

Бобры как регуляторы переноса вещества и энергии в экосистемах малых рек. Почему так сложно получить общую картину?

Н. А. ЗАВЬЯЛОВ

Государственный природный заповедник “Рдейский”
175271, Холм, ул. Челпанова, 27
E-mail: zavyalov_n@mail.ru

Статья поступила 16.10.15

Принята к печати 16.11.15

АННОТАЦИЯ

Бобры – это важные агенты, регулирующие перенос вещества и энергии с суши в воду и обратно. Множество примеров регулирования бобрами потоков вещества и энергии тем не менее не позволяют широко экстраполировать полученные результаты и не дают полной картины роли бобра как регулятора экосистемных процессов. Это объясняется сильной контекстной зависимостью результатов средообразующей деятельности бобров и изменением поведения животных при повторном заселении местообитаний. На примере малых рек, относительно недавно заселенных бобрами, и малых рек, на которых бобры обитают непрерывно уже 60–80 лет, анализируются особенности влияния бобров на среду обитания.

Ключевые слова: бобры, малые реки, средообразующая деятельность.

Бобры (*Castor fiber* L., *C. canadensis* Kuhl.) известны как средообразователи, экосистемные инженеры, регулирующие и модифицирующие природные режимы водных и прибрежных экосистем [Rosell et al., 2005; Завьялов, 2015].

В результате своей жизнедеятельности бобры перемещают большие объемы грунта, сооружая плотины, норы, хатки, создавая сеть каналов, троп, туннелей. Наиболее распространенное бобровое жилище – нора. Норы распределены агрегированно, их количество – 15,5–50,4 шт./км русла. Средняя длина нор составляет от $3,4 \pm 0,6$ м ($n = 12$) [Завьялов, 2015] до $7,8 \pm 3,5$ м. Из одной норы в водоем перемещается в среднем $1,3$ м³ грун-

та [Ulevičius et al., 2009]. Как правило, в одно поселение входит множество нор, поэтому суммарный объем перемещенного грунта значителен. Например, в Воронежском заповеднике пять бобров одного поселения за шесть лет переместили в пруд $38,5$ м³ грунта [Барабаш-Никифоров, 1950]. Для сооружения 100 м норы в песчаном грунте бобрам нужно переместить не менее 20 м³ грунта весом 35–40 т. При строительстве хаток бобры также перемещают значительные объемы грунта, древесины, мелких камней. Например, крупная хатка длиной 14 м, шириной 12 м, высотой 2,5 м имеет примерный объем около 200 м³ и массу заложенного в нее материала не менее 30–40 т [Панов, 1990]. Со време-

нем в бобровых поселениях создается сеть троп, туннелей, каналов. Например, в двух болотных массивах США протяженность бобровых каналов составила 47,9 и 51,2 км, или в пересчете на 1 км² болота – 560–2430 м, при этом бобры перемещали от 356 до 2480 м³ торфа на 1 км² болота [Toretti, 2002]. В другом случае, на 817 м русла малой реки, заселенной бобрами, в течение пяти лет только за счет сооружения желобов, троп и туннелей в русло было спущено 21,8 м³ грунта [Meentemeyer et al., 1998].

Сооружение бобровых плотин на малых реках приводит к накоплению больших объемов воды. Так, на малых реках Украины после сооружения плотин объем воды увеличивался в 1,7–30,0 раз [Легайда, 1992]. По оценке, в одном бобровом пруду накоплено 7500 м³ воды [Hillman, 1998], а в Баварии одна плотина с учетом влаги в почве могла накопить до 83 млн м³ [Zahner, 2001].

В бобровых прудах накапливается не только вода, но и осаждаются взвешенные в воде минеральные и органические седименты [Gurnell, 1997]. Скорость седиментации варьирует от 1 до 6 см/год [John, Klein, 2003; Вомперский, Ерофеев, 2005; Westbrook et al., 2010]. Существует большая пространственная [Butler, Malanson, 2005] и временная изменчивость скоростей осадконакопления даже в краткие промежутки времени [Pollock et al., 2007; Polvi, Wohl, 2012].

Объемы накопленных в бобровых прудах седиментов изменяются в широком диапазоне значений – от 35 до 6500 м³ [Naiman et al., 1986; John, Klein, 2003; Butler, Malanson, 2005; Westbrook et al., 2010]. В масштабах всей Северной Америки до начала европейской колонизации объем накопленных плотинами наносов составлял 0,75–50,0 млрд м³ [Butler, Malanson, 2005].

При заготовке кормов бобры подгрызают деревья и кустарники. Толстые стволы они обгладывают на месте, ветви и более тонкие стволы транспортируют к воде, а затем обгладывают их на кромке воды или складывают в водоеме, создавая зимние запасы [Дьяков, 1975; Дежкин и др., 1986]. Объем заготовленных бобрами древесных кормов может достигать до 100 м³ (внешние размеры запасов) [Дьяков, 1975].

Деятельность бобров приводит к накоплению мертвой древесины в руслах рек, способствует образованию завалов и заломов [Дежкин и др., 1986; Сеницын, Русанов, 1990]. На малых реках Канады бобры сгрызли и переместили в русло 53,3 % (по массе) мелкой древесины осины, 13,4 % ольхи, 16,5 % березы, 52,6 % ивы и менее 1 % хвойных. Из крупной древесины – только 36,7 % осины и 8,1 % березы [Naiman et al., 1986].

Бобры также способствуют перемещению древесины в водоемы и через изменение гидрологического режима водоемов и почв, затопление и подтопление прибрежных древесостоев, вызывающее их быструю гибель [Завьялов, 2015].

Из водоема на сушу бобры могут перемещать грунт при строительстве плотин, хаток и каналов [Дьяков, 1975; Дежкин и др., 1986]. Они также извлекают со дна корневища макрофитов, особенно нимфейных, и используют их в качестве корма [Панкова, 2014].

Таким образом, бобры – это важные агенты, регулирующие перенос вещества и энергии с суши в воду и обратно. Однако множество примеров регулирования бобрами потоков вещества и энергии, при всей точности выполненных авторами оценок, тем не менее не позволяют широко экстраполировать полученные результаты и не дают полной картины роли бобра как регулятора экосистемных процессов. На наш взгляд, это объясняется двумя обстоятельствами. Во-первых, деятельность бобров по модификации своих местообитаний имеет сильную контекстную зависимость, т. е. зависимость от суммы локальных обстоятельств, когда одно и то же действие (преобразование) на двух соседних водоемах может оказать совершенно разное влияние [Завьялов, 2015]. Во-вторых, может изменяться и поведение самих бобров, особенно при повторном многократном заселении ранее уже преобразованных местообитаний. Отсюда следует, что для понимания регулирующей роли бобров важны не только количественные оценки модификации различных режимов или объемов перемещенных веществ, но и понимание того, где, когда и с какой частотой эти изменения происходят в настоящее время и будут происходить в дальнейшем.

Наиболее многочисленный водный объект на территории России – это малые реки, которых насчитывается более 2,5 млн [Ясинский, 2009]. В ближайшее время они станут основными местообитаниями бобра, к тому же его роль как модификатора природных режимов наиболее заметна именно на начальных звеньях гидрографической сети [Завьялов, 2015]. В европейской части России есть множество малых рек, относительно недавно заселенных бобрами, и есть такие, на которые бобры выпущены 60–80 лет назад и обитают все это время непрерывно. Цель исследования – на примере начальных звеньев гидрографической сети, заселенных бобрами относительно недавно и заселенных давно и непрерывно, проанализировать особенности влияния бобров на среду обитания.

Для понимания роли бобра в организации переноса вещества и энергии важны такие параметры, как плотность населения бобров, их количество в поселении, продолжительность обитания и отсутствия бобров, особенности кормодобывания, интенсивность строительной деятельности и продолжительность существования бобровых сооружений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводились с 2003 по 2015 г. в восточной части Полистово-Ловатской болотной системы (Рдейский заповедник, Новгородская обл.), на малых реках Тюдма (Центрально-Лесной заповедник, Тверская обл.), Таденка (Приокско-Террасный заповедник, Московская обл.) и Пушта (Мордовский заповедник, Республика Мордовия). Подробные характеристики природных условий для каждого района опубликованы ранее [Завьялов, 2012, 2015; Завьялов и др., 2011; Завьялов и др., 2015; Речной бобр..., 2012].

