



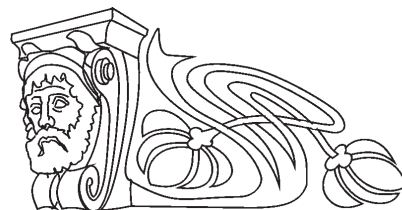
УДК 574.32

ИНФРАСТРУКТУРА БОБРОВЫХ ПОСЕЛЕНИЙ: ДИНАМИКА, ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАЗМЕЩЕНИЕ, ИСПОЛЬЗОВАНИЕ

Н. А. Чернова¹, А. В. Емельянов¹, Г. В. Шляхтин²

¹Тамбовский государственный университет
E-mail: Nataly-1204@yandex.ru

²Саратовский государственный университет
E-mail: biofac@sgu.sgu.ru



В статье рассмотрены сезонные и динамические особенности возникновения, размещения и протяженности инфраструктурных элементов бобрового поселения. Выявлены различия в распределении инфраструктурных элементов по территории в зависимости от фаз наземной активности, типа пространственно-функциональных зон и периода годового цикла. Установлены динамические и пространственные закономерности размещения троп, выявлены особенности протяженности инфраструктурных элементов и размера используемого бобром обыкновенным (*Castor fiber* Linnaeus, 1758) прибрежного пространства.

Ключевые слова: бобр обыкновенный, экология животных, зоология, территориальное поведение, инфраструктурные элементы.

Infrastructure Bobrov Settlements: Dynamics, Spatial Location, Use

N. A. Chernova, A. V. Emelyanov, G. V. Shlyakhtin

In the publication seasonal and dynamic features of occurrence, placing and extent of infrastructural elements of beaver settlement are considered. Distinctions in distribution of infrastructural elements on territory depending on phases of land activity, spatially-functional zones and the period of a year cycle are revealed. Dynamic and spatial laws of placing of tracks are established, features of extent of infrastructural elements and the size of used coastal space by the beaver ordinary (*Castor fiber* Linnaeus, 1758) are revealed.

Key words: beaver ordinary, animal ecology, zoology, territorial behavior, infrastructure elements.

Введение

Одним из важнейших аспектов экологии животных считается территориальное поведение, изучение которого позволяет расширить современные представления о механизмах оптимизации пространственной структуры поселений, описать алгоритм использования охраняемого участка, выделить зоны и отдельные элементы населяемого пространства, различающиеся по интенсивности обновления и топической приуроченности [1]. Исследования протяженности троп могут указывать на степень изученности занимаемого участка, а в комплексе с данными об их численности дать понимание стратегии территориального поведения животного. Изучение длины инфраструктурных

элементов имеет большую практическую ценность. Так, выявив средние по протяженности и наиболее часто посещаемые типы троп, можно определить ширину прибрежного пространства, используемого животным.

Инфраструктурные элементы, являющиеся одним из объектов изучения территориального поведения, образуют сложную сеть, обеспечивающую коммуникации, координирующую перемещение животных и использование ресурсов населяемого участка. Исследования территориального поведения грызунов выявили, что инфраструктурные элементы, формирующие внутреннее пространство семейных территорий, имеют свои сезонные и пространственные закономерности [2, 3]. Целью данной статьи является изучение вышеуказанных особенностей на примере обыкновенного бобра – ценного охотничье-промыслового и ключевого вида пойменных экосистем.

Для достижения поставленной цели необходимо решение следующих задач:

- изучить динамику численности инфраструктурных элементов за весь период наблюдений и по фазам наземной активности;
- выявить закономерности пространственно-го распределения троп;
- изучить пластические характеристики инфраструктурных элементов в пространственно-функциональных зонах (ПФЗ) и фазах наземной активности;
- установить ширину прибрежного пространства, используемого животным.

Методы и материалы

Территориальное поведение бобра изучалось в период открытой воды в 2007–2009 гг. на р. Ворона в пределах госзаповедника «Воронинский» посредством еженедельных проходов стационарного участка, на котором располагалось 12 бобровых поселений. За период наблюдений пройдено 516 км маршрутов, отмечено 1329 инфраструктурных элементов.



С целью минимизации воздействия присутствия человека на нормальное течение жизни бобра стационары обследовались с 9⁰⁰ до 17⁰⁰, когда бобр не покидает логова и пребывает во сне [4]. Исследование проводилось по методике, разработанной и апробированной в 2001–2007 гг., опубликованной ранее [5].

