



УДК 57.591.58

ТЕРРИТОРИАЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ БОБРА ОБЫКНОВЕННОГО (*CASTOR FIBER* LINNAEUS, 1758): ПРОБЛЕМЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

А.В. Емельянов

Тамбовский государственный
университет
им. Г.Р. Державина
392000, г. Тамбов,
ул. Советская, д. 93
E-mail: EmelyanovAV@yandex.ru

В статье сделан обзор современных представлений об общих принципах территориального поведения млекопитающих на примере бобра обыкновенного (*Castor fiber* L.). Предпринятый анализ доказывает ведущее значение химической коммуникации животных в реализации ими территориальности, организации населяемого пространства и размножения. Обсуждены проблемы и перспективы исследований территориального поведения бобра как модельного вида для изучения вопросов химического общения животных и разработки инновационных систем управления пространственным размещением и интенсивностью размножения вида-эпифактора.

Ключевые слова: территориальное поведение, хемокоммуникация, запаховое мечение.

В исторический период значительным звеном во взаимодействии человека с окружающей средой была эксплуатация необходимых ему ресурсов часто приводящая к их значительному истощению или полному уничтожению. Использование животного мира является тому подтверждением. Это предопределяет интерес к изучению вопросов истории, источников восстановления и результатов реакклиматизационных мероприятий, а так же к разработкам подходов управления численностью и пространственным размещением популяций видов, которых принято считать целевыми (вредителей, охотничье-промысловых, имеющих охранный статус). Прогрессирующее увеличение площадей освоенных человеком ведет к росту напряженности его взаимоотношений с видами, конкурирующими с ним за ресурсы и активно преобразующими населяемый ландшафт, к их числу можно отнести и представителей рода бобров [1, 2, 3, 4]. В наиболее плотно населенных регионах бобр наносит значительный ущерб гидротехническим сооружениям, садам, местам разведения лесных культур и элементам инфраструктуры [5, 6, 7]. Это обуславливает необходимость создания четко разработанных мер по управлению его численностью и пространственным размещением, а также системы рационального промысла. Разработка прогрессивных подходов не возможна без глубокого понимания экологии видов и детерминант их популяционного гомеостаза, особенностей динамических циклов и хронологической структуры [8, 9, 10]. Для создания биологических основ использования поведенческих особенностей животных необходимо знание способов их ориентации, методов реализации территориальности и сигнализации. Активное управление поведением заключается в воздействии на рецепторную систему животных с целью получения определенных поведенческих реакций [11, 12, 13]. Однако широкое применение таких методов требует дополнительного изучения вопросов ольфакторной маркировки. Бобр обыкновенный (*Castor fiber* Linnaeus, 1758) является удобным объектом для изучения вопросов химической коммуникации. В отличие от других модельных видов, на которых изучалось этот тип поведения (собол, норка, кабарга, полевки и т.д.), он не метит территорию с помощью каловых масс [14], а продукт препуциальных органов и секрет анальных желез имеют легко идентифицируемый запах и оставляются (в большинстве случаев) на характерном субстрате [15, 16, 17]. В настоящее время экспериментально доказана возможность управления территориальным размещением бобра с помощью внесения в природные условия биологически активных веществ, регистрируемых обонятельным анализатором животных [17, 18], адекватное влияние имитации запаха переуплотненной группы на поведенческие и физиологические процессы зверей [19], возможность применения синтетических аналогов феромонов для управления маркировочной активностью и базовым уровнем стресса млекопитающих [20]. Особый интерес пред-



ставляет явление нарушения беременности грызунов, вплоть до выкидыша, при внесении запаховых сигналов в среду их обитания, известное как Брюс-эффект [21]. Выше приведенные факты обуславливают актуальность дальнейшего изучения территориального поведения млекопитающих с целью применения его результатов для управления размещением и размножением животных. Для практического применения таких знаний необходимо обладать информацией о детерминантах и интенсивности маркировочной деятельности, а также размещении и характере использования ключевых элементов охраняемой территории.

