

64290

А.В. Крылов
Д.В. Кулаков

И.В. Чалова
В.Г. Папченко

ЗООПЛАНКТОН ПРЕСНЫХ ВОДОЕМОВ

В УСЛОВИЯХ ВЛИЯНИЯ
ГИДРОФИЛЬНЫХ
ПТИЦ



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

**ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ
ВНУТРЕННИХ ВОД
ИМ. И.Д. ПАПАНИНА РАН**



**ЗООПЛАНКТОН
ПРЕСНЫХ ВОДОЕМОВ
В УСЛОВИЯХ ВЛИЯНИЯ
ГИДРОФИЛЬНЫХ ПТИЦ**

*А.В. Крылов
Д.В. Кулаков*

*И.В. Чалова
В.Г. Папченко*

64230

УДК [574.583(28):591]:598.4

Крылов А.В., Кулаков Д.В., Чалова И.В., Папченков В.Г. Зоопланктон пресных водоемов в условиях влияния гидрофильных птиц / Отв. ред. А.И. Копылов. – Ижевск: Издатель Пермьяков С.А., 2012. – 204 с.

ISBN 978-5-9631-0149-0

В книге представлены результаты изучения зоопланктона литоральной зоны разнотипных пресных водоемов в условиях влияния продуктов жизнедеятельности колоний гидрофильных птиц. На основе полевых и экспериментальных работ описаны закономерности изменения структурных показателей зоопланктона в зависимости от типа мелководья, степени зарастания литорали и количества поступающих в водоем экскрементов, которое зависит от численности колоний, количества атмосферных осадков и колебаний уровня воды.

Книга рассчитана на гидробиологов, ихтиологов, орнитологов и экологов широкого профиля.

Исследования выполнены при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант 09-04-00080-а).

Ответственный редактор

доктор биологических наук *Александр Иванович Копылов*

Рецензенты:

член-корреспондент НАН Беларуси,
доктор биологических наук

Виталий Павлович Семенченко

доктор биологических наук

Евгений Александрович Курашов

Книга печатается по решению Ученого совета ИБВВ РАН

Издание осуществлено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований по проекту № 12-04-07111

Издание РФФИ не подлежит продаже



ISBN 978-5-9631-0149-0

© 2012 г. Крылов А.В., Кулаков Д.В., Чалова И.В., Папченков В.Г., текст

© 2012 г. Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, макет, оформление, верстка

Предисловие

*Куда бы птица ни поднялась
на собственных крыльях, это не
слишком высоко для нее.*

У. Блейк

Одна из основных задач экологии — изучение закономерностей существования и преобразования биогеоценозов в условиях влияния разнообразных факторов среды. Исследования роли животных (зоогенного фактора), в том числе видов-средообразователей (средообразователей, видов-мутуалистов, кондиционирующих видов, ключевых видов, экосистемных инженеров), позволяет наиболее полно представить все многообразие причинно-следственных связей, определяющих структуру и функционирование экосистем (Абатуров, 1984, 1991, 2001; Беклемишев, 1951; Залетаев, 1976; Завьялов, 2008; Завьялов и др., 2005; Карпачевский, 2005; Jones et al., 1994; Mills et al., 1993; Pain, 1969; Power et al., 1996; Wright, Jones, 2004 и др.). Давно и наиболее активно роль животных рассматривается в почвоведении (Карпачевский, 1983, 2005), а также в фитоценологии (Работнов, 1992, 1995), где существуют термины, раскрывающие разнообразные формы влияния животных на образ жизни, размножение и свойства растений (орнитофилия, энтомофилия, зоохория, мирмекохория и т.д.).

Пресноводная гидроэкология традиционно изучает связи показателей развития сообществ гидробионтов с уровнем антропогенного воздействия, изменениями гидрологического режима, ландшафта, климата и т.д. Но круг вопросов о жизни внутренних вод не может ограничиваться только этим набором факторов. С водоемами и водотоками тесно связана жизнь околоводных и водных позвоночных, деятельность которых в определенных случаях выступает в роли средообразующего фактора. Наиболее подробно исследовано влияние на сообщества гидробионтов моллюсков рода *Dreissena*, 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.). Однако круг видов способных формировать биоразнообразие и ресурсный потенциал отдельных биотопов континентальных вод гораздо шире. В частности, в роли организмов, преобразующих физическое

состояние абиотических и биотических материалов водоемов, тем самым прямо и опосредованно изменяющих доступность ресурсов для гидробионтов и их сообществ, выступают гидрофильные (водоплавающие и околоводные) птицы (Чуйков, 1981; Andrikovics et al., 2006; Gardarsson, 2006 и др.). В первую очередь особое значение имеют колониальные поселения птиц, инвентаризация и охрана которых в силу целого ряда причин стали основой деятельности орнитологов многих стран мира (например, Международной ассоциации охраны птиц «Bird Life International», которая с 80-х годов прошлого века реализует Международную программу «Important Bird Areas»). В России исследований роли колониальных птиц в жизни пресноводных экосистем проводится неоправданно мало, глубина изучения этого вопроса невелика, работы носят эпизодический характер, в то время как зарубежные ученые более продуктивно работают в этом направлении (например, рабочая группа по изучению водных птиц (SIL Working Group on Aquatic Birds)).

Вопрос о влиянии продуктов жизнедеятельности колониальных поселений гидрофильных птиц на биологический режим водных экосистем, на наш взгляд, является первостепенным. Вместе с ними на почву и в воду разнообразных биоценозов поступают органические, биогенные и минеральные вещества, что способствует изменению абиотических и биотических условий существования организмов (Кулакова, 2008; Захаренко, Романов, 2009; Hahn et al., 2007, 2008 и др.), а также структурно-функциональной организации растительных и животных сообществ наземных и водных экосистем (Тихомиров, 1959; Бреслина, 1987; Лебедева, 2007; Головкин, 1967, 1982, 1991; Евдущенко, 1959; Чуйков, 1982; Longcore et al., 2006 и др.).

Обогащение воды дополнительным количеством биогенных веществ — основа эвтрофирования водоемов. Как известно, эвтрофирование определяется комплексным воздействием естественных процессов и хозяйственной деятельности человека (Россолимо, 1975; Сиренко, 1981; Даценко, 2007). Разграничение этих воздействий при глобальном антропогенном влиянии весьма проблематично. Существует мнение, что ни один из показателей не позволяет уверенно их отличать (Россолимо, 1975), а в некоторых случаях и вовсе отрицается наличие естественного эвтрофирования (Бульон, 1998; Harper, 1992). Мы полностью разделяем мнение, что основная отличительная черта естественного и антропогенного эв-

трофирования — время (Даценко, 2007). Если первое происходит в течение длительных геологических периодов, то второе — значительно быстрее. Жизнедеятельность совокупности организмов так или иначе связанных с водными экосистемами — одна из составляющих процесса естественного эвтрофирования. Однако совсем иначе дело обстоит с видами-средообразователями, которые в течение краткого промежутка времени значительно изменяют внутриводоемные процессы, увеличивая биологическую продуктивность и перестраивая потоки вещества и энергии. Наиболее ярко это показано на примере изучения последствий жизнедеятельности евроазиатского бобра (Завьялов и др., 2005; Копылов и др., 2006, 2007), что позволило и в гидробиологии говорить о влиянии зоогенных факторов и ввести понятие зоогенное эвтрофирование (Крылов, 2002, 2005).

Зоопланктон чутко реагирует на изменения экологического состояния водных объектов (Андроникова, 1980, 1988, 1996; Лазарева, 2010; Мязметс, 1980; Ривьер, 1990; Родионова, 1984), поэтому он был выбран нами для оценки воздействия колониально гнездящихся птиц на биологический режим разнотипных водоемов. А накопленные в научной литературе богатые сведения о реакции зоопланктона на влияние хозяйственной деятельности человека позволили провести сравнительный анализ с изменениями, наблюдающимися в ходе антропогенного эвтрофирования. Кроме того, были поставлены задачи по выявлению факторов среды, определяющих динамику структурных показателей зоопланктона в районах гнездовых поселений гидрофильных птиц, а также по выяснению роли концентрации экскрементов птиц при разной степени зарастания биотопов.

Частично раскрыв эти вопросы, мы надеемся несколько восполнить пробел в гидробиологических изысканиях, в которых исследования разнообразных последствий деятельности человека до сих пор составляют более значительную долю по сравнению с не менее значимыми и загадочными взаимоотношениями разных звеньев живого населения биогидроценозов.

За помощь в работе мы искренне благодарим администрацию ИБВВ РАН (д.б.н. *А.И. Копылова*, д.б.н. *В.Т. Комова*, д.г.н. *С.А. Поддубного*, *Н.К. Маслова*), ФГУ «Окский заповедник» (к.б.н. *Ю.М. Маркина*, к.б.н. *В.П. Иванчева*), Института гидроэкологии и ихтиологии НАН РА (д.б.н. *Б.К. Габриеляна*), Национального парка

«Севан» (Республика Армения) (*В.Г. Гуляняна*) и базы Чернореченского рыбоводного завода (Ярославская обл., Некрасовский р-н). Сбор первичных материалов осуществлен благодаря безупречной работе водителей ИБВВ РАН *В.В. Рогова*, *С.А. Толченова* и *А.С. Мараева*, команды экспедиционного судна «Гидролог» (*В.М. Акопян*, *М.В. Акопян*, *В.А. Маркарян*) (Институт гидробиологии и ихтиологии НАН Армении), а также сотрудников ИБВВ РАН — *Н.А. Касьянова*, *А.И. Цветкова*, *М.И. Малина*, *С.Э. Болотова* и ФГУ «Окский заповедник» — к.б.н. *В.П. Иванчева* и к.б.н. *Е.Ю. Иванчевой*. Авторы также признательны н.с. лаборатории гидрологии и гидрохимии ИБВВ РАН *О.Л. Цельмович* и инженеру лаборатории микробиологии ИБВВ РАН *М.И. Васильевой* за материалы по количеству биогенных и органических веществ, а также к.б.н. *Д.Ф. Павлову* за предоставленные аэрофотоснимки исследованных участков Рыбинского водохранилища. Особая благодарность академику РАН, д.б.н. *Ю.Ю. Дгебуадзе* (ИПЭЭ РАН), д.б.н. *А.А. Котову* (ИПЭЭ РАН), к.б.н. *М.В. Ермохину* (Саратовский государственный университет), к.б.н. *А.А. Прокину* (ИБВВ РАН), к.б.н. *Н.А. Завьялову* (Рдсейский государственный природный заповедник), а также рецензентам книги чл.-корр. НАН Беларуси, д.б.н. *В.П. Семенченко* и д.б.н. *Е.А. Курашову* (Институт озераведения РАН) за важные замечания, полезные советы и продуктивное обсуждение результатов.

Хочется высказать самые искренние слова благодарности единомышленникам, вместе с которыми и в настоящий момент продолжаются комплексные исследования влияния птиц на биологический режим пресных водоемов, а также их роли в переносе вещества и энергии из водных экосистем в наземные и из наземных в водные. Среди них необходимо назвать д.б.н. *М.И. Гладышева*, д.б.н. *Н.Н. Суцук*, к.б.н. *О.Н. Махутову*, к.б.н. *Г.С. Калачёву*, д.б.н. *О.П. Дубовскую* (Институт биофизики СО РАН и Сибирский федеральный университет (Красноярск)), а также *Н.Н. Жгареву*, д.б.н. *Л.Г. Корневу*, к.б.н. *Д.Б. Косолапова* и к.б.н. *Н.Г. Косолапову* (ИБВВ РАН).

В книге использованы фотографии *Д.В. Кулакова* и *А.В. Крылова*.

Финансовая поддержка исследований была обеспечена РФФИ (грант 09-04-00080-а).

Глава 1

КРАТКИЙ ОБЗОР РЕЗУЛЬТАТОВ ИЗУЧЕНИЯ СРЕДООБРАЗУЮЩЕЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ И ПТИЦ

В научной литературе накоплено довольно большое количество сведений о влиянии самых разнообразных абиотических, биотических и антропогенных факторов на физико-химический и биологический режим экосистем. Однако среди всего многообразия изучаемых факторов, исследования средообразующей деятельности живых организмов до сих пор не заняли должного места в ряду экологических работ, хотя их значение показал еще Ч. Дарвин в своем классическом труде о роли дождевых червей в формировании почвы (Darwin, 1881). Недостаток работ по изучению средообразующей роли живых организмов наиболее ощущается в пресноводной гидробиологии и особенно в России. Как нам представляется, такие исследования — необходимое условие выявления всех факторов, играющих существенную роль в формировании биоресурсного потенциала и биологического разнообразия пресноводных экосистем.

Среди основоположников, заложивших фундаментальные основы понимания средообразующей деятельности живых организмов, были отечественные ученые. В.Н. Сукачев (1928) определил фитосоциальные типы растений — эдификаторы и ассектаторы. В.Н. Беклемишев (1951) описал и систематизировал симфизиологические связи, выделив четыре типа прямых связей (топическая, трофическая, фабрическая и форическая) и соответствующих им четыре типа косвенных. Однако в настоящее время среди концепций, рассматривающих вопросы средообразования, наибольшую популярность в мире имеют концепция ключевых видов (*keystone species*) (Pain, 1969) и концепция экосистемных инженеров (*ecosystem engineers*) (Jones et al., 1994; Power et al., 1996; Wright, Jones, 2004 и др.).

Понятия ключевых видов и экосистемных инженеров, на наш взгляд, близки между собой, и вполне могут выступать, как синонимы, хотя в разных источниках могут трактоваться по-разному. Ключевые виды — это виды, чье влияние на сообщество большое и непропорционально большое по сравнению с их

обилием (Power et al., 1996). Экосистемные инженеры — это организмы прямо или опосредованно изменяющие доступность ресурсов для других видов, изменяя физическое состояние биотических или абиотических материалов. Тем самым экосистемные инженеры изменяют, поддерживают или создают местообитания (Jones et al., 1994). Между обеими концепциями много общего, но если концепция ключевых видов в большей степени рассматривает результат «экосистемной работы» видов, то концепция экосистемных инженеров больше внимания уделяет процессу: оценке роли вида в сообществе через (1) анализ произведенных видом модификаций среды и (2) реакции других видов на эти изменения (Wright, Jones, 2004). Среди существующих категорий ключевых видов, один, а именно «ключевой модификатор», по сути, синоним «экосистемного инженера» (Power et al., 1996). В русском языке наиболее точно изучаемые процессы описывает термин «средообразующая деятельность» (Тиунов, 2007, цит. по: Завьялов, 2008), при этом «средообразование» (или кондиционирование среды, или инженерная деятельность) подразумевает модификацию среды обитания.

Для пресных вод наиболее подробно изучена средообразующая деятельность экосистемных инженеров — евроазиатского и канадского бобров (*Castor fiber*, *C. canadensis*) (Завьялов и др., 2005, 2008; Naiman et al., 1986, 1994 и мн. др.). Многочисленные сооружения, создаваемые бобрами (плотины, каналы, норы, хатки) вызывают значительные изменения в гидрологическом режиме водотоков, замедляя скорость их течения и затопливая обширные территории, что способствует накоплению большого количества осадка в бобровых прудах (Butler, Malanson, 1995; Rosell et al., 2005). Вследствие этого происходят изменения в химическом составе воды и грунта, показателях развития микроорганизмов (Wilde et al., 1950; Naiman, Melillo, 1984; Ford, Naiman, 1988; Terwillinger, Pastor, 1999), составе и структуре прибрежных и водных растительных сообществ (Remillard et al., 1987; Barnes, Dibble, 1988; Johnston, Naiman, 1990), водных беспозвоночных и позвоночных животных (Крылов, 2002, 2005; Завьялов и др., 2005; Nummi, 1989).

Роль птиц в процессах трансформации экосистем также нашла свое отражение в научной литературе. Средопреобразу-

ющая деятельность птиц может быть подразделена на две категории воздействия на среду: 1) отдельных особей и 2) массовых скоплений птиц. Во втором случае их роль наиболее существенна и заметна (Рахилин, 1970). Максимальное число исследований выполнено по изучению последствий влияния колоний птиц на почву и морские побережья.

Под влиянием колониальных птиц формируются особые формы микрорельефа: норы, тропинки, «взлетные площадки», «клубы», «присады», злаковые кочкарники (Иванов, 2006, 2007), распределение, местные особенности и занимаемая площадь которых, сильно варьируют в зависимости от видового состава, плотности птичьей колонии и местных природных особенностей. Наиболее ярко проявляется рельефообразующая роль птиц в колониях топорков (*Lunda cirrhata* (Pall.)) и чаек (*Larus*) (Иванов, 2008).

При изучении влияния жизнедеятельности грачей (*Corvus frugilegus* L.) на окружающую среду было установлено, что размножающаяся пара птиц вносит на гнездовую территорию до 1.5 кг сухого веса вещества животного происхождения (перья, погадки, скорлупа и пленки от яиц, мертвые птенцы и строительный материал для гнезда) (Бызова и др., 1986). Л.И. Тараненко (1975) было установлено, что в колонии плотностью населения в среднем 273 и 628 особей/га (в начале и в конце гнездования соответственно) теряется часть веточного материала, а некоторые гнезда обрушиваются на землю. Вес такого опада, скапливающегося под колонией за многие годы, достигает 2 т/га.

В результате такого мощного воздействия массовых скоплений птиц на среду обитания наблюдается формирование особых орнитогенных почв (Сыроечковский, 1959; Плешенко, 1992). Поступающий на почву опад животного происхождения, состоящий в основном из мертвых птенцов разного возраста, достигает 27.7 кг/га за сезон. Значительная часть органического вещества в районе колонии представлена погадками и экскрементами, которые в некоторых местах покрывают до 30–40% поверхности почвы слоем в 4–7 мм и, разлагаясь, служат удобрением. В районах птичьих колоний концентрация фосфора и азота превышает соответствующие фоновые показатели ~ в 2 раза, а концентрация калия и цинка ~ в 1.5 раза. Незначи-

тельно повышается концентрация меди, марганца, кобальта, цинка. Скорость поступления в почву биогенных веществ (азота и фосфора) увеличивается благодаря смыванию дождем помета со стволов, ветвей и листьев деревьев. Быстрое разрушение солей мочевой кислоты и образование щавелевой кислоты увеличивают агрессивность продуктов преобразования помета, что создает предпосылки для формирования кислой среды (Иванов, 2008; Захаренко, Романов, 2009). В результате этого почва до глубины 25–30 см приобретает сизый оттенок.

Изменение химического состава почвы приводит к сукцессии, в результате которой происходит смена доминантов древесного яруса, становится беднее видовой состав травяного яруса и происходит увеличение обилия и размеров нитрофильных видов растений. Под многолетними колониями грачей заметно сокращается проективное покрытие, появляются участки без растительности.

В части работ указывается, что в местах поливидовых ночевок врановых (Corvidae) растительный состав сообщества изменяется незначительно, однако происходит увеличение доли нитрофильных и орнитохорных видов (Лысенков, Втюрина, 2001; Втюрина, 2002; Лысенков, 2002). Почва на этой территории содержит большое количество азота и фосфора, что способствует мощному развитию древесного подроста и травянистой растительности по сравнению с окружающими участками тех же территорий (Семаго, 1975; Тараненко, 1975; Творогова, Луговой, 1977; Лысенков, Втюрина, 2001; Втюрина, 2002).

Подобное влияние на экосистемы оказывают и продукты жизнедеятельности гидрофильных птиц. Было измерено содержание питательных веществ в помете 5 видов чаек. Суммарная суточная продукция общего азота на птицу варьировала от 608 мг в помете озерной чайки (*Larus ridibundus* L.) до 1819 мг в помете серебристой чайки (*L. argentatus* Pont.), а уровень общего фосфора соответственно от 38 мг до 115 мг (Gould, Fletcher, 1978). По данным разных авторов, одна семья чаек, состоящая из пары взрослых птиц с тремя птенцами, вносит за сезон от 85 до 170 кг экскрементов (Татарникова, 1975; Бызова и др., 1986). В местах отдыха чаек увеличивается содержание общего азота в почве (~ в 1.7 раза), а увеличение концентрации подвиж-

ного фосфора, меди и цинка выражено менее (~ в 1.4 раза) (Захаренко, Романов, 2009).

В результате постоянного поступления птичьего помета в местах наземного гнездования морских колониальных птиц происходит изменение состава и облика растительных сообществ, т.е. формируется орнитогенная и орнитофильная растительность (Тихомиров, 1959; Бреслина, 1987; Лебедева, 2006). Растения таких сообществ очень требовательны к богатству почв биогенными веществами, вызванному поступлением большого количества птичьего помета.

В работе О.А. Мочаловой с соавт. (2005) подробно описаны изменения, происходящие в растительном покрове в местах гнездования топорков (*Lunda cirrhata* (Pall.)) на Командорских островах и на островах Тауйской губы, в зависимости от плотности гнездования птиц и возраста колоний. В местообитаниях с низкой плотностью топорков и незначительной нагрузкой на биотоп сохраняется естественный растительный покров, к которому локально добавляются несколько орнитофильных видов растений. Это злаки и несколько сопутствующих видов, состав которых специфичен для каждого острова. Жизнедеятельность топорков в целом способствует обеднению видового состава растительности на территории колоний, при этом нередко увеличивается фитомасса доминирующих видов.

Существуют исследования, посвященные оценке комплексного воздействия колоний серых цапель (*Ardea cinerea* (L.)) на микросукцессионные процессы в местах гнездования этих птиц (Растворова, 1986; Чугай, 1993; Недосекин, 2003). Установлено, что под воздействием ежегодно поступающих в почву продуктов жизнедеятельности цапель происходит обеднение видового состава фитоценоза и угнетение растительности, уменьшение общего проективного покрытия растительного покрова, вплоть до полного его исчезновения под гнездами. В фитоценоз внедряются рудеральные и нитрофильные виды (Недосекин, 2001, 2003). В хвойных и широколиственных лесах под колониями цапель изменяется структура и химический состав почвы (Чугай, 1993; Недосекин, 2001, 2003). Внесение избыточного количества биогенных, органических и минеральных веществ способствует бурному росту растений и, как следствие,

чрезмерному накоплению отмерших растительных остатков. В результате этого увеличивается толщина верхних слоев почвы, формируется мощная (до 22 см) подстилка, препятствующая прорастанию семян растений и нормальному лесовозобновлению (Чугай, 1993; Ishida, 1997).

Безусловно, продукты жизнедеятельности гидрофильных птиц поступают не только в наземные экосистемы, но и в водные, в результате чего орнитофауна выступает в роли важного агента переноса органических и биогенных веществ. Так, в работе В.Д. Сиохина (1981) приводятся данные о том, что колония серебристых чаек (*Larus argentatus* Pont.), гнездящихся в заливе Сиваш (Азовское море), состоящая из 15 тыс. особей, производит 32400 кг экскрементов. Поселение птиц численностью 4540 особей за 80 дней сбрасывает погадки общим весом около 1614 кг. Птицы, питающиеся в наземных биотопах, способны собрать около 7200 кг органического вещества с площади 230 км², и большая часть этого вещества поступает в водоем в виде продуктов жизнедеятельности. Следовательно, чайковые птицы являются одним из основных источников пополнения водоемов биогенными веществами и связующим звеном между наземными и водными биоценозами.

Таким образом, экскременты птиц, поступающие в воду, значительно влияют на динамику биогенных веществ. Это позволило ряду авторов ввести термин «гуанотрофикация» («*guanotrophication*») (Leentvaar, 1967; Brandvold et al., 1976; Moss, Leah, 1982; Bales et al., 1993; Don, Donovan, 2002; Chaichana et al., 2010). Введение этого термина, по нашему мнению, целесообразнее, чем включение влияния продуктов жизнедеятельности позвоночных-средообразователей на биологическую продуктивность водоемов в состав элементов естественного эвтрофирования. Тем более, ряд исследователей считают, что естественного эвтрофирования не существует, а колебания продуктивности водных экосистем, не испытывающих влияния деятельности человека, обусловлены исключительно климатическими факторами (Бульон, 1998, Harper, 1992). Не вдаваясь в этот спор, мы стоим на позиции выделения жизнедеятельности видов-средообразователей в отдельную категорию эвтрофирования — зоогенное (Крылов, 2005), а при наличии специфиче-

ских изменений под влиянием тех или иных видов или групп животных возможно и более детальное определение типов зоогенного эвтрофирования.

Необходимо указать на то, что, несмотря на видимое поступление продуктов жизнедеятельности птиц, не всегда удается однозначно зафиксировать повышение содержания биогенных веществ в воде. Например, при изучении влияния экскрементов канадских казарок (*Branta canadensis* L.) было показано, что значимого изменения содержания общего азота и фосфора в воде экспериментальных мезокосмов не наблюдалось (Unckless, Makarewicz, 2007). Высказанное предположение, что поступающие питательные вещества быстро вступают в круговорот, или осаждаются, подтверждают и результаты ряда исследований природных водоемов (Крылов и др., 2009; Gwiazda, 1996; Pettigrew et al., 1998).

Но в любом случае экскременты птиц оказывают влияние на сообщества животных и растений, определяют качество воды и в ряде случаев вызывают его ухудшение. Так, при численности птиц 10700 особей (6500 — *Branta canadensis* и 4200 — *Anas platyrhynchos* L.) в оз. Винтергрин (Wintergreen) площадью 15 га, наблюдалось снижение качества воды, регистрируемое по содержанию фосфора, азота, прозрачности и хлорофиллу «а» (Mannly et al., 1994). Причина ухудшения может заключаться в высокой плотности птиц. Это подтверждают результаты, полученные при совместном выращивании гусей (*Anser anser* L.) и карпов (*Cyprinus carpio* L.) в рыбоводных прудах (Иванова и др., 2000). Была выявлена оптимальная для развития кормовых планктонных организмов численность птиц — 200 голов молодняка гусей на 1 га. Превышение ее способствовало изменению показателей зоопланктона, аналогичному при повышении органической и биогенной нагрузки в результате антропогенного воздействия.

Однако в целом, исследований, посвященных влиянию жизнедеятельности массовых скоплений птиц на сообщества гидробионтов, проводится неоправданно мало, глубина изучения этого вопроса особенно в России невелика, работы носят эпизодический характер. Наиболее подробно изучено влияние морских птиц на химический и биологический режим прибрежных участ-

ков морей. Большая заслуга в этом принадлежит А.Н. Головкину (1967, 1982, 1991) и его соавторам (Головкин, Позднякова, 1966; Головкин, Гаркавая, 1975). В результате исследований было определено влияние массовых поселений птиц на режим биогенных элементов в районах птичьих базаров Восточного Мурмана, установлена степень удобрения вод в зависимости от типа колоний, проведена попытка экспериментально показать воздействие экскрементов птиц на рост микроводорослей. За счет высокой интенсивности внесения продуктов жизнедеятельности морскими рыбающими птицами в прилегающую к гнездовой колонии акваторию, повышается содержание биогенов в прибрежных водах (20–40 мкг/л фосфора и до 130 мкг/л азота). В результате этого увеличивается продуктивность диатомовых и перидиниевых водорослей, мелких жгутиковых и других групп, составляющих основу питания растительноядного планктона. Это отражается и на более высоких трофических уровнях: вблизи колоний птиц отмечается высокая численность личинок усонюгих рачков, аномально высокие показатели биомассы некоторых видов зообентоса и рыб (Головкин, 1982, 1991).

Зарубежные ученые более продуктивно работают в направлении изучения взаимодействия водоплавающих и околоводных птиц и разных аспектов жизни водоемов. В частности, в 1989 г. была создана рабочая группа по изучению водных птиц (SIL Working Group on Aquatic Birds), главная цель деятельности которой состоит в том, чтобы объединить изучение водоплавающих птиц и гидробиологию, т.е. рассматривать исследования гидрофильных птиц в лимнологическом контексте. Чтобы достигнуть этой цели, рабочая группа организует конференции, прошедшие в разных странах в 1991, 1994, 1997, 2000, 2003, 2006, 2009 гг., публикует материалы представленных докладов (например, *Limnology and Aquatic Birds*, 2006). Часто во главе их исследований стоит вопрос не об изменении гидробиологического режима водных экосистем под влиянием жизнедеятельности птиц, а изучение трофических условий водоемов, определяющих пути миграций птиц или места их гнездования. Например, была проведена оценка предпочтения среды обитания выводками малой морской чернети (*Aythya affinis* Eyton) в зависимости от обилия беспозвоночных в естественных водое-

мах на арктических Северо-Западных территориях Канады (Walsh et al., 2006). В результате этой работы выяснено, что водоемы, используемые выводками малой морской чернети, отличались от неиспользуемых птицами водоемов повышенным содержанием органических соединений углерода и азота, значительно более высокой удельной массой амфипод, которые являлись источником пищи для чернети, поэтому изобилие беспозвоночных на этих водоемах привлекало водоплавающих птиц.

В исследовании, проведенном на натриевых озерах Венгрии, было показано, что обилие и плотность водных ракообразных выше в тех водоемах, на которых предпочитают останавливаться перелетные водоплавающие птицы, питающиеся этими беспозвоночными (Boros, Banfi, 2006). Пик численности рачков *Arctodiaptomus spinosus* Daday наблюдался в мае, после миграционного сезона основной части птиц.

В ходе изучения заболоченных территорий в штате Мэн (США) было выяснено, что в затопленных бобрами землях высокий уровень содержания биогенных веществ способствовал поддержанию обильных зарослей макрофитов и большой биомассы водных макробеспозвоночных, служащих кормом для выводков уток. Численность последних здесь была выше (88.3% от всех выводков), чем в заболоченных землях ледникового типа (11.7%) с редкой растительностью и более низкой биомассой беспозвоночных (Longcore, McAuley, 2006).

Изучение реакции зоопланктона на средообразующую деятельность околотовтных и водных позвоночных находится на начальных стадиях. Наиболее подробно проанализировано изменение зоопланктона малых водотоков, развивающегося в условиях влияния деятельности бобров. Было показано, что на начальном этапе существования бобрового пруда в зоопланктоне увеличивалось обилие беспозвоночных, добывающих пищу на дне. Это могло быть вызвано повышением содержания органического детрита, возникающего при бактериальном разложении затопленной прудами лесной подстилки (Крылов, 2002, 2005; Nummi, 1989). По мере старения прудов происходило снижение их доли, что может быть следствием обильного развития плавающих первичных фильтраторов, представленных видами крупных *Daphniidae*. Известно, что интенсивная фильтра-

ция крупных кладоцер эффективно перемещает частицы в водной толще и снижает интенсивность оседания пищи необходимой для животных, ведущих придонный образ жизни (Kotinek et al., 1987; Nummi, 1989).

Зоопланктон под влиянием строительной деятельности бобров кардинально трансформируется, приобретая черты, характерные для эвтрофируемых вод, но стабилизирующиеся на ранних и средних стадиях (Крылов, 2002, 2005). Как известно, эвтрофирование — увеличение первичного продуцирования в водном объекте. Показано, что зоопланктон стимулирует рост водорослей, превышающих 25 мкм и нанопланктонных видов, что обусловлено наличием в его продуктах жизнедеятельности лимитирующих биогенных элементов (Lampert et al., 1986; Елизарова, 2001). Экскреция фосфора зоопланктоном в дополнение к действию фосфатазы рассматривается как главный механизм регенерации этого элемента. Зоопланктеры также увеличивают доступность для водорослей железа, растворяя его в процессе пищеварения и экстрагируя хелаты (Елизарова, 2001). Следовательно, высокое количественное обилие зоопланктона влияет и на первичных продуцентов, что также подтверждает вывод об эвтрофировании участков рек, преобразованных бобрами.

В целом по показателям видового состава и трофической структуры зоопланктона бобровые пруды были определены как экотоны, для которых характерно поддержание системы на ранней или средней сукцессионной стадии, в отличие от зоопланктона рек, озер и прудов при антропогенном эвтрофировании (Крылов, 2005).

Влияние колониально гнездящихся птиц (пеликанообразных (Pelecaniformes) и аистообразных (Ciconiiformes)) на зоопланктон подробно было изучено Ю.С. Чуйковым (1981, 1982) в дельте Волги. В ходе данных исследований было сделано несколько выводов. 1. Степень влияния колониальных поселений птиц на гидрохимический режим водоемов определяется морфометрией последних. В небольших водоемах четко заметно влияние жизнедеятельности птиц на кислородный режим и содержание в воде минеральных соединений фосфора. В более крупных и хорошо проточных системах влияния не отмечено. 2. Для небольших водоемов характерны наибольшие биомассы

организмов зоопланктона. 3. Зоопланктон водоемов, находящийся под влиянием жизнедеятельности птиц, получает большее количество пищи, чем в водоемах вне колонии. Кроме этого, усложняется трофическая структура зоопланктона за счет увеличения роли собирателей.

Л.П. Брагинский (1957) при изучении влияния разных видов удобрений на развитие зоопланктона в прудах получил весьма важные и интересные данные. Им было показано, что при использовании викоовсяной смеси, навоза, минеральных азотных и азотно-фосфорных удобрений массовое размножение руководящих форм зоопланктона носило характер кратковременной вспышки. Когда в качестве удобрения использовали утиный помет, сообщество было количественно богатым в течение всего периода наблюдений.

Однако для понимания всех аспектов влияния водных и околоводных позвоночных животных, в том числе и птиц, на биологический режим пресноводных экосистем, необходимо проведение более детальных исследований. Это позволит не только оценить роль птиц в жизни водоемов, но и, возможно, включить их в систему оценки трофического статуса водных объектов. Еще на заре исследований жизни водохранилищ Б.К. Штегман (1959) писал: «Изучение ... зависимостей и изменчивостей в населенности различных водоемов должно привести к установлению закономерностей, определяющих роль птиц в биоценозах этих водоемов. Установив данные закономерности, можно с известной долей вероятности определить по птицам особенности тех биоценозов, к которым они относятся, и таким образом включить птиц в группу индикаторов типологии водоемов».

Связь между гидрофильными птицами и сообществами гидробионтов можно рассматривать, опираясь на несколько концепций. По классификации В.Н. Беклемишева (1951) связь может быть определена как прямая топическая и косвенная трофическая. Прямая топическая связь формируется при создании одним видом (в данном случае гидрофильными птицами) физических или химических условий, благоприятных или неблагоприятных для развития другого (зоопланктона). Косвенная трофическая связь заключается в воздействии одного участника

(в данном случае гидрофильных птиц) на развитие и поедаемость второго участника (в данном случае бактерио- и фитопланктона) третьим (в данном случае зоопланктоном). Согласно концепции «ключевых видов» (Pain, 1969) гидрофильные птицы по отношению к гидробионтам относятся к категории «ключевых модификаторов» (Power et al., 1996), которые влияют на местообитания и потоки энергии. Влияние гидрофильных птиц можно рассматривать и с позиций «концепции метабиоза», которая описывает форму экологической связи, при которой один организм влияет на другой, преобразуя среду обитания (Тиунов, 2007, цит. по: Завьялов, 2008). Роль водоплавающих и околоводных птиц можно оценить и с позиций концепции «экосистемных инженеров» (Jones et al., 1994), так как они вызывают изменения состояния абиотических и биотических материалов, необходимых для развития других организмов. Таким образом, влияние гидрофильных птиц на сообщества гидробионтов может быть определено с позиций широкого спектра концепций, описывающих средообразующую деятельность организмов, и термины «кондиционирующий вид», «ключевой вид», «экологический инженер», «средообразователь» и «средопреобразователь» используются как сходные.

Глава 2

ГИДРОФИЛЬНЫЕ ПТИЦЫ

Понятие «гидрофильные птицы» объединяет две экологические группы птиц. Первую составляют *водоплавающие птицы*, к которым относятся все или некоторые представители следующих отрядов: гусеобразные (Anseriformes), гагарообразные (Gaviiformes), поганкообразные (Podicipitiformes), пеликанообразные (Pelecaniformes), пингвинообразные (Sphenisciformes), некоторые журавлеобразные (Gruiformes), некоторые ржанкообразные (Charadriiformes) (Ильичев и др., 1982). Все водоплавающие птицы имеют плотное оперение, сильно развитый пух, хорошо развитую копчиковую железу для смазывания оперения, плавательные перепонки на лапах.

Характер и степень связи с водной средой, как и морфологические приспособления, у этих птиц довольно разнообразны. В этой группе выделяют три основные подгруппы. *Нырцы* в наибольшей степени приспособлены к жизни в воде. К ней относятся семейства чистиковые (Alcidae), гагаровые (Gaviidae), поганковые (Podicipedidae), представители которых проводят большую часть жизни в водоемах, с сушей связаны только в период гнездования. Пищу добывают исключительно в воде, в ее толще и на дне. Гнезда устраивают недалеко от воды. *Воздушно-водные птицы* большую часть жизни проводят в воздухе, где охотятся на различных летающих насекомых и высматривают пищу в воде (рыбу и других водных животных). К этой группе относятся представители семейств чайковые (Laridae), крачковые (Sternidae) и отряда трубконосые (Procellariiformes). У этих птиц лапы снабжены плавательными перепонками. Клюв крепкий, удлинённый, у большинства несколько загнутый на конце. По суше передвигаются свободно. К *наземно-водным птицам* относятся представители семейства утиные (Anatidae). Связь с водой у разных видов этой группы птиц неодинакова. Наиболее связаны с водой нырковые утки (*Aythiini*), которые кормятся только на водоемах, добывая пищу со дна. Менее связаны с водой настоящие или речные утки (*Anas*), которые часто кормятся на суше, а на водоемах предпочитают мелководные заросшие

растительностью участки. В наименьшей степени связаны с водой гуси (*Anser*), которые кормятся почти исключительно на суше. Цедильный аппарат у гусей развит плохо, и роговые зубчики по краям клюва приспособлены для срывания растений.

