

УДК 502.057:599.322

РЕЗУЛЬТАТЫ АПРОБАЦИИ ЧАСТОТНО-ВРЕМЕННОГО ПОДХОДА ПРИ ИЗУЧЕНИИ ДИНАМИКИ БОБРОВОЙ ПОПУЛЯЦИИ

© А.В. Емельянов

Ключевые слова: бобр обыкновенный; пространственная структура популяции.

В статье формулируются основные положения частотно-временного подхода к анализу популяционной динамики. Анализ многолетних исследований бобрового населения позволил выявить роль парцеллярных поселений в развитии популяции. Установлены механизмы поддержания устойчивости пространственной структуры популяции при изменениях плотности заселения и экстремальных значениях гидрологического режима. Отмечены закономерности перераспределения поселений между парцеллами.

ВВЕДЕНИЕ

Несмотря на продолжительный период изучения популяционной динамики млекопитающих, это направление не теряет своей актуальности из-за постоянного совершенствования методической базы и регулярной модернизации концепций [1–3]. Во многом такое положение определяется разнообразием прочтения самого термина «популяция». В своем недавнем обзоре Е.Н. Панов [4] отмечает три основных трактовки понятия «популяция», представляющих ее как панмиктическую, хорологическую и структурно-организационную единицу вида. Выбор контекста понимания термина и методология изучения общностей животных в каждом случае определяется принадлежностью к научной отрасли и целями конкретного исследования. Тем не менее, общепризнанной тенденцией развития популяционной экологии является переход к системному анализу взаимодействий животных со средой обитания [4, 5]. Решение этой стратегической задачи приводит к заключению, что именно типологическая основа и функциональное содержание хорологической структуры населения обуславливают все другие формы популяционной неоднородности, характеризуют этапы развития и обеспечивают ресурсы [6, 7].

Традиционно изучение пространственно-типологических особенностей популяции сводится к определению долевого распределения дискретных единиц учета (особей, семей, одиночно-семейных территорий, стад, колоний и т. п.) между выделенными стациями. Получаемые таким образом данные имеют ограниченную возможность использования в прогностических моделях, в оценке устойчивости парцелл к действию повреждающих факторов, в выявлении их роли в обеспечении гомеостатической регуляции популяции. Одним из путей устранения указанных недостатков может стать изучение динамики элементарных поселений (термин по Н.П. Наумову [8]), дифференцированных по признаку устойчивости существования. По мнению некоторых исследователей [9–13], именно устойчивость (продолжительность) заселения определенных участков местности дает интегральную оценку комфортности мест обитания животных, определяет их соответ-

ствие топическому преферендуму конкретного вида, обуславливая возможность реализации его биологического и экологического потенциала. Важно заметить, что изучать время (продолжительность) использования участка местообитания возможно, лишь используя методы индивидуального мечения и последующего распознавания животных. В других случаях более корректно делать заключение о периодичности (частоте) заселения участка. Для устранения двойственности в терминологии нами предлагается вести расчет устойчивости использования территорий через частоту регистраций к продолжительности периода наблюдений, а сам подход именовать частотно-временным.

Принцип частотно-временного подхода получил широкое распространение при изучении избирательности использования биотопов копытными животными в Северной Америке [14–16] путем локаций мест нахождения животных методами дистанционного слежения. Однако в этих работах не ставилась цель изучения динамики популяций и получения сведений о состоянии их парцеллярных группировок. Таким единичным опытом была работа А.Г. Николаева [17], рассчитавшего индекс устойчивости существования для поселений бобров в усманской группировке, обитающей на территории государственного природного биосферного заповедника «Воронежский».

Таким образом, в работе формулируется гипотеза о возможности получения новых знаний о динамике парцеллярных поселений и популяции в целом путем анализа устойчивости существования бобровых поселений. В качестве модельного объекта взята бобровая популяция воронинского заповедника.

