудников российских заповедных территорий. Примечательно, что на одних территориях бобры обитают уже десятилетия (максимально 85 лет) и имеются многолетние ряды динамики численности (Лапландский, Центрально-Лесной, Приокско-Тerrasный, Окский, Мордовский, Воронежский, Хоперский заповедники), тогда как на других до сих пор продолжается расселение бобров, и они осваивают все новые места обитания.

Коллектив авторов этой книги попытался создать современный срез наших знаний о бобрах. Здесь есть и уникальные наблюдения за жизнью бобров, но много и обобщений. Они касаются разных сторон жизнедеятельности бобров, в т.ч. типов бобровых местообитаний, характера и стратегий использования территории, строительной деятельности бобров, их жилищ и убежищ, роли в экосистемах, многолетней динамики численности.

Ценен и важен не только сам многолетний ряд численности, важны и причины, объясняющие ее динамику. Поэтому, наряду с продолжением учетов бобров и сохранением преемственности этих исследований, критически важным остается своевременный анализ причин этой динамики. Наличие многолетних рядов данных позволило создать прогноз динамики численности бобров для 9 заповедников. Результаты этого прогноза показывают, что в ближайшем и отдаленном будущем речные бобры сохранятся во всех исследованных заповедниках европейской части России. Однако имеются и угрозы. Одна из них – возможное вселение чужеродного канадского бобра. Расселение канадского бобра подтверждено, например, наблюдениями в Костомукшском заповеднике. Дальнейшие исследования взаимоотношений бобров двух видов остаются актуальными, особенно для Северо-Западного региона, куда с запада расселяется канадский бобр, а с юга и юго-востока – речной.

По наблюдениям в Лапландском заповеднике, бобры оказались на грани исчезновения в связи с медленным возобновлением древесных кормов в бобровых местообитаниях, их малой численностью, а также с изолированностью от основного современного ареала.

Восстановление речного бобра – это очевидный природоохранный успех. Начавшись с территорий заповедников, этот процесс продолжается во многих регионах европейской части России и Сибири. По мере восстановления бобра начали накапливаться и сведения о нем и его экосистемной роли. Будучи средообразователем, он занял ведущее положение в водных и прибрежных экосистемах малых рек. В книге приведены примеры таких изменений для разных групп организмов, но по мере старения бобровых популяций и накоплении новых данных, можно ожидать новых открытий и реакции на деятельность бобров не только отдельных организмов, но и целых сообществ. Особо внимания заслуживают примеры расселения новых видов растений в бобровых местообитаниях.

На примере материалов Нижне-Свирского заповедника показано, что реакция биоты на деятельность бобров может быть очень быстрой и также быстро может нивелироваться последующими сукцессионными изменениями растительного покрова. Однако чаще всего бобры изменяют местообитания так, что следы их деятельности сохраняются многие годы после того, как они ушли.

Материалы этой книги показывают, что реакция разных групп организмов на деятельность бобров изучена неполно и недостаточно. Подробные данные есть по реакции рыб и водных беспозвоночных, но данных по амфибиям, рептилиям, птицам и мелким млекопитающим на сегодняшний день явно недостаточно.

Собранные воедино результаты наблюдений, выполненных разными исследователями, показывают также недостаточную разработку методик исследований, облегчающих сравнение материалов из разных регионов, и имеющиеся расхождения в терминологии. Дальнейшее развитие горизонтальных связей между коллективами и исследователями разных ООПТ, а также кооперация совместных исследований научных сотрудников заповедников и национальных парков с академическими институтами и вузами – один из путей преодоления этих проблем и углубления наших знаний о ключевых видах экосистем России.

Н.А. Завьялов, Л.А. Хляп.

АВТОРЫ

Н.А. Завьялов¹, Л.А. Хляп², Г.Д. Катаев³, Ф.В. Фёдоров⁴, П.И. Данилов⁴, Т.И. Олигер⁵, В.А. Зайцев^{2,6}, М.В. Сиротина^{6,7}, Л.В. Мурадова⁷, О.Н. Ситникова⁷, С.А. Альбов⁸, Н.Л. Панкова⁹, А.Б. Панков⁹, О.Н. Артаев, В.Г. Петросян², А.С. Мишин¹⁰, О.В. Глушков^{11,12}, Н.Ф. Марченко¹³, В.В. Осипов¹⁴, И.В. Башинский², Н.Н. Дергунова², Ф.А. Осипов², Н.М. Решетникова^{15,16}, А.С. Сажнев¹⁷, В.П. Иванчев⁹, Е.Ю. Иванчева⁹, Ю.Ю. Дгебуадзе².