Ко второй группе гидрофильных птиц относятся *околоводные птицы*, типичными представителями которых являются виды, относящиеся к отряду аистообразные (*Ciconiiformes*) (Ильичев и др., 1982). Это крупные и средней величины птицы с длинными ногами, длинной шеей и жестким длинным клювом. Населяют заросшие растительностью прибрежные участки водоемов, заболоченные луга и моховые болота. Пищу добывают, извлекая из воды или с поверхности почвы. Обычно птицы держатся в местах, где растительность ниже их, что позволяет благоприятно заметить опасность и улететь.

К околоводным птицам также относятся представители сем. пастушковые (*Rallidae*) — птицы, обитающие в густых зарослях травы на болотах, сырых лугах или по берегам водоемов, такие как коростель (*Crex crex* L.), султанка (*Porphyrio poliocephalus* (Lath.)), погоныш (*Porzana parva* Scop.). В отличие от представителей предыдущего отряда, клюв и ноги у них относительно короткие, но пальцы длинные, гибкие, что позволяет им перемещаться среди густых зарослей растительности. Пищу добывают с поверхности земли и растений.

К птицам этой группы близки некоторые представители отряда ржанкообразные (*Charadriiformes*): бекас (*Gallinago gallinago* L.), дупель (*G. media* Lath.), гаршнеп (*Limnocryptes minima* Brunn.). Клюв у них длинный, позволяющий извлекать мелких беспозвоночных из почвы.

К группе околоводных птиц так же относятся кулики: разнообразные песочники (*Calidris*), камнешарки (*Arenaria interpres* L.), ходулочники (*Himantopus himantopus* L.) и др. Это мелкие птицы, обычно с более или менее длинными ногами и клювом. Чаще всего держатся на отмелях, где добывают пищу с поверхности или из толщи почвы, а также со дна водоема.

С пресноводными экосистемами связана жизнь множества гидрофильных птиц, но среди наиболее распространенных и образующих крупные колонии на большинстве водоемов Евро-

пейской части России, можно выделить представителей семейств чайковые (Laridae) и цаплевые (Ardeidae).

Образование колоний свойственно тем видам, у которых удобные для устройства гнезд территории ограничены, или распределены в пространстве неравномерно, а места кормежки находятся далеко от территории размножения. Гнезда в колониях располагаются, как правило, довольно плотно; площадь индивидуального участка каждой размножающейся пары зависит от характера местообитания, размера самих птиц и наличия свободного пространства. Обычно охраняемая от соседних особей территория гнездового участка равна тому расстоянию, на которое насиживающая птица способна вытянуть клюв. В колониях птиц часто происходят конфликты из-за гнездовых территорий, строительных материалов и брачных партнеров; птенцы некоторых видов могут проявлять агрессию по отношению к чужим птенцам. Птицы, гнездящиеся на скалах и земле, часто испытывают недостаток в участках подходящего размера, для размещения пары родителей и их потомства. Цаплям, устраивающим гнезда в кронах деревьев, необходимо найти достаточно прочную развилку ветвей, способную выдержать вес массивного гнезда и противостоять сильным порывам ветра.

Размеры колонии и размещение птиц на гнездовом участке во многом зависят от поведения птенцов. У видов, птенцы которых покидают гнезда вскоре после вылупления, размер территории размножения, как правило, невелик. Гораздо более обширная гнездовая площадь требуется тем видам птиц, чьи птенцы растут медленно и долго остаются в гнездах. Часто разные виды образуют смешанные колонии, в которых каждый вид занимает наиболее удобные для него участки.

Стратегия колониального гнездования позволяет с максимальной эффективностью использовать доступные пищевые ресурсы и пригодные для гнездования участки, а также обуславливает лучшее обеспечение безопасности членов колонии, так как большому количеству птиц легче своевременно заметить и отогнать хищника. При этом внимание хищника рассеивается, и ему сложно сосредоточиться и выбрать какую-то одну жертву в большой стае.

Вне периода размножения многие птицы так же объединяются в группы или стаи, включающие десятки и сотни особей. Для стай характерна определенная организация, основанная на отношениях доминирования и подчинения, что обеспечивает более согласованное поведение птиц. Иногда образуются смешанные стаи, состоящие из особей нескольких видов. Стайный образ жизни облегчает поиск пищи и позволяет быстрее обнаружить опасность.

Среди колониальных **водоплавающих птиц** нами были изучены смешанные и моновидовые колонии 7 видов птиц сем. чайковых (Laridae): малая чайка (*Larus minutus* (L.)), озерная чайка (*L. ridibundus* (L.)), армянская чайка (*L. armenicus* Buturlin), черная крачка (*Chlidonias nigra* (L.)), белокрылая крачка (*Ch. leucoptera* (Temm.)), белошекая крачка (*Ch. hybrida* Pall.), речная крачка (*Sterna hirundo* (L.)). Ниже, на основе литературных данных (Арлотт, Храбрый, 2009; Птицы Европейской части России, 2001, 2009; Михеев, 1970; Бёме, 1983; Флинт и др., 1968; Птицы СССР. Чайковые, 1988), представлена краткая характеристика основных и наиболее распространенных видов водоплавающих птиц, образующих колонии на исследованных водоемах.

Малая чайка (*Larus minutus* (L.)) — самая мелкая птица из сем. чайковых (Laridae) в мире. Длина тела 25–27 см, размах крыльев 62–69 см, вес около 100 г. Самцы и самки внешне сходны по окраске (фото 2.1). В брачном оперении голова полностью черная, спина и крылья светло-серые. Все остальное оперение белое. Клюв и ноги темно-красные. Радужная оболочка глаз темно-бурая, края век красные. Осенью и зимой оперение головы белое, с темными пятнами на затылке и позади глаз. Молодые птицы по окраске похожи на взрослых в зимнем оперении, но отличаются от них более широкими темно-серыми пятнами на голове. Спина темно-бурая со светлыми пестринами, клюв зеленоватый.

На места гнездования малые чайки прилетают в апреле. Селятся на зарастающих водной растительностью или заболоченных берегах рек и озер с толстыми сплавинами, а также на пойменных мелководных болотах с окнами открытой воды. Образуют небольшие колонии (до нескольких десятков пар), ино-

гда смешанные с другими видами чаек и крачек. Местоположение колонии не постоянно и изменяется ежегодно. Численность поселений птиц резко колеблется по годам, вплоть до периодического прекращения гнездования. Гнездо, представляющее собой грубую постройку из стеблей водных или околотовдных растений, размещается на сплавинах, осоковых кочках, заламах тростника. Кладки, состоящие из 2–3 (реже 4) яиц, появляются в мае – июне. Насиживание продолжается в течение 23 суток. Обогревом яиц и кормлением птенцов занимаются оба родителя. В возрасте 3 дней птенцы (фото 2.2) покидают гнездо, а способными к полету они становятся через 21–24 дня после вылупления, после чего вместе с родителями покидают места гнездования. Отлет на зимовку происходит в августе – сентябре.

Питаются малые чайки в основном мелкими водными и наземными беспозвоночными: ручейниками, стрекозами, гребляками, гладышами, личинками плавунцов, наземные жуками, саранчовыми. Кроме того, иногда поедают мелкую рыбу. В поисках корма летают низко над водой и прибрежной растительностью. Насекомых ловят в воздухе, или собирают с поверхности воды и с растений.

Озерная чайка (*Larus ridibundus* (L.)). Птица средних размеров. Длина тела 38–44 см, размах крыльев 86–99 см, вес 200–350 г. Половой диморфизм в окраске оперения не выражен (фото 2.3). В брачном наряде голова почти черная, с коричневатым оттенком. Позади глаза узкая белая полоска. Спина и крылья светло-серые. Концы крыльев черные. Все остальное оперение белое. Клюв и ноги темно-красные. Радужная оболочка глаз бурая. Вокруг глаза тонкий белый ободок. Осенью и зимой у взрослых птиц оперение головы белое с хорошо заметными черно-серыми пятнами в области ушных перьев и перед глазами. Ноги и клюв светло-красные. Молодые птицы отличаются от взрослых буровато-рыже-белой пестрой окраской оперения. На голове и в верхней части тела преобладают коричневатые и серо-бурые тона. Концы крыльев и поперечная полоса на конце хвоста черные. Клюв темный с розоватым основанием. Ноги бурые или розоватые.

Из мест зимовки на территорию размножения озерные чайки прилетают в первой половине апреля. Селятся на зарастаю-

щих водной растительностью со сплавинами и заломами кустарников берегах рек, озер, прудов, а так же на больших болотах. Гнездятся колониями численностью от нескольких десятков до нескольких тысяч пар. Часто образуют поселения смешанные с другими видами птиц семейства чайковых, так же в колониях озерной чайки устраивают гнезда поганки (*Podiceps*) (фото 2.13, 2.14), лысухи (*Fulica atra* L.) (фото 2.15, 2.16) и утки: хохлатая чернеть (*Aythya fuligula* (L.)), красноголовый нырок (*Aythya ferina* L.), кряква (*Anas platyrhynchos* L.). Колонии весьма постоянны и могут существовать в течение нескольких десятков лет на одном месте. Гнезда, построенные из сухих кусков рога, осоки, хвоща, камыша и других водных растений, представляют собой округлый настил с небольшим углублением в центре. Лоток ничем не выстлан, и яйца лежат на грубом строительном материале. Диаметр гнезда 16–50 см, диаметр лотка 14–20 см, глубина лотка 2–5 см, толщина дна 2–14 см. Гнездо располагается на топкой сплаvine либо на небольшом травянистом островке. Кладка, состоящая из 1–3 (чаще всего 3) яиц появляется в конце апреля – мае. Насиживание длится 22–24 дня. В обогреве яиц и заботе о потомстве принимают участие оба родителя. Во второй половине мая – начале июня вылупляются птенцы (фото 2.4), которые через 10 суток покидают гнезда и перебираются в ближайшие заросли. В возрасте 25–30 дней молодые птицы становятся способными к полету. В начале августа чайки покидают гнездовую колонию и приступают к послегнездовым кочевкам, которые постепенно переходят в осенний отлет.

Озерные чайки питаются в основном насекомыми и другими беспозвоночными, которых добывают на поверхности воды, берегах водоемов, а так же на пашнях. Часто поедают мелкую, преимущественно больную и мертвую рыбу и грызунов. В последние годы эти птицы все больше становятся синантропными, в поисках корма осваивают городские свалки, рыбоперерабатывающие заводы и городские водоемы, где питаются различными пищевыми отбросами, зернами злаков и фруктами.

Армянская чайка (*Larus armenicus* Buturlin). Крупная птица. Размах крыльев 84–90 см (Дементьев и др., 1951). Самцы и самки по окраске не отличаются (фото 2.5). Весной и летом оперение головы и шеи чисто-белое, осенью и зимой с темными



Фото 2.1. Малые чайки (*Larus minutus*).



Фото 2.2. Птенцы малой чайки.



Фото 2.3. Озерная чайка (*Larus ridibundus*).



Фото 2.4. Птенец озерной чайки.



Фото 2.5. Армянские чайки (*Larus armenicus*).



Фото 2.6. Черная крачка (*Chlidonias nigra*).



Фото 2.7. Гнездо черной крачки.



Фото 2.8. Птенец черной крачки.

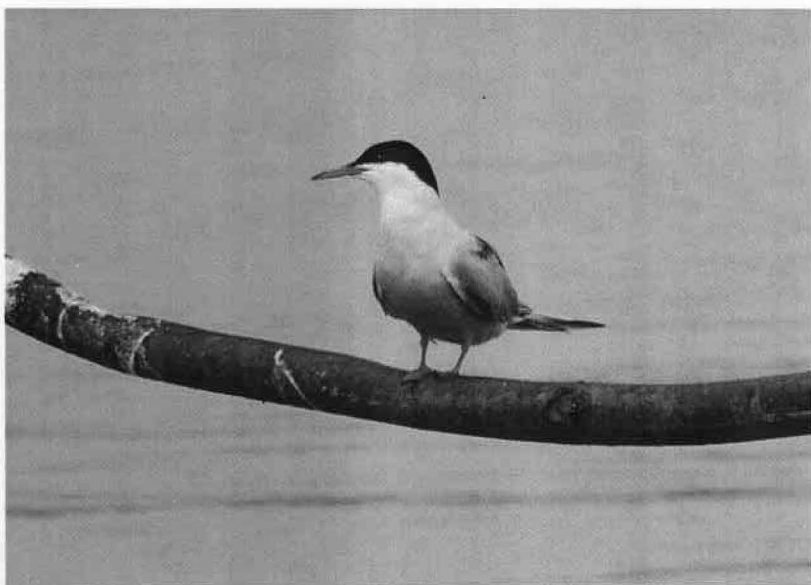


Фото 2.9. Речная крачка (*Sterna hirundo*).



Фото 2.10. Гнездо речной крачки.



Фото 2.11. Серая цапля (*Ardea cinerea*).



Фото 2.12. Подростки птенцы серой цапли.



Фото 2.13. Гнездо большой поганки (*Podiceps cristatus*).



Фото 2.14. Новорожденный птенец большой поганки.



Фото 2.15. Гнездо лысухи (*Fulica atra*).



Фото 2.16. Птенцы лысухи.

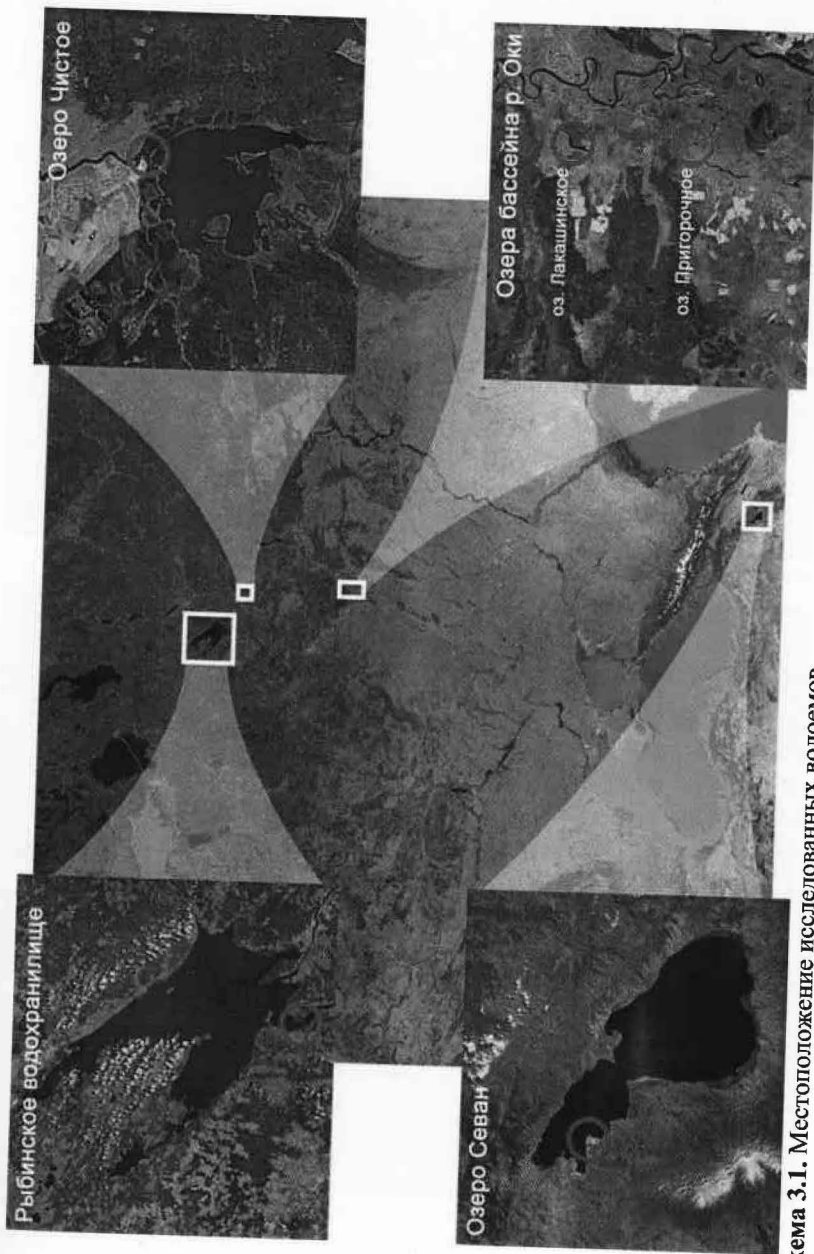


Схема 3.1. Местоположение исследованных водосемов.



Фото 3.2. Колония армянской чайки (*Larus armenicus*) на оз. Севан.

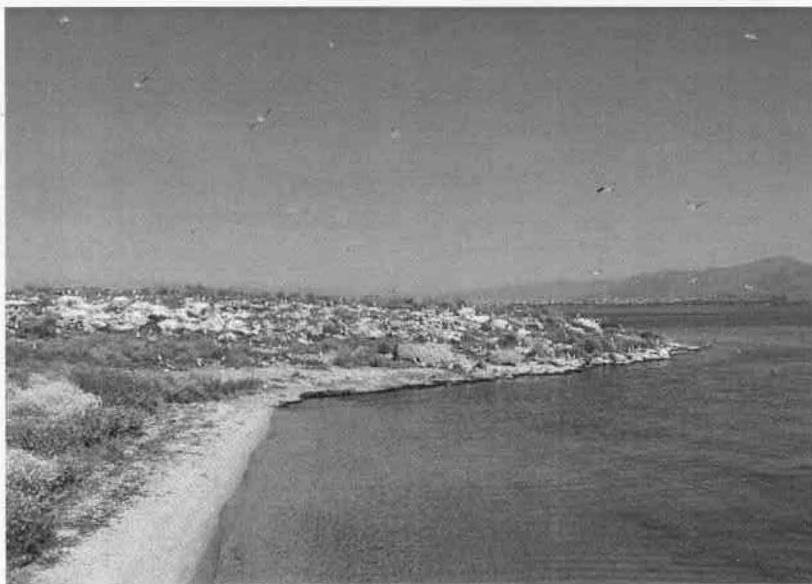


Фото 3.3. Полузащищенное мелководье оз. Севан в районе колонии армянской чайки.

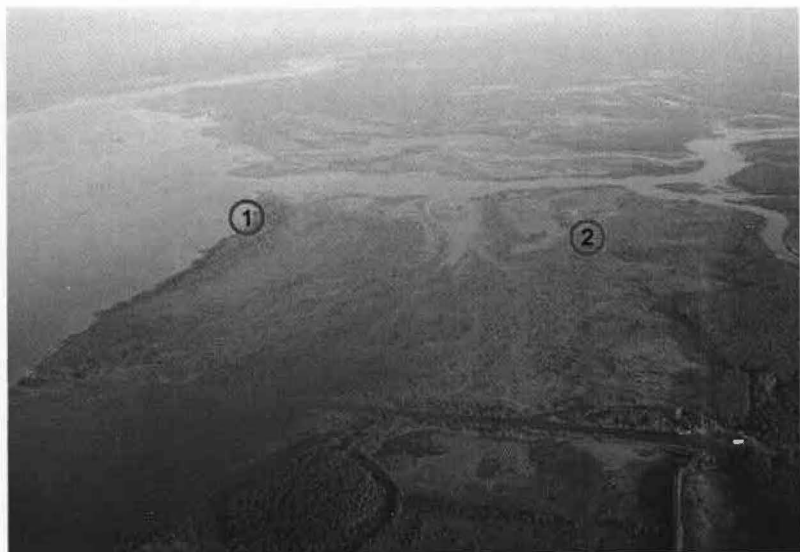


Фото 3.4. Местоположение колонии серой цапли (*Ardea cinerea*) на участке открытого мелководья (1) и колонии птиц сем. чайковых (*Laridae*) на участке защищенного мелководья (2) Рыбинского водохранилища.



Фото 3.5. Открытое мелководье Рыбинского водохранилища в районе колонии серой цапли.



Фото 3.6. Колония серой цапли на о. Радовский.



Фото 3.7. Гнезда серой цапли на о. Радовский.



Фото 3.8. Полузащищенное мелководье Волжского плеса Рыбинского водохранилища, на котором изучалось влияние колонии речной крачки.



Фото 3.9. Гнезда речной крачки (*Sterna hirundo*).



Фото 3.10. Речные крачки на мелководье.



Фото 3.11. Общий вид защищенного мелководья Рыбинского водохранилища в районе колонии озерной чайки (*Larus ridibundus*).



Фото 3.12. Колония озерной чайки на участке защищенного мелководья Рыбинского водохранилища.



Фото 3.13. Гнезда серой цапли на побережье оз. Чистое.



Фото 3.14. Продукты жизнедеятельности птиц на листьях растений под гнездами серой цапли.



Фото 3.15. Рыба под гнездами серой цапли на побережье оз. Чистое.



Фото 3.16. Участок литорали оз. Чистое, испытывающий воздействие продуктов жизнедеятельности птиц (пояс растительности сформирован в месте впадения временного ручья, площадь водосбора которого равна площади колонии птиц).



Фото 3.17. Русло временного ручья (на верхнем снимке) и место расположения колонии серой цапли (хорошо заметно понижение деревьев в русле ручья, впадающего в озеро).



Фото 3.18. Озеро Лакашинское.



Фото 3.19. Озеро Пригородное.



Фото. 3.20. Экспериментальные микрокосмы.



Мелководья оз. Шагара.



Фото. Гнезда цапли в колонии оз. Шагара.



Фото. Серая цапля на побережье оз. Шагара.



Фото. Гнезда цапель на открытом мелководье Рыбинского водохранилища.

пестринами различной интенсивности. Брюшная сторона тела и хвост белые. Спина и верхние кроющие перья крыльев темно-серые. Окончания маховых, а также вершины плечевых перьев белые. На крыльях широкие области черного цвета с мелкими белыми пятнами. Клюв прямой, сжатый с боков, зеленовато-желтый, с черной полостью на самом конце и красным пятном на изгибе подклювья. Радужная оболочка глаз темная. Ноги желтые. У молодых птиц оперение тела светло-серое с буровато-охристыми пестринами и широкой черной поперечной полосой по краю хвоста. Раньше этот вид чаек был классифицирован как подвид серебристой чайки (*Larus argentatus* Pont.), но сейчас выделен в самостоятельный вид (Harris et al., 1996; Snow, Perrins, 1998).

Армянские чайки держатся оседло в бассейне оз. Севан (Армения), где находится их основная колония. Гнездо, построенное из растительных остатков, располагается на отвесных скалах у кромки воды, среди зарослей высшей водной растительности или на заболоченной почве. Гнездовой период очень растянут. Кладки, состоящие из 3 яиц (реже из 2 или 4), появляются в конце апреля, но могут встречаться и в конце мая – начале июня. Птенцы появляются в июне и становятся способными к полету в середине июля.

Питаются армянские чайки в основном рыбой и различными пищевыми отходами (Дементьев и др., 1951; Айрумян и др., 1974).

Черная крачка (*Chlidonias nigra* (L.)). Небольшая птица. Длина тела до 25 см, вес около 60 г. Самцы и самки имеют одинаковую окраску (фото 2.6). В брачном наряде голова, шея и грудь черные, все остальное оперение аспидно-серое. Нижняя сторона крыла и подхвостье белые. Хвост с заметной, но не глубокой вырезкой. Клюв черный. Ноги красно-бурые. Радужная оболочка глаз темно-коричневая. В зимнем оперении лоб, передняя часть темени и горло белые. Перед глазом небольшое черное пятно. Кроющие уха, задняя часть темени и затылок черные. Спина и крылья серые. Нижняя сторона тела белая. Молодые птицы по окраске похожи на взрослых в зимнем наряде, но имеют в оперении бурые оттенки.

Из мест зимовки на территорию размножения черные крачки прилетают во второй половине мая. Селятся на заболоченных, заросших густой водной растительностью водоемах (озерах, речных старицах), расположенных по соседству с обширными сырыми луговыми пространствами. Гнездятся колониями, в среднем от 5 до 20 гнезд, реже встречаются колонии из нескольких сотен пар. Гнезда располагаются на краю зарослей тростника или рогоза, на сплавинах, скоплениях плавающей водной растительности, на кучах растительных остатков, среди топких мест, реже на осоковых кочках. Часто эти птицы селятся вместе с малыми чайками (*Larus minutus*), поганками (*Podiceps*), рядом с колониями озерных чаек (*Larus ridibundus*), реже с белокрылыми крачками (*Chlidonias leucoptera*). Гнездо (фото 2.7) состоит из стеблей и листьев различных водных растений. Диаметр гнезда в среднем 17 см, диаметр лотка в примерно 9.5 см, глубина лотка ~ 2 см. Сроки гнездования очень растянуты. Кладки, состоящие из 3 яиц (реже из 1–2 или 4 яиц), появляются в конце второй декады мая, но могут встречаться и в начале июля. Насиживание продолжается 18–22 дня. Обогревом яиц и заботой о потомстве занимаются оба родителя. Вылупление птенцов (фото 2.8) происходит в первой декаде июля. В возрасте 2–3 дней птенцы покидают гнезда. Молодые птицы становятся способными к полету через 18–21 день после вылупления, затем они еще примерно неделю держатся на территории колонии. Самостоятельно питаться начинают в возрасте 25 дней. Родители продолжают подкармливать молодых и в период послегнездовых кочевок. В конце августа – начале сентября крачки улетают на зимовку.

Основным кормом служат, главным образом, водные и околотовдные насекомые (стрекозы и их личинки, личинки плавунцов, водяные клопы, личинки хирономид), а так же сухопутные насекомые (бабочки, кобылки, кузнечики), которых птицы добывают на лету в воздухе или собирают с поверхности воды. Большое значение в питании могут иметь мальки рыб и головастики.

Белокрылая крачка (*Chlidonias leucoptera* (Temm.)). Небольшая птица. Длина тела 20–23 см, размах крыльев 60–66 см, вес 60–75 г. Половой диморфизм не выражен. У самца и самки в

брачном оперении голова, шея и спина интенсивно черного цвета. Спина и плечи грифельно-серые. Поясница, надхвостье и хвост белые. Крылья светло-серые, с белой полосой на сгибе. Клюв черный с красноватым оттенком. Ноги красные. В зимнем оперении у самца и самки лоб, горло, уздечка, передняя часть шеи, грудь, брюхо, подхвостье и хвост белые. Темя и затылок дымчато-серые. На задней части шеи сероватые пятна на белом фоне. Пятно перед глазом и кроющие перья уха черные. Спина, плечи и крылья серые. Поясница и надхвостье светло-серые. Клюв черный. Ноги темно-красные. Молодые птицы по окраске похожи на молодых черных крачек, но имеют черное оперение спины и белый хвост. Черные пятна по бокам груди отсутствуют. Клюв черный.

На места гнездования белокрылые крачки прилетают в первой половине мая. Селятся на мелководьях и заболоченных берегах пойменных озер и водохранилищ, низинных болотах, заболоченных лугах. Гнездятся преимущественно поблизости от обширных луговых пространств, образуя небольшие колонии (чаще до 20, реже до 50–100 и более пар), иногда селятся обособленными парами. Гнезда размещают чаще всего на осоковых кочках, подмятых стеблях осоковых растений, на кучах растительного мусора, сплавах, плавающих островках мха или камыша. Могут образовывать моновидовые колонии, но нередко селятся и с другими видами птиц, чаще всего с малыми чайками (*Larus minutus*), реже с речными (*Sterna hirundo*) и черными крачками (*Chlidonias nigra*), озерными чайками (*Larus ridibundus*), поганками (*Podiceps*). Гнездо, построенное из отмерших и зеленых стеблей водных растений, имеет диаметр в среднем 15.5 см, диаметр лотка ~ 10 см, глубину лотка 1.8 см. Кладки, состоящие из 2–3 (реже 4 яиц), появляются в начале июня. Насиживание продолжается 18–22 дня. Обогревают яйца и заботятся о птенцах оба родителя. Птенцы вылупляются во второй декаде июня и покидают гнездо в возрасте 2–3 дней, становясь способными к полету через 18–22 дня после вылупления. Летные молодые птицы еще 3–7 суток держатся на территории гнездования, и все это время их продолжают подкармливать родители. Отлет на зимовку происходит в конце августа – начале сентября.

Основу рациона белокрылой крачки составляют водные и околоводные насекомые (стрекозы и их личинки, водяные клопы, взрослые жуки-плавунцы и их личинки), иногда поедают мелкую рыбу. Пищу добывают в воздухе или собирают на поверхности воды.

Белошекая крачка (*Chlidonias hybrida* Pall.). Небольшая птица. Длина тела 24–28 см, размах крыльев до 63 см, вес 83–86 г. Самец и самка не отличаются по окраске. В брачном наряде лоб, верхняя часть уздечки, темя, затылок и задняя часть шеи черные. Подбородок и щеки белые. Граница черного и белого оперения проходит через глаз. Светло-серое оперение горла постепенно переходит в темно-серую окраску груди и темно-серый цвет брюха и боков. Надхвостье и нижняя сторона крыльев белые. Спина серая. Плечи, крылья и поясница светло-серые. Клюв и лапы темно-красные. Радужина глаза темно-коричневая, или красновато-бурая. В зимнем оперении лоб, уздечка, щеки, подбородок и горло белые. Затылок черный с белыми пестринами. Пятно перед глазом и ушные перья черные. Окраска спинной стороны бледнее, чем в брачном оперении. Брюхо белое. Клюв черный. Ноги красновато-бурые. Молодые птицы по окраске похожи на взрослых в зимнем наряде.

Ареал белошейной крачки в Европе сильно расчленен и не заходит севернее 50° с.ш. На места гнездования прилетают в конце апреля – начале мая. Селятся среди прибрежных зарослей или на затянутах растительностью участках озер, рек и болот. Гнездятся как моновидовыми колониями, так и совместно речными (*Sterna hirundo*), черными (*Chlidonias nigra*), белокрылыми крачками (*Ch. leucoptera*), озерными чайками (*Larus ridibundus*), поганками (*Podiceps*). Величина колоний варьирует от нескольких пар до нескольких сотен пар (чаще всего от 10 до 30 гнезд). Гнезда, построенные из кусочков стеблей и листьев водной и околоводной растительности, обычно размещаются на плавающих листьях кувшинок, нимфейника, рдестов, на сплавинах среди подводной растительности. Диаметр гнезда в среднем 43 см, диаметр лотка ~ 12 см, глубина лотка ~ 2 см, общая высота гнезда ~ 15 см, высота над водой ~ 3 см. Кладки, содержащие от 1 до 5 (чаще всего 3 яйца), появляются в конце мая. Период гнездования очень растянут, и свежие яйца могут встречаться в

начале июля. Длительность насиживания 18–20 дней. Обогревают яйца и кормят птенцов оба родителя. В возрасте 23–25 дней птенцы становятся способными к полету. Послегнездовые кочевки начинаются в августе, затем они постепенно переходят в не всегда выраженный осенний пролет.

В рационе белошеких крачек встречаются различные корма. Питаются преимущественно насекомыми (жужелицами, кобылками, сверчками), ракообразными, мелкой рыбой и земноводными. Свою добычу эти птицы чаще всего ловят над сушей, схватывая ее на лету. Нередко пикируют в воду с высоты 2.5 м.

Речная крачка (*Sterna hirundo* (L.)). Птица средних размеров. Длина тела 31–35 см, размах крыльев составляет от 70 до 80 см, все 95–146 г. Самка и самец по окраске не отличаются (фото 2.9). В брачном наряде лоб, темя и зашеек черные. Оперение спины и крыльев светло-серое. Брюшная сторона тела белая со светло-сизым оттенком. Хвост вильчатый, с глубокой вырезкой. Клюв красный с черным кончиком. Ноги красные. Осенью и зимой лоб и темя белые. Ноги черно-красные. Клюв более темный, чем весной и летом. Молодые птицы по окраске похожи на взрослых в зимнем оперении, но хвост у них более короткий, на спине бурые пестрины, голова бурая, клюв бурый с желтоватым основанием, ноги оранжевые.

Речные крачки возвращаются из мест зимовки в середине мая. Селятся на заболоченных берегах рек, озер и болот, где растительность слабо развита и есть небольшие плесы открытой воды. Гнездятся колониями, состоящими из нескольких пар до нескольких тысяч гнезд. Численность колоний колеблется по годам, особенно в нестабильных местообитаниях. Нередко гнездятся обособленными парами. Гнездо (фото 2.10) представляет собой небольшую ямку на сплавинах, или в топком болотистом грунте, со скудной подстилкой из небрежно уложенных кусочков сухих растений и перьев, или без подстилки. Диаметр лотка до 30 см. Кладки, состоящие из 2–3 (редко 1 или 4–5 яиц), появляются в первой половине июня. Насиживание продолжается 18–24 дня. Обогревают яйца и выкармливают птенцов оба родителя. Птенцы появляются примерно в первых числах июля, покидают гнездо через 2–3 дня, но особенно подвижными становятся через неделю, и тогда родители, прилетая с кормом, сами

находят своих птенцов. Молодые птицы становятся летными в возрасте 3–4 недель. Отлет на зимовку происходит в августе и в первой половине сентября.

Основным кормом речным крачкам во все сезоны года служит мелкая рыба, реже водные беспозвоночные, изредка земноводные и ящерицы. Пищу добывают на открытых плесах водоемов. За рыбой птицы ныряют с разлета, зависнув перед этим в воздухе, нередко подхватывают добычу с поверхности воды или в воздухе.

Среди колониальных околотовдных птиц были изучены гнездовые поселения серой цапли (*Ardea cinerea* (L.)). Серая цапля это довольно крупная птица размером 90–100 см, размахом крыльев 175–195 см и весом взрослых 1.5–2 кг. Самцы и самки не отличаются по окраске (фото 2.11). Оперение спины и крыльев сизо-серое. Брюхо, грудь, шея, лоб и середина темени белые. Полоса над глазом, длинный хохол, концы крыльев, удлинённые пятна на зобу, груди и боках шеи черные. Перья зоба удлинены. Неоперенное кольцо вокруг глаза зеленовато-желтое. Клюв желтовато-бурый, длинный, несколько сжатый с боков, конический. Ноги зеленовато-серые. Для летящей птицы характерен S-образный изгиб длинной тонкой шеи, которая в полете сложена и кажется короткой и толстой.

Молодые птицы отличаются от взрослых более темной общей окраской оперения, отсутствием хохолка, зеленоватыми ногами и клювом (Арлотт, Храбрый, 2009; Птицы Европейской части России, 2001, 2009; Гладков, 1970; Бёме, 1968; Флинт и др., 1983).

На места гнездования цапли прилетают во второй половине марта, до освобождения акватории водоемов ото льда и до начала бурного таяния снега. Гнездятся большими колониями, существующими много лет. Гнезда, представляющие собой постройку до 80 см в диаметре и около 60 см в высоту, состоят из тонких сухих древесных прутьев и веток и располагаются в кронах деревьев (чаще всего соснах) на высоте 15–25 м и более от земли. Такая постройка может использоваться в течение нескольких лет и ежегодно подновляться. Откладывание яиц происходит в мае. Кладка состоит из 4–6 яиц, которые откладывает самка с промежутком в двое суток. Инкубация продолжается 26–27

суток. В насиживание яиц и заботе о потомстве принимают участие оба родителя. Вылупившиеся птенцы совершенно беспомощны, но уже к 16-му дню жизни они могут подниматься на ноги. Нередко, оперившиеся, но еще не умеющие летать птенцы (фото 2.12), вылезают из гнезда на ветви дерева, иной раз они сваливаются на землю и обычно становятся жертвами хищников. По данным Н.Н. Скоковой (1954) в Дарвиновском заповеднике, гибель птенцов в колониях составляет 51–63%. Молодые цапли становятся способными к полету через 55 дней после вылупления. Массовый вылет происходит в середине июля, после этого выводки некоторое время держаться семьями, совершая широкие кочевки в поисках наиболее кормных водоемов. Отлет на зимовку происходит в сентябре.

Рацион серых цапель состоит в основном из рыбы и бесхвостых амфибий. Иногда эти птицы могут употреблять в пищу небольших грызунов, насекомых, ракообразных и рептилий (Птицы Европейской части России, 2001; Гладков, 1970).

Колониальные поселения серых цапель представляют собой значимый компонент лесных биоценозов Европейской России: их современная численность составляет здесь 30–60 тыс. пар (около 30% общеевропейского населения вида) и считается в целом стабильной (Недосекин, 2003).

Глава 3

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Прежде чем приступить к непосредственному описанию материалов и методов, необходимо сказать несколько слов о зоопланктоне прибрежной зоны водоемов. По справедливому мнению А.А. Котова (ИПЭЭ РАН) (устное сообщение), в пелагических и, тем более, в прибрежных пробах встречается множество беспозвоночных, которых можно разделить на три группы: 1) истинный пелагический планктон, 2) истинный прибрежный планктон, 3) случайные и, определенно, непланктонные виды, вынесенные пассивно или вышедшие активно в толщу воды. В наших исследованиях мы изучали беспозвоночных трех таксономических групп (*Rotifera*, *Copepoda* и *Cladocera*), обитающих на мелководье и испытывающих влияние продуктов жизнедеятельности птиц.

