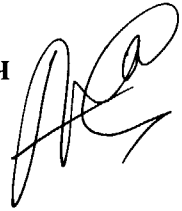


*На правах рукописи*

**САВЕЛЬЕВ АЛЕКСАНДР ПАВЛОВИЧ**



**БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ АБОРИГЕННЫХ  
И ИСКУССТВЕННО СОЗДАННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ БОБРОВ  
ЕВРАЗИИ**

**и их значение для стратегии управления ресурсами**

06.02.03 – звероводство и охотоведение

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

Киров – 2003

Работа выполнена в Государственном научном учреждении  
Всероссийский научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства  
и звероводства имени профессора Б.М.Житкова Российской академии  
сельскохозяйственных наук

**Научный консультант:**

Член-корреспондент РАСХН, доктор биологических наук, профессор  
**САФОНОВ Владимир Георгиевич**

**Официальные оппоненты:**

Доктор биологических наук, профессор **ДЁЖКИН Вадим Васильевич**

Доктор биологических наук, профессор **ДАНИЛОВ Пётр Иванович**

Доктор биологических наук **ШИРЯЕВ Валерий Владимирович**

**Ведущее учреждение:**

Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН

Защита диссертации состоится 1 июля 2003 г. в 14 часов  
на заседании Диссертационного совета Д.220.022.01 по защите  
диссертаций

на соискание ученой степени доктора биологических наук  
в Вятской государственной сельскохозяйственной академии

Адрес: 610017 г. Киров, Октябрьский проспект, дом 133

Факс: (8332) 62-23-17

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке  
Вятской государственной сельскохозяйственной академии

Автореферат разослан                    мая 2003 г.

Учёный секретарь  
диссертационного совета,  
кандидат биологических наук



**В.В.Козлов**

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследований. С момента введения современной системы ученых степеней (1934 г.) у нас в России и в прилежащих странах по бобрам было защищено 53 кандидатских и 9 докторских диссертаций. После защиты последней докторской диссертации прошло меньше 10 лет, но за этот короткий период состояние и размещение ресурсов бобров на евразийском континенте изменились кардинально: общая численность превысила 625 тысяч особей, число европейских стран, держательниц генофонда бобров, увеличилось более чем вдвое, и возросла степень угрозы поглощения автохтонов гибридными формами. Многочисленные популяции смешанного происхождения развиваются экспансивно, несмотря на жесткий пресс охоты, в то время как очаги аборигенных бобров, уже длительное время находящиеся под протекцией человека, продолжают пребывать в состоянии стагнации. Причины, обуславливающие парадоксальность такой ситуации, не исследовались. Промысловое использование созданных ресурсов базируется на показателях общей численности и не учитывает генетических особенностей сформировавшихся за последние десятилетия популяций. Продолжаются интродукции, хотя и не в таких масштабах, как раньше; методической основой транслокаций зачастую продолжает оставаться метод «проб и ошибок», в то время как фундаментальные биологические наработки в смежных областях природопользования остаются невостребованными.

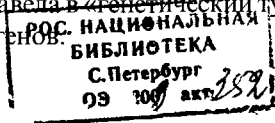
Основная цель работы: установить механизмы формирования биологических особенностей в аборигенных и создаваемых посредством искусственного расселения популяциях бобров, выявить их влияние на развитие популяций и определить выбор стратегии управления ресурсами.

Для этого предстояло выполнить следующие конкретные задачи:

1. Дать оценку современному состоянию мировых ресурсов рода *Castor* и определить основные тенденции их развития.
2. Исследовать популяционные морфо-экологические и демографические особенности аборигенных форм касторид из разных природных зон Евразии и оценить их биологическое значение.
3. Оценить биологические характеристики искусственно созданных популяций бобров с учетом их генезиса.
4. Выяснить характер изменений, происходящих в популяциях на стадии «бутылочного горлышка» низкой численности, провоцируемых длительной охраной или искусственным расселением.

Положения, выносимые на защиту:

1. В результате масштабных транслокаций на Евразийском континенте сформировались экспансивно развивающиеся гибридные популяции бобров, в то время как длительная проактивная охрана завела в «генетический тупик» инбридивавшие за этот период очаги аборигенных



2. Фенетический облик популяций бобров является индикатором их биологического состояния. Негативные изменения, происходящие в популяциях на стадиях экстремально низкой численности, проявляются через снижение полиморфности в окраске волосяного покрова, начиная с утраты меланизма, возникновение пегостей и зубных аномалий.

3. Большинство бобров даже в субоптимальных биотопах ведет оседлый образ жизни. Наиболее подвижная часть популяции – звери в возрасте около 2 лет и самцы.

4. Популяции, сформировавшиеся в результате гибридизации белорусских и воронежских потомков, характеризуются максимальной плодовитостью, генетическим разнообразием и более интенсивным развитием на начальных этапах онтогенеза. Гетерозистые группировки бобров демонстрируют удивительные способности в освоении пространства на юге Сибири, в странах Балтии и Центральной Европы.

5. Стратегия управления ресурсами бобров должна состоять из трёх традиционных элементов: охрана аборигенных и искусственно созданных популяций, транслокации, промысловое изъятие. Каждый из этих элементов наряду с известными приемами управления должен включать и генетическую составляющую, обеспечивающую сохранение на высоком уровне внутривидового генного разнообразия и гетерозистости ресурсов.

6. Метод ночного отлова бобров с моторной лодки при искусственном освещении является наиболее эффективным в условиях экосистем Азии.

Научная новизна. В работе дан анализ современного распространения двух видов бобров в пределах мирового ареала. Используются самые новейшие сведения о состоянии ресурсов в 36 странах мира. Особый акцент сделан на регионы, где ситуация изменяется наиболее быстро.

Впервые дана сравнительная популяционная характеристика всех аборигенных форм бобров Азии. С помощью оригинального метода получен массовый материал по миграциям внутри самой малочисленной в мире популяции. Описаны уникальные фенотипические особенности у нескольких автохтонных форм, прошедших сквозь «бутылочное горлышко» низкой численности. Сформулированы гипотезы возникновения подобных аномалий в природе.

Впервые сделана геногеографическая оценка бобровых ресурсов страны и проведено сравнительное исследование искусственно созданных и аборигенных популяций по темпам их воспроизводства и роста, по стабильности развития и генетическому разнообразию.

На основе оценки генетико-биологических последствий трех способов управления ресурсами бобров Евразии - искусственного расселения, длительной охраны изолированных очагов и охоты - сформулирована стратегия их устойчивого развития, впервые предусматривающая возможность сохранения внутривидового генного разнообразия или

обеспечения условий для формирования генетической подразделенности в новых, создаваемых транслокациями популяциях бобров.

Практическая ценность работы. Полученные результаты положены в основу стратегии создания охотничьих ресурсов и устойчивого их использования. Работа актуальна также для практики охраны живой природы, так как показывает современное состояние «краснокнижных» бобров России и других стран континента. Сформулирована генетически обоснованная концепция сохранения аборигенов. Новейший зарубежный опыт управления ресурсами бобров, также изложенный в диссертации, позволяет оптимизировать сохранение и эксплуатацию отечественных ресурсов. Составлена Программа изучения и сохранения тувинского бобра, которая одобрена Правительством республики Тыва и реализуется Государственным природным заповедником «Азас». Способ животолова центральноазиатских бобров показал лучшую эффективность среди всех методик, применявшихся ранее в Монголии.

Апробация работы. Материалы диссертации доложены на 30 зарубежных, всесоюзных и всероссийских конференциях, а также на ученом совете ВНИИОЗ РАСХН.

Публикации. По теме диссертации опубликовано в России и 7 странах мира 69 работ.

Структура работы. Диссертация состоит из введения, пяти глав, заключения и выводов. Текст диссертации изложен на 201 странице, включает 22 таблицы и 37 рисунков. В списке литературы 487 источников, из них свыше половины на иностранных языках.

## **Глава 1. Материалы и методы**

Исследования по теме диссертации выполнялись с 1979 г. по 2003 г. в рамках тематического плана НИР ВНИИОЗ РАСХН. В течение 1994-1996 гг. работа выполнялась по гранту ГНТП «Биологическое разнообразие» (Европейский бобр *Castor fiber* L., 1758: структура и генофонд, коренные популяции, интродукция как новый фактор микроэволюции вида), в 1998-2000 гг. - по гранту РФФИ № 98-04-48566. С 2001 г. исследования выполняются по международному четырёхстороннему проекту Евросоюза «Экология популяций автохтонных бобров как основа для популяционно-генетических исследований и стратегии их сохранения в экосистемах Евразии». Животлов бобров на территории Кировской области, а также интродукции в Томскую область и в республику Коми проводились по договорам с заказчиками научных услуг (Томскнефть, Севергазпром и др.). Комплексные исследования в республике Тыва выполнялись в рамках Программы изучения и сохранения тувинского бобра на период до 2005 г., составителем и руководителем которой является автор диссертации.

Экспедиции. Сбор материалов производился на территории России и

пяти других стран Евразийского континента. Были проведены следующие экспедиции *в районы обитания аборигенных бобров*: Республика Тыва (реки Азас и Тес-Хем, 1990-91, 1997-2000, 2002 гг.); Ханты-Мансийский АО (р. Конда, июнь 2000 г.); Белоруссия, Витебская обл. (река Березина, октябрь 1994 г.); Монголия (реки Булган и Тес, бассейн Убсу-Нура, Дархатская котловина, бассейны Селенги, Онона и Кобдо, 1989-1991, 2002 гг.); Германия, Земля Саксен-Ангальт (бассейн Эльбы, апрель 1995 г.), Нижняя Саксония, Эмсланд (река Хазе, сентябрь 2001 г.). Материалы *по искусственно созданным популяциям* евразийских и канадских бобров были получены в разные годы в следующих регионах России и прилежащих стран: Кировская область (1979-2002 гг.); Томская область (пойма Оби, сентябрь 1992, май-июнь 1993 г.); Нижегородская область (Заволжье, июль-сентябрь 1995 и 1996 гг.); Республика Коми (бассейн Печоры, июнь 1996 г., сентябрь 1997 г.); Ленинградская область (Карельский перешеек, июль 1983 г.); Хабаровский край (притоки Амура, 1980-87 гг.); Приморский край (бассейн Бол. Уссурки (Имана), 1986-87 гг.); Сахалинская область (п-ов Крильон, оз. Тунайча, 1981, 1984 гг.); Новосибирская область (1998 г.); Польша, Подляское воеводство (Вигры и Попельно, июнь 2001 г.); Литва (р. Нямунас, апрель 2002 г.).

В экспедиционных исследованиях принимали участие сотрудники заповедников «Азас», «Малая Сосьва», Березинского и «Убсунурская котловина». В работе участвовали коллеги из университета г. Галле (ФРГ), Монгольского и Красноярского университетов. Изучение искусственно созданных популяций производилось при участии специалистов ГУ «Центрохотконтроль» Охотдепартамента РФ и ряда региональных охотхозяйственных и природоохранных организаций.

Данные о численности и пространственном распределении евразийских и канадских бобров собирались с 1979 по 2003 гг. В работе использованы данные Охотдепартамента РФ (Борисов, 2000) с нашими дополнениями. Данные Госкомстата Украины любезно предоставили к.б.н. А.М. Волох (Мелитополь) и к.с.-х.н. И.Н. Шейгас (Херсон), данные по Белоруссии – В.Н.Квакин (Минск). Во всех случаях авторство материалов оговорено в тексте диссертации.

Живоотлов в Кировской области проводился на малых реках традиционным способом с использованием собак. В Туве и в Монголии применяли оригинальный способ активного лова - сачком с моторной лодки в ночные часы из-под фары. В течение нескольких часов отлавливали до 5 (в среднем - двух) бобров. Обычно за 3 ночи добывали до 90 % обитавших на участке животных. В Тыве было поймано 94, в Монголии - 11 и в ХМАО - 10 бобров.

Добывание бобров с целью получения биоматериала производилось с помощью капканов или оружия в Кировской, Новосибирской и Ленинградской областях, а также в Хабаровской крае и Белоруссии.

Способы мечения. Основной способ – алюминиевой пластинкой в ухо (Лавров, 1953, 1980). Самцам метка вдевалась в левое, самкам в правое ухо. Для исключения ежесуточных повторных отловов применялись также паллиативные цветные метки, наклеивавшиеся на затылок.

Возраст определяли комплексно: в случаях с «краснокнижными» зверями - по массе, размерам тела и хвоста (Лавров, 1953), у животных из «охотничьих» популяций - по степени развития зубов и подсчетом годовых слоев в цементе зубов (Клейненберг, Клевезаль, 1966; Сафонов, 1966). Выделены следующие возрастные классы: сеголетки, годовики, двухгодовики, трёхгодовики и взрослые. В некоторых случаях из «взрослых» выделялась еще и группа «старые» – старше 10 лет

Морфометрия. Бобров в полевых условиях взвешивали на весах типа ПБЦ и на электронном безмене. Экстерьерные промеры длины снимались мерной лентой и металлической линейкой с точностью до 1 мм, промеры черепа - штангенциркулем и кронциркулем по принятой в России системе (Лавров, 1960). Морфология хвостов исследовалась по абрисам, сделанным с натуры у свежепойманных и/или живых экземпляров у канадских (*canadensis*), тувинских (*tuvinicus*), кондинских (*pohlei*), центральноазиатских (*birulai*) бобров, а также у белорусских (*belarusicus*), акклиматизированных в Хабаровском крае. Формы хвостов бобров номинального подвида *fiber* - из публикаций.

Состояние зубной системы исследовано в нескольких популяциях, созданных посредством искусственного расселения: канадских - в Хабаровском крае и Ленинградской области (n=36), евразийских - в Кировской, Вологодской областях и Хабаровском крае (n=354). Кроме того, просмотрены черепа зверей автохтонных подвидов *albicus*, *belarusicus*, *pohlei*, *tuvinicus*, *birulai* из коллекций Воронежского и Березинского заповедников, заповедника «Малая Сосьва», зоомузеев ИСиЭЖ СО РАН (г.Новосибирск), Университета г.Галле и ВНИИОЗ РАСХН (г.Киров).

Химические анализы тканей зубов бобров сделаны методом рентгеновской флуоресцентной спектроскопии (Вайнфордер, 1979) в Дальневосточном НИИ минерального сырья и Хабаровском мединституте; анализ воды на содержание фтора и селена – в Дальневосточном геологическом управлении с участием Н.Н. Ефимова.

Генетическая часть исследований выполнена совместно с коллегами из Института цитологии и генетики СО РАН (г. Новосибирск) и Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН (г. Москва).

Каритипирование доставленной живьем в 1997 г. из Тывы в Новосибирск полуторакетной самки тувинского подвида было проведено в лаборатории цитогенетики человека и животных ИЦиГ СО РАН А.С. Графодатским и В.Р. Беклемишевой.

Объектами генетико-биохимических исследований послужили 45 бобров

из Кировской области, отловленные в осенне-зимние периоды с 1993 по 1996 гг. на пяти притоках Вятки. Основной объем материала получен в Научно-опытном охотничьем хозяйстве ВНИИОЗ РАСХН в бассейнах рек Чепца (30 особей) и Белая Холуница (6 особей). Другие пробы взяты из р. Чахловицы (6 особей), р. Снигирёвки (1 особь) и р. Шижмы (2 особи). В Новосибирской области добыто 11 особей на р. Чека (приток Тары, Исследовательский стационар филиала ВНИИОЗ). В Белоруссии, на р.Березине, в октябре 1994 г. по специальному разрешению было добыто 6 особей. Из Воронежской области получены образцы от 3 бобров «коренной» воронежской популяции, которые были пойманы живьем в 1989 г. на р.Усмани и содержались некоторое время на бобровой ферме. Обработаны пробы тканей от полуторалетней самки, отловленной в октябре 1997 г. по спецразрешению Госкомприроды РФ в заповеднике «Азас» (республика Тыва).

Электрофорез водорастворимых белков из почек, печени, мышц и крови бобров проводился в лаборатории микроэволюции и доместикации ИПЭЭ РАН. Биохимические анализы водорастворимых белков и энзимов сделаны А.Н. Милюшиным с участием О. П. Лихновой и О.А. Никоновой. Исследовано 39 аллозимных локусов, из которых двадцать оказались полиморфными (*Ahd-2, Ak-3, Ak-6, Alb, Ck-1, Dia-2, Es-4, Es-5, Gp-3, Gp-8, Gp-9, Gpi, G-6-pdh-2, Got-1, Got-2, Mdh-1, Pgm-1, Sdh, Trf*), в то время как одинаково мономорфными во всех выборках были 19 локусов (*Ahd-1, Dia-3, Dia-4, Es-2, Es-7, Fahd, Gapdh, Gdc-3, G-6-pdh-1, Idh-2, Ldh-A, Ldh-B, Me-1, Mdh-2, Np, 6-Pgd, Pgm-2, Sod-1*). Названия биохимических систем даны по: Глазко, Созинов (1993).

Обработка цифровых материалов производилась методами вариационной статистики. Выводы делаются, как правило, при 95-процентном уровне значимости, наиболее популярном в биологических исследованиях (Закс, 1976; Ивантер, 1979).