В работе использовалась следующая терминология [6]:

тропа – участок, протяженностью более 1 м. Отмечались тропы следующих типов: *тропа кормовая* (ТК) – тропа, используемая для выхода к корму; *тропа-переход* (ТП) – тропа, используемая для перехода в соседний водоем или срезающая путь в залив; *тропа-вылаз* (ТВ) – тропа, перемещение по которой не было переходом в соседний водоем или путем к корму.

В дальнейшем для удобства описания результатов исследования и проведения статистической обработки были введены следующие определения:

категории следов – вид наземной активности, чья самостоятельность определяется особенностью генезиса, функциональной значимостью и морфологическим характером (ТВ, ТК, ТП);

тип тропы – субкатегорийная единица, определяемая наличием или отсутствием на ней запаха бобровой «струи». Например: ТКСЗ, ТВБЗ и т. д.

На камеральном этапе работы все регистрируемые категории следов распределялись согласно пространственно-функциональному зонированию бобрового поселения, предложенному А. В. Емельяновым [7].

Результаты и их обсуждение

Динамика численности

За период наблюдений общий тренд динамики числа всех категорий имел тенденцию к снижению (рис. 1). Так, доля троп-вылазов от суммарного числа инфраструктурных элементов независимо от наличия запаха составляла 47.10%; троп-переходов и кормовых троп – 27.84% и 25.06% соответственно. По результатам ранее проведенных работ было установлено, что безледный период наземной активности для бобра обыкновенного подразделяется на две фазы [8]. Динамические аспекты распределения инфраструктурных элементов в соответствии с выявленной периодизацией жизненного цикла и выведенной пространственно-функциональной дифференциацией поселения будут рассмотрены ниже.

В первой фазе наземной активности (1–8 экспедиции) суммарная численность троп превышала обилие инфраструктурных элементов во второй фазе и имела положительную динамику. Максимальная численность в этом периоде отмечалась у троп-переходов без запаха.

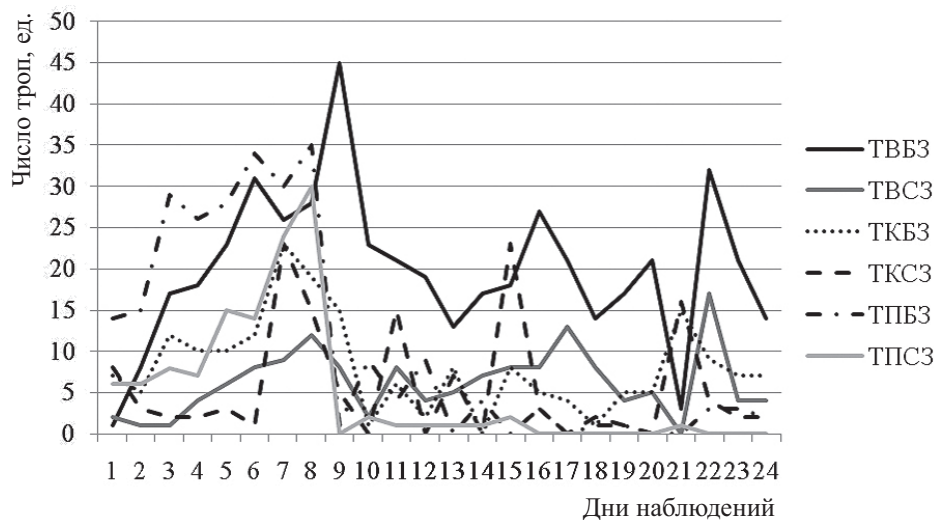


Рис 1. Динамика численности инфраструктурных элементов

Число троп данной категории превосходило таковое троп-вылазов и троп к корму на 39.25% и 51.71% соответственно. Можно предположить, что обилие ТП связано с наличием большого числа временных пойменных водоемов, которые имеют важное значение в кормодобывающей деятельности животного. В дальнейшем при пересыхании эфемерных водоемов или истоще-

нии в них пищевых ресурсов, бобр продолжает использовать старые тропы, что свидетельствует о приобретенном стереотипе перемещения. Это подтверждается наблюдениями и экспериментами, проведенными В. С. Громовым [9, 3], на представителях отряда грызунов.