Известно, что органические и биогенные вещества, поступающие в воду с экскрементами птиц, быстро включаются в круговорот не только в толще воды, но и на дне (Gwiazda, 1996; Pettigrew et al., 1998; Unckless, Makarewicz, 2007). В результате они оказывают влияние на весь комплекс беспозвоночных, в том числе и на бентосных и фитофильных, которые на малых (0.4–0.8 м) глубинах могут легко попадать в богатую питательными элементами толщу воды. Соответственно, изменения структурных показателей всего комплекса этих организмов по сравнению с контролем, на наш взгляд, отражают влияние птиц на побережье водоемов, где обитатели толщи воды, придонных слоев и грунтов максимально связаны.

Но остается открытым вопрос: можем ли мы этот комплекс организмов именовать зоопланктоном? Понимая, что в пробах присутствуют не только истинно планктонные виды коловраток, веслоногих и ветвистоусых ракообразных, мы все же называем обнаруженные организмы зоопланктоном. И не только потому, что все они отловлены в толще воды, или виды придонного или фитофильного комплекса не входили в число доминирующих, но и в связи с отсутствием другого общеупотребимого и признанного наименования. И это ставит задачу поиска и введения

термина, отражающего весь комплекс представителей Rotifera, Copepoda и Cladocera в литоральной зоне водоемов.

Исследования проводили в 2006–2011 гг. в литоральной зоне различающихся по трофическому статусу водоемов, испытывающих воздействие колониальных поселений гидрофильных птиц семейств чайковых (Laridae) и цаплевых (Ardeidae). За этот период времени были изучены открытое и полузащищенное мелководья олиго-мезотрофного оз. Севан (Армения); открытое, полузащищенное и защищенное мелководья мезотрофно-эвтрофного Рыбинского водохранилища (Ярославская обл., Некоузский р-н); литоральная зона гипертрофного оз. Чистое (Ярославская обл., Некрасовский р-н); литоральная зона высоко-котрофных малых озер Лакашинское, Тынус, Пригорочное и Пырнтово в бассейне р. Оки (Рязанская обл., Спасский р-н) (фото 3.1).

Озеро Севан — крупнейший водоем Кавказа, расположено на высоте 1916 м над уровнем моря в горнолесном районе с умеренно-холодным климатом. Бассейн озера — огромная тектоническая впадина. Водоем состоит из двух частей — Большого и Малого Севана, различающихся по времени образования и происхождению. Озеро питают 28 рек, р. Раздан — единственный вытекающий из него водоток. Севан самое крупное высокогорное пресноводное озеро на территории стран СНГ. Озеро включено в список Конвенции о водно-болотных угодьях, имеющих международное значение. Севан играет важную роль в регулировании режима поверхностных и подземных вод, смягчает климат региона и является перспективным источником питьевого водоснабжения. Ресурсами озера пользовалось и продолжает пользоваться местное население. Севан — уникальный природный комплекс и важнейший водный объект, один из национальных символов Армении, играет большую роль в народном хозяйстве республики. На базе использования водных ресурсов озера большое развитие в стране получили орошаемое земледелие и гидроэнергетика.

За многолетнюю историю изучения экологического состояния озера проведено исследование влияния разных факторов, формирующих химический и биологический режим водоема. Среди них основное внимание было уделено воздействию коле-

баний уровня воды и поступлению избыточного количества органических веществ в результате хозяйственной деятельности человека. В качестве индикатора состояния озера успешно использовали качественные и количественные показатели зоопланктона, чутко реагирующего на изменения природных и антропогенных факторов (Мешкова, 1975; Никогосян, 1979; Симонян, 1991).

Озеро Севан всегда было привлекательно для жизни птиц, использующих его ресурсы при пролете и гнездовании (Даль, 1954). Водоем служит важным центром существования популяции армянской чайки (*Larus armenicus* Buturlin) (фото 3.2). Армянская чайка обнаружена на Кавказе, Ближнем и Среднем Востоке, гнездится возле горных озер в Армении, Грузии, Турции и западной части Ирана.

Материал собирали с конца апреля по август и в октябре 2009 г. в литоральной зоне оз. Севан на двух фоновых участках (открытое мелководье — 40°31.240' с.ш., 45°01.726' в.д.; полузащищенное мелководье — 40°31.015' с.ш., 45°02.039' в.д.) и двух участках, прилегающих к месту гнездования колонии армянской чайки (открытое мелководье — 40°31.106' с.ш., 45°02.150' в.д.; полузащищенное мелководье — 40°30.058' с.ш., 45°02.008' в.д.) (фото 3.3, рис. 3.1).

Рыбинское водохранилище — мелководный слабопроточный водоем озерного типа со средней глубиной ~ 5.5 м. Создание водохранилища началось в 1941 г., заполнение до проектного уровня закончено в 1947 г.

Основные биотопы, на которых селятся птицы — мелководные зоны, поэтому остановимся на их краткой характеристике. При создании водохранилищ на равнинных реках неизбежно возникают мелководья, на которых происходят сложные по своему характеру и взаимообусловленные процессы, во многом определяющие химический и биологический режимы водоема. Площадь мелководий до глубины 2 м при НПУ составляет 960 км², или 21% от общей площади зеркала водоема (Рыбинское водохранилище, 1972). Степень зарастания водоема существенно варьирует по годам: в 1956 г. она равнялась 2% (Белавская, Кутова, 1966), в 1987–1989 гг. — 3.2% (Ляшенко, 1995), в мало-

водном 2003 г. понизилась до 1.2% (Папченков, Ремизов, 2005), в многоводном 2009 г. возросла до 4.1% (Папченков, 2011).

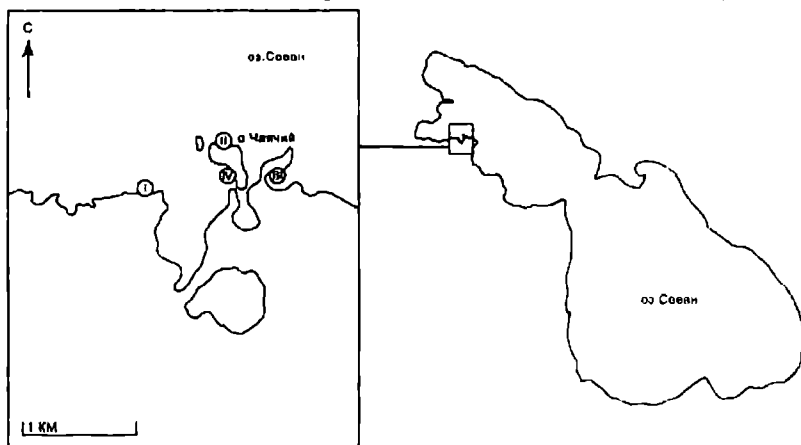


Рис. 3.1. Схема станций отбора проб на оз. Севан. Здесь и далее в разделе 4.1: I — фондовый участок на открытом мелководье, II — участок в зоне влияния птиц на открытом мелководье, III — фондовый участок на полузащищенном мелководье, IV — участок в зоне влияния птиц на полузащищенном мелководье.

Природные условия защищенных мелководий (по заливам, заостровные) формируются на базе вод водохранилища или его притоков при влиянии ландшафта на водосборе, а открытых (акватории над затопленными террасами, береговыми склонами, за валами, барами, пересыпами) — под воздействием процессов, происходящих на открытом водохранилище при слабом влиянии окружающего ландшафта. В неглубоких заливах и за небольшими островами есть слаборазмываемые участки, которые можно считать «полузащищенными» (Гидробиологический режим ..., 1976).

Прибрежные мелководья принято рассматривать как своеобразный литоральный природный комплекс, который играет роль барьера между сушей и водой. Литоральная зона, занимая пограничное положение между наземными и водными биоценозами, лежит на пути поступления с берегов органических веществ. Вода, проходящая через заросли, очищается механически

от сестона, промышленных, сельскохозяйственных и бытовых загрязнений.

Факторы среды, которые определяют специфику прибрежных и сообществ гидробионтов мелководий водохранилищ: гидрологический режим водоема, изрезанность его береговой линии, защищенность от волнения, степень и характер зарастания, а также влияние прилегающих территорий. Исследования, проведенные во второй половине XX-го столетия, показали, что наиболее богатые и специфичные сообщества зоопланктона формируются в защищенных зарастающих мелководьях (Столбунова, 1993, 1996, 2003 а, б, 2005).

Исследования на участках *открытого мелководья* проводили с мая по сентябрь 2008–2010 гг. в Волжском плесе Рыбинского водохранилища (фото 3.4, 3.5). Зоопланктон находился под влиянием продуктов жизнедеятельности колонии серой цапли (*Ardea cinerea* L.) (фото 3.6). Колония располагалась на о. Радовский (58°03' с.ш., 38°17' в.д.), занимала площадь 300 × 150 м, насчитывала в среднем 100 гнезд (~ 200 взрослых птиц) (рис. 3.2).

Гнезда размещались в кронах берез, осин и сосен (фото 3.7) на высоте 10–15 м, в среднем по 2–3 гнезда на одном дереве, максимум — до 5 гнезд. Первый ряд деревьев, заселенных птицами, находился в 60 м от уреза воды. Продукты жизнедеятельности поступали в воду с дождевым стоком по склону заболоченного пологого берега. Птицы прилетали в район гнездования в конце марта – начале апреля, в течение недели ремонтировали старые гнезда и строили новые. Откладывание яиц происходило во второй половине апреля. Первые птенцы появлялись в середине мая, массовое вылупление происходило 20–30 мая. Поскольку продолжительность кладки у цапель очень растянута, в колонии присутствовали разновозрастные птенцы. Наиболее активное кормление приходилось на июнь – первую половину июля. В этот период на растительности и почве под гнездами колонии скапливалось наибольшее количество экскрементов (от 15 до 47 г/м² в сутки). Для определения величины поступающих на почву экскрементов околородных птиц в трех разных участках колонии расстилалась предварительно взвешенная полиэтиленовая пленка площадью 1 м². Через сутки пленку взвешивали.

Средняя разница между начальными и конечными массами принималась за массу продуктов жизнедеятельности птиц, поступивших на 1 м^2 . Массовый вылет птенцов наблюдался 15–30 июля, после чего колония резко пустела.

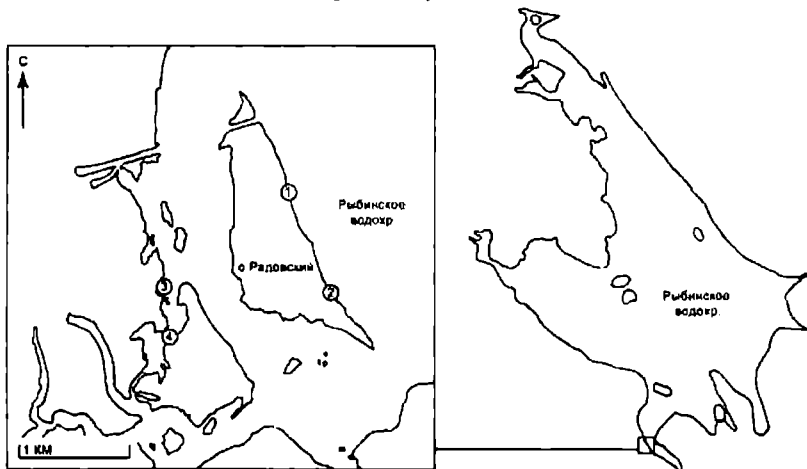


Рис. 3.2. Схема расположения станций на участке Волжского плеса Рыбинского водохранилища. 1 — фондовый участок открытого мелководья (при описании результатов в разделе 4.2.1. участок I); 2 — участок открытого мелководья, находящийся под влиянием колонии серой цапли (при описании результатов в разделе 4.2.1. участок II); 3 — фондовый участок защищенного мелководья (при описании результатов в разделе 4.2.3. участок I); 4 — участок защищенного мелководья, находящийся под влиянием колонии озерной чайки (при описании результатов в разделе 4.2.3. участок II).

Исследования на *полузащищенном мелководье* проводили также в прибрежье Волжского плеса Рыбинского водохранилища ($58^{\circ}06'$ с.ш., $38^{\circ}14'$ в.д.) (рис. 3.3, фото 3.8), защищенном лишь полосой рогаза в 250 м от берега. Речные крачки (*Sterna hirundo* L.) гнездились в 100–150 м от берега (фото 3.9, 3.10).

Гнезда размещались в кронах берез, осин и сосен (фото 3.7) на высоте 10–15 м, в среднем по 2–3 гнезда на одном дереве, максимум — до 5 гнезд. Первый ряд деревьев, заселенных птицами, находился в 60 м от уреза воды. Продукты жизнедеятельности поступали в воду с дождевым стоком по склону заболо-

ченного пологого берега. Птицы прилетали в район гнездования в конце марта – начале апреля, в течение недели ремонтировали старые гнезда и строили новые. Откладывание яиц происходило во второй половине апреля. Первые птенцы появлялись в середине мая, массовое вылупление происходило 20–30 мая. Поскольку продолжительность кладки у цапель очень растянута, в колонии присутствовали разновозрастные птенцы. Наиболее активное кормление приходилось на июнь – первую половину июля. В этот период на растительности и почве под гнездами колонии скапливалось наибольшее количество экскрементов (от 15 до 47 г/м² в сутки). Для определения величины поступающих на почву экскрементов околородных птиц в трех разных участках колонии расстилалась предварительно взвешенная полиэтиленовая пленка площадью 1 м². Через сутки пленку взвешивали. Средняя разница между начальными и конечными массами принималась за массу продуктов жизнедеятельности птиц, поступивших на 1 м². Массовый вылет птенцов наблюдался 15–30 июля, после чего колония резко пустела.

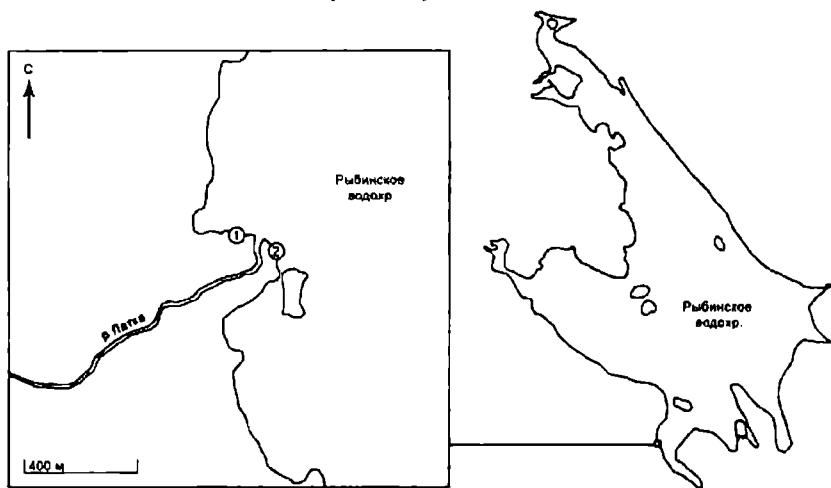


Рис. 3.3. Фоновый (1) и находящийся в районе колонии речной крачки (2) участки на полузащищенном мелководье Волжского плеса Рыбинского водохранилища.

На фоновом и заселенном птицами участках были выбраны следующие станции: 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. Площадь колонии птиц составляла $\sim 300 \times 70$ м, ядро колонии — 100×60 м. В поселении насчитывалось ~ 200 птиц, количество жилых гнезд составляло ~ 70 .

Заселение гнездового участка птицами началось во второй половине мая, откладка яиц и насиживание — с первой декады июня. Максимальная нагрузка на биотоп приходилась на период кормления птенцов — в июле. К концу июля почти все птенцы подросли и покинули территорию колонии, лишь единично встречались гнезда с повторной кладкой (1–2 яйца). Снижение уровня воды началось с 5 июля, а к полному вылету птенцов (начало августа) глубины понизились на 0.8 м (с 1.1 до 0.3 м).

Исследования на участках *защищенного зарастающего мелководья* проводили в Волжском плесе ($58^{\circ}02'$ с.ш., $38^{\circ}15'$ в.д.) Рыбинского водохранилища (рис. 3.2, фото 3.11). Пробы собирали на фоновом (контрольном) и заселенном колонией озерной чайки (*Larus ridibundus* L.) участках. Чайки гнездились в зарослях макрофитов в удалении от берега на 40–120 м в затопленной водами водохранилища протоке (фото 3.12). Глубина под гнездами составляла от 0.4 до 0.8 м. Колония занимала участок $\sim 80 \times 250$ м и насчитывала ~ 300 птиц, количество жилых гнезд ~ 150 . В каждом гнезде находилось по 2–4 яйца. В непосредственной близости от гнезд озерной чайки в небольшом количестве гнездились черная и речная крачка, а также чирки и 3–5 пар кракв.

Среди макрофитов, покрывающих на фоновом участке $\sim 60\%$ площади, доминировали сосредоточенный у берегов тростник южный (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.) (40% площади зарослей) и выходящий к середине протоки камыш озерный (*Scirpus lacustris* L.) ($\sim 40\%$). Около 10% площади зарослей приходилось на долю горца земноводного (*Persicaria amphibia* (L.) S.F. Gray), $\sim 8\%$ площади в сумме занимали рдесты (*Potamogeton lucens* L., *P. heterophyllus* Schreb., *P. gramineus* L.,

P. × zizii Mert. et Koch (*P. heterophyllus* × *lucens*), *P. perfoliatus* L., *P. pectinatus* L.) и по ~ 1% — стрелолист обыкновенный (*Sagittaria sagittifolia* L.) и омежник водный (*Oenanthe aquatica* (L.) Poir.). Здесь же в небольшом количестве встречались ежеголовник прямой (*Sparganium erectum* L.), сусак зонтичный (*Butomus umbellatus* L.) и ряд других водных и заходящих в воду околоводных растений.

Заселенная птицами протока зарастала ~ на 90%. Верхняя ее половина была занята зарослями водных растений почти на 100%, первая половина нижней — на 85–90%, вторая половина — на 70–80%. В верхней половине протоки господствовал манник большой (*Glyceria maxima* (C. Hartm.) Holmb.). Это растение образовывало как обширные чистые или почти чистые сообщества, так и сложно устроенные ценозы с содоминированием осоки острой (*Carex acuta* L.), хвоща приречного (*Equisetum fluviatile* L.), жерушника земноводного, омежника водного, горца земноводного, лютика длинностного (*Ranunculus lingua* L.) и других растений. Среди манниковых полей были разбросаны редкие куртины камыша озерного, ежеголовника прямого, сусака, рогоза широколистного (*Typha latifolia* L.), ириса водяного (*Iris pseudacorus* L.). Местами у берегов сосредоточены мелкие и крупные пятна тростника южного. Узкая, наиболее глубокая центральная часть верхнего участка, переходящая в самом верховье в едва заметную протоку, была занята мозаикой сообществ кувшинки северной (*Nymphaea* × *borealis* E. Camus (*N. alba* × *candida*)), кувшинки чисто-белой (*N. candida* C. Presl), стрелолиста, сусака, омежника, камыша озерного, сочетающихся с погруженными в воду рдестом сплюснутым (*Potamogeton compressus* L.), рдестом волосовидным (*P. trichoides* Cham. et Schlecht.), рдестом Берхтольда (*P. berchtoldii* Fieb.), пузырчаткой обыкновенной (*Utricularia vulgaris* L.), ряской трехдольной (*Lemna trisulca* L.) и плавающими на поверхности воды ряской маленькой (*L. minor* L.), многокоренником (*Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleid.) и водокрасом обыкновенным (*Hydrocharis morsus-ranae* L.). В нижней части протоки стрелолист образовывал густые и обширные заросли, сочетающиеся с камышом озерным, сусакон зонтичным, различными рдестами и кувшинкой.

Температура воды на участках мелководья не различалась. Содержание растворенного в воде кислорода в условиях влияния колониального поселения птиц было ниже в среднем на 0.7 мг/л, но никогда не составляло величин < 4.0 мг/л. Значения БПК₅ на фоновом мелководье всегда были ниже, чем на заселенном чайками (в среднем в 3 раза), и варьировали от 1.96 до 2.89 мг O₂/л, в то время как в пределах колонии — от 2.6 до 4.1 мг O₂/л. Заметных различий в содержании NO₂ (в среднем 0.0012 мг N/л), NO₃ (в среднем 0.44 мг N/л), NH₄ (в среднем 0.11 мг N/л), Р_{мин.} (в среднем 0.023 мг P/л), Р_{общ.} (в среднем 0.046 мг P/л) на исследованных биотопах не отмечено, причем в отдельные даты количество биогенных элементов на мелководье в районе колонии было незначительно меньше, чем на фоновом.

Исследования в условиях гипертрофного водоема проводили на акватории малого озера **Чистое** (Ярославская обл., Некрасовский р-н), расположенного в бассейне Горьковского водохранилища. Площадь озера составляет 4.5 км², средняя глубина — 1.0 м, максимальная глубина — 1.8 м. Первый ряд гнезд колонии серой цапли (*Ardea cinerea* L.) находился в кронах сосен на высоте 15–20 м (фото 3.13) на расстоянии ~ 30 м от уреза воды. В колонии в среднем насчитывалось ~ 50 жилых гнезд, численность взрослых птиц составляла ~ 100 особей. В июне и июле цапли активно выкармливали птенцов, и в этот период под гнездами скапливалось наибольшее количество экскрементов (фото 3.14) и других продуктов жизнедеятельности (в том числе и рыба, добываемая цаплями в водоеме) (фото 3.15). В августе взрослые и молодые птицы большую часть дневного времени проводили вне территории колонии, возвращаясь туда лишь на ночевку.

Сборы первичных материалов проводили на фоновом мелководье (57°42.295' с.ш., 40°33.376' в.д.) и на участке литорали в зоне влияния птиц (57°43.330' с.ш., 40°33.722' в.д.) (рис. 3.4, фото 3.16), на который приходился основной приток продуктов жизнедеятельности птиц. В июне масса экскрементов, накапливающаяся под гнездами в течение суток составляла в среднем 9.4 (7–11), в июле — 8.7 (2–10), в августе — 6.4 (6–7) г/м². В воду озера продукты жизнедеятельности поступали по руслу ручья

(фото 3.17), формирующегося во время дождей и имеющего площадь водосбора, практически совпадающую с границами колонии. В каждую дату наблюдений на обоих мелководьях собирали по 6–12 проб зоопланктона.



Рис. 3.4. Схема станций отбора проб зоопланктона на оз. Чистое: фоновая (1), в зоне влияния птиц (2).

Вода исследованной акватории характеризовалась низкой прозрачностью, незначительная разница между участками наблюдалась лишь в июле (табл. 3.1). По температуре каких-либо значимых различий между мелководьями не обнаружено. Содержание растворенного кислорода в районе поступления продуктов жизнедеятельности птиц было ниже на 0.5–3.4 мг/л, однако не достигало величин, способных оказывать существенного влияния на развитие гидробионтов. В зоне влияния колонии цапель отмечено небольшое (на 7–11 мкСм/см) увеличение электропроводности воды.

Таблица 3.1. Прозрачность, содержание кислорода (O_2), температура (T) и электропроводность (q) воды на фоновом (I) и испытывающем влияние продуктов жизнедеятельности колонии птиц (II) мелководьях

Показатель	Июнь		Июль		Август	
	I	II	I	II	I	II
Прозрачность, м	0.20	0.20	0.30	0.25	0.25	0.25
T , °C	22.5	22.4	27.7	27.8	24.5	24.7
O_2 , мг/л	9.8	9.3	11.5	8.1	11.5	9.3
q , мкСм/см	240	251	235	264	238	245

Видовой состав, количество птиц и зоопланктон двух малых высокотрофных озер бассейна р. Оки — оз. **Лакашинское** и оз. **Пригорочное** (Рязанская обл., Спасский р-н) изучали в мае – сентябре 2009 г. (рис. 3.5).

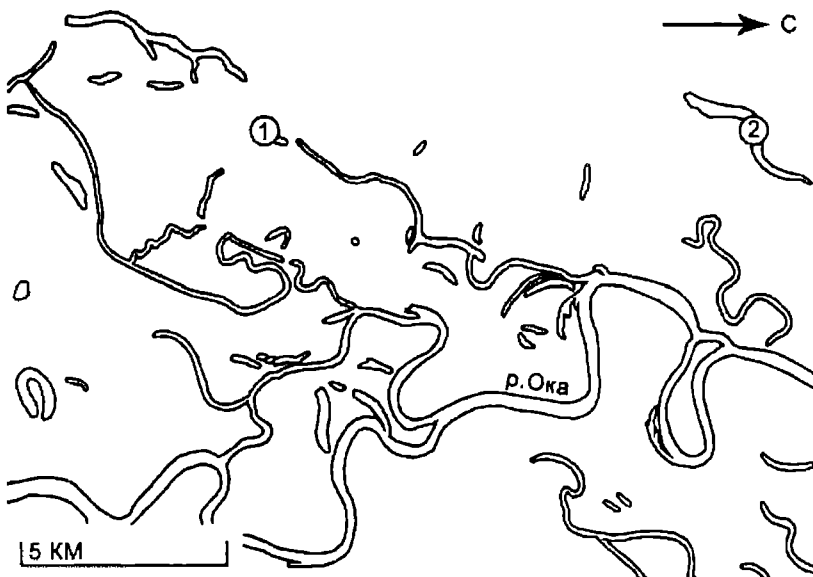


Рис. 3.5. Исследованные на территории бассейна р. Оки водоемы. 1 — оз. Пригорочное, 2 — оз. Лакашинское.

Площадь оз. Лакашинское ($54^{\circ}39'$ с.ш., $40^{\circ}53'$ в.д.) составляет 1.0 км^2 , емкость — 0.25, степень зарастания макрофитами — 15%, оз. Пригорочное ($54^{\circ}35'$ с.ш., $40^{\circ}53'$ в.д.) — 0.038 км^2 , 0.6 и 80% соответственно.

На оз. Лакашинское (фото 3.18) образовали смешанную колонию три вида птиц сем. чайковых (Laridae): черная крачка (*Chlidonias niger* L.), белокрылая крачка (*Ch. leucopterus* Temm.), речная (крачка *Sterna hirundo* L.), общая численность которых в начале периода гнездования на площади 1 га составляла ~ 80 особей, а по мере подрастания птенцов доходила ~ до 145 особей. Наиболее многочисленной была черная крачка. На оз. Пригорочное (фото 3.19) обнаружена смешанная колония четырех видов птиц (*Chlidonias leucopterus*, *Ch. hybrida* Pallas, *Ch. niger*, *Sterna hirundo*) численностью в начальный период гнездования ~ 160 особей, а по мере подрастания птенцов ~ 360 особей. Основу колонии составляла белокрылая крачка.

Практически на всех исследуемых водоемах отбор проб проводили 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). Материал собирали на глубине 0.4–0.8 м в районах гнездования гидрофильных птиц, а также на аналогичных по морфометрическим и гидрологическим характеристикам фоновых станциях. Сборы проводили в центре поселений птиц, в случае расположения гнезд на суше — в литоральной зоне водоема в 1–15 м от береговой линии. Станция отбора проб представляла собой участок ~ 10–15 м², в разных точках которого мерным сосудом объемом 5л или планктобатором проводили сбор субпроб, в результате чего для одной пробы через газ с размером ячеек 64 мкм процеживали 25–50 л воды. Как правило, на каждой станции собирали по 5–12 проб, в ряде случаев — по одной. Пробы фиксировали 4%-ным формалином. Камеральную обработку проводили по стандартной методике (Методика изучения ..., 1975). Для идентификации беспозвоночных использовали определители (Боруцкий и др., 1991; Кутикова, 1970; Монченко, 1974; Определитель зоопланктона и зообентоса ..., 2010; Определитель пресноводных беспозвоночных ..., 1994, 1995; Рылов, 1948).

Зоопланктон оценивали по видовому богатству, удельному (среднее в одной пробе) числу видов (S), численности (N), биомассе (B), доле (%) таксономических групп в общей численности и биомассе. Для оценки изменения состава видов и трофического статуса водоемов по зоопланктону использовали фауни-

стический коэффициент трофности (E) (Мязметс, 1980). Видовое разнообразие сообществ определяли по информационному индексу Шеннона-Уивера, который рассчитывали по биомассе (H_B , бит/г) и численности (H_N , бит/экз.) (Песенко, 1982). В отдельных случаях анализировали соотношение численности Cladocera и Copepoda ($N_{\text{Clad}}/N_{\text{Copep.}}$) (Андроникова, 1996), биомассы Cyclopoida и Calanoida ($B_{\text{Cycl.}}/B_{\text{Cal.}}$) (Андроникова, 1996). Размерно-массовые показатели сообществ и отдельных таксономических групп зоопланктеров выявляли по средней индивидуальной массе особей ($w_{\text{ср}} = B_{\text{общ.}}/N_{\text{общ.}}$) (Крючкова, 1987; Андроникова, 1996). Доминантные виды выделяли по относительной численности и биомассе, принимая за нижнюю границу доминирования обилие $\geq 10\%$ от суммарного количества. Для полузащищенного и защищенного участков Рыбинского водохранилища физиологическим методом (Определение продукции ..., 2000) оценивали продукционные характеристики зоопланктона. Разделение животных на трофические группы проводили согласно классификации экологических групп (Чуйков, 1981) и, по рекомендации И.Н. Андрониковой (1996), при расчете учитывали хищников 2-го порядка (*Leptodora*, *Polyphemus*, крупные циклопы), которые поедают представителей не только 2-го трофического уровня (мирный зоопланктон), но и 3-го — более мелких циклопов и собственную молодь (каннибализм).

При анализе данных использовали методы статистики. Проверку нормальности проводили по критерию Колмогорова–Смирнова, используя программу Exel (модуль AtteStat 12.5). Среднюю величину, ее ошибку и проверку достоверности различий (по критерию Стьюдента и F-критерию Фишера ($p < 0.05$)), а также расчет коэффициентов корреляции Пирсона (при $p < 0.05$) проводили с использованием программ STATISTICA 6.0 и Exel (модуль AtteStat 12.5). В тексте представлены только достоверные величины коэффициентов корреляции. Для линейного и нелинейного регрессионного анализа использовали программу STATISTICA 6.0.

Учеты птиц в колониях проводили методом абсолютного пересчета всех жилых гнезд, каждое гнездо, соответственно, принимали за одну гнездовую пару. Кроме того, применяли глазомерную оценку численности путем подсчета взлетевших при

тревоге населяющих птиц. Принимая во внимание расположение колоний на хорошо просматриваемых участках водоемов, данный метод контроля числа гнездящихся птиц можно считать достаточно надежным. Русские и латинские названия видов птиц были приведены по «Каталогу птиц СССР» (Иванов, 1976).

Кроме изучения сообществ природных водоемов были проведены **экспериментальные** исследования воздействия на зоопланктон разной концентрации продуктов жизнедеятельности птиц при разном проективном покрытии макрофитами. В качестве продуктов жизнедеятельности использовали экскременты водоплавающих птиц, еженедельно собираемые в вольерах Ярославского зоопарка. В 16 экспериментальных лотков, заполненных 40 л отстоянной водопроводной воды, заселили зоопланктон, отловленный в 40 л воды природного водоема. В 12 лотков поместили разное количество ряски (*Lemna*) (табл. 3.2, фото 3.20), которое соответствовало не заросшим (0%), умеренно заросшим (30%), значительно заросшим (60%) и очень сильно заросшим (90%) водоемам (Папченков, 2001).

Через неделю адаптации провели первый отбор проб, после чего в часть лотков добавили разное количество продуктов жизнедеятельности птиц (табл. 3.2), составляющее 0.5, 1.0 и 1.5 от выявленной при биотестировании на лабораторной культуре *Ceriodaphnia affinis* Lilljeborg концентрации экскрементов, способствующих максимальному рождению молоди от одной самки (Крылов и др., 2010). Контрольными сериями служили лотки, зоопланктон которых не испытывал воздействия экскрементов птиц, но развивался при разной степени зарастания ряской. Продукты жизнедеятельности птиц вносили каждые 3–4 дня в течение 6 недель. Всего было собрано и обработано 112 проб (по 7 проб в каждой серии).

На протяжении всего времени экспериментов в качестве корма для зоопланктеров раз в неделю добавляли по 100 мл хлореллы рекомендованной плотности (Методика определения ..., 2007).

При проведении обоих экспериментов зоопланктон отбирали раз в неделю мерным сосудом объемом 1 л, процеживая через сеть с размером ячеек 64 мкм 5 л воды. Пробы фиксировали

4%-ным формалином. Камеральную обработку проводили по стандартной методике (Методика изучения ..., 1975).

Таблица 3.2. Концентрация экскрементов птиц и проективное покрытие микрососмов растениями

№	Концентрация экскрементов, г/л	Проективное покрытие микрососмов растениями (%)						
		Дата						
		20.V	27.V	3.VI	10.VI	17.VI	24.VI	01.VI
1	0.0	—	—	—	—	—	—	—
2	0.5	—	—	—	—	—	—	—
3	1.0	—	—	—	—	—	—	—
4	1.5	—	—	—	—	—	—	—
5	0.0	30	30	30	30	30	30	30
6	0.5	30	30	60	60	60	30	30
7	1.0	30	30	60	60	—	—	—
8	1.5	30	30	30	30	30	30	90
9	0.0	60	60	60	60	60	—	—
10	0.5	60	60	60	60	—	—	—
11	1.0	60	60	60	60	60	60	90
12	1.5	60	60	90	90	60	60	60
13	0.0	90	90	90	90	90	—	—
14	0.5	90	90	90	30	30	60	—
15	1.0	90	90	90	90	—	—	—
16	1.5	90	90	90	—	—	—	—

Для того чтобы учесть стартовые различия количественных показателей зоопланктона в каждой серии опытов, анализ проводили не по абсолютным значениям в каждую дату наблюдений, а учитывали разницу от величин, зарегистрированных перед первым внесением продуктов жизнедеятельности птиц.

Глава 4

ЗООПЛАНКТОН ЛИТОРАЛЬНОЙ ЗОНЫ РАЗНОТИПНЫХ ПРЕСНЫХ ВОДОЕМОВ В УСЛОВИЯХ ВЛИЯНИЯ ГИДРОФИЛЬНЫХ ПТИЦ

4.1. ЗООПЛАНКТОН ЛИТОРАЛЬНОЙ ЗОНЫ ОЛИГО- МЕЗОТРОФНОГО ОЗЕРА СЕВАН (АРМЕНИЯ) В УСЛОВИЯХ ВЛИЯНИЯ АРМЯНСКОЙ ЧАЙКИ

В составе зоопланктона изученных участков оз. Севан обнаружено 16 видов беспозвоночных: 5 — коловраток, 4 — веслоногих и 7 — ветвистоусых ракообразных (табл. 4.1.1).

Таблица 4.1.1. Видовой состав зоопланктона исследованных участков оз. Севан

Таксон	Участок*			
	I	II	III	IV
Rotifera				
<i>Asplanchna girodi</i> Guerne	+	+	+	+
<i>Hexarthra mira</i> (Hudson)	—	+	—	+
<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrenb.	+	+	—	+
<i>Keratella quadrata</i> (O.F. Müller)	+	+	+	+
<i>Polyarthra vulgaris</i> Carlin	—	+	—	—
Copepoda				
<i>Acanthodiaptomus denticornis</i> (Wierzejski)	+	+	+	+
<i>Arctodiaptomus spinosus</i> (Daday)	+	+	+	+
<i>Eucyclops macruioides</i> (Lilljeborg)	—	+	—	+
<i>Cyclops strenuus</i> Fisher	+	+	+	+
Cladocera				
<i>Alona rectangulara</i> Sars	—	+	—	—
<i>Alonella nana</i> (Baird)	—	—	+	—
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller)	+	+	—	+
<i>Graptoleberis testudinaria</i> (Fischer)	—	—	—	+
<i>Daphnia (Daphnia) hyalina</i> Leydig.	+	+	+	+
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Lievin)	+	+	+	+
<i>Macrothrix hirsuticornis</i> Norman et Brady	+	—	—	—

Примечание. * Здесь и далее в разделе обозначения, как на рис. 3.1.

На фоновых участках обоих типов мелководья видовое богатство беспозвоночных планктона, выявленное за время изучения, было меньше, чем на аналогичных участках в зоне влияния птиц (табл. 4.1.2).

Таблица 4.1.2. Показатели развития зоопланктона исследованных участков литоральной зоны оз. Севан

Показатель	Таксон	Участок			
		I	II	III	IV
Число видов в пробе	Rotifera	1.9±0.4	2.6±1.0	1.8±0.9	2.1±1.3
	Copepoda	1.3±0.6	2.1±0.6	1.6±0.6	2.9±0.6*
	Cladocera	2.2±0.8	1.6±0.5	1.9±0.6	2.0±0.9
	Всего	5.4±1.0	6.4±1.2	5.2±0.8	6.9±2.0
Численность, тыс. экз./м ³		6.1±4.0	7.8±7.2	4.6±2.1	37.6±17.7*
Биомасса, 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	8.0±13.4	12.1±10.8
	Copepoda	51.6±12.3	55.4±17.4	19.3±23.6	78.5±12.8*
	Cladocera	8.6±5.6	10.7±7.3	72.7±28.9	9.3±5.5*
Доля (%) в общей B	Rotifera	37.3±20.8	24.6±22.2	4.5±6.5	11.9±15.4
	Copepoda	55.4±18.6	68.3±26.4	38.9±24.9	81.5±23.2
	Cladocera	7.2±6.8	7.1±10.4	56.6±26.7	6.5±10.2*
N _N , бит/экз.		2.01±0.23	2.25±0.21	1.60±0.41	2.30±0.32
N _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. Даны средние и ошибка средней. * Достоверные различия с аналогичным фоновым участком.