Целью настоящей работы является выявление особенностей динамики численности бобровых поселений с использованием частотно-временного подхода.

Достижение цели требовало решения ряда задач.

1. Обобщить многолетние результаты учета численности бобровых поселений в пределах изучаемой территории.
2. Провести ранжирование поселений по продолжительности их существования.
3. Изучить парцеллярные закономерности динамики численности.

4. Установить особенности пространственно-типологической структуры изучаемой популяции.

МЕТОДЫ И МАТЕРИАЛЫ

Материал собирался в средней части бассейна р. Ворона (территория госзаповедника «Воронинский» и прилегающих участков) в 1998–2011 гг. Ежегодные осенние учеты численности предусматривали регистрацию числа поселений (термин по В.С. Пояркому [18]). Устойчивость существования семейных территорий определялась значением индекса стабильности поселений (ИСП), рассчитываемого как отношение числа лет регистрации поселения к числу лет наблюдения за группировкой. На камеральном этапе работ значения индекса подразделялись на три класса (I – 0,1–0,3; II – 0,4–0,6; III – 0,7–1). Местообитания на изучаемом участке бассейна р. Ворона (правый приток Хопра) стратифицировались по четырем группам: р. Ворона (27,7 км), р. Старая Ворона, или староречье (20,1 км), притоки р. Ворона (6 рек общей протяженностью 60 км), водоемы воронинской поймы (48 озер и болот). Полное описание методов сбора полевого материала и характеристика стационара опубликованы ранее [19–21]. Нумерация лесных кварталов приведена согласно лесотаксационному описанию 2004 г.

За время исследований проведено 11 учетов численности бобровых поселений. В разные годы регистрировалось от 33 до 92 поселений, занимавших 166 участков обитания.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенная градация индивидуально-семейных территорий установила различия в распределении и представленности поселений различных классов ИСП в парцеллах (рис. 1).

Во всех станциях ожидаемо доминируют поселения первого, наименее стабильного класса, минимально представлены территории третьего класса, существование которых возможно в высококачественных местообитаниях, доля которых мала по определению. Мате-

матически близкое распределение поселений разных классов на р. Ворона и в водоемах обусловлено различными экологическими причинами. Так, основные реки бассейна традиционно представляются как основные пути миграции расселяющихся особей и семейных групп (этим же объясняется и максимальное число поселений второго класса) [17, 22–23]. Население водоемов обладает максимальными темпами размножения и ограниченной способностью к расселению. Кроме того, максимальные показатели представленности поселений третьего класса на озерах и болотах позволяют предположить значительный возраст производителей в этой парцелле. Это обстоятельство имеет большое значение с учетом данных Н.Д. Григорьева и др. [24] и М.Н. Бородиной [25] о достижении наибольшей плодовитости самками к 7-летнему возрасту. Парцеллы притоков и р. Ворона демонстрируют «незрелую» структуру ИСП, указывающую на зависимый характер населения и большую долю нерезидентных особей. Относительное равновесие доли поселений разных классов значений рассматриваемого индекса на староречье согласуется с отмеченными для этой станции стабильными значениями показателей плотности и динамики численности поселений [26].

Многолетняя динамика значений ИСП указывает на ряд тенденций изменений доли поселений с различными значениями индекса (рис. 2). Общей закономерностью является уменьшение числа неустойчивых поселений в русле основной реки бассейна, на ее притоках и пойменных водоемах, при одновременном увеличении доли стабильно заселяемых территорий. Число поселений третьего класса относительно стабильно на протяжении всего периода, что согласуется с предположением об избираемости этих участков, максимальном качестве местообитаний и высокой ресурсной обеспеченности в пределах их границ.

При дальнейшем анализе была предпринята попытка рассмотрения особенностей динамики численности парцелл с помощью раздельного построения графиков изменений числа поселений, принадлежащих различным классам ИСП.