¹Государственный природный заповедник «Рдейский», ²Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, ³Лапландский государственный природный биосферный заповедник, ⁴Институт биологии КарНЦ РАН ⁵Нижне-Свирский государственный природный заповедник, ⁶Заповедник «Кологривский лес им. М.Г. Сеницына», ⁷Костромской государственный университет, ⁸Приокско-Тerrasный государственный природный биосферный заповедник, ⁹Окский государственный природный заповедник, ¹⁰Воронежский государственный природный биосферный заповедник имени В.М. Пескова, ¹¹Государственный природный заповедник «Присурский», ¹²Национальный парк «Чаваш вармане», ¹³Хоперский государственный природный заповедник, ¹⁴Государственный природный заповедник «Приволжская лесостепь», ¹⁵Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, ¹⁶ Государственный природный заповедник «Белогорье», ¹⁷Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН.



Фото 1. Современный ареал речного бобра. 1. Популяции, сохранившиеся к концу XIX в. на территории б. СССР; 2. Современное распространение, 3. Недавно исчезли. По: Жарков И.В., Соколов В.Е. Речной бобр (*Castor fiber* Linnaeus, 1758) в СССР // *Акта Theriologica*. 1967. Vol. XII. №3. Р. 27–46. (Карта подготовлена с участием А.А. Варшавского в рамках проекта РНФ № 16-14-10323.)



Фото 2. Лапландский заповедник. Доставка бобров на р. Нявку 14.09.1937 г.
Фото О.И. Семенов-Тян-Шанский.



Фото 3. Лапландский заповедник. Первый выпуск бобра в Лапландском заповеднике
8.08.1934. Фото О.И. Семенов-Тян-Шанский.



Фото 4. Лапландский заповедник. Бобровая хатка со следами недавнего подновления на р. Купись. Фото Г.Д. Катаев.



Фото 5. Лапландский заповедник. Береза – основной древесный корм бобра зимой. Фото Г.Д. Катаев.



Фото 6. Лапландский заповедник. Заводь на р. Кюме. Фото Г.Д. Катаев.



Фото 7. Лапландский заповедник. Ивняковые заросли на участке р. Чуны. Фото Г.Д. Катаев.



Фото 8. Лапландский заповедник. Мелководный участок р. Нявки. Фото Г.Д. Катаев.



Фото 9. Лапландский заповедник. Местообитание бобров в излучине р. Чуны. Фото Г.Д. Катаев.



Фото 10. Лапландский заповедник. Биотоп бобра на р. Кюме. Фото Г.Д. Катаев.



Фото 11. Лапландский заповедник. Плес на р. Нявка. Фото Г.Д. Катаев.



Фото 12. Лапландский заповедник. Порожистый участок р. Чуны. Фото Г.Д. Катаев.



Фото 13. Лапландский заповедник. Сплошные погрызы осинника на р. Кюме. Фото Г.Д. Катаев.



Фото 14. Лапландский заповедник. Река Кюме в среднем течении. Фото Г.Д. Катаев.



Фото 15. Лапландский заповедник. Старица р. Чуна 5.07.2005. Фото Г.Д. Катаев.



Фото 16. Лапландский заповедник. Участок травянистого берега р. Чуна.
Фото Г.Д. Катаев.



Фото 17. Костомукшский заповедник. Бобровое поселение у дороги Костомукша – Вартиус. Фото Ф.В. Фёдоров.



Фото 18. Костомукшский заповедник. Хатка рядом с линией электропередач. Фото Ф.В. Фёдоров.



Фото 19. Костомукшский заповедник. Перепад воды на отдельных плотинах достигает 2-х метров. Фото Ф.В. Фёдоров.



Фото 20. Костомукшский заповедник. Дорожная труба, перекрытая бобрами. Фото Ф.В. Фёдоров.



Фото 21. Костомукшский заповедник. Дорожная труба, перекрытая бобрами.
Фото Ф.В. Фёдоров.



Фото 22. Костомукшский заповедник. Очистка дорожной трубы от плотины.
Фото Ф.В. Фёдоров.



