

## ПРОСТРАНСТВЕННЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ОСВОЕНИЯ БОБРАМИ (*CASTOR FIBER LINNAEUS, 1758*) НАСЕЛЯЕМОГО ПРОСТРАНСТВА

© 2010 А.В. Емельянов

Тамбовский государственный университет им. Г.Р. Державина

Поступила в редакцию 14.05.2010

В статье предпринимается попытка проверки возможности использования распространения объектов ольфакторного мечения для оценки хронологического аспекта территориального поведения. В результате установлено, что при изучении пространственной структуры поселений для выяснения приуроченности следов наземной активности к пространственным зонам достаточно регистрировать расположение сигнальных холмиков. Использование ольфакторных меток для выяснения приуроченности следов жизнедеятельности к индифферентным участкам и тропам не корректно.

Ключевые слова: *бобр обыкновенный, территориальное поведение, пространственная структура, ольфакторное мечение*

Как известно пространственная структура популяции является базовым пунктом, определяющим весь комплекс взаимоотношений животных со средой [1]. Несмотря на актуальность данной темы и большое число исследований, посвященных экологии и поведению бобров [2-6], до сих пор имеются существенные пробелы в представлениях о механизмах формирования элементарных внутривидовых особенностей [7]. Исследования, проведенные Н.П. Наумовым [8, 9] установили общие закономерности территориального распределения в популяциях млекопитающих. Исследователь отмечал, что животные, населяя определенный участок обитания, формируют на нем систему ориентиров и коммуникационных сред; элементы, несущие биологическую информацию, становятся частью популяции, принимая функцию аппарата памяти и управления в надорганизменных системах [9]. Это поле, названное Н.П. Наумовым [8] «биологическим сигнальным полем», иерархически организовано: выделяют биоценотическое, внутривидовое, популяционное и групповое поля. Внутривидовое, популяционное и групповое поля являются факторами организации пространственной структуры, как на уровне отдельных поселений, так и популяции в целом. Основной ролью информационных полей является регуляция пространственного размещения особей, внутривидовых взаимоотношений, безопасности, рационального использования участка обитания и его ресурсов. Элементами сигнального поля, изучаемого вида, являются такие формы жизнедеятельности, как тропы, норы, хатки, плотины, поеды, пахучие метки. Сигнальные поля воздействуют на различные системы

анализаторов, ведущее значение которых определяется биологией видов [8].

Слабо развитое зрение, наличие легколетучих метаболитов и развитая обонятельная доля мозга предопределили ведущую роль обоняния в коммуникации бобра [10, 11]. Сигнальные поля ольфакторной природы формируются системой пахучих меток, источниками сигналов в которых являются метаболиты животного, продукты специфических желез и жизнедеятельности микроорганизмов [12]. Информация, содержащаяся в ольфакторных метках, играет роль сигнального фактора невитального действия, запускающего адаптивные механизмы морфофизиологического характера [13]. Все сложные формы поведения (половое, материнское, территориальное), физиологические процессы и состояния (овариальные и сперматогенетические циклы, беременность, лактация, стрессированность и др.) подвержены влиянию обонятельных сигналов [12, 14-19].

В литературе встречаются работы по сезонной динамике мечения, распределению ольфакторных меток по семейному участку и их приуроченности к определенным его частям [20-23]. Итогом этих работ являются заключения о пространственной структуре поселений и территориальном поведении представителей семейства бобровых [24, 6]. Однако не встречено исследований, проверяющих достоверность отражения указанными чертами запахового мечения общего распределения следов наземной активности бобра. Вместе с тем осуществление таких работ может дать ценную информацию по выявлению следов наземной активности, способных выступать в качестве интегральных показателей пространственных и динамических особенностей использования бобром прибрежного пространства [25]. В перспективе такие данные могут

Емельянов Алексей Валерьевич, кандидат биологических наук, доцент, заведующий кафедрой экологии и безопасности жизнедеятельности. E-mail: EmelyanovAV@yandex.ru

быть использованы для повышения эффективности самоловного промысла [26], а также регулирования плотности заселения пространств через управление интенсивностью расселения [27] и размножения животных.

