

УДК 591.5:599.322.3

МНОГОЛЕТНЯЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ИНТЕНСИВНОСТИ МАРКИРОВКИ ТЕРРИТОРИЙ У БОБРОВ (*CASTOR FIBER L.*) И ФОРМИРОВАНИЕ БИОЛОГИЧЕСКОГО СИГНАЛЬНОГО ПОЛЯ

Н.А. Завьялов

В 2004–2012 гг. на участке малой реки длиной 2606 м сразу после спада половодья проводилось картирование запаховых меток и сигнальных холмиков бобров. В 2004–2007 гг. на участке находилось одно поселение полностью и часть территории второго. В 2008–2010 гг. на стыке соседних поселений появляется новое, просуществовавшее всего 2 года. Интенсивность мечения бобрами своей территории демонстрирует значительную межгодовую изменчивость. Образование нового поселения привело к увеличению числа меток. Отмечено снижение числа меток при стабильных границах соседних поселений, для которого не найдено объяснения. Этот вопрос требует более детальных исследований. На фоне вариаций интенсивности маркировки ежегодно регистрировали участок с высокой концентрацией меток. Этот участок служит информационным центром, где бобры оставляют информацию о себе и получают ее о своих соседях. Локализация информационного центра на местности не является строго фиксированной, он может перемещаться в пространстве, может также изменяться его площадь. Локализация информационного центра сохраняется только в течение одного годового цикла и не является стабильным элементом биологического сигнального поля бобров. Стабильными элементами служат структуры, существующие в течение нескольких циклов заселения – тропы, норы, хатки, плотины. Они увеличивают диапазон возможностей для адаптаций бобров в быстро меняющихся условиях.

Ключевые слова: бобр, маркировочное поведение, биологическое сигнальное поле.

Известно, что бобры (*Castor fiber* и *C. canadensis*) физически модифицируют среду (Завьялов, 2008; Baker, Hill, 2003; Rosell et al., 2005; Müller-Schwarze, Sun, 2003;). Помимо этого они создают и собственную систему коммуникаций, наиболее важной из которых является хемокоммуникация – оставление запаховых меток (Baker, Hill, 2003). Имеются два источника запаховой маркировки: «бобровая струя» и секрет анальных желез. Секрет анальных желез несет большую, разнообразную информацию о видовой и половой принадлежности, родственных связях и индивидуальности (Щенников, 1992; Sun, Müller-Schwarze, 1997, 1998, 1998a). Струя, по-видимому, не несет информации о возрасте (Herr et al., 2006), но характеризует степень родства (Rosell, Bjørkøly, 2002).

Для оставления запаховых меток бобры создают сигнальные холмики, маркировочные площадки, площадки усиленного мечения. Иногда мечение сопровождается повреждением коры и древесины растущих деревьев и валежа – так называемых закусов (Кудряшов, 1975; Семенов-Тянь-Шанский, 1982; Завьялов, 2005, 2009; Воробьев, 2011). Наиболее интенсивно бобры метят свои территории весной (Дьяков, 1975; Кудряшов, 1975), но в некоторых поселениях число

меток может увеличиться и осенью (Дьяков, 1975; Завьялов, 2005) и даже зимой (Davis et al., 1994).

Многолетняя динамика маркировки изучена плохо. Д. Свендсен (Svendsen, 1980) в течение трех лет изучал интенсивность мечения и пространственное распределение меток в шести бобровых поселениях. Он наблюдал значительные различия в количестве меток не только между разными поселениями, но и в одном поселении в разные годы. Метки были агрегированы, участки с концентрацией меток обычно находились на границах поселений, но не все границы подвергались интенсивной маркировке (Svendsen, 1980). Дж. Дэвис с соавт. (Davis et al., 1994) в течение четырех лет изучали интенсивность маркировки на участках с низкой и высокой плотностью населения бобров. При высокой плотности населения и обострении конкуренции за древесные корма маркировка была наиболее интенсивной в сентябре и ноябре. При низкой плотности населения маркировка отмечалась лишь в одном из трех поселений (Davis et al., 1994).

Многие считают (Rosell, Nolet, 1997; Rosell et al., 1998; Müller-Schwarze, Sun, 2003), что для бобров главная функция мечения территории – защита участка от мигрантов. Л.С. Лавров (1981) предполагает,

что «роль выделения струи во внешнюю среду сводится к опознанию и закреплению района деятельности семьи...». Б. Байкер и П. Хилл (Baker, Hill, 2003) полагают, что запаховые метки помогают бобрам ориентироваться на своем участке ночью. Ф. Роселл (Rosell, 2001) связывает роль запаховых меток с внутригрупповой коммуникацией бобров и указывает на недостаточную изученность этого вопроса. Таким образом, функции запаховой маркировки у бобров, не связанные с защитой участка от мигрантов, исследователи не отрицают, но и не изучают.

