

Вылет амфибиотических насекомых из старого бобрового пруда в долине Верхнего Хопра в лесостепной зоне

А. Е. СИЛИНА¹, Н. Н. СУЩИК^{2, 3}, М. И. ГЛАДЫШЕВ^{2, 3}, Е. М. КУРИНА⁴, А. А. КОЛМАКОВА², Д. Г. СЕЛЕЗНЕВ⁵

¹Заповедник “Белогорье”

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

E-mail: allasilina@list.ru

²Институт биофизики СО РАН,

ФИЦ “Красноярский научный центр СО РАН”

660036, Красноярск, Академгородок, 50/50

³Сибирский федеральный университет

660041, Красноярск, просп. Свободный, 79

⁴Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН

119071, Москва, Ленинский просп., 33

⁵Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН

152742, Ярославская обл., пос. Борок, 109

Статья поступила 12.03.2023

После доработки 27.03.2023

Принята к печати 28.03.2023

АННОТАЦИЯ

В статье представлены результаты исследований вылета амфибиотических насекомых из старого бобрового пруда на р. Южной заповедника “Приволжская лесостепь” в бассейне Верхнего Хопра. Для насекомых из 34 семейств и 8 отрядов приводятся показатели численности, биомассы, частоты встречаемости, указаны сроки их вылета из разных участков пруда. Выявлены доминирующие и массовые виды – хирономиды *Paramerina cingulata* (Walk.), *Cricotopus silvestris* (F.), мокрецы *Bezzia bicolor* (Mg.), хаобориды *Chaoborus flavicans* (Mg.) и поденки *Cloeon inscriptum* (Bgtss.). Интенсивность вылета насекомых 12,10 экз./м² в сутки, среднесуточный перенос биомассы 49,23 мг/м² в сутки. Проведен анализ жирнокислотного состава и содержания основных биогенных элементов в имаго амфибиотических насекомых. Приводятся результаты расчетов переноса энергии и вещества, в том числе биогенных элементов и полиненасыщенных жирных кислот, при вылете насекомых из различных отрядов (Ephemeroptera, Odonata, Trichoptera и Diptera) в прилегающие наземные экосистемы. Перенос сырой биомассы из воды на сушу составил 7,385 г/м² в год, в сухом весе – 2,216 г/м² в год; перенос основных биогенных элементов: углерода – 1,21 г/м² в год, азота – 0,25 г/м² в год, фосфора – 0,03 г/м² в год; перенос ПНЖК – 24,16 кг/км² в год.

Ключевые слова: амфибиотические насекомые, вылет, бассейн Верхнего Хопра, бобровый пруд, перенос вещества и энергии, разнообразие, биогенные элементы, полиненасыщенные жирные кислоты (ПНЖК).

© Силина А. Е., Сущик Н. Н., Гладышев М. И., Курина Е. М., Колмакова А. А., Селезнев Д. Г., 2023

ВВЕДЕНИЕ

Вылет насекомых из водных экосистем – это глобальное явление, изучению которого посвящены многие работы [Боруцкий, 1963; Сазонова, 1970; Langford, Daffern, 1975; Мартынова, 1985; Poepperl, 2000; Ballinger, Lake, 2006; Ramires, 2008; Демина и др., 2009, 2012, 2013; Gratton, Vander Zanden, 2009; Борисова и др., 2016, 2019; Popova et al., 2017]. В последние годы особый интерес представляют исследования по миграции из воды на сушу многих веществ и элементов, в том числе жизненно важных незаменимых полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК), играющих ключевую роль в функционировании сердечно-сосудистой, иммунной и нервной системы консументов различного порядка из беспозвоночных прилегающих наземных экосистем, а также позвоночных, в том числе человека [Gladyshev et al., 2009; Гладышев и др., 2011а, б; Sushchik et al., 2013; Махутова и др., 2017; Martin-Creuzburg et al., 2017; Popova et al., 2017; Борисова и др., 2019; Mathieu-Resuge et al., 2021].

Масштабы переноса веществ зависят от многих факторов: ландшафтных, климатических и гидрохимических особенностей, происхождения и стадии сукцессии водоема, а также наличия средообразующих видов, таких как евразийский бобр *Castor fiber* L. В результате интенсивной строительной деятельности по возведению плотин и особенностей кормодобывания бобров на малых реках и ручьях возникают новые экосистемы с иным составом гидробионтов – бобровые пруды, запруды, бобровые каналы и др. [Завьялов и др., 2005; Завьялов, 2015]. В таких экосистемах в результате трансформации их гидрологического режима происходит накопление мертвой древесины, изменяются скорость и объемы седиментации веществ [Завьялов, 2016], реофильные виды макрозообентоса замещаются лимнофильными и лимнобионтными пелофильными формами, что потенциально влияет на процессы биогенного переноса веществ и энергии. Целью наших исследований являлось определение видового состава и роли различных таксономических групп насекомых в вылете и переносе биомассы, в том числе биогенных элементов и ПНЖК из малого бобрового пруда на территории заповедника “Приволжская лесостепь” в Пензенской области.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Место исследований

Место проведения исследований располагается на территории Кольшлейского р-на Пензенской обл. и входит в состав заповедника “Приволжская лесостепь” и его охранной зоны, занимая часть водораздела рек Арчады и Хопер и склон разветвленного оврага [Добролюбов и др., 2013].

Исследование вылета проводилось на старом бобровом пруду на р. Южной в долине верхнего Хопра, в ее правобережной пойме, на территории охранной зоны заповедного участка “Островцовская лесостепь” заповедника. Река Южная, по руслу которой протекает исследуемый пруд, является притоком Хопра 2-го порядка. Длина реки 4 км, по руслу реки находится 26 бобровых плотин [Биологическое разнообразие..., 2012; Bashinskiy, Osipov, 2018]. Река впадает в р. Селимутку (приток р. Хопер 1-го порядка) на границе ее среднего и нижнего течения.

Исследуемый бобровый пруд (координаты – 52,49,33.564 с. ш., 44,25,19.488 в. д.) находится на дне широкой балки в южной части заповедного участка, имеет протяженность около 200 м и в течение 4 лет используется бобром [Bashinskiy, Osipov, 2018]. Ширина пруда достигает 16–18 м, исследуемая площадь – около 3600 м², средняя глубина – 0,6–2,0 м. Концентрация растворенного кислорода в воде пруда в мае 2016 г. составила 4,5 мг/л, в августе – 1,6 мг/л, рН воды – 8,0 и 7,3. Разнообразие рыб было низким [Осипов и др., 2017; Осипов, Башинский, 2018]. Из высших консументов – представителей ихтиофауны – выявлены щука, карась золотой, вьюн и верховка (данные И. В. Башинского, В. В. Осипова).

Берега пруда пологие, открытые. В зоне нижней плотины имеются заросли ивняка. Зеркало воды покрыто массово разросшимися видами рясковых (многокоренник, ряска маленькая и трехраздельная), по периферии развит осоковый кочкарник, на мелководьях акватории также распространены осоковые кочки. Из погруженных макрофитов распространены разреженные ассоциации роголистника темно-зеленого. Грунт представлен крупнодетритными и тонкодисперсными бурыми илами. Дно почти по всей акватории покрыто плотным слоем неразложившихся макро-

фитов, в основном рясковыми. В пределах изучаемой экосистемы обследовано три пункта – профундаль центрального участка, заводь в литорали центрального участка и сублитораль приплотинного участка.

Учет вылета насекомых

Для учета вылетающих из воды имаго и субимаго насекомых использовались плавающие конусообразные ловушки высотой 1 м с площадью охвата водной поверхности 1 м². Ловушки изготавливались из мельничного газа, в основании конуса ткань крепилась на металлическое кольцо диаметром 112 см. На больших глубинах ловушки устанавливали на плавающих деревянных плотиках, на мелководьях – подвешивались на деревянные П-образные стойки [Савицкий и др., 1986] к нависшим над водой стволам деревьев, либо в прибрежье – на шесты, закрепленные на берегу в виде удочки. Сбор насекомых проводился вручную, в периоды интенсивного вылета – ежедневно, в другие периоды – преимущественно через сутки.

Для выявления основных закономерностей вылета и переноса вещества – сроков, количественных показателей (численности и биомассы насекомых) и их динамики, проведено 174 суточных учета со 2 мая по 20 сентября 2016 г. Насекомых фиксировали 70 %-м раствором этанола. Взвешивание проводили для каждого вида в пробе на торсионных весах с точностью 1 мг. Для определения насекомых изготавливались временные (в глицерине) и постоянные (в жидкости Фора) препараты на предметных стеклах [Шилова, 1976].

Для оценки масштабов потерь бентоса при вылете имаго амфибиотических насекомых в тех же пунктах трижды в течение вегетационного сезона (май, июль, сентябрь 2016 г.) проведен отбор количественных и качественных проб макрозообентоса [Силина, 2018]. Количественные пробы зообентоса собирали ковшовым дночерпателем Петерсена с площадью охвата дна 1/40 м², по две выемки грунта на каждую пробу, качественные – водным сачком.

Расчеты вылета

Для количественного анализа вылета насекомых рассчитывали показатели средне-

суточной численности на единицу площади акватории (N , экз./м² в сутки), что соответствует интенсивности вылета; среднесуточной биомассы (B , мг/м² в сутки), что соответствует интенсивности переноса биомассы (в сыром весе); численности и биомассы с единицы площади (1 м² или 1 га) в год, принимаемая вегетационный период, в течение которого встречались насекомые в ловушках, за 150 суток, с начала мая до конца сентября. Среднюю величину численности и биомассы насекомых для пруда вычисляли как среднюю для всех суточных величин по всем биотопам. Для средних величин вычисляли ошибку средней арифметической численности ($N \pm m_N$) и биомассы ($B \pm m_B$). Кроме того, рассчитывали долю численности и биомассы (%) для различных групп и видов и частоту встречаемости насекомых в ловушках (ЧВ, %) как долю ловушко-суток с наличием насекомых в ловушках по отношению ко всему числу отработанных ловушко-суток для отдельных отрядов, семейств и видов, для всего водоема и в различных биотопах. Статистические показатели вычисляли с помощью расчетной программы “Медицинская статистика” [<http://medstatistic.ru/calculators.html>].

Зависимость встречаемости видов амфибиотических насекомых, встречаемости, численности и биомассы насекомых из различных семейств от исследуемой станции проверялась с помощью перестановочного дисперсионного анализа и перестановочного post-hoc теста с поправкой на ошибку I рода (false discovery rate). Расчеты сделаны в среде статистического анализа R3.6 с использованием пакета permuco.

Для выявления и анализа количественных показателей (потоки биомассы и энергии при вылете имаго) и качественного состава (жирные кислоты, биогенные элементы) собирали имаго насекомых на вылете (из ловушек). Для каждого из семи собранных для анализа видов взяты имаго в количестве, обеспечивающем шесть навесок не менее 50 мг. Поскольку имаго насекомых бобрового пруда представлены в пробах преимущественно мелкими формами двукрылых, а более крупные представители насекомых (стрекозы, ручейники и др.) – весьма малочисленно либо единично, то для более полной таксономической представленности и для достижения достаточных для анализа объемов навесок, насекомых собирали на

близко расположенных водоемах долины верхнего Хопра на территории заповедника “Приволжская лесостепь” (на площади менее 10 км²) в течение вегетационного сезона 2016 г.: *Potamophylax* sp. (?*rotundipennis* Brauer, 1857) (14–15 мая) и *Gomphus vulgatissimus* L., 1758 (16–18 мая) – р. Хопер, *Coenagrion puella* L., 1758 (22–27 мая) и *Chaoborus flavicans* (Meigen, 1804) (4–5 августа) – пойменное оз. Хопра, *Cloeon dipterum* L., 1761 (18–22 мая) – бобровый пруд, *Heptagenia flava* Rostok, 1878 (22–28 июня) и *Chironomus* sp. (1–6 августа) – р. Селимутка (приток Хопра). Подготовлено по три навески каждого вида, зафиксированных в стеклянных банках эфирно-спиртовой смесью (хлороформ + этанол) для определения содержания полиненасыщенных жирных кислот, и по три навески насекомых для определения сухого веса. Влажные навески до транспортировки в лабораторию содержались в морозильной камере, переправлялись в лабораторию в упаковке с замороженными хладагентами, сухие навески – в коробке с осушителем (хлоридом кальция).

