

Маркировочная деятельность обыкновенного бобра (*Castor fiber* L.) в поселениях руслового типа. Динамический аспект

© 2012 А. В. ЕМЕЛЬЯНОВ, Н. А. ЧЕРНОВА, Д. В. ЗОТОВ, А. А. КИРЕЕВ, К. А. СТАРКОВ

ГОУ ВПО “Тамбовский государственный университет им. Г. Р. Державина”
392000, Тамбов, ул. Интернациональная, 33
E-mail: EmelyanovAV@yandex.ru

АННОТАЦИЯ

Рассмотрены особенности маркировочной деятельности обыкновенного бобра в поселениях руслового типа. На основе статистических данных установлено, что сигнальные холмики могут быть рекомендованы для изучения динамических показателей запахового мечения обыкновенного бобра. На основе количественных методов показана роль уровневого режима водотока в появлении ольфакторных меток, в результате выявлена обратно пропорциональная зависимость между этими параметрами.

Ключевые слова: бобр обыкновенный, популяционная экология, территориальное поведение, маркировочная активность, хемокоммуникация.

Все возрастающая доля площадей, занятых техногенными системами, остро ставит проблему управления природными популяциями. Наиболее актуальным остается регулирование численности и пространственного размещения ключевых видов экосистем и животных промысловой группы. Меры по прямому уничтожению дают кратковременный эффект, экологическая ценность которого остается недооцененной [1–3]. Лучшие результаты дают биологические приемы управления, заключающиеся в воздействии на рецепторные системы животных с целью получения определенных поведенческих реакций [4–6]. Однако широкое применение таких методов требует дополнительного изучения способов ориентации животных, методов ре-

ализации ими территориальности и сигнализации. Общеизвестно, что для большинства млекопитающих ведущее значение в общении между особями и их агрегациями выполняют химические сигналы [7, 8]. Бобр обыкновенный (*Castor fiber* Linnaeus, 1758) – удобный объект для изучения вопросов ольфакторной коммуникации. В отличие от других модельных видов, на которых изучался этот тип поведения (соболь, норка, кабарга, полевка и т. д.), он не метит территорию с помощью каловых масс [7]. Продукт препуциальных органов и секрет анальных желез бобра имеют легко идентифицируемые запахи и оставляются (в большинстве случаев) на характерном субстрате [9].

Несмотря на значительное число работ по ольфакторному мечению вида, существует много неоднозначных констатаций, противоречивых сведений и неизученных аспектов [10, 11]. К тому же имеются данные, указывающие на ограниченность экстраполяции

Емельянов Алексей Валерьевич
Чернова Наталия Андреевна
Зотов Дмитрий Владимирович
Киреев Артем Александрович
Старков Константин Александрович

результатов исследований внутри семейства бобровых (Castoridae) вследствие достоверных различий в изменчивости ольфакторного мечения, в химическом составе секрета специфических желез и лабильности механизмов адаптации разных видов [12–14]. В территориальном поведении зверя остаются невыясненными вопросы о равномерности использования поселения и приуроченности разных типов меток к его пространственно-функциональным частям и инфраструктурным элементам; не уточнена роль топических факторов в появлении и обновляемости ольфакторных меток. Несмотря на многочисленные данные о разнообразии способов оставления запаховых сигналов (на площадках, холмиках, участках троп и выступающих предметах), во всех известных работах [9, 15–17 и др.], за единственным исключением [18], маркировочное поведение бобровых описывалось только по сигнальным холмикам.

Цель настоящего исследования – изучение особенностей маркировочной активности обыкновенного бобра в поселениях руслового типа. Для ее достижения необходимо:

- изучить закономерности динамики различных типов ольфакторных меток;
- определить наиболее стабильно обновляемые объекты запахового мечения;
- выяснить наличие корреляции численности различных типов меток с динамикой их совокупности;
- определить объекты ольфакторной маркировки, необходимые для оценки изменения интенсивности маркировочной активности бобра;
- выявить зависимость между уровневым режимом реки и интенсивностью создания запаховых меток.

В литературе по биологии и экологии бобров встречаются противоречивые толкования ряда терминов и понятий [19], поэтому приводим используемую в работе терминологию.

Буферная зона – участок водоема, где не встречаются следы жизнедеятельности бобров или они единичны и их принадлежность к одному из смежных поселений не установлена.

