

**О ВЛИЯНИИ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ РЕЧНОГО БОБРА –  
*CASTOR FIBER* (CASTORIDAE, MAMMALIA)  
НА БИОРАЗНООБРАЗИЕ ЭКОСИСТЕМ МАЛЫХ РЕК  
ЛЕСОСТЕПНОЙ ЗОНЫ**

**В. В. Осипов<sup>1</sup>, И. В. Башинский<sup>2</sup>, В. Н. Подшивалина<sup>3</sup>**

<sup>1</sup> Государственный природный заповедник «Приволжская лесостепь»  
Россия, 440031, Пенза, Окружная, 12А

E-mail: osipovv@mail.ru

<sup>2</sup> Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН  
Россия, 117071, Москва, Ленинский просп., 33

<sup>3</sup> Государственный природный заповедник «Присурский»  
Россия, 428034, Чебоксары, пос. Лесной, 9

Поступила в редакцию 31.07.16 г.

**О влиянии деятельности речного бобра – *Castor fiber* (Castoridae, Mammalia) на биоразнообразие экосистем малых рек лесостепной зоны.** – Осипов В. В., Башинский И. В., Подшивалина В. Н. – Получены предварительные данные о влиянии средообразующей деятельности бобра на экосистемы малых водотоков трех степных участков заповедника «Приволжская лесостепь» в бассейне р. Хопёр. На примере зоопланктона, рыб и амфибий показано, что в результате появления бобровых прудов численность всех изученных групп организмов возрастает. При долговременном существовании прудов численность рыбного населения снижается, а амфибии, наоборот, еще больше увеличивают свою численность. В спущенных прудах численность планктона и амфибий снижается, а вот рыбное население увеличивает свою численность, что связано с появлением большей проточности.

*Ключевые слова:* малые реки, лесостепь, влияние жизнедеятельности *Castor fiber*, зоопланктон, рыбы, амфибии

**On the *Castor fiber* (Castoridae, Mammalia) activity influence on the ecosystem biodiversity of small rivers in the forest-steppe zone.** – Osipov V. V., Bashinsky I. V., and Podshivalina V. N. – Preliminary data on the *Castor fiber* activity influence on the ecosystem biodiversity of small rivers in three steppe clusters within the State Nature Reserve “Volga forest-steppe” were obtained. With zooplankton, amphibians and fish as examples, it was shown that after beaver-made ponds had appeared, the abundance of all these groups increased. In old ponds, the fish abundance decreases whilst the amphibian one continues to increase. In drained ponds, the zooplankton and amphibian abundance decreases while the fishes become more numerous, due to the appearance of better flowability.

*Key words:* small rivers, forest-steppe zone, *Castor fiber*, activity influence, zooplankton, fish, amphibians.

DOI: 10.18500/1684-7318-2017-1-69-83

## **ВВЕДЕНИЕ**

К началу XXI в. на территории Евразии в результате реинтродукции и последующего саморасселения произошло практически полное восстановление естест-

венного ареала речного бобра (*Castor fiber* Linnaeus, 1758). В связи с тем, что многие экосистемы в пределах исторического ареала этого вида за время его отсутствия претерпели существенные изменения, речной бобр во многих случаях выступает в роли чужеродного вида (Дгебуадзе, 2000; Завьялов и др., 2005). В то же время жизнедеятельность речного бобра, оказывающая существенное воздействие на многие группы организмов и приводящая к преобразованию среды и интенсивным сукцессионным процессам в экосистемах, позволяет его считать видо-эдификатором (Сукачев, 1928), или «ключевым видом» (Paine, 1969; Mills et al., 1993). В последнее время в отечественной литературе влияние бобров на окружающую среду именуют средообразующей деятельностью. Особенно велико воздействие бобров на экосистемы малых рек.

На территории России изменения экосистем в связи климатическими и антропогенными воздействиями привело к тому, что бобры в настоящее время сталкиваются с нехваткой местообитаний с подходящими условиями и кормовой базой. В результате во многих регионах наблюдаются не только исключительно высокая плотность поселений, но и заселение бобрами мало пригодных для обитания биотопов. Наиболее ярко это проявляется в условиях лесостепной природной зоны, где бобр начинает осваивать даже степные водотоки.

В нашей стране комплексные исследования воздействия бобров на водные и околотовные экосистемы начаты сравнительно недавно (Завьялов и др., 2005; Экология малой реки..., 2007; Дгебуадзе и др., 2009, 2012). Большая часть этих работ проведена на ООПТ. В рамках данных работ рассмотрены вопросы, связанные с изучением влияния кормодобывающей деятельности речного бобра на прибрежные биотопы, развитие растительности бобровых прудов, видовой состав, численность и биомассу водных беспозвоночных, рыб и амфибий малых рек.

Настоящее исследование ставит своей целью оценить воздействие бобров на биоразнообразие экосистем малых рек лесостепной зоны.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

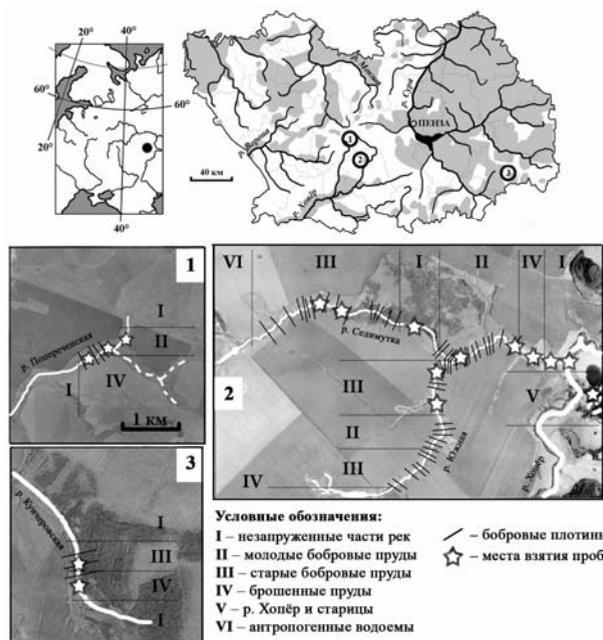
Исследования проводились в 2014 г. на трех участках заповедника «Приволжская лесостепь» (Пензенская область): «Попереченская степь», «Кунчеровская лесостепь» и «Островцовская лесостепь» (рис. 1).

