



**РЕЧНОЙ БОБР (*Castor fiber* L.)
КАК КЛЮЧЕВОЙ ВИД ЭКОСИСТЕМЫ
МАЛОЙ РЕКИ**

**(НА ПРИМЕРЕ ПРИОКСКО-ТЕРРАСНОГО
ГОСУДАРСТВЕННОГО БИОСФЕРНОГО ПРИРОДНОГО
ЗАПОВЕДНИКА)**



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова

Приокско-Террасный государственный биосферный
природный заповедник

РЕЧНОЙ БОБР (*Castor fiber* L.)

КАК КЛЮЧЕВОЙ ВИД ЭКОСИСТЕМЫ МАЛОЙ РЕКИ

**(НА ПРИМЕРЕ ПРИОКСКО-ТЕРРАСНОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО
БИОСФЕРНОГО ПРИРОДНОГО ЗАПОВЕДНИКА)**

Под редакцией

Ю.Ю. Дгебуадзе, Н.А. Завьялова, В.Г. Петросяна



**Товарищество научных изданий КМК
Москва 2012**

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.

Коллективная монография посвящена средообразующей деятельности речного бобра – ключевого вида малых рек Приокско-Террасного заповедника. Изучение динамики численности и распределения бобров в водоёмах заповедника проводится более 60 лет, с первых дней реинтродукции. Рассмотрены общие природные характеристики заповедника, включая климат, рельеф, гидрологическую сеть, характеристику флоры и фауны. Представлены особенности обитания речного бобра, включая детальное описание многолетней динамики численности с характеристикой изменения размещения поселений, строительной деятельности, особенностей кормодобывания, влияния хищников и вербальное описание изменения местообитаний на территории заповедника. Особое внимание уделено математическим моделям, предназначенным для выявления основных тенденций изменения численности и построения прогноза популяционной динамики с учетом особенностей экологии вида. Охарактеризованы различные аспекты влияния бобров на водные и околоводные экосистемы малой реки Таденки, даны количественные и качественные характеристики влияния деятельности бобра на зоопланктон, макрозообентос, размножение амфибий, динамику черноольшаника и высшую водную растительность в местообитаниях речного бобра. Обсуждаются потенциальные возможности применения космических снимков среднего (Landsat 7) и сверхвысокого (IKONOS, GeoEye-1) пространственного разрешения для картирования объектов жизнедеятельности бобров.

Данная монография будет интересна и полезна широкому кругу ученых – зоологам, гидробиологам и ботаникам, специалистам, работающим на стыке геоматики и экологии. Знание средообразующей деятельности бобра важно для специалистов, работающих в области сохранения биологического разнообразия, заповедного дела и рыбного хозяйства, а также для студентов и аспирантов.

Рецензенты

Доктор биологических наук, профессор **Л.М. Баскин**

Доктор биологических наук **Е.И. Курченко**

Редакционная коллегия

Академик, д.б.н., профессор **Ю.Ю. Дгебуадзе**, к.б.н. **Н.А. Завьялов**,

д.б.н. **В.Г. Петросян** (отв. редактор)

Составитель картосхемы обитания бобра на территории ПТЗ – **А.А. Варшавский**

Фото бобра – **А.В. Куличенко**

Фото следов жизнедеятельности бобра на территории ПТЗ – **С.А. Альбов**

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES

A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution

Prioksko-Terrasnyi Nature Biosphere Reserve

**EUROPEAN BEAVER (*Castor fiber* L.)
AS A KEY SPECIES OF A SMALL RIVER ECOSYSTEM**

(PRIOKSKO-TERRASNYI NATURE BIOSPHERE RESERVE)

Editors:

Yu. Yu. Dgebudze, N.A. Zavyalov, V.G. Petrosyan



**KMK Scientific Press
Moscow 2012**

EUROPEAN BEAVER (*Castor fiber* L.) as a key species of a small river ecosystem (Prioksko-Terrasnyi Nature Biosphere Reserve). / Ed. Dgebudze Yu.Yu., Zavyalov N.A., Petrosyan V.G. – M. Association of scientific publications KMK. 2012. 150 p.

This multi-author book is dedicated to beaver's modification of habitats –as a key species of a small river in Prioksko-Terrasnyi Nature Biosphere Reserve. The study of population dynamics and spatial distribution of beavers in the reserve has been conducted for 60 years, since beaver's reintroduction in the 1948 until now. The general characteristics of the reserve, including the climate, terrain, hydrological network, characteristics of flora and fauna are considered. Special attention is paid to the history of beaver's reintroduction in the reserve. The features of beaver's habitat, including a detailed description of the long-term population dynamics with the characteristics of settlements, building activity, foraging, the impact of predators and a verbal description of the habitat changes in the reserve over time are submitted. Mathematical models for the identification of the main trends of the population dynamics and prediction of the possible future paths of population development are presented. The various aspects of the impact of beavers on ecosystems of Tadenka River, the quantitative and qualitative characteristics of the influence of beaver activity on zooplankton, macrozoobenthos, amphibians breeding, dynamics of black alder forests and aquatic vascular plants in beaver habitats are presented. The assessment of potentials of remote sensing images of medium (Landsat 7) and very high spatial resolution (IKONOS, GeoEye-1) for mapping beaver's activity are marked.

This book can be of interest and use to a wide range of scientists – zoologists, hydrobiologists and botanists, specialists working at the intersection of geomatics and ecology. The knowledge of the beaver's ecological aspects is important for professionals working in the field of biodiversity conservation, nature protection and fisheries, as well as for undergraduate and graduate students.

АВТОРЫ

Альбов С.А. – Приокско-Террасный государственный биосферный природный заповедник; **Андреева М.В.** – ФГБУН Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН; **Башинский И.В.** – ФГБУН Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН; **Голубков В.В.** – ФГБУН Институт системного анализа РАН; **Горайнова З.И.** – ФГБУН Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН; **Дгебуадзе Ю.Ю.** – ФГБУН Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН; **Завьялов Н.А.** – Рдейский государственный природный заповедник; **Кацман Е.А.** – ФГБУН Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова ИПЭЭ РАН; **Крылов А.В.** – ФГБУН Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН; **Онипченко В.Г.** – ФГБОУВПО Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова; **Прокин А.А.** – ФГБУН Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН; **Петросян В.Г.** – ФГБУН Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН; **Хляп Л.А.** – ФГБУН Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН.

Исследование поддержано Программой фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития», госконтрактом Минобрнауки № 02.740.11.0867, соглашением № 8051 (заявка № 2012-1.1-12-000-1001-064) и грантом РФФИ № 12-04-90859-мол_рф_нр.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ (<i>Дгебуадзе Ю.Ю., Петросян В.Г., Завьялов Н.А.</i>)	11
1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЗАПОВЕДНИКА И ИСТОРИЯ ВОССТАНОВЛЕНИЯ БОБРА НА ТЕРРИТОРИИ ПРИОКСКО-ТЕРРАСНОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО БИОСФЕРНОГО ПРИРОДНОГО ЗАПОВЕДНИКА (<i>Альбов С.А., Хляп Л.А., Завьялов Н.А., Петросян В.Г.</i>).....	14
1.1. Общая характеристика заповедника	14
1.2. Общая история расселения бобров в России	16
1.3. История интродукции и размещение бобров в ПТЗ	17
1.4. Заключение	21
2. АНАЛИЗ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ РЕЧНОГО БОБРА НА ТЕРРИТОРИИ ПТЗ	22
2.1. Материалы и методы (<i>Завьялов Н.А., Альбов С.А., Петросян В.Г., Хляп Л.А., Горяйнова З.И.</i>)	22
2.2. Детальное описание многолетней динамики численности бобра (<i>Завьялов Н.А., Альбов С.А., Хляп Л.А., Горяйнова З.И., Петросян В.Г.</i>)	26
2.3. Изменения размещения поселений (<i>Завьялов Н.А., Альбов С.А., Хляп Л.А., Горяйнова З.И., Петросян В.Г.</i>)	28
2.4. Современное состояние популяции (<i>Завьялов Н.А., Альбов С.А., Хляп Л.А., Горяйнова З.И., Петросян В.Г.</i>)	28
2.5. Строительная деятельность (<i>Завьялов Н.А., Альбов С.А., Хляп Л.А., Горяйнова З.И., Петросян В.Г.</i>)	31
2.6. Особенности кормодобывания (<i>Завьялов Н.А., Альбов С.А., Хляп Л.А., Горяйнова З.И., Петросян В.Г.</i>)	32
2.7. Влияние хищников (<i>Завьялов Н.А., Альбов С.А.</i>)	33
2.8. Изменения местообитаний (<i>Завьялов Н.А., Альбов С.А., Хляп Л.А., Горяйнова З.И., Петросян В.Г.</i>)	34
2.9. Сравнительный анализ динамики численности бобра (<i>Castor fiber L.</i>) на территории модельных заповедников России и Белоруссии с помощью классических моделей популяционной динамики (<i>Горяйнова З.И., Петросян В.Г., Завьялов Н.А., Альбов С.А., Хляп Л.А.</i>)	36
2.10. Анализ динамики численности бобра на территории ПТЗ с использованием метода временных рядов (<i>Петросян В.Г., Горяйнова З.И., Завьялов Н.А., Альбов С.А., Хляп Л.А., Дгебуадзе Ю.Ю.</i>)	39
2.11. Анализ результатов моделирования с помощью классических моделей и временных рядов популяционной динамики (<i>Горяйнова З.И., Петросян В.Г., Завьялов Н.А., Дгебуадзе Ю.Ю.</i>)	42
2.12. Анализ динамики численности бобра на территории ПТЗ с использованием параметрической дискретной модели по времени (<i>Петросян В.Г., Голубков В.В., Горяйнова З.И., Завьялов Н.А., Альбов С.А., Хляп Л.А., Дгебуадзе Ю.Ю.</i>)	48

2.13. Заключение (<i>Завьялов Н.А., Петросян В.Г., Альбов С.А., Хляп Л.А., Горяйнова З.И.</i>)	57
3. АНАЛИЗ ВЛИЯНИЯ БОБРА НА ЭКОСИСТЕМЫ ПТЗ	60
3.1 Зоопланктон (<i>Крылов А.В.</i>)	60
3.1.1. Материалы и методы	60
3.1.2. Видовой состав коловраток и низших ракообразных, обнаруженных в толще воды	61
3.1.3. Количественное развитие зоопланктона исследованных участков р. Таденки	65
3.1.4. Заключение	73
3.2. Зообентос (<i>Прокин А.А.</i>)	77
3.2.1. Материалы и методы	78
3.2.2. Таксономическое разнообразие макрозообентоса бассейна р. Таденка	79
3.2.3. Количественное развитие макрозообентоса исследованных участков	84
3.2.4. Заключение	98
3.3. Оценка влияния речного бобра на размножение амфибий в ПТЗ (<i>Башинский И.В.</i>)	100
3.3.1. Материалы и методы	101
3.3.2. Условная классификация местообитаний и видового состава амфибий	102
3.3.3. Плотность, численность и характер распределения головастика амфибий в разных местообитаниях	103
3.3.4. Связь плотности головастика с факторами среды	105
3.3.5. Заключение	108
3.4. Влияние деятельности бобра на динамику черноольшаника (<i>Андреева М.В., Онинченко В.Г.</i>)	108
3.4.1. Материалы и методы	108
3.4.2. Динамика растительности в 1991–2008 гг.	109
3.4.3. Динамика растительности после создания плотины (2009–2012 г.)	110
3.4.4. Заключение	112
3.5. Сравнительная оценка кормовых древесно-кустарниковых ресурсов в активных и заброшенных бобровых поселениях в пойме реки Таденки (<i>Горяйнова З.И., Кацман Е.А., Завьялов Н.А.</i>)	112
3.5.1. Материалы и методы	112
3.5.2. Количественная оценка кормовых ресурсов в активных и заброшенных бобровых поселениях	113
3.5.3. Заключение	117
3.6. Флора травянистых сосудистых растений местообитаний речного бобра на р. Таденка (<i>Кацман Е.А.</i>)	117
3.6.1. Материалы и методы	118
3.6.2. Конспект флоры высших травянистых сосудистых растений на модельных участках	119
3.6.3. Заключение	127
3.7. Потенциальные возможности космических снимков среднего (Landsat 7) и сверхвысокого (IKONOS, GeoEye-1) разрешения для картирования объектов жизнедеятельности бобров на территории ПТЗ (<i>Горяйнова З.И., Петросян В.Г., Завьялов Н.А.</i>)	128

3.7.1. Методика исследования	130
3.7.2. Выделение и картирование бобровых прудов и плотин на основе комплексных данных наземного обследования и анализа космоснимков сверхвысокого разрешения	131
3.7.3. Заключение	135
Заключение (<i>Дгебуадзе Ю.Ю., Петросян В.Г., Завьялов Н.А.</i>)	137
Литература	141

CONTENT

INTRODUCTION	11
1. GENERAL DESCRIPTION AND HISTORY OF REINTRODUCTION OF BEAVERS IN PRIOKSKO-TERRASNYI NATURE BIOSPHERE RESERVE	14
1.1. Main characteristics of reserve	14
1.2. General history of beavers reintroduction in Russia	16
1.3. History of reintroduction and spatial distribution of beavers in reserve	17
1.4. Resume	21
2. ANALYSIS OF POPULATION DYNAMICS OF EUROPEAN BEAVERS IN RESERVE	22
2.1. Materials and Methods	22
2.2. History and long-term population dynamics	26
2.3. Changes in settlements locations	28
2.4. Current state of population	28
2.5. Building activity	31
2.6. Foraging features	32
2.7. Predators	33
2.8. Changes in habitats	34
2.9. Comparative analysis of european beaver population (<i>Castor fiber</i> L.) dynamics in selected reserves in Russia and Belarus using classical models of population dynamics	36
2.10. Analysis of beaver dynamics in reserve using methods of time series analysis	39
2.11. Comparative analysis of results obtained from classical models and methods of time series analysis	42
2.12. Analysis of beaver population dynamics in reserve using parametric discrete (in time) model	48
2.13. Resume	57
3. ANALYSIS OF INFLUENCE OF EUROPEAN BEAVER ON RESERVE ECOSYSTEMS	60
3.1. Zooplankton	60
3.1.1. Materials and Methods	60
3.1.2. Species composition of rotifers and lower crustaceans found in water column	61
3.1.3. Quantitative development of zooplankton in investigated scratches of Tadenka River	65
3.1.4. Resume	73
3.2. Zoobenthos	77

3.2.1. Materials and Methods	78
3.2.2. Taxonomic diversity of macrozoobenthos of Tadenka River basin	79
3.2.3. Quantitative development of macrozoobenthos in investigated trial plots of Tadenka River	84
3.2.4. Resume	98
3.3. Assessment of impact of beaver on reproduction of amphibians in reserve	100
3.3.1. Materials and Methods	101
3.3.2. Conventional classification of amphibians habitats	102
3.3.3. Density, population size and distribution of amphibian tadpoles in different habitats	103
3.3.4. Correlation between density of tadpoles and environmental factors	105
3.3.5. Resume	108
3.4. Assessment of impact of beaver on dynamics of black alder	108
3.4.1. Materials and Methods	108
3.4.2. Vegetation dynamics in 1991–2008	109
3.4.3. Vegetation dynamics after dams construction in 2009–2012	109
3.4.4. Resume	110
3.5. Comparative evaluation of fodder tree and shrub resources in active and abandoned beaver settlements in floodplain of Tadenka River	112
3.5.1. Materials and Methods	112
3.5.2. Comparative evaluation of fodder tree and shrub resources in active and abandoned beaver populations in floodplain of Tadenka River	113
3.5.3. Resume	117
3.6. Herbaceous flora of vascular plants of beaver’s habitats in basin of Tadenka River	117
3.6.1. Materials and Methods	118
3.6.2. Synopsis of herbaceous flora of aquatic vascular plants at model sites	119
3.6.3. Resume	127
3.7. Assessment of potentials of remote sensing images of medium (Landsat 7) and very high spatial resolution (IKONOS, GeoEye-1) for mapping beaver’s activity in reserve	128
3.7.1. Materials and Methods	130
3.7.2. Identification and mapping of beaver ponds and dams on the basis of comprehensive ground survey data and analysis of very high-resolution satellite images	131
3.7.3. Resume	135
Summary	137
References	141

ВВЕДЕНИЕ

Бобры (*Castor fiber*, *C. canadensis*) занимают огромный ареал, внутри которого они распределены крайне неравномерно. В Евразии большая часть бобрового населения сосредоточена в широкой полосе от зоны южной тайги до лесостепей. Бобры заселяют самые разные водоемы, но в ближайшие годы вероятно большая часть населения будет сосредоточена на малых реках, как наиболее многочисленных гидрографических объектах. К числу модельных объектов, удобных для изучения закономерности влияния бобров на водные и околоводные экосистемы малых рек, относятся особо охраняемые природные территории. Исследования бобров на территории заповедников интересны тем, что известны места выпуска, количество, пол и возраст выпущенных животных; организованы их охрана и учеты; существенно снижено антропогенное воздействие на экосистемы; проводится мониторинг состояния окружающей среды. Изучение временной динамики локальных популяций бобра в заповедниках России, расположенных в различных природных зонах, с разными уровнями кормовых ресурсов, различными параметрами гидрологических сетей, наличием или отсутствием крупных хищников и других экологических факторов, позволит получить количественную характеристику общей картины процесса восстановления этого вида в России. Анализ долговременной динамики численности бобра не только позволит сделать прогноз о будущем самих бобровых популяций, но также поможет понять направление и масштабы тех изменений в гидрологии, почвах, растительном покрове и животном населении, которые можно ожидать, учитывая возможности бобра по преобразованию среды обитания.

Согласно распространенной концепции экологии бобр является типичным ключевым видом («экосистемным инженером»). Ключевые виды – это виды, присутствие которых является решающим в поддержании организации и разнообразия экологического сообщества, в которое они входят и, кроме того, такие виды являются исключительными по своей важности по сравнению с другими видами сообщества (Paine, 1969; Power et al., 1996).

Большая часть научной информации, касающейся влияния деятельности бобров на отдельные популяции, сообщества, структуру и функции водных и околоводных экосистем, получена для канадского бобра (*C. canadensis*) на Американском континенте (Baker, Hill, 2003; Rosell et al., 2005). Следует отметить, что различия в образе жизни и условиях обитания канадского и евроазиатского речного бобра

(*Castor fiber*) во многих случаях исключают проведение корректных экстраполяций на экосистемы Евразии.

Несмотря на то, что в России в настоящее время существует большое число восстановленных и охраняемых популяций бобра, и в ряде регионов наблюдается стабильное увеличение численности и расширение ареала этого вида, комплексные исследования влияния бобров на водные и околотоводные экосистемы стали проводиться сравнительно недавно (Завьялов и др., 2005; Экосистема малой реки..., 2007; Restoring the European Beaver, 2011).

В этих работах рассматривались вопросы, связанные с изучением влияния кормодобывающей деятельности речного бобра на прибрежные леса, развитие растительности бобровых прудов, видовой состав, численность и биомассу водных беспозвоночных и рыб «бобровых рек» бассейна Волги (главным образом, на притоках Рыбинского водохранилища). Было установлено, что основными формами воздействия бобров являются избирательное питание и строительная деятельность. Избирательность питания бобров приводит к росту конкурентных преимуществ непоедаемых растений. Однако замена кормовых видов на непоедаемые происходит на прорывах лесного полога малого и среднего размеров при отсутствии подтопления и слабой трофической нагрузке со стороны копытных. Влияние бобров выражается в избирательном изъятии более тонких деревьев и частично ведет к смене пород. Строительная деятельность бобров трансформировала системы малых равнинных рек в систему прудов и плесов с низким уровнем растворенного кислорода, высокой закисленностью, большим уровнем содержания биогенных и органических веществ и хорошо развитой водной растительностью. В результате наблюдался быстрый рост численности и биомассы зоопланктона и существенные изменения в составе, численности, биомассе и пищевых цепях бентоса и рыб. Сообщества гидробионтов старых бобровых прудов ближе к сообществам лесных озер, чем к сообществам малых рек.

Необходимо отметить, что, судя по имеющимся данным, особенности образа жизни и характер воздействия речного бобра в разные годы и в разных экосистемах сильно варьируют. Большое значение имеет и время существования конкретной популяции бобра в определенной водной системе после реинтродукции. Есть мнение, что, если принять во внимание огромные масштабы преобразований, произошедших в экосистемах Палеарктики в результате климатических и антропогенных воздействий, то реинтродукцию речного бобра следует считать новой инвазией «старого» вида, который стал чужеродным (Дгебуадзе, 2000).

Все вышеизложенное указывает, что исследования последствий реинтродукции бобра и связанных с ней сукцессионных процессов в аборигенных экосистемах являются исключительно актуальными. Это послужило причиной проведения комплексных исследований в Приокско-Террасном государственном биосферном природном заповеднике (ПТЗ), в котором бобры обитают более 60 лет.

В данном труде представлены результаты комплексных исследований, проведенных сотрудниками институтов Российской академии наук с участием аспирантов ФГБУН ИПЭЭ РАН, сотрудников Приокско-Террасного и Рдейского заповедников и студентов МГУ имени М.В. Ломоносова, Московского педагогического

государственного университета и Университета Дубна. Также использованы материалы из Летописей природы ПТЗ и неопубликованные отчеты из архива заповедника.

В первой главе рассмотрены общие природные характеристики Приокско-Террасного заповедника, включая климат, рельеф, гидрологическую сеть, характеристику флоры и фауны. Особое внимание уделено истории восстановления речного бобра на территории России, а также на территории заповедника.

Во второй главе представлены особенности обитания речного бобра на территории заповедника, включая детальное описание многолетней динамики численности с характеристикой изменения размещения поселений, строительной деятельности, особенностей кормодобывания, влияния хищников и вербальное описание изменения местообитаний на территории заповедника в период 1948–2012 гг. Представлены три класса математических моделей, предназначенных для выявления основных тенденций изменения численности и построения прогноза популяционной динамики с учетом особенностей экологии вида на территории заповедника.

В третьей главе охарактеризованы различные аспекты влияния бобров на водные и околородные экосистемы малой реки Таденки, даны количественные и качественные характеристики влияния деятельности бобра на зоопланктон, макрозообентос, размножение амфибий, динамику черноольшаника и высшую водную растительность в местообитаниях речного бобра. Проведена сравнительная оценка кормовых древесно-кустарниковых ресурсов в активных и заброшенных бобровых поселениях в пойме реки Таденки. Обсуждаются потенциальные возможности применения космических снимков среднего (Landsat 7) и сверхвысокого (IKONOS, GeoEye-1) пространственного разрешения для картирования объектов жизнедеятельности бобров в бассейне реки Таденки и на территории ПТЗ в целом.

Исследование поддержано Программой фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития», госконтрактом МинОбрнауки № 02.740.11.0867, соглашением № 8051 (заявка № 2012-1.1-12-000-1001-064) и грантом РФФИ № 12-04-90859-мол_рф_нр.

Авторы благодарят руководство Приокско-Террасного заповедника за оказание помощи при проведении полевых работ, предоставление Летописей природы ПТЗ и других архивных материалов, заинтересованность в публикации результатов наших исследований и финансовую поддержку настоящего издания.

1. Общая характеристика заповедника и история восстановления бобра на территории Приокско-Террасного государственного биосферного природного заповедника

1.1. Общая характеристика заповедника

Приокско-Террасный государственный биосферный природный заповедник – особо охраняемая природная территория Российской Федерации. Он был создан 19 июня 1945 г. В начальный период своего существования он был одним из пяти участков Московского заповедника. В 1948 г. каждый из пяти участков Московского заповедника получил статус самостоятельного заповедника, одним из которых стал Приокско-Террасный. В 1951 г. четыре заповедника были упразднены, и он остался единственным государственным природным заповедником в Московской области. 19 февраля 1979 г. заповедник получил статус биосферного резервата ЮНЕСКО. Заповедник расположен на левом берегу Оки, в Серпуховском районе Московской области. Площадь заповедника составляет 4945 га – это одна из самых маленьких природоохранных территорий России.

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). Среднегодовая температура воздуха составляет 3.9°C. Средняя максимальная летняя температура воздуха – плюс 17.7°C, средняя минимальная зимняя температура – минус 10.5°C. Многолетняя средняя годовая сумма осадков 582 мм, что несколько выше, чем в среднем по южной части области. Продолжительность безморозного периода более 135 дней. Снежный покров устанавливается в конце ноября – начале декабря, сходит в середине апреля. Его глубина доходит до 50–55 см.

Рельеф. Заповедник расположен в центре Среднерусской возвышенности в пределах южной части Москворецко-Окской морено-эрозионной равнины. Заповедник занимает пологий южный склон окской долины высотой от 120 до 180 м над уровнем моря. На территории выделяют три основных типа ландшафта: нижних террас, верхних террас (центральная часть заповедника) и плакорной водораздельной территории на северной окраине заповедника. Для первого типа характерен бугристо-дюнный рельеф. Ландшафт верхних террас отличается слегка волнистым рельефом и неглубокой овражной сетью. Значительные площади верхних террас заболочены. Водораздельная территория имеет сглаженный рельеф и местами также заболочена (Заблоцкая, 1989). Наиболее дренированы сверхмощные пески I и II террас со своеобразными узкими гребневидными эолово-эрозионными валами (Атлас..., 2005).

Гидрологическая сеть на территории заповедника характеризуется речками, озерами и болотами. В северо-западном углу заповедника небольшой участок его границы (около 1 км) проходит по реке Сушке. Она берет начало в болотистых участках к северу от заповедника за пределами его охранной зоны и впадает в Оку выше моста на Симферопольском шоссе. Общая ее протяженность более 10 км. В нее уже в охранной зоне впадает начинающийся в заповеднике и протекающий по его территории в западном направлении Павлов ручей. Главные водотоки пересекают заповедник с севера на юг. Это – две лесные речки с системой логов и лощин с ручьями. Одна из них – Пониковка длиной около 6 км – берет свое начало в болотистых участках квартала 8а, пересекает южную границу заповедника, но не доходит до Оки, впадая в карстовую воронку близ д. Республика. Другая – Таденка – полого спускается от водораздела к Оке и имеет протяженность 8.7 км, из которых 6.5 км она протекает по заповеднику. Площадь водосборного бассейна Таденки – 27.2 км². Уклон русла – 8 м/км. В нижнем течении реки, в квартале № 40, имеется пруд длиной 350–400 и шириной до 100 м. Он образовался в результате строительства в 1975–1977 гг. дамбы через Таденку. Питается река, как водами атмосферных осадков, так и многочисленными родниками. В засуху река заметно мелеет, а на некоторых участках поверхностный сток прекращается полностью. Наиболее крупные притоки Таденки – ручьи Ниговец (1.85 км) и Жидовина (1.3 км) (правые притоки верховой), и Соколов ручей (1.54 км) (левый приток, впадающий в пруд 40-го квартала).

Среди озер наиболее крупными являются Протокское и Сионское. Их образуют, стекая в понижения между песчаными валами, мелкие ручьи и временные водотоки. Время от времени в период жаркого лета озера почти полностью пересыхают. Болота занимают не более 1% территории заповедника. Среди них встречаются как низинные, так и верховые. Для территории заповедника характерно проявление карста: как небольшие углубления на начальных стадиях карстовых процессов, так и четко выраженные карстовые воронки. Наиболее крупная карстовая воронка в юго-западной части заповедника, постоянно наполненная водой, образует озерко Воловий глаз (Осипов, 1999).

Флора. В ПТЗ насчитывается более 888 видов сосудистых растений, 79 лишайников, 136 мхов, 22 печеночника и антоцеротовых. Перечень видов сосудистых растений, мхов, лишайников, печеночника и антоцеротовых представлен в рамках информационно-поисковой системы и интегрированной базы данных по фауне и флоре видового состава живых организмов, охраняемых на заповедных территориях (<http://www.sevin.ru/cgi-bin/reserve/faunfloeng.exe/KadastrfullInfoPrint?ReserveName=14>) портала ИПЭЭ РАН (<http://www.sevin.ru>). По лесорастительному районированию территория заповедника отнесена к подзоне теневых широколиственных лесов, а в системе геоботанического районирования – к подтаежной (хвойно-широколиственной) полосе (Смирнов, 1958, Атлас..., 2005). Почти вся территория занята лесами, преимущественно средневозрастными – 93% площади заповедника, или 4537 га. Преобладают сосняки (40%) и березняки (35%). Из других лесообразующих пород заметную роль играют осина, ель, дуб, липа и черная ольха. Луга составляют только 1.5% территории заповедника, но с юга (охранная зона)

примыкают пойменные приокские луга. На сфагновых болотах растут клюква, голубика, росьянка, подбел, сабельник. До организации заповедника его территория подвергалась интенсивному антропогенному воздействию (рубки, пастьба скота и др.). Это вместе с высокой экотопической неоднородностью территории определяет высокую мозаичность современного растительного покрова заповедника (Атлас..., 2005). Особую ценность представляют растительные сообщества юга заповедника, получившие название «окской флоры». «Окская флора» представляет собой фрагменты луговой степи и остепнённых лугов, расположенных на участках высокой поймы Оки и на первой надпойменной террасе по опушкам сухих остепнённых боров и местами под их пологом.

Фауна. В Приокско-Террасном заповеднике насчитывается 60 видов млекопитающих (Альбов, Хляп, 2009), 144 вида птиц, 5 видов пресмыкающихся, 10 видов земноводных и 8 видов рыб. Перечень видов позвоночных животных для различных таксонов представлен в рамках Информационно-поисковой системы и интегрированной базы данных по фауне и флоре заповедников России (<http://www.sevin.ru/cgi-bin/reserve/faunfloeng.exe/KadastrfullInfoPrint?ReserveName=14>). Из 60 видов млекопитающих, зарегистрированных на территории ПТЗ, около четверти (13) – вселенцы (Бобров и др., 2008а). По характеру вселения большинство из них принадлежит видам, итродуцированным непосредственно на территорию заповедника или в соседние регионы: косуля сибирская (*Capreolus pygargus P.*), собака енотовидная (*Nyctereutes procyonoides G.*), норка американская (*Mustela vison Sreb.*) ондатра (*Ondatra zibethicus L.*), олени пятнистый (*Cervus nippon T.*) и благородный (*Cervus elaphus L.*), а также зубр (*Bison bonasus L.*), которого разводят в Центральном зубровом питомнике, созданном при непосредственном участии М.А. Заблоцкого в 1948 г.

К числу вселенцев относятся также реинтродуцированные виды: кабан (*Sus scrofa L.*) и бобр, деятельность которых оказывает средообразующее воздействие на экосистемы ПТЗ. Анализ влияния бобра на экосистемы ПТЗ дан в главе 3.

1.2. Общая история расселения бобров в России

Широкомасштабное расселение бобров на территории Советского Союза началось с 1927 г. (Жарков, 1969; Дежкин, Дьяков, Сафонов, 1986) и было особенно активным в 1950–1970-е гг. Тогда на территории СССР было расселено более 15 тыс. европейских бобров и более 800 канадских. В последующие годы расселение сократилось до минимума: за 1986–1997 гг. было расселено только 112 животных (Сафонов, Савельев, 2001). Интенсивность воспроизводства популяций бобра в восстановленном ареале обитания составляла от 4.5% среднегодового прироста в северных районах европейской тайги до 32% в западных районах зоны смешанных лесов Европейской части России (Лавров, 1975). В настоящее время поголовье бобра в России стабильно увеличивается за счет самостоятельного расселения бобров на незанятые водоемы и уплотнения сформировавшихся популяций (Гревцев, 2011). В 2010 г. в России насчитывалось 600–650 тыс. бобров (Борисов, 2011).

Бобры были выпущены на территорию многих заповедников СССР, в том числе на территории России (Лапландский, Волжско-Камский, Брянский лес, Керженский, Окский, Мордовский, Приокско-Тerrasный; Центрально-Лесной); но в некоторых (Астраханский, Висимский, Дарвинский, Кенозерский, Саяно-Шушенский и Убсунурская котловина) бобры появились сами, вселяясь из окружающих мест (Бобров и др., 2008б).

К числу заповедников, где популяция бобров имеет относительно долгую историю существования и мониторинга, принадлежит ПТЗ. Через три года после организации заповедника начаты работы по восстановлению популяции бобра – аборигенного вида, истребленного здесь в XVII в. (Бородин, 1956). Первые наблюдения за выпущенными бобрами и последующие многолетние исследования провела Л.В. Крайнова (Заблоцкая) (Крайнова, 1948; Заблоцкая, 1955, 1979).

1.3. История интродукции и размещение бобров в ПТЗ

В июне 1948 г. в среднем течении р. Таденки выпущены 2 пары бобров черной и бурой масти. Обе пары из Воронежского заповедника. Одна пара перезимовала и дала приплод, другая покинула заповедник. Она спустилась в Оку и в 1950 г. поселилась в Ступинском районе на р. Головлинке, впадающей в Оку в 30 км ниже Таденки. Там эта пара обитала не долго. К осени 1951 г. она покинула это место, и ее дальнейшая судьба неизвестна (Заблоцкая, 1979).

Тем временем зона обитания бобров на Таденке начала расширяться. Сначала расселение шло преимущественно вверх и только по руслу реки, минуя притоки. К 1967 г. бобры вышли за пределы северо-восточной границы заповедника, поселившись в верховьях Таденки. Лежащие ниже правые притоки – ручьи Ниговец и Жидовина, протекающие по территории заповедника, были заселены между 1981 и 1984 гг. В эти же годы бобр поселился на нижнем притоке Таденки – Соколовом ручье (рис. 1.3.1). Не исключено, что заселению Соколова ручья могло способствовать строительство в 1975–1977 гг. дамбы в низовьях р. Таденки с последующим возникновением обширного пруда в устье Соколова ручья. Кроме того, вырубки по Соколову ручью, существовавшие в 1952 г., сменились к 1985 г. кормными для бобров мелколиственными лесами (Перешкольник, Леонтьева, 1989). Бобры стали обитать и в низовьях Таденки за пределами южной границы заповедника, встречаясь периодически и на р. Оке.

В 1955 г. из Белоруссии привезли еще 2 пары бобров. Их выпустили в заповедник на р. Пониговку (рис. 1.3.1). Из этой партии бобров в заповеднике осталась также только одна пара, так как из второй пары один бобр погиб, а другой покинул место выпуска (Заблоцкая, 1979).

В целом интродукция бобров на р. Пониговку оказалась удачной. В 1957 г. отмечен приплод, а в 1959 г. бобры построили плотину ниже места выпуска и переселились туда на зимовку. В 1960 г. поселение перемещается еще на 100 м ниже по течению. В 1961 г. семья достигает 6–7 голов и расширяет занятый ею участок, соорудив каскад из 8 плотин на границе 29 и 35 кварталов. Верхняя (основная) часть прежнего поселения этой семьи брошена. В 1961 г. семья сократилась до 3–

4 голов. В ноябре 1962 г. двухлетние бобры ушли из поселения, и в семье остался один старый бобр и два переряка. Старый стал держаться выше брошенной ранее плотины, соорудив там новую короткую запруду, а переряжки остались в зимнем водоеме, но они не смогли отремонтировать большую плотину, и уровень воды в пруду снизился наполовину. Все нижерасположенные 6 плотин были в 1963 г. повреждены половодьем и в дальнейшем бобрами не ремонтировались. Приплода в этом году на Пониковке не было. Объем древесных заготовок на зиму сократился по сравнению с прошлым годом втрое. В 1964 г. бобры вновь развили активную строительную деятельность. Прошлогодняя плотина сильно надстроена, уровень воды поднялся на 20 см. В верхней части водоема была сделана вторая плотина, запрудившая русло Пониковки. В этом и следующем году зарегистрировано появление молодняка. В 1966 г. общее количество плотин в поселении достигло 8, но

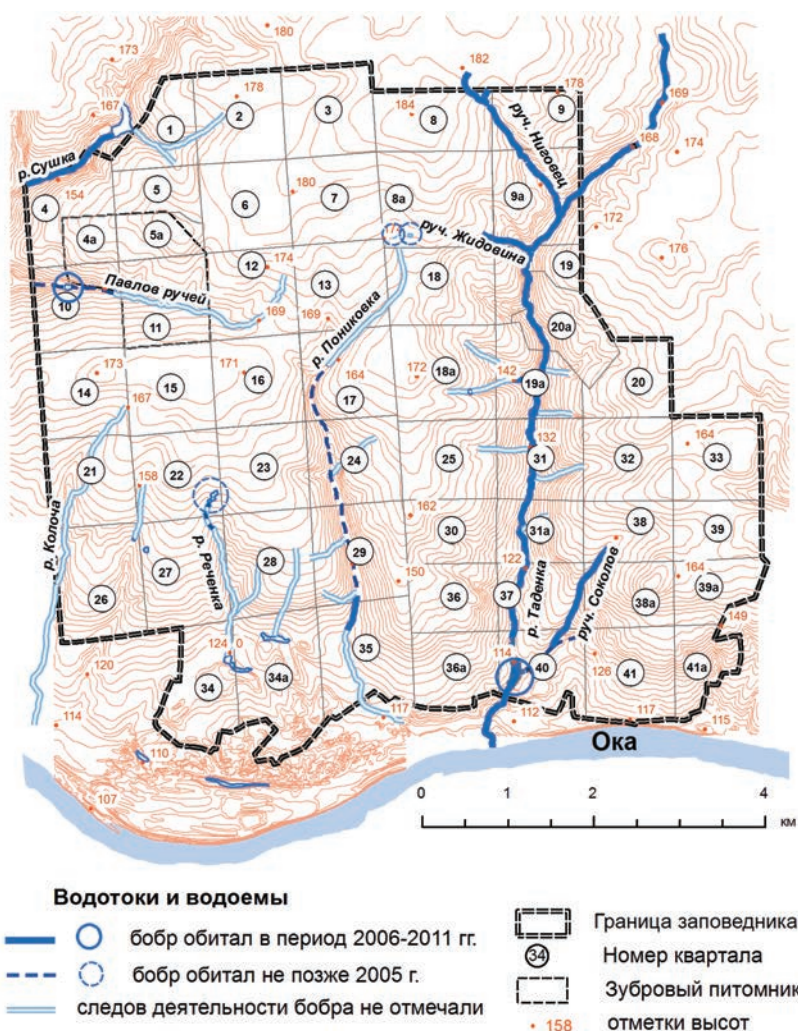


Рис. 1.3.1. Обитание бобра на территории ПТЗ.

4 голов. В ноябре 1962 г. двухлетние бобры ушли из поселения, и в семье остался один старый бобр и два переряка. Старый стал держаться выше брошенной ранее плотины, соорудив там новую короткую запруду, а переряжки остались в зимнем водоеме, но они не смогли отремонтировать большую плотину, и уровень воды в пруду снизился наполовину. Все нижерасположенные 6 плотин были в 1963 г. повреждены половодьем и в дальнейшем бобрами не ремонтировались. Приплода в этом году на Пониковке не было. Объем древесных заготовок на зиму сократился по сравнению с прошлым годом втрое. В 1964 г. бобры вновь развили активную строительную деятельность. Прошлогодня плотина сильно надстроена, уровень воды поднялся на 20 см. В верхней части водоема была сделана вторая плотина, запрудившая русло Пониковки. В этом и следующем году зарегистрировано появление молодняка. В 1966 г. общее количество плотин в поселении достигло 8, но

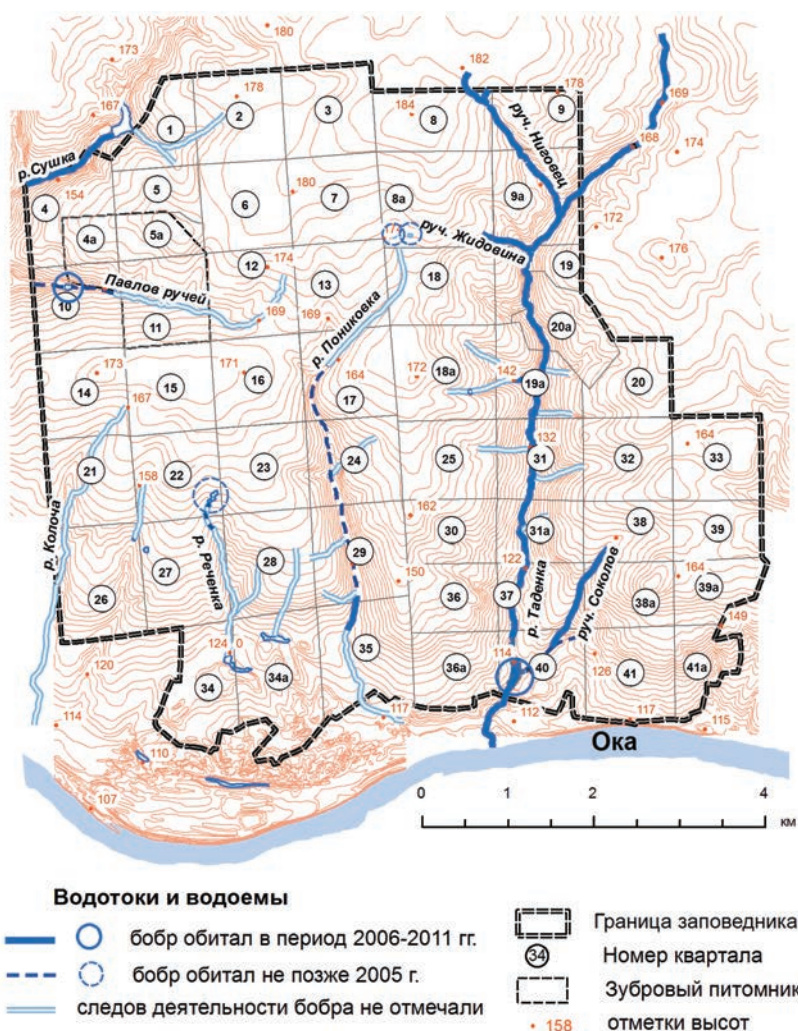


Рис. 1.3.1. Обитание бобра на территории ПТЗ.

бобров в семье стало чуть меньше, чем 1965 г. Размножение бобров отмечали и в последующие годы. В 1988 г. в семье насчитывали 7 особей. В течение 23 лет, начиная с 1984 г., на Пониковке регистрируют 2 поселения: в 1984–1990 гг. – в 24 и 29 кварталах (Сергеева и др., 1984), в 1991–2006 гг. – в кварталах 17 и 35. В последние годы (2007–2012) на Пониковке существует только одно поселение в ее нижней заболоченной части (квартал 35) с 3–5 бобрами. Его границы, размещение центра активности и жилищ немного смещались в этот период вниз по течению.

В итоге история развития бобровой популяции на р. Пониковке такова: размножение – вскоре после интродукции и далее почти ежегодно, первое переселение – через 4 года, распад семьи – через 7 лет, увеличение с одного поселения до двух – через 29 лет, сокращение поселений до одного – через 52 года после выпуска.

Кроме речек, где бобры были выпущены, они самостоятельно осваивали и другие водотоки, как на территории заповедника, так и в его окрестностях. Весной 1952 г. из заповедника выселились 2 бобра рождения 1950 г., один из них при расселении попал в сети на р. Речме и погиб, второй остался в низовьях р. Речмы зимовать (Заблоцкая, 1952).

Наиболее удачным было вселение бобров на р. Сушка. Первые бобровые поселения на ней были обнаружены в верховьях реки на четвертый год после инт-



Рис. 1.3.2. Бобровая плотина на р. Сушка. В плотину включены: кусок шифера (1), стеклянная банка (2), лист металла (3), глушитель (4), газовая плита (5).

родукции бобров на р. Таденку. Сушка протекает по территории заповедника на коротком участке в северной части кв. 4 (рис. 1.3.1). По правому берегу (вне заповедника) этого километрового участка расположены строения и огороды, и бобры постоянно подвергаются прессу со стороны людей и домашних собак. В 1988 г. по просьбе дорожных служб были даже разрушены некоторые бобровые плотины, поскольку их пруды представляли угрозу для рядом пролегающей дороги. Желая облегчить полив огорода, люди создают запруды на реке, строят мостки и т.д. Хлам, выбрасываемый жителями в реку: газовая плита, автомобильный глушитель, кусок шифера, лист металла, стеклянная и пластиковая тара и т.д., – может самым неожиданным образом пригодиться бобрам для строительства плотин (рис. 1.3.2). Сушка благоприятна для бобров: богата макрофитами, много ивы. Следы прошлого и современного обитания бобров прослеживаются на всем протяжении заповедного отрезка реки. В 2008 г. на этом участке отмечено 1 поселение средней силы (3–5 особей), в 2009–2011 гг. – по 2 поселения (среднее и слабое).

Левый приток Сушки – Павлов ручей – лежит в заповеднике своим верховьем и средней частью. Ближе к западной границе заповедника он перегорожен искусственной дамбой, в результате чего образовался Павлов пруд. Пруд богат макрофитами, но берега ручья малокормны для бобров. Впервые бобры поселились на Павловом ручье в 1953 г. Они построили плотину и прорыли каналы, на зимовку переселились в Павлов пруд. В 1956 г. приплода не было. Позже здесь чаще жил одиночный бобр. В 1967 г. были плотины ниже Павлова пруда, в 1968 г. отмечен приплод. В 2003–2005 гг. поселение средней силы отмечено выше Павлова пруда. В крутом левом берегу были вырыты норы, построены полухатка и 7 плотин. По правому пологому берегу проложено много каналов. В 2006–2008 гг. отмечались только кратковременные заходы отдельных особей. В 2009 г. в Павловым пруду зимовал бобр-годовик. Соорудив полухатку непосредственно в дамбе пруда, он успешно перезимовал, но в аномально жаркое лето 2010 г. пруд пересох, и бобр был вынужден переселиться. В 2011 г. поселения бобров на Павлом ручье и одноименном пруду отсутствовали.

Только однажды, в 1967 г. существовало поселение на ручье в квартале 41а. В 1992 г. впервые отмечено поселение бобров на речке Реченка. Точное время его образования неизвестно, а дальнейшая судьба прослежена плохо. Известно только, что в 2005 г. оно существовало. В 2007 г. отмечены следы двух существовавших ранее поселений бобров в естественных водоемах (диаметром около 30 м) квартала 8а, южнее Туровского шоссе (рис. 1.3.1).

В 2005 г. (август – декабрь) проведена комплексная инвентаризация поселений бобров в заповеднике и его охранной зоне с регистрацией и нанесением на картосхемы бобровых плотин, бобровых хаток и нор (Мамонтов, 2005). Свежие следы жизнедеятельности бобров были обнаружены на р. Ока, на протекающих по территории заповедника речках: Сушка (и ее притоке Павловом ручье), Колоча, Реченка, Пониковка, Таденка (и ее притоках Жидовина, Ниговец, Соколов ручей), на речках охранной зоны заповедника: Речма, Татарка, Еленка, Лопасня. Однако при оценке численности не были использованы существующие методики учета боб-

ров, что привело к явно завышенным показателям (Заблоцкая, Мамонтов, 2007), от которых нам пришлось отказаться.

Наши целенаправленные поиски следов жизнедеятельности бобров на р. Колоча в 2007 г. не дали положительных результатов, но на Реченке следы былой деятельности бобров близ Маслова пруда сохранились. Некоторые водотоки заповедника бобры, по-видимому, не заселяли никогда (рис. 1.3.1).

В последующие годы количество поселений несколько снизилось. В 2008 г. на территории заповедника выявлено только 10 поселений на речках Таденка (4 поселения), Пониковка (1), Сушка (1), Ниговец (2), Соколов ручей (2 поселения). Численность бобров в заповеднике на этот период оценивается в 30–44 особи.

1.4. Заключение

Таким образом, бобры осваивали многие водотоки заповедника. В настоящее время в заповеднике большинство бобров сосредоточено в бассейне р. Таденки (табл. 1.4.1). По нашим наблюдениям в 2008–2011 гг. там обитало 60–85% общего поголовья бобров заповедника.

Отсюда, обсуждая отдаленное будущее бобровой популяции в ПТЗ, мы, прежде всего, имеем в виду население водосбора реки Таденки.

В долговременном аспекте население бобра в заповеднике можно считать стабилизировавшимся на уровне 40–45 особей.

Таблица 1.4.1. Значимость бассейна р. Таденки для бобрового населения ПТЗ

Год	Количество поселений		Количество бобров	
	в бассейне Таденки	вне бассейна	в бассейне Таденки	вне бассейна
2008	4	2	11–17	6–10
2009	10	3	34–48	9–15
2010	9	3	26–40	7–12
2011	11	3	30–49	5–8

2. Анализ динамики численности речного бобра на территории ПТЗ

Основные задачи этого раздела: проследить долговременное развитие бобровой популяции от вселения до наших дней, охарактеризовать современное состояние популяции и оценить его соответствие климаксной стадии, дать прогноз возможных дальнейших путей развития с использованием различных математических моделей популяционной динамики.

2.1. Материалы и методы

Использованы результаты наших полевых работ 2007–2009 гг. по обследованию 13.4 км водотоков бассейна р. Таденки, во время которого отмечали все бобровые сооружения: плотины, норы, хатки, – и другие результаты их деятельности: тропы, места заготовки корма, элементы биологического сигнального поля (рис. 2.1.1). Координаты всех найденных объектов определяли с помощью GPS. Для картографирования и анализа пространственного размещения следов деятельности бобра использована программа OziExplorer. Карты участка черной ольхи в дровостое составлены по данным лесоустройств разных лет в среде ArcGIS 9.3. Учет бобров на территории всего заповедника проведен по методу Л.С. Лаврова (1952) в сентябре 2007 г., октябре 2008 г. и ноябре 2009 г. Для определения «мощности» поселений мы приняли следующую шкалу: поселение слабое – 1–2 бобра; поселение среднее – 3–5 бобров; поселение сильное – 6–8 бобров. Такие оценки являются умеренными для юга таежной зоны (Борисов, 1986).

Многолетние данные по динамике численности бобров заповедника и количеству их поселений в бассейне р. Таденки получены в результате анализа всех доступных нам источников: опубликованных статей, Летописей природы ПТЗ с 1948 по 2006 гг. и неопубликованных отчетов из архива заповедника. Для выявления основных закономерностей динамики количества поселений в бассейне р. Таденки и численности бобров ПТЗ использовали методы временного анализа. Анализ полученных временных рядов заключался в кратком описании характерных особенностей рядов количества поселений и численности бобров, подборе математических моделей, адекватно описывающих временные ряды, и построении предварительного прогноза, то есть предсказание будущих значений численности и количества поселений бобров на основе прошлых наблюдений.

В данном разделе также особое внимание уделено выделению закономерных составляющих временного ряда, зависящих от времени: тренда, сезонных и циклических составляющих, и построению математической модели для описания случайной составляющей. При анализе временных рядов отсутствующие данные о





Рис. 2.1.1. Следы жизнедеятельности бобра на территории ПТЗ: а – рубки осины, б – хатка, в – вновь построенная плотина, г – отремонтированная плотина.

численности и поселениях бобров восстанавливали с помощью алгоритма сглаживания, включающего от 3 до 15 точек наблюдений.

Использование количественных методов анализа временной динамики популяции позволяет не только охарактеризовать такие важные параметры, как репродуктивный потенциал популяции или максимальную емкость среды обитания животных, но и на основе модельных показателей дать прогноз изменения локальной численности изучаемого вида. В целом мы проверили возможность использования моделей разных классов для анализа динамики численности бобровых популяций (Петросян и др., 2012).

Первый класс моделей включает оценку репродуктивного потенциала популяций, экологической емкости среды обитания, величины годового воспроизводства и интенсивности миграционных потоков на основе модифицированных дискретных моделей Мальтуса, Бивертон-Холта и Рикера. Модель Мальтуса – $X_{t+1} = r_0 X_t$; модифицированная модель Мальтуса – $X_{t+1} = r_1 X_t + m$; модель Бивертон-Холта – $X_{t+1} = r_2 X_t / (1 + c X_t)$; модель Рикера – $X_{t+1} = r_3 X_t \text{EXP}(-b X_t)$; где X_{t+1} , X_t – численность особей в моменты времени t и $t+1$; r_0 – параметр, характеризующий процесс годового воспроизводства, включающий миграционный поток; r_1 – параметр, характеризующий процесс годового воспроизводства; m – интенсивность условного годового иммиграционного потока; r_2 , r_3 – репродуктивный потенциал популяции (средняя плодовитость в расчете на одну особь); c – интенсивность конкурентных взаимоотношений в популяции; b – пороговое значение развития популяции (порог, начиная с которого популяция начинает снижать численность). Ограниченность такого подхода, в частности, заключается в невозможности его применения для построения прогнозных значений численности популяции, поскольку классические модели не предназначены для решения подобных задач.

Второй класс моделей построен на основе аппарата анализа временных рядов. Анализ полученных временных рядов заключается в кратком описании характерных особенностей рядов численности бобров, подборе математических моделей, адекватно описывающих временные ряды, и построении краткосрочного прогноза (Горяйнова, Петросян, Завьялов и др., 2011).