Согласно представлениям о системной организации местообитаний особей и их групп, животные, населяя определенную территорию, формируют систему ориентиров и коммуникационных сред; элементы, несущие биологическую информацию, становятся частью популяции, принимая функцию аппарата памяти и управления надорганизменными системами [22]. Это система, названная Н.П. Наумовым [23] «биологическим сигнальным полем», иерархически организована: выделяют биоценотическое, внутривидовое, популяционное и групповое поля. Основной ролью полей является регуляция пространственного размещения особей, внутривидовых взаимоотношений, обеспечения безопасности, рационального использования ресурсов участка обитания. Сигнальные поля воздействуют на различные системы анализаторов, ведущее значение которых определяется биологией видов [23]. Слабо развитое зрение, наличие легколетучих метаболитов и относительно большая обонятельная доля мозга предопределили основную роль обоняния в коммуникации бобра [14, 24]. Восприятие ольфакторных сигналов является причиной изменения уровня стресса, к которому бобры чрезвычайно чувствительны [25], запаховые импульсы вызывают возникновение ответных реакций, являющихся триггерами гомеостатических процессов [26, 27].

Сигнальные поля ольфакторной природы формируются системой пахучих меток, источниками запаха в которых являются метаболиты животного, продукты специфических желез и жизнедеятельность микроорганизмов [28]. Согласно В.Е. Соколову и О.Ф. Черновой [29] кожные железы обыкновенного бобра приурочены к корневым участкам каждого пучка волос (сальные железы), подошвам лап (экринные железы) и позадитазовой области (парные анальные и препуциальные железы). Отношение авторами последних образований к железам противоречит результатам гистологических исследований З.С. Канцельсона, И.И. Орлова [30] и В.В. Криничного [31], которые установили отсутствие в препуциях железистой ткани и доказали образование специфического вещества при мацерации жидкими продуктами метаболизма ороговевающего эндотелиального слоя мышечных лакун органа. Специальные работы [32, 33] показали, что бактериальная флора покровов тела животных участвует в формировании индивидуального газового облака особи.

Групповые сигнальные поля, формирующиеся парцеллярными группировками животных, реализуются в территориальном поведении, которое управляет плотностью, пространственной структурой популяции и рождаемостью по принципу обратной связи [34]. Информация, содержащаяся в ольфакторных метках, играет роль сигнального фактора невитального действия, запускающего адаптивные механизмы морфофизиологического характера [35]. Все сложные формы поведения (половое, материнское, территориальное), физиологические процессы и состояния (овариальные и вагинальные циклы, беременность, лактация, агрессивность, стрессированность и др.) подвержены влиянию обонятельных сигналов [19, 36, 21, 37, 328, 38, 39]. Изучение различных внутривидовых группировок млекопитающих, их внутри- и межвидовых взаимоотношений позволило выделить несколько функций ольфакторной коммуникации. Так, мечение летучими метаболитами индивидуальных (семейных) участков считается одной из форм притязаний на территорию и механизма пространственного размежевания семей [40, 41, 42, 43, 44]. Это предположение подтверждается полевыми работами зарубежных ученых [45], в опытах которых 82-85% наблюдаемых бобров реагировали на метки «чужих» особей, проявляя при их обнаружении исследовательское поведение и «встречное» мечение. Наблюдения в природе и виварные эксперименты приводят к выводу о том, что запаховая маркировка является реакцией на новизну мест обитания [46, 47, 48, 49]. К такому же выводу пришел В.С. Сизонов



[50], наблюдавший активное мечение литоральной части берега моря волками на Дальнем Востоке. Ряд исследователей отводят этой форме поведения значительную роль в установлении социальной иерархии и ориентации на участке [36, 51, 52, 53]. А.В. Федюшин [14] и В.К. Хлебович [54] предположили значимость меченья в объединении членов семейной группы на участке. Большинство исследователей считают систему запаховых меток функциональным звеном в общении смежных поселений и «плавающей» части популяции [55, 56, 57], а также в управлении хормологической структурой населения, сдерживающего фактора переуплотнения популяции и истощения ресурсной базы.

Адаптивный механизм хемокоммуникации реализуется в управлении территориальным поведением, уровнем социальной напряженности и рождаемости [8, 16, 58]. В.Е. Соколов, А.Н. Терехина [42] и К.-А. Нитше [55] указывали на формирование системы меток зон «комфорта», где вид в полной мере реализует свои биоэкологические потенции.

