

ВЛИЯНИЕ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ БОБРОВ НА ФЛОРУ ЗАПОВЕДНИКА “КАЛУЖСКИЕ ЗАСЕКИ”

© 2022 г. М. П. Ягодовская^{1,*}, Н. М. Решетникова^{1,**}

¹ Главный ботанический сад имени Н.В. Цицина РАН
ул. Ботаническая, 4, Москва, 127276, Россия

*e-mail: korczak-jagodowski@list.ru

**e-mail: n.m.reshet@yandex.ru

Поступила в редакцию 02.02.2021 г.

После доработки 04.06.2021 г.

Принята к публикации 26.10.2021 г.

В середине 90-х годов XX века отмечался резкий рост численности бобров, животные быстро распространялись по всей Средней России и, в частности, по территории заповедника “Калужские засеки”. В результате деятельности бобров образуются специфические местообитания, которые могут заселяться новыми видами растений. Виды, впервые отмеченные в заповеднике в местах жизнедеятельности бобров, разделены на три группы по степени влияния животных на их местообитания. Для каждой группы указано число новых, а также увеличивающих свою численность в регионе чужеродных и аборигенных видов. Даны краткие описания необычных морфологических форм четырех видов, произрастающих вблизи поселений бобров.

Ключевые слова: *Castor fiber*, флора, сосудистые растения, влияние животных, расселение растений, заповедник “Калужские засеки”

DOI: 10.31857/S0006813622010100

Одним из факторов, изменяющих состав флоры, является деятельность животных, например, хорошо известно влияние копытных на формирование степных сообществ (Filipova, 2017). На растительность пойм малых рек оказывает влияние деятельность бобра речного (*Castor fiber* L.). Бобры селятся по берегам лесных рек и существенно трансформируют местообитания. Возможно, пойменные луговые сообщества в отсутствии деятельности человека были сформированы именно бобрами (личное сообщение А.А. Боброва). Кормовая база бобров исследована достаточно подробно (Дуаков, 1975; Mlekori-taushchiye ..., 1999; Bobry ..., 2018). Деятельность бобров речного и канадского (*Castor canadensis* Kuhl) приводит к появлению уникальных местообитаний (Stringer, Gaywood, 2016) и как следствие – увеличению разнообразия травянистых растений (Wright et al., 2002; Sommer et al., 2019). Подобные локальные изменения в заповеднике “Калужские засеки” стали предметом данного исследования. Цель работы – изучение влияния бобров на флору заповедника, для этого были проанализированы конкретные изменения состава флоры в местах активной жизнедеятельности бобров.

Государственный природный заповедник “Калужские засеки” создан для сохранения и изучения многовидовых старовозрастных участков широколиственных лесов в 1992 г. (Zapovednik ..., 2020). Его территория расположена в северо-западной части Среднерусской возвышенности на водоразделе рек Ока и Вытебеть (приток р. Жиздры). Заповедник находится на юго-востоке Калужской обл., в Ульяновском р-не и состоит из двух участков – северного и южного, находящихся на расстоянии 12 км друг от друга (рис. 1). Общая площадь заповедника составляет более 18.5 тысячи га. На территории протекает около 20 небольших рек и ручьев (на северном участке – реки Красная и Песочная, на южном – Чечера, Машок, Дубровня, ручей Титов Верх), имеются пруды в урочище Кумово, болота небольших размеров (Zapovednik ..., 2020).

Первые сведения о флоре заповедника “Калужские засеки” приведены А.Ф. Флеровым (Флоров, 1912). В 1981 г. здесь собирал гербарный материал А.К. Скворцов (МНА), в 1996 и 1999 гг. – А.А. Шмытов (МВ), в 1987–1997 гг. подробно растительность изучала О.В. Смирнова с учениками, они выявили уникальность старовозрастных участков сложных дубрав, что стало основанием для организации заповедника. На основе

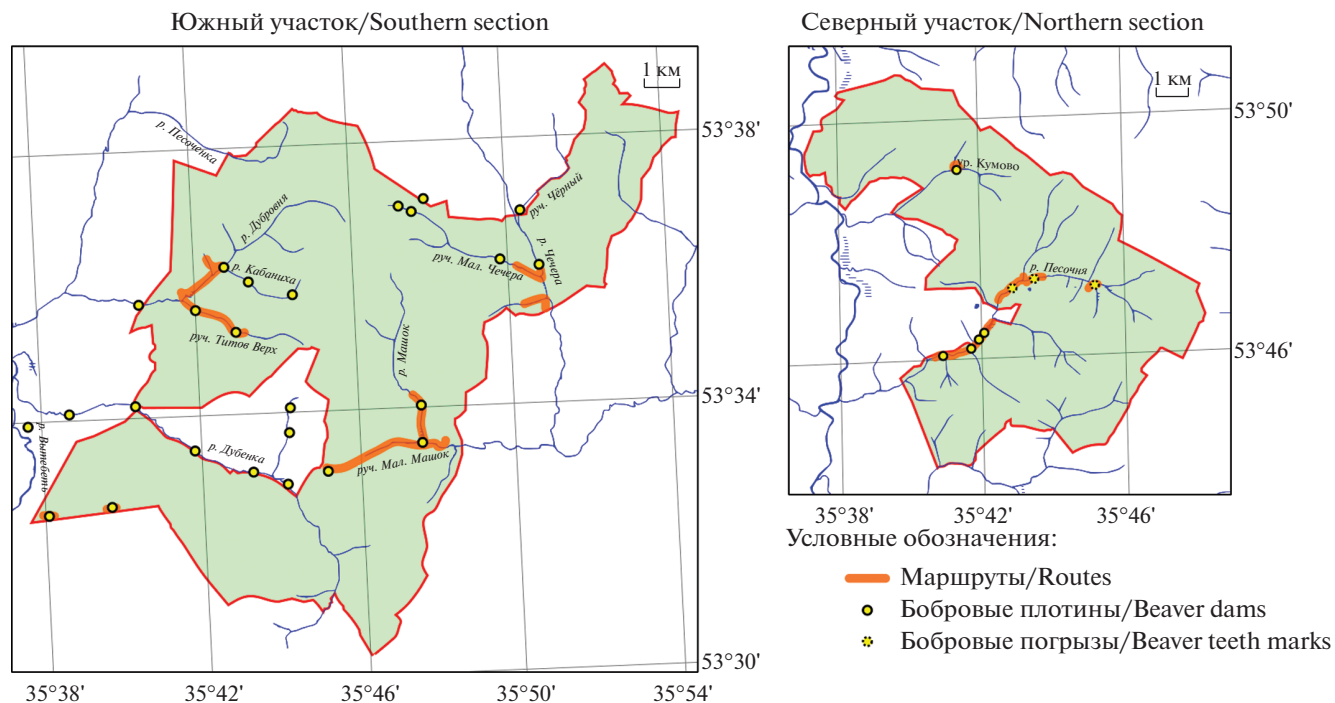


Рис. 1. Карта маршрутов и бобровых поселений в заповеднике. Данные по южному участку были предоставлены зоологом — Е.М. Литвиновой. Отметки на северном участке выставлены согласно нашим наблюдениям.

Fig. 1. Map of routes and beaver settlements in the reserve. Data on the southern section was provided by the zoologist E.M. Litvinova. The marks in the northern section are put according to our observations.

работ, проведенных ими, был выпущен аннотированный список сосудистых растений “Калужских засек” (Shovkun, Yanitskaya, 1999). Исследования флоры заповедника продолжают (Reshetnikova, Krylov, 2013; Reshetnikova, Bobrovskiy, 2016), отмечено более 700 видов сосудистых растений.

В 1980-х и начале 1990-х гг. численность бобров на территории заповедника “Калужские засеки”, как и по всей Средней России, была достаточно низкой (Bobry ..., 2018, Korablev et al., 2018), а с середины 1990-х годов стала резко расти. В настоящее время бобры обосновались на многих лесных ручьях и речках. Для южного участка заповедника есть данные зоологов о численности бобров: в 2000 г. — 75 особей, в 2004 г. — 90 (Galchenkov, Loktionov, 2004), в 2018 г. — 120; в 2019 г. — численность снизилась, до 90 особей (личное сообщение Е.М. Литвиновой). По северному участку данных нет.

Бобр речной — животное, способное преобразовывать исходные биотопы. Бобры селятся по берегам лесных рек с обширной для них кормовой базой и формируют характерный бобровый ландшафт, образованный плотинами, каналами, прудами и заболоченными лугами. С появлением бобров на новой территории происходят заметные локальные изменения уровня воды в реке и

пойме (Dyakov, 1975). В результате деятельности бобров в заповеднике проточные реки и ручьи были местами перегорожены плотинами, появились заводи со стоячей водой и системы каналов (в том числе и на болотах), которых ранее на территории не было. Изменился и характер увлажнения близлежащих территорий, произошло подтопление лугов и участков леса.