Запаховые метки животных являются элементом биологического сигнального поля (БСП). Сигнальное поле состоит из полей, различающихся по своей природе, времени и интенсивности действия (Наумов, 1973). Стабильные элементы БСП составляют матрицу, на которую накладываются сменяющиеся системы нестабильных элементов (Никольский, 2003). Концентрация меток в определенных местах создает сигнальные пункты, на которых животные получают информацию о своих соседях и оставляют информацию о себе. Сигнальные пункты – это стабильные элементы БСП околородных хищных млекопитающих. Такие пункты совместно используются разными поколениями животных и даже разными видами (Рожднов, 2011). Однако существование таких стабильных элементов в опосредованной коммуникации бобров до сих пор не получило однозначного подтверждения (Завьялов, 2009).

Цель настоящего сообщения – проанализировать интенсивность мечения и пространственное размещение запаховых меток бобров на постоянно наблюдаемом участке в течение девяти лет, функциональное значение мечения территории запахом и значение скопления меток как стабильных элементов БСП.

Район исследований

Исследования проводили на р. Редья (Поддорский р-н Новгородской обл.), где бобры обитают с 1977 г. (Порохов, 2005). В 2003–2012 гг. плотность населения бобров на участке р. Редья длиной 17 км (от ее истока до дер. Жемчугово) составляла 0,3–0,6 поселений на 1 км русла. Детальные наблюдения проводили на участке русла между деревнями Лопастино и Жемчугово на расстоянии 13–15 км от истока. Длина учетного участка составляла 2606 м (рисунок). Ширина русла на этом участке 2–4 м, глубина 0,5–1,5 м. На левом берегу заброшенные поля, зарастающие кустарником, дренируются мелиоративными каналами (К1–К17). Правый берег покрыт молодым березовым лесом. Здесь в русло впадают 7 маленьких ручьев (Р1–Р7) и мелиоративный канал (К18). На участке зарегистрированы 4 бобровые плотины (П1–П4). В 2002–2003 гг. здесь располагалось одно поселение (В44) целиком и примерно половина территории второго поселения (В46). Бобры поселения В44 обитали на левом берегу в норах и хатке выше плотины П1 между каналами К2 и К3 (рисунок). Животные поселения В46 обитали в норах на правом и левом берегах реки ниже учетного участка. Осенью 2008 г. на границе двух старых поселений образовалось новое поселение В47. Бобры поселения В47 обитали в норах на правом и левом берегах Редьи на отрезке К12–К14 (рисунок). Весной 2009 г. на учетном участке было уже три поселения. Новое поселение просуществовало два года и исчезло летом 2010 г. В 2011 и весной 2012 г. участок, как и раньше, занимали бобры поселений В44 и В46. Весной 2011 г. отмечен экстремально высокий паводок, затопивший все жилища бобров поселения В46 и вынудивший их переселиться во временные убежища.

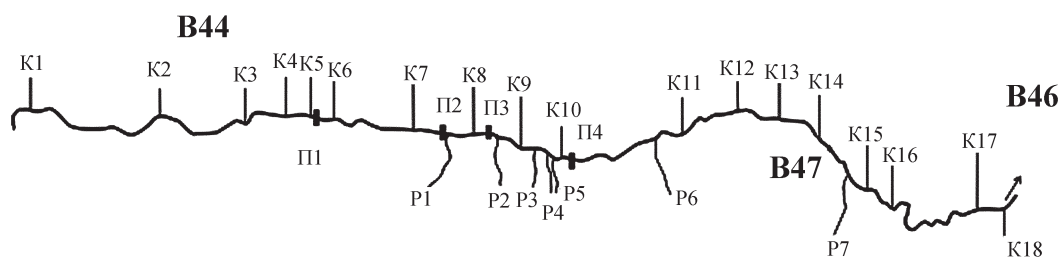


Схема учетного участка р. Редья и размещения бобровых поселений. В 2004–2007 гг. существовали только поселения В44 и В46, границы которых перекрывались на отрезках К12–К15. В 2008–2010 гг. существовало новое поселение В47. Номер каждого поселения показывает расположение экологического центра – места основного жилища. К1–К18 – мелиоративные каналы, Р1–Р7 – ручьи, П1–П4 – плотины. Длина учетного участка 2606 м

Материалы и методы

В данной работе приведены результаты картирования, выполненного в период с начала до середины апреля в 2004–2006 и 2008–2012 гг. сразу после спада половодья. В 2007 г. обследования не проводили. Был составлен детальный план исследуемого участка (масштаб 1:5000), на котором отмечены все мелиоративные каналы, ручьи, бобровые плотины, хатки и норы. При каждом посещении участка выполняли описание и картирование запаховых меток, сигнальных холмиков без запаха, маркировочных площадок.

