

УДК 599.322.3: 591.524.16 (470.324)

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ДОННЫХ ЗООЦЕНОЗОВ ПОЙМЕННЫХ ВОДОЁМОВ В МЕСТАХ ОБИТАНИЯ БОБРА В УСМАНСКОМ БОРУ

Л. Н. Хицова¹, А. Е. Силина², М. В. Мелашенко¹

¹ Воронежский государственный университет
Россия, 394006, Воронеж, Университетская пл., 1

E-mail: khitsova@inbox.ru

² Заповедник «Белогорье»

Россия, 309342, Белгородская обл., пос. Борисовка, пер. Монастырский, 3

Поступила в редакцию 30.12.10 г.

Таксономический состав и трофическая структура донных зооценозов пойменных водоёмов в местах обитания бобра в Усманском бору. – Хицова Л. Н., Силина А. Е., Мелашенко М. В. – Рассматривается трофическая структура и разнообразие макрозообентоса в пойменных местообитаниях бобра (Усманский бор, Воронежская область). В зоне смешанного пойменно-микроруслового типа бобрового угодья в Усманском бору выявлено 172 вида донных беспозвоночных, относящихся к 4 типам, 8 классам, 21 отряду, 60 семействам и 121 роду. Большинство сообществ имеет завершённую 5-уровневую трофическую структуру, включающую богатый комплекс крупных верховных хищников (стрекоз, клопов, пиявок). В зонах влияния бобра по урезу воды имеет место повышенное насыщение гильдиями. Проведен сапробиологический анализ по бентосным организмам.

Ключевые слова: среда обитания бобра, макрозообентос, трофическая структура, донные сообщества, качество воды.

Taxonomic composition and trophic structure of the bottom zoocenoses of inundated reservoirs in beaver habitats in the Usman Pine forest. – Khitsova L. N., Silina A. E., and Melashenko M. V. – The taxonomic composition and trophic structure of the macro-zoobenthos in some inundated beaver habitats (Usman Pine forest, Voronezh region) were studied. 172 species of ground invertebrates belonging to 4 types, 8 classes, 21 orders, 60 families, and 121 genera were revealed. The majority of communities have a completed five-level trophic structure including a rich complex of large supreme predators (dragonflies, bugs, and bloodsuckers). In the beaver influence zones there exists an increased saturation with guilds on the water edge. A saprobiologic analysis of benthos species was carried out.

Key words: beaver habitat, macrozoobenthos, trophic structure, bottom community, water quality.

ВВЕДЕНИЕ

Несмотря на то, что в России существует большое число восстановленных популяций бобра, информация об их влиянии на водные и околоводные экосистемы в большинстве случаев ограничена либо разовыми исследованиями, либо комплексным изучением на ограниченной территории (Завьялов и др., 2005). Известно, что значительные количества заготавливаемых бобрами кормов, а также продукты метаболизма животных обогащают воду органическими и минеральными веществами (Naiman et al., 1986). Так, в небольших водоёмах до 15% годового бюджетного поступления азота происходит за счет экскрементов бобров. Накапли-

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА

ваясь, эти вещества оказывают влияние на водную биоту, повышая уровень трофии, проявляясь в возрастании численности продуцентов и зоопланктона (Крылов, 2005) и опосредованно влияя на зообентос. На «бобровых» реках Дарвинского заповедника выявлено повышение разнообразия смешанных фильтраторов, возрастание доли фильтраторов-собирателей и детритофагов-глотателей. В базовом уровне усиливается роль гомотопов (очевидно, за счет зарегулирования), снижается значение хищников (Завьялов, 2005). В связи с вышесказанным представляется актуальным выяснение влияния жизнедеятельности бобра на зооценозы водоёмов пойменного типа, что стимулировало наши исследования по выявлению разнообразия и трофической структуры макрозообентоса в условиях бобрового угодья (Толкачев, Саутин, 1988) в левобережье р. Усмань в среднем течении.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в летний период (II – III декады июля) 2006 г. в Усманском бору на территории Воронежской области.