Плотины бобрами возводятся в сравнительно нешироких и неглубоких проточных водоемах, обычно на ручьях и небольших речках. Образуются широкие полноводные пруды или системы прудов, если бобры сооружают несколько плотин (Dyakov, 1975). Уровень воды в одиночных прудах может повышаться на 0.5–1.0 м, а при создании системы прудов — на 2 м, образуются болотно-прудовые комплексы, размеры которых достигают десятков тысяч м². Образованные пруды постепенно зарастают, проходя несколько стадий развития. В Нечерноземье в первые 3–5 лет образуются сообщества, представленные рясково-тростниковыми и разнотравными черноольшаниками, в которых преобладают нитрофильные и водноболотные растения. В конце этого периода деревья (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) погибают, семья бобров переходит на другой участок реки, а плотины постепенно разрушаются. Пруд мелеет и переходит в травяно-болотную стадию развития,

которая может длиться более 5 лет, преобладают травяные сообщества с содоминированием видов водно-болотных, влажнолуговых и нитрофильных эколого-ценотических групп. Следующая — кустарниковая стадия, на которой к травянистому покрову прибавляются кустарники (*Salix cinerea* L., *S. pentandra* L.) и деревья (*Alnus glutinosa*, *Betula pubescens* Ehrh.). Через 20–30 лет после того как бобры оставили пруд, начинает формироваться черноольшаник крапивный (Aleynikov, 2010).

Бобры ходят за кормом и строительными материалами по одним и тем же тропам в течение нескольких лет, в результате эти тропы протаптываются, заливаются водой и постепенно превращаются в каналы. Иногда, чтобы сплавлять куски деревьев, бобры специально роют каналы, которые достигают нескольких сотен метров в длину, до метра в глубину и 50 см в ширину. Каналы могут пересекать плотины, образуя систему со ступенчатым подъемом воды (Дьяков, 1975).

Кормовые предпочтения бобров во многом зависят от набора растений в районе их жилищ в разные сезоны. Летом бобры питаются в основном травянистыми растениями, а зимой — корой и побегами деревьев и кустарников. Из древесных пород бобры в первую очередь выедают виды родов *Salix*, *Populus*, *Malus*, *Alnus* и *Betula*, из травянистых растений: *Equisetum fluviatile* L., *Nymphaea candida* J. Presl et C. Presl, *Nuphar lutea* (L.) Sm., *Urtica dioica* L., *Comarum palustre* L., *Iris pseudacorus* L., виды родов *Typha* и *Phragmites* (Дьяков, 1975; Млекоритайушчиye..., 1999); в результате местами бобры подрывают популяции перечисленных видов (Boby..., 2018).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Из опроса инспекторов и сотрудников заповедника были выяснены места дислокации бобров и запланированы маршруты, охватывающие наиболее интересные участки (рис. 1). При работе использовался маршрутно-флористический метод. На каждом маршруте, который был привязан к определенной территории (пойме речки, долине ручья, бобровому поселению), в заранее заготовленных бланках с названиями сосудистых растений отмечали все встреченные виды с указанием их местообитаний. Учитывались растения, произрастающие в местах видимой жизнедеятельности бобров (в воде, на отмелях, затопленных лугах и по берегам лесных рек), и в местах, бывших длительное время под влиянием бобров, а затем покинутых ими, например, на дне спущенных прудов. Для изучения влияния бобров на флору заповедника было пройдено 19 маршрутов в августе 2018–2019 гг. (из них 3 наиболее интересных — дважды в разные годы). Учтены данные предыдущих лет, начиная с 2014 г., полученные в

местообитаниях, где заметна средообразующая роль бобров¹.

Наиболее интересные и новые для заповедника виды и формы растений собраны в гербарий (140 листов) и переданы в Гербарий Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН (МНА).

Список найденных видов растений сравнивался с ранее опубликованном аннотированным списком сосудистых растений заповедника (Shovkun, Yanitskaya, 1999) и обобщающей сводкой по флоре Калужской обл. (Reshetnikova et al., 2010).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В местообитаниях, связанных с деятельностью бобров, нами выявлено 352 вида сосудистых растений, из них в Красную книгу Калужской области занесены 6 видов: *Acer campestre* L., *Euonymus europaeus* L., *Festuca altissima* All., *Glyceria nemoralis* (R. Uechtr.) P. Uechtr. et Koern., *Potamogeton gramineus* L., *Scrophularia umbrosa* Dumort. (Krasnaya..., 2015), среди них вне бобровых местообитаний не встречались или редки: *Potamogeton gramineus*, обитающий в воде и иногда встречающийся на пересохших участках, и *Scrophularia umbrosa*, растущий по берегам ручьев и канав, у родников и по ключевым болотам, а остальные 4 вида встречаются в заповеднике в других биотопах.

Со времени подробного изучения флоры заповедника (Shovkun, Yanitskaya, 1999) произошли значительные изменения. На участках, где заметны следы жизнедеятельности бобров, найдено 40 видов, отсутствующих в аннотированном списке видов заповедника (Shovkun, Yanitskaya, 1999), а 5 видов из этого списка нами не были отмечены в ходе проведенных исследований.

Новые виды на территории заповедника

Естественно, возникает вопрос о связи новых находок именно с деятельностью бобров, ведь некоторые из них могли быть пропущены при обследовании флоры заповедника предыдущими исследователями. Поэтому мы разделяем виды на три группы по степени возможного влияния деятельности бобров на их появление в заповеднике.

Группа 1. Виды, напрямую связанные с деятельностью бобров (с экотопами, созданными бобрами). К этой группе отнесены виды, которые росли только или преимущественно в местообитаниях, сформировавшихся в результате жизнедеятельности бобров: на плотинах, в бобровых прудах, на затопленных бобрами лугах и на дне спущенных прудов. До появления бобров на тер-

¹ Флористические исследования по многим маршрутам проводились и ранее хотя бы один раз, наиболее подробно в урочище Клягино (5 раз в разные сезоны), однако специального внимания местообитаниям, связанным с деятельностью бобров, не уделялось.

ритории заповедника аналогов таких местообитаний не было.

Группа 2. Виды, имеющие косвенную связь с жизнедеятельностью бобров. Виды этой группы росли в местообитаниях, которые существуют на территории и вне деятельности бобров: на отмелях, по берегам бобровых водоемов, на сырых пойменных лугах и на заболоченных участках леса. Они могли быть ранее пропущены при исследованиях, особенно это вероятно для видов, известных ранее в окрестностях заповедника — в Ульяновском р-не (это оговаривается в тексте).

Группа 3. Виды, чье появление в заповеднике связано не с деятельностью бобров. Впервые они встречены в заповеднике в антропогенных местообитаниях. Это виды, отмеченные в пруду на месте бывшей деревни в урочище Кумово и появившиеся там в ходе естественной сукцессии зарастания водоема (недавно там поселились бобры — но средообразующая роль их пока не очевидна), и те виды, которые сначала появились на обочинах дорог в заповеднике, а затем в 2018–2019 гг. обнаружены уже в “бобровых местообитаниях”.

Ниже перечислены новые виды по группам, для каждого вида указан год и место его первой регистрации, распространение в заповеднике и в регионе.

Виды, напрямую связанные с экотопами, созданными бобрами

Плотины, состоящие из стволов, ветвей, дерна и глины, являются масштабным сооружением для лесных рек. Они довольно быстро зарастают, когда бобры переходят на следующий участок и строят новую плотину. В “Калужских засеках” в северном участке было осмотрено несколько плотин по р. Песочня и на ручье Титов Верх, в южном — на ручье по южной границе заповедника. На плотинах отмечены:

Epilobium pseudorubescens A.K. Skvortsov — впервые указан для заповедника в 2014 г., в период 2014–2019 гг. отмечен на 23 маршрутах, рос на плотинах, на дне спущенных бобровых прудов, в поймах лесных рек и по обочинам дорог. Вид чужеродный, встречается по всей территории Калужской обл. (Reshetnikova et al., 2010).

Plantago intermedia DC (*P. major* var. *intermedia* (Gilib.) Ces.) — обнаружен в 2019 г. на бобровых плотинах и на дне спущенного пруда, ранее подтопленного бобрами, в урочище Клягино. Вид распространен, по-видимому, по всей Калужской обл. (Reshetnikova et al., 2010).

Выше по течению относительно плотин образуются **бобровые пруды со стоячей водой** и с более высоким уровнем воды, чем во всей реке. На территории заповедника бобровые пруды встречены в разных экотопах: в лесу на р. Песочня, ручье Титов Верх, на лугах на просеке под ЛЭП в южном

участке, на заболоченных участках в поймах рек Чечера и Машок, в урочище Мочули. В бобровых прудах отмечены:

Scirpus radicans Schkuhr — в 2015 г. на колее дороги у болота в урочище Мочули и в бобровом пруду урочища Клягино. Наблюдался там же в спущенном пруду после разрушения плотины в 2018 г. и 2019 г. Вид известен в Брянско-Жиздринском полесье в долине р. Вытебеть (Reshetnikova et al., 2010).

Elodea canadensis Michx. — в 2014 г. в противопожарном пруду южнее д. Ягодная. В 2018 г. и 2019 г. вид наблюдался в бобровых прудах на ручье Титов Верх, реках Песочня и Машок. Чужеродный вид, встречается очень часто по всей территории Калужской обл. (Reshetnikova et al., 2010).

Lemna turionifera Landolt — встречен в 2018 г. в бобровом пруду на ручье Титов Верх (Reshetnikova, Yagodovskaya, 2020), ранее в Калужской обл. не отмечался.