Ежегодно в октябре – ноябре, проводили учет бобров по методу Л. С. Лаврова [1952]. Численность определяли в соответствии со следующей шкалой: поселение слабое – 1–2 бобра, среднее 3–5, крупное – 6–8. Все территории также обследовали летом и осенью, регистрировали расположение бобровых плотин, независимо от степени их сохранности, жилищ, троп, каналов, мест заготовки

корма. Координаты всех найденных объектов определяли с помощью GPS. В статье использованы результаты наших обследований всех водотоков бассейна р. Таденка в 2007–2012 гг., водотоков Полистово-Ловатской болотной системы в 2003–2014 гг., бассейна р. Тюдма в 2007–2008 гг., бассейна р. Пушта в 2013 г.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Полистово-Ловатская болотная система (Рдейский заповедник)

Заселение Полистово-Ловатской болотной системы (ПЛБС) происходило в начале 1980-х. Непосредственно в болотную систему бобров не выпускали, они расселились самостоятельно [Завьялов, 2012].

В 2003–2014 гг. в районе исследований обнаружено 148 поселений: на внутриболотных водотоках с торфяными берегами – 21, на малых реках – 70, на мелиоративных каналах – 46, на внутриболотных озерах – 11. Динамика численности бобров на территории Рдейского заповедника за 2004–2014 гг. показана на рис. 1. С 2004 по 2007 г. увеличение количества поселений в заповеднике можно объяснить, в том числе, и более полным обследованием территории. После 2008 г., когда вся территория уже детально обследована, график отражает реальную динамику численности.

В распределении поселений прослеживается следующая закономерность: редкие поселения разбросаны по внутриболотным водотокам; на границе болота и минерального берега наблюдается концентрация поселений, опоясывающих болотную систему по периметру; малые реки, вытекающие из болотного массива, заселены относительно равномерно [Завьялов, 2012].

Средняя продолжительность обитания бобров на одном месте составила $5,44 \pm 0,42$ года ($n = 95$). В 21 поселении бобры жили непрерывно более 10 лет. Средняя продолжительность отсутствия – $3,70 \pm 0,46$ года ($n = 46$).

В силу специфики района исследований плотность населения можно охарактеризовать как расстояние между двумя соседними обитаемыми жилищами. Например, осенью 2007 г. в районе исследований расстояние до бли-

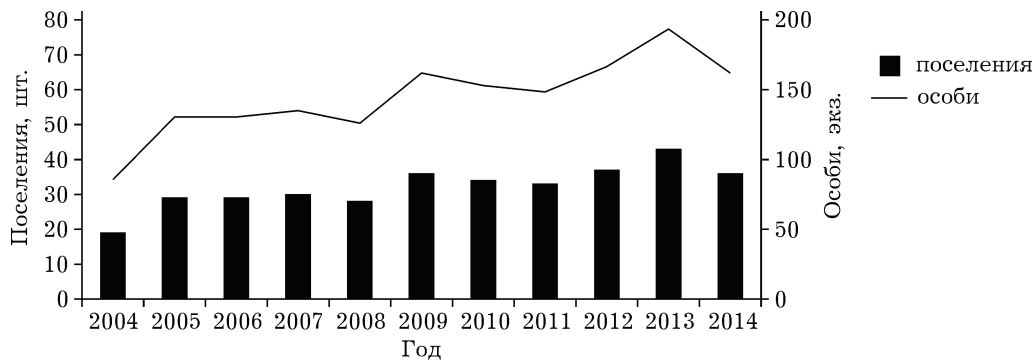


Рис. 1. Динамика численности бобров (в поселениях и особях) в Рдейском заповеднике в 2004–2014 гг.

жайшего соседнего жилища составило 1483 ± 762 м ($\pm SD$, $n = 55$) [Завьялов, 2012]. В 2011 г. показатель плотности населения составил 1511 ± 938 м ($n = 62$).

Еще один важный показатель – количество бобров в поселении, или “мощность поселения” [Лавров, 1952]. В 2007 г. в заповеднике и охранной зоне доля слабых поселений составляла 10 %, средних – 54 %, сильных – 36 % [Завьялов, 2012]. В 2011 г. соответственно 11, 55 и 34 %. Таким образом, в последние годы более 30 % поселений – сильные.

Строительная деятельность. В 89 % поселений бобры обитали в хатках, в 11 % – в норах. В 23 поселениях животные одновременно использовали две крупные хатки, в 15 поселениях – три, в девяти – четыре, в двух – пять и в одном поселении шесть хаток. В поселениях с несколькими хатками только одна использовалась в качестве основного жилища. Наиболее крупные хатки образовались в поселениях на периферии болотного массива. Размеры двух самых больших – $21,0 \times 6,0 \times 1,8$ м и $19 \times 6 \times 2$ м. В центре болотного массива и на удалении от него таких крупных жилищ не встречалось [Завьялов, 2012].

Плотины наблюдали в 85 % поселений, средняя длина составляет $23,4 \pm 6,4$ м ($n = 257$), наименьшая – 1 м, наибольшая – более 300 м. На малых реках, вытекающих из болотной системы, они распределены неравномерно и заметно различаются по размеру. Например, на р. Горелка протяженностью немногим больше 11 км на одном километре насчитывается 4–7 плотин. В верховьях реки, на первом километре, на границе болотного массива отмечены самые длинные плотины, их сред-

няя длина составляет 102 м. По мере удаления от болота, средние размеры плотин сокращаются, и уже после четвертого километра большие плотины встречаются редко. При сокращении размеров плотин увеличивается их количество. На 6–11 километре размеры плотин соответствуют ширине русла, или же немного превышают его, поэтому такие плотины только поднимают воду в русле, не образуя обширных прудов. В нижнем течении уклон речного русла составляет 6 м/км и более. Здесь плотины существуют недолго – они разрушаются после каждого сильного дождя. Аналогичная закономерность наблюдается на других реках, вытекающих из Полистово-Ловатской болотной системы.

На 4–9 километре малых рек плотины играют важную роль в преобразовании поймы, способствуя развитию многоруслых систем. Этому процессу активно способствуют и сами бобры, углубляющие и расчищающие новые потоки. В итоге, пойма в бобровых поселениях разделена на множество отдельных хорошо дренированных сегментов, окруженных старыми и новыми руслами или бобровыми каналами (рис. 2), а протяженность русел увеличивается в несколько раз [Завьялов, 2012].

Несмотря на то, что часть плотин ежегодно разрушается паводками, постоянно строятся новые, и в результате общее количество плотин на малых реках увеличивается. Например, за 2005–2015 гг. на р. Копейница (12 км) зарегистрировано 85 плотин, 28 из них полностью уничтожены за это время, 11 сильно разрушены и слабо влияли на гидрологический режим реки, пять были затоплены водами новых прудов, однако 41 плотина успешно накапливала воду. За это же

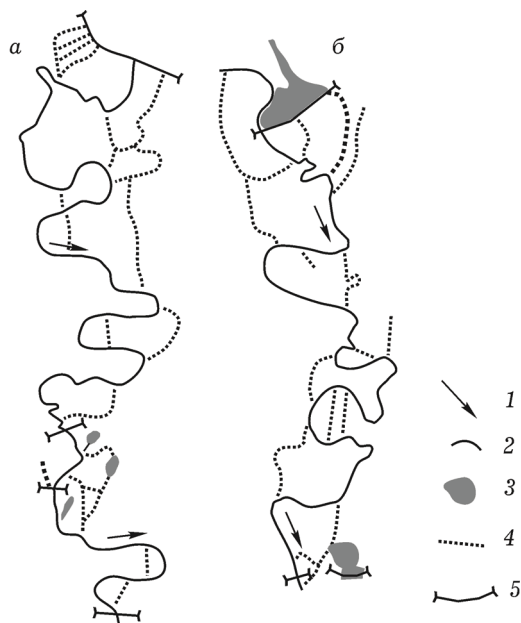


Рис. 2. Примеры многоруслых систем на р. Копейница. а – протяженность участка 312 м; б – 245 м. 1 – направление течения, 2 – русло реки, 3 – омуты и бобровые пруды, 4 – новые русла и бобровые каналы, 5 – бобровые плотины [Завьялов, 2012]

время на р. Горелка (11 км) всего найдено 96 плотин. Из них 31 плотина полностью уничтожена, 18 – значительно разрушены, две затоплены водами новых бобровых прудов, а 45 успешно накапливали воду (рис. 3).

