

ДОЛГОВРЕМЕННАЯ ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ БОБРОВ (*CASTOR FIBER*) ВОРОНЕЖСКОГО ЗАПОВЕДНИКА И ПРИЧИНЫ, ЕЁ ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ

А.С. Мишин

*Воронежский государственный природный
биосферный заповедник имени В.М. Пескова,
mishin.vrn@gmail.com*

Характеристика района исследований

Воронежский государственный природный биосферный заповедник имени В.М. Пескова расположен на стыке Воронежской и Липецкой областей. Он занимает северную часть Усманского бора – островного лесного массива. Площадь заповедника составляет 31 053 га.

В 1922 г. экспедиция Московского университета под руководством профессора С.И. Огнева при активном участии местного лесничего Н.Н. Спицына подтвердила сведения о наличии поселений бобра *Castor fiber* L. на речках Усманского бора – Усмани и Ивнице, принадлежащих бассейну реки Воронеж. Зная критическое состояние этого вида в России, С.И. Огнёв обратился с ходатайством в Наркомзем РСФСР об организации в Воронежской губернии бобрового заповедника. Через год, 3 декабря 1923 г., был создан Государственный Бобровый заповедник на реках Усмань, Ивница, Мешёрка и Кривка с притоками. Первоначально заповедной зоной были объявлены полосы вдоль этих рек шириной в 2 версты (2,13 км). В 1930-е годы площадь заповедника была увеличена почти до современных размеров. В 1985 г. Воронежскому заповеднику присвоен статус биосферного.

Климат. Заповедник расположен на границе атлантико-континентальной и континентальной климатических областей. Климат заповедника умеренно континентальный, с относительно жарким летом и умеренно холодной зимой (Лавров и др., 1989). Среднегодовая температура 5,6°C, средняя температура июля 19,5°C, января -8,7°C. Абсолютный максимум температуры 41,4°C, абсолютный минимум -41,8°C. Безморозный период, который практически совпадает с границами устойчивых переходов минимальных температур воздуха через рубеж в 0°C, продолжается в среднем 199 дней. Средняя многолетняя сумма осадков 638 мм. По многолетним наблюдениям снежный покров устанавливается 4 декабря, сходит – 4 апреля. Среднее значение максимальных глубин снега по месяцам: декабрь – 22 см, январь – 35 см, февраль – 44 см, март – 44 см. Рекордная высота снега была отмечена в феврале 1967 года – 98 см (Базильская, Булкина, 1979; Летопись природы, 2011; Сапельникова, Базильская, 2015).

Рельеф. Воронежский заповедник расположен на западной окраине Окско-Донской равнины. Его территория занимает древние террасы по левобережью реки Воронеж, образование которых связано с оледенением четвертичного периода. Коренные известняковые породы залегают глубоко, поэтому решающее влияние на природные комплексы оказывают рыхлые осадоч-

ные породы — пески, реже суглинки и глины. Геоморфологически территория заповедника представляет собой слабоволнистую равнину с высотами от 90 м над ур. м. до 169 м над ур. м. В долине Воронежа выделяются четыре надпойменные террасы. По рельефу заповедник подразделяется на водораздельные пространства с песчаными буграми и множеством болотных и полуболотных впадин, склоны к рекам со сглаженной поверхностью, сниженные бугристые пески второй надпойменной террасы р. Воронеж и поймы рек Воронежа, Усмани и Ивницы (Лавров и др., 1989).

Гидрологическая сеть заповедника представлена бассейнами рек Усмани и Ивницы — левыми притоками р. Воронеж. Усмань течёт в меридиональном направлении, своё начало она берёт севернее заповедника, в его границах находится её верхнее течение. Протяжённость реки 151 км, в границах заповедника — 23 км. Русло Усмани состоит из нескольких плёсов (фото 83) шириной до 60 м и глубиной до 3–4 м, соединённых узкими протоками (фото 82). Из-за незначительного уклона река представляет собой цепочку слабопроточных озёр (плёсов) с заболоченными берегами и затонами. В засушливые годы протоки местами сильно мелеют. Пойма большей частью заболочена, ширина её от 300 м до 1 км. На территории заповедника в Усмань впадают до 20 притоков, длиной от 0,6 до 4,6 км. Пополняется она в основном за счёт атмосферных осадков, весьма неравномерно по годам. 70–75% годового стока приходится на весну за счёт талых вод, грунтовое питание не превышает 15–20%, дождевое не более 3–10% (Лавров и др., 1989).

Ивница почти полностью протекает по территории заповедника. Её протяжённость 25 км. Истоки Ивницы находятся в северной части заповедника, течёт она с северо-востока на юго-запад. Пойма шириной до 500 м сильно заболочена. В речку впадает 7 притоков от 1,1 до 15 км длиной.

Воронеж протекает по западной границе заповедника на протяжении 5 км. Заповедная левобережная часть его поймы имеет ширину до 1,5 км, включает в себя до десяти небольших старичных озёр площадью от 2 до 10 га и заболоченные понижения среди сухих грив.

Долины рек и ручьёв в приустьевой части имеют вид слабо выраженных заболоченных впадин, переходящих в поймы принимающих их водотоков. Бугристо-грядовый рельеф, обилие котловин выдувания на водораздельной части и второй надпойменной террасе Воронежа способствуют образованию травяноосоковых болот.

Флора. На территории Воронежского заповедника отмечено 1042 вида сосудистых растений (Стародубцева, 2016), 134 вида мхов (Попова, 1999) и 159 видов лишайников (Мучник, 2012). Разнообразие флоры проявляется благодаря переходному характеру лесостепи от лесной зоны к степной. По геоботаническому районированию территория заповедника относится к Усманскому району зеленомошных сосновых и осоковых дубовых лесов Боброво-Усманского округа Среднерусской дубово-сосновой провинции (Лавров и др., 1989).

Леса Усманского бора сформировались на левобережных песчаных террасах реки Воронеж и входят в Левобережный придолинно-террасный район подзоны типичной лесостепи лесостепной провинции Окско-Донской низ-

менности. Леса занимают 93% площади заповедника, основными лесобразующими породами являются сосна *Pinus silvestris* (35%), дуб *Quercus robur* (33%) и осина *Populus tremula* (18%). Леса естественного происхождения занимают 24196 га, искусственного – 4696 га (Гончарова, Стародубцева, 2016). Нелесная площадь (болота, луга, дороги и др.) занимает 1859 га.

Фауна. В Воронежском заповеднике и его охранной зоне по данным 2008 г. насчитывается 333 вида позвоночных животных, в том числе 1 вид миног, 39 видов рыб, 9 видов земноводных, 7 видов пресмыкающихся, 217 видов птиц и 60 видов млекопитающих (Аннотированный список, 2008). За 2012–2016 гг. отмечено шесть новых для фауны заповедника видов птиц (Венгеров, 2016) и один вид млекопитающих – средиземноморский нетопырь *Pipistrellus kuhli* (Летопись природы, 2016).

Характеристика бобрового населения

Методы учета бобров и оценки их средообразующей деятельности

Учёт численности бобра в Воронежском заповеднике впервые организован в 1928 г. с целью инвентаризации поселений. В то время только начиналась разработка методик количественного учёта бобра, под «поселением» понимали всякую жилую нору (Лавров, 1952). В.К. Хлебович в 1930-е годы дал характеристику поселения как территории, занятой одной семьёй бобров или одиночным зверем и значительно усовершенствовал методику учёта бобра, основанную на двух принципах: определение жилого поселения и установление среднего размера семьи (Хлебович, 1938). Этим методом в заповеднике пользовались до 1939 г. Затем до 1947 г. использовался метод определения мощности поселения, разработанный Л.С. Лавровым и опубликованный им позже (1952).

В 1940-х гг. в Воронежском заповеднике В.С. Поярковым был разработан эколого-статистический метод. Учёт численности бобров этим методом проводится в несколько этапов: выявление поселений и регистрация следов жизнедеятельности бобров, подсчёт погрызов в каждом поселении осенью в период активного потребления древесных кормов и затем определение численности семьи на основе количества погрызов разного диаметра с помощью специальных таблиц (Поярков, 1953). Этим методом ежегодно проводился учёт бобров с 1946 г. В сложных условиях применялась методика Л.С. Лаврова. Материалы по численности бобра собраны научными сотрудниками – Л.С. Лавровым, В.В. Дёжкиным, И.В. Жарковым, Ю.Н. Куражковским, А.Г. Николаевым при поддержке лесников и егерей заповедника. Ежегодные учёты бобров не проводятся с 2006 г. В 2008 г. Воробьёвым И.И. собран материал по их численности на реке Усманке статистическим методом с умножением количества поселений на коэффициент 4,0–4,5. Учёты количества поселений и их распределение по всей территории заповедника проведены в 2012 и 2014 гг. Мишиным А.С., Сапельниковым С.Ф., Цветковым А., Венгеровым П.Д., численность бобров в каждом поселении не устанавливалась. За расстояния между поселениями принято расстояние между соседними обитаемыми жилищами.