Степень изменения распределения меток по учетному участку по сравнению с предыдущим годом оценивали с использованием критерия χ^2 (Плохинский, 1980). В качестве показателя агрегированности использовали отношение дисперсии к среднему (Шилов, 2001).

Результаты

Зарегистрирована значительная изменчивость общего числа меток на участке (таблица). С 2004 по 2008 г. число меток снизилось с 82 до 24, но в после-

Динамика общего количества меток на учетном участке и различия их распределения по сравнению с предыдущим годом

Годы	2004	2005	2006	2008	2009	2010	2011	2012
Отрезок между каналами								
0–К1	0	0	0	2	0	1	1	4
К1–К2	4	8	4	2	12	6	2	8
К2–К3	5	3	4	4	6	5	2	12
К3–К4	0	1	3	2	0	0	1	13
К4–К5	0	2	4	2	4	2	2	1
К5–К6	0	2	0	3	2	2	0	1
К6–К7	1	0	1	0	4	2	1	0
К7–К8	0	1	0	0	9	6	0	2
К8–К9	3	0	6	2	3	4	2	4
К9–К10	1	0	0	4	6	5	1	3
К10–К11	4	5	5	2	32	44	7	3
К11–К12	2	3	1	1	12	13	44	24
К12–К13	8	6	2	0	9	6	11	20
К13–К14	5	14	5	0	7	11	10	19
К14–К15	38	3	11	0	4	1	10	6
К15–К16	2	2	9	0	1	7	1	14
К16–К17	7	2	3	0	3	2	7	6
К17–К18	2	1	3	0	7	9	10	9
Итого	82	53	61	24	121	126	112	149
Степень агрегированности (дисперсия/среднее)	16,64	4,21	2,82	1,50	7,89	14,00	16,82	6,29
χ^2	-	46,603	30,219	39,127	50,496	-6,272	51,221	49,579
<i>P</i>	-	<0,001	<0,05	<0,01	<0,001	нд	<0,001	<0,001

Примечание. Номера каналов соответствуют рисунку; нд – различия недостоверны.

дующие годы (2008–2012) увеличилось и оставалось относительно стабильным (112–149). Метки распределялись по участку неравномерно, но ежегодно на отрезке между двумя-четырьмя канавами концентрировалось 18–46% меток. Исключение составил 2008 г., когда отсутствовал отрезок с явной концентрацией меток. Интересно отметить, что отрезок с высокой концентрацией меток существовал на одном и том же месте не более двух лет подряд. Степень агрегированности меток была наименьшей в 2008 г., а наибольшей – в 2011 г. (таблица). Не выявлено статистически достоверного роста степени агрегированности меток по мере увеличения их общего числа. Сравнительный анализ распределения меток с помощью критерия χ^2 показал, что его достоверные изменения наблюдались ежегодно. Исключением был период существования поселения В47: распределение меток в 2010 г. фактически повторило таковое в предыдущем 2009 г. (таблица).

В 2004–2005 гг. бобры поселения В44 готовили древесно-кустарниковые корма, подгрызая ивняки по берегам р. Редья между канавами К3–К5, небольшое число погрызов замечено около канавы К12 и на отрезке К14–К15 (Завьялов, 2009). К 2010–2011 гг. ивняки вдоль русла Редьи были сгрызены, и основным местом заготовки кормов стали берега канав К3 и К4, часто на удалении от русла реки до 1 км. Аналогично вели себя и бобры поселения В46. В поселении В47 бобры готовили древесно-кустарниковые корма в молодом лесу на правом берегу Редьи.

Обсуждение

Известно, что по мере старения популяций в поселениях бобров происходит накопление разнообразных сооружений и их остатков (Барабаш-Никифоров и др., 1961). В 2003 г. одной из причин выбора учетного участка для постоянных наблюдений на р. Редья была относительно простая, хорошо просматриваемая береговая линия. К 2012 г. бобры заметно усложнили ее не только поваленными деревьями, но и многочисленными желобами и тропами.

Было показано, что число запаховых меток увеличивается по мере продолжительности существования поселения (Rosell, Nolet, 1997). Однако на р. Редья прослеживается не просто рост числа меток по мере старения поселений, а существование сложной структуры многолетней маркировки учетного участка. В результате образования нового поселения В47 число меток увеличилось почти в два раза (с 82–24 до 121–126). Но и после его исчезновения маркировочная активность не снижалась

(таблица). В 2011 г. экстремально высокий весенний паводок привел к затоплению всех бобровых жилищ, кроме хатки В44, поэтому интенсивная послепагодковая маркировка была вполне прогнозируемой. В 2012 г. при паводке средней силы бобровые жилища не затапливались, тем не менее маркировочная активность была выше, чем в любой из годов предыдущих наблюдений.