Названия регионов приводятся в соответствии с Конституцией России. Группировка регионов и бобровых ресурсов, находящихся на их территории, сделана в соответствии с новой схемой экономического районирования страны – по федеральным округам. Название «Тыва» употребляется в тех случаях, когда речь идет о республике - административном регионе РФ; а названия «Тува» и «тувинский» тогда, когда имеется в виду географический район, охватывающий верховья Енисея, и соответствующее первичному описанию название аборигенных бобров.

Таксономические замечания. В работе принята таксономическая система, в соответствии с которой в роде *Castor* признаются два вида рецентных бобров: *Castor fiber* L., 1758 и *Castor canadensis* Kuhl, 1820. Автохтонный для Евразии вид *Castor fiber* в работе называется «**Бобр евразийский**». Несмотря на спорную валидность двух подвидов евразийского бобра

«**белорусский**» и «**воронежский**» (Павлинов, Россолимо, 1987), в работе эти названия употребляются как указатели мест, которые в годы массового искусственного расселения служили основными источниками племенного материала. Аборигенную форму из Западной Сибири *C. f. pohlei*, поименованную в честь куратора Зоомузея в Берлине Германна Поле, называем «**Кондинский бобр**». Зверей подвида *C. f. birulai*, обитающих в приграничных районах Китая и Монголии, называем «**Центральноазиатский бобр**». Для аборигенного подвида с верховьев Енисея *C. f. tuvinicus* применяется название, данное его первоописателем Л.С.Лавровым (1969) – «**Тувинский бобр**». Бобров из Турции, существование которых в настоящее время уже под вопросом, мы с некоторой долей условности называем *C. f. persicus* (Saveljev, 2000). Для обозначения многочисленных гибридных популяций, сформировавшихся в результате искусственного расселения и имеющих в настоящее время неясный таксономический статус, дано название *C. f. introductus* (Saveljev, 1997).

Некоторые термины. **Популяцией**, вслед за С.Л.Кузьминым с соавт. (1998), называем любую группу бобров, репродуктивная изоляция между которыми меньше, чем между данной и другими группами. **Аборигенные бобры** (популяции) – коренные обитатели определенной территории. **Автохтонные формы** – те, что обитают в данной местности со времени своего становления. С учётом того, что еще каких-нибудь 12-14 тысяч лет назад большинство мест, населяемых сейчас коренными популяциями, было покрыто ледниками, в данной работе об «автохтонности» тувинских, березинских или воронежских бобров говорится с определенной долей условности. Более точным для обозначения коренных очагов (форм) признаётся термин «Аборигенные». **Транслокациями** в соответствии с рекомендациями МСОП обозначается «всякие намеренное перемещение животных в дикую природу с целью основать, восстановить или увеличить популяцию» (The IUCN position..., 1987). **Интродукция** – момент выпуска (вселения) особей в новую экосистему. Популяции, сформировавшиеся спустя какое-то время из потомков интродуцированных зверей, называются «**искусственно созданные популяции**». «**Бутылочное горлышко**» (bottleneck) – период, когда популяция состоит всего из нескольких особей (Айала, 1984; Сулей, 1989). Причины, приводящие популяцию к стадии минимальной численности, могут быть разными: катастрофические природные факторы или интродукции с использованием минимального числа основателей. Главный негативный эффект «бутылочного горлышка» - снижение запаса внутривидовой генетической изменчивости. **Пенетрантность** и **экспрессивность** – показатели, традиционно применяемые в генетико-селекционных работах и характеризующие, соответственно, частоту и силу проявления различных фенотипических признаков; в нашей работе такими признаками являются пятна на различных частях тела. Пенетрантность признака оценивается по

его наличием в процентах у осмотренных особей, экспрессия характеризуется количеством и размерами пятен у животного.

## **Глава 2. Современное распространение и геногеография бобров**

### *2.1. Америка*

В настоящее время канадские бобры обитают на территории пяти американских государств. В Канаде они живут во всех 12 провинциях и территориях. Добытые в охотсезоне 1979/80 гг. канадскими трапперами 602044 бобра являются непревзойденным до настоящего времени крупнейшим «урожаем» не только канадской, но и всемирной истории. В США бобры присутствуют в фауне всех 49 материковых штатов, в 35 из них население происходит от остатков аборигенов и в 13 штатах поголовье создано посредством интродукций (Larson, Gunson, 1983). Не ясно происхождение бобров лишь в штате Нью-Йорк (Busher, 2001), откуда происходят все канадские бобры, акклиматизированные в Финляндии, Карелии и на Дальнем Востоке. В Мексике бобры присутствуют в пяти северных штатах, численность их не превышает 300 особей. Общее поголовье на североамериканском континенте оценивается в пределах 6-12 миллионов особей (Naiman et al., 1986; Busher, 2001), а общая площадь ареала составляет более 14 млн. кв. км (Novak, 1987). В Южной Америке бобры акклиматизированы на Огненной Земле. За последние 20 лет численность возросла в пять раз и достигла 100000 особей, площадь аргентино-чилийского ареала составляет 70 тыс.кв.км, включая острова Наварино и Осте.

### *2.2. Евразия*

За пределами СНГ бобры присутствуют в фауне 24 европейских и 3 азиатских государств. Характеристика современного состояния ресурсов дана в табл. 1.

В Европе ситуация изменяется стремительно. Причём, в одних регионах (Норвегия, Швеция и Вост.Германия) строго придерживаются идеологии бережного сохранения и развития местных форм. В других (Бавария, Польша, придунайские государства) отвергаются всякие «раacistские» подходы, и через искусственное расселение активно наращивается гибридное поголовье. Транслокации проводятся ежегодно внутри и между разными странами. Последняя интродукция состоялась в Испании в начале марта 2003 г., на очереди - Болгария и Италия.

В зарубежной Азии бобры ещё сравнительно недавно обитали на территории Ирака, Сирии и Ирана (Leege, Rowley-Conwy, 1986). Теперь они являются элементами биоразнообразия Китая и Монголии. Возможно, остатки персидских бобров сохранились еще на юге Турции в низовьях Сейхана и Джейхана, откуда еще в 1970-х гг. поступали надежные веденя. Весь генофонд в этих странах представлен аборигенными формами. В

Монголии с помощью искусственного расселения на реках Кобдо и Тэс создано два дочерних очага. В густонаселенном Китае избрана стратегия разведения на фермах (Huang et al., 1994). В обеих странах бобры занесены в национальные Красные книги, однако их общая численность не превышает 1000 особей.

### 2.3. Геногеография бобровых ресурсов России и стран Содружества

В России бобры обитают в 64 регионах, а именно в 44 областях, 13 республиках, 4 краях и 3 автономных округах (Рис. 1). В сравнении с более ранними работами (Saveljev, Safonov, 1999), в перечне регионов не стало Астраханской обл., но он пополнился республикой Саха (Якутия) и Ямало-Ненецким АО, где состоялись интродукции. Более 75 % всех российских бобровых ресурсов сосредоточено в 14 областях и республиках таежной зоны Европейской части. Наиболее значительно поголовье бобров в Кировской области: более 25000 особей (2001 г.) при средней плотности 21 особь /100 км<sup>2</sup>. Около 90 % ресурсов представлено потомками белорусских и воронежских бобров и их гибридами в разных комбинациях; в то же время Россия имеет максимально разнообразный генофонд аборигенных форм. Канадские бобры обитают в двух северо-западных и двух дальневосточных регионах. Ожидавшейся экспансии вселённого вида и вытеснения им евразийского бобра не происходит.

В Белоруссии бобры живут во всех 6 областях страны. После введения в 1995 г на ряд лет запрета на бобровый промысел численность начала быстро расти, теперь она превышает 23 тыс. особей.

В Украине бобры обитают в 20 из 28 регионов страны; поголовье увеличивается довольно быстро (15,5 тыс. особей в 2001 г.). Бобрами заселено 80 % лесной территории, 29 % лесостепи и 18 % степных районов (Панов, 2002). В пяти северных областях сосредоточено 70 процентов ресурсов страны. Плотность в наиболее густонаселенной Житомирской области превышает плотность кировской популяции. Звери стали регулярно регистрироваться в водах Черного моря, в Днепровском и Бугском лиманах (А.М.Волох, И.Н. Шейгас, устн. сообщ.).

В Казахстане бобры живут в бассейне Урала (Западно-Казахстанская и Актыубинская обл.) и в бассейне Иртыша (Восточно-Казахстанская обл.). Основные ресурсы сосредоточены в западном очаге и оцениваются более, чем в 2 тыс. особей (Карагойшин, 2000). Вследствие роста численности вид исключен из Красной книги РК.

В генетическом плане ресурсы евразийского вида представлены следующими формами: очаги автохтонных бобров *pohlei* имеются на реках Конда, Малая Сосьва и Демьянка (?) в Ханты-Мансийском округе; *tuvincus* - на реках Азас, Баш-Хем, Хамсара и некоторых других водоемах Тоджинской котловины республики Тыва. В последние годы сформировался

Табл. 1. Статус бобров в Евразии

Страны	Годы		Современная числ-сть, шт.	Источники
	истребления	вселения		
Норвегия	Сохранились		50000	Nolet, Rosell, 1998
Швеция	1871	1922-	100000	Hartman, 1999
Финляндия	1868	1935-37	13500 (в т.ч. 12000 канад.)	Ermala, 2001
Эстония	1841	1957	10000	Laanetu, 2001
Латвия	1830-е	1933-	43000-100000	Ozolinš, Baumanis, 2001
Литва	1938	1947-59	36000	Ulevicius, 2001
Польша	Сохранились		17000	Гозьдзевски, 2002
Германия	Сохранились		11000 (в т.ч. 6000 эльбских)	Heidecke, 1999; Schwab, Schmidbauer, 2001;
Дания	11 век	Окт. 1999	19	Asbirk, 2001
Нидерланды	1826	1988-2000	150	Nolet, Rosell, 1998
Люксембург	19 век	1999?	Единич. особи	Schley <i>et al.</i> , 2002
Бельгия	1848	1998-99	Единич. особи	Schwab, Schmidbauer, 2001
Великобритания	12 век, (канадские - 1890 и 1948)	2000?	Единич. особи	Lever, 1985; X. Нивегловски, устное сообщ.
Франция	Сохранились	1959-95	10000	Nolet, Rosell, 1998
Испания	?	2003	18	Nitsche (20.03.03)
Швейцария	1820	1958-77	350	Winter, 2001
Австрия	1869	1976-85	800	Sieber, 2002
Словакия	1851	Июль 1977	500	Pachinger, 1997; Valachovi, 1997
Чехия	17 век и 1882	1968, 1991-92, 1996	300	Kostkan, 2001; Oldrich, 1994
Югославия	19 век	8/III. 1999	Единств. регистр	Cirovic <i>et al.</i> , 2001
Хорватия	1857	1996-98	150	Grubešic <i>et al.</i> , 2001
Словения	19 век	1990-е	Единич. особи	Grubešic <i>et al.</i> , 2001
Венгрия	1865	1991-93, 1996-98	Неск. десятков	Boszer, 2001
Румыния	1824	1998-1999	27	Ionescu <i>et al.</i> , 2001
Беларусь	Сохранились		24000	Saveljev, Safonov, 1999
Украина	Сохранились		15000	Укростат., 2001
Казахстан	1915	1963	2200	Кагайшин, 2000
Китай	Сохранились		600	Zheng, 1998
Монголия	Сохранились	1952-2002	350	Наши данные
Турция	Сохранились?		Единич. особи	Kumerluve, 1975
Россия	Сохранились		232500 (в т.ч. 4000 канадских)	Борисов, 2000; Сафонов, Савельев, 2001; Danilov <i>et al.</i> , 2000

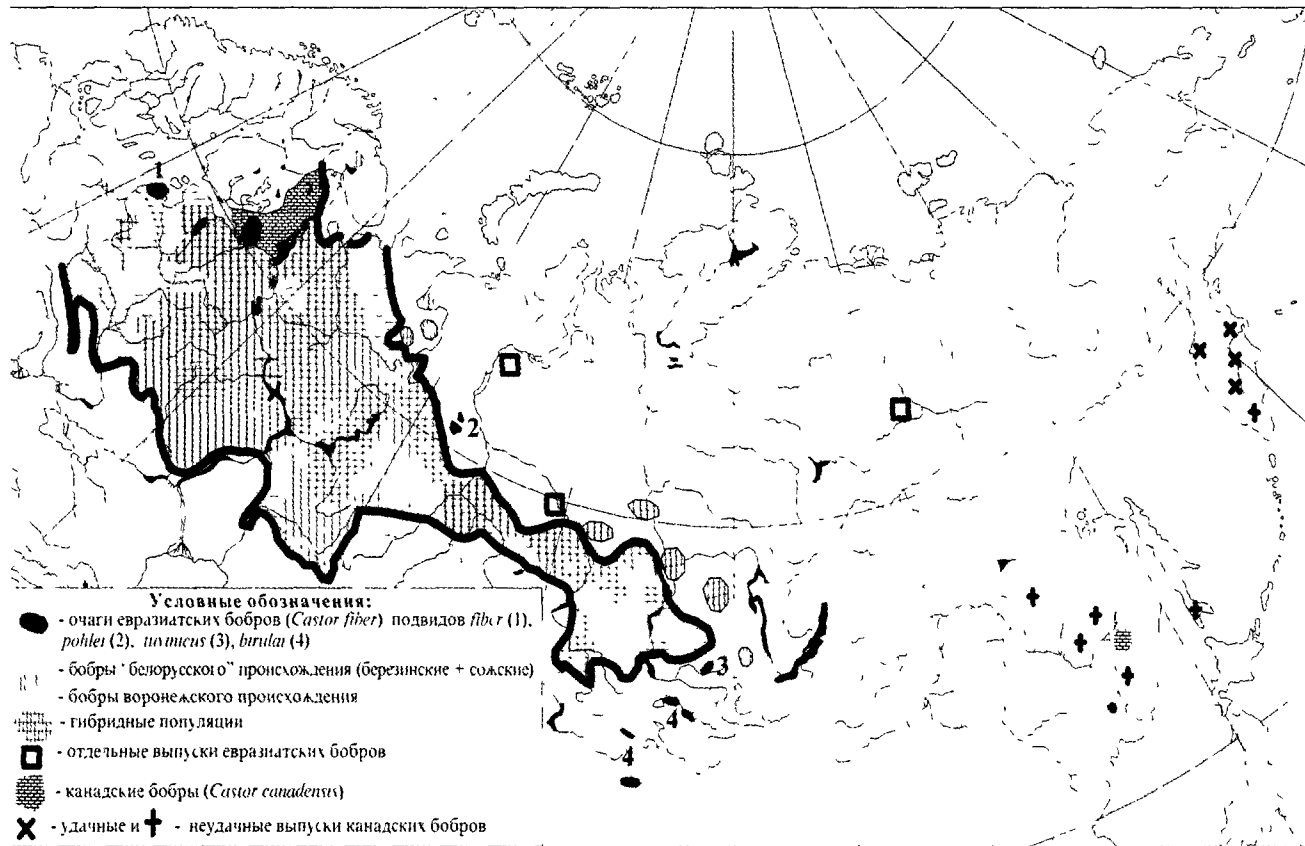


Рис. 1. Ареал и геногеография бобровых ресурсов России и прилежащих территорий

очаг *birulai* на реке Тес в южной части Тывы.

Потомками *belarusicus* населен юго-запад СНГ (Белоруссия, Украина и прилежащие к ним с востока области России), а также Латвия. Изолированные очаги белорусского происхождения имеются на Карельском перешейке (Сосновское ГНЛОХ), в Приамурье (р. Немта) и на Нижнем Днепре.

Основные ресурсы, происходящие от воронежских бобров, «*osteuropaicus*», находятся в центрально-черноземных областях, в областях Среднего Поволжья и на Южном Урале. Отдельные группировки воронежских потомков на Кольском полуострове, в верховьях и в нижнем течении Печоры; до недавнего времени был очаг в дельте Волги.

Почти вся остальная площадь ареала занята животными гибридного происхождения. Вследствие естественных миграций бобров степень смешения и гибридизации в пределах ареала неуклонно увеличивается.

Общие ресурсы Евразийского континента составляют не более 10 % североамериканских. Их современную численность мы оцениваем в 625 тыс. особей, из которых 16 тыс. относятся к виду *C. canadensis*. Ресурсы четырех стран СНГ составляют около 44 % континентальных.

Развитие ресурсов стран Содружества даже в разных природных зонах происходит весьма интенсивно, особенно динамично оно на юге Сибири: в некоторых регионах прирост численности за 5 лет составил 300-400 %. Изменения определяются не только географическими и климатическими особенностями регионов или же вмешательством человека. В некоторой степени динамика тех или иных группировок, будь то экспансивное расширение ареала или же стагнация отдельных реликтовых группировок, граничащая с их деградацией, определяется какими-то внутривидовыми биологическими особенностями.

