

Фёдоров Фёдор Валерьевич

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ БОБРОВ В КАРЕЛИИ И
ИХ РОЛЬ В БИОЦЕНОЗАХ

03.00.08 – зоология

03.00.16 – экология

Автореферат диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Работа выполнена в лаборатории зоологии Института биологии Карельского научного центра РАН

Научные руководители: доктор биологических наук, чл.-корр. РАН, профессор Ивантер Эрнест Викторович
доктор биологических наук, профессор Данилов Пётр Иванович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, Туманов Игорь Леонидович
кандидат биологических наук Макаров Александр Михайлович

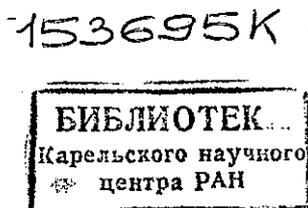
Ведущая организация Карельский государственный педагогический университет

Защита состоится «15» октября 2003 г. в 14⁰⁰ часов на заседании диссертационного совета Д 212.190.01 при Петрозаводском государственном университете, по адресу: 185640, Республика Карелия, Петрозаводск, пр. Ленина 33, эколого-биологический факультет, ауд. 326 (теоретический корпус)

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Петрозаводского государственного университета

Автореферат разослан " " _____ 2003 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета



Узенбаев С.Д.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Бобра нельзя назвать малоизученным видом. Его образ жизни, оригинальные постройки и способность преобразовывать окружающую среду для создания условий своего существования определили неослабевающий интерес исследователей разных стран к этому виду. Интерес к изучению бобра особенно возрос в первой половине XX века, когда аборигенные популяции животных находились на грани исчезновения и были начаты работы по восстановлению бобров в пределах их прежнего ареала. Это потребовало определенных знаний особенностей биологии, экологии животных, их функций в биоценозах. Не обошли вниманием этих зверей и в Карелии. Процессы акклиматизации и реакклиматизации бобров, питание, размножение и роль в биоценозах - постоянно были предметами изучения карельских исследователей (Сегаль, Орлова, 1961; Данилов, 1962; 1963; 1967a,b; 1970; 1972a,b; 1973; 1975; 1976; 1979; Данилов и др., 2003 и т.д., Данилов, Троицкий, 1969; Данилов, Каньшиев, 1983; Danilov, Kanshiev, 1983; Danilov, 1995; Danilov et al., 2000; Каньшиев, 1982; 1983; 1986; 1987; 1989 a,b; 1996; 1997; 1998 a,b,c; 2001; 2003; Каньшиев, Никаноров, 1988; Фёдоров, 1998; 1999; 2000; Фёдоров, Каньшиев, 2002; 2003; Fyodorov 2000a,b).

Однако изучение хода и результатов акклиматизации животных в нашей республике по-прежнему сохраняет важное научное и практическое значение. Карелия и Карельский перешеек Ленинградской области являются единственным в нашей стране местом, где обитают два экологически близких вида бобров. Это выходец с Северо-Американского континента - канадский и аборигенный для России - европейский бобры. Высокая численность обоих видов, их широкое распространение и экологическая пластичность определяют роль зверей в прибрежных биоценозах. С этих позиций большой интерес представляют взаимоотношения нового и аборигенного видов бобров, сравнение различных форм их жизнедеятельности в одинаковых экологических условиях, роли их в сфере хозяйственной деятельности человека. Управление популяциями и рациональное использование ресурсов, имеющих целью сохранить оба вида, требуют чётких представлений о динамике их численности, экологической и пространственной структуре популяций, особенностях поведения и роли в биоценозах обоих видов.

Для всесторонней комплексной оценки изменений вызываемых бобрами в прибрежных биогеоценозах необходим анализ средообразующей деятельности зверей в разных экологических условиях, поскольку формирование того или иного типа ценоза на месте бобровых

прудов зависит от особенностей ландшафтно-климатических зон, где обитает животное. С этих позиций Карелия изучена совершенно недостаточно, поэтому исследования средообразующей деятельности бобров могут существенно дополнить представление об их роли в прибрежных сообществах в разных ландшафтных и биотопических условиях.

Целью исследований были анализ прошлого и современного распространения бобров, состояние их популяций в Карелии и оценка экологических последствий жизнедеятельности этих грызунов в прибрежных биогеоценозах.

Задачи:

1. Организация периодических учетов численности канадских и европейских бобров в Карелии и сравнительная характеристика современного распространения.
2. Изучение особенности распределения бобров в подзонах северной и средней тайги и их роли в сфере хозяйственной деятельности человека.
3. Оценка роли бобров в прибрежных биоценозах, изучение их влияния на состав и структуру фитоценозов, почвенной и наземной мезофауны, почвообразовательные процессы и экологические условия среды.
4. Сравнение строительной активности и других сторон жизнедеятельности канадского и европейского бобров.

Научная новизна. Впервые для Восточной Финноскандии проведен комплексный анализ средообразующей деятельности бобра и дана количественная оценка изменений, происходящих в прибрежных биогеоценозах, в результате этой деятельности. Проанализированы сукцессии прибрежных фитоценозов - изменения в составе растительности и продуктивности, содержания в почве гумуса и некоторых минеральных элементов, а также влияние бобра на эдафические условия ценоза (гидрорежим, влажность, освещенность почвы, богатство её солями, азотом и т.д.). Установлено современное распространение и численность канадских и европейских бобров в Карелии.

Научно-практическая значимость работы. Данные по численности и распространению канадского и европейского бобров дают возможность регулировать их использование и контролировать распределение зверей по территории Карелии для того чтобы уменьшить ущерб, вызываемый их деятельностью, в лесном, дорожном и коммунационном хозяйствах. Полученные результаты дополняют имеющиеся представления о средообразующей роли бобров и позволяют

подойти к выявлению основных критериев прогноза изменений в окружающей среде, которые возникают при поселении этих зверей на водоёмах разного типа, а также усилить биотехнический эффект жизнедеятельности бобров.

Апробация работы. Результаты исследований были представлены на Международной конференции "Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Финноскандии" (Петрозаводск, 6 - 10 сентября 1999 г.), Первой научной школы-конференции "Сохранение биоразнообразия и рациональное использование биологических ресурсов" (Москва, 27 - 30 сентября 2000 г.), 6-ой Пушкинской школе-конференции молодых ученых "Биология - наука XXI века" (Пушино, 20 - 24 мая 2002 г.), III Международном симпозиуме "Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы" (Сортавала, 16 - 20 июня 2002 г.).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 10 работ и 3 находятся в печати.