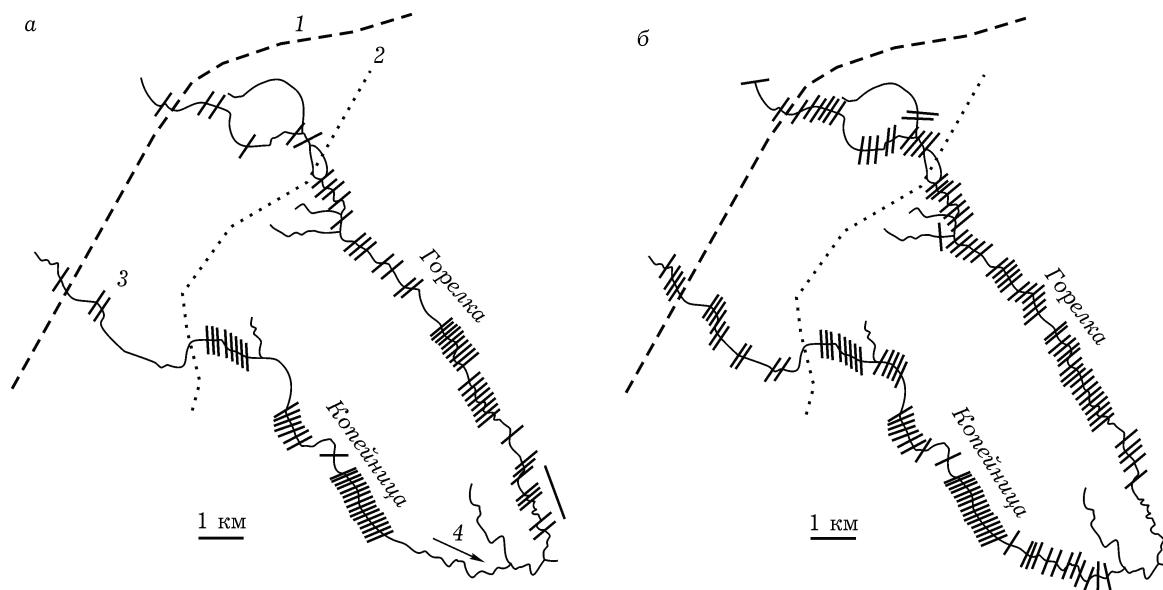


Рис. 3. Изменения количества и расположения бобровых плотин на реках Горелка и Копейница в 2005 (а) и в 2015 г. (б). 1 – граница заповедника, 2 – граница охранной зоны, 3 – бобровая плотина, 4 – направление течения

Сеть бобровых каналов образована в поймах малых рек вне болотного массива (см. рис. 2) и в поселениях, расположенных по краям болотного массива. Например, в одном из таких поселений на участке длиной 450 м протяженность каналов составляет 1440 м. В этом поселении бобры переместили не менее 234 м³ торфа и грунта [Завьялов, 2012].

Корма и кормодобывание. Осина являлась основой древесно-кустарниковых кормов только на начальном этапе заселения ПЛБС, в настоящее время в центре болотного массива главным кормом для бобров стала береза, а по периферии болотного массива роливы и березы примерно одинаковы. Ключевое значение в питании бобров играют недревесные водно-болотные растения: белокрыльник (*Calla palustris*), сабельник болотный (*Comarum palustre*), кубышка желтая (*Nuphar lutea*), тростник обыкновенный (*Phragmites australis*), осоки (*Carex* sp.), касатик ложноаирный (*Iris pseudacorus*) [Завьялов, 2012].

Река Тюдьма (Центрально-Лесной заповедник)

Бобры обитают на этой реке с 1936 г. Продолжительное время, до 1980-х гг. численность бобров на р. Тюдьма в границах запо-

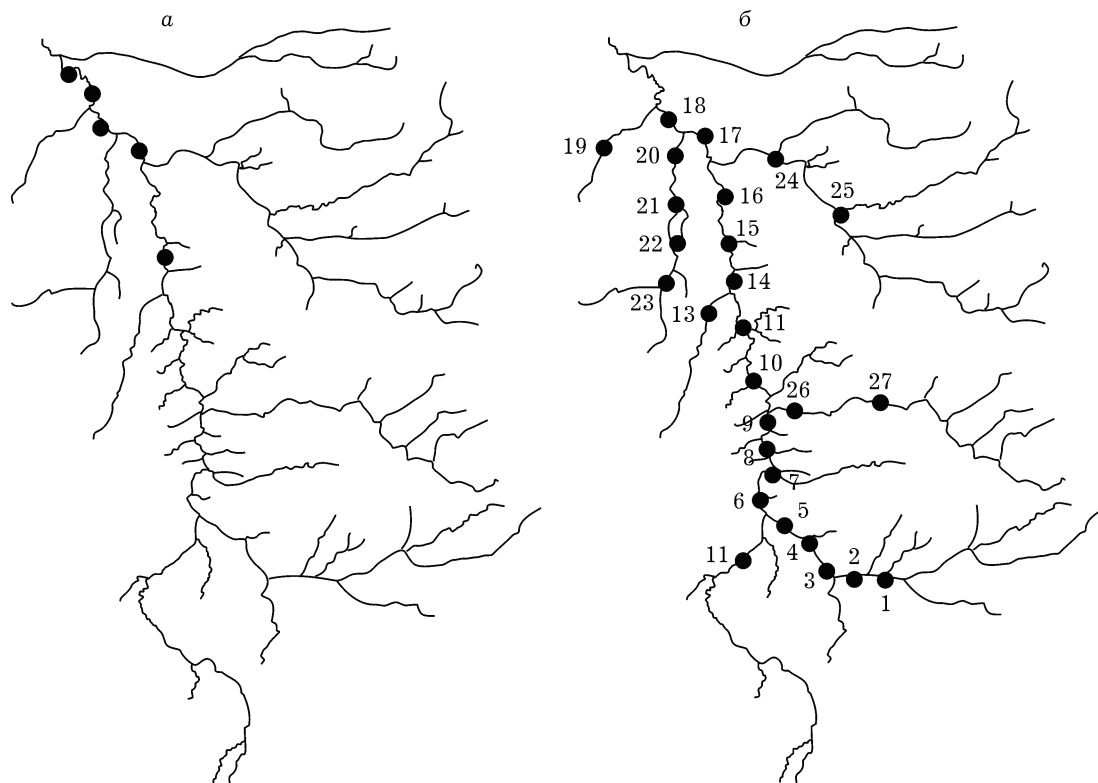


Рис. 4. Размещение поселений (черный кружок) в бассейне Тюдьмы. а – в 1981 г., б – в 2008 г. [Завьялов и др., 2011]

ведника не превышала пяти поселений. В 1981–1982 гг. плотность населения составила 0,22 поселения/км русла, что соответствовало максимальной емкости среды того времени [Завьялов и др., 2011] (рис. 4).

На обследованных в 2007–2008 гг. 29 км водотоков в бассейне Тюдьмы обнаружено 27 жилых и нежилых поселений. Бобры заселили весь бассейн реки, за исключением самых маленьких ручьев (см. рис. 4). Из 20 жилых поселений, размер которых удалось оценить в 2008 г., 12 (60 %) оказались крупными, шесть (30 %) – средними и 2 (10 %) – слабыми. Плотность составила 0,7 поселения/км русла, а среднее расстояние между соседними заселенными жилищами – 1211 ± 422 м ($n = 21$). Таким образом, современная плотность населения бобров в бассейне Тюдьмы относительно высокая.

Строительная деятельность. Всего в 2007–2008 гг. в бассейне Тюдьмы обнаружено 197 плотин, из них 90 расположены собственно на русле, а остальные 107 – на ручьях. В среднем на 1 км водотока насчитывалось

6,8 плотин. Средняя длина плотин составила $10,7 \pm 1,2$ м ($n = 151$) [Завьялов и др., 2011].

Бобры чаще обитали в хатках (18 из 27 поселений), реже в норах (8 из 27), в одном случае в полухатке. Только две хатки (в поселениях № 20 и 22) оказались большого размера, остальные – или новые небольшие (высотой 1,0–1,2 м) или новые, выстроенные на широких основаниях старых, давно разрушенных хаток. По-видимому, регулярное разрушение построек медведями, быстрое истощение кормов и продолжающийся процесс образования новых ветровалов вынуждают бобров к частым локальным перемещениям [Завьялов и др., 2011].