### **Глава 3. Популяционно-биологические особенности аборигенных бобров Евразии**

#### *3.1. Адаптации бобров к водной среде в свете экоморфологии*

Внешняя организация плавающих животных в значительной степени связана со снижением гидродинамического сопротивления при движении. Одним из проявлений адаптированности к обитанию в водной среде являются эволюционные изменения конфигурации хвоста у рыб и морских млекопитающих (Алеев, 1963, 1986; Мордвинов, 1984; Романенко, 1976, 2001). Для бобров и других полуводных зверей форма тела и хвоста также имеет важное значение при передвижении в водоемах. Сделана попытка оценить эффективность формы хвостов у различных таксонов рода *Castor* с позиции их гидродинамических свойств и интерпретировать полученные результаты в свете эволюционной истории бобров.

Хвост бобра при плавании обычно является стабилизатором и рулём; но

в моменты максимального ускорения он включается в общую локомоторную работу, создает дополнительную движущую силу наряду с основным движителем – задними конечностями (Мордвинов, 1984). Установлено, что чем шире и короче хвост плывущего объекта, тем он меньше охвачен зоной вихрей и слоем трения. Наиболее выгодным в этом смысле является хвост поперечно-удлинённой формы. Именно такую форму он имеет у всех быстро плавающих форм нектона. Причём, в процессе эволюции у рыб с увеличением скорости плавания или при освоении водоёмов с большей скоростью течения (что совершенно равнозначно) происходит большее расширение хвостового плавника (Алеев, 1963).

Существенное снижение сопротивления за счет густого волосяного покрова у бобров и других млекопитающих (Романенко, 1976), происходит лишь при небольших скоростях плавания, меньших 2 м/сек. В горных реках наибольшее гидродинамическое сопротивление испытывают животные с большей длиной хвоста и тела.

Проанализированы морфологические данные по двум популяциям евразийского и канадского бобров из соседних речных бассейнов Хабаровского края, которые обитают практически в одинаковых гидрологических условиях. Оказалось, что бобры евразийского вида в возрасте старше 3 лет ( $n=28$ ) имеют длину хвоста  $28,42 \pm 0,19$  см, а канадские бобры ( $n=18$ ) – лишь  $25,01 \pm 0,42$  см. Аналогичные различия выявлены по длине тела. Дистальная часть хвостов у североамериканских грызунов имеет более округлую форму и заметно более расширена в латеральном направлении (Рис. 2). По произведенной оценке (Saveljev, 1992), выигрыш по гидродинамическим показателям у наиболее «короткохвостых» особей *S. canadensis* за счет меньшей общей длины тела и хвоста может достигать 10-15 %, что нашло подтверждение в дальнейших исследованиях (Nitsche, 1994). Это даёт основание утверждать, что канадский бобр морфологически является более продвинутой формой к обитанию в быстротекущих водоемах. Последнее подтверждается хитиновой структурой современного ареала в Северной Америке и в Приамурье.

На основании данных, полученных в Тыве, Монголии, ХМАО, Белоруссии, а также в Ленинградской области и Хабаровском крае, дана сравнительная характеристика форм хвоста аборигенных бобров Евразии. В ряду евразийских автохтонов наиболее удалёнными от канадского бобра являются скандинавские звери, для которых характерен относительно длинный хвост с заостренным хвостом, что отмечалось ранее (Огнёв, 1947; Лавров, 1981). На противоположном конце морфологического ряда, наиболее близком к *S. canadensis*, находятся верхнеенисейские бобры *tuvincus*. У подвидов *belarusicus* и *albicus* размеры хвостов соответствуют размерам их тела – они довольно крупные, однако по форме всё же отличаются от скандинавского более широким концом. Два азиатских

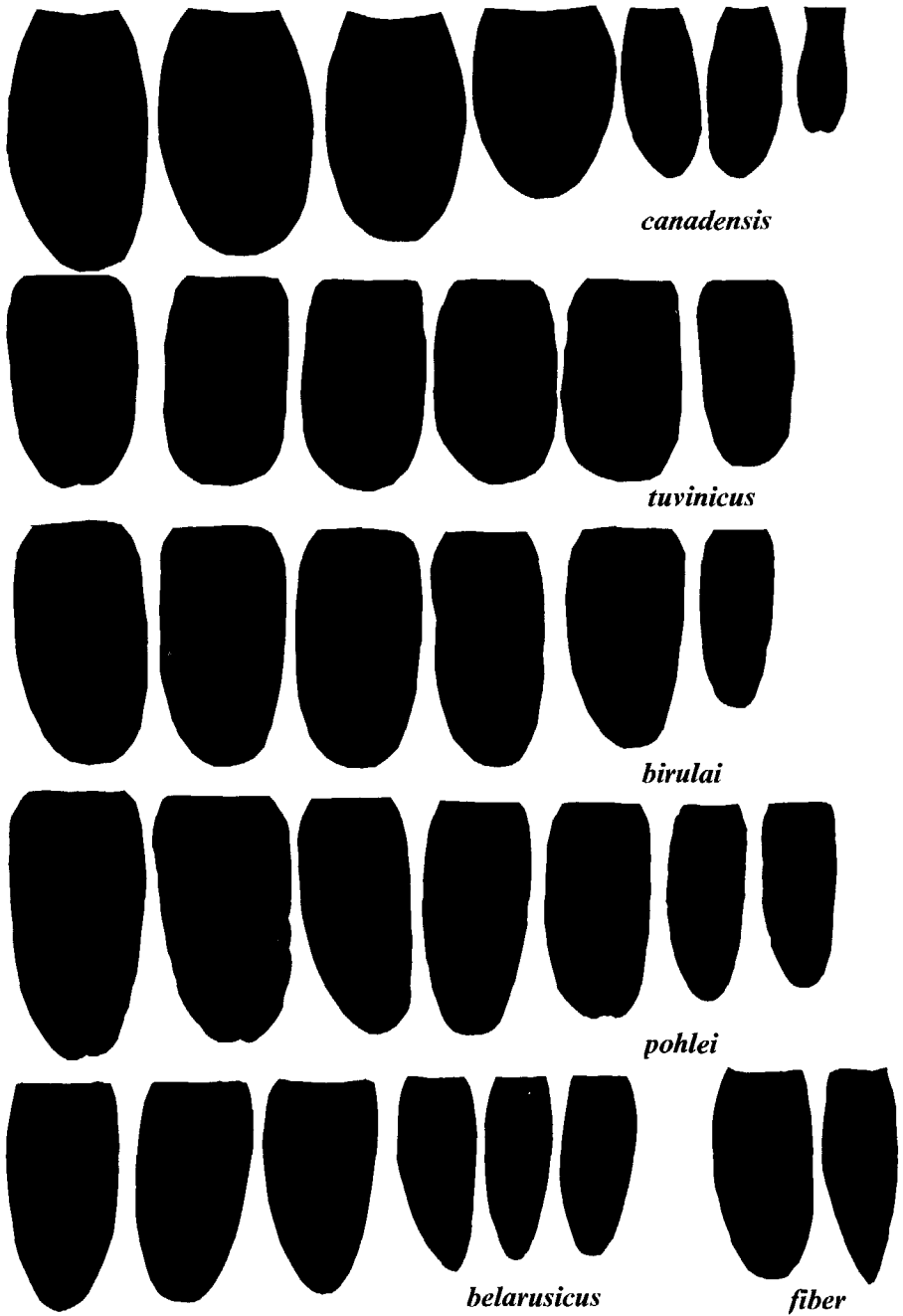


Рис.2. Наиболее типичные формы хвостов у бобров разных таксонов.

подвида *birulai* и *pohlei* занимают по этому признаку промежуточное, но более близкое к *canadensis* положение.

Для зверей из многочисленных восстановленных и гибридных популяций, населяющих просторы России, характерна высокая индивидуальная изменчивость формы хвоста: даже в одной семье встречаются короткохвостые и длиннохвостые особи.

Эволюционный ряд современных бобров рода *Castor* по такому признаку, как форма хвоста, выстраивается следующим образом: *fiber* → *belarusicus* → *albicus* (?) → *pohlei* → *birulai* → *tuvinicus* → *canadensis*. Эти материалы используем для уточнения происхождения современных бобров.

Ранее считалось, что евразийский бобр является исходной формой канадского бобра (Орлов, Лавров, 1973). Новейшие результаты кариологических исследований (Графодатский и др., 1991; Ward et al., 1991; Беклемишева, 1998) указывают на более сложный характер эволюционных взаимоотношений двух видов: ни тот, ни другой не могут считаться исходной формой, их кариотипы дивергировали от какого-то предкового 56-хромосомного кариотипа.

В последние годы был сделан ряд интересных в географическом отношении находок: обнаружены костные останки бобров в Приморском крае (Алексеева, 1989) и в нескольких районах Якутии (Боескоров, Агаджанян, 1999), в бассейнах северных азиатских рек Енисей, Алдана и Пенжины найдены следы жизнедеятельности бобров в виде ископаемых плотин, огрызков ветвей и стволов деревьев (Верещагин, Барышников, 1985). Кроме того исследованы исторические пути происхождения пресноводной ихтиофауны в районе Берингии (Черешнев, 1986). Все эти материалы указывают на трансберингийскую связь бобров Старого и Нового Света.

Несмотря на то, что тувинский бобр по кариотипу является типичным представителем *C. fiber* ( $2n = 48$ ) (Савельев и др., 2002), целый ряд других признаков, а именно - значительное сходство с американскими бобрами по строению черепа и по составу гельминтофауны (Лавров, 1981; Romaschov, Stubbe, 1983) - указывает на более тесные, чем конвергентные, связи этого таксона с бобрами Нового Света. Форма хвоста *C. f. tuvinicus* и других аборигенов Азии является еще одним аргументом в пользу трансберингийских связей двух рецентных видов.

### 3.2. Феномен белой пятнистости

Альбинизм бобров Старого и Нового Света. Звери редких мастей (альбиносы, меланисты, сиводушки и др.) во все времена были наиболее желанной добычей охотников, так как их мех имеет более высокий потребительский спрос.

Среди бобров альбиносы встречаются как в Старом, так и в Новом Свете, известны они с исторических времён (Bechstein, 1820; Stearns, 1883).

Альбиносы являются результатом случайных мутаций, вследствие чего встречаются в природе крайне редко. Судя по количеству публикаций и результатам селекционной работы, необычные цветовые морфы среди канадских бобров встречаются чаще, нежели среди евразийских бобров.

Пегость волосяного покрова. В отличие от альбинизма, пятнистость (пегости) на различных частях тела определяются не мутациями, а плейотропным влиянием разных генов. Причём, у всех млекопитающих, будь то домашние животные, водяные полевки или бобры, пегости возникают в строго определенных местах, как правило, на вентральной стороне тела, лапах, морде и кончике хвоста. Установлено (Little, 1958; Трут, 1991 и др.), что механизм возникновения белых пятен заключается в задержке миграции в период эмбрионального развития клеток, определяющих окраску меха, из нейрального креста в зародышевые волосяные фолликулы. Причины медлительности меланобластов определяются природно-генетическими факторами и искусственным отбором.

Исследование фенотипического облика аборигенных бобров Евразии показало, что группировка с верховьев Енисея *S. f. tuvinicus* - единственная, для которой пегости волосяного покрова являются устойчивым популяционным признаком. На это первым обратил внимание Л.С.Лавров (1960).

В течение 1997-2000 гг. на р. Азас исследовали 94 бобра. Оказалось, что более трети (37,2 %) зверей имеют на брюхе и/или груди белые пятна (Рис 3). Пятна располагаются, как правило, вдоль средней линии живота, количество варьирует от 1 до 3 (чаще – одно пятно); форма и размеры различны, суммарная площадь не превышает 1 кв. дм.

В течение онтогенеза «белобрюхость» является довольно устойчивым признаком, так как доля бобров – носителей этого признака в разных возрастных классах изменяется незначительно (Табл. 2). Среди пятнистых бобров, пол которых определен точно (в возрасте 1+ и старше), было 11 самцов и 19 самок. Вообще, пятнистые особи среди самок встречаются чаще (63,3 %), чем среди самцов (46,7 %). Это вполне соответствует «феминистской» закономерности проявления пятнистости, которая ранее была выявлена почти у всех клеточных (Ильина, 1975; Ильина, Кузнецов, 1983) и даже у

Табл. 2. Распределение пегостей в популяции тувинских бобров

Возрастные группы	Пятна на вентральной стороне тела, <i>n</i>		
	у самцов	у самок	Всего
0+ (n = 14)	Не определено		5 (35,7 %)
1+ (n = 14)	1	4	5 (35,7 %)
2+ (n = 11)	1	4	5 (45,4 %)
3+ (n = 10)	3	2	5 (50,0 %)
ad. (n = 45)	6	9	15 (33,3 %)
Итого (n = 94)	11	19	35 (37,2 %)



Рис. 3. Некоторые варианты пегостей меха у тувинских бобров (Фото автора)

нскогорых диких (Музыка, 1988) зверей.

Два типа пятнистости плавательных перепонок. Белые пятна на плавательных перепонках встречаются в популяциях бобров в разных частях обширного евразийского ареала. Обычная частота встречаемости 1-4%; это зарегистрировано как в коренных (кондинская, березинская), так и в искусственно созданных (немтинская, кировская) популяциях, причём, в последней - у бурых и меланистов. Исключение составляют тувинская и эльбская популяции, где наблюдается 100-процентная пенетрантность признака. В монгольской популяции пятна встречаются примерно у 50% зверей, и экспрессивность признака выражена в меньшей степени.

У старых зверей, в возрасте свыше 10 лет, иногда начинается разрушение меланотина в кожных покровах. Появляющиеся в результате «сенильные» пегости отличаются от генетически детерминированных пятен тем, что не имеют чёткой окантовки. Сенильная пегость зарегистрирована в охраняемых и опромышляемых популяциях бобров, локализация – перепонки лап и кончик хвоста.

Депигментированные вибриссы. Бобры с почти бесцветными (светло-серыми) вибриссами встречаются в 1-2% случаев в самых разных популяциях, причем, в Восточной Европе – даже у зверей с черным окрасом волосяного покрова. Лишь тувинская популяция выделяется тем, что там все особи имеют депигментированные вибриссы.

### *3.3. Механизмы поддержания в природе и биологическое значение цветowych аномалий*

В течение четырёх лет животолова под контролем находились практически все поселения в азасской популяции *S. f. tuvinicus*. За сезон работы признаки мечения территории (пахучие холмики) нам удавалось обнаружить не более чем в 2-3 поселениях. Такое маркировочное поведение тувинских бобров существенно отличается от классической схемы территориального поведения, описанной многими исследователями (Дьяков, 1975; Кудряшов, 1975; Rosell et al., 1998).

Другая особенность тувинских бобров – нетипичное поведение в условиях неволи. При хэндлинге, связанным с мечением, взвешиванием и осмотром, тувинские бобры, как правило, не проявляли агрессивности к людям. У них совершенно отсутствовали такие элементы агонистического поведения. Лишь некоторые из пойманных особей угрожающе шипели и оказывали какое-то сопротивление при взятии их в руки. Таких зверей было менее 10%. Наиболее обычными реакциями на физические контакты с человеком были попытки бегства и/или затаивание. Среди обследованных в 2000 г. 24 зверей лишь шесть особей вели себя беспокойно или проявляли некоторые признаки агрессивности; таким же был бобр, совершивший наиболее дальнюю миграцию (см. раздел 3.4). Из этих животных пятнистым был

только один. Реакция остальных зверей соответствовала высшим оценкам «теста Трапезова».

Реакция тувинских бобров на контакт с человеком разительно отличается от поведения зверей из многих других популяций, с которыми приходилось осуществлять прижизненный хэндлинг (в Кировской, Витебской и Ленинградской областях, в Хабаровском и Приморском краях, общим количеством более 300 особей). Сравнительная оценка агрессивности бобров из тувинской и вятской популяций по частоте наносимых боброловам во время хэндлинга травм показала следующее. При равном количестве отловленных в этих регионах зверей (90-94 шт.) в бригаде кировских бобролов в 1992-93 и 1997 гг. от бобров получено шесть разной тяжести травм, и еще четырежды пострадали собаки, среди которых один случай потребовал даже хирургического вмешательства. В Тыве за 1997-2000 гг. имел место один случай.

Практический опыт работы с дикими зверями сформировал у нас однозначное мнение об исключительной «доброте» тувинских бобров. Для них неагрессивность является популяционной особенностью. Почти такой же тип поведения характерен для монгольских бобров: среди отловленных в 2002 г. не было ни одной особи, «проблемной» по поведению. (Резко контрастируют в сравнении с ними бобры-меланисты. См. раздел 4.4).

Связь пятнистости с поведением животных детально изучена в цикле классических работ акад. Д.К.Беляева и его учеников по дестабилизирующему отбору на не-агрессивность (Belyaev, Khvostova, 1974; Беляев, Трут, 1982; Трапезов, 1991; Trut, 1999 и др.). При селекции на укрощаемость быстро формируются стада «добрых» лисиц, норок, нутрий и крыс, в которых непременно возрастала доля пятнистых особей. И даже у нормально окрашенных (непятнистых) зверей, не имевших признаков агрессивности, пятнистые детеныши рождались в три раза чаще, чем у злобных родителей (Трут, 1991). На водяной полевке показаны преимущества пятнистых особей в годы депрессии численности или на периферии ареала (Потанов и др., 1998; Евсиков и др., 2001; Музыка, 1988).