**Цель работы:** выяснение основных пространственных закономерностей освоения бобрами населяемого пространства.

Для достижения поставленной цели необходимо решение следующих задач:

- изучить размещение различных типов следов жизнедеятельности по территории поселения;
- проанализировать согласованность размещения различных типов следов наземной активности бобра;
- установить тип следов наземной активности бобра в наибольшей степени отражающий общие закономерности освоения пространства.

**Основные термины.** В публикациях по экологии бобра встречаются разнообразные, а часто и противоположные, трактовки основополагающих понятий [2, 28]. В связи с этим далее приводится перечень цитируемых и уточненных терминов, используемых в работе.

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

*Вылаз* – участок берега со следами выхода бобра, протяженностью не более 1 м.

*Вылаз с запахом (ВСЗ)* – участок берега (вылаза), на котором регистрируется запах бобровой «струи».

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

*Периферия поселения, периферийная (краевая) зона* – участок поселения, где регулярно встречаются следы жизнедеятельности особей его населяющих, находящийся, как правило, между промежуточной и буферной зонами.

*Площадка активного мечения (ПАМ)* – участок берега, как правило, лишенный растительности с несколькими одиночными метками, располагающимися не далее 1 м друг от друга. ПАМ может быть без сигнальных холмиков, но иметь улавливаемый запах и (или) цвет «струи» в нескольких ее частях.

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

*Пространственная зона* – участок поселения или прилегающих территорий, различающихся по обилию следов жизнедеятельности, место расположению относительно краевых и центральных частей заселенного участка. В данном исследовании приняты понятия буферной, периферийной, промежуточной и центральной зон.

*Сигнальный холмик (СХ)* – специально сооруженный бобром холмик, используемый в

качестве субстрата для ольфакторного мечения территории.

*«Струя» бобровая* – содержимое препуциального органа – продукт биохимического взаимодействия его ороговевающего эпителия и солей, содержащихся в моче [29]. В ходе мечения описанное вещество всегда выносится с порцией мочи и содержит долю секрета анальных желез. Поэтому в данной работе под бобровой «струей» понимается комплекс веществ, основным компонентом которого является продукт препуциальных органов.

*Тропа* – участок берега со следами выхода бобра, протяженностью более 1 м.

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

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

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

*Центральная зона* – участок поселения, располагающийся, как правило, между промежуточными зонами, имеющий значительное число элементов наземной активности и жилые убежища.

**Методы и материалы.** Территориальное поведение бобров в поселениях руслового типа изучалось в июне-ноябре 2003 г. на 9 поселениях, расположенных на р. Ворона. Экскурсии по стационарам проводились в часы минимальной активности животных – с 9.00 до 17.00. Патрулирование стационаров для картирования следов жизнедеятельности бобра проводилось с периодичностью 3 раза в месяц, за период исследований было осуществлено 33 регистрации, при этом пройдено около 390 км маршрута. Обследование осуществлялось на байдарке, с обязательным выходом у любого проявления жизнедеятельности бобров. При этом не допускалось оставление посторонних предметов и изменения облика берегового ландшафта; обувь мылась при каждом выходе. Высадка на берег осуществлялась в стороне от следов наземной активности зверей. Виды наземной активности бобров, связанные с изучением хемокоммуникации, подразделялись на: СХ, ПАМ, ТК, Т-П, Т-В и ВСЗ и индифферентные участки. 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. Регистрация только свежих следов в совокупности с резким специфическим запахом свежей «струи» и ее активное отложение в местах имеющих большое пространственно-функциональное значение позволяет надеяться

на правильность выявления наиболее активно и часто маркируемых участков. Вместе с тем, определение порога обонятельной чувствительности [30] исследователя позволяет обоснованно сравнивать результаты других работ, где проводилась подобная оценка. Пороговые значения обонятельной чувствительности исследователей равны 3% водного раствора фенола, запах которого сходен с запахом свежей бобровой «струи» [31]. Наличие запаха определялось при максимальном приближении к маркировочному субстрату. При необходимости с метки брались пробы (во избежание оставления собственного запаха для этого использовались чистое лезвие ножа или одноразовая тонкая палочка). Из анализа исключены сведения о расположении следов наземной активности отмеченных в буферных зонах, ввиду их незначительной доли (0,5%) от общего числа и непринадлежности к бобровым поселениям. В результате в работе использованы данные о размещении 1282 следов

наземной жизнедеятельности бобров, на 601 из которых отмечался запах бобровой «струи». Зарегистрировано 185 Т-П, 353 ТК, 172 Т-В и 572 индифферентных участка.

