

На правах рукописи



Кулаков Дмитрий Владимирович

**ЗООПЛАНКТОН ПРЕСНЫХ ВОДОЕМОВ
В РАЙОНАХ КОЛОНИАЛЬНЫХ ПОСЕЛЕНИЙ
ГИДРОФИЛЬНЫХ ПТИЦ**

Специальность 03.02.10 – Гидробиология

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Борок
2011

Работа выполнена в Учреждении Российской академии наук
Институте биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

Научный руководитель: доктор биологических наук
Крылов Александр Витальевич

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
Котов Алексей Алексеевич

кандидат биологических наук
Ермохин Михаил Валентинович

Ведущая организация: Учреждение Российской академии наук
Институт озераведения РАН

Защита диссертации состоится «15» декабря 2011 года в 10⁰⁰ часов на заседании диссертационного совета ДМ 002.036.01 при Учреждении Российской академии наук Институте биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН по адресу: 152742, п. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл.

Факс: (48547) 24042

e-mail: adm@ibiw.yaroslavl.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Учреждения Российской академии наук Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН.

Автореферат разослан «12» ноября 2011 года.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук



Л.Г. Корнева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Одна из ключевых задач экологии — изучение процессов преобразования биогеоценозов под влиянием абиотических и биотических факторов, а так же различных видов деятельности человека. Однако неоправданно мало работ, направленных на изучение роли видов-средообразователей (средообразователей, видов-мутуалистов, кондиционирующих видов, ключевых видов, экосистемных инженеров). Тем не менее, такие исследования необходимы для наиболее полного понимания всего многообразия факторов, оказывающих влияние на формирование условий среды и разнообразие сообществ.

Аналогичная проблема существует и в гидробиологии. Спектр изучения жизни внутренних вод не может ограничиваться только традиционным набором факторов среды, оказывающих влияние на развитие гидробионтов, с пресными водоемами и водотоками тесно связано существование водных и околоводных позвоночных, жизнедеятельность которых в определенных случаях выступает в роли важного средообразующего фактора. Но количество исследований, посвященных выяснению их роли в структурной и функциональной организации сообществ гидробионтов пресных вод, явно недостаточно.

Для пресноводных экосистем наиболее подробно изучена средообразующая деятельность моллюсков рода *Dreissena*, а также евроазиатского и канадского бобров (*Castor fiber* L., *C. canadensis* Kuhl.) (Дрейссена ..., 1994; Завьялов и др., 2005; Остапеня, 2007; Naiman et al., 1986, 1994 и мн. др.). Но круг видов, способных оказывать влияние на биоразнообразие и биоресурсный потенциал пресноводных экосистем, гораздо шире. В частности, в роли средообразователей могут выступать гидрофильные птицы, образующие колонии на локальных участках мелководий пресноводных экосистем, побережьях водоемов и водотоков.

Гидрофильные птицы подразделяются на две экологические группы: водоплавающие и околоводные (Ильичев и др., 1982). Среди всего многообразия гидрофильной орнитофауны на большинстве пресных водоемов Европейской части России наиболее крупные гнездовые колонии из водоплавающих птиц образуют представители сем. чайковые (Laridae), из околоводных — сем. цаплевые (Ardeidae).

Продукты жизнедеятельности птиц обогащают экосистемы органическими, биогенными и минеральными веществами, что способствует изменению абиотических и биотических условий существования организмов (Семаго, 1975; Тараненко, 1975; Творогова, Луговой, 1977; Лысенков, Втюрина, 2001; Втюрина, 2002; Кулакова, 2008; Захаренко, 2009 и др.) и структурно-функциональной организации растительных и животных сообществ наземных и водных экосистем (Тихомиров, 1957; Успенский, 1972; Бреслина, 1987; Лебедева, 2007; Головкин, 1967, 1991; Евдущенко, 1959; Чуйков, 1982; Longcore et al., 2006 и др.).

Обогащение воды дополнительным количеством биогенных и органических веществ, является составляющим процесса эвтрофирования водоемов. Как известно, эвтрофирование определяется комплексным воздействием естественных процессов и хозяйственной деятельности человека (Сиренко, 1981). Разграничение этих воздействий при глобальном антропогенном влиянии весьма проблема-

точно, ни один из показателей не позволяет уверенно их отличать (Россолимо, 1975). Несмотря на то, что решение этой проблемы имеет большое значение для экологических исследований водных систем (Чуйков, 1975), до сих пор остается открытым вопрос: существуют ли специфические черты изменений структуры и функционирования сообществ гидробионтов в условиях естественного и антропогенного эвтрофирования?

Зоопланктон чутко реагирует на изменения экологического состояния разнотипных водоемов (Андроникова, 1980, 1988, 1996; Родионова, 1984; Крючкова, 1987; Ривьер, 1990 и мн. др.), поэтому он был выбран в качестве индикатора, позволяющего оценить воздействие продуктов жизнедеятельности птиц на биологический режим водоемов, а также провести сравнительный анализ с изменениями, наблюдаемыми в ходе антропогенного эвтрофирования.

Цель работы — изучение структурной организации зоопланктона в условиях влияния колониальных поселений гидрофильных птиц.

Задачи исследования:

1. Изучить закономерности изменения структурных показателей зоопланктона литоральной зоны водоемов разного трофического типа в условиях влияния продуктов жизнедеятельности колоний водоплавающих и околоводных птиц.
2. Сравнить изменения зоопланктона, происходящие под влиянием продуктов жизнедеятельности птиц с таковыми, наблюдающимися при антропогенном эвтрофировании.
3. На основании полевых исследований выявить факторы, влияющие на динамику структурных показателей зоопланктона в районах гнездовых поселений гидрофильных птиц.
4. В экспериментальных исследованиях выяснить влияние изменений концентрации продуктов жизнедеятельности птиц при разной степени зарастания микрокосмов на показатели зоопланктона.

Защищаемые положения:

1. Жизнедеятельность колониальных поселений гидрофильных птиц — фактор, оказывающий существенное и специфическое влияние на зоопланктон литоральной зоны разнотипных пресных водоемов.
2. В условиях влияния продуктов жизнедеятельности птиц, как и при антропогенном эвтрофировании, в олиго-мезотрофных и мезо-эвтрофных водах численность и биомасса зоопланктона увеличиваются, а в эвтрофно-гипертрофных — снижаются.
3. Независимо от трофического статуса водоемов в районах колоний птиц увеличивается видовое богатство зоопланктона, численность, биомасса и относительное обилие *Copepoda*, не меняется число доминирующих видов, среди которых отсутствуют виды-индикаторы высокой степени органической нагрузки, а численность и биомасса *Cladocera* возрастает при повышении степени зарастания мелководий.

Научная новизна. Расширена область познания роли видов-средопреобразователей в модификации условий существования сообществ гидробионтов в пресных водах. Впервые определены особенности реакции зоопланкто-

на продукты жизнедеятельности гидрофильных птиц в зависимости от трофического статуса водоемов, а также проведен сравнительный анализ с изменениями, наблюдающимися при антропогенном эвтрофировании. На основе полевых и экспериментальных данных выявлена роль количества поступающих продуктов жизнедеятельности птиц, степени зарастания биотопов, уровня режима и количества атмосферных осадков в изменении показателей зоопланктона.

Практическое значение. Выявленные особенности реакции зоопланктона на продукты жизнедеятельности птиц ставят задачу учета их колониальных поселений при проведении мониторинга и работ по оценке экологического состояния пресноводных экосистем по структурно-функциональным показателям сообществ гидробионтов. Полученные данные могут быть использованы в ВУЗах при чтении курсов «Экология», «Гидробиология» и «Санитарная гидробиология».

Апробация работы и публикации. Материалы диссертации представлены на Всерос. конф. с междунар. участием «Водные и наземные экосистемы: проблемы и перспективы исследований» (Вологда, 2008); Междунар. науч.-практич. конф. «Современные проблемы водохранилищ и их водосборов» (Пермь, 2009); Междунар. научно-практич. конф. «Экология биосистем: проблемы изучения, индикации и прогнозирования» (Астрахань, 2009); Междунар. конф., посвященной 100-летию со дня рождения Ф.Д. Мордухай-Болтовского «Экология водных беспозвоночных» (Борок, 2010); II-й Междунар. конф. «Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем» (Санкт-Петербург, 2011). По материалам диссертации опубликовано 2 тезиса, 11 печатных работ, 6 из которых в журналах, рекомендованных ВАК.

Структура и объем диссертации. Работа изложена на 226 страницах и состоит из введения, 6 глав, заключения, выводов, списка литературы, включающего 174 источник (в том числе 51 на иностранном языке). Данные приводятся в 33 таблицах, работа иллюстрирована 36 рисунками и 32 оригинальными фотографиями.