Бобровое угодье смешанного пойменно-микроруслового типа располагалось в левобережной пойме р. Усмань, в 30 км СВ г. Воронежа, на территории кордона «Веневетиново» (в районе биостанции Воронежского государственного университета). Были обследованы 5 водоёмов: два бобровых канала, два пойменных озера и р. Усмань в среднем течении (14 станций, описание которых дано в табл. 1). Пойма р. Усмань на этом участке сегментная, низкая, поросшая пойменно-луговым разнотравьем, в понижениях – ивовым кустарником. В данном секторе поймы располагаются три пойменных озера и два бобровых канала. Первый (I) канал имеет длину 110 м, ширину – от 0.5 м до 2 м с местами расширений, начинается вслепую в пойме, огибает оз. «Безымянное», с которым его соединяет бобровая тропа, отходящая от центрального (зарегулированного) участка канала, и впадает в оз. «Восьмёрка». Второй (II) канал, соединяющий оз. «Восьмёрку» и р. Усмань, имеет длину 45 м, ширину – от 0.4 до 1.0 м. Оз. «Восьмёрка» (глубины до 4.5 м) терминально наиболее близко граничит с руслом реки, непосредственно рядом расположено более мелководное оз. «Безымянное» (глубина до 2 м). По берегам озёр произрастают тростник и рогоз, в литорали развит кувшинковый пояс, по акватории распространены рясковые (ряска трехдольная, многокоренник), местами – телорез и водокрас лягушачий. Поскольку исследуемые озёра небольшие (не превышают 0.5 га) и активно используются бобрами, в их пределах было невозможно выделить фоновые участки либо станции. В качестве условного контроля нами выбран пункт у песчаного склона оз. «Восьмёрка», на наш взгляд, редко посещаемый бобром. Однако в силу отличий биотопа от занимаемых бобром станций у низких топких берегов полноценный сравнительный анализ по группам и структуре бентосных сообществ по отношению к контролю невозможен. Поэтому основной целью нашей работы было выявление видового состава, доминирующих комплексов видов для водоёмов – местообитаний бобров, а также выяснение трофической структуры донных сообществ в двух пойменных озёрах, двух бобровых каналах и р. Усмань в пункте впадения бобрового канала.

Отбор количественных проб проводился при помощи ковшового дночерпателя Петерсона с площадью захвата дна $1/40 \text{ м}^2$ (два подъёма на одну пробу), всего 20 количественных проб. Оценка качества воды проводилась по сапробиологическому индексу Зелинки и Марвана в модификации Сладечека (Сладечек, Розмайлова, 1977), некоторые эколого-функциональные термины взяты из работы А. Ф. Алимова (Алимов, 2000), данные по питанию беспозвоночных – из публикаций А. В. Монакова (1998), Э. И. Извековой (1975), Т. Д. Зинченко (2007), А. Е. Силовой, А. А. Прокина (2008).

Таблица 1

Характеристика мест отбора проб в водоёмах поймы р. Усмань

№	Пункт отбора	Глубина, м	Тип грунта	Температура, °С
I бобровый канал (участки)				
1	Вершинный	0.4–0.45	Ил, детрит	17
2	Переходный	0.4–0.45	То же	19 – 20.5
3	Центральный	0.4–0.5	Ил	18 – 19
4	Приустьевой	0.35	Чёрный ил	17.5
Озеро «Безымянное»				
5	Вход бобровой тропы, урез воды	0.15	Серый песок с примесью черного ила	20 – 21
6	Вход бобровой тропы, литораль	0.4	То же	20 – 21
7	Хатка, урез воды	0.35	Ил, детрит	22.5 – 23
8	Хатка, литораль	0.5	То же	22 – 23
Озеро «Восьмёрка»				
9	Устье канала I, урез воды	0.3–0.35	Песок, серый ил	21
10	Контроль, урез воды	0.45–0.5	Песок	20
11	Исток канала II, урез воды	0.45–0.5	То же	20
II бобровый канал (участки)				
12	Вершинный	0.30	Чёрный ил	20
13	Приустьевой	0.35–0.45	Песок	18.5
р. Усмань				
14	Ниже устья канала II, рипаль	0.5	Песок	23

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Таксономический состав зообентоса. Макробентос поймы р. Усмань характеризуется высоким видовым и экологическим разнообразием, о чем кратко сообщалось ранее (Косякова, Хицова, 2008; Мелашенко, Хицова, 2009). В водоёмах бобрового угодья выявлено 172 вида донных и донно-фитофильных беспозвоночных. Из них олигохеты представлены 10 видами, пиявки – 12, двусторчатые моллюски – 5, брюхоногие – 30, мшанки – 1, членистоногие – 114 (4 вида ракообразных, 16 видов клещей и 94 вида насекомых). Выявлен новый вид для Центрального Черноземья – моллюск *Valvata planorbulina* (Paladilhe, 1862). По количеству видовых таксонов наиболее представительной группой оказались насекомые (96 видов, 71.4% общего обилия бентоса). По числу видов им уступают моллюски (34 вида), составившие основу биомассы бентоса (88.5%). Средняя численность макрозообентоса составила 1222 экз./м^2 , биомасса – 44.14 г/м^2 . Основу списка насекомых

образуют двукрылые при абсолютном преобладании длинноусых (41 вид из 11 семейств, из них 27 видов хирономид). На долю жуков приходится лишь 17 видов, преимущественно плавунцы, еще беднее видами оказались ручейники (13 видов, в основном лимнефилиды). Стрекозы представлены 8 видами при преимуществе разнокрылых, клопы – 6, поденки – 4, чешуекрылые – 3, ногохвостки и большекрылые – единственным видом.