При приведении биомассы зообентоса к продукционному эквиваленту использовались известные Р/В-коэффициенты [Соколова, Антохина, 1980; Мирошниченко, 1982; Мирошниченко и др., 1984; и др.]: для личинок хирономид – 12,8, червей – 6,0, моллюсков – 4,8, для других групп – 6,0. Величина продукции бентоса в весовых единицах составила 23,09 г/м², или 30,92 ккал/м² в энергетических (калорийность принималась для хирономид – 0,63 ккал/г сырого веса, олигохет – 1,0, моллюсков – 3,0, других групп – 0,9 [Иванова и др., 1973; Мирошниченко, 1982]).

Для приведения биомассы имаго насекомых к энергетическому эквиваленту калорийность имаго стрекоз и поденок в сухом весе принималась за 5,45 ккал/мг, жесткокрылых – 5,40, перепончатокрылых – 5,20, длинноусых двукрылых – 5,16, короткоусых двукрылых – 5,49 [Запольская, Шалапенко, 1974], для прочих групп – 5,30.

Определение влажности биомассы насекомых

Для определения влажности биомассы составляли композитные пробы, содержащие по

несколько (3–20) особей имаго каждого анализируемого вида насекомых. Влажность биомассы определяли в лаборатории высушиванием проб до постоянной массы при 75 °С.

Определение содержания биогенных элементов (С, N, Р)

Пробы биомассы насекомых на определение содержания биогенных элементов, углерода, азота и фосфора, высушивали при 65–70 °С и измельчали до состояния мелкодисперсного порошка. Содержание общего углерода и азота в сухой биомассе измеряли на элементном анализаторе Flash 2000 NC Soil Analyzer (Thermo Fisher Scientific, Германия). Калибровку прибора проводили перед каждой серией анализов по трем значениям стандарта (Thermo Scientific, США). Содержание общего фосфора оценивали фотоколориметрическим методом согласно РД 52.24.382–2006. Биомассу окисляли в растворе персульфата, выполняли реакцию образования молибденовой сини с молибдатом аммония и аскорбиновой кислотой, оптическую плотность растворов измеряли с помощью спектрофотометра КФК-2МП (ОАО “Загорский оптико-механический завод”, Россия). Для контроля калибровочной зависимости использовали растворы стандарта фосфат-ионов (7260–96), изготовленные ОАО “Уральский завод химических реактивов”, Россия.

Анализ жирных кислот

Подробное описание анализа жирных кислот приведено в работах [Sushchik et al., 2013; Gladyshev et al., 2014]. Анализы выполнялись следующим образом. Липиды из влажной биомассы имаго насекомых экстрагировали смесью хлороформа и метанола в соотношении 2 : 1, далее жирные кислоты в экстрактах липидов подвергали метилированию на водяной бане при температуре +85 °С. Анализ метиловых эфиров ЖК выполнен на газовом хроматографе с масс-спектрометрическим детектором (модель 6890/5975С, Agilent Technologies, США), оснащенном капиллярной колонкой НР-FFAP. Пики метиловых эфиров жирных кислот идентифицировали по полученным масс-спектрам. Количественное содержание жирных кислот в биомассе определяли сравнением с сигналом внутреннего стандарта,

нонадекановой кислоты (Sigma-Aldrich, США), фиксированное количество которой добавляли в пробы перед экстракцией липидов.

Статистическая обработка данных по жирным кислотам

Критерий Колмогорова – Смирнова для проверки нормальности распределения, однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA), включающий post-hoc критерий Тьюки, непараметрический тест Краскела – Уоллиса (K – W) рассчитывались общепринятым способом с использованием программного пакета STATISTICA 9.0 (StatSoft, Inc., Tulsa, USA).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Состав и количественная характеристика насекомых, вылетающих из бобрового пруда

В результате исследований вылета амфибиотических насекомых из старого бобрового пруда на территории заповедника “Приволжская лесостепь” в долине верхнего Хопра выявлено 162 вида и таксона амфибиотических насекомых из 8 отрядов, 34 семейств и 97 родов. Поденки представлены 7 видами из 3 семейств, стрекозы – 2 видами из 2 семейств, веснянки – одним видом, жуки – 8 видами из 3 семейств, чешуекрылые – одним видом, ручейники – 4 видами из 3 семейств, перепончатокрылые – не менее 3 видов (non det) из 3 семейств, двукрылые – 136 видов из 18 семейств (табл. 1). Двукрылые представлены 9 семействами длинноусых и девятью семействами короткоусых. Наиболее разнообразны среди короткоусых двукрылых были Tabanidae, Stratiomyidae и Ephydriidae (по пять видов). Среди длинноусых наиболее богато представлены хирономиды – 66 видов из 4 подсемейств. Подсемейство Tanypodinae включало 14 видов, Diamesinae – 1, Orthocla-diinae – 13, Chironominae – 38 (28 из трибы Chironomini и 10 – Tanytarsini). Среди прочих длинноусых более разнообразны Ceratopogonidae (15 видов), Culicidae (9) и Simuliidae (6). В различных биотопах видовое разнообразие находилось в границах 82–102 видов из 20–27 семейств и 5–8 отрядов. Наиболее разнообразен состав насекомых сублиторали заросшего приплотинного участка пруда, наибо-

лее бедна заводь в мелководной литорали (см. табл. 1).

Среднесуточная численность вылета насекомых из прудовой экосистемы в 2016 г. составила 12,10 экз./м² в сутки, среднесуточный перенос биомассы – 49,23 мг/м² в сутки. Это соответствует вылету 1815 экз./м² в течение вегетационного сезона (150 дней в год) и 18,15 млн экз. насекомых с 1 га водной поверхности (1 млрд 815 млн экз. с 1 км² в год). Перенос сырой биомассы в прилегающие наземные биотопы составил 7 т 384,5 мг с 1 м² в год, или 73,85 кг/га водной поверхности (7 т 384,5 кг /км²). Площадь пруда, по нашим расчетам, в 2016 г. покинули 6 млн 534 тыс. экз. насекомых, вынося за его пределы 26 кг 584,2 г сырой биомассы. Эти значения близки полученным ранее для пойменного озера р. Усмань в Воронежской обл. (Среднерусская лесостепь), которые составили 11,97 экз./м² в сутки и 45,04 мг/м² в сутки со сходной погрешностью [Силина, 2016].

Роль отдельных отрядов в биотоме и биомассе насекомых различна (табл. 2). По интенсивности вылета выделяются три группы отрядов: с высокой среднесуточной численностью – 9,70 экз./м² в сутки, или 80,2 % общей численности имаго (Diptera), с умеренной – 2,15 экз./м² в сутки, или 17,8 % (Ephemeroptera), и с низкой численностью – менее 0,1 экз./м² в сутки (все другие отряды).

Биомасса насекомых ввиду большой изменчивости размеров распределяется по группам иначе. Наибольший и почти равнозначный вклад в общую биомассу вносили Diptera и Ephemeroptera – 17,27 и 17,17 мг/м² в сутки, что составило соответственно 35,3 и 35,0 % общей биомассы насекомых. Умеренной биомассой обладали Odonata (7,25 мг/м² в сутки, или 14,8 %) и Trichoptera (6,24 мг/м² в сутки, или 12,7 %). Биомасса представителей прочих отрядов имела низкие значения, не превышающие 0,6 мг/м² в сутки, их доля в сумме составила 2,2 % от общей биомассы вылетевших насекомых (см. табл. 2). Частота встречаемости насекомых в ловушках составила 94,1 % и находилась в границах 93,2 % в литорали и по 91,9 % – в других частях пруда.

Наименее интенсивно вылет происходил из литорали пруда, наиболее интенсивно – из профундали, его количественные показатели отличались в 1,8 раза по интенсивности

Т а б л и ц а 1

**Таксономическое разнообразие насекомых (число видов), вылетающих из старого бобрового пруда
в верховье Хопра**

Отряд, семейство	Литораль, заводь	Профундаль	Сублитораль у плотины	ВСЕГО
Отряд Ephemeroptera	4	7	4	7
Baetidae	3	3	3	3
Leptophlebiidae	1	3	1	3
Caenidae	–	1	–	1
Отряд Plecoptera	–	–	1	1
Nemouridae	–	–	1	1
Отряд Odonata	–	2	–	2
Libellulidae	–	1	1	1
Aeschnidae	–	1	–	1
Отряд Lepidoptera	1	–	1	1
Pyraustidae	1	–	1	1
Отряд Trichoptera	–	2	4	4
Phryganeidae	–	–	1	1
Leptoceridae	–	–	1	1
Limnephilidae	–	2	2	2
Отряд Hymenoptera	3	1	2	3
Chalcidae	1	–	1	1
Braconidae	1	1	1	1
Ichneumonidae	1	–	–	1
Отряд Coleoptera	2	5	4	8
Scirtidae	1	1	3	3
Chrysomelidae	1	2	–	3
Curculionidae	–	2	1	2
Отряд Diptera	72	70	85	136
Подотряд Brachycera	20	11	11	28
Tabanidae	3	3	2	5
Stratiomyidae	4	2	–	5
Empididae	1	1	2	2
Hybotidae	–	–	1	1
Dolichopodidae	4	–	1	5
Syrphidae	1	–	1	2
Ephydriidae	6	5	3	6
Scatophagidae	–	–	1	1
Muscidae	1	–	–	1
Подотряд Nematocera	25	20	21	108
Tipulidae	–	–	2	2
Ptychopteridae	1	–	–	1
Limoniidae	2	–	3	4
Psychodidae	1	1	1	2
Simuliidae	4	3	4	6
Chaoboridae	–	3	3	3
Culicidae	5	4	2	9
Ceratopogonidae	12	9	6	15
Chironomidae	27	39	53	66
П/сем. Tanypodinae	6	6	9	14
П/сем. Diamesinae	–	1	–	1
П/сем. Orthocladiinae	9	8	12	13
П/сем. Chironominae	12	24	32	38
Тр. Chironomini	6	15	22	0
Тр. Tanytarsini	6	9	10	10
Всего видов	82	87	102	162
Всего семейств	22	20	27	34
Всего отрядов	5	6	8	8

Роль насекомых различных отрядов в вылете насекомых из бобрового пруда

Отряд	ЧВ (%)	N	Доля N, %	B	Доля B, %	Сроки вылета
Ephemeroptera	41,4	2,15 + 0,32	17,8	17,17 + 2,74	35,0	2.05–27.08.16
Plecoptera	0,5	0,005	<0,1	0,02	<0,1	5.05.16
Odonata	1,8	0,02 + 0,01	0,2	7,25 + 4,65	14,8	28.07–25.08.16
Hymenoptera	4,5	0,05 + 0,01	0,4	0,08 + 0,04	0,2	26.05–6.08.16
Lepidoptera	3,6	0,04 + 0,01	0,3	0,41 + 0,17	0,8	28.05–12.09.16
Coleoptera	6,3	0,09 + 0,03	0,7	0,59 + 0,27	1,2	11.05–29.07.16
Trichoptera	5,9	0,04 + 0,03	0,3	6,24 + 1,99	12,6	21.05–27.06.16
Diptera	91,9	9,70 + 0,94	80,2	17,27 + 1,93	35,3	1.05–20.09.16

П р и м е ч а н и е. ЧВ – частота встречаемости, %; N – среднесуточный вылет, экз./м² в сутки; B – среднесуточный перенос биомассы, мг/м² в сутки.