Структура и объём диссертации. Диссертация состоит из введения, четырёх глав, заключения, выводов, списка литературы и приложения. Работа изложена на 164 страницах машинописного текста, содержит 30 таблиц и 24 рисунка. Список цитируемой литературы включает 212 наименований, в том числе 95 на иностранных языках.

Благодарности. Автор выражает глубокую и искреннюю благодарность научным руководителям П.И. Данилову, Э.В. Ивантеру, всем сотрудникам лаборатории зоологии Института биологии КарНЦ РАН за всестороннюю помощь, ценные советы и рекомендации. Глубокую признательность автор выражает к.б.н. С.Д. Узенбаеву за помощь в определении беспозвоночных, к.б.н. П.В. Красильникову, В.А. Сидоровой, сотрудникам группы экологии и географии почв, и кафедры почвоведения ЭБФ ПетрГУ за участие в проведении сбора и химическом анализе почвенных образцов, С.Р. Знаменскому за обработку данных в программном пакете EcoScale, О.Л. Кузнецову и М.А. Бойчук за помощь при определении растений, д.б.н. А.В. Коросову за помощь при осмыслении материала и студентам Эколого-биологического факультета ПетрГУ, в разные годы принимавших участие в совместных полевых работах.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава I. Роль бобра в биогеоценозах (обзор литературы)

Приводится обзор основных работ, отражающих различные формы влияния бобров на прибрежные биогеоценозы.

II. Материалы и методы

В основу настоящей работы положены наблюдения за различными формами проявления средообразующей деятельности бобров в Карелии, выполненные в 1997 - 2003 гг. Специальные исследования проводились на 25 поселениях бобров в Пряжинском районе и 19 в заповеднике "Костомукшский".

С целью выявления бобровых поселений и учёта животных в Карелии сотрудниками Института биологии, районных комитетов по охране природы, Карелохотуправления проводились непосредственно учетные работы, а также специальное анкетирование. Было обследовано 70 % территории республики. Кроме того, использованы архивные материалы лаборатории зоологии.

Выявление бобровых поселений и их инвентаризация в местах стационарных наблюдений проводились путем маршрутного обследования всех водоёмов. Для определения количественного состава бобровой семьи использованы принципы методики, разработанной А.В. Федюшиным (1935), Л.С. Лавровым (1952) и дополненной Ю.В. Дьяковым (1975).

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

Для оценки влияния жизнедеятельности бобров на лесные насаждения закладывались пробные площадки (25x25 м), количеством от 4 до 8 в каждом бобровом поселении и столько же на контрольных территориях. На каждой площадке определяли состав и распределение основных лесобразующих пород деревьев по диаметру. При изучении грызущей деятельности бобров и восстановительной способности деревьев производился полный пересчёт повреждённых деревьев и кустарников в пределах 50-ти метровой прибрежной зоны.

При описании фитоценозов в центре внимания были демографические процессы в популяциях растений (Заугольнова и др., 1988). В основу метода описания онтогенетического состояния древесных и кустарниковых растений была положена классификация, разработанная Т.А. Работновым (1950) и дополненная А.А. Урановым (1975) и его учениками (Заугольнова и др., 1988).

При описании фитоценозов, использовалась методика проективного покрытия, разработанная Л.Г. Раменским (1929; 1938).

Обилие растительности оценивалось по пятибальной шкале Хульта и по шестибальной шкале Друде (из Ярошенко, 1969). Всего было заложено 240 пробных площадок (1x1 м), составлен полный список видов растений и зафиксирована их встречаемость.

Для выяснения качественного и количественного состава почвенной мезофауны, обитателей перегнивших листьев и травы пользовались методом раскопок (Фасулати, 1971; Райков, Римский-Корсаков, 1994). Пробы (25x25 см) брались на территории, не затронутой деятельностью бобров и на освободившейся от подтопления, а именно в краевых частях, спущенного пруда. Взято по 30 проб на контрольных и опытных участках.

Мезофауну травяного яруса изучали на не затронутых деятельностью бобров территории и в пределах старого бобрового пруда, используя фотозеклитор (Фасулати, 1971). Всего взято 80 проб.

Химический анализ почв проводили, используя общепринятые методы. Содержание в почве гумуса и углерода определяла группа Экологии и географии почв Института биологии. Было взято 200 образцов почвы.

Косвенную оценку экологических условий проводили с использованием экологических шкал, предложенных Д.Н. Цыгановым (1983). Эта методика представлена в виде программы EcoScale, разработанной коллективом кафедры системной экологии Пушкинского государственного университета (Заугольнова и др., 1995; 1998).

Глава III. История, современное распространение и численность бобров в Карелии

В настоящее время в Карелии обитает два вида бобров - европейский (*Castor fiber* L.) и канадский (*C. canadensis* Kuhl.). Канадские бобры появились в республике в начале 1950-х годов, расселяясь из Финляндии, где в 1937 г. было выпущено 7 зверей (Linnamies, 1956; Lahti, 1968). Появление в Карелии европейских бобров, после почти векового отсутствия, относится к началу 1960-х гг. Эти звери появились из соседних областей России - Ленинградской, Архангельской и Вологодской, где их неоднократно выпускали (Данилов, 1972).

В 1970-х гг. области распространения канадских и европейских бобров соприкоснулись на юге Карелии. Уже тогда было очевидно, что дальнейшее распространение зверей чревато межвидовой конкуренцией и вытеснением одного вида другим. Предполагалось, что в силу экологических преимуществ, которыми обладает канадский бобр, он будет вытеснять европейского.

Канадский бобр (*Castor canadensis* Kuhl.) Первые сведения о появлении бобров в Карелии стали поступать в начале 1950-х гг. из Сортавальского и Суоярвского районов. Некоторыми исследователями (Сегаль, Орлова, 1961; Данилов, 1962) высказывалось предположение о проникновении в Карелию канадских бобров из Финляндии. Определение видовой принадлежности бобров, отловленных в Суоярвском районе, подтвердило это предположение (Лавров, 1965).

Наиболее вероятными путями иммиграции канадских бобров на Северо-Запад Карелии были р. Тумба - озерно-речная система р. Воломы и ее притоков, а скорость расселения животных на северо-западе республики по водным путям составила около 30 км в год (Данилов, 1975).