Третий класс моделей представляет собой систему дифференциальных уравнений, описывающих динамику численности локальной популяции и использующих в качестве параметров количество потенциальных, восстанавливаемых и деградированных местообитаний (Gurney, Lawton, 1996; Wright et al., 2004). Эти модели были реализованы с учетом следующих предположений: в момент времени t E единиц особей могут использовать суммарное количество местообитаний $T = N + V + D$, где N – количество потенциальных местообитаний, пригодных для использования, V – количество восстановившихся местообитаний, D – деградированные местообитания, которые временно непригодны для бобров. Используемая система дифференциальных уравнений отражает изменение значений E , V и N во времени с учетом следующих параметров интенсивности изменений местообитаний: g – скорость освоения новых местообитаний, p – скорость перехода из состояния V в N ; Δ и ρ – скорость деградации и восстановления местообитаний соответственно. Представленные модели в этих работах в принципе предназначены для

построения долгосрочных прогнозов, однако использование непрерывной шкалы времени создает определенные трудности при интерпретации полученных результатов. По этой причине нами представлена дискретная модель для получения биологически интерпретируемых результатов.

2.2. Детальное описание многолетней динамики численности бобра

Итак, в 1948 г. на р. Таденку выпущены 2 пары бобров. Ширина русла реки в местах выпуска была 2–3 м, глубина – 8–12 см. Пойма реки хорошо выражена, заросла осинником, ивняком, развиты пойменные травы. Перед выпуском были вырыты две норы-приемника и в русле поднят уровень воды искусственными плотинами на 1–1.2 м. Одна пара бобров осталась жить, тогда как другая ушла из заповедника. Бобры на Таденке в первый же год свалили 90 осин диаметром 6–16 см. Первоначально поселение занимало 700 м русла, затем увеличилось до 1200 м. Начиная с 1949 г., у этой пары бобров регулярно был приплод (Заблоцкая, 1955).

Многолетняя динамика количества поселений бобра в бассейне р. Таденки и численности бобров на всей территории заповедника показаны на рис. 2.2.1.

Первые 15 лет количество поселений увеличивалось медленно, несмотря на регулярное размножение бобров (рис. 2.2.1а). Этот период характеризуется единичными поселениями бобров на Таденке (не более 4) и свободной сменой участков обитания через 3–5 лет. В этот период стабильно существовало одно крупное поселение, а новые поселения быстро образовывались и также быстро исчезали. Второй период, начавшийся с 1962–1963 гг., отмечен образованием новых семей и увеличением количества поселений. В 1970-е гг. в долине Таденки обитает 6–9 семей (Заблоцкая, 1979). Третий период длится с 1980 г. по конец столетия: рост количества поселений замедлился, но все еще продолжается, в бассейне Таденки существует 8–10 поселений. Отсутствие наблюдений за бобрами заповедника с 1993 по 2004 г. не позволяет нам датировать начало четвертого периода, отличающегося прекращением роста количества поселений. Судя по всему, годы наших наблюдений, когда в бассейне Таденки насчитывается 9–12 поселений, характеризуют такой период стабилизации.

Мы проанализировали и многолетнюю динамику численности бобров, выраженную в количестве особей. В Летописях этот показатель приведен, как правило, для всего заповедника в целом. Однако, учитывая, что большая часть бобрового населения сосредоточена именно в бассейне Таденки, он отражает и динамику численности бобров в бассейне Таденки. В динамике численности бобров заповедника выделяют три периода (рис. 2.2.1). Первый – с момента выпуска и до конца 1960-х гг. – характеризуется устойчивым ростом численности. С 1968 по 1992 г. численность флуктуирует на высоком уровне – от 27 до 46, в среднем – 38.4 ± 5 . Почти 10-летний перерыв наблюдений, как и в предыдущем случае, не позволяет датировать начало третьего периода, но в последние годы наметилась тенденция снижения численности. Дальнейшие наблюдения покажут насколько устойчиво современное снижение численности. Действительно ли начался новый период развития бобрового населения или же это эпизод в долговременной динамике численности, подобный спаду 1980–1984 гг.

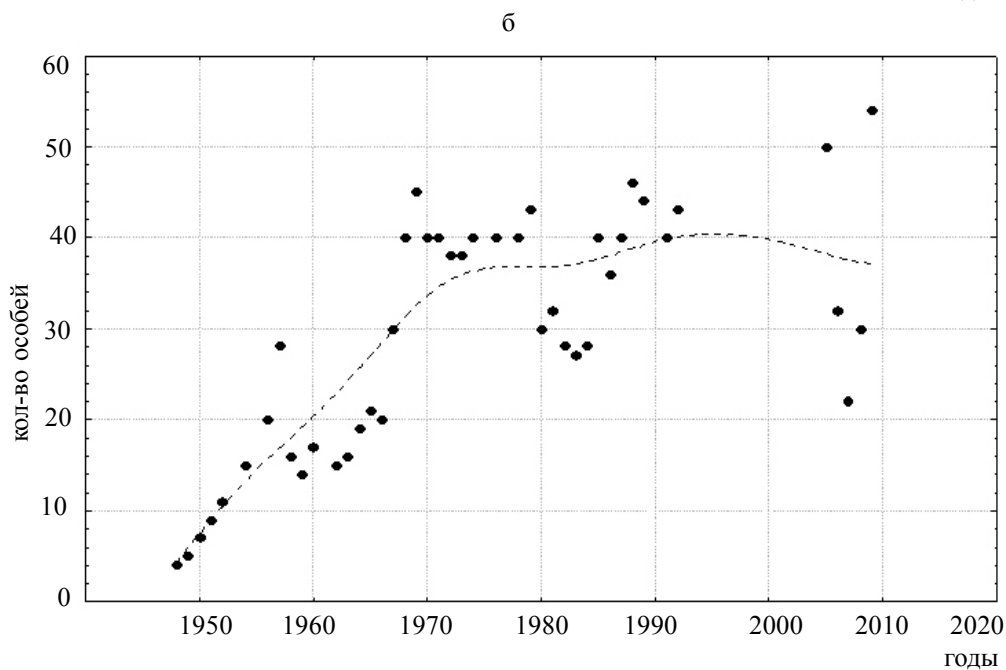
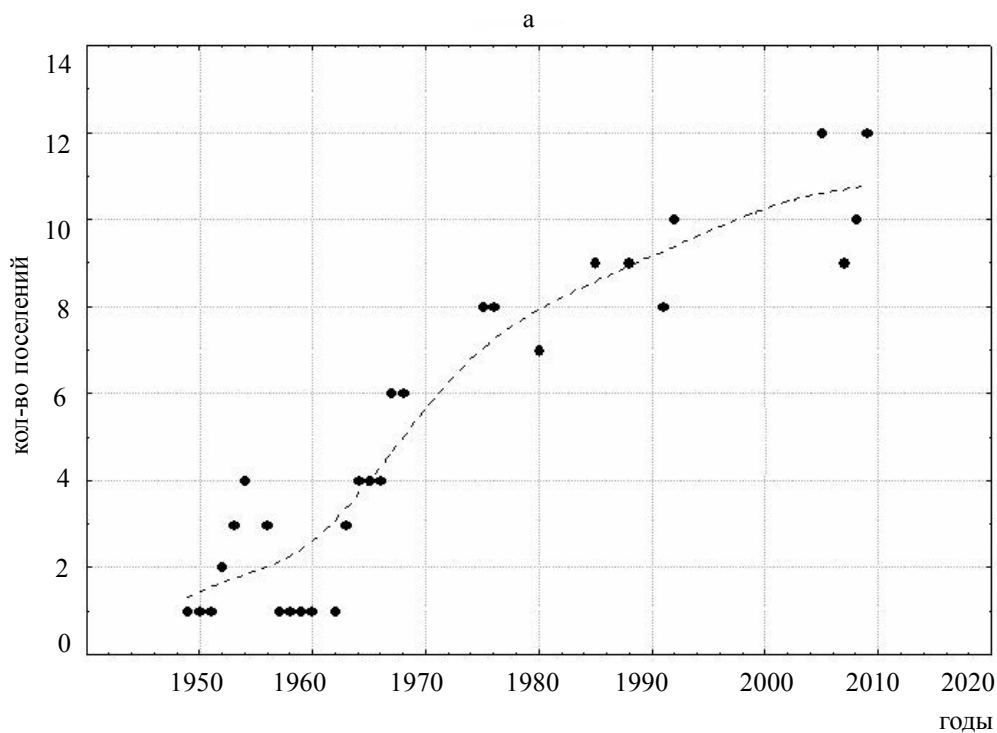


Рис. 2.2.1. Динамика количества поселений в бассейне р. Таденки (а) и численности бобров в Приокско-Террасном заповеднике (б) за 1948–2009 гг. Точки – фактические данные, пунктиром показана линия тренда, рассчитанная методом наименьших квадратов.

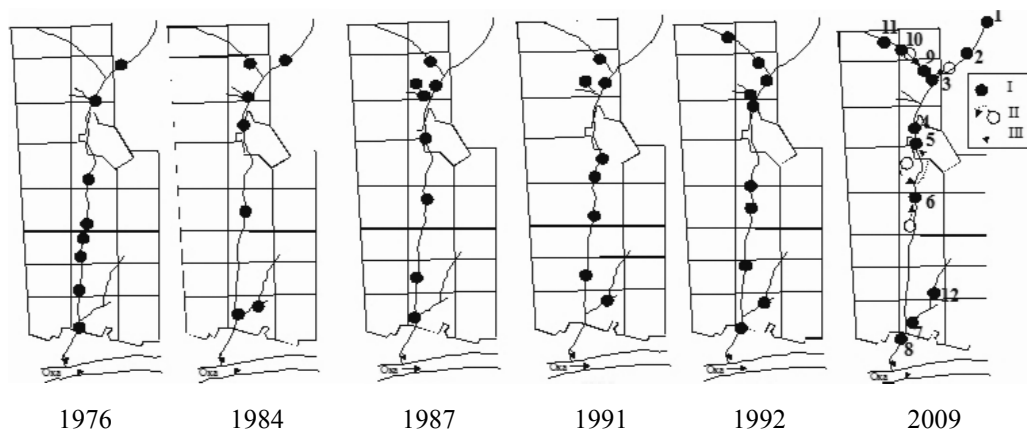


Рис. 2.3.1. Картограммы размещения поселений бобра в бассейне Таденки с 1976 по 2009 гг. Показаны водотоки и квартальная сеть. 1–11 номера поселений соответственно табл. 2.4. I – бобровые поселения; II – перемещение поселений от зимовки до зимовки; III – направление течения.

2.3. Изменения размещения поселений

После интродукции бобры долго жили на одном месте. Первое переселение семьи на 500 м выше по течению отмечено в 1950 г. В этом районе оно просуществовало до 1959 г., когда бобры не стали восстанавливать плотину, разрушенную весенним паводком. С 1952 г. начинают возникать новые поселения. Сначала это происходит ежегодно (1952–1954 гг.), но возникшие поселения недолговременны. Вторая волна начинается с 1963 г. Возникающие поселения относительно устойчивы.

Второй этап – увеличение числа относительно устойчивых поселений – начинается с 1963 г., когда бобры поселились на Таденке в районе впадения в нее ручьев Жидовина и Ниговец (квартал 9а). На этом этапе новые и перемещающиеся поселения бобров чаще занимали не использованный ранее участок. Шло освоение не только долины Таденки, но и впадающих в нее ручьев (подробней см. стр. 17).

С 1984 г. начался новый этап: все участки были хотя бы однажды заселены, и бобры начали повторно заселять ранее оставленные места. На картограммах рис. 2.3.1. показаны изменения в размещении бобровых поселений в бассейне Таденки с 1976 по 2009 г. Некоторые поселения могут изменять свое местоположение в течение года. Пример перемещений поселений от зимовки 2008/2009 гг. к зимовке 2009/2010 гг. приведен на последней картограмме рис. 2.3.1.

2.4. Современное состояние популяции

Краткая характеристика современного бобрового населения бассейна р. Таденки приведена в табл. 2.4.1.

Таблица 2.4.1. Характеристика бобровых поселений в бассейне р. Таденки на ноябрь 2009 г.

№ Поселения	Водоток	Длина занятого участка, м	Количество плотин в поселении (со следами свежего ремонта)	Жилище	Основные корма	Запасы корма, м ³	Особенности кормодобывания	Мощность и возрастной состав
1	Таденка, исток реки	300	2(2)	Не обнаружено				
2	Таденка, охранный зона	300	6 (6)	Полухатка	Крупные осины, береза	8.75	Дальние переходы	Сильное
3	Таденка – устье Ниговца	600	12 (7)	Хатка	Крупные осины, береза, ива	4.1	Дальние переходы	Сильное/ Сеголетки, годовики, 2-летки, взрослые
4	Таденка, кв. 19	300	5 (3)	Нора	Черемуха, ива, липа	Нет	Дальние переходы	Слабое, одиночка
5	Таденка, окр. д. Родники	1200	4 (4)	Нора	Ива порослевая, черемуха	10	Дальние переходы	Сильное/ Сеголетки, годовики, взрослые
6	Таденка, среднее течение, кв. 31	600	4 (4)	Нора	Крупные осины и дубы, береза, ива	7.5	Дальние переходы	Сильное/ Сеголетки, годовики, взрослые

Таблица 2.4.1. Окончание

№ Поселения	Водоток	Длина занятого участка, м	Количество плотин в поселении (со следами свежего ремонта)	Жилище	Основные корма	Запасы корма, м ³	Особенности кормодобывания	Мощность и возрастной состав
7	Таденка, пруд кв. 40	400	Нет	Нора	Ива, черемуха, ольха, береза, липа, макрофиты	8		Среднее/ Сеголетки, взрослые
8	Таденка ниже кордона кв. 40	400	3 крупных и множество мелких	Полухатка	Крупные ивовые деревья, поросль ивы	Есть	Система троп и каналов	Среднее/ Сеголетки, взрослые
9	Ниговец, ниже течение	400	6 (3)	Полухатка	Крупные осины, березы	4	Дальние переходы, длинный канал	Среднее/ Годовики, двухлетки, взрослые
10	Ниговец, кв.9		Много старых	Нора	Ива, береза, липа	Нет		Слабое, одиночка
11	Ниговец, верховья	550	10 (3)	Хатка	Крупные осины, ивы, молодые дубы	Нет		Слабое / Взрослые
12	Соколов ручей	500	7 (7)	Хатка	Осина, ива	Есть	Дальние переходы	Среднее/ годовики, взрослые

Плотность населения в 2009 г. составила 0.9 поселений/км русла или 0.44 поселения/км². Среди 11 поселений, численность которых была оценена, 4 относятся к сильным, 4 – к средним и 3 – к слабым поселениям. Плотины со следами свежего ремонта составляют 40% от всех плотин в поселениях, или 23% от всех плотин, обнаруженных нами в бассейне реки.

Подвижность поселений в бассейне Таденки обусловлена быстрым истощением древесно-кустарниковых и бедностью травянистых кормов. Наблюдения только за 2008–2009 гг. показывают, что в той или иной мере перемещались 6 из 11 поселений (рис. 2.3.1). Например, бобры поселения № 9 в 2008–2009 гг. зимовали в среднем течении ручья Ниговец. К осени они сместились ближе к устью ручья. Сюда же переместились и бобры поселения № 3, которые в 2008 г. обитали на Таденке в 200 м выше устья Ниговца. Между поселениями не было буферного участка и точное расположение границы удалось установить только весной 2010 г. по интенсивной маркировке. В поселении № 2 бобры в 2009 г. остались на зимовку на новом месте на 200 м выше места прошлогодней зимовки. Поселение № 4 появилось только поздней осенью, весной и летом этот участок пустовал. В поселении № 5 в 2009 г. бобры летом спустились вниз по течению от места предыдущей зимовки на 1 км, а поздней осенью вновь вернулись в район, где обитали ранее, но зимовать устроились в норах на 500 м выше прошлогоднего жилища. Бобры поселения № 6 в 2009 г. сменили место зимовки, переселившись на 1.2 км выше по течению (рис. 2.3.1).

2.5. Строительная деятельность

Выжить на такой мелкой речке, как Таденка, бобры могли, только постоянно сооружая плотины. Незапруженные участки реки настолько мелкие, что бобр не может свободно плавать. В сочетании с подвижностью поселений это приводит к увеличению количества плотин по мере увеличения продолжительности обитания бобров (рис. 2.5.1). В 1953 г. в бассейне Таденки было всего 3 плотины (Летопись природы, 1953), а в 1984 г. было обнаружено уже 146 плотин разного состояния, от новых до заброшенных. Средняя длина этих плотин составила 10.57 ± 0.91 м, самая маленькая плотина была длиной 0.75 м., самая большая – 50 м (Сергеева и др., 1984).

Постепенно в бассейне Таденки накопилось большое количество «памятников» деятельности бобров разных поселений и за разное время. В конце 2009 г. нами было обнаружено 179 плотин разной степени сохранности, от старых валов давно разрушенных плотин, до недавно сооруженных (рис. 2.5.1). Из них в русле Таденки – 87 плотин, Ниговце – 41 плотина, Соколовом ручье – 22 плотины, Жидовине – 29 плотин. Из общего количества найденных плотин 100 удалось измерить. Средняя длина плотины составила 26.0 ± 2.8 м, минимальная – 1 м, максимальная – 103 м. В среднем на 1 км течения на Таденке насчитывали 10 плотин разной степени сохранности, на Ниговце – 22 плотины, на Соколовом ручье – 14 плотин.

Часть плотин разрушается быстро и бесследно, другая часть остается в виде валов в пойме. В бассейне Таденки большинство плотин имеют следы многократных

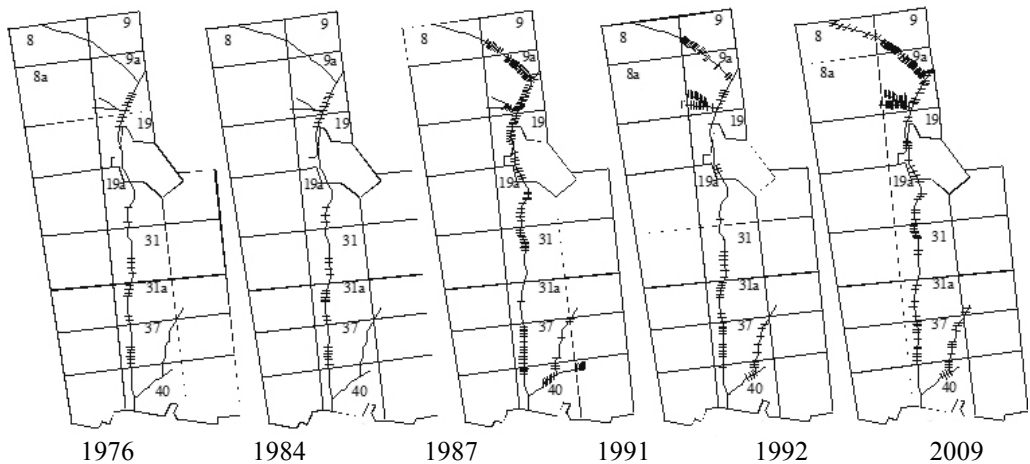


Рис. 2.5.1. Размещение бобровых плотин в заповедной части водосборного бассейна р. Таденки. 1976 и 1980 гг. – по: Летописям природы; 1984 г – по: Сергеева и др., 1984; 2005 – по: Мамонтов, 2005; 2007–2009 гг. – наши данные (зафиксированы все плотины, различные визуально: от действующих до остатков старых разрушенных плотин). 8–40 – номера кварталов заповедника.

разновозрастных подновлений, т.е. после возведения плотины несколько лет эксплуатировалась, затем бобры уходили и на несколько лет забрасывали плотину. Использование валов от старых плотин позволяет бобрам при повторном заселении участка быстро и с минимальными затратами восстановить длинные плотины (рис. 2.5.2).

Плотины расположены на расстоянии 10–50 м одна от другой, и они в большинстве своем высокие. Размеры образовавшихся прудов относительно небольшие. Пруды чаще всего неправильной формы: их длина меньше ширины, т.е. они вытянуты не по длине водотока, а поперек поймы. В результате создается четко выраженный ступенчатый профиль водотока.

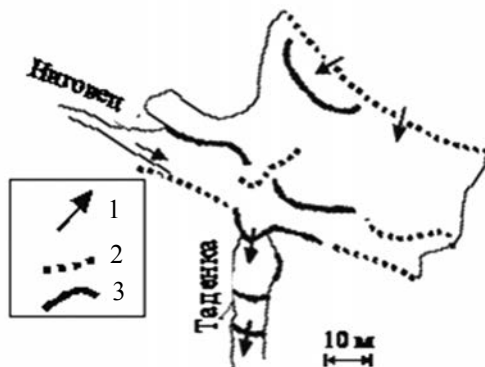


Рис. 2.5.2. Использование валов старых плотин помогает бобрам быстро создать новые обширные пруды. Пример в месте слияния р. Таденки и ручья Ниговец. 1 – направление течения, 2 – валы старых плотин, 3 – отремонтированные участки и новые плотины.

2.6. Особенности кормодобывания

В питании бобров Приокско-Тerrasного заповедника отмечается намного больший удельный вес древесных кормов и значительно меньшая роль водных растений, чем в других бобровых популяциях. Эта закономерность объясняется слабым развитием водной растительности в реках заповедника (Заблоцкая, 1979). Кормовая база бобров на р. Таденке изначально была небогатой. Поэтому в первые годы после выпуска проводились посадки черенков ив и тополей, выкладывались молодые осины для подкормки бобров. Так в 1950–1952 гг. было высажено 5000 черенков ивы. В 1953 г. проведены посадки бальзамического тополя, в 1954 г. высажено 350 ивовых кольев, 250 отпрысков осины и 1330 черенков тополя. В 1958 и 1961 гг. проведены последние посадки черенков ивы в бобровых поселениях. Однако все проведенные биотехнические мероприятия не смогли как-то заметно улучшить кормовую базу. Уже через 4 года после выпуска бобры использовали всю легкодоступную осину и начали кормиться березой. С 1989 г. отмечены первые дальние наземные переходы бобров для заготовки древесных кормов. С 1991 г. наземные переходы бобров увеличились до 50–100 м. В 1962–1963 гг. бобры начали активно строить высокие плотины, создавать обширные пруды, но корма быстро истощались, и с 1970 г. происходит увеличение размеров занятых участков, продолжается активное строительство плотин, увеличивается захламленность берегов.

В русле Таденки отсутствуют кубышка, кувшинка, рогоз, составляющие значительную часть рациона бобров как в летнее, так и в зимнее время. Заросли рогоза имеются только в пруду 40-го квартала и в низовье реки (поселения № 7 и 8), а заросли тростника – в верховье и низовье реки (поселения № 1 и 8) и в среднем течении Ниговца (поселения № 10 и 11).

Обширные заросли ивовых кустарников есть только в поселениях № 5 и 8. В первом случае – это заросли на левом берегу реки на участке с многочисленными родниками, а во втором случае – в пойменном болотце, прорезанном многочисленными руслами. Во всех остальных поселениях бобры не имеют достаточного количества древесных кормов в прибрежной полосе и вынуждены совершать дальние наземные переходы для их заготовки (табл. 2.4.1). В 2009 г. средняя длина бобровых троп составила 39.6 ± 23.9 м (\pm SD, $n=28$). 25% троп были длиннее 49 м, а две самых длинных были протяженностью 100 и 109 м. Бобры, удаляясь на столь большое расстояние, не только подгрызали и обгладывали деревья, но и уносили в водоем все ветви и стволы диаметром менее 15 см. На всем протяжении реки по обоим берегам встречаются многочисленные пни от давно сгрызенных бобрами деревьев. Ширина этой полосы со старыми погрызами составляет 40–50 м, поэтому для заготовки необходимого количества корма бобрам нужно пройти большее расстояние. Даже бобры поселения № 5, основу зимних кормов у которых составляет ива, вынуждены были ходить за ней по 2 тропам длиной 49 и 50 м. Но все же самые дальние тропы были проложены к осинам. Необходимо отметить, что длинных троп в одном поселении не бывает много. Обычно их не более 2–4.

В поселении № 9 бобры в зарослях тростника прокопали канал длиной 170 м. Этот канал расположен перпендикулярно руслу ручья. От канала бобры проложили еще и тропу длиной 23 м до крупных осиновых деревьев. Таким образом, перемещаясь по каналу и далее по тропе, бобры смогли удалиться от русла примерно на 200 м. Это – самый дальний выход на заготовку кормов. Несмотря на такие дальние переходы, бобры все же смогли создать зимние запасы корма. Из 11 поселений, обследованных осенью 2009 г., запасы были в 8, но размер запасов был относительно небольшой, от 1 до 10 м³.

2.7. Влияние хищников

Первое упоминание об обитании крупных хищников на территории заповедника (волчий вой в 14 квартале) приходится на 1946 г. Летом 1948 г. в лесах заповедника держалось 2 волчьих (*Canis lupus L.*) выводка, и с этого же года начали проводить отстрел волков. В результате с начала 1960-х гг. стали отмечать лишь единичные заходы волков в заповедник, которые с интервалами в несколько лет происходят до настоящего времени. Последний раз следы крупного волка встречены в 2008 г.

На территории заповедника свежие следы рыси (*Lynx lynx L.*) впервые отмечены в 1954 г., а затем только в 2003 г. С 2006 г. по настоящее время следы рыси отмечают ежегодно. Предположительно в заповеднике обитают 2 особи.

С 1962 г. на территории заповедника стали появляться бродячие собаки (*C. familiaris*), заходящие в него из близлежащих селений. Несмотря на постоянную борьбу с ними, численность их не снижается. Так в 2008 г. в заповеднике было уничтожено 10 бродячих собак, и примерно такое же количество продолжает в нем обитать.

Неоднократно наблюдали преследование и нападение перечисленных видов хищников на косуль и пятнистых оленей, но только однажды отмечена успешная охота рыси на бобра (Альбов, Князьков, 2011). Не отмечены какие-либо антагонистические отношения между бобром и выдрой (*Lutra lutra L.*), периодически заходящей на Таденку, или между бобром и американской норкой, также обитающей на этой речке.

2.8. Изменения местообитаний

За десятилетия обитания бобры заметно преобразовали долину Таденки. По описаниям начала 1950-х гг. средняя глубина русла р. Таденки – 15–20 см, средняя ширина – 2–3 м. Дно русла большей частью каменистое, берега песчаные. Водная растительность почти отсутствует. Пойма довольно узкая, на значительной части русла вплотную к урезу воды подступают ельники (Заблоцкая, 1955). В 1958–1959 гг. река имела следующие характеристики: течение – 0.1–0.3 м/с, дно каменистое или илисто-песчаное, глубина везде меньше 1 м, а чаще меньше 0.5 м, ширина водного потока не превышает 2 м. Ольха, липа, осина, ель тянулись вдоль русла в виде низкорослой чаши, закрывая водное зеркало (сомкну-

тость крон – 0.8–1.0) (Перешкольник, Леонтьева, 1989). А.Г. Назаров с соавторами (1979), обследовавшие Таденку в 1969–1970 гг., пишут, что ширина этой реки – 4 м, а глубина – до 1 м.

Л.В. Заблочкая (1979) так резюмирует наблюдавшийся в те годы итог средообразующей деятельности бобра в ПТЗ: изменение гидрологического и температурного режимов рек и ручьев, осветление речных долин в результате усыхания древостоя на затопленных участках и вырубki бобрами осинников, накопление аллювия и органических веществ в мелководных бобровых прудах, развитие луговой растительности на месте уничтоженного леса и водной растительности в прудах, изменение контуров коренных берегов, создание микрорельефа на выровненной поверхности пойм лесных рек, захламление рек выпавшим древостоем и остатками бобровых рубок. Все это привело к преобразованию общего облика речных долин заповедника.

По нашим наблюдениям 2007–2009 гг. в пойме Таденки почти на всем ее протяжении встречаются редкие, в большинстве своем молодые или средневозрастные черноольшаники с полнотой 0.1–0.4. Другие типы леса в пойме представлены лишь отдельными фрагментами. Пойма открытая, хорошо освещаемая. Черноольшаники редкие, сомкнутость крон небольшая, образование коблов только началось, они еще совсем небольшие. Нельзя утверждать, что современная пойма сильно захламлена выпавшими от подтопления деревьями. Скорее наоборот, участки засохшего леса встречались только дважды. Видимо, все погибшие от затопления древостой уже давно выпали, и прошел процесс их фрагментации. Увеличение площадей с участием черной ольхи в древостое хорошо видно и при сравнении материалов лесоустройства 1981 и 1999 гг. (Атлас..., 2005; рис. 2.8.1).



Рис. 2.8.1. Участие черной ольхи на территории Приокско-Террасного заповедника. А – по данным лесной таксации 1981 г., Б – по данным лесной таксации 1999 г. (наличие черной ольхи в древостое показано темно-серым цветом).

2.9. Сравнительный анализ динамики численности бобра (*Castor fiber* L.) на территории модельных заповедников России и Белоруссии с помощью классических моделей популяционной динамики

Для понимания особенности динамики численности бобра на территории ПТЗ мы проводили сравнительный анализ для других заповедников, по которым имеются опубликованные данные по многолетней динамике численности. Такие данные есть по заповедникам Окскому, Лапландскому (Россия) и Березинскому (Белоруссия) (Жарков, 1969; Катаев, Брагин, 1986; Ставровский, 1986).

Окский заповедник основан в 1935 г. Он расположен в юго-восточной части Мещерской низменности, по левому берегу р. Пры. Площадь заповедника – 55 728 га. В заповеднике расположено 10 крупных внепойменных озер, не связанных друг с другом, но сообщающихся весной с реками Ока и Пра через болота и протоки. В трех озерах 1937–1940 гг. были выпущены бобры. Пойма Оки покрыта сетью многочисленных водоемов, богатых водной растительностью, лесные насаждения представлены отдельными куртинами дубрав и березняков, а по берегам водоемов – обширными зарослями ивняков (Заповедники и национальные парки..., 1998).

Березинский биосферный заповедник основан в 1925 г. Он находится в северной части Белоруссии на границе Витебской и Минской областей. В настоящее время площадь его составляет 85 200 га. Более 60% территории заповедника занято болотами. Согласно ботанико-географическому районированию Беларуси, заповедник относится к подзоне дубово-темнохвойных (широколиственно-еловых) лесов. Более половины лесов заповедника представлено южно-таежными сосново-еловыми лесами. Вдоль р. Березина встречаются также участки широколиственных лесов из дуба, ясеня, ели; сложные ясенево-еловые леса с елью, дубом, кленом, липой, ольхой черной сосредоточены по правобережью Березины у впадения ее в озеро Палик. Гидрографическая сеть заповедника хорошо развита и представлена 69 реками (Заповедники и национальные парки..., 1998).

Лапландский заповедник расположен в центральной части Мурманской области. Площадь заповедника 276 435 га. Леса заповедника образованы в основном тремя древесными породами – сосной Фриза, елью сибирской и березой пяти видов: бородавчатой, субарктической, извилистой, карликовой. К ним в незначительном количестве добавляются рябина, серая ольха, козья и двуцветная ивы, а местами, небольшими группами, осина. В заповеднике имеется восемь озерно-речных систем, несколько рек от истока до устья протекают по заповеднику (Заповедники и национальные парки..., 1998). Реинтродукция бобров в заповеднике началась в 1934 г. (Катаев, Брагин, 1986).

Оценка параметров динамики численности бобра в четырех заповедниках с помощью классических моделей представлена в таблице 2.9.1 (описание моделей и их параметров см. раздел 2.1).

Параметр M^{**} по модели Рикера, определяющий максимальную численность особей в данной популяции, указывает на то, что существует значительное разли-

Таблица 2.9.1. Оценки параметров классических моделей популяционной динамики локальных популяций речного бобра

Локальная популяция бобров	Средн. численность	Численность в последн. учетный год	Макс. численность	Модель Мальтуса				Модель Бивертон-Хольта			Модель Рикера		
				1		2		K^*	r_2	c	r_2	M^{**}	K^*
				r_0	r_1	m	K^*						
ОЗ	309	428	586	1.00	0.90	38	377	1.27	408	0.0007	1.25	856	409
ПТЗ	32	35	54	1.00	0.89	4.3	40	1.33	41.8	0.008	1.3	74	41.9
БЗ	489	480	798	1.00	0.90	57.6	560	1.29	594.2	0.0005	1.26	1170	597
ЛЗ	52	15	132	0.96	0.88	6.6	53.7	1.23	75.5	0.003	1.21	175	76.6

K^* – равновесная численность; M^{**} – максимально возможная численность в рамках модели, r_0 – параметр, характеризующий процесс годового воспроизводства; m – интенсивность условного годового иммиграционного потока; r_1 – параметр, характеризующий процесс годового воспроизводства; r_2 – интенсивность годового годового иммиграционного потока; c – интенсивность конкурентных взаимоотношений в популяции; r_2 , r_3 – репродуктивный потенциал популяции (средняя плодовитость в расчете на одну особь, ОЗ – Окский заповедник, ПТЗ – Приокско-Террасный заповедник, БЗ – Березинский заповедник, ЛЗ – Лапландский заповедник).

чие экологической емкости местообитаний сравниваемых популяций (ОЗ – 856, ПТЗ – 74, БЗ – 1170 и ЛЗ – 175.1 особей), что объясняется различием как в площади, так и в экологических условиях обитания бобра в исследуемых заповедниках.

Из таблицы следует, что параметр годового воспроизводства r_0 по модели Мальтуса равен 1 для всех популяций, кроме Лапландской, для которой этот показатель меньше 1.

Для Приокско-Террасного, Березинского и Лапландского заповедников численности животных за последние учетные годы ниже равновесных значений численности по всем моделям (параметр K^*), таким образом, при благоприятных условиях возможно увеличение численности бобров в этих заповедниках. Численность бобров Окского заповедника за последние годы превышает модельные равновесные значения, поэтому увеличение популяции при сохранении существующих условий маловероятно.

Показатель интенсивности конкурентных взаимоотношений в популяции бобров Приокско-Террасного (0.008) и Лапландского (0.003) заповедников значительно выше, чем для Окского (0.0007) и Березинского (0.0005). По-видимому, относительно высокие показатели внутривидовой конкуренции в Приокско-Террасном и Лапландском заповедниках связаны с недостаточностью кормовой базы бобров в этих заповедниках. Хотя этот вывод вызывает некоторое сомнение и требует дальнейших специальных исследований.

Максимальный показатель годового воспроизводства r_2 среди четырех популяций у бобров Приокско-Террасного заповедника (1.33), минимальный – у лапландской популяции (1.23). Высокие показатели воспроизводства бобра в ПТЗ можно объяснить тем, что в остальных заповедниках бобровые популяции уже прошли свой пик численности: в Березинском заповеднике – в 1940 г., в Лапландском – в 1947 г., в Окском – в 1971 г., и в дальнейшем наблюдалась стабилизация и снижение численности бобра. В Приокско-Террасном заповеднике период роста численности растянулся на 60 лет. Осваивая реки и создавая благодаря своей строительной деятельности все новые местообитания, бобры постепенно увеличивали экологическую емкость территории и вместе с этим потенциал для роста популяции.

Наименьшие показатели репродуктивного потенциала лапландской популяции объясняются ее положением на северной границе ареала, крайне медленным восстановлением древесных кормов и бедностью травянистых кормов в руслах северных рек (Катаев, Брагин, 1986).

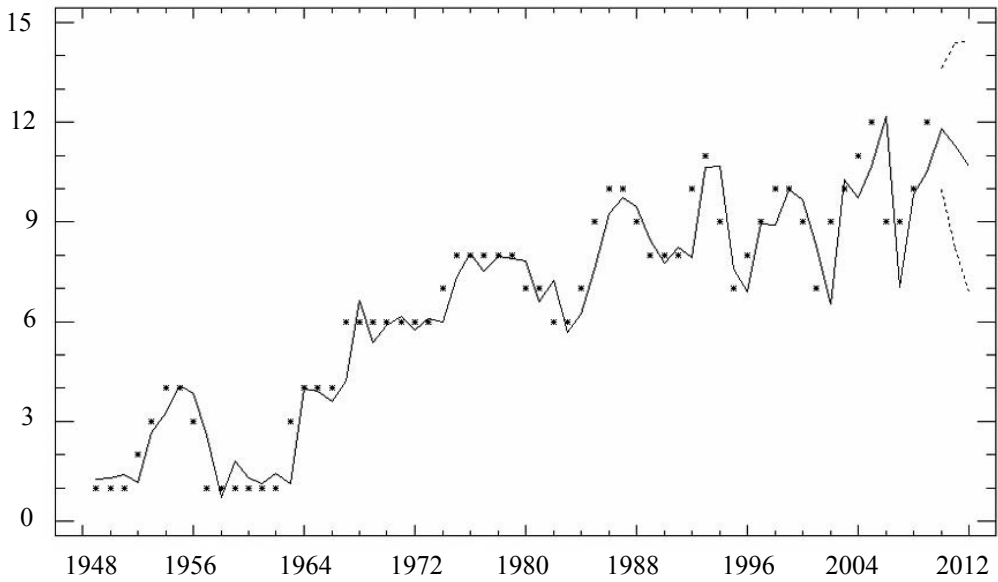
Таким образом, проведенный нами сравнительный анализ динамики численности бобров с помощью классических моделей показывает, что при благоприятных условиях возможно некоторое увеличение численности бобров в ПТЗ. Относительно высокие показатели годового воспроизводства в заповеднике объясняются эффективным освоением р. Таденки, и постепенным увеличением экологической емкости бассейна реки. Хотя, в целом эти результаты корректно отражают особенности обитания бобра на территории ПТЗ, тем не менее, высокий показатель внутривидовой конкуренции по сравнению с другими заповедниками не имеет биологического объяснения и требует дополнительных исследований.

2.10. Анализ динамики численности бобра на территории ПТЗ с использованием метода временных рядов

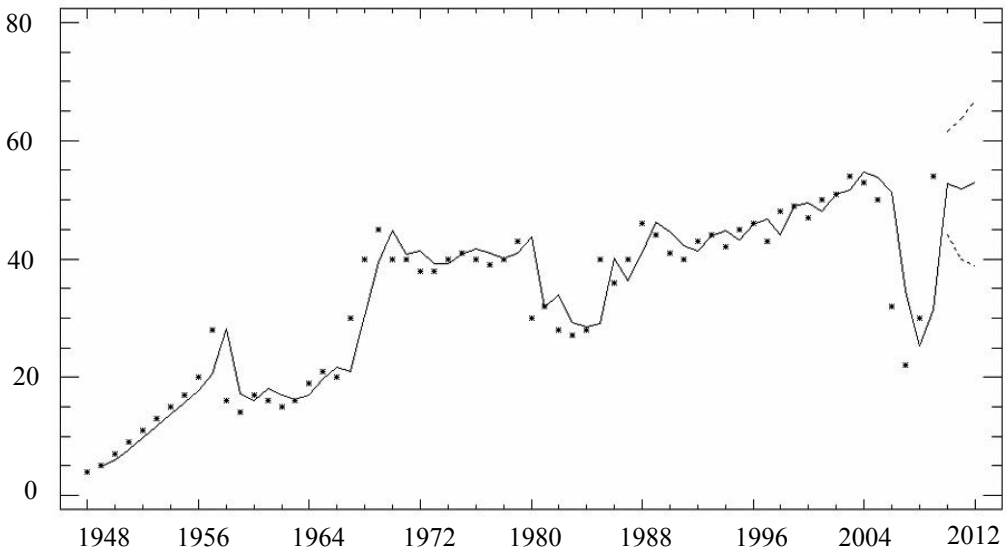
Один из важных вопросов, которые возникают при анализе данных временных рядов: является ли последовательность числовых данных временного ряда случайной? Гипотеза о случайном характере изменений во времени числа бобровых поселений в бассейне р. Таденки и численности бобров в заповеднике была проверена с помощью медианного критерия. В нем определяется число наблюдений ряда, которые выше и ниже медианы, и сравнивается с ожидаемым значением, вычисленным для случайно распределенной величины. Так как в данном случае фактическое число наблюдений статистически достоверно отличалось от ожидаемого (для поселения бобров – $P=6.4 \cdot 10^{-11}$, для численности бобра по заповеднику – $P=9.4 \cdot 10^{-10}$), то гипотеза о случайном распределении во времени данных по бобровым поселениям и численности бобров не подтвердилась. О неслучайном характере временной динамики данных свидетельствуют также результаты анализа автокорреляционных функций. Оценки показали, что существует значимая зависимость между количеством бобровых поселений на р. Таденке в соседние моменты времени длительностью до 5 лет. Например, коэффициенты автокорреляции для лагов 1–5 равны 0.9, 0.78, 0.71, 0.67 и 0.65 соответственно. Достаточно высокие оценки автокорреляции первых четырех порядков также выявлены для численности животных по заповеднику (0.89, 0.77, 0.68, 0.60). Постепенное уменьшение коэффициентов автокорреляции от первого порядка до 4 и 5 для двух анализируемых рядов соответственно позволяет говорить о наличии временного тренда для обеих выборок. Дополнительный анализ временных рядов с использованием частных коэффициентов автокорреляции показал, что для адекватного описания динамики изучаемых показателей могут быть использованы авторегрессионные модели первого порядка. Для обеих выборок статистически достоверными (доверительная вероятность 0.95) оказались коэффициенты частной автокорреляции первого порядка – 0.95 (бобровые поселения) и 0.89 (численность бобров в заповеднике).

Для выявления возможной периодичности в характере изменения данных во времени был проведен спектральный анализ с помощью Фурье преобразования временного ряда. Поведение периодограммы с максимальным значением ординаты на частоте 1/62 года и затем резким снижением значений ординат на последующих частотах позволяет утверждать, что во временной динамике числа бобровых поселений на р. Таденке и бобровой популяции в заповеднике отсутствует циклическая составляющая. Не вызывает сомнения, что значительные коэффициенты по частоте 1/62 связаны с высокими значениями частных коэффициентов автокорреляции первого порядка.

Анализ взаимного влияния числа бобровых поселений в бассейне р. Таденки на численность популяции бобра в заповеднике во времени был реализован с использованием коэффициентов кросс-корреляции. В качестве ведущего фактора выбраны данные по числу бобровых поселений. Анализ показал, что существует положительная высокая кросс-корреляция между количеством бобровых поселений в бассейне р. Таденки и численностью бобров в заповеднике. Эти показатели гово-



а



б

Рис. 2.10.1. Динамика количества бобровых поселений на р. Таденке (а) и численности бобров в заповеднике (б) (по оси X – годы мониторинга, по оси Y – а) количество поселений; б) количество бобров (шт.); * – фактические данные и отсутствующие значения, которые определялись с помощью специального алгоритма сглаживания (см. раздел методики); линия – комплексная модель авторегрессии-скользящего среднего: а) ARMA(1,3), б) ARMA(1,2); пунктирные линии – 95% доверительная трубка).

рят о том, что значения численности бобров в заповеднике могут быть использованы для построения прогнозов по количеству поселений в бассейне р. Таденки на период не более 9 лет. В то же время численность бобров в заповеднике положительно связана с количеством бобровых поселений Таденки тремя годами ранее.

С целью выбора адекватной модели, описывающей динамику бобровых поселений и динамику численности бобров в заповеднике, анализировались пять классов моделей с различными параметрами. После анализа этих моделей с использованием метода наименьших квадратов была выбрана комплексная модель авторегрессии (AR) и скользящего-среднего (MA). Графики комплексной модели авторегрессии-скользящего среднего (ARMA) представлены на рисунке 2.10.1.

Анализ остатков на основе коэффициентов автокорреляции показывает, что ошибки, т.е. разность фактических и модельных данных можно рассматривать как гауссовский белый шум. На рисунке 2.10.2 представлены коэффициенты автокорреляции остатков для двух временных рядов. Из рисунка видно, что все коэффициенты автокорреляции остатков остаются в доверительной трубке, т.е. случайная составляющая является белым шумом. Коэффициенты автокорреляции остатков в обоих случаях для выбранных моделей достоверно не отличаются от нуля, что подтверждает пригодность данной модели для описания исследуемых временных рядов.

В обоих случаях прогноз был составлен на пятилетний период с 2010 по 2014 г. Согласно ARMA-модели предполагается дальнейшее уменьшение числа бобровых поселений на р. Таденке до 11.2 в 2011 г., и затем медленное снижение до 10.6 поселений в 2014 г. Хотя такой прогноз может быть не реализован из-за широкого доверительного интервала, который предполагает возможность либо увеличения числа поселений до 14.6, либо снижения их числа до 6 к концу прогнозного периода. Широкий доверительный интервал означает, что случайная составляющая временной динамики имеет существенное влияние на количества бобровых поселений (табл. 2.10.1).

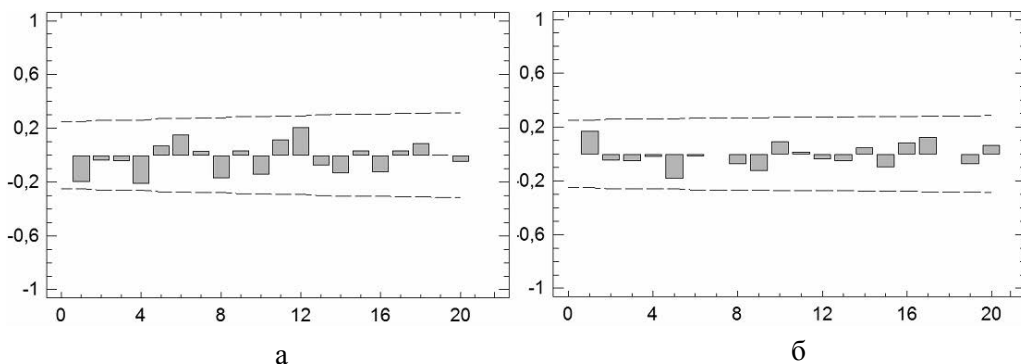


Рис. 2.10.2. Остатки автокорреляционных функций временных рядов (по оси X – порядок автокорреляции, по оси Y – значения коэффициентов автокорреляции, а – остатки для временного ряда поселений в бассейне р. Таденки, б – остатки для количества бобров в заповеднике).

Таблица 2.10.1. Прогнозные значения количества поселений в бассейне р. Таденки в период 2010–2014 гг.

Годы прогноза	Количество поселений	95% нижняя граница	95% верхняя граница
2010	11.7	9.95	13.6
2011	11.2	8.18	14.3
2012	10.6	6.9	14.4
2013	10.5	6.4	14.5
2014	10.3	6.0	14.6

Таблица 2.10.2. Прогнозные значения численности бобров в заповеднике в период 2010–2014 гг.

Годы прогноза	Количество поселений	95% нижняя граница	95% верхняя граница
2010	52.8	44.1	61.5
2011	51.9	40	63.8
2012	52.8	38.9	66.9
2013	53.72	37.9	69.6
2014	54.6	37.1	72.1

Прогнозные оценки численности бобров в заповеднике на основе ARMA-модели представлены в таблице 2.10.2. Они указывают на то, что, несмотря на уменьшение числа поселений бобров в бассейне р. Таденки, ожидается незначительное увеличение численности бобров по заповеднику в целом. Модель для динамики численности бобров в заповеднике демонстрирует незначительное увеличение численности популяции на весь прогнозный период до 54.6 особей в 2014 г.

2.11. Анализ результатов моделирования с помощью классических моделей и временных рядов популяционной динамики

В развитии любой бобровой популяции четко выделяются три периода: а) формирование популяции (невысокий прирост, иногда непродолжителен), б) бурный рост популяции, в) стабилизация прироста и его снижение (Жарков, 1968). Через 20–25 лет после реинтродукции наблюдается значительное снижение численности и плотности населения (Hartman, 1994, 2003), численность стабилизируется на уровне 17–23% от максимальной (Дворникова, 1987; Busher, 2001). При выпуске малых групп бобров период нарастания численности до максимальных значений может растянуться до 40 лет (Zurowski, Kasperzyk, 1988; Кораблев, 2005). Если рассматривать динамику количества поселений в бассейне Таденки, то в этом случае период роста был длинным и растянулся до начала 2000-х гг., примерно на 50 лет. Такой длительный период нарастания количества поселений заметно отличает бобров Таденки от

описанного ранее эруптивного типа динамики численности (Дворникова, 1987; Hartman, 1994, 2003; Busher, 2001).

Мнения о событиях, которые разворачиваются после того, когда пройден первый пик численности, противоречивы. М. Новак считает, что нет доказательств цикличности бобровых популяций. Изменения численности происходят только через изменение количества бобров в поселении, тогда как количество поселений в развитых популяциях относительно стабильно (Novak, 1987). Однако немногочисленные примеры долговременных прямых наблюдений показывают иную картину. Например, на р. Саджхен-Крик (Калифорния, США) бобры были выпущены в 1945 г. За 54 года наблюдений отмечено 2 пика высокой численности: первый был в 1959–1963 гг. – до 18–22 бобров, второй – в 1979 г. – 23 бобра. Спады численности до 1 жилого поселения отмечены в 1969 и 1999 гг. В другой популяции на полуострове Прескотт (Массачусетс, США) бобры были выпущены в 1952 г., и за 47 лет наблюдений отмечался только один подъем численности. В 1975–1983 гг. численность флуктуировала на высоком уровне – 44 поселения и более. Затем последовал спад до 12 поселений в 1988 г., и с 1988 по 1996 г. численность была стабильно низкой – 10–15 поселений. К 1999 г. вновь наметился подъем численности до 18 поселений (Busher, 2001).

В национальном парке Аллегейни (США) в 1937 г. была реинтродуцирована пара бобров, а спустя год в парке уже было 2 семьи. К 1950-м гг. бобры заселили все пригодные местообитания. В 1973 г. парк населяли уже 37 бобровых семей, которые наносили заметный ущерб лесонасаждениям. В этот же год 93 бобра были отловлены и осталось только 14 семей. Однако после этого популяция ежегодно увеличивалась на 3–4 поселения и к середине 1980-х гг. достигла численности в 60 семей. С тех пор численность флуктурует на уровне 40–60 поселений (Müller-Schwarze, Sun, 2003). В Воронежском заповеднике после подъема и спада численность стабилизировалась в диапазоне 76–96 поселений. За 40 лет наблюдали изменения количества поселений с периодом около 10 лет, но их никогда не было меньше 76 и больше 96 (Николаев, 1997). На р. Большой Шежим (Печоро-Илычский заповедник) бобры были интродуцированы в 1938 г. В 1939 г. там было 3 поселения. До 1943 г. численность увеличивалась медленно, затем последовал период быстрого роста, завершившийся пиком в 53 поселения в 1949 г. (Теплов, 1960). Затем численность снизилась, и в 1980–1985 гг. на этой реке было 24 поселения (Бобрецов и др., 2004). В Лапландском заповеднике, на северной границе ареала, бобры были интродуцированы в 1934 г. Численность их увеличивалась и достигла максимума в 132 бобра в 1947 г. Затем в течение 20 лет она флуктуировала на уровне 50–87 особей. Но после 1970 г. началось снижение численности (Катаев, Брагин, 1986), и сегодня численность лапландских бобров стабильно низкая, всего 15–19 особей. Лимитирующим фактором для бобров на севере стала медленная скорость восстановления древесно-кустарниковых кормов (Катаев, 2011).

Сравнение приведенных выше примеров и 60-летний ряд наблюдений по количеству поселений в бассейне Таденки приводит к закономерному вопросу: почему в Таденке до сих пор не сокращается количество поселений, если во многих других популяциях это уже произошло, и за меньший период времени?

Моделирование динамики численности экосистемного инженера (средообразователя) в зависимости от состояния преобразованных им местообитаний показало, что динамика численности бобров больше соответствует т. н. «кооперативной модели», в которой преобразование среды происходит одновременно несколькими особями одного вида. В этом случае медленная скорость восстановления местообитаний будет определять долговременную динамику численности бобров. Согласно этой модели большую часть времени популяция средообразователя должна находиться на уровне стабильно низкой численности, периодически прерываемом небольшими и кратковременными подъемами численности (Gurney, Lawton, 1996). Однако это моделирование выполнено в условиях острого недостатка данных по некоторым базовым параметрам моделей, так что сами авторы называли его «минималистской карикатурой». Необходимо отметить, что такого рода динамика численности бобров возможна, только если в результате их деятельности формируются преимущественно отрицательные взаимосвязи между населением бобров и преобразованными местообитаниями. Достаточно длительный, более чем 60-летний ряд наблюдений за бобрами в Приокско-Террасном заповеднике, по-видимому, не соответствует и модели Гурней и Лоутона (Gurney, Lawton, 1996). По всей вероятности, в случае с бобрами на Таденке, подтверждается предположение Хастингса и др. (Hastings et al., 2007) о том, что если изменения среды не имеют преимущественно негативного характера, а средообразователь может сделать субоптимальные местообитания более благоприятными для своего обитания, то повторное заселение может проходить с большей скоростью, чем первичное, и общая картина преобразования местообитаний будет все более сложной.