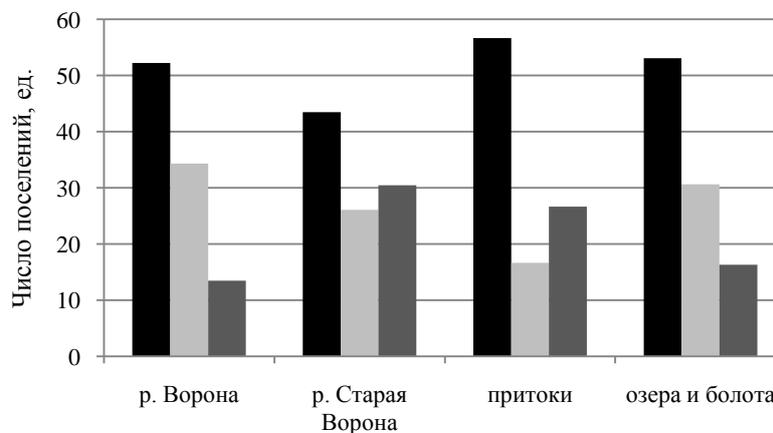


Рис. 1. Распределение поселений различных классов ИСП по станциям. Обозначения: ■ – I класс; ■ – II класс; ■ – III класс

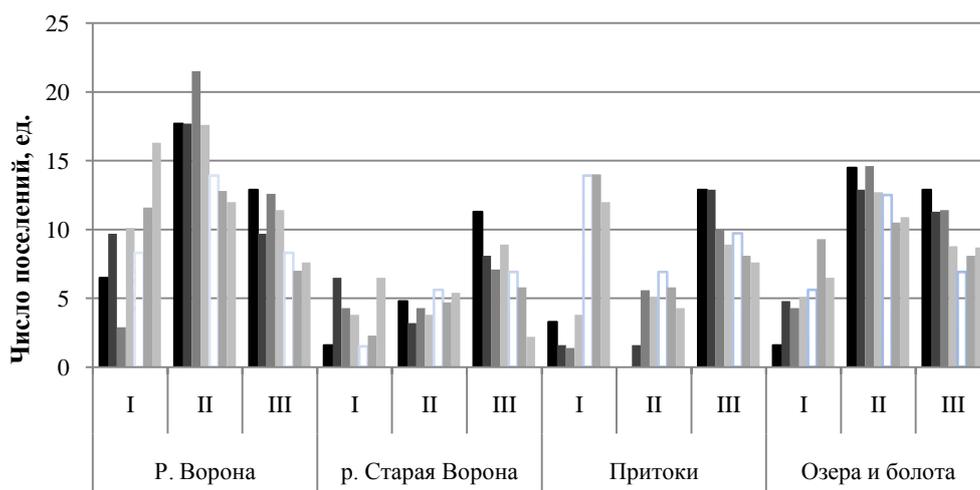


Рис. 2. Многолетняя динамика ИСП различных классов по станциям. Обозначения: ■ – 2002 г.; ■ – 2004 г.; ■ – 2007 г.; ■ – 2008 г.; ■ – 2009 г.; ■ – 2010 г.; ■ – 2011 г.