На данных участках в общей сложности было обследовано четыре водотока – малые реки Селимутка, Южная, Попереченская и Кунчеровская (табл. 1). На первом этапе исследований описывались бобровые местообитания степных рек. Для этого выбирались наиболее типичные отрезки долины, для которых фиксировались следующие характеристики: степень бобрового воздействия (наличие плотин, запруд, возраст и состояние поселения); размерные характеристики – глубина, ширина, протяженность (для прудов); наличие стока и скорость течения на русловых участках и в спущенных прудах; освещенность; температура воды; pH; содержание растворенного в воде кислорода (мг/л). С помощью GPS на карту наносились все бобровые плотины на обследованных водотоках.

Расположение станций варьировало для разных исследований ввиду специфичности изучаемых объектов. Для амфибий как полуводных организмов прово-

## О ВЛИЯНИИ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ РЕЧНОГО БОБРА

дилься исследования фауны и оценки численности, как в пойменных экосистемах, так и вне долин степных рек, в то время как пробы гидробионтов и ихтиофауны были привязаны исключительно к водным объектам.



**Рис. 1.** Места проведения исследований: 1 – участок «Попереченская степь», 2 – «Островцовская лесостепь», 3 – «Кунчеровская лесостепь»

топа на каждом участке 50 – 100 л воды через планктонную сеть с размером ячеек 0.064 мм и последующей фиксацией 4%-ным раствором формалина (Методика..., 1975). С целью оценки уровня разнообразия зоопланктонного сообщества использовался индекс Шеннона, вычисленный на основе данных о численности (Андроникова, 1996). Индивидуальные массы организмов определялись по степенным уравнениям, связывающим их длину с массой (Балушкина, Винберг, 1979). Анализ трофической структуры производился на основе выделения групп животных в соответствии с классификацией, разработанной Ю. С. Чуйковым (1981). Индекс сапробности рассчитывался по методу Пантле и Букк в модификации Сладечека (Sladecsek, 1973, 1983).

Изучение структуры рыбного населения было проведено только на участке Островцовская лесостепь. Всего было обследовано 7 станций на р. Селимутка и р. Южная. В водоёмах участков «Кунчеровская лесостепь» и «Попереченская степь» рыбное население отсутствовало. Для исследований ихтиофауны использовались подъемник 1×1 м с ячейкой 3 мм, а также 6 ловушек (типа верша). Из шес-

Для исследований зоопланктона отбор проб проводился по окончании весеннего паводка, в конце мая, а также в летнюю межень и в осенний паводок 2014 г. Всего было исследовано 30 интегральных проб. Пробы были отобраны на участке «Островцовская лесостепь» (старые бобровые пруды на р. Селимутка и на р. Южная, два спущенных пруда, русловой участок и р. Хопёр), на участке «Попереченская степь» (молодой пруд, спущенный пруд, русловой участок) и на участке «Кунчеровская лесостепь» (старый пруд и русловой участок). Отбор и обработка проб осуществлялись согласно общепринятой методике процеживанием с учетом особенностей био-

ти вершей три было с ячейёй 5 мм, длиной 700 мм, с диаметром входного отверстия 120 мм, и три – с ячейёй 2 мм, длиной 350 мм, с диаметром входного отверстия 60 мм. Отловы мальковым подъемником делали в апреле – мае 2014 г. Отловы ловушками производились в июне – июле 2014 г. Общий объемом наблюдений составил 72 ловушко/суток. Для всех станций использовался один и тот же набор орудий лова. Продолжительность лова также была одинаковой. Для каждого биотопа для определения численности рыб на единицу площади облавливали 10 м<sup>2</sup>. Всего было поймано и проанализировано 274 экз. рыб.

Таблица 1

Характеристика обследованных малых рек

Показатели	Участок заповедника			
	«Островцовская лесостепь»		«Попереченская степь»	«Кунчеровская лесостепь»
	р. Селимутка	р. Южная	р. Попереченская	р. Кунчеровская
Бассейн	Донской		Донской	Волжский
Количество мест отбора проб	7	3	3	2
Год заселения бобрами	2004	2004	2012	2011
Количество плотин на 1 км течения	3.7	6.4	Менее 3	Менее 3
Расход воды, м <sup>3</sup> /с	0.1–0.17	0.001	0.003	0.001
Содержание растворенного в воде кислорода, мг/л	<u>0.4–11.5</u> 7.6	<u>0.4–10.4</u> 4.13	<u>2.5–12</u> 7.3	<u>7.1–11.2</u> 9.4
Кислотность воды (рН)	<u>7.8–8.1</u> 8.0	<u>7.9–8.2</u> 8.0	<u>7–8.5</u> 7.9	<u>7.8–8.2</u> 8.0

*Примечание.* В числителе – размах колебаний, в знаменателе – средняя величина.