Изменения местообитаний. Продолжительное время, примерно с 1940 по 1981 г., в бассейне р. Тюдьма не насчитывалось более пяти поселений на весь бассейн. Впоследствии в результате и обширных ветровалов и постепенного накопления различных бобровых сооружений емкость среды значительно увеличилось, и количество поселений возросло до 25 жилых в 2008 г. Ветровалы по-

вливали на бобровое население несколькими путями. Во-первых, бобры смогли использовать поваленные ветром крупные деревья осин и берез. Во-вторых, ветровалы привели к разрушению лесного полога на значительных территориях. В результате демулационных изменений “ветровальные окна” начали зарастать молодняком лиственных пород и кустарниками, которые и стали кормом бобрам в большинстве поселений бассейна Тюдмы. Именно значительное катастрофическое разрушение спелых еловых лесов сделало возможным обитание бобров в верховьях Тюдмы. В-третьих, обширные ветровалы временно ограничили перемещения крупных хищников [Завьялов и др., 2011].

Река Таденка (Приокско-Тerrasный заповедник)

В 1948 г. на р. Таденка выпущено две пары бобров. Первые 15 лет количество поселений увеличивалось медленно, несмотря на регулярное размножение. Стабильно существовало одно крупное поселение, а новые быстро образовывались и быстро исчезали. В 1962–1963 гг. отмечено образование новых семей и увеличение количества поселений. В 1970-е гг. в долине р. Таденка обитает уже 6–9 семей. С 1980 г. и по конец столетия в бассейне реки существует 8–10 поселений. С 1993 по 2004 г. данные по количеству поселений и бобров отсутствуют [Речной бобр..., 2012]. В период с 2008 по 2012 г. в бассейне р. Таденки бобры обитали в 10–13 поселениях (рис. 5; см. таблицу). Плотность составляла от 7 до 9 поселений на 10 км русла. В 2009 г. расстояние до ближайшего соседа – 964 ± 683 м ($n = 11$). Численность бобров в эти годы варьировала от 29 до 41 особи (см. таблицу).

До начала 1980-х гг. новые поселения бобров чаще занимали не использованный ранее участок. К 1984 г. все участки хотя бы однажды заселялись, и бобры стали повторно заселять ранее оставленные места [Речной бобр..., 2012].

С 2008 по 2012 г. непосредственно на русле р. Таденка существовало семь поселений (№ 1–3, 5–8), на ручье Ниговце – два по-

селения (№ 9 и 11), на Соколовом ручье – одно (№ 11). Начиная с 2009 г. добавилось по одному поселению на Таденке (№ 4) и ручье Жидовине (№ 13). Кроме того, всего одну зиму обитал бобр-одиночка на Ниговце (№ 10, 2009 г.) и существовало слабое поселение на р. Таденка (№ 14, 2011 г.) (см. рис. 5).

Места зимовок каждой семьи не являлись постоянными. Бобры на р. Таденка чаще устраивали места зимовок только на один год, в пяти случаях зимовали в одном и том же месте два года подряд и в одном случае – три года. Отмечен возврат семьи в старое место их зимовки через 4 года, а также использование одного и того же места разными семьями. Центры поселения смещались на 200–1200 м, иногда трижды в год.

Строительная деятельность. Выжить на такой мелкой речке, как Таденка, бобры могли только постоянно сооружая плотины. В сочетании с подвижностью поселений это приводит к увеличению количества плотин по мере увеличения продолжительности обитания бобров. В 1953 г. в бассейне Таденки насчитывалось всего три плотины, а в 1984 г. обнаружено уже 146 плотин разного состояния, от новых до заброшенных. Средняя длина составила $10,57 \pm 0,91$ м. В конце 2009 г. выявлено 179 плотин со средней длиной $26,0 \pm 2,8$ м [Речной бобр..., 2012].

Характеристики использования и сохранности бобровых сооружений приведены для двух временных отрезков: с 2007 по 2010 г. для всех водотоков бассейна Таденки и с 2007 по 2012 г. – только для русла Таденки.

С 2007 по 2010 г. в бассейне р. Таденка обнаружено 208 плотин. Осенью 2010 г. из них в той или иной степени сохранности осталось 174 (84 %). Сохранность плотин в русле Таденки оказалась ниже, чем на впадающих в нее ручьях, что объясняется большей площадью водосбора, более сильным, чем в ручьях, течением и более высокими паводками. Непосредственно на русле Таденки за четыре года зарегистрировано 105 плотин разной степени сохранности. Однако к осени 2010 г. 21 плотина исчезла, из 84 оставшихся 16 отремонтированы. За лето 2010 г. бобры построили 12 новых плотин, из них шесть уже к осени оказались заброшенными и промытыми.

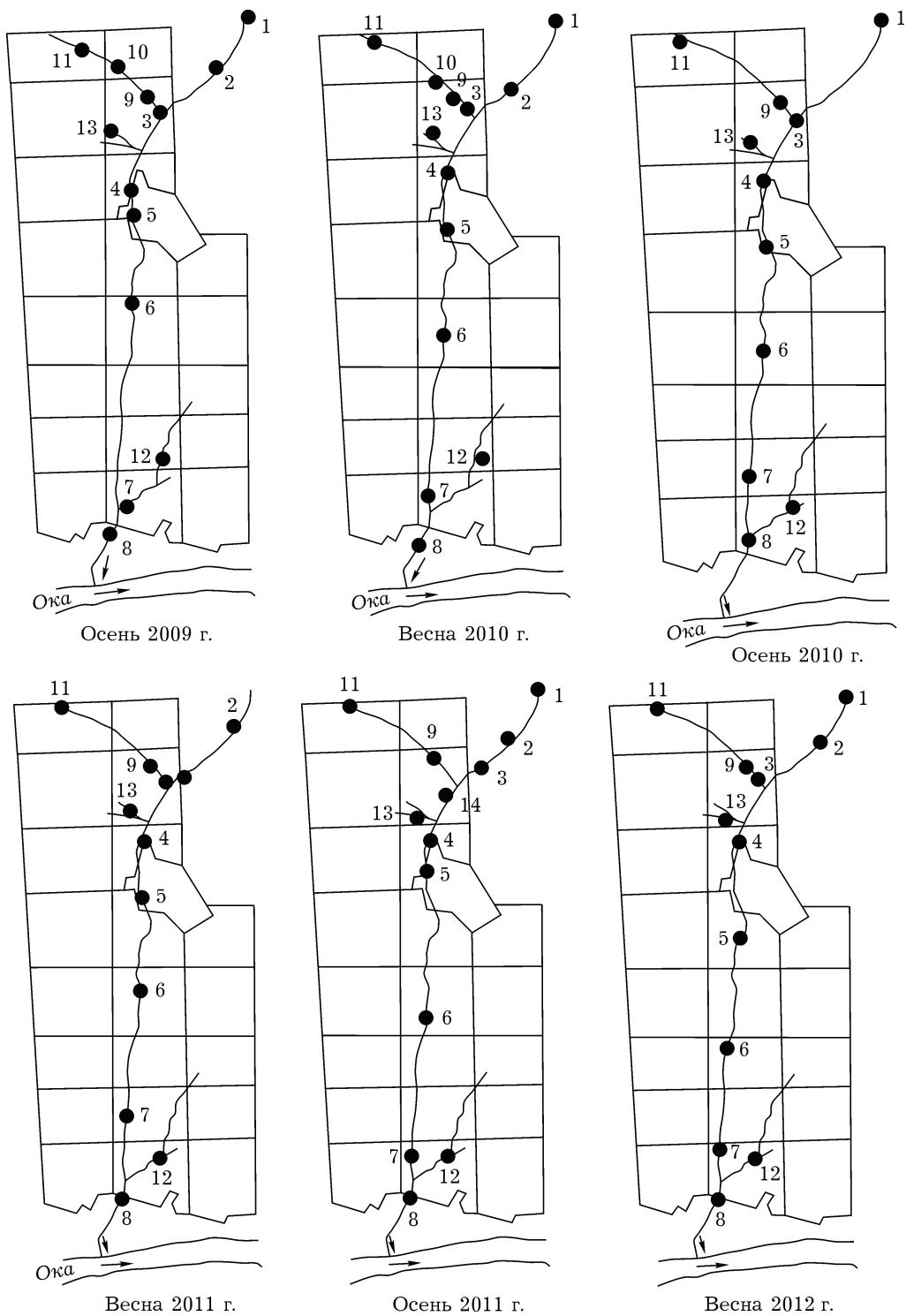


Рис. 5. Изменения расположения поселений в бассейне р. Таденка в 2009–2012 г.