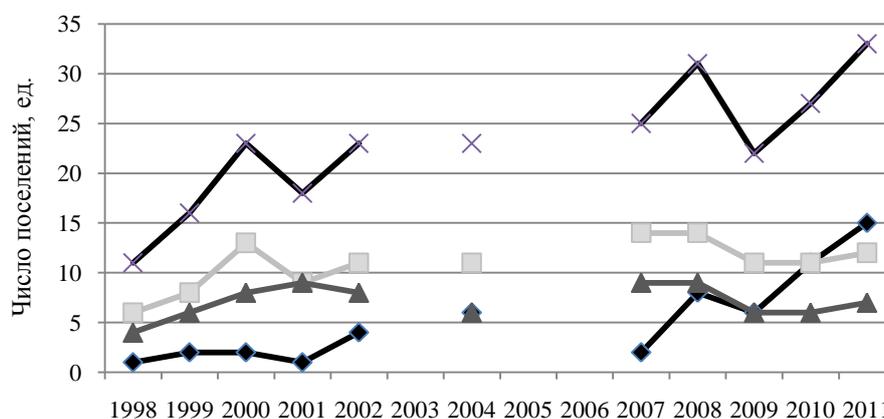


Рис. 3. Динамика числа бобровых поселений на р. Ворона. Обозначения: ◆ – I класс; ■ – II класс; ▲ – III класс; × – общее число поселений

Динамика числа бобровых поселений в русле основной реки бассейна. Выявленная динамика всех трех классов ИСП в основной реке бассейна в целом согласуется с общим движением численности бобрового населения, но показывает, что депрессия 2000 г. в наибольшей степени была обусловлена числом нестабильных поселений (рис. 3). Стабильность числа поселений третьего класса ИСП в этот период указывает на повышенные защитные качества этих территорий. Установлено, что число исчезнувших поселений в 2001 г. не превышало средних значений, а новообразованных (вновь заселивших места обитания) было на 67 % меньше средней величины. Данное обстоятельство позволяет сделать вывод, что зимний паводок наиболее губительно сказался на существовании поселений малого класса ИСП, априори приуроченных к низкокачественным местообитаниям. Анализ данных о влиянии зимних паводков на бобровые популяции в бассейнах средних рек показывает, что данная закономерность является общей чертой для данного типа населения [9, 22]. Несмотря на уменьшение доли поселений всех

классов под действием аномальных значений гидрологического режима зимой 2000–2001 гг., уже на следующий год зарегистрирован их устойчивый рост. Засуха 2009 г., напротив, привела к стабилизации численности поселений I и II классов на низком уровне. Увеличение числа поселений отмечено лишь для мобильной части населения, что обуславливало общий положительный тренд развития парцеллы. Выраженный ущерб бобрам из основной реки бассейна нанесла засуха, тогда как зимнее половодье, застав животных в местах зимовки (с максимальными защитными свойствами локальных территорий), уменьшило число зарегистрированных бобровых территорий в неустойчивой группе, населяющей наименее комфортные местообитания. Траекторию интегрального тренда по парцелле обеспечивает число территорий, непродолжительно населяемых бобрами. Таким образом, оценка динамики поселений только на основе построения графиков их общего числа не позволяет оценить масштаб нарушений и прогнозировать перспективы развития парцеллярной группировки, во всяком случае, для основной

реки бассейна, тогда как применение ранжированного ряда поселений по классам ИСП открывает широкие возможности для ретроспективной и перспективной оценки состояния населения.

Динамика числа бобровых поселений в русле староречья. Наиболее существенный ущерб от зимнего паводка был нанесен населению р. Старая Ворона. Данные, представленные на рис. 4, указывают на уникальную стабильность регистрируемых здесь поселений: на протяжении большей части периода изучения доминируют территории III класса. Число устойчивых поселений под воздействием зимнего паводка сократилось незначительно, т. к. 96 % таких поселений приурочено к местам сопряжения берега реки с коренным склоном долины р. Ворона. Уменьшение числа поселений I и III классов в период засухи на 33 и 30 % компенсировано стабильностью и увеличением числа территорий II класса на 25 %. Дальнейшее увеличение доли нестабильных поселений (I класс) привело к появлению положительного тренда в парцелле. Последнее явление может быть связано с занятостью высококачественных территорий в данной станции, а также общепопуляционными процессами размножения, перераспределением населения по парцеллам как рефлексии группировки на аномальное уменьшение обводненности изучаемой части бассейна.

Динамика числа бобровых поселений на притоках. Население притоков в наименьшей степени пострадало от обоих явлений (рис. 5).