Периферия поселения, граничная (краевая) зона – участок поселения, находящий-

ся, как правило, между промежуточной и буферной зонами, где регулярно встречаются следы жизнедеятельности его населяющих особей.

Промежуточная зона – участок поселения, расположенный между центральной и периферийными зонами.

Центральная зона – участок поселения, располагающийся между промежуточными зонами, имеющий значительное число элементов наземной активности.

Индифферентный участок – участок с запахом бобровой «струи», находящийся вне троп.

Вылаз с запахом (ВСЗ)/без запаха (ВБЗ) – участок берега протяженностью до 1 м со следами выхода бобра на сушу.

Сигнальный холмик – специально сооруженный бобром холмик, используемый в качестве субстрата для ольфакторного мечения территории с регистрируемым запахом бобровой «струи» (СХСЗ) или без него (СХБЗ).

Площадка активного мечения (ПАМ) – участок берега, как правило лишенный растительности, с несколькими одиночными метками, расположенными не далее 1 м друг от друга. ПАМ может быть без СХ, но иметь улавливаемый запах и/или цвет «струи».

Тропа кормовая (ТК) – тропа, используемая для выхода к корму.

Тропа-переход (ТП) – тропа, используемая для перехода в соседний водоем.

Тропа-вылаз (ТВ) – тропа, перемещение по которой не было переходом в соседний водоем или путем к корму.

Поселение – площадь, занятая обитающей обособленно бобровой семьей (редко одиночным зверем), на которой имеются следы деятельности этих зверей в виде жилищ, плотин, каналов [20].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Маркировочное поведение бобров в поселениях руслового типа изучали в июне – ноябре 2003 г. на девяти поселениях, расположенных на р. Ворона (левый приток р. Хоппер, бассейн Дона). Обследование стационара проводили в дневные часы – с 9⁰⁰ до 17⁰⁰ с периодичностью 3 раза в месяц. Кратность наблюдений – 33 раза, при этом пройдено

около 390 км маршрута. Обследование осуществляли на байдарке, с обязательным выходом у каждого проявления маркировочной деятельности грызуна. При этом не допускали оставление посторонних предметов и изменение облика берегового ландшафта; обувь мыли при каждом выходе. Пороговые значения обонятельной чувствительности исследователя, проводившего все регистрации следов наземной активности, равны 3 % водного раствора фенола, запах которого сходен с запахом свежей бобровой "струи" [21]. К СХ относили холмики с запахом "струи" и без него. Это было продиктовано тем, что факт сооружения СХ уже говорит о функциональной значимости участка, а отсутствие регистрации запаха "струи" может объясняться высоким порогом обонятельной чувствительности человека по сравнению с таковым у зверя-макроосматика. Наличие запаха определялось при максимальном приближении к маркировочному субстрату.

Из анализа исключены данные о метках, обнаруженных в буферных зонах, ввиду их незначительной доли (0,5 %) и непринадлежности к бобровым поселениям. В результате в работе использованы сведения о размещении и динамике 601 следа наземной активности бобров, на которых отмечен запах бобровой "струи". Зарегистрировано 83 ТП, 102 ТК, 49 ТВ и 367 индифферентных участков.

Связь уровня воды в реке с появлением ольфакторных меток проверялась критерием знаков; оценка корреляции интенсивности обновления меток различных типов с их численностью проводилась по критерию конкордации Кенделя; для сравнения численности совокупности следов жизнедеятельности с обилием меток различных типов использовался критерий ранговой корреляции Спирмена [22]. Во всех случаях достоверность статистических показателей проверялась при 5 % уровне значимости.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Общее число пахучих меток, отмеченных в поселениях за период исследований, уменьшилось (рис. 1), что соответствует общепринятыму мнению о снижении интенсивности мечения в летне-осенний период [10]. Подав-



Рис. 1. Сезонные изменения численности ольфакторных меток: 1 – общая, 2 – СХ, 3 – ВСЗ, 4 – ПАМ