Специфику динамики численности бобров в бассейне Таденки можно объяснить следующими причинами. Изначально условия в бассейне Таденки были мало подходящими для бобров: мелкая маловодная река с малым количеством быстро истощившихся кормов. Следовательно, быстрый рост численности в таких условиях был невозможен.

Первый из лимитирующих факторов, с которым сталкивались бобры в бассейне Таденки – маловодность реки. Накопление результатов (последствий) строительной деятельности бобров постепенно привело к увеличению емкости местообитаний. Имеющиеся на каждом километре русла остатки валов плотин позволяют бобрам успешно накапливать необходимое количество воды. Очевидно, что чем старше становилась популяция, тем больше остатков плотин накапливалось в пойме, и тем больше бобры получали новых разнообразных вариантов освоения уже, казалось бы, полностью освоенной реки.

Отсутствие крупных хищников позволило бобрам использовать удаленные ресурсы кормов.

Отмечены факты гибели бобров от самых разнообразных наземных хищников, но и в Старом и в Новом Свете главный враг бобра – волк (Дьяков, 1975; Novak, 1987). Отсутствие крупных хищников в ПТЗ хорошо заметно по протяженности бобровых троп, средняя длина которых составила 39.6 ± 23.9 м. Для сравнения, в неэксплуатируемой «климаксной» популяции в национальном парке Аллегейни

(США) средняя длина бобровых троп составила 31.5 м ($n=18$) (Müller-Schwarze, Schulte, 1999). В Центральном-Лесном заповеднике, в бассейне малой реки Тюдьмы, где бобры обитают при постоянном прессинге крупных хищников, бобровые тропы в 3 раза короче, в среднем – 11 ± 5.4 м ($\pm SD$, $n=31$), а самая длинная тропа – всего 28 м (Завьялов, Желтухин, Кораблев, 2011). Ранее Л.М. Баскин и Н.С. Новоселова (2008) показали, что на территориях с высокой плотностью населения волка 99% бобровых погрызов обнаружены не далее 20 м от кромки воды. При сравнительных исследованиях в Германии (хищники отсутствуют) 99% бобровых погрызов расположены не далее 45 м от воды, а 90% погрызов – не далее 26 м (Баскин, Новоселова, 2008).

П.И. Данилов с соавторами (2007), анализируя влияние крупных хищников на динамику бобровых популяций, пришли к выводу, что даже все хищники, вместе взятые, не могут регулировать численность бобров. Возможно, это так и есть в масштабе обширных территорий, но в водосборных бассейнах малых рек регулирующая роль хищников может быть более заметной. Результаты полевых экспериментов показывают, что расстояние, на котором канадский бобр может обнаружить хищника, в среднем – 15.64 ± 6.97 м (от 8.67 до 22.31 м) (Basey, Jenkins, 1995). Следовательно, бобры, отошедшие на 40–50 м от воды, рискуют вообще не обнаружить хищника, оказавшегося между ними и берегом пруда (реки), а у хищника в такой ситуации есть возможность блокировать возвращение бобра к воде. Шансы бобра на спасение в этой ситуации близки к нулю. Хищники, регулярно патрулирующие берега малых рек, сокращают ширину зоны кормодобывания у бобров, изымают удалившихся от воды бобров и могут воздействовать не столько на численность бобров, сколько на доступность кормов, от чего, в свою очередь, может зависеть продолжительность существования поселений. Бобровая популяция р. Таденки развивалась без регулирующего действия хищников, в результате чего бобры могли активно кормиться на значительном удалении от воды. Появление крупных хищников в ПТЗ могло бы существенно изменить состояние местной бобровой популяции.

Очевидно также, что какой бы интенсивной не была средообразующая деятельность, увеличение количества поселений в бассейне Таденки не может продолжаться бесконечно, и динамика численности показывает, что местная бобровая популяция приблизилась к уровню полного насыщения имеющейся емкости среды. Количество поселений в бассейне Таденки стабилизировалось в диапазоне 9–12, а в численности бобров заповедника наметился спад. Из 11 поселений, «мощность» которых мы смогли определить осенью 2009 г., 4 (40%) крупные. Большая доля крупных поселений характерна для периферии гидрологической сети (Николаев, 1984; Ulevicius, 1997; Николаев, 2006; Zavyalov, Letsko, 2009) и для популяций, достигших максимума емкости среды (Гревцев, 1990; Завьялов, Желтухин, Кораблев, 2011).

На наш взгляд, население бобров Таденки достигло климаксной стадии или очень близкой к ней. Мюллер-Шварце и Шульте (Müller-Schwarze, Schulte, 1999) привели основные характеристики «климаксной» неэксплуатируемой популяции бобров. Это – саморазвивающаяся популяция, в которой плотность населения со-

ответствует максимальной емкости угодий, а образования новых поселений уже не происходит; бобрами заселены все минимально пригодные местообитания; в родительских поселениях остается много половозрелых бобров, не участвующих в размножении, и не имеющих места для создания новых поселений; бобры активно используют в пищу малопривлекательные для них древесные породы и кормятся на большом удалении от воды. Как видно, бобры бассейна Таденки соответствуют всем критериям «климаксной» популяции, за исключением перехода на питание второстепенными кормами.

Прогноз модели, разработанной для анализа полученного временного ряда количества поселений, также предсказывает сокращение количества поселений в бассейне Таденки при одновременном небольшом увеличении общей численности бобров в ПТЗ.

Дальнейшее развитие бобровой популяции будет зависеть от сочетания регулирующих факторов. Из них можно выделить следующие, на наш взгляд, наиболее важные. Прежде всего, это – геоморфологические особенности местности, которые определяют предел насыщения ландшафта новыми структурами (Johnston, Naiman, 1990a). Затем, повторно заселяя ранее заброшенные участки, бобры «получают в наследство» не только остатки инфраструктуры (тропы, каналы, жилища, плотины), но и истощенные, лишь частично восстановленные корма, которые не являются предпочитаемыми по породе / размеру / удалению от воды. Прокладывая длинные тропы по берегам Таденки, бобры стремились использовать ранее недоступные ресурсы, поскольку частично восстановленных кормов у кромки воды явно недостаточно для существования поселений. Прямое измерение количества древесных кормов на впервые и повторно заселенных участках Новгородской области показало, что повторно заселенные местообитания имеют в 7.8 раза меньшее количество стволов и фитомассу древесных кормов, чем впервые заселенные (Завьялов, 2012). Именно поэтому бобры в первые годы обитания на Таденке предпочитали заселять новые местообитания. Двадцатилетние наблюдения в Адирондаке (США) также показали статистически значимое снижение предпочтения восстановленных участков, что прямо указывает на снижение качества таких местообитаний (Wright et al., 2004). Многолетние наблюдения за канадскими бобрами и их местообитаниями на юге Финляндии показали, что по берегам всех заброшенных прудов доминируют лиственные породы деревьев, потенциально благоприятные для повторного заселения бобров. Однако повторное заселение восстановленных местообитаний происходило в среднем через 9 лет, а период обитания был довольно коротким – в среднем 2.6 года, что объясняется бедностью кормов (Huvönen, Nummi, 2008).

Образование черноольшаников на месте бывших бобровых поселений – вот еще один фактор, который в будущем может привести к сокращению количества поселений в бассейне Таденки. Развитие черноольшаников на брошенных бобровых прудах отмечено и ранее в заповедниках «Брянский лес» (Евстигнев, Беляков, 1997), Воронежский (Николаев, 1997), Дарвинский (Завьялов и др., 2005). В условиях заповедника «Брянский лес» примерно к 30–40 годам после заселения бобров ведущая роль в организации растительных сообществ пол-

ностью переходит к черной ольхе, которая формирует верхний полог и сдерживает развитие популяций древесных растений и лугово-опушечных трав в нижнем ярусе (Евстигнеев, Беляков, 1997). Следовательно, по мере старения черноольшаников в долине Таденки также следует ожидать сокращения количества доступных древесных кормов. Сокращение емкости угодий вследствие сокращения запасов древесных кормов уже известно на примере популяций бобров на севере (Тюрнин, 1983) и в Ильменском заповеднике (Дворникова, 1987). Даже в высокопродуктивных условиях Воронежского заповедника сукцессионные смены, приводящие к развитию черноольшаников, способствуют сокращению количества поселений (Николаев, 1997).

Представленная выше модель динамики количества поселений в бассейне Таденки и количества бобров в ПТЗ предсказывает значительную роль в динамике случайной составляющей. Какие же случайные (непериодические) факторы могут оказать заметное воздействие на население бобров Таденки и заповедника в целом? Такими факторами могут быть чрезвычайно сильный паводок, заметно превышающий среднемноголетние показатели, сильная засуха, обширный пожар и массовые ветровалы. Кратко остановимся на вероятностях и возможностях каждого из этих событий.

В результате разрушительного паводка может быть полностью обновлена пойма, созданы новые русла, разрушены многие, если не все, плотины. Вероятность возникновения такого паводка пока невозможно предсказать, из-за почти полного отсутствия данных по динамике уровня воды на таких малых водных объектах, как река Таденка. Однако примеры такого рода паводков имеются в литературе. Например, на одной из малых рек Канады с площадью водосборного бассейна 52 км² средний многолетний за 14 лет расход воды составлял 0.58 м³с⁻¹. Но дважды были особо сильные паводки, когда расход увеличился более, чем на порядок (6.1 и 7.42 м³с⁻¹), что приводило к разрушению всех бобровых плотин и изменению физических характеристик русла (Mitchell, Gunjak, 2007).

Сильная засуха может повлиять на размещение бобровых поселений. Известно, что засухи являются мощным отрицательным фактором и могут повлиять на несвоевременные переселения бобров, желудочно-кишечные заболевания молодняка, что в конечном итоге приводит к падению численности поголовья (Дьяков, 1975; Кудряшов, 1975).

Обширные пожары и массовые ветровалы – это два масштабных нарушения, которые могут заметно изменить условия обитания бобров. В частности, в результате восстановительных сукцессий, может увеличиться емкость угодий и запасы предпочитаемых древесных кормов (Fryxell, 1997; Завьялов, Желтухин, Кораблев, 2011). Однако вероятность возникновения таких масштабных нарушений невысока, поскольку в ПТЗ проводится активная борьба с любыми пожарами, а древостой в массе своей средневозрастные (Атлас..., 2005) и еще не доросли до состояния перестойных, когда вероятность возникновения ветровалов заметно возрастает (Скворцова и др., 1983).

2.12. Анализ динамики численности бобра на территории ПТЗ с использованием параметрической дискретной модели по времени

Для количественного анализа динамики численности, демографических параметров и использования доступных ресурсов местообитаний разработана дискретная (конечно-разностная) по времени модель (Петросян и др., 2012). При построении модели были использованы следующие допущения.

На изучаемом интервале времени общий ресурс $R(t)$ со временем t не изменяется, $R(t) = R = const$, т.е. общее количество местообитаний, благоприятных для использования бобрами, ограничено и характеризуется величиной R .

По аналогии с работой Райта с соавторами (Wright et al., 2004) полагали, что общий ресурс состоит из трех компонентов, $R^{(a)}$, $R^{(p)}$, $R^{(d)}$, причем для R выполняется условие:

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

где $R^{(a)}$, $R^{(p)}$ и $R^{(d)}$ – соответственно активный, потенциальный и деградированный ресурс. Активный ресурс доступен бобрам для потребления. Потенциальный – восстанавливается из деградированного и переходит в активный. Деградированный ресурс образуется и пополняется из активного ресурса, нарушенного бобрами в результате потребления, и переходит в потенциальный. На рис. 2.12.1 представлена схема потоковых связей между перечисленными ресурсами. В природе состояние этих ресурсов нередко отражается в смене состояний местообитаний бобра: насыщенности и доступности кормов, степени их изъятия бобрами, скоростью возобновления и пр.

Моделирование воспроизводства численности бобров $P(t)$ было основано на построении модели зависимости коэффициента прироста численности $F(x)$ от уровня $x = R^{(a)}(t)/P(t)$ активного ресурса, приходящегося на одного бобра. На эту зависимость накладывались естественные ограничения, согласно которым коэффициент прироста при $x \rightarrow \infty$ должен стремиться к конечному положительному значению, т.е. прирост ограничен и определяется максимальным значением воспроизводства для данного вида, а при $x \rightarrow 0$ должен стремиться к такому конечному значению, которое обеспечивает неотрицательность предельного значения коэффициента воспроизводства. Кроме того, для анализа предполагалось, что эта зависимость, как функция $R^{(a)}(t)/P(t)$ является ограниченной, непрерывной и монотонно растущей для всех значений $R^{(a)}(t)/P(t) \in [0, \infty)$.

Поскольку абсолютные значения ресурсов обычно получить трудно, то в предлагаемой модели использовались относительные ресурсы, исчисляемые в долях от общего ресурса. Последнее означает, что в этой модели $R = 1$.

С учетом этого, предположений и схемы потоков ресурсов была построена следующая параметрическая дискретная по времени модель, описывающая численность бобров и объемы ресурсов.

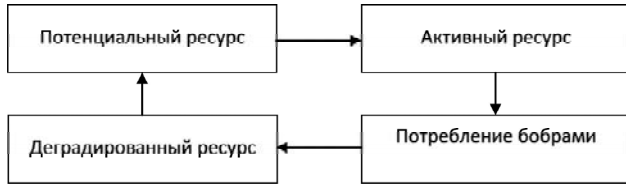


Рис. 2.12.1. Схема потоковых связей между ресурсами.

$$\begin{cases}
 P_{k+1} = P_k + F\left(\frac{R_k^{(a)}}{P_k}, q_1, q_2, q_3, q_4\right) P_k \\
 R_{k+1}^{(a)} = R_k^{(a)} - q_6 P_k + q_5 R_k^{(p)} \\
 R_{k+1}^{(p)} = R_k^{(p)} - q_5 R_k^{(p)} + q_7 R_k^{(d)} \\
 R_k^{(d)} = 1 - R_k^{(a)} - R_k^{(p)}
 \end{cases} \quad k = 1, 2, 3, \dots$$

$$F(x, q_1, q_2, q_3, q_4) = q_2 + (q_1 - q_2) \frac{x - q_3}{\sqrt{q_4^2 + (x - q_3)^2}}$$

$$P_k = P(t_k), R_k^{(a)} = R^{(a)}(t_k), R_k^{(p)} = R^{(p)}(t_k), R_k^{(d)} = R^{(d)}(t_k) \quad (1)$$

$$t_{k+1} = t_k + \Delta t, \quad k = 1, 2, 3, \dots; \quad \Delta t = 1$$

где P_k , $R_k^{(a)}$, $R_k^{(p)}$ и $R_k^{(d)}$ – соответственно численность бобров, активные, потенциальные и деградированные ресурсы в относительных единицах в момент времени t_k , $F(x, q_1, q_2, q_3, q_4)$ параметрическая модель коэффициента $F(x)$ прироста численности бобров в зависимости от уровня x активного ресурса, приходящегося

на одного бобра, а $F\left(\frac{R_k^{(a)}}{P_k}, q_1, q_2, q_3, q_4\right)$ значение коэффициента прироста численности бобров в момент t_k , вычисленное по его модели.

Параметрами модели (1) являются следующие значения:

P_1 , $R_1^{(a)}$ и $R_1^{(p)}$ – соответственно значения численности бобров, активного и потенциального ресурсов в начальный момент времени t_1 , т.е. значения $P_1 = P(t_1)$, $R_1^{(a)} = R^{(a)}(t_1)$, $R_1^{(p)} = R^{(p)}(t_1)$.

q_1 – предельное значение коэффициента прироста численности бобров при неограниченном увеличении уровня активного ресурса, приходящегося на одного бобра.

q_2 – значение коэффициента прироста численности бобров, когда уровень активного ресурса, приходящегося на одного бобра, совпадает с нормальным уровнем q_3 .

q_3 – уровень активного ресурса, приходящегося на одного бобра, необходимый для нормального существования популяции.

q_4 – параметр, определяющий крутизну функции $F(x, q_1, q_2, q_3, q_4)$ в точке перегиба (значение производной по x), которая достигается при $x = q_3$ (значение производной в этой точке равно $(q_1 - q_2)/q_4$).

q_5 – доля потенциального ресурса, который переходит за год в активное состояние.

q_6 – доля активного ресурса, потребляемого за год одним бобром, в результате чего осуществляется переход активного ресурса в деградированное состояние.

q_7 – доля деградированного ресурса, который переходит за год в потенциальное состояние.

Первое рекуррентное уравнение определяет численность животных P_{k+1} в момент времени t_{k+1} по численности в предыдущий момент времени t_k и его приросту, который зависит от численности P_k и коэффициента $F(x)$. Остальные рекуррентные уравнения относительно $R_{k+1}^{(a)}$, $R_{k+1}^{(p)}$ и $R_{k+1}^{(d)}$ определяют доли активного, потенциального и деградированного ресурса в момент времени t_{k+1} через значения $R_k^{(a)}$, $R_k^{(p)}$ в момент времени t_k и с учетом скоростей переходов ресурса из одного состояния в другое, определяемых параметрами q_5, q_6, q_7 .

Параметры модели кроме параметра q_4 по физическому смыслу могут принимать только положительные значения. Не нарушая общности, можно считать, что параметр q_4 в силу зависимости от него функции $F(x, q_1, q_2, q_3, q_4)$ имеет неотрицательное значение, где $x=R_k^{(a)}/P_k$. Но параметр q_4 не может быть равным 0. Действительно, согласно сделанным предположениям, функция $F(x, q_1, q_2, q_3, q_4)$ должна быть непрерывной для всех $x \in [0, \infty)$, а при $q_4 = 0$ эта функция терпит разрыв первого рода в точке $x = q_3$. Таким образом, можно считать, что все параметры, входящие в систему уравнений (1) имеют положительные значения. Кроме того, поскольку, в силу сделанных допущений, коэффициент прироста численности бобров $F(x, q_1, q_2, q_3, q_4)$ при $x = 0$ (в отсутствии активного ресурса) должен иметь неположительное значение, а коэффициент воспроизводства, равный $1 + F(x, q_1, q_2, q_3, q_4)$ – неотрицательное значение, то должны выполняться следующие условия, накладывающие ограничения на параметры системы уравнений (1):

$$q_2 \leq q_1 \frac{q_3}{q_3 + \sqrt{q_3^2 + q_4^2}} \leq q_2 + \frac{\sqrt{q_3^2 + q_4^2}}{q_3 + \sqrt{q_3^2 + q_4^2}} \quad (2)$$

Система уравнений (1) может иметь стационарные (независимые от времени) решения $P_c, R_c^{(a)}, R_c^{(p)}$ и $R_c^{(d)}$. Эти решения должны удовлетворять следующей системе уравнений

$$\begin{aligned} & \left[q_2 + (q_1 - q_2) \frac{R_c^{(a)} - q_3 P_c}{\sqrt{q_4^2 P_c^2 + (R_c^{(a)} - q_3 P_c)^2}} \right] P_c = 0 \\ & -q_6 P_c + q_5 R_c^{(p)} = 0 \\ & -q_5 R_c^{(p)} + q_7 R_c^{(d)} = 0 \\ & R_c^{(a)} + R_c^{(p)} + R_c^{(d)} - 1 = 0 \end{aligned} \quad (3)$$

Учитывая, что параметры $q_i \neq 0 (i = \overline{1,7})$ в силу их положительности, то из (3) следует, что система уравнений (1) заведомо имеет следующее стационарное решение:

$$P_c = 0, R_c^{(a)} = 1, R_c^{(p)} = 0, R_c^{(d)} = 0 \quad (4)$$

Можно показать, что кроме этого стационарного решения есть еще одно и только одно стационарное решение, если выполняется следующее условие:

$$\left(q_3 + \frac{q_6}{q_5} + \frac{q_6}{q_7} \right) \sqrt{q_1(q_1 - 2q_2)} - q_2q_4 > 0 \quad (5)$$

и это решение дается формулами

$$P_c = \frac{\sqrt{q_1(q_1 - 2q_2)}}{\left(q_3 + \frac{q_6}{q_5} + \frac{q_6}{q_7} \right) \sqrt{q_1(q_1 - 2q_2)} - q_2q_4} \quad (6)$$

$$R_c^{(a)} = 1 - \left(\frac{q_6}{q_5} + \frac{q_6}{q_7} \right) P_c, R_c^{(p)} = \frac{q_6}{q_5} P_c, R_c^{(d)} = \frac{q_6}{q_7} P_c$$

Если же условие (5) не выполняется, то система уравнений (1) имеет только одно стационарное решение, даваемое формулами (4). Следует отметить, что в формулах (5) и (6) стоящее под знаком корня выражение $q_1(q_1 - 2q_2)$ имеет положительное значение, поскольку $q_1 > 0$, а из первого неравенства в (2), следует, что $q_1(q_1 - 2q_2) > 0$.

Для проведения вычислительных экспериментов необходимо определить параметры модели, которые определялись на основе данных, представленных в работе (Завьялов и др., 2010). По этим данным методом наименьших квадратов (МНК) были получены оценки параметров модели (1). В данном случае МНК заключался в решении следующей задачи нелинейного программирования

$$\tilde{Q} = \mathop{Arg} \min_{Q \in S} \sum_{i=1}^N (\tilde{P}_i - P_i(Q))^2 \quad (7)$$

$$Q = (P_1 R_1^{(a)} R_1^{(p)} q_1 q_2 q_3 q_4 q_5 q_6 q_7)^T \quad \tilde{Q} = (\tilde{P}_1 \tilde{R}_1^{(a)} \tilde{R}_1^{(p)} \tilde{q}_1 \tilde{q}_2 \tilde{q}_3 \tilde{q}_4 \tilde{q}_5 \tilde{q}_6 \tilde{q}_7)^T$$

где Q – вектор параметров модели, \tilde{Q} – вектор их оценок, i – номер измерения, P_i и $P_i(Q)$ – соответственно измеренные и модельные (полученные в результате решения системы уравнений (1)) значения численности бобров в i -й момент времени, S – множество ограничений, накладываемых на параметры, а символ T означает операцию транспонирования. Множество S включает следующие ограничения на параметры модели:

$$-P_1 \geq 0, R_1^{(a)} \geq 0, R_1^{(p)} \geq 0, q_i \geq 0 (i = \overline{1,7});$$

- $P_k \geq 0, 0 \leq R_k^{(a)} \leq 1, 0 \leq R_k^{(p)} \leq 1, R_k^{(a)} + R_k^{(p)} \leq 1$ для всех значений $k \geq 1$;
- должны выполняться условия (2).

В результате решения этой задачи были получены следующие оценки параметров модели (1) (табл.2.12.1).

Анализ динамики численности и коэффициента прироста численности животных в зависимости от доли активного ресурса.

Непосредственная проверка показывает, что для полученных значений оценок параметров выполняется условие (5) существования второго стационарного решения системы уравнений (1)

$$\left(\tilde{q}_3 + \frac{\tilde{q}_6}{\tilde{q}_5} + \frac{\tilde{q}_6}{\tilde{q}_7} \right) \sqrt{\tilde{q}_1(\tilde{q}_1 - 2\tilde{q}_2)} - \tilde{q}_2\tilde{q}_4 = 0,00189 > 0$$

и это решение, вычисленное по формулам (6), равно

$$P_c = 42,275932 \quad R_c^{(a)} = 0,012467 \quad R_c^{(p)} = 0,598000 \quad R_c^{(d)} = 0,389535 \quad (8)$$

На рис. 2.12.2 представлен график изменения численности бобров на основе данных мониторинга и модельной оценки. Из приведенных на этом рисунке графиков можно утверждать, что зависимость изменения численности бобров имеет монотонно растущий тренд, стремящийся к стационарному решению (8) и квазипериодическую составляющую, период которой растет со временем от 14 до 26 лет. При этом периодическая составляющая имеет пилообразную форму: на каждом периоде в течение 6 лет (не зависимо от величины периода) численность бобров растет от минимального до максимального значения, а на остальной части периода уменьшается от максимального до минимального значения. Более наглядно это видно из представленной ниже таблицы 2.12.2 и графика на рис. 2.12.3, где введены следующие обозначения: t_{max} и t_{min} – моменты времени, в которых численность бобров имеет соответственно максимальное и минимальное значения, T – период колебаний, T_{dec} и T_{inc} – длительность фаз периода, на которых соответственно численность бобров убывает и растет.

На рис. 2.12.4 представлен график изменения коэффициента прироста численности бобров, определенного на основе учетных данных и полученного с помощью модели. Как видно из графика на рис. 2.12.4., начиная с 1968 г., коэффициент также представляет собой квазипериодическую функцию. Причем средняя длительность периода составляет 26 лет. Этот коэффициент имеет максимальное значение ~ 1.1 , а минимальное ~ 0.98 , а длительности фаз на периоде, где он имеет значение больше или равно 1 и меньше 1, составляют соответственно 6 и 20 лет. Последнее означает, что период роста численности в 3,3 раза меньше период сокращения.

Из графика рис. 2.12.4 видно максимальные значения коэффициента воспроизводства (пики) уменьшаются в течении времени и стремятся к предельному значению. Равновесное значение этого показателя равно 1.08. Такой же вывод можно

Таблица 2.12.1. Параметры модели системы уравнений 1, определенные с помощью МНК оценок на основе данных динамики численности бобров в бассейне р. Таденки

\tilde{P}_1	4.654981	$\tilde{R}_1^{(a)}$	0.014851	$\tilde{R}_1^{(p)}$	0	\tilde{q}_1	0.29157	\tilde{q}_2	0.134842	\tilde{q}_3	0.000438	\tilde{q}_4	8.49E-05	\tilde{q}_5	0.023921	\tilde{q}_6	0.000338	\tilde{q}_7	0.036723
---------------	----------	---------------------	----------	---------------------	---	---------------	---------	---------------	----------	---------------	----------	---------------	----------	---------------	----------	---------------	----------	---------------	----------

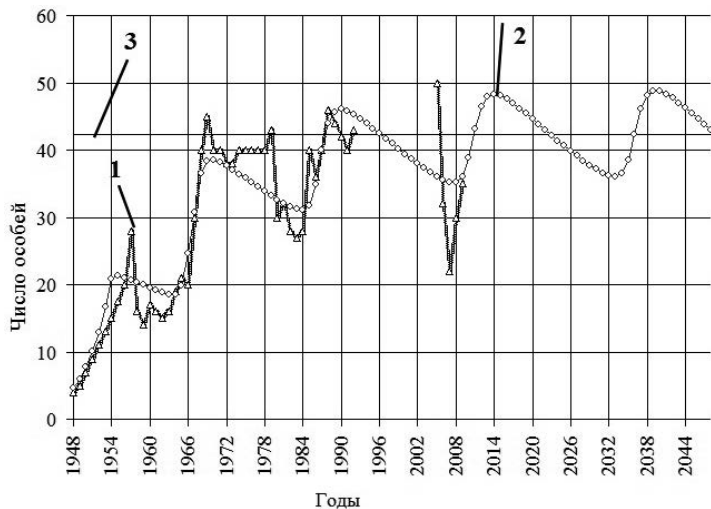


Рис. 2.12.2. Динамика численности бобров $P(t_k)$ в момент t_k (1 – данные мониторинга, 2 – модельные оценки, 3 – стационарная численность).

сделать относительно динамики численности животных, т. е. хотя на рисунке 2.12.2 видно, что зависимость изменения численности бобров имеет монотонно растущий тренд, тем не менее, она стремится к стационарному решению, как было отмечено ранее.

В результате моделирования с использованием параметрической модели, описываемой системой уравнений (1), была получена зависимость коэффициента воспроизводства численности бобров $C_{rep} = 1 + F(R^{(a)}/P, q_1, q_2, q_3, q_4)$ от доли активного ресурса $R^{(a)}/P$, приходящегося на одного бобра. Эта зависимость представлена в графическом виде на рис. 2.12.5, причем для наглядности она представлена как функция от доли активного ресурса, приходящегося на одного бобра, от выраженной в значениях нормального потребления q_3 , т.е. от $(R^{(a)}/P)/q_3$.

Из графика, приведенного на рис. 2.12.5, следует, что коэффициент воспроизводства C_{rep} при нормальном потреблении активного ресурса, т.е. при $C_{rep} = 1$ имеет значение 1.13, а его крайние значения при $C_{rep} = 0$ и при $C_{rep} = 3$ соответственно равны 0.98 и 1.29. Причем при потреблении активного ресурса, превышающего в 2 раза норму, коэффициент воспроизводства практически совпадает с его предельным значением, равным 1.29. Это означает, что при наличии ограниченного (минимального) количества активного ресурса коэффициент воспроизводства принимает минимальное значение 0.98, а при наличии достаточного количества активного ресурса коэффициент воспроиз-

Таблица 2.12.2. Изменения длительности периода колебаний численности бобров T , фаз его уменьшения T_{dec} и роста T_{inc} в зависимости от времени (по результатам моделирования)

t_{max} (ГОД)	t_{min} (ГОД)	t_{max} (ГОД)	$T = T_{dec} + T_{inc}$ (число лет)	T_{dec} (число лет)	T_{inc} (число лет)	T_{dec}/T (процент)	T_{inc}/T (процент)
1956	1964	1970	14	8	6	57%	43%
1970	1984	1990	20	14	6	70%	30%
1990	2008	2014	24	18	6	75%	25%
2014	2033	2039	25	19	6	76%	24%
2039	2059	2065	26	20	6	77%	23%

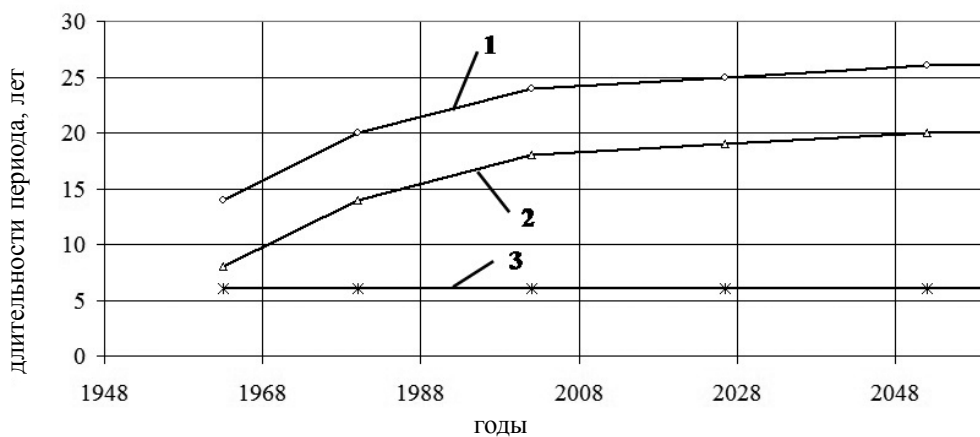


Рис. 2.12.3. Зависимость длительности периода колебаний численности бобров T (1), фаз его уменьшения T_{dec} (2) и роста T_{inc} (3) от времени (где $T = T_{dec} + T_{inc}$).

водства достигает максимального значения 1.29, и дальнейшее увеличение этого коэффициента не наблюдается. В целом можно утверждать, что при двукратном увеличении доли активного ресурса с 1.5 до 3.0 коэффициент прироста практически не меняется. По-видимому, это связано с ухудшением качества местообитаний и усилением внутривидовой конкуренции.

Анализ устойчивости стационарного решения. В работе в первом приближении была исследована устойчивость по Ляпунову стационарного решения (8) системы уравнений (1). Из теории устойчивости конечно-разностных уравнений известно, что для устойчивости стационарного решения по первому приближению необходимо, чтобы собственные числа матрицы первых частных производных от правых частей системы разностных уравнений по ее переменным, вычисленным в стационарном решении, не превышали бы по модулю единицу. Применительно к системе уравнений (1) матрица частных производных, вычисленная в стационарном решении (8), может быть записана в следующем виде:

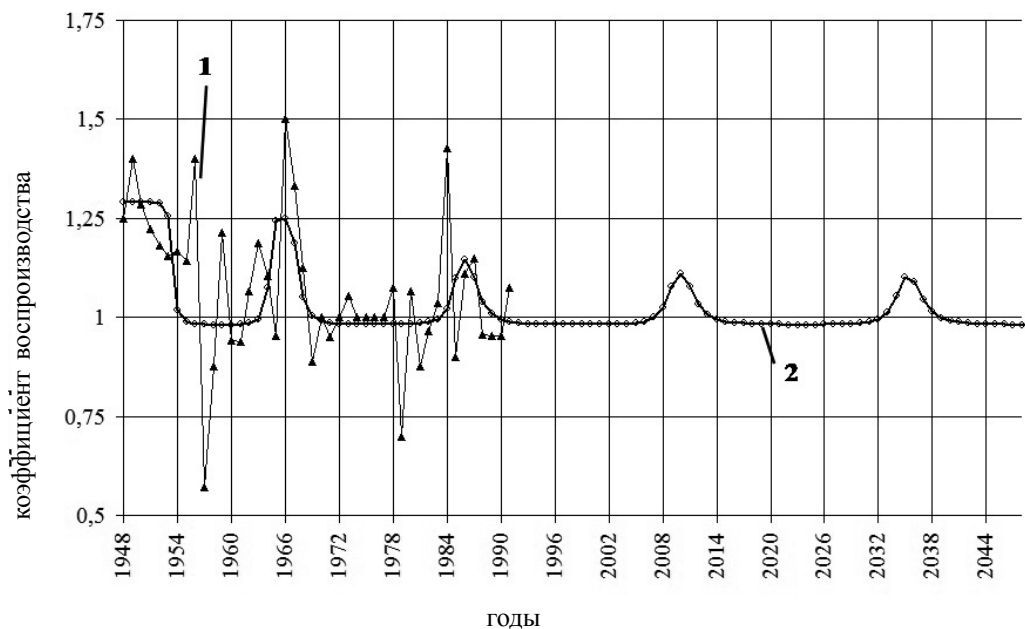


Рис. 2.12.4. Динамика коэффициента воспроизводства численности бобров в зависимости от времени (1 – коэффициент воспроизводства, определенный на основе учетных данных, и 2 – модельная оценка).

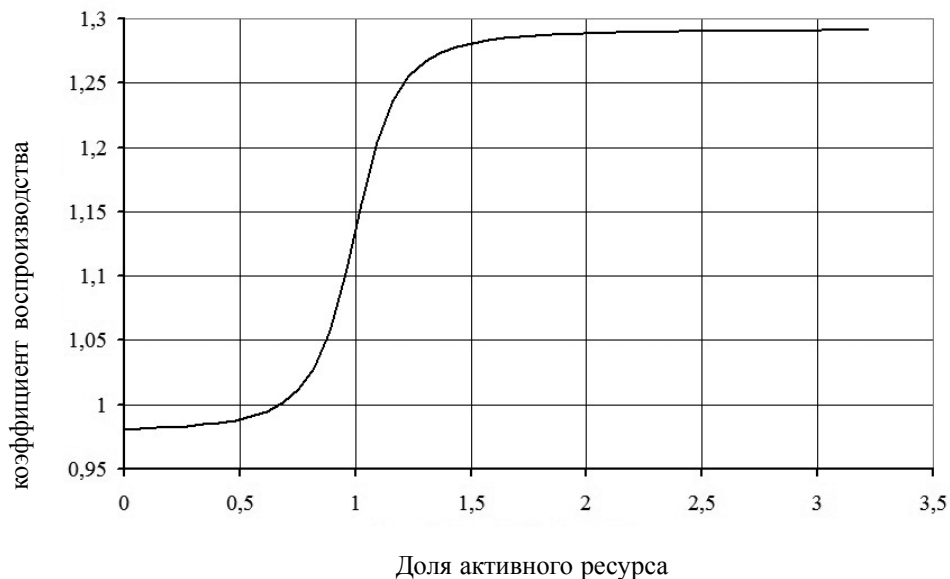


Рис. 2.12. 5. Коэффициент воспроизводства численности бобров в зависимости от доли активного ресурса, приходящегося на одного бобра и выраженного в значениях нормального потребления q_3 (доля активного ресурса определяется как $(R_a/P)/q_3$).

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} \left(\frac{\partial \varphi_1}{\partial P} \right)_c & \left(\frac{\partial \varphi_1}{\partial R^{(a)}} \right)_c & \left(\frac{\partial \varphi_1}{\partial R^{(p)}} \right)_c \\ \left(\frac{\partial \varphi_2}{\partial P} \right)_c & \left(\frac{\partial \varphi_2}{\partial R^{(a)}} \right)_c & \left(\frac{\partial \varphi_2}{\partial R^{(p)}} \right)_c \\ \left(\frac{\partial \varphi_3}{\partial P} \right)_c & \left(\frac{\partial \varphi_3}{\partial R^{(a)}} \right)_c & \left(\frac{\partial \varphi_3}{\partial R^{(p)}} \right)_c \end{pmatrix}$$

$$\left(\frac{\partial \varphi_1}{\partial P} \right)_c = 1 - \frac{2q_1 q_{-\infty} R_c^{(a)}}{(q_1 + q_{-\infty}) \sqrt{q_4^2 P_c^2 + (R_c^{(a)} - q_3 P_c)^2}}, \quad \left(\frac{\partial \varphi_2}{\partial P} \right)_c = -q_6, \quad \left(\frac{\partial \varphi_3}{\partial P} \right)_c = 0$$

$$\left(\frac{\partial \varphi_1}{\partial R^{(a)}} \right)_c = \frac{(q_1 + q_{-\infty}) q_4^3}{[q_4^2 P_c^2 + (R_c^{(a)} - q_3 P_c)^2]^{\frac{3}{2}}}, \quad \left(\frac{\partial \varphi_2}{\partial R^{(a)}} \right)_c = 1, \quad \left(\frac{\partial \varphi_3}{\partial R^{(a)}} \right)_c = -q_7$$

$$\left(\frac{\partial \varphi_1}{\partial R^{(p)}} \right)_c = 0, \quad \left(\frac{\partial \varphi_2}{\partial R^{(p)}} \right)_c = q_5, \quad \left(\frac{\partial \varphi_3}{\partial R^{(p)}} \right)_c = 1 - q_5 - q_7$$

$$q_{-\infty} = q_1 - 2q_2$$

где через $\varphi_1, \varphi_2, \varphi_3$ обозначены правые части системы уравнений (1). В результате вычисления матрицы \mathbf{A} по этим формулам, было получено:

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} 0,927942 & 244,352905 & 0 \\ -0,000338 & 1 & 0,023921 \\ 0 & -0,036723 & 0,939356 \end{pmatrix}$$

Были вычислены собственные числа $p_1, p_2,$ и p_3 матрицы \mathbf{A} . Они оказались равными $\rho_1 = 0,964031 + 0,286818i, \rho_2 = \bar{\rho}_1 = 0,964031 - 0,286818i, \rho_3 = 0,939235$.

Собственное число p_3 имеет действительное положительное значение, меньшее единицы, а пара комплексно сопряженных собственных чисел p_1, p_2 в силу

$$|\rho_1| = |\rho_2| = 1,00579 > 1$$

имеют по модулю значение больше единицы. Следовательно, в первом приближении стационарное решение (8) неустойчиво, при этом неустойчивость достаточно слабая и носит колебательный характер. Период этих колебаний T в годах равен

$$T = \frac{2\pi}{\arcsin(\operatorname{Im} \rho_1 / |\rho_1|)} = 21,73$$

Однако, проведенный анализ поведения решения системы уравнений (1) на достаточно большом периоде времени (был взят отрезок времени 1948–2050 гг.) показал, что с ростом времени переменные системы стремятся к предельным периодическим функциям с периодом 26 лет.

На рис. 2.12.6 представлен фазовый портрет динамики численности бобров. На основе его анализа с большой уверенностью можно утверждать, что решение системы (1), в частности численность бобра, стремится к устойчивому предельному циклу. Устойчивость этого цикла наиболее вероятно связана с нелинейностью систем (1) и ограниченностью пригодных для бобров ресурсов на изучаемой терри-

тории. В целом, фазовые портреты для остальных переменных системы уравнения (1) по внешнему виду не отличаются от рис. 2.12.6, т.е. решение системы стремится к устойчивому предельному циклу.

Оценка адекватности предложенной модели. Для оценки адекватности модели могут быть использованы различные количественные показатели (R^2 , уточненный R^2 , SE – стандартная ошибка, MAE – средняя абсолютная ошибка и др.). В нашей работе для наглядности адекватность модели оценивалась на основе двух форм записи R^2 -критерия (простая и уточненная) (Афифи, Эйзен, 1982), значения которых лежат в пределах от 0 до 1. Этот показатель в процентах указывает, какая доля изменчивости численности бобра объясняется (описывается) с помощью системы (1). Вычисленные значения этих критериев для модели (1) оказались равными соответственно 86% для простого R^2 -критерия и 83% для уточненного R^2 -критерия. Полученные значения R^2 -критериев позволяют сделать вывод, что предложенная модель (1) достаточно адекватна, особенно, если учесть достаточно большие разбросы в статистических данных и имеющиеся пропуски оценки численности бобров в некоторые годы мониторинга.

2.13. Заключение

Представленная параметрическая дискретная (по времени) модель динамики численности хорошо описывает реальный процесс. Она показывает, что рост численности стремится к стационарному решению при наличии квазипериодической составляющей, период которой растет со временем от 14 до 26 лет. При этом периодическая составляющая имеет пилообразную форму: на каждом периоде в тече-

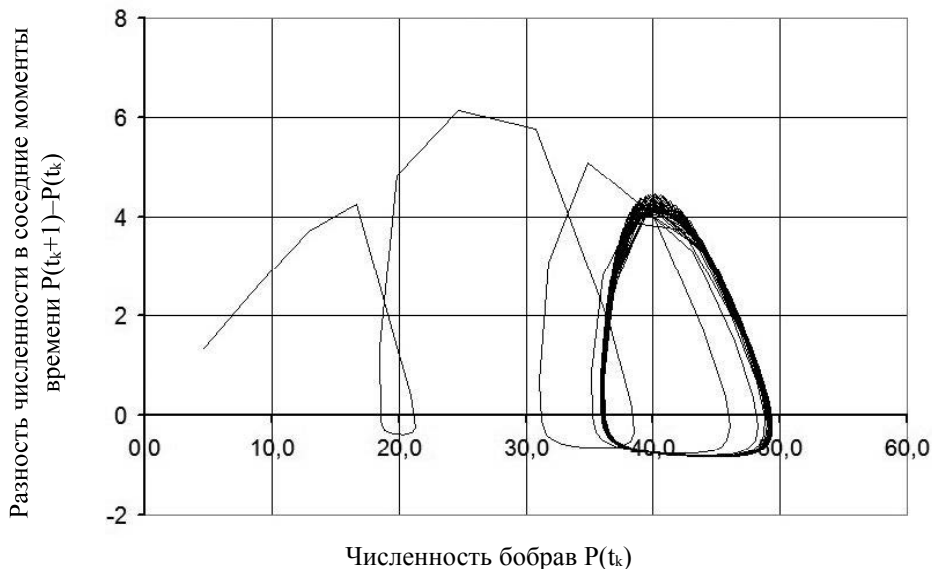


Рис. 2.12.6. Фазовый портрет численности бобра

ние 6 лет численность бобров растет от минимального до максимального значения (см. табл. 2.12.2), а на остальной части периода уменьшается от максимального до минимального значения. Амплитуда колебаний квазипериодической составляющей после 2008 г. составляет порядка 6 бобров и имеет слабую тенденцию к увеличению (см. рис. 2.12.2).

Установленный невысокий уровень численности бобров в бассейне р. Таденки, как было указано ранее, объясняется изначально неблагоприятными условиями (наличием ограниченного количества кормовых ресурсов) района выпуска, при которых быстрый рост численности был невозможен. Последующий рост численности бобров в бассейне р. Таденки стал возможен в результате их активной строительной деятельности, приведшей к увеличению емкости местообитаний. Увеличению емкости способствовала также и возможность использования бобрами удаленных кормовых ресурсов при отсутствии хищников (см. раздел 2.7). Затем, по мере кумулятивного накопления последствий средообразующей деятельности бобров, их численность пришла в состояние динамического равновесия с условиями среды. В таких сформировавшихся популяциях бобрам приходится повторно заселять восстановившиеся местообитания, и именно ход сукцессий лесной растительности вблизи и на месте бобровых прудов может определять дальнейшее существование бобровых популяций (Huvönen, Nummi, 2008). При первоначальном освоении бассейна р. Таденки бобры использовали незанятые местообитания, и только с 1984 г. они начали повторно заселять ранее брошенные участки (см. раздел 2.3). Наша модель предсказывает квазипериодическое колебание численности бобров вокруг равновесной численности, определяемой скоростью восстановления местообитаний. По-видимому, это один из самых оптимальных вариантов развития популяции при отсутствии масштабных внешних нарушений растительности. Модель базируется на ряде важных упрощений и предположений. Закономерности динамики численности получены в первую очередь на основании анализа растущей популяции, впервые осваивающей и преобразующей местообитания. Одно из важных упрощений модели состоит в равнозначности (количественной и качественной) восстановленных и впервые освоенных местообитаний, что практически не наблюдается в природе. Для бобровых местообитаний скорее характерны нелинейные и разнонаправленные сукцессионные смены, возможны как длительные задержки на разных стадиях, так и возврат к предыдущим стадиям или пропуск некоторых стадий сукцессионной последовательности (Remillard et al., 1987). Независимо от интенсивности строительной деятельности во всех повторно заселенных местообитаниях наблюдается настолько плохое возобновление наиболее предпочитаемых кормов (осины), что это позволило отнести бобра к «животным, зависящим от нарушений» (Barnes, Mallik, 2001). Прямое измерение количества и распределения древесно-кустарниковых кормов в брошенных бобровых поселениях также показывает снижение качества местообитаний (Завьялов, 2012), тогда как сукцессии, вызванные пожарами, способствуют быстрому росту численности бобров (Cunningham et al., 2006). Еще одно упрощение модели состоит в том, что бобровые местообитания непременно восстанавливаются до потенциальных, тогда как многолетние наблюдения показывают, что это не так. Часть местообитаний может стать «бобровыми лугами» и в течение десятилетий не вос-

становиться до потенциально-пригодных для бобров местообитаний (Terwillinger, Pastor, 1999). Например, в хвойно-широколиственных лесах Канады даже 50 лет оказалось недостаточно для полного завершения «бобрового цикла», т. е. повторного заселения восстановленных местообитаний (Martell et al., 2006). Наконец, еще одно упрощение – это равнозначность местообитаний в речном континууме, в то время как фактически они неравнозначны уже только по одному показателю – площади водосборного бассейна. Динамика растительности в бобровых местообитаниях определяется, прежде всего, комплексом гидрологических факторов: частотой, степенью и продолжительностью повторного затопления. В свою очередь гидрологические факторы зависят от площади водосбора. Отсюда – бобровые местообитания – это динамичные, сложные, постоянно изменяющиеся во времени и пространстве системы (McMaster, McMaster, 2001).

Несмотря на неизбежное упрощение природной ситуации, наша модель представляет интерес по следующим соображениям. Во-первых, моделей долговременной динамики численности бобров по-прежнему крайне мало (Gurney, Lawton, 1996; Wright et al., 2004). Во-вторых, наша модель ясно показывает, что даже при наличии упрощений, которые при моделировании способствуют росту численности бобров, возможности увеличения емкости местообитаний вследствие одной только средообразующей деятельности быстро исчерпываются.

Предлагаемая нами дискретная модель может быть использована для описания локальных бобровых популяций других территорий с целью количественной оценки и прогноза динамики их численности и нахождения характера ее изменения в зависимости от наличия доступных кормовых ресурсов.

3. Анализ влияния бобра на экосистемы ПТЗ

3.1 Зоопланктон

Исследования беспозвоночных толщи воды малых водотоков, которые характеризуются быстрым течением, а русло располагается под пологом леса, может быть интересным лишь с точки зрения изучения дрейфа. Однако совершенно иной смысл приобретает исследование зоопланктона быстротекущей малой реки, сток которой зарегулирован бобрами, в результате чего на отдельных участках водотока могут формироваться полноценные группировки планктонных животных (Крылов, 2005а).

Интерес к изучению влияния жизнедеятельности бобров на зоопланктон р. Таденка обуславливается еще несколькими причинами. В первую очередь тем, что история заселения бобрами этого водотока начитывает более 60 лет, в результате чего их кормовая база крайне истощена, и в большинстве случаев они вынуждены практически ежегодно заселять брошенные в прошлом участки, строя новые плотины или ремонтируя старые. Кроме того, некоторые бобровые пруды р. Таденка в исследованный период характеризовались значительными колебаниями уровня воды, чему, кроме активности бобров и особенностей именно этого водотока (Завьялов и др., 2010), способствовали гидрометеорологические условия 2010 и 2011 гг. (Всероссийский ..., <http://www.meteo.ru>).

3.2.1. Материалы и методы

Исследования проводили в мае, июле и сентябре 2009–2011 гг. На р. Таденка станция 1 представляла незарегулированный участок, расположенный выше плотин каскада прудов верхнего течения реки. Однако постоянные сборы на ней не осуществлялись, так как лишь в весенний сезон этот участок водотока мог служить контролем относительно зарегулированных бобрами участков реки, а летом каждого вегетационного периода и осенью 2009 и 2010 гг. либо полностью пересыхал, либо представлял собой отдельные лужи. Станция 2 – верхний бобровый пруд каскада, плотина которого осенью 2010 и 2011 гг. не функционировала. Станция 3 – второй в каскаде бобровый пруд, подверженный значительным колебаниям уровня и пересохший осенью 2010 и летом 2011 гг. Станция 4 – постоянно действующий бобровый пруд, расположенный последним в верхнем течении реки ниже протяженного проточного участка водотока. Он также был подвержен значительным колебаниям уровня воды, а осенью 2010 г. представлял цепочку остаточных луж. Станция 5 – участок реки в ее среднем течении, на котором периодически создавалась и разрушалась бобровая плотина. Станции 6 и 6* – бобровые пруды среднего течения реки, возникавшие в отдельные периоды изучения. Станция 7 – проточный участок реки, расположенный ниже плотин каскада прудов в среднем течении водотока (когда ст. 5 представляла собой проточный участок, пробы здесь не отбирали).

На ручье Ниговец – ст. 1 – бобровый пруд, отличительной чертой которого было полное отсутствие течения и наличие зарослей элодеи (*Elodea canadensis*) (степень зарастания ~ 60–80%); в 2011 г. бобры практически полностью удалили элодею (степень зарастания составляла ~ 10%). Станция 2 – бобровый пруд, характеризующийся отсутствием течения и большой площадью, с затопленной лесной подстилкой и деревьями. В этом пруду в 2011 г. наблюдалось значительное снижение уровня воды.

Каждая станция сборов первичного материала представляла собой участок длиной ~ 10 м (в бобровых прудах – участок ~ 10×10 м), в разных точках которого (включая максимальное разнообразие биотопов на рипали и медиали или в центре и в прибрежье пруда) с помощью ведра собирали интегральную пробу, процеживая через газ с размером ячеек 64 мкм 50–100 л воды. Пробы фиксировали 4%-м формалином, камеральную обработку проводили по стандартной методике (Методика изучения ..., 1975).

3.1.2. Видовой состав коловраток и низших ракообразных, обнаруженных в толще воды

За время изучения участков р. Таденка и руч. Ниговец обнаружено 78 видов беспозвоночных: 50 – Rotifera, 10 – Copepoda и 18 – Cladocera (табл. 3.1.1).

Наибольшим видовым богатством отличался исследованный участок р. Таденка (табл. 3.1.1). Различие по числу видов двух изучаемых водотоков может быть связано с разным количеством исследованных станций, которых в руч. Ниговец было в 3 раза меньше, а также с наличием на исследованном отрезке р. Таденка разнотипных по гидролого-морфометрическим характеристикам участков.

Данные по соотношению видов отдельных таксономических групп беспозвоночных в бобровых прудах двух водотоков свидетельствуют, что в зарегулированных участках р. Таденка была выше доля Rotifera и Copepoda и меньше доля Cladocera (табл. 3.1.2). Очевидно, это связано с высокой проточностью реки, бобровые пруды которой отличаются интенсивным водообменом, а также частыми разрушениями плотин. Зоопланктон таких прудов формируется за счет беспозвоночных транзитных участков водотока, для которых характерно преобладание коловраток и веслоногих ракообразных (Липин, 1959; Муравейский, 1960; Цимдинь, 1989). Бобровые пруды руч. Ниговец, напротив, отличаются отсутствием проточности и незначительным водообменом, постоянством плотин и наличием высших водных растений, что способствовало большей представленности видов ветвистых ракообразных.