Благодарности. Автор выражает искреннюю признательность научному руководителю д.б.н. А.В. Крылову; за помощь в сборе материала и обсуждении результатов исследования к.б.н. В.П. Иванчеву (Окский биосферный заповедник), к.б.н. Н.А. Завьялову (Рдейский государственный заповедник), сотрудникам ИБВВ РАН — д.б.н., проф. В.Г. Папченкову, д.б.н. Л.Г. Корневой, д.б.н. Ю.В. Герасимову, д.б.н. Г.М. Чуйко, к.б.н. Д.Б. Косолапову, н.с. И.В. Чаловой, н.с. О.Л. Цельмович, с.н.с. Н.Н. Жгаревой, инженерам Н.А. Касьянову и М.И. Васильевой, н.с. А.И. Цветкову, м.н.с. М.И. Малину, аспиранту С.Э. Болотову, а также всем сотрудникам лаборатории экологии водных беспозвоночных, студентке СФУ А.В. Новолодской, студентам и преподавателям ЧГУ — к.б.н., доц. Н.П. Коломийцеву и к.б.н., доц. Н.Я. Поддубной, сотрудникам Ярославского зоопарка — А.Д. Тирахову и В.М. Куделину.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ ДИССЕРТАЦИИ

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В главе рассмотрены основные результаты исследований средообразующей деятельности организмов, в том числе и влияние колоний птиц на процессы почво- и рельефообразования, растительность, изменения химического состава воды

и сообществ гидробионтов. Дана краткая характеристика основных видов водоплавающих и околоводных птиц. Представлен обзор основных показателей зоопланктона, которые применялись для оценки влияния продуктов жизнедеятельности птиц.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводили в 2006–2010 гг. в литоральной зоне различающихся по трофическому статусу водоемов, испытывающих воздействие колониальных поселений гидрофильных птиц семейств чайковых (Laridae) и цаплевых (Ardeidae) (табл. 2.1). Всего собрано, обработано и проанализировано 690 проб зоопланктона.

Таблица 2.1. Количество проб зоопланктона, собранных и обработанных за период изучения

Объект	Год	Число проб
Оз. Севан (Армения)	2009	60
Рыбинское водохранилище	2006, 2007, 2009	210
Оз. Чистое	2008, 2009	75
Озера бассейна р. Оки	2008, 2010	129
Эксперимент	2009, 2010	216
Всего	2006–2010	690

Практически на всех исследуемых водоемах отбор проб проводили с периодичностью 1 раз в 7–14 дней в период гнездования птиц (май–июль) и 1–2 раза в месяц после покидания птицами гнездового участка (август, сентябрь,

октябрь). Материал собирали на глубине 0.4–0.8 м в зонах гнездования гидрофильных птиц, а также на аналогичных по морфометрическим и гидрологическим характеристикам фоновых станциях. Станция отбора проб представляла собой участок $\sim 10\text{--}15\text{ м}^2$, в разных точках которого проводили сбор субпроб. На каждой станции собирали по 5–10 проб, в ряде случаев — по одной, процеживая с помощью мерного сосуда объемом 5 л через газ с размером ячеек 64 мкм 25–50 л воды. Пробы фиксировали 4%-ным формалином. Камеральную обработку проводили по стандартной методике (Методика изучения ..., 1975).

Зоопланктон оценивали по видовому составу, коэффициенту трофности (Мяэметс, 1980), числу видов, численности (N), биомассе (B), доле (%) таксономических групп в общей численности и биомассе, информационному индексу Шеннона-Уивера (H_N , бит/экз. и H_B , бит/г) (Песенко, 1982), соотношению численности Cladocera и Copepoda ($N_{Clad.}/N_{Cop.}$) (Андроникова, 1996), биомассы Cyclopoidea и Calanoidea ($B_{Cycl.}/B_{Cal.}$) (Андроникова, 1996), средней индивидуальной массе особей ($w_{cp} = B_{общ.}/N_{общ.}$) (Крючкова, 1987; Андроникова, 1996). Доминантные виды выделяли по относительной численности и биомассе, принимая за нижнюю границу доминирования обилие $\geq 10\%$ от суммарного количества.

Статистический анализ выполняли с использованием программы Statistica 6.0, различия средних значений параметров принимали достоверными при уровне значимости $p \leq 0.05$.

Экспериментальные исследования зоопланктона незарастающих и зарастающих макрофитами микрокосмов при поступлении продуктов жизнедеятельности гидрофильных птиц проведены в 2009–2010 гг. Количество ряски в микрокосмах соответствовало не заросшим (0%), умеренно заросшим (30%), значительно заросшим (60%) и очень сильно заросшим (90%) водоемам (Папченков, 2001). В опыт-

ные лотки каждые 3–4 дня в течение 6 недель добавляли экскременты птиц в концентрации 0.5, 1.0 и 1.5 г/л.

ГЛАВА 3. ЗООПЛАНКТОН ЛИТОРАЛЬНОЙ ЗОНЫ РАЗНОТИПНЫХ ПРЕСНЫХ ВОДОЕМОВ В УСЛОВИЯХ ВЛИЯНИЯ ПРОДУКТОВ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ ГИДРОФИЛЬНЫХ ПТИЦ

3.1. ЗООПЛАНКТОН ЛИТОРАЛЬНОЙ ЗОНЫ ОЛИГО-МЕЗОТРОФНОГО ОЗЕРА СЕВАН (АРМЕНИЯ) В УСЛОВИЯХ ВЛИЯНИЯ КОЛОНИИ АРМЯНСКОЙ ЧАЙКИ (*LARUS ARMENIACUS BUTURLIN*)

Показано, что продукты жизнедеятельности колонии армянской чайки оказывали влияние на зоопланктон литоральной зоны. Реакция сообществ определялась гидродинамическим режимом мелководья. На открытом участке численность и биомасса зоопланктона не имели достоверных отличий от показателей фонового участка, но средняя величина биомассы была несколько ниже, что могло зависеть от более сильного волнового воздействия в зоне гнездования (табл. 3.1.1).

Таблица 3.1.1. Структурные показатели зоопланктона ($M \pm m$) мелководий оз. Севан

Показатель	Таксон	Участок			
		I	II	III	IV
Число видов в пробе	Rotifera	1.90±0.40	2.60±1.00	1.80±0.90	2.10±1.30
	Copepoda	1.30±0.60	2.10±0.60	1.60±0.60	2.90±0.60*
	Cladocera	2.20±0.80	1.60±0.50	1.90±0.60	2.00±0.90
	Всего	5.40±1.00	6.40±1.20	5.20±0.80	6.90±2.00
N , тыс. экз./м ³		6.10±4.00	7.80±7.20	4.60±2.10	37.6±17.7*
B , г/м ³		0.21±0.15	0.12±0.06	0.30±0.28	1.24±0.60*
Доля (%) в общей N	Rotifera	39.8±16.1	33.9±15.9	8.00±13.4	12.1±10.8
	Copepoda	51.6±12.3	55.4±17.4	19.3±23.6	78.5±12.8*
	Cladocera	8.60±5.60	10.7±7.30	72.7±28.9	9.30±5.50*
Доля (%) в общей B	Rotifera	37.3±20.8	24.6±22.2	4.50±6.50	11.9±15.4
	Copepoda	55.4±18.6	68.3±26.4	38.9±24.9	81.5±23.2
	Cladocera	7.20±6.80	7.10±10.4	56.6±26.7	6.50±10.2*
H_N , бит/экз.		2.01±0.23	2.25±0.21	1.60±0.41	2.30±0.32
H_B , бит/г		1.42±0.34	1.56±0.36	1.58±0.38	1.98±0.21
$N_{Clad.} / N_{Cop.}$		0.15±0.06	0.19±0.13	8.70±5.00	0.11±0.07
$B_{Cycl.} / B_{Cal.}$		0.0033±0.0088	0.0151±0.0421	0.0215±0.0518	0.0519±0.0493

Примечание. I — фоновый на открытом мелководье, II — в зоне влияния птиц на открытом мелководье, III — фоновый на полузащищенном мелководье, IV — в зоне влияния птиц на полузащищенном мелководье. *Достоверные различия с аналогичным фоновым участком.

На полузащищенном мелководье в районе влияния птиц численность зоопланктона, биомасса и число видов в пробе были больше, чем на контрольном участке практически в каждую дату наблюдений и в среднем за период изучения (табл. 3.1.1).