ляющее число ПАМ на исследуемой территории (97,6 %) во всех поселениях находится в краевых зонах, в промежуточных зонах они не встречены [23]. На этом фоне их численность увеличилась на 433,3 % и не имела связи с общим обилием меток ($K_s = -0,1$, $p = 0,73$), причем наиболее активно площадки создавались с третьей декады августа. Выявленная закономерность может быть объяснена особенностями создания этого типа меток: так, Н. П. Наумов [24] отмечал возникновение площадок активного мечения на периферийных участках охраняемых территорий как проявления "встречной" маркировки пространства. Декада, с которой начинает увеличиваться число ПАМ, соответствует времени окончания вегетации травянистой растительности, значительная роль которой в питании бобра в летние месяцы общеизвестна [25, 26]. Сокращение кормовой базы и возникающий дефицит питательных веществ приводят к увеличению исследовательской реакции и времени патрулирования [27], при этом бобры чаще пересекают границы чужих территорий и имеют больше возможностей для проявления "встречного" мечения и, как следствие, сооружения ПАМ. Проверка с помощью критерия знаков не выявила достоверных различий в степени обновления меток для изучаемой совокупности поселений. Однако по суммарной оценке доля обновленных ПАМ достигает 72,0 % (рис. 2), что значительно выше доли обновленных холмиков и вылазов (около 50,0 %). Доля обновленных меток от общего числа (51,7 %) меньше установленной Ф. Роселлом и Б. Нолетом [28] в эстуариях рек Рине и Меузе (65,4 %). Во втор-



Рис. 2. Динамика числа ПАМ (здесь и на рис. 3, 4): 1 – общее число, 2 – обновленных

рой половине изучаемого периода все значения обновления ВСЗ и СХ превышали 50,0 %, что говорит об установлении к этому времени ключевых мест мечения и размежевания территории животными из смежных поселений (рис. 3, 4).

Исследование показало, что динамика отдельных типов меток может не совпадать с общими закономерностями изменений их числа, а степень обновления не зависит от типа меток и не связана с динамикой меток этих типов. Проверка сопряженности вариационных рядов числа меток каждого типа и доли повторно используемых выявила наличие такой зависимости только для ПАМ ($K = 0,24$, $p = 0,01$).

В результате определения взаимосвязи совокупности следов наземной активности с различными типами запаховых меток и их общим числом обнаружена сильная достоверная корреляция общей численности следов наземной активности и динамики запаховых меток ($K_s = 0,86$, $p = 0,00$), а также сопряженность последних с обилием СХ и ВСЗ ($K_s = 0,68$, $p = 0,01$; $K_s = 0,78$, $p = 0,00$). Это

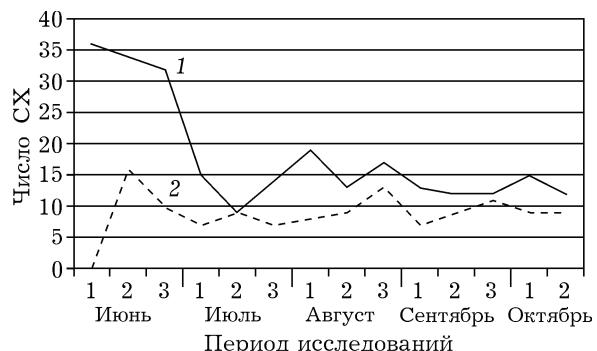


Рис. 4. Динамика числа СХ

доказывает, что для оценки изменения интенсивности маркировочной активности бобра в целом достаточно регистрации ВСЗ или СХ. Вместе с тем отмечено отсутствие корреляции между динамикой этих типов меток ($K_s = 0,46$, $p = 0,10$). Анализ статистических данных показал, что сигнальные холмики могут быть рекомендованы для изучения динамических показателей ольфакторного мечения обычного бобра ввиду удобства их регистрации, простоты обнаружения и легкости определения видовой принадлежности животного-маркера.

Взаимодействуя со средой, животные попадают в зависимость от действия комплекса ее абиотических компонентов. Несмотря на их многообразие, представляется возможным выделить ключевую группу факторов, общую для околоводных млекопитающих: гидрологический режим, обеспеченность кормами и антропогенный пресс [29–31 и др.]. Гидрологический режим большинство авторов относит к числу ведущих факторов, определяющих физиологическое состояние, поведение, размежевание и использование территории [15, 32–37]. Однако в известных литературных источниках не встречено работ по выяснению влияния гидрологического фактора на интенсивность маркировочной активности.