Фото 23. Нижне-Свирский заповедник. Типичный пейзаж юго-западного Приладожья: многокилометровые полосы моховых болот, протянувшиеся между узкими лесистыми песчаными гривами, намытыми Ладогой сотни и тысячи лет назад. Фото Т.И. Олигер.



Фото 24. Нижне-Свирский заповедник. На месте части бывшего пруда в урочище Зенковщина уже 18 лет в «мокрые» годы разрастается белокрыльник, в «сухие» — в травостое преобладают осоки. Фото Т.И. Олигер.



Фото 25. Нижне-Свирский заповедник. Усыхающий пруд среди сфагновых берегов на Лыковской мелиоративной канаве 1 августа 2018 г. На заднем плане видна поросшая белокрыльником плотина. Фото Т.И. Олигер.



Фото 26. Нижне-Свирский заповедник. Дожливым октябрем 2007 г. вода широким 150-метровым потоком устремилась через дорогу, смывая построенную бобрами плотину. Фото Т.И. Олигер



Фото 27. Нижне-Свирский заповедник. «Бобровый луг», размерами около 50×1000 м, образовавшийся на месте пруда в верховьях р. Пельчужня после ухода бобров, остается неизменным уже более 40 лет. Фото Т.И. Олигер.



Фото 28. Нижне-Свирский заповедник. Залив Лахта: вид на пронизанный бобровыми норами правый берег в кв. 78 в полноводном 2018 г. Бобры выбрали всю доступную осину на крутом склоне залива. Фото Т.И. Олигер.



Фото 29. Нижне-Сvirский заповедник. Старая хатка бобров на верхнем разливе ручья Часовенского в кв. 47 стала удобным для гнездования уток островком. Фото Т.И. Олигер.



Фото 30. Нижне-Сvirский заповедник. Новое поселение бобров на опушке леса у открытого болота в кв. 47. Фото Т.И. Олигер.



Фото 31. Нижне-Свирский заповедник. Вид на северо-восточную часть бобрового пруда на ручье Часовенском в кв. 60. В конце июля 2018 г. вода в пруду находилась ниже края плотины (на переднем плане) почти на полметра. Фото Т.И. Олигер.



Фото 32. Нижне-Свирский заповедник. Древесный сухостой постбобрового биотопа в кв. 92 в июле 2014 г. Фото Т.И. Олигер.