Для изучения фауны амфибий водотоки также обследовались несколько раз в год – весной в период нереста амфибий и в летние месяцы в период развития головастиков. Отмечалось наличие амфибий и количество видов. Для обнаруженных видов отмечалось наличия размножения в каждом конкретном местообитании – факт нереста устанавливался по наличию спаривающихся пар, кладок икры или головастиков. В каждом местообитании проводилась оценка относительной численности амфибий. Учеты взрослых особей по периметру водоёма проводились с помощью метода визуальных учетов (Хейер и др., 2003). Головастиков учитывали сачковым методом (Хейер и др., 2003), облавливая в каждом местообитании 1 м<sup>2</sup> воды. Кроме этого, были заложены ловчие линии (два 10-метровых заборчика в 2014 и 21 заборчик в 2015 г.). Заборчики устанавливались по методике М. В. Ермохина, В. Г. Табачишина (2011), которая позволяет неполное огораживание водоёма для учета сеголеток амфибий. Всего отработано 10 суток наблюдений в 2014 и 38 – в 2015 г. Лягушки из гибридного комплекса (*Pelophylax esculentus-complex*) были определены молекулярно-генетическим методом О. А. Ермаковым в лаборатории молекулярной экологии и систематики животных Пензенского государственного университета, и отнесены к озёрной лягушке (*Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771)). Помимо основных модельных местообитаний упоминавшихся

## О ВЛИЯНИИ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ РЕЧНОГО БОБРА

выше, для изучения амфибий большая часть долин водотоков была обследована рекогносцировочными и учетными маршрутами, проведена общая оценка видового и количественного распределения амфибий по водотокам, выявлены места основных нерестилищ. Так как амфибии нашей фауны имеют разные сроки размножения, разный образ жизни, требуют разных методов учёта, данные об их численности для удобства сравнения были разделены по градациям – редкий, обычный и массовый. Для каждого вида градации складывались из данных, полученных следующими методами: обыкновенный тритон (учёты сачком), учёты ловчими линиями), гребенчатый тритон (учёты сачком), краснобрюхая жерлянка (учёты ловчими линиями), обыкновенная чесночница (учёты ловчими линиями), учёты сачком для личинок), зелёная жаба (визуальные учёты), остромордая лягушка (визуальные учёты, учёты ловчими линиями, учёты сачком), озёрная лягушка (визуальные учёты, учёты сачком, учёты ловчими линиями).

Обработка и анализ данных проводился с помощью пакетов компьютерных программ Statistica 7 и Microsoft Office Excel 2007.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Бобровые местообитания были условно разделены на четыре типа в зависимости от степени воздействия деятельности бобров.

*Русловые участки без воздействия бобров.* Бобры могут посещать такие местообитания, но не сооружают плотин и не заселяют их. По нашим наблюдениям, основными причинами отсутствия бобров на некоторых участках лесостепных рек являются слабая кормовая база со скудной древесной растительностью, высокая крутизна береговых склонов, вызванная характерной для природной зоны эрозией, а также антропогенные факторы.

*Молодые бобровые пруды.* Пруды, которые появились в недавнее время (время образования 1-2 года) или пруды руслового типа на реках с высоким уровнем паводков, где плотины ежегодно размываются. Образованные биотопы часто обладают бедной кормовой базой, из-за чего бобры долго в них не задерживаются. Размер прудов от 500 до 3000 м<sup>2</sup>, глубина 0.7 – 1.5 м.

*Старые бобровые пруды.* Возраст таких водоёмов составляет более 3 лет. Обычно они расположены на слабых водотоках, где бобры вынуждены строить каскады плотин. Растительность представлена разными сообществами, но преимущественно это луга и развитые прибрежные ивняки. Старые пруды достигают крупных размеров, до 10 000 м<sup>2</sup>, с глубиной до 1.5 – 2.0 м. Такие пруды отличаются низким содержанием кислорода и большим количеством биогенов.

*Заброшенные бобровые пруды.* Представляют собой русловые участки, которые образуются после ухода бобра и разрушения плотин. От типичных русловых участков отличаются остаточными элементами бобровой деятельности – валы плотин, бобровые каналы, заводи, заиленность, повышенная освещенность из-за снятия бобрами древесного покрова. На таких участках снижается скорость течения, уменьшается глубина. Как правило, спустя некоторое время, если не произошло повторного заселения бобрами, такие участки переходят в разряд русловых местообитаний.

**Особенности структуры сообществ зоопланктона бобровых местообитаний.** Наиболее богата фауна зоопланктона в реках на участках «Островцовская лесостепь» и «Попереченская степь» (53 и 56 видов соответственно). В течение сезона основу фауны в исследованных реках представляют преимущественно Rotifera (43 – 54% суммарного видового богатства на каждом участке в отдельности). Высокое разнообразие коловраток в целом типично для малых рек. Однако с заселением их бобрами увеличивается роль ветвистоусых (в среднем их доля в видовом богатстве заселенных бобром рек составила  $31.4 \pm 1.7\%$ , в контроле 23.8% (р. Хопёр)), что в наибольшей степени проявилось в р. Попереченская, где эта группа рачков составляет 36% видового богатства. На малых реках в «Островцовской лесостепи», наиболее продолжительное время заселенных бобрами, наблюдается большее видовое разнообразие вторичных фильтраторов из числа Chydoridae, зарослевых и прибрежных форм коловраток (род *Trichocerca*) и ветвистоусых (род *Alona*, род *Pleuroxus*, *Simocephalus vetulus* (O. F. Müller)). В толщу воды вымываются обитатели дна и придонных слоев ракообразные *Paracyclops f. orientalis* (Alekseev) и коловратки рода *Rotaria*. Обнаружены не требовательный к кислороду собиратель *Eucyclops serrulatus* (Fischer) и предпочитающие заводи с осевшим детритом коловратки *Euchlanis dilatata* Ehrenberg, *E. deflexa* Gosse.