По величине коэффициента трофности (Мяэметс, 1980) проточные участки р. Таденка характеризовались, как эвтрофные ($E = 2.2$), зарегулированные – гипертрофные ($E = 4.5$), а бобровые пруды руч. Ниговец – эвтрофные ($E = 1.4$). Однако это не отражает действительного трофического статуса исследованных участков р. Таденка, так как определяется более высоким разнообразием коловраток, обусловленным скоростью течения воды.

Таблица 3.1.1. Видовой состав коловраток и низших ракообразных, обнаруженных в толще воды р. Таденка и руч. Ниговец в 2009–2011 гг.

Таксон	Река Таденка	Ручей Ниговец
Тип Rotifera		
Класс Archeorotatoria		
Отряд Bdelloida		
Семейство Habrotrochidae		
<i>Habrotrocha</i> sp.	+	+
Класс Eurotatoria		
Надотряд Pseudotrocha		
Отряд Saertiramida		
Подотряд Ploesomida		
Семейство Gastropodidae		
<i>Ascomorpha ecaudis</i> Perty	+	+
Семейство Synchaetidae		
<i>Polyarthra dolichoptera</i> Idelson	+	+
<i>P. vulgaris</i> Carlin	+	+
<i>Synchaeta pectinata</i> Ehrb.	+	+
<i>Synchaeta</i> sp.	+	–
Подотряд Notommatina		
Семейство Trichocercidae		
<i>Monommata longisera</i> (Müller)	–	+
<i>Notommata aurita</i> (Müller)	+	+
<i>Trichocerca (Diurella) bidens</i> (Lucks)	+	–
<i>T. elongata</i> (Gosse)	+	–
Семейство Notommatidae		
<i>Cephalodella catellina</i> (Müller)	+	–
<i>C. gibba</i> (Ehrenberg)	+	–
Семейство Eosphoridae		
<i>Enteroplea lacustris</i> Ehrenberg	+	–
Отряд Transversiramida		
Подотряд Eriphanina		
Семейство Lecanidae		
<i>Lecane (Monostyla) bulla</i> Gosse	+	–
<i>L. (M.) lunaris</i> (Ehrenberg)	+	–
<i>L. luna</i> (Müller)	–	+
Семейство Proalidae		
<i>Proales sigmoidea</i> (Skorikov)	+	–
Подотряд Brachionina		
Семейство Brachionidae		
<i>Brachionus angularis</i> Gosse	+	–
<i>B. calyciflorus</i> Pallas	+	–
<i>B. quadridentatus</i> Hermann	+	+
<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse)	+	–
<i>K. quadrata</i> (Müller)	+	–

Таксон	Река Таденка	Ручей Ниговец
<i>K. testudo</i> Ehrenberg	+	+
<i>Kellicottia longispina</i> (Kellicott.)	+	–
<i>Platyias quadricornis</i> (Ehrenberg)	+	+
<i>P. patulus</i> (Müller)	–	+
Семейство Euchlanidae		
<i>Euchlanis deflexa</i> Gosse	+	+
<i>E. dilatata</i> Ehrenberg	+	+
<i>E. incisa</i> Carlin	+	+
Подотряд Mytilinina		
Семейство Colurellidae		
<i>Colurella obtusa</i> (Gosse)	+	–
<i>Lepadella ovalis</i> (Müller)	+	–
<i>L. patella</i> (Müller)	+	+
<i>L. rhomboides</i> (Gosse)	+	–
<i>Pomholux complanata</i> Gosse	+	–
<i>P. sulcata</i> Hudson	+	–
Семейство Trichotriidae		
<i>Sguatinella rostrum</i> (Schmarda)	–	+
<i>Trichotria truncata</i> (Whitelegge)	+	–
<i>T. pocillum</i> Müller	+	–
Семейство Mytilinidae		
<i>Lophocharis salpina</i> (Ehrenberg)	+	–
<i>Mytilina mucronata</i> (Müller)	+	+
<i>M. ventralis</i> Ehrenberg	+	+
Отряд Saltiramida		
Семейство Asplanchnidae		
<i>Asplanchna herricki</i> Guerne	+	–
<i>A. priodonta</i> Gosse	+	–
<i>Asplanchnopus multiceps</i> (Schrank)	+	–
Надотряд Gnesiotrocha		
Отряд Protoramida		
Подотряд Conochilina		
Семейство Conochilidae		
<i>Conochiloides coennobasis</i> Scoricov	+	–
Подотряд Flosculariina		
Семейство Filiniidae		
<i>Filinia terminalis</i> (Plate)	+	–
Семейство Testudinellidae		
<i>Testudinella eliptica</i> (Ehrenberg)	+	+
<i>T. patina</i> (Herm.)	+	+
<i>T. truncata</i> (Gosse)	+	+
Отряд Antrorsiramida		
Семейство Dicranophoridae		
<i>Dicranophorus grandis</i> Ehrenberg	–	+
Тип Arthropoda		
Класс Crustacea		

Таксон	Река Таденка	Ручей Ниговец
Отряд Сорепода		
Подотряд Calaniformes		
Семейство Temoridae		
<i>Eurytemora affinis</i> (Poppe)	+	–
Подотряд Cyclopiformes		
Семейство Cyclopidae		
<i>Acanthocyclops vernalis</i> (Fischer)	+	–
<i>Cyclops strenuus</i> (Fischer)	+	+
<i>C. vicinus</i> Uljanin	+	+
<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer)	+	+
<i>E. macruroides</i> (Lilljeborg)	+	–
<i>E. macrurus</i> Sars	+	–
<i>Macrocyclops albidus</i> (Jurine)	+	+
<i>Megacyclops viridis</i> Jurine	+	+
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus)	+	–
Надотряд Cladocera		
Отряд Аномопода		
Семейство Daphniidae		
<i>Ceriodaphnia dubia</i> Richard	+	–
<i>C. reticulata</i> (Jurine)	+	+
<i>Daphnia (Daphnia) longispina</i> O.F. Muller	+	+
<i>Simoscephalus vetulus</i> (O.F. Мьллер)	+	+
<i>Scapholeberis mucronata</i> (O.F. Мьллер)	+	–
Семейство Пьюскуптидае		
<i>Plyocryptus agilis</i> Kurz	+	–
Семейство Acantholeberidae		
<i>Acantholeberis curvirostris</i> (O.F. Müller)	+	–
Семейство Bosminidae		
<i>Bosmina (Eubosmina) longispina</i> Leydig.	+	–
Семейство Macrothricidae		
<i>Macrothrix hirsuticornis</i> Norman et Brady	+	+
Семейство Eurycercidae		
<i>Eurycercus (E.) lamellatus</i> (O.F. Müller)	–	+
Семейство Chydoridae		
Подсемейство Aloninae		
<i>Alona reticulata</i> Sars	+	+
Подсемейство Chydorinae		
<i>Alonella exiqua</i> (Lilljeborg)	–	+
<i>A. nana</i> (Baird)	+	+
<i>Chydorus ovalis</i> Kurz	+	+
<i>Ch. sphaericus</i> (O.F. Müller)	+	+
<i>Disparalona rostrata</i> Koch	–	+
<i>Pleuroxus truncatus</i> (O.F. Müller)	–	+
Отряд Онуχοпода		
Семейство Polyphemidae		

Таксон	Река Таденка	Ручей Ниговец
<i>Polyphemus pediculus</i> O.F. Müller	+	–
Число видов		
Rotifera – 50	45	23
Copepoda – 10	10	5
Cladocera – 18	14	12
Всего зоопланктона – 78	69	40

Таблица 3.1.2. Видовое богатство зоопланктона проточных и зарегулированных участков р. Таденка и руч. Ниговец

Таксоны	Р. Таденка								Руч. Ниговец			
	Проточные участки				Бобровые пруды				Бобровые пруды			
	Весна	Лето	Осень	Всего	Весна	Лето	Осень	Всего	Весна	Лето	Осень	Всего
Rotifera	4	3	9	11	21	26	27	44	7	10	14	23
Copepoda	2	2	2	4	8	5	7	10	2	3	5	5
Cladocera	0	0	1	1	9	8	5	13	3	5	10	12
Всего	6	5	12	16	38	39	39	67	12	18	29	40

3.1.3. Количественное развитие зоопланктона исследованных участков р. Таденки

Весна. В мае 2009 г. максимальное число видов всего зоопланктона и отдельных таксономических групп беспозвоночных в пробе фиксировалось во втором пруду каскада верхнего течения р. Таденка (рис. 3.1.1а). Наибольшие численность и биомасса зоопланктона были в верхнем пруду этого каскада (рис. 3.1.2а), где беспозвоночные представлены исключительно веслоногими ракообразными (табл. 3.1.3) при доминировании взрослых и ювенильных особей *Eucyclops serrulatus* и *Megacyclops viridis*. Эти же организмы создавали высокую биомассу и в нижнем бобровом пруду верхнего течения реки. Независимо от зарегулирования реки бобрами, на участках, расположенных ниже, численность и биомасса зоопланктона уменьшались. При этом на проточных станциях появлялись коловратки, составлявшие максимальную долю в общей численности и биомассе при доминировании *Platytias quadricornis*, *Kellicottia longispina* и *Polyarthra vulgaris*.

В мае 2010 г. по сравнению с аналогичным периодом 2009 г. на всех участках возрастало разнообразие коловраток, а максимальное число видов в пробе также отмечалось во втором бобровом пруду верхнего течения реки и во вновь образо-

ванном втором в каскаде пруду в ее среднем течении (рис. 3.1.1б). Численность и биомасса зоопланктона исследованных участков р. Таденка были значительно меньше, чем в 2009 г., хотя максимальные величины регистрировались также в верхнем и нижнем прудах (станции 2 и 4) верхнего течения реки (рис. 3.1.2б). На всех участках увеличивалась доля коловраток в общей численности и биомассе зоопланктона, а среди видов, доминирующих в бобровых прудах, отмечены *Synchaeta pectinata*, *Testudinella patina* и ювенильные стадии циклопов, на проточных участках – науплиусы и копеподиты Cyclopoida, *Testudinella patina* и *Notommata aurita*.

Весной 2011 г. максимальное число видов также обнаруживалось во втором пруду (ст. 2) каскада верхнего поселения бобров и в новом пруду (ст. 6) среднего течения реки (рис. 3.1.1в). При этом на всех участках возрастала представленность веслоногих ракообразных и появлялись ветвистоусые – виды сем. Chydoridae. Кроме того, отмечена максимальная за весь период изучения численность и биомасса планктонных беспозвоночных, основу которых составляли веслоногие ракообразные за счет доминирования ювенильных и взрослых особей *Eucyclops serrulatus*, *Megacyclops viridis* и *Cyclops strenuus*, кроме которых в бобровых прудах верхнего участка доминировала *Ceriodaphnia reticulata*, а в среднем участке течения реки – коловратка *Habrotrocha* sp.

В руч. Ниговец максимальное удельное разнообразие в оба года изучения было характерно для нижнего пруда, акватория которого отличалась наибольшей пло-

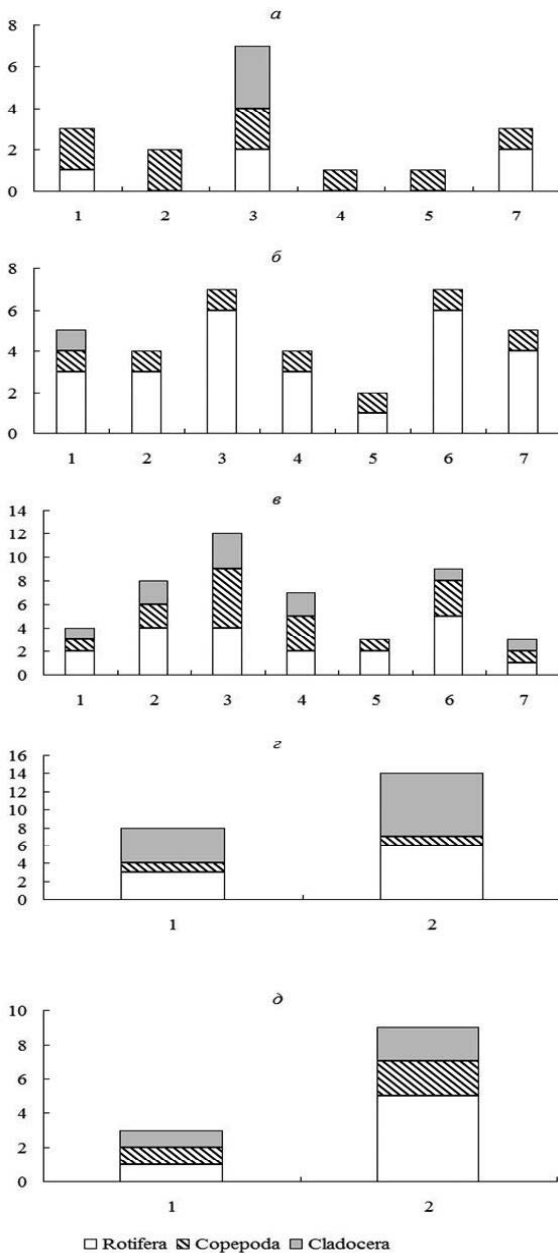


Рис. 3.1.1. Число видов зоопланктона участков р. Таденка весной 2009 (а), 2010 (б) и 2011 (в) гг. и руч. Ниговец в 2010 (з) и 2011 (д) гг.

щадью и занимала участки поймы вместе с затопленными деревьями (рис. 3.1.1з, д). Такой закономерности не прослеживалось в отношении численности и биомассы зоопланктона: в 2010 г. наибольшие величины регистрировались в нижнем пруду, в 2011 г. – в верхнем (рис. 3.1.2з, д). В мае 2010 г. зоопланктон верхнего зарастающего пруда характеризовался высокой долей коловраток в общей численности и биомассе (табл. 3.1.3) при доминировании *Synchaeta pectinata*, а также науплиусов Cyclopoida, в то время как в нижнем пруду основу численности и биомассы составляли веслоногие ракообразные за счет доминирования ювенильных особей. В 2011 г. в зоопланктоне вычищенного бобрами верхнего пруда возрастала доля веслоногих ракообразных при массовом развитии науплиусов, копеподитов и взрослых особей *Eucyclops serrulatus*, а в нижнем пруду – коловраток за счет преобладания *Testudinella eliptica* и *Mytilina mucronata*, а также ювенильных стадий развития циклопов.

Лето. В июле 2009 г. верхний проточный участок реки практически пересох, а верхний пруд (ст. 2) представлял цепочку мелких луж. Наибольшее число видов, рекордные величины численности и биомассы зоопланктона обнаруживались во втором в каскаде бобровом пруду (ст. 3), также сильно обмелевшем в этот период (рис. 3.1.3а, 3.1.4а). В каскаде среднего течения реки зарегулированных бобрами участков не было, и здесь отмечены минимальные количественные показатели развития планктонных беспозвоночных.

Основу численности и биомассы во втором в каскаде бобровом пруду

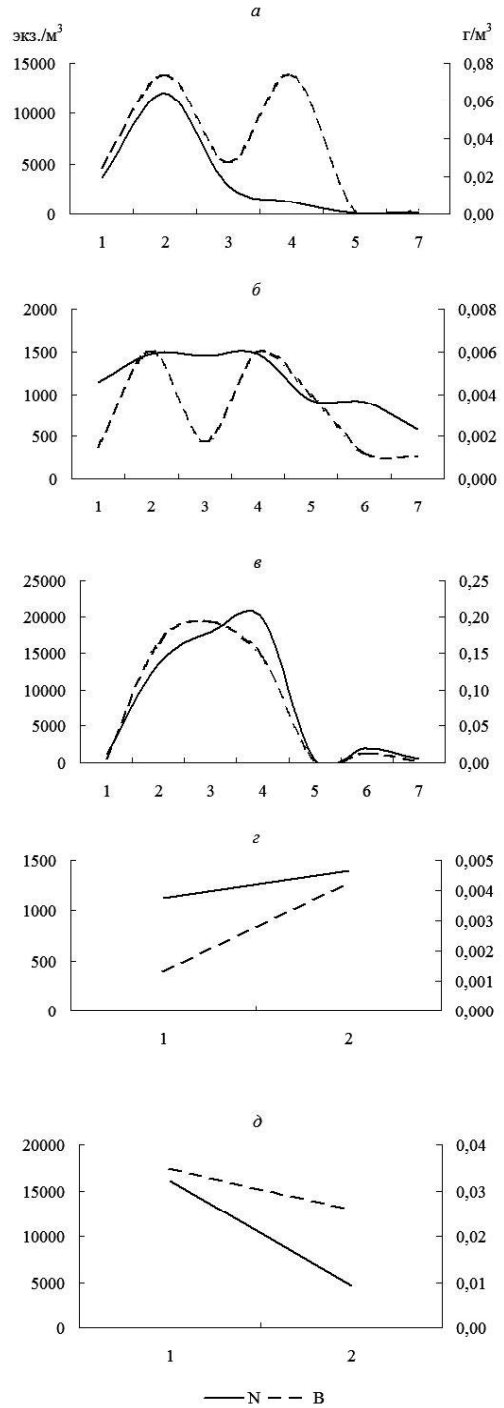


Рис. 3.1.2. Численность (N) и биомасса (B) зоопланктона участков р. Таденка весной 2009 (а), 2010 (б) и 2011 (в) гг. и руч. Ниговец в 2010 (з) и 2011 (д) гг.

Таблица 3.1.3. Доля таксономических групп беспозвоночных планктона весной

Водоток	Станция	Доля (%) в общей численности			Доля (%) в общей биомассе			
		Rotifera	Copepoda	Cladocera	Rotifera	Copepoda	Cladocera	
2009								
Таденка	1	11.0	89.0	0.0	7.9	92.1	0.0	
	2	0.0	100.0	0.0	0.0	100.0	0.0	
	3	2.8	90.1	7.0	1.7	83.1	15.2	
	4	0.0	100.0	0.0	0.0	100.0	0.0	
	5	0.0	100.0	0.0	0.0	100.0	0.0	
	7	33.3	66.7	0.0	4.1	95.9	0.0	
	2010							
	1	33.3	64.9	1.8	7.3	81.1	11.6	
	2	27.1	72.9	0.0	2.2	97.8	0.0	
	3	46.6	53.4	0.0	25.5	74.5	0.0	
	4	27.1	72.9	0.0	2.2	97.8	0.0	
	5	13.5	86.5	0.0	1.6	98.4	0.0	
	6	44.4	55.6	0.0	21.3	78.7	0.0	
	7	34.5	65.5	0.0	16.0	84.0	0.0	
	2011							
	1	24.5	73.5	2.0	2.2	82.4	15.5	
	2	11.2	88.2	0.6	0.3	95.0	4.7	
	3	0.8	97.9	1.3	0.0	90.6	9.4	
	4	0.4	99.4	0.3	0.0	97.2	2.8	
5	50.0	50.0	0.0	3.9	96.1	0.0		
6	25.6	73.1	1.3	1.1	98.0	0.9		
7	25.0	65.0	10.0	2.1	76.7	21.2		
Ниговец	2010							
	1	55.6	44.4	0	23.5	76.5	0	
	2	15.7	84.3	0	4	96	0	
	2011							
	1	0.2	99.2	0.6	0.02	97.4	2.6	
2	29.4	67.4	3.2	2.3	91.8	5.8		

и на проточном участке среднего течения реки составляли веслоногие ракообразные, на остальных станциях – коловратки и веслоногие (табл. 3.1.4). Среди доминирующих по численности организмов отмечены *Mytilina mucronata*, *Keratella testudo*, *Asplanchnopus multiceps*, а также ювенильные и взрослые особи *Eucyclops serrulatus* и *Cyclops strenuus*, по биомассе – *Eucyclops serrulatus*, *Cyclops strenuus*, а в бобровых прудах (кроме ст. 2) также *Ceriodaphnia reticulata*.

Летом 2010 г. в связи с пожароопасной обстановкой на территории заповедника сбор материала не проводили.

В июле 2011 г. проточный участок верховья и верхний в каскаде пруд (станции 1 и 2) сильно обмелели и практически пересохли, а в среднем течении реки бобры построили новую плотину (ст. 6*). Наибольшее число видов обнаруживалось в нижнем пруду верхнего течения реки (ст. 4) (рис. 3.1.3б). В новом пруду среднего течения реки число видов было больше, чем на проточном участке, расположен-

ном выше (ст. 5), но необходимо отметить, что в самом нижнем незарегулированном участке водотока количество видов не изменялось, здесь даже появлялся представитель ветвистоусых ракообразных – *Ceriodaphnia reticulata*. По численности и биомассе первенствовал бывший второй в каскаде бобровый пруд (ст. 3), а вниз по течению, независимо от зарегулированности участков, количественные показатели снижались (рис. 3.1.4.б). Основу численности составляли коловратки, за исключением ситуации на ст. 3, где преобладали веслоногие ракообразные (табл. 3.1.4). Основная доля общей биомассы складывалась за счет Cladocera, но на проточном участке водотока (ст. 5) господствовали Rotifera, а в новом бобровом пруду (ст. 6*) – Copepoda. Среди доминирующих по численности видов в бобровых прудах верхнего течения реки отмечены *Polyarthra vulgaris*, *Keratella testudo* и ювенильные циклопы, по биомассе – *Eucyclops serrulatus*, *Cyclops vicinus* и *Ceriodaphnia reticulata*. В среднем течении доминировали *Mytilina mucronata*, *Lepadella ovalis* и ювенильные циклопы.

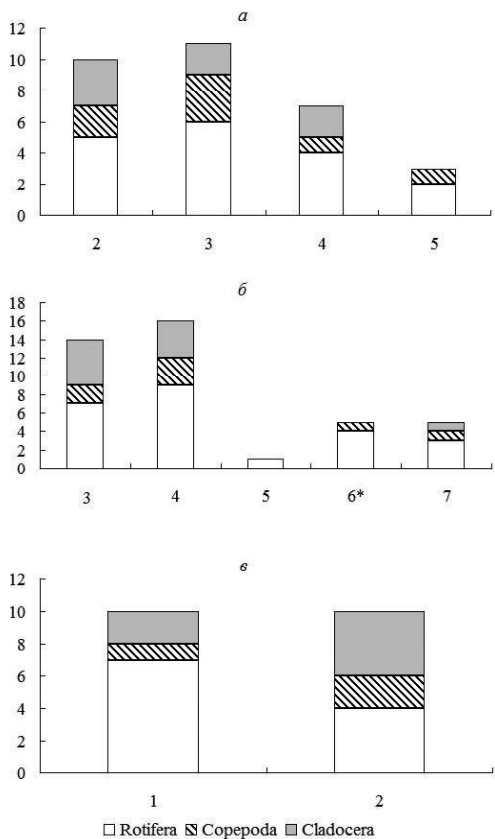


Рис. 3.1.3. Число видов зоопланктона участков р. Таденка летом 2009 (а) и 2011 (б) гг. и руч. Ниговец в 2011 (в) г.

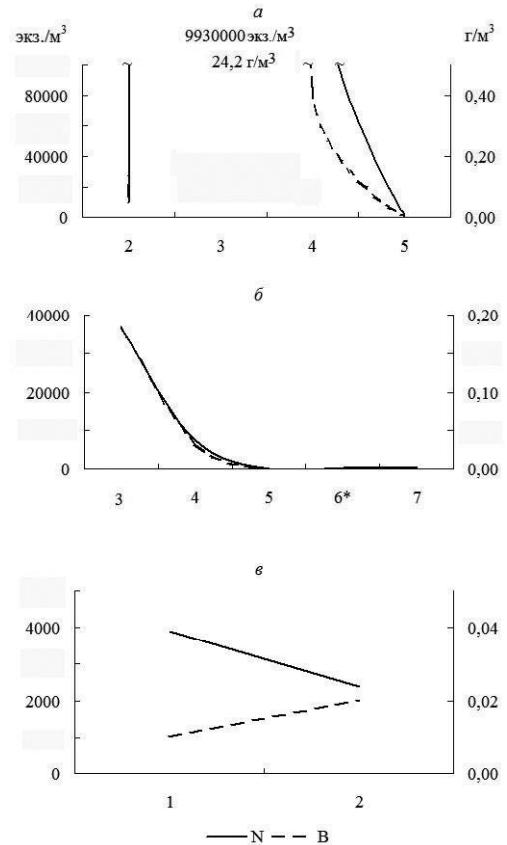


Рис. 3.1.4. Численность (N) и биомасса (B) зоопланктона участков р. Таденка летом 2009 (а) и 2011 (б) гг. и руч. Ниговец в 2011 (в) г.

Таблица 3.1.4. Доля таксономических групп беспозвоночных планктона летом

Водоток	Станция	Доля (%) в общей численности			Доля (%) в общей биомассе		
		Rotifera	Copepoda	Cladocera	Rotifera	Copepoda	Cladocera
Таденка	2009						
	2	27.5	62.7	9.8	4.3	90.4	5.2
	3	77.0	18.8	4.1	12.8	48.2	39.0
	4	38.9	59.1	2.0	21.4	59.6	19.0
	5	31.6	68.4	0.0	23.4	76.6	0.0
	2011						
	3	18.0	76.0	6.0	1.6	33.3	65.1
	4	24.4	62.2	13.4	5.0	72.4	22.6
	5	100.0	0.0	0.0	100.0	0.0	0.0
	6*	66.7	33.3	0.0	34.1	65.9	0.0
7	50.0	25.0	25.0	5.6	5.3	89.1	
Ниговец	2011						
	1	8.2	89.7	2.1	2.5	80.9	16.6
	2	31.9	63.0	5.0	2.5	55.1	42.5

Бобровые пруды руч. Ниговец по числу видов зоопланктона в 2011 г. не различались, однако в верхнем участке, практически лишенном бобрами зарослей макрофитов, было меньше разнообразие ракообразных (рис. 3.1.3в). Наибольшая численность отмечена в верхнем пруду (рис. 3.1.4в), основу которой составляли веслоногие ракообразные (табл. 3.1.4) при доминировании ювенильных и взрослых особей *Cyclops strenuus*, в то время как в нижнем пруду была выше доля коловраток, а среди доминантов обнаружены *Polyarthra vulgaris* и науплиусы Cyclopoidea. Биомасса зоопланктона была несколько больше в нижнем бобровом пруду ручья (рис. 3.1.4в). Основу биомассы здесь составляли веслоногие ракообразные, хотя относительно верхнего пруда в 2.6 раза была выше доля ветвистоусых рачков (табл. 3.1.4). Среди доминирующих по биомассе видов на ст. 1 отмечены *Cyclops strenuus* и *Ceriodaphnia reticulata*, на ст. 2, где степень зарастания оказалась больше – *Eucyclops serrulatus*, *Ceriodaphnia reticulata* и *Simocephalus vetulus*.

Осень. В 2009 г. воды на проточном участке верхнего течения реки было мало и пробы здесь не собирали. В верхнем пруду уровень сильно снизился и в остаточных лужах обнаружено минимальное число видов (рис. 3.1.5а) и отмечены низкие величины численности и биомассы зоопланктона (рис. 3.1.6а). Наибольшее разнообразие, численность и биомасса беспозвоночных регистрировались во втором пруду участка верхнего течения (ст. 3), минимальные численность и биомасса – на проточном участке среднего течения реки (ст. 5). Основу численности на всех участках составляли коловратки (за счет *Keratella testudo* и *Polyarthra vulgaris*), лишь в условиях максимальной проточности в среднем течении реки преобладали веслоногие ракообразные (за счет ювенильных и взрослых особей *Eucyclops serrulatus*) (табл. 3.1.5). По биомассе господствовали Copepoda при доминировании *E. serrulatus*, *Cyclops strenuus* и *Macrocyclus albidus*.

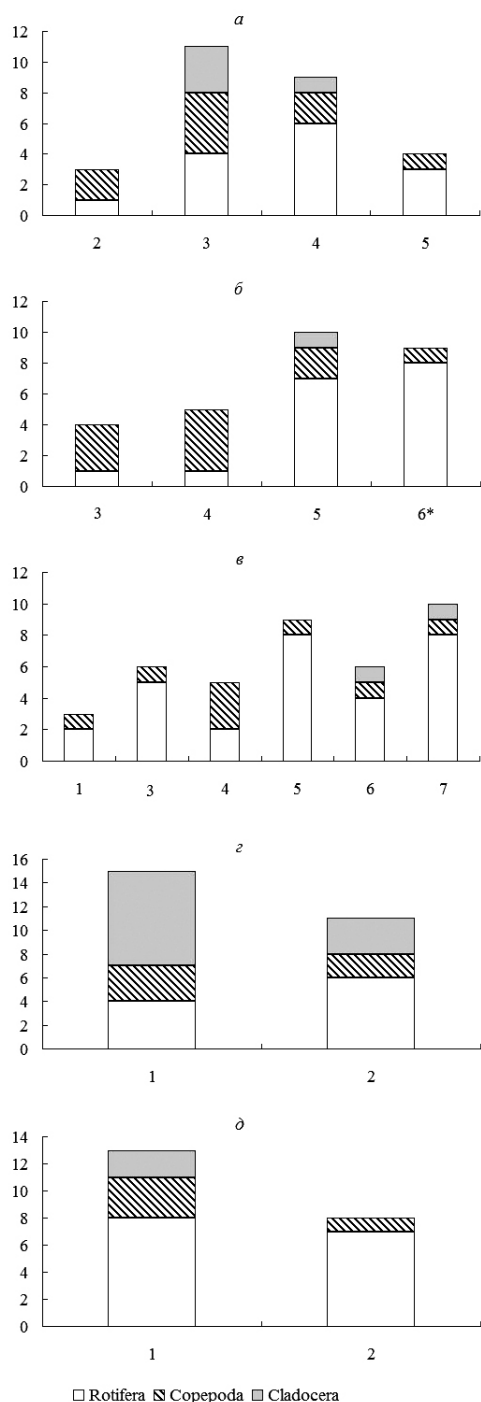


Рис. 3.1.5. Число видов зоопланктона участков р. Таденка осенью 2009 (*a*), 2010 (*б*) и 2011 (*в*) гг. и руч. Ниговец в 2010 (*з*) и 2011 (*д*) гг.

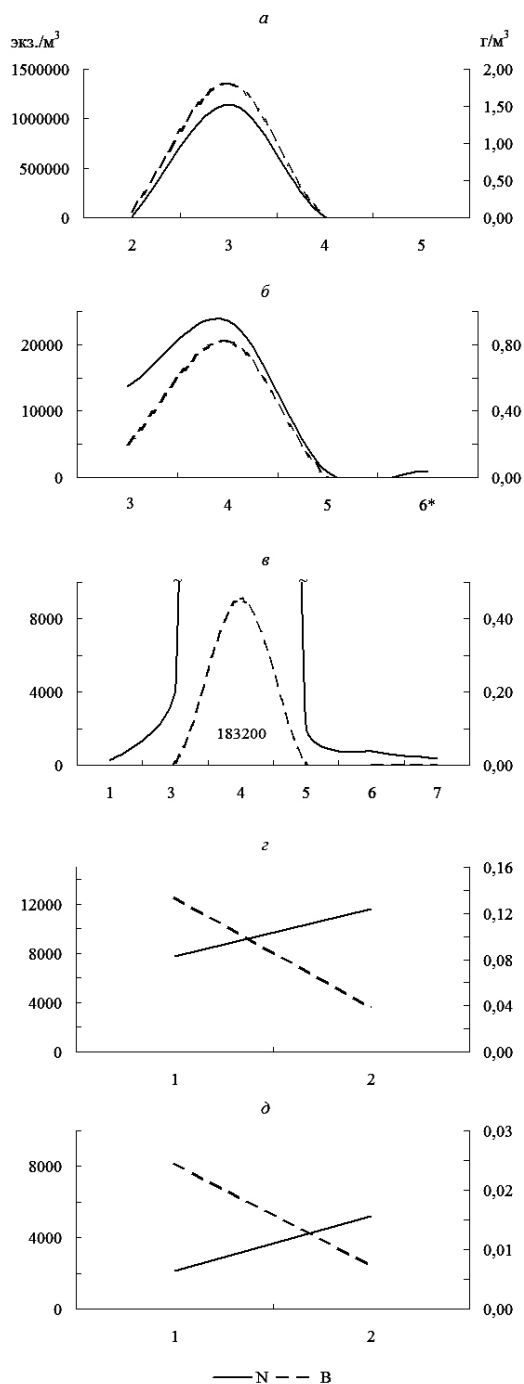


Рис. 3.1.6. Численность (N) и биомасса (B) зоопланктона участков р. Таденка осенью 2009 (*a*), 2010 (*б*) и 2011 (*в*) гг. и руч. Ниговец в 2010 (*з*) и 2011 (*д*) гг.

Осенью 2010 г. после сильной летней засухи все пруды верхнего участка течения реки обмелели, верхний в каскаде пруд (ст. 2) пересох полностью, как и проточный участок верховья (ст. 1), а участки среднего течения реки (станции 5 и 6) оказались зарегулированными бобрами и полноводными. Минимальное число видов отмечено в верхнем участке течения водотока (рис. 3.1.5б), а наибольшие численность и биомасса зоопланктона – в нижнем пруду этого участка (рис. 3.1.6б). По продольному профилю водотока сокращалась доля Copepoda и возрастала доля Rotifera в общей численности и биомассе беспозвоночных (табл. 3.1.5).

Среди доминирующих видов на проточном участке и в новом пруду среднего течения реки отмечены *Mytilina ventralis* и науплиусы Cyclopoida, а в бобровых прудах при очень низком уровне воды – *Euchlanis dilatata*, *Mytilina ventralis*, *Cyclops strenuus*, *Macrocyclus albidus* и *Megacyclops viridis*.

В 2011 г. верхний пруд не функционировал, превратившись, как и проточный участок верховья, в цепочку практически не связанных между собой луж. Максимальное разнообразие зоопланктона обнаружено на проточном участке реки ниже каскада прудов среднего течения реки, причем здесь и в расположенном выше пруду отмечены представители трех таксономических групп планктонных беспозвоночных, в то время как на остальных участках – двух (отсутствовали ветвистоусые

Таблица 3.1.5. Доля таксономических групп беспозвоночных планктона осенью

Водоток	Станция	Доля (%) в общей численности			Доля (%) в общей биомассе		
		Rotifera	Copepoda	Rotifera	Copepoda	Rotifera	Copepoda
Таденка	2009						
	2	75.6	24.4	0.0	3.3	96.7	0.0
	3	91.6	8.2	0.2	23.1	73.8	3.1
	4	57.2	41.8	1.0	6.1	90.4	3.4
	5	47.0	53.0	0.0	2.0	98.0	0.0
	2010						
	3	4.6	95.4	0.0	0.1	99.9	0.0
	4	1.6	98.4	0.0	0.0	100.0	0.0
	5	51.6	45.2	3.2	13.9	81.7	4.4
	6*	73.7	26.3	0.0	62.8	37.2	0.0
	2011						
	1	75.2	24.8	0.0	26.4	73.6	0.0
	3	11.8	88.2	0.0	2.4	97.6	0.0
	4	0.6	99.4	0.0	0.0	100.0	0.0
	5	41.1	58.9	0.0	8.8	91.2	0.0
6	94.9	2.6	2.6	94.3	2.9	2.9	
7	82.4	11.8	5.9	38.9	20.4	40.7	
Ниговец	2010						
	1	30.6	37.1	32.3	0.9	27.2	72.0
	2	42.1	53.3	4.6	6.9	74.3	18.8
	2011						
	1	17.9	77.4	4.7	1.3	96.2	2.5
2	65.4	34.6	0.0	19.7	80.3	0.0	

ракообразные) (рис. 3.1.5в). Максимальная численность и биомасса зоопланктона наблюдались в нижнем пруду верхнего участка течения реки (ст. 4) (рис. 3.1.6в). Основу численности и биомассы зоопланктона в бобровых прудах верхнего течения составляли веслоногие ракообразные за счет доминирования ювенильных и взрослых особей *Cyclops strenuus*, *Macrocyclus albidus* и *Megacyclus viridis* (табл. 3.1.5). На незарегулированных участках верховья и среднего течения реки, а также в новых прудах была выше доля коловраток, а среди доминирующих видов отмечены науплиусы циклопов, *Eucyclops serrulatus*, *Mytilina mucronata* и *Lecane (Monostyla) bulla*.

В руч. Ниговец в оба года исследований наибольшим числом видов отличался зоопланктон верхнего зарастающего пруда, причем в 2010 г. в нем преобладали ветвистоусые ракообразные, разнообразие которых в 2011 г. было существенно ниже (рис. 3.1.5г, д). Бульшая численность зоопланктона регистрировалась в нижнем пруду (рис. 3.1.6г, д), где ее основную долю составляли веслоногие ракообразные и коловратки (табл. 3.1.5). Среди доминирующих видов здесь отмечены науплиусы и копеподиты циклопов, *Mytilina mucronata* и *M. ventralis*. В верхнем пруду доля таксономических групп в общей численности была примерно одинаковой, доминировали ювенильные циклопы, *Alona reticulata* и *Synchaeta pectinata*. По биомассе первенствовал верхний пруд (рис. 3.1.6г, д), в котором в 2010 г. доминировали ветвистоусые ракообразные (*Pleuroxus truncatus*, *Simocephalus vetulus* и *Alona reticulata*), а в 2011 г. – веслоногие ракообразные (*Eucyclops serrulatus*, *Macrocyclus albidus* и *Megacyclus viridis*) (табл. 3.1.5). В нижнем пруду основу биомассы составляли веслоногие ракообразные за счет массового развития ювенильных и взрослых особей *Eucyclops serrulatus*.

3.1.4. Заключение о развитии зоопланктона

Полученные результаты позволяют сделать предварительные заключения о развитии зоопланктона исследованного участка р. Таденка и ее притока – руч. Ниговец.

Сезонное развитие беспозвоночных толщи воды незарегулированных участков р. Таденка характеризуется постепенным нарастанием их численности и биомассы к осени. Это связано с накоплением органических веществ в течение вегетационного периода, а также с максимальным освещением участков в связи с началом листопада. Аналогичный ход сезонного развития проточных участков, расположенных под пологом леса, наблюдался и на малых водотоках бассейна Рыбинского водохранилища (Крылов, 2005а, 2007). Интересно отметить, что зоопланктон проточного участка ниже бобровой плотины в отдельные периоды мог отличаться от расположенного выше бобрового пруда большим числом видов и представленностью всех таксономических групп планктонных беспозвоночных (рис. 3.1.3б, 3.1.5в). Следовательно, бобровые пруды служат местом развития несвойственных водотокам видов и групп беспозвоночных, которые могут вымываться и переноситься вниз по течению, где, при наличии благоприятных условий (затоны, плесы, зарастающие макрофитами участки рипали) играть определенную роль в структуре и функционировании сообществ гидробионтов.

В постоянно существующих бобровых прудах максимальное число видов, численность и биомасса зоопланктона регистрировались летом. В этот период, как правило, наибольшей за вегетационный период доли в общей численности и биомассе достигали ветвистоусые ракообразные, хотя в условиях р. Таденка доминирующее положение, как и весной и осенью составляли коловратки и веслоногие ракообразные. Интересно отметить, что снижение уровня воды в бобровых прудах летом и осенью 2010 и 2011 гг., вызванное метеорологическими условиями вегетационного периода, способствовало увеличению численности и биомассы планктонных животных за счет веслоногих ракообразных *Macrocyclus albidus*, *Megacyclus viridis* и *Eucyclops serrulatus*.

В бобровых прудах руч. Ниговец максимальное количественное развитие зоопланктона в 2011 г. наблюдалось весной. Однако это характерно для нижнего бобрового пруда и определяется, скорее всего, максимальным проникновением света в период, когда листья на деревьях распустились не полностью. О верхнем бобровом пруду однозначно утверждать это невозможно, так как весной 2011 г. он был вычищен бобрами, и степень его зарастания летом и осенью была меньше, чем это было в 2010 г.

Вновь созданные бобровые пруды р. Таденка, независимо от сезона, в котором они появлялись, характеризовались низкими величинами численности и биомассы зоопланктона, хотя число видов могло быть выше, чем в постоянно существующих прудах, независимо от присутствия бобров (рис. 3.1.5б). Это свидетельствует о влиянии эвтрофирования в постоянно существующих прудах, одно из последствий которого – снижение видового разнообразия (Андроникова, 1996; Крылов, 2005а).

Важное наблюдение касается изменений зоопланктона бобровых прудов в период значительного снижения уровня воды, что характерно для р. Таденка, а в период изучения еще и провоцировалось засухой 2010 и отчасти 2011 гг. Для изучения изменений зоопланктона бобровых прудов в период максимального снижения уровня воды пробы собирали в нижнем пруду верхнего течения р. Таденка (ст. 4). По сравнению с аналогичным периодом 2009 г. при максимально низком уровне воды осенью 2010 г. наблюдалось значительное сокращение численности (в 27 раз) и биомассы (в 13.5 раз) зоопланктона, а в общей численности и биомассе возростала доля веслоногих ракообразных за счет доминирования *Cyclops strenuus*, *Macrocyclus albidus* и *Megacyclus viridis*. При низком уровне воды осенью 2010 и 2011 гг. численность и биомасса относительно данных 2009 г. возрастали в соответственно в 4.5 и в 62.9, в 35.2 и 34.8 раз. При этом также увеличивалась доля *Sorperoda* в общей численности и биомассе зоопланктона. Снижение численности и биомассы зоопланктона в летний период может объясняться минимальным поверхностным стоком на фоне низких температур воды из-за преимущественно грунтового питания реки. Осенью количество осадков возрастало, и с площади водосбора поступали дополнительные вещества, способствующие увеличению кормовой базы беспозвоночных, что определяло их количественное развитие наряду с некоторым увеличением уровня воды и, следовательно, затоплением обсохших летом участков ложа пруда.

В целом нужно отметить, что особенность структурной организации зоопланктона бобровых прудов р. Таденка выражается в доминировании веслоногих ракообразных, а также высокой доле коловраток в общей численности и биомассе сообществ. Это свидетельствует о том, что их зоопланктон максимально сохраняет отличительные черты, характерные для проточных вод, а также для вновь созданных бобрами зарегулированных участков водотоков, что наблюдалось и на реках Дарвинского и Рдейского заповедников (Крылов, 2002, 2005а, б, 2009). Очевидно, что все это связано с интенсивным водообменом прудов, частым разрушением плотин, периодическими переходами бобров на другие участки водотока, а также относительно большой затененностью реки пологом леса даже в районах бобровых поселений.

Несколько иная ситуация наблюдалась в верхнем бобровом пруду руч. Ниговец, где в 2010 г. доминировали ветвистоусые ракообразные, как это характерно для большинства бобровых прудов возрастом более 4-х лет (Крылов, 2002, 2005а, 2007). Но в 2011 г. ситуация в этом пруду изменилась и доминирующее положение здесь также заняли веслоногие ракообразные.

Предположить причины формирования той или иной структуры зоопланктона в условиях жизнедеятельности бобров позволяет сравнительный анализ с результатами, полученными в ходе изучения влияния колониальных поселений гидрофильных (водоплавающих и околоводных птиц). И птицы, и бобры обогащают воду разнообразных водных объектов биогенными, органическими и минеральными веществами. Обогащение воды дополнительным количеством биогенных веществ – основа эвтрофирования водоемов. Как известно, эвтрофирование определяется комплексным воздействием естественных процессов и хозяйственной деятельности человека (Россолимо, 1975; Сиренко, 1981; Даценко, 2007). Разграничение этих воздействий при глобальном антропогенном влиянии весьма проблематично. Существует мнение, что ни один из показателей не позволяет уверенно их отличать (Россолимо, 1975), а в некоторых случаях и вовсе отрицается наличие естественного эвтрофирования (Бульон, 1998; Harper, 1992). Мы полностью разделяем мнение, что основная отличительная черта естественного и антропогенного эвтрофирования – время (Даценко, 2007). Если первое происходит в течение длительных геологических периодов, то второе – значительно быстрее.

Жизнедеятельность совокупности организмов так или иначе связанных с водными экосистемами – одна из составляющих процесса естественного эвтрофирования. Однако совсем иначе дело обстоит с видами-средообразователями, которые в течение короткого промежутка времени значительно изменяют внутриводоемные процессы, увеличивая биологическую продуктивность и перестраивая потоки вещества и энергии. Наиболее ярко это показано на примере изучения последствий жизнедеятельности евроазиатского бобра (Завьялов и др., 2005; Копылов и др., 2007), что позволило и в гидробиологии говорить о влиянии зоогенных факторов и ввести понятие «зоогенное эвтрофирование» (Крылов, 2002, 2005а). Зарубежные коллеги, основываясь на результатах изучения влияния птиц на динамику биогенных элементов, изменения прозрачности, хлорофилла «а», фитопланктона и макрофитов, ввели термин «гуанотрофикация» («*guanotrophication*») (Leentvaar, 1967; Brandvold et al.,

1976; Moss, Leah, 1982; Bales et al., 1993; Don, Donovan, 2002; Chaichana et al., 2010). Данные, полученные на разнотипных водоемах России, указывают на специфические изменения структуры зоопланктона, отличные от его показателей при антропогенном эвтрофировании и влиянии бобров (Крылов и др., 2011).

Последнее выражается в соотношении отдельных таксономических групп зоопланктеров. Если в бобровых прудах по мере увеличения сроков их эксплуатации в зоопланктоне возрастает доля крупных Cladocera, то в условиях влияния птиц увеличивается представленность Copepoda, которые в бобровых прудах массово развиваются лишь в первые годы их существования (Крылов, 2005а).

На наш взгляд это можно объяснить следующими причинами. Как известно, в речных водах содержание азота выше, чем содержание фосфора. Достаточно сказать, что количество первого чаще всего измеряется в мг/л, а количество второго – в мкг/л (Константинов, 1979). Зарегулирование стока бобровой плотиной приводит к накоплению вод, богатых азотом. Это способствует высокому содержанию азота и в пищевых объектах зоопланктеров, что предпочитают веслоногие ракообразные (Толмеев, 2006). И по этой же причине в условиях влияния богатых азотом продуктов жизнедеятельности птиц (Gould, Fletcher, 1978; Kameda et al., 2006; Hahn et al., 2007, 2008) в зоопланктоне также доминируют веслоногие ракообразные.

По мере старения бобрового пруда его акватория зарастает активно изымающими азот макрофитами (Лукина, Смирнова, 1988; Wiese et al., 1985), также формируются потребляющие азот сообщества бактерио- и фитопланктона. Следовательно, постепенно в водах пруда снижается соотношение азота и фосфора, увеличивается содержание фосфора и в пищевых объектах беспозвоночных. Известно, что мирные ветвистоусые ракообразные массово развиваются при употреблении пищи с высоким содержанием фосфора (Толмеев, 2006; Andersen, Hessen, 1991; Sterner, Schulz, 1998). Следовательно, все это, на фоне минимального водообмена, создает благоприятные условия для развития ветвистоусых ракообразных в бобровых прудах по мере их старения и зарастания. Нужно сказать, что и в условиях влияния птиц в заросших макрофитами мелководьях в зоопланктоне начинают преобладать ветвистоусые ракообразные (Крылов и др., 2011). Очевидно, именно поэтому в 2010 г. зоопланктон верхнего максимально зарастающего макрофитами бобрового пруда руч. Ниговец характеризовался преобладанием ветвистоусых ракообразных, а в 2011 г. после очистки пруда от макрофитов – веслоногих ракообразных.

Необходимо заметить, что это лишь предположения и окончательное объяснение этих процессов – дело будущих исследований. В первую очередь нужно выяснить химический состав и роль концентрации продуктов жизнедеятельности бобров в стимуляции развития той или иной группы ракообразных при разной степени зарастания акватории пруда. Предварительные данные показали, что не только и не столько зарегулирование реки создает благоприятные условия для развития всего зоопланктона и ветвистоусых ракообразных, в частности, но именно наличие бобров (Крылов, 2007; Krylov et al., 2003).

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Динамика генофондов», подпрограмма «Биоло-

гическое разнообразие» и Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития», Подпрограмма «Биоразнообразие: состояние и динамика».

3.2. Зообентос

Восстановление численности речного бобра в пределах исторического ареала во 2-й половине XX в. привлекло внимание к его средообразующей деятельности, в том числе и к изменению гидробиологических параметров водотоков при образовании «бобровых рек». При этом воздействие этого ключевого вида было признано сходным с воздействием инвазионных видов (Завьялов и др., 2005). После исчезновения бобра на большей части ареала в исторически нативных экосистемах он был «забыт», а его местообитания претерпели значительные изменения. По мнению С.М. Разумовского (Разумовский, 1981) зоогенно-стабилизированный рецидивный субклимакс, к которому можно отнести «бобровую реку», является скорее эндогенным, чем экзогенным, хотя на первый взгляд может восприниматься и иначе.

Был введен термин «зоогенное эвтрофирование» (Завьялов и др., 2005), так как изучение изменений в сообществах зоопланктона показало существенные отличия такого эвтрофирования от антропогенного (Крылов, 2002). В отношении макрозообентоса для малых рек Дарвинского заповедника было показано увеличение доли лентических видов и усиление свойственных сообществам макрозообентоса детритных пищевых сетей в первую очередь за счет развития потребителей мелкодисперсного органического вещества, особенно из гильдии фильтраторов+собирателей (Завьялов и др., 2005). При исследовании влияния бобра на экосистему малой реки Латка выявлено, что в бобровых прудах возрастает число видов-индикаторов органического загрязнения, повышается индекс сапробности, снижается индекс Шеннона за счет элиминации реофильных форм. На незагрязненных участках возрастает обилие бентоса (Экосистема..., 2007). В ходе изучения влияния бобра на макрозообентос пойменных водоемов бассейна р. Усмань в Воронежской области было выявлено изменение микробиотопической базы в результате строительной деятельности вида и зоогенного эвтрофирования, определенного авторами как «био-генные дотации» (Хицова и др., 2010).

Экосистемы малых рек в целом можно охарактеризовать как экотоны, так как многочисленные геохимические барьеры обеспечивают здесь высокое биологическое разнообразие и импульсно-стабилизированную продуктивность. Именно малые реки являются ключевыми для понимания зональных гидробиологических особенностей ландшафта, что определяет необходимость их комплексного изучения.

Зоогенный по своему ключевому таксону субклимакс «бобровой реки» иллюстрирует переход экосистемы от климаксного состояния в отсутствие бобра, описываемого Концепцией речного континуума, в состояние, которое лучше может быть охарактеризовано с позиций Концепции динамики пятен. В этом отношении р. Таденка представляет собой уникальный пример, когда лимитация кормовой

базой и расходом воды, вынуждает ключевой вид с переложным образом жизни максимально интенсивно использовать ресурсы с помощью депо созданных более чем за 60 лет плотин, достигающих числа 22/1 км русла (Завьялов и др., 2010), создавая при этом высоко-динамичную мозаику биоценозов.

Целью данного раздела было изучить формирование сообществ макрозообентоса в условиях динамического преобразования водотока, полностью находящегося под контролем ключевого вида – речного бобра.

3.2.1. Материалы и методы

Исследования проводили в мае, июле и сентябре 2009–2011 гг. Количественные пробы макрозообентоса отбирали трижды в течение вегетационного сезона ковшевым дночерпателем Петерсена с площадью захвата $1/40 \text{ м}^2$, по два подъема на 1 пробу (в приплотинном и центральном участке прудов; на максимальной глубине и у берега – на условно «незарегулированных» участках). Всего в бассейне р. Таденка было обследовано 12 прудов и 18 условно (так как все они в разной степени испытывают влияние подпора или стоков бобровых прудов) «незарегулированных» участков. Всего было собрано 92 пробы.

Грунт промывали с помощью газа № 23, разборку проб осуществляли в живом виде, организмы фиксировали в 96%-м спирте. В качестве характеристик сообществ использовали: число видов (видовое богатство), общую численность N , экз./ м^2 , общую биомассу B , г/ м^2 .

Для идентификации донных беспозвоночных использовали современные определители (Чекановская, 1962; Лукин, 1976; Определитель пресноводных ..., 1977, 1994, 1995, 1997, 1999, 2001, 2004; Olivier, Roussel, 1983; Nasemann, Neubert, 1999; Saether et al., 2000; Жильцова, 2003; Канюкова, 2006; Timm, 2009; Скворцов, 2010).

В данной работе в отношении количественных характеристик и динамики сообществ, пришлось ограничиться рассмотрением лишь 12 стационаров, так как многие пруды и незарегулированные участки водотоков функционировали непродолжительное время, и на них было собрано всего по 1–2 пробы.