Собственно на русле Таденки с 2007 по 2012 г. зарегистрировано 125 плотин, 81 (65%) из них бобры ремонтировали хотя бы однажды.

После того, как бобры перестают следить за плотинами, последние быстро разруша-

ются. Например, одна плотина построена летом, но к осени уже исчезла, три просуществовали год, еще три плотины – два года, а одна плотина – три года. Из 48 плотин, не отремонтированных бобрами в течение трех

Изменение «мощности» поселений в бассейне р. Таденка в 2008–2012 гг.

Номер поселения	Год				
	2008	2009	2010	2011	2012
1	?	+	Среднее	?	?
2	+	Крупное	+	Среднее	+
3	Среднее	То же	Крупное	То же	Слабое
4	–	Слабое	Слабое	»	То же
5	Среднее	Крупное	Крупное	Крупное	Крупное
6	Слабое	крупное	Среднее	Среднее	То же
7	Среднее	Среднее	То же	То же	Среднее
8	То же	То же	Слабое	»	Слабое
9	»	»	Среднее	»	Среднее
10	–	Слабое	–	–	–
11	Слабое	То же	Слабое	Слабое	Среднее
12	Крупное	Среднее	То же	Среднее	То же
13	–	Слабое	»	То же	»
14	–	–	–	Слабое	–
Итого особей	29	41	32	40	40

Примечание. “+” – поселение жилое, но определение «мощности» не удалось провести; “–” – поселение нежилое, “?” – не обследовано.

лет, 12 (25 %) исчезли полностью, а от остальных сохранились только фрагменты.

Отмечено 11 случаев, когда бобры возводили плотины на месте старых, но также ежегодно регистрировалось и строительство новых плотин в местах, где не проявлялось следов прежних (37 плотин за шесть лет наблюдений).

За шесть лет зарегистрировано 24 жилища: 10 нор, 10 полухаток и четыре хатки. Только однажды мы наблюдали в одном и том же пруду поселения № 5 (2010 г.) одновременное использование двух жилищ – хатки и полухатки. Вместе со сменой мест зимовки менялось и жилище. Не более одного года бобры использовали 13 жилищ (54 %), два года подряд – девять (38 %), три года – два (8 %).

Таким образом, отмечающаяся на р. Таденка мобильность мест зимовок бобровых семей обуславливает и смену плотин и жилищ.

Особенности кормодобывания. В питании бобров Приокско-Террасного заповедника намного выше удельный вес древесных кормов и значительно ниже роль водных растений, чем в других бобровых популяциях. Эта закономерность объясняется слабым развитием водной растительности в реках заповед-

ника. С 1989 г. отмечены первые дальние наземные переходы бобров для заготовки древесных кормов. С 1991 г. наземные переходы увеличились до 50–100 м. В 1962–1963 гг. животные начали активно строить высокие плотины, создавать обширные пруды, но корма быстро истощались, и с 1970 г. увеличились размеры занятых участков, продолжается активное строительство плотин, возрастает захламленность берегов [Речной бобр..., 2012].

В 2009 г. средняя длина бобровых троп при заготовках древесно-кустарниковых кормов составила $39,6 \pm 23,9$ м ($n = 28$). Из них 25 % оказались длиннее 49 м, а две самых длинных – 100 и 109 м. 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 [Речной бобр..., 2012].

Изменения местообитаний. Многолетнее обитание бобров привело к уменьшению видового богатства древесного яруса за счет изъятия осины из прибрежных лесов. Кормодобывание бобров повлекло разреживание

древостоя и одновременное увеличение диаметра оставшихся деревьев. Если при первичном использовании поселения полоса кормодобывания не превышала 50 м, то при многократном использовании и при отсутствии хищников эта зона расширилась до 165 м [Горяйнова и др., 2014].

За десятилетия обитания деятельность бобров создала все условия для развития в пойме Таденки черноольховых лесов. Однако при существующей частоте переселений бобров и черноольшаники могут оказаться затопленными новыми плотинами. После затопления изреживается ярус древостоя, полностью выпадают липа, вяз, ель, число стволов черемухи сокращается в 5 раз, березы – в 2,5 раза, ольхи – в 1,2 раза. Около 60 % погибших берез подгрызались бобрами в первый год после сооружения плотины. В затопленном черноольшанике из подлеска исчезают бересклет, крушина, жимолость и калина. Бобровый пруд постепенно заселяют травы водно-болотной эколого-ценотической группы [Речной бобр..., 2012].

Река Пушта (Мордовский заповедник)

Бобры обитают на реке с 1936 г. История заселения, долговременная динамика численности, факторы, ее определяющие, изложены в предыдущей работе [Завьялов и др., 2015]. Большая часть бобрового населения Мордовского заповедника в течение многих лет сконцентрировалась в основном на двух участках – пойменных озерах Мокши в юго-западной части заповедника и в бассейне р. Пушты. В обоих этих участках наблюдалось как забрасывание старых поселений, так и образование новых. По данным пространственного размещения поселений в бассейне Пушты в 2010 и 2013 гг. этот процесс шел относительно быстро, поселения, постепенно перемещались вдоль речного русла, и в конечном итоге бобры освоили все минимально пригодные для них местообитания (рис. 6).

Осенью 2013 г. в бассейне р. Пушта выявлено 10 жилых поселений: шесть средних, три слабых, размер одного поселения установить

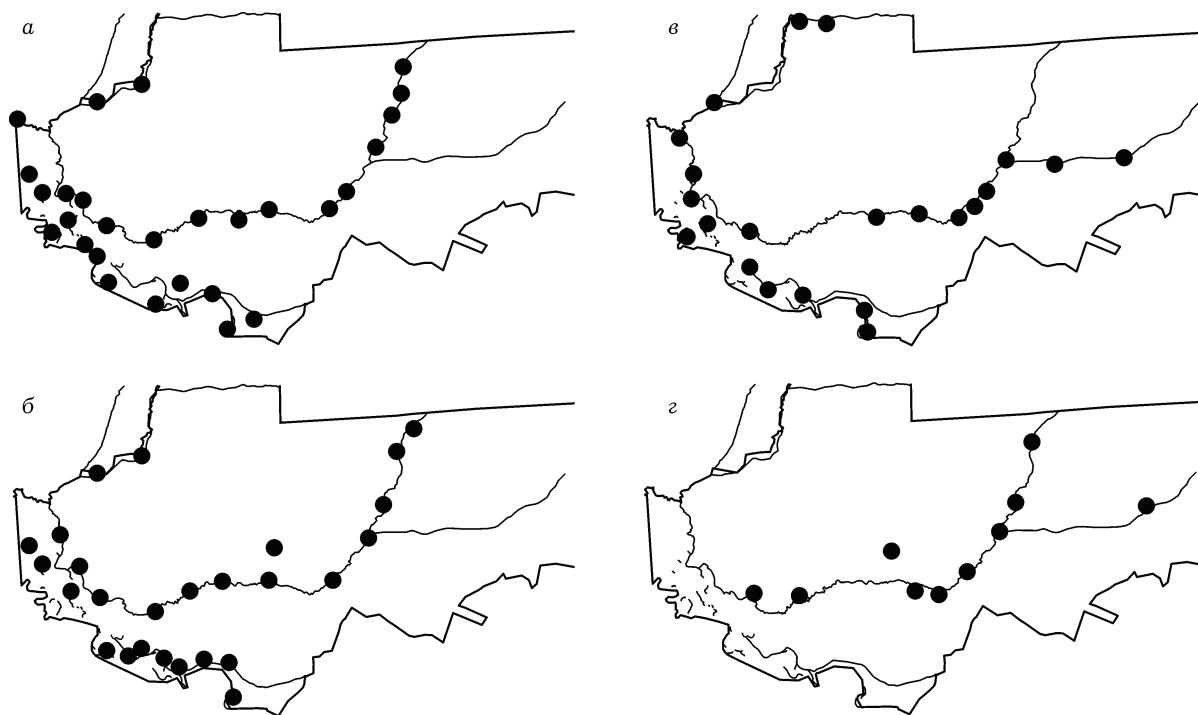


Рис. 6. Размещение бобровых поселений в Мордовском заповеднике. а – в 1957 г.; б – в 1980 г.; в – в 2010 г.; з – в бассейне р. Пушта в 2013 г. [Завьялов и др., 2015].