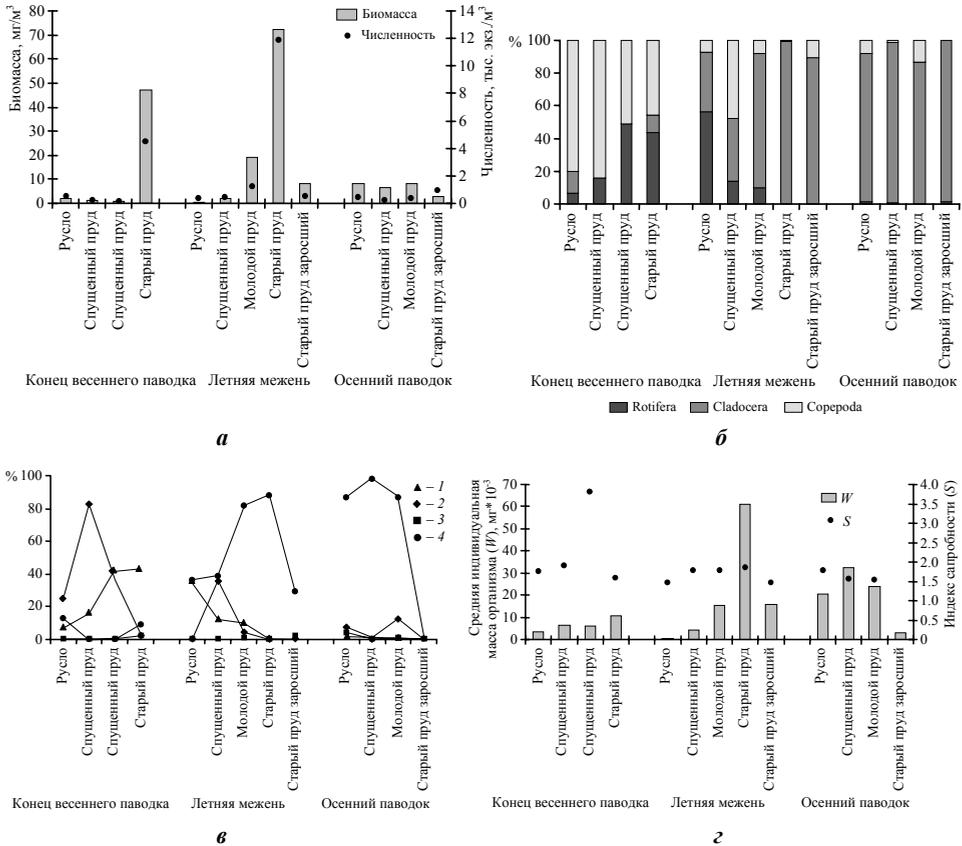
В русловых проточных участках малых рек по окончании весеннего паводка доминируют науплиусы и копепоидиты циклопов, обильны взрослые циклопы-собиратели *E. serrulatus*, *P. f. orientalis* (Alekseev) и коловратки *E. dilatata*. В летнюю межень весомый вклад в суммарную биомассу наряду с перечисленными организмами, добывающими пищу с поверхности субстрата, вносит *Bosmina longirostris* (O. F. Müller).

В молодых и заброшенных бобровых прудах основу биомассы планктона весной и в летнюю межень составляют крупные ветвистоусые-фильтраторы *S. vetulus* (O. F. Müller). В летнюю межень и осенний паводок, как в молодых, так и в старых слабозаросших прудах, обильны первичные фильтраторы *Daphnia longispina* O. F. Müller и *D. pulex* De Geer. В старом заросшем действующем бобровом пруду на участке «Островцовская лесостепь» в летнюю межень по численности и биомассе доминируют хищные ветвистоусые *Polyphemus pediculus* (L.) и фильтраторы *B. longirostris* (O. F. Müller), осенью преобладают предпочитающие активный захват веслоногие *Megacyclops viridis* (Jurine), обильны коловратки рода *Lecane*. В спущенных бобровых прудах фауна и состав доминирующих форм сходны с проточными участками. Летом в составе доминирующих форм отмечен также вторичный фильтратор *Chydorus sphaericus* (O. F. Müller).

Таким образом, в образовавшихся в результате жизнедеятельности бобров прудах обитают относительно более крупные организмы зоопланктона (в 2.4 – 4.4 раза крупнее по сравнению с контрольными русловыми участками). В течение сезона происходит постепенная смена состава сообществ зоопланктона, в результате чего более мелкие обитатели толщи воды коловратки-вертикаторы замещаются крупными ветвистоусыми-первичными фильтраторами (рис. 2). Исключение составляет старый заросший пруд, где в летне-осенний период по доле в суммарной биомассе доминируют хищные ветвистоусые и веслоногие ракообразные ( $70.3 \pm 11.7\%$ ).

## О ВЛИЯНИИ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ РЕЧНОГО БОБРА

В старых прудах с разной степенью зарастания разнообразие и выравненность зоопланктона, имея высокий (относительно русловых участков) уровень (1.96 – 3.33 бит), снижается к концу сезона (1.08 – 1.61 бит). В русловых проточных участках индекс Шеннона незначительно увеличивается с весны к летней межени (в 1.1 – 1.3 раза) и держится на этом уровне и в осенний паводок.



**Рис. 2.** Показатели количественного развития и структуры зоопланктона заселенных бобром малых степных рек в основные фазы гидрологического цикла (на примере малых рек участка «Островцовская лесостепь»): а – численность и биомасса зоопланктона; б – соотношение основных таксономических групп зоопланктона по биомассе, %; в – соотношение основных экологических групп, % от суммарной биомассы (1 – вертикация, 2 – собирание, 3 – вторичная фильтрация, 4 – первичная фильтрация); г – индекс сапробности (S) и средняя индивидуальная масса организма (W, мг\*10<sup>-3</sup>)

Показатели численности и биомассы зоопланктона на всех исследованных водотоках в молодых и старых бобровых прудах в несколько раз превышали таковые в русловых участках или в спущенных прудах (весной – летом в 12 – 300 раз в за-

висимости от участка) (см. рис. 2). Два последних вида биотопов по этим характеристикам более сходны (в «Попереченской степи» биомасса зоопланктона в действующих прудах в 2.0 – 4.7 раза выше, чем в заброшенных; в «Островцовской лесостепи» – в 1.3 – 42.3 раза). В заросшем старом пруду обилие зоопланктона в осенний паводок в 2.2 – 2.8 раза ниже, чем в других прудах и проточных участках. В целом осенний паводок характеризуется менее значительными отличиями в численности, биомассе, соотношении основных групп между отдельными видами биотопов рек.