Для р. Таденка рассматриваются: ст. 1 – верхний бобровый пруд каскада верхнего течения реки, бывший ранее главным в поселении и брошенный в 2008 г. (сообщение Н.А. Завьялова), плотина которого из-за маловодности осенью 2010 и 2011 гг. не функционировала (соответствует ст. 2 в главе 3.1); ст. 1а – участок реки ниже плотины пруда, который осенью 2010 и 2011 гг. представлял собой остаточный стоячий водоем с диффузным поступлением воды через тело плотины (далее аналогичные станции будут обозначены по номеру станции вышерасположенного пруда с обозначением «а»); ст. 2 – второй в каскаде бобровый пруд, функционировавший в 2009 г., подверженный значительным колебаниям уровня, с одиночными растениями рдеста альпийского (*Potamogeton alpinus* Balb.) (соответствует ст. 3 в главе 3.1); ст. 3 – постоянно действующий жилой бобровый пруд, функционирующий с 2009 г., расположенный последним в верхнем течении реки ниже протяженного проточного участка водотока, сильно захламленный остатками деревьев; также подверженный значительным колебаниям уровня воды, осенью 2010 г. пред-

ставляющий собой цепочку остаточных луж (соответствует ст. 4 в главе 3.1); ст. 4 – участок реки в среднем течении, расположенный выше плотин каскада этого участка в окрестностях кордона заповедника № 19 напротив деревни Родники, как правило, пересыхающий к осени; ст. 5 – функционирующий с 2009 г., жилой с 2010 г. верхний пруд в среднем течении реки (соответствует станции 6 в главе 3.1); ст. 6 – жилой пруд в 2009 г., весной 2010 г. спущен, в конце лета того же года восстановлен, из которого бобры в 2010 г. переместились в расположенный выше пруд – ст. 5; ст. 7 – участок реки в среднем течении ниже каскада прудов, как правило, пересыхающий к осени (соответствует ст. 7 в главе 3.1).

На руч. Ниговец – притоке 1-го порядка р. Таденка – ст. 1 – бобровый пруд, отличительной чертой которого было полное отсутствие течения воды и наличие зарослей элодеи (*Elodea canadensis* L.) и двух видов повойничков (*Elatine* ssp.) (степень зарастания ~ 60–80%); в июне 2011 г. бобры практически полностью удалили элодею (степень зарастания составляла ~ 10%). Станция 2 – бобровый пруд, характеризующийся отсутствием течения воды и большой площадью, затопленной лесной подстилкой и деревьями в котором в 2011 г. наблюдалось значительное снижение уровня воды; с 2010 г. с незначительным зарастанием элодеей и ряской малой (*Lemna minor* L.), обилие которой увеличивалось к концу лета.

Грунты незарегулированных участков были песчаными с примесью гравия и гальки, в зонах снижения скорости течения, расположенных в непосредственной близости к прудам, – с наилком и остатками древесной растительности и листового опада (преимущественно ольхи). Прибрежная растительность, представленная сердечником (*Cardamine* sp.), жерушником земноводным (*Rorippa amphibia* L.) и калужницей болотной (*Caltha palustris* L.) встречалась лишь на линии уреза воды; глубина достигала 0.5 м. Грунты прудов менялись от затопленной почвы во время их заполнения до заиленных песчано-глинистых с большим количеством остатков древесной растительности. Кроме оговоренных при характеристике станций случаев, зарастание макрофитами полностью отсутствовало; глубина достигала 1.5–2.0 м.

3.2.2. Таксономическое разнообразие макрозообентоса бассейна р. Таденка

За время исследований в составе макрозообентоса бассейна р. Таденка обнаружено не менее 152 видов макробеспозвоночных (учитывая, что не все таксоны определены до видового уровня) не менее чем из 126 родов и 63 семейств, относящихся к 19 отрядам, 8 классам, 5 типам (табл. 3.2.1).

Наиболее интересной фаунистической находкой является вид *Ancylus orbicularis* Held, 1837 (Gastropoda: Planorbidae), указывающийся впервые с территории России. Ранее он был известен из Западной Европы и Запада Украины, предполагалось также обитание вида в европейской части России, где его, вероятно, смешивали с *A. fluviatilis* (Старобогатов и др., 2004).

Основной вклад в сложение общего видового разнообразия макрозообентоса внесли насекомые (84.6% фауны), преимущественно двукрылые (55.9%), из которых наиболее разнообразны были хирономиды (35.5%). Наибольшим видовым

Таблица 3.2.1. Таксономический состав фауны макробеспозвоночных бассейна р. Таденка

Таксоны	Таденка		Ниговец	
	Незарегулированные участки	Пруды	Заросший пруд	Незаросший пруд
1	2	3	4	5
Bryozoa				
<i>Plumatella repens</i> (L., 1758)	-	-	-	+
Nematoda				
Mermitidae spp.	+	-	-	+
Oligochaeta				
<i>Ophidonais serpentina</i> (Müller, 1773)	+	-	-	-
<i>Limnodrilus claparedianus</i> Ratzel, 1868	-	+	-	-
<i>Limnodrilus</i> spp.	-	+	-	+
<i>Potamothrix moldaviensis</i> Vejdovsky et Mrazek, 1902	-	+	+	-
<i>Tubifex newaensis</i> (Michaelsen, 1902)	+	+	-	-
<i>Tubifex tubifex</i> (Müller, 1773)	+	+	+	+
<i>Lumbriculus variegatus</i> (Müller, 1773)	+	+	+	-
<i>Styiodrilus heringianus</i> Claparede, 1862	+	-	+	-
Enchytraeidae sp.	+	-	-	-
<i>Eiseniella tetraedra</i> (Savigny, 1826)	+	+	-	-
Lumbricidae spp.	+	+	-	+
Hirudinea				
<i>Glossiphonia complanata</i> (L., 1758)	+	+	-	+
<i>Helobdella stagnalis</i> (L., 1758)	-	-	+	-
<i>Erpobdella octoculata</i> (L., 1758)	+	+	+	-
<i>Hirudo medicinalis</i> (L., 1758)	-	+	-	-
Bivalvia				
<i>Musculium terverianum</i> (Dupuy, 1849)	+	+	-	-
Euglesidae spp.	+	+	+	+
Gastropoda				
<i>Ancylus orbicularis</i> Held, 1837	+	-	-	-
<i>Segmentina nitida</i> (Müller, 1774)	-	-	+	+
<i>Lymnaea auricularia</i> (L., 1758)	+	+	-	-
Acari				
Hydracarina spp.	+	+	+	+
Insecta				
Plecoptera				
<i>Isogenus nubecula</i> Newman, 1833	+	-	-	-

1	2	3	4	5
<i>Capnia bifrons</i> Newman, 1839	-	+	-	-
<i>Capnia atra</i> Morton, 1896	+	-	-	-
<i>Amphinemura sulcicollis</i> Stephens, 1835	+	-	-	-
<i>Nemoura cinerea</i> Retzius, 1783	+	+	-	-
Ephemeroptera				
<i>Ephemera vulgata</i> L., 1758	+	+	-	-
<i>Paraleptophlebia submarginata</i> (Stephens, 1835)	+	-	-	-
<i>Silphonurus lacustris</i> Eaton, 1870	+	-	-	-
<i>Ephemerella ignita</i> (Poda, 1761)	+	-	-	-
<i>Baetis niger</i> (L., 1761)	+	-	-	-
<i>Baetis</i> sp.	+	-	-	-
<i>Cloeon</i> группы dipterum	-	-	-	+
Odonata				
<i>Coenagrion hastulatum</i> Charpentier, 1825	-	-	+	+
<i>Somatochlora metallica</i> (van der Linden, 1885)	-	+	-	-
Heteroptera				
<i>Nepa cinerea</i> L., 1758	-	+	-	-
<i>Plea minutissima</i> Leach, 1817	-	-	-	+
<i>Ilyocoris cimicoides</i> (L., 1758)	-	-	-	+
<i>Hesperocorixa sahlbergi</i> (Fieber, 1848)	-	+	-	-
Trichoptera				
<i>Polycentropus flavomaculatus</i> Pictet, 1834	-	+	-	-
<i>Plectrocnemia conspersa</i> (Curtis, 1834)	-	+	-	-
<i>Hydropsyche pellucidula</i> Curtis, 1834	+	-	-	-
<i>Ironoquia dubia</i> (Stephens, 1837)	-	+	+	-
<i>Trichostegia minor</i> (Curtis, 1834)	-	+	-	-
<i>Nemotaulius punctatolineatus</i> (Retzius, 1783)	+	-	-	-
<i>Glyptotaelius pellucidus</i> (Retzius, 1783)	+	+	-	-
<i>Potamophylax cingulatus</i> (Stephens, 1837)	+	-	-	-
<i>Potamophylax rotundipennis</i> (Brauer, 1857)	-	+	-	-
<i>Stenophylax lateralis</i> (Stephens, 1837)	+	-	-	-
<i>Limnephilus sparsus</i> Curtis, 1834	+	+	-	-
<i>Silo pallipes</i> (F., 1781)	+	-	-	-
Lepidoptera				
<i>Paraponyx stratiotata</i> L., 1758	-	-	+	-
<i>Cataclysta lemnata</i> L., 1758	-	+	-	-
Hymenoptera				
<i>Agriotypus armatus</i> Curtis, 1832	+	-	-	-
Megaloptera				
<i>Sialis fuliginosa</i> Pictet, 1836	-	+	-	-
<i>Sialis sordida</i> Klingstedt, 1932	+	+	-	-
<i>Sialis morio</i> Klingstedt, 1932	-	+	-	-
<i>Sialis</i> sp.	+	-	-	-
Coleoptera				
<i>Haliphus ruficollis</i> (DeGeer, 1774)	-	-	+	-

1	2	3	4	5
<i>latambus maculatus</i> (L., 1758)	+	+	-	-
<i>Rhantus exoletus</i> (Forster, 1771)	+	-	-	-
<i>Acilius canaliculatus</i> (Nicolai, 1822)	+	-	-	-
<i>Hydraena</i> sp.	+	-	-	-
<i>Limnius volkmari</i> (Panzer, 1793)	+	-	-	-
<i>Elodes</i> sp.	+	-	-	-
Diptera				
Brachycera				
<i>Oplodontha viridula</i> (F., 1775)	+	-	-	-
<i>Odontomyia argentata</i> (F., 1784)	+	-	-	-
<i>Oxycera nigricornis</i> Olivier, 1812	+	-	-	-
<i>Chrysops viduatus</i> (F., 1794)	+	-	-	-
<i>Chrysops caecutiens</i> (L., 1758)	+	+	-	-
<i>Atherix ibis</i> (F., 1798)	+	-	-	-
Dolichopodidae sp.	-	+	-	-
<i>Helophilus pendulus</i> (L., 1758)	+	-	-	-
<i>Lispe</i> sp.	+	-	-	-
<i>Fannia</i> spp.	+	-	-	+
Brachycera sp.	+	-	-	-
Chironomidae				
<i>Clinotanypus pinguis</i> (Loew, 1861)	-	-	+	+
<i>Ablabesmyia longistyla</i> Fittkau, 1962	-	-	+	+
<i>Ablabesmyia phatta</i> (Eggert, 1863)	-	-	+	-
<i>Macropelopia nebulosa</i> (Meigen, 1804)	+	+	-	-
<i>Thienemannimyia</i> sp.	+	+	-	-
<i>Zavrelemyia</i> sp.	+	+	-	+
<i>Procladius ferrugineus</i> Kieffer, 1919	+	+	+	+
<i>Procladius choreus</i> Meigen, 1804	+	+	-	-
<i>Procladius</i> sp.	-	+	-	-
<i>Tanypus punctipennis</i> Meigen, 1818	-	-	+	-
<i>Psectrotanypus varius</i> (F., 1787)	+	+	+	+
<i>Natarsia punctata</i> (F., 1805)	-	+	-	-
<i>Krenopelopia</i> sp.	-	+	-	-
<i>Telmatopelopia nemorum</i> (Goetghebuer, 1921)	-	-	-	+
Tanypodinae sp. (pupa)	+	-	-	-
<i>Pseudokiefferiella</i> sp.	+	-	+	-
<i>Prodiamesa olivacea</i> (Meigen, 1818)	+	+	-	-
<i>Odontomesa fulva</i> (Kieffer, 1919)	+	+	-	-
<i>Paralimnophyes hydrophilus</i> (Goetghebuer, 1921)	+	-	-	-
<i>Psectrocladius obvius</i> (Walker, 1856)	+	+	-	-
<i>Psectrocladius barbatipes</i> Kieffer, 1923	+	-	-	-
<i>Psectrocladius simulans</i> (Johannsen, 1937)	-	-	+	-
<i>Psectrocladius delatoris</i> Zelentsov, 1980	+	-	-	+
<i>Psectrocladius nevalis</i> Akhrorov, 1977	+	+	-	-
<i>Heterotrissocladius</i> группы <i>marcidus</i>	+	+	-	-

1	2	3	4	5
<i>Diplocladius cultiger</i> Kieffer, 1908	+	-	-	-
<i>Orthocladius</i> sp.	+	-	-	-
<i>Cricotopus</i> группы cylindraceus	+	-	-	-
<i>Synorthocladius semivirens</i> (Kieffer, 1909)	+	-	-	-
<i>Epicocladius flavens</i> (Malloch, 1915)	+	-	-	-
Orthoclaadiinae sp.1	-	+	-	-
Orthoclaadiinae sp.2	-	+	-	-
Orthoclaadiinae sp. 3	+	-	-	+
<i>Cladotanytarsus</i> группы mancus	+	-	-	-
<i>Tanytarsus medius</i> Reiss et Fittkau, 1971	+	+	-	-
<i>Tanytarsus pseudolestagei</i> Shilova, 1976	+	+	+	-
<i>Tanytarsus</i> sp.	-	-	+	-
<i>Paratanytarsus</i> spp.	-	+	+	+
<i>Micropsectra</i> sp.	+	-	-	-
<i>Parapsectra</i> sp.	-	+	-	-
<i>Chironomus dorsalis</i> Meigen, 1830	+	+	+	+
<i>Paratendipes</i> группы albimanus	+	+	-	+
<i>Stictochironomus crassiforceps</i> (Kieffer, 1922)	+	+	-	-
<i>Microtendipes</i> группы pedellus	+	+	-	-
<i>Glyptotendipes caulicola</i> (Kieffer, 1913)	-	-	-	+
<i>Glyptotendipes barbipes</i> (Staeger, 1839)	-	-	-	+
<i>Synendotendipes impar</i> (Walker, 1856)	+	-	+	+
<i>Endochironomus tendens</i> (F., 1775)	+	-	-	+
<i>Endochironomus donatoris</i> Shilova, 1974	+	-	-	-
<i>Dicrotendipes nervosus</i> (Staeger, 1839)	-	-	+	-
<i>Cladopelma viridula</i> (L., 1767)	-	+	+	-
<i>Polypedilum</i> группы convictum	+	-	-	-
<i>Polypedilum</i> sp.	+	-	-	-
Chironominae sp (pupae)	-	+	-	-
Прочие Nematocera				
<i>Chaoborus crystallinus</i> (DeGeer, 1776)	-	-	+	-
<i>Chaoborus flavicans</i> (Meigen, 1830)	+	+	-	+
<i>Chaoborus pallidus</i> (Fabricius, 1974)	-	-	-	+
<i>Cnetha</i> sp.	+	+	-	-
<i>Aedes</i> sp.	-	+	-	-
<i>Ptychoptera albimana</i> (F., 1787)	-	+	-	-
<i>Probezzia seminigra</i> (Panzer, 1798)	-	-	+	-
<i>Bezzia xantogaster</i> (Kieffer, 1919)	+	+	-	+
<i>Bezzia leucogaster</i> (Zetterstedt, 1850)	+	-	-	-
<i>Mallochohelea munda</i> (Loew, 1864)	+	-	-	-
<i>Mallochohelea setigera</i> (Loew, 1864)	-	+	-	-
<i>Berdeniella</i> sp.	+	-	-	-
Psychodidae sp.	+	-	-	-
<i>Dicranota bimaculata</i> (Schummel, 1829)	+	-	-	-
<i>Pilaria discicollis</i> (Meigen, 1818)	+	+	-	+

1	2	3	4	5
<i>Idioptera</i> sp.	+	+	-	-
<i>Euphylidorea lineola</i> (Meigen, 1804)	+	+	-	-
<i>Phylidorea</i> sp.	+	-	-	-
<i>Erioptera lutea</i> Meigen, 1804	-	+	-	-
<i>Tipula montium</i> Eggert, 1863	+	-	-	-
Всего:	100	71	30	34

богатством характеризовалось население незарегулированных участков реки (табл. 3.2.1), что свидетельствует о сохранении лотического облика фауны, несмотря на интенсивное зарегулирование стока.

Исключительно в сообществах незарегулированных участков отмечен 51 вид, среди которых, наряду с представителями реофильных семейств Capniidae, Perlodidae (Plecoptera), Leptophlebiidae, Silphonuridae, Ephemerellidae (Ephemeroptera), Goeridae (Trichoptera) со своим паразитом *Agriotypus armatus* (Hymenoptera: Ichneumonidae), Elmidae (Coleoptera), Psychodidae, Pediciidae (Diptera), уже упомянутым видом брюхоногих моллюсков *Ancylus orbicularis*, встречены и преимущественно лимнофильные таксоны короткоусых двукрылых: *Odontomyia argentata*, *Chrysops viduatus*, *Helophilus pendulus*, *Lispe* sp. (табл. 3.2.1), нахождение которых свидетельствует о влиянии зарегулирования на проточные участки, а двух последних также и об эвтрофировании данных участков.

В то же время, исключительно в прудах обнаружены, наряду с типично лимнофильными или эвритопными видами, такие ручьевые реофилы как *Capnia bifrons* (Plecoptera), *Plectrocnemia conspersa*, *Potamophylax rotundipennis* (Trichoptera) (табл. 3.2.1).

Во всех типах обследованных биотопов отмечены виды *Tubifex tubifex*, *Procladius ferrugineus*, *Psectrotanypus varius*, *Chironomus dorsalis*, а также не определенные представители семейства Euglesidae (Bivalvia) и водяных клещей (Hydracarina). Эти таксоны (кроме водяных клещей) чаще всего были доминирующими в сообществах прудов и сопряженных с ними участков реки.

3.2.3. Количественное развитие макрозообентоса исследованных участков

2009 г. В течение вегетационного сезона общее число видов в сообществах прудов и расположенных ниже участков реки на участке верхнего течения постоянно снижалось на станциях 1–1а, 3; снижалось от весны к лету и увеличивалось к осени без достижения весеннего уровня на станциях 2–2а, и оставалось одинаковым во время существования ст. 3а. Такую динамику видового богатства на станциях 1–1а и 2–2а определяли хирономиды; на станции 3, кроме них, другие группы амфибиотических насекомых – поденки, ручейники, нехирономидные двукрылые. При этом в целом разнообразие сообществ незарегулированных участков было ниже, чем в расположенных выше прудах (рис. 3.2.1).

В сообществе участка реки в среднем течении выше прудов (ст. 4) от весны (когда сезонный аспект был представлен 1 видом олигохет) к лету, наоборот, шло увеличение видового богатства за счет появления эвглесид, ручейников и хирономид. В сообществе пруда в среднем течении реки (ст. 6) динамика видового богатства была аналогичной прудам верхнего течения – постоянное снижение в течение сезона, что также определялось в основном хирономидами и, в меньшей степени, поденками, большекрылыми и короткоусыми двукрылыми. В июле разнообразие на станции 6а было ниже, чем на ст. 6, как и в прудах верхнего течения. На ст. 7 ниже прудов видовое богатство во время существования биотопа в весенне-летний период оставалось одинаковым (рис. 3.2.1), но менялось качественно – исчезли двустворчатые моллюски и уменьшилось число видов хирономид, при появлении ручейников и нехирономидных двукрылых. В целом наибольшим видовым разнообразием характеризовались сообщества жилых прудов (станции 3 и 6) и участка выше прудов в среднем течении реки (ст. 4) (рис. 3.2.1а).

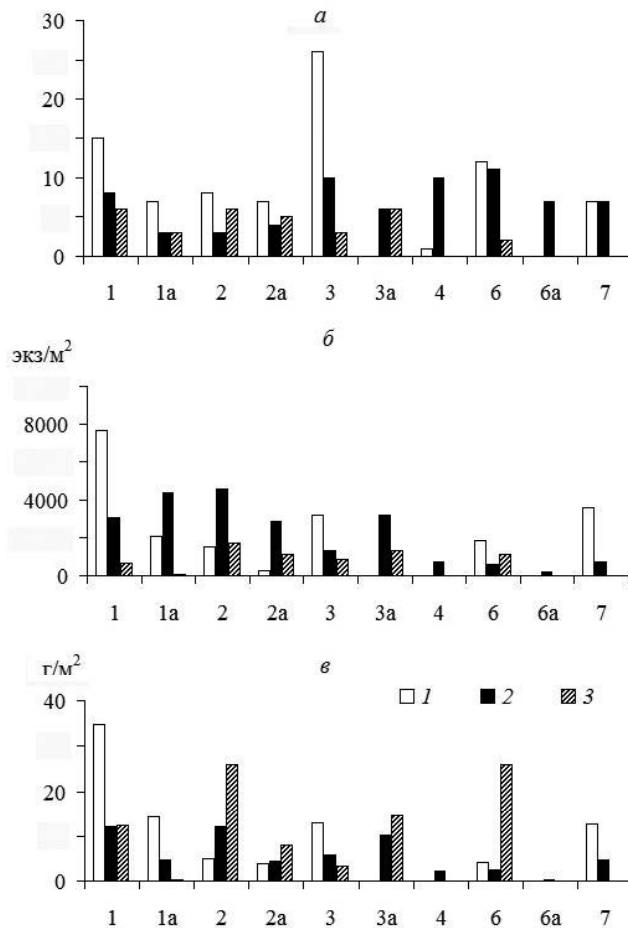


Рис. 3.2.1. Динамика видового богатства (а), численности (б) и биомассы (в) сообществ макрозообентоса р. Таденка в 2009 г. Обозначения: 1 – апрель, 2 – август, 3 – октябрь.

Общая численность сообществ характеризовалась весенним пиком в сообществах станций 1, 3, 6, 7 и летним – в сообществах станций 1а, 2, 2а, 3а, 4 (рис. 3.2.1б). Максимальное значение общей численности зарегистрировано весной в сообществе станции 1 (7620 экз./м²). Практически во всех сообществах наиболее существенный вклад в сложение численности вносили хирономиды (табл. 3.2.2–3.2.4), другие группы становились значимыми обычно к концу вегетационного сезона на фоне снижения численности последних.

Таблица 3.2.3. Численность значимых групп макрозообентоса (%) р. Таденка в верхнем течении в 2009 г. (станции 2а, 3, 3а)

Значимые группы	Станции							
	2а			3			3а	
	апр.	авг.	окт.	апр.	авг.	окт.	авг.	окт.
Nematoda	8.3	-	-	-	-	-	-	-
Oligochaeta	-	1.4	1.8	2.5	15.6	4.7	3.8	1.5
Hirudinea	-	-	-	-	1.6	-	-	-
Bivalvia	-	-	-	-	51.6	-	38.8	1.5
Gastropoda	-	-	-	0.6	-	-	-	-
Hydracarina	-	-	-	1.2	-	-	-	-
Plecoptera	-	-	-	0.6	-	-	-	-
Ephemeroptera	-	-	-	1.2	-	-	-	-
Trichoptera	8.3	-	-	1.9	-	-	-	9.2
Coleoptera	-	-	1.8	3.7	-	-	-	-
Brachycera	-	-	-	1.9	-	-	-	6.2
Chironomidae	75.0	98.6	96.4	80.7	31.3	95.3	57.5	81.5
Прочие Nematocera	8.3	-	-	5.6	-	-	-	-

Таблица 3.2.4. Численность значимых групп макрозообентоса (%) р. Таденка в среднем течении в 2009 г.

Значимые группы	Станции							
	4		6			6а	7	
	апр.	авг.	апр.	авг.	окт.	авг.	апр.	авг.
Oligochaeta	100.0	-	-	3.4	-	-	35.0	68.6
Bivalvia	-	2.7	-	-	-	-	1.7	-
Ephemeroptera	-	-	2.2	-	-	-	-	-
Trichoptera	-	5.4	-	-	-	-	-	2.9
Megaloptera	-	-	1.1	3.4	-	-	-	-
Brachycera	-	-	-	3.4	-	-	-	2.9
Chironomidae	-	91.9	96.7	89.7	100.0	70.0	63.3	14.3
Прочие Nematocera	-	-	-	-	-	30.0	-	11.4

Общая биомасса сообществ станций 1, 1а, 3 и 7 снижалась в течение вегетационного сезона, причем максимальная общая биомасса, как и численность, была отмечена в весеннем аспекте сообщества ст. 1 (29.7 г/м²). В остальных сообществах биомасса в течение сезона росла (рис. 3.2.1в). Минимальными значениями биомассы характеризовались сообщества незарегулированного участка выше плотин (от 0.08 г/м² в апреле до 2.14 г/м² в августе) и летний аспект сообщества ст. 6а (0.24 г/м²).

В сообществах станций 1, 1а и 2 в течение сезона снижается доля хирономид в сложении общей биомассы, при этом увеличивается роль двустворчатых моллюсков за счет Euglesidae, а также стрекоз и бабочек (в верхнем пруду), олигохет (расположенный ниже участок реки), либо стрекоз (ст. 2) (табл. 3.2.5).

В сообществе ст. 2а доля хирономид и олигохет максимальна в летний период, когда в сообществе отсутствуют ручейники, жесткокрылые и нехирономидные Nematocera. В сообществе нижнего жилого пруда в верхнем течении реки доля хирономид максимальна осенью на фоне снижения общей биомассы и разнообразия значимых групп. В сообществе станции 3а доля эвглесид максимальна летом (как и в расположенном выше пруду), а увеличение общей биомассы к осени происходит за счет развития короткоусых двукрылых и ручейников (табл. 3.2.6).

На участке реки выше прудов в среднем течении к лету исчезают олигохеты, слагавшие весенний аспект сообщества, появляются двустворчатые моллюски, хирономиды и наиболее обильные – ручейники. В пруду среднего течения реки (ст. 6) рост биомассы в течение сезона с достижением осеннего максимума хирономидным аспектом сообщества происходит с почти полным исчезновением этой группы летом, когда в сообществе доминируют большекрылые и олигохеты. На участке реки ниже прудов обилие хирономид от весны к лету также падает, определяя снижение общей биомассы, но идет рост биомассы олигохет, и появляются ручейники и короткоусые двукрылые (табл. 3.2.7).

Таблица 3.2.5. Биомасса значимых групп макрозообентоса (%) р. Таденка в верхнем течении в 2009 г. (станции 1, 1а, 2)

Значимые группы	Станции								
	1			1а			2		
	апр.	авг.	окт.	апр.	авг.	окт.	апр.	авг.	окт.
Oligochaeta	4.5	0.3	1.1	0.8	-	26.3	1.6	-	-
Hirudinea	2.2	-	-	-	-	-	-	-	-
Bivalvia	-	0.3	65.0	-	4.6	52.6	-	-	1.5
Odonata	-	-	24.8	-	-	-	-	-	24.4
Trichoptera	8.2	-	-	-	-	-	-	-	-
Lepidoptera	-	-	8.6	-	-	-	-	-	-
Megaloptera	-	2.6	-	0.3	-	-	-	-	-
Brachycera	-	1.5	-	-	-	-	-	-	-
Chironomidae	85.1	94.7	0.5	98.9	95.4	21.1	98.4	100.0	74.1
Прочие Nematocera	-	0.5	-	-	-	-	-	-	-

Таблица 3.2.6. Биомасса значимых групп макрозообентоса (%) р. Таденка в верхнем течении в 2009 г. (станции 2а, 3, 3а)

Значимые группы	Станции							
	2а			3			3а	
	апр.	авг.	окт.	апр.	авг.	окт.	авг.	окт.
Nematoda	0.5	-	-	-	-	-	-	-
Oligochaeta	-	40.7	0.5	7.0	4.9	2.9	1.8	0.3
Hirudinea	-	-	-	-	17.8	-	-	-
Bivalvia	-	-	-	-	70.3	-	71.9	0.7
Gastropoda	-	-	-	1.1	-	-	-	-
Hydracarina	-	-	-	0.3	-	-	-	-
Plecoptera	-	-	-	0.3	-	-	-	-
Ephemeroptera	-	-	-	4.0	-	-	-	-
Trichoptera	68.3	-	-	9.9	-	-	-	7.7
Coleoptera	-	-	64.5	14.8	-	-	-	-
Brachycera	-	-	-	42.0	-	-	-	62.7
Chironomidae	10.1	59.3	35.0	40.8	7.0	97.1	26.4	28.6
Прочие Nematocera	21.2	-	-	12.2	-	-	-	-

Таблица 3.2.7. Биомасса значимых групп макрозообентоса (%) р. Таденка в среднем течении в 2009 г.

Значимые группы	Станции							
	4		6			6а	7	
	апр.	авг.	апр.	авг.	окт.	авг.	апр.	авг.
Oligochaeta	100.0	-	-	16.7	-	-	11.9	57.6
Bivalvia	-	2.8	-	-	-	-	2.9	-
Ephemeroptera	-	-	6.6	-	-	-	-	-
Trichoptera	-	67.3	-	-	-	-	-	23.7
Megaloptera	-	-	1.9	44.2	-	-	-	-
Brachycera	-	-	-	0.2	-	-	-	8.5
Chironomidae	-	29.9	91.5	0.2	100.0	58.3	85.2	3.0
Прочие Nematocera	-	-	-	-	-	41.7	-	7.2

2010 г. Среди сообществ р. Таденка наиболее богатым видами было сообщество незарегулированного участка выше плотин (ст. 4), достигавшее максимального разнообразия в летний период. Также летним пиком разнообразия характеризовалось и наименее разнообразное сообщество верхнего пруда (ст. 1). В сообществах прудов станций 3 и 5 в течение сезона наблюдалось снижение видового богатства, а на незарегулированном участке ниже прудов число видов уменьшалось от весны к лету, а затем увеличивалось к осени без достижения весеннего уровня (рис. 3.2.2а). Интересно, что сообщества участков реки ниже прудов (станции 1а и 3а) в период существования были разнообразнее сообществ, расположенных выше

прудов, в отличие от обратной ситуации 2009 г. Преимущественно видовое богатство и его динамика в сообществах обеспечивались двукрылыми семейства хирономиды, а на незарегулированных участках и видами других отрядов амфибиотических насекомых (веснянок, поденок, ручейников и связанных с ними перепончатокрылых, жуков). Причем, если на участке выше прудов представители данных отрядов были наиболее разнообразны весной и осенью, то на участке ниже прудов – летом.

Общая численность макробеспозвоночных уменьшалась в ряду сообществ расположенных по продольному профилю реки (от максимума на ст. 1 до минимума на ст. 5, с некоторым повышением в сообществах незарегулированных участков станций 4 и 7 (рис. 3.2.2б). Численность в сообществах ниже прудов была ниже, чем в самих прудах, как и в 2009 г. Максимальная общая численность зарегистрирована летом в верхнем пруду (9400 экз./м²), минимальная – осенью в пруду ст. 3 (200 экз./м²).

В сообществах верхнего течения реки в течение вегетационного сезона снижалась доля хирономид, при возрастании значения олигохет, а для летнего аспекта, характеризовавшегося максимальными значениями общей численности, было отмечено присутствие короткоусых двукрылых (табл. 3.2.8).

В сообществах среднего течения реки – на станциях 5 и 7 – также наблюдался летний пик общей численности, а на ст. 4 он был зарегистрирован осенью (26). В сообществах станций 4 и 5 доля хирономид в течение сезона росла преимущественно на фоне снижения обилия других амфибиотических насекомых. В сообществе реки ниже прудов (ст. 7) хирономиды не играли заметной роли, а летний пик численности обеспечивался развитием олигохет. В летний период здесь также были обильны короткоусые двукрылые, а осенью еще и ручейники и нехирономидные *Nematocera* (табл. 3.2.9).

В распределении биомассы сообществ по продольному профилю реки наблюдались те же закономерности, что и в распределении численности. Для большин-

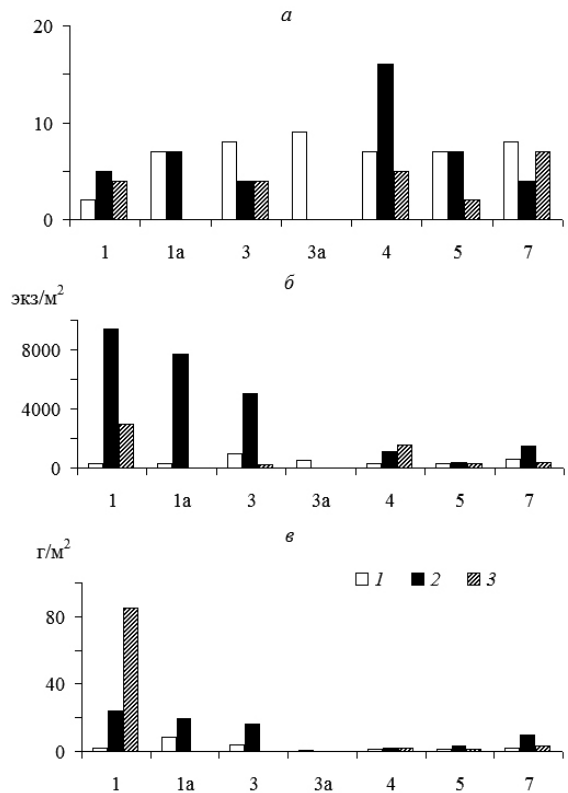


Рис. 3.2.2. Динамика видового богатства (а), численности (б) и биомассы (в) сообществ макрозообентоса р. Таденка в 2010 г. Обозначения: 1 – май, 2 – июль, 3 – сентябрь.

Таблица 3.2.8. Численность значимых групп макрозообентоса (%) р. Таденка в верхнем течении в 2010 г.

Значимые группы	Станции								
	1			1а		3			3а
	май	июль	сент.	май	июль	май	июль	сент.	май
Oligochaeta	-	32.8	95.9	15.4	32.9	41.7	4.0	60.0	3.7
Hirudinea	-	-	0.7	15.4	-	-	-	-	-
Bivalvia	-	-	-	-	1.3	-	-	-	3.7
Plecoptera	-	-	-	7.7	-	2.1	-	-	11.1
Trichoptera	-	-	-	7.7	-	-	-	-	-
Megaloptera	-	-	3.4	-	-	-	-	-	-
Coleoptera	-	-	-	-	0.3	-	-	-	-
Brachycera	-	66.8	-	7.7	65.3	-	96.0	10.0	3.7
Chironomidae	100.0	0.4	-	46.2	0.3	54.2	-	30.0	77.8
Прочие Nematocera	-	-	-	-	-	2.1	-	-	-

Таблица 3.2.9. Численность значимых групп макрозообентоса (%) р. Таденка в среднем течении в 2010 г.

Значимые группы	Станции								
	4			5			7		
	май	июль	сент.	май	июль	сент.	май	июль	сент.
Oligochaeta	-	16.7	-	14.3	22.2	-	-	70.3	5.3
Hirudinea	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Bivalvia	35.7	-	1.3	-	-	-	-	-	-
Gastropoda	-	3.7	-	-	-	-	20.7	-	5.3
Hydracarina	-	-	-	-	-	-	3.4	-	-
Plecoptera	-	11.1	-	-	-	-	-	-	-
Ephemeroptera	14.3	3.7	-	-	-	-	3.4	-	21.1
Trichoptera	-	1.9	-	7.1	5.6	-	55.2	-	-
Hymenoptera	-	1.9	-	-	-	-	-	-	-
Megaloptera	-	9.3	-	-	-	-	-	-	-
Coleoptera	-	-	3.8	-	5.6	-	3.4	-	-
Brachycera	14.3	38.9	-	-	66.7	-	-	24.3	36.8
Chironomidae	35.7	13.0	94.9	78.6	-	100.0	6.9	5.4	-
Прочие Nematocera	-	-	-	-	-	-	6.9	-	31.6

ства сообществ был характерен летний пик данного показателя (рис. 3.2.2в), за исключением сообщества верхнего пруда, где максимум биомассы (84.9 г/м²) был обеспечен нахождением медицинской пиявки *Hirudo medicinalis* в остаточном водоеме, вероятно, как в стадии переживания. Если исключить этот вид, то биомасса в данном аспекте сообщества составила бы 10.5 г/м², что ниже июльского

Таблица 3.2.10. Биомасса значимых групп макрозообентоса (%) р. Таденка в верхнем течении в 2010 г.

Значимые группы	Станции								
	1			1а		3			3а
	май	июль	сент.	май	июль	май	июль	сент.	май
Oligochaeta	-	30.8	8.1	3.5	20.3	38.4	2.9	66.7	11.1
Hirudinea	-	-	87.7	58.8	-	-	-	-	-
Bivalvia	-	-	-	-	5.3	-	-	-	8.3
Plecoptera	-	-	-	7.0	-	1.1	-	-	11.1
Trichoptera	-	-	-	12.6	-	-	-	-	-
Megaloptera	-	-	4.2	-	-	-	-	-	-
Coleoptera	-	-	-	-	0.9	-	-	-	-
Brachycera	-	68.7	-	10.5	73.1	-	97.1	20.0	30.6
Chironomidae	100.0	0.5	-	7.5	0.3	58.9	-	13.3	38.9
Прочие Nematocera	-	-	-	-	-	1.6	-	-	-

пики (24.3 г/м²). Минимальная биомасса отмечена в осеннем аспекте сообщества пруда станции 3 (0.3 г/м²).

В сообществе верхнего пруда и сопряженной с ним ст. 1а доля биомассы хирономид снижалась в течение сезона, на фоне увеличения доли олигохет (если исключить медицинскую пиявку). В сообществе жилого пруда (ст. 3) общую биомассу весной определяли хирономиды и олигохеты, летом – короткоусые двукрылые, осенью – преимущественно олигохеты. Обследовавшееся в мае сообщество ст. 3а уступало по общей биомассе сообществу сопряженного пруда, но характеризовалось в этот период повышенным, по сравнению с ним, разнообразием групп и более высокой ролью веснянок, при меньшей роли хирономид и олигохет (табл. 3.2.10).

В сообществах станций 4 и 5 в течение сезона происходило увеличение доли биомассы хирономид, при летнем развитии других амфибиотических насекомых и олигохет. В сообществе реки на ст. 7 хирономиды не играли важной роли в сложении биомассы, основной вклад в которую весной вносили ручейники, летом – олигохеты, а осенью поденки и короткоусые двукрылые (табл. 3.2.11).

В сообществах прудов на ручье Ниговец общее число видов, среди которых больше всего было хирономид, уменьшалось в течение сезона, причем весной и летом было выше в заросшем пруду, а осенью – в незаросшем (рис. 3.2.3а).

Общая численность сообществ в прудах ручья имела противоположную сезонную динамику: в заросшем – падала, в незаросшем – возрастала (рис. 3.2.3б).

В заросшем пруду общая численность сообщества в течение сезона в основном слагалась олигохетами, хирономидами и пиявками, причем доля численности хирономид уменьшалась от весны к лету и возрастала осенью. В весенний период здесь также значимы были олигохеты, доля численности которых еще сильнее увеличилась к лету; осенью сообщество слагалось лишь двумя группами – пиявками и хирономидами (табл. 3.2.12).

Таблица 3.2.11. Биомасса значимых групп макрозообентоса (%) р. Таденка в среднем течении в 2010 г.

Значимые группы	Станции								
	4			5			7		
	май	июль	сент.	май	июль	сент.	май	июль	сент.
Oligochaeta	-	6.7	-	29.7	49.0	-	-	85.5	0.6
Bivalvia	38.9	-	4.8	-	-	-	-	-	-
Gastropoda	-	30.5	-	-	-	-	5.2	-	8.6
Hydracarina	-	-	-	-	-	-	2.1	-	-
Plecoptera	-	9.5	-	-	-	-	-	-	-
Ephemeroptera	30.6	14.3	-	-	-	-	2.1	-	34.4
Trichoptera	-	4.8	-	39.1	20.5	-	83.5	-	-
Hymenoptera	-	4.8	-	-	-	-	-	-	-
Megaloptera	-	6.7	-	-	-	-	-	-	-
Coleoptera	-	-	20.0	-	11.9	-	2.1	-	-
Brachycera	16.7	19.0	-	-	18.5	-	-	6.2	50.9
Chironomidae	13.9	3.8	75.2	31.3	-	100.0	1.0	8.3	-
Прочие Nematocera	-	-	-	-	-	-	4.1	-	5.5

Таблица 3.2.12. Численность значимых групп макрозообентоса (%) руч. Ниговец в 2010 г.

Значимые группы	Заросший пруд			Незаросший пруд		
	май	июль	сент.	май	июль	сент.
Nematoda	-	-	-	1.5	-	-
Oligochaeta	12.9	68.2	-	12.3	-	1.0
Hirudinea	-	-	33.3	-	-	-
Bivalvia	-	2.3	-	26.2	-	-
Gastropoda	1.6	-	-	-	-	-
Hydracarina	-	2.3	-	-	1.2	-
Ephemeroptera	-	-	-	-	2.3	-
Odonata	-	2.3	-	-	-	0.5
Heteroptera	-	-	-	-	-	0.5
Trichoptera	6.5	-	-	-	-	-
Lepidoptera	-	2.3	-	-	-	-
Coleoptera	-	2.3	-	-	-	-
Brachycera	-	-	-	1.5	-	-
Chironomidae	79.0	20.5	66.7	56.9	93.0	98.1
Прочие Nematocera	-	-	-	1.5	3.5	-

В незаросшем пруду доля численности хирономид увеличивалась в течение сезона так, что осенью они составили более 98% общей численности максимально многочисленного аспекта (4180 экз./м²). Весной в сообществе также были дос-

таточно обильны двустворчатые моллюски и олигохеты (табл. 3.2.12).

Динамика общей биомассы сообществ в прудах ручья, как и численность, имела противоположную сезонную направленность: в заросшем – падала, в незаросшем – возрастала (рис. 3.2.3в), с несущественным снижением от весны к лету.

Падение биомассы в заросшем пруду было связано с исчезновением всех значимых групп, кроме хирономид, при появлении пиявок. В незаросшем пруду рост биомассы в течение сезона обеспечивался преимущественно за счет хирономид, составивших осенью более 99% общей биомассы, которая достигла 29.9 г/м² (табл. 3.2.13).

2011 г. В течение вегетационного сезона рост видового богатства наблюдался в сообществе верхнего пруда; в сообществах прудов станций 3 и 6 пик разнообразия наблюдался в июле, а в сообществах станций 5 и 7 разнообразие в течение сезона снижалось (рис. 3.2.4а).

Максимальным видовым богатством отличались сообщества прудов станций 1 и 6.

В динамике общей численности во всех сообществах, кроме станции 6 и 7, прослеживался летний пик. В сообществах же станций 6 и 7 в течение сезона наблюдалось постепенное уменьшение данного показателя обилия (рис. 3.2.4б). Максимальная общая численность и биомасса отмечены в летнем аспекте сообщества станции 5 (4240 экз./м², 20.8 г/м²). Минимальные показатели обилия были характерны для осеннего аспекта сообщества незарегулированного участка реки ниже прудов, которое развивалось в условиях крайне низкой водообеспеченности (40 экз./м², 0.2 г/м²).

В сообществах прудов верхнего течения в ходе сезонного развития уменьшалась доля численности олигохет, при возрастании доли хирономид в сообществе жилого пруда; осенью увеличивалась доля двустворчатых моллюсков, а в сообществе нежилого пруда появлялись большекрылые (табл. 3.2.14).

Увеличение общей численности к июлю в сообществе пруда на ст. 5 достигается за счет массового развития хирономид на фоне исчезновения короткоусых дву-

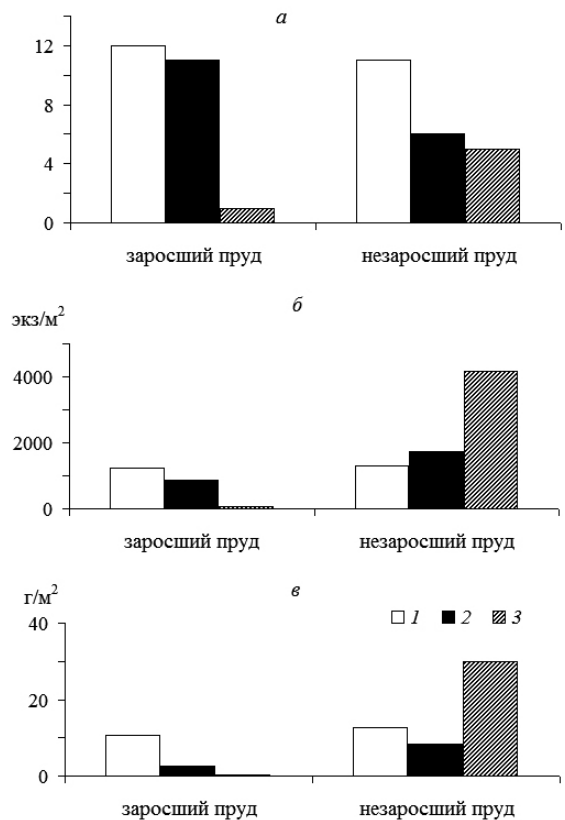


Рис. 3.2.3. Динамика видового богатства (а), численности (б) и биомассы (в) сообществ макрозообентоса руч. Ниговец в 2010 г. Обозначения: 1 – май, 2 – июль, 3 – сентябрь.

Таблица 3.2.13. Биомасса значимых групп макрозообентоса (%) руч. Ниговец в 2010 г.

Значимые группы	Заросший пруд			Незаросший пруд		
	май	июль	сент.	май	июль	сент.
Nematoda	-	-	-	0.2	-	-
Oligochaeta	4.7	65.9	-	52.7	-	0.2
Hirudinea	-	-	57.9	-	-	-
Bivalvia	-	5.4	-	22.7	-	-
Gastropoda	0.4	-	-	-	-	-
Hydracarina	-	0.8	-	-	0.2	-
Ephemeroptera	-	-	-	-	2.2	-
Odonata	-	7.0	-	-	-	0.3
Heteroptera	-	-	-	-	-	0.3
Trichoptera	89.0	-	-	-	-	-
Lepidoptera	-	10.9	-	-	-	-
Coleoptera	-	2.3	-	-	-	-
Brachycera	-	-	-	0.2	-	-
Chironomidae	6.0	7.8	42.1	23.0	95.7	99.2
Прочие Nematocera	-	-	-	1.3	1.9	-

крылых. В сообществе пруда станции 6 падение общей численности в течение сезона происходит при исчезновении обильных весной короткоусых двукрылых, снижении доли хирономид и увеличении значения моллюсков. В сообществе незарегулированного участка снижение общей численности было обусловлено исчезновением к осени всех значимых групп, кроме хирономид (табл. 3.2.15).

Общая биомасса сообществ на станциях 1 и 6 снижалась от весны к лету, с последующим ростом к осени; на остальных наблюдался летний пик общей биомассы (рис. 3.2.4в).

Таблица 3.2.14. Численность значимых групп макрозообентоса (%) р. Таденка в верхнем течении в 2011 г.

Значимые группы	Станции						
	1			3			3а
	май	июль	сент.	май	июль	сент.	май
Oligochaeta	100.0	40.5	29.2	85.2	43.2	33.3	50.0
Bivalvia	-	0.9	20.8	-	1.4	3.7	-
Plecoptera	-	-	-	3.7	-	-	25.0
Megaloptera	-	-	20.8	-	2.7	-	-
Coleoptera	-	-	-	7.4	-	-	12.5
Chironomidae	-	57.8	29.2	3.7	52.7	63.0	12.5
Прочие Nematocera	-	0.9	-	-	-	-	-

Таблица 3.2.15. Численность значимых групп макрозообентоса (%) р. Таденка в среднем течении в 2011 г.

Значимые группы	Станции							
	5		6			7		
	май	июль	май	июль	сент.	май	июль	сент.
Oligochaeta	2.6	-	8.2	1.0	-	42.9	16.7	-
Bivalvia	-	-	6.1	2.9	18.5	-	-	-
Gastropoda	-	-	-	-	1.5	-	-	-
Ephemeroptera	-	0.5	-	-	-	14.3	-	-
Trichoptera	2.6	-	-	-	-	-	-	-
Megaloptera	-	3.3	-	-	-	-	-	-
Brachycera	94.7	-	85.7	-	-	28.6	-	-
Chironomidae	-	95.8	-	95.1	78.5	14.3	33.3	-
Прочие Nematocera	-	0.5	-	1.0	1.5	-	50.0	100.0

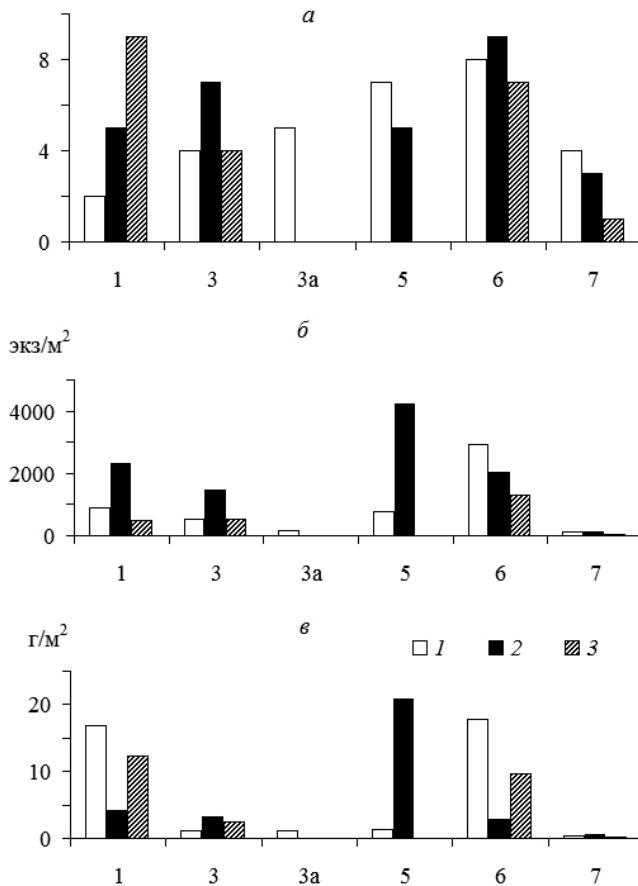


Рис. 3.2.4. Динамика видового богатства (а), численности (б) и биомассы (в) сообществ макрозообентоса р. Таденка в 2011 г. Обозначения: 1 – май, 2 – июль, 3 – сентябрь.

Таблица 3.2.16. Биомасса значимых групп макрозообентоса (%) р. Таденка в верхнем течении в 2011 г.

Значимые группы	Станции						
	1			3			3а
	май	июль	сент.	май	июль	сент.	май
Oligochaeta	100.0	51.7	3.6	87.5	40.4	18.2	63.9
Bivalvia	-	1.9	50.2	-	1.9	1.7	-
Plecoptera	-	-	-	5.4	-	-	16.4
Megaloptera	-	-	40.1	-	5.0	-	-
Coleoptera	-	-	-	3.6	-	-	18.0
Chironomidae	-	45.5	6.2	3.6	52.8	80.2	1.6
Прочие Nematocera	-	0.9	-	-	-	-	-

Таблица 3.2.17. Биомасса значимых групп макрозообентоса (%) р. Таденка в среднем течении в 2011 г.

Значимые группы	Станции							
	5		6			7		
	май	июль	май	июль	сент.	май	июль	сент.
Oligochaeta	1.4	-	45.6	2.8	-	26.3	16.0	-
Bivalvia	-	-	7.1	11.3	21.6	-	-	-
Gastropoda	-	-	-	-	19.5	-	-	-
Ephemeroptera	-	2.7	-	-	-	52.6	-	-
Trichoptera	14.5	-	-	-	-	-	-	-
Megaloptera	-	5.3	-	-	-	-	-	-
Brachycera	84.1	-	47.4	-	-	15.8	-	-
Chironomidae	-	91.5	-	84.5	58.6	5.3	28.0	-
Прочие Nematocera	-	0.5	-	1.4	0.2	-	56.0	100.0

Таблица 3.2.18. Численность значимых групп макрозообентоса (%) руч. Ниговец в 2011 г.

Значимые группы	Заросший пруд			Незаросший пруд		
	май	июль	сент.	май	июль	сент.
Bryozoa	-	-	-	-	1.6	-
Oligochaeta	93.7	27.9	3.2	4.0	-	-
Hirudinea	1.3	-	3.2	-	-	-
Bivalvia	-	-	-	52.0	4.9	9.1
Gastropoda	-	-	3.2	4.0	3.3	18.2
Hydracarina	-	-	-	-	-	4.5
Heteroptera	-	-	-	-	1.6	-
Chironomidae	3.8	72.1	87.1	40.0	86.9	68.2
Прочие Nematocera	1.3	-	3.2	-	1.6	-

Снижение общей биомассы в прудах на станциях 1 и 6 было обусловлено снижением биомассы олигохет, а летний пик биомассы на остальных станциях обеспечивался хирономидами, на ст. 3, кроме того, олигохетами, ст. 7 – нехирономидными Nematocera (табл. 3.2.17).