В качестве запаховых меток бобры сооружают на берегу холмики из близлежащего материала (детрита, почвы, донного грунта) и поливают их смесью секрета анальных желез, продукта препуциальных органов и урины [15, 16, 17]. Кроме этого для мечения используются площадки, лишенные растительности, занесенные илом и занятые несколькими сигнальными холмиками [54, 53, 56, 45]. Рядом авторов отмечается, что для меченья различными видами животных избираются выступающие предметы и используется потирание о грунт [40, 59, 52, 60]. Л.С. Лавров [40] предположил, что тактильное раздражение позаднеанальной области бобра является стимулом для выделения бобровой «струи». Непреднамеренная маркировка возможна с помощью подошвенных кожных желез при передвижении животных [61].

Пространственное распределение меток – один из основных аспектов опосредованной хемокоммуникации, поскольку именно оно является базой для наиболее распространенной гипотезы о функциональном значении маркировочного поведения – мечения территории [62]. Доказанным считается преимущественное мечение бобром ключевых мест поселения. Однако одни авторы относят к таковым краевые участки [15, 16, 63, 55, 56, 57, 45], а другие – центральные зоны, приуроченные к жилищам, тропам и местам кормежки [53, 16, 55]. В.С. Кудряшов [64] отметил сезонные различия в пространственном расположении меток на участке обитания (в конце лета и осенью преимущественно метятся места будущей зимовки). Некоторые исследователи связывают местоположение и обилие меток с плотностью заселения водоемов [65, 55]. Однако М. Алексюк [16] и Ф. Роселл, Б. Нолет [56] не обнаружили связи между числом меток и расстоянием до смежных поселений. Д. Мюллер-Шварц и С. Хекман [17], напротив, отметив положительную корреляцию расстояния до ближайшего поселения с числом зарегистрированных на территории меток. Независимые наблюдения за двумя видами бобра (*Castor canadensis* Kuhl, 1820 и *C. fiber* L.) установили, что численность меток всегда выше по течению, даже если ближайший сосед располагался ниже по руслу водотока [16, 57].

По типу использования пространства бобра можно отнести к одиночно-семейным видам [66]. Согласно современным данным [53], его поселения состоят из ряда функционально значимых участков включающих жилища, пути перемещений, места кормежки. Помимо инфраструктурных элементов выделяют буферные участки между поселениями, периферийные и центральные зоны внутри них [16, 17]. Опыты в вивариях над полуводными млекопитающими показали, что тропы формируют и поддерживают пространственную и внутрипопуляционную структуру отношений [67]. Их плотность в природных условиях мало зависит от величины семьи, но характеризует особенности использования пространства [68]. Протяженность троп зависит от доступности корма и увеличивается при его истощении [69]. А. Фрикселл [70] доказал, что бобр использует территорию в соответствии с распределением предпочитаемого корма, но до определенной стадии его истощения, после которой пространство используется не избирательно.

Несмотря на большое число работ по хемокоммуникации бобра остается много неоднозначных констатаций, противоречивых сведений и неизученных аспектов.



Приуроченность к инфраструктурным элементам поселения отражена в небольшом числе известных работ. Так, Ф. Роселли и др. [57] отметили расположение 34.6% меток на кормовых участках, 6.6% – вблизи убежищ, 5.3% – на тропах-переходах и 53.5% – на индифферентных участках. Д. Мюллер-Шварц и С. Хекман [17] установили близость 85% меток к тропам у хаток или плотин. Необходимо отметить, что прямая экстраполяция результатов работ по ольфакторной коммуникации канадского бобра (*C. canadensis*) на обыкновенного (*C. fiber*) некорректна. Так, данные полученные А.В. Федюшиным [14], В.Е. Соколовым, Г.Н. Щенниковым [71] и Г. Хинце [72] показали достоверные различия в химическом составе анальных желез и доле участия некоторых веществ в «струе» двух видов бобров. С.А. Коротин [73], изучая ольфакторное поведение близких видов песцов, выявил 13% различия его изменчивости. Опыты по изучению подвижности механизмов адаптации и пространственной ориентации выявили значимые расхождения этих параметров у двух видов бобров [74]. Эти обстоятельства предполагают значительные отличия в характере и интенсивности ответной реакции на запаховые сигналы различных представителей бобровых (*Castoridae*).