История заселения бобрами

Сведения об обитании бобров на территории современного Воронежского заповедника и прилегающих районов относят к началу XX века. Их обзор подробно сделан И.И. Барабаш-Никифоровым (1954). В 1886 г. четыре бобра было завезено из Белоруссии в зверинец в имении Ольденбургских (западная часть заповедника) и в том же году сбежавших в р. Воронеж. Часть исследователей предполагают, что только эти животные стали родоначальниками бобров Воронежского заповедника, однако большинство считают, что аборигенные бобры сохранились на местных глухих речках и болотах и сыграли основную роль в восстановлении вида. Воронежская популяция имеет ряд особенностей, отличающих её от других географических рас (Лавров, 1981).

Местообитания

Основное местообитание бобров в Воронежском заповеднике — малые реки и пойменные болота. Значительно меньшее количество поселений располагается на ручьях и озёрах. На реке среднего размера — Воронеже, поселения располагаются лишь в затонах и старицах. На внепойменных болотах в настоящее время бобровых поселений нет.

Общая протяжённость малых рек заповедника — Усмани и Ивницы, 50 км. По реке Усмани поселения бобров располагаются на протоках между плёсами (фото 82) и на оконечностях плёсов около проток (фото 83). В средней части плёсов следов жизнедеятельности бобров почти нет. Бобры предпочитают селиться в местах с относительно сухими берегами и с наличием зарослей ивняка. На участках проток, петляющих по сырым черноольшаникам, поселения не встречаются. Река Ивница протекает по сырым ольшаникам, почти не имея сухих берегов (фото 84). Плёсы на ней отсутствуют. Ивница течёт через 3 небольших тростниковых болота (до 6 га) и одно крупное (22 га). Тростниковые заросли на болотах перемежаются куртинами ивняка и единичными деревьями ольхи чёрной *Alnus glutinosa*, русло реки разбивается на протоки. Местообитания на ручьях схожи с таковыми по руслу Ивницы.

В нижнем течении Ивница протекает через большое Ступинское торфяное болото (по названию близлежащего села Ступино) площадью около 80 га, соединяющееся с болотами в пойме реки Воронеж. В 1943 г. его территория, а также заболоченные участки реки выше по течению (всего 255 га) были выведены из заповедника для добычи торфа. Разработка торфа прекращена в 1975 г. и территория возвращена заповеднику. Через болото проложена канава, по которой идёт основной сток реки. К ней прилегают обширные заросли тростников *Phragmites australis*, перемежающихся куртинами ивняка, редкого ольшаника и небольшими участками открытой воды (фото 85).

В пойме реки Воронеж (Октябрьская пойма) расположено много озёр, стариц и заболоченных понижений, разделённых сухими гривами. Озёра не крупные, площадью от 2 до 10 га, с сырыми берегами, заросшими тростниками и ивняками. Небольшие болота (до 1 га) имеют участок открытой воды в центре, по периметру окружены ивняками. На сухих гривах произрастают дубняки. Не менее половины поймы занимают ольшаники. Во время сильных половодий вся пойма заливаается водой. Её общая площадь составляет около 500 га. Берег

реки Воронеж сухой и высокий, в устьях проток, вытекающих из стариц и затонов, заболочен.

Динамика численности

Наблюдения за численностью бобров ведутся в Воронежском заповеднике с 1932 г., до 1950-х гг. велась отработка и совершенствование методик. Наиболее полный и точный ряд наблюдений вёлся А. Г. Николаевым с 1974 по 2005 гг., им же проведён анализ динамики численности бобра (Николаев, 1997, 1998).

В заповеднике наблюдается как изменение заселённости отдельных участков, так и колебание общей численности бобров. В этом процессе прослеживаются три этапа: увеличение количества бобров, спад численности и её стабилизация (рис. 1).

Рост численности бобра сменился спадом уже в 1940-х гг. Негативное влияние на популяцию бобра оказало начало торфоразработок в низовьях р. Ивницы в 1943 г. Ухудшился водный режим реки, прилегающие водоёмы пересохли, Ивница и её притоки превратились в пересыхающие ручьи. Численность бобров в её бассейне за 1946–1950 гг. уменьшилась на 50% (документы из архива заповедника). До 1966 г. проводились регулярные отловы бобров для расселения, ежегодно изымалось значительное число животных, в среднем 17,5% численности вида (максимально 195 бобров в 1946 г.). В последующее время отлов проводили реже, и его размеры не превышали 9,5% от осенней численности бобров. В начале 1990-х годов участился браконьерский отлов бобров в поселениях на периферии заповедника.

Динамика численности бобров достигла фазы стабилизации уже к 1950-гг. Для этой фазы свойственны колебания численности около среднего уровня, причём прослеживается тенденция периодичности таких колебаний с периодом в 10 лет. Связи этих колебаний с влиянием климатических факторов и изменений гидрологической обстановки не выявлено, адаптивные способности вида полностью их нейтрализуют. Климатические явления и изъятие человеком могут лишь усиливать или ослаблять имеющиеся тенденции изменения численности (Николаев, 1997).

В Воронежском заповеднике все пригодные для бобров водоёмы представляют собой систему семейных участков, большинство из которых постоянно заселено бобрами на протяжении многих десятков лет. За время наблюдений минимально фиксировалось 69 поселений, максимально — 96. Возможности роста численности бобров за счёт образования новых пар незначительны. Основной прирост даёт увеличение количества бобров в уже имеющихся семьях. В популяции происходит увеличение доли взрослых особей, что в период пика усиливает антагонистические отношения между бобрами разных семей и, возможно, между особями разных поколений внутри семейных групп. Наблюдается увеличение гибели животных старших возрастов. Основным механизмом сокращения численности бобров явилось усиление частоты замены производителей в семьях. Следствием этого явилось формирование простых семей из пары животных и снижение воспроизводства из-за некоторой задержки вступления новых пар в размножение (Николаев, 1997).

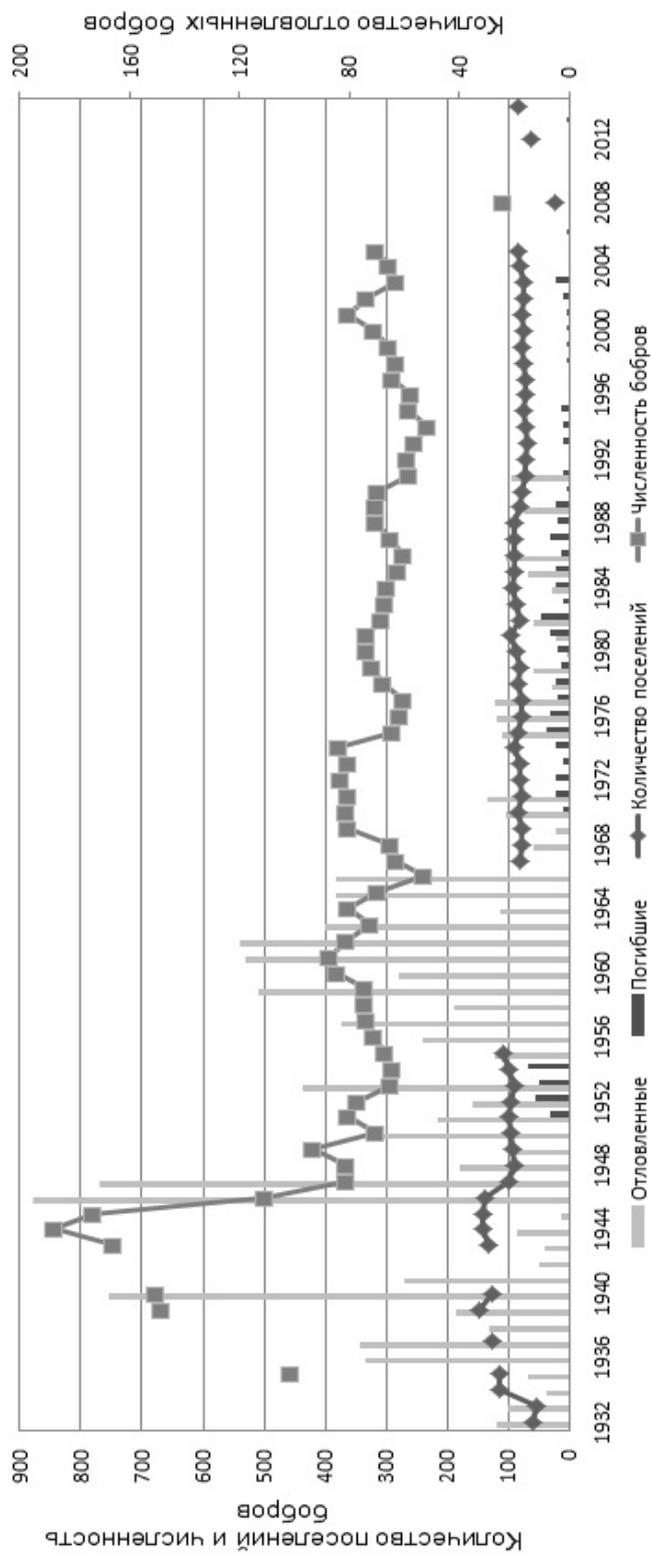


Рис. 1. Многолетняя динамика численности бобров Воронежского заповедника.