В 2011 г. после удаления макрофитов в июне бобрами в сообществе зарастающего пруда максимум видового богатства наблюдался осенью, а в сообществе незаросшего – летом (рис. 3.2.5а). В период максимального разнообразия в сообществе заросшего пруда ни одна значимая группа не выделялась по числу видов, а в незаросшем пруду осенью наиболее разнообразны были хирономиды.

Динамика общей численности и биомассы в течение сезона были сходны: в заросшем пруду эти характеристики уменьшались в течение сезона от весеннего максимума, который составлял 1580 экз./м² и 4.86 г/м², а в незаросшем достигали максимума (1220 экз./м², 10.2 г/м²) в летний период (рис. 3.2.5 б, в).

Снижение количественных характеристик в заросшем пруду было связано со снижением роли крупных олигохет семейства Lumbriculidae, а летний пик в сообществе незаросшего пруда обеспечивался преимущественно хирономидами в от-

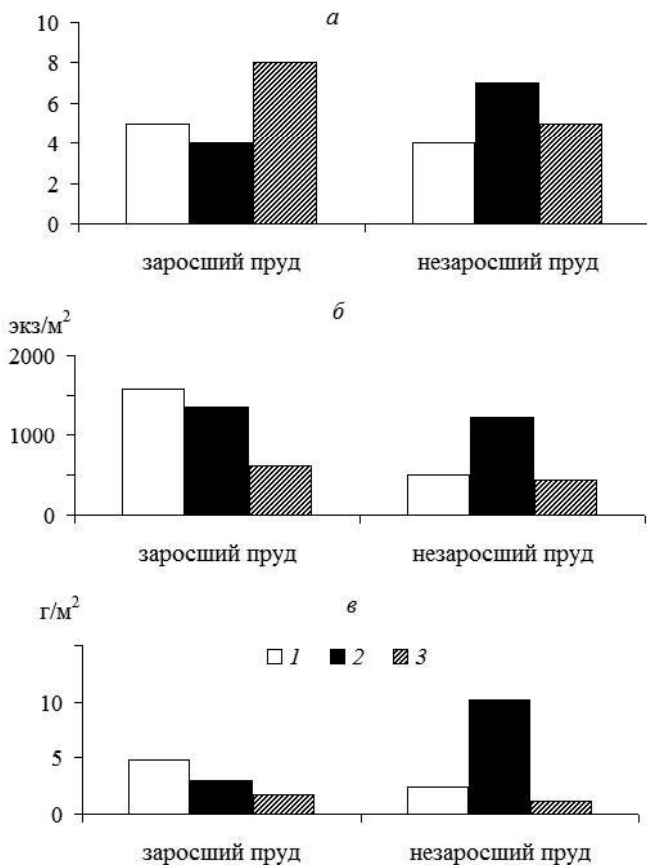


Рис. 3.2.5. Динамика видового богатства (а), численности (б) и биомассы (в) сообществ макрозообентоса руч. Ниговец в 2011 г. Обозначения: 1 – май, 2 – июль, 3 – сентябрь.

Таблица 3.2.19. Биомасса значимых групп макрозообентоса (%) руч. Ниговец в 2011 г.

Значимые группы	Заросший пруд			Незаросший пруд		
	май	июль	сент.	май	июль	сент.
Bryozoa	-	-	-	-	60.8	-
Oligochaeta	97.5	48.3	1.2	1.6	-	-
Hirudinea	1.2	-	4.7	-	-	-
Bivalvia	-	-	-	65.0	3.9	9.1
Gastropoda	-	-	2.3	1.6	1.0	18.2
Hydracarina	-	-	-	-	-	3.6
Heteroptera	-	-	-	-	0.6	-
Chironomidae	0.8	51.7	90.7	31.7	33.1	69.1
Прочие Nematocera	0.4	-	1.2	-	0.6	-

ношении численности и мшанками в отношении общей биомассы сообщества (табл. 3.2.18, 3.2.19). Более того, численность мшанок была оценена нами по числу колоний, и если бы мы учли ее иначе, то летний пик численности мог бы быть еще выше.

Таким образом, сообщества макрозообентоса в прудах ручья Ниговец с разной степенью зарастания характеризовались значительными различиями. В заросшем пруду количественные характеристики снижались в течение сезона 2010 и 2011 гг., в незаросшем эти показатели в 2010 г. увеличивались к осени, а в 2011 г. характеризовались летним максимумом. Количественные характеристики сообщества заросшего пруда определялись преимущественно олигохетами и различными группами амфибиотических насекомых, а незаросшего, в основном, хирономидами.

3.2.4. Заключение

Полученные результаты позволяют сделать предварительные заключения о развитии макрозообентоса исследованного участка р. Таденка и ее притока – руч. Ниговец.

Несмотря на пересыхание незарегулированных участков в течение сезона, в составе фауны остается достаточно большое число реофильных видов. Некоторые из них способны проходить часть преимагинального развития в бобровых прудах.

Присутствие в сообществах проточных участков, вследствие нахождения их под влиянием зарегулирования, видов, способных к массовому развитию в прудах (таких, например, как *Chironomus dorsalis*) обеспечивает быстрое формирование сообщества при создании новых прудов. Так, например, летом 2010 г., через 2 недели после создания нового пруда в среднем течение реки численность и биомасса макрозообентоса в нем составляла 140 экз./м² и 0.41 г/м² соответственно, за счет видов *Ch. dorsalis* и *Procladius* sp.

Общая картина распределения количественных характеристик сообществ оказалась легче объяснимой в маловодные 2010–2011 гг. Так в 2010 г. количественные

характеристики распределились по убыванию вдоль продольного профиля реки, а в 2011 г. такая же картина наблюдалась в верхнем течении реки. Во все годы исследований сохранялась общая закономерность, заключающаяся в снижении общей численности и биомассы в сообществах незарегулированных участков ниже нежилых прудов, по сравнению с сопряженными прудами. В то же время по видовому богатству пруды часто уступали таким участкам. В сообществах реки сопряженных с жилыми прудами значения общей численности и биомассы были сопоставимы с таковыми в прудах, что, вероятно, является следствием зоогенного эвтрофирования. Возможно об этом же процессе свидетельствуют, как правило, более высокие значения численности и биомассы сообщества незарегулированного участка ниже каскада прудов, по сравнению с участком, расположенным выше каскада, где регистрировалось большее видовое богатство за счет реофильных видов.

Степень зарастания прудов влияет на представленность различных групп макробеспозвоночных. Снижение количественных показателей сообществ в течение сезона в заросшем пруду не было связано с пересыханием биотопа, как в случаях сходной динамики в речных сообществах. Вероятно, данная ситуация объясняется выеданием беспозвоночных речным гольяном (*Phoxinus phoxinus* L.), который по визуальной оценке был здесь наиболее многочисленным, по сравнению с другими прудами. В сообществе незаросшего пруда динамика была сходной с таковой в большинстве прудов реки, также характеризовавшихся весьма низкой степенью зарастания макрофитами.

Возвращаясь к определению «бобровой реки» как рецидивного субклимакса, следует объяснить кажущееся странным восприятие неизменной речной экосистемы как климактической. Для понимания этого восприятия следует обратиться не к сукцессии в гидросерии от реки к верховому болоту, а к истории формирования современных континентальных гидроэкосистем. Это важно потому, что в рассматриваемой ситуации воздействие ключевого вида возвращает экосистему не к обязательно пройденному ей сукцессионному состоянию (так как данных об обитании бобров в бассейне р. Таденка до интродукции нет), а в состояние, которое, вероятно, является предшествующим современному климаксу речных экосистем в ходе исторического развития. Это состояние связано с началом формирования постоянного упорядоченного речного стока при развитии наземной растительности и позже при его последующих формированиях на моренных равнинах постледниковий. Современным аналогом таких экосистем являются озерно-речные комплексы в относительно высоких широтах умеренного пояса и некоторые истоковые комплексы с чередованием стоячих и проточных участков. Именно с аккумулятивно-трансгрессивной стадией развития рельефа связывал максимальное распространение бобра в голоцене Л.С. Лавров (1981).

Считается, что возникновение континентальных гидроэкосистем современного облика связано со средообразующей деятельностью покрытосемянных растений (Ропотагенко, 1996; Жерихин, 2003; Жирков, 2010 и др.) через усиление эвтрофирования при более легком разложении их тканей по сравнению с голосеянными и, что важнее в данном случае, через формирование упорядоченного стока,

особенно после появления злаковников в эоцене и, как следствие, – появления относительно постоянных речных бассейнов.

Хорошей иллюстрацией эволюции пресноводных экосистем в направлении от стоячих к текучим и от морских к пресноводным является современный инвазионный процесс. Преимущественно инвазии гидробионтов идут с общим вектором океан – пресноводные водотоки. Например: из Атлантики в Средиземное море; из Средиземного моря в Черное; из Черного – в Азовское и Каспийское; из опресненных участков Черного, Азовского и Каспийского морей в бассейны ассоциированных с ними рек. При зарегулировании стока рек, таких как Волга, которое можно рассматривать как антропогенно-стабилизированный рецидивный субклимакс – каскад Волжских водохранилищ, интенсифицировался инвазионный процесс, в первую очередь за счет вселенцев из опресненных участков современного Понто-Каспийского бассейна.

Автор благодарен А.В. Крылову, А.И. Цветкову (ИБВВ РАН), Н.А. Завьялову (Рдейский заповедник) за помощь в сборе материала, И.А. Будаевой (Воронежский гос. университет) за определение мошек (Diptera, Simuliidae), А.Г. Пономаренко (ПИН РАН) и А.П. Расницыну (ПИН РАН) за обсуждение данной статьи.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Динамика генофондов», подпрограмма «Биологическое разнообразие» и Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития», подпрограмма «Биоразнообразие: состояние и динамика».

3.3. Оценка влияния речного бобра на размножение амфибий в ПТЗ

Амфибии, являясь полуводными видами, значительную часть своей жизни проводят в воде. Жизненный цикл видов из комплекса зеленых лягушек (группа *Rana esculenta*) и жерлянок проходит практически полностью в водоемах. Виды из комплекса бурых лягушек (группа *Rana temporaria*), жабы, чесночницы и тритоны нуждаются в водоемах в основном в период размножения, однако их личиночное развитие полностью проходит в воде. Таким образом, изменение водного режима и трансформации водных объектов прямым образом отражаются на жизни земноводных. Подобные изменения в средней полосе России обычно связаны либо с деятельностью человека, либо со средообразующей деятельностью речного бобра (*Castor fiber*). В то время как антропогенное воздействие на амфибий довольно широко изучено и продолжает активно изучаться, исследования воздействия речного бобра на амфибий находится на начальном этапе. Тем не менее, в последние годы появилось множество интересных работ на данную тему. Наиболее серьезные исследования (Russel et al., 1999; Quail, 2001; Stevens et al., 2006; Cunningham et al., 2006; Karraker, Gibbs, 2009) проходили в Северной Америке и были посвящены канадскому бобру и принципиально другому набору видов амфибий. Из европейских работ стоит отметить немецких исследователей (Dalbeck et al., 2007; Dalbeck, Weinberg, 2009) и работы, проведенные в Литве (Balciauskas et al., 2001). В целом, все исследования доказывают благоприятное воздействие деятельности

бобров на амфибий. В результате запруживания водотоков увеличивается разнообразие местообитаний, образуются пригодные для размножения амфибий стоячие и малопроточные водоемы. Увеличивается видовое богатство амфибий. По сравнению с антропогенными водоемами, временными водоемами и водотоками, в бобровых прудах отмечается большая биомасса, как взрослых особей, так и личинок амфибий, а также повышается продукция.

На территории России исследования воздействия бобров на амфибий начаты нами в 2005 г. Исследования проходили в окрестностях Рдейского заповедника, в Новгородской области, в долинах малых рек (Башинский, 2009, 2012). Основными факторами влияния деятельности бобров на амфибий являлись изменения водного режима и режима освещенности. Затопленные бобровые пруды хорошо прогревались, что благоприятно сказывалось на размножении амфибий весной. Постоянный уровень воды, поддерживаемый бобрами, позволял личинкам амфибий завершить метаморфоз, в то время как остальные водные местообитания в долинах малых рек могли полностью высыхать в летнее время. В то же время, надежность разных частей долин рек для успешного размножения амфибий ежегодно менялась – из-за постоянного перемещения бобровых поселений в рассматриваемой местности.

На территории же ПТЗ бобровая популяция имеет гораздо более долгую историю. На сегодняшний день бобровая популяция достигла полного насыщения емкости среды, став по сути «климаксной» популяцией, и количество поселений стабилизировалось (Завьялов и др., 2010). Тем самым и результат воздействия бобров на амфибий должен быть четко выраженным. Ранее уже высказывались предположения о положительном влиянии речного бобра на амфибий в долине р. Таденки (Перешкольник, Леонтьева, 1989). В частности отмечалось, что после появления бобровых прудов в несколько раз увеличилась доля остромордой лягушки в лесных местообитаниях, кроме этого в долине реки появилась прудовая лягушка. Однако конкретных исследований по этой проблеме не проводилось. Поэтому целью данной работы стала оценка воздействия бобров на размножение амфибий на территории ПТЗ.

3.3.1. Материалы и методы

Исследования проводились в 2009–2012 гг. Первым этапом было описание местообитаний. Для этого мы обследовали шесть бобровых прудов (действующих и покинутых) на р. Таденке и три пруда на ручье Ниговец (рис. 3.3.1).

В каждом пруду описывались все водоемы и части водоемов, однородные по абиотическим условиям, пригодные для размножения и обитания амфибий – «местообитания». Всего было описано 70 местообитаний в весеннее время и 67 местообитаний в летнее. Для каждого местообитания проводились измерения площади, глубины, затененности (по пятибалльной системе, где 5 – полностью затененное местообитание, а 1 – полностью освещенное в течение дня местообитание), значений рН, температуры воды и содержание растворенного в воде кислорода.

Во второй половине апреля – начале мая, в данных местообитаниях проводился подсчет кладок икры амфибий. Данная работа проходила после окончания нереста

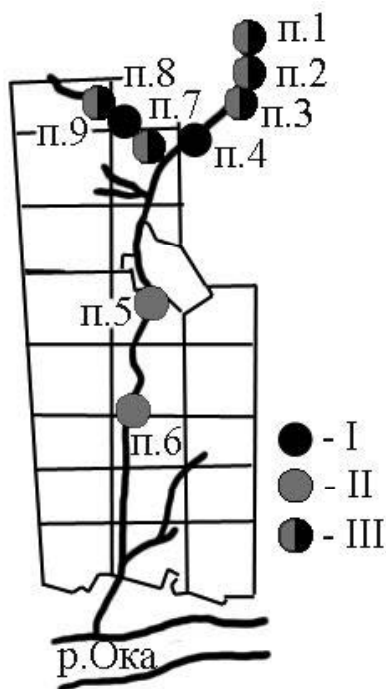


Рис. 3.3.1. Расположение исследованных бобровых прудов в долине р. Таденки. Показаны водотоки и кварталная сеть заповедника. Условные обозначения: п.1 – п.9 – номера исследованных прудов, I – бобровые пруды, действовавшие на протяжении всего периода наблюдений, II – бобровые пруды, покинутые в течение всего периода наблюдений, III – бобровые пруды, менявшие свой статус в течение периода наблюдений.

терных программ Statistica 7.0 и Microsoft Excel 2007. Для корреляционного анализа использовался ранговый коэффициент Спирмена.

3.3.2. Условная классификация местообитаний и видового состава амфибий

Все описанные нами местообитания были разделены на пять типов – русло и водотоки, бобровые пруды, мелководья бобровых прудов, заводы в спущенных прудах и пойменные лужи (рис. 3.3.2).

За время исследований в долине р. Таденки нами были обнаружены 6 видов амфибий – обыкновенный (*Lissotriton vulgaris*) и гребенчатый (*Triturus cristatus*) тритоны, серая жаба (*Bufo bufo*), остромордая (*Rana arvalis*), травяная (*Rana*

двух видов лягушек – остромордой и травяной. Интенсивность размножения в том или ином местообитании оценивалась в баллах: 0 – нет размножения, 1 – менее 10 кладок, 2 – 10–20 кладок, 3 – 20–40 кладок, 4 – более 40 кладок.

В июне, в середине периода развития головастика проводились учеты личинок. Использовалась стандартная методика облова сачком (Хейер и др., 2003). В каждом местообитании облавливали 1 м² площади водной поверхности. В зависимости от размеров водного местообитания, количество и длина проходов сачка варьировались. Все головастики после проведения учетов выпускались обратно в водоем.

Результаты учетов головастика при анализе данных пересчитывались в следующие параметры оценки численности:

- Плотность – количество головастика на 1 м² площади местообитания.
- Численность в местообитании – плотность головастика, умноженная на площадь местообитания.

В местообитаниях, в которых были обнаружены взрослые особи прудовой лягушки, для оценки ее численности проводили маршрутные учеты, а также визуальные учеты на точках (радиус обзора – 2 м).

Статистическая обработка данных проводилась с использованием компьютерных программ Statistica 7.0 и Microsoft Excel 2007.

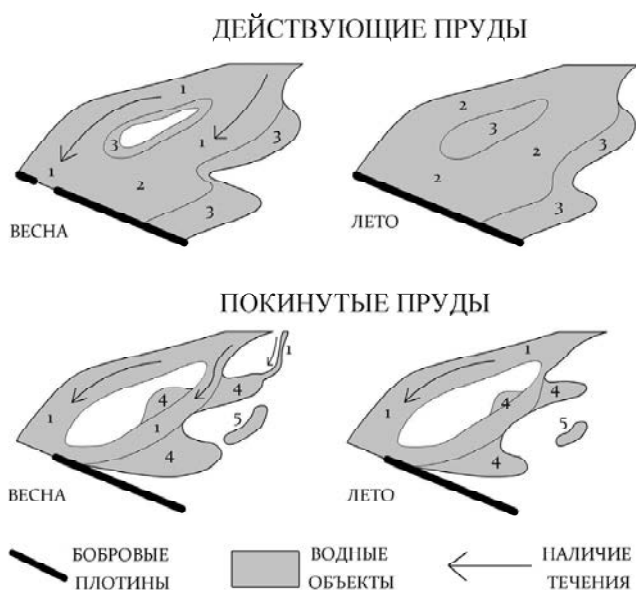


Рис. 3.3.2. Схемы расположения местообитаний в бобровых прудах в долине р. Таденки (условные обозначения: 1 – русло и водотоки, 2 – бобровые пруды, 3 – мелководья бобровых прудов, 4 – заводы спущенных прудов, 5 – пойменные лужи).

temporaria) и прудовая (*Rana lessonae*) лягушки. В данной работе мы остановились на четырех видах бесхвостых амфибий. Все эти виды амфибий предпочитают для размножения стоячие или слабопроточные воды (Ананьева и др., 1998; Кузьмин, 1999).

3.3.3. Плотность, численность и характер распределения головастиков амфибий в разных местообитаниях

Распределение кладок икры в разных местообитаниях имело следующий вид (рис. 3.3.3).

Наибольшие скопления кладок отмечались на прибрежных мелководьях крупных действующих бобровых прудов на р. Таденка (2010 г., пруд № 4) и в низовьях ручья Ниговца (2010–2012 гг., пруд № 8). В покинутых прудах нерест лягушек наблюдался редко, прежде всего, из-за небольшой площади мелководий и наличия течения. Единичные кладки икры обнаруживались в пойменных лужах и заводах покинутых бобровых поселений (2010 г. – пруды № 5 и № 6, 2012 г. – пруд № 5).

Проведенный статистический анализ данных показал наличие небольших корреляционных связей кладок икры бурых лягушек со значениями некоторых факторов среды (таб. 3.3.1).

Небольшая отрицательная корреляция количества кладок икры наблюдалась со скоростью течения, что связано с особенностями биологии видов. Для кладок травяной

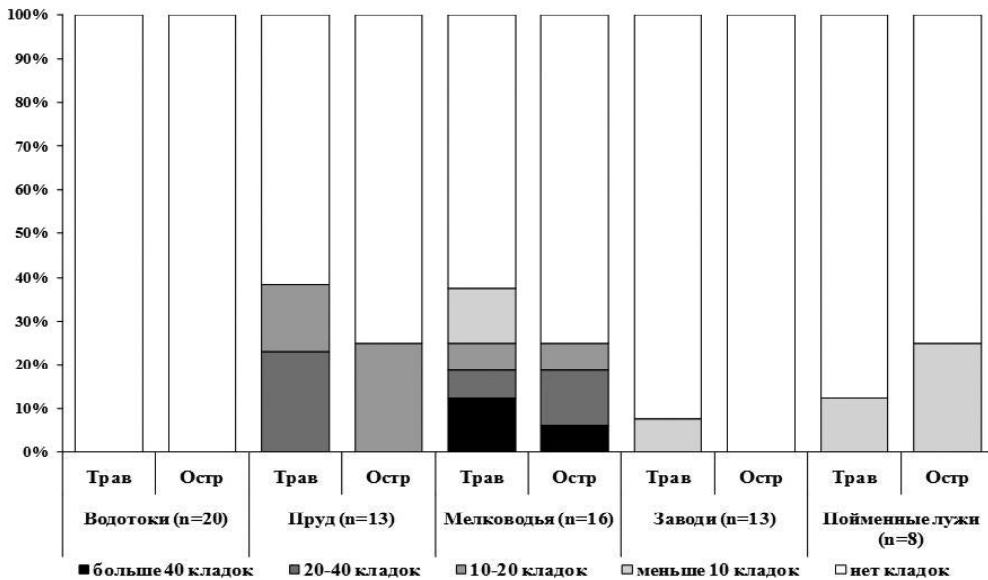


Рис. 3.3.3. Доля местообитаний, использовавшихся для нереста бурыми лягушками (условные обозначения: «Трав» – травяная лягушка, «Остр» – остромордая лягушка).

лягушки характерна незначительная положительная корреляция с температурой воды. Данный вид выходит с зимовки и приступает к размножению раньше остальных видов амфибий, поэтому предпочтение отдает наиболее прогреваемым участкам водоемов. Нерест остромордой лягушки начинается на 6–8 дней позже, когда вода больше прогревается.

Кладки икры серой жабы отмечались в бобровых прудах с хорошо развитой водной растительностью – № 1 и № 4 (р. Таденка) и в пруду № 8 (ручей Ниговец). В покинутых бобровых поселениях нерест серой жабы не отмечался.

Нерест прудовой лягушки был зафиксирован в покинутом бобровом пруду № 9 на ручье Ниговец, в широкой мелководной заводи. Особенностью пруда являлось

Таблица 3.3.1. Значения коэффициентов корреляции Спирмана для показателей количества кладок и факторов среды (выделены значимые значения, при $p < 0.05$).

	Кладки травяной лягушки	Кладки остромордой лягушки
Площадь местообитания	0.16	0.09
Глубина местообитания	-0.01	-0.01
Затененность местообитания	0.02	-0.08
Наличие течения	-0.30	-0.26
pH	0.16	0.09
Температура воды	0.35	0.22
Содержание растворенного кислорода в воде	-0.22	-0.04

отсутствие древесного покрова по берегам, что способствовало сильному прогреванию воды (22 °С). На участке водоема размером 2 м² было учтено 29 поющих особей. Вдоль большого бобрового пруда № 4 численность прудовых лягушек составляла 30 особей на 100 м маршрутного учета. Однако икрометания зафиксировано не было.

Результаты учетов головастика показаны на рис. 3.3.4. Наибольшая плотность головастика у всех трех видов амфибий наблюдалась в действующих бобровых прудах. Однако головастики жабы чаще встречались в самом пруду, а головастики лягушки тяготели к прибрежным мелководьям. В спущенных прудах плотность головастика лягушек была выше в пойменных лужах, тогда как у головастика жабы – в заводях русла. В самом русле головастики встречались единично, и все встречи были связаны с их вымыванием из вышерасположенных бобровых прудов. В целом, картина распределения плотности головастика лягушек соответствовала распределению кладок икры в разных местообитаниях (рис. 3.3.3).

Что касается численности на местообитание, то этот показатель для всех трех видов амфибий был максимален в действующих бобровых прудах. Такая заселенность прудов головастиками была связана со стабильным уровнем воды и хорошей прогреваемостью весной. Различия между двумя видами бурых лягушек проявлялись в том, что личинки остромордой лягушки в большем количестве встречались в заводях покинутых бобровых поселений и русловых местообитаний. Эта ситуация обуславливалась более поздним выходом данного вида с зимовки по сравнению с травяной лягушкой, когда последствия паводка уменьшались и большее количество прирусловых местообитаний становилось пригодным для нереста. Травяная же лягушка, выходя с зимовки рано, имела меньший выбор подходящих для размножения местообитаний, так как благодаря паводку и разрушению плотин большинство водоемов были проточны (рис. 3.3.2).

3.3.4. Связь плотности головастика с факторами среды

Связь плотности головастика с факторами среды представлены в таблице 3.3.2. Все значимые показатели коэффициентов корреляции связаны, прежде всего, с тем, что плотность и численность головастика у всех трех видов были максимальны в больших действующих прудах. Такие местообитания не имели течения, а из-за высокой затененности температура воды там была ниже, чем в покинутых прудах и мелководных заводях. Высокая же затененность таких прудов обуславливалась широким распространением не поедаемой бобрами черной ольхи. Отрицательные корреляции плотности головастика остромордой лягушки и размеров водных местообитаний объяснялись большей встречаемостью личинок этого вида в небольших заводях.

Согласно нашим предыдущим исследованиям, основными факторами воздействия бобров на амфибий являлись изменение бобрами режима освещенности и изменение водного режима. Разрушение древесного покрова приводило к лучшей прогреваемости водоемов весной, что повышало привлекательность местообитаний для нереста. Изменение водного режима приводило к возникновению новых

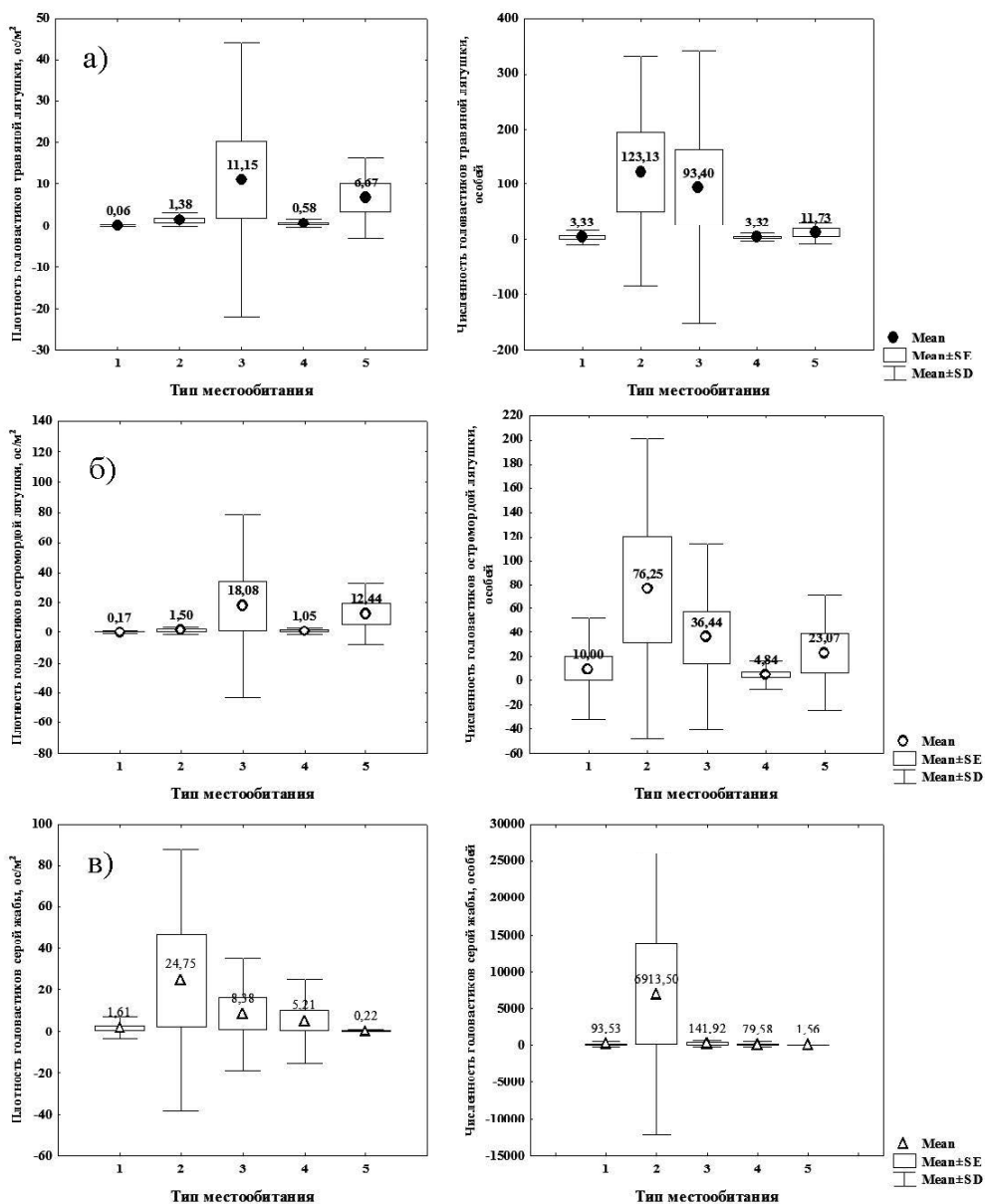


Рис. 3.3.4. Плотность и численность головастиков амфибий в разных местообитаниях долины р. Таденка. Условные обозначения: (а) – травяная лягушка, (б) – остромордая лягушка, (в) – серая жаба. Обозначения типов местообитаний см. на рис. 3.3.2.

водных объектов и повышению разнообразия местообитаний, что также благоприятно сказывалось на размножении амфибий и успешном завершении метаморфоза. Но эти факторы могли иметь и негативную сторону. Например, высокая освещенность в летнее время зачастую способствовала высыханию местообитаний и гибели личинок (Башинский, 2009).

Таблица 3.3.2. Значения коэффициентов корреляции Спирмана для показателей плотности головастиков и факторов среды (выделены значимые значения, при $p < 0,05$).

	Плотность головастиков травяной лягушки	Плотность головастиков остромордой лягушки	Плотность головастиков серой жабы
Площадь местообитания	-0.16	-0.25	0.28
Глубина местообитания	-0.14	-0.30	0.15
Затененность местообитания	0.21	0.21	0.31
Наличие течения	-0.35	-0.30	-0.01
рН	-0.37	-0.50	0.43
Температура воды	-0.44	-0.49	0.02
Содержание растворенного кислорода в воде	0.44	0.16	-0.10

В долине р. Таденки эти факторы также играли важную роль. Однако, значение режима освещенности для этой территории меньше.

Во-первых, широкое распространение в долине реки черноольшаников привело к тому, что многие действующие бобровые пруды имели высокую затененность (3–4 балла). Из-за этого прогреваемость водоемов весной не имела ключевого значения при выборе амфибиями местообитаний для икротетания.

Во-вторых, в долине р. Таденки редко встречались крупные пойменные вне-русловые водоемы. Большинство водных местообитаний имело соединения с руслом или бобровыми прудами. Таким образом, один из главных рисков для личинок амфибий, связанный с режимом освещенности – высыхание – играл незначительную роль на данной территории. При обмелении прирусловых заводей головастиков могло уноситься потоком вниз по течению, где у них была возможность найти подходящие местообитания. При снижении уровня воды в бобровых прудах, головастики могли переместиться в другую часть водоема.

Главную роль для амфибий в долине р. Таденки играло изменение бобрами водного режима. Из-за продолжительного периода бобрового воздействия на долину реки, все местообитания пригодные для размножения амфибий были созданы деятельностью бобров. Наиболее пригодные условия для икротетания и развития головастиков имелись в крупных действующих бобровых прудах. Подпираемые каскадами более мелких прудов, они лучше защищены от промывания паводками, в них хорошо развита травянистая растительность, распространены обширные мелководья. Покинутые бобровые поселения гораздо хуже способствовали успешному размножению амфибий. Как правило, на таких участках долины водные объекты представлены водотоками, небольшими пойменными лужами и заводьями, где нерест амфибий проходил неактивно (рис. 3.3.3).

Важно отметить значительную роль паводка в размножении амфибий. Из-за того, что большинство плотин размывалось в весеннее время, некоторые бобровые пруды

ды и почти все покинутые бобрами местообитания были заполнены проточной водой (рис. 3.3.2). Таким образом, рано приступающие к размножению травяная и остромордая лягушки имели мало подходящих мест для размножения. Серая жаба, нерестящаяся на две недели позже, получала лучшие условия для икрометания, так как бобры успевали отремонтировать некоторые плотины. С этим, по-видимому, связано количественное преобладание головастиков серой жабы в долине р. - Таденки (рис. 3.3.4).

Прудовая лягушка встречалась в разных местообитаниях в долине р. Таденки, однако нерест был зафиксирован только в двух прудах – № 4 и № 9. Оба пруда имели низкую затененность из-за прилегающих к берегам лугов и большие мелководья, сохраняющиеся благодаря бобровым плотинам.

3.3.5. Заключение

Таким образом, для всех рассматриваемых нами четырех видов амфибий речной бобр имеет большое значение. Благодаря изменениям водного режима, вызванным как современной, так и прошлой деятельностью бобров, амфибии в долине р. Таденки имеют достаточный выбор местообитаний для размножения и дальнейшего развития личинок.

3.4. Влияние деятельности бобра на динамику черноольшаника

Основными регуляторами структуры и динамики растительности долин самых малых рек и ручьев являются два ключевых вида – бобр речной и ольха черная (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) (Евстигнеев, 2004). Речной бобр является одним из видов, способных активно изменять окружающую среду, влияя на биотические и абиотические характеристики местообитаний. Биогеоценотические изменения, вызванные бобрами в ПТЗ, изложены в работах Л.В. Заблоцкой (1979) и Н.А. Завьялова с соавторами (2010).

3.4.1. Материалы и методы

Для изучения структуры и динамики черноольхового сообщества поймы малой реки в 1991 г. в березовом черноольшанике бассейна р. Таденки (9а кв. ПТЗ) была заложена постоянная пробная площадь (ППП) размером 10×50 м. Данная ППП являлась одной из ряда постоянных площадей для исследования растительности в ПТЗ и охранный зоне.

Каждый год проводили описания ППП по стандартной геоботанической методике. Общее проективное покрытие ярусов определяли в процентах, участие каждого вида определяли по шкале Браун-Бланке. Измеряли диаметр каждого дерева на высоте 1.3 м, подсчитывали число стволов подроста и подлеска по видам и классам высоты.

В июне 2009 г. в результате постройки плотины на ППП около 80% территории ППП было затоплено водой, а растения повреждены бобрами.

Таким образом, наши наблюдения можно разделить на два этапа: первый – изучение динамики ненарушенного черноольхового фитоценоза (1991–2008 гг.), второй – изменение сообщества после появления бобровой плотины (2009–2012 гг.).

3.4.2. Динамика растительности в 1991–2008 гг.

Наблюдаемый участок поймы относился к типичным мезофитным черноольшаникам. Древостой состоял из *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. и *Betula pubescens* Ehrh. с примесью *Tilia cordata* Mill., а также *Padus avium* Mill. и единичными деревьями *Picea abies* (L.) Karst. и *Ulmus glabra* Huds. во втором ярусе. Подрост крайне немногочислен. Был развит травяной ярус (покрытие около 90%, флористическая насыщенность от 52 до 77 видов на 500 м²). Проективное покрытие зеленых мхов во все годы наблюдений не превышало 5%. На почве отмечены *Oxyrrhynchium hians* (Hedw.) Loeske, *Plagiomnium ellipticum* (Brid.) T.Kop., *Brachythecium oedipodium* (Mitt.) Jaeg.

В 1991–2008 гг. происходило небольшое изреживание древостоя, несмотря на которое общая сумма площадей поперечного сечения (СПС) увеличивалась. Так, число стволов *Alnus glutinosa* сократилось на 20%, а ее СПС возросла с 9.8 до 13.4 м²/га. Численность *Betula pubescens*, *Tilia cordata* и *Ulmus glabra* оставалась постоянной в годы наблюдений и составляла 260, 80 и 20 шт/га соответственно, а *Padus avium* и *Picea abies* – немного увеличилась за счет перехода подроста в ярус древостоя.

В подросте преобладала *Padus avium*. Ее численность и средневзвешенная высота сильно варьировала за время наблюдений. Минимальная численность отмечена в 1999 г. – 1320 шт/га, максимальная – в 2005 г. (4540 шт/га). Подрост черемухи на ППП главным образом порослевого происхождения и сгруппирован на площади около 100 м², где испытывает конкуренцию со стороны древостоя и затенение от разросшегося на ветвях черемухи *Humulus lupulus*.

Выявлена положительная корреляция (коэф. корр. Спирмана, $p < 0.05$) между числом стволов подроста черемухи и летней (с июня по октябрь) температурой предыдущего года. Кроме того, выявлена отрицательная корреляция ($p < 0.05$) между средневзвешенной высотой подроста черемухи и количеством осадков за предшествующую зиму (с ноября по март). Возможно, порослевое размножение черемухи идет более активно при более высоких температурах вегетационного периода, а увеличение осадков в зимнее время ухудшает рост растений.

Несмотря на доминирование в древостое ольхи и березы, подрост этих пород был представлен единичными стволами, как и подрост ели и липы. Вероятно, обильный травяной покров ППП препятствовал прорастанию семян и развитию всходов.

Общее проективное покрытие травяного яруса в течение периода наблюдений варьировало от 80 до 95%. Максимальная флористическая насыщенность травяного яруса отмечена в 1996 г. (77 видов на 500 м²), минимальная – в 2004 г. (52 вида). Выявлена положительная корреляция ($p < 0.05$) между флористической насыщенностью и средними температурами начала вегетационного периода (апрель, май).

Для анализа травяного покрова мы использовали систему из шести эколого-ценотических групп (ЭЦГ): бореальная (виды еловых и елово-пихтовых лесов),

неморальная (виды широколиственных лесов), нитрофильная (виды черноольховых лесов), боровая (виды сухих боров), лугово-опушечная (виды лугов, опушек), водно-болотная (виды прибрежно-водных и внутриводных местообитаний, низинных и верховых болот). Под ЭЦГ мы понимаем группы видов, сходных по отношению к совокупности экологических факторов и приуроченных к сообществам того или иного типа (Смирнова, 2004). Принадлежность доминантов напочвенного покрова к ЭЦГ устанавливали в соответствии с базой данных (Ханина и др., 1999). Основу видового состава ППП составляли виды неморальной (от 24 до 41%) и нитрофильной (от 26 до 34%) ЭЦГ, в меньшей степени были представлены виды лугово-опушечной ЭЦГ (от 8 до 23% в разные годы наблюдений). Виды водно-болотной ЭЦГ составляли от 7 до 15%, боровой – от 3 до 11% видового состава. Выявлена положительная корреляция ($p < 0.05$) между числом видов нитрофильной ЭЦГ и средними температурами начала вегетационного периода. Также выявлена положительная корреляция ($p < 0.05$) между балловой оценкой кислотности местообитания по шкалам Х. Элленберга и среднегодовыми осадками предыдущего года (от июля предыдущего года до июня текущего).

3.4.3. Динамика растительности после создания плотины (2009–2012 гг.)

Строительство плотины привело к образованию в 2009 г. на ППП пруда глубиной около 1 м в центральной части. Прежняя растительность сохранилась только на незатопленном участке ППП (примерно 1/5 общей площади). В 2010–2011 гг. в июне было затоплено около половины ППП, а в 2012 г. – около 70%. Глубина пруда уменьшилась, в центральной части она составляет около 80 см.

В первый же год более трети деревьев *Betula pubescens* было срублено бобрами. К 2012 г. число стволов березы сократилось более, чем в 2.5 раза по сравнению с 2008 г. и составило 100 шт/га. Следует отметить, что остальные деревья не были вырублены, а погибли, вероятно, не выдержав избыточного увлажнения. Выжившие березы растут либо на незатопленном, либо на временно затопляемом участке ППП. Средний диаметр поваленных бобрами деревьев был 14.8 ± 5.6 см ($n=5$), живых стволов – 25.5 ± 7.0 см ($n=5$), сухостоя – 24.6 ± 12.1 см ($n=3$).

Обычно летом в рационе бобра преобладают травянистые растения, а зимой – древесно-кустарниковые. Из древесных кормов бобр в первую очередь использует осину, ивы, тополь (Дьяков, 1975). В северных и восточных районах основу питания бобра составляет береза. Реже бобр употребляет в пищу черемуху, ольху, еще реже – вяз, дуб, липу (Данилов, 1967). Однако питание бобров может радикально отличаться даже в пределах одной местности, что зависит от распределения кормовых растений в районе обитания каждой бобровой семьи (Данилов и др., 2008). Поскольку кормовая база бобров на р. Таденке небогата, значительную роль в питании животных играет береза (Завьялов и др., 2010).

Подавляющее большинство деревьев остальных видов не было повреждено бобрами. Но число стволов *Padus avium* к 2012 г. сократилось в 5 раз, а *Alnus glutinosa* – в 1.2 раза, и составило 40 и 180 шт/га соответственно. Не выдержав затопления, все деревья *Tilia cordata*, *Picea abies* и *Ulmus glabra* погибли уже к 2010 г.

Подрост на затопленной части ППП также полностью погиб к 2010 г. На незатопленной и временно затопляемой территории число стволов подроста черемухи осталось в пределах колебаний прошлых лет, из подлеска исчезли *Euonymus verrucosa*, *Frangula alnus*, *Lonicera xylosteum*, *Viburnum opulus*.

В 2009 г. растительность незатопленного участка практически не изменилась. На остальной территории резко сократились флористическая насыщенность и проективное покрытие всех видов травяного яруса. Ни у одного из видов проективное покрытие не достигало 1%. По краю пруда, где глубина воды была около 20 см, росли единичные побеги *Filipendula ulmaria*, *Lysimachia vulgaris*. Под водой сохранились побеги *Lysimachia nummularia*.

На территории, временно затопленной весной, немногочисленными побегами были представлены не только неморальные, но и нитрофильные виды. Так, с 3 баллов до «+» по шкале Браун-Бланке, сократилось покрытие и *Mercurialis perennis*, и *Urtica dioica*.

Из трав бобр наиболее охотно поедает кубышку, кувшинку, хвощ, манник, таволгу, некоторые виды осок, двудомную крапиву, тростник и некоторые другие виды (Лавров, 1958). Но в русле Таденки отсутствуют кубышка, кувшинка, рогоз, составляющие значительную часть рациона бобров как в летнее, так и в зимнее время (Завьялов и др., 2010). Вероятно, резкое сокращение покрытия таких хорошо выносящих увлажнение видов, как *Urtica dioica* и *Filipendula ulmaria* связано с пищевыми предпочтениями бобров.

В 2010 г. общая флористическая насыщенность травяного яруса ППП увеличилась в 1.5 раза по сравнению с предыдущим годом и составила 61 вид на 500 м². Число видов водно-болотной ЭЦГ увеличилось почти в два раза и составило 11 видов на 500 м². По краю запруды появились новые для ППП виды-гигрофиты, такие, как *Persicaria hydropiper*, *Rorippa palustris*. На временно затопляемом участке ППП до 2–3 баллов по шкале Браун-Бланке увеличилось покрытие *Carex cespitosa*, *Lysimachia vulgaris*, *Lysimachia nummularia*, *Phalaroides arundinacea*.

В 2011 г. общая флористическая насыщенность травяного яруса увеличилась еще в 1.5 раза и составила 95 видов на 500 м². При этом доля видов водно-болотной ЭЦГ составила почти 30%, а доля видов нитрофильной и неморальной ЭЦГ сократилась до 22 и 17% соответственно. На временно затопляемой территории наибольшим покрытием обладал *Ranunculus repens*, покрытие *Phalaroides arundinacea*, *Lysimachia vulgaris*, *Lysimachia nummularia* и *Carex cespitosa* практически не изменилось по сравнению с прошлым годом, и на всех подплощадках ППП появился *Lycopus europaeus*, отмеченный на ППП последний раз в 1996 г. На мелководье росли не встречавшиеся ранее на ППП *Juncus effusus*, *Veronica anagallis-aquatica*, *V. beccabunga* и другие виды повышенно увлажненных местообитаний. В пруду на ППП появились *Callitriche palustris*, *Myriophyllum spicatum*, *Oenanthe aquatica*.

В 2012 г. общая флористическая насыщенность трав сократилась и составила 88 видов сосудистых растений на 500 м². Проективное покрытие ползучего лютика снизилось в три раза по сравнению с предыдущим годом, уменьшилось покрытие вербейника обыкновенного, исчез ситник развесистый. В пруду появилась ряска, увеличилось проективное покрытие болотника. Доля видов лугово-опушечной ЭЦГ

в 2010 и 2011 гг. составляла 23%, а в 2012 г. уменьшилась до 15%. Продолжает увеличиваться число и доля видов водно-болотной группы: появились *Alopecurus aequalis*, *Carex vesicaria* и другие виды.

3.4.4. Заключение

Таким образом, после создания бобровой плотины на ППП произошло изреживание яруса древостоя: полностью выпали липа, вяз и ель, число стволов черемухи сократилось в пять раз, березы в 2.5 раза, а ольхи – в 1.2 раза. Около 60% погибших берез были срублены бобрами в первый год постройки плотины. Из подлеска исчезли бересклет, крушина, жимолость и калина. Пробную площадь постепенно заселяют травы водно-болотной эколого-ценотической группы.

3.5. Сравнительная оценка кормовых древесно-кустарниковых ресурсов в активных и заброшенных бобровых поселениях в пойме р. Таденки

В современных исследованиях бобр признается ключевым видом, глобально воздействующим на растительность и изменяющим облик биогеоценотического покрова (Смирнова и др., 2001). Воздействие бобров на растительные сообщества проявляется не только в изъятии части биомассы поедаемых растений, но и в изменениях видовой и возрастной структуры растительных сообществ.

Речной бобр – фитофаг, основу рациона которого составляют древесно-кустарниковые корма. Наиболее предпочитаемые породы – осина, тополь, ивы, на севере также используются береза, рябина, черемуха (Шилов, 1952; Паровщиков 1961; Дьяков, 1975; Феклистов, 1984; Катаев, Брагин, 1986; цит. по Завьялов и др., 2005).

Известно, что для бобров основополагающее значение имеет не только состав древостоя, но и его размерные характеристики, а также пространственное распределение стволов поедаемых пород. Поскольку в пойме р. Таденки имеются поселения бобра на разных этапах эксплуатации от заброшенных до повторно заселенных, то есть возможность исследовать состав древесно-кустарниковой растительности в них для анализа последствий влияния деятельности бобра на прибрежные леса.

Сравнение состояния древостоев в жилых и заброшенных поселениях показывает сукцессионные изменения древесно-кустарниковой растительности в ходе эксплуатации бобром его местообитаний, позволяет прогнозировать как состав и структуру прибрежных лесов, так и возможность повторного вселения бобров в ранее заброшенные местообитания (см. раздел 2.12).

3.5.1. Материалы и методы

Для исследования были выбраны четыре бобровых поселения на р. Таденке – одно действующее и три заброшенные. Первое поселение расположено в верхнем течении Таденки в охранной зоне заповедника. Судя по степени разрушенности

плотины, поселение было заброшено довольно давно, пруд дренирован. Второе поселение находится в окрестностях деревни Родники. На момент перечетов поселение было жилым. Одна высокая плотина создавала крупный пруд (см. таб. 2.4.1, поселение № 5). Третье поселение расположено в среднем течении Таденки в 31 квартале заповедника. Поселение заброшено давно, плотина разрушена и пруд дренирован. Поселение 4 находится в нижнем течении Таденки в 40 квартале заповедника. Русло Таденки в этом месте ветвиться как результат спуска пруда и разрушения плотины, от которой остался только разрушенный и заросший черной ольхой вал.

Для количественного анализа применялась методика Джонстон и Наймана (Johnston, Naiman, 1990a), ранее использованная Н.А. Завьяловым в Дарвинском заповеднике (Завьялов и др., 2005). В каждом поселении была заложена серия трансект длиной 30–45 м (до самого дальнего бобрового погрыза). Расстояние между трансектами – 30 м. На каждой трансекте закладывались два типа круговых площадок с общим центром: на площадке радиусом 5 м проводился пересчет деревьев с толщиной стволов больше 10 см, на площадке радиусом 1.25 м – пересчет подростка и подлеска (толщина стволов от 1 до 10 см). У каждого дерева мерной вилкой измерялся диаметр на высоте бобровых погрызов (30–40 см). У стволов более 1 м в диаметре гибкой мерной лентой измерялась длина окружности, затем по формуле подсчитывался диаметр. Центры площадок располагались на расстоянии 10 м от линии трансекты в левую или правую сторону. Направление и расстояние для этого выбирались случайным образом. Центр первой площадки располагался в 5 м от воды, последующие площадки располагались с интервалом 15 м.

Всего в поселении 1 было заложено 8 трансект и 34 площадки; в поселении 2 – 8 трансект и 38 площадок; в поселении 3 – 3 трансекты и 16 площадок; в поселении 4 – 6 трансект и 36 площадок. Пересчет проведен в июне – июле 2010 г.

Отдельно для яруса древостоя (большая площадка) и яруса подростка-подлеска (малая площадка) подсчитаны сумма площадей сечения стволов на гектар (СПС), и количество стволов (КС) на гектар.

Для определения характера пространственного распределения подростка использовался показатель отношения дисперсии к выборочному среднему σ^2/\bar{m} для количества стволиков данной породы. Известно, что этот показатель может быть меньше единицы при равномерном (регулярном) распределении, примерно равняться единице при диффузном неравномерном распределении и быть больше единицы при агрегированном (мозаичном) типе распределения (Pielou, 1975; Шилов, 2003).

3.5.2. Количественная оценка кормовых ресурсов в активных и заброшенных бобровых поселениях

Данные по пересчету древостоя по четырем поселениям представлены в таблицах 3.5.1 и 3.5.2. В таблицы не были включены породы, если они встречались в поселении менее чем на трех площадках.

Итоговые показатели СПС по четырем поселениям отличаются незначительно (таб. 3.5.1) ($P < 0.05$), разница между показателями КС также невелика между пер-

Таблица 3.5.1. Средние значения суммы площадей сечения древостоя в поселениях (СПС) (м²/га)

Порода	Поселение			
	1	2	3	4
Береза	21.95±5.70	18.36±4.22		30.74± 2.62
Липа	8.84±4.23			18.11±4.12
Ольха черная	35.11±17.55	45.65±13.40		
Ольха серая			43.84±20.48	
Вяз				11±4
Дуб				12±2
Ива		10.09±2.60		
Черемуха		2.80±1.25		
Ель	30.47±11.034		105.89±61.03	44±32
Сосна		49.51±5.15		
Итого	111.30±1.09	126.40±4.75	149.73±3.59	147.48±1.87

выми тремя поселениями ($P>0.05$), только в четвертом поселении КС превышает остальные более чем в 4 раза ($P>0.01$).

Поселение 2 являлось на момент перечета единственным жилым поселением. Древостой в нем сложен пятью видами, самым многочисленным из которых является черная ольха (таб. 3.5.2), она же находится на втором месте по СПС в поселении после сосны (таб. 3.5.1). Сосна и черная ольха представлены наиболее крупными деревьями (таб. 3.5.3). Поселение 2 является единственным из исследованных, в котором была встречена ива, представленная относительно молодыми деревьями (таб. 3.5.3). И хотя СПС березы в поселении превышают таковой для ивы (таб. 3.5.1 и 3.5.2), судя по погрызам и пням, оставшимся от сгрызенных бобрами деревьев, именно ива являлась главным кормом бобров этого поселения. Имеющаяся в древостое береза представлена достаточно крупными деревьями (таб. 3.5.3)

Таблица 3.5.2. Средние значения количества стволов (КС) древостоя в поселениях (шт/ га)

Порода	Поселение			
	1	2	3	4
Береза	594±222	309±91		467±12
Липа	197±185			573±171
Ольха черная	446±222	445±83		
Ольха серая			127±0	
Вяз				297±169
Дуб				297±84
Ива		254±180		
Черемуха		191.08±9.22		
Ель	309±82		1051±222	184±43
Сосна		127±0		
Итого	1547±4	1328±4	1178±19	1819±4

Таблица 3.5.3. Средний диаметр±SE (n) наиболее многочисленных деревьев толще 10 см.