В пойменном оз. «Безымянное» и I бобровом канале численно доминировали насекомые, субдоминантами были брюхоногие моллюски. В оз. «Восьмёрка» и II бобровом канале преобладали брюхоногие моллюски, субдоминантами в озере были насекомые, в канале – насекомые и ракообразные. В р. Усмань доминировали насекомые, второстепенную роль играли двустворчатые моллюски средних форм. Среди насекомых в подавляющем большинстве биоценозов преобладали хирономиды, лишь в отдельных случаях уступая подёнкам (оз. «Восьмёрка» – Baetidae, р. Усмань – Caenidae) или жукам (оз. «Безымянное», преимущественно р. *Hydroporus*). В двух пунктах при слаборазвитых энтомокомплексах превалировали птихоптериды либо клопы. Наиболее распространенными видами в пределах бобрового угодья были *Hemiclepsis marginata* (O. F. Muller, 1774), *Contectiana connecta* (Millet, 1813), *Anisus vortex* (Linnaeus, 1758) и *Asellus aquaticus* (Linnaeus, 1758), отмеченные во всех исследуемых водоёмах. К массовым видам в отдельных водоёмах можно отнести *Caenis horaria* (Linnaeus, 1758) (р. Усмань), *V. planorbulina* (оз. «Восьмёрка»), *Bithynia tentaculata* (Linnaeus, 1758) (II бобровый канал), для оз. «Безымянное» и I бобрового канала доминанты не выражены, более многочисленны в озере *A. aquaticus* и *Gammarus lacustris* (G. O. Sars, 1863), в канале – *A. vortex* и *Ptychoptera contaminata* (Linnaeus, 1758).

Видовым богатством отличается пойменное оз. «Безымянное», где выявлено 79 видов беспозвоночных, а с учетом остатков жизнедеятельности (домики ручейников, раковины моллюсков, личинные шкурки, головные капсулы и т.д.) – 101 вид. В других водоёмах обнаружено по 35 – 46 видов, 47 – 59 видов в пойменных водоёмах и 37 – в р. Усмань. При этом следует учесть, что в реке обследовался только пункт зоогенного влияния (т.е. место с выраженными следами жизнедеятельности бобра), в целом разнообразие данного участка реки на порядок выше (Паенко и др., 1992; Кадастр беспозвоночных..., 2005 и др.).

Число видов зообентоса в зоне строительной деятельности бобра в оз. «Безымянное» (60 видов у уреза непосредственно рядом с хаткой и 56 – в литорали, всего 91 вид с учетом остатков жизнедеятельности) может являться примером «сгущения жизни» (Залетаев, 1989) в биотопе с существенной биогенной дотацией и созданной бобром микробиотопической базы в экотонной озерной зоне. При более ранних исследованиях пойменных озёр Усмани вне зоогенного влияния таких явлений не наблюдалось. У входа бобровой тропы обнаружено 39 видов, а в бентосе оз. «Восьмёрка» (в устьевой и истоковой зонах бобровых каналов) их число снижалось (с учётом остатков) до 22 – 29 видов.

Трофическая структура донных зооценозов. В зообентосе **I бобрового канала** выявлено 12 гильдий из 5 трофических групп. Водоём характеризуется невысоким трофическим разнообразием сообществ с оптимизацией в переходном участ-

ке. Более насыщены гильдиями центральный и переходный участки (до 9 гильдий), обедняясь в терминальных частях (1 – 3 гильдии). Во всех сообществах канала, кроме вершинного участка, сформированы 4 – 5-уровневые трофические структуры благодаря наличию крупных верховных хищников: клопа *Nepa cinerea* (Linnaeus, 1758), стрекоз *Sympetrum sanguineum* (Muller, 1764), *Leucorrhinia albifrons* Burmeister, 1839. Доля видов-зоофагов, «хищной» биомассы (с учетом 1/2 биомассы хищных полифагов) и уровня конкуренции (ХМ) возрастала по направлению к озеру (табл. 2).