Для выявления зависимости между числом объектов ольфакторного мечения и уровневым режимом водотока отмеченные при ежедекадных обследованиях новые метки делили на две категории: к первой относили зарегистрированные на участке берега, существовавшем при прошлом обследовании, а ко второй – появившиеся на открывшемся после понижения уровня воды в реке. По обобщенным за период и по поселениям данным, численность

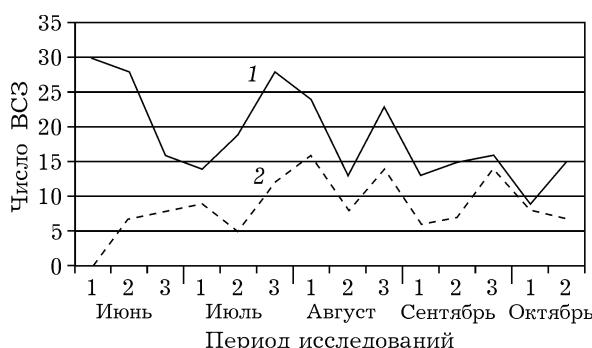


Рис. 3. Динамика числа ВСЗ

Соотношение числа меток, появившихся на открывшемся участке берега и на уже имевшемся, %

Тип метки	№ поселения									Всего
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
ВСЗ	-33	+180	+367	+133	+171	+120	+217	-60	+150	+149
ПАМ	0	+300	0	+500	+300	-100	+100	+100	-200	+700
СХ	+700	+133	+200	0	+375	+440	+600	+200	+1200	+361
Всего	+300	+178	+283	+156	+300	+255	+286	-70	+383	+149

второй категории превышала обилие в первой в среднем по совокупности изучаемых поселений на 149 % (см. таблицу). Проверка с помощью критерия знаков подтверждает выявленную закономерность только для СХ и ВСЗ. Предположение о возникновенииплощадок усиленной запаховой маркировки при "встречном" мечении [17, 38] доказывает изначально малую связь этого варианта маркировки с гидрологическим режимом. Таким образом, статистически значимое превосходство числа меток второй категории, указывающее на наличие обратно пропорциональной зависимости появления меток от уровневого режима реки, основано на значительном превалировании СХ на открывшихся участках берега. Рассмотрение графика новых меток позволяет предположить двойственность причин, управляющих их динамикой (рис. 5). Снижение числа меток в июне, скорее всего, связано с началом фазы деградации в функционировании гонад и надпочечников (продукты которых в значительной мере определяют стресс-устойчивость млекопитающих), реали-

зующейся в их маркировочной деятельности [39–41]. С начала июля на территории поселений вследствие снижения уровня воды в р. Вороне стали появляться косы и мели, которые бобр воспринимал как элементы, не входящие в состав сигнального поля охраняемой территории. Это, по данным полевых наблюдений и лабораторных экспериментов, провоцирует мечение в качестве реакции на новизну места обитания [15, 42 и др.]. Высказанное предположение подтверждается пиками численности новых меток в период межени и при следующем понижении уровня воды, а также опытом Л. С. Лаврова [43], указывающего, что эффект новизны может активизировать процесс выделения "струи". Таким образом, при изучении территориального поведения впервые на основе количественных методов показана роль гидрологических условий в интенсивности маркировочной активности обыкновенного бобра.

ВЫВОДЫ

В летне-осенний период общее число меток уменьшилось, на этом фоне численность ПАМ увеличилась на 433,3 %.

Динамика отдельных типов меток не совпадает с общими закономерностями изменений их числа.

ПАМ являются наиболее стабильно обновляемым типом меток (доля обновления 72 %).

Во второй половине летне-осеннего периода все значения обновления меток превышали 50 %, что говорит об установлении к этому времени ключевых мест поселений и демаркации границ населенного пространства.

Степень обновления меток сопряжена с динамикой их численности только в случае с ПАМ ($K = 0,24$, $p = 0,01$).



Рис. 5. Изменение числа меток и уровневого режима р. Вороньи: 1 – значение ниже уровня р. Вороньи, 2 – общая численность появившихся меток, 3 – численность меток, появившихся на открывшемся участке берега

Для оценки изменения интенсивности маркировочной активности бобра в целом достаточно учитывать СХ.

Между уровнем воды в реке и интенсивностью создания запаховых меток существует обратно пропорциональная зависимость.