вылета и в 3,1 раза – по переносу биомассы (табл. 3).

Статистически значимых отличий в представленности, численности и биомассе вылетевших насекомых различных семейств в исследуемых пунктах не выявлено. Значимой является меньшая видовая представленность насекомых в сублиторали приплотинной зоны по сравнению с литоралью и профундалью (уровень значимости $p = 0,019$, апостериорный уровень значимости отличий приплотинной зоны от литорали $p = 0,028$, от профундали $p = 0,034$; отличия литорали от профундали незначимы с $p = 0,74$).

Во всех исследуемых пунктах акватории численно преобладали двукрылые (Diptera) с частотой встречаемости от 87,8 % в литорали и 96,0 % в профундали. Максимальная численность и биомасса вылетевших насекомых приходилась на профундаль (13,03 экз./м² в сутки и 25,62 мг/м² в сутки), на других участках снижалась в 1,6 раза по численности и в 1,9–2,1 раза – по биомассе (см. табл. 2).

Среди двукрылых преобладали длинноусые (Nematocera), представленные 108 видами. Их доля составила 95,5 % численности двукрылых и 65,6 % их биомассы. Численно лидирующим семейством были хирономиды, вылетающие с 1 мая по 16 сентября и составившие 50 % численности насекомых и 62,4 % численности двукрылых. Наибольшая численность хирономид наблюдалась в профундали (7,69 экз./м² в сутки), в других пунктах ее величины были почти равнозначны. Численно доминирующим среди хирономид был европейский эвритермный вид таниподин *Paramerina cingulata* (Walker, 1856),

достигавший 33,8 % численности хирономид, субдоминировали ортокладинины *Cricotopus silvestris* (F., 1794) (14,2 %), менее значимыми были *Corynoneura scutellata* Winnertz, 1846 (6,4 %) и танитарзины *Micropsectra tenellula* Goetghebuer, 1921 (7,4 %). Из-за мелких размеров роль этих видов в переносе биомассы насекомыми была незначительной. Редкими видами были: таниподин *Paramerina divisa* (Walker, 1856) – редкий европейский криофильный вид, отмеченный в России только в р. Усмань Воронежской обл. [Силина, Зеленцов, 1996], и танитарзин *Zavrelia pentatoma* Kieffer, 1913, впервые обнаруженный в бассейне Дона.

Кроме хирономид, среди длинноусых двукрылых значительной была роль семейств Ceratopogonidae (18,8 % численности двукрылых), Chaoboridae (7,8 %) и Simuliidae (4,3 %). Доминирующим видом среди мокрецов был *Bezzia bicolor* (Meigen, 1804) (57,7 % численности мокрецов), среди хаоборид – *Chaoborus flavicans* (Meigen, 1830) (86,6 % численности хаоборид), среди мошек – *Nevermannia latigonia* (Rubzov, 1956) (85,7 % численности мошек). Наибольшая численность хаоборид наблюдалась в приплотинном участке, мошек и мокрецов – в заводи литоральной зоны пруда (см. табл. 3).

Короткоусые двукрылые (Brachycera), представленные 28 видами, были, как правило, малочисленны. Их доля в численности двукрылых составила лишь 4,5 %, при этом благодаря более крупным формам доля их биомассы достигала 34,4 % от биомассы вылетевших двукрылых. Численно лидирующими семействами были мухи-береговушки (Ephy-

Т а б л и ц а 3
Количественная характеристика вылета насекомых различных семейств и сроки вылета из различных гидробиоценозов бобрового пруда на р. Южной в 2016 г.

Семейство	Литораль			Профундаль			Сублитораль у бобровой плотины				Всего			Сроки вылета		
	ЧВ	N	3	В	4	5	ЧВ	N	6	В	7	8	ЧВ		N	12
1	2	3											11	12	13	14
Отряд Ephemeroptera																
Baetidae	20,3	1,15±0,43		8,02±2,5	41,9	2,80±0,7	25,43±6,41	33,8	1,54±0,38	14,57±4,19	32,0	1,83±0,30	16,01±2,73	5,05–12,08.16		
Leptophlebiidae	2,7	0,04±0,03		0,09±0,05	9,5	0,12±0,05	0,49±0,19	20,3	0,78±0,28	2,87±1,09	10,8	0,32±0,10	1,15±1,09	2,05–21,06.16		
Caenidae					1,4	0,01±0,01	0,04±0,04				0,5	0,004±0,004	0,01±0,01	27,08		
Отряд Plecoptera																
Nemouridae								1,4	0,01±0,01	0,06±0,06	0,5	0,005±0,005	0,02±0,02	5,05.16		
Отряд Odonata																
Libellulidae					1,4	0,01±0,01	2,45±2,45	2,7	0,03±0,02	6,2±4,33	1,4	0,01±0,01	2,88±1,66	28,07–25,08.16		
Aeschnidae					1,4	0,01±0,01	13,11±13,11				0,5	0,005±0,005	4,37±4,37	6,08.16		
Отряд Lepidoptera																
Pyraustidae	2,7	0,03±0,02		0,56±0,36				8,1	0,08±0,03	0,87±,34	3,6	0,04±0,01	0,51±0,17	28,5–12,09.16		
Отряд Trichoptera																
Phryganeidae								1,4	0,01±0,01	0,62±0,62	0,5	0,005±0,005	0,21±0,21	21,05.16		
Leptoceridae								4,1	0,04±0,02	0,26±0,15	1,4	0,01±0,01	0,09±0,05	7–13,06.16		
Limnephilidae					2,7	0,04±0,03	4,95±3,64	10,8	0,16±0,05	12,87±5,61	13,5	0,05±0,02	5,941,97	7–27,06.16		
Отряд Hymenoptera																
Chalcidae	1,4	0,01±0,01		0,001±0,001				1,4	0,01±0,01	0,001±0,001	0,9	0,01±0,01	0,001±0,001	26,5–6,08.16		
Braconidae	1,4	0,01±0,01		0,002±0,002	1,4	0,01±0,01	0,002±0,002	4,1	0,04±0,02	0,06±0,05	2,3	0,02±0,01	0,02±0,02	1,05–27,08.16		
Ichneumonidae	4,1	0,04±0,02		0,18±0,10							1,4	0,01±0,01	0,06±0,04	19,06–6,08.16		
Отряд Coleoptera																
Scirtidae	1,4	0,01±0,01		0,07±0,07	1,4	0,01±0,01	0,05±0,05	8,1	0,14±0,06	0,43±0,19	3,6	0,05±0,02	0,18±0,07	11,05–26,06.16		

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Chrysomelidae	1,4	0,01±0,01	0,66±0,66	2,7	0,03±0,02	0,10±0,07				1,4	0,01±0,01	0,37±0,25	11–30.05.16
Curculionidae				1,4	0,03±0,03	0,03±0,03	2,7	0,04±0,02	0,07±0,06	1,4	0,02±0,01	0,04±0,02	11–26.05.16
Отряд Diptera													
Подотряд Brachycera													
Tabanidae	2,7	0,04±0,03	2,0±1,65	8,1	0,09±0,04	2,99±1,25	1,4	0,013±0,013	0,57±0,57	4,1	0,05±0,02	1,85±0,72	23.6–2.08.16
Stratiomyidae	12,2	0,12±0,04	7,01±2,62	2,7	0,04±0,03	2,80±2,47				5,0	0,05±0,02	3,27±1,22	10.05–22.06.16
Empididae	1,4	0,03±0,03	0,04±0,04	2,7	0,07±0,06	0,24±0,19	6,8	0,09±0,05	0,15±0,08	3,6	0,06±0,03	0,15±0,07	7.05–5.07.16
Hybotidae							1,4	0,013±0,013	0,005±0,005	0,5	0,005±0,005	0,002±0,002	21.06.16
Dolichopodidae	5,4	0,05±0,03	0,37±0,28				4,1	0,04±0,02	0,06±0,04	3,2	0,03±0,01	0,15±0,09	28.06–12.09.16
Syrphidae	1,4	0,013±0,013	0,162±0,162				1,4	0,013±0,013	0,027±0,027	0,9	0,09±0,08	0,06±0,05	7.05, 28.07.16
Ephydriidae	20,3	0,27±0,07	0,44±0,15	14,9	0,20±0,06	0,12±0,05	6,8	0,07±0,03	0,05±0,03	14,0	0,18±0,03	0,20±0,06	24.05–12.09.16
Scatophagidae							1,4	0,013±0,013	0,62±0,62	0,5	0,005±0,005	0,21±0,21	12.09.16
Muscidae	4,1	0,04±0,02	0,14±0,08							1,4	0,013±0,010	0,05±0,03	8.05–24.06.16
Nematocera													
Tipulidae							2,7	0,03±0,02	0,38±0,27	0,9	0,01±0,01	0,13±0,09	4.05, 12.09.16
Ptychopteridae	1,4	0,013±0,013	0,22±0,22							0,5	0,005±0,005	0,072±0,072	20.05.16
Limoniidae	2,7	0,03±0,02	0,10±0,07				4,1	0,04±0,02	0,11±0,07	2,3	0,03±0,01	0,09±0,04	14.05–16.09.16
Psychodidae	2,7	0,03±0,02	0,007±0,001	1,4	0,01±0,01	0,002±0,002	17,6	0,27±0,07	0,10±0,03	7,2	0,10±0,03	0,04±0,01	20.05–4.07.16
Simuliidae	23,0	0,62±0,19	1,07±0,32	21,6	0,39±0,13	0,67±0,22	18,9	0,23±0,06	0,47±0,13	21,2	0,42±0,08	0,74±0,14	3.05–16.09.16
Chaoboridae		–		23,0	0,45±0,12	1,03±0,33	54,1	2,00±0,42	4,11±0,99	25,7	0,76±0,15	1,72±0,37	1.05–12.08.16
Culicidae	2,7	0,08±0,06	0,19±0,14	4,0	0,05±0,03	0,23±0,14	5,4	0,07±0,03	0,24±0,14	4,1	0,06±0,02	0,22±0,08	11.05–20.09.16
Seratorogonidae	31,1	1,24±0,29	0,65±0,17	28,4	4,18±1,74	2,77±0,96	5,4	0,05±0,03	0,01±0	21,6	1,82±0,60	1,14±0,33	5.05–27.07.16
Chironomidae	73,0	5,28±0,78	1,43±0,21	82,4	7,69±0,86	15,59±2,98	90,5	5,19±0,70	5,54±0,91	82,0	6,05±0,45	7,52±1,11	1.05–16.09.16
Всего насекомых	93,2	9,12±1,18	23,3±4,8	91,9	16,24±2,84	73,10±15,84	91,9	11,01±1,21	51,27±7,30	94,1	12,10±1,11	49,23±6,17	1.05–20.09.16

П р и м е ч а н и е. ЧВ – частота встречаемости, %; N – среднесуточный вылет, экз./м² в сутки; В – среднесуточный перенос биомассы, мг/м² в сутки.

dridae), представленные шестью видами [Силина, Бережнова, 2021]. Доля их численности составила 42,9 % численности мух. Наиболее многочисленным был вид *Hydrellia* sp. (18,6 % численности мух).