Быстрому продвижению бобров на юг и восток республики в немалой мере способствовали особенности гидрографии Карелии - обилие рек, ручьев, озер, часто соединенных между собой, а также бедность кормовой базы животных. Полное отсутствие или единичная встречаемость по берегам водоемов предпочитаемых бобрами кормов, таких как осина и некоторые виды ив, вынуждает их питаться березой, но и ее запасы во многих местах ограничены. В результате быстрого истощения кормовых ресурсов звери вынуждены часто менять местожительства.

К началу 1970-х годов канадские бобры довольно далеко продвинулись на восток республики. К этому времени в Карелии насчитывалось 12 поселения этого вида с общей численностью 550-600 особей (Данилов и др., 1974).

С 1977 по 1984 гг. в Карелии проводилось внутрорегиональное расселение канадских бобров, что также ускорило заселение ими территории республики. Зверей выпускали в Пряжинском, Медвежьегорском, Сегежском, Беломорском и Кемском районах. Всего за 7 лет было выпущено 115 бобров (Каньшиев, Никаноров, 1988).

В настоящее время область распространения этого вида занимает почти 70 % территории республики. В начале 1990-х годов канадские бобры вплотную подошли к Беломоро-Балтийскому каналу, а затем начали заселять водоемы восточнее его (рис. 1). Впервые отмечено их появление и в самом северном - Лоухском районе. Здесь зарегистрированы поселения бобров на реках Оланга (примерно в 30 км от границы с Финляндией) и Кереть (в 30 км от побережья Белого моря).

По данным последних учетов в Карелии выявлено 706 поселений канадского бобра, в которых насчитывается около 3000 животных (табл. 1). Принимая во внимание неполноту учетов в отдельных районах общую

численность бобров в республике следует считать несколько больше вышеуказанной.

Таблица 1
Численность канадских бобров в Карелии

Район	1971*		1986**		2001	
	число поселений	число бобров	число поселений	число бобров	число поселений	число бобров
Лоухский	-	-	-	-	3	8
Кемский	-	-	-	-	10	30
Беломорский	-	-	13	60	44	141
Калевальский	2	8 - 10	18	80	77	278
Тер. г. Костомукша					44	154
Муезерский	114	450 - 550	350	750	38	273
Сегежский	2	8 - 10	9	40	30	130
Суоярвский	12	50 - 60	59	200	142	579
Медвежьегорский	2	8 - 10	20	90	65	241
Кондопожский	-	-	10	40	104	481
Пряжинский	4	15 - 20	65	280	47	232
Питкярантский	-	-	6	25	30	138
Тер. г. Сортавала	3	12 - 15	2	10	25	62
Лахденпохский	-	-	-	-	47	231
Всего по РК	139	551-675	552	1575	711	2978

Примечание:

* - из П.И. Данилов, и др. (1974);

** - из В.Я. Каньшиев, А.С. Никаноров (1988)

Как и ранее, значительное число поселений отмечено на западе Карелии. Однако, по мере расселения бобров, эти районы утрачивают роль основных очагов обитания вида. Наиболее перспективными для расселения бобров остаются: восточная часть Сегежского района (водосбор реки Вожмы, где эти животные только начали появляться), а также - Медвежьегорский и Беломорский районы. На севере республики еще осталась незаселенной большая часть водоемов Кемского и Лоухского районов. Дальнейшее расселение зверей на юго-восток может быть ограничено присутствием здесь европейского вида.

Европейский бобр (*Castor fiber* L.) появился в республике в начале 1960-х гг. В 1957 - 1959 гг. в Ленинградской области бобров выпускали в бассейн р. Свири - на реках Рыбежке и Остречинке (Прворов, 1969). Первое место выпуска находится в 40, второе в 20 км

от административной границы Карелии. Уже через 10 лет после этих выпусков появляются первые сведения об этих зверях в республике. Поселения бобров были обнаружены на реках Гумбарке (1966 г.), Обжанке (Олонецкий р-н, 1967 г.), Пай (Прионежский р-н, 1968 г.) и в 1972 г. на Совде и Важинке (Пряжинский р-н) (Данилов, 1972; 1975). Периодическая инвентаризация поселений на юге республики свидетельствовала о постоянном росте численности животных. В начале 1970-х годов в Карелии было известно всего 7 поселений европейского бобра (Данилов, 1975), в середине 1980-х гг. насчитывалось 95 поселений с общей численностью 370 зверей (Каньшиев, Никаноров, 1988), а к началу 1990-х гг. их численность достигла 700 особей (Danilov, 1995).

В настоящее время европейские бобры встречаются на большинстве водоемов Олонецкого, Прионежского и Пряжинского районов. Довольно успешно животные расселяются в Пудожском районе, отмечено их появление в Беломорском, Сегежском и Медвежьегорском районах у границы с Архангельской областью. Современная численность оценивается более чем в 1,5 тыс. экземпляров (378 поселений), из них большая часть обитает в Олонецком районе (табл. 2).

Численность европейских бобров в Карелии

Район	1986 г.*		2001 г.	
	число поселений	число бобров	число поселений	число бобров
Олонецкий	67	270	193	875
Прионежский	13	40	99	286
Пряжинский	5	20	75	340
Пудожский	10	40	11	40
ВСЕГО	95	370	378	1541

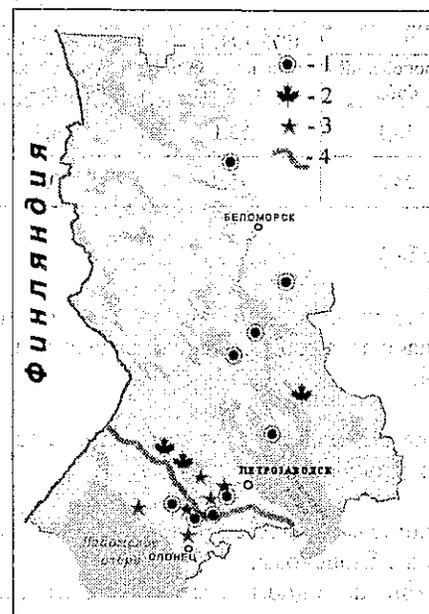
Примечание: * - из В.Я. Каньшиев, А.С. Никаноров (1988)

Таким образом, общая численность обоих видов бобров оценивается в 4,5 тыс. особей. За последние 10 - 15 лет она возросла более чем в полтора раза.