Во второй фазе суммарная численность инфраструктурных элементов относительно весны



снижалась. На этом фоне отмечено увеличение числа троп-вылазов в конце безледного периода. Характерно, что уменьшение численности троп этого типа на 88,46% (в конце лета – начале осени) сопровождалось увеличением числа кормовых троп на 83,87%. Вероятно, активное исследовательское поведение было направлено на разведывание пищевых ресурсов территории, что подтвердилось динамикой кормовых троп. Число троп-переходов, лидировавших в первой фазе, во

второй фазе оставалось стабильно низким, в связи с сокращением числа временных пойменных водоемов, обильных в весеннее время.

На протяжении всего периода открытой воды динамика численности троп имела следующий вид: максимальная численность отмечалась у троп-вылазов без запаха, общее число троп данной категории превосходило число троп-переходов на 40,89% и число троп к корму – на 46,80% (рис. 2).

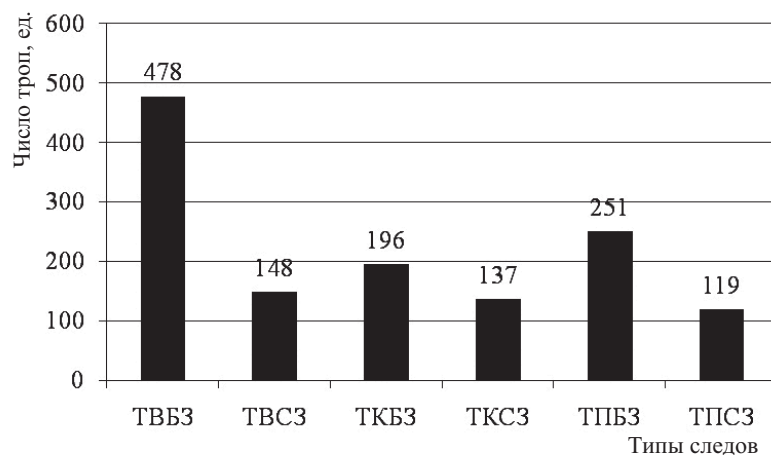


Рис. 2. Число инфраструктурных элементов в период открытой воды

Данный факт можно объяснить с позиции уровня комфортности занимаемой территории: наличие большого числа элементов исследовательского поведения, к которому относятся тропы-вылазы, свидетельствует о недостаточном знании занимаемого участка, что вызывает необходимость его изучения. На обилие ТВ может влиять и высокая плотность поселений, инициирующая рост тревожности животных и интенсивное патрулирование семейной территории [10]. Минимальное число регистраций троп-переходов с запахом (119) обусловлено частными причинами, их мы рассмотрим ниже.

В первой фазе максимальная численность (211) отмечалась у троп-переходов без запаха. Суммарное число троп данной категории превосходит обилие троп-вылазов и троп к корму на 39,25 и 51,71% соответственно. Вероятно, что обилие троп данной категории связано с наличием большого числа временных пойменных водоемов в первой фазе наземной активности, которые имеют большое значение в кормодобывающей деятельности животного [11]. В дальнейшем при пересыхании эфемерных водоемов животные не сразу прекращают перемещение. Постепенное снижение численности троп объясняется тем, что использование бобром ранее созданных инфраструктурных элементов, мотивировано приобретенной формой перемещения [9, 3, 12].

Также причиной выявленной особенности может служить истощение пищевых ресурсов, причем указанные факторы могут оказывать влияние как самостоятельно, так и в комплексе друг с другом.

Максимальная численность во второй фазе жизнедеятельности отмечена у троп-вылазов без запаха (326), минимальное число – у троп-переходов с запахом (9). Общее число данного типа троп превосходило число троп-переходов на 88,63% и число троп к корму – на 58,70%. В связи с тем, что ТВ являются элементами исследовательского поведения, возможно животное использует их с целью разведывания местоположения кормовых ресурсов [4]. Данное предположение обусловлено тем, что вторая фаза включает в себя период осенней жировки. До этого времени животные употребляют в пищу большое количество водной и травянистой растительности [13–16], а снижение её объема к концу лета приводит к необходимости поиска участков обильного произрастания древесного корма [17].

В первой фазе наземной активности происходит организация внутреннего пространства бобрового поселения и интенсивность создания ТП и ТВ взаимосвязана с оставлением запаха на них. Это предположение проверялось с помощью коэффициента ранговой корреляции Спирмена.