Увеличение обилия зоопланктона, развивающегося в условиях слабого волнового воздействия при поступлении с продуктами жизнедеятельности птиц дополнительного количества органических и минеральных веществ — вполне ожидаемая реакция, характерная и для начальных этапов антропогенного эвтрофирования

(Андроникова, 1996). Однако при влиянии птиц численность и биомасса повышались за счет Copepoda, а не за счет Cladocera и/или Rotifera, как при антропогенном эвтрофировании, причем на полузащищенном мелководье в районе колонии птиц их доля в общей численности зоопланктона была достоверно больше, чем на фоновом участке (табл. 3.1.1). Об этом свидетельствует и значимое снижение величины $N_{Clad.}/N_{Cop.}$ на полузащищенном мелководье в зоне влияния чаек, в то время как на фоновом участке повышалось количество Cladocera, что вполне закономерно для наблюдаемых здесь условий защищенности от волнового перемешивания.

При влиянии продуктов жизнедеятельности птиц возрастала величина $B_{Cycl.}/B_{Cal.}$, что наблюдается и при антропогенном эвтрофировании (Андроникова, 1996), однако увеличение биомассы Cyclopoidea в условиях влияния птиц было незначительным и не имело достоверных отличий от показателей на фоновом участке (табл. 3.1.1). При этом Cyclopoidea не входили и в состав доминирующих видов, более того, в условиях влияния птиц в зоопланктоне полузащищенного мелководья наибольшую долю среди доминантов в порядке убывания имели *Acanthodiptomus denticornis*, *Arctodiptomus spinosus*, ювенильные стадии Copepoda, на открытом мелководье — *A. spinosus*, *Acanthodiptomus denticornis*, и *Asplanchna girodi*, в то время как на фоновых участках — *Daphnia longispina*, *Acanthodiptomus denticornis*, *Diaphanosoma brachyurum* и *Arctodiptomus spinosus*.

3.2. ЗООПЛАНКТОН ЛИТОРАЛЬНОЙ ЗОНЫ МЕЗОТРОФНО-ЭВТРОФНОГО РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В УСЛОВИЯХ ВЛИЯНИЯ КОЛОНИЙ ГИДРОФИЛЬНЫХ ПТИЦ

Таблица 3.2.1.1. Показатели зоопланктона ($M \pm m$) фонового (I) и находящегося под влиянием птиц (II) участков открытого мелководья

Показатель	Месяц	Участок	
		I	II
Число видов	V	9.0±2.6	13.5±2.1
	VI	6.1±2.0	5.8±2.2
	VII	5.7±1.7	6.1±1.1
	VIII	12.0±2.1	12.0±2.4
	IX	3.2±1.1	4.0±1.5
N , тыс. экз./м ³	V	53.0±21.0	77.0±15.0
	VI	40.0±17.0	23.0±12.4
	VII	16.0±8.0	11.0±7.4
	VIII	23.0±12.4	29.0±11.4
	IX	4.0±3.5	9.0±6.1
$B_{2,3}$ г/м ³	V	0.273±0.170	0.553±0.120
	VI	0.141±0.100	0.150±0.009
	VII	0.070±0.010	0.062±0.015
	VIII	0.264±0.180	0.527±0.210
	IX	0.025±0.007	0.070±0.005

3.2.1. ЗООПЛАНКТОН УЧАСТКА ОТКРЫТОГО МЕЛКОВДЬЯ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В УСЛОВИЯХ ВЛИЯНИЯ КОЛОНИИ СЕРОЙ ЦАПЛИ (*ARDEA CINEREA* L.)

Полученные результаты (табл. 3.2.1.1.) свидетельствуют, что продукты жизнедеятельности колонии серой цапли в условиях открытого мелководья способствовали увеличению разнообразия зоопланктеров и изменению соотношения таксономических групп, однако значимых различий численности и биомассы зоопланктона на фоновых и подверженных влиянию птиц участках не зафиксировано.

3.2.2. ЗООПЛАНКТОН УЧАСТКА ПОЛУЗАЩИЩЕННОГО МЕЛКОВДЬЯ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В УСЛОВИЯХ ВЛИЯНИЯ РЕЧНОЙ КРАЧКИ (*STERNA HIRUNDO* L.)

Зоопланктон полузащищенного зарастающего мелководья в районе колонии птиц отличался от контрольного участка высокой биомассой, преобладанием Cladocera, низкой долей Rotifera и низким числом видов (табл. 3.2.2.1). Часть по-

казателей (Андроникова, 1996) характеризуют мелководье, как участок, испытывающий высокую степень органической нагрузки. Однако на фоновом участке было достоверно выше обилие Rotifera, что характерно для сообществ, развивающихся при бóльшей степени органической нагрузки.

Таблица 3.2.2.1. Средние за исследованный период показатели развития зоопланктона ($M \pm m$)

Биотоп	Число видов	N , тыс. экз./м ³	B , г/м ³	% в общей N	% в общей B
Rotifera					
I	11.8±2.0	111.9±47.2	0.34±0.34	65.9±19.6	43.8±17.7
II	9.1±2.7	19.8±14.9	0.08±0.07	40.3±21.1	19.9±20.4
III	6.8±2.1	4.0±4.6	0.002±0.001	15.2±20.3	2.8±4.0
IV	5.8±2.0	10.7±15.2	0.01±0.01	8.7±4.9	0.4±0.3
Copepoda					
I	4.3±1.8	42.9±37.1	0.19±0.15	28.8±16.9	38.0±14.6
II	4.2±1.4	11.7±6.7	0.06±0.03	29.5±14.6	14.4±9.9
III	3.9±1.9	25.2±18.0	0.10±0.08	64.0±24.0	42.8±23.0
IV	4.8±2.0	70.0±99.3	0.38±0.50	50.7±23.0	22.3±13.4
Cladocera					
I	7.7±2.5	10.3±16.6	0.60±1.27	5.3±5.7	18.2±18.7
II	10.6±2.2	17.5±20.7	1.63±1.93	30.2±21.2	65.7±26.9
III	10.0±2.0	16.3±28.7	0.37±0.61	20.8±17.8	54.4±22.5
IV	10.8±1.7	33.7±37.6	1.91±1.59	40.6±23.6	77.3±13.6
Всего					
I	23.8±4.8	165.2±82.5	1.13±1.59	—	—
II	23.9±3.1	48.9±31.2	1.76±1.97	—	—
III	20.7±3.5	45.6±38.5	0.48±0.66	—	—
IV	21.3±4.4	114.4±150.0	2.29±1.95	—	—

Примечание. I — открытая вода между куртинами зарослей макрофитов на контрольном биотопе; II — в зарослях макрофитов контрольного биотопа; III — открытая вода между куртинами заселенных птицами зарослей макрофитов; IV — в зарослях макрофитов, заселенных птицами.

3.2.3. ЗООПЛАНКТОН УЧАСТКА ЗАЩИЩЕННОГО МЕЛКОВОДЬЯ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В УСЛОВИЯХ ВЛИЯНИЯ КОЛОНИИ ОЗЕРНОЙ ЧАЙКИ (*LARUS RIDIBUNDUS* L.)

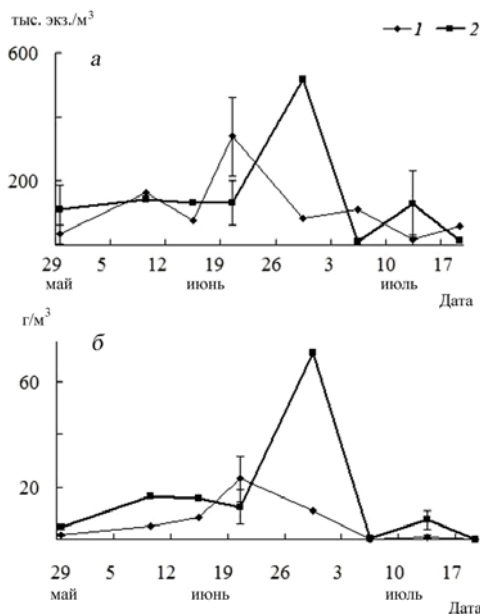


Рис. 3.2.3.1. Численность (а) и биомасса (б) зоопланктона на фоновом (1) и заселенном птицами (2) мелководьях.

Изменение части показателей зоопланктона (рис. 3.2.3.1 а) — увеличение числа видов Rotifera и Cladocera, повышение общей численности и биомассы — было сходным с изменениями, обычно происходящими на начальных стадиях антропогенного эвтрофирования (Андроникова, 1996). Одновременно наблюдались и отличия от сообществ зоопланктона, развивающихся в условиях избыточного поступления органических веществ в результате антропогенного эвтрофирования. Так, в течение периода исследований в зоопланктоне мелководья, заселенного птицами, снижалась доля Rotifera в общей численности и биомассе сообщества, а на фоновом биотопе — повышалась (табл. 3.2.3.1). Кроме того, Rotifera отсутствовали в составе

доминирующих видов, в то время как на фоновом участке они составляли почти половину обнаруженных видов; в начале и середине периода изучения в зоне поселения чаек зарегистрирована достоверно большая доля Copepoda, а в конце — достоверно меньшая доля Rotifera, чем на контрольном участке.