Spirodela polyrhiza (L.) Schleid. — в 2014 г. в р. Машок у урочища Полушкино и южнее д. Ягодная, в противопожарном пруду, в 2015 г. в пруду в урочище Кумово, в обводненных бочагах и канавах в урочище Мочули, в бобровом пруду в урочище Клягино. В 2018 г. и 2019 г. вид отмечен на 6 маршрутах: в пруду в урочище Кумово, в бобровых запрудах на ручье Титов Верх и р. Машок, в спущенном пруду в урочище Клягино. Вид распространен по всей Калужской обл., встречается часто (Reshetnikova et al., 2010).

Potamogeton lacunatus Hagstr. (возможно экологическая раса *P. bercholdii* Fieber) — в 2018 г. на заболоченном пойменном лугу, подтопленном бобрами, в старице р. Машок. Вид (раса?) редкий в регионе, впервые собран в 2010 г. (Reshetnikova, Krylov, 2013, Reshetnikova, Yagodovskaya, 2020).

Ceratophyllum demersum L. — в 2014 г., в бобровой запруде в р. Машок. Позднее вид не наблюдался. Нередок в Калужской обл. (Reshetnikova et al., 2010).

C. submersum L. — в 2015 г. в бобровой запруде в урочище Клягино, позднее не наблюдался. До 2010 г. в Ульяновском р-не не встречался (Reshetnikova et al., 2010), в регионе и Средней России прогрессирует — в последние десятилетия регистрируется чаще, встречается в новых местонахождениях (Reshetnikova, 2016; Shcherbakov, 2011).

Persicaria amphibia (L.) Delarbre. — в 2014 г. на пойменном лугу р. Чечера у границы с Орловской обл. (близ с. Середичи) и в затопленном бобрами пруду в урочище Клягино. В 2019 г. вид отмечен уже в пересохшем пруду урочища Клягино, а также в пруду урочища Кумово. Вид распространен по всей Калужской обл., встречается нередко (Reshetnikova et al., 2010), прогрессирует (Reshetnikova, 2016).

Образование прудов приводит к локальному подтоплению поймы, появляются **заболоченные луга с неустойчивым межсезонным режимом увлажнения** и большим количеством бобровых каналов. Неустойчивые местообитания способствуют выживанию гибридов, которые не выдерживают конкуренции с родительскими видами в стабильных условиях. Так произошло на р. Машок, где бобры возвели плотины и прорыли сложные системы каналов, и в урочище Мочули, где было запружено сфагновое болото. На заболоченных в результате деятельности бобров лугах отмечены:

Carex elata All. s. str. — обнаружен в 2015 г. на заболоченном бобрами пойменном лугу у р. Машок. В 2018 г. вид отмечен там же и в 2019 г. единично в черноольшанике у р. Песочня. Вид, новый для Средней России (Reshetnikova, 2018, Reshetnikova, Yagodovskaya, 2020).

Calamagrostis × *rigens* Lindgr. (*C. canescens* (Web.) Roth × *C. epigeios* (L.) Roth) — отмечен в 2016 г. на заболоченном лугу у р. Песочня, где образовывал большие заросли на протяжении приблизительно 200 метров (Reshetnikova, 2018). В 2019 г. там же встречался в значительно меньшем обилии — что связано, по-видимому, с пересыханием бобровых каналов. В Калужской обл. был известен только из одного местонахождения (Reshetnikova, 2015).

Epilobium hirsutum L. — обнаружен в 2014 г., в 2014–2019 гг. отмечен на 11 маршрутах: на пойменных лугах у р. Машок, у р. Чечера, на спущенном бобровом пруду в урочище Клягино, на обочине бетонной дороги и у выходов грунтовых вод на склонах. Вид распространен по всей территории Калужской обл. (Reshetnikova et al., 2010), прогрессирует в Средней России (Reshetnikova, 2016).

Scrophularia umbrosa — в 2015 г. отмечен по берегам бобровых протоков и заболоченным лугам в пойме р. Машок, а в 2016 г. у р. Песочня в черноольшанике. В области вид не был известен в Брянско-Жиздринском полесье (Reshetnikova et al., 2010). В “бобровых” местообитаниях *S. umbrosa* наблюдался обильно, в то время как в регионе, где вид растет по выходам ключей, как правило, немногочислен (Krasnaya ..., 2015).

Спущенные пруды образуются на месте бобровых прудов, при разрушении плотин, когда семья бобров покидает свой участок. В заповеднике спущенный пруд образовался в урочище Клягино в южном участке заповедника, долгое время бобры поддерживали его плотиной на р. Дубровня. Спущенные пруды имеются и на протяжении ручья Титов Верх. В спущенных бобровых прудах отмечены:

Eleocharis acicularis (L.) Roem. et Schult. — обнаружен в 2018 г., на месте пересохшего пруда в урочище Клягино. Вид нередок в Калужской обл. (Reshetnikova et al., 2010).

Eleocharis austriaca Hayek — обнаружен в 2014 г. в спущенном бобровом пруду на ручье Титов Верх. В 2018 г. вид отмечен и на других спущенных прудах на ручье Титов Верх, и на подтопленном бобрами лугу р. Песочня. В области известен только на территории заповедника (Reshetnikova, 2015; Reshetnikova, Yagodovskaya, 2020).

Scirpus radicans — встречается в бобровых прудах (см. выше).

Potamogeton gramineus — вид, вероятно, был указан в конспекте флоры заповедника (Shovkun, Yanitskaya, 1999) ошибочно, так как был приведен для быстрых мелководных лесных речек, в то время как в Калужской обл. он обитает не в проточных, а в стоячих водоемах. По-видимому, эти указания следует относить к нередкому в заповеднике *P. alpinus* Balb., который отсутствует в списке. В 2018 г. *P. gramineus* отмечен на одном маршруте в пересыхающей луже на дне спущенного пруда в урочище Клягино. До 2010 г. достоверно известно всего 5 находок в Калужской обл. (Reshetnikova et al., 2010; Krasnaya, 2015).

Chenopodium rubrum L. — собран в 2018 г. в урочище Клягино, до 2010 г. в Ульяновском р-не не встречался (Reshetnikova et al., 2010), прогрессирует в регионе (Reshetnikova, 2016).

Epilobium pseudorubescens — отмечен также на плотинах (см. выше).

Epilobium smyrneum Boiss. et Bal. — собран в 2019 г. в урочище Клягино. До 2010 г. рос местами в долине р. Вытебеть (Reshetnikova et al., 2010).

Plantago intermedia, *Persicaria amphibia* — отмечены также на плотинах (см. выше).

Виды, имеющие косвенную связь с жизнедеятельностью бобров

Берега водоемов могут затопляться в результате активной деятельности бобров. Для этой группы учитывались виды, встреченные у р. Песочня на северном участке, р. Дубровня, бобрового пруда под ЛЭП, ручья Титов Верх и ручья, протекающего по границе заповедника на южном участке. По берегам бобровых водоемов отмечены:

Carex acutiformis Ehrh. — обнаружен в 2015 г. в черноольшанике у р. Песочня к северо-востоку от Новой Деревни. В 2019 г. отмечен там же. Вид довольно редок в Брянско-Жиздринском полесье, но был известен в Ульяновском р-не (Reshetnikova et al., 2010).

C. diandra Schrank — отмечен в 2015 г. в урочище Мочули, там же в 2018 г. и 2019 г.; в 2019 г. собран на заболоченном пойменном лугу р. Машок, на топком берегу бобрового канала, в воде. Вид известен в Ульяновском р-не (Reshetnikova et al., 2010).

Barbarea stricta Andr. ex Besser — отмечен в 2015 г. в затопленном бобрами черноольшанике на берегу р. Песочня к юго-западу от Новой Де-

ревни. В 2018 г. вид встречен выше по течению (к северо-востоку от Новой Деревни). Редкий в регионе вид, не был известен ранее в Ульяновском р-не (Reshetnikova et al., 2010).

Cucubalus baccifer L. (*Silene baccifera* (L.) Roth) — найден в 2015 г. на северном участке в урочище Мушкань в долине р. Вытебеть, в 2019 г. вид отмечен на берегу пруда в урочище Кумово. До 2010 г. для Ульяновского р-на не приводился (Reshetnikova et al., 2010), прогрессирует в регионе и в Средней России (Reshetnikova, 2016).

Epilobium hirsutum — отмечен на заболоченных лугах (см. выше).

Отмели всегда есть в руслах небольших рек, однако ниже по течению относительно плотин пересохших участков реки становится больше из-за понижения уровня воды в реке. Нестабильность местообитаний (как и на заболоченных лугах) способствует появлению гибридов. В заповеднике песчаные отмели были на р. Песочня, р. Дубровня, притоках р. Чечера, ручье Титов Верх и др. В этом местообитании встречены:

Barbarea stricta, *Epilobium hirsutum*, *Epilobium pseudorubescens* — найдены и в других местообитаниях (см. выше).

Epilobium roseum × *E. pseudorubescens* — собран в 2019 г. около 5 км к юго-востоку от с. Кирейково на отмели ручья вблизи его устья у р. Чечера (Reshetnikova, Yagodovskaya, 2020). Растения имеют промежуточные морфологические признаки двух родительских видов, произрастающих рядом. Подобные гибриды были отмечены Н.Н. Цвелевым в Ленинградской обл. (Tzvelev, 2007).