Применение выбранного подхода свидетельствует, что резкое увеличение заселенности станции достигнуто исключительно за счет увеличения числа вновь заселенных участков бобрами, отселившимися сюда из поймы основной реки. Так же, как и на Старой Вороне, в водоемах продолжительное время доминировали устойчиво занимаемые бобрами участки (рис. 6). Их значительная доля в парцелле обуславливает общий ход развития населения водоемов. За исследуемый период участились случаи регистрации бобров в малопродуктивных водоемах, где продолжительность существования поселений ограничена тремя годами. Данная закономерность определяется накоплением отселившихся особей в этом типе местообитаний. Уменьшение с течением времени числа поселений III класса согласуется со среднemaxимальной продолжительностью освоения бобрами ресурсов водоема в средней полосе России, составляющей 7–8 лет [27–28].

Таким образом, изучение динамики численности на основе построения графиков их числа не позволяет оценить масштаб нарушений и прогнозировать перспективы развития парцеллярной группы. Применение частотно-временного подхода открывает возможности ретроспективного и прогностического анализа.

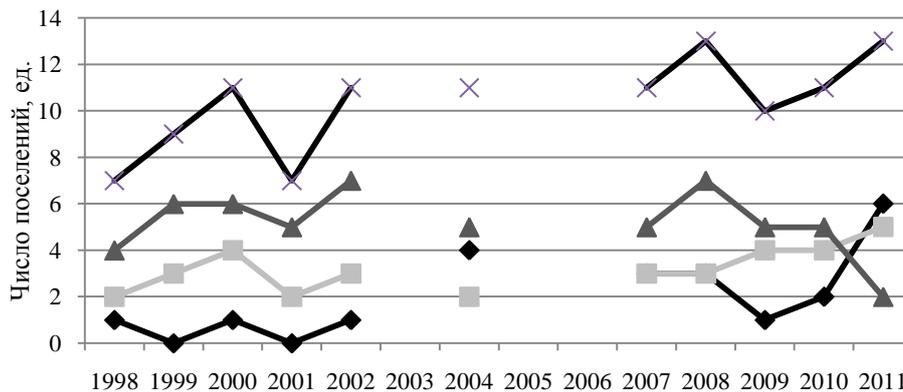


Рис. 4. Динамика бобровых поселений на р. Старая Ворона. Обозначения те же, что на рис. 3

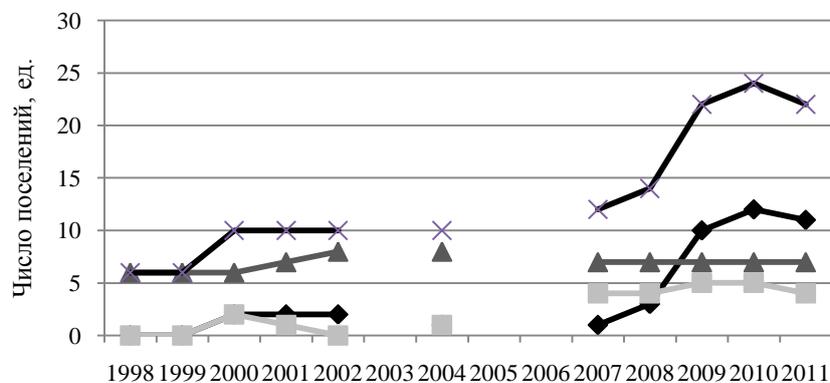


Рис. 5. Динамика бобровых поселений на притоках. Обозначения те же, что на рис. 3