Сведения по мечению бобра в большинстве работ отечественных авторов сводятся к предположению его роли в жизни территориальных группировок, без проведения полевых или лабораторных исследований по проверке выдвинутых гипотез. Так, количественная оценка распределения меток по функциональным зонам поселения приведена в единственной работе А.Г. Николаева [53]. Некоторые работы К.-А. Нитше [75] основаны на наблюдениях единичных бобров в вивариях и зоопарках. В территориальном поведении зверя остаются не выясненными вопросы о равномерности использования поселения, продолжительности существования меток, частоты их обновления, приуроченности разных типов меток к различным пространственно-функциональным зонам. Не выяснена роль топических факторов в появлении и обновляемости ольфакторных сигналов. Несмотря на многочисленные данные о разнообразии способов оставления запаховых меток (на площадках, холмиках, участках троп и выступающих предметах), во всех известных работах, за единственным исключением [53], запаховое мечение бобровых изучалось только по сигнальным холмикам.

Разработка и осуществление исследовательских программ по изучению территориального поведения млекопитающих на примере бобра позволит выявить ключевые факторы формирования ольфакторной составляющей биологического сигнального поля, установить причины проявления конкретного вида мечения, ранжировать отдельные части поселения по степени значимости для вида. В перспективе такая информация может быть использована при разработке мер по экологическому управлению размещением бобровых поселений, способов привлечения животных в зоны рефугиумов и сокращения их числа вблизи частных земель, лесопромысловых участков, дамб и других гидротехнических сооружений.

Список литературы

1. Самусенко Э.Г. Роль бобра в прибрежных биоценозах Белоруссии // Научные основы боброводства. – Воронеж: Изд-во Воронежского ун-та, 1984. – С.50-58.
2. Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках европейской России / Смирнова О.В., Торопова Н.А., Пчелинцева О.В., Шепелева С.А. – М.: Научный мир, 2000. – 193 с.
3. Завьялов Н.А., Крылов А.В., Бобров А.А., Иванов В.К., Дгебуадзе Ю.Ю. Влияние речного бобра на экосистемы малых рек. – М.: Наука, 2005. – 186 с.
4. Башинский И.В. Влияние средообразующей деятельности речного бобра (*Castor fiber* Linnaeus, 1758) на населения амфибий малых рек – Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 2008. – 24с.
5. Grasse J. Beaver ecology and management in the Rockies // J. of forestry. – 1951. – Vol. 49, № 1. – P. 3-6.
6. Chabrek R.H. Beaver – forest relationships in St. Fammani Parish, Lousiane // J. of Wildlife Manadgement. – 1958. – Vol. 22, № 2. – P. 179-183.
7. Laanetu N. Influence of beaver (*Castor fiber* L.) on natural and ameliorated lands // Folia Theriologica Estonia. – 2000. – № 5. – P. 66-74.