В течение всего периода исследований число видов зоопланктонов, зарегистрированных в одной пробе, как правило, было больше в зоне гнездования птиц независимо от типа мелководья (рис. 4.1.1 *а*). Однако в среднем достоверные различия по общему количеству видов не зафиксированы, выявлена лишь тенденция увеличения их числа в зоне влияния чаек, где возрастало разнообразие коловраток и веслоногих ракообразных. Необходимо отметить, что увеличение разнообразия *Copepoda* в зоне гнездования птиц на полузащищенном мелководье было достоверным (табл. 4.1.2).

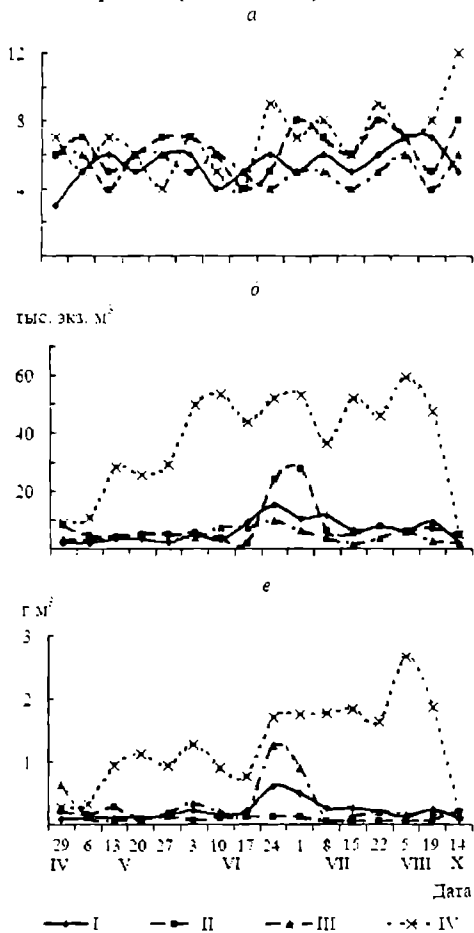


Рис. 4.1.1. Число видов (*а*), численность (*б*) и биомасса (*в*) зоопланктона участков литоральной зоны оз. Севан в течение периода исследований.

На открытом побережье численность зоопланктона фонового участка до 1-й декады июля была несколько ниже (в 1.2–4.4 раза), чем в районе влияния птиц, впоследствии — незначительно выше (в 1.1–1.8 раза) (рис. 4.1.1 б). Средние за период наблюдения величины численности зоопланктона на участках открытого мелководья достоверно не различались (табл. 4.1.2).

Основу численности планктонных животных на открытом мелководье составляли коловратки и веслоногие ракообразные, причем в середине периода гнездования доля Rotifera на фоновом участке была выше (рис. 4.1.2 а, б). В среднем за время исследования значимые различия доли таксономических групп в общей численности сообществ не выявлены (табл. 4.1.2). На фоновой станции большую часть времени исследования доминировали науплиусы веслоногих ракообразных, *Asplanchna girodi*, *Acanthodiptomus denticornis* и *Diaphanosoma brachyurum*, в зоне влияния птиц — веслоногие ракообразные ювенильных стадий, *Asplanchna girodi*, *Acanthodiptomus denticornis*, *Arctodiptomus spinosus* и *Diaphanosoma brachyurum*.

Максимальные индексы Шеннона-Уивера, рассчитанные по численности, на открытом мелководье были характерны для зоопланктона, развивающегося в районе воздействия чаек, хотя в среднем за период изучения достоверные различия не обнаружены (табл. 4.1.2, 4.1.3). Величины $N_{\text{Clad}}/N_{\text{Cоп}}$ на биотопах открытого мелководья фактически не различались (табл. 4.1.2).

На обеих станциях полузащищенного побережья различия зоопланктона по численности носили более яркий характер. Так, в течение всего периода изучения в районе гнездования птиц она была выше, чем на фоновом участке в 2.5–18 раз (рис. 4.1.1 б), а в среднем за все время исследования различия были достоверными (табл. 4.1.2). На фоновом биотопе большую часть времени основу численности составляли ветвистоусые рачки (рис. 4.1.2 в) при массовом развитии *Diaphanosoma brachyurum* и *Daphnia* (*Daphnia*) *hyalina*, кроме которых доминировали *Euchlanis dilatata* и науплиусы веслоногих ракообразных. В то же время в зоопланктоне зоны влияния птиц преобладали веслоногие ракообразные (рис. 4.1.2 г) при доминировании науплиусов и копеподитов Calanoida, *Acanthodiptomus denticornis*, наряду с которыми массово развивались *Asplanchna girodi* и *Diaphanosoma brachyurum*.

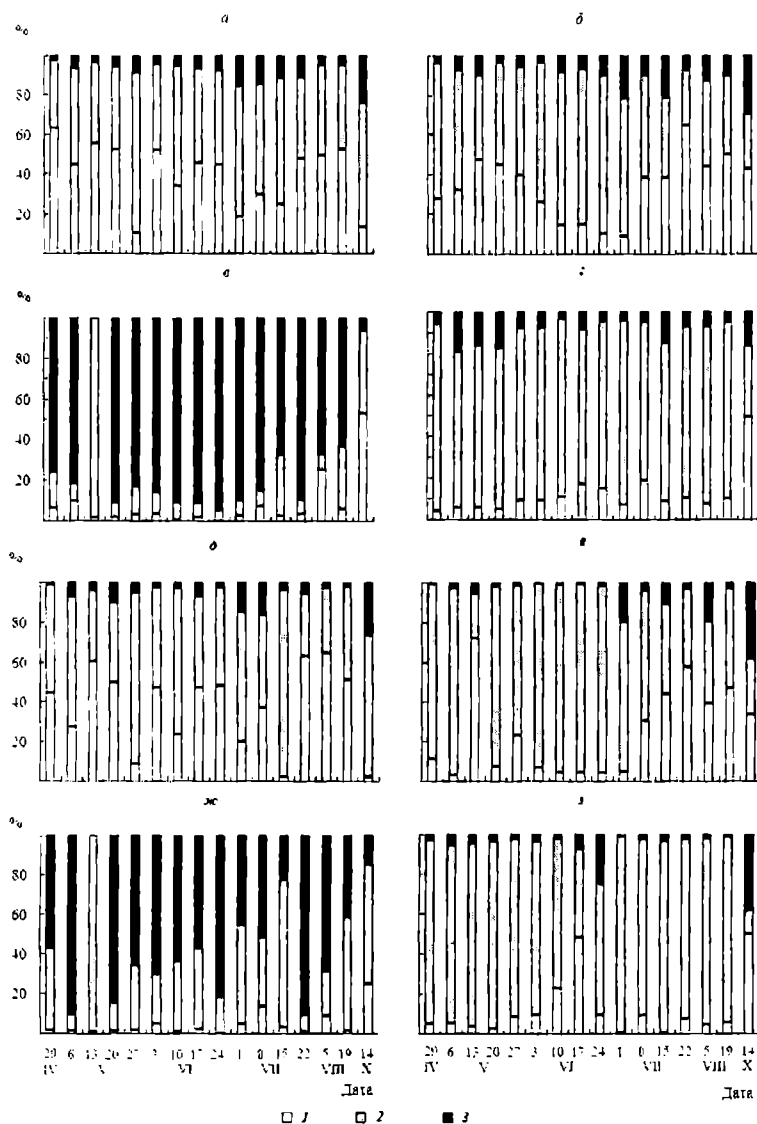


Рис. 4.1.2. Доля (%) таксономических групп зоопланктеров в общей численности (а-г) и биомассе (д-з): а, в, д, ж — фоновые участки, б, г, е, з — участки в зоне влияния птиц; а, б, д, е — открытое мелководье, в, г, ж, з — полузащищенное мелководье; 1 — Rotifera, 2 — Copepoda, 3 — Cladocera.

Таблица 4.1.3. Индекс Шеннона зоопланктона, рассчитанный по численности (H_N) и биомассе (H_B) на исследованных участках литоральной зоны оз. Севан

Дата	H_N				H_B			
	I	II	III	IV	I	II	III	IV
29.IV	1.40	2.06	2.01	2.03	1.09	0.69	1.53	1.76
06.V	2.15	2.44	1.88	2.27	1.33	1.69	1.30	1.86
13.V	1.82	2.09	2.15	2.64	1.58	1.33	1.51	2.21
20.V	1.82	2.09	1.42	2.71	1.54	1.62	1.65	1.91
27.V	2.04	2.45	1.84	2.10	1.40	1.67	1.76	1.68
03.VI	1.98	2.37	1.64	2.07	1.31	1.30	1.97	2.20
10.VI	1.84	2.58	1.30	1.53	1.05	1.28	2.22	2.27
17.VI	1.92	2.12	1.29	1.84	1.76	1.27	2.12	1.79
24.VI	1.97	2.35	0.92	2.30	1.30	1.42	1.62	2.27
01.VII	2.15	2.47	1.30	2.36	1.50	2.03	1.84	1.92
08.VII	2.29	2.31	1.20	2.49	2.18	1.69	1.60	1.79
15.VII	2.38	2.28	1.69	2.56	0.65	1.80	1.09	1.88
22.VII	2.22	1.75	1.07	2.53	1.65	1.59	0.68	2.10
05.VIII	2.06	2.27	1.63	2.49	1.40	2.31	1.40	1.90
19.VIII	1.95	2.13	1.86	2.56	1.61	1.59	1.51	2.31
14.X	2.17	2.22	2.35	2.28	1.32	1.76	1.53	1.78

В среднем за период исследования в районе влияния чаек обнаружена значимо меньшая доля *Cladocera* и более высокая доля *Soropoda* в общей численности зоопланктона (табл. 4.1.2).

На полузащищенном мелководье по величине индекса Шеннона-Уивера, рассчитанного по численности, преобладали сообщества, развивающиеся в зоне гнездования птиц, впрочем, достоверных различий средних за период изучения значений не зарегистрировано (табл. 4.1.2, 4.1.3). Наибольшие величины $N_{\text{Clad}}/N_{\text{Сор.}}$ как в каждую дату наблюдений, так и в среднем, были характерны для зоопланктона фонового участка (табл. 4.1.2).

Биомасса зоопланктона открытого фонового участка лишь в течение первых трех недель исследования уступала величинам, зарегистрированным в зоне влияния птиц в 1.6–2.7 раза, в последующее время была выше в 1.2–6 раз, однако в среднем за время исследования значимые различия не обнаружены (рис. 4.1.1 в, табл. 4.1.2). Основу биомассы составляли веслоногие ракообразные и коловратки, причем, в районе гнездования чаек

доля последних до начала июля была меньше (рис. 4.1.2 д, е, табл. 4.1.2). Среди доминантов на контрольном биотопе отмечались *Acanthodiaptomus denticornis* и *Asplanchna girodi*, в зоне влияния птиц — *Acanthodiaptomus denticornis*, *Arctodiaptomus spinosus* и *Asplanchna girodi*.

Среди открытых участков побережья индекс Шеннона-Уивера, рассчитанный по биомассе зоопланктона, большую часть времени исследований и в среднем за весь период изучения на уровне тенденции был выше в условиях влияния продуктов жизнедеятельности птиц (табл. 4.1.2, 4.1.3).

По величине $B_{\text{Cycl.}}/B_{\text{Cal.}}$ (табл. 4.1.2) можно заключить, что в районе колонии птиц незначительно повышалась представленность циклопов.

На полузащищенном фоновом мелководье, за исключением первой даты сборов, биомасса зоопланктона была в 1.3–30 раз меньше, чем в зоне гнездования чаек, а в среднем за период исследования различия между двумя биотопами были достоверными (рис. 4.1.1 в, табл. 4.1.2). Основа биомассы зоопланктона фоновое мелководье была представлена в основном ветвистыми рачками, и в среднем за исследованный период их доля была значимо выше, чем в районе гнездовий, где преобладали веслоногие ракообразные (рис. 4.1.2 ж, з, табл. 4.1.2). На контрольном участке среди доминантов зарегистрированы *Daphnia* (*Daphnia*) *hyalina*, *Acanthodiaptomus denticornis*, *Diaphanosoma brachyurum* и *Arctodiaptomus spinosus*, в зоне влияния птиц — *Acanthodiaptomus denticornis*, *Arctodiaptomus spinosus*, науплиусы и копепоиды *Copepoda*.

На полузащищенных участках индекс Шеннона-Уивера, рассчитанный по биомассе зоопланктона, за исключением отдельных дат сборов, был выше в районе колонии птиц, однако в среднем значимые различия не зафиксированы (табл. 4.1.2, 4.1.3).

Величина $B_{\text{Cycl.}}/B_{\text{Cal.}}$ в зоне влияния чаек была незначительно выше, но в среднем отличия были недостоверны (табл. 4.1.2).

Таким образом, исследования выявили, что продукты жизнедеятельности колонии армянской чайки оказывали влияние на зоопланктон литоральной зоны в районе гнездования. Однако реакция зоопланктона определялась гидродинамическим режи-

мом мелководья. В частности, на открытом участке численность и биомасса зоопланктона не имели достоверных отличий от показателей на фоновом участке, более того, средняя величина биомассы была несколько ниже, что могло определяться сильным волновым перемешиванием в зоне гнездования (табл. 4.1.2). Напротив, на полузащищенном мелководье количество зоопланктона в районе поселения птиц было больше, чем на контрольном участке фактически в каждую дату наблюдений и в среднем за период изучения (рис. 4.1.1 а, б, табл. 4.1.2). Необходимо отметить, что в октябре, когда после покидания птицами мест гнездования прошло > 2 мес., различия количественного обилия зоопланктона между фоновыми и ранее испытывающими влияние чаек участками сохранялись, хотя были минимальными (рис. 4.1.1 б, в).

Увеличение обилия зоопланктона, развивающегося в условиях слабого волнового воздействия при поступлении дополнительного количества органических и минеральных веществ с продуктами жизнедеятельности птиц — вполне ожидаемая реакция, описанная как закономерное изменение и на начальных этапах антропогенного эвтрофирования (Андроникова, 1996). Однако в условиях влияния птиц наблюдается повышение численности и биомассы не за счет ветвистоусых ракообразных и/или коловраток, как при антропогенном эвтрофировании, а за счет веслоногих ракообразных. Причем на полузащищенном мелководье в районе гнездования птиц их доля в общей численности зоопланктона была достоверно больше, чем на фоновом участке (табл. 4.1.2). Об этом свидетельствует и значимое снижение величины $N_{\text{Clad}}/N_{\text{Cop}}$ в зоне влияния чаек на полузащищенном мелководье, в то время как на фоновом участке вполне закономерно для наблюдаемых здесь условий защищенности от волнового перемешивания повышалось обилие Cladocera (табл. 4.1.2). На участке гнездования птиц несколько возрастала величина $B_{\text{Cycl}}/B_{\text{Cal}}$, что свидетельствует о повышении количества циклопов. Это характерно и при реакции веслоногих ракообразных на антропогенное воздействие (Андроникова, 1996), однако увеличение биомассы циклопов было незначительным и не имело достоверных отличий от фоновых величин (табл. 4.1.2). При этом циклопы не входили и в состав доминирующих видов, более

того, в условиях влияния птиц на полузащищенном мелководье наибольшую долю среди доминантов в порядке убывания имели *Acanthodiaptomus denticornis*, *Arctodiaptomus spinosus*, науплиусы и копепоиды веслоногих ракообразных, на открытом мелководье — *Acanthodiaptomus denticornis*, *Arctodiaptomus spinosus* и *Asplanchna girodi*, в то время как на фоновых участках — *Daphnia (Daphnia) hyalina*, *Acanthodiaptomus denticornis*, *Diaphanosoma brachyurum* и *Arctodiaptomus spinosus*.

Резюме

Продукты жизнедеятельности птиц изменяют структурные показатели зоопланктона открытого и полузащищенного участков литоральной зоны олиго-мезотрофного оз. Севан. В условиях полузащищенного мелководья жизнедеятельность птиц способствует значимому увеличению численности и биомассы сообществ планктонных беспозвоночных, снижению доли Cladocera, повышению величины индекса Шеннона-Уивера. На открытом участке под воздействием жизнедеятельности птиц количество зоопланктона не изменяется из-за волнового перемешивания. Независимо от типа мелководий в зоопланктоне, обитающем в зоне влияния птиц, увеличивается число видов, а также доля Copepoda в общей численности и биомассе сообщества.

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

4.2.1. ЗООПЛАНКТОН ОТКРЫТОГО МЕЛКОВОДЬЯ В УСЛОВИЯХ ВЛИЯНИЯ СЕРОЙ ЦАПЛИ

В зоопланктоне фонового участка отмечено 33 вида беспозвоночных (14 — Rotifera, 3 — Copepoda, 16 — Cladocera), а в районе колонии цапель — 38 видов (17 — Rotifera, 4 — Copepoda, 17 — Cladocera) (табл. 4.2.1.1).

Таблица 4.2.1.1. Видовой состав зоопланктона на фоновом (I) и находящемся под влиянием колонии цапель (II) участках

Таксон	Участки	
	I	II
Rotifera		
<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse	+	+
<i>Bipalpus hudsoni</i> Imhof	+	+
<i>Brachionus angularis</i> Gosse	—	+
<i>B. calyciflorus spinosus</i> Wierz.	+	+
<i>B. quadridentatus</i> Hermann	+	—
<i>B. diversicornis</i> (Daday)	+	+
<i>Euchlanis deflexa</i> Gosse	+	+
<i>Filinia longiseta</i> (Ehrenb.)	+	—
<i>Keratella cochlearis cochlearis</i> Carlin	+	+
<i>K. c. tecta</i> (Gosse)	+	+
<i>K. quadrata</i> (O.F. Müller)	+	+
<i>Lecane (L.) luna</i> (Müller)	—	+
<i>L. (M.) lunaris</i> (Ehrenb.)	—	+
<i>Mytilina mucronata</i> (Müller)	—	+
<i>M. ventralis</i> (Ehrenb.)	+	+
<i>Notholca labis</i> Gosse	+	+
<i>Platylas quadricornis</i> (Ehrenb.)	+	+
<i>Polyarthra dolichoptera</i> Idelson	—	+
<i>Testudinella patina</i> (Hermann)	+	+
<i>Trichotria pocillum</i> (Müll.)	+	+
Copepoda		
<i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars)	+	+
<i>Eucyclops macrurus</i> Sars	+	+
<i>Cyclops strenuus</i> Fischer	—	+

Таблица 4.2.1.1. (продолжение)

Таксон	Участки	
	I	II
<i>C. vicinus</i> Uljanin	+	+
Cladocera		
<i>Acroperus harpae</i> Baird	+	+
<i>Alona rectangula</i> Sars	+	+
<i>Alonella nana</i> (Baird)	+	—
<i>Bosmina (Eubosmina) coregoni</i> Baird.	+	+
<i>B. (E.) crassicornis</i> Lilljeborg	—	+
<i>B. (Bosmina) longirostris</i> (O.F. Müller)	+	+
<i>Ceriodaphnia pulchella</i> Sars	+	+
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller)	+	+
<i>Daphnia (Daphnia) galeata</i> G.O. Sars	+	—
<i>D. (D.) longispina</i> O.F. Müller	+	+
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Lievin)	+	+
<i>Eurycercus lamellatus</i> (O.F. Müller)	—	+
<i>Leptodora kindtii</i> (Focke)	—	+
<i>Leydigia leydigi</i> (Leydig)	+	—
<i>Polyphemus pediculus</i> (L.)	+	+
<i>Rhynchotalona falcata</i> (Sars)	+	+
<i>Scapholeberis mucronata</i> (O.F. Müller)	+	+
<i>Sida crystallina</i> (O.F. Müller)	+	+
<i>Simocephalus vetulus</i> (O.F. Müller)	—	+

По величине коэффициента трофности обе станции характеризовались как эвтрофные (соответственно 1.5 и 1.6).

Существенных различий по среднему числу видов зоопланктеров в одной пробе не было (табл. 4.2.1.2). Численность зоопланктона обоих участков практически не различалась (табл. 4.2.1.2). На фоновом мелководье в период гнездования ее основу составляли коловратки и веслоногие ракообразные. При этом в зоне влияния птиц в мае и июне доля Rotifera была достоверно меньше, в июне — значимо больше обилие Copepoda, в июне и июле — Cladocera (табл. 4.2.1.3). После покидания птицами гнездовой территории на обоих участках доля коловраток сокращалась и возрастала доля ракообразных. Среди видов, доминирующих по численности, на обоих участках отмечены ювенильные Cyclopoida, *Bosmina longirostris*, *Polyarthra dolichoptera*, *Chydorus sphaericus* и *Euchlanis deflexa*. Такие виды как *Cyclops vicinus*, *Keratella quadrata*, *K. cochlearis tecta* доминировали лишь на фоновой станции, а *Polyphemus pediculus*, *Eudiap-*

tomus gracilis, *Asplanchna priodonta*, *Alona rectangula* — только в зоне гнездования цапель. Необходимо отметить отсутствие заметных различий по числу доминирующих видов.

Таблица 4.2.1.2. Средние значения показателей зоопланктона фонового (I) и находящегося под влиянием птиц (II) участков

Показатель	Месяц	Участок			
		I		II	
		<i>M</i>	<i>m</i>	<i>M</i>	<i>m</i>
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
Численность, 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
Биомасса, 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

Биомасса зоопланктона в районе влияния колонии цапель достоверно не отличалась от показателей на фоновом участке (табл. 4.2.1.2). В мае на контрольной станции в общей биомассе зоопланктона значимо больше была доля Rotifera, в июне, августе и сентябре — меньше доля Copepoda, а в июне — Cladocera (табл. 4.2.1.3). На обоих участках среди доминирующих по биомассе видов отмечены ювенильные Cyclopoida, *Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus*, *Daphnia* (*Daphnia*) *longispina*, *D. (D.) galeata*, *Cyclops vicinus*, *Euchlanis deflexa*, *Alona rectangula*, *Asplanchna priodonta*, *Sida crystallina*. Только на фоновом участке доминировали *Brachionus calyciflorus spinosus*, *Keratella quad-rata*, *Eucyclops macrurus*, *Bipalpus hudsoni* и *Polyarthra dolichop-tera*, а в зоне гнездования — *Cyclops strenuus*, *Eudiaptomus gra-cilis* и *Acroperus harpae*. Различий по числу доминантов между изученными биотопами не зафиксировано.

Таблица 4.2.1.3. Доля таксономических групп беспозвоночных планктона на фонеом (I) и находящемся под влиянием птиц (II) участках

Месяц	Участок	Доля в общей численности, %						Доля в общей биомассе, %					
		Rotifera		Copepoda		Cladocera		Rotifera		Copepoda		Cladocera	
		M	m	M	m	M	m	M	m	M	m	M	m
Открытое мелководье													
V	I	35.3*	12.1	62.3	16.8	2.4	2.5	34.0*	4.2	61.8	13.3	4.2*	5.1
	II	7.5	6.4	73.1	17.5	19.4	12.2	2.6	1.8	54.5	12.6	42.9	18.2
VI	I	57.6*	18.3	32.3*	12.9	10.1	9.5	54.1	24.1	22.1*	5.8	23.8*	10.4
	II	23.4	14.3	58.2	10.8	18.4	11.2	21.0	12.1	35.3	7.1	43.7	9.2
VII	I	32.4	21.2	63.6	24.7	4.1*	3.8	11.3	5.2	70.1	15.3	18.5	10.2
	II	9.3	9.4	78.7	15.9	12.0	2.6	3.3	3.5	85.7	20.4	11.0	12.2
VIII	I	5.7	3.8	65.9	11.4	28.4	10.4	0.2*	0.4	48.9*	14.2	50.9	20.4
	II	5.5	4.1	76.4	18.1	18.2	12.7	1.1	1.5	74.0	10.5	24.9	21.9
IX	I	2.4	2.5	12.8*	8.3	84.8	22.9	0.8	0.6	12.1*	8.4	87.1	9.8
	II	2.6	1.8	36.6	6.2	60.8	25.6	0.2	0.5	30.2	7.6	69.6	20.4

Примечание. * — достоверные отличия.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что продукты жизнедеятельности серой цапли в условиях открытого мелководья способствуют изменению некоторых показателей зоопланктона, но часть характеристик не имеет отличий от контроля. В районе влияния птиц достоверно изменялось соотношение таксономических групп — здесь была меньше доля коловраток и выше доля веслоногих ракообразных, возрастало число видов планктонных беспозвоночных. Значимых различий численности и биомассы сообществ не зафиксировано.

4.2.2. ЗООПЛАНКТОН ПОЛУЗАЩИЩЕННОГО МЕЛКОВОДЬЯ В УСЛОВИЯХ ВЛИЯНИЯ РЕЧНОЙ КРАЧКИ

Всего в зоопланктоне исследованных биотопов обнаружено 104 вида беспозвоночных, из которых 53 — коловраток, 16 — веслоногих и 35 — ветвистоусых ракообразных (табл. 4.2.2.1).

Таблица 4.2.2.1. Видовой состав зоопланктона исследованных биотопов

Виды	Исследованные участки			
	I	II	III	IV
Rotifera				
<i>Asplanchna herricki</i> Guerne	—	+	—	—
<i>A. girodi</i> Guerne	—	—	+	—
<i>A. priodonta</i> Gosse	+	+	+	+
<i>A. sieboldi</i> (Leydig)	+	+	+	+
<i>Bipalpus hudsoni</i> (Imhof)	+	+	+	+
<i>Brachionus angularis</i> Gosse	+	+	—	—
<i>B. calyciflorus</i> Pallas	+	—	+	—
<i>B. quadridentatus</i> Hermann	+	+	+	+
<i>Cephalodella catellina</i> Müller	+	+	+	—
<i>Colurella obtusa</i> (Gosse)	—	—	+	+
<i>Collotheca campanulata</i> (Dobie)	—	—	+	—
<i>Conochilus hippocrepis</i> (Schrank)	+	—	+	+
<i>C. unicornis</i> Rousselet	+	+	—	—
<i>Dicranophorus forcipatus</i> (Müller)	—	—	—	+
<i>Eosphora najas</i> Ehrenberg	—	+	—	—
<i>Epiphanes senta</i> (Müller)	—	+	—	—
<i>Euchlanis deflexa</i> Gosse	+	+	+	+
<i>E. dilatata</i> Ehrenberg	+	+	+	+
<i>E. incisa</i> Carlin	—	+	+	+
<i>E. lucksiana</i> Hauer	+	+	+	+
<i>Filinia cornuta</i> (Weisse)	+	—	—	—

Таблица 4.2.2.1. (продолжение)

Виды	Исследованные участки			
	I	II	III	IV
<i>F. longiseta</i> (Ehrenberg)	+	+	+	+
<i>F. major</i> (Colditz)	+	+	+	—
<i>Kellicottia longispina</i> (Kell.)	+	+	+	—
<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse)	+	+	+	—
<i>K. quadrata</i> (Müller)	+	+	+	+
<i>Lacinularia ismailoviensis</i> (Poggenpol)	—	+	—	—
<i>Lecane (M.) bulla</i> Gosse	—	+	—	—
<i>L. (L.) luna</i> (Müller)	+	+	+	+
<i>L. (M.) lunaris</i> (Ehrenberg)	+	+	—	—
<i>Lepadella patella</i> (Müller)	—	—	+	—
<i>L. ovalis</i> (Müller)	—	—	+	—
<i>Mytilina mucronata</i> (Müller)	+	+	+	+
<i>M. ventralis</i> Ehrenberg	+	+	—	+
<i>Notommata aurita</i> (Müller)	—	+	—	—
<i>Platyas quadricornis</i> (Ehrenberg)	—	—	+	+
<i>Ploesoma triacanthum</i> (Bergendal)	+	—	—	—
<i>Polyarthra dolichoptera</i> Idelson	+	—	+	—
<i>P. major</i> Burckhardt	+	+	+	+
<i>P. vulgaris</i> Carlin	+	+	+	+
<i>Stephanoceros fimbriatus</i> (Goldfuss)	—	—	+	—
<i>Synchaeta pectinata</i> Ehrenberg	+	+	+	+
<i>S. tremula</i> (Müller)	+	+	+	+
<i>S. stylata</i> Wierzejski	+	+	+	—
<i>Synchaeta</i> sp.	—	—	+	+
<i>Testudinella patina</i> (Herman)	—	+	+	+
<i>Trichocerca</i> (s. str.) <i>cylindrica</i> (Imhof)	+	+	+	+
<i>T. (s. str.) capucina</i> (Wierzejski et Zacharias)	+	+	+	+
<i>T. (s. str.) elongata</i> (Gosse)	—	+	—	—
<i>T. (s. str.) longiseta</i> (Schränk)	+	+	+	+
<i>T. (Diurella) brachyura</i> (Gosse)	—	+	—	—
<i>T. (D.) similis</i> (Wierzejski)	+	—	—	+
<i>Trichotria truncata</i> (Whitelegge)	+	—	+	+
Copepoda				
<i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars)	+	+	+	+
<i>E. graciloides</i> Lilljeborg	+	—	+	—
<i>Eurytemora affinis</i> Poppe	+	+	—	—
<i>Acanthocyclops vernalis</i> (Fischer)	+	+	—	+
<i>Cyclops insignis</i> Claus	+	+	+	+
<i>C. strenuus</i> (Fischer)	+	+	+	+
<i>C. vicinus</i> Uljanin	+	+	+	+
<i>Diacyclops bicuspidatus</i> (Claus)	—	—	—	+
<i>Eucyclops macrurus</i> (Sars)	+	+	+	+

Таблица 4.2.2.1. (продолжение)

Виды	Исследованные участки			
	I	II	III	IV
<i>E. macruroides</i> (Lilljeborg)	+	+	+	+
<i>E. serrulatus</i> (Fischer)	+	+	+	+
<i>Macrocyclops albidus</i> (Jurine)	+	+	+	+
<i>Megacyclops viridis</i> (Jurine)	+	+	+	+
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus)	+	+	+	+
<i>Thermocyclops crassus</i> (Fischer)	+	+	+	+
<i>T. oithonoides</i> (Sars)	+	+	+	+
Cladocera				
<i>Acroperus harpae</i> (Baird)	+	+	+	+
<i>Alona affinis</i> (Leydig)	+	+	+	—
<i>A. costata</i> Sars	+	+	+	—
<i>A. intermedia</i> (Sars)	—	+	—	—
<i>A. rectangula</i> Sars	+	+	+	+
<i>A. quadrangularis</i> (Fischer)	+	+	+	+
<i>Alonella nana</i> (Baird)	—	—	—	+
<i>Bosmina</i> (<i>Bosmina</i>) <i>longirostris</i> (O.F. Müller)	+	+	+	+
<i>B. (Eubosmina) coregoni</i> Baird	+	+	—	—
<i>B. (E.) longispina</i> Leydig	+	—	—	—
<i>Camptocercus lilljeborgi</i> Schoedler	—	+	—	+
<i>Ceriodaphnia affinis</i> Lilljeborg	+	+	+	+
<i>C. megops</i> Sars	+	—	—	+
<i>C. reticulata</i> (Jurine)	+	+	+	+
<i>C. pulchella</i> Sars	+	+	+	+
<i>C. quadrangula</i> (O.F. Müller)	+	+	+	+
<i>Chydorus gibbus</i> (Richard)	+	+	—	—
<i>Ch. sphaericus</i> (O.F. Müller)	+	+	+	+
<i>Daphnia</i> (<i>Daphnia</i>) <i>cristata</i> G. Sars	+	+	—	+
<i>D. (D.) cucullata</i> G. Sars	+	—	—	—
<i>D. (Daphnia) galeata</i> G.O. Sars	+	+	+	—
<i>D. (D.) longispina</i> O.F. Müller	—	—	+	+
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> Lievin	+	+	+	+
<i>Eurycerus lamellatus</i> (O.F. Müller)	+	+	+	+
<i>Graptoleberis testudinaria</i> (Fischer)	+	+	+	+
<i>Ilyocryptus agilis</i> Kurz	+	+	+	—
<i>Macrothrix hirsuticornis</i> Norman et Brady	—	+	+	—
<i>Pleuroxus aduncus</i> (Jurine)	+	+	+	+
<i>P. laevis</i> Sars	+	—	—	—
<i>P. truncatus</i> (O.F. Müller)	+	+	+	+
<i>Polyphemus pediculus</i> (L.)	+	+	+	+
<i>Pseudochydorus globosus</i> Baird	+	+	+	+
<i>Scapholeberis mucronata</i> (O.F. Müller)	+	+	+	+
<i>Sida crystallina</i> (O.F. Müller)	+	+	+	+

Таблица 4.2.2.1. (продолжение)

Виды	Исследованные участки			
	I	II	III	IV
<i>Simocephalus vetulus</i> (O.F. Müller)	—	+	+	+
Всего видов Rotifera	34	37	37	28
Всего видов Copepoda	15	14	14	14
Всего видов Cladocera	29	29	25	24
Всего видов	78	79	76	66
Число видов, доминирующих по:				
численности	3.0±0.7	3.2±1.2	2.6±1.1	2.0±0.7
биомассе	2.3±0.7	1.9±0.7	2.7±0.4	1.8±0.5
H_N	2.78±0.45	2.82±0.31	2.17±0.51	2.24±0.63
H_B	2.56±0.44	2.03±0.90	2.68±0.36	1.90±0.74
E	1.32	1.43	1.32	0.98

Примечание. Здесь и в табл. 4.2.2.2 и 4.2.2.3, на рис. 4.2.2.1 и 4.2.2.2: 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.

Максимальное видовое богатство отмечено на станциях контрольного мелководья (табл. 4.2.2.1). На открытом пространстве между куртинами зарослей макрофитов в зоне поселения крачек общее число видов было незначительно меньше, чем на аналогичном контрольном участке, при этом заметно сокращалось разнообразие Cladocera. Зоопланктон, обитающий в куртинах зарослей с гнездами птиц, характеризовался минимальным количеством видов, причем в наибольшей степени за счет коловраток.

По величине коэффициента трофности между участками открытой воды различий не наблюдалось, они характеризовались как эвтрофные (табл. 4.2.2.1). Коэффициент трофности в зарослях макрофитов на фоновом участке соответствовал эвтрофным водам, а в зоне влияния птиц был меньше и характеризовал этот участок как мезотрофно-эвтрофный.

Значимых различий среднего числа видов в одной пробе не зафиксировано. Наблюдалась тенденция увеличения количества видов ветвистоусых ракообразных в зоне влияния птиц, что особенно ярко проявилось при сравнении открытых участков. Здесь, кроме того, достоверно меньшим было число видов коловраток (табл. 4.2.2.2).

Таблица 4.2.2.2. Средние показатели развития зоопланктона

Биотоп	Число видов	Численность, тыс. экз./м ³	Биомасса, г/м ³	Доля (%) в общей численности	Доля (%) в общей биомассе
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	4.6±2.6*	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. * — достоверные отличия.

Большую часть периода исследований максимальная численность зоопланктона отмечена на участках открытой воды контрольного биотопа, где по сравнению с другими станциями она была выше в 1.4–3.6 раза (рис. 4.2.2.1 *а*), хотя в среднем различия были недостоверны (табл. 4.2.2.2).

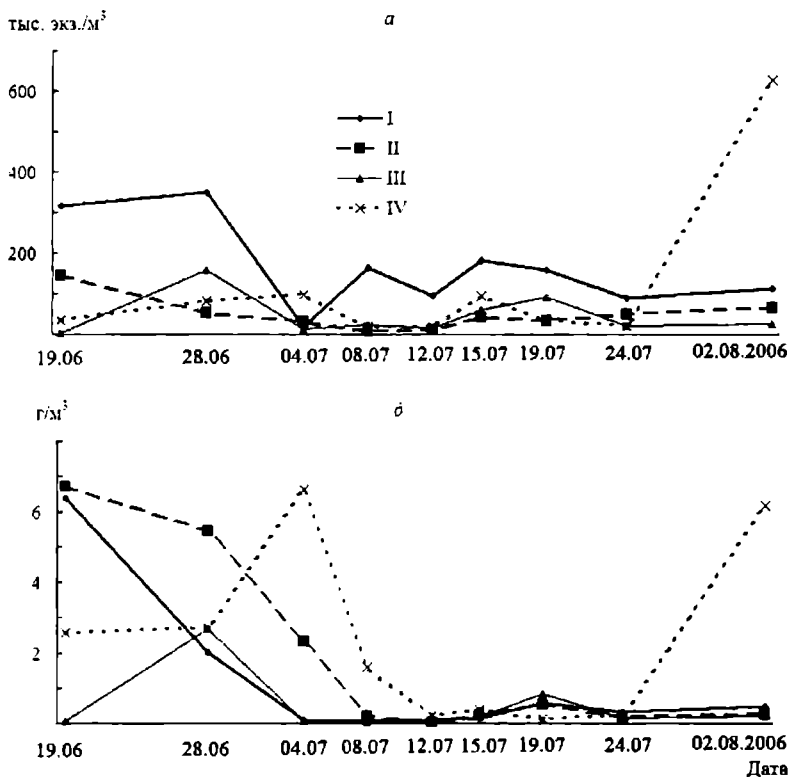


Рис. 4.2.2.1. Численность (*а*) и биомасса (*б*) зоопланктона исследованных биотопов.

Основу численности зоопланктона фоновой мелководья составляли коловратки, причем их численность и относительное обилие было достоверно выше, чем на остальных станциях (табл. 4.2.2.2). Кроме того, на заселенной птицами литорали на уровне тенденции была выше численность ветвистоусых ракообразных. В течение периода исследований на фоновых станци-

ях повышалась доля коловраток, в то время как в зоне поселения птиц — веслоногих ракообразных (рис. 4.2.2.1 а).