На основе собственных материалов и классических работ сформулирована гипотеза возникновения феномена «белой пятнистости» в малочисленных популяциях бобров. Изолированная популяция бобров в бассейне р. Азас уже длительное время имеет низкую численность и плотность населения. В течение критического периода «бутылочного горлышка» у бобров постепенно произошло угасание форм территориального поведения, основанных на агрессивности, в первую очередь – маркировочного. В условиях редких контактов у более стрессоустойчивых «добрых» особей реализация репродуктивных потенций была более успешной, а генетический вклад в следующие поколения был более существенным, нежели у агрессивных индивидуумов. Такой вектор естественного отбора определил

максимальное проявление различного рода пегостей в популяции бобров. Другие автохтоны Евразии (эльбские, кондинские, булганские и др.) также прошли через «узкое горлышко» низкой численности, но, судя по экспрессивности и пенетрантности их современных фенотипических признаков, давление отбора на них было менее существенным по силе и продолжительности.

В практическом плане белые пятна на мехе и другие дискретные генетически детерминированные признаки могут быть использованы в качестве индикаторов состояния аборигенных охраняемых и искусственно созданных охотничьих популяций. Частота проявления этих признаков свидетельствует о степени генетического (не-)благополучия популяции. Это особенно актуально для евроазиатского бобра *Castor fiber*, все реликтовые популяции которого в Сибири пребывают в угрожаемом состоянии.

#### *3.4. Естественные перемещения бобров в аборигенных популяциях*

Азасская популяция тувинских бобров представляет исключительный интерес не только по причине минимальной изученности, но и вследствие подразделенности её на две субпопуляции порожистым участком реки. Роль этого участка как возможного барьера, нарушающего целостность малочисленной популяции, была совершенно не ясна.

Результаты получены следующие (Рис. 4). На нижнем участке реки Азас, в субпопуляции ниже шиверы 23,7 % особей были пойманы точно в том же месте, что и год назад. Четыре особи ушли вниз по реке в среднем на 2,9 км и три зверя поднялись вверх в среднем на 1,5 км. Самая дальняя миграция (85 км) была зарегистрирована у молодого бобра в возрасте около двух лет. Этот зверь прожил первый год там, где родился, на следующий год преодолел с исключительно быстрым течением шиверу. В верхней субпопуляции в течение двух лет повторно было поймано поблизости от места кольцевания (в среднем на удалении 1,4 км) почти 85% зверей. У двух зверей зарегистрированы миграции на 13 и 15 км вверх по реке. Результирующий вектор перемещения, рассчитанный для всей популяции за два года, равен 3,8 км с направленностью вверх по течению.

Возрастные особенности. Кроме сеголетков, минимальные перемещения характерны и для годовиков (в среднем 0,9 км). Бобры в возрасте 2+ лет в поисках новых местообитаний совершают максимально дальние кочевки, в среднем дальше 18 км. Трехгодовики мобильны почти в такой же степени (13,0 км в среднем). В группе взрослых, несмотря на наибольшее количество возвратов, миграционная активность оказалась невысокой: средняя дистанция 1,3 км, максимальная - 4 км. Высокая степень оседлости, вероятно, определяется довольно стабильным составом семей в условиях заповедного режима и полной заселенностью пригодных местообитаний.

Миграционные различия между самцами и самками. Анализ различий

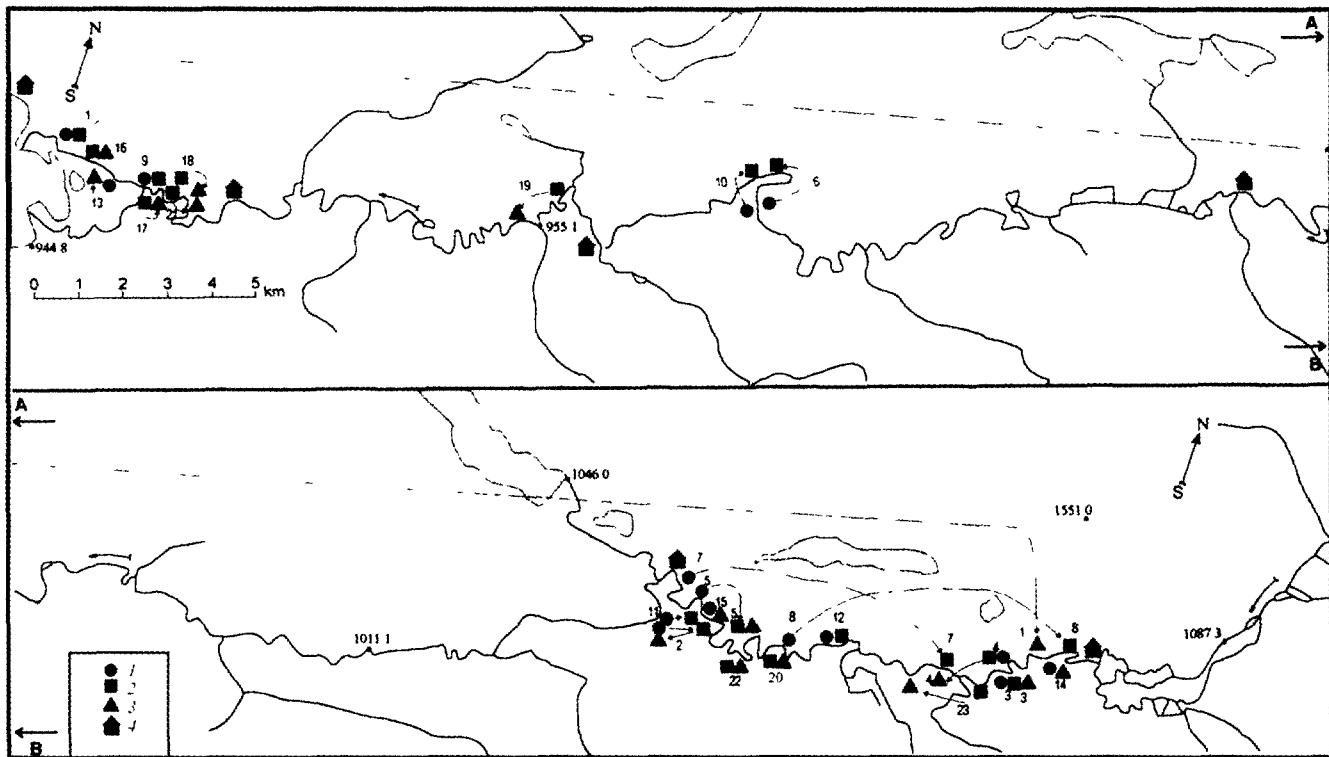


Рис. 4. Перемещения бобров на р. Азас: 1-3 - годы отлова: 1 - 1998 г., 2 - 1999 г., 3 - 2000 г.; 4 - стационары.

миграционной активности особей разных полов показал, что оседлых самок ( $n=18$ ) было несколько больше, чем самцов ( $n=10$ ) – 44,4 и 40,0 %, соответственно. Однако различия в азасской популяции оказались несколько меньшими, чем у бобров в штате Айдахо, где перемещения были зарегистрированы лишь у 30 % самцов и 12,5 % самок (Leege, 1968). В то же время значительно большая в Туве доля мигрантов как среди самцов, так и среди самок достаточно ярко свидетельствует о напряженности взаимоотношений популяции с окружающей горной средой. Средняя дистанция перемещений для самцов 11,1 км, для самок – 2,1 км.

Таким образом, впервые получены надежные данные по перемещениям внутри одной из самых малочисленных популяций. Материалы больше свидетельствуют в пользу гипотезы (Воусе, 1974), согласно которой ключевым фактором расселения у бобров является чрезмерное возрастание размеров семьи, а не обеспеченность кормами в районе поселения.

Перемещения бобров в пределах двух других автохтонных ареалов – булганского и кондинского – весьма ограничены по разным причинам. В первом из этих очагов миграции вниз по реке стали невозможными вследствие сооружения на китайской территории водохранилища с плотиной, а вверх по течению перемещения ограничены горным характером водотоков, которые зимой покрываются наледями. В западносибирском очаге основной фактор, лимитирующий расселение зверей за пределы охраняемой территории Верхне-Кондинского заказника, естественно, – антропогенный.

### 3.5. *Репродуктивный потенциал и структура аборигенных популяций*

Впервые удалось получить данные, характеризующие уровень размножения сразу в трех азиатских аборигенных очагах: в течение 1998–2000 гг. – по тувинской, в 2000 г. – по кондинской и в 2002 г. – по булганской популяции. Метод ночного животолова легко позволял определить наличие или отсутствие в поселениях молодняка.

*Castor fiber tuvunicus* (Россия, Тыва, р. Азас). На участке, где в течение трех лет проводился животолов, ежегодно насчитывается 20–22 поселения. Численность не превышает 80 особей. Плотность населения крайне низка: в среднем одна семья на 5 км русла, или одна особь на 2 км русла. В 1998 г. наличие молодняка было отмечено в 5 семьях, количество детенышей в четырех обловленных поселениях – 1, 2, 2 и 2 особи. В следующем году семей с приплодом также было пять. В 2000 году репродукция выявлена лишь в одной семье. Средний показатель – 1,7.

*Castor fiber birulai* (Монголия, Кобдосский аймак, р. Булган). В августе 2002 г. за 7 ночей работы было поймано 11 бобров, среди которых только один сеголёток. Кроме того, визуально наблюдали еще около 20 зверей, но молодняка среди них не было. Самки были без признаков размножения в текущем году. Таким образом, плодовитость булганских бобров минимальна

– 1,0. Это подтверждается и данными предыдущих животоловов, когда среди отловленных в 1974-88 гг. 60 зверей не было ни одного сеголетка (Stubbe et al., 2003).

*Castor fiber pohlei* (Россия, ХМАО, р. Конда). По многолетним данным А.М.Васина (2001), средний размер выводка - 1,38. В июне 2000 г. животлов совпал со временем деторождения, поэтому ни сеголетков, ни подсосных самок мы не наблюдали.

Таким образом, можно констатировать, что во всех трех азиатских аборигенных популяциях уровень воспроизводства очень низкий. Не высок он и у других аборигенов, обитающих в более оптимальных биотопах Евразии (Табл. 3).

Табл. 3. Плодовитость самок в популяциях различного происхождения

Популяции	Происхождение	<i>n</i>	Плодови- тость	Источники
Кондинская	Аборигенная	26	1,4	Васин, 2001
Азасская	Аборигенная	5	1,7	Савельев и др., 1999
Эльбская	Аборигенная	22	1,9	Nolet et al., 1994
Воронежская	Аборигенная(?)	24	2,8	Дёжкин, 1961
Березинская	Аборигенная	68	2,9	Ставровский, 1986
Бейсбошская	Дочерняя (от эльбской)	14	2,5	Nolet et al., 1994
Окская	Дочерняя (от воронеж.)	125	2,9	Кудряшов, 1975
Деснянская	Дочерняя (от березин.)	28	3,0	Ставровский, 1986
Иртышская	Дочерняя (от березин.)	20	3,0	Ставровский, 1986
Вятская	Смешанная (воронеж. + березин.)	102	3,4	Гревцев, 1981; Сафонов, 1971

У белорусских бобров, переселенных из нативных биотопов в бассейны Иртыша и Десны, был зарегистрирован рост плодовитости более чем на 7 %. В результате переселения эльбских бобров в Нидерланды (Бейсбош), в биотопы, не просто худшие в сравнении с исходными, а экстремальные по экотоксикологическим показателям, были отмечены изменения точно такой же направленности. Наивысшая плодовитость зарегистрирована в гибридной, «воронежско-белорусской» популяции.

Важнейший показатель состояния популяции – её демографическая структура, которая отражает не только рождаемость, но и смертность с продолжительностью жизни. Для характеристики булганской группировки использованы данные по 60 бобрам, дополненные материалами 2002 г. (Stubbe et al., 2003). Кондинская популяция характеризуется по выборке А. М. Васина (2001) за 1980-88 гг. ( $n = 86$ ), и по данным, полученным нами совместно в 2000 г. ( $n = 10$ ). Рис. 5 демонстрирует межпопуляционные демографические различия

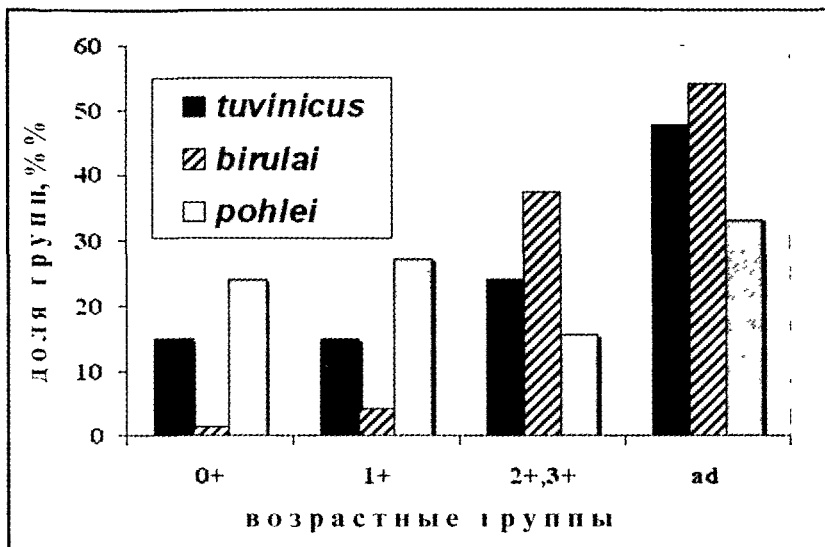


Рис. 5. Возрастная структура трех азиатских автохтонных популяций

Анализ половой структуры указывает на некоторое количественное преобладание самцов в обеих аборигенных популяциях Обь-Иртышского бассейна *pohlei* и *birulai*. Численность группировок примерно одинакова, около 350 особей. В аборигенной популяции *tuvunicus* противоположная тенденция. Наиболее заметны различия в соотношении полов в младших возрастных группах (не считая сеголетков). Азасская группировка *tuvunicus* имеет наиболее тяжелые условия обитания, поэтому ее «феминизацию» можно рассматривать как естественную компенсаторную реакцию на повышенную смертность в суровых условиях горной тайги. В тувинской популяции зверей старше 4 лет оказалось меньше, чем всех зверей четырех более младших возрастных классов. Это свидетельствует о том, что при сохранении уровней ежегодной смертности лишь редкие особи в этой популяции доживают до 7-летнего возраста.

Причины заключаются в абиотических факторах, либо в прессе хищников. В верховьях Енисея кроме традиционных наземных врагов (волк, медведь) для бобров реальную опасность представляют гигантские таймени. В их желудках мы неоднократно находили взрослых ондатр, которые по размерам вполне сопоставимы с бобрятами.

Успех размножения в некоторой степени определяют и погодные условия, но действие этих факторов не является узко локальным. Они действуют не только в районах обитания автохтонов *pohlei*, *birulai* и *tuvunicus*, а и на всем протяжении огромного евразийского ареала бобров. Причем, перечень

лимитирующих факторов в других регионах страны дополняется еще и охотничьим прессом. Несмотря на это, гибридные популяции характеризуются не только повышенной плодовитостью, но и весьма активным освоением биотопов в регионах, которые находятся по соседству с очагами тувинских и кондинских бобров.

Поэтому объяснить поразительные различия в успехе размножения и динамике численности автохтонов и интродуцентов одними лишь экзогенными факторами представляется крайне затруднительным.

#### **Глава 4. Генетико-морфологические особенности популяций, созданных искусственным расселением, и их роль в формировании охотничьих ресурсов**

##### *4.1. Значение генетики для охотоведения и практики охоты: ряд примеров*

Мы живём во времена, которые можно охарактеризовать как “эра генома”. На конкретных примерах показана важность современных генетических работ для практики и теории охотоведения и обоснована необходимость для охотоведов анализировать состояние популяций охотничьих животных сквозь «генетические очки». Особый акцент сделан на работах по исследованию инбридинга и его последствий в популяциях диких млекопитающих. Эти работы касаются зубных аномалий (Henrichsen, 1982; Piechocki, 1962; Loevy, 1981), повышенной уязвимости инбридированных популяций копытных и хищников от гельминтозов и вирусных инфекций (O'Brien et al., 1985; Cassinello et al., 2001), повышенной смертности телят оленей у инбридированных родителей (Coulson et al., 1999), снижения плодовитости самок норок при инбредном разведении (Евсиков, 1974), изменения уровня метаболизма при инбридинге (Граевская, Золотарёва, 1983) и общей оценки роли инбредной депрессии в дичеразведении (Radler, 1988).

Показана необходимость использовать в охотоведении положительные результаты сохраняющего разведения в неволе 3000 видов сильно инбридированных редких животных (Guberek, 1992; Torbjorn, 1995). Этот опыт должен «работать» на обеспечение максимальной сохранности охотничьих ресурсов.