Уровень сапробности (см. рис. 2) позволяет отнести воды большинства участков исследованных малых рек в течение всего сезона к  $\beta$ -мезосапробной зоне.

В целом в исследованных бобровых водотоках, расположенных в лесостепных и степных ландшафтах, в составе и структуре сообществ зоопланктона отмечаются особенности, выявленные для аналогичных водных объектов южной тайги (Крылов, 2005). В частности, это касается преобладания более крупных особей в запруженных участках, увеличения биомассы и численности сообществ в них, повышения роли первичных фильтраторов. Наряду с этим фауна заселенных бобром степных малых рек разнообразнее во все фазы гидрологического цикла и несколько отличается по составу. Особенностью исследованных степных водотоков является также обилие в весенний паводок в русловых участках и спущенных проточных прудах организмов-собирателей детрита, осевшего на дне (см. рис. 2). Это, вероятно, является отражением гидрологического режима малых рек в степных ландшафтах, благодаря которому гораздо более обильный, чем в лесных ландшафтах (Материалы..., 1981, 1982), весенний паводок выносит с водосбора преимущественно детрит (Мозжерин, Курбанова, 2004). Из исследованных объектов доля вторичных фильтраторов и собирателей выше в малых реках типичных степей (в «Попереченской степи» –  $8.2 \pm 1.7$  и  $20.4 \pm 4.7\%$  соответственно, в «Островцовской лесостепи» –  $0.4 \pm 0.2$  и  $11.3 \pm 4.3\%$ ). Поскольку основным источником поступления взвешенного органического вещества в малые реки в степных условиях является именно весенний паводок, а осенний – по объему незначителен и не вносит существенных изменений в жизнь реки, в течение сезона на разных по условиям регулирования участках происходит сукцессия сообществ зоопланктона, сопровождающаяся постепенной сменой видов с разным способом добывания пищи и типом питания. При этом уровень разнообразия и выравненности сообществ на проточных и запруженных участках меняется разнонаправлено.

**Рыбное население бобровых местообитаний.** В результате проведенных исследований в 2014 г. в водотоках участка «Островцовская лесостепь» было обнаружено 7 видов рыб: верховка *Leucaspis delineatus*, золотой карась *Carassius carassius*, усатый голец *Barbatula barbatula*, балтийская щиповка *Sabanejewia baltica*, украинская минога *Eudontomyzon mariae*, вьюн *Misgurnus fossilis*, щука *Esox lucius*. В структуре общих уловов по численности преобладали верховка 79.6% и усатый голец 12.8%, доля остальных видов составляла 7.6%.

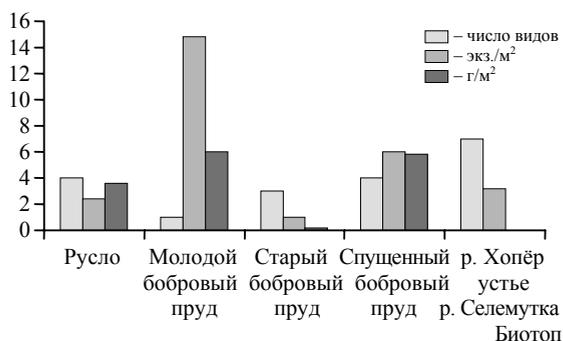
По данным отловов мальковым подъемником, высокой численностью и биомассой рыб среди исследованных биотопов выделялся молодой бобровый пруд (рис. 3), при этом рыбное население здесь было представлено единственным видом (верховкой).

## О ВЛИЯНИИ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ РЕЧНОГО БОБРА

Однако в летний период этот пруд разрушился, уровень резко упал, и более благоприятные условия сложились для усатого гольца, а верховка почти исчезла из этого местообитания (табл. 2). В старом бобровом пруду наблюдалась обратная картина: биомасса и численность упала, но возросло видовое разнообразие (см. рис. 3).

Русловые участки отличались самой разнообразной ихтиофауной, которая насчитывала 4 вида: украинская минога, верховка, усатый голец, балтийская щиповка. В таких местообитаниях по численности доминировал усатый голец, а по биомассе выделялись минога (русло спущенного пруда) и усатый голец (русловой участок).

Важно отметить, что поимки миноги имели сезонный характер, так как в период облова в конце мая из р. Хопёр в р. Селимутка наблюдался массовый ход миноги на нерест и биомасса этого биотопа может быть завышена по сравнению с другими месяцами. По нашим наблюдениям, нерестующие особи в большом количестве скапливались у нижнего бьефа первой бобровой плотины на р. Селимутки и, по видимому, не могли её преодолеть, так как выше этого биотопа минога в уловах в течение всего сезона не встречалась. На русловых участках поймана и балтийская щиповка, также больше не встречавшаяся на других станциях. Таким образом, оба вида были отмечены только в русловых участках, расположенных ниже зоны бобрового воздействия, и проникли в водоток из р. Хопёр.