Отмечены отличия в составе и числе доминирующих по численности видов (табл. 4.2.2.3). Среди доминантов на участке открытой воды контрольного мелководья зафиксировано 9 видов коловраток, среди зарослей макрофитов в зоне гнездования — 1 вид. На участках, подверженных влиянию птиц, отмечена тенденция к снижению числа доминирующих видов (табл. 4.2.2.1).

Также на уровне тенденции в условиях влияния птиц снижались величины индекса Шеннона-Уивера, рассчитанного по численности (табл. 4.2.2.1). Одновременно, независимо от присутствия птиц, отмечено незначительное увеличение индекса в сообществах зарослей макрофитов.

По биомассе первенствовал зоопланктон участков мелководья, находящихся под влиянием птиц, особенно с начала периода активного выкармливания птенцов (рис. 4.2.2.1 б). По средней за весь период изучения биомассе зоопланктона достоверных различий между исследованными парами биотопов не зарегистрировано, однако отмечена тенденция к ее увеличению на зарастающих участках, причем наибольшая величина зафиксирована в зарослях макрофитов, заселенных крачками (табл. 4.2.2.2).

Увеличение биомассы зоопланктона в зарослях макрофитов и на участке открытой воды в зоне гнездования птиц происходило за счет возрастания биомассы ракообразных. Большую часть периода исследований основу биомассы зоопланктона на всех участках составляли Crustacea, но в районе колонии птиц всегда была ниже доля коловраток (рис. 4.2.2.2 б). При этом различия доли Rotifera и Cladocera в общей биомассе зоопланктона были достоверными (табл. 4.2.2.2).

Среди видов, доминирующих по биомассе, в зоне влияния птиц и в зарослях макрофитов контрольной станции отмечено 7–8 представителей ветвистоусых ракообразных, в то время как на участке открытой воды контрольного мелководья — всего 2 (табл. 4.2.2.3). С доминирующими видами коловраток наблюдалась противоположная ситуация: в зоопланктоне зарослей зоны гнездования птиц их не обнаружено, на участке открытой воды

был 1, в зарослях и на участке открытой воды контрольного мелководья — 2 и 3 соответственно.

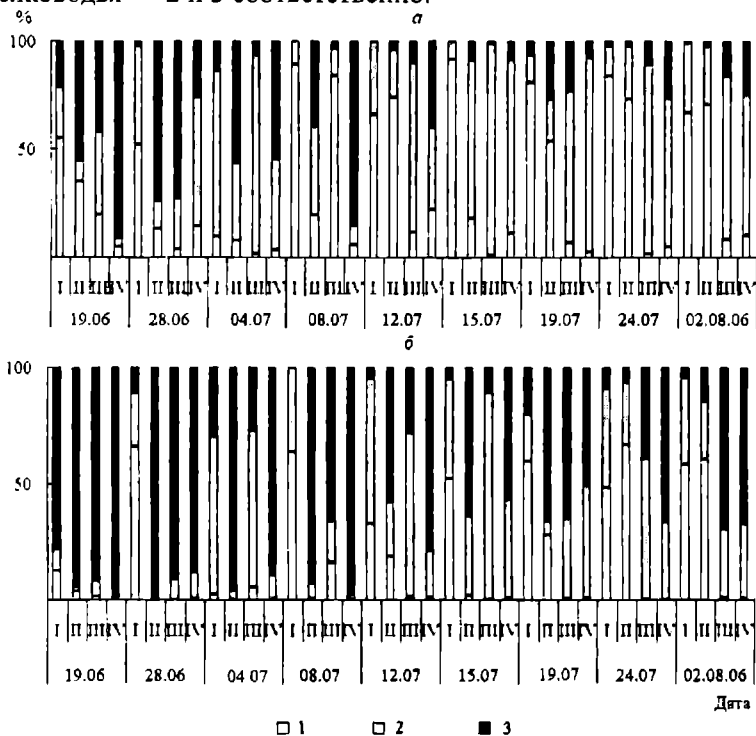


Рис. 4.2.2.2. Доля таксономических групп зоопланктона исследованных участков в общей численности (а) и биомассе (б). 1 — Rotifera, 2 — Copepoda, 3 — Cladocera.

Таблица 4.2.2.3. Доминирующие виды зоопланктеров на исследованных биотопах

Дата	Биотоп	По численности	По биомассе
19.06	I	<i>Filinia major</i> ; <i>Asplanchna priodonta</i> ;	<i>Asplanchna priodonta</i> ;
	II	nauplii Cyclopoida; copepoditae Cyclopoida	<i>Polyphemus pediculus</i>
	III	<i>Asplanchna priodonta</i> ; <i>Polyphemus pediculus</i>	<i>Polyphemus pediculus</i>
	IV	<i>Trichotria truncata</i> ; nauplii Cyclopoida; copepoditae Cyclopoida; <i>Polyphemus pediculus</i> ; <i>Ceriodaphnia reticulata</i>	<i>Polyphemus pediculus</i> ; <i>Ceriodaphnia reticulata</i> ; <i>Simocephalus vetulus</i>
28.06	I	<i>Polyphemus pediculus</i>	<i>Polyphemus pediculus</i>
	I	<i>Asplanchna priodonta</i> ; nauplii Cyclopoida	<i>Asplanchna priodonta</i>

Таблица 4.2.2.3. (продолжение)

Дата	Биотоп	По численности	По биомассе
	II	<i>Polyphemus pediculus</i>	<i>Polyphemus pediculus</i>
	III	copepoditae Cyclopoida; <i>Bosmina longirostris</i> ; <i>Diaphanosoma brachyurum</i> ; <i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	<i>Bosmina longirostris</i> ; <i>Diaphanosoma brachyurum</i> ; <i>Ceriodaphnia quadrangula</i>
	IV	nauplii Cyclopoida; copepoditae Cyclopoida; <i>Polyphemus pediculus</i>	<i>Polyphemus pediculus</i>
04.07	I	nauplii Cyclopoida; copepoditae Cyclopoida; <i>Bosmina longirostris</i>	nauplii Cyclopoida; copepoditae Cyclopoida; <i>Bosmina longirostris</i>
	II	nauplii Cyclopoida; copepoditae Cyclopoida; <i>Polyphemus pediculus</i>	<i>Polyphemus pediculus</i>
	III	<i>Polyarthra vulgaris</i> ; nauplii Cyclopoida; copepoditae Cyclopoida	nauplii Cyclopoida; copepoditae Cyclopoida
	IV	nauplii Cyclopoida; <i>Thermocyclops crassus</i> ; <i>Polyphemus pediculus</i>	<i>Polyphemus pediculus</i>
08.07	I	<i>Synchaeta pectinata</i> ; nauplii Cyclopoida	<i>Synchaeta pectinata</i> ; nauplii Cyclopoida
	II	nauplii Cyclopoida; <i>Polyphemus pediculus</i>	<i>Polyphemus pediculus</i> ; <i>Acroperus harpae</i>
	III	<i>Synchaeta tremula</i> ; nauplii Cyclopoida; <i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	<i>Synchaeta tremula</i> ; nauplii Cyclopoida; <i>Ceriodaphnia quadrangula</i>
	IV	<i>Polyphemus pediculus</i> ; <i>Scapholeberis mucronata</i>	<i>Polyphemus pediculus</i> ; <i>Scapholeberis mucronata</i>
12.07	I	<i>Synchaeta pectinata</i> ; <i>Keratella cochlearis</i> ; nauplii Cyclopoida	<i>Synchaeta pectinata</i> ; nauplii Cyclopoida
	II	<i>Synchaeta tremula</i> ; nauplii Cyclopoida	nauplii Cyclopoida; <i>Pleuroxus truncatus</i> ; <i>Scapholeberis mucronata</i>
	III	nauplii Cyclopoida; copepoditae Cyclopoida	nauplii Cyclopoida; copepoditae Cyclopoida; <i>Thermocyclops crassus</i>
	IV	<i>Trichocerca capucina</i> ; nauplii Cyclopoida; <i>Scapholeberis mucronata</i>	<i>Scapholeberis mucronata</i> ; <i>Pleuroxus truncatus</i> ; <i>Ceriodaphnia quadrangula</i>
15.07	I	<i>Synchaeta pectinata</i> ; <i>S. tremula</i>	<i>Synchaeta pectinata</i> ; copepoditae Cyclopoida;
	II	<i>Trichocerca brachyura</i> ; <i>T. capucina</i> ; <i>Polyarthra major</i> ; nauplii Cyclopoida; <i>Diaphanosoma brachyurum</i>	<i>Acroperus harpae</i> ; <i>Diaphanosoma brachyurum</i>
	III	nauplii Cyclopoida	nauplii Cyclopoida; copepoditae Cyclopoida
	IV	nauplii Cyclopoida	nauplii Cyclopoida; <i>Simocephalus vetulus</i>
19.07	I	<i>Filinia longiseta</i> ; <i>Polyarthra vulgaris</i> ; <i>Asplanchna priodonta</i> ; <i>Brachionus angularis</i>	<i>Asplanchna priodonta</i> ; copepoditae Cyclopoida; <i>Bosmina longirostris</i>
	II	<i>Asplanchna priodonta</i> ; <i>A. sieboldi</i> ; nauplii Cyclopoida; <i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	<i>Asplanchna priodonta</i> ; <i>Ceriodaphnia quadrangula</i> ; <i>Sida crystallina</i>

Таблица 4.2.2.3. (продолжение)

Дата	Биотоп	По численности	По биомассе
	III	nauplii Cyclopoida; copepoditae Cyclopoida; <i>Polyphemus pediculus</i>	copepoditae Cyclopoida; <i>Polyphemus pediculus</i>
	IV	nauplii Cyclopoida	nauplii Cyclopoida; <i>Diaphanosoma brachyurum</i>
24.07	I	<i>Bipalpus hudsoni</i> ; <i>Synchaeta pectinata</i> ; <i>Brachionus angularis</i> ; <i>Polyarthra vulgaris</i>	<i>Bipalpus hudsoni</i> ; copepoditae Cyclopoida
	II	<i>Synchaeta pectinata</i> ; <i>Trichocerca capucina</i> ; <i>Bipalpus hudsoni</i> ; <i>Asplanchna priodonta</i> ; nauplii Cyclopoida	<i>Bipalpus hudsoni</i>
	III	nauplii Cyclopoida	nauplii Cyclopoida; <i>Thermocyclops crassus</i> ; <i>Ceriodaphnia reticulata</i>
	IV	nauplii Cyclopoida; <i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	<i>Thermocyclops crassus</i> ; <i>Ceriodaphnia quadrangula</i>
02.08	I	<i>Bipalpus hudsoni</i> ; <i>Asplanchna priodonta</i> ; nauplii Cyclopoida	<i>Bipalpus hudsoni</i> ; <i>Asplanchna priodonta</i> ; copepoditae Cyclopoida; <i>Thermocyclops crassus</i>
	II	<i>Synchaeta pectinata</i> ; <i>Asplanchna priodonta</i> ; <i>Trichocerca elongata</i> ; <i>Brachionus angularis</i> ; nauplii Cyclopoida	<i>Synchaeta pectinata</i> ; <i>Asplanchna priodonta</i> ; <i>Alona quadrangularis</i>
	III	nauplii Cyclopoida	nauplii Cyclopoida; <i>Ceriodaphnia quadrangula</i> ; <i>Alona quadrangularis</i>
	IV	nauplii Cyclopoida; copepoditae Cyclopoida	copepoditae Cyclopoida; <i>Diaphanosoma brachyurum</i>

Величины индекса Шеннона-Уивера, рассчитанного по биомассе, снижались в зарослях макрофитов контрольного и заселенного птицами мелководья, причем минимальные значения зарегистрированы в условиях влияния крачек (табл. 4.2.2.1).

В целом, полученные результаты указывают на различия зоопланктона участков открытой воды и зарослей высших водных растений. Известно, что заросли макрофитов создают благоприятные условия для развития качественно и количественно богатых сообществ зоопланктона (Зимбалева, 1981; Мордухай-Болтовской, 1974; Мордухай-Болтовской и др., 1958; Столбунова, 1993, 1996, 2003 а, б, 2005). Однако полученные нами результаты не столь однозначны. 1. В условиях влияния птиц, особенно среди зарослей, используемых как субстрат для гнезд, отмечено снижение видового разнообразия зоопланктона. 2. На открытом участке воды контрольного мелководья численность

зоопланктона была выше, чем среди зарослей макрофитов, в то время как в условиях влияния птиц по численности преобладал зоопланктон зарослей макрофитов. 3. Основу численности сообществ в зарослях растений контрольного биотопа и на обоих участках колонии крачек составляли ракообразные, а на открытом пространстве контрольного — коловратки. 4. В зарослях макрофитов фоновый и находящегося под влиянием птиц мелководий возрастала биомасса зоопланктона, но при этом на контрольном участке была заметно выше доля коловраток в общей биомассе. 5. На участках открытой воды также отмечены резкие различия: на контрольном мелководье в общей биомассе была высока доля коловраток, в то время как в условиях влияния колонии крачек — веслоногих и ветвистоусых ракообразных.

Ряд показателей зоопланктона характеризует полузащищенное мелководье, заселенное птицами, как участок, испытывающий высокую степень органической нагрузки. Об этом свидетельствуют снижение числа видов, величин индексов Шеннона-Уивера и числа доминирующих видов, высокие показатели биомассы сообщества, а также господство Cladocera по численности и биомассе (Андроникова, 1996). Одновременно повышенное обилие коловраток на контрольном мелководье также способно выступать признаком высокой органической нагрузки на биотоп, причем, на более поздней стадии.

В целом, зоопланктон полузащищенного зарастающего мелководья в условиях влияния жизнедеятельности колонии речной крачки отличался высокой биомассой, преобладанием ветвистоусых ракообразных, низкой долей коловраток, снижением числа видов, в том числе доминирующих.

4.2.3. ЗООПЛАНКТОН ЗАЩИЩЕННОГО МЕЛКОВОДЬЯ В УСЛОВИЯХ ВЛИЯНИЯ ОЗЕРНОЙ ЧАЙКИ

За период изучения в планктоне выявлено 73 вида беспозвоночных, среди которых 35 коловраток, 12 веслоногих и 26 ветвистоусых ракообразных, причем максимальное число видов обнаружено на участке в районе поселения птиц (табл. 4.2.3.1). По величине коэффициента трофности фоновый участок (1.02)

характеризовался как эвтрофный, а заселенный чайками (0.88) — как мезотрофный.

Таблица 4.2.3.1. Видовой состав зоопланктона на фоновом (I) и заселенном птицами (II) участках защищенного мелководья

Виды	Участки	
	I	II
Rotifera		
<i>Asplanchna herricki</i> Guerne	+	+
<i>A. girodi</i> Guerne	+	+
<i>A. priodonta</i> Gosse	+	+
<i>A. sieboldi</i> (Leydig)	+	+
<i>Bipalpus hudsoni</i> (Imhof)	+	—
<i>Brachionus angularis</i> Gosse	+	—
<i>B. quadridentatus</i> Hermann	+	+
<i>Conochilus hippocrepis</i> (Schränk)	+	+
<i>C. unicornis</i> Rousselet	+	—
<i>Euchlanis deflexa</i> Gosse	+	+
<i>E. dilatata</i> Ehrenberg	—	+
<i>E. incisa</i> Carlin	+	+
<i>Filinia longiseta</i> (Ehrenberg)	+	—
<i>F. major</i> (Colditz)	+	—
<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse)	+	+
<i>K. quadrata</i> (Müller)	+	+
<i>Lecane (L.) luna</i> (Müller)	—	+
<i>L. (M.) bulla</i> Gosse	—	+
<i>L. (M.) lunaris</i> (Ehrenberg)	—	+
<i>Lepadella patella</i> (Müller)	—	+
<i>Macrotrachela quadricornitera</i>	—	+
<i>Mytilina mucronata</i> (Müller)	+	+
<i>Notholca acuminata</i> (Ehrenberg)	—	+
<i>Platyias quadricornis</i> (Ehrenberg)	—	+
<i>Polyarthra major</i> Burckhardt	+	+
<i>P. vulgaris</i> Carlin	—	+
<i>Pomholux complanata</i> Gosse	—	+
<i>P. sulcata</i> Hudson	+	—
<i>Synchaeta grandis</i> Zacharias	—	+
<i>S. pectinata</i> Ehrenberg	+	+
<i>Testudinella patina</i> (Herman)	—	+
<i>Trichocerca</i> (s. str.) <i>capucina</i> (Wierzejski et Zacharias)	+	—
<i>T. (s. str.) cylindrica</i> (Imhof)	—	+
<i>T. (s. str.) elongata</i> (Gosse)	+	+

Таблица 4.2.3.1. (продолжение)

Виды	Участки	
	I	II
<i>Trichotria truncata</i> (Whitelegge)	+	+
Copepoda		
<i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars)	+	+
<i>Eurytemora affinis</i> Poppe	+	+
<i>Acanthocyclops vernalis</i> (Fischer)	+	+
<i>A. viridis</i> (Jurine)	+	+
<i>Cyclops vicinus</i> Uljanin	+	+
<i>Eucyclops macrurus</i> (Sars)	+	+
<i>E. macruroides</i> (Lilljeborg)	+	+
<i>E. serrulatus</i> (Fischer)	+	+
<i>Macrocyclops albidus</i> (Jurine)	+	+
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus)	+	+
<i>Thermocyclops crassus</i> (Fischer)	+	+
<i>Th. oithonoides</i> (Sars)	+	—
Cladocera		
<i>Acroperus harpae</i> (Baird)	+	+
<i>Alona affinis</i> (Leydig)	+	+
<i>A. intermedia</i> (Sars)	+	+
<i>A. quadrangularis</i> (Fischer)	+	+
<i>A. rectangula</i> Sars	+	+
<i>Alonella nana</i> (Baird)	—	+
<i>Bosmina (Bosmina) longirostris</i> (O.F. Müller)	+	+
<i>B. (Eubosmina) longispina</i> Leydig	—	+
<i>Ceriodaphnia affinis</i> Lilljeborg	+	+
<i>C. quadrangula</i> (O.F. Müller)	+	+
<i>C. reticulata</i> (Jurine)	+	+
<i>C. pulchella</i> Sars	+	+
<i>Chydorus gibbus</i> (Richard)	—	+
<i>Ch. sphaericus</i> (O.F. Müller)	+	+
<i>Daphnia (Daphnia) cucullata</i> G. Sars	+	—
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> Lievin	+	+
<i>Eurycercus lamellatus</i> (O.F. Müller)	+	+
<i>Graptoleberis testudinaria</i> (Fischer)	+	+
<i>Ilyocryptus sordidus</i>	+	—
<i>Macrothrix hirsuticornis</i> Norman et Brady	—	+
<i>Pleuroxus aduncus</i> (Jurine)	+	+
<i>P. truncatus</i> (O.F. Müller)	+	+
<i>Polyphemus pediculus</i> (L.)	+	+
<i>Scapholeberis mucronata</i> (O.F. Müller)	+	+
<i>Sida crystallina</i> (O.F. Müller)	+	+

Таблица 4.2.3.1. (продолжение)

Виды	Участки	
	I	II
<i>Simocephalus vetulus</i> (O.F. Müller)	+	+
Всего видов Rotifera	22	28
Всего видов Copepoda	12	12
Всего видов Cladocera	22	24
Общее число видов	56	64

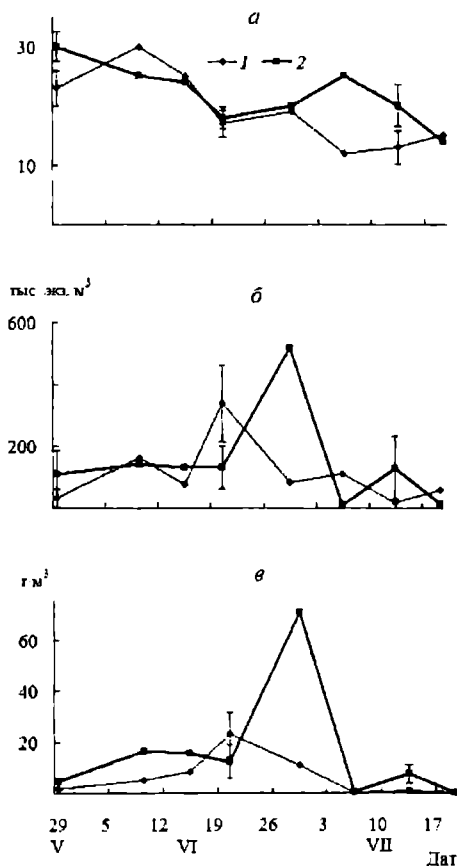


Рис. 4.2.3.1. Число видов (а), численность (б) и биомасса (в) зоопланктона на фоновом (1) и заселенном птицами (2) участках.

Среднее число видов в пробе достоверно не различалось, однако в зоне поселения птиц наблюдалось незначительное увеличение общего разнообразия за счет Copepoda и Cladocera при снижении количества таксонов Rotifera (табл. 4.2.3.2).

В начале и в конце периода исследований в районе гнездования птиц число видов в пробе было достоверно больше, чем на фоновом участке, в середине значимых различий не обнаружено

(рис. 4.2.3.1 а).

Средняя за время исследова-

ния численность зоопланктона в зоне поселения чаек была выше, чем на фоновой станции (табл. 4.2.3.2). Однако в отдельные даты наблюдений в половине случаев первенствовали сообщества контрольного биотопа, но лишь один раз различия были достоверными (рис. 4.2.3.1 б).

Таблица 4.2.3.2. Средние показатели количественного развития зоопланктона на фоновом (над чертой) и заселенном птицами (под чертой) участках

Показатель	Rotifera	Copepoda	Cladocera	Всего
Число видов	$\frac{6}{5}$	$\frac{5}{6}$	$\frac{8}{11}$	$\frac{19}{22}$
Численность, тыс. экз./м ³	$\frac{19}{6}$	$\frac{27}{28}$	$\frac{64}{114}$	$\frac{110}{148}$
Биомасса, г/м ³	$\frac{0.01}{0.03}$	$\frac{0.23}{0.25}$	$\frac{6.09}{15.73}$	$\frac{6.34}{16.01}$

Основу численности зоопланктона на обоих участках составляли ветвистоусые ракообразные, причем в зоне поселения чаек их доля была выше, чем в контроле (табл. 4.2.3.3). В отдельные сроки наблюдений отмечены достоверные различия представленности таксономических групп зоопланктеров: в начале и середине периода изучения на участке гнездования птиц доля Copepoda была значимо больше, в середине и в конце — ниже доля коловраток. На фоновой станции в течение периода исследования обнаружена тенденция к увеличению обилия коловраток, на заселенном птицами участке — к снижению. Среди видов, доминирующих по численности, на контрольном биотопе отмечены *Asplanchna priodonta*, *Polyphemus pediculus*, *Conochilus unicornis*, *Bosmina longirostris*, *Acroperus harpae*, *Ceriodaphnia pulchella*, *Polyarthra vulgaris*, *Synchaeta pectinata*, *Brachionus angularis*, науплиусы и копеподиты Cyclopoida, на заселенном птицами — *Asplanchna priodonta*, *Polyphemus pediculus*, *Acroperus harpae*, *Chydorus sphaericus*, *Ceriodaphnia pulchella*, *Simocephalus vetulus* и ювенильные Cyclopoida.

Таблица 4.2.3.3. Доля (%) таксономических групп зоопланктона в общей численности (над чертой) и биомассе (под чертой)

Дата	Rotifera		Copepoda		Cladocera	
	I	II	I	II	I	II
29.05	32.1±9.8	36.5±6.4	34.2±8.7*	56.6±9.8*	33.6±14.9*	6.8±6.6*
09.06	0.7±0.6*	5.2±2.1*	2.9±1.9*	6.7±3.1*	96.3±15.6	88.1±12.1
	19.5	0.4	29.7	8.2	50.8	91.5
15.06	0.3	0.004	8.3	1.1	91.4	98.9
	1.2	3.7	10.4	10.9	88.4	85.5
20.06	0.0116	0.043	1.8	1.5	98.2	98.5
	0.3±0.15*	0.002±0.001*	5.3±4.9*	20.8±9.4*	94.4±11.5	79.2±15.8
29.06	0.001±0.0007	0.0003±0.0002	1.2±0.8	1.9±0.11	98.8±12.4	98.0±18.1
	8.5	0.1	64.7	8.2	26.8	91.7
06.07	0.02	0.001	6.0	0.2	93.9	99.8
	49.0	7.1	50.8	33.7	0.3	59.2
13.07	15.0	1.5	66.2	19.2	18.8	79.4
	19.1±10.4*	0.4±0.35*	40.7±9.6	41.2±12.1	40.1±8.9	58.4±17.8
19.07	0.2±0.1*	0.004±0.0003*	12.5±6.3	9.9±8.3	87.2±17.1	90.1±9.3
	71.5	0.8	27.5	69.3	1.0	29.9
Среднее	19.7	0.0	29.3	37.4	51.0	62.6
	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 участок, II — заселенный птицами участок. * Достоверные различия.

Значимых различий величин индекса Шеннона-Уивера, рассчитанных по численности, на фоновом (2.52 бит/экз.) и заселенном птицами (2.54 бит/экз.) участках не зафиксировано.

Зоопланктон обследованных участков различался и по биомассе. Средняя за период наблюдений ее величина на мелководье, заселенном птицами, в 2.5 раза превышала таковую на фоновой станции (табл. 4.2.3.2), и лишь в одном случае была ниже, хотя различия были не достоверны (рис. 4.2.3.1 в).

Основу биомассы на обеих станциях составляли ветвистые рачки (табл. 4.2.3.3). Однако в течение времени исследования отмечена тенденция к увеличению доли коловраток в общей биомассе зоопланктона на фоновой станции и к снижению на подверженной влиянию птиц. На контрольном участке по биомассе доминировали *Polyphemus pediculus*, *Bosmina longirostris*, *Ceriodaphnia pulchella*, *Acroperus harpae*, *Simocephalus vetulus*, *Sida crystallina*, науплиусы и копепоиды циклопов.

На заселенном птицами участке среди доминантов отмечены *Simocephalus vetulus*, *Polyphemus pediculus*, *Acroperus harpae*, *Macrocyclops albidus*, *Eurycercus lamellatus*, *Scapholeberis mucronata*, *Biapertura affinis* и *Ceriodaphnia dubia*.

По величине индекса Шеннона-Уивера (1.60 бит/г — на фоновом и 1.78 бит/г — на заселенном птицами участках), рассчитанного по биомассе, достоверных различий между зоопланктоном исследованных участков не выявлено.

На изученном участке мелководья, где располагалась колония *Larus ridibundus*, по данным БПК₅ зафиксировано высокое содержание лабильного органического вещества (см. главу 3), что свидетельствует о лучшей по сравнению с фоновым участком кормовой базе зоопланктеров.

Отсутствие различий по содержанию биогенных элементов на исследованных биотопах можно объяснять наличием зарослей высших водных растений, которые играют существенную роль в резервировании и круговороте биогенных элементов, в том числе и поступающих в избытке. В результате этого в ряде случаев количество биогенных элементов на зарастающих фоновых и эвтрофируемых участках не различается (Клоченко и др., 2005; Лукина, Смирнова, 1988; Wiece et al., 1985 и др.). Кроме того, поступающие с продуктами жизнедеятельности птиц вещества могут быстро вступать в круговорот, или, нахо-

дятся в неорганической мало растворимой форме, осаждаются (Gwiazda, 1996; Unckless, Makarewicz, 2007).

В структуре зоопланктона, развивающегося в условиях влияния жизнедеятельности птиц, зарегистрированы изменения, обычно происходящие на начальных стадиях эвтрофирования (Андроникова, 1996). В частности, увеличивалось число видов за счет коловраток и ветвистоусых ракообразных, возрастали численность и биомасса зоопланктона. Кроме того, важно отметить, что на участках водоема, прилегающих к местам гнездования водных птиц, изменялись и продукционные характеристики зоопланктона: в зонах влияния птиц увеличивалась продукция сообществ планктонных беспозвоночных: в 2.8–8.4 раза в условиях полузащищенного побережья и в 7.7–17.4 раза на защищенных участках побережья, в 2.2–6.0 раз возрастали величины P/B -коэффициентов (табл. 4.2.3.4).

Одновременно наблюдались и отличия от сообществ зоопланктона, развивающихся на фоновом участке, а также в условиях высокой степени органической нагрузки при антропогенном эвтрофировании (Андроникова, 1996). Так, в течение периода исследований в зоопланктоне побережья, используемого птицами для гнездования, доля коловраток в общей численности и биомассе сообщества снижалась.

В условиях влияния продуктов жизнедеятельности птиц в числе доминирующих видов не было коловраток, а на контрольном участке они составляли почти половину обнаруженных таксонов. В начале и середине периода изучения на мелководье в зоне поселения чаек зарегистрирована достоверно большая доля веслоногих ракообразных, а в конце — достоверно меньшая доля коловраток. Продукционные характеристики зоопланктона в районе влияния птиц на защищенном мелководье возрастали лишь в начале и середине периода гнездования (май–июнь), а в конце (июль) — были меньше, чем на фоновом участке. Кроме того, и на полузащищенном и защищенном участках в июле сокращалась величина P/B -коэффициента, что в большей степени свидетельствует об обратном эвтрофированию процессе, наряду с показателями P/B -коэффициентов ветвистоусых рачков и коловраток, а также изменениями C_2/P_z и P/R в отдельные периоды наблюдений.

Таблица 4.2.3.4. Средние величины продукционных характеристик зоопланктона на фоновых (1) и находящихся в зоне влияния водных птиц (2) участках разнотипных мелководий Рыбинского водохранилища (кал/м³)

Показатель		Тип мелководья											
		Полузащитенное						Защищенное					
		Май		Июнь		Июль		Май		Июнь		Июль	
		1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
P	Общ.	7.3	20.3	28.2	178.8	1.4	11.7	0.8	13.9	27.1	209.2	58.9	16.6
	Rot	0.21	0.09	0.04	0.23	0.023	0.22	0.32	5.14	3.65	0.13	0.07	0.01
	Cop	1.1	4.9	1.7	10.6	0.3	6.5	1.1	6.5	48.7	16.5	2.5	10.1
	Clad	51.9	32.2	21.6	58.4	2.1	23.4	15.3	27.1	335.1	1028.8	8.4	47.3
	P ₂	27.5	34.3	12.5	262.5	1.6	26.4	9.0	32.4	312.8	567.5	44.6	47.7
R	P ₁	25.7	2.8	10.8	184.6	0.8	3.7	7.7	6.3	74.6	477.2	38.8	9.8
	Общ.	99.9	74.4	45.1	140.6	4.7	63.1	32.0	76.0	772.9	1960.4	23.2	118.3
	Rot	0.3	0.1	0.0	0.3	0.0	0.3	0.4	6.3	4.5	0.2	0.1	0.0
	Cop	3.2	14.6	5.0	31.9	0.8	19.4	3.2	19.4	146.0	49.6	7.4	30.4
	Clad	96.5	59.7	40.0	108.4	3.9	43.5	28.4	50.3	622.4	1910.6	15.7	87.8
C	R ₂	51.3	65.9	24.2	514.2	3.1	52.1	17.3	62.3	598.7	1047.6	95.5	92.3
	R ₃	48.2	8.5	20.9	393.5	1.6	11.0	14.7	13.6	174.2	912.8	80.6	26.0
	Rot	0.7	0.3	0.1	0.7	0.1	0.8	1.0	15.0	12.3	0.4	0.2	0.0
	Cop	5.6	24.9	9.3	54.3	1.5	34.2	5.9	35.1	255.6	82.1	14.0	53.5
	Clad	94.0	216.8	102.3	538.9	9.8	111.0	29.5	126.2	1589.5	2121.5	40.0	193.7
P/B	C ₂	54.4	225.2	60.2	325.7	7.6	127.7	20.5	151.6	1497.0	1368.6	29.7	206.5
	C ₃	45.9	16.8	51.5	268.3	3.8	18.4	15.9	24.7	360.4	835.5	24.5	40.8
	P ₁ /B	1.4	7.6	12.2	27.0	6.7	4.3	0.5	3.0	5.2	12.7	59.1	2.2
	P _{Rot} /B _{Rot}	25.0	40.7	40.7	24.5	38.2	35.8	26.0	21.0	217.6	195.2	30.1	34.2
	P _{Cop} /B _{Cop}	17.1	20.5	17.6	15.3	18.6	20.1	21.8	20.6	112.2	88.3	19.8	13.8
C ₂ /P ₂	P _{Clad} /B _{Clad}	9.7	13.2	9.8	9.9	10.8	9.8	9.6	6.6	69.7	63.0	9.7	7.1
	C ₂ /P ₂	7.4	11.1	2.1	1.8	5.4	10.9	25.6	10.9	55.2	6.5	0.5	12.4
	P/R	0.07	0.27	0.63	1.27	0.30	0.19	0.02	0.18	0.04	0.11	2.54	0.14

Резюме

В условиях открытого мелководья мезотрофно-эвтрофного водоема продукты жизнедеятельности колонии птиц способствовали изменению соотношения таксономических групп, увеличению числа видов зоопланктеров, однако относительно контрольного участка значимых различий численности и биомассы сообществ не отмечено.

На полузащищенном и защищенном участках литорали по сравнению с фоновыми биотопами в зоопланктоне отмечено: 1) увеличение числа видов ракообразных, обнаруженных в пробе; 2) снижение доли Rotifera в общей численности и биомассе сообществ; 3) сокращение среди доминантов числа видов Rotifera; 4) увеличение биомассы зоопланктона за счет Copepoda и Cladocera.

Среди отличий зоопланктона между полузащищенным и защищенным участками литорали, заселенной колониями птиц, выделены следующие: 1) на полузащищенном мелководье зафиксировано снижение видового разнообразия Rotifera по сравнению с фоновым участком, на защищенном мелководье, напротив, возрастание; 2) на полузащищенном мелководье видовое разнообразие зоопланктона было ниже, чем на фоновом участке, на защищенном — выше; 3) в течение периода исследований на полузащищенном мелководье происходило повышение доли Copepoda в общей численности и биомассе сообществ, на защищенном значительно возрастало обилие Cladocera и снижалась доля Rotifera; 4) продукция зоопланктона в полузащищенном прибрежье возрастала в течение всего периода гнездования, а в защищенном лишь в начале и середине.

4.3. ЗООПЛАНКТОН ВЫСОКОТРОФНЫХ ОЗЕР В УСЛОВИЯХ ВЛИЯНИЯ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ ГИДРОФИЛЬНЫХ ПТИЦ

4.3.1. ЗООПЛАНКТОН ОЗ. ЧИСТОЕ В УСЛОВИЯХ ВЛИЯНИЯ СЕРОЙ ЦАПЛИ

На мелководье, испытывающем влияние продуктов жизнедеятельности цапель, отмечено несколько большее видовое богатство зоопланктонов, чем на фоновом участке (табл. 4.3.1.1).

Таблица 4.3.1.1. Видовой состав зоопланктона мелководий на фоновом (I) и находящемся под влиянием колонии цапель (II) участках

Таксон	Участки	
	I	II
Rotifera		
<i>Brachionus angularis</i> Gosse	+	+
<i>B. quadridentatus</i> Hermann	+	+
<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrenb.	—	+
<i>E. incisa</i> Carlin	—	+
<i>E. lucksiana</i> Hauer	+	+
<i>Filinia longiseta</i> (Ehrenb.)	+	+
<i>Keratella cochlearis tecta</i> (Gosse)	+	+
<i>K. quadrata</i> (O.F. Müller)	+	+
<i>Lecane (L.) luna</i> (Müller)	+	+
<i>L. (M.) lunaris</i> (Ehrenb.)	+	+
<i>Mytilina ventralis ventralis</i> (Ehrenb.)	—	+
<i>Testudinella patina</i> (Hermann)	+	+
Copepoda		
<i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars)	+	+
<i>Acanthocyclops vernalis</i> (Fischer)	+	+
<i>Cyclops vicinus</i> (Uljanin)	+	+
<i>Thermocyclops crassus</i> (Fischer)	+	—
Cladocera		
<i>Acroperus harpae</i> Baird	+	—
<i>Alona affinis</i> (Leydig)	+	+
<i>A. rectangula</i> Sars	+	+
<i>Bosmina (Bosmina) longirostris</i> (O.F. Müller)	+	+
<i>Ceriodaphnia pulchella</i> Sars	+	+
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller)	+	+
<i>Daphnia (Daphnia) cucullata</i> Sars	+	+

Таблица 4.3.1.1. (продолжение)

Таксон	Участки	
	I	II
<i>D. (D.) hyalina</i> (Leydig)	+	+
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Lievin)	+	+
<i>Eurycercus lamellatus</i> (O.F. Müller)	—	+
<i>Graptoleberis testudinaria</i> (Fischer)	—	+
<i>Leptodora kindtii</i> (Focke)	+	+
<i>Limnosida frontosa</i> Sars	+	+
<i>Pleuroxus aduncus</i> (Jurine)	+	—
<i>Scapholeberis mucronata</i> (O.F. Müller)	+	+
<i>Sida crystallina</i> (O.F. Müller)	—	+
<i>Simocephalus vetulus</i> (O.F. Müller)	—	+
Всего видов Rotifera	9	12
Всего видов Copepoda	4	3
Всего видов Cladocera	13	15
Общее число видов	26	30

По величине коэффициента трофности исследованные участки характеризовались, как эвтрофные, причем в зоне гнездования птиц величина коэффициента была незначительно больше (1.55), чем на фоновом участке (1.41).