Таблица 2

Трофическая структура донных зооценозов бобровых каналов поймы и р. Усмань (2006 г.)

Группы, гильдии	Участки, пункты						
	I бобровый канал				II бобровый канал		р. Усмань
	Вершинный	Переходный	Центральный	Приустьевой	Вершинный	Приустьевой	Ниже устья II канала
1	2	3	4	5	6	7	8
Зоофаги	–	42.8 (4)	18.7 (11)	77.7 (3)	2.3 (7)	0.53 (8)	16.3 (12)
Хищники хвататели	–	40.6 (3)	15.4 (8)	64.1 (2)	0.1 (4)	0.5 (7)	14.5 (9)
Хищники «высасыватели»	–	–	–	–	–	–	0.1 (1)
Гемофаги моллюсков	–	2.2 (1)	2.2 (2)	–	1.3 (1)	–	1.5 (1)
Гемофаги пойкилотермных	–	–	1.1 (1)	–	0.9 (2)	0.03 (1)	0.2 (1)
Гемофаги гомойотермных	–	–	–	13.6 (1)	–	–	–
Хищные полифаги	–	–	0.8 (4)	–	–	0.1 (1)	1.1 (2)
Всеядные соскребатели	–	–	0.3 (1)	–	–	–	–
Всеядные собиратели + хвататели	–	–	0.5 (2)	–	–	–	1.1 (2)
Сапро-зоофаги	–	–	0.01 (1)	–	–	0.1 (1)	–
«Мирные» полифаги	100 (4)	5.8 (8)	80.9 (13)	22.3 (3)	97.7 (16)	99.0 (7)	80.8 (16)
Сестоно-фитодетри-тофаги фильтраторы+собиратели	–	0.8 (2)	77.3 (3)	–	94.7 (9)	98.7 (4)	12.29 (4)
Сестоно-фитодетритофаги фильтраторы	–	–	–	–	–	–	50.66 (3)
Фитодетритофаги-собиратели	100 (4)	5.0 (6)	3.6 (10)	22.3 (3)	3.0 (7)	0.3 (3)	17.8 (9)
Детритофаги	–	50.7 (1)	0.02 (1)	–	–	0.1 (1)	1.9 (3)
Детритофаги-глотатели	–	–	0.02 (1)	–	–	0.1 (1)	1.9 (3)
Детритофаги-собиратели	–	50.7 (1)	–	–	–	–	–
Фитофаги	–	0.3 (1)	–	–	–	0.2 (1)	–
Фитофаги жующие	–	–	–	–	–	0.2 (1)	–
Альгофаги	–	0.3 (1)	–	–	–	–	–
Показатели							
Трофическое разнообразие, бит/г гильдии ($H_{тр}$)	1.0	1.44±0.12	1.14±0.16	1.29±0.09	0.38±0.13	0.12±0.1	2.01±0.14
Показатель конкуренции, Х/М	0	0.4	1.1	1.0	0.4	1.0	0.7
Доля хищных видов, % n	0	28.6	51.7	50	30.4	50	42.4
Доля «хищной» биомассы, % B_x	0	42.8	19.1	77.6	2.3	0.58	16.9
Число верховных хищников	0	3	1	1	1	1(3)	2(3)

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА

Окончание табл. 2

1	2	3	4	5	6	7	8
Число трофических уровней	2	4	5	4	3(4)	5	5
Число трофических групп	1	4	4	2	2	5	4
Число гильдий	1	6	9	3	5	7	8
Сапробность, <i>S</i>	(2.2) –β	2.52–α	2.33–β	2.6–α	2.26–β	2.99–α	2.43–β-α

Примечание. В скобках указано число видов.

В вершинной части канала обитали лишь фитодетритофаги-собиратели (средние и мелкие виды катушек и личинки льюинок). В переходном участке канала роль зоофагов возрастает вдвое, в их состав включаются гомотопные виды пиявок. Однако преобладают детритофаги-собиратели – атмосфернодышащие личинки р. *Ptychoptera*. В центральном участке при той же лидирующей группе происходит смена ведущей гильдии на сестоно-фитодетритофагов фильтраторов + собирателей, преимущественно крупных форм (р. *Contectiana*), при этом более разнообразными остаются собиратели (табл. 3). Второстепенна доля биомассы зоофагов при высоком разнообразии (11 видов клещей и насекомых из различных отрядов). В устьевой части канала доминируют хищники: гильдии хватателей (стрекозы, хириноиды) и гематофагов птиц (пиявки). Второстепенны «мирные» полифаги гильдии фитодетритофагов-собирателей (водяные ослики, водолубы и личинки льюинок).