8. Наумов Н.П. Структура популяций и динамика численности наземных позвоночных // Зоол. журн. – 1967. – Т. 46, вып. 10. – С. 1470-1483.
9. Наумов Н.П. Пространственные структуры вида млекопитающих // Зоол. журн. – 1971. – Т. 50, вып. 7. – С. 965-980.
10. Груздев В.В. Территориальные центры и районы благоденствия и прозябания популяций // Популяционная структура вида у млекопитающих. – М., 1970. – С. 18-20.
11. Корытин С.А. О видовых и породных отличиях изменчивости обонятельного поведения животных // Экология. – 1970. – № 4. – С. 75-81.
12. Мантейфель Б.П. Экология поведения животных. – М.: Наука, 1980. – 219 с.
13. Чораян О.Г., Степанова В.Я. Информационно-логический анализ физиологического обеспечения поведенческих реакций: Материалы III Всесоюзной конференции по поведению животных. – М.: Наука, 1983. – С. 52-53.
14. Федюшин А.В. Речной бобр. Его история, жизнь и опыты по размножению. – М.: ГЛАВПУШНИНА НКВТ, 1935. – 357 с.
15. Дежкин В.В., Дьяков Ю.В., Сафонов В.Г. Бобр. – М.: Агропромиздат, 1986. – 90 с.
16. Aleksyuk M. Scent-mound communication, territoriality, and population regulation in beaver (*Castor Canadensis* Kuhl.) // J. of Mammology. – 1968. – Vol. 49, № 4. – P. 759-762.
17. Muller-Schwarze D., Heckman S. The social role of marking beaver (*Castor canadensis*) // J. of chemical Ecology. – 1980. – Vol. 6, № 1. – P. 81-95.
18. Nolet B.A., Rosell F. Comeback of the Beaver *Castor fiber*: an overview of old and new conservation problems // Biological Conservation. – 1998. – Vol. 13, № 2. – P. 165-177.
19. Азбукина М.Д. О пахучих железах американской норки // Сб. научно-технической информации (охота, пушнина, дичь). – М., 1967. – Вып. 18. – С. 67-71.
20. Феромонотерапия при шумовых фобиях у собак // Ветеринар. – 2007. – № 6. – С. 10-11.
21. Шовен Р. Поведение животных. – М.: Мир, 1972. – 481 с.
22. Наумов Н.П. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Вестник АН СССР. – 1975. – Вып. 2. – С. 55-62.
23. Наумов Н.П. Сигнальные (биологические поля) и их значение для животных // Ж. общ. биол. – 1973. – Т. 34, № 6. – С. 808-817.
24. Корытин С.А., Азбукина М.Д. Сезонные изменения в обонятельной чувствительности у животных и влияние на нее тренировки обонятельного анализатора // Химическая коммуникация животных. – М.: Наука, 1986. – С. 287-294.
25. Борисов А.М. Влияние экстремальных факторов на организм бобра // Научные основы боброводства. – Воронеж: Изд-во Воронежского ун-та, 1984. – С. 97-109.
26. Сломин А.Д. Гомеостатическое поведение и поведенческий гомеостаз // Управление поведением животных. – М.: Наука, 1978. – С. 266-270.
27. Рожнов В.В. Опосредованная коммуникация млекопитающих: о смене парадигмы и новом концептуальном подходе в исследовании маркировочного поведения // Зоол. журн. – 2004. – Т. 83, № 2. – С. 132-158.
28. Соколов В.Е., Зинкевич Э.П. Свойства обонятельной системы млекопитающих // Химическая коммуникация животных. – М.: Наука, 1986. – С. 213-219.
29. Соколов В.Е., Чернова О.Ф. Кожные железы млекопитающих. – М.: ГЕОС, 2001. – 647с.
30. Кацнельсон З.С., Орлов И.И. Гистологическое строение так называемых препуциальных желез взрослых желез // Тр. Воронежского гос. зап. – 1954. – Вып. 4. – С.58-65.
31. Криницкий В.В. Продукция боброводства // Тр. Воронежского гос. зап. – 1954. – Вып. 4. – С. 26-29.
32. Соколов В.Е., Зинкевич Э.П. Основные задачи исследования химической коммуникации млекопитающих // Химическая коммуникация животных. – М.: Наука, 1986. – С. 213-219.
33. Соколов В.Е., Ушакова Н.А. Микрофлора и химическая коммуникация животных // Химическая коммуникация животных. – М.: Наука, 1986. – С. 263-271.
34. Панов Е.Н. Поведение животных и этологическая структура популяций. – М.: Наука, 1983. – 423 с.
35. Тыщенко В.П. Сигнальное действие экологических факторов // Ж. общ. биол. – 1980. – Т. 41, № 5. – С. 655-667.
36. Наумов Н.П., Гольцман М.Е. Поведенческие и физиологические реакции млекопитающих на запахи сородичей по виду // Успехи современной биологии. – 1972. – Т. 72. – Вып. 3. – С. 427-443.