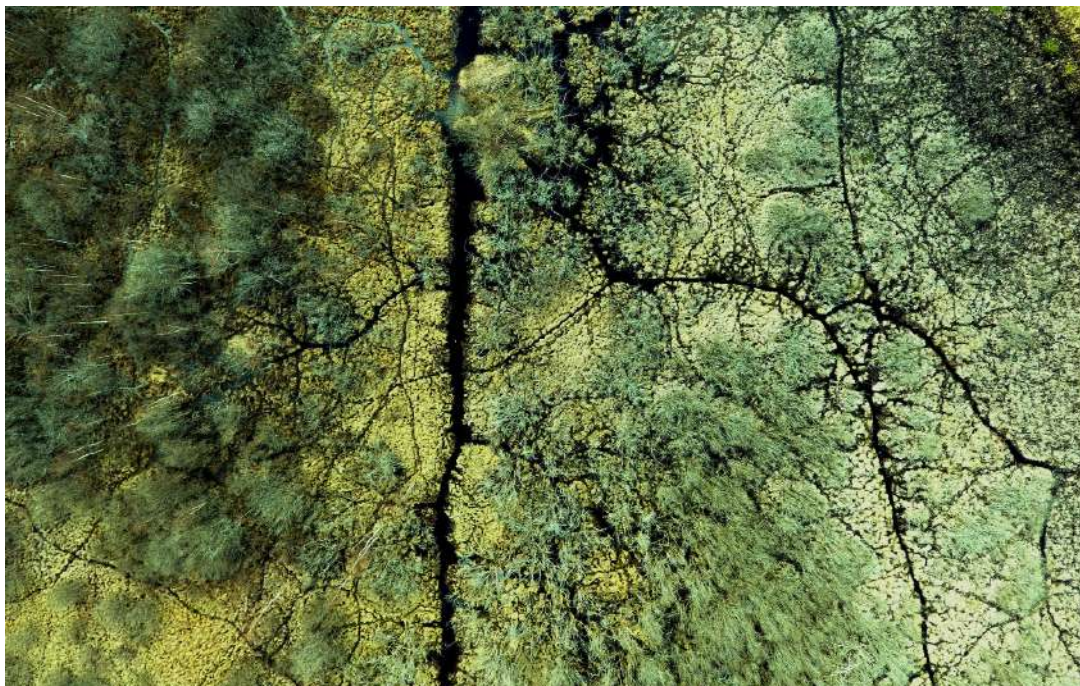


Фото 33. Рдейский заповедник. Канальная сеть в бобровом поселении В310 в апреле 2017 г.
Фото А. Морозов.



Фото 34. Рдейский заповедник. Канальная сеть поселения В38. Фото А. Морозов.



Фото 35. Рдейский заповедник. Поселение В354. Фото А. Морозов.



Фото 36. Рдейский заповедник. Поселение В364. Фото А. Морозов.



Фото 37. Рдейский заповедник. Поселение В132. Фото А. Морозов.



Фото 38. Рдейский заповедник. Поселение В118. Фото А. Морозов.



Фото 39. Рдейский заповедник. Поселение В139. Фото А. Морозов.



Фото 40. Кологривский лес. Русловой тип плотины в поселении 1/3 на р. Сеха кологривского кластера. Фото О.Н. Ситникова.



Фото 41. Заповедник «Кологривский лес». Прудовый тип плотины в поселении 11/1 кологривского кластера в июне 2018 г. Фото М.В. Сиротина.



Фото 42. Заповедник «Кологривский лес». Плывущий бобр в поселении 11/2 в июле 2012 г. Фото В.А. Зайцев.



Фото 43. Заповедник «Кологривский лес». Свежая хатка бобра в поселении 11/1 в июне 2018 г. Фото В.А. Зайцев.



Фото 44. Заповедник «Кологривский лес». Хатка бобра, состоящая в основном из грунта. Фото В.А. Зайцев.



Фото 45. Кологривский лес. Лубяные волокна исполинской осины, используемые в качестве строительного материала для хатки. Фото В.А. Зайцев.



Фото 46. Кологривский лес. Обширный бобровый пруд в поселении 11/2 в июне 2018 г. Фото В.А. Зайцев.



Фото 47. Приокско-Террасный заповедник. Бобровые запасы на реке Оке в сентябре 2015 г. Фото С.А. Альбов.



Фото 48. Приокско-Террасный заповедник. Хатка на Пониковке (кв. 17) в декабре 2013 г. Фото С.А. Альбов.



Фото 49. Приокско-Террасный заповедник. Хатка на Пониковке (кв. 17) в октябре 2014 г.
Фото С.А. Альбов.



Фото 50. Приокско-Террасный заповедник. Хатка на Пониковке (кв. 17) в сентябре 2017 г. Фото С.А. Альбов.



Фото 51. Приокско-Террасный заповедник. В засуху бобры углубили дно реки, но только у входа в нору (низовья Таденки, 2010 г.). Фото С.А. Альбов.



Фото 52. Приокско-Террасный заповедник. Выход бобра-одиночки по снегу из хатки при полном отсутствии воды (Пониковка, кв. 17; 27.12.2014). Фото С.А. Альбов.



Фото 53. Приокско-Террасный заповедник. Запасы корма, к которым нет подводного доступа (безымянный ручей, 25.10.2014). Фото С.А. Альбов.



Фото 54. Приокско-Террасный заповедник. Выходы из тоннелей для кормежки зеленой (безымянный ручей, 24.09.2015). Фото С.А. Альбов.



Фото 55. Приокско-Террасный заповедник. Выходы из тоннелей для кормежки зеленой (безымянный ручей, 24.09.2015). Фото С.А. Альбов.



Фото 56. Окский заповедник. Старица Пры (Санкина Лука), заселенная бобрами с 1954 г.



Фото 57. Окский заповедник. Плотина, перегораживающая старицу Пры (Смолянка) на две части.



Фото 58. Окский заповедник. Плотина на старице Пры (Алешина Лука), препятствующая соединению старицы с рекой.



Фото 59. Окский заповедник. Прогал в растительности возле зимовочной норы, старицы Пры (Сабельниковое).



Фото 60. Окский заповедник. Старица Оки (Сумы), заселенная бобрами.