В качестве факторов, определяющих ежегодные изменения интенсивности маркировки, вероятными представляются следующие: изменение возрастного состава семьи, увеличение потока расселяющихся молодых особей и увеличение поисковых действий бобров-резидентов. За время существования поселения в семье бобров могут смениться производители. Это явление называют «ремонт» пар (Кудряшов, 1975). Однако для поселений на р. Редья осталось неизвестным, насколько стабильным в течение девяти лет был состав семей и сохранялись ли постоянными пары производителей. В литературе также отсутствует информация об изменении интенсивности маркировки в случае гибели одного из производителей. Возрастающий поток молодых бобров-мигрантов может значительно увеличить интенсивность маркировки (Ulevicius, Balciauskas, 2000), но этот фактор трудно измерить. На исследованном участке звери сравнительно быстро истощили древесно-кустарниковые корма вдоль русла реки. Активный поиск новых источников корма также мог спровоцировать интенсивную маркировку на учетном участке.

Если увеличение числа меток имеет хотя бы гипотетическое объяснение, то совершенно неясно, с чем связано затухание маркировочной активности в 2005–2008 гг. (таблица). Необъяснимое и существенное сокращение числа меток при неизменных границах соседних поселений отмечал Д. Свендсен (Svendsen, 1980) на побережье оз. Доу в штате Огайо (США).

Анализ пространственного распределения меток показывает, что между канавами К10–К15 весь период наблюдений сохраняется отрезок с высокой концентрацией меток. Год от года изменялась интенсивность мечения, но скопление меток то смещалось выше по течению реки (2004–2008 гг.), то ниже (2009–2012 гг.), но существовало постоянно. Образование на стыке двух стабильных поселений (В44 и В46) нового (В47) произошло, когда маркировка учетного участка была наименее интенсивной за весь период наблюдений. Система запаховых меток может быть эффективным регулятором, если действует как «запаховый забор», но последнее чаще опровергают (Butler, Butler, 1979;

Svendsen, 1980; Rosell et al., 1998; Sun, Müller-Schwarze, 1998), чем подтверждают (Davis et al., 1994). Искусственные запаховые метки могут препятствовать вселению мигрирующих бобров в пустующие хатки, но повторное предъявление бобрам-резидентам только чужого запаха приводит к быстрому привыканию и затуханию агрессивной реакции (Müller-Schwarze, Neckman, 1980). Если есть только метки, а вероятность прямого контакта невысока, то и нетерриториальные животные могут маркировать, и чужаки могут игнорировать запаховую метку резидента (Gosling, 1990). Таким образом, представляется вполне логичным образование нового поселения В47, в то время как маркировочная активность бобров соседних поселений в течение нескольких лет плавно затухала.

Для наземных грызунов и околотовных хищных млекопитающих наиболее важные функции запаховой маркировки территории – это освоение и индивидуализация участка, а также опосредованная коммуникация (Соколов, Громов, 1998; Рожнов, 2011). Поэтому данные по маркировочному поведению бобров на р. Редья следует обсудить, исходя из двух наиболее важных функций запаховой маркировки.

Запаховая маркировка как средство освоения и индивидуализации пространства

Теоретически пространственное распределение меток в пределах участка обитания должно соответствовать уровню активности особи в разных его частях. Фактически большое число меток концентрируется в «коммунальных» центрах маркировки, где происходит обмен информацией (Соколов, Громов, 1998).

Для бобров функция запаховой маркировки как средства освоения и индивидуализации участка обитания представляется одной из наиболее очевидных. После разрушения льда и спада половодья происходит резкая перемена условий обитания и образа их жизни. В это время бобры заново обживают свою территорию (Дьяков, 1975; Кудряшов, 1975). Также известно, что новые хозяева территории активно метят ее независимо от сезона (Sun, Müller-Schwarze, 1997). Так, в национальном парке Акадия (штат Мэн, США) в двух новых бобровых колониях, образовавшихся в августе, высокая маркировочная активность сохранялась в сентябре и начале октября (Butler, Butler, 1979). Применение инфракрасного освещения и непрерывной видеосъемки в Дании показали, что бобры на новой территории чаще метят центр поселения и редко границы (Вау, 2001). У бобров, обитающих в зоне временного (май–сентябрь) затопления Рыбинско-

го водохранилища, отмечены два периода активного мечения территории – весенний и осенний. Осенний период был наиболее интенсивным и продолжительным. В это время происходило значительное (до 5 м) снижение уровня воды в водохранилище, обнажались обширные голые торфяные и песчаные отмели, резко менялся общий ольфакторный фон, в 1,6 раза увеличилась протяженность береговой полосы. Все перемещения зверей были ограничены только остаточными речными руслами, и бобры переселились в норы, которые они занимали при низком уровне воды. Эти резкие изменения условий обитания провоцировали интенсивную маркировку территории. В начале сентября бобры метили центр поселения и его границы, к концу сентября – только места заготовки кормов и норы (Завьялов, 2005).