С начала проведения наблюдений за бобрами, помимо учётов численности, производилось картирование поселений и жилищ бобров. На схему (рис. 2) нанесены все известные к 1939 г. времени жилища бобров. На оригинальной схеме из архива заповедника не указано состояние этих жилищ, на ней, видимо, отмечены в том числе и брошенные в 1939 г. жилища. Всего тогда было отмечено 146 поселений, но, вероятно, их число завышено, под поселением могло подразумеваться каждое обитаемое жилище. Уже в первые годы после создания заповедника и организации охраны бобров, животные заселили большинство пригодных местообитаний.

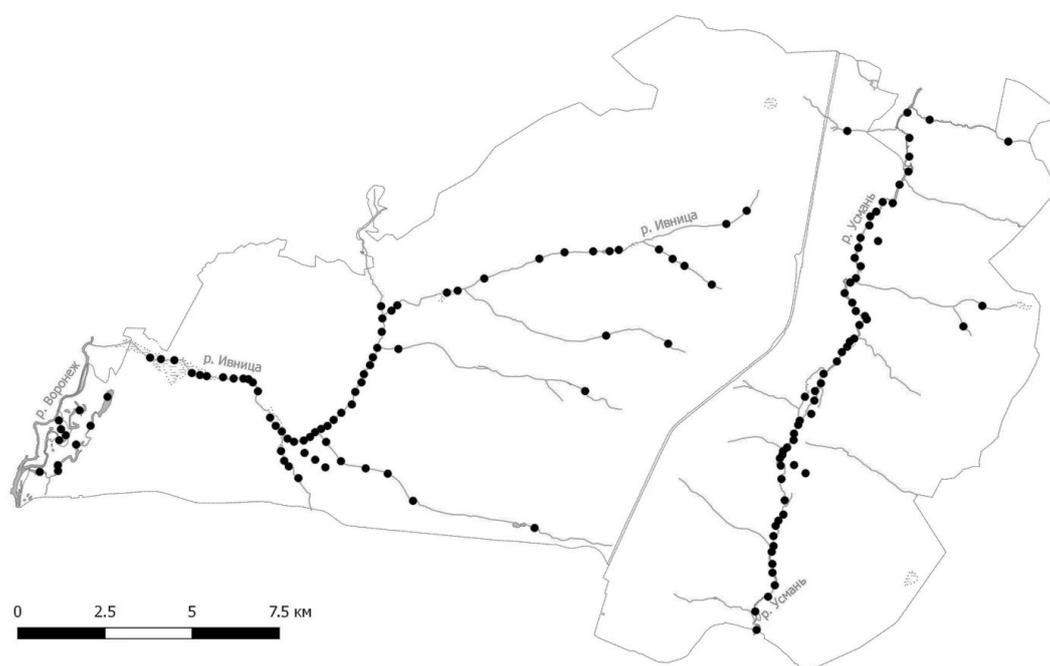


Рис. 2. Схема размещения жилищ бобров в 1939 г.

В период проведения наиболее подробных учётов бобра, наибольшее количество жилых поселений (96) было отмечено в 1981 г. (рис. 3). В то время были заселены почти все достаточно крупные ручьи, увеличилось количество поселений в низовьях р. Ивницы (Ступинское торфоболото) и в пойме р. Воронез.

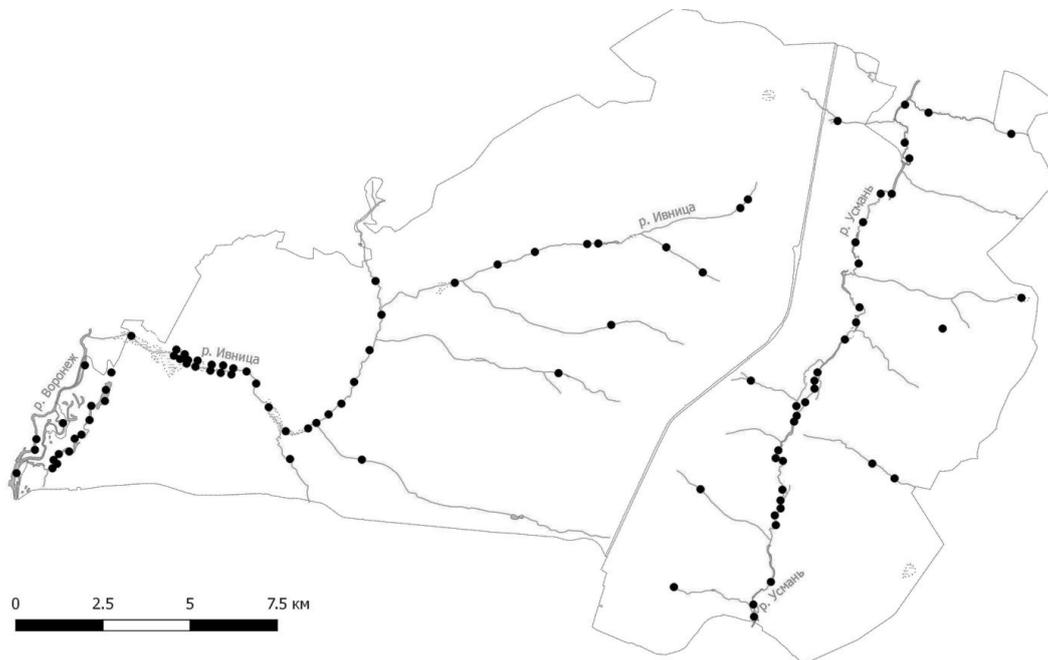


Рис. 3. Схема размещения жилых бобровых поселений в 1981 г.

В последние годы количество жилых бобровых поселений на реках заповедника снизилось (85, по данным 2014 г.), поселения на притоках практически исчезли (рис. 4). Из 16 поселений на ручьях, отмеченных в 1981 г., сохранилось лишь 4. Но при этом надо отметить, что несколько поселений в верховьях Ивницы и на её притоках оказались вновь заселены впервые за 20–30 лет.

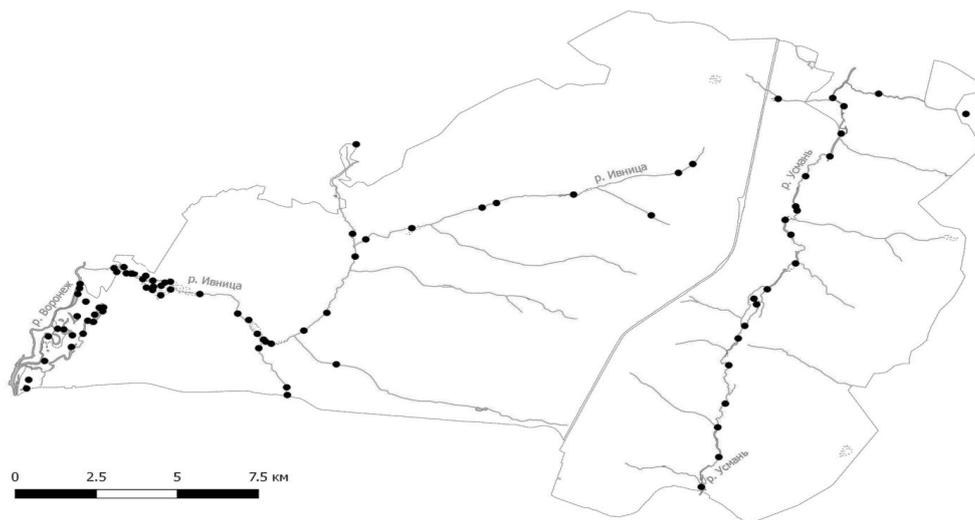


Рис. 4. Схема размещения жилых бобровых поселений в 2014 г.