Рис. 7. Размещение черноольховых лесонасаждений в западной части Мордовского заповедника, по данным лесоустройства 2014 г. Разными оттенками серого показаны разновозрастные черноольховые насаждения

не удалось. Расстояние до ближайшего соседа составило 3003 ± 1640 м ($n = 10$).

Строительная деятельность. Из 10 обследованных осенью 2013 г. поселений в двух жилище не найдено. Однако, поскольку эти поселения располагались в залитых водой топких черноольшаниках, то можно с большой долей вероятности предположить, что бобры обитали в хатках или черноольховых коблах. Из оставшихся восьми поселений только в одном бобры обитали в норах, во всех остальных они использовали черноольховые коблы и строили на их основе хатки среднего размера, высотой 1,1–1,3 м. Крупных жилищ не зарегистрировано.

На 21,7 км водотоков обнаружены 66 плотин, в среднем три плотины/км водотока. Средняя длина – $39,9 \pm 41,3$ м ($n = 34$). Особенностью плотин бассейна Пушты является малое количество уложенной в них древесины. В большинстве случаев они представляют собой извилистый вал из грунта, вытолкнутого со дна пруда [Завьялов и др., 2015].

Изменения местообитаний. Факторами, ограничившими рост численности бобров в Мордовском заповеднике, оказались прогрессирующее истощение запасов древесно-кустарниковых кормов и отсутствие свободных участков для расселения [Бородина и др., 1970]. Многолетнее обитание бобров привело к полному истреблению прибрежных зарослей ив на пойменных озерах заповедни-

ка, выборочному изъятию березы из прибрежных древостоев на малых реках и развитию ольшаников [Бородина, 1974]. По данным последнего лесоустройства (2014 г.) по берегам р. Пушта почти на всем ее протяжении сформировались черноольховые леса разного возраста (рис. 7).

ОБСУЖДЕНИЕ

Приведенные примеры показывают разные сценарии освоения бобрами малых рек. Плотность населения, выраженная через расстояние до ближайшего соседа, варьировала от 964 до 3003 м, т. е. все указанные значения охватывают весь известный по литературным данным [Завьялов, 2015] диапазон значений плотности населения бобров. Освоение территорий бобрами происходит закономерно: сначала заселяются самые лучшие участки, затем субоптимальные, после чего начинают заселяться пессимальные [Жарков, 1968], и даже появляются нетерриториальные животные [Nolet, Rosell, 1994]. Очевидно, что чем выше численность и плотность населения бобров, тем больше их отселяется в субоптимальные и пессимальные местообитания, где для того, чтобы выжить, они вынуждены производить значительные изменения среды обитания.

Увеличение плотности населения возможно не только за счет образования новых по-

селений, но и за счет возрастания количества бобров в одном поселении. В этом отношении сравниваемые территории заметно различаются. Только в ПЛБС стабильно существует группа крупных поселений, тогда как на остальных территориях крупных поселений или вообще нет (Пушта), или они существуют некоторое время, но затем количество бобров сокращается до среднего (Таденка). Отметим, что на р. Пушта в прошлом неоднократно существовали крупные бобровые поселения. Так, М. Н. Бородин [1966] уже в начале 1960-х гг. отмечала наличие крупных поселений и перенаселенность на р. Пушта. Среднее число бобров в одном поселении больше четырех и, соответственно, увеличение доли крупных поселений в Мордовском заповеднике отмечено в 1949–1951, 1962–1964, 1971 и в 1990–1991 гг. [Завьялов и др., 2015]. Известно, что образование крупных поселений подтверждает наличие благоприятных для бобров условий на начальных звеньях гидрографической сети [Николаев, 1984, 2006]. С другой стороны, это также показывает, что численность приближается к максимальной емкости среды [Гревцев, 1990; Ulevičius, 1997]. Крупные поселения существуют недолго и быстро распадаются, как это видно на примере Таденки или других регионов [Кудряшов, 1975; Гревцев, 1990]. В Воронежском заповеднике на малых реках и ручьях образовались микропопуляции с депрессивным типом динамики численности. Следствием концентрации бобров в таких местообитаниях стало истощение запасов кормов и глубокая депрессия численности. В долговременном плане для таких микропопуляций характерны значительные колебания плотности населения по годам и большая разница в плотности заселения угодий [Николаев, 1984]. Аналогичная закономерность отмечена для р. Пушта. Если в 1971 г. в Мордовском заповеднике насчитывалось 62 поселения, то с 1995 по 2010 г. – всего 20–29 [Завьялов и др., 2015]. Возможно, время обследования других малых рек – Тюдма и Таденка – совпало с очередным периодом накопления “лишних” взрослых бобров в родительских поселениях. Подтверждением недолговечности крупных поселений являются не только результаты наблюдений (см. таблицу), но и отсутствие больших боб-

ровых жилищ в бассейнах Тюдмы и Таденки по сравнению с огромными хатками, непрерывно заселенными крупными бобровыми семьями, вокруг ПЛБС.

Продолжительность обитания бобров на одном месте также заметно различается среди всех сравниваемых территорий. Если в ПЛБС бобры живут относительно стабильно на одном месте, то на других территориях они постоянно перемещаются. На р. Таденка бобры недолго живут на одном месте, а перемещения стали ежегодными и неоднократными. На р. Пушта также наблюдалось постоянное перемещение поселений (см. рис. 6). По Тюдме количественных характеристик продолжительности обитания бобров на одном месте нет, но отсутствие крупных бобровых жилищ служит косвенным доказательством того, что и на этой малой реке бобры регулярно переселялись.

При этом длительные ряды наблюдений (Таденка – более 60 лет, Тюдма – 72 года, Пушта – 78 лет) показывают, что бобры полностью не исчезают из речных систем. Здесь особенно нужно подчеркнуть, что в момент выпуска бобров и на р. Таденка [Речной бобр..., 2012] и на р. Тюдма [Завьялов и др., 2011] условия являлись неблагоприятными. Однако, несмотря на истощение кормов, климатические аномалии, хищников и конкурентов бобры постоянно обитали на этих малых реках с разной плотностью населения. Длительные ряды наблюдений также показали, что бобры могут обитать при низкой плотности населения до тех пор, пока накопленные результаты средообразующей деятельности предыдущих поколений и благоприятное стечение обстоятельств (например, ветровалы) не создадут условий для нового быстрого роста численности.

Строительная деятельность (средние размеры плотин и их число на 1 км речного русла), за исключением р. Пушта, на всех сравниваемых территориях была интенсивной, близкой к максимальным показателям для обоих видов бобров [Завьялов, 2015]. Сравнительные исследования строительной деятельности канадского и речного бобров в Карелии при обитании обоих видов в одинаковых орографических, эдафических и гидрологических условиях показали, что строительная активность бобров – это реакция

животных на особенности среды обитания, но не видовое проявление строительного инстинкта [Данилов, Федоров, 2015].

Анализ современной литературы [Завьялов, 2015] выявил дефицит данных по сохранности (долговечности) бобровых сооружений. Приведенные выше результаты наблюдений на р. Таденка показывают, что бобровые плотины в отсутствие бобров относительно быстро разрушаются. Долговременная (в течение многих лет) сохранность плотин и увеличение их общего количества определяются исключительно непрерывной строительной деятельностью бобров, т. е. однажды попав в сферу деятельности бобров, территория включается в многократно повторяемые циклы заселения-забрасывания. Бобры не могут повторно осваивать восстановившиеся ресурсы, как это делали предыдущие поколения обитателей, они вынуждены при повторном заселении осваивать территорию по-новому, однако используют доставшуюся им от предшественников инфраструктуру [Завьялов, 2015].