**Рис. 3.** Численность рыб и рыбообразных по биотопам, р. Селимутка, май

**Таблица 2**

Относительная численность рыб в р. Селимутка и р. Южная, июнь – июль 2014 г., верши

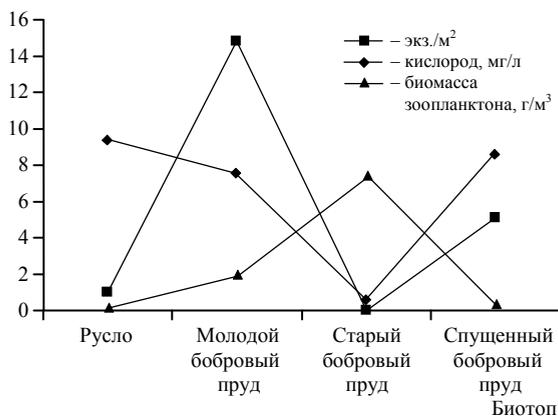
Биотоп	Вид	Уловистость, экз./на единицу пром. усилия
Изолированный русловый участок Спущенный пруд	Усатый голец	1.17
	Верховка	0.08
	Вьюн	0.08
	Усатый голец	0.67
	Всего	0.83
Старый бобровый пруд	Щука (juv)	0.08
	Золотой карась	0.17
	Всего	0.25

Помимо малькового подъёмника, для уточнения оценок численности рыб были использованы ловушки типа верша и выбраны схожие биотопы, расположенные в других районах речной системы р. Селимутка. По сравнению с русловыми участками, связанными с р. Хопёр, русловый участок, расположенный в центральной части р. Селимутка (и изолированный бобровыми плотинами) характеризовал-

ся очень бедной ихтиофауной, в уловах встречался исключительно усатый голец (см. табл. 2).

Видовой состав другого старого бобрового пруда на р. Южная (правый приток р. Селимутка) отличался от прочих местообитаний. Только здесь в уловах не встречались голец и верховка, а отмечены щука и золотой карась. Появление этих видов в уловах связано, по нашему мнению, с расположенным выше по течению заброшенным рыбохозяйственным прудом. Отсутствие гольца и верховки на этой станции можно объяснить низким содержанием кислорода в воде (см. табл. 1). Относительная численность рыб в этом биотопе была минимальной (см. табл. 2). Спущенный пруд, бывший в апреле – мае молодым бобровым прудом, по численности рыб почти не уступал русловому участку, зато отличался более разнообразным рыбным населением (см. табл. 2). Здесь был пойман вьюн, ранее не встречавшийся в других биотопах. Заиливание русла, оставшееся после бобрового пруда, создали для этого вида благоприятные условия.

Таким образом, речные биотопы, незаселенные бобром, характеризуются довольно высоким биоразнообразием, но невысокой биомассой и численностью рыб. После заселения бобров и постройки плотин биоразнообразие рыб резко падает, а биомасса становится максимальной.



**Рис. 4.** Динамика численности верховки, насыщенности воды кислородом и биомассы зоопланктона по мере изменения бобром среды обитания

За счет уменьшения скорости течения в молодом бобровом пруду создаются благоприятные предпосылки для развития зоопланктона, что положительно сказывается на численности верховки (рис. 4).

По мере старения бобрового пруда на фоне возросшей биомассы зоопланктона и снижения содержания кислорода в воде (см. рис. 4), биоразнообразие рыб возрастает, а биомасса и численность падают. В структуре уловов начинают преобладать нетребовательные к кислороду виды – щука, карась. После разрушения бобровой плотины видовое разнообразие рыб восстанавливается, а биомасса и численность, по сравнению с нативными биотопами, даже увеличивается. Участки, расположенные ниже бобровых плотин, лучше заселены рыбами, которые могут сюда проникать из р. Хопёр (в частности, украинская минога, балтийская щиповка).

**Особенности распространения амфибий в бобровых местообитаниях.** Всего в долинах малых степных рек нами обнаружено пять видов амфибий: обыкновенный тритон (*Lissotriton vulgaris* (Linnaeus, 1758)), обыкновенная чесночница (*Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768)), зелёная жаба (*Bufo viridis* Laurenti, 1768), остромордая (*Rana arvalis* Nilsson, 1842) и озёрная лягушка (*Pelophylax ridibundus*

## О ВЛИЯНИИ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ РЕЧНОГО БОБРА

(Pallas, 1771)). Все эти виды достоверно нерестятся в бобровых прудах на исследованных водотоках, кроме этого на прилегающих территориях обнаружены гребенчатый тритон (*Triturus cristatus* (Laurenti, 1768)) и обыкновенная жерлянка (*Bombina bombina* (Linnaeus, 1761)) (табл. 3).

**Таблица 3**

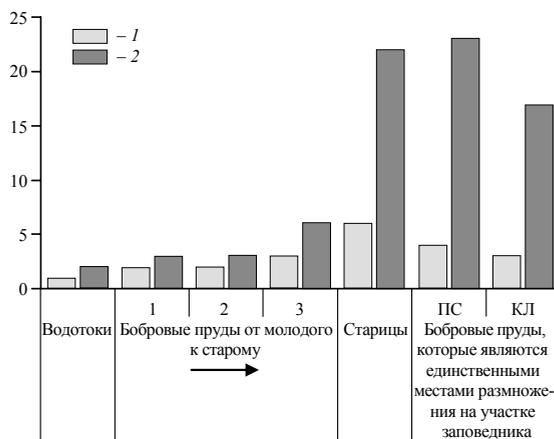
Виды амфибий, обнаруженные во время исследований в разных типах водоёмов

Виды амфибий	Русловые участки	Молодые бобровые пруды	Старые бобровые пруды	Брошенные бобровые пруды	Естественные стоячие водоёмы ( старицы )
Обыкновенный тритон	–	–	Р	–	О
Гребенчатый тритон	–	–	–	–	Р
Краснобрюхая жерлянка	–	–	–	–	М
Обыкновенная чесночница	–	Р	Р	–	М
Зелёная жаба	–	Р	–	–	–
Остромордая лягушка	Р	О	О	Р	О
Озёрная лягушка	О	О	М	О	М

*Примечание.* Р – редкий вид, О – обычный вид, М – массовый вид.

Во всех типах водоёмов были обнаружены только остромордая и озёрная лягушки. Остромордая лягушка использовала водоёмы лишь в период размножения, единственным постоянно живущим в бобровых местообитаниях видом амфибий была озёрная лягушка. Наблюдалась тенденция увеличения её численности при более продолжительном существовании бобрового водоёма (рис. 5).