Снижение заселённости бобровых угодий можно связать с естественным восстановлением малопродуктивных для бобра пойменных черноольшаников (Николаев, 1998). Этот процесс затронул поймы р. Ивницы и ручьёв (рис. 5, 6). До создания заповедника на р. Ивнице располагалось 9 крупных водяных мельниц. Много мельниц действовало и на ручьях (Казаков, 1975). Зарегулированный сток препятствовал обсыханию и зарастанию русел в засушливые годы. Позже часть этих плотин поддерживалась для нужд бобрового хозяйства. Также возводились новые плотины – небольшие земляные на ручьях и капитальная бетонная плотина в верховьях Ивницы. Во время сильных летних засух для спасения бобров практиковался их отлов и передержка до осени. А при отлове для расселения обязательно оставлялись на месте пары производителей или выпускались заранее подготовленные пары бобров. В результате поселения оставались обитаемыми, а бобры поддерживали в рабочем состоянии свои плотины. После прекращения этих мероприятий в 1970-80 гг. существование бобров здесь оказалось неустойчивым и заселённость этих биотопов снизилась. Система плотин разрушилась, обсохшее ложе прудов заросло чёрной ольхой и тростником (Николаев, 1998). Разрастанию ольшаников в среднем течении р. Ивницы, вероятно, способствовала разработка торфа в её низовьях. Прокладка канавы для стока воды, нарушения при постройке плотины для поддержания уровня воды в реке привели к ухудшению водного режима и пересыханию водоёмов её поймы. Широкая заболоченная пойма р. Усмань мало использовалась человеком, за исключением пойменных сенокосных лугов. Ольшаники здесь занимают в настоящее время примерно те же площади, что и 80 лет назад (рис. 6). Доля лесных насаждений с преобладанием чёрной ольхи от всей лесной площади заповедника выросла с 4,4% в 1937 г. до 6,6% в 2013 г. (Гончарова, Стародубцева, 2016).

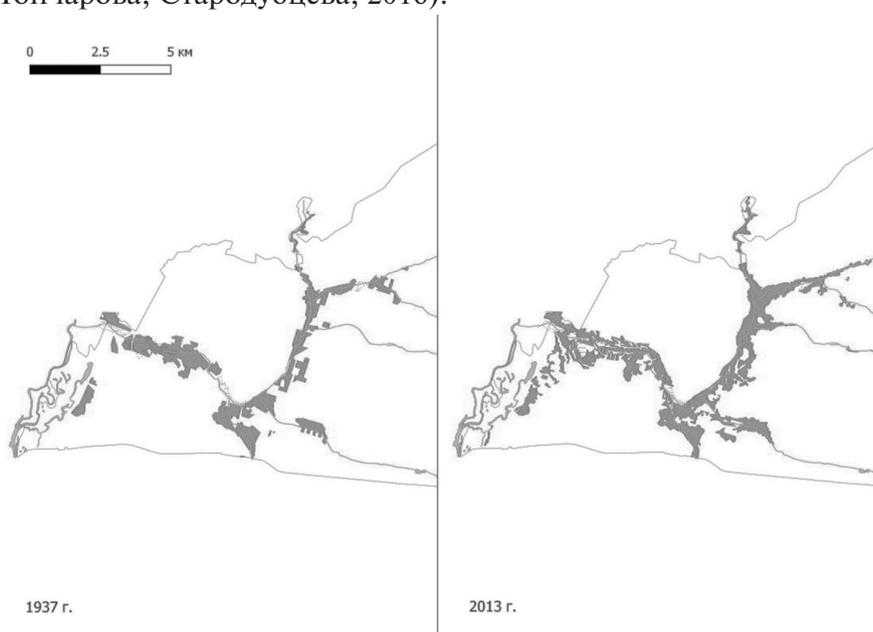


Рис. 5. Схема расположения черноольшаников в бассейне р. Ивница.

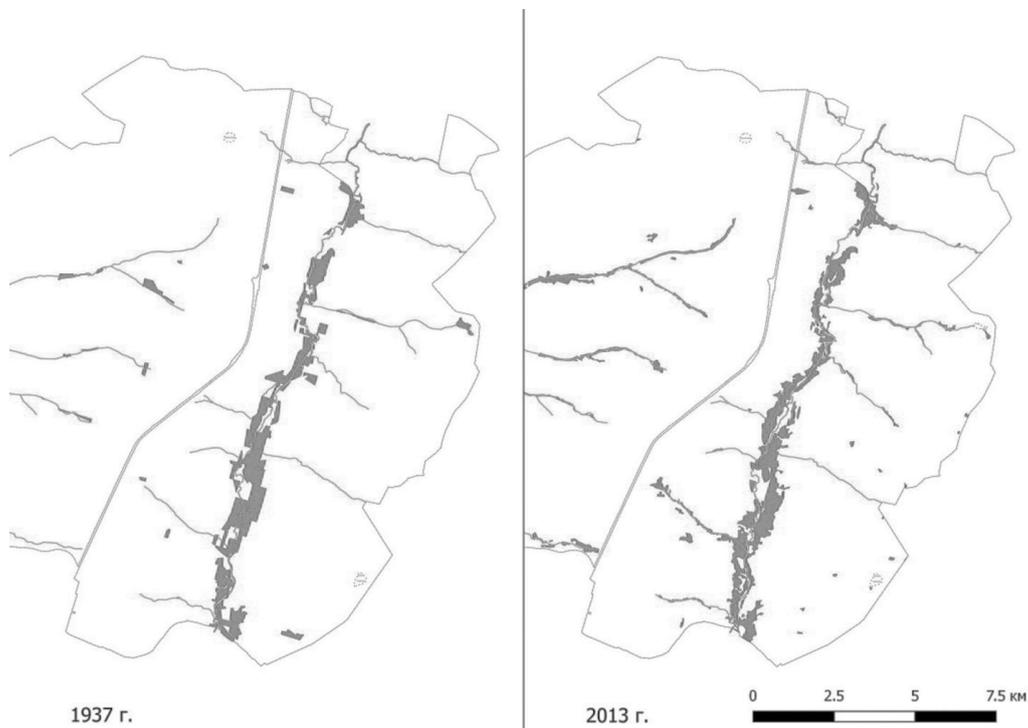


Рис. 6. Схема расположения черноольшаников в бассейне р. Усмань и верховьях р. Ивницы.

Черноольшаники в Воронежском заповеднике нередко появляются на месте приручьевых осинников и ивняков (Жарков, 1968). Даже однократное использование прибрежных древостоев основной кормовой породы (осины) может наполовину сократить её общие запасы в этой зоне. Однако замена осинников на второстепенные кормовые породы не является препятствием для постоянного обитания полноценных бобровых семей, а лишь снижает их общее количество, способное одновременно существовать в этих биотопах. Использование бобрами ивняков лишь незначительно сократило их запасы в доступной зоне. Бобры, занимающие участки с зарослями различных видов ив, не испытывают недостатка в древесно-кустарниковых кормах в силу высокой устойчивости ивняков к стравливанию (Николаев, 1998). Исчезли лишь небольшие участки ивняков под пологом развивающихся ольшаников (Жарков, 1956). Первые признаки дефицита древесных кормов обнаружили в заповеднике ещё в конце 1930-х гг. в период роста численности бобров. Тогда же в заповеднике начали проводить биотехнические мероприятия по повышению ёмкости угодий — высаживать ивы и тополя по берегам водоёмов. Ежегодно, в семьях, живущих в условиях недостатка корма, практиковалась зимняя подкормка бобров путём выкладывания на их вылазах хлыстов осины или тальника. К 1955 г. в пойме р. Усмани большинство бобровых семей существовало за счёт искусственно выращенных древесных кормов. Несмотря на отличную обеспеченность кормами, на р. Усмани не произошло значительного увеличения численности бобров. К началу посадки кормовых культур плотность за-

селения угодий была близка к предельной и повысить её не удалось (Жарков, 1968).

Накопление возбудителей гельминтозов в угодьях, длительное время используемых бобрами, может оказывать влияние на динамику численности популяций бобра (Жарков, 1968). Гельминтологические исследования выявили наличие нематоды *Capillaria hepatica* (паразитирующей в печени) у бобров, живущих в бассейне р. Усмань. Тогда как у бобров бассейна р. Ивницы этого паразита нет. В природных условиях, где зарегистрирована эта нематода, отмечено снижение продуктивности (репродуктивного потенциала) микропопуляций бобров более чем на 10% (Ромашов, 2015).

В 2014 г. по Усмани из 20 жилых поселений 17 были руслового типа без плотин, поскольку необходимости в их постройке здесь нет, даже на протоках глубина может достигать 2 м и более. Лишь в трёх поселениях на узких мелких протоках было по одной небольшой плотине, образовывавших небольшие вытянутые пруды. Чаще всего звери здесь поселяются в выгрызенных ими коблах (сросшиеся основания старых ольх) – 43%, реже в норах (31%) и хатках (26%). Средние расстояния между соседними обитаемыми жилищами составили – 786 ± 273 м ($n=20$, min: 375 м, max: 1105 м) (Сапельников, Мишин, 2016). На протоках Усмани насчитано 3 жилых поселения, большинство же поселений на ручьях её бассейна необитаемы уже более 20 лет.