Более 20-ти лет назад граница между ареалами канадского и европейского бобров проходила по Онежско-Ладожскому водоразделу (Данилов, 1975; Данилов, Каньшиев, 1983 и др.). Уже тогда ставился вопрос о возможной конкуренции между двумя видами бобров. Предполагалось, что в силу ряда экологических преимуществ, которыми обладает канадский

бобр, он будет вытеснять европейского. Неоднократно предлагалась территориальная изоляция этих видов.

С целью уточнения областей распространения канадского и европейского бобров в 2001 году был начат сбор краниологического материала. Учитывая устоявшееся мнение о большей экологической пластичности и строительной активности канадского бобра, мы вправе были ожидать вытеснение им аборигенного вида из его мест обитания. Однако предварительные данные стали весьма неожиданными. По результатам обработки полученного материала можно констатировать, что европейские бобры пересекли водораздел Онежского и Ладожского озер и продвинулись довольно далеко на запад и на север (рис. 1). Сегодня европейский вид живет в ряде мест, где были выпущены и обитали канадские бобры.



Однако собранный материал пока не позволяет делать вывод о вытеснении одного вида другим. Ранее утверждение о более сильном проявлении строительного инстинкта у канадского вида сегодня подвергается сомнению, поскольку его изучение проводилось у интродуцированных и аборигенных видов бобров, обитающих в разных экологических условиях. Чтобы выяснить существует ли различия в строительной активности видов, были начаты работы по изучению построек бобров, обитающих на территории Карелии южнее 63° с.ш. Анализировался также материал, собранный в прошлые годы. По результатам предварительной обработки полученных данных было установлено, что поселения и канадского, и европейского бобров, обитающих на одной территории, имеют одинаковое число хаток и плотин (табл. 3). Сравнение с использованием

непараметрического критерия Вилкоксона не показало отличий между поселениями этих видов по этим параметрам.

Из 51 обследованного поселения европейского бобра в двух было зафиксировано больше 2 хаток (3,9 %) и в 15-ти имелось 2 и более плотин (29,4 %). Среди поселений канадского бобра (n=52) в 2 (3,8 %) и 14 (26,9 %), соответственно, было больше двух хаток и плотин. Это позволяет предположить, что строительная активность бобров зависит от условий обитания зверей, и, живя на одной территории, оба вида проявляют ее в одинаковой степени.

Таблица 3

Сравнение строительной активности канадского и европейского бобров

	1969-1972 гг. *		1973-1997 гг. **	2001-2003 гг.
	канадский бобр	европейский бобр	канадский бобр (n=52)	европейский бобр (n=51)
Поселения с хаткой (%)	75,0	16,3	73,1	74,5
Поселения с плотинами (%)	68,3	24,5	78,8	70,6

* из Данилов и др., 1972

** данные В.Я. Каньшиева (неопубл.)

Несмотря на вышеизложенные факты, мы считаем преждевременным делать однозначные выводы. Данная задача требует дальнейшего детального изучения.

Глава IV. Оценка экологических последствий жизнедеятельности бобров в прибрежных биоценозах средней тайги

В главе рассмотрено влияние кормодобывающей и строительной деятельности бобров на прибрежные биоценозы.

При длительном обитании на одном месте бобровая семья сгрызает почти все деревья предпочитаемых пород, что приводит к изменениям характера фитоценоза в районе бобрового поселения (смена основных лесобразующих пород, увеличение запаса фитомассы, появление густого подроста). Так, из 3590 деревьев и кустарников генеративной онтогенетической стадии, произрастающих в пределах 50-метровой прибрежной зоны в районе кормовых площадок и жилищ бобров на некоторых водоёмах Пряжинского района, свалено было 919. Из них 510 пришлось на долю осины, 205 – берёзы, 141 – рябины, 53 – ольхи, остальные – ивы и крушина (при соотношении произрастающей

осины и берёзы равном 1:1,5). В результате трофической деятельности бобров из околородного фитоценоза исключаются от 35,4 до 54,2% осины, 3,0 – 26,5% берёзы и почти вся ива. На некоторых водоёмах бобрами срубается почти вся осина. Например, на одном из поселений на нашей экспериментальной территории, на участке берега площадью 0,5 га, из 128 осин бобрами было свалено 118 (92,1%), а из 211 берёз – только 56 (26,5%). Вследствие этого изменилось соотношение основных лесобразующих пород. До появления бобров состав первого яруса был $6B_{100} 3O_{100} 1E_{80}$, после – $8B_{100} 1O_{100} 1E_{80}$.

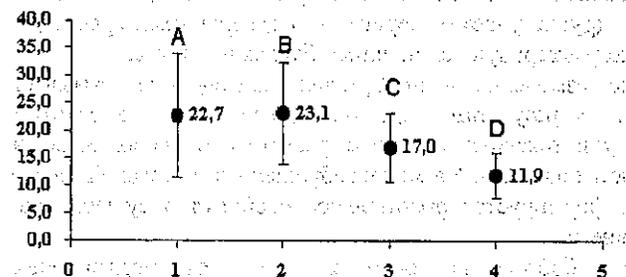


Рис. 2. Средний диаметр и стандартное отклонение для деревьев, растущих по берегам водоёмов, и сваленных бобрами. А, В - осина, растущая и сваленная, соответственно; С, D - берёза растущая и сваленная соответственно.

осин, растущих по берегам водоёмов, составляет 22,7 см ($\sigma = 11,28$; $n=1145$); берёз - 17,0 см ($\sigma = 6,22$; $n=1680$). Подсчет погрызов на тех же водоёмах показал, что средний диаметр сваленных осин равнялся 23,1 см (стандартное отклонение - 9,05 см), а берёз - 11,9 см ($\sigma = 4,04$) (рис. 2). Больше половины разновозрастных берёз - 71,2% (141 дерево из 205), сваленных бобрами, имели диаметр до 12 см, в то время как доля осины того же диаметра в заготовках бобра встречаются гораздо реже - 14,9% (76 из 510). Большая часть погрызенной осины (61,7%) были диаметром 17 - 40 см, тогда как берёзы такого размера отмечаются крайне редко.