В результате выявлено наличие сильной положительной связи для троп-переходов ($K_S = 0.88$; $P = 0.01$) и троп-вылазов ($K_S = 0.85$; $P = 0.01$), в случае троп к корму – её отсутствие ($K_S = 0.29$; $P = 0.46$). Во второй фазе наземная активность животных сосредоточена на добывании и заготовке корма (вторая половина второй фазы), сильная корреляция отмечена у ТК ($K_S = 0.80$; $P = 0.00$) и её отсутствие у ТВ ($K_S = 0.47$; $P = 0.07$) и ТП ($K_S = 0.30$; $P = 0.26$).

Пространственное размещение

Анализ пространственного размещения инфраструктурных элементов выявил ряд особенностей (рис. 3). Так, за весь период исследований максимальное число элементов инфраструктуры отмечалось в периферийной зоне, в центре поселения на 26.20% меньше, минимальное число троп – в промежуточной зоне (на 80.35% меньше, чем в периферийной зоне, на 73.37% меньше, чем в центре), что аналогично размещению троп во второй фазе.



Рис. 3. Суммарное число троп в ПФЗ

В центре и на пограничных участках поселений отмечалась следующая тенденция: численность троп разных типов внутри ПФЗ имела сходное распределение (рис. 4). Лидирующее положение отмечалось у ТВ, средние значения зарегистрированы у ТП, минимальные – у ТК. Промежуточная зона отличается распределением категорий: ТВ – максимальное число, ТК – средние показатели, ТП – минимальные. Статистический анализ категорий инфраструктурных элементов внутри ПФЗ не выявил достоверных различий между близкими значениями численности в следующих случаях: ТК и ТП в центре ($T = 144.5$; $P = 0.77$); в промежуточной зоне – ТВ и ТК ($T = 138.0$; $P = 0.49$), ТК и ТП ($T = 144.5$; $P = 0.76$),

ТВ и ТП ($T = 134$; $P = 0.36$); ТК и ТП на периферии ($T = 144.5$; $P = 0.77$). Таким образом, в центре и на периферии животные создают и используют ТК и ТП с одинаковой интенсивностью. Отсутствие статистической разницы между сравниваемыми категориями в промежуточной зоне объясняется её низкой функциональной значимостью [7] и спонтанным появлением здесь следов наземной активности [18], в частности инфраструктурных элементов.

Максимальная численность различных типов троп в первой фазе отмечалась в периферийной зоне. В центре поселений и на пограничных участках по обилию лидировали тропы-переходы (56.33 и 46.94%). Относительно велика на периферии

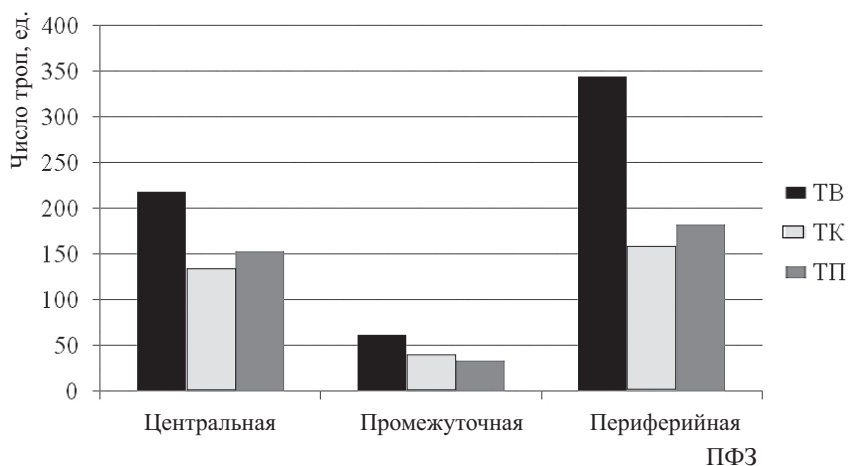


Рис. 4. Численность категорий троп в ПФЗ



доля троп-вылазов (32.07%). Минимальное число троп этой категории в центре показывает достаточную изученность данной зоны для животного, не стимулирующей исследовательского поведения. Изменения численности того или иного типа троп связано с причинами, указанными ранее. Во второй фазе пространственное распределение изменилось: максимальная численность отмечена у ТВ, минимальное число – у ТП.