Таблица 3

Трофическая структура донных зооценозов пойменных озёр р. Усмань в бобровом угодье (2006 г.)

Группы, гильдии	Участки, пункты						
	Оз. «Безымянное»				Оз. «Восьмёрка»		
	Вход бобровой тропы, урез	Вход бобровой тропы, литораль	Хатка, урез	Хатка, литораль	Устье I канала, урез	Контроль, урез	Исток II канала, урез
1	2	3	4	5	6	7	8
Зоофаги	3.8 (7)	63.5 (7)	7.4 (19)	2.9 (13)	10.03 (7)	14.9 (2)	9.7 (11)
Хищники хвататели	0.4 (5)	42.4 (5)	6.98 (17)	1.7 (9)	2.23 (6)	14.9 (2)	8.1 (9)
Гемофаги моллюсков	0.1 (1)	21.1 (2)	0.4 (1)	0.3 (1)	7.8 (1)	–	0.7 (1)
Гемофаги пойкилотермных	–	–	0.02 (1)	–	–	–	0.9 (1)
Гемофаги гомойотермных	3.3 (1)	–	–	0.9 (2)	–	–	–
Хищники «высасыватели»	–	–	–	0.02 (1)	–	–	–
Хищные полифаги	0.3 (3)	4.65 (2)	1.1 (2)	47.9 (2)	2.1 (2)	–	0.1 (1)
Всеядные соскребатели	0.1 (1)	3.95 (1)	0.1 (1)	47.9 (2)	0.4 (1)	–	–
Всеядные собиратели + хвататели	0.2 (2)	0.7 (1)	1.0 (1)	–	1.7 (1)	–	–
Фито-зоофаги	–	–	–	–	–	–	0.1(1)
«Мирные» полифаги	95.5 (8)	31.6 (3)	88.4 (20)	49.1 (15)	87.9 (6)	85.1 (4)	88.5 (9)
Сестоно-фитодетритофаги фильтраторы+собиратели	93.2 (2)	–	73.3 (5)	45.2 (4)	83.0 (2)	71.9 (1)	82.99 (4)

Окончание табл. 3

1	2	3	4	5	6	7	8
Фитодетритофаги-собиратели	2.3 (6)	31.6 (3)	15.1 (15)	3.93 (11)	4.9 (4)	13.2 (3)	5.5 (5)
Детритофаги	0.1(1)	–	2.8(3)	0.1(1)	–	–	0.3(2)
Детритофаги-глотатели	0.1 (1)	–	0.1 (2)	0.1 (1)	–	–	0.3 (2)
Детритофаги-собиратели	–	–	2.7 (1)	–	–	–	–
Фитофаги	–	–	0.6 (4)+	0.04 (1)	–	–	1.2 (1)
Фитофаги жующие	–	–	0.6 (3)	0.04 (1)	–	–	1.2 (1)
Альгофаги	–	–	+	–	–	–	–
Фунгиофаги	–	–	0.01 (1)	–	–	–	–

Показатели

Трофическое разнообразие, бит/г гильдии ($H_{тр}$)	0.46±0.15	1.76±0.09	1.31±0.17	1.41±0.12	0.98±0.16	1.14±0.11	0.97±0.17
Показатель конкуренции, X/M	1.1	3.0	0.8	0.9	1.5	0.5	1.1
Доля хищных видов, % n	52.6	75.0	43.8	46.9	60.0	33.3	50.0
Доля «хищной» биомассы, % B_x	3.95	65.8	7.95	26.9	11.08	14.9	9.75
Число верховных хищников	1	0	5 (6)	2	2	1	4
Число трофических уровней	5	4	5	5	5	3 (4)	5
Число трофических групп	4	3	5	5	3	2	5
Число гильдий	8	5	11 (12)	9	6	3	8
Сапробность, S	2.34-β	2.28-β	2.44-α-β	2.36-β	2.68-α	2.1-β	2.58-α

Роль хищных полифагов и фитофагов незначительна и не превышает 0.4% биомассы в местах обнаружения.