37. Айрумян К.А., Папаян С.Б. Маркировочное поведение и значение химических сигналов в жизнедеятельности полевок // Химическая коммуникация животных. – М.: Наука, 1986. – С. 310-315.
38. Соколов В.Е., Заумыслова О.Ю., Зинкевич Э.П. Экспериментальная модель для изучения влияния обонятельных сигналов на агрессивное поведение самцов серых крыс // Химическая коммуникация животных. – М.: Наука, 1986. – С. 325-329.
39. Непринцева Е.С., Белая З.А., Зинкевич Э.П. Синхронизация наступления первого эструса у самок серой крысы при действии химических сигналов самца // Сенсорные системы. – 1996. – Т. 10, № 4. – С. 68-73.
40. Лавров Л.С. Прижизненное получение бобровой струи // Тр. Воронежского гос. зап. – 1960. – Вып. 9. – С. 227-232.
41. Тарасов И.П. О биологическом значении пахучих желез у млекопитающих // Зоол. журн. – 1960. – Т. 39, вып. 7. – С. 1062-1068.
42. Соколов В.Е., Терехина А.Н. Запаховая маркировка территории у грызунов и зайцеобразных // Успехи современной биологии. – 1978. – Т. 86, вып. 2 (5). – С. 240-246.
43. Громов В.С. Этологические механизмы популяционного гомеостаза у монгольских песчанок // Доклады АН. – 1992. – Т. 325, № 6. – С. 1255-1258.
44. Гревцев В.И. К методике прогнозирования численности бобра // Методические основы прогнозирования численности и возможностей добычи пушных зверей: Сб. науч. тр. / ВНИИ охот. хоз-ва и зверовод. – Киров: ВНИИОЗ, 1994. – С. 91-108.
45. Rosell F., Johansen J., Parker H. Euroasian beavers (*Castor fiber*) behavioral response to simulated territorial intruders // Can. J. Zool. – 2000. – Vol. 78. – P. 931-935.
46. Пасхина Н.М., Лапин В.А. Маркировочная деятельность песчанок // Феромоны и поведение. – М.: Наука, 1982. – С. 99-115.
47. Запаховая маркировка территории у песчанок (Mammalia, Rodentia): [моногр.] / В.Е. Соколов, В.С. Громов; РАН, Ин-т проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова. – М., 1998. – 216 с.
48. Яновский И.Ю. Маркировочное поведение полосатого Мангуста (*Mungos mungo*) // Зоол. журн. – 2003. – Т. 82, № 3. – С. 1144-1149.
49. Емельянов А.В. Роль уровня режима реки в ольфакторном мечении обыкновенного бобра (*Castor fiber* L.) // Роль особо охраняемых природных территорий в сохранении биологического разнообразия: Материалы международной научно-практической конференции, посвященной 10-летию Государственного природного заповедника «Ростовский», 26-28 апреля 2006 г., пос. Орловский, Ростовская область. – Ростов н/Д: изд-во Рост. ун-та, 2006. – С. 289-291.
50. Сизонов В.С. О химической маркировке у волков (*Canis lupus*) // Поведение охотничьих животных. – Киров: ВНИИОЗ, 1981. – С. 83-87.
51. Соколов В.Е., Ляпунова Л.П. Особенности иерархической структуры сообществ серых крыс (*Rattus norvegicus norvegicus*) в условиях вольерного содержания // Феромоны и поведение. – М.: Наука, 1982. – С. 162-179.
52. Соколов В.Е., Приходько В.И. Маркировочное поведение самцов кабарги (*Moschus moschiferus*) при мечении хвостовой железой и функциях пахучих меток // Феромоны и поведение. – М.: Наука, 1982. – С. 201-218.
53. Николаев А.Г. Пространственная структура Воронежской популяции бобров, основы ее охраны и рационального использования: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Воронеж, 1998. – 26 с.
54. Хлебович В.К. Материалы по экологии речного бобра в условиях Воронежского заповедника // Тр. Воронежского заповедника. – 1947. – Вып. 9. – С. 10-22.
55. Nitsche K.-A. Reviermarkierung beim Elbebiber (*Castor fiber albus*) // Mitt. zool. Ges. – 1985. – Bd. 4, № 12/13. – S. 259-273.
56. Rosell F., Nolet B.A. Factors affecting scent-marking behavior in Eurasian Beaver (*Castor fiber*) // J. of Chemical Ecology. – 1997. – Vol. 23, № 3. – P. 673-689.
57. Rosell F., Bergan F., Parker H. Scent-marking in the Eurasian Beaver (*Castor fiber*) as a means of territory defense // J. of Chemical Ecology. – 1998. – Vol. 24, № 2. – P. 207-219.
58. Ulevičius A., Balčiauskas Z. Scent marking intensity of beaver (*Castor fiber*) along rivers of different sizes // Z. Saugetierkunde. – 2000. – Vol. 65. – P. 286-292.
59. Машкин В.И., Батурин А.Л. Ольфакторное поведение сурка Мензбира // Феромоны и поведение. – М.: Наука, 1982. – С. 82-98.
60. Соколов В.Е., Васильева Н.Ю., Роговин К.А. К вопросу об эволюции маркировочного поведения у грызунов. Структурный анализ последовательности движений // Зоологический журнал. – 1988. – Т. 67, вып. 2. – С. 251-261.