Общим для всех сравниваемых территорий является кумулятивный характер произведенных бобрами изменений среды, постепенное увеличение количества плотин, несмотря на их ежегодное разрушение. Известно, что существует предел насыщенности ландшафта бобровыми сооружениями, хорошо заметный по реакции растительности на произведенные бобрами изменения гидрологического режима почв и растительности. Образуются так называемые бобровые пятна, напрямую связанные с ростом численности бобра [Broschart et al., 1989; Naiman et al., 1994]. Прежде всего, самые крупные пятна появляются по мере приближения численности бобров к пределу емкости местообитаний, размеры новых пятен уменьшаются [Broschart et al., 1989; Johnston, Naiman, 1990]. Во время флуктуаций численности бобров на высоком уровне и при снижении численности площадь “пятен” остается относительно стабильной [Host, Meysembourg, 2008]. Предел насыщения ландшафта бобровыми пятнами определяется геоморфологическими особенностями местности [Johnston, Naiman, 1990; Cunningham et al., 2006]. Приведенные данные по малым рекам, заселенным бобрами более 60 лет (Таденка, Тюдьма, Пуш-

та), показывают, что внутри самих бобровых пятен изменения среды в результате деятельности животных происходят непрерывно.

Особенности кормодобывания бобров, населяющих разные малые реки, также заметно различаются. Например, на р. Таденка травянистые корма довольно бедные, а древесные истощены многолетней эксплуатацией. Поэтому бобры оказались вынуждены расширить зону заготовки кормов с 40–50 до 165 м [Горайнова и др., 2014]. В ПЛБС, наоборот, обильны макрофиты, и именно они составляют основу кормов бобров, обитающих вокруг и в центре болотного массива [Завьялов, 2012]. Примечательно, что на реках Пушта и Тюдьма, даже при истощении кормов, увеличения ширины зоны заготовки кормов не произошло. Бобры по-прежнему предпочитали не отходить от воды далее, чем на 30–50 м. Возможно, это обусловлено постоянным наличием в бассейнах этих рек крупных хищников, не исключаются и другие факторы, ограничивающие ширину зоны кормодобывания у бобров [Завьялов, 2015].

Важным фактором многолетнего взаимодействия бобров и их местообитаний оказалось и взаимодействие с другими средообразователями, например, с черной ольхой (*Alnus glutinosa* (L.) Gaerth). Развитие черноольшаников в бобровых местообитаниях отмечено во многих заповедниках европейской части России: “Брянский лес” [Евстигнеев, Беляков, 1997], Воронежский [Николаев, 1997], Дарвинский [Завьялов, 2015], Приокско-Террасный [Речной бобр..., 2012], Мордовский [Завьялов и др., 2015]. В условиях заповедника “Брянский лес” примерно к 30–40 годам после заселения бобров ведущая роль в организации растительных сообществ полностью переходит к черной ольхе, формирующей верхний полог и сдерживающей развитие популяций древесных растений и лугово-опушечных трав в нижнем ярусе [Евстигнеев, Беляков, 1997]. На Моховском ключе Воронежского заповедника первоначально бобры нашли богатые запасы древесных кормов и быстро размножились. Затем, после строительства плотин и выборочного изъятия из древостоев осины и березы, создались условия для формирования в прибрежной полосе чистых черноольшаников. Это приве-

ло к снижению плотности населения бобров и вынудило их увеличить размеры территорий и ежегодно изменять места зимовок [Николаев, 1997]. Очевидно, что в пределах современного ареала черной ольхи весь комплекс жизнедеятельности бобров постепенно приводит к изменению экологических условий в сторону, более благоприятную для развития черноольшаников. Таким образом, бобр и черная ольха вступают во взаимодействие с передачей ведущей функции в сообществе от одного вида к другому. Такого рода взаимодействия В. С. Залетаев [1976] относил к сложному зоогенно-фитогенному биогеоэкологическому циклогенезу. Сложность исследований подобных процессов состоит в том, что причина и следствие периодически меняются местами, поэтому трудно оценить относительный вклад одного из средообразователей в общую картину изменения местообитаний.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Несмотря на то, что сравниваемые территории различаются по плотности населения бобров, особенностям их кормодобывания, строительной деятельности, продолжительности обитания бобров, общим для всех сравниваемых территорий будет то, что в долгосрочной перспективе бобры из этих экосистем не исчезнут. Анализ многолетних рядов динамики численности бобров и ее прогноз на 40–80 лет [Речной бобр..., 2012; Petrosyan et al., 2015] показали, что только на северном пределе ареала бобра (Лапландский заповедник) возможно постепенное угасание бобровой популяции вследствие медленного восстановления кормов. Во всех остальных популяциях животные не только остаются в экосистемах, но и во многих случаях обитают с высокой численностью.

Таким образом, рассматривая современную малую реку, населенную бобрами, мы, в первую очередь, видим только внешний контур, который достаточно четко очерчивает границы влияния бобровой деятельности в пространстве. Внутри этого контура происходят постоянные изменения, связанные с циклами повторного заселения и повторного преобразования местообитаний. Новые преобразования среды накладываются на

“памятники” предыдущих изменений, и все это вместе создает пеструю, динамичную и быстро меняющуюся картину.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 15-04-06423).

ЛИТЕРАТУРА

- Барабаш-Никифоров И. И. Бобр и выхухоль как компоненты водно-берегового комплекса. Воронеж, 1950. 107 с.
- Бородин М. Н. Материалы к изучению динамики мокшанской бобровой популяции // Тр. Мордов. гос. заповедника им. П. Г. Смиловича. Саранск: Мордов. кн. изд-во, 1966. Вып. 3. С. 5–38.
- Бородин М. Н. Возрастной состав и производительность бобровых семей // Там же. Саранск, 1974. Вып. 6. С. 23–30.
- Бородин М. Н., Бородин Л. П., Терёшкин И. С., Штарев Ю. Ф. Млекопитающие Мордовского заповедника (Эколого-фаунистический очерк) // Там же. Саранск, 1970. Вып. 5. С. 5–60.
- Вомперский С. Э., Ерофеев А. Е. Влияние поселений бобра на осушенные каналы и мелиорированные насаждения // Лесоведение. 2005. № 6. С. 64–72.
- Горайнова З. И., Кацман Е. А., Завьялов Н. А., Хляп Л. А., Петросян В. Г. Оценка древесно-кустарниковых кормов речного бобра (*Castor fiber* L.) и изменение стратегии кормодобывания при их истощении // Рос. Журн. Биол. Инвазий. 2014. № 3. С. 27–45.
- Гревцев В. И. Итоги реакклиматизации и перспективы воспроизводства бобра в Вологодской области // Интенсификация воспроизводства ресурсов охотничьих животных. Киров, 1990. С. 206–219.
- Данилов П. И., Федоров Ф. В. Сравнительная характеристика строительной активности канадского и европейского бобров на Европейском Севере России // Экология. 2015. № 3. С. 212–218.
- Дежкин В. В., Дьяков Ю. В., Сафонов В. Г. Бобр. М.: Агропромиздат, 1986. 256 с.
- Дьяков Ю. В. Бобры Европейской части Советского Союза. М.: Моск. рабочий, 1975. 480 с.
- Евстигнеев О. И., Беляков К. В. Влияние деятельности бобра на динамику растительности малых рек (на примере заповедника “Брянский лес”) // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1997. Т. 102, вып. 6. С. 34–41.
- Жарков И. В. Структура и динамика населения млекопитающих на примере бобра в СССР: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. 1968. 42 с.
- Завьялов Н. А. Особенности экологии бобров (*Castor fiber*), заселяющих водоразделы и начальные звенья гидрографической сети // Зоол. журн. 2012. Т. 91, № 4. С. 464–474.
- Завьялов Н. А. Средообразующая деятельность бобра (*Castor fiber* L.) в европейской части России // Тр. гос. природ. заповедника “Рдейский”. Великий Новгород, 2015. Вып. 3. 320 с.
- Завьялов Н. А., Артаев О. Н., Потапов С. К., Петросян В. Г. Бобры (*Castor fiber*) Мордовского заповедника: история развития популяции, современное состояние и ее дальнейшие перспективы // Рос. Журн. Биол. Инвазий. 2015. № 2. С. 20–45.