При строительстве бобрами большого числа плотин, затоплению подвергаются пойменные луга и участки леса, которые без вмешательства бобров могли подвергаться затоплению только при разовых сезонных выходах воды из русел рек. Подобное обводнение поймы наблюдалось в долине р. Песочня, где выше по течению относительно плотины на лугу стояла вода, и у левых притоков р. Чечера, где заболотился участок леса. На **сырых лугах** отмечены:

Epilobium parviflorum Schreb. — обнаружен в 2014 г. на поляне на прикормочной площадке с выходами грунтовых вод, в 2018 г. вид отмечен на берегу ручья Титов Верх и в пойме р. Машок. В области вид растет по ключевым болотам в долинах рек (Reshetnikova et al., 2010).

Salix alba L. × *S. fragilis* — отмечен в 2015 г. на трех маршрутах, в пруду, на зарастающем лугу на месте пашни и на бобровом лугу у бобровых запруд.

В заболоченных **пойменных лесах** обнаружены:

Dryopteris expansa (C. Presl) Fraser-Jenkins et Jermy — в 2014 г., в 2014–2019 гг. встречен в елово-широколиственных лесах и черноольшаниках, в

поймах лесных ручьев, по берегам левого притока р. Чечера, в заболоченном лесу выше по течению р. Дубровня от урочища Клягино — на 12 маршрутах. Вид редкий в Ульяновском р-не (Reshetnikova et al., 2010).

Carex acutiformis — отмечена также по берегам водоемов (см. выше).

Dipsacus pilosus L. — в 2014 г. у р. Чечера, затем в черноольшанике у тропы зубров между р. Машок и урочищем Мочули, в широколиственном лесу в пойме р. Машок, рос группами около 10 экземпляров, в 2019 г. рос обильно на протяжении не менее 100 м в черноольшанике между р. Машок и урочищем Мочули. Ранее не был отмечен в Калужской обл.

Scrophularia umbrosa — отмечен также на заболоченных лугах (см. выше).

Viola × *ruprechtiana* Borbas (*V. epipsila* × *V. palustris*) — в 2015 г. на опушке сыроватого березняка у заболоченного луга, подтопленного бобрами в пойме р. Машок, на площади несколько десятков метров — несколько групп, его появление по-видимому связано с колебаниями водного режима. Гибрид, ранее в Калужской обл. не регистрировался, впервые отмечен в этом местонахождении (Reshetnikova, 2016). Известен с территории сопредельного участка национального парка “Орловское полесье” (Radygina et al., 2003).

Виды, появление которых не связано с деятельностью бобров (впервые они встречены в заповеднике в антропогенных местообитаниях). Один из них, возможно, исчез именно в связи с появлением бобров.

В пруду на месте бывшей деревни в урочище Кумово, где в 2018–2019 гг. наблюдалось бобровое поселение, были найдены:

Sagittaria sagittifolia L. — обнаружен в 2015 г., в 2018–2019 гг. встречен не был. Вид широко распространен по всей Калужской обл. (Reshetnikova et al., 2010).

Potamogeton trichoides Cham. et Schldtl. — отмечен в 2015 г., в 2018–2019 гг. встречен не был, для этого вида известна годовая динамика. В Калужской обл. встречается изредка, прогрессирует (Reshetnikova et al., 2010; Reshetnikova, 2016).

Nuphar lutea — отмечен в 2015 г., в 2018–2019 гг. встречен не был. Не исключено, что этот вид мог быть полностью съеден бобрами, как это произошло в Приокско-Тerrasном государственном биосферном природном заповеднике (Rechnoi..., 2012) Вид распространен по всей Калужской обл. (Reshetnikova et al., 2010).

Nymphaea candida — обнаружен в 2015 г. В 2019 г. отмечен повторно. Вид распространен по всей Калужской обл. (Reshetnikova et al., 2010).

Виды, первоначально обнаруженные на **обочинах дорог**. Большое число новых видов заносится вдоль бетонной дороги, проходящей на северном участке по территории заповедника:

Eleocharis ovata (Roth) Roem. et Schult. — в 2015 г., в колее у бетонной дороги близ р. Песочня, повторно в 2018 г. на затопленном бобрами лугу у р. Песочня около 2 км ниже по течению. Вид редкий в Калужской обл., ранее в Ульяновском р-не не был отмечен (Reshetnikova et al., 2010).

Juncus alpinoarticulatus Chaix — в 2015 г. отмечен на обочине бетонной дороги, повторно встречен на двух маршрутах в 2018 г. на подтопленных бобрами лугах у р. Песочня в районе Новой Деревни. Ранее в Ульяновском р-не не был отмечен (Reshetnikova et al., 2010).

Lolium perenne L. — в 2016 г. отмечен у бетонной дороги в окрестностях Новой Деревни и около 2 км к северу, в 2019 г. собран уже в естественном местообитании на отмели у бобровой плотины на р. Песочня — ниже моста на бетонной дороге. В Калужской обл. встречается рассеянно (Reshetnikova et al., 2010).

Bidens frondosa L. — на обочине бетонной дороги в 2016 г. В 2019 г. вид встречен на дне спущенного бобрового пруда в урочище Клягино и на бобровой плотине около 2 км к юго-востоку от д. Ягодная, под ЛЭП. Вид чужеродный, быстро прогрессирует в регионе (Reshetnikova, 2016), до 2010 г. в Ульяновском р-не не отмечен (Reshetnikova et al., 2010).

Lactuca serriola L. — в 2014–2016 гг. отмечен на 8 маршрутах — по обочинам дорог у д. Ягодная, на лугу в урочище Чичин луг, на спущенном бобровом пруду, под ЛЭП, по обозначающей границу заповедника колее. В 2019 г. вид обнаружен в спущенном пруду в урочище Клягино. *L. serriola* активно расселяется в регионе по долинам рек. Ранее в Ульяновском р-не не встречался, в Калужской обл. изредка (Reshetnikova et al., 2010); заметно прогрессирует в последние годы (Reshetnikova, 2016).

Solidago canadensis L. — в 2014 г. отмечен в урочище Чичин луг, в 2018 г. и 2019 г. на участках, где заметна деятельность бобров по берегам и поймам рек Песочня, Чечера, Дубровня. Также наблюдался на обочинах дорог — особенно многочислен у бетонной дороги. Быстро увеличил численность на территории. Вид чужеродный, известен в долине р. Вытебеть, прогрессирует в регионе (Reshetnikova et al., 2010).

Elsholtzia ciliata (Thunb.) Nyl. — в 2015 г. отмечен на обочине бетонной дороги близ р. Красная, повторно в 2019 г. в 2.5 км к юго-востоку от Новой Деревни, в ольшанике на берегу р. Песочня. Вид чужеродный, известен по всей территории Калужской обл. (Reshetnikova et al., 2010).

Fallopia dumetorum (L.) Holub (*Polygonum dumetorum* L.) — впервые отмечен в 2015 г., в 2015–2019 гг. встречен на 9 маршрутах, по обочинам бетонной дороги обильно, по опушкам леса в долине р. Вытебеть, по ограничивающей заповедник канаве на песках, и на опушках леса к югу от д. Ягодной, по берегам прудов и у р. Песочня. Вид был известен в долине р. Вытебеть (Reshetnikova et al., 2010), заметно прогрессирует в регионе (Reshetnikova, 2016).

Виды, как указывалось в конспекте флоры заповедника (Shovkun, Yanitskaya, 1999), “нуждающиеся в подтверждении”

Таких видов было шесть, резкому увеличению численности четырех из них могло способствовать создание бобрами благоприятных местообитаний для их произрастания:

Epilobium adenocaulon Hausskn. — ранее встречен один раз на брошенном огороде у Новой Деревни (Shovkun, Yanitskaya, 1999). В 2014–2016 гг. отмечен на 16 маршрутах: на лугах, в поймах рек и ручьев, на склонах, на болоте, по обочинам и около бетонной дороги, в 2018 г. и 2019 г. отмечен на 11 маршрутах.

Epilobium roseum Schreb. — указан в приречном высокотравье у р. Чечера (Shovkun, Yanitskaya, 1999). В 2014–2016 гг. вид отмечен на 3 маршрутах: в черноольшанике у р. Дубенка по дороге от д. Нагая в урочище Городок, к югу от д. Ягодная на обочине дороги в сосняке с вязами в большом числе, а также у р. Машок на лугу, затопленном бобрами — обильно. В 2018 и 2019 гг. отмечен на 7 маршрутах, на обсохших отмелях, по берегам лесных рек Песочня, Чечера, Дубровня, в пойме р. Машок и у границы заповедника к югу от д. Ягодная, также наблюдался по обочинам дорог. Ранее для этого вида в европейской части не были указаны в качестве биотопов обочины дорог и обсохшие отмели (Skvortsov, Reshetnikova, 2018). Вне заповедника в Калужской и Московской областях вид в последнее время наблюдается также и на огородах, где в XX веке не встречался.

Veronica anagallis-aquatica L. — отмечен один раз в ручье (Shovkun, Yanitskaya, 1999). В 2014–2016 гг. найден на 5 маршрутах: в колее дороги в пойме реки, в реках Дубенка и Дубровня, у ключа на прикормочной площадке зубров, в 2018 и 2019 гг. отмечен на 10 маршрутах по участкам, освоенных бобрами. В ручьях встречены широколистные формы.