Старые бобровые пруды отличаются широкими мелководьями и затопленными лугами, течения почти нет из-за высокой плотности плотин (4.1 плотины/км), негативная роль паводков снижается. На 17 обследованных старых бобровых прудах на р. Южная весной оказалось разрушено лишь три плотины, в то время как из 12 молодых прудов на р. Селимутка паводок разрушил десять. Таким образом, в старых прудах создаются хорошие условия для нереста амфибий весной, и наблюдается наибольшее количество видов амфибий по сравнению с другими местообитаниями в долинах малых степных рек (см. рис. 4) – обыкновенный тритон, остромордая и озёрные лягушки.



**Рис. 5.** Количество видов амфибий и относительная численность озёрной лягушки в разных типах местообитаний (ПС – «Попереченская степь», КЛ – «Кунчеровская лесостепь»): 1 – количество нерестящихся видов, 2 – количество взрослых *Pelophylax ridibundus*, экз./100 м

Максимальные показатели численности озёрной лягушки были зафиксированы в бобровых прудах на реках «Попереченской степи» и «Кунчеровской лесостепи». Данные водотоки слабые (расходы воды 0.003 и 0.001 м<sup>3</sup>/с соответственно), поймы ручьев хорошо освещены. Имелось лишь по одному бобровому поселению, иных стоячих водоёмов не было представлено (см. рис. 1) – поэтому эти пруды являлись единственными местами размножения амфибий (установлено размножение чесночницы, зелёной жабы, остромордой и озёрной лягушки). В молодых же прудах на р. Селимутка нерест амфибий редок, так как такие пруды «руслового» типа характеризуются маленькой шириной (2 – 4 м), отсутствием мелководий, слабым развитием водной растительности, а также значительно размываются весенними паводками.

На водотоках, лишенных бобрового воздействия, амфибии не размножались, так как им необходимы стоячие или слабопроточные водоёмы для нереста. Встречались лишь взрослые особи озёрной и остромордой лягушек, расселявшихся из других местообитаний.

Данные по амфибиям, полученные на старичных водоёмах р. Хопёр, показали, что при имеющейся альтернативе амфибии предпочитают более стабильные естественные водоёмы, там наблюдается максимальное число видов (см. рис. 5). Имеются заметные различия между старицами и бобровыми прудами по показателям численности сеголеток (рис. 6), выходящих на сушу после метаморфоза, что говорит о низкой степени успешности метаморфоза даже в старых бобровых прудах. При этом численность взрослых особей чесночницы и остромордой лягушки по границе водоёмов в старых прудах выше, чем в старицах. Но этот факт говорит не о преимуществе таких водоёмов, а об отсутствии выбора подходящих местообитаний. Старицы находятся в лесном массиве и связаны с другими пойменными водоёмами, в то время как старые пруды в лесостепи окружены открытыми ландшафтами и сухопутные амфибии остаются рядом с прудом.



**Рис. 6.** Относительная численность амфибий на границе вода – суша (особей в сутки): *Lv* – обыкновенный тритон, *Bb* – обыкновенная жерлянка, *Pf* – обыкновенная чесночница, *Pl* – озёрная лягушка и *Ra* – остромордая лягушка

## О ВЛИЯНИИ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ РЕЧНОГО БОБРА

Для лесных ландшафтов установлено благоприятное влияние бобров на амфибий (Russel et al., 1999; Balciauskas et al., 2001; Stevens et al., 2006; Cunningham et al., 2007). Увеличение разнообразия местообитаний в результате деятельности бобров, образование стоячих и малопроточных водоёмов увеличивает видовое богатство амфибий, приводит к их большей биомассе и продукции (Башинский, 2014; Dalbeck et al., 2007; Dalbeck, Weinberg, 2009; Karraker, Gibbs, 2009). Схожие выводы можно сделать и по степным и лесостепным рекам. Главным же отличием данных территорий можно считать то, что, по сравнению с лесными ландшафтами, наблюдается недостаток небольших стоячих водоёмов, необходимых для нереста амфибий. Данные по количеству видов и численности амфибий с участков без альтернативных нерестовых водоёмов превышают данные с участков, где имеются старицы. Во втором случае максимальное видовое разнообразие и обилие амфибий будет наблюдаться в естественных стоячих водоёмах. Бобровые пруды ввиду недолгого существования для большинства видов пока не стали надёжными нерестилищами.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Фауна планктонных беспозвоночных в заселенных бобром степных малых реках, по сравнению с лесной зоной, отличается более высоким разнообразием в течение всего сезона. Особенности состава и размерной, трофической структуры зоопланктона определяются гидрологическим режимом рек в степном ландшафте: после весеннего паводка и до конца вегетационного сезона наблюдается сукцессия сообществ зоопланктона, сопровождающаяся постепенной сменой видов с разным способом добывания пищи и типом питания. Роль вторичных фильтраторов и собирателей значительнее в сообществах малых рек типичных степей по сравнению с лесосепью. Биомасса планктона в водотоках после запруживания их бобрами резко увеличивается и достигает максимальных значений в старых незаросших макрофитами бобровых прудах.

После возникновения бобровых прудов видовое разнообразие рыб падает на фоне увеличения биомассы отдельных лимнофильных видов. По мере старения бобрового пруда на фоне возросшей биомассы зоопланктона и снижения содержания кислорода в воде биоразнообразие рыб возрастает, а биомасса и численность падают. После разрушения бобровой плотины видовое разнообразие рыб восстанавливается, а биомасса и численность, по сравнению с нативными биотопами, даже увеличивается. Бобровая деятельность может оказывать негативное влияние на половые циклы рыбообразных.

Увеличение разнообразия местообитаний в результате деятельности бобров, образование стоячих и малопроточных водоёмов увеличивают видовое богатство и обилие амфибий, что соответствует выводам предыдущих исследований. Влияние бобров на амфибий имеет ключевое значение на небольших водотоках и на территориях, где в радиусе нескольких километров не представлено других подходящих водоёмов – в такой ситуации бобровые пруды становятся единственными нерестилищами. В других случаях выгоду от запруживания малых рек извлекают лишь фоновые виды – озёрная и остромордая лягушки, обыкновенная чесночница.