На реке Ивнице и ручьях её бассейна (исключая Ступинское торфяное болото) в 2014 г. насчитывалось 26 жилых поселений, основной тип жилищ здесь – хатки (46%), затем коблы (31%) и норы (23%). Непосредственно на русле располагаются 12 поселений прудового типа с небольшими многолетними прудами (фото 84). Поселения в верховьях реки с середины 1990-х годов длительное время были нежилыми. На небольших болотах располагалось по одному поселению бобров. На крупном болоте вдоль русла реки – 5 поселений. Все эти поселения можно отнести к болотному типу, они имеют разветвлённую сеть каналов среди тростников. Иногда на русле среди болота бобры строят небольшие плотинки, прудов здесь нет. На ручьях бассейна Ивницы располагались 6 жилых поселений, все прудового типа. Средние расстояния между соседними обитаемыми жилищами составили на р. Ивнице – 1592 ± 935 м ($n=20$, min: 219 м, max: 3293 м) (Сапельников, Мишин, 2016).

На Ступинском торфяном болоте в 2014 г. отмечено 16 жилых поселений, 2 из них рядом с границей заповедника (рис. 7). Здесь все бобровые жилища представлены хатками, однако они, как правило, были построены на основаниях бывших коблов. Размеры хаток небольшие, высота большинства не превышает метра над водой. Среднее расстояние между жилищами – 179 ± 73 м ($n=16$, min: 71 м, max: 338 м). Бобры здесь не строят плотин, недостатка воды не наблюдается даже в сильные засухи. Имеется разветвлённая сеть глубоких каналов среди тростников, соединяющих пространства открытой воды, жилища бобров и заросли ивняков. Только в 2 поселениях бобры сделали зимние запасы корма из веток ив. Основными кормами являются ива пепельная *Salix cinerea* и водная растительность. Все поселения на торфоболоте тяготеют к его периферии, где растут ольхи и есть небольшие участки открытой воды. В сплошных же тростниковых зарослях и около крупных заводей хаток нет.

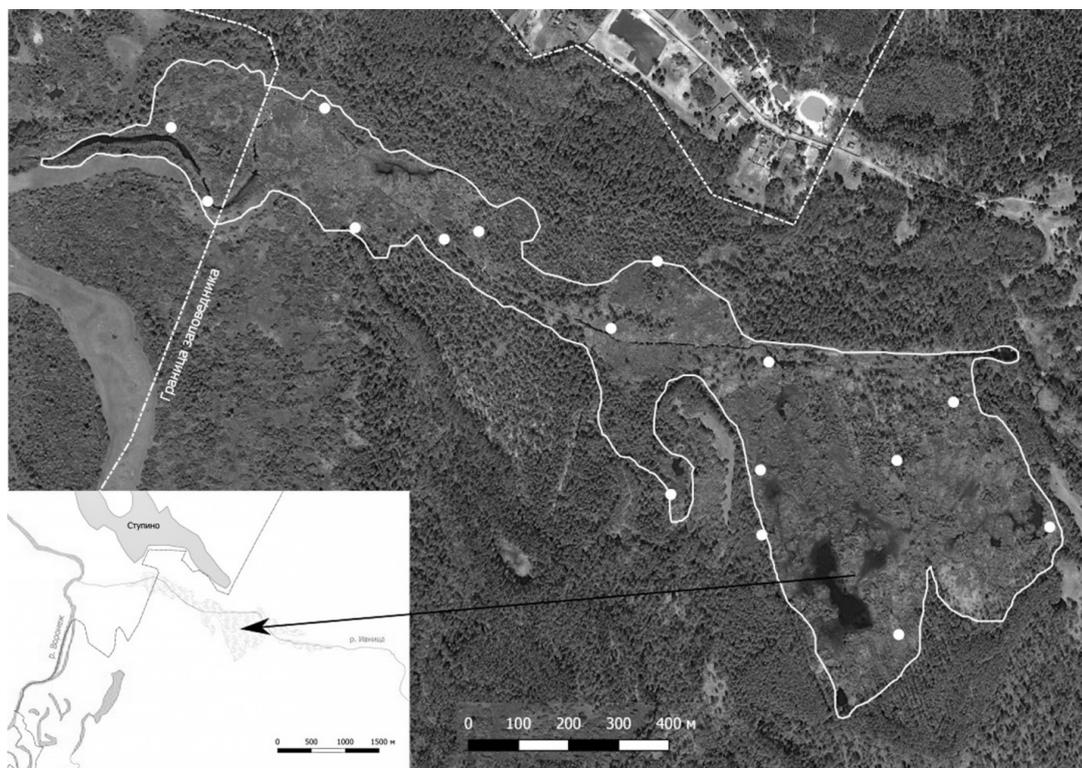


Рис. 7. Размещение жилых хаток (белые точки) на Ступинском торфоболоте в 2014 г. (белой линией выделена граница болота, не включая сплошные ольшаники).

Перед началом разработки торфа на отчуждаемой от заповедника территории было отловлено 19 бобров. Всего же переселить предполагалось 13 поселений. Сколько было поселений именно на территории нынешнего Ступинского торфоболота, неизвестно, поскольку имеется некоторая путаница в названиях, в разных источниках встречаются наименования Берёзовские торфоразработки, Шерешково болото, Шерешков пруд. Эти названия могут обозначать не только конкретное болото, которое мы называем Ступинским, но и всю территорию, на которой велись торфоразработки.

В 1972 г. на торфоболоте (в кварталах, в которые оно входит) было найдено 3 бобровых поселения. До 2005 г. Николаевым А.Г. здесь отмечалось в разные годы до 11 поселений (рис. 8). Он же указывает, что среднее число семей на Ступинском торфоболоте составляет 11,9 (Николаев, 1997), однако в его работе нет никаких сведений об этом болоте и какую именно территорию он указывает под этим названием. Вероятнее всего, это данные для всех низовьев Ивницы, частью которых и является торфоболото. Уже через 10 лет после возвращения болота заповеднику численность бобров на нём достигла максимальных значений — 11 поселений и около 40 животных. Динамика численности подвержена периодическим колебаниям. Изменение численности бобров связано с изменением количества поселений, среднее число животных в семье

остаётся достаточно стабильным с тенденцией к уменьшению. Вероятной причиной уменьшения количества поселений может быть исчезновение временных поселений в результате ухудшения кормовых или водных условий. Резкое падение численности бобров без существенного уменьшения количества поселений в начале 1990-х гг. скорее всего связано с браконьерством, поскольку для этого времени отмечался значительный рост количества нарушений режима охраны на периферии заповедника. В 2012 г. после перерыва в учётах бобров на торфоболоте обнаружено 6 жилых хаток, но было обследовано не всё болото. В 2014 г. все эти хатки были обитаемы. А на ранее не обследованной территории обнаружено ещё 10 жилых хаток.

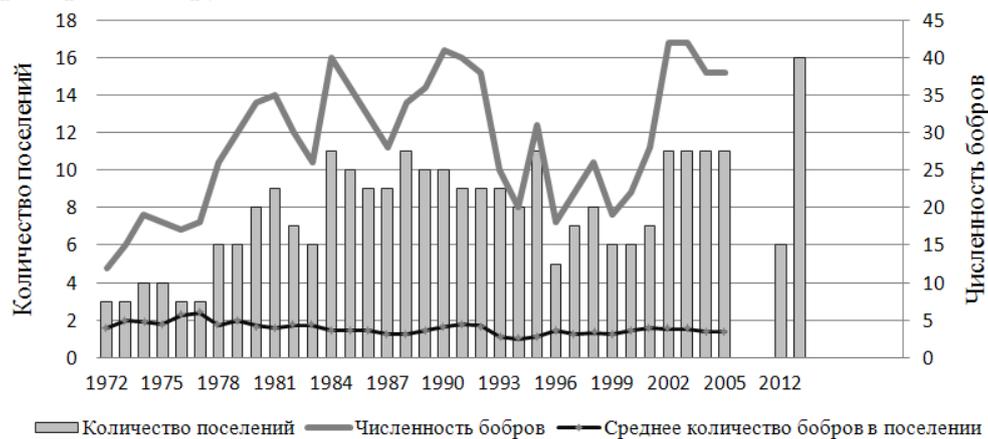


Рис. 8. Многолетняя динамика численности бобров на Ступинском торфоболоте.

После завершения торфоразработок территория болота была слабо обводнена, постепенно развивалась древесно-кустарниковая растительность (рис. 9). По периметру и частично в центральных частях торфоболота развиваются черноольшаники.