Cardamine dentata Schult. — указан в сырых канавах в светлых лесах (Shovkun, Yanitskaya, 1999). Нами вид отмечен в 2015 г., в 2018 и 2019 гг. на 7 маршрутах.

Увеличение численности еще у 2 видов, вероятно, не связано с бобрами:

Carex appropinquata Schumach. — указан в черноольшанике и низинных болотах (Shovkun,

Yanitskaya, 1999), вид отмечен в 2015 г. на заболоченном лугу у р. Машок, позднее, в 2018 и 2019 гг. на двух маршрутах на заболоченном лугу в пойме р. Машок, среди многочисленных бобровых каналов.

C. elongata L. — указан на сырых лугах и в ольшаниках (Shovkun, Yanitskaya, 1999), отмечена в 2014 г. — в сырых черноольшаниках и ельниках по берегам лесных ручьев, в 2018 и 2019 гг. на 12 маршрутах.

Из упомянутых в списке заповедника (Shovkun, Yanitskaya, 1999) **нами не обнаружено 5 видов**, приуроченных к влажным местообитаниям. Среди них как “обычный” приведены:

Rorippa sylvestris (L.) Besser — встречается по сырым лугам, опушкам и придорожным канавам. Причины отсутствия вида в обследованных местообитаниях не выявлены, в Калужской обл. он обычен.

Chaerophyllum prescottii DC. — встречается в зарослях кустарников в поймах лесных ручьев, по опушкам. В Калужской обл. наблюдаются изменения численности по долинам рек (Решетникова, 2006).

Schoenoplectus lacustris (L.) Palla — встречался только в прудах в урочище Кумово. Его исчезновение, возможно, связано с естественной сукцессией этих водоемов.

Iris sibirica L. — был известен в единственной точке в заповеднике на сырых пойменных лугах р. Песочня. В настоящее время этот луг зарос кустарником и крапивой.

Juncus conglomeratus L. — встречается по сырым луговинам. В Калужской обл. вид редкий.

Редкость или исчезновение всех этих пяти видов связаны с естественными сукцессиями, но не с деятельностью бобров. Эти виды не являются их кормовой базой (за исключением камыша озерного) и указаны вне местообитаний, трансформированных бобрами.

Необычные формы растений

Были найдены необычные формы у *Bidens tripartita* L., *Epilobium roseum*, *Linaria vulgaris* Mill., *Veronica longifolia* L.

Для *B. tripartita* характерны зубчатые 3–5 раздельные или рассеченные листья, высота растения при этом (3) 15–75 (100) см (Vasilchenko, 1959). Однако мелкие экземпляры могут иметь цельные крупнозубчатые до надрезанных листья, подобные формы иногда выделяли в *B. minima* Huds. На бобровой плотине около 2.5 км к юго-востоку от д. Ягодная было обнаружено около 10 особей около 50–70 высотой, у которых отмечались только цельные зубчатые листья. В коллекциях MW и МНА из 400 образцов *B. tripartita* выявлено 14 мелких (до 20 см) и 7 средних (30–40 см) образцов с цельными или со слабо рас-

ченными листьями. Образцов с такими же признаками, как у особей на плотине, в перечисленных коллекциях не выявлено.

Для *E. roseum* характерен розовый венчик с лепестками 6–7 мм (Skvortsov, Reshetnikova, 2018). В заповеднике этот вид часто встречался с белым венчиком, с лепестками около 4 мм (табл. I). Из 220 изученных образцов *E. roseum* в коллекциях MW и МНА лишь 19 имели схожие признаки с найденными формами. Изменение морфологических признаков может быть связано со сменой местообитания вида или его гибридизацией с *E. pseudorubescens*, см. выше.

Практически голая форма *L. vulgaris* с единичными короткими железистыми волосками в соцветии была собрана в 2018 г. около 2 км к востоку от Новой Деревни на подтопленном бобрами лугу у р. Песочня и в 2019 г. в урочище Клягино на дне спущенного пруда. На типичных растениях *L. vulgaris* железистое опушение обычно лучше выражено, из 60 изученных образцов коллекции МНА лишь 14 имели слабое опушение в соцветии.

Широколистная форма *V. longifolia* была обнаружена примерно в 2 км к юго-западу от Новой деревни на берегу р. Песочня. Обычно у этого вида ширина листьев колеблется в пределах 1 см при длине 4–10 см, у найденной формы ширина листьев достигала 3–4 см при длине 5–10 см. По личному сообщению С.А. Полуэктова, такие же широколистные формы *V. longifolia* встречались по берегам бобровых водоемов в Московской обл.

ОБСУЖДЕНИЕ

Резкий рост численности бобров на территории заповедника привел к формированию ранее там отсутствовавших типов местообитаний, на которых появились новые для заповедника виды растений.

1. Тенденции изменения флоры в регионе

Количественное распределение новых видов по выделенным ранее группам по степени оказанного влияния бобров на их местообитания отобразено на рис. 2. Всего было выявлено 6 новых для Калужской обл. видов, 6 чужеродных и 8 аборигенных, увеличивающих свою численность в регионе.

Больше половины аборигенных и чужеродных видов, увеличивающих свою численность в Калужской обл, относится к первой группе видов, имеющих прямую связь с жизнедеятельностью бобров, — с экотопами, созданными бобрами. Эти местообитания оказались наиболее открытыми к внедрению туда новых видов. Впервые отмеченные в Калужской обл. виды сосудистых растений росли в местообитаниях, на которые бобры повлияли напрямую или косвенным образом, а в

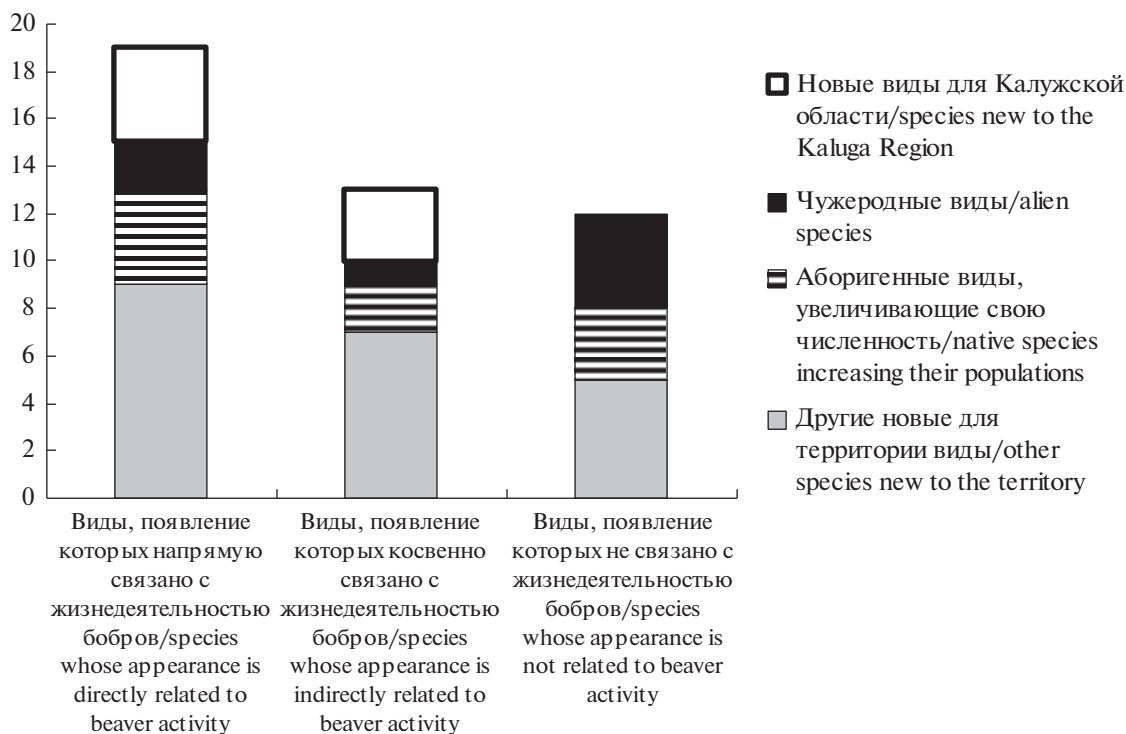


Рис. 2. Новые виды сосудистых растений для заповедника “Калужские засеки”, найденные в местах с видимыми следами жизнедеятельности бобров. На гистограмме по оси X представлены группы видов в зависимости от степени влияния бобров, по оси Y — число видов в группах (цветом обозначены новые для региона, чужеродные для региона и увеличивающие численность в регионе виды).

Fig. 2. Vascular plant species new for the Kaluzhskiy Zaseki Nature Reserve found in sites with visible traces of beaver activity. X-axis: groups of species, depending on the degree of influence of beavers; Y-axis: the number of species in groups (the colors indicate species new to the region, alien to the region and increasing their population in the region).

стабильных местообитаниях (связанных с жизнедеятельностью бобров не напрямую), таких видов отмечено не было (рис. 2).