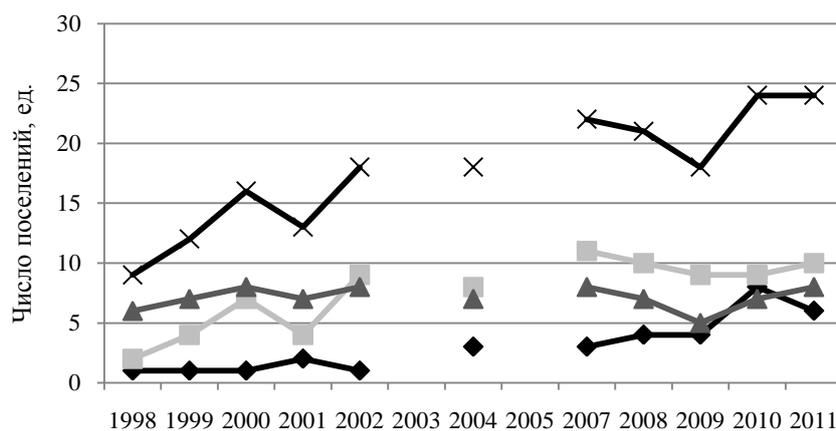


Рис. 6. Динамика бобровых поселений на озерах и болотах. Обозначения те же, что на рис. 3

ВЫВОДЫ

1. Установлено, что изучаемые парцеллярные группировки бобра отличаются по доле поселений разных классов стабильности существования и роли поселений отдельных классов в динамике численности популяции.

2. Наибольшей устойчивостью к аномальным изменениям гидрологического режима обладает парцелла староречья, здесь, как и в озерно-болотной станции, значительную роль в динамике численности играют устойчиво существующие поселения III класса.

3. Обилие поселений I и II классов на р. Ворона указывает на низкую ресурсную обеспеченность данной станции и согласуется с предположением о высокой мобильности животных на основных реках бассейна.

4. На притоках, равно как и в других местообитаниях, в первую очередь заселяются участки, впоследствии наиболее продолжительно населяемые бобрами. Вместе с тем определяющую роль в динамике численности играют поселения неустойчивого I класса. Притоки выступают в качестве станций переживания при критических изменениях обводненности поймы основной реки бассейна.

ЛИТЕРАТУРА

1. Жарков И.В. Структура и динамика населения и млекопитающих на примере бобра в СССР: доклад ... д-ра биол. наук. Воронеж, 1963. 42 с.
2. Кисинг Ф., Остфельд Р. Связи популяционной динамики и расселения мелких млекопитающих с изменениями сообществ в мозаичной среде: современное состояние и перспективы // Сибирский экологический журнал. 1999. № 1. С. 15-22.
3. Щитанов Н.А. Некоторые аспекты популяционной устойчивости мелких млекопитающих // Успехи современной биологии. 2000. Т. 120. С. 73-87.
4. Панов Е.Н. Поведение животных и этологическая структура млекопитающих, поведенческая экология млекопитающих / отв. ред. В.Е. Соколов. 2-е изд. М.: Книжный дом «ЛИБРОКОМ», 2010. 424 с.
5. Одум Ю. Основа экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
6. Шварц С.С. Популяционная структура вида // Зоологический журнал. 1967. Т. 46. Вып. 10. С. 1456-1469.
7. Шилов И.А. Эколого-физиологические отношения у животных. М.: Изд-во МГУ, 1977. 261 с.
8. Наумов Н.П. Пространственные структуры вида млекопитающих // Зоологический журнал. 1971. Т. 50. Вып. 7. С. 965-980.
9. Шилов И.А. Влияние гидрологических и кормовых условий на различные типы поселений речного бобра // Бюллетень Москов-