Изменению облика фитоценоза способствует также и разная восстановительная способность деревьев, т.е. способность образовывать поросль. По нашим наблюдениям, осина, растущая на бобровых поселениях, обладает более низкой восстановительной способностью, чем берёза. Через пять лет после рубки деревьев бобрами столовую (пневую) поросль образовали 9,4% ($n = 510$) повреждённых осин и 21,9% ($n = 205$) берёз. Сильно выраженной порослевой способностью обладают

ольха, рябина и ива — доля этих деревьев, образовавших поросль, составляет 50,9%, 56,7 % и 50%, соответственно. В результате более полной утилизации осины и более низкой ее восстановительной способности эта порода первой выпадает из состава лесообразующих пород.

При таком уровне грызущей деятельности бобров происходит интенсивное разреживание верхнего яруса древостоя. Его проективное покрытие уменьшается на 45 – 50%. В осветленной полосе берега увеличивается подрост — обилие ювенильной и имматурной берёзы и ольхи достигает 5 баллов по шкале Хульта (70 – 90% проективного покрытия), тогда как другие участки берега, не подвергшихся грызущей деятельности бобра, характеризуются низкими баллами обилия.

Еще большие изменения в прибрежных фитоценозах вызывает строительство плотин. В результате поднятия уровня воды, на затопленных участках полностью уничтожается наземное растительное сообщество и развивается водная растительность. На месте заброшенных поселений, после разрушения плотины, формируется растительное сообщество существенно отличающееся от прежнего.

После ухода бобров на освобожденных от подтопления прибрежных территориях формируется болотное сообщество, представляющее собой смешанную категорию, в которую входят сфагновые, зарастающие берёзой, осоково-сфагновые, сфагново-пушицевые и различные кустарничково-сфагновые сообщества с преобладанием того или иного вида кустарничков. Экологические условия в пределах брошенного пруда характеризуются неоднородностью гидрологического режима и микрорельефа, что объясняет мозаичную структуру сформировавшегося фитоценоза.

Исследования сукцессионных изменений растительного покрова проводили на брошенных бобровых поселениях, расположенных на водоемах двух типов: 1) малые лесные озера с преобладанием лиственных пород в прибрежных лесных насаждениях (*Betuletum mixto-herbosum*, *Betuleo-populetum mixto-herbosum*) и 2) малые реки с низкими берегами, поросшими лиственным лесом с богатой травянистой растительностью (*Betuletum mixto-herbosum*, *Betuleo-populetum mixto-herbosum*), и на некотором удалении от берега — смешанным лесом (*Piceto-betuletum vaccinosum*, *Piccetum vaccinosum*). Примером первого типа водоемов является оз. Пертиламби, второго — Коккойлский ручей (Пряжинский р-н).

Анализ видового состава прибрежного фитоценоза и объединение их в эколого-ценотические группы (выделенные для Карелии О.Л. Кузнецовым (2002)) позволили отнести сформировавшиеся на месте бобровых прудов ценозы или их участки (фации) к 5 различным

эколого-ценотических группам (ЭЦГ) растительности, которые оказались характерными для прибрежных мезотрофных топяных, мезотрофных древесно-сфагновых, омбротрофных ковровых и кочковых, и мезоефтрофных облесенных сообществ. Пятая эколого-ценотическая группа не может индизировать конкретный тип болотного сообщества, поскольку в эту группу входит большое количество видов, характерных для лесов, и она находится на границе двух фитоценозов, характеризующая динамическую связь болота и леса.

В результате подтопления леса меняется как видовой состав ценоза, так и общее число видов. Так на одном из экспериментальных участков на месте бобрового пруда (оз. Пертиламби) число видов травянистой растительности и мхов увеличилось почти в полтора раза. На другом участке (Коккойлский ручей) число видов не изменилось, поскольку берега ручьев изначально характеризуются более богатой травянистой растительностью, однако меняются экологические группы растений (табл. 4).

Таблица 4
Состав растительности на контрольных и опытных площадках

	оз. Пертиламби		Коккойлский ручей	
	контроль	опыт	контроль	опыт
Травяно-кустарничковая растительность и мхи (число видов)	29	38	33	34
Число и доля (%) общих видов	13 (19,4)		9 (13,4)	
Доля лесных растений, %	68,9	23,7	72,7	20,6
Доля болотных растений, %	13,8	73,7	9,1	76,5

На территории, освободившейся от подтопления, а именно в краевых частях брошенного пруда, покрытых травяной растительностью, характерной для опушек и вырубков, происходят значительные изменения почвенной мезофауны. На водоемах первого типа (оз. Пертиламби) численность почвенных беспозвоночных возрастает в 2,1 раза - с 72 экз./м² (10 семейств из 5 отрядов) до 152 экз./м² (15 семейств из 9 отрядов). На водоемах второго типа (Коккойлский ручей) численность практически не отличается от контроля и составляет 112 экз./м². Здесь существенно меняется качественный состав почвенной фауны — на

контроле беспозвоночные представлены 11 семействами из 7 отрядов; в опыте было 19 семейств из 8 отрядов.

В пределах брошенного бобрового пруда также существенно меняется численность и видовой состав мезофауны травяного яруса. На водоёмах обоих типов происходит увеличение количества беспозвоночных в 2 – 2,5 раза. Увеличилось также и общее число семейств (11 семейств из 7 отрядов на контрольных участках, 22 семейства из 10 отрядов – на опытных).

В результате исследований было выявлено, что территория, освободившаяся от подтопления после ухода бобров, характеризуется более кислыми почвами. Различия между средними значениями pH водной и водно-солевой вытяжки контроля и опыта достоверны при уровне значимости $p < 0,001$ (табл. 5). На брошенном бобровом поселении большой разброс значений кислотности по сравнению с контролем: колебания pH водной вытяжки на опытной площадке составил от 3,51 до 5,64, на контроле - от 3,64 до 5,30; pH солевой вытяжки - 2,96 - 4,70 и 3,06 - 4,56; соответственно. Сильнее также и варьирование значений pH, о чем свидетельствуют стандартное отклонение и коэффициент вариации (табл. 5).

Таблица 5
Кислотность почвы и содержание гумуса на брошенном бобровом поселении и контроле

	pH (H ₂ O)		pH (KCl)		Гумус	
	контроль	опыт	контроль	опыт	контроль	опыт
n	100	100	100	100	94	100
M	4,60	4,38	3,81	3,46	6,15	62,42
m	0,03	0,04	0,03	0,04	0,18	2,10
σ	0,31	0,43	0,30	0,37	1,79	21,03
CV, %	6,85	9,75	7,87	10,57	29,09	33,69
p	< 0,001		< 0,001		< 0,001	

Примечание: pH (H₂O) - pH водной вытяжки;
pH (KCl) - pH солевой вытяжки;
p - уровень значимости при сравнении с контролем (критерий Вилкоксона).