В биомассе вылетающих из воды двукрылых наибольшее значение имели хирономиды (43,5 % биомассы двукрылых и 15,3 % биомассы всех собранных насекомых), слепни (Tabanidae) и львинки (Stratiomyidae), чья биомасса достигала 10,7 и 18,9 % от биомассы двукрылых.

Доминирующими видами в биомассе среди мух были львинки *O. ornata* (40,6 % биомассы мух и 14,0 % биомассы двукрылых), среди комаров – мокрецы *B. bicolor* (5,8 % биомассы двукрылых), хаобориды *C. flavicans* (8,6 % биомассы двукрылых) и хирономиды *Tanypus punctipennis* Meigen, 1818 (4,2 % биомассы двукрылых).

Второстепенной группой насекомых были поденки (Ephemeroptera), вылетавшие со 2 мая по 28 августа. Частота встречаемости поденок в ловушках составила 41,4 %. В 2016 г. выявлено семь видов поденок из трех семейств – по три вида из семейств Baetidae (*Cloeon dipterum* L., 1761, *Cloeon inscriptum* Bengtsson, 1914 и *Cloeon praetextum* Bengtsson, 1936) и Leptophlebiidae (*Leptophlebia marginata* (L., 1768), *Leptophlebia submarginata* (Stephens, 1835) и *Leptophlebia weneri* (Ulmer, 1919)), а также один вид из сем. Caenidae (*Caenis horaria* (L., 1758)). В литорали пруда отмечено четыре вида поденок из двух семейств, в профундали и у бобровой плотины – по семь видов из трех семейств.

Среднесуточная численность и биомасса поденок были минимальными в литорали – 1,21 экз./м² в сутки и 8,10 мг/м² в сутки, и максимальными – в профундали (2,91 экз./м² в сутки и 25,84 мг/м² в сутки). Доля их в общей численности вылетевших насекомых составила 17,8 %, в переносе биомассы – 35,0 %.

Наиболее часто встречались представители сем. Baetidae, играющие основную роль в вылете поденок. Общая частота их встречаемости в ловушках составила 32 %, от 20,3 % в литорали до 41,9 % в профундали пруда (см. табл. 2, 3). На долю видов Baetidae приходится 85,1 % численности поденок и 93,2 % их биомассы.

Представители Leptophlebiidae встречались значительно реже – общая ЧВ составила

10,8 %, от 2,7 % в литорали до 20,3 % в сублиторали приплотинного участка. Их доля в общей численности поденок невелика – 14,5 %, в биомассе – 6,7 %. Представитель Caenidae обнаружен в единственном экземпляре.

Доминирующим среди поденок был *C. inscriptum*, на долю которого приходится более половины собранных поденок (57,7 %) и их биомассы (62,1 %). Доминирование *C. inscriptum* проявилось во всех пунктах. Второстепенным был *C. dipterum* (24,92 % от числа собранных поденок и 28,8 % их биомассы), менее значима роль *L. weneri* (13,9 и 5,8 %). Доля *C. praetextum* была низкой (3,2 и 2,3 %), роль каждого из других видов не превышала 0,5 % в численности и 0,7 % в биомассе.

Представители других отрядов менее значимы в процессе вылета и переноса вещества из прудовой экосистемы.

Стрекозы (Odonata) были представлены исключительно разнокрылыми (рода *Sympetrum* и *Aeschna*), вылетающими во второй половине лета (с 28 июля по 25 августа). Благодаря крупным формам, они играли в этот период основную роль в переносе биомассы, несмотря на низкую встречаемость (ЧВ = 1,9 %). Доля стрекоз в общем переносе биомассы из пруда насекомыми составила 14,8 %.

Ручейники (Trichoptera) включали представителей лептоцерид *Athripsodes aterrimus* (Stephens, 1836), фриганейд *Agrypnia pagetana* Curtis, 1835, вылетающих единично, и лимнефилид – *Limnephilus rhombicus* L., 1758 и *Limnephilus politus* MacLachlan, 1865. Вылетали ручейники преимущественно в первой половине лета: фриганейды – во второй половине мая, лептоцериды – с 7 по 13 июня, лимнефилиды – с 7 по 27 июня, вид *L. politus* – с 10 по 27 июня, составляя в этот период основу переносимой из водоема биомассы. Частота встречаемости ручейников низкая – 5,9 %. Наиболее часто они встречались в приплотинном участке пруда, где отмечены все виды группы. Доля биомассы ручейников составила 12,7 % от общей. Доминировал *L. politus*, составляя 57 % численности и 68,1 % биомассы ручейников (8,6 % общей биомассы насекомых), в приплотинном участке его доля достигала 18,3 % биомассы насекомых.

Жесткокрылые (Coleoptera) встречались в ловушках с 11 мая по 29 июля и были представлены семействами Scirtidae

(виды родов *Cyphon* и *Scirtes*), Chrysomelidae (рода *Galerucella* и *Donacia*) и Curculionidae (р. *Tanysphyrus* и др. (non det)). Листоеды встречались в ловушках единично во всех исследуемых участках пруда, долгоносики – в профундали и приплотинном участке, сциртиды – преимущественно в приплотинном участке. Частота встречаемости жуков выше, чем ручейников, – 7,2 %. Более многочисленными были виды *Cyphon* sp. и *Scirtes hemisphaericus* (L., 1767), составивших 55,6 % численности жуков. В биомассе наибольшее значение имели листоеды р. *Donacia*, составившие 59,3 % биомассы вылетевших жуков. В общей биомассе вылетевших насекомых доля жесткокрылых составила 1,2 %.

Для веснянок (Plecoptera) как реофильной и преимущественно криофильной группы данный водоем не является экологически подходящим для развития личинок. Единственный представитель – *Nemurella pictetii* Klapalek, 1900, отмечен 5 мая в ловушке в приплотинном участке, где проходила ветвь основного русла р. Южной. Перепончатокрылые (Hymenoptera) в подобных исследованиях всегда относятся к категории редко встречающихся и никогда не играют существенной роли в численности и биомассе вылетающих из воды насекомых. Как правило, это паразиты водноразвивающихся двукрылых, чешуекрылых либо кладок жесткокрылых. Отмечены единичные экземпляры имаго из трех семейств, собранных с 1 мая по 27 августа.

Т а б л и ц а 4
Доля среднесезонной численности и биомассы
насекомых из наиболее значимых семейств,
вылетающих из старого бобрового пруда в 2016 г.

Семейство	Доля N, %	Доля B, %
Ephemeroptera		
Baetidae	15,1	35,5
Leptophlebiidae		7,0
Odonata		
Libellulidae		5,9
Aeschnidae		8,9
Trichoptera		
Limnephilidae		12,0
Diptera		
Stratiomyidae		7,5
Chaoboridae	6,2	
Ceratopogonidae	15,0	
Chironomidae	49,7	15,3
ВСЕГО	86	92,1

Чешуекрылые (Lepidoptera) иногда играют заметную роль в переносе биомассы [Силина, 2016], однако, как правило, также относятся к редко встречающимся видам в подобных сборах. Вид *Cataclysta lemnata* L., 1758, личинки которого – фитофаги, обитающие в домиках из ряски, отмечен единично 28 мая и 12 сентября. Частота встречаемости в ловушках представителей этих трех редко встречающихся групп находилась в пределах 0,5–4,5 %, суммарная доля их численности в общем вылете насекомых – 0,8 %, доля биомассы – от менее 0,1 % до 0,8 %.

Таким образом, среди выявленных групп насекомых четыре семейства играют ключевую роль в численности вылетающих из воды имаго: Baetidae (Ephemeroptera), Chaoboridae, Ceratopogonidae и Chironomidae (Diptera), совместно составившие 86 % численности насекомых. Значимыми в переносе биомассы являются семь семейств – Baetidae, Leptophlebiidae (Ephemeroptera), Libellulidae, Aeschnidae (Odonata), Limnephilidae (Trichoptera), Chironomidae и Stratiomyidae (Diptera), суммарно составляющих 92,1 % биомассы насекомых, вылетевших из прудовой экосистемы в верховье Хопра в 2016 г. (табл. 4).

Наиболее значимыми в численности насекомых оказались виды средних и преимущественно мелких форм: поденки (*C. inscriptum* (9,9 %), *C. dipterum* (2,1 %), *L. werneri* (2,1 %)) и двукрылые (мошки *N. latigonia* (3,0 %), хаобориды *C. flavicans* (5,5 %), мокрецы *B. bicolor* (8,7 %), хирономиды *P. cingulata* (16,9 %), *C. silvestris* (3,2 %) и *C. scutellata* (2,4 %)). Эти виды составили более половины численности вылетающих насекомых (53,8 %).

В переносе биомассы из воды на сушу наибольшее значение имеют массовые виды средних форм и малочисленные виды крупных форм: поденки (*C. inscriptum* (21,6 %), *C. dipterum* (5,2 %)), стрекозы (*S. vulgatum* L., 1758 (5,9 %) и *Aeschna viridis* Eversman, 1836 (8,9 %)), ручейники (*L. politus* (8,6 %), *L. rhombicus* (2,3 %)), короткоусые двукрылые (*O. ornata* (4,9 %)), суммарная биомасса которых составляет 57,4 % от общего переноса. Выявленного супердоминирования видов не выявлено. Поэтому группа значимых видов довольно представительна, и доля их в вылете и переносе биомассы составляет немногим более половины численности и биомассы насекомых.

Потери биомассы, энергии и вторичной продукции зообентоса

Среднегодовой перенос сырой биомассы из прудовой экосистемы в 2016 г. составил 49,23 мг/м² в сутки, или (×150 суток) 7, 385 г/м² за год, 73, 85 кг/га в год (в расчете на 1 км² – 7385 кг/км² в год).

В сухом весе перенос биомассы насекомыми из пруда составил 14,77 мг/м² в сутки, 2215,5 мг/м² в год, или 22,155 кг/га в год (в расчете на 1 км² – 2 т 215,5 кг/км² в год).

В энергетических единицах перенос биомассы (в сухом весе) при вылете насекомых составил 79,07 ккал/м² в сутки или 11,86 ккал/м² в год. Это соответствует переносу в прилегающие наземные экосистемы 42696 ккал из исследуемой площади бобрового пруда в год, или 118 тыс. 600 ккал/га в год (11,86 млн ккал/км² в год).

Таким образом, потери вторичной продукции бентоса прудовой экосистемой при вылете насекомых в сыром весе составили 32,0 %, в энергетических единицах в сухом весе – 38,3 % (данные по биомассе зообентоса пруда

взяты из [Силина, 2018] – 3,66 г/м²). Это более высокий показатель по сравнению с данными исследований переходной болотной экосистемы в среднерусской лесостепи, где эта величина составляла 2,6–8,0 %, при снижении этого показателя по мере сукцессионной зрелости биоценоза [Силина, 2007]. Очевидно, этот факт объясняется, во-первых, наличием крупных генерализующих хищников (в качественных пробах зообентоса – плавуны р. *Dytiscus*, а среди вылетевших насекомых – разнокрылые стрекозы), подьедающих весь мелкий бентос, переходящий на питание представителями планктонного звена, и, во-вторых, большим значением в вылете хаборид (планкто-бентонтов) и плавающих на личиночной стадии поденок р. *Cloeon*, в силу чего не в полной мере учитывающихся при дночерпательной съемке зообентоса.