**Обсуждение результатов.** Для выяснения достоверности распределения следов наземной активности бобра сравнивали распределение числа следов жизнедеятельности вида по пространственным зонам и инфраструктурным элементам поселений с распределением меток различных типов, следов с запахом «струи» в целом, и следов без запаха. Оцениваемые показатели представлялись в виде неравенств, справедливость которых проверялась критерием знаков [32]. Отметим, что суммарная доля следов с запахом «струи» во всех поселениях (46,9%) несколько меньше таковой без него (53,1%). Анализ показал, что распределение ольфакторных меток в целом, не совпадает по 16,7% неравенств (табл. 1), для ВСЗ – 33,3%, для ПАМ и СХ – 50%.

**Таблица 1.** Распределение следов наземной активности бобров по инфраструктурным элементам поселений\*

Категория следов	Инд.>ТК	Инд.>Т-В	Инд.>Т-П	ТК>Т-В	ТК>Т-П	Т-В>Т-П
без запаха	-**	+	+	+	+	-
с запахом	+	+	+	+	+	-
из них ВСЗ	+	+	+	+	-	-
из них ПАМ	+	+	+	-	-	-
из них СХ	+	+	+	-	-	-
все следы наземной активности	-	+	+	+	+	-

*Примечание:* Инд. – индифферентный участок; \* «+» – указывает на верность неравенства, «-» – на его неправоту; \*\* – не подтверждение неравенства, во всех случаях отвергают правильность обратного

Решение сходной задачи для следов в пространственных зонах поселений указывает на тождественность размещения мест присутствия с запахом и без него, а также ВСЗ и СХ с общим распределением следов наземной активности бобров (табл. 2). Отличительное распределение ПАМ объясняется проявлением «встречного» мечения у территориальных видов на периферийных участках [33, 34]. При сравнении распределения следов наземной активности бобра на индифферентных участках и кормовых тропах, анализируемая закономерность (неравенство Инд.>ТК) подтверждается для следов с запахом и встреч всех типов ольфакторных меток (ВСЗ, ПАМ, СХ). Неравенство неверно при сопоставлении указанных выше инфраструктурных элементов с сигналами без запаха и всеми следами наземной активности. Следы наземной активности в индифферентной зоне встречаются достоверно чаще, чем на тропах-вылазах и на тропах-переходах по всем сравниваемым пунк-

там. Анализируя неравенства «ТК>Т-В» и «ТК>Т-П», можно сделать вывод об их справедливости для следов с запахом и без него. Предположенные закономерности подтверждаются для всех следов наземной активности. Однако среди ВСЗ, ПАМ, СХ, предположение подтверждается только для сравнения числа ВСЗ на кормовых тропах с тропами-переходами.

В большинстве работ по хемокоммуникации вида, за единственным исключением [24], проявления ольфакторного мечения отмечаются по СХ [6, 22, 35-37]. Проведенная оценка подтвердила соответствие распределения этого типа меток (и общего числа ольфакторных меток) расположению следов наземной активности бобра в пространственных зонах. Вместе с тем установлена невозможность применения СХ и суммарной оценки размещения запаховых меток для изучения приуроченности следов при-

сутствия животных к инфраструктурным элементам и индифферентным участкам поселений. Анализируя распределение следов наземной активности бобров в разных зонах поселений, подтверждается предположение о преобладании следов в периферийной и

центральной зонах по сравнению с промежуточной по всем критериям оценки. Неравенство «Пер.>Центр» справедливо только для площадок активного мечения.