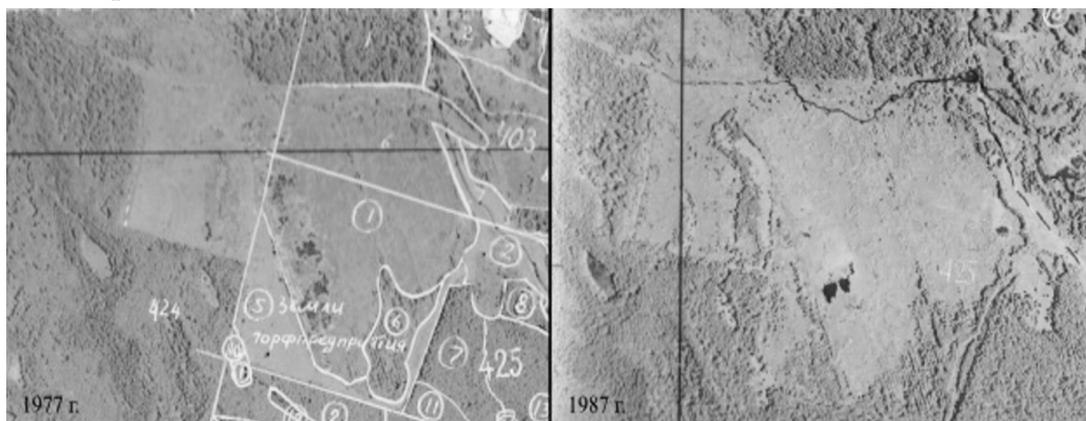


Рис. 9. Аэрофотосъёмка основной части Ступинского торфоболота 1977 и 1987 гг. (архив заповедника).

В настоящее время Ступинское торфоболото хорошо обводнено (фото 85). Весной накапливается значительный объём воды, а во время большого половодья оно представляет собой единый водоём с разлившейся рекой Воронеж. Разреженно растущие деревья чёрной ольхи создают условия для постройки жилищ, большинство бобровых хаток построены на ольховых коблах. В основаниях многих упавших ольх можно найти следы деятельности бобров — остатки бобровых жилищ и убежищ. Обводнённость территории способствует развитию обильной водной растительности и ивняков — основных кормов бобра. На торфоболоте имеется, возможно, лучшая кормовая база для бобра во всём заповеднике. Эти условия позволили бобрам создать здесь максимальную плотность населения.

В пойме реки Воронеж в 2014 г. учтено 20 жилых поселений, большинство расположено на озёрах (фото 86). По основному руслу реки жилых поселений нет, однако ранее одно существовало в течение нескольких лет. В местах, где затоны отделены от основного русла небольшой сухой гривой, бобры могут выходить в реку по тропам. Основной тип жилища — хатка (75%), доля нор — 25%. Жилых коблов не обнаружено, хотя, вероятно, некоторые хатки построены на их основе. Средние расстояния между соседними обитаемыми жилищами составили 281 ± 171 м ($n=20$, min: 127 м, max: 857 м). Пойма Воронежа хорошо обводнена и богата кормовыми ресурсами, что позволяет размещаться бобровым поселениям с высокой плотностью.

За всё время существования Воронежского заповедника на его территории отмечено более 250 поселений бобра (рис. 10). Найденному новому поселению присваивался номер, всего накопилось около 220 номеров, а многие поселения, особенно временные, остались без номеров. Все без исключения пригодные для обитания бобров места были в разные годы заселены бобрами, и на местности накопилось огромное количество следов их жизнедеятельности — остатков жилищ, плотин и прудов. По значению индекса стабильности (отношение числа лет, когда поселение было занято бобрами, ко всему анализируемому периоду) все бобровые поселения заповедника можно разделить на два класса: постоянные (индекс $>0,5$) и временные (индекс $<0,5$). Доля постоянных и временных поселений примерно одинакова — 43,8% и 46,2%, соответственно. Доля постоянных поселений с численностью бобров менее 3 особей не превышает 2%, а в классе временных поселений доля семей с низкой численностью близка к 50%. Большая часть постоянных поселений занята сложившимися семьями с высокой способностью к воспроизводству. Иногда участки постоянных поселений могут использоваться мигрантами. Временные поселения осваиваются вновь сформировавшимися парами и расселяющимся молодняком или семьями, сместившимися из районов постоянных поселений (Николаев, 1997).

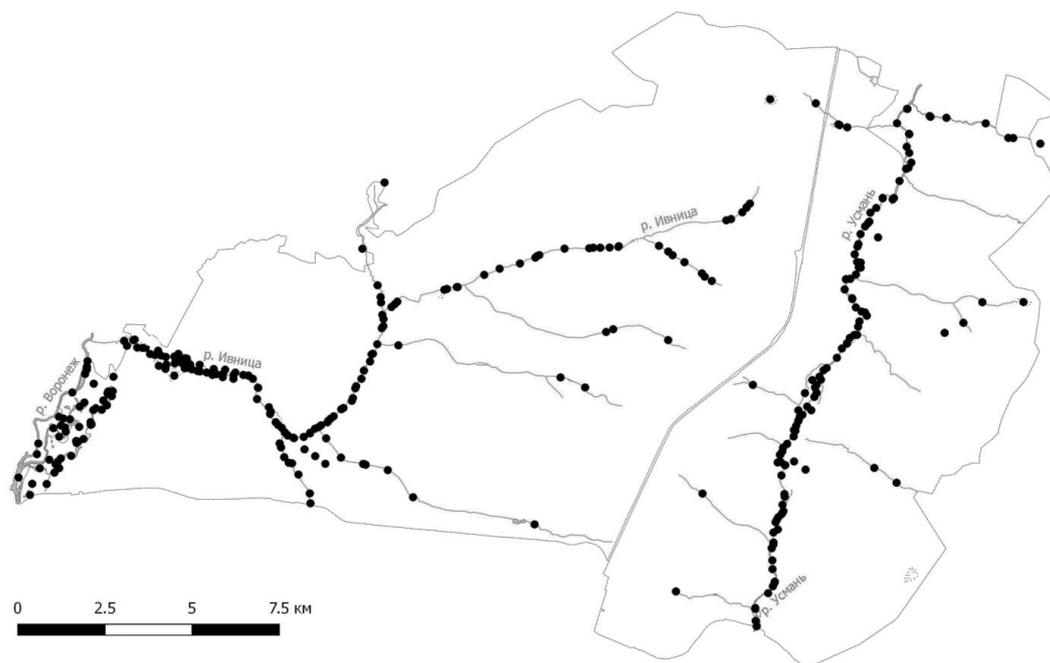


Рис. 10. Схема размещения всех бобровых поселений с 1939 по 2014 гг.

На правом притоке Усмани — Мареевом (Марьевском) ключе располагается одно из самых примечательных поселений бобра в Воронежском заповеднике. Ручей здесь протекает в овраге с крутыми склонами, это единственное место в заповеднике, где в настоящее время в поселении имеется действующий каскад плотин. Известно о существовании в прошлом ещё не менее 4 подобных поселений. В 1952 г., на р. Ивнице отмечен каскад из 5 плотин, позднее, в 1972 г. для улучшения условия обитания бобров здесь была построена бетонная плотина. К настоящему времени она разрушилась, на месте запруды образовалось заросшее ивняком болото, на котором продолжает существовать бобровое поселение. На притоке Ивницы, Моховском ключе, в конце 1940-х гг. отмечено поселение с каскадом из 6 плотин. Основные корма здесь были представлены старыми осинниками. Завалы из поваленных бобрами деревьев, затрудняли бобрам доступ к корму, и они переселялись в новый пруд (Шилов, 1952). Это поселение существовало с перерывами до 2001 г. и в последующие годы оставалось нежилым. На другом небольшом притоке Ивницы, Каверинском ключе, в 1959 г. на отрезке в 2 км насчитывалось 22 плотины длиной от 1 до 70–80 м и 3 семьи бобров (Барабаш-Никифоров и др., 1961). Бобры обитали здесь непрерывно до 1998 г., с тех пор бобры там не живут. На притоке Усмани, Черепяхинском ключе, в 1950 г. была построена плотина, и в образовавшийся пруд была выпущена беременная самка. А в 1954 г. здесь уже существовал каскад из 8 плотин (Барабаш-Никифоров и др., 1961). Бобровое поселение здесь просуществовало до 1988 г. Эти два ручья схожи по условиям, протекают по поймам, поросшим черноольшаником, с пологими берегами. Почти каждое лето они пересыхают. Основные плотины здесь построены человеком. Исчез-

новение бобров, вероятно, связано с прекращением поддержания искусственных плотин в рабочем состоянии и истощением скудных запасов основных древесных кормов.

Точная дата появления бобрового поселения на Мареевом ключе неизвестна, однако, судя по архивным данным, оно образовалось еще до 1940 г. Таким образом, этому поселению не менее 80 лет. В материалах учёта бобров 1946 года указано, что уже тогда на Мареевом ключе был каскад из 6 плотин (рис. 11, 12), бобры здесь жили в норах, кормились в основном молодой осинной, частично дубом, берёзой и ольхой.