Мы не можем утверждать, что есть виды, которые на территории региона не встречаются в местообитаниях, не связанных с деятельностью бобров. Однако очевидно, что именно новые для территории местообитания, сформированные бобрами, ускоряют расселение новых и прогрессирующих в регионе видов, способствуют появлению гибридов и необычных форм: отмечено 4 гибрида и по крайней мере 4 необычных формы, не известных в иных местообитаниях. В стабильных местообитаниях новые гибриды в заповеднике не регистрировались.

2. Анализ изменений флоры по группам местообитаний.

К первой группе (в местообитаниях, которые образованы непосредственно в результате жизнедеятельности бобров) отнесено 19 новых для заповедника видов. Больше всего новых видов отмечено на дне зарастающих спущенных прудов и в бобровых водоемах (рис. 3). Спущенный пруд представляет собой большое открытое пространство, недавно освободившееся от воды. В услови-

ях отсутствия конкуренции с видами предыдущего водного сообщества, его территория за 2–3 года зарастает как местными, так и новыми видами, особенно активно распространяющимися в этом регионе. Появившиеся в большом количестве на территории заповедника бобровые пруды позволили распространиться видам, обитающим преимущественно в стоячей воде, а не в проточных руслах лесных рек. До появления бобров в заповеднике пруды были только на месте деревень в урочищах Кумово и Клягино. Сравнительно много новых видов обнаружено на заболоченных в результате деятельности бобров лугах и на плотинах. Заболоченные луга представляют собой естественные сообщества с преобладанием многолетних трав, которые затрудняют внедрение туда новых видов, особенно чужеродных. На плотинах отмечено мало новых видов ввиду ограниченной площади этого местообитания.

Во второй группе среди новых видов, местообитания которых косвенно связаны с жизнедеятельностью бобров, меньше видов, увеличивающих численность в области. В основном эти виды встречаются по берегам бобровых водоемов, в затопленных участках леса и на отмелях (рис. 4).

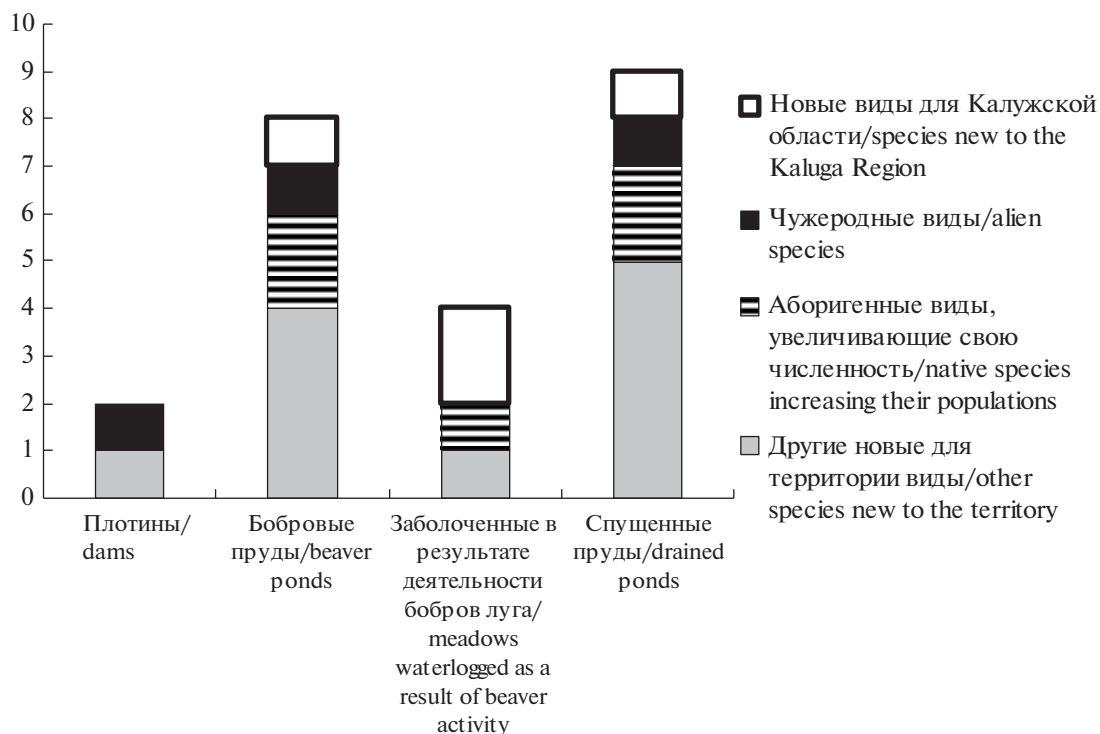


Рис. 3. Количество новых видов, местообитания которых напрямую связаны с бобрами. На гистограмме по оси X представлены местообитания, в которых отмечены новые для заповедника виды, по оси Y – число видов выявленных в этих местообитаниях (цветом обозначены новые для региона, чужеродные для региона и увеличивающие численность в регионе виды).

Fig. 3. Number of new species whose habitats are directly related to beavers. X-axis: the habitats where the new species are recorded, Y-axis: the number of species identified in these habitats (the colors indicate species new to the region, alien to the region and increasing the population in the region).

Отмели являются нестабильными местообитаниями, которые затопляются даже при незначительном подъеме воды в реке, но там легко прорастают семена. Отмели и берега бобровых водоемов являются более открытыми для внедрения новых видов, чем сырые луга, на которых имеется высокая конкуренция с местными видами. В заболоченных пойменных лесах выявлено много новых для заповедника видов, что возможно связано с переходной стадией этого местообитания и разнообразием микроусловий в зависимости от близости к воде.

В третьей группе растений (среди новых видов, появление которых в заповеднике связано не только с деятельностью бобров, а в первую очередь с деятельностью человека), аборигенных видов, увеличивающих свою численность в области, было выявлено мало (всего три), а все чужеродные виды (их четыре), расселились с обочин дорог. Обочины дорог – очень нестабильные местообитания, на которые постоянно заносятся новые диаспоры, часть из них хорошо приживается и, распространяясь, внедряется в другие экотопы. Бобры могут способствовать их расселению, трансформируя исходные местообитания и со-

здавая свободные участки для внедрения новых видов.

Мы провели сопоставление влияния деятельности бобров и антропогенного фактора на флору заповедника. По нашим подсчетам на основе анализа всех описаний флоры территории, исследованной в 2014–2019 гг., в результате непосредственного антропогенного влияния появилось 45 новых видов сосудистых растений. В основном это виды, отмеченные на насыпи бетонной дороги на северном участке и в окрестностях огородов на окраине д. Ягодная на южном участке. В местообитаниях, непосредственно сформированных бобрами, найдено всего 19 новых видов. Еще 6 видов были сначала зарегистрированы на обочинах дорог, а затем выявлены в бобровых местообитаниях. Таким образом, антропогенный фактор оказывает значительно большее первоначальное влияние на флору в качестве источника новых диаспор, что отмечается даже на заповедной территории. Животные способствуют расселению новых видов в естественные ненарушенные сообщества.

В настоящий момент численность бобров в заповеднике “Калужские засеки” стабилизирова-

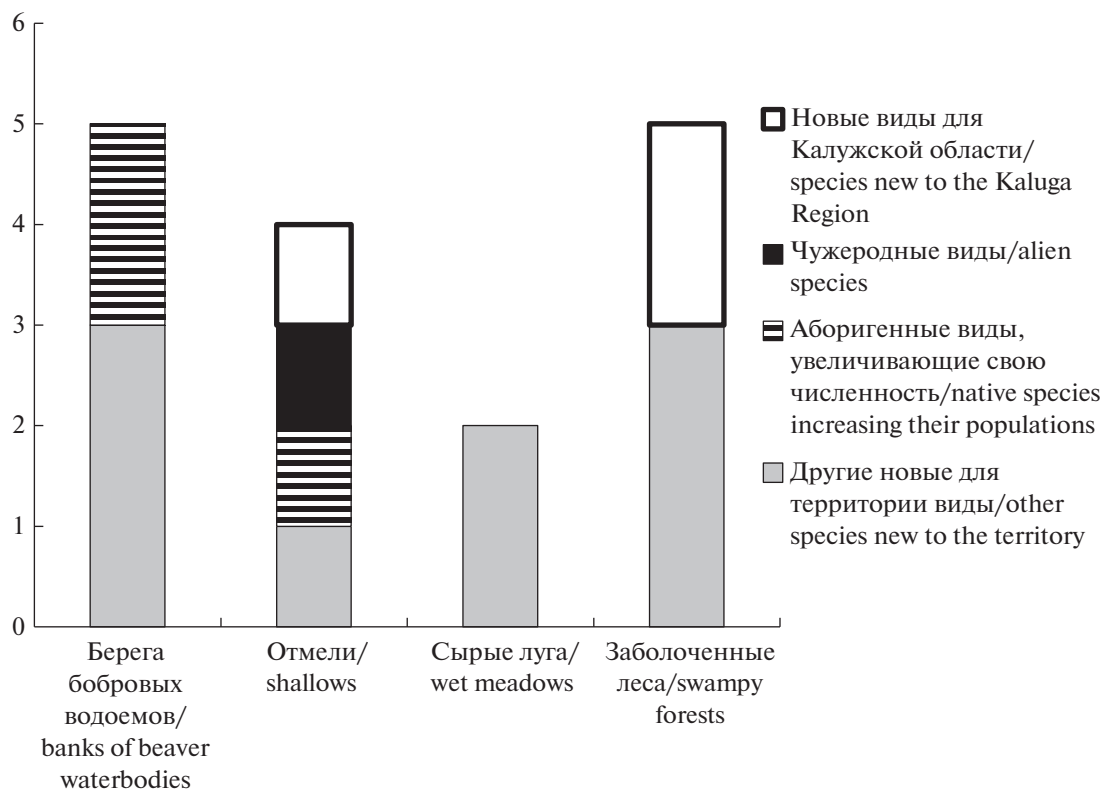


Рис. 4. Количество новых видов, местообитания которых косвенно связаны с бобрами. На гистограмме по оси X представлены местообитания, в которых отмечены новые для заповедника виды, по оси Y — число видов выявленных в этих местообитаниях (цветом обозначены новые для региона, чужеродные для региона и увеличивающие численность в регионе виды).