- Завьялов Н. А., Желтухин А. С., Кораблев Н. П. Бобры бассейна р. Тюдма (Центрально-лесной заповедник) – от первых реинтродукций до “идеальной” популяции // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 2011. Т. 116, № 3. С. 12–23.
- Залетаев В. С. Жизнь в пустыне (географо-биогеоценотические и экологические проблемы). М.: Мысль, 1976. 271 с.
- Кудряшов В. С. О факторах, регулирующих движение численности речного бобра в Окском заповеднике // Млекопитающие, численность, ее динамика и факторы, их определяющие: Тр. Окского гос. заповедника. Рязань, 1975. Вып. XI. С. 5–124.
- Лавров Л. С. Количественный учет речного бобра методом выявления мощности поселения // Методы учета численности и географического распространения наземных позвоночных. М.: Изд-во АН СССР, 1952. С. 148–155.
- Легайда И. С. Средообразующая деятельность бобров и охрана прибрежных биогеоценозов Украины: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1992. 15 с.
- Николаев А. Г. Многолетняя динамика численности бобров Воронежского биосферного заповедника // Развитие природных комплексов Усмань-Воронежских лесов на заповедной и антропогенной территориях: Тр. Воронеж. биосфер. гос. заповедника. Воронеж: Биомик, 1997. С. 81–98.
- Николаев А. Г. Формы сосуществования бобров и рациональное использование вида // Научные основы боброводства. Воронеж: Изд-во ВГУ, 1984. С. 46–49.
- Николаев В. И. Закономерности динамики сообществ наземных позвоночных торфяных болот Центральной России и стратегия их сохранения: дис. ... д-ра биол. наук. М., 2006. 363 с.
- Панкова Н. Л. Структура и динамика растительного покрова водоемов Окского заповедника // Тр. Окского гос. природ. биосфер. заповедника. Рязань: НП “Голос губернии”, 2014. Вып. 31. 166 с.
- Панов Г. М. Бобры. Киев: Урожай, 1990. 173 с.
- Речной бобр (*Castor fiber* L.) как ключевой вид экосистемы малой реки (на примере Приокско-Террасного государственного биосферного природного заповедника) / под ред. Ю. Ю. Дгебуадзе, Н. А. Завьялова, В. Г. Петросяна. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2012. 150 с.
- Синицын М. Г., Русанов А. В. Влияние деятельности речного бобра на рельеф долин и русел малых рек Ветлужско-Унженского полесья // Геоморфология. 1990. № 1. С. 85–91.
- Ясинский С.В. Формирование гидрологического режима водосборов малых равнинных рек: автореф. дис. ... д-ра геогр. наук. М., 2009. 52 с.
- Broschart M. R., Johnston C. A., Naiman R. J. Predicting beaver colony density in boreal landscapes // J. Wildl. Managem. 1989. Vol. 53, N 4. P. 929–934.
- Butler D. R., Malanson G. P. The geomorphic influence of beaver dams and failures of beaver dams // Geomorphology. 2005. Vol. 71. P. 48–60.
- Cunningham J. M., Calhoun A. J. K., Glanz W. E. Patterns of beaver colonization and wetland change in Acadia National Park // Northeastern Naturalist. 2006. Vol. 13, N 4. P. 583–596.
- Gurnell A. M. Analysis of the effects of beaver dam-building activities on local hydrology // Scottish Nat. Heritage Rev. 1997. N 85. 73 p.
- Hillman G. R. Flood wave attenuation by a wetland following a beaver dam failure on a second order boreal stream // Wetlands. 1998. Vol. 18, N 1. P. 21–34.
- Host G., Meysembourg P. A comparison of recent and historic landscape changes by beaver activity in Voyageurs National Park, 1927–2005. Final report to National Park Service. Great Lakes Northern Cooperative Ecosystem Studies Unit. Great Lakes Network. (Draft 09.23.08) URL: [http://gisdata.nrrri.umn.edu/compare/GP/VOYA %Beaver %20Final %20Report %20Text %20and %20Figure %20/209-23-08.pdf](http://gisdata.nrrri.umn.edu/compare/GP/VOYA%Beaver%20Final%20Report%20Text%20and%20Figure%20/209-23-08.pdf)
- John S., Klein A. Beaver pond development and its hydrogeomorphic and sedimentary impact on the Jossa floodplain in Germany // Lutra. 2003. Vol. 46, N 2. P. 183–188.
- Johnston C. A., Naiman R. J. The use of geographic information system to analyze long-term landscape alteration by beaver // Landscape Ecol. 1990. Vol. 4, N 1. P. 5–19.
- Meentemeyer R. K., Vogler J. B., Butler D. R. The geomorphic influences of burrowing beavers on streambanks, Bolin Creek, North Carolina // Z. Geomorph. N. F., 1998. Vol. 42, N 4. P. 453–368.
- Naiman R., Pinay G., Johnston C., Pastor J. Beaver influence on the long-term biogeochemical characteristics of boreal forest drainage networks // Ecology. 1994. Vol. 74, N 4. P. 905–921.
- Naiman R. J., Melillo J. M., Hobbie J. E. Ecosystem alteration of boreal forest streams by beaver (*Castor canadensis*) // Ecology. 1986. Vol. 67, N 5. P. 1254–1269.
- Nolet B. A., Rosell F. Territoriality and time budgets in beavers during sequential settlement // Can. Journ. Zool. 1994. Vol. 72. P. 1227–1237.
- Petrosyan V. G., Golubkov V. V., Zavyalov N. A., Goryainova Z. I., Dergunova N. N., Omelchenko A. V., Bessonov S.A., Albov S. A., Marchenko N. F., Khlyap L. A. Long-term population dynamics of reintroduced Eurasian beavers (*Castor fiber*) in suboptimal habitats of Russian nature reserves // Beavers – from genetic variation to landscape-level effects in ecosystems: 7th Int. Beaver Symp. Book of Abstracts (14–17 September 2015, Voronezh, Russia). Voronezh: Biomik Active, 2015. P. 50.
- Pollock M. M., Beechie T. J., Jordan C. E. Geomorphic change upstream of beaver dams in Bridge Creek, an ancient Columbia River basin, eastern Oregon // Earth Surface Processes and Landforms. 2007. Vol. 32. P. 1174–1185. DOI:10.1002/esp.1553.
- Polvi L. E., Wohl E. The beaver-meadow complex revisited – the role of beavers in post-glacial floodplain development // Ibid. 2012. Vol. 37. P. 332–346. DOI:10.1002/esp.2261.
- Rosell F., Borzér O., Collen P., Parker H. Ecological impact of beavers *Castor fiber* and *Castor canadensis* and their ability to modify ecosystems // Mammal Rev. 2005. Vol. 35, N 3, 4. P. 248–276.
- Toretti L. Beaver engineering and zoogeomorphological alterations to large fen landscapes in northern Michigan and Minnesota. M. S. Thesis. Northern Michigan University, Marquette, MI, USA. 2002. 98 p.
- Ulevičius A., Jasiulionis M., Jaktiene N., Žilysa V. Morphological alteration of land reclamation canals by beavers (*Castor fiber*) in Lithuania // Estonian Journ. Ecol. 2009. Vol. 58, N 2. P. 126–140.

Ulevičius A. Beaver (*Castor fiber*) in Lithuania: formation and some ecological characteristics of the present population // Proceeding of the 1. European beaver symposium, Bratislava, Slovakia, September 15 to 19, 1997 / ed K. Pachinger. / Institute of Ecology, Faculty of Natural Science Comenius University, Bratislava, Slovakia, 1997. P. 113–127.

Westbrook C. J., Cooper D. J., Baker B. W. Beaver assisted river formation // River Res. Appl. 2010. DOI:10.1002/rra.1359.

Zahner V. Dam building by beaver (*Castor fiber*) and its impact on forest stands in South Germany // Тр. Первого Евро-Американского конгресса по бобру / Тр. Волжско-Камского заповедника. Казань, 2001. Вып. 4. С. 119–126.

Beavers as Regulators of Substance and Energy Transfer in Ecosystems of Small Rivers. Why is it Difficult to Get an Overall Picture?

N. A. ZAVYALOV

Rdeyski State Reserve
175271, Kholm, Chelpanova str., 27
E-mail: zavyalov_n@mail.ru

Beavers act as important agents which regulate the transfer of matter and energy from land to water and vice versa. Nevertheless, despite many examples of regulation of energy and matter flows by beavers, we cannot extrapolate the obtained results and get an overall picture of the beavers' role as regulators of ecosystem processes. This can be explained by the strong contextual dependency of the results of beavers' habitat-forming activity and by changes in the animals' behavior after re-populating the habitat area. The peculiarities of the beavers' influence on the habitat were analyzed on the example of small rivers which were recently populated by beavers and small rivers where beavers had already been living for 60–80 years.

Key words: beavers, small rivers, habitat-forming activity.