Перенос биогенных элементов

Исходя из данных табл. 5 и 6, наибольшее значение в переносе биогенных элементов из прудовой экосистемы играют поден-

Т а б л и ц а 5
Содержание биогенных элементов в имаго доминирующих видов амфибиотических насекомых в бассейне Верхнего Хопра в 2016 г., %

Вид	Углерод	Азот	Фосфор
Trichoptera			
<i>Potamophylax</i> sp.	$\frac{54,5 \pm 1,8}{53,2-56,6}$	$\frac{10,5 \pm 0,9}{9,6-11,3}$	$\frac{1,1 \pm 0,1}{0,9-1,2}$
Odonata			
<i>Gomphus vulgatissimus</i> L., 1758	$\frac{47,7 \pm 0,3}{47,4-48,0}$	$\frac{12,7 \pm 0,2}{12,6-12,9}$	$\frac{1,2 \pm 0,1}{1,2-1,3}$
<i>Coenagrion puella</i> L., 1758	$\frac{48,4 \pm 0,8}{47,7-49,3}$	$\frac{12,7 \pm 0,5}{12,2-13,2}$	$\frac{1,3 \pm 0,1}{1,2-1,4}$
Ephemeroptera			
<i>Cloeon dipterum</i> L., 1761	$\frac{63,7 \pm 6,9}{56,8-68,5}$	$\frac{11,1 \pm 1,3}{9,7-12,2}$	$\frac{1,2 \pm 0,1}{1,1-1,2}$
<i>Heptagenia flava</i> Rostok, 1878	$\frac{50,3 \pm 0,2}{50,0-50,5}$	$\frac{12,1 \pm 0,4}{11,7-12,5}$	$\frac{1,3 \pm 0,02}{1,26-1,30}$
Diptera			
<i>Chironomus</i> sp.	$\frac{48,4 \pm 0,2}{48,2-48,5}$	$\frac{11,5 \pm 0,3}{11,2-11,7}$	$\frac{1,3 \pm 0,2}{1,17-1,47}$
<i>Chaoborus flavicans</i> (Meigen, 1804)	$\frac{48,9 \pm 0,3}{48,7-49,2}$	$\frac{11,3 \pm 0,7}{10,8-12,0}$	$\frac{1,3 \pm 0,1}{1,20-1,33}$

Перенос основных биогенных элементов насекомыми различных отрядов при вылете имаго из старого бобрового пруда в верховье Хопра, мг/м² в сутки

Группа	Углерод	Азот	Фосфор
Ephemeroptera	3,10	0,54	0,06
Odonata	0,77	0,21	0,02
Trichoptera	1,20	0,21	0,02
Diptera	2,79	0,65	0,08
Прочие (включая Lepidoptera, Coleoptera, Hymenoptera, Plecoptera)	0,19	0,03	0,005
Всего, мг/м² в сутки	8,05	1,64	0,185
Всего, мг/м ² в год	1207,5	246	27,75
Всего, кг/га в год	12,08	2,46	277,5
Всего, кг/км ² в год	1208	246	27,75

ки (3,10 мг/м² в сутки углерода, 0,54 мг/м² в сутки азота и 0,06 мг/м² в сутки фосфора), и двукрылые (2,79 мг/м² в сутки углерода, 0,65 мг/м² в сутки азота и 0,08 мг/м² в сутки фосфора). Второстепенную роль играли стрекозы и ручейники. Общий перенос углерода амфибиотическими насекомыми составил 8,05 мг/м² в сутки, что соответствует 1207,5 мг/м² в год (1 т 208 кг/км² в год). Перенос азота многократно ниже и составляет 1,64 мг/м² в сутки, 246 мг/м² в год или 246 кг/км², транспорт фосфора минимален – 0,185 мг/м² в сутки и 27,75 мг/м² в год или 27,75 кг/ км² в год.

Содержание ПНЖК и влажность

Средние значения содержания ЭПК в сырой биомассе двух видов поденок были выше,

чем у остальных таксонов, но в некоторых случаях различия были статистически недостоверны (табл. 7). Значимые количества ДГК обнаружены только у *C. flavicans*, различия статистически достоверны (наибольшая сумма рангов К – W, отнесенная к числу проб) (см. табл. 7). Содержание суммы ЭПК + ДГК в биомассе стрекоз *C. puella*, поденок *C. dipterum*, *Heptagenia flava* и хаборид *C. flavicans* было достоверно выше, чем у ручейников *Potamophylax* sp., стрекоз *G. vulgatissimus* и хирономид *Chironomus* sp. (табл. 8).

Средняя влажность изученных таксонов варьировала в пределах 63,9–77,7 % (см. табл. 8), однако по результатам ANOVA, различия между таксонами оказались статистически недостоверными: $p = 0,096$. Содержание суммы ЭПК и ДГК в сухой массе таксонов в целом отображало содержание этих

Средние значения ($\pm$ стандартная ошибка) содержания (мг/г сырой массы) эйкозапентаеновой (ЭПК) и докозагексаеновой (ДГК) кислот и их суммы в биомассе имаго насекомых (заповедник “Приволжская лесостепь”, май – сентябрь 2016 г.)

Вид	ЭПК	ДГК*	ЭПК + ДГК
<i>Potamophylax</i> sp.	1,09 $\pm$ 0,09 ^A	0,00 $\pm$ 0,00	1,09 $\pm$ 0,09 ^A
<i>Gomphus vulgatissimus</i>	2,14 $\pm$ 0,29 ^A	0,00 $\pm$ 0,00	2,14 $\pm$ 0,29 ^A
<i>Coenagrion puella</i>	3,61 $\pm$ 0,21 ^{BC}	0,09 $\pm$ 0,01	3,70 $\pm$ 0,20 ^B
<i>Cloeon dipterum</i>	4,52 $\pm$ 0,53 ^B	0,01 $\pm$ 0,01	4,53 $\pm$ 0,54 ^B
<i>Heptagenia flava</i>	4,57 $\pm$ 0,10 ^B	0,00 $\pm$ 0,00	4,57 $\pm$ 0,10 ^B
<i>Chironomus</i> sp.	2,32 $\pm$ 0,13 ^{AC}	0,00 $\pm$ 0,00	2,32 $\pm$ 0,13 ^A
<i>Chaoborus flavicans</i>	3,73 $\pm$ 0,27 ^B	0,35 $\pm$ 0,04	4,07 $\pm$ 0,30 ^B

П р и м е ч а н и е. Средние, обозначенные одинаковыми буквами в столбцах, достоверно не отличаются ($p > 0,05$) по post-hoc критерию Тьюки в однофакторном дисперсионном анализе (ANOVA). При недостоверном ANOVA буквенные обозначения отсутствуют. В случае ненормального распределения по критерию Колмогорова – Смирнова (обозначено *) достоверность различий определена по непараметрическому тесту Краскела – Уоллиса.

Средние значения ($\pm$ стандартная ошибка) влажности (%) в биомассе имаго насекомых и содержания суммы эйкозапентаеновой и докозагексаеновой (ЭПК + ДГК) кислот в пересчете на сухой вес (мг/г) (заповедник "Приволжская лесостепь", май – сентябрь 2016 г.)

Вид	Влажность биомассы	ЭПК + ДГК
<i>Potamophylax</i> sp.	64,6*	3,07 $\pm$ 0,26 ^A
<i>Gomphus vulgatissimus</i>	77,7 $\pm$ 0,4	9,65 $\pm$ 1,49 ^{AB}
<i>Coenagrion puella</i>	73,7 $\pm$ 0,4	14,11 $\pm$ 0,95 ^B
<i>Cloeon dipterum</i>	71,7 $\pm$ 2,1	15,94 $\pm$ 1,22 ^B
<i>Heptagenia flava</i>	59,8 $\pm$ 8,9	12,50 $\pm$ 2,60 ^{BC}
<i>Chironomus</i> sp.	63,9 $\pm$ 2,8	6,50 $\pm$ 0,52 ^{AC}
<i>Chaoborus flavicans</i>	69,7 $\pm$ 1,5	13,63 $\pm$ 1,58 ^B

П р и м е ч а н и е. Средние, обозначенные одинаковыми буквами в столбцах, достоверно не отличаются ($p > 0,05$) по post-hoc критерию Тьюки в однофакторном дисперсионном анализе (ANOVA). При недостоверном ANOVA буквенные обозначения отсутствуют. * – единичное измерение.

Биомасса и перенос ПНЖК (ЭПК + ДГК) насекомыми из различных отрядов при вылете имаго из старого бобрового пруда в верховье Хопра

Группа	Биомасса вылетевших насекомых, г/м ² в год		Содержание в биомассе ПНЖК (ЭПК + ДГК), мг/м ² в год	
	В сыром весе	В сухом весе	В сыром весе	В сухом весе
Ephemeroptera	2,58	0,73	11,66	11,62
Odonata	1,09	0,24	2,33	2,34
Trichoptera	0,94	0,33	1,02	1,02
Diptera	2,59	0,86	8,28	8,66
В том числе Chironomidae	1,13	0,41	2,62	2,65
Прочие (включая Lepidoptera, Plecoptera, Coleoptera, Hymenoptera)	0,18	0,05	0,47	0,52
ВСЕГО в год	7,38	2,22	23,76	24,16

ПНЖК в сырой массе, минимальное содержание отмечено у ручейников *Potamophylax* sp. (см. табл. 8).

Перенос ПНЖК

Для расчета переноса полиненасыщенных жирных кислот при вылете насекомых использовались значения их концентраций в биомассе представителей различных отрядов насекомых (см. табл. 7, 8). Средняя суммарная концентрации ПНЖК составила 10,77 мг/г сухого веса и 3,20 мг/г сырого веса имаго насекомых, что близко к рассчитанному ранее среднему глобальному значению – 11,4 мг/г сухого веса [Gladyshev et al., 2019]. Выявлено, что при вылете насекомых за пределы прудовой экосистемы переносится 24,16 мг/м² полиненасыщенных жирных кислот, или 86,976 г с акватории бобрового пруда в год, 241,6 г/га (24 кг 160 г/км² в год). При этом по-

денки в год выносят 11,62 мг/м² ПНЖК, двукрылые – 8,66 мг/м², стрекозы – 2,34 мг/м², ручейники – 1,02 мг/м², прочие группы (жуки, перепончатокрылые, чешуекрылые, веснянки) – 0,52 мг/м² в год (табл. 9).

ОБСУЖДЕНИЕ

Наиболее исследованной группой амфибиотических насекомых в аспекте переноса веществ из воды на сушу при вылете являются хирономиды. Данные по годовому переносу сухой биомассы хирономидами из разнотипных водоемов, в частности озер, в различных климатических ландшафтах обобщены в работе Е. В. Борисовой с соавт. [2019]. Для озер зоны бореальных и таежных лесов указана величина 1,9 г/м² в год [Dreyer et al., 2015, цит. по Борисовой и др., 2019], для хвойных лесов умеренного климата – 0,1–0,2 г/м² [Борисова и др., 2016; Sherk, Rau, 1992, цит.

по Борисовой и др., 2019], широколиственных и смешанных лесов умеренного пояса – 0,2 г/м² [Демин и др., 2013], в соленом озере степной зоны умеренного климата – 0,2 г/м² [Борисова и др., 2019], в ручье в Сонорской пустыне – 1,9 г/м² [Jackson, Fisher, 1986]. По нашим более ранним исследованиям для пойменного озера р. Усмань [Силина, 2016], где доминировали поденки и хаобориды, эта величина для хирономид вдвое ниже данных И. В. Демин и др., [2013] – 0,101 г/м², а по нашим данным для бобрового пруда – 0,41 г/м² в год.