Работа поддержанна АВП “Развитие научного потенциала высшей школы на 2009–2011 гг.” № 1.2.11

ЛИТЕРАТУРА

1. Бибиков Д. И. Эколого-географические особенности изменения численности некоторых грызунов при воздействии человека на их популяции: мат-лы докл. пятой межвуз. зоогеограф. конф. Ч. 2. Казань, 1970. С. 42–44.
2. Шилова С. А., Туров И. С. Попытка направленного изменения внутривидовых взаимоотношений некоторых млекопитающих-вредителей под воздействием нейротропных средств // ДАН СССР. 1977. Т. 233, № 3. С. 498–501.
3. Экологическая физиология животных. Общая экологическая физиология и физиологическая адаптация / отв. ред. А. Д. Слоним. Л.: Наука. Ленингр. издание, 1979. 440 с.
4. Корытин С. А. Влияние различных запахов на поведение зверей // Тр. ВНИИОЗ. Киров, 1976. Вып. 21. С. 174–364.
5. Мандейфель Б. П. Экология поведения животных. М.: Наука, 1980. 219 с.
6. Чораян О. Г., Степанова В. Я. Информационно-логический анализ физиологического обеспечения поведенческих реакций: мат-лы III Всесоюз. конф. по поведению животных. М.: Наука, 1983. С. 52–53.
7. Федюшин А. В. Речной бобр. Его история, жизнь и опыты по размножению. М.: Главпушнина НКВТ, 1935. 357 с.
8. Корытин С. А., Азбукина М. Д. Сезонные изменения в обонятельной чувствительности у животных и влияние на нее тренировки обонятельного анализатора // Химическая коммуникация животных. М.: Наука, 1986. С. 287–294.
9. Дежкин В. В., Дьяков Ю. В., Сафонов В. Г. Бобр. М.: Агропромиздат, 1986. 254 с.
10. Muller-Schwarze D., Heckman S. The social role of marking beaver (*Castor canadensis*) // J. of Chemical Ecology. 1980. Vol. 6, N 1. P. 81–95.
11. Rosell F., Bergan F., Parker H. Scent-marking in the Eurasian Beaver (*Castor fiber*) as a means of territory defense // J. of Chemical Ecology. 1998. Vol. 24, N 2. P. 207–219.
12. Корытин С. А. О видовых и породных отличиях изменчивости обонятельного поведения животных // Экология. 1970. № 4. С. 75–81.
13. Мешкова Н. Н., Фабри К. Э., Бейсебаева А. К. К вопросу об адаптации европейского и канадского бобров в ситуациях новизны // Состояние, перспективы хозяйственного использования и разведения бобра в СССР. Воронеж, 1989. С. 94–96.
14. Соколов В. Е., Щеников Г. Н. Определение видовой принадлежности бобров *Castor fiber* и *Castor canadensis* (Rodentia, Castoridae) по сравнению анальных желез // Зоол. журн. 1990. Т. 69, вып. 8. С. 251–263.
15. Соколов В. Е., Громов В. С. Запаховая маркировка территории у песчанок (Mammalia, Rodentia). М., 1998. 216 с.
16. Соколов В. Е. Избранные труды. Т. 2. Поведение. Экология. Охрана млекопитающих. М.: Наука, 2003. С. 18–34.
17. Рожнов В. В. Маркировочное поведение // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. М., 1988. Т. 15. С. 152–203.
18. Николаев А. Г. Пространственная структура Воронежской популяции бобров, основы ее охраны и рационального использования: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж, 1998. 26 с.
19. Поляков В. С. Количественный учет речных бобров // Тр. Воронежского гос. заповедника 1953. Вып. 4. С. 51–65.
20. Хлебович В. К. Зависимость колебаний численности популяции речных бобров от условий обитания // Научно-методические записки. 1947. Вып. 9. С. 10–22.
21. Hinze G. Biber. Körperforschung und Lebensweise, Verbreitung und Geschicht. Berlin: Akademie-Verlag, 1950. 216 s.
22. Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1984. 424 с.
23. Емельянов А. В. Популяционная экология обыкновенного бобра в бассейне среднего течения р. Ворона: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 2004. 21 с.
24. Наумов Н. П. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Вестник АН СССР. 1975. Вып. 2. С. 55–62.
25. Барабаш-Никиторов И. И., Дежкин В. В., Дьяков Ю. В. Бобры бассейна Дона. Экология и вопросы хозяйства (монографический очерк) // Тр. Хоперского гос. заповедника. 1961. Вып. 5. С. 5–115.
26. Дьяков Ю. В. Результаты реакклиматизации, экология и перспективы использования речного бобра (*Castor fiber* L.) в бассейне реки Хопер: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж, 1962. 16 с.
27. Понугаев А. Г. Обонятельный анализатор и пищедобывающая роющая деятельность грызунов // Зоол. журн. 1954. Т. 33, вып. 4. С. 869–875.
28. Rosell F., Nolet B. A. Factors affecting acent-marking behavior in Eurasian Beaver (*Castor fiber*) // J. of Chemical Ecology. 1997. Vol. 23, N 3. P. 673–689.
29. Бородина М. Н. О методах хозяйственного использования речного бобра в связи с особенностями его экологии // Тр. Оксского гос. заповедника. 1960. Вып. 3. С. 41–76.
30. Катаев Г. Д. Состояние и перспективы популяции речных бобров Кольского севера // Динамика популяций охотничих животных Северной Европы. Петрозаводск, 1998. С. 75–77.
31. Емельянов А. В. Анализ факторов, управляющих численностью и распределением бобра на территории Воронинского заповедника // Сб. науч. трудов кафедры зоологии РГПУ. Рязань, 2003. С. 45–52.
32. Лавров Л. С., Лу Хао-цюань. Современное состояние и экологические особенности коренных колоний речного бобра (*Castor fiber* L.) в Азии // Вестник Ленингр. ун-та. Сер. Биология. 1961. Вып. 2. С. 62–83.
33. Жарков И. В. Структура и динамика населения млекопитающих на примере бобра в СССР // До-