**Таблица 2.** Распределение следов наземной активности бобров в разных зонах поселений\*

Категория следов	Пер.>Пром.	Пер.>Центр.	Центр.>Пром.
без запаха «струи»	+	-**	+
С запахом «струи»	+	-	+
из них ВСЗ	+	-	+
из них ПАМ	+	+	0***
из них СХ	+	-	+
все следы наземной активности	+	-	+

*Примечание:* Пер. – периферийная зона; Пром. – промежуточная зона; Центр. – центральная зона; \*\_\*\* – обозначения те же, что в табл. 1; \*\*\* – в большинстве поселений ПАМ в этих пространственных зонах отсутствуют

#### Выводы:

1. Распределение общего числа следов жизнедеятельности по инфраструктурным элементам поселения аналогично размещению следов без запаха «струи».
2. Использование результатов изучения ольфакторного мечения для выяснения приуроченности следов наземной активности к индифферентным участкам и тропам не возможно; наибольшие расхождения демонстрируют размещения ПАМ и СХ.
3. Отмечена тождественность размещения всех следов наземной активности бобров по зонам поселений с распределением таких категорий, как «с запахом «струи», «без запаха «струи», «ВСЗ» и «СХ».
4. При изучении пространственной структуры поселений достаточно учитывать сигнальные холмики, так как они отражают общую картину распределения всех следов активности по зонам поселения.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ:

1. Шварц, С.С. Популяционная структура вида // Зоологический журнал. – 1967. – Т. 46, вып. 10. – С. 1456-1469.
2. Поярков, В.С. Количественный учет речных бобров // Тр. Воронежского гос. зап. – 1953. – Вып. 4. – С. 51-65.
3. Дежкин, В.В. Биология и хозяйственное использование бобра / В.В. Дежкин, В.Г. Сафонов. – М.: Экономика, 1966. – 90 с.
4. Гревцев, В.И. К методике прогнозирования численности бобра // Методические основы прогнозирования численности и возможностей добычи пушных зверей. – Киров, 1994. – С. 91-108.
5. Глушков, В.М. Управление популяциями охотничьих животных / В.М. Глушков, А.Н. Граков, И.С. Козловский и др. – Киров, 1999. – 210 с.
6. Aleksiuik, M. Scent-mound communication, territoriality, and population reculation in beaver (*Castor Canadensis* Kuhl.) // J. of Mammology. – 1968. – V. 49, № 4. – P. 759-762.
7. Громов, В.С. Пространственно-этологическая структура популяций грызунов. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 581 с.
8. Наумов, Н.П. Сигнальные (биологические поля) и их значение для животных // Ж. общей биологии. – 1973. – Т. 34, № 6. – С. 808-817.
9. Наумов, Н.П. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Вестник АН СССР. – 1975. – Вып. 2. – С. 55-62.
10. Федюшин, А.В. Речной бобр. Его история, жизнь и опыты по размножению. – М.: Главпушнина НКВТ, 1935. – 357 с.
11. Корытин, С.А. Сезонные изменения в обонятельной чувствительности у животных и влияние на нее тренировки обонятельного анализатора // Химическая коммуникация животных / С.А. Корытин, М.Д. Азбукина. – М.: Наука, 1986. – С. 287-294.
12. Соколов, В.Е. Свойства обонятельной системы млекопитающих // Химическая коммуникация животных / В.Е. Соколов, Э.П. Зинкевич. – М.: Наука, 1986. – С. 213-219.
13. Тыщенко, В.П. Сигнальное действие экологических факторов // Ж. общей биологии. – 1980. – Т. 41, № 5. – С. 655-667.
14. Азбукина, М.Д. О пахучих железах американской норки // Сб. научно-технической информации (охота, пушнина, дичь). – 1967. – Вып. 18. – С. 67-71.
15. Наумов, Н.П. Поведенческие и физиологические реакции млекопитающих на запахи сородичей по виду / Н.П. Наумов, М.Е. Гольцман // Успехи современной биологии. – 1972. – Т. 72, вып. 3. – С. 427-443.