Таблица 3.2.3.1. Доля (%) таксономических групп зоопланктона ($M \pm m$) в общей численности (над чертой) и биомассе (под чертой) сообщества

Дата	Rotifera		Copepoda		Cladocera	
	I	II	I	II	I	II
29.V	32.1 ± 9.8	36.5 ± 6.4	$34.2 \pm 8.7^*$	$56.6 \pm 9.8^*$	$33.6 \pm 14.9^*$	$6.8 \pm 6.6^*$
	$0.7 \pm 0.6^*$	$5.2 \pm 2.1^*$	$2.9 \pm 1.9^*$	$6.7 \pm 3.1^*$	96.3 ± 15.6	88.1 ± 12.1
09.VI	19.5	0.4	29.7	8.2	50.8	91.5
	0.3	0.004	8.3	1.1	91.4	98.9
15.VI	1.2	3.7	10.4	10.9	88.4	85.5
	0.0116	0.043	1.8	1.5	98.2	98.5
20.VI	$0.3 \pm 0.15^*$	$0.002 \pm 0.002^*$	$5.3 \pm 4.9^*$	$20.8 \pm 9.4^*$	94.4 ± 11.5	79.2 ± 15.8
	0.001 ± 0.0007	0.0003 ± 0.0003	1.2 ± 0.8	1.9 ± 0.11	98.8 ± 12.4	98.0 ± 18.1
29.VI	8.5	0.1	64.7	8.2	26.8	91.7
	0.02	0.001	6.0	0.2	93.9	99.8
06.VII	49.0	7.1	50.8	33.7	0.3	59.2
	15.0	1.5	66.2	19.2	18.8	79.4
13.VII	$19.1 \pm 10.4^*$	$0.4 \pm 0.35^*$	40.7 ± 9.6	41.2 ± 12.1	40.1 ± 8.9	58.4 ± 17.8
	$0.2 \pm 0.2^*$	$0.004 \pm 0.003^*$	12.5 ± 6.3	9.9 ± 8.3	87.2 ± 17.1	90.1 ± 9.3
19.VII	71.5	0.8	27.5	69.3	1.0	29.9
	19.7	0.0	29.3	37.4	51.0	62.6
Ср.	25.1	6.1	32.9	31.1	41.9	62.8
	4.5	0.8	16.0	9.7	79.5	89.4

Примечание. I — фоновый биотоп, II — заселенный птицами биотоп. *Достоверные различия.

В целом для мезотрофно-эвтрофного Рыбинского водохранилища выявлено, что в условиях открытого мелководья продукты жизнедеятельности колонии птиц способствовали изменению соотношения таксономических групп и увеличению числа видов зоопланктона, однако относительно контрольного участка значимых различий численности и биомассы сообществ не наблюдалось.

На полузащищенном и защищенном участках литорали по сравнению с фоновыми биотопами в зоопланктоне отмечено: 1) увеличение числа видов Crustacea, отмеченных за одну съемку; 2) преобладание по биомассе Cladocera; 3) снижение доли Rotifera в общей численности и биомассе; 4) сокращение среди доминантов числа видов Rotifera; 5) увеличение биомассы зоопланктона за счет возрастания доли Copepoda и Cladocera и снижение обилия Rotifera.

3.3. ЗООПЛАНКТОН ВЫСОКОТРОФНЫХ ОЗЕР В УСЛОВИЯХ ВЛИЯНИЯ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ ГИДРОФИЛЬНЫХ ПТИЦ

В ходе изучения зоопланктона гипертрофного оз. Чистое, развивающегося в условиях влияния колонии серой цапли (раздел 3.3.1), а также высокотрофных озер бассейна р. Оки в условиях влияния колоний водоплавающих птиц (разделы 3.3.2, 3.3.3), показано, что реакция сообществ на поступление продуктов жизнедеятель-

ности гидрофильных птиц различается в начале и в конце периода гнездования. В начале периода гнездования и выкармливания птенцов увеличивалась численность и биомасса зоопланктона, величина $N_{\text{Clad.}}/N_{\text{Cope.}}$, что наблюдается и при антропогенном эвтрофировании (Андроникова, 1996). Однако при этом увеличивалось видовое разнообразие зоопланктона и не изменялось число доминирующих видов. В конце периода гнездования в зоне влияния птиц снижалась биомасса зоопланктона, что может свидетельствовать о высокой степени органической нагрузки на этот участок акватории озера (Андроникова, 1996 и мн. др.), по сравнению с фоновыми мелководьями. Одновременно здесь отмечен ряд изменений, обычно не наблюдаемых при антропогенном эвтрофировании: бóльшая доля Copepoda в общей численности и биомассе зоопланктона; меньшая величина соотношения численности Cladocera и Copepoda; отсутствие смены состава доминирующих видов, среди которых не обнаружено видов-индикаторов высокой органической нагрузки.

Также в ходе изучения высокотрофных озер было показано, что реакция зоопланктона на влияние продуктов жизнедеятельности гнездящихся в прибрежье птиц зависит от плотности населения колоний и степени зарастания озер.

ГЛАВА 4. МЕЖГОДОВЫЕ РАЗЛИЧИЯ РЕАКЦИИ ЗООПЛАНКТОНА НА ПРОДУКТЫ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ ПТИЦ И ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ИХ ФАКТОРЫ

4.1. ВЛИЯНИЕ УРОВЕННОГО РЕЖИМА НА ЧИСЛЕННОСТЬ КОЛОНИИ ВОДОПЛАВАЮЩИХ ПТИЦ И НА ЗООПЛАНКТОН ЛИТОРАЛЬНОЙ ЗОНЫ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА¹

Полученные результаты указывают, что нестабильный уровеньный режим водохранилища в начале периода гнездования отрицательно сказывается на успешном воспроизводстве популяции водоплавающих птиц, гнезда которых расположены среди зарослей макрофитов защищенной литорали. Резкое увеличение уровня воды приводит к затоплению гнезд, после чего птицы покидают территорию размножения, которая повторно заселяется другим видом птиц, образующих колонию невысокой плотности. По этой же причине численность колонии в 2009 г. была в 6 раз меньше, чем в 2007 г.

При увеличении уровня воды сокращалась степень зарастания участка литорали в среднем на 20%. Кроме этого, повышение уровня воды, в том числе и в результате атмосферных осадков на фоне снижения температуры воздуха, приводило к уменьшению температуры воды в начале периода гнездования птиц.

Изменения среды, происходящие при увеличении уровня воды, изменяли структурные показатели зоопланктона. Так, на фоновом и находящемся под влиянием птиц участках снижалось общее видовое богатство, причем более всего уменьшалось разнообразие Crustacea, а в составе доминантов повышалось число видов Rotifera. Кроме этого, в 2009 г. независимо от приуроченности к гнездовому

¹ Автор приносит искреннюю благодарность н.с. ИБВВ РАН А.И. Цветкову за предоставленные данные по уровню воды, а также д.б.н., проф. В.Г. Папченкову (ИБВВ РАН) — за сведения о зарослях макрофитов.

участку наблюдалось достоверное увеличение доли *Copepoda* и снижение доли *Cladocera* в общей биомассе сообщества.

4.2. ВЛИЯНИЕ КОЛИЧЕСТВА АТМОСФЕРНЫХ ОСАДКОВ И ЧИСЛЕННОСТИ КОЛОНИИ ОКОЛОВОДНЫХ ПТИЦ НА ЗООПЛАНКТОН ЛИТОРАЛЬНОЙ ЗОНЫ МАЛОГО ВЫСОКОТРОФНОГО ОЗЕРА

При увеличении поверхностного стока в начале вегетационного периода 2009 г. относительно показателей, отмеченных в 2008 г., структура зоопланктона фонового участка гипертрофного оз. Чистое в течение всего последующего времени изучения характеризовала условия высокой органической нагрузки: возрастало число видов *Rotifera*, их численность, биомасса и относительное обилие, сокращалась представленность *Copepoda*, в отдельные периоды снижалась выравненность сообщества. Гораздо более сложные изменения происходили в зоопланктоне, развивающемся в зоне поступления продуктов жизнедеятельности птиц.

При увеличении поверхностного стока и численности колонии околородных птиц в зоопланктоне зоны их влияния одновременно более ярко были выражены как изменения, характерные для последствий антропогенного эвтрофирования, так и специфические черты развития сообществ, наблюдаемые в условиях влияния жизнедеятельности птиц. Зарегистрировано сокращение числа видов, в среднем обнаруженных в пробе, уменьшение численности и биомассы зоопланктона, но при этом возрастала доля *Copepoda* и сокращалась доля *Rotifera* и *Cladocera* в общей численности и биомассе сообщества. При последующем снижении количества осадков в зоопланктоне обеих станций сокращалось обилие *Copepoda*, возрастало количество *Rotifera* и/или *Cladocera*, хотя на участке, приуроченном к гнездовью цапель, зоопланктон по-прежнему отличался наибольшим развитием *Copepoda* и наименьшим *Rotifera* и *Cladocera*.