- клад на соискание ... д-ра биол. наук. Воронеж, 1963. 42 с.
34. Кудряшов В. С. О факторах, регулирующих движение численности речного бобра в Окском заповеднике // Тр. Окского гос. заповедника. 1975. Вып. 11. С. 5–128.
 35. Казаков С. А. Некоторые вопросы биологии и хозяйственного использования хоперских бобров// Тр. Воронежского гос. заповедника. 1976. Т. 2, вып. 21. С. 108–111.
 36. Бродяков В. В. Экология реакклиматизированной популяции бобра в условиях антропогенной нагрузки: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1998. 21 с.
 37. Онуфрена А. С., Онуфрена М. В. Значение восстановления пойменных угодий в сокращении выхухоли в среднем течении р. Оки // Заповедное дело. Научно-методические записки. М., 2000. Вып. 6. С. 52–62.
 38. Соколов В. Е., Рожнов В. В. Социальная сфера экспериментальных группировок и маркировочное поведение американских норок // Ферромоны и поведение. М.: Наука, 1982. С. 219–237.
 39. Шовен Р. Поведение животных. М.: Мир, 1972. 481 с.
 40. Торгун П. М. Морфологические и кариометрические исследования коры надпочечников у самцов речных бобров в зависимости от сезона и половой функции // Тр. Воронежского гос. заповедника. 1974. Вып. 20. С. 24–30.
 41. Иванова Т. М. Результаты гистологических исследований половых желез и эндокринных органов у речного бобра // Там же. 1976. Т. 2, вып. 21. С. 24–37.
 42. Пасхина Н. М., Лапин В. А. Маркировочная деятельность песчанок // Феромоны и поведение. М.: Наука, 1982. С. 99–115.
 43. Лавров Л.С. Прижизненное получение бобровой струи // Тр. Воронежского гос. заповедника. 1960. Вып. 9. С. 227–232.

Marking Activity of Common Beaver (*Castor fiber L.*) in the Settlements of Channel Type. Dynamic Aspect

A. V. EMELYANOV, N. A. CHERNOVA, D. V. ZOTOV, A. A. KIREEV, K. A. STARKOV

G. R. Derzhavin Tambov State University
392000, Tambov, Internatsionalnaya str., 33
E-mail: EmelyanovAV@yandex.ru

Features of the marking activities of beavers in the channel-type settlements are considered. It is established on the basis of the statistical data that the signal hillocks can be recommended for the studies of the dynamic indices of scent marking by beavers. On the basis of quantitative methods, the role of the level mode of water streams in the appearance of olfactory marks is demonstrated; as a result, the reciprocal dependence between these parameters is revealed.

Key words: *Castor fiber L.*, population ecology, territorial behavior, marking activity, chemocommunication.