В июне максимальное количество видов зафиксировано на участке, подверженном влиянию птиц — 28 видов (12 — Rotifera, 3 — Copepoda и 13 — Cladocera), на фоновом участке — 20 (7, 3 и 10 соответственно). В июле в зоне воздействия колонии птиц число видов планктонных беспозвоночных снижалось до 15 (4 — Rotifera, 1 — Copepoda и 10 — Cladocera), на фоновом участке — до 13 (соответственно 3, 1 и 9). В августе наибольшее количество видов было отмечено на контрольной станции — 15 видов (3 — Rotifera, 2 — Copepoda и 10 — Cladocera), на участке, испытывающем влияние птиц — 12 (соответственно 2, 1 и 9).

Среднее число видов беспозвоночных в одной пробе на участке рядом с колонией цапель было достоверно больше в июне, в июле это сохранялась на уровне тенденции, а в августе отмечено незначительное увеличение их количества на фоновом мелководье (табл. 4.3.1.2).

Максимальные величины численности и биомассы зоопланктона в июне зарегистрированы в прибрежье, прилегающем к колонии птиц (табл. 4.3.1.2). По численности различия между участками были достоверными.

Таблица 4.3.1.2. Число видов (*S*), численность (*N*), биомасса (*B*) зоопланктона, доля (%) таксономических групп зоопланктеров, отношение численности мирных и хищных ракообразных (N_{Clad}/N_{Cope}) на фоне (I) и находящемся под влиянием колонии цапель (II) участках

Показатель		Июнь		Июль		Август	
		I	II	I	II	I	II
<i>S</i>	Rotifera	2.4±1.7	6.3±1.3	1.4±0.9	2.2±1.1	0.6±0.9	0.4±0.5
	Copepoda	1.3±0.5	1.4±0.5	1.0±0.0	0.8±0.4	1.0±0.7	0.4±0.5
	Cladocera	5.3±1.6	7.0±1.6	5.0±1.2	5.8±2.3	6.0±1.2	6.0±1.2
	Всего	8.9±2.4	14.6±1.9*	7.4±1.5	8.8±2.3	7.6±2.1	6.8±1.8
		9.9±7.2	2.4±0.9	0.08±0.04	0.3±0.2	0.1±0.1	0.4±0.5
<i>N</i>	Rotifera, %	76.5±9.5	52.5±20.8	96.3±1.5	97.6±1.0	41.4±16.4	84.3±5.4*
	Copepoda, %	13.6±4.8	45.1±21.2*	3.6±1.5	2.1±1.0	58.5±16.3	15.3±5.1*
	Cladocera, %	40.3±10.1	167.5±57.1*	460.3±134.1	370.0±40.5	192.5±8.7	40.5±14.3*
	Общая, тыс. экз./м³	0.6±0.9	0.8±1.2	0.004±0.002	0.09±0.07	0.002±0.004	0.02±0.04
	Rotifera, %	19.4±24.8	28.6±21.5	53.5±31.2	83.4±14.3	9.9±7.0	28.1±13.5
<i>B</i>	Copepoda, %	80.1±25.6	70.6±21.3	46.5±31.2	16.5±14.3	90.1±7.0	71.9±13.5
	Cladocera, %	0.6±0.3	1.5±0.8	2.6±0.4	1.4±0.4*	5.8±1.2	1.2±0.9*
	Общая, г/м³	0.18±0.08	1.34±1.45	0.04±0.02	0.02±0.01	1.88±1.52	0.19±0.08*
	N_{Clad}/N_{Cope}						

Примечание. Представлены средние значения и ошибки средних,* — достоверные отличия ($P \leq 0.05$).

Основу численности на обоих участках составляли Copepoda, при этом на фоновой станции была значимо меньше доля Cladocera (табл. 4.3.1.2). Здесь доминировали науплиусы и копеподиты циклопов, а также *Brachionus angularis*. На участке, находящемся под влиянием продуктов жизнедеятельности птиц — ювенильные особи веслоногих рачков, *Ceriodaphnia pulchella* и *Bosmina longirostris*.

По биомассе на обоих участках преобладали кладоцеры (табл. 4.3.1.2). На фоновой станции доминировали *Leptodora kindtii*, *Limnosida frontosa* и копеподиты циклопов, в зоне влияния цапель — *Ceriodaphnia pulchella*, *Bosmina longirostris*, *Daphnia cucullata*, а также копеподиты и взрослые особи *Cyclops vicinus* и *Acanthocyclops vernalis*.

В июле значимых различий по численности зоопланктеров не обнаружено, однако в условиях влияния птиц при достоверно меньшей биомассе сообщества наблюдалась тенденция к ее снижению (табл. 4.3.1.2). Основу численности по-прежнему составляли веслоногие рачки за счет доминирования ювенильных особей. Ведущей таксономической группой по биомассе также были представители Copepoda, однако отмечена тенденция к увеличению их относительного обилия в зоне воздействия колонии при сокращении доли Cladocera. На фоновом участке по биомассе доминировали науплиусы и копеподиты циклопов, *Leptodora kindtii*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Limnosida frontosa*, на участке, находящемся в районе стока продуктов жизнедеятельности птиц — ювенильные циклопы, *L. frontosa* и *Diaphanosoma brachyurum*.

В августе по численности и биомассе достоверно преобладал зоопланктон фонового участка (табл. 4.3.1.2). При этом доля веслоногих рачков в общей численности на контрольном участке была значимо меньше, а ветвистоусых рачков — больше, чем в зоне влияния птиц; в биомассе наблюдалась аналогичная тенденция изменений. По численности на обоих участках доминировали *Limnosida frontosa*, ювенильные циклопы, *Daphnia cucullata*, по биомассе на фоновом мелководье господствовали *D. cucullata*, *Limnosida frontosa*, копеподиты циклопов, а на участке, расположенном в зоне влияния колонии птиц — *L. frontosa*, *Leptodora kindtii* и копеподиты циклопов.

Следовательно, в начале периода активного выкармливания птенцов — в июне — поступление продуктов жизнедеятельности птиц способствовало увеличению количества зоопланктона, а также величин $N_{\text{Clad}}/N_{\text{Cop}}$ (табл. 4.3.1.2), что наблюдается и при антропо-

погенном эвтрофировании (Андроникова, 1996). Однако имелся ряд отличий от последствий антропогенного воздействия: увеличилось число видов беспозвоночных, не зарегистрировано сокращения числа доминантов, среди которых не отмечено коловраток-индикаторов высокой степени органической нагрузки, в отличие от фонового участка, где доминировала *Brachionus angularis*. В июле и августе в зоне влияния колонии птиц по сравнению с фоновым мелководьем снижалась биомасса зоопланктона, что может свидетельствовать о возрастании органической нагрузки на этот участок акватории озера (Андроникова, 1996 и мн. др.). Одновременно зарегистрирован ряд изменений, обычно не наблюдаемых при антропогенном воздействии: большая доля веслоногих ракообразных в общей численности и биомассе зоопланктона и меньшая величина $N_{\text{Clad}}/N_{\text{Cоп.}}$. Кроме того не происходило смены доминантов, среди которых не обнаружено видов-индикаторов высокой степени органической нагрузки.

4.3.2. ЗООПЛАНКТОН ОЗЕР БАССЕЙНА Р. ОКИ В УСЛОВИЯХ ВЛИЯНИЯ ВОДОПЛАВАЮЩИХ ПТИЦ

Наибольшим видовым богатством отличался зоопланктон оз. Лакашинское, где было обнаружено 57 видов беспозвоночных, среди которых 29 коловраток, 7 веслоногих и 21 ветвистоусых ракообразных (табл. 4.3.2.1). В составе зоопланктона оз. Пригорочное отмечено 49 видов: 24 вида коловраток, 3 — веслоногих и 22 — ветвистоусых ракообразных (табл. 4.3.2.1).

Таблица 4.3.2.1. Видовой состав зоопланктона фоновых (I) и заселенных птицами (II) участков озер Лакашинское и Пригорочное

Таксон	Оз. Лакашинское		Оз. Пригорочное	
	I	II	I	II
Rotifera				
<i>Asplanchna henrietta</i> Langh.	—	+	—	—
<i>A. priodonta</i> Gosse	+	+	+	+
<i>Brachionus angularis</i> Gosse	—	+	+	+
<i>B. calyciflorus dorcas</i> Gosse	+	—	—	—
<i>B. c. spinosus</i> Wierz.	+	+	—	—
<i>B. diversicornis diversicornis</i> (Daday)	+	+	—	—

Таблица 4.3.2.1. (продолжение)

Таксон	Оз. Лакашинское		Оз. Пригорочное	
	I	II	I	II
<i>B. quadridentatus</i> Hermann	+	+	—	—
<i>B. variabilis</i> Hempel	—	—	+	+
<i>Conochiloides coenobasis</i> Skorikov	—	—	+	+
<i>Dissotrocha aculeata</i> Ehrenb.	—	—	—	+
<i>Euchlanis deflexa</i> Carlin	+	+	+	—
<i>E. dilatata</i> Ehrenb.	+	+	+	+
<i>E. triquetra</i> Ehrenb.	—	—	+	+
<i>Filinia longiseta longiseta</i> (Ehrenb.)	+	+	—	—
<i>F. major</i> (Colditz)	—	+	—	—
<i>Hexarthra mira</i> (Hudson)	—	—	+	—
<i>Kellicottia longispina</i> Kell.	+	+	—	—
<i>Keratella cohlearis tecta</i> (Gosse)	+	+	+	—
<i>K. quadrata</i> (O.F. Müller)	+	+	+	+
<i>Lecane</i> (L.) <i>luna</i> (O.F. Müller)	+	+	+	+
<i>L. (M.) arcuata</i> (Bryce)	—	+	—	—
<i>L. (M.) bulla</i> (Gosse)	—	+	+	+
<i>L. (M.) lunaris</i> (Ehrenb.)	—	+	+	+
<i>L. (M.) quadridentata</i> (Ehrenb.)	—	—	+	—
<i>Lepadella patella</i> (O.F. Müller)	+	—	—	—
<i>Mytilina ventralis ventralis</i> (Ehrenb.)	+	+	+	+
<i>Platyias patulus</i> (O.F. Müller)	+	+	+	+
<i>P. quadricornis</i> (Ehrenb.)	+	+	—	+
<i>Polyarthra dolichoptera</i> Idelson	+	—	+	+
<i>P. major</i> Bruckh.	+	+	+	+
<i>Testudinella patina</i> (Hermann)	+	+	+	—
<i>Trichocerca</i> (s. str.) <i>capucina</i> (Wierz. et Zachar.)	+	+	+	+
<i>T. (s. str.) cylindrica</i> (Imhof)	+	+	+	—
<i>T. (s. str.) pusilla</i> (Lauterb.)	+	+	+	+
<i>T. (Diurella) tenuior</i> (Gosse)	+	—	—	—
Copepoda				
<i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars)	+	—	—	—
<i>Acanthocyclops vernalis</i> (Fisch.)	—	+	+	—
<i>Cyclops vicinus</i> Uljanin	+	+	—	—

Таблица 4.3.2.1. (продолжение)

Таксон	Оз. Лакашинское		Оз. Пригорочное	
	I	II	I	II
<i>Eucyclops macrurus</i> Sars	+	+	+	—
<i>Macrocyclops albidus</i> (Jurine)	—	+	—	—
<i>Mesocyclops leuckarti</i> Claus	+	+	—	+
<i>Thermocyclops crassus</i> Sars	—	+	—	—
Cladocera				
<i>Acroperus harpae</i> Baird	+	—	+	+
<i>Alona affinis</i> (Leydig)	+	+	+	+
<i>A. quadrangularis</i> (O.F. Müller)	+	—	+	+
<i>A. rectagula</i> Sars	+	+	+	+
<i>Alonella nana</i> (Baird)	—	+	+	—
<i>Bosmina (Bosmina) longirostris</i> (O.F. Müller)	+	+	+	+
<i>Camptocercus rectirostris</i> Schoedl.	—	—	+	+
<i>Ceriodaphnia pulchella</i> Sars	+	+	+	+
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller)	+	+	+	+
<i>Daphnia (Daphnia) cucullata</i> Sars	+	+	+	—
<i>D. (D.) longispina</i> O.F. Müller	—	+	+	+
<i>D. (D.) pulex</i> Leydig	—	+	—	+
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Lievin)	+	+	—	—
<i>Eurycercus lamellatus</i> (O.F. Müller)	+	+	+	+
<i>Graptoleberis testudinaria</i> (Fischer)	+	+	+	+
<i>Latonura rectirostris</i> (O.F. Müller)	—	—	+	+
<i>Leptodora kindtii</i> (Focke)	+	+	—	—
<i>Macrothrix rosea</i> (Jurine)	+	—	+	+
<i>Pleuroxus aduncus</i> (Jurine)	—	+	+	+
<i>P. truncatus</i> (O.F. Müller)	+	+	+	+
<i>Polyphemus pediculus</i> (L.)	—	—	—	+
<i>Scapholeberis mucronata</i> (O.F. Müller)	+	+	+	+
<i>Sida crystallina</i> (O.F. Müller)	+	+	—	+
<i>Simocephalus vetulus</i> (O.F. Müller)	+	+	+	+

Таблица 4.3.2.1. (продолжение)

Таксон	Оз. Лакашинское		Оз. Пригорочное	
	I	II	I	II
Всего видов Rotifera	23	25	22	18
Всего видов Copepoda	4	6	2	1
Всего видов Cladocera	17	18	19	20
Общее число видов	44	49	43	39

На фоновом мелководье оз. Лакашинское число видов, зарегистрированных в течение периода исследований, было ниже, чем в зоне колонии (табл. 4.3.2.2). В оз. Пригорочное число видов на обоих участках было одинаковым, но в зоне гнездования несколько сокращалось видовое богатство Rotifera и возрастало Cladocera.

Важно отметить, что обе станции оз. Лакашинское по коэффициенту трофности характеризовались как гипертрофные, однако величина коэффициента на фоновом участке (6.02) была выше, чем в районе поселения птиц (4.16). Еще большие различия зарегистрированы на участках оз. Пригорочное, где вода фоновой станции характеризовалась как гиперэвтрофная (4.71), а в районе гнездования птиц — эвтрофная (2.14).

Между разнотипными участками исследуемых озер значимых различий по количеству видов в одной пробе не зафиксировано, исключение составляло несколько большее число таксонов веслоногих ракообразных в зоне влияния птиц оз. Лакашинское (табл. 4.3.2.2).

В среднем за период изучения и в каждую дату наблюдений численность и биомасса зоопланктеров на фоновом мелководье оз. Лакашинское были выше, чем на участке, заселенном птицами, исключение наблюдалось лишь во второй половине июня и в первой половине июля (рис. 4.3.2.1 а).

В конце мая, в июне и августе на обоих участках литорали оз. Лакашинское основу численности зоопланктона составляли ветвистоусые ракообразные (рис. 4.3.2.1 б). В первой половине июля на фоновом биотопе также первенствовали кладоцеры, в то время как в зоне влияния птиц — веслоногие рачки. Во второй половине июля и в сентябре на обоих мелководьях доминировали Copepoda. На контрольном участке практически в течение всего периода наблюдений отмечалась меньшая численность и доля в общей численности веслоногих ракообразных, и большие величини-

ны аналогичных характеристик коловраток и ветвистоусых ракообразных. В среднем за исследованный период эти показатели различались достоверно (табл. 4.3.2.2).

Таблица 4.3.2.2. Показатели зоопланктона ($M \pm m$) на фоновых (I) и заселенных птицами (II) участках

Показатель	Оз. Лакашинское		Оз. Пригорочное	
	I	II	I	II
S_{Rotifera}^{**}	$\frac{6.0 \pm 0.7}{20}$	$\frac{5.4 \pm 0.6}{24}$	$\frac{5.3 \pm 1.0}{17}$	$\frac{4.7 \pm 1.0}{15}$
S_{Copepoda}	$\frac{1.0 \pm 0.1^*}{4}$	$\frac{1.7 \pm 0.3}{6}$	$\frac{1.2 \pm 0.3}{1}$	$\frac{1.3 \pm 0.4}{1}$
$S_{\text{Cladocera}}$	$\frac{6.0 \pm 0.4}{15}$	$\frac{6.1 \pm 0.3}{16}$	$\frac{8.1 \pm 1.0}{17}$	$\frac{8.4 \pm 0.6}{19}$
$S_{\text{Общее}}$	$\frac{13.0 \pm 1.0}{39}$	$\frac{13.2 \pm 0.8}{46}$	$\frac{14.6 \pm 1.5}{35}$	$\frac{14.4 \pm 1.1}{35}$
N_{Rotifera}	$\frac{\text{тыс. экз./м}^3}{\%}$	$\frac{97.7 \pm 38.8^*}{14.0 \pm 3.2^*}$	$\frac{18.0 \pm 4.7}{4.6 \pm 1.1}$	$\frac{28.1 \pm 8.7^*}{14.1 \pm 6.7}$
				$\frac{175.4 \pm 122.3}{27.0 \pm 13.9}$
N_{Copepoda}	$\frac{\text{тыс. экз./м}^3}{\%}$	$\frac{147.8 \pm 22.6^*}{21.0 \pm 4.4^*}$	$\frac{208.7 \pm 34.5}{42.2 \pm 4.3}$	$\frac{158.6 \pm 37.0}{56.6 \pm 8.8}$
				$\frac{23.0 \pm 41.2}{44.9 \pm 9.7}$
$N_{\text{Cladocera}}$	$\frac{\text{тыс. экз./м}^3}{\%}$	$\frac{484.9 \pm 499.6^*}{62.0 \pm 6.3}$	$\frac{456.4 \pm 117.7}{53.2 \pm 5.1}$	$\frac{106.4 \pm 44.1}{29.3 \pm 9.8}$
				$\frac{67.1 \pm 19.7}{28.1 \pm 8.2}$
$N_{\text{Общее}}$	$\frac{\text{тыс. экз./м}^3}{\%}$	$\frac{1730.4 \pm 498.4^*}{683.1 \pm 129.4}$	$\frac{293.0 \pm 62.0}{293.0 \pm 62.0}$	$\frac{365.5 \pm 146.4}{365.5 \pm 146.4}$
B_{Rotifera}	$\frac{\text{г/м}^3}{\%}$	$\frac{0.2 \pm 0.1^*}{4.0 \pm 1.2^*}$	$\frac{0.02 \pm 0.01}{0.8 \pm 0.3}$	$\frac{0.02 \pm 0.01}{2.7 \pm 2.0}$
				$\frac{0.2 \pm 0.2}{12.8 \pm 9.9}$
B_{Copepoda}	$\frac{\text{г/м}^3}{\%}$	$\frac{1.0 \pm 0.2^*}{21.1 \pm 4.4^*}$	$\frac{1.9 \pm 0.5}{31.2 \pm 4.3}$	$\frac{1.1 \pm 0.3}{54.3 \pm 10.2}$
				$\frac{0.8 \pm 0.3}{38.8 \pm 7.3}$
$B_{\text{Cladocera}}$	$\frac{\text{г/м}^3}{\%}$	$\frac{12.2 \pm 3.4}{76.0 \pm 5.2}$	$\frac{8.6 \pm 2.5}{68.0 \pm 4.5}$	$\frac{1.5 \pm 0.7}{43.0 \pm 10.1}$
				$\frac{0.8 \pm 0.2}{48.4 \pm 7.8}$
$B_{\text{Общее}}$	$\frac{\text{г/м}^3}{\%}$	$\frac{13.4 \pm 3.5}{76.0 \pm 5.2}$	$\frac{10.6 \pm 2.9}{68.0 \pm 4.5}$	$\frac{2.6 \pm 0.9}{43.0 \pm 10.1}$
H_N		$\frac{1.98 \pm 0.2}{1.65 \pm 0.1}$	$\frac{2.14 \pm 0.1}{1.75 \pm 0.1}$	$\frac{2.43 \pm 0.2}{2.05 \pm 0.2}$
H_B				$\frac{2.14 \pm 0.2}{2.03 \pm 0.1}$
E		9.5	9.8	5.6
				3.9

Примечание. * — достоверные отличия; ** — в числителе число видов в среднем за одну съемку, в знаменателе — за весь период наблюдений.

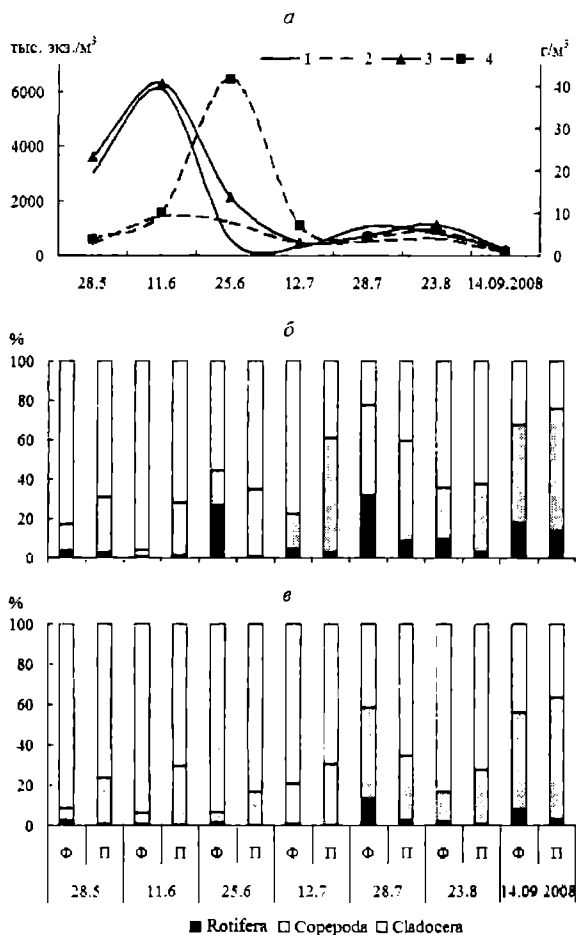


Рис. 4.3.2.1. Показатели зоопланктона оз. Лакашинское. *а* — численность и биомасса на фоновом участке (1, 3) и в зоне гнездовий птиц (2, 4), *б* — доля таксономических групп в общей численности, *в* — доля таксономических групп в общей биомассе; Ф — фоновая станция; П — в зоне влияния птиц.

По числу таксонов, доминирующих по численности, различий между мелководьями оз. Лакашинское не было. Однако на фоновом участке среди них обнаружено 3 вида коловраток и 3 вида ветвистоусых рачков: *Keratella quadrata* (5.0%), *Euchlanis dilatata* (36.6%), *Trichocerca cylindrica* (6.7%), *Bosmina longirostris* (7–

88.0%), *Ceriodaphnia pulchella* (5.5–63.8%), *Chydorus sphaericus* (10.6%), а также науплиусы (9.4–19.3%) и копеподиты (9.8–21.0%) циклопов, в то время, как в зоне влияния птиц коловраток не отмечено, а массового развития достигали *Bosmina longirostris* (10.7–68.3%), *Chydorus sphaericus* (7.3–33.8%), *Ceriodaphnia pulchella* (7.3–48.0%), *Sida crystallina* (5.4%), *Simocephalus vetulus* (18.0%), *Macrocyclus albidus* (6.1%), науплиусы (6.5–40.1%) и копеподиты (7.6–26.5%) циклопов.

По величине индекса Шеннона-Уивера, рассчитанного по численности, значимых различий между зоопланктоном исследованных мелководий оз. Лакашинское не обнаружено (табл. 4.3.2.2).

Основу биомассы на изученных мелководьях оз. Лакашинское в течение всего периода исследований составляли ветвистоусые ракообразные, лишь в сентябре первенствовали веслоногие (рис. 4.3.2.1 в). На фоновом биотопе практически в каждую дату наблюдений и достоверно в среднем за время изучения биомасса и доля ветвистоусых рачков и коловраток в общей биомассе были выше, а доля веслоногих рачков — ниже, чем в зоне гнездования птиц (рис. 4.3.2.1 в, табл. 4.3.2.2).

На фоновом участке среднее число доминирующих видов составляло 3 (1–5 видов), на заселенном птицами участке — 4 (3–6 видов). Среди доминирующих по биомассе видов на контрольном мелководье зарегистрировано 4 вида ветвистоусых, 1 — коловраток и 1 — веслоногих ракообразных: *Bosmina longirostris* (13.9–76.1%), *Ceriodaphnia pulchella* (16.4–94.8%), *Sida crystallina* (5.5–12.0%), *Chydorus sphaericus* (7.9–10.8%), *Euchlanis dilatata* (16.7%), *Cyclops vicinus* (5.4%) и копеподиты циклопов (5.4–39.2%), а на участке в зоне влияния птиц — 6 видов ветвистоусых и 3 вида веслоногих ракообразных: *Chydorus sphaericus* (6.8–29.0%), *Bosmina longirostris* (6.6–58.5%), *Sida crystallina* (7.9–20.5%), *Ceriodaphnia pulchella* (6.1–74.2%), *Simocephalus vetulus* (7.3–43.0%), *Scapholeberis mucronata* (13.7%), *Thermocyclops crassus* (10.7%), *Cyclops vicinus* (9.5%), *Macrocyclus albidus* (8.0%) и копеподиты Cyclopoida (6.1–38.4%).

Величины индекса Шеннона-Уивера, рассчитанного по биомассе зоопланктона, на изученных мелководьях достоверно не различались (табл. 4.3.2.2).

Численность и биомасса зоопланктона фонового мелководья оз. Пригорочное большую часть периода исследований были выше,

чем в зоне гнездования птиц, однако в среднем значимых различий не обнаружено. При этом плотность коловраток на контрольном биотопе была достоверно меньше (рис. 4.3.2.2 а, табл. 4.3.2.2).

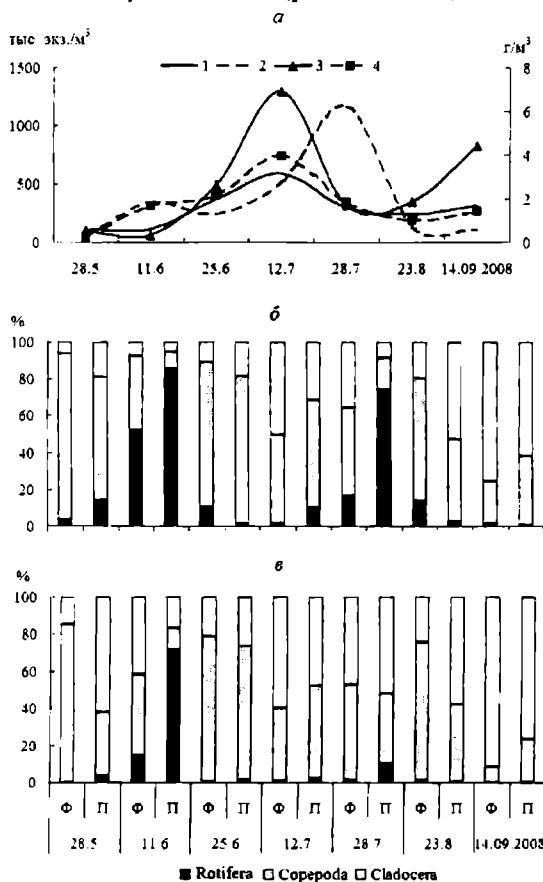


Рис. 4.3.2.2. Показатели зоопланктона оз. Пригорочное. Обозначения те же, что на рис. 4.3.2.1.

Основу численности на обоих участках составляли Rotifera и Copepoda, лишь в отдельные периоды ведущее положение занимали Cladocera (рис. 4.3.2.2 б). В среднем за период наблюдения достоверных различий относительного обилия отдельных таксономических групп зоопланктона в общей численности не обнаружено. При этом в зоне гнездования отмечена тенденция к увеличению

доли коловраток и уменьшению доли веслоногих ракообразных (табл. 4.3.2.2).

Число доминантов на обоих мелководьях было одинаковым. На фоновом и заселенном птицами участке среди них отмечены науплиусы (соответственно 10.5–41.1 и 8.4–47.6%) и копепоидиты (10.7–56.6 и 5.3–62.5%) циклопов, *Conochiloides coenobasis* (5.7–46.2 и 5.4–83.4%), *Graptoleberis testudinaria* (12.0 и 6.7–15.3%), *Ceriodaphnia pulchella* (11.7 и 5.8–8.5%), *Pleuroxus truncatus* (11.1 и 12.2%), *Alona rectangula* (26.0 и 21.0–29.7%), *Acroperus harpae* (6.5–12.4 и 7.8%). Кроме них на фоновом биотопе доминировали *Alona affinis* (10.9–20.1%), *Lecane lunaris* (6.8%) и *Latonura rectirostris* (16.4), в зоне влияния птиц — *Polyarthra major* (15.4%), *Mytilina ventralis* (6.3%) и *Latonura rectirostris* (10.2%).

По величине индекса Шеннона-Уивера, рассчитанного по численности, между зоопланктоном исследованных мелководий достоверных различий не отмечено (табл. 4.3.2.2).

Большую часть времени исследований основу биомассы зоопланктона фоновом участке оз. Пригорочное составляли веслоногие ракообразные, зоны гнездования птиц — ветвистоусые рачки и коловратки (рис. 4.3.2.2 в). Но в среднем за время исследования биомасса и доля таксономических групп в общей биомассе на изученных мелководьях достоверно не различались (табл. 4.3.2.2).

Состав и число доминирующих по биомассе видов на обоих мелководьях были практически сходными. Среди доминантов на фоновом участке и в районе гнездования отмечены *Ceriodaphnia pulchella* (соответственно 5.9–10.0 и 12.8–37.4%), *Simocephalus vetulus* (8.1–17.4 и 8.7–20.4%), *Pleuroxus truncatus* (18.9 и 7.9%), *Latonura rectirostris* (12.9–59.2 и 11.9%), *Graptoleberis testudinaria* (10.2–20.4 и 8.9–21.9%), *Camptocercus rectirostris* (6.7–10.6 и 9.8–39.9%), копепоидиты *Cyclopoida* (7.7–73.9 и 23.0–92.6%). *Chydorus sphaericus* (7.8%), *Acroperus harpae* (5.1–8.7%), *Acanthocyclops vernalis* (25.9%), *Euchlanis triquetra* (11.0%) доминировали только на контрольном биотопе, *Eurycercus lamellatus* (8.3–17.9%), *Polyphemus pediculus* (10.6%), *Conochiloides coenobasis* (9.3–10.2%) и *Alona rectangula* (8.2–19.6%) — только в зоне влияния птиц.

На исследованных мелководьях величины индекса Шеннона-Уивера, рассчитанного по биомассе зоопланктона, значимых различий не имели (табл. 4.3.2.2).

Полученные данные свидетельствуют о различиях количественной представленности зоопланктона фоновых и заселенных

птицами участков литорали малых высокотрофных озер. На обоих водоемах численность и биомасса планктонных животных в зоне гнездования птиц были ниже, чем на фоновых участках. Одновременно в зоне влияния птиц на двух водоемах зарегистрированы отличия показателей зоопланктона.

В районе колонии птиц на оз. Лакашинское по сравнению с фоновым участком было больше видовое богатство и число доминантов, достоверно больше численность, биомасса и доля веслоногих ракообразных, а величины этих показателей коловраток и ветвистоусых рачков — меньше. В оз. Пригорочное значимых отличий развития отдельных таксономических групп зоопланктеров в разнотипных мелководьях не наблюдалось (за исключением численности Rotifera). В условиях влияния птиц отмечена тенденция к увеличению численности, биомассы и относительного обилия коловраток и ветвистоусых ракообразных.

Как показано выше, исследования на мелководьях Рыбинского водохранилища, оз. Севан и оз. Чистое выявили значимые отличия показателей зоопланктона фоновых и находящихся в зоне влияния продуктов жизнедеятельности птиц биотопов. В районе гнездования птиц на этих водоемах, как и в оз. Лакашинское, в зоопланктоне увеличивалась доля веслоногих ракообразных, сокращалось обилие коловраток, которые также не были отмечены среди доминантов или их число сокращалось. То есть, несмотря на дополнительное поступление органических веществ с продуктами жизнедеятельности птиц, зарегистрированы изменения, которые обычно не просто не наблюдаются при антропогенном эвтрофировании, а характерны для менее трофных водоемов (Андроникова, 1996). Однако, в районе гнездования оз. Пригорочное развитие зоопланктона шло иным путем и в большей степени соответствовало реакции, характерной для антропогенного воздействия — преимущественного развития достигали коловратки и ветвистоусые рачки.

Возможная причина наблюдаемых различий — отличия водоемов по площади, емкости и количеству гнездящихся птиц. Так, в оз. Лакашинское плотность поселения птиц составляла ~ 80–145 экз./га, и влияние продуктов их жизнедеятельности в большей степени было приурочено к району гнездования. В оз. Пригорочное плотность колонии птиц составляла ~ 160–360 экз., их воздействие, по всей видимости, распространялось на всю площадь водоема. При этом непосредственно в зоне гнездования птиц избыточное поступление органических веществ вызывало изменение зоопланк-

тона, аналогичное изменениям при антропогенном эвтрофировании. Но влияние продуктов жизнедеятельности птиц, доходившее до фонового мелководья, приводило здесь к перестройке зоопланктона, как на участках, приуроченных к поселениям птиц на мелководьях Рыбинского водохранилища и оз. Севан — увеличению численности и биомассы зоопланктона, доли веслоногих ракообразных и сокращению обилия коловраток.

Таким образом, реакция зоопланктона на поступление продуктов жизнедеятельности гнездящихся в прибрежье птиц неоднозначна. Она зависит не только от изначального трофического статуса водного объекта, степени его зарастания, но и от площади водоема и количества птиц, т.е. от нагрузки, приходящейся на единицу площади.

Резюме

В гипертрофных водоемах реакция зоопланктона на поступление продуктов жизнедеятельности гидрофильных птиц может различаться в начале и в конце периода гнездования. В начале периода выкармливания птенцов увеличивались количество зоопланктона и величины соотношения численности Cladocera и Copepoda, что характерно для антропогенного эвтрофирования (Андроникова, 1996). Однако при этом возрастало разнообразие, не сокращалось число доминирующих видов, среди которых не отмечено массового развития коловраток-индикаторов высокой степени органической нагрузки. В конце периода гнездования в зоне влияния колонии птиц по сравнению с фоновым мелководьем снижалась биомасса зоопланктона, что может свидетельствовать о высокой органической нагрузке на этот участок акватории озера (Андроникова, 1996 и мн. др.). Одновременно здесь отмечен ряд изменений, обычно не наблюдаемых при антропогенном воздействии: большая доля веслоногих ракообразных в общей численности и биомассе зоопланктона и меньшая величина соотношения численности Cladocera и Copepoda. Кроме этого не происходило смены доминантов, среди которых не обнаружено видов-индикаторов высокой степени органической нагрузки.

Реакция зоопланктона на поступление в водоем продуктов жизнедеятельности гнездящихся в прибрежье птиц зависит от нагрузки, приходящейся на единицу площади, а также степени зарастания озер.

Глава 5

МЕЖГОДОВЫЕ РАЗЛИЧИЯ ЗООПЛАНКТОНА В УСЛОВИЯХ ВЛИЯНИЯ ГИДРОФИЛЬНЫХ ПТИЦ

5.1. ВЛИЯНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ КОЛОНИИ ВОДОПАЛАВАЮЩИХ ПТИЦ НА ЗООПЛАНКТОН ЛИТОРАЛЬНОЙ ЗОНЫ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Межгодовые колебания численности птиц могут определяться множеством факторов. Относительно рукотворных водоемов мы полагаем, что не последнюю роль среди них играет изменение уровня воды.

Для анализа использованы данные, полученные в период гнездования птиц (май – июль) в 2007 и 2009 гг. на защищенном зарастающем участке литоральной зоны Волжского плеса Рыбинского водохранилища (рис. 3.3). Кроме того, были привлечены данные, полученные здесь в 2011 г.

В 2007 г. практически весь апрель и до середины мая — до начала гнездования птиц — происходило стабильное повышение уровня воды до отметки 101.87 м¹ (рис. 5.1.1). Продержавшись в районе этой отметки в течение одной декады, уровень стал постепенно снижаться в среднем по 10 см в декаду. В мае 2009 г. уровень Рыбинского водохранилища резко поднялся на 120 см, причем, наибольший подъем пришелся на момент заселения птицами гнезд. В дальнейшем уровень стабилизировался, и весь июнь и начало июля оставался примерно на одной отметке — 101.84 м, затем наблюдалось его стабильное снижение по 15 см в декаду.

Растительный покров исследованного защищенного мелководья представлен в основном тростником южным (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.) и камышом озерным (*Scirpus lacustris* L.), которые доминируют в широкой части протоки, давая примерно по 40% площади зарослей при общей степени зарас-

¹ Авторы приносят искреннюю благодарность н.с. ИБВВ РАН А.И. Цветкову за предоставленные данные по уровню воды.

тания около 60%. Первый сосредоточен у берегов, второй выходит к середине протоки, нередко пятна его зарослей разной плотности бывают разбросаны по всей ее ширине. Занимаемый колонией гнездящихся чайковых птиц большой залив протоки имеет более разнообразную растительность и существенные различия по степени зарастания в годы с разным уровнем стояния воды на водохранилище.