Что касается численности вылетающих из воды насекомых, то для стоячих водоемов Северной Америки [Butler, 1980; MacKenzie, 2004; Ramirez, 2008] и Европы (Германия) [Roerperl, 2000] она находилась в пределах 300–10600 экз./м² в год. В водоемах нашей широтной зоны численность вылетающих насекомых составляла преимущественно 1000–5000 экз./м² [Демин и др., 2013]. В лесостепной зоне в бассейне Дона этот показатель для озера в пойме р. Усмань в Воронежской обл. [Силина, 2016] соответствует умеренному значению численности (1795,5 экз./м² в год), что практически совпадает с нашими данными для бобрового пруда.

Значения содержания основных биогенных элементов в насекомых (в сухом весе) (см. табл. 5) в целом сходны либо совпадают с приводимыми ранее в литературе для этих групп [Сазонова, 1984; Мартынова, 1985; Силина, 2007]. Перенос основных биогенных элементов из бобрового пруда в прилегающие наземные экосистемы воды на сушу для углерода и азота практически совпадает с данными для пойменного оз. Усмани и на треть превышает таковой для фосфора [Силина, 2016]. Значения переноса биогенов насекомыми, полученные в более ранних исследованиях для различных биоценозов переходного болота в лесостепной зоне, были ниже более чем на порядок для углерода и фосфора (136 и 3,0 кг/км²), и пятикратно – для азота (44,6 кг/км²) [Силина, 2007]. Это обусловлено тем, что перенос биомассы при вылете имаго насекомых из сукцессионно более зрелой болотной экосистемы многократно менее интенсивен, чем из озерной и речной экосистем долины Усмани.

В более ранних исследованиях выявлено, что вылет амфибиотических насекомых со-

ставляет в среднем 19,1 % их общей вторичной продукции (в сухом весе) при размахе колебаний от 2 до 29 % (в Сонорской пустыне, штат Аризона США) [Jackson, Fisher, 1986], в другой обобщающей работе – 24 % вторичной продукции личинок амфибиотических насекомых [Huryn, Wallace, 2000]. Показано, что в ручьях более низкое отношение вылета насекомых к продукции зообентоса в водной среде (0,19 против 0,30), притом что в целом в ручьях зообентос более продуктивен, чем в озерах (6,67 против 1,46 г/см² в год) [Gratton, Vander Zanden, 2009]. Наши данные для прудовой экосистемы находятся в русле данной тенденции.

Полученные нами величины потерь биомассы бентоса при вылете насекомых в условиях прудовой экосистемы значительно превосходят данные И. В. Демин с соавторами для пойменного озера в бассейне Волги [Демин и др., 2009, 2012, 2013], где не наблюдалось массового вылета Chaoboridae и Baetidae. В таксономическом аспекте макрозообентос бобрового пруда на р. Южной был представлен наиболее бедно среди исследуемых водоемов заповедника и в 2016 г. слагался преимущественно мелкими формами, что обусловило низкое значение его биомассы – 3,65 г/м² [Силина, 2018]. Это объясняется ландшафтными особенностями участка, а также низкой концентрацией растворенного кислорода, способной приводить к гибели беспозвоночных. Судя по немногочисленным данным для других бобровых прудов и запруд, биомасса зообентоса обычно существенно выше. К примеру, биомасса зообентоса бобровых прудов на малых реках Дарвинского заповедника [Завьялов и др., 2005] находилась в границах 1,21–26,76 г/м² (в среднем около 5,0 г/м²), в бобровых запрудах на ручье в Острасевом яру (заповедник “Белогорье”, Белгородская обл.) – 6,12 г/м² [Летопись природы..., 2020]. Для прудов на малой р. Черная в Костромской обл. приводятся величины 44,0 г/м² в жилом пруду и 44,12–57,97 – в нежилом [Сиротина и др., 2021], сопоставимые с данными для пойменных озер р. Усмань, заселенных бобром в Воронежской обл. – 29,3–44,1 г/м² [Хицова и др., 2010].

Основной длинноцепочечной жирной кислотой омега-3 в биомассе изученных таксонов была ЭПК, содержание которой варьировало от 1,09 мг/г сырой массы у ручейников *Pota-*

potophylax sp. до 4,57 мг/г у поденок *H. flava*. Значимые количества ДГК обнаружены только у *C. flavicans*, тогда как содержание этой кислоты в биомассе ручейников *Potamophylax* sp., стрекоз *G. vulgatissimus*, поденок *H. flava* и хирономид *Chironomus* sp. равнялось аналитическому нулю. Полученные результаты хорошо согласуются с данными других авторов [Гладышев и др., 2011а, б; Борисова и др., 2016; Махутова и др., 2017; Martin-Creuzburg et al., 2017; Popova et al., 2017; Суццик и др., 2021; Mathieu-Resuge et al., 2021]. Следует отметить, что в нашем исследовании максимальное среднее содержание суммы ЭПК + ДГК в сухой массе 15,94 мг/г обнаружено у поденки *C. dipterum*, тогда как в литературе максимальная величина 33,7 мг/г приводится для хабориды *C. flavicans* [Martin-Creuzburg et al., 2017]. Однако в изученном нами регионе среднее содержание ЭПК + ДГК у *C. flavicans* составило всего лишь 13,63 мг/г сухой массы. Тем не менее в целом содержание ЭПК + ДГК в сухой массе изученных таксонов соответствовало аналогичным величинам, обобщенным в работе [Gladyshev et al., 2019].

Полученная величина суммарного переноса ПНЖК из бобрового пруда на р. Южной близка по значению к рассчитанной по глобальному среднему значению ПНЖК для пойменного озера р. Усмань в Воронежской обл. [Силина, 2016]. В результате обобщающего анализа переноса биомассы в сухом эквиваленте и транспортируемых из воды на сушу ПНЖК (ЭПК + ДГК), проведенных в различных биомассах, приводятся цифры 0,04–4,39 мг/м² [Gladyshev et al., 2019], т. е. полученная нами величина превышает верхнюю границу среднего глобального значения более чем пятикратно.

Что касается роли различных групп в переносе ПНЖК из водных экосистем, то показатели для большинства из анализируемых нами групп сходны с приводимыми в литературе. Рассчитанный поток ПНЖК из озерной экосистемы на сушу при вылете стрекоз в условиях юга Западной Сибири (Чановская экспедиционная база на территории Барабинской лесостепи) составил 6,9 мг/м² в год [Гладышев и др., 2011б; Попова, Харитонов, 2012], т. е. втрое выше полученного нами значения для прудовой экосистемы в условиях Приволжской лесостепи. В нашем

случае это обусловлено низким обилием стрекоз и в прудовом зообентосе, и в вылете. При этом концентрации ПНЖК в сырой биомассе были близки: для разнокрылых стрекоз – 2,11 мг/г в Барабинской лесостепи (рассчитано по табл. 2 из: [Гладышев и др., 2011б]) и 2,14 мг/г – в Приволжской, а для равнокрылых стрекоз – 3,20 мг/г и 3,70 мг/г. Усредненные показатели содержания ПНЖК для стрекоз Приволжской лесостепи (2,92 мг/г сырой и 11,88 мг/г сухой биомассы) не очень существенно превышают таковые для Барабинской лесостепи (2,66 мг/г сырой и 7,98 мг/г сухой биомассы [Гладышев и др., 2011б]) – в 1,1 и 1,5 раза.

Среди двукрылых – наиболее многочисленной и часто самой значительной группой насекомых, в процессе переноса веществ из воды на сушу известны значения концентрации и масштабов транспорта ПНЖК для кровососущих комаров [Гладышев и др., 2011а], хирономид [Махутова и др., 2017; Борисова и др., 2019] и хаборид [Martin-Creuzburg et al., 2017]. Содержание ПНЖК в личинках и имаго кровососущих комаров, собранных в Северо-Кулундинской степи (Новосибирская обл.) достоверно не отличалось и составило 8,11 мг/г сухой биомассы, перенос ПНЖК – 3,9 мг/м² в год [Гладышев и др., 2011а]. В наших исследованиях кровососущие комары были малочисленны (9 видов с численностью 9,0 экз./м² в год) и составили лишь 0,45 % общей биомассы амфибиотических насекомых. Перенос ПНЖК кровососущими комарами был несущественным и по расчетным данным для длинноусых двукрылых в сухой биомассе составлял 0,109 мг/м² в год. Это на порядок ниже вышеприведенного значения для Северо-Кулундинской степи, где, очевидно, сборы осуществлялись в наиболее благоприятных местообитаниях для Culicidae – временных и постоянных хорошо прогреваемых пойменных водоемах.

По результатам обобщающей сводки содержания ПНЖК в биомассе хирономид [Махутова и др., 2017] выявлены концентрация и доля ЭПК по отношению к суммарному содержанию жирных кислот для 19 видов хирономид из более чем 15 водоемов и водотоков России (5 рек, 4 озера и водохранилище), Турции, Японии и Западной Европы (Швеции, Шотландии и Сербии). К настоящему

времени известно, что содержание ЭПК может различаться более чем на порядок у различных видов (от 0,2 до 5,1 мг/г сырой массы), при этом наиболее низкие значения характерны для видов р. *Chironomus*, являющихся сестоно-фитодетритофагами фильтраторами + собирателями, и хищных таниподин р. *Procladius*, наиболее высокими – у всеядного эвритермного пелофильного вида продиамезин *Prodiamesa olivacea* и, в меньшей мере, – галофильного вида ортокладиин *Cricotopus salinophilus*. Выявлено также, что личинки и имаго *Glyptotendipes barbipes* не имеют достоверных отличий по содержанию ЭПК [Махутова и др., 2017].

Содержание ПНЖК в биомассе хирономид, по нашим данным (для р. *Chironomus*), составляет 6,50 мг/г в сухом весе и 2,32 мг/г – в сыром, что значительно выше, чем в исследованиях хирономид р. *Chironomus* из соленого сибирского оз. Шира [Махутова и др., 2017] – 0,2–0,3 мг/г в сыром весе. Для хирономид горного оз. Ойское в Южной Сибири (Западный Саян) эта величина составила 4,22 мг/г сырой массы [Борисова и др., 2016].

В лесостепной зоне европейской части России годовой перенос ПНЖК при вылете хирономид из бобрового пруда на р. Южной в 2016 г., по нашим данным, в сухой биомассе составил 2,67 мг/м² в год, для пойменного озера р. Усмань [Силина, 2016, расчет по табл. 4] – 0,66 мг/м² в год. В то же время для стоячих водоемов различного генеза, уровня минерализации и трофности данные для хирономид могут почти не отличаться. К примеру, для соленого оз. Шира в Сибири годовой средневзвешенный поток ПНЖК при вылете хирономид составил 1,78 мг/м² в год [Борисова и др., 2019, табл. 2], для малопродуктивного горного оз. Ойское в Южной Сибири – 1,75 мг/м² в год [Борисова и др., 2016].

Содержание ПНЖК в биомассе поденок известно лишь для оз. Ойское – 11,3 мг/м² [Gladyshev et al., 2019], что сопоставимо с нашими данными: 15,94 мг/г для массового вида *C. dipterum*, массово развивающегося в бобровом пруде на р. Южной и пойменном озере в верховье Хопра, и 12,50 мг/г – для более крупного вида *Heptagenia flava*, обитающего в малой р. Селимутка (притоке Хопра).

Для ручейников, как и для поденок, приведенная в литературе концентрация ПНЖК

известна из одного исследования (р. Енисей) – 9,4 мг/г сухой биомассы [Gladyshev et al., 2019]. Эта величина в 3,06 раза превышает установленную в наших исследованиях для представителя сем. Limnephilidae, преобладающему по биомассе в зообентосе и среди вылетающих насекомых из водоемов исследуемого участка долины Верхнего Хопра – пойменного озера, р. Хопер и бобрового пруда – 3,07 мг/г по сухой биомассе. Такой разброс значений, теоретически, может быть связан с типом питания личинок, который сильно отличается у представителей различных семейств – от хищников-хватателей (Polycentropodidae), планктофагов-цедителей (Hydropsychidae), всеядных (Phryganeidae) и фито-зоофагов (Leptoceridae) до альгофагов (Hydroptilidae) и фитодетритофагов (Limnephilidae и др.).