После ухода бобров на территории, освободившейся от подтопления, происходит резкое, почти десятикратное увеличение содержания гумуса в почве. Изменяется также и степень варьирования признака (табл. 5).

Можно выделить следующие особенности изменений pH почвы и содержания в ней гумуса под влиянием подтопления (оз. Пертиламби). В направлении от озера до края старого бобрового пруда наблюдается снижение pH. Среднее значение pH (водной вытяжки) в 10-метровой прибрежной зоне составил 5,08, в 30 - 50 м от уреза воды pH снизилась до 4,23; к краю брошенного пруда pH снизилась еще до 4,16. Подобная тенденция наблюдается и для pH солевой вытяжки. Для гумуса характерна противоположная картина - увеличение его содержания в почве в направлении от берега.

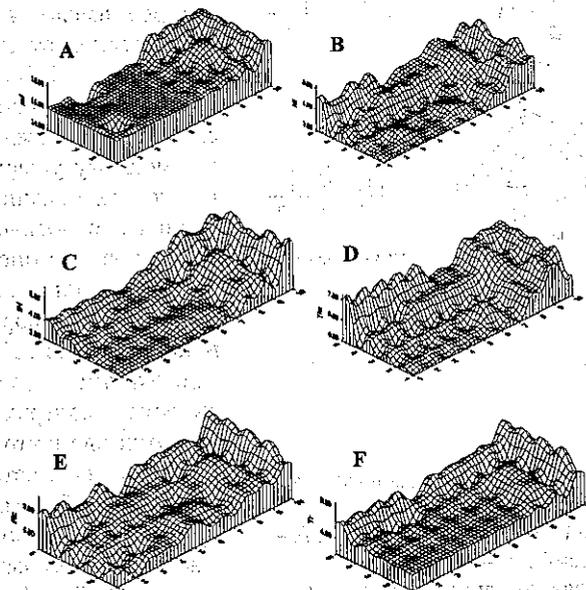


Рис. 3. Пространственное распределение экологических режимов на месте брошенного бобрового пруда (оз. Пертиламби) в направлении от нетронутого леса до уреза воды. А - шкала влажности (Hd), В - шкала богатства почв азотом (Nt), С - шкала переменности увлажнения почв (fH), D - шкала общего терморегима климата (Tm), E - шкала кислотности почв (Rc), F - шкала солевого режима (Tr).

Проведенный корреляционный анализ показал наличие обратной связи значительной силы между pH и гумусом. Подобная картина наблюдается на брошенном бобровом пруду и для некоторых экологических условий среды, рассчитанных с использованием экошкал Д.Н. Цыганова (1983) (рис. 3). Анализ экологического состояния прибрежного биоценоза показал, что изменения произошли по всем шкалам - отличия между контролем и опытом таких параметров почвы как влажность, переменность увлажнения, солевой и азотный режим, режим затенения и т.д. достоверны при уровне значимости $p < 0,001$. Увеличение неоднородности растительного покрова на бобровых прудах сопровождается повышением

варьирования значений экологических шкал прибрежного биоценоза – разброс их значений, стандартное отклонение и коэффициент вариации на опыте значительно вырос. В результате многолетнего подтопления территории повысился также и уровень скоррелированности эдафических параметров на брошенном бобровом поселении, что напрямую связано с

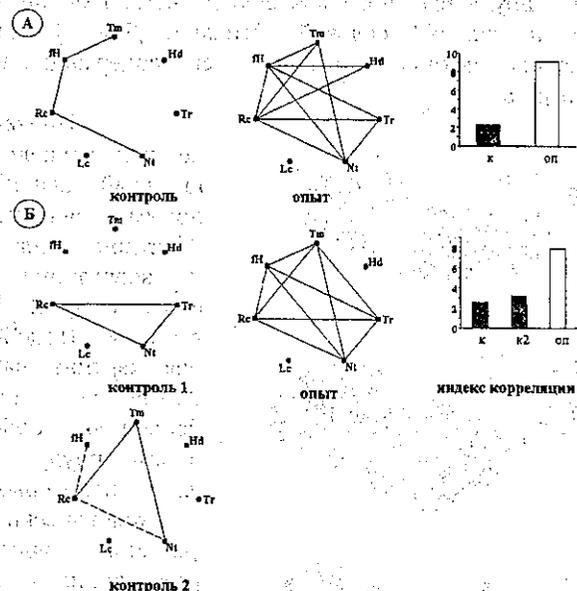


Рис. 4. Изменение скоррелированности экологических параметров среды при подтоплении берега, вызванного строительной деятельностью бобров; А – поселение на оз. Пертиламби, Б – поселение на Коккойльском ручье, сплошная линия – корреляция при $p < 0,001$, пунктирная - $p < 0,01$; индекс корреляции – сумма корреляций.

Цветковые растения и сфагновые мхи поглощают минеральные элементы из разных горизонтов, т.е. они занимают различные экологические ниши. Корневые системы кустарничков расположены в почве на глубине до 20 см, а у некоторых гигрофитов они сосредоточены и на большей глубине (Елина и др., 1984). Живая часть сфагновых мхов расположена в верхнем 5-сантиметровом слое. Кроме того, сфагновые мхи осуществляют водное и минеральное питание всей поверхностью. В наших исследованиях в почвах на месте старого бобрового пруда

высокой гетерогенностью среды (рис. 4).

Накопление ила и других отложений, которое имело место в период существования бобрового пруда, впоследствии привело к заметному увеличению содержания в почве основных элементов минерального питания растений – фосфора и калия (табл.6). На многократное увеличение содержания этих элементов в почве на месте старых бобровых прудов указывают многие исследователи (Легайда, 1992; Naiman et al., 1994; Johnston et al., 1995).

наблюдалось значительное снижение концентрации K_2O , N и P от верхних горизонтов к нижним (табл. 6). Очевидно, это обусловлено потреблением их сосудистыми растениями, вымыванием и накоплением в живых частях сфагновых мхов.