Порода	Поселение			
	1	2	3	4
Береза	24±2 (18)	24±3 (17)		27±2 (44)
Липа	15±1 (17)			19±1 (36)
Ольха черная	31±2 (14)	34±2 (28)	63±15 (3)	14±0 (3)
Вяз				19±4 (7)
Дуб				22±3 (7)
Ива		22±2 (8)		
Черемуха		14±1 (5)		
Ель	28 ±3 (17)		52±3 (15)	27±4 (13)
Сосна		70±4 (3)		

требующими больших затрат на их валку и разделку. Наиболее предпочитаемая бобрами осина была представлена единственным деревом.

Древостой в поселении 1 сложен четырьмя видами. Наиболее многочисленная береза (таб. 3.5.1) представлена относительно крупными стволами (таб. 3.5.3). По СПС в древостое преобладали черная ольха и ель (таб. 3.5.1).

В поселении 4 и по показателям КС и СПС преобладает береза (таб. 3.5.1 и 3.5.2). На втором месте по СПС – ель (таб. 3.5.1). И береза, и ель представлены крупными деревьями (таб. 3.5.3), бывшими в древостое до вселения бобров. Липа, черная ольха, вяз и дуб представлены относительно молодыми деревьями (таб. 3.5.1). Береза, будучи наиболее многочисленной в древостое этого поселения, представлена только крупными деревьями, что значительно нивелирует ее ценность как кормового ресурса.

Таблица 3.5.4. Средние значения суммы площадей сечения (СПС) подроста (м²/га)

Порода	Поселение			
	1	2	3	4
Береза		3.36±2.38		
Липа	11.82±12.05			4.87±2.32
Ольха черная	0.785±0.72			
Ива		9.89±4.08		
Ель			0.43±0.71	
Крушина		7.04±4.11		
Черемуха	2.17±1.38	4.75±2.1020		
Калина	0.66±0.40			
Рябина		5.44±5.12	6.13±5.573	
Итого	15.59±1.35	30.48±0.45	6.56±1.58	4.87±2.32

Таблица 3.5.5. Средние значения количества стволов (КС) подроста (шт/га).

Порода	Поселение			
	1	2	3	4
Береза		3567±1529		
Липа	16985±7224			18053±6839
Ольха черная	4076±2038	2038		
Ива		10599±3554		
Ель			3397±1359	
Крушина		4076±2038		
Черемуха	8153±6115	6989±1982		
Калина	3057±1019			
Рябина		6115±2038	4756±1359	
Итого	32272±35	31345±16	8153±11	18053±6839

Древостой поселения 3 наиболее бедный, в нем преобладают ель и серая ольха – представленные крупными деревьями (таб. 3.5.3). Ель доминирует как по СПС, так и по КС (таб. 3.5.1 и 3.5.2). В виде единичных экземпляров были встречены береза и сосна.

В таблице 3.5.4 и 3.5.5 приведены характеристики подроста-подлеска для исследованных поселений.

В отличие от древостоя различия между поселениями по обилию подроста более заметны. Разница между самым богатым и самым бедным поселением по СПС – в 6.2 раз, по КС – в 3.9 раз.

Поселение 2 является самым богатым по составу подроста – 6 видов, это поселение также характеризуется максимальными показателями СПС и КС (таб. 3.5.4 и 3.5.5). Наиболее многочисленным видом является ива, на ее долю приходится 32% от СПС и 33.8% от КС в поселении. Береза в подросте составляет только 9.8% от СПС и 11% от КС. Значение σ^2/m для березы составляет 1.2, что говорит скорее о диффузном характере ее распределения в пространстве. Ива в поселении распределена агрегированно – значение σ^2/m для нее равно 2.9.

В поселении 1 подрост представлен 4 видами. Общее КС подроста для этого поселения максимально среди всех поселений (таб. 3.5.5), и по СПС для подроста это поселение только в 2 раза уступает поселению 2 (таб. 3.5.4). В отличие от древостоя, береза в подросте отсутствует полностью, доминирует липа, на долю которой приходится 42% от общего КС. Липа распределена в пространстве с высокой степенью мозаичности – значение σ^2/m составляет 7.24.

Преобладающим видом в подросте поселения 3 является рябина. Она составляет 93% от СПС и 58% от КС. Оставшийся процент приходится на долю ели. Значения σ^2/m для рябины и ели составляют 0.67 и 0.8 соответственно, что говорит об относительно равномерном распределении их в пространстве.

Поселение 4 самое бедное по породному составу подроста, и по СПС, и по КС доминирует липа (таб. 3.5.4 и 3.5.5). Степень агрегированности ее распределения

в пространстве максимальна – 8.89. Единичные стволы жимолости, ели, черной ольхи, дуба и черемухи в расчетах не учитывались. Береза, доминирующая в древостое, в подросте отсутствовала.

3.5.3. Заключение

Результаты пересчетов древостоя, подлеска и подроста в четырех исследованных поселениях показывают различия в состоянии древесно-кустарниковой растительности, характеризующейся разной степенью нарушенности. Прежде всего, пересчеты показали почти полное отсутствие осины в прибрежной зоне. Между тем, известно, что в первые годы после выпуска бобров на р. Таденке, именно осина составляла основу их зимнего корма. Наличие одной из главных кормовых пород – березы – в древостое трех (1, 2, 4) из 4 поселений, не является показателем обеспеченности бобров древесными кормами, поскольку береза представлена крупными деревьями. Еще одна главная кормовая порода – ива – представлена только в поселении 2. Липа довольно многочисленна в поселениях 1 и 4, однако ее значение в качестве корма невелико из-за ее низкой калорийности. Таким образом, только в одном из 4 обследованных поселений имеются древесно-кустарниковые корма в древостое, во всех остальных поселениях кормов практически нет на всем протяжении трансект.

В подросте-подлеске из предпочитаемых кормов имеется только значительное количество стволов березы и ивы в поселении 2. Во всех остальных поселениях подрост и подлесок представлен или неподаемыми породами, или поедаемыми породами с количеством стволов и (или) их пространственным распределением, делающими использование стволов этих деревьев неэффективным.

В трех заброшенных поселениях в Новгородской области (Завьялов, 2011, 2012) также отмечено отсутствие кормов для бобров в древостое: осины нет, а береза представлена крупными стволами, потребление которых энергетически затратно. В подросте-подлеске для всех трех поселений характерно неудовлетворительное возобновление осины, но ива и береза были представлены большим количеством стволов в 2 из 3 поселений. Однако, их размерные характеристики (диаметр менее 1 см) делают их потребление неэффективным. Отсюда, повторное заселение покинутых поселений возможно только тогда, когда фитомасса главных кормов может компенсировать усилия на их поиск среди малопоедаемых растений. Эти выводы перекликаются с нашими результатами, показывающими, что в 30 м полосе прибрежных лесов р. Таденки кормовая база бобров сильно истощена многолетней эксплуатацией и не имеет перспектив ее быстрого восстановления.

3.6. Флора травянистых сосудистых растений местообитаний речного бобра на р. Таденка

Речной бобр, будучи экосистемным инженером, оказывает влияние не только на древесно-кустарниковую растительность, в первую очередь являющуюся объектом его кормовой и строительной деятельности, также в немалой степени он воздейству-

ет на травянистую высшую водную растительность заселяемых им экотопов. Высшая водная растительность – совокупность высших растений водных, околоводных и увлажненных местообитаний; в эту группу включаются мхи, печеночники, плауны, папоротники, хвощи и цветковые растения (Папченков и др., 2003). Исследования фитоценозов экотопов, заселяемых речным бобром, отражают с одной стороны разнообразие возникающих там условий, с другой стороны выявляют некоторые общие для различных водных объектов черты (Завьялов и др., 2005; Панкова, Панков, 2010). Структура, численность, продукционные и пространственные характеристики сообществ высших водных растений, находящихся под влиянием кормовой и строительной деятельности речного бобра, постоянно претерпевают значительные изменения, имеющие в некоторых случаях резко выраженный характер.

3.6.1. Материалы и методы

Изучение флористического состава сообществ высших водных растений поймы р. Таденки проводилось в весенне-летние сезоны 2010–2011 гг. Следует отметить, что летом 2010 г. в Московской области, как и на всей европейской территории России, наблюдались аномальные климатические условия, проявлявшиеся в сверхвысоких температурах воздуха (дневная температура воздуха выше 30°C наблюдалась свыше 30 дней, максимальное превышение температурной нормы на 7.9 °C в конце июля и 12.4 °C в августе) и крайней засушливости этого периода (Доклад ..., 2011). Лето 2011 г. также отличалось малым количеством осадков, резким превышением температурной нормы и продолжительностью периода с дневными температурами выше 30 °C в течение 18 дней. Такие погодные условия вызвали обмеление и частичное пересыхание р. Таденки в июле и августе 2010 г., в 2011 г. эти явления тоже наблюдались, но были менее выражены. При этом ассоциации высших водных растений испытывали угнетающее влияние аномальных климатических условий, связанное с изменением гидрологического режима реки, низкой влажностью воздуха, температурами, в течение продолжительного периода времени выходящими за рамки оптимума для многих видов растений.

В данном исследовании флора мхов в пойме р. Таденки нами практически не рассматривалась, поэтому точнее говорить об исследовании флоры высших сосудистых травянистых растений данного водотока. Лесной покров поймы р. Таденки сформирован неморально-нитрофильными черноольшаниками, неморальными дубняками, ельниками, липняками, также имеются участки сфагновых болот и безлесные участки (Атлас ..., 2005; Методические подходы ..., 2010). Таким образом, травянистый ярус поймы реки в одних случаях формируется под пологом леса, в других на открытом пространстве. Варьируются и площади, занятые водными и околоводными растениями и растениями увлажненных местообитаний: от узкой, менее 1 м шириной полосы вдоль уреза воды до участков пойменного луга шириной до 50 м.

Исследование фитоценозов поймы р. Таденки осуществлялось на протяжении 6 км верхнего, среднего и нижнего течения. Путем визуального осмотра, глазомерной оценки и выделения часто встречающихся сообществ были намечены 24

станции с наиболее характерными фитоценозами. В силу особенностей пространственного распределения растительных сообществ провести описание фитоценозов на стандартных пробных площадках площадью 100 м² – в соответствии с принятой в течение нескольких десятилетий в гидробиологии методикой В.М. Катанской (1981) – не представлялось возможным. Поэтому для изучения флористического состава, обилия, оценки проективного покрытия использовались пробные площадки площадью 4 м² в соответствии с методикой В.Г. Папченкова (1985). На каждой станции обследование проводилось в трех повторностях. Всего было изучено 72 пробные площадки. В ходе флористического обследования был произведен отбор проб для определения биомассы (всего сделано 108 укосов с площадок размером 0.25 м²). Для всех укосов определены воздушно-сухая и абсолютно сухая биомассы с целью дальнейшей оценки продуктивности растительных сообществ (Садчиков, Кудряшов, 2005). Картограмма расположения пробных площадок представлена на рис. 3.6.1

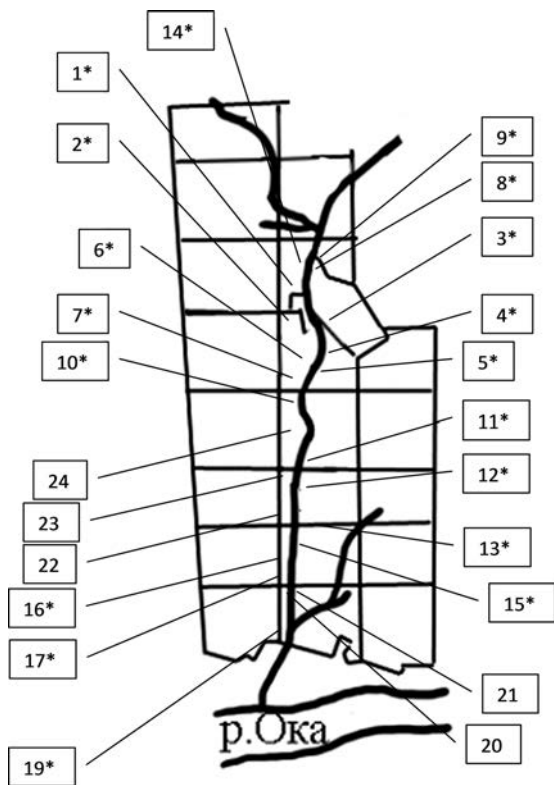


Рис. 3.6.1 Станции расположения пробных площадок для изучения состава фитоценозов (на станции без * не производилось взятие укосов для определения биомассы; * отмечены станции, на которых производилось взятие укосов для определения биомассы).

3.6.2. Конспект флоры высших травянистых сосудистых растений на модельных участках

Ниже приводится конспект флоры исследованного водотока с обозначением принадлежности вида к экологической группе по В.Г. Папченкову (1985), оценкой встречаемости на пробных площадках и глазомерной оценкой обилия по шкале Друде в модификации Уранова. Видовая принадлежность растений определялась по «Флоре средней полосы Европейской части России» П.Ф. Маевского (2006) и уточнялась по «Флоре водоемов России» Л.И. Лисициной и В.Г. Папченкова (2000). В списке внутри семейств растения располагаются в алфавитном порядке в соответствии с родовыми и видовыми названиями.

I Семейство *Athyriaceae* (Кочедыжниковые)

1. *Athyrium filix-femina* (L.) Roth (Кочедыжник женский) – гиgroфит. Изредка (станции 3, 5). Единично.

II Семейство *Equisetaceae* (Хвощовые)

2. *Equisetum fluviatile* L. (Хвощ приречный) – гиgroфит. Умеренно. Единично.

3. *Equisetum sylvaticum* L. (Хвощ лесной) – гиgroфит. Часто. Обильно

III Семейство *Typhaceae* (Рогозовые)

4. *Typha latifolia* L. (Рогоз широколистный) – гелoфит. Умеренно (станции 19, 20, 21). Обильно.

IV Семейство *Sparganiaceae* (Ежеголовниковые)

5. *Sparganium erectum* Huds. (Ежеголовник прямой) – гелoфит. Изредка (станция 11). Довольно обильно.

V Семейство *Potamogetonaceae* (Рдестовые)

6. *Potamogeton alpinus* Valb (Рдест альпийский) – гидрофит. Редко (станция 9). Рассеяно.

VI Семейство *Alismataceae* (Частуховые)

7. *Alisma plantago-aquatica* L. (Частуха подорожниковая) – гелoфит. Редко (станция 14). Рассеяно.

8. *Sagittaria sagittifolia* L. (Стрелолист обыкновенный) – гелoфит. Изредка (станция 19, 20). Единично.

VII Семейство *Juncaceae* (Ситниковые)

9. *Juncus effusus* L. (Ситник развесистый) – гиgroгелoфит. Изредка (станции 9, 16, 22). Рассеяно.

VIII Семейство *Poaceae* (*Gramineae*) (Злаковые)

10. *Agrostis stolonifera* L. (Полевица побегообразующая) – гиgroгелoфит. Изредка (станции 11, 12, 24). Рассеяно.

11. *Calamagrostis neglecta* (Ehrh.) Gaerth. Mey. Et Scherb. (Вейник незамеченный) – гиgroфит. Редко (станция 11). Рассеяно.

12. *Glyceria maxima* Hortm. (Манник большой) – гиgroгелoфит. Изредка (станции 19, 23, 10). Рассеяно.

13. *Glyceria fluitans* L. (Манник наплывающий) – гиgroгелoфит. Изредка (станции 4, 13, 24). Рассеяно.

14. *Phragmites australis* L. (Тростник южный) – гелoфит. Изредка (станции 9, 13). Очень обильно.

15. *Poa palustris* L. (Мятлик болотный) – гиgroфит. Изредка (станции 10, 13). Рассеяно.

IX Семейство *Cyperaceae* (Осоковые)

16. *Carex rostrata* Stokes (Осока вздутоплодная) – гигрогелофит. Часто. Очень обильно.
17. *Carex acuta* L. (Осока острая) – гигрогелофит. Часто. Очень обильно
18. *Carex cespitosa* L. (Осока дернистая) – гигрогелофит. Часто. Очень обильно.
19. *Carex nigra* L. (Осока черная) – гигрофит. Изредка (станции 3, 5). Рассеяно.
20. *Scirpus sylvaticus* L. (Камыш лесной) – гигрофит. Часто. Очень обильно
21. *Scirpus lacustris* L. (Камыш озерный) – гигрофит. Изредка (станции 15, 9). Рассеяно.

X Семейство *Araceae* (Ароидные)

22. *Calla palustris* L. (Белокрыльник болотный) – гигрогелофит. Редко (станция 2). Единично.

XI Семейство *Lemnaceae* (Рясковые)

23. *Lemna minor* L. (Ряска малая) – гидрофит. Очень часто. Очень обильно в бобровых и искусственном прудах, рассеяно в водотоке.

XII Семейство *Iridaceae* (Касатиковые)

24. *Iris pseudacorus* L. (Ирис болотный) – гигрогелофит. Редко (станция 20). Единично.

XIII Семейство *Urticaceae* (Крапивные)

25. *Urtica dioica* L. (Крапива двудомная) – гигромезофит. Часто. Очень обильно.

XIV Семейство *Cannabaceae* (Коноплевые)

26. *Humulus lupulus* L. (Хмель обыкновенный) – гигромезофит. Часто. Довольно обильно.

XV Семейство *Aristolochiaceae* (Кирказоновые)

27. *Asarum europaeum* L. (Копытень европейский) – мезофит. Умеренно (станции 1, 2, 6). Обильно.

XVI Семейство *Polygonaceae* (Гречиховые)

28. *Persicaria amphibian* (L) S.F. Gray (Горец земноводный) – гидрофит. Редко (станция 16). Обильно.

29. *Persicaria lapathifolium* (L) S.F.Gray (Горец щавелелистный) –гигрофит. Редко (станция 12). Довольно обильно.

XVII Семейство *Caryophyllaceae* (Гвоздичные)

30. *Geranium palustre* L. (Герань болотная) – гигромезофит. Редко (станция 23). Рассеяно.

31. *Stellaria nemorum* L. (Звездчатка дубравная) – гигромезофит. Изредка (станции 1, 5). Обильно.

XVIII Семейство *Ranunculaceae* (Лютиковые)

32. *Aconitum lasiostomum* Reichenb. ex. Bess (Борец шерстистоустый) – мезофит. Часто. Рассеяно.

33. *Caltha palustris* L. (Калужница болотная) – гигрогелофит. Очень часто. Рассеяно.

34. *Ficaria verna* Huds. (Чистяк весенний) – гигрофит. Часто. Рассеяно.

35. *Ranunculus repens* L. (Лютик ползучий) – гигрофит. Изредка (станции 21, 22). Обильно.

36. *Thalictrum aquilegifolium* L. (Василисник водосборолистный) – гигромезофит. Изредка (станции 11, 16). Рассеяно.

XIX Семейство *Brassicaceae* (Капустные)

37. *Rorippa amphibia* L. (Жерушник земноводный) – гигрофит. Умеренно (станции 2,3,8). Обильно.

XX Семейство *Saifragaceae* (Камнеломковые)

38. *Chrysosplenium alternifolium* L. (Селезеночник очереднолистный) – гигрофит. Часто, рассеяно.

XXI Семейство *Rosaceae* (Розоцветные)

39. *Filipendula ulmaria* (L) Maxim. (Лабазник вязолистный) – гигрофит. Очень часто. Очень обильно.

40. *Geum rivale* L. (Гравилат речной) – гигромезофит. Редко (станция 19). Рассеяно.

XXII Семейство *Euphorbiaceae* (Молочайные)

41. *Mercurialis perennis* L. (Пролесник многолетний) – мезофит. Редко (станция 10). Довольно обильно.

XXIII Семейство *Balsaminaceae* (Бальзаминовые)

42. *Impatiens noli-tangere* L. (Недотрога обыкновенная) – гигромезофит. Часто. Очень обильно.

43. *Impatiens parviflora* L. (Недотрога мелкоцветковая) – гигромезофит. Часто. Очень обильно.

XXIV Семейство *Callitrichaceae* (Болотниковые)

44. *Callitriche palustris* L. (Болотник болотный) – гидрофит. Изредка (станции 7, 6). Рассеяно.

XXV Семейство *Violaceae* (Фиалковые)

45. *Viola palustris* L. (Фиалка болотная) – гигрофит. Редко (станция 24). Рассеяно.

XXVI Семейство *Lythraceae* (Дербенниковые)

46. *Lythrum salicaria* L. (Дербенник иволистный) – гигрогелофит. Часто. Рассеяно.

XXVII Семейство *Onagraceae* (Кипрейные)

47. *Epilobium palustre* L. (Кипрей болотный) – гигрогелофит. Часто. Обильно.

XXVIII Семейство *Apiaceae* (Зонтичные)

48. *Aegopodium podagraria* L. (Сныть обыкновенная) – мезофит. Изредка (станции 2,9). Обильно.

49. *Angelica sylvestris* L. (Дудник лесной) – гигромезофит. Изредка (станции 11, 13). Обильно.

50. *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm. (Купырь лесной) – мезофит. Редко (станция 22). Рассеяно.

51. *Oenanthe aquatica* (L.) Poit. (Омежник водный) – гигрогелофит. Изредка (станция 3,5). Рассеяно.

XXIX Семейство *Primulaceae* (Первоцветные)

52. *Lysimachia nummularia* L. (Вербейник монетчатый) – гигромезофит. Редко (станция 11). Обильно.

53. *Lysimachia vulgaris* L. (Вербейник обыкновенный) – гигромезофит. Часто. Обильно.

XXX Семейство *Boraginaceae* (Бурачниковые)

54. *Myosotis palustris* L. (Незабудка болотная) – гигрофит. Изредка (станции 21, 24). Довольно обильно.

XXXI Семейство *Lamiaceae* (Губоцветные)

55. *Glechoma hederacea* L. (Будра плюшевидная) – гигромезофит. Умеренно (станции 1, 2, 3, 6). Обильно.

56. *Leonurus quinquelobatus* Gilib. (Пустырник пятилопастный) – гигромезофит. Редко (станции 4, 8). Обильно.

57. *Lycopus europaeus* L. (Зюзник европейский) – гигрофит. Изредка (станция 20). Рассеяно.

58. *Mentha arvensis* L. (Мята полевая) – гигрофит. Редко (станция 5). Обильно.

59. *Stachys palustris* L. (Чистец болотный) – гигрофит. Редко (станция 11). Рассеяно

XXXII Семейство *Solanaceae* (Пасленовые)

60. *Solanum dulcamara* L. (Паслен сладко-горький) – гигрофит. Часто. Рассеяно.

XXXIII Семейство *Scrophulariaceae* (Норичниковые)

61. *Melampyrum nemorosum* L. (Марьянник дубравный) – мезофит. Редко (станция 4). Рассеяно.

62. *Veronica beccabunga* L. (Вероника поручейная) – гигрогелофит. Часто. Рассеяно.

63. *Veronica longifolia* L. (Вероника длиннолистная) – гигрогелофит. Редко (станции 13, 24). Довольно обильно.

64. *Scrophularia nodosa* L. (Норичник шишковатый) – гигромезофит. Редко (станции 11, 13). Рассеяно.

XXXIV Семейство *Plantaginaceae* (Подорожниковые)

65. *Plantago major* L. (Подорожник большой) – мезофит. Редко (станция 21). Рассеяно.

XXXV Семейство *Valerianaceae* (Валериановые)

66. *Valeriana officinalis* L. (Валериана аптечная) – гигромезофит. Часто. Рассеяно.

XXXVI Семейство *Rubiaceae* (Мареновые)

67. *Galium aparine* L. (Подмаренник цепкий) – гигрофит. Очень часто. Рассеяно.

68. *Galium palustre* L. (Подмаренник болотный) – гигрофит. Очень часто. Рассеяно.

XXXVII Семейство *Asteraceae* (Сложноцветные)

69. *Cirsium oleraceum* (L.) Scop. (Бодяк овощной) – гигромезофит. Часто. Рассеяно.

70. *Bidens tripartita* L. (Черда трехраздельная) – гигрофит. Часто. Рассеяно.

Флора сосудистых травянистых растений ПТЗ насчитывает 824 вида, принадлежащих к 85 семействам (по сведениям, предоставленным старшим научным сотрудником ФГБУН ИПЭЭ РАН к.б.н. Ю.Д. Нухимовской).

Флора высших сосудистых травянистых растений поймы р. Таденки насчитывает 70 видов, принадлежащих к 37 семействам, и составляет 8.49% флоры травянистых сосудистых растений заповедника. Цветковые растения представлены 67 видами из 58 родов 35 семейств, папоротники 1 видом и хвощи 2 видами из 1 рода 1 семейства (табл. 3.6.1).

Наибольшим количеством родов представлены семейства *Poaceae*, *Ranunculaceae*, *Lamiaceae* (по 5 родов), семейства *Apeaceae* (4 рода), *Scrophulariaceae* (3 рода). Наибольшим видовым разнообразием характеризуются семейства *Superaceae* (7 видов), *Poaceae*, (6 видов), *Ranunculaceae* и *Lamiaceae* (по 5 видов). Семейство *Apeaceae* насчитывает 4 вида, *Scrophulariaceae* – 3. Наибольшее количество видов насчитывает род *Carex* (4 вида), роды *Persicaria*, *Impatiens*, *Lysimachia*, *Veronica*, *Galium* включают по 2 вида. Большинство видов флоры принадлежат к экологическим группам гигрофитов и гигромезофитов, объединяющих растения переувлажненных и увлажненных местообитаний (см. табл. 3.6.2).

В водотоке очень скудно представлены гидрофиты: кроме того, что присутствует небольшое количество видов, ни один из них, за исключением *Lemna minor* не характеризуется высокими показателями обилия и встречаемости. Также невелико количество видов растений-гелофитов, но такие виды как *Typha latifolia* и

Таблица 3.6.1. Таксономическая структур

Семейство	Количество родов	Количество видов
Poaceae	5	6
Ranunculaceae	5	5
Lamiaceae	5	5
Cyperaceae	2	7
Apiaceae	4	4
Scrophulariaceae	3	4
Equisetaceae	2	2
Alismataceae	2	2
Caryophyllaceae	2	2
Asteraceae	2	2
Rosaceae	2	1
Polygonaceae	1	2
Balsaminaceae	1	2
Primulaceae	1	2
Rubiaceae	1	2
Athyriaceae	1	1
Juncaceae	1	1
Typhaceae	1	1
Sparganiaceae	1	1
Potamogetonaceae	1	1
Araceae	1	1
Lemnaceae	1	1
Iridaceae	1	1
Urticaceae	1	1
Cannabaceae	1	1
Aristolochiaceae	1	1
Brassicaceae	1	1
Saifragaceae	1	1
Euphorbiaceae	1	1
Callitrichaceae	1	1
Violaceae	1	1
Lythraceae	1	1
Onagraceae	1	1
Boraginaceae	1	1
Solanaceae	1	1
Plantaginaceae	1	1
Valerianaceae	1	1
В С Е Г О		
37	57	67

Phragmites australis характеризуются высоким обилием, создавая чистые заросли на довольно обширных площадях. Наибольшее число видов высших водных растений поймы р. Таденки относятся к группам гигрогелофитов, гигрофитов и гигромезофитов. Самые массовые виды: *Urtica dioica* – гигромезофит и *Filipendula*

Таблица 3.6.2. Экологические группы флоры р. Таденка

Группа	Гидрофиты	Гелофиты	Гигро-гелофиты	Гигрофиты	Гигро-мезофиты	Мезофиты
Число видов	4	5	14	24	16	7
%	5.7	7.1	20.0	34.3	22.9	10.0

ulmaria – гигрофит. Кроме того, следует отметить присутствие в описанных фитоценозах некоторого количества мезофитов с низкими показателями встречаемости и обилия.

Таблица 3.6.3. Продуктивность травянистых макрофитов

№ станции	Доминанты, субдоминанты	Абсолютно сухая биомасса г/м ²	
		2010	2011
1	Лабазник вязолистный, недотрога обыкновенная	137	145
2	Хвощ лесной, пролесник дубравный	45	67
3	Манник большой, крапива двудомная, вероника колосистая	250	198
4	Камыш лесной	176	168
5	Лабазник вязолистный, вербейник обыкновенный	159	149
6	Дудник лесной, камыш озерный	315	302
7	Дудник лесной, бодяк огородный	205	219
8	Осока черная, камыш озерный	156	167
9	Тростник южный	556	607
10	Ежеголовник прямой	215	Нет данных
11	Горец щавелелистный	70	Нет данных
12	Крапива двудомная, дербенник иволистный	90	81
13	Осока пузырчатая, недотрога обыкновенная	130	100
14	Сныть, осока острая	179	162
15	Осока вздутая	93	105
16	Крапива двудомная, лабазник вязолистный	160	129
17	Осока вздутая, хвощ приречный, вербейник обыкновенный	289	303
18	Крапива двудомная, купырь болотный, осока черная	168	156
19	Рогоз	389	412

Из анализа данных по биомассе макрофитов следует, что разброс ее значений достаточно велик в различных растительных ассоциациях (табл. 3.6.3).

Кроме того, отмечается, что, несмотря на более комфортные температурные условия лета 2011 г., биомассы основного числа ассоциаций макрофитов продолжают быть низкими и средне-низкими, а в некоторых случаях величины в сообществах ниже достигнутых в 2010 г., что возможно объясняется отрицательным воздействием критических температур лета 2010 г. на дальнейшее возобновление растений.

Годовую продукцию водных макрофитов принято рассчитывать по формуле И.М. Распопова (1978)

$$P=1.2 B_{\max},$$

где P – годовая продукция, а B_{\max} – максимальная биомасса.

Исходя из этого положения, следует считать, что продуктивность сообществ водных и прибрежно-водных высших растений р. Таденки под влиянием критических температур, обмеления и частичного пересыхания водотока летом 2010 г. была снижена и летом 2011 г. не восстановилась.

3.6.3. Заключение

В целом изученные пойменные и русловые участки р. Таденки характеризуются мозаичностью растительного покрова, разнообразием различных фитоценозов, сосредоточенных на сравнительно небольшом пространстве. В верхнем течении реки, под покровом черноольшаника, проективное покрытие травостоя невысоко, узкой полосой вдоль уреза воды представлены осочники, довольно часто встречаются мезофиты. По берегам бобровых прудов, также под покровом черноольшаника, встречаются довольно обширные участки, где осоки произрастают в ассоциации с *Impatiens parviflora* и *Impatiens noli-tangere*. В нескольких местах по берегам прудов вне лесного полога имеются крупные участки, занятые чистыми зарослями *Phragmites australis*. В среднем течении находятся участки поймы, занятые практически чистыми зарослями *Sparganium erectum* и *Scirpus sylvaticus*, перемежаются с участками поймы, зарастающей *Urtica dioica* и *Filipendula ulmaria*, покрывающими значительные площади от уреза воды до склона берега. В нижнем течении реки расположен искусственный пруд, по берегам которого произрастает на значительной площади разреженный рогозник в ассоциации с хвощами и осоками. В целом и для водотока, и для пойменных прудов различной величины отмечается очень низкая, практически нулевая степень зарастания водными растениями, и в большей степени развитыми фитоценозами, слагаемыми растениями перувлажненных и влажных местообитаний.

Неоднородность, разнообразие фитоценозов, образуемых травянистыми сосудистыми растениями в пойме р. Таденки, возможно связаны с долговременным влиянием строительной и кормодобывающей деятельности речного бобра, оказывающей воздействие на ход сукцессии в растительных сообществах.

3.7. Потенциальные возможности космических снимков среднего (Landsat 7) и сверхвысокого (IKONOS, GeoEye-1) разрешения для картирования объектов жизнедеятельности бобров на территории ПТЗ

В последние десятилетия синхронные данные наземных и космических измерений широко используются для картирования местообитания животных и оценки их воздействия на элементы ландшафта (Townsend, Butler, 1996; Мордвинцев, Петросян, 1994; Бельчанский и др., 1997, 1998, 1999; Syphard, Garcia, 2001; Butler, 2002; Петросян и др., 2010; Дистанционные..., 2011). Такой подход позволяет показать экологические характеристики местообитаний для рационального природопользования; ускоряет и удешевляет наземные картографические работы; позволяет эффективно проводить экстраполяцию результатов экологических исследований на основе современной технологии геоинформационных систем (ГИС); существенно сокращает людские и финансовые затраты для проведения комплексных исследований слабоизученных и труднодоступных местообитаний. Совместное использование наземных и космических измерений на основе технологии ГИС является важным средством для картирования и оценки закономерностей распределения животных с учетом факторов среды. ГИС обеспечивают интеграцию наземных векторных данных с различными тематическими картами: растительности, почв, гидрологической сети, кормовых ресурсов, дорожных сетей, инфраструктуры населенных пунктов и др. Высокая скорость и эффективность современных ГИС создают благоприятные условия для их широкого применения в области охраны окружающей среды и управления охотничье-промысловыми видами наземных экосистем. Так, например, на основе разработанных нами методических приемов создана пилотная версия ГИС турецкого побережья Средиземного моря для выделения и сохранения местообитаний редких видов морских черепах (Maktav et al., 1998, 2000). Батлер (Butler, 2002) показал возможности применения аэро- и космических снимков для изучения бизонных троп и картирования местообитаний африканских слонов.

Дистанционные методы в исследованиях, посвященных бобру, достаточно широко и успешно используются западными специалистами. Большинство этих работ связано с изучением канадского бобра (*C. canadensis* Kuhl.). В основном в таких исследованиях используются аэрофотоснимки. Например, Джонстон и Найман (Johnston, Naiman, 1990b), применяли исторические аэрофотоснимки для анализа долговременных изменений ландшафта, произведенных бобрами в Миннесоте; с помощью аэрофотоснимков Сайфард и Гарсия (Syphard, Garcia, 2001) анализировали изменения заболоченности в штате Вирджиния под влиянием антропогенной и бобровой деятельности. Спутниковые снимки среднего пространственного разрешения также могут быть использованы для исследования ландшафтных изменений в бассейнах рек, заселенных бобрами. Так, Таунсенд и Батлер (Townsend, Butler, 1996) использовали снимки серии Landsat для идентификации бобровых прудов на р. Роанок в Северной Каролине и анализа изменения площади этих прудов с течением времени.

В ряде российских работ, посвященных изучению средообразующей деятельности бобра, также описывается применение дистанционных методов. Синицын с коллегами (1997) провел оценку качества местообитаний бобра на территории Костромской области с помощью аэрофотоснимков. Алейников (2011) использовал спутниковые снимки высокого разрешения ALOS/AVNIR для анализа бобровых ландшафтов на территории заповедника «Брянский лес».

Целью данного исследования было изучение возможностей, которые предоставляют спутниковые данные Landsat 7, IKONOS и GeoEye-1 разного пространственного разрешения для выявления и картирования объектов жизнедеятельности речного бобра на территории Приокско-Террасного заповедника.

Программа Landsat 7 является наиболее продолжительным проектом по получению космических снимков Земли, действующим с 1972 г. Спутники этой серии характеризуются высокой точностью привязки, частой повторяемостью съемки, широким диапазоном спектральной области (от голубого до теплового инфракрасного каналов). Благодаря своим характеристикам данные Landsat 7 используются в самых разнообразных областях научной и хозяйственной деятельности: от задач обновления топографических карт до мониторинга состояния гидротехнических сооружений. Различные комбинации спектральных каналов Landsat позволяют дифференцировать растительность, почвы, водные и антропогенные объекты; изучать геологические процессы, распознавать различные виды растительности, выделять вырубки, зоны пожаров и решать многие другие задачи (Жиленев, 2009).

Спутники IKONOS и GeoEye-1 относятся к спутникам сверхвысокого разрешения (< 2 м). Спутник IKONOS был запущен в 1999 г. и стал первым коммерческим спутником, GeoEye-1 стартовал в 2008 г. Эти спутники имеют более узкий спектральный диапазон по сравнению с Landsat 7 и меньшую область пространственного обзора (табл. 3.7.1). Однако, благодаря своему разрешению на местности (табл. 3.7.1) данные с этих спутников позволяют решать большинство задач, решаемых с помощью данных Landsat 7, и многие другие, недоступные спутниковым снимкам среднего пространственного разрешения. В частности, с помощью данных IKONOS и GeoEye-1 возможно выделять отдельно стоящие деревья и кустарники, здания, выявлять точечные источники загрязнения, проводить инвентаризацию и анализ растительности на локальном уровне (Геоматика, 2009).

Таблица 3.7.1. Основные характеристики съемочной аппаратуры спутников Landsat 7, IKONOS и GeoEye-1

Спутник	Количество каналов	Разрешение в надире, м	Полоса обзора, км
Landsat 7	7 мультиспектральных + 1 панхроматический	30 (15*)	185
IKONOS	4 мультиспектральных + 1 панхроматический	3.2 (0.82*)	до 13.8
GeoEye-1	4 мультиспектральных + 1 панхроматический	1.65 (0.41*)	15.2

* разрешение панхроматического канала

Использование дистанционных методов для анализа средообразующей деятельности бобра на территории ПТЗ может помочь количественно оценить параметры объектов средообразующей деятельности бобра и, при наличии спутниковых данных за разные годы, проследить и оценить ландшафтные изменения на территории бассейна р. Таденки под влиянием бобра.

3.7.1. Методика исследования

Первичные данные были получены в ходе маршрутных обследований долин водотоков ПТЗ со спутниковым навигатором (GPS) в 2009–2012 гг. Были зафиксированы основные элементы бобрового ландшафта, при этом точечные объекты фиксировались одной точкой, линейные (плотины, бобровые пятна) – несколькими точками, площадные (бобровые пруды и луга) – картировались по периметру. Для

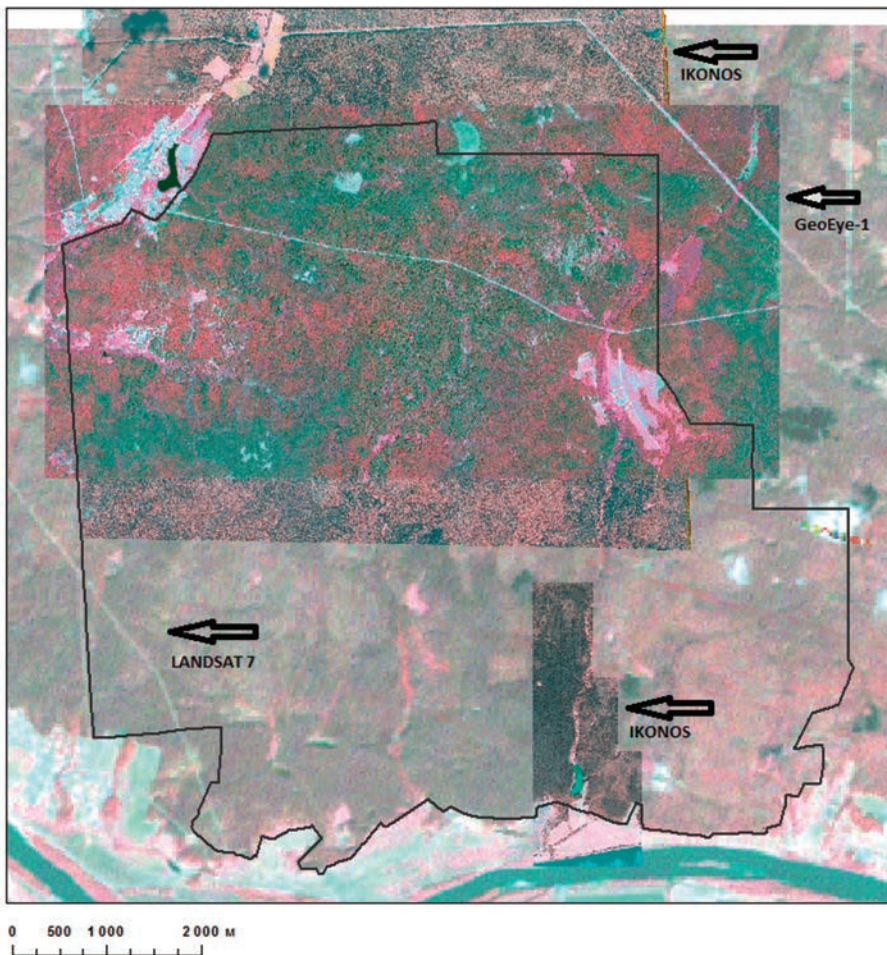


Рис. 3.7.1. Космические снимки спутников серии IKONOS, Landsat 7 и GeoEye-1 за 2008, 2009 и 2010 гг.

комплексной обработки наземных и космических снимков нами была создана интегрированная база векторно-растровых данных в среде ГИС ArcGIS 9.3. Кроме этих объектов в базу данных также включили векторные данные лесной таксации 1981 и 1999 гг. с квартальной сетью, рельефом, объектами гидросети, контуры охранной зоны и границы заповедника. Атрибутная база данных содержит всю информацию об этих объектах. Точная привязка объектов к местности и последующий анализ с использованием цифровой модели рельефа позволит в дальнейшем получить данные о потенциальном средообразующем воздействии бобров и прогнозировать изменения биогеоценологического покрова. Растровая часть базы данных включает космические снимки спутников серии IKONOS, Landsat 7 и GeoEye-1 за 2008, 2009 и 2010 гг. соответственно для территории Приокско-Террасного заповедника и его охранной зоны (рис. 3.7.1).

Пространственное разрешение мультиспектральных каналов снимков было приведено к разрешению панхроматического канала с помощью алгоритма фильтра высоких частот. Таким образом, конечное разрешение снимков составило 1 м для IKONOS, 0.5 м для GeoEye-1 и 15 м для Landsat 7. Для выявления бобровых прудов снимки IKONOS и GeoEye-1 подвергались сначала автоматической классификации без обучения с использованием алгоритма ISODATA, а затем, для уменьшения количества классов, классификации с обучением с использованием алгоритма параллелепипеда. Результаты классификации конвертировались в векторную форму. Для достоверного отличия небольших бобровых прудов от теневых объектов в качестве верификации использовались данные георегистрации плотин с помощью GPS. Обработка и анализ снимков производились с помощью программного обеспечения ERDAS IMAGINE 2010 и ArcGIS 10.

3.7.2. Выделение и картирование бобровых прудов и плотин на основе комплексных данных наземного обследования и анализа космоснимков сверхвысокого разрешения

Полученные данные наземных измерений позволили верифицировать космоснимки сверхвысокого разрешения IKONOS (1 м) и GeoEye-1(0.5 м), т. е. с помощью снимков были уточнены конфигурация и площадь наиболее крупных элементов бобровых ландшафтов (прудов и плотин).

В целом сопоставление зарегистрированных векторных объектов жизнедеятельности бобра (пруды, плотины, бобровые пятна) на основе наземных данных и космических снимков двух спутников сверхвысокого разрешения позволили выявить на снимках GeoEye-1 и IKONOS такие объекты как пруды и плотины. Например, на рис. 3.7.2 представлены фрагменты снимков для отрезка русла притока р. Таденки ручья Ниговца на территории заповедника, на которых с достаточно высокой точностью выделяются бобровые пруды. Точность выделения контуров бобровых прудов по предварительным оценкам составляет 85–95%. При увеличении снимков видно, что снимок GeoEye-1 дает более детальную картину, в частности на поверхности одного из прудов можно отметить даже поваленные стволы деревьев (рис 3.7.3а, б). На обоих снимках при увеличении удалось идентифицировать

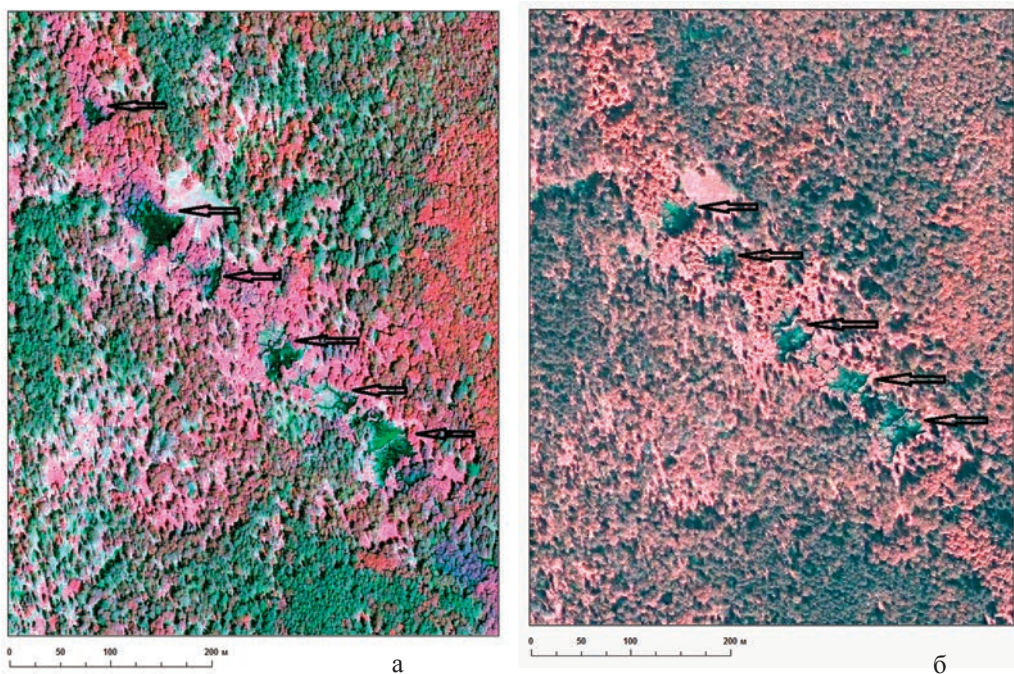


Рис. 3.7.2. Ряд бобровых прудов, выявленных на участке ручья Ниговец с использованием космических снимков GeoEye-1 (а) и IKONOS (б).

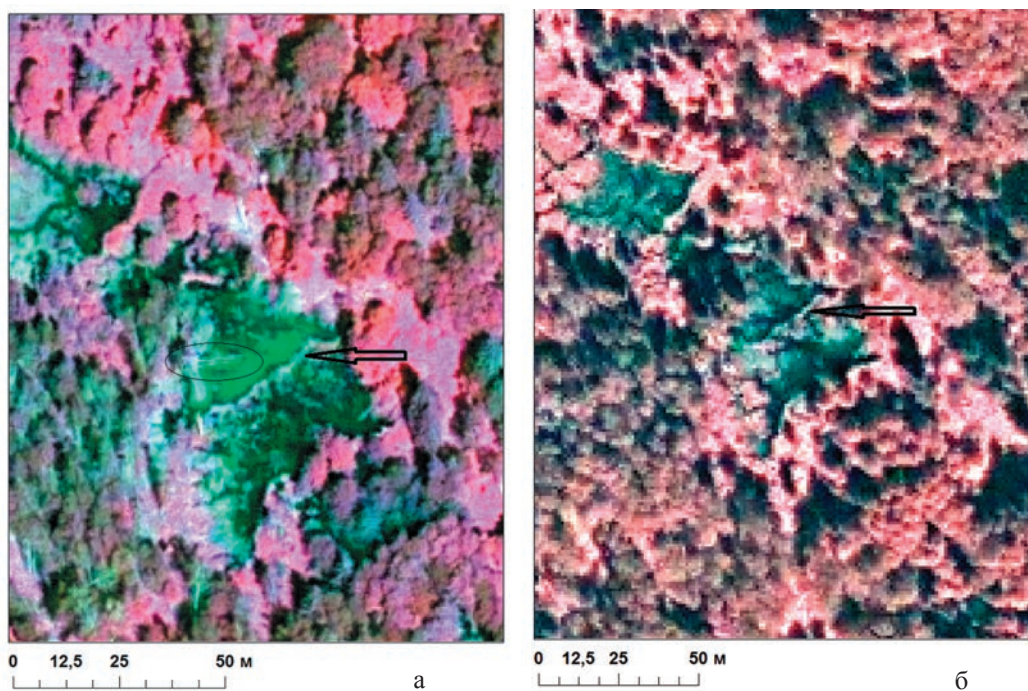


Рисунок 3.7.3. Увеличенный фрагмент снимка GeoEye-1 (а) и IKONOS (б) с бобровыми прудами на ручье Ниговце.

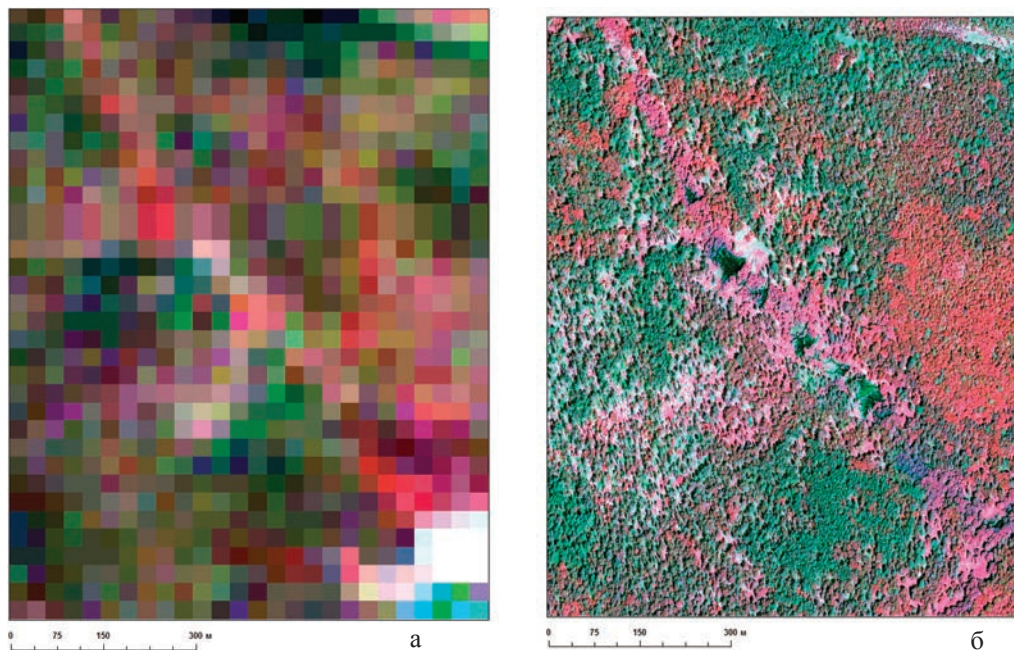
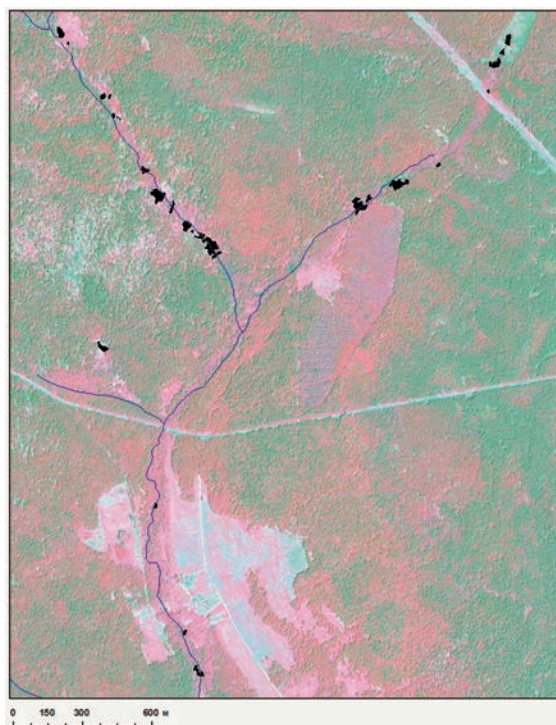
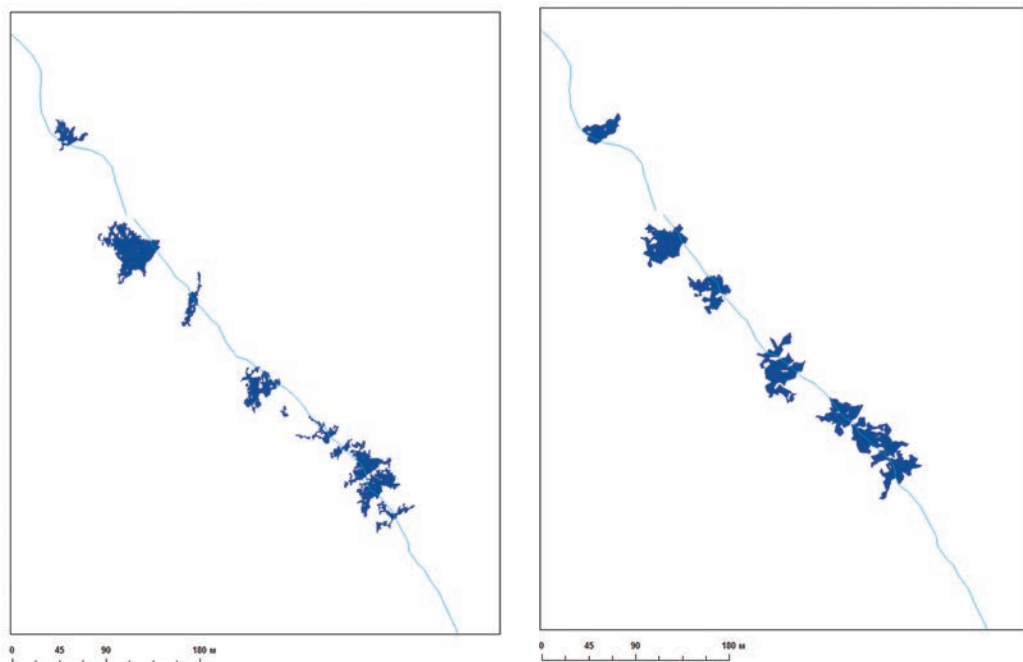


Рис. 3.7.4. Фрагменты снимков Landsat 7(а) и GeoEye-1(б) для участка ручья Ниговца



3.7.5. Картограмма пространственного распределения бобровых прудов, выявленных на основе GeoEye-1.