Известно, что качественный состав вылетающих из воды насекомых может меняться не только в зависимости от климатической зоны, но и других факторов, не всегда строго зависящих от широтной зоны: трофности, продуктивности, особенностей минерализации, аутоэкологических и ареалогических особенностей видов, зоогенного и многогранного хозяйственно-промышленного влияния на водоем и др. Поэтому в пределах одного биомассовых данные для водоемов единого сукцессионного ряда – от родников и ручьев до болотных экосистем – могут отличаться более кардинально, чем между обобщенными данными для различных биомов, где проанализированы различные энтомокомплексы вылетающих насекомых – от монохирономидных в сукцессионно старых стоячих водоемах до весняночноподеночных и других реофильных комплексов в ручьях и малых реках. На наш взгляд, это необходимо учитывать при планировании исследований процессов транспорта веществ в границах ключевых частей биомы, где в качестве основной структурной единицы для изучения следует выдвигать, к примеру, сукцессионный ряд водоемов речной (ручьевогой) долины: русло реки (ручья) – придаточный водоем (заводь, залив, либо затон) – пойменное озеро – террасное озеро – болото. Сравнительный анализ для различных биомов при этом будет более адекватен при сравнении водоемов единой сукцессионной стадии (хотя бы в таких широких рамках).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате исследований получены данные по качественному (таксономическому) составу комплекса амфибиотических насекомых, формирующих при вылете имаго потоки вещества и энергии, накопленных в водоеме, и поступающие в прилегающие наземные экосистемы на территории заповедника “Приволжская лесостепь”.

В результате исследований выявлено 162 вида амфибиотических насекомых из восьми отрядов. Общая интенсивность вылета насекомых из прудовой экосистемы в 2016 г. составила $12,10 \pm 1,11$ экз./м² в сутки, интенсивность переноса биомассы – $49,23 \pm 6,17$ мг/м² в сутки. Наиболее значительна и равнозначна в переносе биомассы из прудовой экосистемы роль двукрылых (Diptera) и поденок (Ephemeroptera) – суммарно 70,3 %. Главную роль в переносе биомассы играли представители семейств Baetidae (Ephemeroptera), Chironomidae (Diptera) и Limnephilidae (Trichoptera). Наиболее интенсивный перенос биомассы из прудовой экосистемы происходил в центральной части (профундали), минимальный, с отличием в 3,1 раза, – в литорали.

Потери вторичной продукции зообентоса в результате вылета имаго и субимаго амфибиотических насекомых в сыром весе составили 32,0 %. Перенос сырой биомассы составил 7,385 г/м² в год (7385 кг/км² в год), в сухом весе – 14,77 мг/м² в сутки, 2,2155 г/м² в год (2215,5 кг/км² в год); перенос основных биогенных элементов: углерода – 1,21 г/м², или 1210 кг/км² в год, азота – 0,25 г/м² в год, или 246 кг/км² в год, фосфора – 0,03 г/м², или 27,8 кг/км² в год; перенос ПНЖК – 24, 16 кг/км² в год.

Проверка правильности определения трудно идентифицируемых видов жуков проведена канд. биол. наук А. А. Прокиным, хирономид (р. *Chironomus*) – канд. биол. наук Л. П. Гребенюк (ИБВВ РАН), двукрылых из сем. Simuliidae, Tabanidae, Ceratopogonidae – канд. биол. наук И. А. Будаевой), имаго Brachycera – канд. биол. наук О. Н. Бережновой, канд. биол. наук О. Н. Селивановой (Dolichopodidae) (Воронежский госуниверситет). Большую помощь в организации исследований оказал М. В. Ермохин (Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского), в осуществлении полевых работ – руководство и сотрудники

заповедника: А. Н. Добролюбов, В. В. Осипов, а также сотрудники РАН – Л. А. Неймарк, И. В. Башинский, и СарГУ – А. А. Оськина. Без этой поддержки работа не могла бы состояться, авторы очень признательны и благодарны за оказанную помощь.

Работа поддержана грантом РНФ 22-24-00920 (рук. Ю. Ю. Дгебуадзе).

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных авторами.

ЛИТЕРАТУРА

- Биологическое разнообразие и динамика природных процессов в заповеднике “Приволжская лесостепь”. Островцовская лесостепь. Тр. Гос. заповедника “Приволжская лесостепь”. Вып. 2. Пенза, 2012. 255 с.
- Борисова Е. В., Махутова О. Н., Гладышев М. И., Суцник Н. Н. Поток биомассы и незаменимых полиненасыщенных жирных кислот из воды на сушу при вылете хирономид из горного озера // Сиб. экол. журн. 2016. Т. 23, № 4. С. 543–556. [Borisova E. V., Makhutova O. N., Gladyshev M. I., Sushchik N. N. Fluxes of Biomass and Essential Polyunsaturated Fatty Acids from Water to Land via Chironomid Emergence from a Mountain Lake // Contemporary Problems of Ecology. 2016. Vol. 9, N 9. P. 446–457.]
- Борисова Е. В., Толмеев А. П., Дроботов А. В., Суцник Н. Н. Вылет хирономид (Chironomidae, Diptera) из соленого озера как источник органического углерода и незаменимых биохимических веществ для аридных экосистем юга Сибири // Журн. Сиб. федерального ун-та. 2019. № 12 (2). С. 196–215.
- Боруцкий Е. В. Вылеты Chironomidae (Diptera) из континентальных водоемов разных климатических поясов как фактор обеспеченности рыб пищей // Зоол. журн. 1963. Т. XLII, вып. 2. С. 233–246.
- Гладышев М. И., Суцник Н. Н., Юрченко Ю. А., Белевич О. Э., Калачева Г. С. Различия жирнокислотного состава личинок и имаго кровососущих комаров и вынос незаменимых кислот из воды на сушу // Докл. АН. 2011a. Т. 441, № 2. С. 282–285. [Gladyshev M. I., Sushchik N. N., Yurchenko Y. A., Belevich O. E., Kalacheva G. S. Differences in the Fatty Acid Compositions of Blood-sucking Mosquito Larvae and Imagoes and the Water-to-land Export of Essential Acids // Doklady Biological Sciences. 2011. Vol. 441, N 1. P. 385–388.]
- Гладышев М. И., Харитонов А. Ю., Попова О. Н., Суцник Н. Н., Махутова О. Н., Калачева Г. С. Количественное определение роли стрекоз в переносе незаменимых полиненасыщенных жирных кислот из водных экосистем в наземные // Докл. АН. 2011b. Т. 438, № 5. С. 708–710. [Gladyshev M. I., Khariitonov A. Yu., Popova O. N., Sushchik N. N., Makhutova O. N., Kalacheva G. S. Quantitative Estimation of Dragonfly Role in Transfer of Essential Polyunsaturated Fatty Acids from Aquatic to Terrestrial Ecosystems // Doklady Biochemistry and Biophysics. 2011. Vol. 438, N 1. P. 141–143.]

- Демина И. В., Ермохин М. В., Демин А. Г. Имагоуловитель для количественного учета вылета гетеротропных насекомых на границе “вода – воздух” в стоячих водоемах // Поволж. экол. журн. 2009. № 1. С. 65–68.
- Демина И. В., Ермохин М. В., Полуконова Н. В. Оценка роли гетеротропных насекомых в переносе вещества через границу “вода – воздух” при метаморфозе на озере Холодном (Саратовская область, окрестности г. Энгельса) // Проблемы изучения краевых структур биоценозов: материалы 3-й Междунар. науч. конф. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2012. С. 54–57.
- Демина И. В., Ермохин М. В., Полуконова Н. В. Структура и динамика потоков вещества и энергии, формируемых при вылете имаго гетеротропных насекомых через границу “вода – воздух” пойменных озер р. Волга // Изв. Саратов. ун-та. Новая серия. Сер. Химия. Биология. Экология. Саратов, 2013. Т. 13, вып. 3. С. 85–93.
- Добролюбов А. Н., Лебяжинская И. П., Кудрявцев А. Ю., Горбушина Т. В., Добролюбова Т. В., Осипов В. В. Государственный природный заповедник “Приволжская лесостепь: физико-географическая характеристика и биологическое разнообразие природных комплексов. – 2-е изд., доп. и переработ. // Тр. Гос. заповедника “Приволжская лесостепь”. Вып. 4. Пенза, 2013. 70 с.
- Завьялов Н. А. Средообразующая деятельность бобра (*Castor fiber* L.) в европейской части России // Тр. гос. природ. заповедника “Рдейский”. Великий Новгород, 2015. Вып. 3. 320 с.
- Завьялов Н. А. Бобры как регуляторы переноса веществ и энергии в экосистемах малых рек. Почему так сложно получить общую картину? // Сиб. экол. журн. 2016. Т. 23, № 4. С. 584–599. [Zavyalov N. A. Beavers as Regulators of Substance and Energy Transfer in Ecosystems of Small Rivers. Why is it Difficult to Get an Overall Picture? // Contemporary Problems of Ecology. 2016. Vol. 9, N 4. P. 481–493.]
- 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.
- Запольская Т. И., Шалапенко Е. С. Энергетические эквиваленты биомассы насекомых в биогеоценозе многолетних трав // Материалы VII Съезда ВЭО. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1974. Ч. 1. С. 41–42.
- Иванова М. Б., Алимов А. Ф., Ляхнович В. И. Вопросы вторичной продукции и рыбопродуктивности // Продукционно-биологические исследования экосистем пресных вод. Минск: БГУ, 1973. С. 192–204.
- Летопись природы 2020 г. ФГУ “ГПЗ “Белогорье”, Борисовка, 2021. Рукопись. Научный архив заповедника. Раздел 8.2.1. Население водных беспозвоночных бассейна р. Ворскла / исп. А. Е. Силина, Р. П. Горбунов. С. 299–314.
- Мартынова М. В. Роль некоторых бентосных организмов в удалении соединений азота и фосфора из донных отложений (обзор) // Гидробиол. журн. Киев, 1985. Т. XXI, № 6. С. 44–48.
- Махутова О. Н., Борисова Е. В., Шулепина С. П., Колмакова А. А., Сушич Н. Н. Состав и содержание жирных кислот доминирующих видов хирономид соленого сибирского озера на разных стадиях развития // Сиб. экол. журн. 2017. Т. 24, № 3. С. 264–275. [Makhutova O. N., Borisova E. V., Shulepina S. P., Kolmakova A. A., Sushchik N. N. Composition and Content of Fluxes of Fatty Acids of Dominant Chironomid Species from a Salt Siberian Lake at Different Development Stages // Contemporary Problems of Ecology. 2017. Vol. 10, N 3. P. 230–239.]
- Медицинская статистика [http://medstatistic.ru/calculators.html].
- Мирошниченко М. П. Структура и продуктивность биоценозов бентоса Цимлянского водохранилища // Тр. ГосНИОРХ. 1982. Вып. 184. С. 35–47.
- Мирошниченко М. П., Горелов В. П., Скабичевский Б. О. Зообентос и его продукция в Цимлянском водохранилище в период многоводных 1977–1981 гг. // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1984. Вып. 218. С. 3–18.
- Осипов В. В., Башинский И. В. Бобры в Государственном природном заповеднике “Приволжская лесостепь” // Бобры в заповедниках европейской части России: Тр. Гос. природ. заповедника “Рдейский”. Т. 4 / ред. Н. А. Завьялов, Л. А. Хляп. Великие Луки, 2018. С. 337–353.
- Осипов В. В., Башинский И. В., Подшивалина В. Н. О влиянии деятельности речного бобра – *Castor fiber* (Castoridae, Mammalia) на биоразнообразие экосистем малых рек лесостепной зоны // Поволжск. экол. журн. 2017. № 1. С. 69–83.
- Попова О. Н., Харитонов А. Ю. Оценка выноса вещества стрекозами из водоемов на сушу в лесостепи Западной Сибири // Сиб. экол. журн. Т. 19, № 1. С. 49–56. [Popova O. N., Kharitonov A. Yu. 2012. Estimation of the Carry-over of Substances by Dragonflies from Water Bodies to Land in the Forest-steppe of West Siberia // Contemporary Problems of Ecology. 2012. Vol. 5, N 1. P. 34–39.]
- Савицкий Б. П., Гончаров М. А., Залеская Л. Ф., Силина А. Е. Ловушка-конус для изучения вылета развивающихся в воде насекомых (инструкция по устройству и применению). 2-е изд., испр. Гомель: Типография БелИИЖТа, 1986. 12 с.
- Сазонова О. Н. Вынос органического вещества кровососущими комарами из понижений рельефа на плакор // Средообразующая деятельность животных: материалы к совещ., 17–18 декабря 1970 г., г. Москва. М., 1970. С. 65–71.
- Сазонова О. Н. Роль кровососущих комаров в экосистемах // Двукрылые фауны СССР и их роль в экосистемах. Л.: ЗИН АН СССР, 1984. С. 108–115.
- Силина А. Е. Вынос вещества и энергии из болотной экосистемы при эмергенции насекомых: сукцессионный аспект // Проблемы водной энтомологии России и сопредельных стран: материалы III Всерос. симпоз. по амфибиот. и водн. насекомым. Воронеж: Изд.-полиграф. центр ВГУ, 2007. С. 303–324.
- Силина А. Е. Вылет амфибиотических насекомых из пойменного озера в Усманском бору среднерусской лесостепи // Сиб. экол. журн. 2016. Т. 23, № 4. С. 515–532. [Silina A. E. Emergence of Amphibiotic Insects from a Floodplain Lake in the Usman Forest in the Central Russian Forest Steppe // Contemporary Problems of Ecology. 2016. Vol. 9, N 4. P. 421–436.]
- Силина А. Е. Структура донных зооценозов стоячих водоемов долины верхнего Хопра в условиях заповедного режима // Изучение и сохранение беспозвоночных Центрально-Черноземного региона: сб. науч. ст., посвящ. памяти М. Н. Цурикова. Воронеж: Изд-во “Научная книга”, 2018. С. 141–145.
- Силина А. Е., Бережнова О. Н. Вылет короткоусых двукрылых (Diptera, Brachycera) из бобрового пруда