Фото 61. Окский заповедник. Старица Оки (Алексеево), заселенная бобрами.



Фото 62. Окский заповедник. Бобр у весенней норы, 05.05.2018 г., возвышенность «Чернилова гора» в пойме р. Пры.



Фото 63. Окский заповедник. Весенняя хатка, 05.05.2018 г., пойма р. Пры.



Фото 64. Окский заповедник. Бобры на плотике, 09.05.2015 г., пойма р. Оки.



Фото 65. Окский заповедник. Бобры на бревне, 05.05.2018 г., пойма р. Оки.



Фото 66. Окский заповедник. Новорожденные бобрята в гнездовой камере, фото сделано через дыру в стенке весенней хатки (старица Бровская, пойма Пры), 09.05.2018 г.

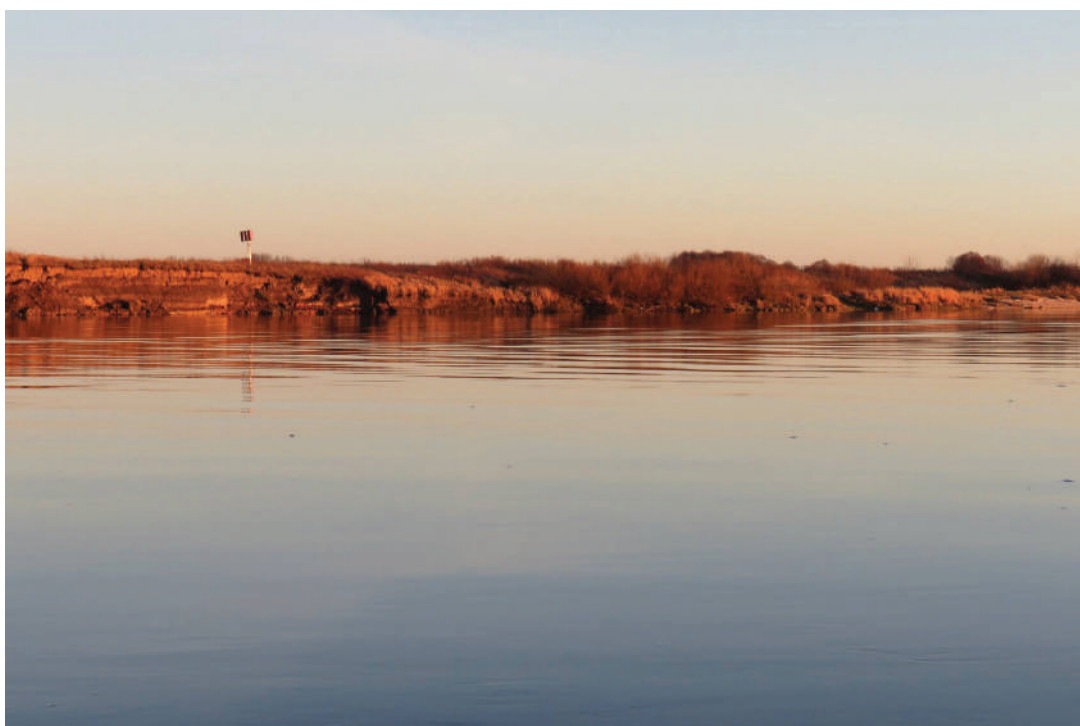


Фото 67. Окский заповедник. Река Ока, ноябрь.



Фото 68. Окский заповедник. Река Пра возле поселка Брыкин Бор.



Фото 69. Окский заповедник. Замерзший разлив в пойме Оки, февраль 2018 г.



Фото 70. Окский заповедник. Озеро Тышловское: запас веточного корма возле хатки, 02.12.2015 г.



Фото 71. Окский заповедник. Бобровая плотина 2009 г. выше станции №1. Фото В.П. Иванчев.



Фото 72. Окский заповедник. Бобровая плотина 2014 г. выше станции №3, ниже станции №4. Фото В.П. Иванчев.



Фото 73. Окский заповедник. Бобровый пруд 2014 г., станция №3. Фото В.П. Иванчев.



Фото 74. Окский заповедник. Ламша, станция №2 в 2009 г. Фото В.П. Иванчев.



Фото 75. Окский заповедник. Участок на месте бывшей бобровой плотины 2014 г. Фото В.П. Иванчев.