Бентос **II бобрового канала** характеризуется значительным снижением числа гильдий (7 гильдий) и трофического разнообразия сообществ (см. табл. 2), что обусловлено доминированием эдификатора (высоким уровнем концентрации его биомассы). Сообщества включали по 5 – 7 гильдий, число трофических уровней – от 3 в истоке до 5 в устье. Наиболее разнообразной и весомой группой были «мирные» полифаги. Лидирует гильдия фильтраторов + собирателей преимущественно крупных форм (*C. contecta*). В истоковой части большое значение имеют также мелкие двустворчатые *Cyclocalyx scholtzi* (Clessin, 1871) и битинии, в устьевой – *Viviparus viviparus* (L., 1758). Разнообразие, а также доля видов-зоофагов высока и сопоставима с временными заболоченными водоёмами (Силина, Прокин, 2008) при очень низкой доле «хищной» биомассы и уровне конкуренции. Вершинный и устьевой участки населяют мелкие генерализующие хищники (клоп пляж, жуки-плавунцы, либо клещи), а также мелкие и крупные негенерализующие зоофаги (пиявки родов *Hemiclepsis* и *Haementeria*, хирономиды). В сообщество устьевой части включается верховный хищник (*Somatochlora metallica* Vanderlinden, 1825). Роль детритофагов (олигохеты *Rhynchelmis limosella* (Hoffmeister, 1843)) и фитофагов (личинки огневок *Acentria ephemerella* (Denis et Schiffermuller, 1775)) несущественна (см. табл. 2).

Заметим, что качество воды по организмам зообентоса показывает повышение сапробности в устьевых зонах обоих каналов до альфа-мезосапробного уровня. Повышение уровня органического загрязнения от вершинной к устьевой частям имеет нелинейный характер.

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА

В оз. «Безымянное» выявлено 13(14) гильдий из 5 групп, сообщества включали 5, реже – 4 трофических уровня. Повышение разнообразия групп и гильдий наблюдалось у бобровой хатки (см. табл. 3).

В сообществах уреза воды абсолютно доминировали «мирные» полифаги с максимальным количеством их таксонов у хатки (20 видов). Ведущей гильдией были сестоно-фитодетритофаги фильтраторы + собиратели (93.2% биомассы), сформированной в основном лужанками *S. contecta*, в меньшей мере – хирономидами р. *Synendotendipes*. Более разнообразна гильдия фитодетритофагов-собирателей (катушки, водяной ослик, подёнки, жуки, ручейники, хирономиды, лвынки). Второстепенную роль в обоих сообществах играли хищники (до 7.4% биомассы) при максимальном их разнообразии у хатки. Роль биомассы детритофагов, хищных полифагов и фитофагов незначительна (до 2.8%).

В литоральных сообществах озера роль «мирных» полифагов снижается в 2-3 раза. У хатки, при той же лидирующей гильдии, они содоминировали с хищными полифагами. Незначительный вклад вносят детритофаги-глутатели и фитофаги, доля которых составляет около 0.1%.

На входе бобровой тропы доминировали зоофаги, при этом роль хищных полифагов сильно редуцирована (см. табл. 3). Гильдия фильтрующих «мирных» полифагов вытеснена собирателями (катушки, подёнки, лвынки).

В целом роль хищного звена оз. «Безымянное» выше в литорали, чем по урезу воды. При снижении доли облигатных зоофагов возрастает роль факультативных, что отмечалось ранее в исследованиях Зоринских болот и террасных водоёмов Усманского бора (Силина, Прокин, 2008). Доля хищных видов высока и заметно повышалась в сообществах у входа бобровой тропы, что обусловило здесь резкий рост конкуренции. При этом максимальным числом хищных видов отличались сообщества у хатки. Это обусловлено богатым видовым составом бентоса, в том числе и кормовых объектов для хищных. Здесь в сообществе уреза воды отмечено максимальное среди исследуемых число верховных хищников: 7 видов, среди которых 3 вида пиявок р. *Erpobdella* и клопы *N. cinerea* и *Pliocoris cimicoides* (Linnaeus, 1758). В других озёрных сообществах выявлено по одному виду конечных зоофагов (жуки плавунцы *Hyphydrus ovatus* (Linnaeus, 1761), *Hydroporus* sp. и пиявки *Erpobdella lineata* (O. F. Muller, 1774)).

В оз. «Восьмёрка» трофическое разнообразие сообществ относительно низкое, число гильдий по сравнению с оз. «Безымянное» на треть меньше: 10 гильдий из 5 трофических групп (см. табл. 3). Условно фоновый пункт отличался низким разнообразием гильдий – 3 гильдии по сравнению с 6 – 8 в других пунктах, где трофические пирамиды имели завершённую 5-уровневую структуру.