- в верховье р. Хопер (Пензенская обл., Россия) // Евраз. энтомол. журн. 2021. № 20 (3). С. 154–161.
- Силина А. Е., Зеленцов Н. И. Хируномиды (Diptera, Chironomidae) Центрального Черноземья. Ч. 1. Подсемейство Tanypodinae // Состояние и проблемы экосистем Среднего Подонья. Воронеж, 1996. Вып. 8. С. 114–118.
- Сиротина М. В., Соколова Т. Л., Мурадова Л. В., Котова М. С., Сиротин А. Л. Состав таксонов и экологических групп гидроценозов в условиях зоогенной трансформации // Экология родного края: проблемы и пути их решения: материалы XVI Всерос. науч.-практ. с междунар. участием конф. Кн. 1. (г. Киров, 27–28 апреля 2021 г.). Киров: ВятГУ, 2021. С. 121–127.
- Соколова Н. Ю., Антохина Н. Г. Многолетняя и сезонная динамика хируномид Можайского водохранилища // Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва. 1980. Т. 23: Бентос Учинского водохранилища. С. 234–248.
- Сушич Н. Н., Борисова Е. В., Дёмина (Витковская) И. А., Махутова О. Н., Гладышев М. И. Различия жирнокислотного состава пауков-кругопрядов, обитающих в прибрежье озера и в степи, обусловлены потреблением разных таксонов имаго хируномид // Докл. АН. 2021. Т. 496. С. 89–93. [Sushchik N. N., Borisova E. V., Demina (Vitkovskaya) I. A., Makhutova O. N., Gladyshev M. I. Differences in Fatty Acid Composition Between Orb-weaver Spiders Inhabiting a Riparian Zone and a Steppe Are Associated with the Consumption of Different Chironomid Taxa // Doklady Biochemistry and Biophysics. 2021. V. 496. P. 40–43.]
- Хицова Л. Н., Силина А. Е., Мелашенко М. В. Доминантно-информационная структура донных зооценозов пойменных водоемов в местах обитания бобра в Усманском бору // Вест. Воронеж. гос. ун-та. Сер. Биология. Химия. Фармацев. 2010, № 1. С. 127–132.
- Шилова А. И. Хируномиды Рыбинского водохранилища. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1976. 251 с.
- Ballinger A., Lake P. S. Energy and nutrient fluxes from rivers and streams into terrestrial food webs // Mar. and Freshwater Res. 2006. Vol. 57. P. 15–28.
- Bashinskiy I. V., Osipov V. V. Distribution and dynamic of Castor fiber (Castoridae, Mammalia) population in forest-steppe rivers: a case of the State Nature Reserve Privolzhskaya Lesostep', Penza region, European Russia // Nat. Conservat. Res. Заповедная наука. 2018. Vol. 3 (Suppl. 2). P. 110–115.
- Butler M. G. Emergence phenologies of some arctic Alaskan Chironomidae // Chironomidae: ecology, systematics cytology and physiology / Ed. D. A. Murray. Oxford: Pergamon Press, 1980. P. 307–314.
- Gladyshev M. I., Arts M. T., Sushchik N. N. Lipids in aquatic ecosystems. New York: Springer, 2009. P. 179–209.
- Gladyshev M. I., Gladysheva E. E., Sushchik N. N. Preliminary estimation of the export of omega-3 polyunsaturated fatty acids from aquatic to terrestrial ecosystems in biomes via emergent insects // Ecol. Complex. 2019. Vol. 38. P. 140–145.
- Gladyshev M. I., Sushchik N. N., Gubanenko G. A., Makhutova O. N., Kalachova G. S., Rechkina E. A., Malyshevskaya K. K. Effect of the way of cooking on contents of essential polyunsaturated fatty acids in filets of zander // Czech J. Food Sci. 2014. N 32. P. 226–231.
- Gratton C., Vander Zanden M. J. Flux of aquatic insect productivity to land: comparison of lentic and lotic ecosystems // Ecology. 2009. Vol. 90. P. 2689–2699.
- Huryn A. D., Wallace J. B. Life history and production of strim insects // Annual Rev. Entomol. 2000. N 45. P. 83–110.
- Jackson J. K., Fisher S. G. Secondary production, emergence and export of aquatic insects of a Sonoran Desert stream // Ecology. 1986. Vol. 67 (3). P. 629–638.
- Langford T. E., Daffern J. R. The emergence of insects from a British river warmed by power station cooling-water // Hydrobiologia. 1975. Vol. 46, N 1. P. 71–114.
- MacKenzie R. A. Spatial and temporal patterns in insect emergence from a Southern Maine Salt Marsh // The American Midland Naturalist. 2004. Vol. 153. P. 257–269.
- Martin-Creuzburg D., Kowarik C., Straile D. Cross-ecosystem fluxes: export of polyunsaturated fatty acids from aquatic to terrestrial ecosystems via emerging insects // Sci. Total Environment. 2017. N 577. P. 174–182.
- Mathieu-Resuge M., Martin-Creuzburg D., Twining C. W., Parmar T. P., Hager H. H., Kainz M. J. Taxonomic composition and lake bathymetry influence fatty acid export via emergent insects // Freshwater Biol. 2021. Vol. 66. P. 2199–2209.
- Poepperl R. Benthic secondary production and biomass emerging from a northern German temperate stream // Freshwater Biol. 2000. Vol. 44. P. 199–211.
- Popova O. N., Haritonov A. Y., Sushchik N. N., Makhutova O. N., Kalachova G. S., Kolmakova A. A., Gladyshev M. I. Export of aquatic productivity, including highly unsaturated fatty acids, to terrestrial ecosystems via Odonata // Sci. Total Environment. 2017. Vol. 581–582. P. 40–48.
- Ramirez M. F. Emergent Aquatic Insects: Assemblage Structure and Patterns of Availability in Freshwater Wetlands of the Lower Columbia River Estuary. A thesis submitted in partial fulfillment of the requirements for the degree of Master of Science University of Washington. Washington, 2008. 108 p.
- Sushchik N. N., Yurchenko Y. A., Gladyshev M. I., Belevich O. E., Kalachova G. S., Kolmakova A. A. Comparison of fatty acid contents and composition in major lipid classes of larvae and adults of mosquitoes (Diptera: Culicidae) from a steppe region // Insect Sci. 2013. N 20. P. 585–600.

Emergence of amphibious insects from an old beaver pond in the Upper Khoper valley under the conditions of the Forest-Steppe

A. E. SILINA¹, N. N. SUSHCHIK^{2, 3}, M. I. GLADYSHEV^{2, 3}, E. M. KURINA⁴, A. A. KOLMAKOVA², D. G. SELEZNEV⁵

¹Reserve "Belogorye"
309342, Belgorod Region, pos. Borisovka, per. Monastyrsky, 3

²Institute of Biophysics of Federal Research Center,
"Krasnoyarsk Science Center" of Siberian Branch of RAS
660036, Krasnoyarsk, Akademgorodok, 50/50

³Siberian Federal University
660041, Krasnoyarsk, prosp. Svobodny, 79

⁴A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of RAS
119071, Moscow, Leninsky av., 33

⁵Papanin Institute for Biology of Inland Waters of RAS
152742, Yaroslavl Region, Nekouzsky district, Borok, 109

The work presents the results of studies of the emergence of amphibiotic insects from the old beaver pond on the Yuzhny stream of the "Privolzhskaya lesostep'" reserve in the Upper Khoper basin. For insects from 34 families and 8 orders, the indicators of abundance, biomass, frequency of occurrence are given, the timing of their emergence in different parts of the pond is indicated. The dominant and common species were identified – chironomids *Paramerina cingulata* (Walk.), *Cricotopus silvestris* (F.), biting midges (*Bezzia bicolor* (Mg.), chaoborids *Chaoborus flavicans* (Mg.) and mayflies *Cloeon inscriptum* (Bgtss.). The intensity of the emergence of insects was 12.10 ind./m² per day, the average daily transfer of biomass was 49.23 mg/m² per day. The analysis of the fatty acid composition and content of the main biogenic elements in adults of amphibiotic insects was carried out. The results of calculations of the removal of energy and matter, including biogenic elements (carbon, phosphorus, nitrogen) and polyunsaturated fatty acids during the emergence of insects from various orders (Ephemeroptera, Odonata, Trichoptera and Diptera) into adjacent terrestrial ecosystems. The transfer of raw biomass from water to land was 7.385 g/m² per year, in dry weight – 2.216 g/m² per year; transfer of the main nutrients – 1.21 g/m² per year – carbon, 0.25 g/m² per year – nitrogen, and 0.03 g/m² per year – phosphorus; PUFA transfer – 24.16 kg/km² per year.

Key words: amphibiotic insects, emergence, Upper Khoper basin, beaver pond, matter and energy removal, diversity, biogenic elements, polyunsaturated fatty acids (PUFAs).