Изложены современные взгляды на проблему гибридизации и сопровождающий её в некоторых случаях гетерозис. Комплементарный эффект, возникающий в результате спаривания особей, которые имеют максимальное несходство гамет, является теоретической основой гетерозиса. В соответствии с теорией преимуществ гетерозигот (Машуров и др., 2000), современное животноводство и клеточное звероводство, а также полувольное разведение охотничьих животных за рубежом ориентированы на подбор максимально несходных особей для спаривания.

В свете этих предпосылок сделана оценка популяций бобров, восстановленных через искусственное расселение.

#### 4.2. Генетическая изменчивость в дочерних и смешанного происхождения очагах

Основная часть современных бобровых ресурсов страны представляет собой «дочерних» или «внучатых» потомков воронежских и белорусских бобров или же их смесь; незначительная часть ресурсов представлена американскими вселенцами, еще меньшую долю составляют аборигенные бобры. **Что** представляют собой в генетическом отношении многочисленные искусственно созданные популяции, населяющие водоемы Евразии от Заполярья до Волжского Поволжья и Южной Сибири и от Западной Европы до Хабаровска и Камчатки? Если такие ответы можно найти в работах по акклиматизированным видам рыб (Алтухов, 1983; Популяционная генетика..., 1991), то по бобрам подобных оценок не проводилось.

В ходе исследований, выполненных совместно с коллегами из ИПЭЭ РАН (А. Н. Милишников, О. П. Лихнова), были сделаны оценки уровней аллозимной изменчивости в популяциях бобров, имеющих разный статус (опромышляемые и охраняемые популяции) и разную генеалогию (автохтоны и производные от них дочерние и гибридные группировки).

Сравнение Кировской популяции и Новосибирской популяций показало (Милишников, Савельев, 2001), что они различаются по частотам четырех локусов (альдегиддегидрогеназе-2, глицерофосфатизомеразе, эстеразе-5 и диафороазе-2). Различия по первым двум локусам были высоко значимы ( $P = 0,001$ ), по вторым двум локусам – выражены слабее ( $P = 0,05$ ). Одновременно выборки имели попарное сходство друг с другом. Это означает, что обе искусственно созданные популяции (вятская и новосибирская) по одним параметрам (локусам) оказались сходны с воронежской популяцией, по другим – с белорусской. Причиной этого интересного явления, несомненно, следует считать историю формирования популяций, их гибридное происхождение. Генетическая дистанция между Кировской и Новосибирской популяциями ( $nL = 39$ ) была небольшой - 0,02 (Милишников, Савельев, 2001), существенно меньшей, чем дистанция ( $nL = 23$ ) между двумя материнскими популяциями - воронежской и белорусской (0,09), оцененная ранее (Милишников, Савельев, Лихнова, 1997).

Эти данные позволяют предположить, что искусственное расселение повлекло за собой существенное снижение компоненты межпопуляционного генного разнообразия. Таким образом, сформировавшиеся в результате искусственного расселения гибридные популяции представляют теперь в высокой степени гомогенизированную смесь особей и генотипов.

В обеспечении жизнеспособности популяций особенно важна роль внутрипопуляционного генного разнообразия (Сулей, 1989; Алтухов, 1995). У нас при дальнейшем сравнении (Милишников, Савельев, Лихнова, 1997) оказалось, что гибридная Кировская популяция (воронежский + белорусский племматериал) имеет самый высокий уровень аллельного разнообразия ( $A$ ):

1,47, против 1,33 у березинских и 1,17 у воронежских бобров. Уровень белкового полиморфизма ( $P$ ), рассчитанный по 23 локусам, имел отличия аналогичного характера - 0,30, 0,22 и 0,22, соответственно. Доля полиморфных локусов в кировской популяции оказалась значимо выше не только в сравнении с таковой у аборигенных бобров из бассейнов Березины и Воронежа, но она превысила в два раза средний уровень, рассчитанный для всех некрупных млекопитающих (Tiedemann et al., 1996). Аналогичными были различия и по гетерозиготности ( $H$ ). Средняя частота особей, гетерозиготных по тем же 23 локусам, в кировской популяции составила 0,095, в воронежской - 0,069, а в березинской оказалась еще ниже - 0,052

Объяснить повышенное генное разнообразие вятской популяции иными причинами, нежели смешанным происхождением, невозможно.

Параллельно с электрофоретическими исследованиями был проведён фингерпринт-анализ генома кировских бобров. С помощью этого чуткого метода шведские ученые (Ellegren et al., 1993) также продемонстрировали супервариабельность генома вятской популяции. Уровень изменчивости ДНК в вятской популяции оказался в несколько раз выше, чем в скандинавских популяциях бобров: у наших гибридов он был в пределах 47,2 – 55,3 %, в то время как у шведских бобров лишь в пределах 10,8–23,6, а в норвежской популяции, материнской для шведских бобров, и того ниже: от 6,5 до 20,4 %.

На основании данных по шведским и норвежским бобрам можно утверждать, что дочерние (не-гибридные) популяции, основанные в результате искусственного расселения и прошедшие через краткосрочную стадию «бутылочного горлышка», теряют некоторую часть генетического разнообразия, а затем довольно быстро восстанавливают её, и при благоприятных условиях - даже происходит превышение начального уровня.

После того как в Кировской и Новосибирской обл. было закончено совместное исследование ВНИИОЗ и ИПЭЭ, еще более неожиданные электрофоретические результаты были получены в Литве (Paulauskas, Ulevicius, 2001). Уровень белкового полиморфизма у литовских гибридов оказался ещё более высоким, нежели у вятских. Полиморфными оказались все локусы ( $P = 1,00$ ), число аллелей - от 2 до 6 (Табл. 4). Это в 2-3 раза выше, чем в воронежской и березинской группировках. Необычно высоким у бобров из бассейна Немана был и уровень гетерозиготности ( $H$  от 0,56 до 0,67).

Максимально полиморфной и гетерогенной в пределах Литвы оказалась группировка в бассейне р. Шешупе. Насколько можно судить по имеющимся материалам, в верховья этой реки выпускали воронежских бобров, а в нижнем течении (в пределах Калининградской области) и на среднем участке реки – зверей из Гомельской области Белоруссии (Сафонов, Павлов, 1973). Дальнейшие естественные перемещения вселенцев и обусловили

максимальную гетерогенность популяции. Не вызывает сомнений, что именно «рукотворная» история популяции определила её современный генетический статус, высокие темпы роста численности, а также весьма высокий уровень фенотипического разнообразия (Ulevicius, 1997).

Табл. 4. Генетическая изменчивость по 12 локусам бобров России и Литвы (по: Paulauskas, Ulevicius, 2001; Милишников, Савельев, Лихнова, 1997)

Популяции (бассейны рек)	Среднее количество аллелей на локус	Доля полиморфных локусов	Средняя гетерозиготность (ожд.)	Средняя гетерозиготность (факт.)
Березина	1,2 (01)	0,182	-	0,052 (0,039)
Воронеж	1,2 (0,1)	0,182	-	0,063 (0,042)
Вятка	1,5 (0,2)	0,364	-	0,144 (0,066)
Шешупе	3,3 (0,4)	1,000	0,665 (0,078)	0,611 (0,034)
Швянтойи	3,0 (0,3)	0,917	0,504 (0,112)	0,624 (0,075)
Миния	3,1 (0,3)	1,000	0,617 (0,087)	0,630 (0,041)

Примечание: в скобках – стандартная ошибка.

Бассейн р. Шешупе заходит и в пределы Польши. Именно там, в Подляском воеводстве в окрестностях г. Сувалки, местная популяция развивается так интенсивно, что в прошлом сезоне впервые за многие десятилетия стало возможным открыть охоту.

Таким образом, созданные в течение последних 70 лет, причём в значительной мере достаточно случайно, благоприятные условия для образования максимально гетерогенных и гетерозистых бобровых популяций сейчас в полном соответствии с теорией преимуществ гетерозигот демонстрируют удивительные способности в освоении территорий и динамичный рост численности на просторах России, Литвы, Польши, Баварии и других стран континента.

#### 4.3. Изменение темпов развития в искусственно созданных популяциях

Морфологические исследования бобров последних десятилетий направлены в основном на изучение популяционных особенностей. Наиболее интересные результаты удалось получить при сравнении материалов по аборигенным (материнским) и искусственно созданным популяциям. Такое направление исследований в своих квалификационных работах успешно развивали Ю.П. Язан (1972), Д.Д. Ставровский (1981), В.А. Соловьёв (1995) и В.Я. Каньшиев (1998).

Нами получены экстерьерные и краниометрические материалы по двум видам бобров в местах их акклиматизации на Дальнем Востоке: из бассейнов рек Немта (*C. fiber*) и Обор (*C. canadensis*). Произведено сравнение этих данных с материалами по материнским популяциям (р. Березина в

Белоруссии, в первом случае, и несколько штатов в Северной Америке, во втором случае). Важно, что морфологические изменения в искусственно созданных популяциях имеют такую же основу, что и биохимические процессы, описанные выше.

Изменение массы и размеров тела. При сравнении бобров евразийского вида из немтинской и родоначальной, березинской, популяций выяснилось, что дальневосточные акклиматизанты стали заметно крупнее. Причем в высокой степени достоверные различия проявляются во всех возрастных классах. Так, масса тела сеголетков из Приамурья в среднем составила  $8,1 \pm 0,23$  кг, а белорусских – лишь  $5,9 \pm 0,28$  кг ( $t = 6,08$ ), у годовиков этот показатель соответственно равен  $15,6 \pm 0,20$  кг и  $10,4 \pm 0,39$  кг ( $t = 11,90$ ); у двухгодовиков –  $19,4 \pm 0,66$  кг и  $14,3 \pm 0,45$  кг ( $t = 6,40$ ); взрослых  $23,4 \pm 0,52$  кг и  $18,1 \pm 0,75$  кг ( $t = 5,81$ ). Более того, сеголетки из бассейна р. Немты как по средним, так и по максимальным показателям оказались самыми крупными в сравнении с бобрятами из шести других популяций (Рис. 6). Такая картина наблюдается и в группе годовиков, и в группе взрослых зверей, за исключением деснянской популяции, где регистрировались бобры с большей массой тела.

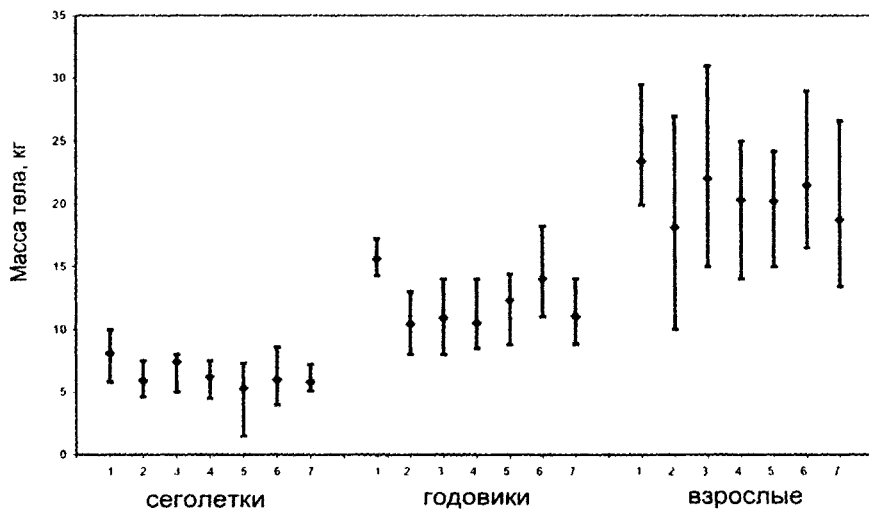


Рис. 6. Масса тела (среднее и лимит) евразийских бобров из популяций, имеющих различное происхождение: 1 - р. Немта (наши данные), 2 - р. Березина (Ставровский, 1986), 3 - р. Десна (его же), 4 - р. Иртыш (его же), 5 - р. Пра, ОБЗ (Кудряшов, 1975), 6 - ферма Воронежского заповедника (Лавров, 1960), 7 - р. Ока (Бородина, 1970).

Сравнение по экстерьерным признакам показывает, что различия здесь, как и по массе, аналогичны: приамурские грызуны во всех возрастных группах имеют в среднем большую длину тела, более широкий хвост, большую длину ступни и хвоста. Исключения касаются лишь длины ступни

и хвоста взрослых зверей, которые у березинских зверей оказались несколько большими. Уровень изменчивости экстерьерных признаков и массы тела дальневосточных бобров, даже при меньших размерах выборки, во всех случаях был ниже, чем у белорусских. Это, вероятно, следствие прохождения популяции через «бутылочное горлышко».

Сравнение экстерьерных показателей у бобров двух разных видов из дальневосточных популяций показало, что в местах акклиматизации молодые канадские бобры по темпам роста отстают от обитающих в аналогичных условиях потомков березинских бобров. Это явление представляется весьма важным в плане раскрытия причин зубных аномалий.

**Изменение краииологических параметров.** При сравнении практически одинаковых по объему выборок черепов у *C. fiber* из материнской ( $n = 42$ ) и дочерней ( $n = 43$ ) популяций были выявлены различия по целому ряду признаков. У приамурских акклиматизантов за исторически минимальный промежуток времени (примерно 25 лет) череп стал длиннее и шире, увеличилась диастема. Формообразовательные процессы оказались сходными по характеру с морфологическими изменениями у бобров в других популяциях березинского происхождения (Ставровский, 1986).

Мы сравнили средние размеры и среднее квадратическое отклонение четырех основных промеров черепов канадских бобров *C. canadensis* из притихоокеанского региона Северной Америки (Dillman, Barnett, 1985) с данными по бассейну р. Обор Дальнего Востока России (Табл. 5). Приведены данные только по взрослым особям.

Табл. 5. Размеры черепов канадских бобров из коренных местообитаний и района акклиматизации

Промеры	Происхождение материалов					
	Калифорния ( $n = 51$ )	Орегон ( $n = 29$ )	Британ. Колумбия		Аляска ( $n = 18$ )	Приамурье ( $n = 19$ )
			юго-вост. ( $n = 36$ )	сев.-зап. ( $n = 10$ )		
Общая длина черепа	139,4 (25,3)	134,7 (32,1)	124,7 (17,0)	123,1 (17,9)	122,4 (19,3)	137,0 (4,5)
Длина носовых костей	51,0 (10,6)	49,0 (12,6)	44,3 (7,9)	44,2 (11,6)	43,5 (11,0)	49,9 (2,5)
Длина верхнего ряда зубов	26,6 (6,2)	26,4 (7,3)	26,0 (4,9)	27,0 (7,3)	25,7 (5,8)	28,5 (1,1)
Скуловая ширина	92,3 (18,6)	93,7 (21,2)	88,2 (14,2)	91,0 (16,9)	89,0 (19,6)	100,5 (3,0)

Примечание: в скобках - среднее квадратическое отклонение

Как и в случае с акклиматизированными белорусскими бобрами, обращает на себя внимание необычно низкий у акклиматизированных в России бобров уровень варибельности всех четырех параметров. Известно (Яблоков, 1966; Захаров, 1986), что биологический смысл данного явления

заключается в значительном уровне гомозиготности особей в ограниченной популяции, что вполне согласуется с материалами предыдущих разделов.

#### 4.4. Полиморфизм в окраске как индикатор состояния популяций

У бобров хорошо известны две основные цветовые морфы - бурая и черная. Черных бобров и раньше встречали в разных частях Российской Империи, в том числе и в Сибири. По данным Г.И. Монахова (1963), в XVII веке шкуры черных бобров сдавали как ясак тунгусы и охотники других народностей. В Восточной Европе меланисты и сейчас весьма обычны во многих популяциях. Есть весомые основания полагать, что современные восточноевропейские меланисты представляют собой результат селекции, которая проводилась в этом направлении в Польше в окрестностях г. Пултуска еще в 13 веке (Хлебович, 1934; Wdowinscy, Wdowinscy, 1981).

В настоящее время меланисты встречаются во многих районах России, а также в Польше, Белоруссии, Литве и даже - в Северной Америке. В Белоруссии в среднем течении Нёмана таких зверей почти 70 % от общей численности популяции (Фоменков, 1994). В восточных районах Америки (до границы с Манитобой) шкуры канадских бобров, относимые к категориям черные (Extra Dark) и почти черные (Dark) с "голубым" подшерстком, в заготовках составляют более 20 процентов (Obbard, 1987).

В годы массового искусственного расселения было сделано несколько попыток создать из меланистов мономорфные популяции. Это пытались сделать в разных регионах СССР и в ГДР. Однако в целях сохранения генетической «чистоты» эльбской популяции в конце 1980-х гг. вся группировка меланистов, процветающая на Шверинских озёрах, была выловлена (Heidecke, Dornbusch, 1990), а в России, пожалуй, единственная популяция, состоящая только из чёрных бобров, имеется в верховьях Печоры.