ГЛАВА 5. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ЗООПЛАНКТОНА В УСЛОВИЯХ ВЛИЯНИЯ ПРОДУКТОВ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ ГИДРОФИЛЬНЫХ ПТИЦ

Результаты проведенных экспериментов (разделы 5.1 и 5.2) однозначно указывают, что продукты жизнедеятельности птиц влияют на развитие зоопланктона. Как и в природных водоемах, изменения показателей зоопланктона в условиях влияния продуктов жизнедеятельности птиц не соответствовали изменениям, обычно наблюдаемым в условиях антропогенного эвтрофирования. Если при антропогенном воздействии наблюдается сокращение разнообразия и количественной представленности *Copepoda*, а увеличение численности и биомассы зоопланктона происходит за счет *Cladocera* и *Rotifera* (Андроникова, 1996), то в микрокосмах, в которые поступали продукты жизнедеятельности птиц, регистрировались практически обратные процессы. Так, наряду с увеличением числа видов *Cladocera* ($r = 0.27$) возрастало число видов *Copepoda* ($r = 0.23$), снижалось разнообразие *Rotifera* ($r = -0.21$), а увеличение общей численности ($r = 0.29$) и биомассы ($r = 0.20$) зоопланктона происходило за счет *Copepoda* (соответственно $r = 0.33$ и 0.22), доля которых повышалась в общей численности сообществ ($r = 0.22$) при

уменьшении доли Cladocera в общей численности ($r = -0.37$) и биомассе ($r = -0.26$).

Столь слабые корреляционные связи объясняются некоторыми специфическими изменениями зоопланктона опытных микрокосмов, различающихся по количеству поступающих продуктов жизнедеятельности и степени зарастания ряской. Увеличение концентрации экскрементов независимо от степени зарастания способствовало сокращению общего числа видов ($r = -0.29$) за счет Rotifera ($r = -0.46$), увеличению численности ($r = 0.30$) и биомассы зоопланктона ($r = 0.27$) и Copepoda (соответственно $r = 0.32$ и $r = 0.26$), снижению доли Cladocera в общей численности ($r = -0.34$) и биомассе ($r = -0.40$) сообществ, а также повышению средней индивидуальной массы Copepoda ($r = 0.27$). Увеличение степени зарастания микрокосмов, испытывающих влияние продуктов жизнедеятельности птиц, вызывало сокращение числа видов Rotifera ($r = -0.38$), их численности ($r = -0.40$) и биомассы ($r = -0.37$), а также доли в общей численности ($r = -0.56$) и биомассе ($r = -0.42$) сообществ. При этом увеличивались общая численность ($r = 0.48$) и биомасса ($r = 0.37$) зоопланктона, численность и биомасса Cladocera (соответственно $r = 0.49$ и 0.36), их доля в общей численности ($r = 0.40$) и биомассе ($r = 0.37$) и средняя индивидуальная масса особей ($r = 0.28$).

В составе доминирующих видов в микрокосмах, испытывающих влияние продуктов жизнедеятельности птиц, по сравнению с контролем снижалась доля доминирующих видов Rotifera ($r = -0.74$ по численности и $r = -0.49$ по биомассе), увеличивалась доля Copepoda ($r = 0.55$ по численности) и Cladocera ($r = 0.21$ по численности). Повышение концентрации продуктов жизнедеятельности способствовало сокращению представленности доминирующих видов Rotifera ($r = -0.39$ по численности и $r = -0.28$ по биомассе) и увеличению доли Copepoda ($r = 0.27$ по численности) и Cladocera ($r = 0.23$ по биомассе).

ГЛАВА 6. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ЗООПЛАНКТОНА РАЗНОТИПНЫХ ВОДОЕМОВ В УСЛОВИЯХ ВЛИЯНИЯ ПРОДУКТОВ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ ГИДРОФИЛЬНЫХ ПТИЦ И ВОЗМОЖНЫЕ ПРИЧИНЫ СПЕЦИФИЧЕСКОЙ РЕАКЦИИ

Сравнительный анализ проведен по данным результатов изучения полузащищенного мелководья олиго-мезотрофного оз. Севан (Армения), защищенного мелководья мезотрофно-эвтрофного Рыбинского водохранилища, мелководья эвтрофно-гипертрофного оз. Чистое. Кроме того, привлечены результаты экспериментальных исследований и наблюдения на других изученных водоемах.

Число видов зоопланктеров, обнаруженных в течение исследованного периода, на фоновом участке олиго-мезотрофного оз. Севан было ниже, чем в зоне влияния птиц (рис. 6.1). На исследованных участках мезотрофно-эвтрофного Рыбинского водохранилища по числу видов за счет коловраток и ветвистоусых ракообразных первенствовал зоопланктон, развивавшийся в районе колонии чаек. На мелководье эвтрофно-гипертрофного оз. Чистое, испытывающем влияние продуктов жиз-

недеятельности цапель, отмечено большее число видов зоопланктона за счет Rotifera и Cladocera.

Биомасса зоопланктона литоральной зоны оз. Севан, находящейся под влиянием

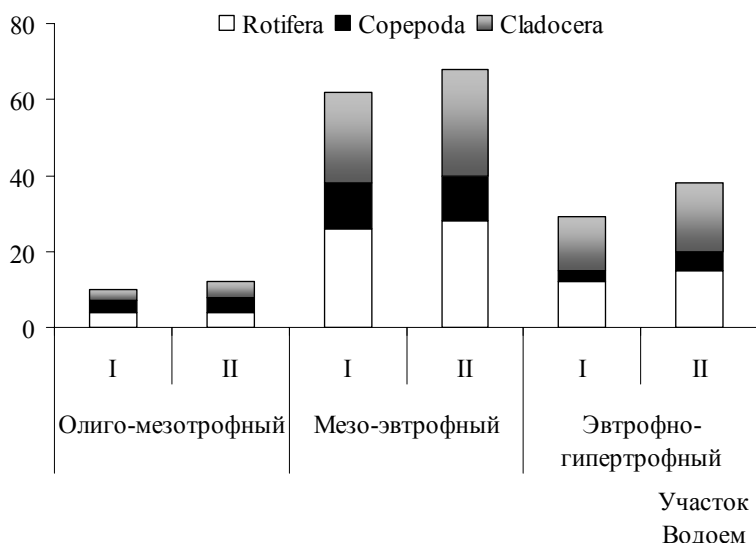


Рис. 6.1. Видовое богатство зоопланктона, обнаруженных за периоды исследований на фоновых (I) и находящихся в зоне влияния птиц (II) участках разнотипных водоемов.

продуктов жизнедеятельности птиц, была выше, чем на фоновом участке в 1.3–13.0 раз (рис. 6.2). На контрольной станции в общей биомассе наблюдалась меньшая доля Copepoda и большее относительное обилие Rotifera и Cladocera. Среди доминантов здесь зарегистрированы *Daphnia longispina*, *Acanthodiptomus denticornis*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Arctodiptomus spinosus*, в зоне гнездовья — *Acanthodiptomus denti-*

cornis, *Arctodiptomus spinosus*, науплиусы и копепоиды веслоногих ракообразных.