Таблица 6

Изменение содержания минеральных элементов в почве под влиянием подтопления территории

	Горизонт	На озёрах		На ручьях	
		контроль	опыт	контроль	опыт
NH_4 (мг/100 г. АСП*)	А	2,18	12,27	2,21	4,17
	Б	0,86	2,58	0,75	1,02
P_2O_5 (мг/100 г. АСП)	А	1,40	9,15	1,43	13,67
	Б	1,95	7,91	2,11	9,49
K_2O (мг/100 г. АСП)	А	6,43	113,58	6,96	67,29
	Б	1,95	69,28	1,93	44,93

* АСП - абсолютно сухая почва.

А - отбор проб производили на глубине до 10 см

Б - отбор проб производили на глубине 10 - 20 см

Процессы трансформации прибрежных биоценозов, вызванные строительной деятельностью бобров, идут сходным образом на водоемах обоих типов. Однако вновь сформированный прибрежный ценоз озера характеризуется большей неоднородностью растительности и экологических условий, чем сообщество ручья. На месте старого бобрового пруда на озере выделено 5 эколого-ценотических групп растительности, а вместе с ними столько же синтаксонов болотных сообществ, тогда как на ручье их только по две. На водоемах первого типа выше также и величина отклонений экологических параметров от средних значений, на что указывают их дисперсия и коэффициенты вариаций. Очевидно это связано с характером рельефа прибрежной территории данных водоемов, в частности с выраженностью прибрежной террасы.

Глава V. Экспериментальная оценка ущерба, причиненного бобрами лесным угодьям и хозяйственным сооружениям в условиях северной тайги (заповедник «Костомукшский»)

Бобры, обитая на севере, в условиях дефицита кормов, часто вынуждены селиться на ручьях и канавах вдоль автомагистралей, железнодорожных путей, линий электропередач, т.е. там, где после рубок произошла смена лесобразующих пород и зарастание этих мест березой, осинкой, ивой и ольхой. На этих искусственных водотоках строительная деятельность бобров довольно часто, вступает в противоречие с интересами человека, что выражается в подтоплении леса, затоплении дорог, размывании насыпи железнодорожного полотна и т.д. Последствия этих сторон жизнедеятельности животных мы изучали в заповеднике «Костомукшский» и на прилегающих территориях.

На основании исследований можно заключить, что наибольшая концентрация поселений на территории заповедника наблюдается именно вблизи дорог. Здесь сосредоточено до 55 % жилых поселений бобров, а плотность населения животных составляет в среднем 0,1-0,2 поселения на 1 км береговой линии водоемов. Из 10 жилых поселений, находящихся в непосредственной близости от авто- и железной дорогами в шести бобры перекрыли дорожные трубы. Общая площадь затопленных территорий, прилежащих к коммуникационным сооружениям, составляет 4,5 га, в целом по заповеднику - около 15 га. Повышенный уровень воды приводит через несколько лет к гибели деревьев. После ухода зверей на месте старых бобровых прудов формируются болотные сообщества, представляющие собой смешанные категории, в которые входят сфагновые, осоково-сфагновые (*Carecetum sphagnosum*), сфагново-пушицевые (*Sphagnetum eriophorosum*) и различные кустарничково-сфагновые сообщества (*Fruticuletum sphagnosum*) с преобладанием того или иного вида кустарничков. Эти территории впоследствии зарастают березой, реже сосной и елью. Создаются благоприятные условия для повторного заселения этих мест бобрами.

В результате может создаться впечатление, что при высокой кормодобывающей и строительной активности, которая наблюдается у бобров в северной тайге, они могут уничтожать и ценный лес. Однако вдоль дорог растут в основном молодняки малоценных пород - березы, осины, ольхи. От 70 до 95 % растущей березы и осины имеют стволы диаметром до 12 см. Из 297 погрызов, учтенных на территории общей площадью 2500 м², 279 (93,9 %) были деревца диаметром до 12 см. На остальной территории заповедника несколько иное распределение деревьев, сваленных бобрами. В первичных биотопах заповедника береза

и осина растет в небольшом количестве, диаметр этих деревьев невелик. Больше половины осин, сваленных бобрами, были диаметром 15 - 24 см; 81 % берез не более 12 см. В среднем один бобр срубает 0,3 кубометра малоценной древесины.

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

Если принять во внимание, что бобровыми поселениями занято менее 0,05 % лесных угодий заповедника, то ущерб причиняемый бобрами природному комплексу незначителен. Более серьезный ущерб от деятельности бобров наносится хозяйственным сооружениям. Для его предотвращения нами предложен ряд биотехнических и других специальных мероприятий.

Выводы

1) На основании последних учётов установлено, что общая численность бобров обоих видов в Карелии составляет 4,5 тыс. особей. За последние 10 - 15 лет она возросла более чем в полтора раза. Область распространения канадского бобра охватывает почти 70 % территории республики, а его численность оценивается в 3000 зверей, которые обитают в 706 поселениях. Европейский бобр обитает на большинстве водоёмов Прионежского, Пряжинского и Олонецкого районов, довольно успешно расселяется в Питкярантском и Пудожском районах. Современная численность этого вида составляет более 1,5 тыс. зверей (378 поселений). Принимая во внимание неполноту учётов, общая численность бобров в республике может быть оценена, примерно, на одну треть больше названной выше.

2) Европейские бобры распространились далеко вглубь Карелии - пересекли Онежско-Ладожский водораздел и заселили территорию, где выпускались и обитали канадские бобры. Самое северное поселение автохтонного вида, которое удалось определить в процессе исследований, находится недалеко от п. Эссойла.

3) Анализ 52 поселений канадского бобра и 51 поселения европейского не выявил каких-либо отличий в проявлении строительного инстинкта зверей этих видов. Это даёт возможность предположить, что строительная активность бобров скорее зависит от их условий обитания, чем от особенностей экологии.

4) В результате кормодобывающей деятельности бобров и разной восстановительной способности деревьев меняется соотношение основных лесобразующих пород. За время существования бобрового поселения из околородного фитоценоза исключаются от 35,4 до 54,2% осины, 3,0 – 26,5% березы от общего числа деревьев данной породы, а стволовую (пневую) поросль образуют в среднем 9,5% повреждённых осин и 21,9% берез. При заготовке кормов и строительного материала бобры валят осину большего диаметра, чем берёзу, что также способствует изменению облика фитоценоза.

5) На месте прибрежного ценоза после ухода бобров и разрушении плотины формируется болотное сообщество, представляющее собой смешанную категорию, в которую входят сфагновые, зарастающие березой, осоково-сфагновые, сфагново-пушицевые и различные кустарничко-сфагновые сообщества. Экологические условия в пределах спущенного пруда характеризуются неоднородностью гидрологического режима и микрорельефа, что объясняет мозаичную структуру формирующегося фитоценоза.