Число троп всех типов превалирует на пограничных участках по сравнению с центром, за исключением кормовых троп и троп-переходов с запахом (рис. 5). Однако дополнительная статистическая проверка близких значений у ТКБЗ и ТКБЗ не установила достоверных различий между их численностью (значения критерия Манна-Уитни изменялись от $T = 149.5$ до $T = 177.5$ при значениях показателей точности от 0.12 до 1.00).

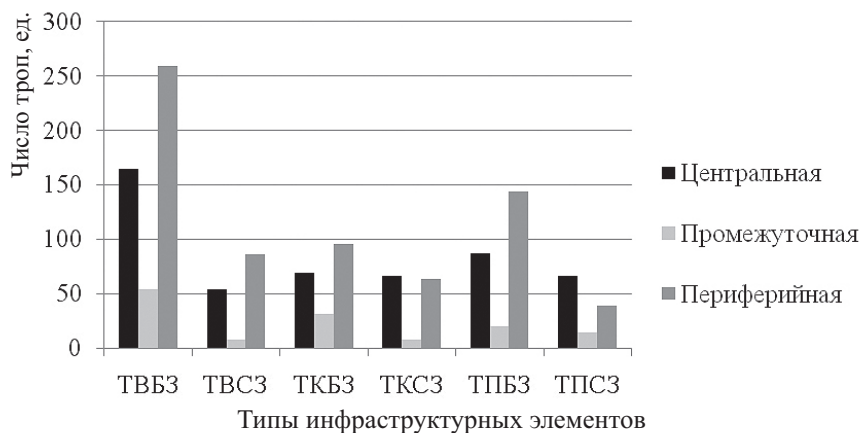


Рис. 5. Численность троп разных типов в ПФЗ

Протяженность троп

По результатам исследования протяженности инфраструктурных элементов в первой фазе максимальная длина отмечалась у ТПБЗ (62 м), во второй у ТКСЗ (40 м), минимальные значения в период открытой воды принадлежали ТВБЗ (1 м), а в летне-осеннее время к ним добавились ТВСЗ и ТКБЗ. Средние значения указаны в таблице. Факторы, влияющие на протяженность инфраструктурных элементов, аналогичны причинам изменения их численности и уже были указаны нами. Во второй фазе отмечены более высокие показатели протяженности у кормовых троп по сравнению с первой фазой, это может быть связано с несколькими причинами. Во-первых, это объясняется особенностями гидрологического режима реки, поскольку при падении уровня воды в данное время года увеличивается расстояние от уреза реки до источников корма. Во-вторых, к концу периода открытой воды территория, занимаемая животными, становится более знакомой, и они могут перемещаться с меньшей осторожностью по сравнению с периодом миграций [19]. Это же предположение подтверждает уменьшение длины троп-вылазов.

При анализе средних длин троп в различных зонах поселения следует, что в периферийной зоне максимальной длины достигала ТКБЗ – 9.60 м; в промежуточной зоне – ТПБЗ – 14,00 м; в центральной зоне – ТПСЗ – 18.00 м. Во второй фазе

Средние значения протяженности инфраструктурных элементов, м

Тип зоны	Тип тропы	Средние значения (I фаза)	Средние значения (II фаза)
Центральная	ТВБЗ	5.81±1.40	6.36±0.52
	ТВСЗ	5.00±1.96	4.44±0.43
	ТКБЗ	6.38±1.40	7.96±0.80
	ТКСЗ	4.13±0.56	10.68±1.80
	ТПБЗ	15.16±2.47	22.00±2.73
	ТПСЗ	18.0±2.89	15.00±1.55
Промежуточная	ТВБЗ	2.95±0.27	3.50±0.48
	ТВСЗ	4.57±0.95	0
	ТКБЗ	6.12±8.38	3.29±0.42
	ТКСЗ	5.20±1.13	4.30±1.18
	ТПБЗ	14.00±3.75	9.33±2.03
	ТПСЗ	11.52±19.88	7±0
Периферийная	ТВБЗ	3.31±0.42	4.98±0.35
	ТВСЗ	2.60±0.50	5.13±0.51
	ТКБЗ	9.63±3.71	8.37±0.94
	ТКСЗ	2.00±0.49	8.72±0.84
	ТПБЗ	8.36±1.46	16.24±1.90
	ТПСЗ	0	11.00±2.00



этот показатель во всех зонах принадлежит ТПБЗ и имеет следующие значения: 16.24 м в периферийной, 9.33 м в промежуточной и 22.00 м в центральной зонах. Тот факт, что максимальные длины характерны для ТП, является ожидаемым и объясняется наличием большого числа временных водоемов в пойме реки. С течением времени эти водоемы могут пересыхать, а тропы менять свое функциональное значение [20, 21]. Проверка данного предположения планируется в дальнейших исследованиях.