В Рыбинском водохранилище биомасса зоопланктона мелководья, заселенного птицами, в 1.7–2.3 раза превышала таковую на фоновом участке (рис. 6.2). В условиях влияния продуктов жизнедеятельности чаек наблюдалась меньшая доля Rotifera и Cladocera в общей биомассе сообщества, причем, к концу периода гнездования различия были достоверными. На контрольном участке доминировали *Polyphemus pediculus*, *Bos-*

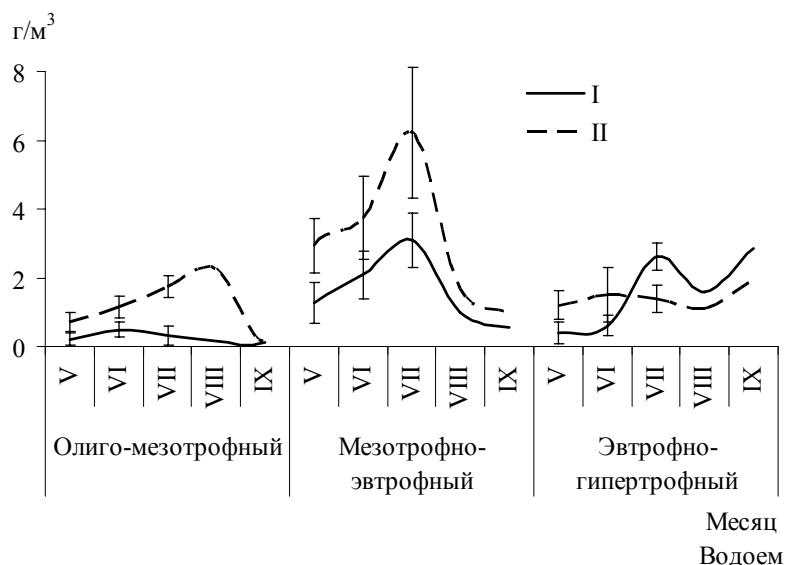


Рис. 6.2. Биомасса зоопланктона на фоновых (I) и находящихся в зоне влияния птиц (II) участках разнотипных водоемов ($M \pm m$; $p \leq 0.05$).

mina longirostris, *Ceriodaphnia pulchella*, *Acroperus harpae*, *Simocephalus vetulus*, *Sida crystallina*, науплиусы и копепоиды Cyclopoida, на заселенном птицами — *Simocephalus vetulus*, *Polyphemus pediculus*, *Acroperus harpae*, *Macrocyclus albidus*, *Eurycercus lamellatus*, *Scapholeberis mucronata*, *Biapertura affinis*, *Ceriodaphnia dubia*. В оз. Чистое в мае и июне максимальная биомасса зоопланктона регистрировалась в зоне, прилегающей к колонии цапель, превышая величины фоновое участка в 2.5–3.0 раза (рис. 6.2). Однако в июле – сентябре наблюдалось

снижение биомассы зоопланктона в районе колонии относительно величин фонового участка в 1.5–1.9 раза. На участке в районе гнездовья цапель снижалась доля Rotifera в общей биомассе сообщества, а в мае также достоверно выше была доля Cladocera, в июне и июле — Copepoda. На фоновом участке доминировали *Leptodora kindtii*, *Limnosida frontosa*, *Diaphanosoma brachyurum*, копепоиды Cyclopoidea, на участке в зоне воздействия птиц — *Limnosida frontosa*, *Leptodora kindtii*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Ceriodaphnia pulchella*, *Bosmina longirostris*, *Daphnia cucullata*, копепоиды Cyclopoidea, *Cyclops vicinus* и *Acanthocyclops vernalis*.

Полученные результаты свидетельствуют, что во всех водоемах при влиянии продуктов жизнедеятельности гидрофильных птиц в общей численности и биомассе зоопланктона увеличивается доля Copepoda (соответственно $r = 0.64$; $r = 0.41$) и сокращается доля Cladocera ($r = -0.45$), а также снижается величина соотношения численности Cladocera и Copepoda ($r = -0.43$).

Однако реакция зоопланктона на влияние продуктов жизнедеятельности птиц в исследованных водоемах имела и некоторые отличия. Так, в оз. Севан в течение вегетационного периода в районе влияния колонии чаек возрастала численность ($r = 0.75$) и биомасса ($r = 0.67$) зоопланктона, увеличивалась доля Copepoda ($r = 0.84$) и снижалась доля Cladocera ($r = -0.78$) в общей численности, уменьшалось относительное обилие Cladocera в общей биомассе сообщества ($r = -0.77$), а также снижалось соотношение численности Cladocera и Copepoda ($r = -0.75$). В условиях Рыбинского водохранилища в зоне воздействия птиц увеличивалась биомасса зоопланктона ($r = 0.76$), а в период наибольшей активности чаек — в июне — уменьшалась доля Rotifera и возрастала доля Copepoda в общей численности сообщества, а в июле аналогичные изменения представленности таксономических групп регистрировались в общей биомассе зоопланктона. В районе колонии цапель на оз. Чистое в течение времени исследования снижалась биомасса зоопланктона ($r = -0.67$), однако в начале и середине периода гнездования наблюдалось ее повышение относительно фоновых значений (рис. 6.3). Кроме этого, здесь увеличивалась доля Copepoda в общей численности сообщества ($r = 0.81$), а в период гнездования — снижалась доля Rotifera в общей численности и биомассе зоопланктона, а в отдельные даты возрастала доля Cladocera.

В ряду водоемов по мере повышения их трофического статуса в районах влияния продуктов жизнедеятельности птиц достоверно возрастала численность зоопланктона ($r = 0.56$), доля Copepoda ($r = 0.63$) в общей численности и биомассе сообщества, а также сокращалась доля Cladocera в общей численности ($r = -0.45$). Необходимо сказать, что по мере увеличения трофического статуса водоемов наблюдается изменение показателей зоопланктона и фоновых станций. В частности, достоверно увеличивается число видов, численность и биомасса зоопланктона (соответственно $r = 0.71$; $r = 0.87$; $r = 0.75$).

Следовательно, сообщества гидробионтов, как свидетельствуют полученные и литературные данные (Брагинский, 1957; Евдущенко, 1959), весьма специфично реагируют на влияние продуктов жизнедеятельности гидрофильных птиц. В чем возможные причины столь специфических изменений зоопланктона?

Во-первых, определенную роль играет ограниченное время поступления продуктов жизнедеятельности птиц, которое зависит от сроков их гнездования. При поступлении даже значительного объема биогенных веществ в течение короткого периода времени возможно проявление только эффекта стимуляции развития гидробионтов. Такой эффект был отмечен в зонах смешения природных и сточных вод на малых водотоках (Крылов, 2005; Жгарева, 2007), а также на первых этапах развития зоопланктона в удобряемых рыбоводных прудах (Брагинский, 1957).

Во-вторых, специфическую реакцию гидробионтов может вызывать состав продуктов жизнедеятельности птиц, содержащих высокое количество азота и фосфора (Gould, Fletcher, 1978; Hahn et al., 2007). Поступление экскрементов птиц способствует увеличению в воде количества биогенных веществ, особенно азота (Строганова и др., 2001; Longcore et al., 2006 и мн. др.), что также обнаружено нами в экспериментальных исследованиях ($r = 0.77$)² (раздел 5.2).

Высокие дозы вносимого азота и высокое отношение азота к фосфору, как это было показано при изучении рыбоводных прудов, стимулируют развитие протококковых, зеленых, диатомовых и эвгленовых водорослей, положительно воздействуют на планктонных ракообразных, способствуют повышению рыбопродуктивности (Винберг, Ляхнович, 1965; Лаврентьева, 1986; Ивашечкина, 1988; Ульянов, 1988; Butler et al., 1988; Булгаков и др., 1992; Левич и др., 1996). Таким образом, поступление азота с продуктами жизнедеятельности птиц способно изменить соотношение биогенных веществ в воде, т.е. выступить аналогом метода биогенного манипулирования, при котором подавляется цветение цианобактерий, начинают доминировать протококковые зеленые микроводоросли, т.е. наблюдается процесс деэвтрофирования (Левич, 1995).

Азот, поступающий с продуктами жизнедеятельности птиц, активно поглощается фотосинтезирующими клетками, а те, в свою очередь, — зоопланктоном. Кроме того, как показали экспериментальные исследования А.П. Левича с соавт. (1996), проведенные на рыбоводных прудах, особое значение имеет частота поступления азотсодержащих удобрений. Обычно удобрения в пруды вносят 1 раз в 10–15 дней, но наиболее оптимально более частое (1 раз в 4–5 дней) их поступление, при котором значительная часть добавляемых соединений азота быстро поглощается фитопланктоном, т.е. наиболее полно утилизируется. В результате не создается высоких концентраций нитратов, что препятствует процессам денитрификации, а водоросли, тем не менее, получают биогены в достатке. Каждая новая порция вызывает вспышку развития одноклеточных или ценобиальных быстрорастущих форм фитопланктона (в основном зеленых, иногда диатомовых водорослей) и экосистема характеризуется высокой оборачиваемостью веществ и энергии (Лаврентьева, 1986). В экспериментальных исследованиях мы вносили продукты жизнедеятельности птиц с периодичностью раз в 3–4 дня, что, по всей видимости, способствовало ускорению круговоротов веществ и энергии и, как следствие, ин-

² Автор приносит искреннюю благодарность н.с. ИБВВ РАН О.Л. Цельмович за предоставленные данные по химическому составу воды микрокосмов.

тенсивному развитию зоопланктона (раздел 5.2). В природе поступление продуктов жизнедеятельности птиц идет еще более дробно, буквально, ежедневно, что и может быть причиной стимуляции зоопланктона на участках акватории водоемов, примыкающих к районам колоний гидрофильных птиц.