6) На старых бобровых прудах численность почвенных и наземных беспозвоночных возросла в 2 - 2,5 раза, по сравнению с контрольными участками. Расширяется также их видовое и возрастное разнообразие - более широко представлены возрастные группы беспозвоночных и в среднем в 1,5 раза увеличивается число семейств.

7) Территория, освободившаяся от подтопления после ухода бобров, характеризуется более кислыми почвами, по сравнению с территорией свободной от активности зверей. Различия между средними значениями рН водной и водно-солевой вытяжки контроля и опыта достоверны при уровне значимости $p < 0,001$. На брошенном бобровом поселении сильнее также и варьирование значений рН.

8) Оценка экологического состояния прибрежного биоценоза с использованием экошкал Д.Н. Цыганова показало, что изменения в результате затопления территории произошли по всем шкалам. Средние значения экологических режимов контроля и опыта достоверно отличаются. Эдафические условия на территориях, освободившихся от подтопления, характеризуются высокой неоднородностью солевого и азотного режимов почвы, её освещённости и переменности увлажнения, что определяет мозаичную структуру растительного покрова.

9) В результате продолжительного затопления леса, вызванного строительной деятельностью бобров, и, в дальнейшем, разрушения плотины, в почве повышается содержание основных элементов минерального питания растений - фосфор и калий. При этом наблюдается значительное снижение концентрации этих элементов от

верхних горизонтов к нижним, что, по-видимому, объясняется потреблением их сосудистыми растениями, вымыванием и накоплением в живых частях сфагновых мхов (Елина и др., 1984).

10) На севере в условиях дефицита кормов, большинство поселений бобров (50%) представлено одиночными животными или парами особей. Большая доля одиночек определяет и сравнительно невысокий показатель среднего числа животных в поселении - 2,2 экз. Бобры, обитающие в подзоне северной тайги, концентрируются вблизи автомагистралей, железнодорожных путей, линий электропередач, где после рубок произошла смена пород и зарастание этих мест лиственными породами. Перекрывая дорожные трубы, дренажные каналы животные создают угрозу дорожному хозяйству.

Таким образом, строительная деятельность бобров определяет флористическое, фаунистическое и эколого-топологическое разнообразие прибрежных биоценозов. На месте прибрежного лесного ценоза формируются экотонные и болотные сообщества, представляющие собой мозаичную структуру с разными типами растительности и характерами водно-минерального питания, химическими и физическими параметрами среды. Всё это влечёт к изменению в составе почвенной и наземной мезофауны. Полученные результаты позволяют с полной уверенностью назвать бобра видом-эдификатором, т.е. видом, обладающим сильно выраженной средообразующей способностью.

СПИСОК РАБОТ ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Федоров Ф.В. 1998. Почвенные беспозвоночные нежилых бобровых поселений Карелии // V Молодежная научная конференция "Актуальные проблемы биологии". Сыктывкар. С. 198-199.
2. Федоров Ф.В. 1999. Влияние бобров на прибрежные биоценозы Южной Карелии // VI съезд териологического общества (тезисы докладов). Москва. С. 264.
3. Данилов П.И., Каньшиев В.Я., Федоров Ф.В. 1999. Современное распространение и численность бобров (*Castor fiber* L. и *C. canadensis* Kuhl.) в Карелии // Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Финноскандии. Межд. конф. и выездная научная сессия отд. общ. биол. РАН. Петрозаводск. С. 77-78.
4. Федоров Ф.В. 2000. Оценка экологических последствий жизнедеятельности бобров в прибрежных биоценозах средней тайги // Сохранение биоразнообразия и рациональное использование

биологических ресурсов. Первая науч. молодежная школа и конф. Москва, 27 - 30 сентября 2000 г. М. С. 101.

5. Danilov P.I., Kanshiev V.Ja., **Fyodorov F.V.** 2000. European and Canadian beavers in the Russian Northwest // 2nd European Beaver Symposium (27 - 30 September 2000). Bialowieza, Poland. P. 13.

6. Fyodorov F. V. 2000. The role of beavers in of Southern Karelia ecosystems // 2nd European Beaver Symposium (27 - 30 September 2000). Bialowieza, Poland. P. 15.

7. Fyodorov F. V. 2000. The beavers' activities and mesofaunas' diversity of Southern Karelia // Biodiversity and conservation of boreal nature. Nature Reserve Friendship 10 years anniversary symposium. Kuhmo, Finland 16.-19.10.2000. P. 11 - 12.

8. **Федоров Ф.В.**, Каньшиев В.Я. 2002. Роль бобров в сфере хозяйственной деятельности человека на территории заповедника "Костомукшский" (Республика Карелия) // Биология - наука XXI века. 6-я Пущинская школа-конференция молодых ученых (20 - 24 мая 2002 г.). Сборник тезисов. Т. 2. С. 191.

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

10. Данилов П.И., Каньшиев В.Я., **Федоров Ф.В.** 2003. Канадский и европейский бобры в Карелии: состояние популяций. Что ждет нас в будущем? // Материалы III Международного симпозиума "Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы" (16 - 20 июня 2002 г., Сортавала). Петрозаводск. С. 58 - 61.

11. Sidorova V.A., **Fyodorov F.V.** 2003. Changes in spatial variability of soil properties under beaver impact // Conference "Pedometrica 2003". 11-12 September 2003. Reading, England (in press).

12. **Fyodorov F.V.**, Sidorova V.A. 2003. Changes of vegetation and some soil properties under the beaver influence // Third International Beaver Symposium. The Netherlands 2003 (in press).

13. Danilov P.I., Kanshiev V.Ya., **Fyodorov F.V.** 2003. European and Canadian beavers in Karelia and Karelian Isthmus (history and comparative ecology) // Third International Beaver Symposium. The Netherlands 2003 (in press).

Изд. лиц. № 00041 от 30.08.99. Подписано в печать 11.09.03. Формат 60×84¹/₁₆.
Бумага офсетная UNION PRINT S. Гарнитура «Times». Печать офсетная.
Уч.-изд. л. 1,5. Усл. печ. л. 1,4. Тираж 100 экз. Изд. № 51. Заказ № 356

Карельский научный центр РАН
185003, Петрозаводск, пр. А. Невского, 50
Редакционно-издательский отдел