В первой фазе, сравнивая длины троп с запахом и без него, внутри каждой из зон выяснено, что не имеют статистической разницы протяженности троп в периферийных зонах. На других участках поселений инфраструктурные элементы с запахом и без него достоверно различаются. Таким образом, на пограничных участках длина тропы не зависит от наличия запаха, поскольку присутствие любых следов жизнедеятельности в этой зоне служит сигналом о его занятости для других животных, а наличие или отсутствие запаха на элементах инфраструктуры может быть связано с физиологическими причинами. Так, Л. С. Лавров [22], изучавший способы прижизненного получения бобровой «струи» и её качество, выявил сезонные и индивидуальные особенности выделяемого продукта, также автор отмечал, что припущальные железы имеют конечный объем и животные могут не оставить запаховые метки, даже при наличии необходимой мотивации и стимуляции. П. М. Торгун [23, 24], исследовавший секреторную активность, отмечал её сезонность в зависимости от половой функции животного. Одной из причин отсутствия запаха может быть его низкая концентрация, не воспринимаемая обонянием исследователя. Во второй фазе подобный анализ различий не выявил, то есть в этот период, в отличие от первого, внутренняя структура бобрового поселения полностью сформирована.

Заключение

За время наблюдений показатели обилия всех категорий имели тенденцию к снижению. На протяжении всего периода открытой воды динамика численности была аналогична таковой во второй фазе: максимальная численность отмечалась у троп-вылазов без запаха (478), что объясняется с позиции комфортности занимаемой территории или высокой плотности поселений. Минимальное число регистраций было у троп-переходов с запахом (119). Особенности этого типа инфраструктурных элементов характеризуют сезонно-климатические и фи-

зико-географические условия участка исследований. Обилие троп к корму (333) связано с обеспеченностью семейного участка пищевыми ресурсами.

Анализ пространственных закономерностей численности инфраструктурных элементов показал, что максимальное обилие троп всех категорий отмечено в пограничных зонах, минимальное – в промежуточных. Внутри каждой из зон лидирующие позиции принадлежат тропам-вылазам, а кормовых троп отмечено меньше всего, однако эти результаты получены за счет усреднения данных. Сезонный анализ выявил значительные различия в зависимости от фазы жизнедеятельности: в первой фазе максимальное обилие отмечено у троп-переходов. Общая схема распределения троп во второй фазе ближе к таковой за весь период наблюдений.

Факторы, влияющие на протяженность различных категорий троп, аналогичны причинам, влияющим на их численность. В первой фазе наземной активности средние длины троп изменяются от 26.20 до 3.94 м, во второй – от 18.88 до 4.99 м. Данный факт связан с тем, что во второй фазе, в отличие от первой, внутренняя структура бобрового поселения полностью сформирована, установлены четкие границы территории, а также ширина используемого пространства выравнивается на всем участке обитания.

Невыясненным остается вопрос о продолжительности существования и частоте посещения (обновления) каждого типа инфраструктурного элемента. Выяснение данных особенностей является целью дальнейших исследований.

Благодарности

Особую благодарность выражаем администрации государственного природного заповедника «Воронинский» в лице директора В. В. Емельянова, всему инспекторскому составу, а также студентам экологического отделения ТГУ им. Г. Р. Державина А. А. Кирееву, К. А. Старкову, Д. В. Зотову за содействие в сборе полевого материала.

Работа выполнена при финансовой поддержке АВП «Развитие научного потенциала высшей школы на 2009–2011 гг.» № 1.2.11 в рамках ФЦП по Государственному контракту № 14.740.11.0506 от 01.10.2010 года.

Список литературы

1. Емельянов А. В. Топическая приуроченность ольфакторных меток бобра (*Castor fiber* L.) // Биология – наука XXI века: 8 Междунар. Пушчинская шк.-конф. молодых ученых (Пушино, 17–21 мая 2004 г.). М., 2004а. С. 198.