61. Соколов В.Е. Хемокоммуникация млекопитающих // Вестник АН СССР. – 1975. – Вып. 2. – С. 44-54.
62. Рожнов В.В. Маркировочное поведение // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. – М., 1988. – Т. 15. – С. 152-203.
63. Jvendsen J.E. Patterns of sent fond-maunding in u population of beaver (*Castor canadensis*) // J. Chemical Ecology. – 1980. – № 6. – Р. 133-148.
64. Кудряшов В.С. О факторах, регулирующих движение численности речного бобра в Окском заповеднике // Тр. Окского гос. заповедника. – 1975. – Вып. 11. – С. 5-128.
65. Кудряшов В.С. Состав особей в поселениях и внутривидовые отношения у бобров // Рациональное использование запасов речного бобра в СССР. – Воронеж, 1973. – С. 82-85.
66. Наумов Н.П. Мечение млекопитающих и изучение их внутривидовых связей // Зоол. журн. – 1956. – Т. 35, вып. 1. – С. 3-15.
67. Айрумян К.А., Папаян С.Б., Матевосян П.А. Особенности поведения общественных (*M. socialis*) и плоскогогорных (*M. guentheri schidlowski*) полевок в лабораторных условиях: Доклады участников II Всесоюзной конференции по поведению животных. Групповое поведение животных. – М.: Наука, 1977. – С. 9-11.
68. Улявичус А. Распределение речного бобра на песчаных равнинах юго-восточной Литвы // Млекопитающие Литвы. – Воронеж, 1990. – С. 113-116.
69. Nolet B.A., Rosell F. Territoriality and time budgets in beavers sequential settlement // Can. J. Zool. – 1994. – № 72. – Р. 1227-1237.
70. Fryxell J.M. The space used by beavers in connection with an abundance of resources // Oikos. – 1992. – Vol.64. – Р. 474-478.
71. Соколов В.Е., Щенников Г.Н. Определение видовой принадлежности бобров *Castor fiber* и *Castor Canadensis* (Rodentia, Castoridae) по сравнению анальных желез // Зоологический журнал. – 1990. – Т. 69, вып. 8. – С. 251-263.
72. Hinze G. Biber. Körperbau und Lebensweise, Verbreitung und Geschichte. – Berlin, Akademie-Verlag, 1950. – 216 s.
73. Корытин С.А. Влияние различных запахов на поведение зверей // Тр. ВНИИОЗ. – Вып. 21. – Киров: ВНИИОЗ, 1976. – С. 174-364.
74. Мешкова Н.Н., Фабри К.Э., Бейсебаева А.К. К вопросу об адаптации европейского и канадского бобров в ситуациях новизны // Состояние, перспективы хозяйственного использования и разведения бобра в СССР. – Воронеж, 1989. – С. 94-96.
75. Nitsche K.-A. Zur Reviermarkierung der Biber (*Castor fiber* und *Castor canadensis*) in Gefangenschaft // Mitt. zool. Ges. – 1987. – Bd. 5, №. 1/4. – S. 21-22.

TERRITORIAL BEHAVIOUR OF THE BEAVER (*CASTOR FIBER* LINNAEUS, 1758): PROBLEMS AND PROSPECTS OF RESEARCHES

A.V. Emelyanov

G.R. Derzhavin Tambou
State University
Sovetskaya St., 93, Tambou,
392000, Russia
E-mail: EmelyanovAV@yandex.ru

This paper deals with the review of modern points of view about the general principles of the territorial behavior of mammals on the example of beavers (*Castor fiber* L.). The undertaken analysis proves the importance of the chemical communication between animals in their realization of the stocking and reproduction. The problems and prospects of further researches of the beaver's territorial behavior are discussed, the beavers are considered as the model species used for studying chemical interaction between animals and working out the innovative control systems of the stocking and reproduction of the edificatory-species.

Key words: territorial behavior, chemical marks, olfactory marking.