Фото 76. Мордовский заповедник. Черноольшаники в среднем течении р. Пушты.
Фото Н.А. Завьялов.



Фото 77. Мордовский заповедник. Бобровая плотина и черноольшаники в нижней части
ручья Вонючка. Фото Н.А. Завьялов.



Фото 78. Мордовский заповедник. Бобровая плотина и черноольшаник в верховьях ручья Вонючка. Фото Н.А. Завьялов.



Фото 79. Мордовский заповедник. Бобровая плотина в поселении №4. 21.10.2013.



Фото 80. Мордовский заповедник. Старая плотина на р. Пуште в поселении №5. 25.10.13.
Фото Н.А. Завьялов.



Фото 81. Мордовский заповедник. Бобровая плотина на ручье Вонючка, поселение №10.
28.10.2013. Фото Н.А. Завьялов.



Фото 82. Воронежский заповедник. Река Усмань, протока между плёсами.
Фото А.С. Мишин.



Фото 83. Воронежский заповедник. Река Усмань, плёс. Фото А.С. Мишин.



Фото 84. Воронежский заповедник. Бобровая плотина и небольшой пруд на р. Ивнице.
Фото А.С. Мишин.



Фото 85. Воронежский заповедник. Современный вид Ступинского торфоболота
(май 2018 г.). Фото А.С. Мишин.



Фото 86. Воронежский заповедник. Зимние запасы корма в бобровом поселении на озере в пойме р. Воронеж. Фото А.С. Мишин.



Фото 87. Воронежский заповедник. Бобровый пруд на Мареевом ключе, 2013 г. Фото А.С. Мишин.



Фото 88. Заповедник Присурский. Хатка на оз. Буймас. Фото Л. Майорова.



Фото 89. Заповедник Присурский. Бобровая плотина на р. Люля. Фото С. Иванов.



Фото 90. Заповедник Присурский. Бобровая плотина на р. Атратка. Фото С. Иванов.



Фото 91. Заповедник Присурский. Старая бобровая плотина на ручье Орлик. Фото О.В. Глушенков.



Фото 92. Заповедник Присурский. Бобровая хатка на ручье Орлик. Фото О.В. Глушенков.



Фото 93. Хоперский заповедник. Озеро Сосновое. 2015. Фото Н.А. Завьялов.



Фото 94. Хоперский заповедник. Русло Хопра в заповеднике. 2015. Фото Н.А. Завьялов.



Фото 95. Хоперский заповедник. Зимний запас бобров у норы на оз. Кривенькое. Ноябрь 2014 г. Фото А.А. Давыденко.



Фото 96. Хоперский заповедник. Жилая нора бобра на оз. Монашино. 10.11.2015 г.
Фото А.А. Давыденко.



Фото 97. Хоперский заповедник. Плывущий бобр. Озеро Серебрянка. 05.09.2014 г.
Фото А.А. Давыденко.



Фото 98. Хоперский заповедник. Бобр на оз. Глушица Подстепная срезает ветки тальника для зимнего запаса. 07.11.2015 г. 1:01. Фотоловушка Bushnell. Архив Хоперского заповедника.



Фото 99. Хоперский заповедник. Бобр на одной из летних плотин каскада летних бобровых прудов на ручье в овраге правого коренного берега. 06.10.2015 г. Фотоловушка Bushnell. Архив Хоперского заповедника.



Фото 100. Хоперский заповедник. Бобр на кормежке на ерике из озера Большое Голое в р. Хопер. 02.03.2015 г. Фотоловушка BOSKON. Архив Хоперского заповедника.



Фото 101. Бобр на кормежке на ерике из озера Большое Голое в р. Хопер. Хоперский заповедник. 02.03.2015 г. Фотоловушка BOSKON. Архив Хоперского заповедника.



Фото 102. Хоперский заповедник. Поселение бобров на обмелевшем озере Чиганак. 20.11.2014 г. Фото А.А. Давыденко.



Фото 103. Хоперский заповедник. Поселение бобров на обмелевшем озере Чиганак. 20.11.2014 г. Фото А.А. Давыденко.



Фото 104. Хоперский заповедник. Следы передвижения бобров подо льдом на обмелевшем озере Чиганак. 20.11.2014 г. Фото А.А. Давыденко.