Расположение запаховых меток рядом с хатками, норами, плотинами и тропами свидетельствует об их использовании бобрами для ориентирования на своем участке. Так, на побережье Рыбинского водохранилища 58% меток были сконцентрированы около нор и убежищ, на тропах было отмечено только 8% (Завьялов, 2005). На р. Редья в 2004–2005 гг. на тропах размещались 33% меток (Завьялов, 2009), в штате Мэн (США) – до 49% (Müller-Schwarze, Neckman, 1980). В дельте р. Маккензи (Канада) сигнальные холмики расположены обычно по границам поселений, но они появлялись и в центре, если бобры строили новую хатку (Aleksiuk, 1968). В поселении В44 метки играли роль ориентиров при освоении бобрами территории после схода льда и спада половодья. На это указывает тот факт, что каждый год более половины меток относительно равномерно располагались по всему поселению.

Запаховая маркировка как средство опосредованной коммуникации

Для опосредованной коммуникации хищных млекопитающих важно наличие основных и дополнительных меток, оставление меток в местах или на объектах наиболее вероятного обнаружения, «стандартизация» поведения разных особей при оставлении меток, расширение площади, на которой оставлена метка, увеличение времени их действия и частоты оставления/обновления меток (Рожнов, 2011). Наличие множества элементов маркировочного поведения бобров указывает на то, что запаховая маркировка для них является также и способом опосредованной коммуникации. Помимо основных (запаховых) меток бобры могут создавать и дополнительные – закусы (Завьялов, 2009; Воробьев, 2011). Для оставления за-

паховых меток создаются специальные структуры: сигнальные холмики и маркировочные площадки (Завьялов, 2009). Расширение площади, на которой оставляются метки, приводит к образованию «площадок усиленного мечения» (Кудряшов, 1975). Совместная маркировка территории бобрами соседних поселений приводит к формированию информационных центров, приуроченных к границам поселений. На р. Редья такими информационными центрами были отрезки учетного участка: K13–K15 (2004–2006 гг.), K9–K10 (2008 г.), K10–K12 (2009–2010 гг.) и K11–K15 (2011–2012 гг.). Информационный центр то перемещался вверх или вниз по течению, то сокращался до одного отрезка (2004 г.) или расширялся до четырех (2012 г.). При всех вариантах маркировки участка, образовании и исчезновении нового поселения неизменно сохранялся некоторый отрезок, на котором бобры оставляли информацию о себе или получали ее о соседях. Прямые визуальные наблюдения в национальном парке Акадия (штат Мэн, США) показывают, насколько важно для бобров оставить индивидуальную информацию: четыре бобра за 30 с по очереди пометили один и тот же холмик. При этом каждый следующий зверь обнюхивал помеченный другим бобром холмик и только после этого оставлял свою метку (Butler, Butler, 1979).

Интенсивность мечения напрямую зависит от частоты социальных контактов и плотности населения (Кудряшов, 1975; Butler, Butler, 1979; Müller-Schwarze, Heckman, 1980; Svendsen, 1980; Davis et al., 1994). Возможно, что в условиях повышенных межколониальных взаимодействий чужаки стимулируют резидентов создавать больше меток для укрепления социальных связей внутри поселения (Butler, Butler, 1979). Почему же на р. Редья при увеличении социальных контактов не произошло образования нового скопления меток между поселениями B47 и B46? Данный факт трудно объяснить. Скопления меток часто находят на границах поселений, но иногда границы маркируют слабо (Svendsen, 1980). По-видимому, отношения между животными соседних поселений могут быть более сложными, нежели просто враждебными. Разные участки границы бобровых поселений характеризуются качественно различной маркировкой (Svendsen, 1980): интенсивно промаркированные бобрами одного поселения и с редкими метками зверей обоих поселений.

Наиболее вероятной причиной, объясняющей отсутствие скопления меток между поселениями B46 и B47, может быть родство животных. Бобры могут отличать по запаху своих родственников, даже тех,

с которыми они никогда не встречались, а также могут научить этому своего партнера. Реакция бобров на предъявление им запаховых меток чужаков более сильная, чем на запахи незнакомых родственников (Sun, Müller-Schwarze, 1997). Для бобров также известен феномен *dear enemy*: к вторжению на их территорию знакомых им соседей они относятся более терпимо, чем к вторжению незнакомых чужаков (Rosell, Bjørkøyli, 2002). Поселение B47 могло образоваться в результате отселения молодого бобра из поселения B46. Запахи родственников знакомы соседним бобрам, соответственно уровень агрессии меньше, и бобры могли поддерживать прямые контакты, не заменяя их опосредованными, через систему запаховых меток.