16. Шовен, Р. Поведение животных. – М.: Мир, 1972. – 481 с.
17. Айрумян, К.А. Маркировочное поведение и значение химических сигналов в жизнедеятельности полевков / К.А. Айрумян, С.Б. Папаян // Химическая коммуникация животных. – М.: Наука, 1986. – С. 310-315.
18. Соколов, В.Е. Экспериментальная модель для изучения влияния обонятельных сигналов на агрессивное поведение самцов серых крыс / В.Е. Соколов, О.Ю. Заумыслова, Э.П. Зинкевич // Химическая коммуникация животных. – М.: Наука, 1986. – С. 325-329.
19. Непринцева, Е.С. Синхронизация наступления первого эструса у самок серой крысы при действии химических сигналов самца / Е.С. Непринцева, З.А. Белая, Э.П. Зинкевич // Сенсорные системы. – 1996. – Т. 10, № 4. – С. 68-73.
20. Jvendsen, J.E. Patterns of scent-marking in a population of beaver (*Castor canadensis*) // J. Chemical Ecology. – 1980. – № 6. – P. 133-148.
21. Nitsche, K.-A. Reviermarkierung beim Elbebiber (*Castor fiber albicus*) // Mitt. zool. Ges. – 1985. – Bd. 4, № 12/13. – S. 259-273.
22. Rosell, F. Factors affecting scent-marking behavior in Eurasian Beaver (*Castor fiber*) / F. Rosell, B.A. Nolet // J. of Chemical Ecology. – 1997. – V. 23. № 3. – P. 673-689.
23. Rosell, F. Scent-marking in the Eurasian Beaver (*Castor fiber*) as a means of territory defense / F. Rosell, F. Bergan, H. Parker // J. of Chemical Ecology. – 1998. – V. 24, № 2. – P. 207-219.
24. Николаев, А.Г. Пространственная структура Воронежской популяции бобров, основы ее охраны и рационального использования: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Воронеж, 1998. – 26 с.
25. Емельянов, А.В. Популяционная экология обыкновенного бобра в бассейне среднего течения р. Ворона // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Саратов, 2004а. – 21 с.
26. Щенников, Г.Н. Чем приманить бобра? // Охота и охотничье хозяйство. – 1990. – № 11. – С. 5-7.
27. Muller-Schwarze, D. The social role of marking beaver (*Castor canadensis*) / D. Muller-Schwarze, S. Heckman // J. of Chemical Ecology. – 1980. – V. 6, № 1. – P. 81-95.
28. Крышталев, А.Ф. Состояние и задачи разработки экологической терминологии: Тез. докладов Третьей экологической конференции. – Киев, 1954. – С. 163-169.
29. Кацнельсон, З.С. Гистологическое строение так называемых препуциальных желез взрослых желез / З.С. Кацнельсон, И.И. Орлов // Тр. Воронежского гос. зап. – 1954. – Вып. 4. – С. 58-65.
30. Сухова, А.В. Половозрастные особенности чувствительности у человека: Автореферат дис. ... канд. биол. наук. – М., 1984 – 26 с.
31. Hinze, G. Biber. Körperbau und Lebensweise, Verbreitung und Geschichte. – Berlin, Akademie-Verlag, 1950. – 216 s.
32. Зайцев, Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. – М.: Наука, 1984. – 424 с.
33. Рожнов, В.В. Маркировочное поведение // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. – М., 1988. – Т. 15. – С. 152-203.
34. Емельянов, А.В. Топическая приуроченность ольфакторных меток бобра (*Castor fiber*, L.) // Сб. материалов VIII Международной Пущинской школы-конференции молодых ученых «Биология – наука XXI века». – М., 2004б. – С. 45-52.
35. Хлебович, В.К. Материалы по экологии речного бобра в условиях Воронежского заповедника // Тр. Воронежского заповедника. – 1938. – Вып. 1. – С. 64-70.
36. Дежкин, В.В. Бобр / В.В. Дежкин, Ю.В. Дьяков, В.Г. Сафонов. – М.: Агропромиздат, 1986. – 254 с.
37. Rosell, F. Euroasian beavers (*Castor fiber*) behavioral response to simulated territorial intruders / F. Rosell, J. Johansen, H. Parker // Can. J. Zool. – 2000. – V. 78. – P. 931-935.

## SPATIAL LAWS OF DEVELOPMENT BY BEAVERS (*CASTOR FIBER*)

### LINNAEUS, 1758) THE POPULATED SPACE

© 2010 A.V. Emelyanov

Tambov State University named after G.R. Derzhavin

In article attempt of checking the opportunity of use the distribution of objects of allfactor marking for estimation the chorological aspect of territorial behaviour is undertaken. It is as a result established, that at studying spatial structure of settlements for finding-out dated traces of ground activity to spatial zones it is enough to log an arrangement of alarm hills. Use the allfactor notches for finding-out the dated traces of life activity to indifferent sites and tracks is not correct.

Key words: *ordinary beaver, territorial behaviour, spatial structure, allfactor marking*