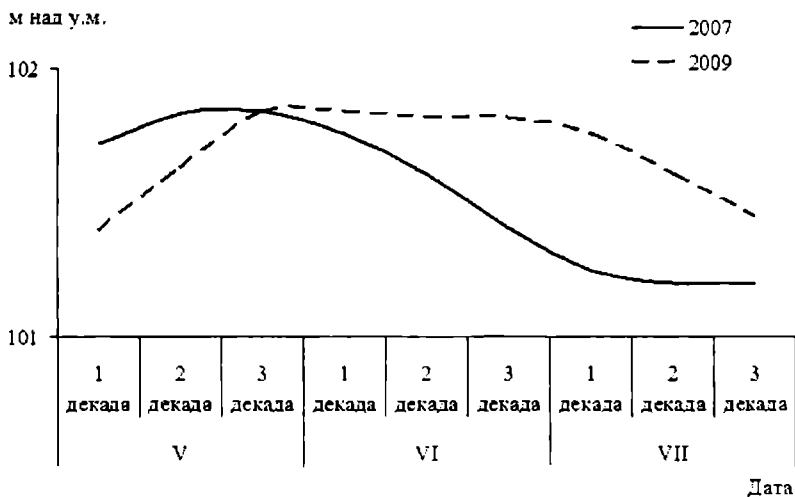


Рис. 5.1.1. Уровень воды водохранилища в 2007 и 2009 гг.

При средней степени обводнения мелководий (2007 г.) заселенный птицами участок протоки зарастал на 90%, и в его покрове господствовал занимающий около 60% акватории манник большой, который образовывал обширные чистые и сложно устроенные ценозы с осокой острой, хвощом приречным, жерушником земноводным, омежником водным, горцем земноводным и другими растениями. За этими полями манника располагались прибрежные пятна и полосы тростника. В узкой и наиболее глубокой центральной части залива отмечена мозаика сообществ кувшинки, стрелолиста, сусака, омежника, камыша озерного, сочетающихся с погруженными в воду пузырчаткой обыкновенной, ряской трехдольной и различными рдестами.

В годы с высоким уровнем стояния воды (2009 г.) манниковые поля практически исчезали. От них на наиболее мелководных местах оставались небольшие пятна-островки, на которых птицы устраивали гнезда. В этих пятнах много камыша укореняющегося (*Scirpus radicans* Schkuhr) и ежеголовника всплывшего (*Sparganium emersum* Rehm.). Освободившиеся от манника места были заняты, главным образом, погруженной формой омежника водного (*Oenanthe aquatica* var. *batrachiifolia* A. Bobrov). Почти неизменными оставались сообщества наиболее глубокой центральной части залива, где преобладали заросли кувшинки, пузырчатки, рдестов, сочетающиеся с куртинами камыша, стрелолиста и других растений. У берегов были хорошо заметны местами весьма обширные заросли тростника. В целом степень зарастания снижалась до 70%, при этом заросли воздушно-водных растений занимали $\leq 25\%$ (т.е. залив выглядел слабо, или умеренно зарастающим). Фоновый участок залива, расположенный в его нижней части, имел такое же 70%-е зарастание с господством тростника, перед полями которого располагалась редкая полоса пятен камыша озерного с густыми пятнами горца земноводного и рдеста блестящего (*Potamogeton lucens* L.). Другие виды макрофитов имели менее существенное значение.

Увеличение уровня воды в мае 2009 г., кроме изменений степени зарастания макрофитами, способствовало снижению среднемесячной температуры воды (табл. 5.1.1).

Таблица 5.1.1. Среднемесячная температура воды на фоновых (I) и находящихся под влиянием птиц (II) участках литоральной зоны Волжского плеса Рыбинского водохранилища

Месяц	Год	Станция	
		I	II
Май	2007	21.0	20.9
	2009	15.2	15.4
Июнь	2007	21.0	21.1
	2009	20.5	20.7
Июль	2007	20.8	21.0
	2009	20.9	20.9

В 2007 г. колония озерных чаек насчитывала ~ 300 особей, количество жилых гнезд ~ 150. В середине мая 2009 г. на том же участке было обнаружено 35 гнезд озерной чайки. Однако при резком повышении уровня воды гнезда утонули, численность птиц в колонии снизилась до единичных особей. В конце мая, на расстоянии 300 м от бывшей колонии озерной чайки образовали колонию малые чайки (*Larus minutus* Pallas) (~ 40 гнезд), в непосредственной близости от них в небольшом количестве гнездились черная (3 гнезда) и речная (5 гнезд) крачки.

За период исследований в 2007 г. максимальное число видов зоопланктеров было обнаружено на мелководье, заселенном птицами, причем увеличение разнообразия происходило за счет коловраток и ветвистоусых рачков. В 2009 г. наибольшее видовое богатство отмечено на фоновом участке (табл. 5.1.2). Общее число видов, зафиксированных за период изучения, в 2009 г. было меньше, чем в 2007 г.

По коэффициенту трофности в 2007 г. фоновый участок характеризовался как эвтрофный, а испытывающий влияние птиц как мезотрофный (табл. 5.1.2).

Таблица 5.1.2. Число видов и коэффициент трофности зоопланктона фоновых (I) и находящихся под влиянием птиц (II) участков литоральной зоны Волжского плеса Рыбинского водохранилища

Показатель	Год	Таксон	Станция	
			I	II
Число видов	2007	Rotifera	22	28
	2009		21	19
	2011		20	21
	2007	Copepoda	12	12
	2009		3	2
	2011		4	4
	2007	Cladocera	22	24
	2009		18	17
	2011		19	24
	2007	Общее	56	64
	2009		42	38
	2011		43	49
Коэффициент трофности	2007		1.02	0.88
	2009		12.00	5.50
	2011		1.20	3.41

В 2009 г. зарегистрировано сокращение разнообразия ракообразных, в результате чего величины коэффициента трофности соответствовали гипертрофным условиям. При этом в оба года исследований в зоне влияния птиц величины коэффициента трофности были меньше, чем на фоновом участке.

Среднее число видов в пробе в мае–июне 2009 г. независимо от влияния птиц было достоверно ниже, чем в 2007 г. В зоне влияния птиц в начале (2007 г.) и конце (2007 и 2009 гг.) периода их гнездования происходило значимое увеличение количества видов (рис. 5.1.2 а).

При повышении уровня воды в 2009 г., по сравнению с аналогичным периодом 2007 г., на фоновом и заселенном птицами участках средняя численность зоопланктона незначительно увеличивалась (соответственно в 1.2 и 1.1 раз) (рис. 5.1.2 б).

В 2007 и 2009 гг. лишь в отдельные сроки периода гнездования достоверно бо́льшая численность зоопланктона была в зоне влияния птиц (рис. 5.1.2 б). На фоновом участке в 2009 г. относительно данных 2007 г. в мае и июле зарегистрировано значимое увеличение численности зоопланктона, в июне — снижение. В тоже время на участке в зоне влияния птиц различия по численности были недостоверны.

В 2009 г., по сравнению с предыдущим периодом изучения, на обоих биотопах в общей численности зоопланктона возрастала доля коловраток (на фоновом в среднем в 66.0, в районе гнездовья — в 3910 раз), веслоногих ракообразных (3.1 и 2.0 раза соответственно) и сокращалась доля ветвистоусых рачков (в 11.0 и 3.2 раза соответственно) (рис. 5.1.3 а–в).

В 2007 г. в июне и июле в зоне влияния продуктов жизнедеятельности птиц сокращалась доля коловраток (рис. 5.1.3 а), в мае и июне — ветвистоусых рачков (рис. 5.1.3 в), на протяжении всего периода гнездования возрастало обилие веслоногих ракообразных (рис. 5.1.3 б).

В 2009 г. сокращение доли коловраток и увеличение доли веслоногих ракообразных происходило на протяжении всего времени исследований, однако было выражено слабее, чем в 2007 г. Обилие коловраток в 2007 г. снижалось в среднем в 65 раз, в 2009 г. — в 3.5 раза, доля веслоногих увеличивалась соответственно в 2.2 и 1.4 раза. При этом нужно учесть, что в 2009 г.

наблюдалось повышение доли ветвистоусых ракообразных в среднем в 4.2 раза, в то время как в 2007 г. она возростала лишь в июле в 1.5 раза.

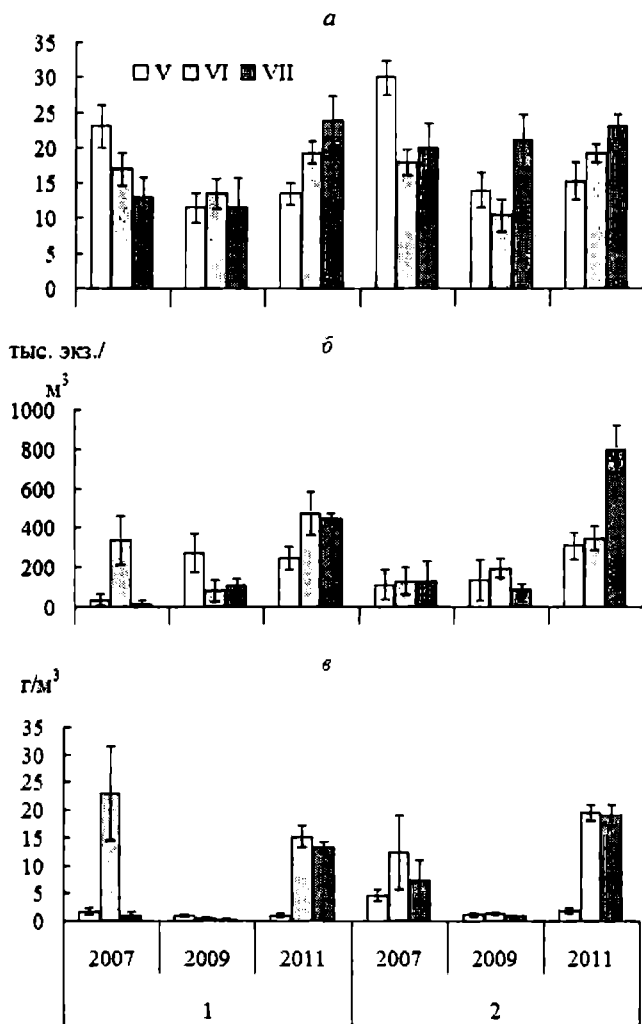


Рис. 5.1.2. Число видов (а), численность (б) и биомасса (в) зоопланктона фонового (1) и испытывающего влияние птиц (2) участков в разные годы изучения ($M \pm m$, $n = 15$).

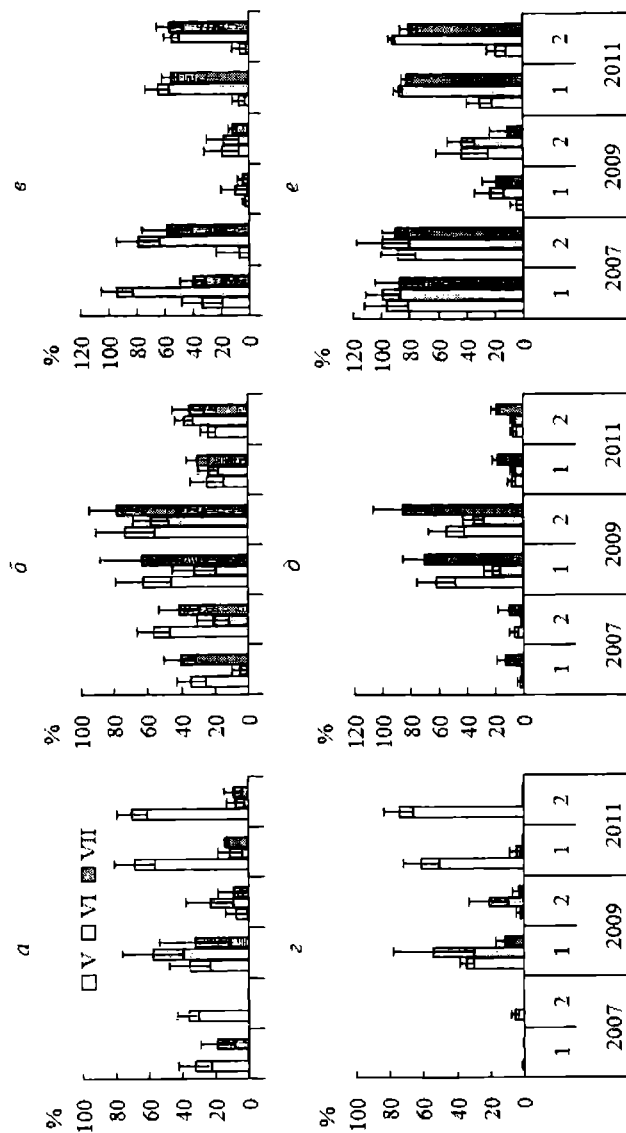


Рис. 5.1.3. Доля (*Mnemiopsis*; $n = 15$) таксономических групп в общей численности (а–б) и биомассе (г–е) сообществ зоопланктона фонового (1) и испытывающего влияние птиц (2) участков в разные годы изучения: коловратки (а, г), веслоногие (б, д) и ветвистоусые ракообразные (в, е).

Среди доминирующих по численности видов в 2007 г. на фоновом биотопе отмечены *Asplanchna priodonta*, *Polyphemus pediculus*, *Conochilus unicornis*, *Bosmina longirostris*, *Acroperus harpae*, *Ceriodaphnia pulchella*, *Polyarthra vulgaris*, *Synchaeta pectinata*, *Brachionus angularis*, науплиусы и копеподиты Cyclopoida, на заселенном птицами — *Asplanchna priodonta*, *Polyphemus pediculus*, *Acroperus harpae*, *Chydorus sphaericus*, *Ceriodaphnia pulchella*, *Simocephalus vetulus*, науплиусы и копеподиты Cyclopoida. В 2009 г. на обоих биотопах мелководья среди доминантов зарегистрированы науплиусы и копеподиты Cyclopoida, *Brachionus calyciflorus spinosus*, *Polyarthra dolichoptera*, *Keratella quadrata*, *Platytia patulus*, *Chydorus sphaericus* и *Acroperus harpae*. Такие виды, как *Keratella cochlearis*, *Mytilina ventralis*, *Euchlanis deflexa*, *Simocephalus vetulus* доминировали только на фоновом участке, а *Asplanchna priodonta*, *Ceriodaphnia pulchella*, *Bosmina longirostris*, *Lecane luna* — только на участке в районе гнездовья. Каких либо закономерностей в изменении числа доминантов на исследованных участках не обнаружено.

При более высоком уровне воды в 2009 г. как на фоновом участке, так и на мелководье в районе гнездования птиц биомасса зоопланктона была в среднем меньше, чем в 2007 г. в 14.9 и 7.7 раза соответственно (рис. 5.1.2 в). В оба года исследований биомасса зоопланктона в районе гнездования птиц отличалась от таковой на фоновом участке. В 2007 г. в начале и конце времени гнездования она была достоверно выше (в среднем в 3.6 раза), в 2009 г. лишь в мае не отмечено значимо большей биомассы сообщества в районе колонии чаек, а в среднем за период изучения она была выше в 2.1 раза (рис. 5.1.2 в).

При повышении уровня воды в 2009 г. относительно данных, полученных в 2007 г., и на фоновом участке и в зоне воздействия птиц в общей биомассе зоопланктона возрастала доля коловраток и веслоногих ракообразных, а также сокращалось обилие ветвистоусых рачков (рис. 5.1.3 а–д). При поступлении продуктов жизнедеятельности птиц независимо от межгодовых различий уровня воды доля коловраток снижалась, но увеличивалась доля веслоногих ракообразных (рис. 5.1.3 а, б). В условиях высокого уровня воды в 2009 г., по сравнению с аналогичным периодом 2007 г., в начале и середине времени гнездования в

зоне влияния птиц повышалось обилие ветвистоусых рачков, а в конце, в гораздо меньшей степени, сокращалась доля коловраток (в 3.4 раза в 2009 г. против 53.3 раз в 2007 г.) (рис. 5.1.3 г, е).

На контрольном участке в 2007 г. по биомассе доминировали *Polyphemus pediculus*, *Bosmina longirostris*, *Ceriodaphnia pulchella*, *Acroperus harpae*, *Simocephalus vetulus*, *Sida crystallina*, науплиусы и копепоидиты циклопов, на заселенном птицами — *Simocephalus vetulus*, *Polyphemus pediculus*, *Acroperus harpae*, *Macrocyclus albidus*, *Eurycercus lamellatus*, *Scapholeberis mucronata*, *Alona affinis* и *Ceriodaphnia dubia*. В 2009 г. доминировали науплиусы и копепоидиты Cyclopoida, *Brachionus calyciflorus spinosus*, *Polyphemus pediculus*, *Asplanchna priodonta*, *Simocephalus vetulus*, *Acroperus harpae*, *Ceriodaphnia pulchella*, *Cyclops vicinus*, *Bosmina longirostris*, *Daphnia galeata* и *Chydorus sphaericus*, только на фоновом участке — *Cyclops strenuus*, *Eucyclops macrurus*, *Polyarthra dolichoptera*, *Graptoleberis testudinaria*, *Scapholeberis mucronata*, *Euchlanis deflexa*, *Alona rectangula* и *Eurycercus lamellatus*, только в районе гнездового участка — *Daphnia cucullata* и *Sida crystallina*.

Полученные результаты указывают на то, что нестабильный режим уровня воды водохранилища в начале периода гнездования отрицательно сказывается на успешном воспроизводстве популяции водоплавающих птиц, гнезда которых расположены в зоне зарослей макрофитов защищенной литорали. Резкое увеличение уровня воды приводит к затоплению гнезд, после чего птицы покидают территорию размножения, которая повторно заселяется другим видом птиц, образующим 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 отмечено сокращение степени зарастания изучаемого участка литорали в среднем на 20%. Кроме этого, повышение уровня воды, в том числе и в результате выпадения атмосферных осадков на фоне снижения температуры воздуха, приводит к уменьшению температуры воды в начале периода гнездования птиц.

Изменения качества среды способствовало модификации показателей зоопланктона. На обоих участках снижалось общее видовое богатство зоопланктона. Больше всего уменьшалось

разнообразие Crustacea, благодаря чему возрастали величины коэффициента трофности, а в составе доминантов повышалось число видов Rotifera. Кроме этого, в 2009 г. независимо от приуроченности к гнездовому участку отмечено достоверное увеличение доли веслоногих ракообразных и снижение доли ветвистоусых в общей биомассе сообщества (табл. 5.1.3).

Таблица 5.1.3. Коэффициенты корреляции между показателями зоопланктона и периодом исследования (2007 и 2009 гг.) ($n = 45$)

Показатель	Участок	
	Фоновый	В зоне гнездовий
Общая биомасса	—	-0.84
Доля Copepoda в общей биомассе	0.83	0.87
Доля Cladocera в общей биомассе	-0.99	-0.94

Примечание. «—» — отсутствие достоверной связи.

Только в зоне гнездового участка в 2009 г. достоверно сокращалась биомасса зоопланктона (табл. 5.1.3). Наряду с этим, если в 2007 г. численность зоопланктона в районе поселения чаек относительно фонового участка за период гнездования была больше в среднем в 3.9 раза, а биомасса — в 3.6 раза, то в 2009 г. всего в 1.2 и 2.1 раза соответственно. Это могло быть вызвано уменьшением численности колонии птиц и, как следствие, снижением органической нагрузки.

Таким образом, резкий подъем уровня водохранилища способствовал снижению температуры воды, сокращению зарослей макрофитов в местах прежде сильного зарастания литорали и затоплению гнезд водоплавающих птиц. После этого произошло изменение видового состава и численности колонии птиц на исследованной территории. В результате снижения численности колонии количество поступающих в воду продуктов жизнедеятельности водоплавающих птиц сократилось. При этом в зоопланктоне уменьшилось разнообразие ракообразных, увеличился коэффициент трофности, в составе доминантов повысилось число видов коловраток. Кроме этого, в общей биомассе зоопланктона возросла доля Copepoda и снизилась доля Cladocera, что могло быть связано с уменьшением степени зарастания участков.

Численность колоний птиц определяется не только уровнем воды водохранилища, но и другими факторами, в результате чего могут наблюдаться значительные межгодовые вариации. Увеличение численности колоний птиц может быть результатом череды удачных сезонов, когда большая часть факторов способствует успешному размножению, выживанию и зимовке птиц. Даже небольшие различия в датах разрушения ледового покрова или температуры могут привести к заметным колебаниям численности орнитофауны.

В 2011 г. плотность колонии на защищенном зарастающем участке Волжского плеса в начале гнездования была максимальной — 460 особей на 1 га, в то время как в 2007 г. ~ 150, а в 2009 г. ~ 30. Кроме гнезд чаек в колонии были обнаружены 2 гнезда лысухи (*Fulica atra* L.) и 7 гнезд большой поганки (*Podiceps cristatus* L.). В районе гнездования чаек держались также смешанные стаи нырковых (*Aythya*) и речных уток (*Anas*) численностью до 100 особей: хохлатые чернети (*Aythya fuligula* L.), красноголовые нырки (*A. ferina* L.), кряквы (*Anas platyrhynchos* L.), свиязи (*A. penelope* L.), чирки-трескунки (*A. querquedula* L.), чирки-свистунки (*A. crecca* L.), широконоски (*A. clypeata* L.). Единично или в небольшом количестве встречались сизые чайки (*Larus canus* L.), белокрылые крачки (*Chlidonias leucopterus* Temm.), серые цапли (*Ardea cinerea* L.), большие белые цапли (*A. alba* L.), болотные луни (*Circus aeruginosus* L.), а так же два выводка гоголей (*Bucephala clangula* L.), состоящие из 5 птенцов и взрослой самки каждый. На расстоянии 250–300 м от колонии чаек гнездились 5 пар речной крачки (*Sterna hirundo* L.) и 4 пары черной крачки (*Chlidonias nigra* L.). Следовательно, учитывая все виды птиц, а также факт увеличения их численности по мере вылупления и роста птенцов, можно говорить о том, что плотность поселения гидрофильных птиц в 2011 г. была еще выше, чем определено в начале периода гнездования по численности озерной чайки.

На территорию гнездования озерные чайки прилетали в конце апреля, и после освобождения водоема ото льда приступали к строительству гнезд. Ядро колонии располагалось на участке размером 50 × 50 м на расстоянии 80–100 м от берега. Гнезда размещались вокруг затопленных кустарников на плава-

ющих наносах отмерших растительных остатков, глубина под которыми доходила до 1 м. В середине мая в гнездах были полные кладки (в среднем 3 яйца). Массовое вылупление птенцов происходило в первой декаде июня, но единичные гнезда с кладками встречались до третьей декады месяца. В 20-х числах июня многие птенцы подросли и рассредоточились в радиусе 100–150 м от центра колонии, скрываясь среди зарослей водных растений. В конце июня – начале июля молодые чайки достигли размеров взрослых и стали способными к полету, но продолжали держаться в окрестностях колонии. В этот период численность птиц достигала ~ 300 особей. Чайки покинули район гнездования в середине июля.

В районе поселения птиц число видов, зарегистрированных за период наблюдения, было выше, чем на фоновом участке в основном за счет ветвистоусых ракообразных (табл. 5.1.2).

Коэффициент трофности характеризовал оба участка, как эвтрофные, но наибольшая его величина зарегистрирована в зоне гнездования птиц (табл. 5.1.2).

Достоверных различий среднего числа видов планктонных беспозвоночных в одной пробе на фоновом и заселенном птицами участках не отмечено, однако в мае наблюдалась тенденция к увеличению их количества в районе гнездования, а в июне и июле оно было практически равным (рис. 5.1.2 а).

В начале и конце периода гнездования птиц численность зоопланктона в зоне их влияния была выше, причем в июле разница была достоверной. В июне различия не были значимыми, хотя плотность беспозвоночных фонового участка была выше, чем на участке, заселенном чайками в 1.4 раза.

Основу численности зоопланктона в мае составляли колероватки, в остальное время — ветвистоусые ракообразные (рис. 5.1.3 а–в). Доля Rotifera в общей численности зоопланктона фоновой и находящейся в районе гнездового участка птиц станциях в мае была примерно одинаковой, однако в июне и июле наметилась тенденция к ее сокращению в зоне влияния птиц относительного контрольных величин, хотя различия не были достоверными (рис. 5.1.3 а). Представленность Copepoda в общей численности зоопланктона в мае на обоих участках была сходной, в июне достоверно больше в зоне гнездования птиц, а в

июле это увеличение сохранялось на уровне тенденции (рис. 5.1.3 б). Значимых отличий доли *Cladocera* в общей численности зоопланктона исследованных участков не отмечено (рис. 5.1.3 в).

Среди доминирующих по численности видов в мае на обеих станциях зарегистрированы *Brachionus calyciflorus spinosus*, *Polyarthra dolichoptera*, *Filinia longiseta longiseta*, *Keratella quadrata*, *Bosmina longirostris*, науплиусы Cyclopoida, при этом только в зоне влияния птиц доминировала *Asplanchna priodonta*. В июне массово развивались *A. priodonta*, *Keratella quadrata*, *Polyphemus pediculus*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Bosmina longirostris*, *Ceriodaphnia pulchella*, науплиусы и копеподиты веслоногих ракообразных. Только в районе колонии среди доминантов был отмечен *Chydorus sphaericus*. В конце периода гнездования доминировали науплиусы и копеподиты Cyclopoida, *Ceriodaphnia pulchella*, лишь в зоне влияния птиц зарегистрирован *Macrothrix hirsuticornis*.

По биомассе в течение всего периода изучения первенствовал зоопланктон участка, расположенного в районе колонии птиц, причем в начале и конце периода их гнездования различия были достоверными (рис. 5.1.2 в). Основу биомассы сообществ в мае составляли коловратки, в июне и июле — ветвистоусые ракообразные (рис. 5.1.3 г–е). В мае и июле на изучаемых участках практически отсутствовали различия по относительной представленности таксономических групп беспозвоночных планктона в общей биомассе сообществ. При этом в начале гнездования в контроле на уровне тенденции было меньше обилие Rotifera и больше — Crustacea, а в июле — больше доля Rotifera и Cladocera, но меньше доля Copepoda. В июне доля коловраток резко сократилась, причем значимо меньшая ее величина зарегистрирована в условиях влияния птиц (рис. 5.1.3 г). При этом доля веслоногих ракообразных на обоих участках была одинаковой, а доля ветвистоусых рачков в зоне гнездования птиц несколько выше, чем на фоновой станции, хотя различия были не достоверными (рис. 5.1.3 д–е).

Среди доминирующих по биомассе видов в мае на обоих участках отмечены *Brachionus calyciflorus spinosus*, *Asplanchna priodonta*, *Bosmina longirostris* и копеподиты Cyclopoida, и лишь

на фоновой станции массового развития достигали *Bosmina crassicornis* и *Acroperus harpae*, а в зоне влияния птиц — *Polyphemus pediculus*. В июне по биомассе на фоновом участке доминировали *Polyphemus pediculus*, *Bosmina longirostris*, *Ceriodaphnia pulchella*, *Simocephalus vetulus*, *Sida crystallina* и copepoditae Cyclopoida, в районе колонии птиц — *Polyphemus pediculus*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Chydorus sphaericus*, *Ceriodaphnia pulchella* и копеподиты Cyclopoida. В июле среди доминантов на контрольной станции зарегистрированы *Ceriodaphnia pulchella*, *Simocephalus vetulus*, *Daphnia cucullata*, copepoditae Cyclopoida, в районе колонии птиц — *Ceriodaphnia pulchella*, *Macrothrix hirsuticornis*, *Simocephalus vetulus*, *Polyphemus pediculus* и копеподиты Cyclopoida.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что в 2011 г. наблюдались существенные отличия структурных показателей зоопланктона по сравнению с предыдущими периодами изучения, что особенно ярко проявлялось в мае. В частности, на обоих участках зарегистрирована максимальная доля коловраток и минимальная доля ракообразных в общей численности и биомассе зоопланктона (рис. 5.1.3). Кроме того, изменения показателей зоопланктона в условиях влияния птиц относительно фоновых характеристик отличались от показателей предыдущих лет. Обращает на себя внимание отсутствие достоверных отличий доли коловраток по сравнению с величинами, зарегистрированными на контрольной станции, что особенно ярко проявилось в начале периода гнездования, а по численности сохранялось до его окончания (рис. 5.1.3 а, з). Не выявлено отличий и по уровню развития ракообразных, за исключением доли веслоногих ракообразных в общей численности зоопланктона в июне. По коэффициенту трофности оба участка характеризовались, как эвтрофные, однако величина коэффициента в зоне влияния птиц в 2011 г. была выше, в то время как в предыдущие периоды исследования — ниже (табл. 5.1.2). Кроме того, состав доминирующих видов беспозвоночных планктона на двух станциях практически не отличался. Среди них отмечены индикаторы вод с высокой степенью органической нагрузки: *Brachionus calyciflorus*, *Filinia longiseta*, *Keratella quadrata*, *Bosmina longirostris*,

что особенно было характерно для начала вегетационного и гнездового периода.

Причин столь специфичных показателей, на наш взгляд, две. Изменения состояния зоопланктона на обеих станциях, особенно в мае, могли быть вызваны особенностями предыдущего вегетационного периода. Он по многим показателям характеризовался как аномальный за весь, более чем столетний, ряд наблюдений. В 2010 г. была отмечена небывалая продолжительная летняя жара, атмосферная и почвенная засуха (отсутствие дождей в течение 61 дня), абсолютные максимумы температур в период гнездования птиц были перекрыты, в частности, 12 мая — +28.1 °С, 28 мая — +31 °С, 25 июня — +33 °С, 26 июня — +34 °С, 16 и 17 июля — +35 °С (Климатические рекорды ..., <http://www.yacgms.ru>). В результате этого на мелководье и в осушаемой в результате сработки уровня воды зоне активно развивались макрофиты, разложение которых в начале вегетационного периода 2011 г. могло вызвать изменение показателей зоопланктона, свидетельствующее об увеличении органической нагрузки. Кроме того, минимальные изменения показателей зоопланктона в районе поселения птиц относительно фоновых величин могло определяться высокой плотностью колонии птиц. При изучении зоопланктона рыбоводных прудов, на которых применялся метод совместного выращивания гусей и карпов, было показано, что оптимальная плотность поселения птиц составляет 200 голов на 1 га (Иванова и др., 2000). В 2011 г. только плотность колонии чаек более чем в 2 раза превышала эту величину, а учитывая представителей других видов птиц, приуроченных к поселению, мы можем говорить о еще бóльшей численности колонии, занимающей участок мелководья.

Следовательно, увеличение плотности поселения птиц, а также аномальные климатические особенности предыдущего вегетационного периода, вызывали изменения показателей зоопланктона, не соответствующие выявленным в годы с численностью птиц не более 200–250 особей на 1 га и близкими к среднемноголетним метеорологическими характеристиками.

5.2. ВЛИЯНИЕ КОЛИЧЕСТВА АТМОСФЕРНЫХ ОСАДКОВ НА ЗООПЛАНКТОН МАЛОГО ВЫСОКОТРОФНОГО ОЗЕРА В ЗОНЕ ГНЕЗДОВАНИЯ ОКОЛОВОДНЫХ ПТИЦ

Анализ данных, полученных в литоральной зоне Рыбинского водохранилища, позволил выявить межгодовые различия зоопланктона, развивающегося в условиях влияния продуктов жизнедеятельности водоплавающих птиц, определяемые уровнем воды и численностью колонии. Однако кроме водоплавающих птиц на химический и биологический режим водоемов оказывают влияние околотовные птицы, поступление продуктов жизнедеятельности которых в водоем происходит с побережья и в основном при выпадении атмосферных осадков. Мы полагаем, что степень воздействия этих продуктов может определяться количеством атмосферных осадков.

Для анализа использовали данные, полученные в периоды гнездования серой цапли (*Ardea cinerea*) в 2008 и 2009 гг. в литоральной зоне малого гипертрофного оз. Чистое (рис. 4.3.1.1).

Исследованные периоды различались по количеству осадков: их сумма с начала мая до даты сборов в июне и августе в 2008 г. была меньше, чем в 2009 г., а в июле — больше (табл. 5.2.1).

Таблица 5.2.1. Количество осадков (мм) в исследованные периоды (по данным ГМО г. Рыбинска)

Год	С начала мая до момента сборов в июне	От момента сборов в июне до момента сбора в июле	От момента сборов в июле до момента сборов в августе
2008	56.8	135.7	91.1
2009	91.4	42.0	114.7

В 2008 г. в колонии серой цапли было обнаружено ~ 50 жилых гнезд, численность взрослых птиц составляла > 100 особей, в 2009 г. — ~ 75 жилых гнезд и > 150 особей. В июне и июле цапли активно выкармливали птенцов, в августе взрослые и молодые птицы большую часть дневного времени проводили вне территории колонии, возвращаясь туда лишь на ночевку.

В составе зоопланктона в зоне влияния продуктов жизнедеятельности цапель в исследованный период 2008 г. отмечено 30 видов беспозвоночных (12 Rotifera, 3 Copepoda и 15 Cladocera), на фоновом мелководье — 26 видов (соответственно 9, 4 и 13). В 2009 г. видовое богатство зоопланктона рядом с колонией составляло 44 вида (18 Rotifera, 5 Copepoda и 21 Cladocera), на контрольном участке — 32 (соответственно 17, 1 и 14).

Число видов зоопланктеров в одной пробе в 2008 г. на участке, испытывающем влияние продуктов жизнедеятельности птиц, было достоверно больше в июне, в июле это сохранялось на уровне тенденции, а в августе отмечена тенденция к увеличению их количества на фоновом мелководье (табл. 5.2.2). В июне 2009 г., напротив, здесь число видов было достоверно ниже, чем на фоновом участке, в июле это сохранялось на уровне тенденции, а в августе максимальное количество регистрировалось в районе гнездования цапель (табл. 5.2.2).

Таблица 5.2.2. Число видов зоопланктеров в одной пробе на фоновом участке (I) и в зоне влияния продуктов жизнедеятельности цапель (II)

Месяц	Таксон	2008				2009			
		I		II		I		II	
		<i>M</i>	<i>m</i>	<i>M</i>	<i>m</i>	<i>M</i>	<i>m</i>	<i>M</i>	<i>m</i>
VI	Rotifera	2.4	1.7	6.3	1.3	8.4	0.9	3.6	1.3
	Copepoda	1.3	0.5	1.4	0.5	0.4	0.5	0.0	0.0
	Cladocera	5.3	1.6	7.0	1.6	5.8	1.5	3.4	1.7
	Общее	8.9	2.4	14.6	1.9	14.6	1.3	7.0	2.9
VII	Rotifera	1.4	0.9	2.2	1.1	8.0	0.7	5.0	1.2
	Copepoda	1.0	0.0	0.8	0.4	0.8	0.4	1.0	0.0
	Cladocera	5.0	1.2	5.8	2.3	4.6	0.5	6.0	1.6
	Общее	7.4	1.5	8.8	2.3	13.4	0.9	12.0	2.0
VIII	Rotifera	0.6	0.9	0.4	0.5	4.2	0.8	5.6	1.8
	Copepoda	1.0	0.7	0.4	0.5	0.0	0.0	0.2	0.4
	Cladocera	6.0	1.2	6.0	1.2	5.0	2.1	5.8	1.3
	Общее	7.6	2.1	6.8	1.8	9.2	2.7	11.6	1.5

Наибольшие численность и биомасса зоопланктона в июне 2008 г. отмечены на участке, прилегающем к колонии птиц, причем по численности различия были достоверными

(табл. 5.2.3, 5.2.4). В июне 2009 г. по численности также первенствовал зоопланктон в зоне влияния птиц, но по биомассе — фоновой станции, хотя различия были недостоверны.

Таблица 5.2.3. Численность (N , тыс. экз./м³), доля (%) таксономических групп зоопланктеров в общей численности и индекс Шеннона, рассчитанный по численности (H_N) на фоновом участке (I) и в зоне влияния продуктов жизнедеятельности цапель (II) оз. Чистое

Месяц	Показатель		2008				2009			
			I		II		I		II	
			<i>M</i>	<i>m</i>	<i>M</i>	<i>m</i>	<i>M</i>	<i>m</i>	<i>M</i>	<i>m</i>
VI	Rotifera	<i>N</i>	4.4	3.9	4.0	2.0	56.1	11.4	3.7	1.8
		%	9.9	7.2	2.4	0.9	26.2	3.2	1.5	0.9
	Copepoda	<i>N</i>	30.3	5.8	79.3	23.8	90.2	19.0	250.1	73.6
		%	76.5	9.5	52.5	20.8	42.3	2.8	93.1	4.3
	Cladocera	<i>N</i>	5.6	2.8	84.2	61.9	66.7	7.1	17.7	18.5
		%	13.6	4.8	45.1	21.2	31.3	4.9	5.4	4.7
	Общая	<i>N</i>	40.3	10.1	167.5	57.1	213.0	25.4	271.6	90.6
<i>H_N</i>	бит/экз.	1.9	0.4	2.0	0.4	2.6	0.1	1.1	0.2	
VII	Rotifera	<i>N</i>	0.4	0.3	1.0	0.5	234.2	52.7	2.5	1.2
		%	0.1	0.0	0.3	0.2	61.9	7.8	6.9	2.4
	Copepoda	<i>N</i>	444.0	131.4	361.0	39.3	124.3	7.0	26.1	5.4
		%	96.3	1.5	97.6	1.0	33.7	5.0	76.3	5.6
	Cladocera	<i>N</i>	15.9	7.2	8.0	3.9	15.6	8.3	5.5	1.7
		%	3.6	1.5	2.1	1.0	4.4	3.1	16.8	6.1
	Общая	<i>N</i>	460.3	134.1	370.0	40.5	374.1	45.4	34.1	6.0
<i>H_N</i>	бит/экз.	1.0	0.3	1.1	0.1	2.0	0.3	2.3	0.2	
VIII	Rotifera	<i>N</i>	0.2	0.3	0.1	0.2	63.9	16.6	104.0	36.4
		%	0.1	0.1	0.4	0.5	19.0	3.2	21.6	1.7
	Copepoda	<i>N</i>	79.5	31.1	34.2	12.5	57.6	9.4	298.0	103.8
		%	41.4	16.4	84.3	5.4	17.8	5.0	61.4	2.4
	Cladocera	<i>N</i>	112.9	32.1	6.2	3.0	221.7	83.8	83.2	32.5
		%	58.5	16.3	15.3	5.1	63.2	6.5	17.0	1.2
	Общая	<i>N</i>	192.5	8.7	40.5	14.3	343.1	100.9	485.3	170.6
<i>H_N</i>	бит/экз.	1.9	0.2	1.8	0.2	1.8	0.2	2.1	0.1	

Значимых различий величин индексов Шеннона-Уивера между зоопланктоном изученных участков в 2008 г. не обнаружено, а в 2009 г. они были достоверно меньше в районе гнездования птиц (табл. 5.2.3, 5.2.4).