3.7.6. Картограммы бобровых прудов на русле Ниговца, полученные с помощью анализа спутниковых снимков GeoEye-1 (а) и IKONOS (б).

вал бобровой плотины (центральный пруд на рис. 3.7.3). На снимке GeoEye-1 плотина выделяется более отчетливо. Длина выделенной плотины, измеренная на снимке GeoEye-1, составляет около 40 м.

Анализ снимков Landsat 7 не позволил идентифицировать на них какие-либо объекты бобровой жизнедеятельности (рис. 3.7.4). Успешное выделение бобровых прудов на снимках серии спутников Landsat 7 в исследовании (Townsend, Butler, 1996) объясняется тем, что в этой работе изучались бобровые пруды внушительных размеров (намного больше разрешающей способности мультиспектральных каналов Landsat 7— 30×30 м), которые непрерывно поддерживались и расширялись бобрами в период с 1984 по 1993 г. Следовательно, при уменьшении линейных размеров прудов до менее чем 30×30 м обнаружение их в поле снимков Landsat становится проблематичным.

Невозможность выделения на снимках Landsat 7 для территории ПТЗ бобровых плотин также в первую очередь связано с их линейными размерами. Средняя длина измеренных плотин на р. Таденке и ее притоках в 2009 г. составила 26.0 ± 2.8 м (Завьялов и др., 2010), что меньше разрешающей способности мультиспектральных каналов Landsat 7 на местности.

Проведенная нам гибридная классификация, включающая этапы применения неконтролируемых и контролируемых методов классификации космоснимков, позволила выделить бобровые пруды на всей площади снимков сверхвысокого разрешения. Выявленные бобровые пруды с помощью снимков GeoEye-1 представ-

Таблица 3.7.2. Количественные показатели бобровых прудов, выявленных с использованием наземных и космических снимков GeoEye-1 и IKONOS

Спутник	GeoEye-1 (июнь 2010)	IKONOS (июль 2008)
Количество прудов	10	6
Минимальная площадь пруда	31 м ²	449 м ²
Средняя площадь пруда	472 м ²	889 м ²
Максимальная площадь пруда	1480 м ²	1621 м ²
Общая площадь прудов	4730 м ²	5336 м ²

лены в рис. 3.7.5. Увеличенные фрагменты построенных картосхем пространственного распределения прудов на отрезке русла Ниговца более детально представлены в рисунке 3.7.6 а,б.

В таблице 3.7.1 представлены результаты количественной оценки закартированных прудов на данном участке. Проведенный сравнительный анализ этих снимков, полученных с помощью двух спутников IKONOS и GeoEye-1, показывает, что количество прудов составляло 6 и 10 в июле 2008 и июне 2010 гг. соответственно. Снимки IKONOS позволили выделить пруды с общей площадью 5336 м² в 2008 г. В 2010 г. количество прудов увеличилось до 10 и общая площадь их составила 4730 м². Из этих данных можно сделать предварительный вывод о том, что климатические условия 2010 г. оказали существенное влияние на размеры прудов.

По данным наземной георегистрации бобровых плотин с помощью GPS приемника летом 2009 г. на данном участке русла Ниговца насчитывалось 24 плотины. Из них однозначно идентифицировать на снимках сверхвысокого разрешения удалось ограниченное количество (рис. 3.7.3а). Идентификация плотин на снимках затруднялась в значительной степени наличием крон деревьев и теневых объектов. Кроме того, сравнение результатов идентификации плотин на снимках с наземными данными осложняется тем, что сроки проведения полевых работ – 2009 г. – отличаются от дат съемки используемых нами спутников (IKONOS – 2008 г., GeoEye – 2010 г.).

3.7.3. Заключение

Результаты данной работы демонстрируют, что использование спутниковых данных высокого разрешения может применяться для анализа объектов бобровой жизнедеятельности. С помощью таких данных можно не только выделять и картировать отдельные бобровые пруды и плотины, но и, как следствие, количественно оценивать эти объекты с помощью технологий ГИС. При наличии серии снимков за разные сезоны или же годы становится возможным вести мониторинг состояния бобровых объектов, степени измененности ландшафта долины реки и рисунка гидросети. Это может значительно облегчить работу заинтересованных специали-

стов. Главный и, пожалуй, единственный недостаток подобных спутниковых данных – это их высокая стоимость. Данные спутников низкого и среднего разрешения, такие как Landsat 7, распространяются бесплатно. Однако, анализ снимков Landsat 7 с целью выделения объектов бобровой деятельности на территории ПТЗ показал неудовлетворительные результаты. На снимках сверхвысокого разрешения в данной работе успешно идентифицировать удалось только бобровые пруды, выделение же плотин оказалось практически невозможным. Сравнение результатов идентификации плотин с помощью дистанционных и наземных данных требует дальнейших исследований.

В целом можно отметить, что комплексное использование данных наземных и космических измерений с использованием геоинформационных систем дает возможность получить новые данные, позволившие определить количественные показатели преобразованности долины малой р. Таденки на территории ПТЗ. Не вызывает сомнения, этот методологический подход может иметь широкое применение для мониторинга экосистем долин малых рек, находящихся под влиянием бобров.

Авторы выражают благодарность компании GeoEye за предоставленные на бесплатной основе спутниковые снимки GeoEye-1.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Бобры были выпущены на территорию многих заповедников России (Лапландский, Волжско-Камский, Брянский лес, Керженский, Окский, Мордовский, Приокско-Террасный; Центрально-Лесной); а в некоторых они появились сами, вселяясь из окружающих мест (Астраханский, Висимский, Дарвинский, Кенозерский, Саяно-Шушенский и Убсунурская котловина). К числу заповедников, где популяция бобров имеет относительно долгую историю существования и мониторинга, принадлежит Приокско-Террасный заповедник. Сразу после организации заповедника были начаты работы по восстановлению популяции бобра – аборигенного вида, истребленного здесь уже в XVII в. Большинство бобровых поселений Приокско-Террасного заповедника расположено в бассейне малой р. Таденка и характеризуется высокой степенью подвижности поселений и активной строительной деятельностью.

Анализ динамики численности речного бобра в ПТЗ и его поселений в бассейне р. Таденки в 1948–2012 гг. показал, что более чем через 60 лет после реинтродукции бобров количество их поселений стабилизировалось в диапазоне от 9 до 12. Длительный рост количества поселений связан с выпуском малой партии бобров, изначально неблагоприятными условиями обитания и последующим увеличением емкости местообитаний в результате строительной деятельности и использованием удаленных кормовых ресурсов. Проведенный анализ размещения поселений, строительной деятельности, особенностей кормодобывания, запасов кормовых ресурсов, а также математическая обработка данных временных рядов и построение модели позволяют утверждать, что население бобров Таденки достигло климаксовой стадии своего развития. Параметрическая дискретная модель (по времени) динамики численности бобров от вселения до наших дней (2011 г.) в бассейне р. Таденки показала, что динамика численности популяции характеризуется стремлением к стационарному состоянию при наличии квазипериодической составляющей с периодами от 14 до 26 лет. Периодическая составляющая имеет пилообразную форму, на каждом периоде в течение 6 лет численность бобров возрастает от минимального до максимального значения, а на остальной части периода уменьшается до минимального значения. Амплитуда колебаний квазипериодической составляющей имеет слабую тенденцию к увеличению. Предполагается, что дальнейшее развитие бобровой популяции преимущественно будет зависеть от скорости восстановления кормов в заброшенных местообитаниях, и от многих нерегулярных (случайных) событий (засухи, ветровалы, пожары), которые могут коренным образом повлиять как на само бобровое население, так и на состояние его кормовой базы. Анализ устойчивости стационарного решения и оценка адекватности предложенной модели позволяют утверждать, что предлагаемая дискретная модель может быть использована для описания локальных популяций

бобров других территорий для количественной оценки динамики их численности в зависимости от наличия доступных кормовых ресурсов.

Деятельность бобров трансформирует все основные части сообществ гидробионтов.

Особенность структурной организации зоопланктона бобровых прудов на р. Таденка выражается в доминировании веслоногих ракообразных и высокой доле коловраток в общей численности и биомассе сообществ. Вновь созданные бобровые пруды на р. Таденка, независимо от сезона, в котором они появлялись, характеризовались низкими величинами численности и биомассы зоопланктона. Бобровые пруды служат местом развития несвойственных водотокам видов и групп беспозвоночных, которые могут вымываться и переноситься вниз по течению, где, при наличии благоприятных условий, могут играть определенную роль в структуре и функционировании сообществ гидробионтов. Зоопланктон максимально сохраняет отличительные черты, характерные для проточных вод, а также для вновь созданных бобровых прудов. Это связано с интенсивным водообменом прудов, частым разрушением плотин, периодическими переходами бобров на другие участки водотока, а также относительно большой затененностью реки пологом леса даже в районах бобровых поселений.

Анализ развития макрозообентоса исследованного участка р. Таденка и ее притока – ручья Ниговец показал, что, несмотря на пересыхание незарегулированных участков в течение сезона, в составе фауны остается достаточно большое число реофильных видов. Некоторые из них способны проходить часть преимагинального развития в бобровых прудах. Присутствие в сообществах проточных участков видов, способных к массовому развитию в прудах (таких, например, как *Chironomus dorsalis*) обеспечивает быстрое формирование сообщества при создании новых прудов.

Во все годы исследований сохранялась общая закономерность – снижение общей численности и биомассы сообществ донных макробеспозвоночных незарегулированных участков ниже нежилых прудов, по сравнению с расположенными выше прудами. В то же время по видовому богатству пруды часто уступали нижним речным участкам. В сообществах реки сопряженных с жилыми прудами значения общей численности и биомассы были сопоставимы с таковыми в прудах, возможно вследствие зоогенного эвтрофирования. Возможно об этом же процессе свидетельствуют и более высокие значения численности и биомассы сообщества незарегулированного участка ниже каскада прудов, по сравнению с участком, расположенным выше каскада, где регистрировалось большее видовое богатство за счет реофильных видов. Степень зарастания прудов значительно влияет на представленность различных групп макробеспозвоночных.

Изменение бобрами водного режима в долине р. Таденки стало важнейшим фактором для амфибий. Из-за продолжительного периода обитания бобров все местообитания, пригодные для размножения амфибий, были созданы или преобразованы деятельностью бобров. Наиболее пригодные условия для икрометания и развития головастиков имелись в крупных действующих бобровых прудах. Подпираемые каскадами более мелких прудов, они лучше защищены от промывания павод-

ками, в них хорошо развита травянистая растительность, распространены обширные мелководья. Покинутые бобровые поселения гораздо хуже способствовали успешному размножению амфибий. Как правило, на таких участках долины водные объекты представлены водотоками, небольшими пойменными лужами и заводами, где нерест амфибий проходил неактивно.

В целом можно утверждать, что для всех четырех видов амфибий (серой жабы, остромордой, травяной и прудовой лягушек) речной бобр имеет большое значение. Благодаря изменениям водного режима, вызванным как современной, так и прошлой деятельностью бобров, амфибии в долине р. Таденки имеют достаточный выбор местообитаний для размножения и дальнейшего развития личинок.

Сравнительный анализ структуры и динамики ненарушенного черноольхового фитоценоза и сообщества после появления бобровой плотины показал, что произошло изреживание яруса древостоя: полностью выпали липа, вяз и ель. Число стволов черемухи сократилось в пять раз, березы в 2.5 раза, а ольхи – в 1.2 раза. Около 60% погибших берез были срублены бобрами в первый год постройки плотины. Из подлеска исчезли бересклет, крушина, жимолость и калина. В травянистом покрове появились виды водно-болотной группы.

Сравнительный анализ кормовых древесно-кустарниковых ресурсов в активных и заброшенных бобровых поселениях в пойме р. Таденки показал, что осина в прибрежной зоне почти полностью отсутствует. Наличие одной из главных кормовых пород – березы – в древостое трех из 4 обследованных поселений, также не является показателем обеспеченности бобров древесными кормами, поскольку береза представлена крупными деревьями. Еще одна главная кормовая порода – ива – представлена только в одном поселении. Липа была довольно многочисленна в двух поселениях, однако ее значение в качестве корма невелико из-за ее низкой калорийности. В подросте-подлеске успешное возобновление березы и ивы отмечено только в одном поселении. Во всех остальных поселениях подрост и подлесок представлен или неподаемыми породами или подаемыми породами с размерными характеристиками и (или) размещением в пространстве, делающими их использование неэффективным. Проведенные перечеты показали, что в 30 м полосе прибрежных лесов р. Таденки кормовая база бобров сильно истощена многолетней эксплуатацией и не имеет перспектив ее быстрого восстановления.

Анализ флоры сосудистых растений бобовых местообитаний р. Таденки показал, что изученные пойменные и русловые участки характеризуются мозаичностью растительного покрова. В верхнем течении реки, под покровом черноольшаника, проективное покрытие травостоя невысоко, узкой полосой вдоль уреза воды представлены осочники, довольно часто встречаются мезофиты. По берегам бобровых прудов, также под покровом черноольшаника, встречаются довольно обширные участки, где осоки произрастают в ассоциации с *Impatiens parviflora* и *Impatiens noli-tangere*. В нескольких местах по берегам прудов вне лесного полога имеются крупные участки, занятые чистыми зарослями *Phragmites australis*. В среднем течении находятся участки поймы, занятые практически чистыми зарослями *Sparganium erectum* и *Scirpus sylvaticus*, перемежаются с участками поймы, заростающей *Urtica dioica* и *Filipendula ulmaria*, покрывающими значительные площа-

ди от уреза воды до склона берега. В нижнем течении реки расположен искусственный пруд, по берегам которого произрастает на значительной площади разреженный рогозник в ассоциации с хвощами и осоками. В целом и для водотока, и для пойменных прудов различной величины отмечается очень низкая, практически нулевая степень зарастания водными растениями, и в большей степени развитыми фитоценозами, слагаемыми растениями переувлажненных и влажных местообитаний.

Неоднородность, разнообразие фитоценозов, образуемых травянистыми сосудистыми растениями в пойме р. Таденки возможно связаны с долговременным влиянием строительной и кормодобывающей деятельности речного бобра, оказывающей воздействие на ход сукцессии в растительных сообществах.

Результаты анализа применения данных наземных и космических измерений со спутников со средним и сверхвысоким разрешением демонстрируют, что они могут быть успешно применены для анализа объектов бобровой жизнедеятельности. С помощью таких данных можно не только выделять и картировать отдельные бобровые пруды и плотины, но количественно оценивать эти объекты с помощью технологий ГИС. При наличии серии снимков за разные сезоны или же годы возможно проведение постоянного мониторинга состояния бобровых объектов. Главный недостаток подобных спутниковых данных – это их высокая стоимость. Данные спутников низкого и среднего разрешения, такие как Landsat, распространяются бесплатно, но анализ таких снимков для территории ПТЗ показал неудовлетворительные результаты.

Комплексное использование данных наземных и космических измерений, геоинформационных систем позволяет получить принципиально новые данные. Не вызывает сомнения, что этот методологический подход может иметь широкое применение для мониторинга экосистем долин малых рек, находящихся под влиянием бобров.

ЛИТЕРАТУРА

- Алейников А.А. Современные геоинформационные системы и космоснимки высокого разрешения в исследовании бобровых ландшафтов // Материалы научной конференции «Дистанционные методы исследования в зоологии». М.: КМК. 2011. С. 3.
- Альбов С.А., Князьков Н.В. Рысь (*Lynx lynx* Linnaeus, 1758) в Приокско-Террасном заповеднике // Териофауна России и сопредельных территорий. Международное совещание (IX Съезд Териологического общества при РАН). М.: Т-во научных изданий КМК. 2011. С. 18.
- Альбов С.А., Хляп Л.А. Мониторинг видового разнообразия млекопитающих Приокско-Террасного биосферного заповедника // Актуальные вопросы в области охраны природной среды (Информационный сборник ФГУ «Всероссийский научно-исследовательский институт охраны природы»). М.: ФГУ «ВНИИприроды». 2009. С. 110–115.
- Ананьева Н.Б., Боркин Л.Я., Даревский И.С., Орлов Н.Л. Энциклопедия природы России: Земноводные и пресмыкающиеся. М.: АБФ., 1998. 574 с.
- Андроникова И.Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. СПб.: Наука, 1996. 189 с.
- Атлас карт Приокско-Террасного заповедника / Под ред. М.В. Бобровского, М.Н. Брынских. Пушино: Биопресс, 2005. 63 с.
- Афифи А., Эйзен С. Статистический анализ: подход с использованием ЭВМ. М.: Мир, 1982. 486 с.
- Баскин Л.М., Новоселова Н.С. Опасность нападения хищников как один из факторов, влияющих на протяженность пищевых маршрутов бобров (*Castor fiber*) // Зоологический журнал. 2008. Т. 87, № 2. С. 226–230.
- Башинский И.В. Влияние средообразующей деятельности речного бобра (*Castor fiber* Linnaeus, 1758) на население амфибий малых рек // Труды государственного природного заповедника «Рдейский». Выпуск 1. Великий Новгород. 2009. С. 135–156.
- Башинский И.В. Распределение личинок бурых лягушек в долине малой реки Копейницы (Новгородская область) // Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых. Тезисы конференции молодых сотрудников и аспирантов ИПЭЭ РАН. М.: Т-во научных изданий КМК, 2012. С. 11.
- Бельчанский Г.И., Петросян В.Г., Гарнер Г.У. Изучение экологии белого медведя (*Ursus maritimus*) в Российской Арктике по данным спутниковой биотелеметрии // Успехи соврем. биологии. 1997. Т. 117, № 3. С. 336–345.
- Бельчанский Г.И., Петросян В.Г., Гарнер Г., Дуглас Д. Изучение пространственно-временной динамики параметров местообитания белых медведей и характера использования ресурсов по данным космического мониторинга // Успехи соврем. биологии. 1998. Т. 118, № 2. С. 227–240.
- Бельчанский Г.И., Петросян В.Г., Гарнер Г.У. Некоторые региональные аспекты экологии географических группировок белых медведей (*Ursus maritimus*) Российской Арктики по данным космического мониторинга // Успехи соврем. биологии. 1999. Т. 119, № 6. С. 607–622.
- Бобрецов А.В., Нейфельд Н.Д., Сокольский С.М. и др. Млекопитающие Печоро-Илычского заповедника. Сыктывкар: Коми книжное изд-во, 2004. 464с.

- Бобров В.В., Альбов С.А., Хляп Л.А. Оценка влияния чужеродных видов млекопитающих на естественные экосистемы на примере Приокско-Террасного биосферного резервата // *Экология*. 2008а. № 4. С. 307–314.
- Бобров В.В., Варшавский А.А., Хляп Л.А. Чужеродные виды млекопитающие в экосистемах России. М.: Т-во научных изданий КМК, 2008б. 232 с.
- Борисов Б.П. Методические указания по учету речного бобра на больших территориях. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1986. 19 с.
- Борисов Б.П. Бобр. // Состояние охотничьих ресурсов в Российской Федерации в 2008–2010 гг. Информационно-аналитические материалы. // *Охотничьи животные России (биология, охрана, ресурсосведение, рациональное использование)*. М.: Физическая культура, 2011. Выпуск 9. С. 86–90.
- Бородин 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 с/х СССР, 1956. С. 95–136.
- Бульон В.В. Имеет ли место естественное эвтрофирование озер? // *Водные ресурсы*. 1998. Т. 25. № 6. С. 759–764.
- Всероссийский научно-исследовательский институт гидрометеорологической информации – Мировой центр данных (Электронный ресурс) // Режим доступа: <http://www.meteo.ru>, свободный. Загл. с экрана.
- Геоматика. 2009. №4. С. 115–120
- Горяйнова З.И., Петросян В.Г., Завьялов Н.А., Панкова Н.Л. Модели динамики численности локальных популяций речного бобра (*Castor fiber* L.). // *Математическое моделирование в экологии. Материалы Второй Национальной конференции с международным участием*, 23–27 мая 2011 г. Пушкино, ИФХиБПП РАН, 2011. С. 78–80.
- Гревцев В.И. Итоги реакклиматизации и перспективы воспроизводства бобра в Вологодской области // В кн.: *Интенсификация воспроизводства ресурсов охотничьих животных*. Киров, 1990. С. 206–219.
- Гревцев В.И. Ресурсы бобров в России: современные тенденции и региональные проблемы использования // *Исследования бобров в Евразии: сборник научных трудов / ГНУ ВНИИ-ОЗ им. проф. Б. М. Житкова РАСХН*. Киров, 2011. Вып. 1. С. 35–39.
- Данилов П.И. Влияние бобра на лесную растительность // *Лесное хозяйство*. 1967. № 5. С. 76–78.
- Данилов П.И., Каньшиев В.Я., Федоров Ф.В. Речные бобры Европейского севера России. М.: Наука, 2007. 199 с.
- Данилов П.И., Каньшиев В.Я., Федоров Ф.В. Европейский (*Castor fiber*) и канадский (*Castor canadensis*) бобры на северо-западе России // *Зоологический журнал*. 2008. Т. 87. 3. С. 348–360
- Даценко Ю.С. Эвтрофирование водохранилищ. Гидролого-гидрохимические аспекты. М.: - ГЕОС, 2007. 252 с.
- Дворникова Н.П. Динамика популяций и биоценотическая роль речного бобра на Южном Урале. Автореферат дисс. ... кандидата биологических наук. Свердловск: Институт экологии растений и животных, 1987. 23 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Экология инвазий и популяционных контактов животных: Общие подходы // В кн.: *Виды-вселенцы в Европейских морях России*. Аппатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН, 2000. С. 35–50.
- Дежкин В.В., Дьяков Ю.В., Сафонов В.Г. Бобр. М.: Агропромиздат, 1986. 256 с.
- Дистанционные методы исследования в зоологии. Материалы научной конференции. М.: Т-во научных изданий КМК, 2011. 108 с.

- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2011 г. М.: Росгидромет, 2011.
- Дьяков Ю.В. Бобры Европейской части Советского Союза // М.: Московский рабочий, 1975. 480 с.
- Евстигнеев О.И. Растительный покров долин самых малых рек и ручьев и факторы его функциональной организации // В кн.: Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М.: Наука, 2004. Кн. 2. С. 473–491.
- Евстигнеев О.И., Беляков К.В. Влияние деятельности бобра на динамику растительности малых рек (на примере заповедника «Брянский лес») // Бюлл. Моск. об-ва испытателей природы. Отд. Биол. 1997. Т. 102, вып. 6. С. 34–41.
- Жарков И.В. Структура и динамика населения млекопитающих на примере бобра / Зоологический институт Академии Наук СССР. Доклад на соискание ученой степени доктора биологических наук по совокупности опубликованных работ. Воронеж: Коммуна, 1968. 42 с.
- Жарков И.В. Восстановление запасов бобра // В сб.: Труды Воронежского государственного заповедника. Воронеж: Центрально-черноземное изд-во, 1969. Вып. XVI. С. 10–51.
- Жерихин В.В. Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике. М.: Т-во научн. изданий КМК, 2003. 542 с.
- Жиленев М.Ю. Обзор применения мультиспектральных данных ДЗЗ и их комбинаций при цифровой обработке // Геоматика. 2009. № 4. С. 56–64.
- Жильцова Л.А. Веснянки (Plecoptera). Группа Euholognata. СПб.: Наука, 2003. 538 с. (Фауна России и сопредельных стран. Нов. сер., № 145; Веснянки).
- Жирков И.А. Жизнь на дне. Биогеография и био-экология бентоса. М.: Т-во научн. изданий КМК, 2010. 453 с.
- Заблоцкая Л.В. Аклиматизация и реакклиматизация животных // Летопись природы Приокско-Террасного государственного заповедника за 1952 год. (Книга 6). С. 8–10.
- Заблоцкая Л.В. Бобры в мелких левобережных притоках реки Оки // Зоологический журнал. 1955. Т. 34. № 3. С. 679–682.
- Заблоцкая Л.В. Интродукция охотничьих зверей и птиц на юге Подмосковья // В кн.: Эко-системы южного Подмосковья / Ред. А.Г. Назаров, Л.В. Заблоцкая. М.: Наука, 1979. С. 198–233.
- Заблоцкая Л.В. Приокско-Террасный заповедник // В кн.: Заповедники СССР. Заповедники Европейской части РСФСР II. М.: Мысль, 1989. С. 30–51.
- Заблоцкая М.М., Мамонтов Б.С. Современное состояние популяции бобра в Приокско-Террасном биосферном заповеднике // Териофауна России и сопредельных территорий (VIII съезд Териологического общества). Материалы Международного совещания. Москва: Т-во научных изданий КМК, 2007. С. 154.
- Завьялов Н.А. Динамика состояния кормовой базы бобров в поселениях, прошедших несколько циклов заселения // Поволжский экологический журнал. 2012. №2.
- Завьялов Н.А. Анализ состояния кормовой базы бобров в трех заброшенных поселениях на малых реках Новгородской области // «Териофауна России и сопредельных территорий. Материалы Международного совещания 1–4 февраля 2011г. г. Москва» IX Съезд Териологического общества при РАН. М.: Т-во научных изданий. КМК. 2011. С. 170.
- Завьялов Н.А., Альбов С.А., Петросян В.Г., Хляп Л.А., Горайнова З.И. Инвазия средообразователя – речного бобра (*Castor fiber* L.) в бассейне р. Таденки (Приокско-Террасный заповедник) // Российский журнал биологических инвазий. 2010. №3. С. 39–61. (Zav'yalov N.A., Al'bov S.A., Petrosyan V.G., Khlyap L.A., Goryainova Z.I. Invasion of Ecosystem Engineer –the European Beaver (*Castor fiber*) – in the Tadenka River Basin (Prioksko-Terrasnyi Nature Reserve) // Russian Journal of Biological Invasions. 2010. Vol. 1, No. 4, P. 267–281).

- Завьялов Н.А., Желтухин А.С., Кораблев Н.П. Бобры бассейна р. Тюдмы (Центрально-Лесной заповедник) – от первых реинтродукций до «идеальной» популяции // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический. 2011. Т. 116. №3. С. 12–23.
- 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.
- Заповедники и национальные парки России / Авт-сост. Н. М. Забелина и др. М.: Логата, 1998. С. 61.
- Канюкова Е.В. Водные полужесткокрылые насекомые (Heteroptera: Nepomorpha, Gerromorpha) фауны России и сопредельных стран. Владивосток: Дальнаука, 2006. 297 с.
- Катаев Г.Д. Бобры *Castor fiber* на северной периферии ареала (Кольский полуостров) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический. 2011. Т. 116. №3. С. 3–11.
- Катаев Г.Д., Брагин А.Б. Речные бобры на северном пределе обитания // В сб.: Экосистемы экстремальных условий среды в заповедниках РСФСР. М., 1986. С. 148–159.
- Катанская В.М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. Л.: Наука, 1981.
- Константинов А.С. Общая гидробиология. М.: Высшая школа, 1979. 480 с.
- Копылов А.И., Косолапов Д.Б., Косолапова Н.Г., Мыльникова З.М., Минеева Н.М., Романенко А.В., Крылов А.В. Планктонные трофические сети основных биотопов реки // Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды. М.: Т-во научн. изд. КМК, 2007. С. 173–178.
- Кораблев Н.П. Методические рекомендации по учету европейского бобра // В кн.: Методические рекомендации по ведению мониторинга на особо охраняемых природных территориях (на примере Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника). М., 2005. С. 174–184.
- Крайнова Л.В. Отчет по мероприятию «Реаклиматизация бобра» за 1948. 17 стр. Рукопись № 17. Архив Приокско-Тerrasного государственного биосферного заповедника.
- Крылов А.В. Влияние деятельности бобров как экологического фактора на зоопланктон малых рек // Экология. № 5. 2002. С. 350–357.
- Крылов А.В. Зоопланктон равнинных малых рек. М.: Наука, 2005а. 263 с.
- Крылов А.В. Зоопланктон проточных, зарегулированных и брошенных бобрами участков малой реки // Биологические ресурсы пресных вод: Беспозвоночные. Рыбинск, 2005б. С. 164–181.
- Крылов А.В. Зоопланктон // Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды. М. Т-во научн. изд. КМК, 2007. С. 141–173.
- Крылов А.В. Зоопланктон водных объектов ГПЗ «Рдейский» // Труды государственного природного заповедника «Рдейский». Вып. 1. Великий Новгород, 2009. С. 52–67.
- Крылов А.В., Кулаков Д.В., Папченков В.Г. Влияние поселений гидрофильных птиц на зоопланктон литоральной зоны разнотипных водоемов // Экология. 2011. № 6. С. 467–473.
- Кудряшов В.С. О факторах, регулирующих движение численности речного бобра в Окском заповеднике // В сб.: Млекопитающие, численность, ее динамика и факторы, их определяющие. Труды Окского гос. заповедника. Рязань, 1975. Вып. XI. С. 5–124.
- Кузьмин С.Л. Земноводные бывшего СССР. М.: Т-во научных изданий КМК, 1999. 298 с.
- Лавров Л.С. Количественный учет речного бобра методом выявления мощности поселения // В кн.: Методы учета численности и географического распространения наземных позвоночных. М.: Издательство Академии наук СССР, 1952. С. 148–155.

- Лавров Л.С. Современное состояние запасов речного бобра и перспективы ведения бобрового хозяйства в СССР // Труды Воронежского государственного заповедника. Воронеж: Центр.-Черноземн. кн. изд-во, 1975. Вып. XXI. Т. 1. С. 4–17.
- Лавров Л.С. Бобры Палеарктики. Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 1981. 272 с.
- Лавров Н.П. Руководство по расселению пушных зверей. М.: Центросоюз, 1958. 141 с.
- Липин А.Н. Пресные воды и их жизнь. Учпедгиз, 1959. 320 с.
- Лисицина Л.И., Папченко В.Г. Флора водоемов России: Определитель сосудистых растений. М.: Наука, 2000.
- Лукин Е.И. Пиявки пресных и солоноватых водоемов // Фауна СССР. Пиявки. Т. 1. Л.: Наука, 1976. 484 с.
- Лукина Л.Ф., Смирнова Н.Н. Физиология высших водных растений. Киев: Наукова думка, 1988. 186 с.
- Маевский П.Ф. Флора средней полосы Европейской части России. 10-е издание. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2006.
- Мамонтов Б.С. Инвентаризация поселений бобров в пределах заповедника и охранной зоны в 2005 году. Данки, 2005. 52 с. Рукопись. Архив Приокско-Тerrasного государственного биосферного заповедника.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.
- Методические подходы к экологической оценке лесного покрова в бассейне малой реки / Отв. Ред. Л.Б. Заугольнова, Т.Ю. Браславская. М.: Т-во научных изданий КМК. 2010.
- Мордвинцев И.Н., Петросян В.Г. Применение спутниковой телеметрии и геоинформационных систем для изучения экологии крупных млекопитающих // Исследование Земли из космоса. 1994. № 2. С. 119–124.
- Муравейский С.Д. Животный планктон реки Керженца // Реки и озера. М.: Гос. изд-во географ. лит-ры, 1960. С. 308–326.
- Мязметс А.Х. Изменения зоопланктона // Антропогенное воздействие на малые озера. Л.: Наука, 1980. С. 54–64.
- Назаров А.Г., Кожухарь Ю.Н., Перетрухин В.Д. и др. Ландшафтно-геохимические и гидрогеохимические особенности Приокско-Тerrasного заповедника // В сб.: Экосистемы южного Подмосковья / Ред. А.Г. Назаров, Л.В. Заблоцкая. М.: Наука, 1979. С. 13–52.
- Николаев А.Г. Формы сосуществования бобров и рациональное использование вида // В кн.: Научные основы боброводства. Воронеж: Изд-во ВГУ, 1984. С. 46–49.
- Николаев А.Г. Многолетняя динамика численности бобров Воронежского биосферного заповедника // В сб.: 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. Диссертация ... доктора биологических наук. 03.00.08 – зоология, 03.00.16 – экология. М., 2006. 324 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных европейской части СССР: Планктон и бентос. Л.: Гидрометеиздат, 1977. 512 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 1. Низшие беспозвоночные: Губки, Книдарии, Турбеллярии, Коловратки, Гастротрихи, Нематоды, Волосатики, Олигохеты, Пиявки, Мшанки, Тихоходки. СПб.: Наука, 1994. 396 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 2. Ракообразные: Листоногие, Ветвистоусые, Веслоногие, Остракоды, Кумовые, Мизиды, Илоподы, Декаподы, Амфиподы. СПб.: Наука, 1995. 628 с.

- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 3. Паукообразные и низшие насекомые: Акариды, Оribати́ды, Галакариды, Гидрахниды, Пауки, Ногохвостки, Поденки, Веснянки, Стрекозы, Клoпы. СПб.: Наука, 1997. 448 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 4. Высшие насекомые: Двукрылые насекомые (Комары, Мухи). СПб.: Наука, 1999. 1000 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 5. Высшие насекомые: Ручейники, Бабочки, Жуки, Большекрылые, Сетчатокрылые. СПб.: Наука, 2001. 836 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 6. Моллюски, Полихеты, Немертины. СПб.: Наука, 2004. 528 с.
- Осипов И.Н. Топонимика Приокско-Террасного заповедника. Пущино. 1999. 43 с.
- Панкова Н.Л., Панков А.Б. Характер использования бобрами *Castor fiber* водоемов поймы р. Пра в Окском заповеднике // Поволжский экологический журнал. 2010. №3. С. 291–301.
- Папченков В.Г. О классификации макрофитов водоемов и водной растительности. Экология. 1985. №6.
- Папченков В.Г., Щербаков А.В., Лапиров А.Г. Основные гидрботанические понятия и сопутствующие им термины. Рязань, 2003.
- Перешкольник С.Л., Леонтьева О.А. Многолетние наблюдения за изменением герпетофауны Приокско-Террасного государственного заповедника // Земноводные и пресмыкающиеся Московской области. М.: Наука, 1989. С.84–96.
- Петросян В.Г., Голубков В.В., Горяйнова З.И., Завьялов Н.А., Альбов С.А., Хляп Л.А., Дгебуадзе Ю.Ю. Опыт моделирования динамики численности речного бобра (*Castor fiber* L.) в бассейне малой р. Таденки притока Оки (Приокско-Террасный заповедник) // Российский журнал биологических инвазий. 2012. №3. С. 44–60.
- Петросян В.Г., Дергунова Н.Н., Бессонов С.А. Комплексная имитационная модель оценки динамики численности, половозрастной структуры и оптимальной плотности лося (*Alces alces* L.) на основе данных наземных и дистанционных измерений // Успехи современной биологии. 2010. Т. 130. № 1. С. 88–99.
- Разумовский С.М. Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука, 1981. 231 с.
- Распопов И.М. О некоторых понятиях гидрботаники / Гидробиологический журнал. 1978. Т. 14. №3.
- Россолимо Л.А. Антропогенное эвтрофирование водоемов. М.: ВИНТИ, 1975. Т. 2. С. 8–60.
- Садчиков А.П., Кудряшов М.А. Гидрботаника: Прибрежно-водная растительность. М.: Academia, 2005. (Серия: Высшее профессиональное образование).
- Сафонов В. Г., Савельев А. П. Бобры стран содружества: ресурсы, транслокации, промысел // Труды Первого Евро-Американского конгресса по бобру (Труды Волжско-Камского гос. прир. заповедника) / Ред. Ю.П. Горшков, П.Е. Бушер. Казань: Матбугат йорты, 2001. С. 27–38.
- Сергеева О., Ермак Д., Сафонов М. Изучение бобровых поселений на реках Таденке и Пониковке. Приокско-Террасный государственный природный биосферный заповедник. Июнь-июль, ноябрь 1984 г. Рукопись № 225. Архив Приокско-Террасного государственного биосферного заповедника.
- Синицын М.Г., Большов С.И., Барышева С.И. Комплексная ландшафтно-экологическая оценка местообитаний речного бобра (с использованием дистанционных методов) / Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол. 1997. № 4, С. 16–22.
- Сиренко Л.А. Эвтрофирование континентальных водоемов и некоторые задачи по его контролю // Научные основы контроля качества вод по гидробиологическим показателям. Л.: Гидрометеоздат, 1981. С. 137–153.

- Скворцов В.Э. Стрекозы Восточной Европы и Кавказа: Атлас-определитель. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2010. 623 с.
- Скворцова Е.Б., Уланова Н.Г., Басевич В.Ф. Экологическая роль ветровалов. М.: Лесная промышленность, 1983. 192 с.
- Смирнов П.А. Флора Приокско-Террасного государственного заповедника // Труды ПТЗ. М., 1958. Вып. 2. 246 с.
- Смирнова О.В., Калякин В.Н., Турубанова С.А., Бобровский М.В. Современная зональность Восточной Европы как результат преобразования позднплейстоценового комплекса ключевых видов // Мамонт и его окружение: 200 лет его изучения. М.: Геос, 2001. С. 200–208.
- Смирнова О.В., Ханина Л.Г., Смирнов В.Э. Эколого-ценотические группы в растительном покрове лесного пояса Восточной Европы // В кн.: Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М.: Наука, 2004. Кн. 1. С. 165–175.
- Ставровский Д.Д. Бобры Березинского биосферного заповедника: морфолого-экологический анализ популяции. Минск: «Ураджай», 1986. 109 с.
- Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А., Богатов В.В., Саенко Е.М. Моллюски // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 6. Моллюски, Полихеты, Немертины. СПб.: Наука, 2004. С. 9–491.
- Теплов В.П. Динамика численности и годовые изменения в экологии промысловых животных Печорской тайги // Труды Печоро-Илычского государственного заповедника. Вып. VIII. Сыктывкар: Коми книжное изд-во, 1960. 222 с.
- Толомеев А.П. Концепция «экологической стехиометрии» в водных экосистемах: Литературный обзор // Сибирский экол. журн. 2006. № 1. С. 13–19.
- Тюрнин Б.Н. Факторы, определяющие численность речного бобра (*Castor fiber* L.) на Европейском Севере // Экология. 1983. №6. С. 43–51.
- Ханина Л.Г., Глухова Е.М., Шовкун М.М. Информационная система по видам сосудистых растений Центральной России // Труды зоологического ин-та РАН. Т. 278. Информационно-поисковые системы в зоологии и ботанике. Тез. межд. симпоз. СПб., 1999. С. 62.
- Хейер В.Р., Доннелли М.А., Мак Дайермид Р.В., Хэйек Л.-Э.С., Фостер М.С. Измерение и мониторинг биологического разнообразия: стандартные методы для земноводных / Пер. с англ. М.: Т-во научных изданий КМК., 2003. 380 с.
- Хицова Л.Н., Силина А.Е., Мелашенко М.В. Доминантно-информационная структура донных биоценозов пойменных водоемов в местах обитания бобра в Усманском бору // Вестник Воронеж. гос. ун-та. Химия, биология, фармацевтика. 2010. №1. С. 127–132.
- Цимдинь П.А. Сообщества зоопланктона бассейна р. Салаца // Биоценотическая структура малых рек Латвии. Бассейн реки Салаца. Рига: «Зинанте», 1989. С. 97–107.
- Чекановская О.В. Водные малоцетинковые черви фауны СССР. М.; Л.: Наука, 1962. 411 с.
- Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды / Под ред. А.В. Крылова, А.А. Боброва. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2007. С. 26–33.
- Шилов И.А. Экология. М.: «Высшая школа», 2003. 512 с.
- Andersen T., Hessen D.O. Carbon, nitrogen, and phosphorus content of freshwater zooplankton / *Limnol. Oceanogr.* 1991. Vol. 36. P. 807–814.
- Baker B.W., Hill E.P. Beaver (*Castor canadensis*). In: *Wild Mammals of North America: Biology, Management, and Conservation*. Second Edition. Baltimore: The John Hopkins University Press, 2003. P. 288–310.
- Balčiauskas L., Balčiauskiene L., Trakimus G. Beaver influence on amphibian breeding in the agrolandscape // *The European Beaver in a new millennium. Proceedings of 2nd European Beaver Symposium*, 2001. P. 105–112.

- Bales M., Moss B., Phillips G., Irvine K., Stansfield J. The changing ecosystem of a shallow, brackish lake, Hickling Broad, Norfolk, UK. II Long-term trends in water chemistry and ecology and their implications for restoration of the lake // *Freshwater Biology*. 1993. Vol. 29. P. 141–165.
- Barnes D.M., Mallik A.U. Effect of beaver, *Castor canadensis*, herbivory on streamside vegetation in a Northern Ontario watershed // *Canadian Field-Naturalist*. 2001. Vol. 115 №1. P. 9–21.
- Basey J.M., Jenkins S.H. Influence of predation risk and energy maximization on food selection by beaver (*Castor canadensis*) // *Can. J. Zool.* 1995. 72. P. 2197–2208.
- Brandvold D.K., Popp C.J., Brierley J.A. Waterfowl refuge effect on water quality: chemical and physical parameters // *Journal of Water Pollution Control Federation*. 1976. Vol. 48. P. 685–687.
- Busher P. Long-term demographic patterns of unexploited beaver populations in the United States // In: *Proceedings of the First Euro-American Beaver Congress / Ed. Busher P. and Gorshkov Y. Kazan: Transaction of Volga-Kama National Nature Zapovednik, 2001. P. 39–50.*
- Butler D.R. Visualizing Animal Impacts on the Landscape: Remote Sensing in the Geography Classroom // *Geocarto International*. 2002. 17(4). P. 1–8.
- Chaichana R., Leah R., Moss B. Birds as eutrophication agents: a nutrient budget for a small lake in a protected area // *Hydrobiologia*. 2010. Vol. 646. P. 111–121.
- Cunningham J.M., Calhoun A.J.K., Glanz W.E. Pattern of beaver colonization and wetland change in Acadia National Park // *Northeastern Naturalist*. 2006. Vol. 13. №4. P. 583–596.
- Cunningham J.M., Calhoun A.J.K., Glanz W.E.. Pond-breeding amphibian species richness and habitat selection in a beaver-modified landscape // *Journal of Wildlife Management*. 2009. V. 71. P. 2517–2526.
- Dalbeck L., Luscher B., Ohlhof D. Beaver ponds as habitat of amphibian communities in a central European highland // *Amphibia-Reptilia*. 2007. V. 28. P. 493–501.
- Dalbeck L., Weinberg K. Artificial ponds: a substitute for natural Beaver ponds in a Central European Highland (Eifel, Germany)? // *Hydrobiologia*. 2009. V. 630. P. 49–62.
- Don G.L., Donovan W.F. First Order Estimation of the Nutrient and Bacterial Input from Aquatic Birds to Twelve Rotorua Lakes. *Bioresearches*, Auckland, 2002. 58 p.
- Fryxell J.M. Forest diversity in relation to central place foraging by beavers // In: *Abstracts of 7th International Theriological Congress. Akapulco, Mexico. 1997. P. 113.*
- Gould D.J., Fletcher M.R. Gull droppings and their effects on water quality // *Water Research*. 1978. V. 12. P. 665–672.
- Gurney W.S., Lawton J.H. The population dynamics of ecosystem engineers. *OIKOS*. 1996. № 76. P. 273–283.
- Hahn S., Bauer S., Klaassen M. Estimating the contribution of carnivorous waterbirds to nutrient loading in freshwater habitats // *Freshwater Biology*. 2007. V. 52. P. 2421–2433.
- Hahn S., Bauer S., Klaassen M. Quantification of allochthonous nutrient input into freshwater bodies by herbivorous waterbirds // *Freshwater Biology*. 2008. V. 53. P. 181–193.
- Harper D. *Eutrophication of Freshwaters*. London: Chapman and Hall, 1992. 392 p.
- Hartman G. Irruptive population development of European beaver (*Castor fiber*) in southwest Sweden // *Lutra*. 2003. 46(2). P. 103–108.
- Hartman G. Long-term population development of a reintroduced beaver (*Castor fiber*) population in Sweden // *Conservation Biology*. 1994. 8(3). P. 713–717.
- Hastings A., Byers J.E., Crooks et al. Ecosystem engineering in space and time // *Ecology Letters*. 2007. 10. P. 153–164.
- Hyvönen T., Nummi P. Habitat dynamics of beaver *Castor canadensis* at two spatial scales // *Wildlife Biology*. 2008. 14. P. 302–308.

- Johnston C.A., Naiman R.J. Browse selection by beaver: effects on riparian forest composition // *Canad. J. Forest. Res.* 1990a., Vol. 20. P. 1036–1043
- Johnston C.A., Naiman R.J. The use of geographic information system to analyze long-term landscape alteration by beaver // *Landscape Ecology.* 1990b. 4(1). P. 5–19.
- Kameda K., Koba K., Hobara S., Osono T., Terai M. Pattern of natural ¹⁵N abundance in lakeside forest ecosystem affected by cormorant-derived nitrogen // *Limnology and Aquatic Birds. Proceedings of the Fourth Conference Working Group on Aquatic Birds of Societas Internationalis Limnologiae (SIL), Sackville, New Brunswick, Canada, August 3–7, 2003 // Hydrobiologia.* 2006. Vol. 567. P. 69–86.
- Karraker N.E., Gibbs J.P. Amphibian production in forested landscapes in relation to wetland hydroperiod: A case study of vernal pools and beaver ponds // *Biological Conservation.* 2009. V. 142. P. 2293–2302
- Krylov A.V., Tselmovich O.L., Otyukova N.G., Chalova I.V. Changes in water quality of small polluted river and processes of self-purification under the effect of Beaver's activity // *Third International Beaver Symposium. Arnhem, The Netherlands.* 2003. P. 26.
- Leentvaar P. Observations in guantrophic environments // *Hydrobiologia.* 1967. Vol. 29. P. 441–489.
- Maktav D., Belchansky G.I., Sunar F., Petrosyan V.G. Coastal information system in Turkey: A case study in Koycegiz-Dalyan specially protected area // *Исследование Земли из космоса.* 1998. № 5. С. 55–64.
- Maktav D., Belchansky G.I., Sunar F., Petrosyan V.G. Integration of ground truth and spaceborne sensor data with a GIS for coastal zone management of the Turkish Mediterranean coasts // *Technical University Press. Istanbul. Turkey.* 2000. 144 p.
- Martell K. A., Lee Foote A., Cumming S. G. Riparian disturbance due to beavers (*Castor canadensis*) in Alberta's boreal mixedwood forests: implications for forest management // *Ecoscience.* 2006. Vol. 113. № 2. P. 164–171.
- 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.
- Mitchell S.C., Gunjak R.A. Stream flow, salmon and beaver dams: roles in the structuring of stream fish communities within an anadromous salmon dominated stream // *J. Animal Ecology.* 2007. 76. P. 1062–1074
- Moss B., Leah R.T. Changes in the ecosystem of a guantrophic and brackish shallow lake in eastern England: potential problems in its restoration // *International Review Gesamten Hydrobiologie.* 1982. Vol. 67. P. 625–659.
- Müller-Schwarze D., Schulte B.A. Behavioral and ecological characteristics of a “climax” population of beaver (*Castor canadensis*) // *In: Beaver Protection, Management and Utilization in Europe and North America.* New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers, 1999. P. 161–177.
- Müller-Schwarze, D., Sun, L. The beaver. Natural History of a wetlands engineer. New York: Cornell University Press, 2003. 192 p.
- Nasemann H., Neubert E. Süßwasserfauna von Mitteleuropa. Bd. 6. Annelida. 2. Clitellata: Branchiobdellida, Acanthobdellida, Hirudinea. Heidelberg-Berlin: Spectrum Akademischer Verlag GmbH., 1999. 178 pp.
- Novak M. Beaver // *In: Wild fur bearer management and conservation in North America.* Ontario: Ministry of Natural Resources, 1987. P. 283–312.
- Olivier D.R., Roussel M.E. The genera of larval midges of Canada. The Insects and Arachnids of Canada. Part 11. 1983. 263 pp.

- Paine R.T. A note on trophic complexity and community stability // *Am. Nat.* 1969. № 103: 91–93.
- Pielou E.C. *Mathematical Ecology*. N.Y.: J. Wiley and Sons. 1975. 385 p.
- Ponomarenko A.G. Evolution of continental aquatic ecosystems // *Paleontological Journal*. 1996. Vol. 30, No 6. P. 705–709.
- Power M.E., Tilman D., Estes J.A., Menge B.A., Bond W.J., Scott Mills L., Dayly G., Castilla J.C., Lubcenko J., Paine R. // *BioScience*. 1996. V. 45. № 8. P. 609.
- Quail R.A.C. The importance of beaver ponds to vernal pool breeding amphibians [M.S. thesis]. Syracuse: State University of New York College of Environmental Science and Forestry. 2001.
- Remillard M.M., Gruending G.K., Bogucki D.J. Disturbance by beaver (*Castor canadensis* Kuhl) and increased landscape heterogeneity // *Ecology studies. Landscape heterogeneity and disturbance*. Springer-Verland. 1987. Vol. 64. P.104–121.
- Restoring the European Beaver: 50 Years of Experience / Edited by Goran Sjoberg and John P. Ball. Sofia. Pensoft Pub. 2011. 280 s.
- Rosell F., Borzér O., Collen P., Parker H. Ecological impact of beavers *Castor fiber* and *Castor canadensis* and their ability to modify ecosystems // *Mammal Review*. 2005. 35 (3,4): 248–276.
- Russel K.R., Moorman C.E., Edwards J.K., Metts B.S., and Guynn Jr. D.C. Amphibian and reptile communities associated with beaver (*Castor canadensis*) ponds and unimpounded streams in the Piedmont of South Carolina // *Journal of Freshwater Ecology*. 1999. V. 14. P. 149–158.
- Saether O.A., Ashe P., Murray D.A. A.6. Family Chironomidae // *Contributions to a Manual of Palaearctic Diptera (with special reference to fleas of economic importance)*. Budapest: Science Herlag, 2000. P. 113–334.
- Sterner R.W., Schulz K.L. Zooplankton nutrition: recent progress and a reality check // *Aquatic Ecol.* 1998. V. 32. P. 261–279.
- Stevens, C.E., Paszkowski, C.A., Scrimgeour, G.J. Older is better: beaver ponds on boreal streams as breeding habitat for the wood frog // *The Journal of Wildlife Management*. 2006. V. 70(5). P. 1360–1371.
- Syphard A.D., Garcia M.W. Human- and beaver-induced wetland changes in the Chickahominy river watershed from 1953 to 1994 // *Wetlands*. 2001. 21 (3). P. 342–353.
- Townsend P.A., Butler D.R. Patterns of landscape use by beaver on the lower Roanoke River floodplain, North Carolina // *Physical Geography*. 1996. 17(3). P. 253–269.
- Terwillinger J., Pastor J. Small mammals, ectomycorrhizae, and conifer succession in beaver meadows // *Oikos*. 1999. Vol. 85, №1. P. 83–94.
- Timm T. A guide to the freshwater Oligochaeta and Polychaeta of Northern and Central Europe / *Lauterbornia*. 2009. Vol. 66. P. 1–235.
- Ulevicius A. Beaver (*Castor fiber*) in Lithuania: formation and some ecological characteristics of the present population. // In: *Proceeding of the 1st European beaver symposium, Bratislava*. Ed. Pachinger K. Bratislava: Institute of Ecology, Faculty of Natural Science Comenius University, 1997. P. 113–127.
- Wiece G., Mayer H.-G., Jorda W., Bahr I. Phosphoraufnahme durch Potamogeton natans und submerse Makrophyten einem Fliessgewässer Laboratoriumsmodell // *Acta hydrochim. et hydrobiol.* 1985. V. 13. № 3. S. 307–317.
- Wright J.P., Gurney W.S., Jones C.G. Patch dynamics in a landscape modified by ecosystem engineers // *Oikos*. 2004. 105. P. 336–348.
- Zavyalov N., Letsko I. The some new data about beavers (*Castor fiber*) in Polisto-Lovat' bog system (Northwest Russia) // In: *5th International Beaver Symposium, Dubingiai. Programme, abstracts, participants*. Kaunas: Vytautas Magnus University, 2009. P.75.
- Zurowski W., Kasperzyk B. Effect of reintroduction of european beaver in lowland of the vistula basin // *Acta Theriologica*. 1988. 33(24). P. 325–338.