- ского общества испытателей природы. Отделение Биологии. 1952. Т. 57 (5). С. 12-20.
10. Заринов Р.З. К вскрытию механизма воздействия факторов неизбирательной элиминации на плодовитость речного бобра МАССР // Численность животных и ее прогнозирования. Киров, 1976. С. 105-106.
11. Дудин В.Ф., Ставровский Д.Д. Определение емкости угодий в Березинском заповеднике // Заповедники Белоруссии. Исследования. Минск: Уражай, 1981. Вып. 5. С. 980-134.
12. Дворникова Н.П. Особенности пространственной структуры бобрового населения на разных фазах динамики численности // Четвертый съезд Всесоюзного териологического общества. М., 1986. С. 192-193.
13. Бродчиков А.Н. Экология речного бобра (*Castor fiber* L.) в условиях Костромского Заволжья подзоны южной тайги: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2007. 25 с.
14. Пузаченко Ю.Г. Общие методологические вопросы информации // Экоинформация / под ред. В.Е. Соколова. Л.: Гидрометеиздат, 1992. С. 7-131.
15. Hays R.L., Summer C., Seitz W. Estimating wildlife habitat variables. USDI Fish and Wildlife Service. FWS/OBS. 81/47. 1981. 111 p.
16. Binns N.A. Habitat quality index procedures manual // Wyoming Game and Fish Dept. Cheyenne. W. Y., 1982. 209 p.
17. Емельянов А.Г. Формы существования микропопуляций бобров и рациональное использование вида // Научные основы боброводства. Воронеж: Воронеж. гос. ун-т, 1984. С. 46-49.
18. Поляков В.С. Количественный учет речных бобров // Труды Воронежского государственного заповедника. 1953. Вып. 4. С. 51-65.
19. Емельянов А.В. Итоги изучения бобрового населения ГПЗ «Воронинский» и прилегающих территорий // Вестник Тамбовского университета. Серия Естественные и технические науки. Тамбов, 2008. Т. 13. Вып. 4. С. 295-301.
20. Емельянов А.В., Чернова Н.А., Зотов Д.В., Киреев А.А., Старков К.А. Методическое руководство по изучению экологии обыкновенного бобра. Ч. I. Динамика численности. Территориальное поведение. Тамбов: Издат. дом ТГУ им. Г.Р. Державина, 2009. 48 с.
21. Емельянов А.В. Бобр в средней части бассейна р. Ворона. Saarbrücken: LAP LAMBERT Academic Publishing, 2010. 114 с.
22. Барабаи-Никифоров И.И., Дежкин В.В., Дьяков Ю.В. Бобры бассейна Дона. Экология и вопросы хозяйства (монографический очерк) // Труды Хоперского государственного заповедника. 1961. Вып. 5. С. 5-115.
23. Николаев А.Г. Пространственная структура Воронежской популяции бобров, основы ее охраны и рационального использования: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж, 1998. 26 с.
24. Григорьев Н.Д., Заринов Р.З., Юшина Н.Г. Размножение речного бобра низменного Заволжья Марийской АССР // Материалы научной конференции, посвященной 50-летию института. Киров, 1972. Ч. II. С. 82-86.
25. Бородина М.Н. Учет и динамика численности речного бобра в Окском заповеднике // Труды 9 международного конгресса биологов-охотоведов. М., 1970. С. 375-378.
26. Емельянов А.В. Бобр обыкновенный: изучение экологии, управление ресурсами. Тамбов: Издат. дом ТГУ им. Г. Р. Державина, 2012. 98 с.
27. Борисов Б.П. Некоторые данные о размножении бобра и факторах, влияющие на его численность // Промысловые звери РСФСР (про-

- странственные и временные изменения населения): сб. научных трудов. М., 1982. С. 191-205.
28. *Жарков И.В.* Структура и динамика населения млекопитающих на примере бобра в СССР: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1968. 42 с.

Поступила в редакцию 28 августа 2012 г.

Emelyanov A.V. RESULTS OF TESTING OF TIME-FREQUENCY APPROACH AT STUDYING THE DYNAMICS OF BEAVER POPULATION

The article formulates the main provisions of the frequency-time approach to the analysis of population dynamics. Analysis of long-term studies of beaver population revealed the role of the population in developed parcel population. The mechanisms of stability maintaining of the spatial structure of the population densities for changes and extremes of the hydrological regime are established. The redistribution of settlement patterns between parcels and breeding families inhabiting them are marked.

Key words: beaver ordinary; spatial structure of population.