Донные сообщества оз. «Восьмёрка» характеризуются одинаково высокой во всех пунктах долей биомассы «мирных» полифагов (85.1 – 88.5%) с единой доминирующей гильдией сестоно-фитодетритофагов фильтраторов+собирателей. В условно контрольном пункте гильдия сформирована мелкими вальватами *V. planorbulina*, в пунктах зоогенного влияния – преимущественно лужанками *S. contecta*, менее значимы битинии, вальваты и хирономиды. Кроме лидирующей гильдии, из «мирных» полифагов присутствовали фитодетритофаги-собиратели

(катушки, плавунчики), максимально проявившиеся в условном контроле (13.2%), в других пунктах их доля почти втрое ниже. Роль детритофагов и фитофагов не превышает 1.2% биомассы сообществ.

Зоофаги оз. «Восьмёрка» имеют стабильную и почти одинаковую долю в сообществах с зоогенным влиянием (9.7 – 10.0%), с ее повышением в полтора раза в пункте условного контроля. В пунктах зоогенного влияния отмечено по 2 – 4 вида верховных хищников (пиявки р. *Erpobdella*, плавты *I. cimicoides* и стрелки *Coenagrion pulchellum* (Vanderlinden, 1825)). В условном контроле, где преобладают мелкие формы, роль верховного хищника, очевидно, выполняет мелкий генерализующий хищник – клоп *Plea minutissima* (Leach, 1817). Хищные полифаги играют незначительную роль в сообществах – до 2.1% биомассы. В целом доля хищных видов ниже, чем в оз. «Безымянное», однако остается на высоком уровне – от 33.3% в контроле, что типично для оптимально структурированных водных сообществ (Алимов, 2000), до 60.0% в пунктах зоогенного влияния, уровень конкуренции превышает 1.0, что свойственно некоторым экотонным ценозам (Силина, Прокин, 2008).

Трофическое разнообразие сообщества р. **Усмань** ниже впадения бобрового канала максимально среди исследуемых. Это определяется не столько разнообразием гильдий (8), сколько более равномерным распределением среди них биомассы за счет «измельчения» бентосных форм. Доля хищных видов и показатель конкуренции здесь заметно высоки, а доля «хищной» биомассы составила 16.9%. В состав сообщества входят верховные хищники – стрекозы *S. metallica* и вислокрылки *Sialis sordida* (Klingstedt, 1932). Соотношение трофических групп идентично таковому в канале, соединяющем реку и оз. «Восьмёрка», и в самом озере. «Мирные» полифаги (16 видов) составили 80.8% биомассы сообщества. Но происходит смена доминирующих гильдий: лидируют сестоно-фитодетритофаги-фильтраторы (речные шаровки р. *Rivicoliana*). Менее значимы гильдии фильтраторов+собираателей и фитодетритофагов-собираателей. Хищники имели второстепенное значение (16.3%) при высоком разнообразии (12 видов). Роль хищных полифагов и детритофагов из гильдии глотателей незначительна и в целом не превышала 2.9% (см. табл. 2).

Сапробиологический анализ качества воды по организмам зообентоса показывает повышение сапробности в устьевых зонах обоих каналов до альфа-мезосапробного уровня, в пункте условного контроля воды относятся к бэта-мезосапробной зоне (оз. «Восьмёрка»). Для прибрежной зоны оз. «Безымянное» уровень органического загрязнения находится преимущественно в пределах бэта-мезосапробной зоны с высокими значениями индекса для класса. Судя по индексам сапробности, сильное биогенное воздействие у бобровой хатки в период обследования отсутствовало. Вероятно, она использовалась в весенний период, после чего созданные бобром дополнительные ниши были активно реализованы аборигенными видами гидробионтов, что интенсифицировало процессы самоочищения. В **бобровых каналах** выявлено нелинейное повышение уровня органического загрязнения от вершинной к устьевой частям. Индекс сапробности в р. **Усмань** ниже впадения бобрового канала свидетельствует о существенной биогенной нагрузке в данном пункте (бэта-альфа-мезосапробная зона) (см. табл. 2, 3).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. В зоне бобрового угодья смешанного пойменно-микроруслового типа в Усманском бору выявлено 172 вида донных беспозвоночных, относящихся к 4 типам, 8 классам, 21 отряду, 60 семействам и 121 роду.

2. Богатый таксономический состав беспозвоночных в зоне строительной деятельности бобра (60 видов у уреза непосредственно рядом с хаткой и 56 – в литорали) может являться примером сгущения жизни в биотопе с существенной биогеогенной дотацией и созданной бобром микробиотопической базы в экотонной озёрной зоне.