Рис. 11. Бобровая плотина в поселении на Марьевском ключе, 1951 г., фото В.С. Пояркова (архив заповедника).

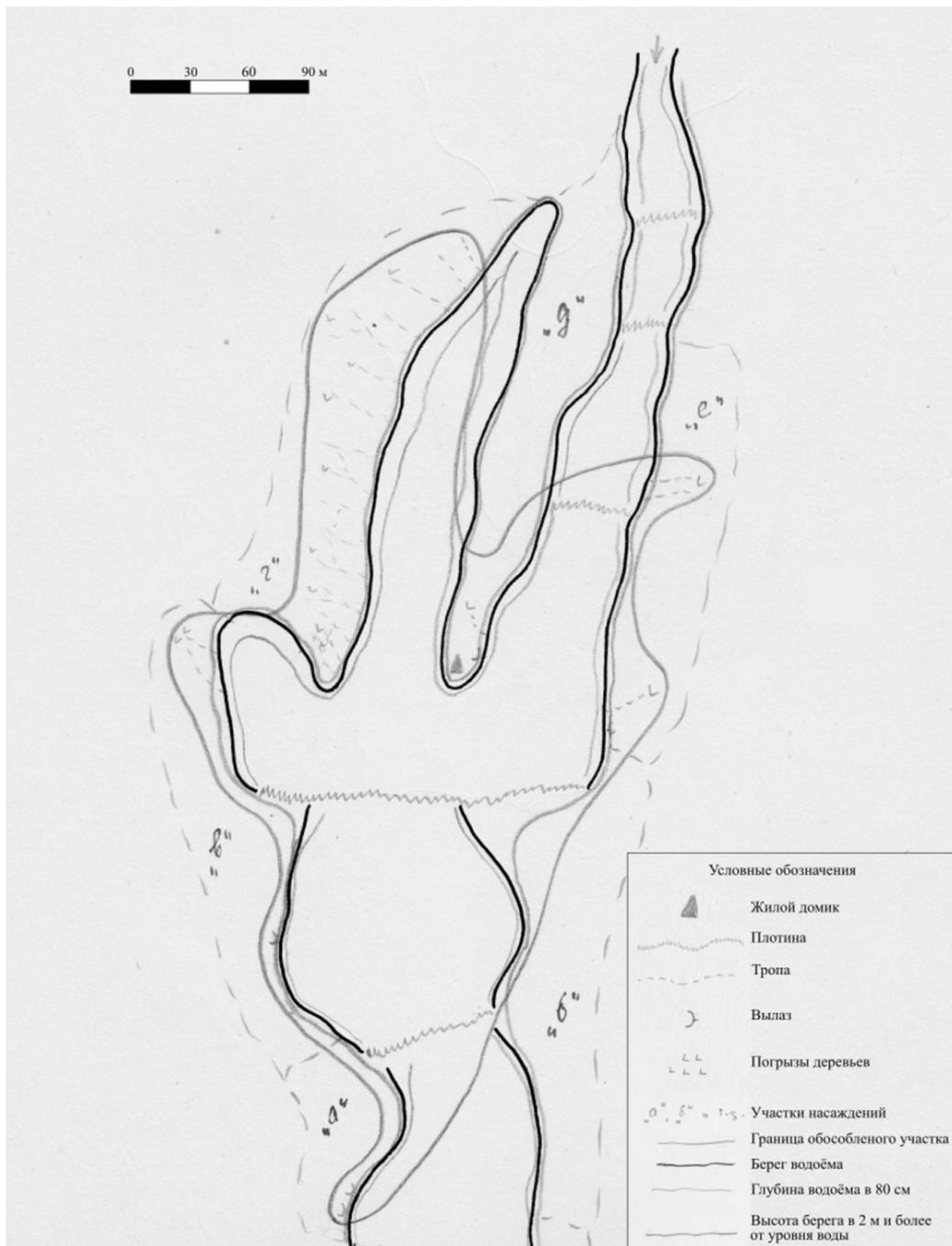


Рис. 12. Схема бобрового поселения на Мареевом ключе, 1952 г. (архив заповедника).

В то время по берегам ручья произрастали молодые леса, возрастом не более 10–15 лет с преобладанием дуба и осины. В 1966 г. на Марьевском ключе существовало 7 плотин (рис. 13), численность бобров составляла 6–8 зверей.

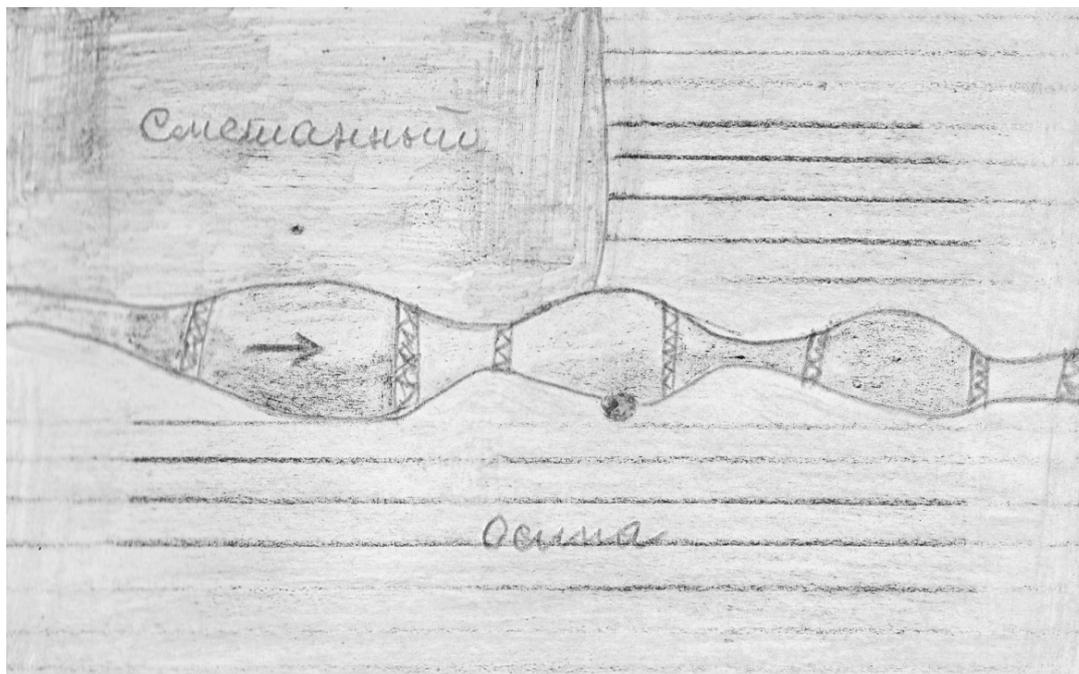


Рис. 13. Схема расположения плотин в бобровом поселении на Мареевом ключе, 1966 г. (дневник лесного наблюдателя, архив заповедника).

В составе древесных кормов заметное место стала занимать лещина *Corylus avellana*, основным кормом по-прежнему осталась осина. С 1972 по 2005 гг. имеются непрерывные данные по численности бобров в этом поселении, собранные Николаевым А.Г. (рис. 14) (Летопись природы, 1966–2005).

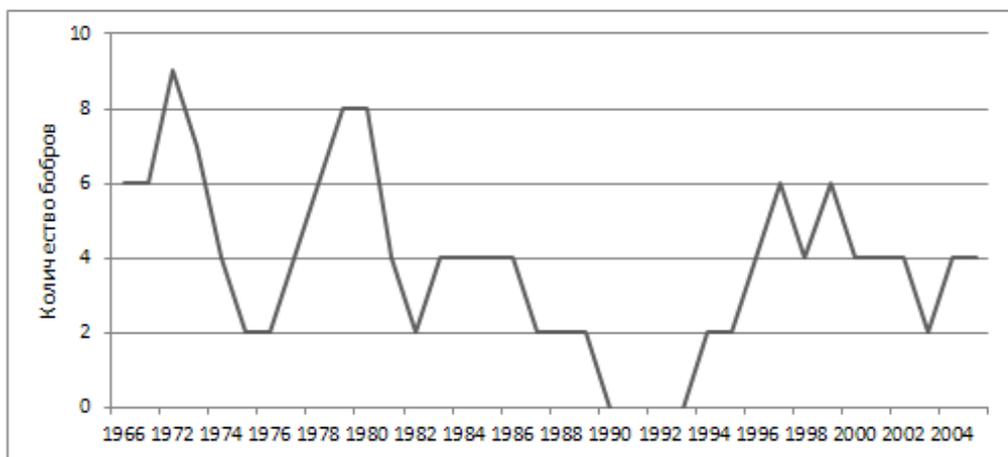


Рис. 14. Динамика численности бобров в поселении на Мареевом ключе.