Была исследована выборка, где черных особей было 37,5 % (Милишников, Савельев, 1997). Раздельный электрофоретический анализ двух морфотипов - черного и бурого - показал наличие определённой связи между окраской меха и генетическими параметрами популяции. У чёрных бобров уровень полиморфизма и гетерозиготности оказался более низким по сравнению с таковым у бурых особей ( $P = 0,33$  против 0,48;  $H = 0,069$  против 0,087,  $nL = 53$ ). Следует указать, что при оценке различий принималась во внимание лишь эпигенетическая характеристика волосяного покрова (бурый или чёрный), а скрытые носители гена меланизма (рецессивные гетерозиготы) в расчет не принимались.

Таким образом, можно считать, что бобры, имеющие мех более высокой утилитарной ценности, обладают несколько меньшим запасом генетической изменчивости и могут оказаться недостаточно толерантными к воздействию неблагоприятных факторов. Это представляется немаловажным для

практики охотоведения и должно учитываться в работах по созданию пушных ресурсов посредством транслокаций.

Как свидетельствуют исторические источники (Bechstein, 1820; Скалон, 1951; Павлов, 1972), в прошлые века черные бобры встречались и в бассейне Эльбы, и в реках Западной Сибири. Сейчас не только в этих, но и во всех других аборигенных популяциях Евразии меланистическая форма элиминирована полностью, а «осколки» былого разнообразия в виде автохтонных популяций все представлены бурыми зверями, абсолютно мономорфными по окраске. (В данном случае под «мономорфностью» подразумевается внутривидовое сходство окраски).

Мы проанализировали *de visu* окраску бобров всех автохтонных популяций Евразийского континента. Оказалось, что наиболее богатым по цветовой палитре волосьяным покровом обладают кондинские бобры *S. f. pohlei* из Западной Сибири. мех их напоминает мех канадцев, акклиматизированных в северо-западных и дальневосточных районах страны: общий тон коричневый (иногда темно-коричневый) с медно-рыжим отливом и более светлым оттенком на щеках. Периферийная (дистальная) зона ушной раковины покрыта белесыми (седыми) волосами. У тувинских *S. f. tuvunicus* и центральноазиатских *S. f. birulai* бобров окраска однотонная, типично коричневая, без видимых следов «медности». Примерно такой же окрас волосьяного покрова у бобров в бассейне Березины. Эльбские бобры *S. f. albicus* – это наиболее светло окрашенная среди автохтонов форма.

Таким образом, в группировках бобров, испытавших максимально жесткое (неоднократное) влияние «бутылочного горлышка», элиминируется сначала гомозиготная рецессивная черная окраска, а затем и гетерозиготная темно-бурая. В таких популяциях остаются особи со (светло-)бурым мехом. При дальнейшем усилении инбридированности начинают появляться пегости на волосьяном покрове и плавательных перепонках, а также белесость вибриссов. В современных условиях феномен белой пятнистости, и, стало быть, крайнюю степень инбридированности, особенно наглядно демонстрируют реликтовые популяции - верхнеенисейская, эльбская и китайско-монгольская (Saveljev, 1999; Савельев, 2001). На сходную тенденцию изменения окраски в искусственно созданных очагах соболей указывает В.Г.Монахов (2002).

В связи с изложенными материалами необходимо сделать два замечания.

*Первое*, имеющее таксономическое значение. В 1929 г. М. К. Серебренников описал два новых подвида бобров из нижней и верхней частей Обь-Иртышского бассейна. Меховому покрову *S. f. pohlei* он дал такое описание: «Самый светлый окрас меха среди других подвидов (Курсив наш, А.С.). Общий окрас спины светло-коричневый, приближающийся к рыжевато-коричневому оливковому... Бока и нижняя поверхность серо-коричневого окраса...» (цит. по: Serebrennikov, 1929, С.275). Животные из

бассейна р. Конда и дочерние от них группировки на М. Сосьве и Демьянке, относимые теперь к подвиду *C. f. pohlei*, не соответствуют в полной мере этому диагнозу. Кондинские бобры - не самые светлые бобры Евразии. Причины расхождений могут быть две. Известно, что автор пользовался материалом не из кондинского, а из соседнего бассейна - Северной Сосьвы, где могли обитать бобры с несколько иным фенообликом. Во-вторых, описание сделано им по шкурам, хранившимся до начала исследования полвека. За такой период превращаются в артефакты любые меховые препараты.

*Второе*, объясняющее некоторые противоречия. Мы согласны с мнением Л.С.Лаврова (1948) о повышенной агрессивности черных бобров. Эту точку зрения подтверждает и весь опыт хэндлинга во время передержки зверей. Как правило, наиболее агрессивными среди отловленных особей были меланисты. Однако ни в одной из популяций, прошедших через узкое «горлышко» низкой численности, повышенная агрессивность черных бобров не помогла сохранить гену меланизма. Это, вероятно, обусловлено более низким запасом генетической изменчивости, и преимуществами особей с альтернативным типом поведения. На повышенную смертность меланистов в полиморфных популяциях хомяков в некоторые сезоны года указывал С. М. Гершензон (1974).

#### 4.5. Зубные аномалии как проявление эффекта «бутылочного горлышка»

На примере популяций, прошедших через стадии низкой численности, было исследовано явление, имеющее важнейшее значение для грызунов. Число зубов, отличное от формулы из диагноза рода *Castor* ( $i1/1 p1/1 m3/3 = 20$ ), было описано у рецентных бобров в Америке (Zakrzewski, 1969), Европе (Piechocki, 1962, 1977; Pilleri, 1983) и даже у некоторых ископаемых форм (Cave, 1984). Обычно частота аномалий не превышает 1 %.

В исследованных выборках черепов выявлены следующие отклонения от нормы: олигодонтия, или отсутствие зубов (премоляр *pm* и передний коренной *m1*), полидонтия, или наличие дополнительных зубов (премоляр *pm* и последний коренной (*m3*); из стоматологических болезней зарегистрированы пародонтоз и кариес на различных стадиях патогенеза.

Кариозные зубы обнаружены у 6 (22,2 %) особей североамериканского вида в оборской популяции Хабаровского края. Заболевания пародонта зарегистрированы у 7 (19,4 %) канадских бобров в Хабаровской крае и Ленинградской области. В трех популяциях евразийских бобров (немтинская, вятская, вологодская) пародонтоз был выявлен по одному случаю в каждой из них (0,8 %).

Олигодонтия отмечена только у 4 (15 %) хабаровских канадских бобров. При этом в трех случаях на нижней челюсти наблюдалась симметричная адонтия левого и правого премоляров, в одном случае отсутствовал левый премоляр. На верхней челюсти симметричное отсутствие премоляров

обнаружено единожды, по одному разу отсутствовал правый премоляр и левый премоляр с передним коренным. Кроме того, у двух (7 %) канадских бобров из Хабаровского края на мандибуле обнаружено по одному дополнительному премоляру, а у европейских бобров дополнительный зуб зарегистрирован в 0,6 % случаев (Кировская обл.).

В целом по оборской популяции 30 % зверей имеют кариозные зубы и признаки пародонтоза, 15 % характеризуются олигодонтией и 7 % имеют добавочные зубы. Наиболее типичные случаи аномалий представлены на рис. 7.

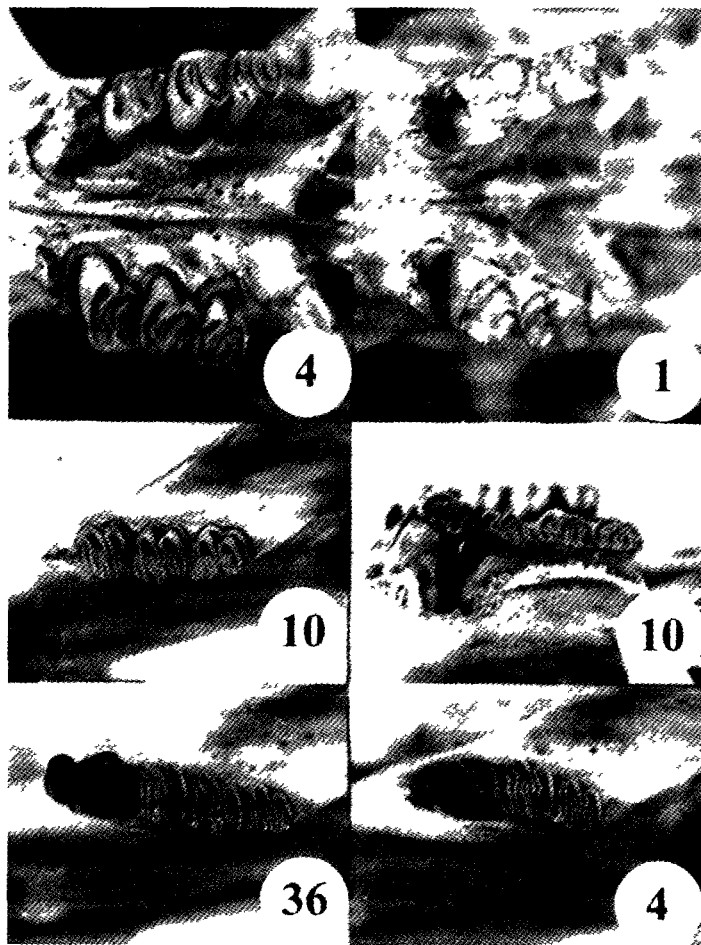


Рис. 7. Некоторые варианты зубочелюстных аномалий в искусственно созданной популяции бобров, четырежды прошедшей через «бутылочное горлышко» низкой численности. Хабаровский край, р. Обор, 1980-е гг. Цифры в кружках - номера животных. Фото автора.

Ткани пораженных зубов канадских бобров из бассейна р. Обор значительно отличаются по содержанию микроэлементов от тканей здоровых зубов как канадских, так и европейских бобров различных популяций. В первой группе содержание железа, кобальта, меди и цинка в дентине и зубном цементе оказалось минимальным.

Зная о том, что низкое (0,11-0,20 мг/л) и очень высокое (2,0-5,0 мг/л) содержание фтора в питьевой воде обуславливает более чем 70-процентную встречаемость кариеса среди населения (Андреев, 1980), мы проанализировали пробы воды из реки, где обитают кариозные бобры. Содержание *F* было очень низким – 0,1 мг/л, но еще ниже содержание фтора оказалось в соседнем бассейне – в воде реки Немта, там, где встречаемость зубных патологий минимальна. Дефицитом фтора можно обосновать распространенность кариеса и пародонтоза в оборской популяции канадских бобров, но объяснить этими факторами изменчивость количества зубов в искусственно созданной популяции не представляется возможным. Здесь, несомненно, решающую роль сыграла история её формирования и сопровождающие её популяционно-генетические процессы.

История формирования оборской популяции такова. Основанию оборской популяции предшествовали следующие исторические этапы. В штате Нью-Йорк в годы «Великой бобровой депрессии», как и в большинстве других районов Америки, бобры были уничтожены. Их реинтродуцировали сюда то ли из Канады, то ли из Йеллоустона (штат Вайоминг). Правда, не исключается, что сохранились и остатки коренной популяции (Busher, 2001). Тем не менее, этот момент можно считать *первым «бутылочным горлышком»*. В 1937 г. семь особей были доставлены в Финляндию и выпущены в трех местах, став основателями всего современного поголовья этого вида в Евразии (Lahti, Helminen, 1974). Это *второй этап* минимизации численности. Вскоре единичные особи из увеличившейся финской популяции в районе Сааминки проникли в Советский Союз на водосмы Карельского перешейка Ленинградской области (Заикин, 1959). Это уже *третье по счету «горлышко»*. Последним, *четвертым этапом* максимального обеднения генофонда канадских бобров стала интродукция 34 особей в Приамурье в 1969 г.

Таким образом, доведенная *четырежды* до стадии крайне низкой численности, эта популяция канадских бобров сегодня характеризуется показателями, немногим отличающимися от тувинской популяции по численности и по размерам ареала.

В силу объективных обстоятельств мы не могли исследовать состояние зубной системы тувинских бобров, но проверить предположение – может ли многолетняя минимизация размеров популяции привести к негативным изменениям у древесоядных грызунов – позволяют материалы по эльбским бобрам. В течение 1950-76 гг. в ГДР были собраны черепа от 252 эльбских бобров, павших по разным причинам (Piechocki, 1962). Оказалось, что в этой

популяции, уж длительное время имевшей экстремально низкую численность, значительная доля грызунов имеет аналогичные зубные аномалии: олигодонтию и (или) аномально расположенные зубы. Доля таких «дефектных» бобров - 8,7 %. Р.Пихокки также проанализировал причины смертности зверей. Оказалось, что в течение нескольких десятилетий в угрожающей мере возросла смертность от различных инфекционных болезней (Piechocki, 1977). Картина весьма сходная с положением, в котором оказался в высшей степени инбридированный гепард (O'Brien et al., 1985).

Электрофоретические исследования канадских бобров производилось только в штате Ю.Каролина. Полиморфных локусов в каролинской выборке оказалось лишь 3 из 34, а уровень гетерозиготности составил 0,01 (Hore et al., 1984). Это примерно в 10 раз ниже, чем аналогичные параметры вятской гибридной популяции и в три раза ниже, чем средние значения для класса млекопитающих. Американские исследователи сделали совершенно логичный вывод: низкий уровень аллозимной изменчивости обусловлен всего лишь однократным (а не 4-кратным, как в случае с оборской популяцией) прохождением через «бутылочное горлышко».

Таким образом, представленные материалы позволяют считать, что причиной необычно высокой частоты зубных аномалий, низкого уровня изменчивости морфологических признаков и замедленного развития у бобров в искусственно созданной оборской популяции является обедненность генофонда.

Последствия таких явлений для практики боброводства очевидны: успешность транслокаций определяется не только качеством мест обитания, но и качеством основателей популяций. Думается, было бы слишком просто объяснить теперь неудачи с некоторыми выпусками канадских бобров плохим генетическим качеством исходного материала, который использовали в 1960-80-е гг. для интродукций на Дальнем Востоке. Однако, выявленная (Данилов и др., 2003) в последние годы в южных районах Карелии тенденция вытеснения канадских бобров евразийскими гибридами заставляет нас с еще большим вниманием относиться к проблеме генетического качества племматериала.

## **Глава 5. Значение биологических особенностей в выборе стратегии сохранения и управления ресурсами**

### *5.1. Пассивная охрана как традиционный способ сохранения разнообразия*

Для сохранения немногочисленных аборигенных форм бобров Евразии наиболее действенным и реально практикуемым способом по-прежнему остается охрана территорий, на которых обитают редкие животные. Сохранность основного генофонда аборигенных бобров на Евразийском континенте обеспечивают (с запада на восток): биосферный резерват Камарги на юге Франции, биосферный резерват «Средняя Эльба» в ФРГ,

биосферные заповедники Березинский, Воронежский и «Убсунурская котловина» в России, природные заповедники «Малая Сосьва» и «Азас» в России, республиканский заказник Верхне-Кондинский (Россия), Булганский заказник в Монголии и Буеньганский заказник в Китае.

Обеспечение сохранности аборигенных популяций в азиатской части России и в странах Центральной Азии не так проблематично, как сохранение их в Европе в условиях экспансивно развивающихся искусственно созданных популяций. Однако, как было показано выше, пассивная охрана автохтонных очагов в течение нескольких десятилетий уже исчерпала свои возможности и на практике загнала в «генетический тупик» инбридивовавшие за этот период локальные группировки.

#### Обоснование активных приёмов сохранения аборигенов

Многочисленными генетическими исследованиями и моделированием наглядно показана опасность, которую заключает в себе метод пассивной протекции. Из работ отечественных и зарубежных генетиков-популяционистов (Алтухов, 1983, 1995; Сулей, 1989 и др.) следует, что в компактных панмиктических изолятах гетерозиготность убывает очень быстрыми темпами; менее чем через 100 поколений уровень генетической изменчивости может достичь нулевой отметки, а популяция - выродиться полностью. В то же время группировки, подразделенные на несколько субпопуляций, между которыми сохраняется хотя бы незначительная возможность генного обмена через миграции особей, значительно лучше сохраняют исходный запас генетической изменчивости, чем неподразделенные панмиктические популяции.

Это теоретическое положение современной биологии охраны живой природы имеет исключительное значение для стратегии сохранения бобров.

Попытаемся с этих позиций оценить современную хорологическую структуру трех азиатских нативных популяций. На рис. 8 показаны принципиальные варианты расположения бобровых поселений в своих речных бассейнах: *tuvincus* (А), *birulai* (Б) и *pohlei* (В). В бассейне реки Конды (В) семьи располагаются группировками на различных притоках. Очевидно, подразделенность на несколько субпопуляций и обеспечила в течение прошедших десятилетий сохранение для метапопуляции *S. f. pohlei* в целом более высокие репродуктивные характеристики, полиморфность в окраске и, следовательно, более благополучное генетическое состояние по сравнению с другими автохтонами.