3. Большинство сообществ имеет завершённую 5-уровневую трофическую структуру, включающую богатый комплекс крупных верховных хищников (стрекоз, клопов, пиявок). Кроме сообществ первого бобрового канала, носящих черты временных водоёмов, в трофической структуре преобладали «мирные» полифаги, преимущественно смешанные фильтраторы крупных и средних форм (брюхоногие, хирономиды р. *Chironomus*, *Synendotendipes* и др.). В озёрной литорали существенна роль облигатно- и факультативно-хищных форм. Возрастание уровня конкуренции отмечено в зарегулированной и устьевой частях каналов, у бобровой тропы и на устьевых участках оз. «Восьмёрка». Насыщение гильдиями повышено в зонах влияния бобра по урезу воды, трофическое разнообразие – в литорали (оз. «Безымянное»).

5. Подтверждается усиление роли смешанных фильтраторов в пойменных водоёмах за счёт крупных форм брюхоногих, но не установлено (в отличие от прудов на бобровых реках Дарвинского заповедника) возрастание доли собирателей и детритофагов-глотателей, что, очевидно, является следствием не столь значительных перестроек в результате жизнедеятельности бобра давно сложившихся пойменных зоокомплексов.

6. По данным сапробиологического анализа проявляется высокая степень биогеогенной нагрузки на литораль пойменных озёр по мере повышения трофности и класса сапробности вод в контактных зонах. Уровень органического загрязнения в каналах нарастает от вершинной к устьевой частям, в озёрах – в зонах контакта с бобровыми каналами и бобровой постройкой (сопряжено с возрастанием трофности в зоне уреза воды).

7. Обнаружена многовариантность откликов в структурной организации донных сообществ. Биотопические и гидрологические особенности зон зоогенного влияния проявляются в форме адаптационных изменений видовой, доминантной и трофической структур, что можно рассматривать как следствие влияния строительной деятельности бобра и его существенных биогеогенных дотаций.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А. Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб. : Наука. С.-Петербург. отд-ние, 2000. 147 с.
- Завьялов Н. А., Крылов А. В., Бобров А. А. Влияние речного бобра на экосистемы малых рек. М. : Наука, 2005. 186 с.
- Залетаев В. С. Экологически дестабилизированная среда (экосистемы аридных зон в изменяющемся гидрологическом режиме). М. : Наука, 1989. 150 с.

Зинченко Т. Д., Головатюк Л. В. Структура реофильных сообществ макрозообентоса малой реки Байтуган (бассейн нижней Волги) // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2007. Т. 9, № 4. С. 1020 – 1035.

Извекова Э. И. Питание и пищевые связи личинок массовых видов хирономид Учинского водохранилища : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1975. 23 с.

Кадастр беспозвоночных животных Воронежской области / под ред. проф. О. П. Негрובה. Воронеж : Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 2005. 825 с.

Косякова В. М., Хицова Л. Н. К изучению макрозообентоса в водоемах Усманского бора – местах обитания бобра (*Castor fiber* L.) // Эколого-фаунистические исследования в Центральном Черноземье и сопредельных территориях : материалы 3 регион. конф. Липецк : Изд-во Липец. гос. пед. ун-та, 2008. С. 48 – 50.

Крылов А. В. Зоопланктон равнинных малых рек. М. : Наука, 2005. 263 с.

Мелашенко М. В., Хицова Л. Н. О макрозообентосе в водоемах поймы р. Усмань – местах обитания бобра (*Castor fiber* L.) // Экологические проблемы промышленных городов : в 2 ч. Саратов : Изд-во Сарат. гос. техн. ун-та, 2009. Ч. 2. С. 171 – 174.

Монаков А. В. Питание пресноводных беспозвоночных / Ин-т проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН. М., 1998. 320 с.

Паенко Н. К., Маликов В. С., Степанцова Н. Ю. К изучению донных биоценозов р. Усмань и водоемов ее поймы // Тр. биол. учеб.-науч. базы Воронеж. гос. ун-та «Веневитиново». Вып. II. Состояние и проблемы экосистем Среднего Подонья. Воронеж, 1992. С. 102 – 118.

Силина А. Е., Прокин А. А. Трофическая структура макрозообентоса болотных водоемов лесостепной зоны Среднерусской возвышенности // Биол. внутренних вод. 2008. № 3. С. 35 – 44.

Сладечек В., Розмайлова В. Унифицированные методы исследования качества вод. Ч. III. Индикаторы сапробности. М. : Изд. отд. Упр. дел секретариата СЭВ, 1977. 92 с.

Толкачев В. И., Саутин В. И. Бобры в Белорусском Полесье. Минск : Университетское, 1988. 88 с.

Naiman R. J., Melillo J. M., Hobbie J. E. Ecosystem alteration of boreal forest streams by beaver (*Castor canadensis*) // Ecology. 1986. Vol. 67, № 5. P. 1254 – 1269.