Fig. 4. Number of new species whose habitats are indirectly related to beavers. X-axis: the habitats where the new species are recorded, Y-axis: the number of species identified in these habitats (the colors indicate species new to the region, alien to the region and increasing the population in the region).

лась, по данным зоолога Е.М. Литвиновой, на бобров стали охотиться волки. Поэтому, вероятно, дальнейшие изменения во флоре заповедника будут проходить уже не так быстро, за счет пионерных видов через отмели или через спущенные бобровые пруды, как наиболее открытые и нестабильные местообитания.

ВЫВОДЫ

1. Деятельность бобров повысила биоразнообразие заповедника, в местах с видимой жизнедеятельностью бобров выявлено 39 видов и гибридов растений, которые отсутствовали в аннотированном списке видов сосудистых растений заповедника (Shovkun, Yanitskaya, 1999), из них 19 обнаружены в местообитаниях, непосредственно сформированных бобрами.

2. Созданные бобрами местообитания способствуют быстрому распространению по всей территории заповедника аборигенных и чужеродных видов, увеличивающих свою численность в Калужской обл. В трансформированных бобрами

местообитаниях выявлено 6 чужеродных и 8 аборигенных, прогрессирующих в регионе новых для заповедника видов, а также 6 видов, новых для Калужской обл. Среди новых видов для заповедника 6 видов были сначала зарегистрированы на обочинах дорог, а затем выявлены в “бобровых” местообитаниях. В стабильных местообитаниях отмечен всего 1 прогрессирующий в регионе вид (*Epilobium parviflorum*).

3. Деятельность бобров способствует образованию особых местообитаний с неустойчивым водным режимом, в которых обнаружено 4 гибрида, и, по крайней мере, 4 необычные морфологические формы растений.

4. Наибольшее число новых в заповеднике видов найдено на открытых местообитаниях: в спущенных прудах, свободных от конкуренции с местными видами, в них отмечено 9 новых видов; в бобровых водоемах, формирующих заводи, отмечено 8 новых видов. Меньше всего новых видов было выявлено на небольших по площади плотинах — 2 вида; на обширных сырых и затопленных бобрами лугах — 1–3 вида, что обусловлено высо-

кой для новых видов конкуренцией с местными видами.

5. Антропогенное влияние на территории заповедника и в его окрестностях способствует массовому заносу диаспор новых видов растений, часть из которых могут распространиться в “Калужских засеках” благодаря активной деятельности бобров.

БЛАГОДАРНОСТИ

Искренне благодарим за организацию работ на территории заповедника его директора С.В. Федосеева и инспекторов. Благодарим Е.М. Литвинову за консультации по местам обитания бобров и флористические находки, а также А.М. Поташникова за помощь в работе. Благодарим за консультации и обсуждение результатов работы С.Р. Майорова и А.П. Серегина.

Финансирование работы: государственное задание ГБС РАН “Биологическое разнообразие природной и культурной флоры: фундаментальные и прикладные вопросы изучения и сохранения” № АААА-А18-118021490111-5. Благодарим Министерство науки и высшего образования РФ за поддержку ЦКП “Гербарий ГБС РАН”, грант 075-15-2021-678.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Aleynikov] Алейников А.А. 2010. Средообразующая деятельность бобра европейского (*Castor fiber*) на территории заповедника “Брянский лес” и его охранной зоны. — Вестник ТвГУ. Серия “Биология и экология”. 18: 66–68.
- [Bobry...] Бобры в заповедниках европейской части России. 2018. Великие Луки. 538 с.
- [D'yakov] Дьяков Ю.В. 1975. Бобры европейской части Советского Союза. Смоленск. 480 с.
- [Filipova] Филиппова А.В. 2017. Влияние режима особой охраны на изменение биоразнообразия ценозов заповедника “Оренбургский”. — Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 26(3): 58–63.
- [Galchenkov, Loktionov] Галченков Ю.Д., Локтионов Е.Ю. 2005. Результаты учетов бобра (*Castor fiber* L.) на южном участке заповедника “Калужские засеки” в 2004 г. — В сб.: Материалы XI Всероссийской науч. конф. и 5–7 апреля 2005 г. Калуга. С. 368–371.
- [Korablev et al.] Кораблев Н.П., Кораблев П.Н., Кораблев М.П. 2018. Микроэволюционные процессы в популяциях транслоцированных видов: евроазиатский бобр, енотовидная собака, американская норка. М. 402 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Калужской области. Т. 1. 2015. Калуга. 536 с.
- [Mlekorpitayushchiye...] Млекопитающие. Большой энциклопедический словарь. 1999. М. 416 с.
- [Radygina et al.] Радыгина В.И., Шербаков А.В., Полева С.В., Киселева Л.Л., Пригоряну О.М. 2003. Сосудистые растения национального парка “Орловское Полесье”: (Аннотированный список видов). — Флора и фауна национальных парков. 3: 91.
- [Rechnoi...] Речной бобр (*Castor fiber* L.) как ключевой вид экосистемы малой реки (на примере Приокско-террасного государственного биосферного природного заповедника). 2012. М. 150 с.
- [Reshetnikova] Решетникова Н.М. 2015. Дополнения к флоре Калужской области по материалам 2014 г. — Бюл. МОИП. Отд. биол. 120 (6): 69–74.
- [Reshetnikova] Решетникова Н.М. 2016. Динамика флоры средней полосы европейской части России за последние 100 лет на примере Калужской области. Дис. ... докт. биол. наук. М. 599 с.
- [Reshetnikova] Решетникова Н.М. 2018. Дополнения к флоре Калужской области по материалам 2015–2016 гг. — Бюл. МОИП. Отд. биол. 123 (3): 64–70.
- [Reshetnikova et al.] Решетникова Н.М., Майоров С.Р., Скворцов А.К. и др. 2010. Калужская флора: аннотированный список сосудистых растений Калужской области. М. 764 с.
- [Reshetnikova, Bobrovskiy] Решетникова Н.М., Бобровский М.В. 2016. Анализ изменения флоры сосудистых растений заповедника “Калужские засеки”. — Бот. журн. 101 (11): 1321–1344.
- [Reshetnikova, Krylov] Решетникова Н.М., Крылов А.В. 2013. Дополнения к флоре Калужской области по материалам 2010 г. — Бюл. МОИП. Отд. биол. 118 (3): 67–69.
- [Reshetnikova, Yagodovskaya] Решетникова Н.М., Ягодовская М.П. 2020. Дополнения к флоре Калужской области (по материалам из заповедника “Калужские засеки” в 2018–19 гг.). — Бюл. МОИП. Отд. биол. 125 (4): 25–27.
- [Shcherbakov] Шербаков А.В. 2011. Гидрофильная флора сосудистых растений как модельный объект для инвентаризации и анализа флоры (на примере Тульской и сопредельных областей). Дис. ... докт. биол. наук. М. 552 с.
- [Shovkun, Yanitskaya] Шовкун М.М., Яницкая Т.О. 1999. Сосудистые растения заповедника “Калужские засеки”: аннотированный список видов. — Флора и фауна заповедников. М. Вып. 77. 52 с.
- [Skvortsov, Reshetnikova] Скворцов А.К., Решетникова Н.М. 2018. Onagraceae Juss. — Кипрейные. — В кн.: Флора Нижнего Поволжья. Т. 2. Ч. 2. М. С. 386–402.
- Sommer R., Ziarnetzky V., Messlinger U., Zahner V. 2019. The influence of beaver on the biodiversity of semi-aquatic habitats — current situation and meta-analysis for Europe and North America. — Naturschutz und Landschaftsplanung. 51: 108–115.
- Stringer A., Gaywood M. 2016. The impacts of beavers *Castor* spp. on biodiversity and the ecological basis for their reintroduction to Scotland, UK. — Mammal Review. In Press. <https://doi.org/10.1111/mam.12068>
- [Tzevelv] Цвелев Н.Н. 2007. О роде *Epilobium* L. (Onagraceae) в Восточной Европе. — Новости сист. высш. раст. 39: 241–259.

[Vasil'chenko] Васильченко И.Т. 1959. Род Череда — *Bidens* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 25. С. 551–561.
Wright J., Jones C., Flecker A. 2002. An ecosystem engineer, the beaver, increases species richness at the land-

scape scale. — *Oecologia*. 132: 96–101.
<https://doi.org/10.1007/s00442-002-0929-1>

[Zapovednik ...] Заповедник “Калужские Засеки”. 2020.
<http://zaseki.ru>. (Дата изменения: 04.05.2020).