Совершенно иные, но при этом абсолютно сходные между собой условия, мы наблюдаем на других реках Азии, где обитают аборигенные бобры (кроме Азаса (А) и Булгана (Б) в этом списке Малая Сосьва, Тес-Хем и Кобдо). Все эти реки не имеют крупных притоков и пригодны для круглогодичного обитания только по основному руслу. Верховья и небольшие притоки на нижних участках этих рек могут обеспечить условия лишь для временного

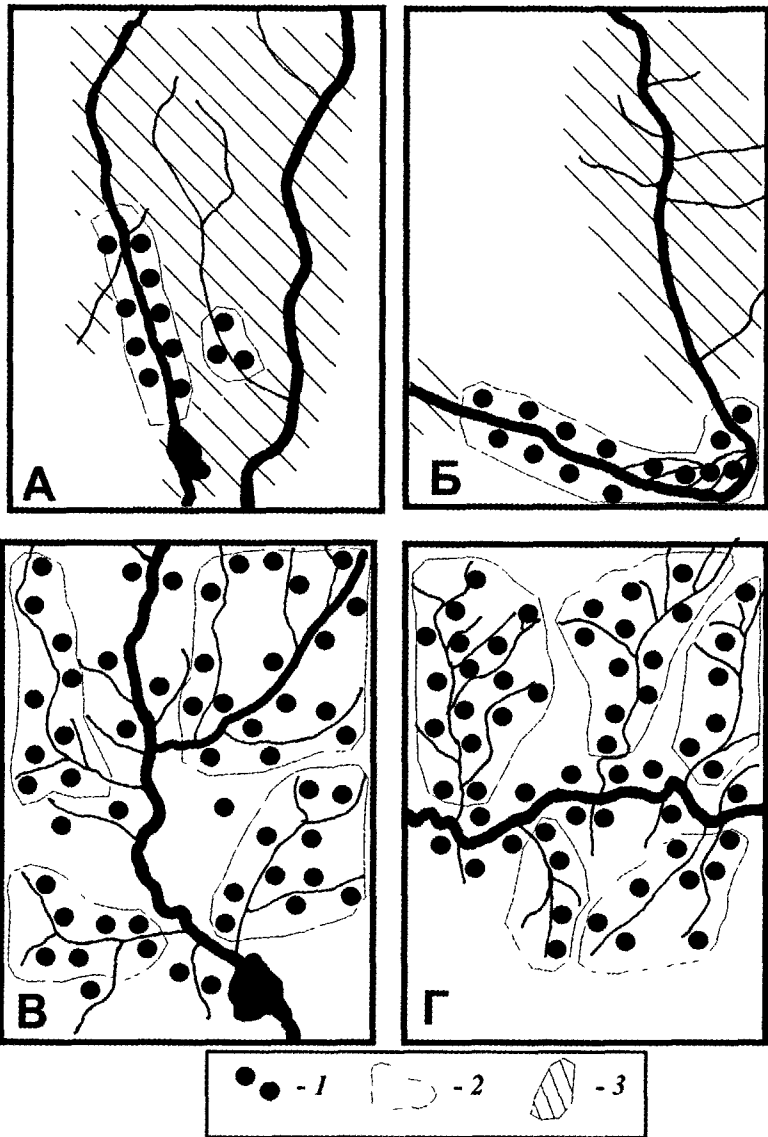


Рис. 8. Два типа популяций бобров: изолированные панмиктические (варианты А и Б) и подразделённые на субпопуляции (варианты В и Г).

Условные обозначения: 1 - отдельные поселения; 2 - границы субпопуляций; 3 - зона, непригодная для постоянного обитания бобров

пребывания. Поселения располагаются в виде цепочки; такой вариант ведёт к большей панмиксии и в конечном результате, видимо, - к

инбридированности популяции. Последствия таких процессов мы наблюдаем у евразийских бобров подвидов *tuvincus* и *birulai*, и у канадских бобров в Приамурье.

Вывод аборигенных популяций из положения, в котором они сейчас находятся, заключается в применении активных управленческих приемов, конкретно - через создание дочерних очагов. Дочерние очаги необходимо формировать поблизости от коренной популяции через интродукции. Важно, чтобы между создаваемыми очагами и материнской популяцией в будущем сохранялась возможность обмена особями (генами). Если создается абсолютная географическая изоляция, то генетическая связь между соседними очагами периодически должна обеспечиваться транслокациями.

Данное положение следует считать ключевым в стратегии сохранения аборигенных бобров Евразии.

### 5.2. Искусственное расселение: возможности и ограничения

По имеющимся оценкам (Torbjorn, 1988), “принудительную” смену места жительства уже испытало не менее 330 видов млекопитающих и птиц, что составляет 3 % от видового разнообразия таксонов. Подавляющее большинство переселенцев имеет исключительно важное утилитарное и эстетическое значение. В настоящее время на планете совершается около 700 транслокаций ежегодно, из них основное количество (до 500) происходит на североамериканском континенте (Griffith et al., 1989). Среди переселенцев около 90 % составляют охотничьи животные, при этом, успешность переселений охотничьих животных значительно выше (86 %), чем у редких видов (46 %).

В России, как и везде, первые искусственные переселения животных были обусловлены утилитарными соображениями - ради шкуры и мяса - и известны с середины XVIII в. По нашим подсчетам (Saveljev, 1996), список диких зверей, когда-либо искусственно расселявшихся в пределах Российской Империи, СССР или СНГ, включает 56 видов (без китов и ластоногих), среди них 2 вида насекомоядных, по 20 видов хищных и копытных, 11 видов грызунов и 3 - зайцеобразных.

Бобров двух видов на территории республик бывш. СССР с 1928 г. было расселено около 17 тыс. особей. За последнее десятилетие интродукции проведены в нескольких регионах (Томск, Коми, Татарстан, Саха, ЯНАО), количество интродуцированных там зверей - 111. В целом на континенте, основной акцент работ с бобрами сейчас сместился из России на запад, где транслокациями активно занимаются польские (внутри страны) и баварские (межгосударственные обмены) специалисты. В Польше за последние годы бобров переселено в 5 раз больше, чем в России (Сафонов, Савельев, 2001).

Анализ современной ситуации показывает, что и в будущем интерес к искусственному расселению будет определяться стремлением людей и дальше

обеспечивать возрастающие потребности за счёт ресурсов дикой природы, а также очевидная эффективность сохранения биоразнообразия посредством транслокаций. Наряду с этим совершенно очевидно, что установки на “реконструкцию фауны”, равно как и методология “проб и ошибок” в современных условиях стали абсолютно архаичными и должны быть исключены из сферы управления природными ресурсами. При планировании и осуществлении подобных проектов нужно руководствоваться национальными и международными правовыми документами, регулирующими переселение живых организмов. Для России таковыми являются Федеральный закон о животном мире и принятые МСОПом Руководящие указания по реинтродукциям (The IUCN/SSC Guidelines..., 1998). Важнейшая роль отводится национальной стратегии в этой области (Дгебуадзе, 2001).

#### Обоснование нового подхода к интродукциям.

Существует острая необходимость в переселениях и создании дочерних очагов для обоих наших «краснокнижных» подвидов бобров для снижения риска утраты их генофонда. Для обеспечения максимальной эффективности и мероприятий, планы которых изложены в Программе «Тувинский бобр» (Савельев, 1996) и в разработках А. М. Васина (2001), необходимо использовать результаты популяционной генетики.

*Качество племенного материала.* Нужно учитывать особенности бобров с разным окрасом волосяного покрова. Звери из популяций, прошедших «бутылочное горлышко», представляют собой не лучший племенной материал для создания охотничьих ресурсов. Однако, такого выбора нет в случаях с «краснокнижными» формами, а задача состоит в том, чтобы сохранить именно эти, в значительной степени инбридированные, очаги.

*Характер гидросети водоема.* Речной бассейн, в который намечена интродукция, должен обеспечить условия для формирования максимального генетического полиморфизма в создаваемой популяции. Оптимальные условия для высокой внутривидовой подразделенности в новых популяциях бобров можно создать в соответствии с разработками М.Е. Гилпина (1989) и Ю.П.Алтухова (1995) на реках, имеющих густую сеть притоков, причем таких, на которых бобры могут обитать устойчивыми колониями. По мере нарастания численности дочерние микрогруппировки будут обеспечивать приток новых генов в материнское ядро популяции. Наиболее благоприятные условия для этого имеют речные бассейны, где характер расположения поселений «сетчатый» или «древовидный». «Нитевидный», или «цепной» характер локализации бобровых семей в малочисленных группировках, теоретически, должен провоцировать инбридинг.

Оптимальным с генетических позиций является, например, бассейн р. Челцы с ее многочисленными притоками средней и малой величины и

обширной зоной весеннего затопления (Рис.8, Г). Идеальной следует считать озерно-речную сеть с многочисленными водными «анастомозами» на северо-западе России. Хорошие условия предоставляют системы мелиоративных каналов, созданные в Нечерноземной зоне России, а также в Восточной Пруссии, где калининградские бобры теперь расплодились настолько, что являются даже объектом круглогодичного преследования. Анализ возрастной структуры и уровня воспроизводства в трех автохтонных популяциях показывает полное согласие с этими выводами: наихудшие параметры оказались в популяциях со вторым типом распределения, в то время как кондинская популяция выгодно отличается не только демографическими параметрами, но и невысокой экспрессивностью цветковых аномалий.

Популяционный и генетически ориентированный подход к планированию мероприятий по искусственному расселению представляется перспективным как в практике развития охотничьих ресурсов, так и в работах по сохранению редких видов. Несомненно то, что начать создание дочерних очагов поблизости от материнских аборигенных популяций с целью повышения их внутривидового генного разнообразия нужно было еще несколько десятилетий назад. Это позволило бы избежать той степени инбридированности, которая имеется в азиатских популяциях.

### *5.3. Рекомендации к устойчивому использованию ресурсов*

Рациональное использование созданных за последние 70 лет ресурсов должно базироваться на биологически обоснованных сроках, квотах и способах добывания бобров с использованием опыта североамериканских и скандинавских стран. Не менее важной компонентой, ответственной за устойчивое развитие бобровых ресурсов, является генетическая подразделенность вида.

Сформировавшиеся в результате транслокаций многочисленные популяции теперь представляют важнейший охотничий ресурс. Теоретические и практические подходы к рациональному использованию ресурсов бобров, технологии различных промысловых режимов (по нагрузке, срокам охоты и избирательности по полу) достаточно хорошо обоснованы (Сафонов, 1995; Novak 1987; Hartman, 1999; Parker et al., 1999) и к этому немного можно что добавить.

Работы по оценке влияния промысла на генетическую структуру популяций бобров не проводились. Выполненные исследования в области интенсивного рыболовства (см. обзоры: Алтухов, 1983, 1994) свидетельствуют о том, что *все* локальные популяции характеризуются специфическим генофондом и биологическими особенностями. В нашей работе (Милишников, Савельев, 2002) это было показано на чепецкой бассейновой популяции бобров, в которой за 30-40 лет даже колонии на самых мелких

ручьях стали отличаться генетическим своеобразием. Поэтому, биотопическую подразделенность бобровых очагов следует считать основой поддержания генетического разнообразия. Ее сохранение должно быть условием неистощительного использования ресурсов бобра. Из традиционно обсуждаемых в России двух систем промысла бобра – «до первого взрослого» и «переложной» (Дьяков, 1975) – вторая система выглядит в этом аспекте более ущербной, особенно, если она будет применяться по всему бассейну.

На «бобровых реках», подобных Чепце, основной охотничий пресс должен быть сосредоточен на «магистральных» пойменных угодьях, где в результате длительных весенних половодий между группировками происходит регулярный и весьма интенсивный обмен мигрантами. В таких угодьях даже в случаях локального перепромысла опасность общего снижения генетического разнообразия будет минимальной.

В заключении констатируется, что трагическая история евразийского бобра привела его к началу XX века на грань полного истребления и разрушила уже сложившуюся генетическую структуру вида. Спасение через искусственное расселение и возвращение в экосистемы Евразии с последующим быстрым ростом численности восстановило лишь внешнюю сторону прежнего его состояния. Основная биомасса вида представлена сейчас высоко гетерогенными и гетерозистыми акклиматизантами. В искусственно созданных популяциях идут интенсивные формообразовательные процессы, как по экстерьеру, так и по генотипу. Деятельность по спасению евразийского бобра привела к сглаживанию или утрате подвидовых различий и вызвала снижение межпопуляционной компоненты генного разнообразия вида. Такой процесс, в целом, расценивается как адаптивный, не ведущий к деградации популяций (Алтухов, 1995).

### **Выводы**

1. В настоящее время евразийский и канадский бобры обитают на территории 36 государств планеты, в том числе в четырех странах СНГ (Беларуси, Украине, Казахстане и России), а также в 24 европейских и 3 азиатских государствах. В Европе за последние 10 лет число стран, владеющих генофондом бобров, увеличилось почти вдвое; наиболее динамично ресурсы развиваются в Прибалтике и Скандинавии. В зарубежной Азии поголовье представлено исключительно автохтонами, но общая их численность, несмотря на активные меры по искусственному расширению ареала, не превышает 1 тыс. особей.

2. В России бобры присутствуют в фауне 64 регионов, в том числе в 44 областях, 13 республиках, 4 краях и 3 автономных округах. Более 75 % российских ресурсов сосредоточено в 14 регионах таежной зоны Европейской части РФ. Около 90 процентов ресурсов стран Содружества образовано

потомками белорусского и воронежского происхождения и их гибридами. Положение периферийных популяций и группировок внутри ареала весьма различно: от «краснокнижного» статуса до разрешенного круглогодичного отстрела. Наиболее активно расширение ареала происходит на юге Сибири.

3. По форме хвоста бобры рода *Castor* выстраиваются в следующий эволюционный ряд: *fiber* → *belarusicus* → *albicus* (?) → *pohlei* → *birulai* → *tuvanicus* → *canadensis*. Формы, стоящие в конце ряда, более продвинуты в сторону реофильности и имеют некоторые преимущества при обитании в быстротекущих водоемах.

4. В малочисленной аборигенной популяции *Castor fiber tuvanicus* более 37 процентов особей являются носителями пегостей на вентральной стороне тела и 100 % имеют пятнистые плавательные перепонки и депигментированные вибриссы. Такого набора фенотипических признаков с высокой частотой проявления не имеет больше ни одна группировка. Возникновение феномена «белой пятнистости» в дикой популяции произошло в условиях низкой плотности населения при угасании агрессивных форм территориального поведения, в первую очередь – маркировочного. В условиях редких контактов более стрессоустойчивые пятнистые особи успешнее смогли реализовать свои репродуктивные потенции и внести более существенный генетический вклад в следующие поколения, нежели агрессивные. Другие автохтоны Евразии (эльбские, булганские, кондинские) также прошли в своем развитии через «узкое горлышко» низкой численности, но, судя по экспрессивности и пенетрантности фенотипических аномалий, давление отбора на них было слабее по силе и продолжительности.

5. Большинство тувинских бобров ведёт оседлый образ жизни и не совершает перемещений за пределы своих поселений. Лишь 10 % бобров перемещается на более дальние расстояния. Наиболее подвижны звери в возрасте около 2 лет. Порожистый участок р. Азас (шивера) не является непреодолимым барьером: через него происходит генетический обмен между нижней и верхней субпопуляциями. Самки ведут оседлый образ жизни, а самцы совершают более дальние миграции, что соответствует различной биологической роли полов.

6. Гибридные популяции, сформировавшиеся в результате расселения (вятская и новосибирская), по одним параметрам оказались сходными с воронежской популяцией, по другим – с белорусской. Генетическая дистанция между искусственно созданными группировками оказалась небольшой и даже меньше, чем между материнскими очагами. Вятская и другие популяции бобров, имеющие смешанное происхождение, характеризуются самым высоким уровнем аллельного разнообразия, полиморфизма, гетерозиготности и изменчивости ДНК. Уровень полиморфизма у них более чем в два раза превышает показатель, рассчитанный для соразмерных видов млекопитающих.

7. Бобры с черной окраской волосяного покрова, составляющие значительную долю многих искусственно созданных популяций Евразии, имеют мех более высокой утилитарной ценности. Повышенная агрессивность черных бобров не помогла им сохранить ген меланизма ни в одной из автохтонных популяций, прошедших в своем развитии этапы низкой численности. В этом, вероятно, сыграли свою роль низкий запас генетической изменчивости у меланистов и преимущества особей с альтернативным типом поведения. Гомозиготная рецессивная черная окраска в малочисленных популяциях элиминируется в первую очередь, затем исчезает гетерозиготная тёмно-бурая. При дальнейшем снижении численности остаются лишь особи со (светло-)бурой окраской; затем у бобров начинают проявляться различного рода пегости.

8. Популяция канадских бобров вблизи Хабаровска, которая за историю своего развития четырежды прошла через «бутылочное горлышко», характеризуется низкими темпами роста зверей на начальных стадиях онтогенеза и в несколько раз более низким уровнем изменчивости краниометрических признаков по сравнению с американскими популяциями. Здесь 30 % зверей имеют кариозные зубы и заболевания пародонта, 15 % с олигодонтией и 7 % с добавочными зубами. Результаты химических анализов исключают негативное влияние окружающей среды. Подобное состояние имеет и автохтонная эльбская популяция в ФРГ, где около 9 % зверей - также с зубными аномалиями.