Авторы выражают признательность академику Юрию Юлиановичу Дгебуадзе за помощь в подготовке публикации, А. О. Свинину и О. А. Ермакову за помощь в определении лягушек рода *Pelophylax*.

*Полевые исследования выполнены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 14-04-31458 мол а, 16-34-0039 мол а), интерпретация полученных результатов, обзор литературы и подготовка материалов для публикации выполнены при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 16-14-10323).*

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Андроникова И. Н.* Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. СПб. : Наука. С.-Петербург. отд-ние, 1996. 189 с.

*Балушкина Е. В., Винберг Г. Г.* Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1979. С. 58 – 72.

*Башинский И. В.* Оценка последствий реинтродукции речного бобра для амфибий малых рек // Рос. журн. биол. инвазий. 2014. № 2. С. 15 – 32.

*Дгебуадзе Ю. Ю.* Экология инвазий и популяционных контактов животных : общие подходы // Виды-вселенцы в европейских морях России / Мурманский морской биологический ин-т Кольского науч. центра РАН. Апатиты, 2000. С. 35 – 50.

*Дгебуадзе Ю. Ю., Завьялов Н. А., Петросян В. Г.* Речной бобр (*Castor fiber* L.) как ключевой вид экосистемы малой реки (на примере Приокско-Террасного государственного биосферного природного заповедника). М. : Т-во науч. изд. КМК, 2012. 150 с.

*Дгебуадзе Ю. Ю., Скоморохов М. О., Завьялов Н. А.* Предварительные материалы по рыбному населению малой «бобровой реки» Новгородской области // Тр. гос. природного заповедника «Рдейский». Великий Новгород, 2009. Вып. 1. С. 173 – 186.

*Ермохин М. В., Табачишин В. Г.* Оценка сходности результатов учета численности мигрирующих сеголеток чесночницы обыкновенной (*Pelobates fuscus*) при полном и частичном огораживании нерестового водоёма заборчиками с ловчими цилиндрами // Современная герпетология. 2011. Т. 11, вып. 3/4. С. 145 – 154.

*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.

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

Материалы гидрометеорологических наблюдений на полевых и лесных парных водосборах (1974 – 1975 гг.). Л. : Гидрометеиздат, 1981. Вып. 3. 344 с.

Материалы гидрометеорологических наблюдений на полевых и лесных парных водосборах (1975 г.). Л. : Гидрометеиздат, 1982. Вып. 4. 298 с.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М. : Наука, 1975. 240 с.

*Мозжерин В. И., Курбанова С. Г.* Деятельность человека и эрозионно-руслонные системы Среднего Поволжья. Казань : Арт-дизайн, 2004. 128 с.

*Хейер В. Р., Доннелли М. А., Мак Дайермид Р. В., Хэйек Л.-Э. С., Фостер М. С.* Измерение и мониторинг биологического разнообразия : стандартные методы для земноводных / пер. с англ. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2003. 380 с.

*Чуйков Ю. С.* Методы экологического анализа состава и структуры сообществ водных животных. Экологическая классификация беспозвоночных, встречающихся в планктоне пресных вод // Экология. 1981. № 3. С. 71 – 77.

Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды. М. : Т-во науч. изд. КМК. 2007. 372 с.

## О ВЛИЯНИИ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ РЕЧНОГО БОБРА

*Balčiauskas L., Balčiauskiene L., Trakimas G.* Beaver influence on amphibian breeding in the agrolandscape // The European Beaver in a new millennium : Proceedings of 2nd European Beaver Symposium. Kraków : Carpathian Heritage Society, 2001. P. 105 – 112.

*Cunningham J. M., Calhoun A. J. K., Glanz W. E.* Pond-breeding amphibian species richness and habitat selection in a beavermodified landscape // J. of Wildlife Management. 2007. Vol. 71. P. 2517 – 2526.

*Dalbeck L., Luscher B., Ohlhof D.* Beaver ponds as habitat of amphibian communities in a central European highland // Amphibia – Reptilia. 2007. Vol. 28. P. 493 – 501.

*Dalbeck L., Weinberg K.* Artificial ponds : a substitute for natural Beaver ponds in a Central European Highland (Eifel, Germany)? // Hydrobiologia. 2009. Vol. 630. P. 49 – 62.

*Karraker N. E., Gibbs J. P.* Amphibian production in forested landscapes in relation to wetland hydroperiod : A case study of vernal pools and beaver ponds // Biological Conservation. 2009. Vol. 142, iss. 12. P. 2293 – 2302.

*Mills L. S., Soule M. E., Doak D. F.* The keystone-species concept in ecology and conservation // BioScience. 1993. Vol. 43, № 4. P. 219 – 227.

*Paine R. T.* A note on trophic complexity and community stability // Amer. Naturalist. 1969. Vol. 103, № 929. P. 91 – 93.

*Russel K. R., Moorman C. E., Edwards J. K., Metts B. S., Guynn Jr. D. C.* Amphibian and reptile communities associated with beaver (*Castor canadensis*) ponds and unimpounded streams in the Piedmont of South Carolina // J. of Freshwater Ecology. 1999. Vol. 14, iss. 2. P. 149 – 158.

*Stevens C. E., Paszkowski C. A., Scrimgeour G. J.* Older is better : beaver ponds on boreal streams as breeding habitat for the wood frog // J. of Wildlife Management. 2006. Vol. 70, № 5. P. 1360 – 1371.

*Sladeczek V.* System of water quality from biological point of view // Ergebnisse der Limnologie. Stuttgart, 1973. P. 1 – 218.

*Sladeczek V.* Rotifers as indicators of water quality // Hydrobiologia. 1983. Vol. 100, № 2. P. 169 – 201.