Производимые бобрами изменения среды обитания и создание системы запаховых меток относится к элементам БСП. Сигнальное поле складывается из стабильных структур (элементов), на которые накладываются варьирующие (Никольский, 2003). К стабильным элементам или «долгоживущим сигналам» относятся норы, тропы, скопления помета, запаховые и визуальные метки (Ванисова, Никольский, 2012). Является ли скопление меток на границе бобровых поселений стабильным элементом сигнального поля, действующим в ряду поколений? Девятилетние наблюдения на р. Редья показали, что привязка информационного центра к конкретному месту была относительно кратковременной. В течение всего периода бобры поселения B44 постоянно обитали на одном участке, но информационный центр перемещался вверх и вниз по течению реки, становился компактным или расширялся до нескольких отрезков. Следовательно, не приходится ожидать постоянства локализации таких скоплений меток в пространстве, тем более в ряду поколений. По-видимому, информационные центры действительно только в пределах одного годового цикла. После каждого паводка, уничтожающего запахи прежних меток и меняющего геоморфологию поймы, происходит образование нового скопления меток. Что же в таком случае становится «матрицей стабильных элементов», действующей в ряду поколений? Вероятно, это инфраструктура поселения (тропы, туннели, каналы, жилища, плотины), оставшаяся от предыдущих поколений – сооружения, которые могут существовать несколько «бобровых циклов».

Согласно концепции БСП новые поколения животных воспроизводят пространственную структуру популяций своих предшественников, осваивают территорию с имеющимися на ней ресурсами так, как ее осваивали предыдущие поколения (Никольский,

2003). В отличие от других млекопитающих, например зеленоядных норников, использующих норы в течение тысячелетий, бобры представляют собой дендрофагов и фитофагов с центральным местом кормежки (Завьялов, 2008). Они не могут на том же месте копировать освоение ресурсов в точности так, как это делали предыдущие поколения. Для бобров это было бы губительно вследствие низкой скорости восстановления древесных кормов, долговременных и не всегда обратимых сукцессионных изменений прибрежных лесов (Завьялов, 2008), а также снижения качества повторно заселяемых местообитаний при отсутствии внешних нарушений растительного покрова (Завьялов, 2012).

Например, на о. Ньюфаундленд после экспериментального облова 14 поселений весь обловленный участок был вновь заселен бобрами. Несмотря на то что сохранились хатки и плотины от прежних хозяев, а корма не были истощены, границы новых поселений отличались от тех, что были до отлова (Bergerud, Miller, 1977). Детальные наблюдения В.С. Кудряшова (1975) в Окском заповеднике также показывают, что в бобровых популяциях происходит постоянный процесс «перекраивания» территорий: в одних случаях бобры пытаются расширить свой участок за счет оттеснения соседей, в других случаях новые поселения возникают на территории уже существующих. Эти примеры демонстрируют пластичность и приспособляемость бобров к быстроменяющимся условиям побережья водоемов. И сами бобры как средообразователи изменяют условия обитания довольно сильно (Завьялов, 2008; Rosell et al., 2005).

Накопление «памятников» деятельности прежних поколений животных дает больше новых вариантов освоения при повторном заселении местообитаний. Например, на р. Таденка (Приокско-террасный заповедник) на участках, прошедших несколько циклов заселения бобрами, по истечении времени отмечается накопление большого числа плотин. Если в 1953 г. здесь было только 3 плоти-

ны, то в 1984 г. – 146, а в 2009 г. – 179. При следующем заселении участка бобры быстро восстанавливали большие плотины, что позволило им использовать удаленные кормовые ресурсы (Завьялов и др., 2010). На р. Тюдьма (Центрально-Лесной заповедник) интенсивная строительная деятельность бобров была одним из факторов, способствовавших увеличению емкости угодий по мере старения популяции (Завьялов и др., 2011). Таким образом, долговременные элементы БСП увеличивают диапазон возможностей популяций бобров для адаптации в быстро меняющихся условиях.

Заключение

1. Интенсивность мечения бобрами своей территории демонстрирует значительную межгодовую изменчивость. Образование нового поселения приводит к росту числа меток. Отмечено снижение числа меток при стабильных границах соседних поселений. Объяснения этому явлению не найдено, и оно требует более детальных исследований.

2. На фоне вариаций интенсивности маркировки ежегодно регистрировали участок с высокой концентрацией меток. Этот участок служит информационным центром, где бобры оставляют информацию о себе и получают ее о своих соседях. Локализация информационного центра на местности не является строго фиксированной, он может перемещаться в пространстве, а может также изменяться и его площадь.