9. Возвращение бобра в экосистемы Евразии через искусственное расселение восстановило лишь «фасад» прежнего состояния вида. Возможность реконструировать былое разнообразие по его отдельным «осколкам» из труднодоступных уголков континента утрачена. Основная биомасса вида представлена высоко гетерогенными и гетерозистыми акклиматизантами. В искусственно созданных популяциях идут интенсивные формообразовательные процессы, как по экстерьеру, так и по генотипу. В то же время проактивная охрана последних десятилетий завела инбридировавшие локальные группировки аборигенов в «генетический тупик».

10. Промысловое поголовье должно создаваться на водоемах, которые способны обеспечить его подразделенность на субпопуляции и создать условия для формирования гетерогенности в метапопуляции. В этом отношении оптимальны речные бассейны, где распределение поселений имеет (будет иметь) «сетчатый» или «древовидный» характер. «Цепной» характер локализации малочисленных колоний провоцирует инбридинг. Применение генетически ориентированного подхода к планированию мероприятий по искусственному расселению представляется перспективным не только в практике развития охотничьих ресурсов, но и в работах по сохранению аборигенных форм, которые по-прежнему находятся под

угрозой исчезновения. Решение проблемы вывода аборигенов из современного депрессивного состояния заключается в повышении внутривидового генного разнообразия через скорейшее создание в соседних регионах (водоемах) нескольких дочерних очагов с обеспечением в будущем возможности генного обмена между ними и материнской субпопуляцией.

11. Процесс развития искусственно созданных популяций в европейской части России и в Западной Европе неуклонно ведёт к гибридизации и поглощению нативных форм. По этой причине вопросы внутривидовой таксономии для евразийского бобра *Castor fiber* уже сейчас невозможно рассматривать в традиционном историко-географическом аспекте, и они будут сняты с повестки дня. Сформировавшиеся в результате искусственного расселения и последующей адаптации к среде, интенсивному охотничьему прессу и другим антропогенным факторам многочисленные популяции евразийских бобров неясного пока таксономического статуса с паллиативным названием «*Castor fiber introductus*» уже сейчас представляют значительный научный интерес для эволюционистов и систематиков.

#### Список основных работ, опубликованных по теме диссертации

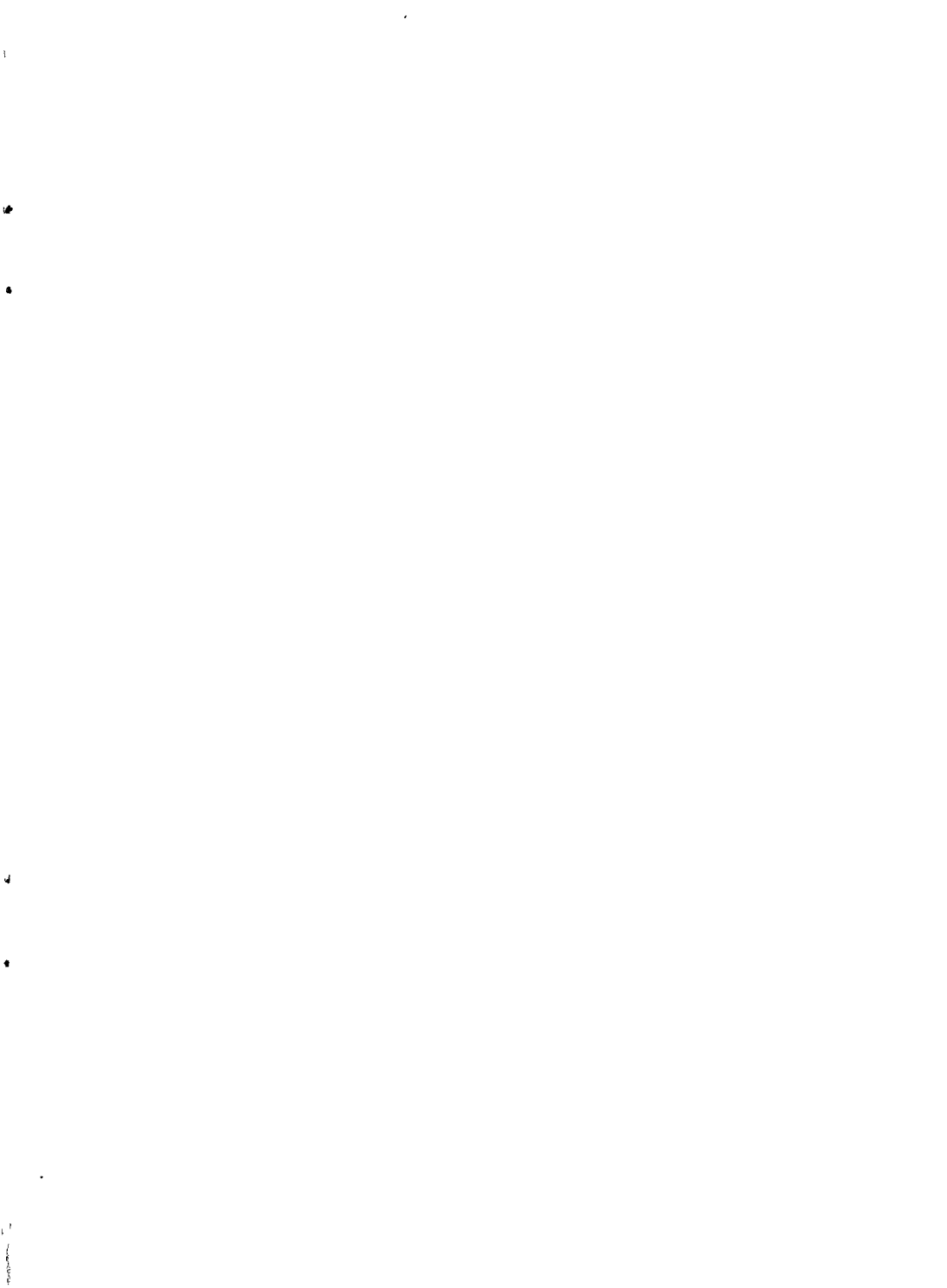
- Сафонов В.Г., Савельев А.П., Павлов П.М. Итоги интродукции канадского и европейского бобров в Хабаровском крае // Обогащение фауны и разведение охотничьих животных. – Киров: ВНИИОЗ, 1982. С.104.
- Павлов П.М., Сафонов В.Г., Савельев А.П. Расселение канадских бобров в СССР // Повышение продуктивности охотничьих угодий. Сб. научн. трудов ЦНИЛ Главохоты РСФСР. - М., 1982. С.125-138.
- Сафонов В.Г., Савельев А.П., Павлов П.М. Акклиматизация бобров на Дальнем Востоке // Экология и промысел охотн. жив-х. Сб. науч. тр. ВНИИОЗ.- М., 1983. С.132-145.
- Савельев А.П. Особенности пищеварительной системы канадских и европейских бобров (*Castoridae, Rodentia*) // Грызуны. Материалы VI Всес. совещ. - Л., 1983. С.185-187.
- Павлов П.М., Савельев А.П. Экология и пути хозяйственного использования популяций бобров *Castor fiber* L., *Castor canadensis* K. в Приамурье // Повышение продуктивности охот. угодий. Сб. научн. трудов ЦНИЛ Главохоты РСФСР. - М., 1984. С.134-145.
- Савельев А.П. О взаимоотношениях канадских и европейских бобров на стыке ареалов // Вид и его продуктивность в ареале. Мат. 4. Всес. совещ.- Свердловск, 1984. Ч.1. С.64.
- Сафонов В.Г., Савельев А.П. Изменчивость годовых слоев в цементе зубов бобров и некоторые причины, ее определяющие // Регистрирующие структуры и определение возраста млекопитающих. Тез. докл. Всес. конф.- М., 1984. С.58-60.

- Савельев А.П.** Обзор североамериканских магистерских и докторских диссертаций по бобру - Киров: ВНИИОЗ, 1986. 49 с.
- Савельев А.П.** Зубные аномалии канадского бобра (*Castor canadensis*) // IV Съезд Всес. териол. об-ва. Тез.докл. Том 2. - М., 1986. С.92-93.
- Сафонов В.Г., **Савельев А.П.** Состояние популяций двух видов бобров на периферии ареала (Приамурье) // Вид и его продуктивность в ареале. Материалы 5 Всес. совещ. - Тбилиси (Вильнюс), 1988. С.64-65.
- Савельев А.П.**, Ефимов Н.Н. Особенности накопления микроэлементов в тканях зубов бобра // Состояние, перспективы хозяйств. использования и разведения бобра в СССР. Тез. докл. 7-й Всес.... конф. по бобру. - Воронеж, 1989. С.112-113.
- Савельев А.П.**, Ставровский Д.Д. Морфологические изменения у акклиматизированных в Приамурье бобров березинского происхождения // Динамика зооценозов, проблемы охраны и рационального использования животного мира Белоруссии. - Минск, 1989. С.219-220.
- Saveljev A.P.** Dental abnormalities in Canadian beaver from USSR // Abstracts 5th Intern. Theriol. Congress, Rome, Italy, 1989. Vol. 1. P.312-313.
- Савельев А.П.** Об одной морфо-функциональной особенности канадского бобра в связи с его эволюцией // 5 Съезд Всес. териол. об-ва АН СССР. - М., 1990, Т.1. С.218.
- Савельев А.П.** Экологическое значение интродукции бобров в Приамурье для аборигенной фауны // Экологические проблемы охраны живой природы. Тез. Всес. конф. - М., 1990. Ч. 2. С.216-217.
- Saveljev A.P.** Die Form der Biberkelle als Kriterium der Anpassung an das WassermEDIUM und Evolutionsfortschrittes bei rezenten Bibern der Gattung *Castor* // Semiaquatische Säugetiere. Wiss. Beitr. Martin-Luther Univ. Halle-Wittenberg, 1992. S.190-198.
- Safonov V.G., **Saveljev A.P.** Okologische Besonderheiten der ostlichsten Population des Bibers *Castor fiber* L. in Eurasien // Semiaquatische Säugetiere. Wissenschaftliche Beiträge Martin-Luther Universität. Halle-Wittenberg, 1992. S 157-167.
- Савельев А.** Бобр в Швеции // Охота и охот. хоз-во, 1993, № 11-12. С.38-39.
- Saveljev A.P.** Übersicht zu Methoden und Ergebnissen der Forschungen am Biber - Auswertung der Dissertationen über den Biber in der ehemaligen UdSSR (1938-1993) // Methoden feldökologischer Säugetierforschung. Band 1. Halle/Saale, 1995. S. 225-236.
- Saveljev A.P.** Künstliche Aussiedlung von Tieren - ein Atavismus oder eine Notwendigkeit in der Mensch-Natur-Beziehung // Beiträge zur Jagd- und Wildforschung (Berlin), 1996. Bd. 21. S.255-259.
- Милюшников А.Н., **Савельев А.П.** Европейский бобр (*Castor fiber* L., 1758): генная изменчивость вида после его восстановления // Редкие виды млекопитающих России и сопредельных территорий. - М., 1997. С.60.
- Савельев А.П.**, Унжаков В.В. Тувинские бобры: современный статус,

- проблемы сохранения и изучения аборигенной колонии // Редкие виды млекопитающих России и сопредельных территорий. - М., 1997. С.83.
- Савельев А.П.** Ружейная добыча бобров: попытка комплексной оценки проблемы // Вопросы прикладной экологии (природопользования), охотоведения и звероводства. – Киров: ВНИИОЗ РАСХН, 1997. С.183-185.
- Saveljev A.P.** Unsolved questions of systematics of the Old World recent beavers // Proceedings 1<sup>st</sup> European Beaver Symp. - Bratislava, Slovakia, 1997. P.164.
- Милюшников А.Н., **Савельев А.П.** Современное значение генетических исследований В. К. Хлебовича // Проблемы сохранения и оценки состояния прир. комплексов и объектов. - Воронеж: ВГБЗ, 1997. С.156.
- Милюшников А.Н., **Савельев А.П.**, Лихнова О.П. Аллозимная изменчивость европейского бобра *Castor fiber* L., 1758 из бассейнов рек Березина и Чепца // Генетика, 1997. Том 33. №. 5. С.667-672.
- Saveljev A.P.**, Safonov V.G. The beavers of East-Europe regions: recent trends of resource changes and management problems // Abstracts Euro-American Mammal Congress, Santiago de Compostela, Spain, 19-24 July 1998. SY-15, 244, P.154.
- Савельев А.** Тувинский бобр // Охота и охот. хоз-во, 1998. № 8. С. 24-25.
- Saveljev A.P.**, Safonov V.G. The Beaver in Russia and adjoining countries: recent trends in resource changes and management problems // In: Busher P.E. & R. M. Dzicciolowski (*Edits.*) Beavers Protection, Management, and Utilization in Europe and North America. - New York: Kluwer Acad./Plenum Publ., 1999. P. 17-24.
- Милюшников А.Н., **Савельев А.П.** Микрогеографическая аллозимная изменчивость в интродуцированных популяциях европейского бобра (*Castor fiber* L.) // VI Съезд Териол. об-ва. - М., 1999. С.159.
- Савельев А.П.**, Штуббе М., Унжаков В.В., Штуббе А. К характеристике популяции верхнеенисейских бобров // VI Съезд Териол. об-ва. - М., 1999. С.222.
- Saveljev A.** Phenogeography of albinism and spottiness of beavers of Holarctic // First Euro-American Beaver Congress, Tatarstan, Russia, 1999. P.22-23.
- Saveljev A.P.** The phenomenon of «White spotting» in beavers (*Castor* sp.) // Z. f. Säugetierkunde (Jena), 1999. Band 64 (SH). P.28.
- Saveljev A.P.**, Stubbe M., Stubbe A., Unzakov V.V. Zur Historie der Erforschung des Tuvinischen Bibers *Castor fiber tuvinicus* Lavrov, 1969 // Beiträge zur Jagd- und Wildforschung (Berlin), 2000, Band 25. S. 247-263.
- Савельев А.П.** Нерешённые вопросы систематики и перспективы описания новых таксонов у рецентных бобров (*Castor* sp.) Евразии // Систематика и филогения грызунов и зайцеобразных. Сб. статей (Ред. А. К. Агаджанян и В. Н. Орлов). - М., 2000. С. 144-149.
- Saveljev A.P.** Are there any non-described autochthonous European beavers in Asia? // 2<sup>nd</sup> European Beavers Symp. - Białowieza, Poland, 2000. P. 37-38.
- Савельев А.П.** Транслокации животных: итоги, проблемы, прогноз //

- Экология и рациональное природопользование на рубеже веков. Итоги и перспективы. Межд конф. Том 1. – Томск: ТГУ, 2000. С. 173-174.
- Милишников А.Н., Савельев А.П. Генетическое различие и сходство интродуцированных популяций европейского бобра (*Castor fiber* L., 1758) Кировской и Новосибирской областей России // Генетика, 2001. Том 37. № 1. С. 124-127.
- Савельев А.П. Белая пятнистость у бобров. Феноменология, причины возникновения и биологическое значение // Сельскохозяйственная биология, 2001. № 4. С. 113-116.
- Saveljev A.P. Rettung des Bibers (*Castor fiber*) in Russland: offensichtlicher jagdwirtschaftlicher Erfolg mit zoologischen Problemen nach 70 Jahren // Beiträge zur Jagd- und Wildforschung (Berlin), 2001. Band 26. S. 309-315.
- Сафонов В.Г., Савельев А.П. Бобры стран Содружества: ресурсы, транслокации, промысел // Труды Первого Евро-Амер. Конгресса по бобру.-Казань, 2001. С.27-38.
- Saveljev A. P. Hermann Pohles Biber aus Westsibirien // Mammalian Biology (Jena), 2002. Bd.67 (SH). S.33.
- Милишников А.Н., Савельев А.П. Иерархия бобровых сообществ бассейна Вятки по данным аллозимного анализа // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. – Киров: ВНИИОЗ РАСХН, 2002. С. 306-308.
- Савельев А.П., Графодатский А.С., Беклемишева В.Р., Милишников А.Н. Первые результаты генетических и биохимических исследований тувинского бобра // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. Материалы Межд. конф. – Киров: ВНИИОЗ РАСХН, 2002. С. 352-353.
- Шурыгин В.В., Савельев А.П. Тувинский бобр // Красная книга Республики Тыва. Животные. - Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. С. 128.
- Савельев А.П., Штуббе М., Штуббе А., Унжаков В.В., Кононов С.В. Естественные перемещения меченых бобров в Туве // Экология, 2002. № 6. С. 460-465.
- Saveljev A., Milishnikov A. Biological and genetic peculiarities of cross-composed and aboriginal beaver populations in Russia // Acta Zoologica Lituonica (Vilnius), 2002. Vol. 12, №. 4. P. 397-402
- Савельев А.П. Акклиматизанты в региональных Красных книгах России // Териофауна России и сопр. территорий. Материалы Межд. совещ. - М., 2003. С. 305.





2003-A

8778

Fig. 0778