Фото 105. Хоперский заповедник. Хатки бобров на оз. Большое Ольховое. Июль 2016 г. Фото А.А. Давыденко.



Фото 106. Заповедник «Приволжская лесостепь». Погрызы дуба, участок Борок, р. Кадада.
Фото В.В. Осипов.



Фото 107. Заповедник «Приволжская лесостепь». Погрызы терна, участок Островцовская лесостепь. Фото В.В. Осипов.



Фото 108. Заповедник «Приволжская лесостепь». Бобровый пруд с хаткой, руч. Безымянный, участок Кунчеровская лесостепь. Фото В.В. Осипов.



Фото 109. Заповедник «Приволжская лесостепь». Бобровый пруд на р. Южная, Островцовская лесостепь. Фото В.В. Осипов.



Фото 110. Заповедник «Приволжская лесостепь». Погрызы осины на р. Селимутка, участок Островцовская лесостепь. Фото В.В. Осипов.



Фото 111. Заповедник «Приволжская лесостепь». Бобровый пруд с плотиной, участок Попереченская степь. Фото В.В. Осипов.



Фото 112. Заповедник «Приволжская лесостепь». Бобровая хатка на р. Селимутка, участок Островцовская лесостепь. Фото В.В. Осипов.



Фото 113. Заповедник «Приволжская лесостепь». Восстановленный после бобрового пруда русловый участок р. Селимутка, нижнее течение. Фото В.В. Осипов.



Фото 114. Заповедник «Приволжская лесостепь». Луговая старица р. Хопер.
Фото В.В. Осипов



Фото 115. Заповедник «Приволжская лесостепь». Бобровая плотина из песчаника, руч. Западный, участок Верховья Суры.



Фото 116. Заповедник «Приволжская лесостепь». Бобровый пруд, участок Попереченская степь. Фото И.В. Башинский.



Фото 117. Заповедник «Калужские засеки». Река Дубровка, ур. Клягино. Спущенный бобровый пруд. Фото Н.М. Решетникова.



Фото 118. Заповедник «Калужские засеки». Река Песочня. Заболоченный бобрами луг.
Фото Н.М. Решетникова.



Фото 119. Заповедник «Калужские засеки». Река Песочня. Заболоченный бобрами ольшаник.
Фото Н.М. Решетникова.



Фото 120. Заповедник «Калужские засеки». Река Песочня. Бобровый пруд. Фото Н.М. Решетникова.



Фото 121. Заповедник «Калужские засеки». Река Песочня. Старая брошенная бобровая плотина. Фото Н.М. Решетникова.



Фото 122. Заповедник «Калужские засеки». Бобровый пруд на ручье Титов верх. Фото Н.М. Решетникова.



Фото 124. Заповедник «Калужские засеки». Река Мошок. Фото Н.М. Решетникова.



Фото 123. Заповедник «Калужские засеки». Бобровый пруд на ручье Титов верх.
Фото Н.М. Решетникова.



Фото 125. Заповедник «Белогорье». Острасьевы Яры. Сеть бобровых каналов в нижней части балки. Фото Н.М. Решетникова.



Фото 126. Заповедник «Белогорье». Острасьевы Яры. Бобровый пруд в верхней части балки. Фото Н.М. Решетникова



Фото 127. Заповедник «Белогорье». Острасьевы Яры. Бобровая плотина в верхней части балки. Фото Н.М. Решетникова.



Фото 128. Заповедник Белогорье. Острасьевы Яры. Бобровый канал в нижней части балки. Фото Н.М. Решетникова.

Научное издание.

Бобры в заповедниках европейской части России. Труды Государственного природного заповедника «Рдейский». Том 4. / Ред. Н.А. Завьялов, Л.А. Хляп. – Великие Луки: Великолукская типография, 2018. – 538 с.

Печатается по решению Научно-технического Совета
Государственного природного заповедника «Рдейский»
и Ученого Совета Института проблем экологии
и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

Подписано в печать 28.12.2018 г.
Печать офсетная. Формат 60х90 1/8. Усл. печ. л. 33,625.
Тираж 300 экз. Заказ 693.

ООО «Великолукская типография»
182100, Псковская область, г. Великие Луки, ул. Полиграфистов, 78/12
Тел./факс: (811-53) 3-62-95
E-mail: zakaz@veltip.ru
Сайт: <http://www.veltip.ru/>