3. Локализация информационного центра сохраняется только в течение одного годового цикла и не является стабильным элементом БСП бобров. Стабильными элементами служат структуры, существующие в течение нескольких циклов заселения – тропы, норы, хатки, плотины. Они увеличивают диапазон возможностей для адаптаций бобров в быстро меняющихся условиях.

Автор приносит искреннюю признательность Л.А. Хляп, В.И. Лазаревой, Н.П. Кораблеву, Б.Ю. Касалу за ценные критические замечания, высказанные при подготовке рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барабаш-Никифоров И.И., Дежкин В.В., Дьяков Ю.В. Бобры бассейна Дона. Экология и вопросы хозяйства (монографический очерк) // Тр. Хоперского гос. заповедника. Воронеж, 1961. Вып. V. С. 5–115.
- Ванисова Е.А., Никольский А.А. Биологическое сигнальное поле млекопитающих (к 110-летию со дня рождения профессора Н.П. Наумова) // Журн. общ. биол. 2012. Т. 73. № 6. С. 403–417.
- Воробьев И.И. Некоторые особенности маркировочного поведения и дендроактивности бобра (*Castor fiber* L.) на реке Вороне (Тамбовская область) // Исследования бобров в Евразии: сборник научных трудов / ГНУ ВНИИОЗ им. проф. Б.М. Житкова РАСХН. Киров, 2011. Вып. 1. С. 99–107.
- Дьяков Ю.В. Бобры европейской части Советского Союза. М., 1975. 480 с.

- Завьялов Н.А. Некоторые наблюдения за маркировочным поведением бобров (*Castor fiber* L.) в зоне временного затопления Рыбинского водохранилища // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2005. Т. 110. № 1. С. 12–19.
- Завьялов Н.А. Бобры – ключевые виды и экосистемные инженеры // Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана. Лекции и материалы докладов Всероссийской школы-конференции. Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. 18–21 ноября 2008 г. Ярославль, 2008. С. 4–24.
- Завьялов Н.А. Особенности маркировочного поведения и дендроактивности бобров (*Castor fiber* L.) на реке Редья (Новгородская область) // Тр. государственного природного заповедника Рдейский. Вып. 1. Великий Новгород, 2009. С. 187–201.
- Завьялов Н.А. Динамика состояния кормовой базы бобров в поселениях, прошедших несколько циклов заселения // Поволжский экологический журнал, 2012. № 2. С. 196–207.
- Завьялов Н.А., Альбов С.А., Петросян В.Г., Хляп Л.А., Горайнова З.И. Инвазия средообразователя – речного бобра (*Castor fiber* L.) в бассейне р. Таденка (Приокско-Террасный заповедник) // Российский журнал биологических инвазий, 2010. № 3. С. 39–61.
- 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.
- Кудряшов В.С. О факторах, регулирующих движение численности речного бобра в Окском заповеднике // Млекопитающие, численность, ее динамика и факторы, их определяющие. Тр. Окского государственного заповедника. Вып. XI. Рязань, 1975. С. 5–124.
- Лавров Л.С. Бобры Палеарктики. Воронеж, 1981. 272 с.
- Наумов Н.П. Сигнальные (биологические) поля и их значение для животных // Журн. общ. биол. 1973. Т. XXXIV. № 6. С. 808–817.
- Никольский А.А. Экологические аспекты концепции биологического сигнального поля млекопитающих // Зоол. журн. 2003. Т. 82. № 4. С. 443–449.
- Плохинский Н.А. Алгоритмы биометрии. М., 1980. 150 с.
- Порохов А.А. Бобры Приильменской низменности: состояние ресурсов и постчернобыльская экология. Киров, 2005. 131 с.
- Рожнов В.В. Опосредованная хемокоммуникация в социальном поведении млекопитающих. М., 2011. 288 с.
- Семенов-Тянь-Шанский О.И. Звери Мурманской области. Мурманск, 1982. 176 с.
- Соколов В.Е., Громов В.С. Запаховая маркировка территории у песчанок (Mammalia, Rodentia). М., 1998. 216 с.
- Шилов И.А. Экология. М., 2001. 512 с.
- Щенников Г.Н. Морфология и функциональное значение анальных желез обыкновенного бобра. Автореф. ... канд. биол. наук. М., 1992. 22 с.
- Aleksiuk M. Scent-mound communication, territoriality, and population regulation in beaver (*Castor canadensis*) // J. Mamm. 1968. Vol. 49. № 4. P. 759–762.
- Baker B.W., Hill E.P. Beaver (*Castor canadensis*) // G.A. Feldhamer, B.C. Thompson and J.A. Chapman, editors. Wild Mammals of North America: Biology, Management, and Conservation. Second Edition. Baltimore (Maryland, USA) 2003. P. 288–310.
- Bau L. Behavioral ecology of reintroduced beavers (*Castor fiber*) in Klosterheden State Forest, Denmark. 2001. <http://www.naturstyrelsen.dk/NR/rdonlyres/CCB2F98D-8543-4BD4-B776-2FB7E8E1FA08/0/Castorfiber.pdf>
- Bergerud A.T., Miller D.R. Population dynamics of Newfoundland beaver // Can. J. Zool. 1977. Vol. 55. P. 1480–1492.
- Butler R.G., Butler L.A. Toward a functional interpretation of scent marking in beaver (*Castor canadensis*) // Behavioral and neural biology. 1979. Vol. 26. P. 442–454.
- Davis J.R., Guinn D.C., Gatlin G.W. Territorial behavior of beaver in the Piedmont of South Carolina // Proc. Annu. Conf. Southeast. Assoc. Fish and Wildl. Agencies, 1994. Vol. 48. P. 152–161.
- Gosling L.M. Scent marking by resource holders: alternative mechanisms for advertising the costs of competition // Chemical signal in vertebrates 5. Oxford, 1990. P. 315–328.
- Herr J., Müller-Schwarze D., Rosell F. Resident beaver (*Castor canadensis*) do not discriminate between castoreum scent marks from simulated adult and subadult male intruders // Can. J. Zool. 2006. Vol. 84. P. 615–622.
- Müller-Schwarze D., Heckman S. The social role of scent marking in beaver (*Castor canadensis*) // J. Chem. Ecol. 1980. Vol. 6. № 1. P. 81–95.
- Müller-Schwarze D., Sun L. The beaver. Natural History of a wetlands engineer. Ithaca, L., 2003. 192 p.
- Rosell F. The function of scent marking in beaver (*Castor fiber*) territorial defence. Dr. scient. thesis. Department of Zoology Norwegian University of Science and Technology (NTNU). Trondheim, 2001. 54 p. (<http://hdl.handle.net/2282/799>).
- Rosell F., Bergan F., Parker H. Scent-marking in Eurasian beaver (*Castor fiber*) as a means of territory defense // J. Chem. Ecol. 1998. Vol. 24. № 2. P. 207–219.
- Rosell F., Bjørkøly T. A test of the enemy phenomenon in the European beaver // Animal Behaviour. 2002. Vol. 63. P. 1073–1078.
- Rosell F., Nolet B.A. Factors affecting scent marking behavior in eurasian beaver (*Castor fiber*) // J. Chem. Ecol. 1997. Vol. 23. № 3. P. 673–689.
- Sun L., Müller-Schwarze D. Sibling recognition in the beaver: A field test for phenotype matching // Animal Behaviour, 1997. Vol. 54. № 3. P. 493–502.
- Sun L., Müller-Schwarze D. Anal gland secretion codes for relatedness in beaver, *Castor canadensis* // Ethol. 1998. Vol. 104. P. 917–927.
- Sun L., Müller-Schwarze D. Anal gland secretion codes for family membership in the beaver // Behav. Ecol. Sociobiol. 1998a. Vol. 44. P. 199–208.
- Svendsen G.E. Patterns of scent-mounding in a population of beaver (*Castor canadensis*) // J. Chem. Ecol. 1980. Vol. 6. № 1. P. 133–148.
- Ulevicius A., Balciauskas L. Scent marking intensity of beaver (*Castor fiber*) along rivers of different sizes // Z. Säugetierkunde, 2000. Vol. 65. P. 286–292.