Максимальная численность бобров на ручье — 8 особей, отмечена в 1972 г., однако после жесточайшей засухи 1972 г. численность животных значительно снизилась — в 1975–1976 гг. на ручье отмечена только пара животных. Затем — к концу 70-х годов численность достигла прежнего уровня. В конце 80-х годов численность вновь снизилась, на этот раз в результате браконьерства, с 1990 г. поселение на 4 года опустело. В последующие годы численность восстановилась, но не достигла своих максимальных значений. Современный каскад состоит из 9 плотин, более новые плотины находятся выше по течению ручья. Ещё 2 плотины находятся на притоках, впадающих в ключ в центральной части поселения. В 2012–2015 гг. поселение на Мареевом ключе было жилым (фото 87).

Произошли значительные изменения в составе древесной растительности по берегам ручья — березняки исчезли, непосредственно по берегам произрастает клён остролистный *Acer platanoides*, чёрная ольха, лещина и единичные дубы. Старовозрастные осинники располагаются не ближе 100 м от берега. Основу древесных кормов в настоящее время составляет лещина, реже осина, ольха и берёза. В границах поселения были отмечены сваленные бобрами деревья клена остролистного, однако на них не было следов использования их в пищу. Отличием поселения на Мареевом ключе является наличие крутых берегов, и бобровые пруды разливаются на всю ширину поймы ручья. Чёрная ольха здесь произрастает только по кромке водоёмов, и основные древесные корма доступны непосредственно на берегу. Крутые берега также предоставляют возможность устройства нор практически в любом месте. Весенние талые воды на небольшом ручье не могут разрушить массивные многолетние бобровые плотины. Даже без следов ремонта они хорошо удерживают воду в пруду. Вероятно, именно перечисленные условия позволяют бобровому поселению на Мареевом ключе существовать столь продолжительное время.

Заключение

Восстановление популяции бобра на территории Воронежского заповедника осуществлялось животными смешанного происхождения — аборигенными и потомками переселенцев из Белоруссии. На начальном периоде истории заповедника велась разработка и апробация методов учёта численности бобра, которые позволили провести качественные наблюдения за динамикой его численности на протяжении более чем полувека. Развитие популяции бобров Воронежского заповедника происходило в три фазы: рост численности, её спад и стабилизация. Уже в первые десятилетия существования заповедника рост численности сменился спадом. Основными его причинами стали нарушение местообитаний бобров в бассейне р. Ивницы и изъятие значительного числа животных для расселения. Плотность же заселения угодий стала близка к предельной, возможности для расселения внутри заповедника были практически исчерпаны. В то же время наметилась нехватка кормовых ресурсов. В этих условиях повысить численность бобров не удалось даже с помощью биотехнических мероприятий (Жарков, 1968).

Бобры Воронежского заповедника живут в условиях слабого воздействия лимитирующих природных факторов. В фазе стабилизации численности для

их популяции стали характерны циклические изменения около среднего уровня (Николаев, 1997). Авторегуляторные механизмы контроля численности связаны с плотностью населения и изменением половозрастного состава семьи (Николаев, 1998). Гельминтозы бобров способны снижать репродуктивный потенциал микропопуляций бобров, таким образом влияя на динамику численности животных (Ромашов, 2015).

За всё время существования заповедника на его территории отмечено более 250 поселений бобра, все без исключения пригодные для обитания бобров места были в разные годы заселены бобрами. В настоящее время отмечено снижение заселенности бобрами рек заповедника и их притоков в результате ухудшения местообитаний. Основной причиной этого явления стало развитие малопродуктивных для бобра пойменных черноольшаников и снижение количества доступных древесных кормов. В хорошо обводнённых угодьях с обильной водной растительностью наблюдается увеличение количества поселений бобра и плотности их размещения. В течение длительного времени популяция бобров Воронежского заповедника существует в стабильном состоянии. Ожидается, что и в перспективе она сохранится на устойчивом и жизнеспособном уровне. Имеющиеся факты повторного заселения бобрами давно пустующих поселений свидетельствуют о возможном небольшом росте численности бобров в будущем.

Литература

Барабаш-Никифоров И.И. История и современное состояние воронежского стада бобров // Труды Воронежского гос. заповедника. Воронеж, 1954. Вып. 5. С. 157–161.

Барабаш-Никифоров И.И., Дёжкин В.В., Дьяков Ю.В. Бобры бассейна Дона (монографический очерк) // Труды Хопёрского гос. заповедника. Воронеж, 1961. Вып. 5. С. 3–115.

Жарков И.В. Типы бобровых угодий бассейна р. Ивницы // Труды Воронежского гос. заповедника. – Воронеж, 1956. Вып. 6. С. 132–135.

Жарков И.В. Структура и динамика населения млекопитающих на примере бобра в СССР. Доклад на соискание учёной степени доктора биол. наук по совокупности опубликованных работ. Воронеж, 1968. 42 с.

Казаков С.А. Состояние бобрового хозяйства Воронежского государственного заповедника в период засухи 1972 года и мероприятия по улучшению гидрологического режима основных водоёмов // Труды Воронежского гос. заповедника. Воронеж, 1975б. Вып. 12. Т. 2. С. 132–135.

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

Лавров Л.С. Бобры Палеарктики. Воронеж: изд-во ВГУ, 1981. 272 с.

Николаев А.Г. Многолетняя динамика численности бобров Воронежского биосферного заповедника // Развитие природных комплексов Усмань-Воронежских лесов на заповедной и антропогенной территориях. Труды Воронежского биосферного государственного заповедника. Воронеж: Биомик, 1997. С. 81–98.

Николаев А.Г. Пространственная структура воронежской популяции бобров, основы ее охраны и рационального использования: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.08 / Николаев Александр Георгиевич. Воронеж, 1998. 26 с.

Поярков В.С. Количественный учет речных бобров // Труды Воронежского гос. заповедника. Воронеж, 1953а. Вып. 4. С. 51–76.

Сапельников С.Ф., Мишин А.С. Современная численность и распределение поселений речного бобра на территории Воронежского заповедника // Териофауна России и сопредельных территорий (X съезд Териологического общества при РАН). М.: Товарищество научных изданий КМК. 2016. С. 374.

Хлебович В.К. Материалы по экологии речного бобра в условиях Воронежского заповедника // Труды Воронежского гос. заповедника. М., 1938а. Вып. 1. С. 43–136.

Базильская И.В., Булкина А.П. Закономерности и отклонения в годовом цикле климатического режима Воронежского заповедника (по данным за 1932-1974 гг.) // Труды Воронежского государственного заповедника. – Вып. XXII. Вопросы метеорологии и фенологии. Воронеж, 1979. С. 3–23.

Венгеров П.Д. Орнитологические находки и наблюдения редких видов птиц в Воронежском заповеднике и на прилегающих территориях в 2012-2016 годах // Труды Воронежского государственного заповедника. Вып. XXVIII. Ижевск, 2016. С. 254–277.

Гончарова Н.Л., Стародубцева Е.А. Динамика структуры площадей Воронежского заповедника и основных характеристик древостоев (1937-2013 гг.) // Труды Воронежского государственного заповедника. Вып. XXVIII. Ижевск, 2016. С. 328–359.

Лавров Л.С., Семенов В.А., Трегубов В.В. Воронежский заповедник // Заповедники европейской части РСФСР. Часть II. / ред. В.В. Соколов, Е.Е. Сыроечковский. М.: Мысль, 1989. С. 164–187.

Летописи природы Воронежского заповедника за 1926–2016 гг. Воронеж (Архив Воронежского гос. заповедника)

Мучник Е.Э. Дополнения к списку лишенобиоты Воронежского заповедника // Труды Воронежского государственного заповедника. Вып. XXVI. Воронеж, 2012. С. 51–55.

Позвоночные животные Воронежского заповедника: аннотированный список / ред. П.Д. Венгеров. – Воронеж: ВГПУ, 2008. Вып. 2. 76 с.

Попова Н.Н. Мохообразные // Флора и фауна заповедников. Флора Воронежского заповедника. Вып. 78. Москва, 1999. С. 96–111.

Ромашов Б.В. Гельминты речных бобров: *Castor fiber* и *Castor canadensis*. Воронеж: ФГБОУ ВПО Воронежский ГАУ, 2015. 214 с.

Сапельникова И.И., Базильская И.В. Долговременные изменения некоторых фенологических параметров календарного года в Воронежском биосферном заповеднике // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т. XXVI, Вып.1 М.: ИГКЭ. 2015. С. 49–67.

Стародубцева Е.А. Дополнения к списку сосудистых растений Воронежского заповедника (2013–2016 гг.) // Труды Воронежского государственного заповедника. Вып. XXVIII. Ижевск, 2016. С. 76–82.

Шилов И.А. Влияние гидрологических и кормовых условий на различные типы поселений речного бобра // Бюллетень МОИП, отд. Биологический. 1952. Т.57, вып. 5. С. 12–20.