Высокое содержание азота в воде способствует увеличению стехиометрического соотношения содержания азота и фосфора в кормовых объектах зоопланктона до величин, благоприятствующих развитию *Copepoda* и хищных *Cladocera* (Толмеев, 2006). Также известно, что мирные *Cladocera* массово развиваются при употреблении пищи с высоким содержанием фосфора (Толмеев, 2006; Andersen, Hessen, 1991; Sterner, Schulz, 1998). По нашему мнению именно поэтому на участках водоемов, находящихся под влиянием колониальных поселений водоплавающих и околоводных птиц, наблюдается высокое обилие *Copepoda*, в то время как при антропогенном эвтрофировании, типичной причиной которого в пресноводных экосистемах выступает увеличение нагрузки соединениями фосфора — *Cladocera*. Об этом также свидетельствуют и полученные результаты экспериментальных исследований, где при увеличении концентрации поступающих в микрокосмы продуктов жизнедеятельности птиц повышалась биомасса *Copepoda* ($r = 0.60$) (рис. 6.3), что было связано с увеличением количества общего азота в микрокосмах ($r = 0.48$). Аналогичную картину увеличения численности ($r = 0.86$) и биомассы ($r = 0.81$) *Copepoda* мы наблюдали при возрастании количества атмосферных осадков, способствующих более интенсивному поступлению продуктов жизнедеятельности птиц с гнездовой территории серой цапли на побережье оз. Чистое (рис. 6.4).

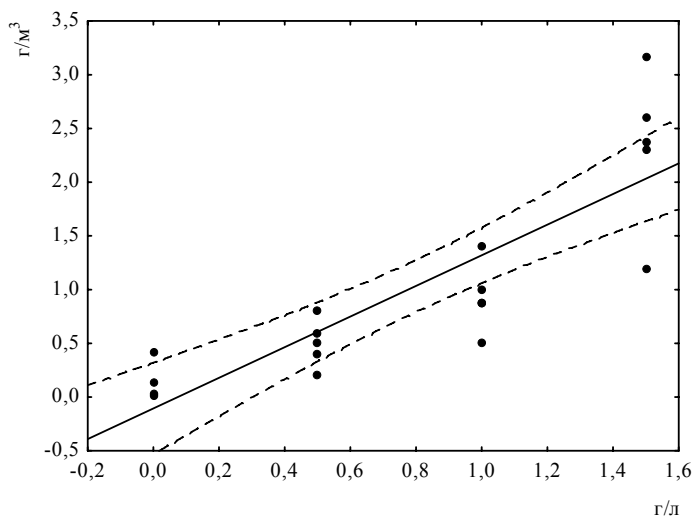


Рис. 6.3. Изменение биомассы веслоногих ракообразных в зависимости от количества поступающих в микрокосмы продуктов жизнедеятельности гидрофильных птиц.

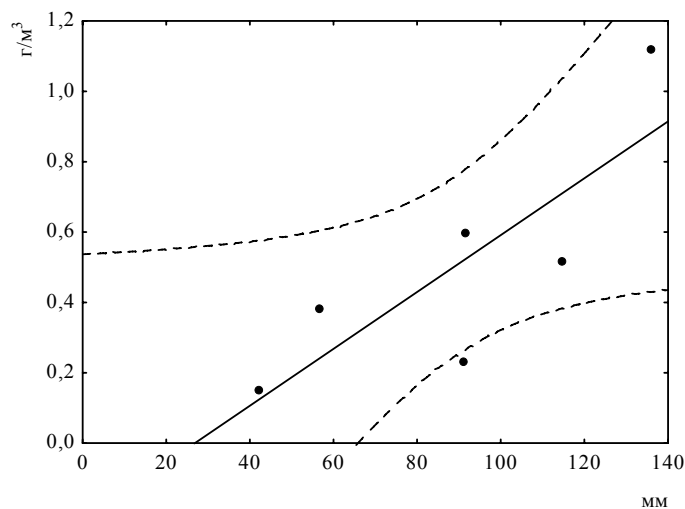


Рис. 6.4. Зависимость биомассы *Copepoda* в районе колонии околоводных птиц оз. Чистое от количества атмосферных осадков (каждая точка — среднее 6–10 наблюдений).

Представленность *Cladocera* в условиях влияния продуктов жизнедеятельности гидрофильных птиц может зависеть от степени зарастания участков литоральной зоны водоемов. Так, в оз. Севан, для которого характерна невысокая степень зарастания, в период изучения еще более сократившаяся на фоне повышения уровня

воды (Экология озера Севан ..., 2010), доля Cladocera была минимальной по сравнению с более заросшими участками других водоемов.

Как известно, водные растения — важные агенты резервирования и круговорота биогенных элементов (Wiese et al., 1985; Лукина, Смирнова, 1988). Известно, что макрофиты накапливают в основном азот, количество которого в их тканях напрямую зависит от биогенной нагрузки (Клоченко и др., 2005). Одновременно, количество фосфора в тканях растений существенно ниже и в меньшей степени зависимо от степени внешней биогенной нагрузки.

Следовательно, при малой степени зарастания основная доля соединений азота, поступающих в результате жизнедеятельности птиц, усваивается организмами, которые, в свою очередь, служат основой питания для Soropoda. При большей степени зарастания основную роль в питании кормовых объектов зоопланктона играют соединения фосфора, благодаря чему повышается доля Cladocera. Увеличение биомассы Cladocera мы также наблюдали в экспериментальных исследованиях зоопланктона микрокосмов, испытывающих влияние продуктов жизнедеятельности гидрофильных птиц при повышении степени их зарастания ($r = 0.60$).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные в ходе исследования данные позволяют говорить о жизнедеятельности колониальных поселений гидрофильных птиц, как о факторе, оказывающем существенное и специфическое влияние на сообщества гидробионтов литоральной зоны разнотипных пресных водоемов.

Гидрофильные птицы выступают агентами дополнительного поступления органических и минеральных веществ. В этих условиях изменение показателей зоопланктона отчасти идет по схеме, характерной для последствий антропогенного эвтрофирования, но одновременно имеет принципиально отличные черты.

Как и при антропогенном воздействии, в зоопланктоне олиго-мезотрофного и мезо-эвтрофного водоемов увеличивается численность и биомасса зоопланктона, в эвтрофно-гипертрофных — снижается. Ранее отмечалось, что в высокопродуктивных системах сообщества, обитающие в измененных в результате жизнедеятельности ключевых видов (экосистемных инженеров) пятнах, характеризуются меньшим видовым богатством по сравнению с сообществами неизмененных биотопов, и, наоборот — в низкопродуктивных — бóльшим разнообразием видов (Wright, Jones, 2004). Наши исследования показали, что существует аналогичная закономерность и по отношению к численности и биомассе сообществ гидробионтов, а также числу видов в одной пробе. Одновременно, такая закономерность не прослеживается относительно видового богатства планктонных беспозвоночных, которое, как правило, в условиях влияния птиц возрастает по мере увеличения трофического статуса водоемов.

Независимо от трофического статуса водоемов в зоопланктоне, развивающемся в зонах влияния продуктов жизнедеятельности водоплавающих и околоводных птиц, отмечен ряд специфических, относительно реакции на антропогенное эвтрофирование, черт перестройки. Среди них отметим основные: 1) увеличивается представленность Soropoda, обилие которых в условиях антропогенного воздействия, напротив, уменьшается, а на первый план выходят Cladocera и Rotifera

(Андроникова, 1996); 2) количество *Cladocera* возрастает лишь в условиях увеличения степени зарастания биотопов макрофитами, а незначительная стимуляция развития *Rotifera* может наблюдаться лишь в олиго-мезотрофных водоемах; 3) в сообществах, развивающихся в местах влияния продуктов жизнедеятельности птиц, как минимум не наблюдается изменений числа доминирующих видов, в отдельные периоды их количество увеличивается, причем среди доминантов не регистрируется увеличения числа индикаторов высокой степени органической нагрузки. При этом реакция зоопланктона зависит от трофического статуса водоема, уровня воды, оказывающего влияние на численность птиц, от количества атмосферных осадков, способствующих смыву продуктов жизнедеятельности с участков колоний околородных птиц, а также от степени зарастания биотопов.

Среди возможных причин специфической реакции зоопланктона на влияние жизнедеятельности гидрофильных птиц наиболее вероятны следующие: 1) ограниченное сроками гнездования время поступления продуктов их жизнедеятельности; 2) высокое содержание азота в продуктах жизнедеятельности птиц способное изменять соотношение азота и фосфора в воде, что, в свою очередь, определяет увеличение стехиометрического соотношения содержания азота и фосфора в кормовых объектах зоопланктеров до величин, благоприятных для развития *Copepoda* и хищных *Cladocera* (Толмеев, 2006). Кроме того, постоянный приток богатых азотом продуктов жизнедеятельности птиц может также стимулировать развитие одноклеточных или ценобиальных быстрорастущих форм фитопланктона (в основном зеленых, иногда диатомовых), в результате чего скорость оборота веществ и энергии увеличивается, как это наблюдалось в удобряемых прудах (Лаврентьева, 1986).