**LONG-TERM VARIABILITY OF TERRITORY MARKING BY BEAVERS
(*CASTOR FIBER* L.), AND FORMING OF BIOLOGICAL SIGNAL FIELD**

N.A. Zavyalov

In 2004–2012 on a small river site in length of 2606 m, after spring flood the mapping of scent marks and scent mounds of beavers (*Castor fiber*) has been made. In 2004-2007 on the site there is one settlement completely and a part of second settlement territory. In 2008-2010 on border of these settlements appears the new that have existed only 2 years. The intensity of beaver territory marking shows considerable interannual variability. Formation of new settlement leads to increase in mark number. For the decrease of mark number, at stable borders of the adjacent settlements, the explanations are not found. This question demands more detailed researches. Annually the site with high concentration of marks has been registered. This site serves as information centre where beavers leave the information on and receive it about the neighbors. Localization of information centre in space is not strictly fixed, the centre can move in space, and also its area can change. Localization of information centre remains only during one annual cycle and it is not a stable element of biological signal field. As stable elements serve the structures existing of some cycles of settling –trails, burrows, lodges, dams. They increase a range of possibilities for adaptations of beavers in quickly varying conditions.

Key words: beaver, marking behavior, biological signal field.

Сведения об авторе: *Завьялов Николай Александрович* – заместитель директора по науке государственного природного заповедника Рдейский, канд. биол. наук (zavyalov_n@mail.ru).