2. Соколов В. Е., Громов В. С. Запаховая маркировка территории у песчанок (*Mammalia, Rodentia*). М., 1998. 216 с.
3. Громов В. С. Пространственно-этологическая структура популяций грызунов. М., 2008. 581 с.
4. Волох А. М., Новиков В. В. Изучение потенциальной и фактической активности европейского бобра // Изучение природных комплексов, их охрана и ведение заповедного хозяйства в условиях лесостепной и степной зон Советского Союза. Воронеж, 1977. С. 117–118.
5. Емельянов А. В., Чернова Н. А., Старков К. А., Киреев А. А. Методическое руководство по изучению экологии обыкновенного бобра : в 2 ч. Ч. I. Динамика численности. Территориальное поведение. Тамбов, 2009. 35 с.
6. Емельянов А. В. Опыт разработки программы изучения территориального поведения обыкновенного бобра (*Castor fiber* Linnaeus, 1758) // Науч. ведомости Белгородского гос. ун-та. 2010. Вып. 13, № 21. С. 89–95.
7. Емельянов А. В. Популяционная экология обыкновенного бобра в бассейне среднего течения р. Ворона : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 2004б. 21 с.
8. Чернова Н. А., Емельянов А. В. Территориальное поведение обыкновенного бобра в безледный период // Вестн. ТГУ. 2010а. Вып. 1. С. 203–207.
9. Громов В. С. Этологические механизмы популяционного гомеостаза у песчанок (*Mammalia, Rodentia*). М., 2000. 392 с.
10. Rosell F., Johansen J., Parker H. Euroasian beavers (*Castor fiber*) behavioral response to simulated territorial intruders // Can. J. Zool. 2000. Vol. 78. P. 931–935.
11. Сафонов В. К. Некоторые особенности экологии речного бобра в зимний период // Охота. Пушнина. Дичь : сб. науч.-техн. информации. Киров, 1965. Вып. 12. С. 26–35.
12. Емельянов А. В. Биологические сигнальные поля – ведущий фактор в саморегуляции природных сообществ // Наука и жизнь. 2009. № 1. С. 107–109.
13. Бородина М. Н. О некоторых особенностях летнего питания окских бобров // Тр. Воронежского гос. заповедника. Вып. XI. Воронеж, 1960. С. 85–93.
14. Никулина В. А., Тюрнин Б. Н. О летнем питании бобра древесно-кустарниковыми кормами // Ученые записки. Т. 105. Зоология. Рязань, 1971. С. 91–94.
15. Магомедов М. -Р. Д. Роль кормовых ресурсов и особенности питания в динамике и устойчивости популяций растительноядных млекопитающих : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1995. 46 с.
16. Данилов П. И., Каньшиев В. Я., Федоров Ф. В. Речные бобры Европейского Севера России. М., 2007. 199 с.
17. Гревцев В. И. Осенне-зимнее питание речного бобра Волго-Камского междуречья // Экология и промысел охотничьих животных : сб. науч. тр. М., 1983. С. 158–169.
18. Чернова Н. А., Емельянов А. В. Пространственные закономерности распределения следов жизнедеятельности обыкновенного бобра в безледный период // Современные проблемы зоологии позвоночных и паразитологии : материалы II Междунар. науч. конф. Воронеж, 2010. С. 284–291.
19. Соколов В. Е., Котенкова Е. В., Лялюхина С. И. Биология домашней и курганчиковой мышей. М., 1990. 207 с.
20. Айрумян К. А., Папаян С. Б. Маркировочное поведение и значение химических сигналов в жизнедеятельности полевок // Химическая коммуникация животных. М., 1986. С. 310–315.
21. Пути оптимизации самоловного промысла обыкновенного бобра : методическое руководство / авт.-сост. А. В. Емельянов. Тамбов, 2009. 51 с.
22. Лавров Л. С. Прижизненное получение бобровой струи // Тр. Воронеж. гос. заповедника. (Зоологические работы) Воронеж, 1960. Вып. 9. С. 227–232.
23. Торгун П. М. Морфологические и кариометрические исследования коры надпочечников у самцов речных бобров в зависимости от сезона и половой функции // Тр. Воронеж. гос. заповедника. Вып. 20. Вопросы гистологии половой системы и желез внутренней секреции у речного бобра. Воронеж, 1974а. С. 24–30.
24. Торгун П. М. Гистофункциональные изменения коры надпочечников у самок бобров в течение года // Тр. Воронеж. гос. заповедника. Вып. 20. Вопросы гистологии половой системы и желез внутренней секреции у речного бобра. Воронеж, 1974б. С. 31–38.