INFLUENCE OF BEAVER ACTIVITY ON THE FLORA OF THE KALUZHSKIYE ZASEKI NATURE RESERVE

M. P. Yagodovskaya^{a,#} and N. M. Reshetnikova^{a,##}

^a N.V. Tsytin Main Botanical Garden of RAS
Botanicheskaya Str., 4, Moscow, 127276, Russia

[#]e-mail: korczak-jagodowski@list.ru

^{##}e-mail: n.m.reshet@yandex.ru

A sharp increase in the population of beavers in the mid-1990s allowed these animals to spread quickly throughout central Russia and, in particular, on the territory of the Kaluzhskiye Zaseki Nature Reserve. As a result of the activity of beavers, specific habitats are formed, where new plant species can settle, which contributes to the growth of biodiversity of the studied area. The species, first recorded in the reserve in the places where beavers live, are divided into three groups according to the degree of influence of the animals on their habitats. For each group, the number of new alien and native species, as well as those increasing their populations in the region, is given. Brief descriptions of unusual morphological forms of four species growing near beaver settlements are provided. A comparison of the influence of beavers and humans on the flora of the reserve is given.

Keywords: Castor fiber Linnaeus, flora, vascular plants, animal influence, plant habitats, Kaluzhskiye Zaseki Nature Reserve

ACKNOWLEDGEMENTS

We sincerely thank the director of the reserve S.V. Fedoseev and its inspectors for organizing the work on the area. We thank E.M. Litvinova for her consultations on beaver habitats, as well as A.M. Potashnikov for his help in the work. We are grateful to S.R. Mayorov and A.P. Seregin for the advice and discussion of the work results.

Financial support of the work: the state assignment of the N.V. Tsytin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences “Biological diversity of natural and cultural flora: fundamental and applied issues of study and conservation” (AAAA18-118021490111-5). We thank Ministry of Science and Higher Education of Russia for support of CCU “Herbarium MBG RAS”, grant 075-15-2021-678.

REFERENCES

Aleynikov A.A. 2010. Castor fiber as an ecosystem engineer in “Bryanskiy les” reserve and its protective zone. — *Vestnik TvGU. Seriya “Biologiya i ekologiya”*. 18: 66–68. (In Russ.).
[Bobry...] Bobry v zapovednikakh yevropeyskoy chasti Rossii [Beavers in the reserves of the European part of Russia]. 2018. Velikiye Luki. 538 p. (In Russ.).
D'yakov Yu.V. 1975. Bobry yevropeyskoy chasti Sovetskogo Soyuzu. [Beavers of the European part of the Soviet Union.]. Smolensk. 480 p. (In Russ.).
European beaver (*Castor fiber* L.) as a key species of a small river ecosystem (Prioksko-terrasnyi nature biosphere reserve). 2012. Moscow. 150 p. (In Russ.).

Filippova A.V. 2017. The influence of the special protection regime for change of biodiversity of cenoses of the reserve “Orenburg”. — *Samarskaya Luka: problemy regional'noy i global'noy ekologii*. 26 (3): 58–63 (In Russ.).

Galchenkov Yu.D., Loktionov Ye.Yu. 2005. Rezul'taty uchetov bobra (*Castor fiber* L.) na yuzhnom uchastke zapovednika “Kaluzhskiye zaseki” v 2004 g. [Results of beaver (*Castor fiber* L.) surveys in the southern section of the Kaluga Zaseki nature reserve in 2004.]. — In: *Materialy XI Vserossiyskoy nauchnoy konferentsii 5–7 aprelya 2005 g.* Kaluga. P. 368–371 (In Russ.).

Korablev N.P., Korablev P.N., Korablev M.P. 2018. Mikroevolyutsionnyye protsessy v populyatsiyakh translo-tirovannykh vidov: yevroaziatskiy bobr, yenotovidnaya sobaka, amerikanskaya norka. [Microevolution processes in populations of translocated species: Eurasian beaver, raccoon dog, American mink.]. Moscow. 402 p. (In Russ.).

Krasnaya kniga Kaluzhskoy oblasti. T. 1. [Red book of the Kaluga region. Vol. 1.]. 2015. Kaluga. 536 p. (In Russ.).

Mlekopitayushchiye. Bol'shoy entsiklopedicheskiy slovar'. [Mammals. Large encyclopedic dictionary]. 1999. Moscow. 416 p. (In Russ.).

Radygina V.I., Shcherbakov A.V., Polevova S.V., Kiseleva L.L., Prigoryanu O.M. 2003. Sosudistyye rasteniya natsional'nogo parka “Orlovskoye Poles'ye”: (Annotirovanny spisok vidov) [Vascular plants of the Oryol Polesie national Park: (Annotated list of species)]. — *Flora i fauna natsional'nykh parkov*. 3: 91 (In Russ.).

- Reshetnikova N.M. 2015. Additions to the flora of Kaluga province based on records of 2014. — Byul. MOIP. Otd. biol. 120 (6):69–74 (In Russ.).
- Reshetnikova N.M. 2016. Dinamika flory sredney polosy yevropeyskoy chasti Rossii za posledniye 100 let na primere Kaluzhskoy oblasti. [Dynamics of the flora of the middle zone of the European part of Russia over the past 100 years on the example of the Kaluga region.]. Dis. ... dokt. biol. nauk. Moscow. 599 p. (In Russ.).
- Reshetnikova N.M. 2018. Additions to the flora of Kaluga province based on records of 2015–16. — Byul. MOIP. Otd. biol. 123 (3): 64–70 (In Russ.).
- Reshetnikova N.M., Mayorov S.R., Skvortsov A.K. et al. 2010. Kaluzhskaya flora: annotirovanny spisok sosudistykh rasteniy Kaluzhskoy oblasti. [Kaluga flora: an annotated list of vascular plants of the Kaluga region.]. Moscow. 764 p. (In Russ.).
- Reshetnikova N.M., Bobrovskiy M.V. 2016. Multiyear changes of the vascular flora in the Kaluzhskie zaseki reserve. — Bot. zhurn. 101 (11): 1321–1344 (In Russ.).
- Reshetnikova N.M., Krylov A.V. 2013. Additions to the flora of Kaluga province based on records of 2010. — Byul. MOIP. Otd. biol. 118 (3): 67–69 (In Russ.).
- Reshetnikova N.M., Yagodovskaya M.P. 2020. Dopolneniya k flore Kaluzhskoy oblasti (po materialam iz zapovednika “Kaluzhskiye zaseki” v 2018–19 gg.). [Additions to the flora of the Kaluga region (based on materials from the Kaluga Zaseki nature reserve in 2018–19)]. — Byul. MOIP. Otd. biol. 125 (4): 25–27 (In Russ.).
- Shcherbakov A.V. 2011. Gidrofil'naya flora sosudistykh rasteniy kak model'nyy ob'yekt dlya inventarizatsii i analiza flory (na primere Tul'skoy i sopredel'nykh oblastey). [Hydrophilic flora of vascular plants as a model object for inventory and analysis of flora (on the example of Tula and neighboring regions)]. Dis. ... dokt. biol. nauk. Moscow. 552 p. (In Russ.).
- Shovkun M.M., Yanitskaya T.O. 1999. Sosudistyye rasteniya zapovednika “Kaluzhskiye zaseki”: annotirovanny spisok vidov. [Vascular plants of the Kaluga Zaseki nature reserve: annotated list of species.]. — Flora i fauna zapovednikov. Vyp. 77. Moscow. 52 p. (In Russ.).
- Skvortsov A.K., Reshetnikova N.M. 2018. Onagraceae Juss. — Kipreynyye [Onagraceae Juss. — Onagraceae]. — In: Flora Nizhnego Povolzh'ya. T. 2. Ch. 2. Moscow. P. 386–402 (In Russ.).
- Sommer R., Ziarnetzky V., Messlinger U., Zahner V. 2019. The influence of beaver on the biodiversity of semi-aquatic habitats — current situation and meta-analysis for Europe and North America. — Naturschutz und Landschaftsplanung. 51: 108–115.
- Stringer A., Gaywood M. 2016. The impacts of beavers *Castor* spp. on biodiversity and the ecological basis for their reintroduction to Scotland, UK. — Mammal Review. In Press. <https://doi.org/10.1111/mam.12068>
- Tzsvlev N.N. 2007. O rode *Epilobium* L. (Onagraceae) v Vostochnoy Evrope. [About the genus *Epilobium* L. (Onagraceae) in Eastern Europe.]. — Novosti sist. vyssh. rast. 39: 241–259 (In Russ.).
- Vasil'chenko I.T. 1959. Rod Chereda — *Bidens* L. [The Genus *Sereda* — *Bidens* L.]. — In: Flora SSSR. T. 25. P. 551–561 (In Russ.).
- Wright J., Jones C., Flecker A. 2002. 2002. An ecosystem engineer, the beaver, increases species richness at the landscape scale. — Oecologia. 132: 96–101. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-0929-1>
- Zapovednik “Kaluzhskiye Zaseki”. 2020. <http://zaseki.ru>. (last changed: 04.05.2020) (In Russ.).