Зарубежные исследователи, основываясь на результатах изучения влияния птиц на динамику биогенных элементов, изменений прозрачности, хлорофилла «а», фитопланктона и макрофитов, ввели термин «гуанотрофикация» (*guanotrophication*) (Leentvaar, 1967; Brandvold et al., 1976; Moss, Leah, 1982; Bales et al., 1993; Don, Donovan, 2002; Chaichana et al., 2010). Наши данные еще в большей мере оправдывают право существования этого термина. С их помощью не просто констатируется факт влияния продуктов жизнедеятельности гидрофильных птиц на сообщества гидробионтов, а выявляются специфические черты изменений зоопланктона, отличающие его реакцию от происходящей при антропогенном эвтрофировании.

Отмеченное в ряде работ (Manny et al., 1994; Chaichana, 2010 и др.) ухудшение качества воды могло быть связано с высокой плотностью населения птиц, намного превышающей оптимальную, которая была выяснена в рыбоводных прудах при совместном выращивании гусей и карпов (Иванова и др., 2000).

Связи между гидрофильными птицами и зоопланктоном можно определить, исходя из положений, представленных в нескольких концепциях. 1). Птицы создают специфические условия среды, благоприятные для развития зоопланктона, что указывает на наличие прямой топической связи (Беклемишев, 1951). 2). Зоопланктон опосредованно использует продукты жизнедеятельности птиц в качестве материала, необходимого для жизни и развития, что определяет связь между ними, как косвенную фабрическую (Беклемишев, 1951). 3). Колонии птиц

вливают на местообитания зоопланктона и потоки энергии, что в рамках концепции «ключевых видов» (Pain, 1969) позволяет их рассматривать, как «ключевых модификаторов» (Power et al., 1996). 4). Изменение гидрофильными птицами состояния абиотических и биотических материалов, необходимых для развития планктонных беспозвоночных, дает возможность их жизнедеятельность оценить с позиций концепции «экосистемных инженеров» (Jones et al., 1994). 5). Гидрофильные птицы влияют на зоопланктон, преобразуя среду его обитания, что указывает на наличие метабиотической связи (Тиунов, 2007; Завьялов, 2008). Следовательно, по отношению к зоопланктону гидрофильные птицы могут быть представлены несколькими равнозначными терминами: средообразователи, средообразователи, кондиционирующие организмы, ключевые модификаторы, экосистемные инженеры.

По функциональным характеристикам средообразующая деятельность птиц может быть «монофакторной» или «комплекторной», а по характеру пространственного выражения результатов зоогенного средообразования относится к «диффузному микролинзовому типу» (Залетаев, 1976).

ВЫВОДЫ

1. Сходство изменения структурных показателей зоопланктона под влиянием продуктов жизнедеятельности гидрофильных птиц и антропогенного эвтрофирования состоит в снижении численности и биомассы зоопланктона в высокопродуктивных водах и увеличении в низкопродуктивных.
2. В водоемах различного трофического типа в районах гнездования гидрофильных птиц наблюдаются специфические изменения зоопланктона, отличающиеся от изменений при антропогенном эвтрофировании: увеличивается видовое богатство; не меняется или возрастает число доминирующих видов, в составе которых отсутствуют индикаторы высокой степени органической нагрузки; снижается относительная численность и биомасса Rotifera и возрастает доля Copepoda; обилие Cladocera повышается с увеличением зарастания мелководья.
3. Реакция зоопланктона на продукты жизнедеятельности птиц зависит от типа мелководья. Наиболее ярко изменения зоопланктона проявляются на полузатищенных и защищенных участках. На открытых участках мелководий численность и биомасса зоопланктона не отличаются от фоновых величин из-за сильного волнового воздействия, но увеличивается число видов, а также доля Copepoda в общей численности и биомассе сообщества.
4. Межгодовая динамика показателей зоопланктона в районах колоний птиц определяется количеством поступающих продуктов их жизнедеятельности, зависящим от плотности населения колоний, уровня воды и изменения количества атмосферных осадков.
5. Наиболее вероятные причины специфической реакции зоопланктона на продукты жизнедеятельности гидрофильных птиц — ограничение времени воздействия сроками гнездования и изменение соотношения азота и фосфора в воде.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в изданиях, рекомендуемых ВАК РФ:

- Крылов А.В., Кулаков Д.В., Касьянов Н.А., Цельмович О.Л., Папченков В.Г. Влияние колониального поселения птиц на зоопланктон защищенного зарастающего мелководья Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. 2009. № 2. С. 56–61.
- Кулаков Д.В., Косолапов Д.Б., Крылов А.В., Корнева Л.Г., Малин М.И., Павлов Д.Д. Планктон высокотрофного озера в условиях влияния продуктов жизнедеятельности колонии серой цапли (*Ardea cinerea* L.) // Поволжский экол. журн. 2010. № 3. С. 274–282.
- Крылов А.В., Гладышев М.И., Косолапов Д.Б., Суцук Н.Н., Корнева Л.Г., Махутова О.Н., Кулаков Д.В., Калачёва Г.С., Дубовская О.П. Влияние колонии серой цапли (*Ardea cinerea* L.) на планктон малого озера и содержание в нем незаменимых полиненасыщенных жирных кислот // Сибирский экол. журн. 2011. № 1. С. 59–68.
- Крылов А.В., Кулаков Д.В., Папченков В.Г. Влияние поселений гидрофильных птиц на зоопланктон литоральной зоны разнотипных водоемов // Экология. 2011. № 6. С. 1–8.
- Кулаков Д.В., Крылов А.В., Гуланян В.Г. Зоопланктон участков открытого и полузащищенного побережья озера Севан (Армения) в зоне влияния продуктов жизнедеятельности колонии армянской чайки (*Larus armeniacus* Buturlin) // Биология внутр. вод. 2011. № 4. С. 1–8.
- Кулаков Д.В., Иванчев В.П., Крылов А.В. Влияние колоний гидрофильных птиц на зоопланктон литорали озер разной площади // Вода: химия и экология. 2011. № 9. С. 98–101.

Статьи в прочих изданиях:

- Крылов А.В., Кулаков Д.В., Касьянов Н.А. Зоопланктон зарастающих мелководий Рыбинского водохранилища в условиях влияния колониальных поселений птиц // Водные экосистемы: трофический уровни и проблемы поддержания биоразнообразия: Мат. Всерос. конф. с междунар. участием / ФГНУ «ГосНИОРХ». Вологда, 2008. С. 173–176.
- Крылов А.В., Кулаков Д.В. Влияние продуктов жизнедеятельности птиц на зоопланктон побережья разнотипных водоемов // Современные проблемы водохранилищ и их водосборов. Т. II: Управление водными ресурсами речных водосборов. Водная экология. Тр. Междунар. науч.-практич. конф. Пермь, 25–30 мая 2009 г. / Перм. гос. ун-т. Пермь: Перм. гос. ун-т, 2009. С. 309–314.
- Кулаков Д.В., Крылов А.В. Влияние продуктов жизнедеятельности колонии серой цапли (*Ardea cinerea* L.) на зоопланктон малого озера // Мат. Междунар. научно-практич. конф. «Экология биосистем: проблемы изучения, индикации и прогнозирования». Астрахань, 25–30 августа 2009 г. Астрахань: Издат. дом «Астраханский университет», 2009. С. 24–27.
- Крылов А.В., Кулаков Д.В., Чалова И.В., Цельмович О.Л. Зоопланктон микрокосмов в условиях влияния продуктов жизнедеятельности гидрофильных птиц //

Экология и морфология водных беспозвоночных. Махачкала: Наука ДНЦ, 2010. С. 180–202.

Кулаков Д.В., Крылов А.В., Папченков В.Г. Влияние продуктов жизнедеятельности колоний гидрофильных птиц на зоопланктон открытого и защищенного побережья Рыбинского водохранилища // Мат. Междунар. конф. Экология водных беспозвоночных, Россия, Борок, 30 октября – 2 ноября 2010 г. Ярославль: Принтхаус, 2010. С. 159–163.

Тезисы докладов:

Zhgareva N.N., Kulakov D.V., Krylov A.V. Invertebrate species new for the Rybinsk reservoir basin: possible reasons of their introduction and finding // The III International Symposium Invasion of alien species in Holarctic. Yaroslavl, 2010. P. 102.

Крылов А.В., Кулаков Д.В., Чалова И.В. Реакция зоопланктона на продукты жизнедеятельности гидрофильных птиц // Тез. докл. II-й Междунар. конф. «Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем», Санкт-Петербург, 10–14 октября 2011 г. С.-Пб.: «Любавич», 2011. С. 97.