Основу численности в июне 2008 г. на обеих станциях составляли Copepoda, доля Cladocera на фоновом участке была

значимо меньше (табл. 5.2.3). Здесь доминировали науплиусы и копепоиды циклопов, а также *Brachionus angularis*, а на прилегающем к колонии участке — ювенильные особи веслоногих рачков, *Ceriodaphnia pulchella* и *Bosmina longirostris*.

Таблица 5.2.4. Биомасса (B , г/м³), доля (%) таксономических групп зоопланктеров в общей биомассе и индекс Шеннона, рассчитанный по биомассе (H_B) на фоновом участке (I) и в зоне влияния продуктов жизнедеятельности цапель (II) оз. Чистое

Месяц	Показатель		2008				2009			
			I		II		I		II	
			M	m	M	m	M	m	M	m
VI	Rotifera	B	0.002	0.002	0.009	0.013	0.201	0.398	0.002	0.001
		%	0.6	0.9	0.8	1.2	12.3	22.4	0.3	0.3
	Copepoda	B	0.073	0.019	0.383	0.353	0.277	0.077	0.597	0.177
		%	19.4	24.8	28.6	21.5	21.9	19.0	81.2	14.6
	Cladocera	B	0.568	0.299	1.068	0.756	0.785	0.358	0.189	0.214
		%	80.1	25.6	70.6	21.3	62.2	23.7	18.5	14.8
	Общая	B	0.643	0.304	1.460	0.819	1.262	0.459	0.788	0.370
	H_B	бит/г	1.49	0.45	2.16	0.46	2.23	0.37	1.37	0.41
VII	Rotifera	B	0.0001	0.0001	0.001	0.001	0.100	0.022	0.005	0.002
		%	0.005	0.002	0.09	0.07	9.7	5.0	1.7	0.5
	Copepoda	B	1.435	0.822	1.118	0.111	0.614	0.130	0.148	0.057
		%	54.2	29.7	83.4	14.3	55.5	10.8	51.9	11.1
	Cladocera	B	1.136	0.624	0.269	0.303	0.424	0.233	0.135	0.054
		%	45.8	29.7	16.5	14.3	34.8	14.5	46.5	10.8
	Общая	B	2.570	0.431	1.388	0.357	1.138	0.279	0.288	0.098
	H_B	бит/г	1.80	0.42	1.43	0.43	2.16	0.12	2.65	0.45
VIII	Rotifera	B	0.0002	0.0004	0.0002	0.0002	0.018	0.008	0.025	0.013
		%	0.004	0.007	0.02	0.04	0.8	0.3	1.6	0.8
	Copepoda	B	0.586	0.306	0.232	0.108	0.114	0.025	0.517	0.179
		%	10.5	6.4	28.1	13.5	5.4	1.3	33.0	4.7
	Cladocera	B	5.240	1.191	0.994	1.010	2.082	0.754	1.101	0.512
		%	89.5	6.4	71.9	13.5	93.7	1.2	65.5	4.9
	Общая	B	5.827	1.179	1.227	1.075	2.214	0.777	1.643	0.694
	H_B	бит/г	1.09	0.39	1.57	0.43	0.85	0.29	2.45	0.15

В 2009 г. по численности преобладали веслоногие ракообразные, однако в зоне влияния птиц их доля была значимо больше, а коловраток — меньше (табл. 5.2.3). На фоновом участке среди доминантов зарегистрированы науплиусы и копепоиды Cyclopoida, *Brachionus angularis*, *Bosmina longirostris*,

а вблизи колонии цапель — ювенильные особи веслоногих ракообразных и *Scapholeberis mucronata*.

По биомассе в июне 2008 г. первенствовали Cladocera при доминировании на фоновом участке *Leptodora kindtii*, *Limnoscira frontosa* Sars и копепоидов циклопов, на участке в зоне воздействия птиц — *Ceriodaphnia pulchella*, *Bosmina longirostris*, *Daphnia cucullata* Sars, а также копепоидов и взрослых особей *Cyclops vicinus*, *Acanthocyclops vernalis* (табл. 5.2.4).

В 2009 г. на контрольной станции доля обеих групп ракообразных была примерно одинаковой, а на участке влияния цапель господствовали веслоногие, доля которых была достоверно выше, чем на фоновом мелководье (табл. 5.2.4). Среди доминантов по биомассе на контрольном участке отмечены копепоиды циклопов, *Leptodora kindtii*, *Daphnia cucullata*, *Bosmina longirostris*, *Brachionus angularis*, в районе гнездовья цапель — науплиусы и копепоиды Cyclopoida, *Cyclops vicinus*, *Scapholeberis mucronata*, *Sida crystallina*.

В июле 2008 г. достоверной разницы численности зоопланктона на изученных участках не выявлено, однако наблюдалась тенденция к ее снижению в условиях влияния цапель, при которых была достоверно меньше биомасса (табл. 5.2.3, 5.2.4). В 2009 г. в зоне воздействия птиц и численность и биомасса зоопланктона были значимо меньше, чем на фоновом участке. Величины индекса Шеннона-Уивера, рассчитанного по численности и биомассе, в 2008 г. значимых различий не имели, в 2009 г. были меньше в районе гнездования (табл. 5.2.3, 5.2.4).

Основу численности в июле 2008 г. составляли Copepoda за счет доминирования ювенильных особей (табл. 5.2.3). Ведущей таксономической группой по биомассе также были представители веслоногих, однако наблюдалась тенденция к увеличению их относительного обилия в зоне воздействия колонии при сокращении доли Cladocera (табл. 5.2.4). По биомассе на фоновом участке доминировали науплиусы и копепоиды циклопов, *Leptodora kindtii*, *Diaphanosoma brachyurum* Lievin, *Limnoscira frontosa*, в районе стока продуктов жизнедеятельности птиц — ювенильные особи циклопов, *L. frontosa* и *Diaphanosoma brachyurum*. В 2009 г. на фоновой станции по численности господствовали коловратки, а в зоне гнездовья была достоверно

выше доля веслоногих и ветвистоусых ракообразных, здесь же зарегистрирована значимо меньшая доля коловраток в общей биомассе зоопланктона (табл. 5.2.3, 5.2.4). Среди доминантов по численности на контрольном участке отмечены *Brachionus angularis*, науплиусы и копепоиды циклопов, в районе гнездовья — ювенильные Copepoda и *Ceriodaphnia pulchella*, по биомассе соответственно копепоиды Cyclopoida, *Daphnia cucullata*, *Brachionus angularis*, *Cyclops vicinus* и — копепоиды веслоногих ракообразных, *Daphnia cucullata*, *Cyclops vicinus*, *Ceriodaphnia pulchella*, *Alona rectangula*.

В августе 2008 г. по численности и биомассе достоверно преобладал зоопланктон фоновой участка (табл. 5.2.3, 5.2.4). При этом доля веслоногих рачков в общей численности здесь была значимо меньше, а ветвистоусых рачков — больше, чем в районе влияния птиц (табл. 5.2.3). По биомассе наблюдалась аналогичная тенденция изменений (табл. 5.2.4). По численности на обеих станциях доминировали *Limnospira frontosa*, ювенильные особи циклопов, *Daphnia cucullata*, по биомассе на фоновом мелководье господствовали *D. cucullata*, *Limnospira frontosa*, копепоиды циклопов, а на участке, расположенном в зоне влияния колонии птиц — *L. frontosa*, *Leptodora kindtii* и копепоиды циклопов. В 2009 г. достоверных различий численности и биомассы животных планктона на изученных станциях не обнаружено. Однако в районе гнездования цапель доля веслоногих была значимо больше, а ветвистоусых и коловраток — меньше, чем на контрольной станции (табл. 5.2.3, 5.2.4). По численности на фоновом участке доминировали *Chydorus sphaericus*, науплиусы веслоногих ракообразных и *Brachionus diversicornis*, в зоне воздействия птиц — науплиусы и копепоиды Copepoda, *Brachionus diversicornis*, *Chydorus sphaericus*, *Bosmina longirostris*; по биомассе соответственно *Chydorus sphaericus* и — *Daphnia cucullata*, ювенильные веслоногие, *Chydorus sphaericus*, *Bosmina longirostris*.

Возможными причинами межгодовых различий показателей зоопланктона и его реакции на продукты жизнедеятельности околотовных птиц может быть количество атмосферных осадков и, безусловно, численность колонии.

В период с начала мая до даты сборов во второй декаде июня 2009 г. наблюдалось увеличение количества атмосферных осадков в 1.6 раза по сравнению с аналогичным периодом в 2008 г., а также возрастание численности птиц в колонии в 1.5 раза. По всей видимости, именно этими обстоятельствами было вызвано повышение числа видов Rotifera, численности зоопланктеров за счет коловраток и ветвистоусых ракообразных и их доли в общей численности сообщества на фоновом участке водоема. В зоне влияния птиц, напротив, достоверных изменений количества зоопланктона не отмечено, значительно повышалась доля Copepoda в общей численности и биомассе сообщества, сокращалось число видов за счет коловраток и ветвистоусых рачков, одновременно происходило снижение величин информационного индекса видового разнообразия. Необходимо также отметить, что в июне 2009 г. количественные показатели зоопланктона в районе гнездования были ниже, чем на фоновой станции. В 2008 г. такая картина наблюдалась с июля — времени наибольшей нагрузки в период выкармливания взрослеющих птенцов и максимального количества атмосферных осадков. То есть, увеличение поверхностного стока и, соответственно, возрастание количества продуктов жизнедеятельности птиц, поступающих в литоральную зону озера, ускоряло ход сезонных изменений количественных показателей зоопланктона гипертрофного озера, развивающегося в условиях их влияния.

Помимо этого в зоне влияния колонии цапель отмечено более раннее сокращение числа видов, обнаруженных в пробе. В высокопродуктивных системах сообщества, обитающие в измененных в результате жизнедеятельности ключевых видов пятнах, характеризуются меньшим видовым богатством по сравнению с сообществами неизмененных биотопов, и, наоборот — в низкопродуктивных — бóльшим разнообразием (Wright, Jones, 2004). Нужно сказать, что в нашем случае в оба периода исследований это правило было справедливо лишь относительно среднего числа видов в одной пробе в периоды максимальной нагрузки на мелководье со стороны колонии цапель. В 2008 г. он пришелся на июль — время активного выкармливания птенцов и их вылета, а также бóльшего количества атмосферных осадков, в 2009 г. — на июнь — период, характеризу-

ющийся более высоким количеством осадков и увеличением численности птиц в полтора раза. Но в целом в зоне влияния птиц количество видов зоопланктеров, отмеченных за период изучения и в 2008 и в 2009 гг., было больше, чем на фоновой станции.

Изменения количества осадков и структуры сообществ зоопланктона с начала вегетационного периода в 2009 г. определяли и дальнейшее развитие беспозвоночных. В июле 2009 г., несмотря на снижение количества осадков в 3.2 раза относительно аналогичного периода в 2008 г., на фоновом участке возросло разнообразие коловраток, их численность, биомасса и доля в общей численности и биомассе сообщества. В зоне влияния цапель, несмотря на то, что доля *Copepoda*, как и в 2008 г. была больше, чем на контрольной станции, а доля *Rotifera* — меньше, наблюдались такие же межгодовые изменения показателей зоопланктона, как и на фоновом участке. То есть, при снижении поверхностного стока и, следовательно, поступления продуктов жизнедеятельности птиц, основные показатели структурной организации зоопланктона, развивающегося на данном участке, сохранялись. Однако межгодовые изменения показателей сообщества в этой зоне свидетельствовали о более высокой степени органической нагрузки, не связанной с жизнедеятельностью птиц.

При увеличении количества осадков в августе 2009 г. в 1.3 раза, по сравнению с аналогичным периодом 2008 г., изменения практически всех показателей зоопланктона фонового участка соответствовали наблюдаемому в условиях повышения степени органической нагрузки при антропогенном эвтрофировании (Андроникова, 1996). В зоне влияния продуктов жизнедеятельности птиц отмечены разнонаправленные процессы. Изменение одних показателей были характерны для антропогенно эвтрофируемых вод (повышение числа видов, численности и биомассы коловраток). Это могло быть связано с дополнительной нагрузкой от поступающих с водосбора веществ, не связанных с жизнедеятельностью птиц. Другие показатели свидетельствовали о снижении нагрузки (повышались численность, биомасса и доля веслоногих ракообразных в общей численности и биомассе сообщества, величина индекса Шеннона-Уивера). Это могло быть

связано с увеличением поступления продуктов жизнедеятельности птиц в июле – августе.

Следовательно, при увеличении поверхностного стока в начале вегетационного периода 2009 г. структура зоопланктона фонового участка гипертрофного оз. Чистое в течение всего последующего периода исследований свидетельствовала о высокой органической нагрузке: возрастало число видов коловраток, их численность, биомасса и относительное обилие, сокращалась представленность веслоногих ракообразных, в отдельные периоды снижалась выравненность. Гораздо более сложные изменения происходили в зоопланктоне, развивающемся в зоне поступления продуктов жизнедеятельности птиц. В первую очередь необходимо сказать, что относительно фоновых показателей зоопланктона независимо от количества атмосферных осадков, сообщества зоопланктона в зоне гнездовья характеризовались большей долей Copepoda в общей численности и биомассе, меньшей долей Rotifera. Увеличение поверхностного стока способствовало более раннему снижению численности, биомассы зоопланктона и индексов Шеннона до меньших, чем в контроле, величин. Кроме этого, относительно аналогичных периодов, характеризующихся меньшим количеством атмосферных осадков, в зоопланктоне района влияния птиц сокращалась представленность коловраток и/или ветвистоусых ракообразных в общей численности и биомассе, повышалась доля веслоногих.

Как следует из материалов, приведенных в главе 4, отличительная черта сообществ зоопланктона, обитающих в районе гнездования птиц — преобладание веслоногих ракообразных при сокращении количества и доли коловраток и ветвистоусых ракообразных. Увеличение количества поступающих с поверхностным стоком продуктов жизнедеятельности птиц напрямую способствовало повышению численности и биомассы Copepoda ($r = 0.86$ и 0.81 соответственно) в зоопланктоне оз. Чистое.

Таким образом, независимо от количества осадков в зоне влияния продуктов жизнедеятельности птиц по сравнению с фоновым участком зоопланктон характеризовался большим видовым богатством, долей веслоногих ракообразных в общей численности и биомассе сообщества, сокращением представленности коловраток. При увеличении поверхностного стока и

численности колонии околотовных 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 продуктов жизнедеятельности птиц. Так, зарегистрировано сокращение удельного числа видов, 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 веслоногих ракообразных, возрастало количество коловраток и/или ветвистоусых ракообразных, хотя на участке, приуроченном к гнездовью цапель, зоопланктон по-прежнему отличался наибольшим развитием Copepoda и наименьшим Rotifera и Cladocera. Получена достоверная корреляционная связь между количеством атмосферных осадков и численностью и биомассой Copepoda в зоопланктоне, развивающемся в условиях влияния продуктов жизнедеятельности околотовных птиц.

Резюме

Межгодовые различия реакции зоопланктона в районах гнездовых участков колоний гидрофильных птиц определяются количеством поступающих продуктов их жизнедеятельности. Оно зависит от численности колоний, а также количества атмосферных осадков.

Один из факторов, определяющих численность колоний водных птиц — изменение уровня воды. Резкий подъем уровня водохранилища способствует снижению температуры воды, сокращению степени зарастания литорали, а также приводит к затоплению гнезд и снижению численности птиц. В результате на фоне сокращения количества поступающих в воду продуктов жизнедеятельности птиц в зоопланктоне уменьшается разнообразие ракообразных, возрастает коэффициент трофности, в составе доминантов повышается число видов коловраток. В общей биомассе зоопланктона возрастает доля Copepoda и снижается доля Cladocera.

При увеличении плотности поселения птиц до величин > 200–250 особей/га реакция зоопланктона на продукты жизнедеятельности колонии изменяется: величина коэффициента трофности, а также на уровне тенденции численность и биомасса сообщества больше, чем на фоновом участке, практически не наблюдается отличий в соотношении таксономических групп беспозвоночных, а также доминирующих видов.

Количество поступающих в воду продуктов жизнедеятельности околотовных птиц определяется их численностью и количеством атмосферных осадков. При увеличении поверхностного стока и численности колонии цапель в зоопланктоне литорали гипертрофного водоема одновременно более ярко выражены как изменения, регистрируемые при антропогенном эвтрофировании, так и специфические черты развития сообществ, наблюдаемые в условиях влияния продуктов жизнедеятельности птиц. В частности, уменьшалось число видов в пробе, сокращалась общая численность и биомасса, но возрастала доля Copepoda и снижалась доля Rotifera и Cladocera в общей численности и биомассе сообщества.

Глава 6

ВЛИЯНИЕ ПРОДУКТОВ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ ГИДРОФИЛЬНЫХ ПТИЦ НА ЗООПЛАНКТОН ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ МИКРОКОСМОВ

Результаты полевых исследований показали, что на зоопланктон литоральной зоны разнотипных пресных водоемов оказывают влияние продукты жизнедеятельности гидрофильных птиц, образующих колонии на мелководьях или побережье (см. главу 4; Крылов, Касьянов, 2008; Крылов, Акопян, 2009; Крылов и др., 2009, 2011; Кулаков и др., 2010). Полученные данные позволили предположить, что некоторые особенности развития сообществ могут определяться численностью птиц (т.е. количеством поступающих продуктов жизнедеятельности), а также степенью зарастания литоральной зоны (см. главу 5; Крылов и др., 2011). Однако в силу ряда причин корректная оценка влияния этих факторов затруднена. Во-первых, из-за сложности измерения концентрации экскрементов птиц, поступающих на участки литоральной зоны водоемов, различающихся по морфометрии, гидродинамическим условиям и т.д. Во-вторых, из-за сложности выявления приоритетных факторов, среди множества таковых одновременно оказывающих влияние на сообщества прибрежий природных водоемов. Для наиболее объективного определения роли и степени влияния одного фактора при максимальной схожести других целесообразны экспериментальные исследования. Но, как отмечали зарубежные исследователи, с продуктами жизнедеятельности птиц проведение таких работ весьма проблематично, т.к. поступающие вещества быстро вступают в круговорот, или осаждаются (Gwiazda, 1996). Например, при изучении воздействия экскрементов канадских казарок (*Branta canadensis* L.) было показано, что весомого изменения содержания форм общего азота и фосфора, а также хлорофилла «а» в экспериментальных мезокосмах не наблюдалось (Unckless, Makarewicz, 2007).

Нами был поставлен эксперимент в микрокосмах с целью изучения зависимости изменений зоопланктона от concentra-

ции поступающих продуктов жизнедеятельности птиц и степени зарастания микрокосмов.

В условиях влияния экскрементов птиц в микрокосмах увеличивалась степень зарастания, однако ход данного процесса был нарушен существенным выеданием ряски случайно заселившимися личинками *Cataclista lemnata* L., в результате чего повышение зарастания через 2–4 недели сменялось снижением (табл. 3.2).

Поступление продуктов жизнедеятельности птиц независимо от их количества, а также степени зарастания микрокосмов, способствовало увеличению в воде количества органических и биогенных веществ (табл. 6.1). В наибольшей степени возрастало количество общего азота и калия ($N_{\text{общ}}$ — $r = 0.77$, $P_{\text{общ}}$ — $r = 0.52$, K (% экв) — $r = 0.74$, ХПК — $r = 0.62$, БПК₅ — $r = 0.33$). При повышении концентрации экскрементов птиц в воде микрокосмов повышалось количество аммония ($r = 0.62$), оксида азота ($r = 0.29$), общего азота ($r = 0.80$), общего фосфора ($r = 0.60$), калия ($r = 0.87$), а также ХПК ($r = 0.69$) и БПК₅ ($r = 0.33$). При увеличении степени зарастания в воде опытных микрокосмов снижалось количество оксида азота ($r = -0.34$), общего азота ($r = -0.29$), калия ($r = -0.35$), а также ХПК ($r = -0.29$).

В воде из большей части опытных микрокосмов относительно данных, полученных в контроле, увеличивалось количество молодежи от одной самки *Ceriodaphnia affinis* (рис. 6.1).

Однако в ряде случаев изменения зависели от степени зарастания лотков и количества продуктов жизнедеятельности птиц. Так, при концентрации экскрементов 0.5 и 1.0 г/л по мере увеличения степени зарастания на уровне тренда зарегистрировано снижение количества молодежи, а при максимальном содержании продуктов жизнедеятельности (1.5 г/л) — повышение. По всей видимости, это связано с тем, что нижний порог влияния экскрементов птиц приходится на величину 0.5 г/л, а поступающие с экскрементами в концентрации 0.5 и 1.0 г/л питательные вещества в первую очередь усваиваются растениями. Увеличение продуктов жизнедеятельности до 1.5 г/л при отсутствии растений и при 30%-ном зарастании угнетает репродуктивную

функцию *C. affinis*, а при 60 и 90%-ном зарастании отмечено максимальное количество молоди.

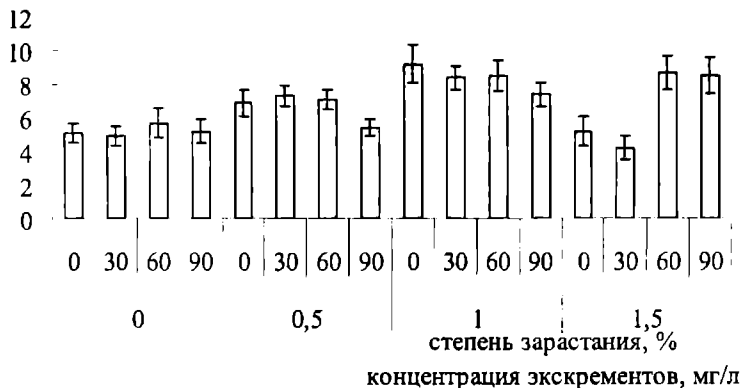


Рис. 6.1. Среднее количество молоди, полученной от одной самки *Ceriodaphnia affinis* за 7 суток в воде контрольных и опытных микрокосмов.

При повышении степени зарастания контрольных микрокосмов сокращалось общее число видов беспозвоночных планктона ($r = -0.73$) в основном за счет Rotifera (рис. 6.2, табл. 6.2). Увеличение зарастания опытных микрокосмов также вызывало значимое сокращение числа видов коловраток и повышение разнообразия веслоногих и ветвистоусых ракообразных. Это наиболее ярко проявлялось при поступлении продуктов жизнедеятельности птиц в концентрации 0.5 г/л (соответственно $r = -0.72$; $r = 0.47$; $r = 0.60$) и 1.0 г/л (соответственно $r = -0.50$; $r = 0.51$; $r = 0.67$). Повышение количества экскрементов в незарастающих опытных микрокосмах способствовало сокращению общего количества видов в зоопланктоне ($r = -0.71$) и коловраток ($r = -0.74$). Уменьшение разнообразия Rotifera отмечено и при 30 ($r = -0.76$) и 60%-й ($r = -0.57$) степени зарастания (рис. 6.2). Кроме того, в лотках, где 30% площади было занято ряской, при увеличении концентрации продуктов жизнедеятельности птиц достоверно возрастало разнообразие веслоногих ракообразных ($r = 0.53$).

Таблица 6.1. Средние показатели химического состава воды исследованных микрокосмов¹

Концентрация экскрементов, мг/л	Степень заращения	NO ₃ ⁻ (Нмг/дм ³)	NH ₄ ⁺ (Нмг/дм ³)	NO ₂ ⁻ (Нмг/дм ³)	N _{общ.} ⁺ мг/дм ³	P _{общ.} ⁺ мг/дм ³	К (% экв.)	ХПК, (мгО ₂ /дм ³)	БПК ₅ , (мгО ₂ /дм ³)
0	0	0.06	0.07	0.01	0.52	0.03	0.75	16.40	2.33
	30	0.08	0.14	0.01	0.51	0.06	0.21	11.56	1.23
	60	0.07	0.15	0.02	0.53	0.20	0.22	11.58	1.62
0.5	90	0.07	0.22	0.02	0.46	0.19	0.21	11.88	1.30
	0	1.55	1.11	1.89	6.45	0.62	1.50	28.02	7.16
	30	2.14	0.74	0.37	5.43	0.77	1.44	24.20	4.68
1	60	0.90	1.42	1.06	3.89	0.37	1.13	19.37	4.17
	90	0.23	2.48	1.04	3.94	0.64	1.58	16.50	1.46
	0	1.98	2.70	0.70	7.31	1.11	2.72	35.40	8.41
1.5	30	0.09	2.79	0.02	3.20	0.33	1.40	20.30	2.80
	60	2.28	1.86	1.17	6.15	0.54	1.69	25.36	9.13
	90	0.13	5.03	0.12	5.51	0.35	1.80	31.17	1.38
	0	0.28	5.85	1.79	8.58	1.31	3.49	37.44	5.86
	30	1.31	4.66	0.70	8.04	0.75	2.67	28.44	9.48
	60	1.66	4.62	0.57	8.31	1.27	2.52	33.06	8.57
	90	0.11	6.10	0.02	6.44	0.49	2.11	21.80	2.03

¹ Авторы выражают искреннюю признательность с.н.с. лаборатории гидрологии и гидрохимии ИБВВ РАН О.Л. Цельмович за проведенный анализ проб воды.

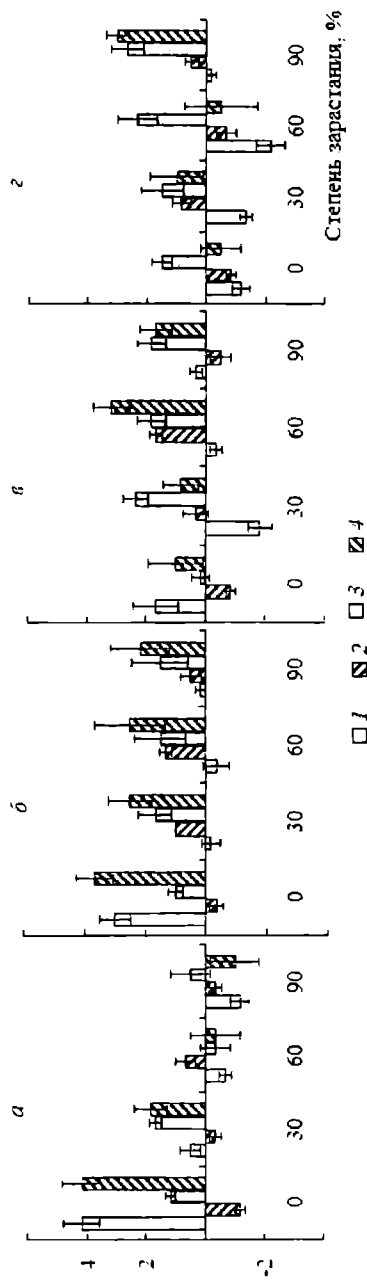


Рис. 6.2. Изменение среднего числа видов зоопланктона микрокосмов при разной степени зарастания и отсутствии продуктов жизнедеятельности птиц (а), их добавлений в концентрации 0.5 (б), 1.0 (в) и 1.5 (г) г/л. 1 — Rotifera, 2 — Copepoda, 3 — Cladocera, 4 — общее.

Таблица 6.2. Изменение числа видов (*S*), численности (*N*, тыс. экз./м³) и биомассы (*B*, г/м³) зоопланктона в период эксперимента от начальных величин в микрокосмах при разном количестве продуктов жизнедеятельности птиц и степени их зарастания

Показатель	Дата	0 г/л			0.5 г/л			1.0 г/л			1.5 г/л		
		0%	30%	60%	90%	0%	30%	60%	90%	0%	30%	60%	90%
<i>S</i>	27.5	4	2	1	2	5	3	6	2	-2	0	4	0
	3.6	4	2	3	-1	4	5	5	5	1	-3	3	4
	10.6	6	2	-1	0	5	3	3	5	4	3	1	1
	17.6	6	1	-1	-1	4	3	2	0	3	1	0	-1
	24.6	2	0	-3	-4	3	0	-2	0	1	1	0	-2
<i>N</i>	1.7	3	4	-1	-2	1	1	1	1	-1	0	5	2
	27.5	15.0	19.6	40.0	80.0	13.9	106.3	185.9	178.7	2.7	325.3	350.5	557.3
	3.6	41.2	87.4	39.5	9.3	60.1	311.6	228.4	290.7	500.0	613.3	277.3	638.7
	10.6	780.3	347.4	161.3	129.3	408.1	452.9	62.9	120.0	373.3	483.9	982.7	1268.0
	17.6	190.7	553.9	-32.5	-18.7	141.6	192.9	55.7	10.7	100.0	182.1	40.7	566.7
<i>B</i>	24.6	120.5	279.6	-26.7	-35.3	1.5	294.3	141.7	149.3	20.0	150.3	201.3	88.0
	1.7	188.3	395.1	-54.1	-27.8	57.5	818.3	27.3	72.4	153.3	195.1	564.0	428.0
	27.5	0.31	1.39	1.84	1.72	0.02	1.00	1.17	1.20	-0.06	0.19	14.79	7.44
	3.6	-0.15	2.26	2.71	0.61	0.11	6.31	4.54	16.01	1.18	3.05	17.54	13.41
	10.6	4.60	3.83	12.59	1.17	1.10	11.38	4.86	5.75	0.74	5.88	41.54	25.65
	17.6	1.88	5.73	0.07	0.21	0.75	4.02	-0.06	1.97	0.49	5.59	50.54	20.09
	24.6	0.79	1.49	-0.18	-0.42	0.65	1.98	0.30	0.56	-0.05	1.32	84.40	-0.13
	1.7	3.81	1.70	-0.17	-0.37	0.30	2.13	0.32	0.25	1.69	0.52	105.20	0.59

За время проведения эксперимента максимальный прирост численности зоопланктона в контрольных микрокосмах зарегистрирован в отсутствии ряски и при 30%-ном зарастании (табл. 6.2).

При добавлении экскрементов в концентрации 0.5 г/л наибольшая плотность организмов отмечена при 30%-ном зарастании, а в условиях поступления 1.0 и 1.5 г/л — при 90 и 60%-ном (табл. 6.2, рис. 6.3 а–з). Повышение степени зарастания микрокосмов, испытывающих влияние продуктов жизнедеятельности в концентрации 1.0 г/л, а также возрастание количества экскрементов в микрокосмах с 60 и 90%-ным зарастанием, способствовало увеличению численности зоопланктона (соответственно $r = 0.60$; $r = 0.45$; $r = 0.65$) (рис. 6.3 а–з).

Повышение доли коловраток в общей численности сообщества отмечено во всех микрокосмах без ряски (рис. 6.3 д–з). При увеличении степени зарастания опытных лотков представленность *Rotifera* сокращалась (при 0.5 г/л: $r = -0.60$, при 1.0: $r = -0.64$, при 1.5: $r = -0.45$). Доля *Copepoda* достоверно возрастала в микрокосмах с 30 и 60%-ным зарастанием, в которые экскременты птиц поступали в концентрации 0.5 г/л, а также при 30-ном зарастании лотков в которые продукты жизнедеятельности добавляли в количестве 1.0 и 1.5 г/л (рис. 6.3 д–з). Обилие *Cladocera* значимо увеличивалось в опытных микрокосмах, зарастающих на 60 и 90%, а также при увеличении степени зарастания лотков, в которые экскременты птиц поступали в концентрации 0.5 ($r = 0.64$), 1.0 ($r = 0.60$) и 1.5 г/л ($r = 0.50$) (рис. 6.3 д–з).

Каких-либо различий в составе доминирующих по численности видов (ювенильные *Copepoda*, *Mytilina ventralis*, *Platylas quadricornis*, *Chydorus sphaericus*, *Graptoleberis testudinaria*, *Alona rectangula*) не отмечено, однако зарегистрировано изменение суммы долей массово развивающихся видов из разных таксономических групп беспозвоночных. В частности, увеличение количества экскрементов птиц в микрокосмах, лишенных ряски, вызывало снижение доли доминирующих видов *Rotifera* ($r = -0.53$) и повышение доли видов *Copepoda* ($r = 0.55$).

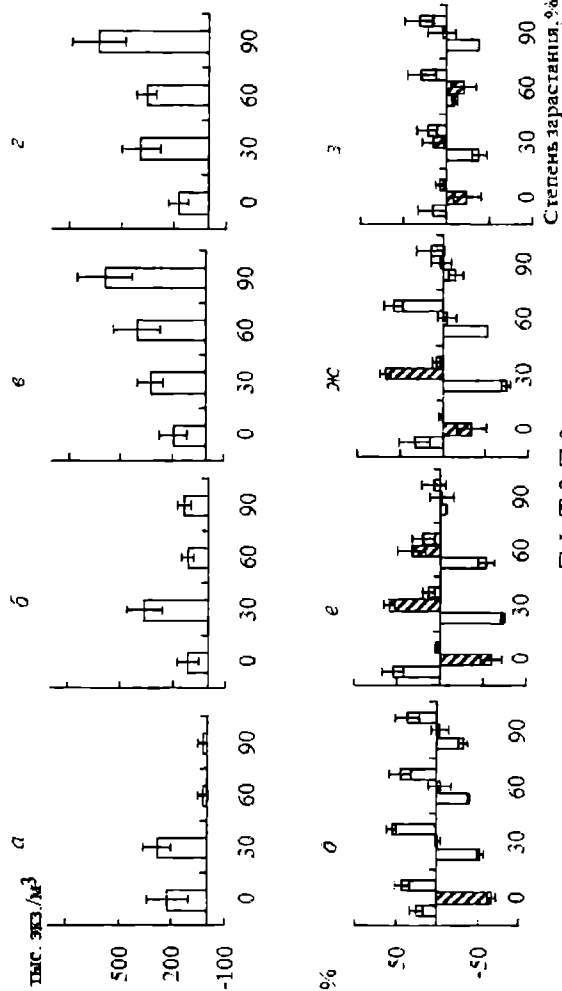


Рис. 6.3. Изменение средней численности зоопланктона микрокосмов (а-з) и доли таксономических групп в общей численности сообществ (д-з) при разной степени зарастания и отсутствии продуктов жизнедеятельности птиц (а, д), их добавлении в концентрации 0.5 (б, е), 1.0 (в, ж) и 1.5 (з, з) г/л. Обозначения, как на рис. 6.2.

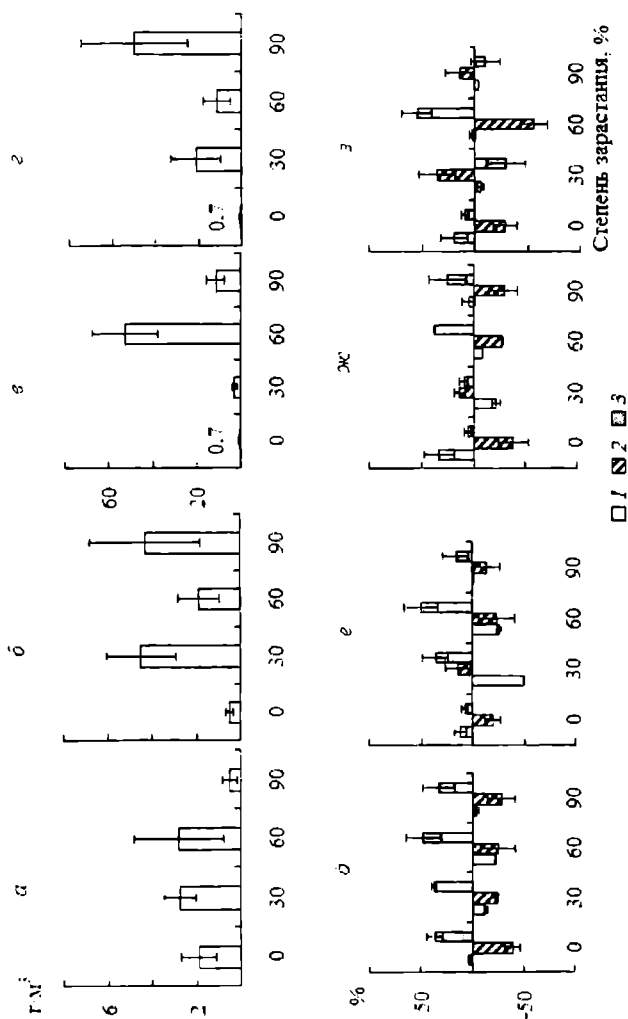


Рис. 6.4. Изменение средней биомассы зоопланктона микрокосмов (*a-г*) и доли таксономических групп в общей биомассе сообществ (*д-з*) при разной степени зарастания и отсутствии продуктов жизнедеятельности птиц (*a, д*), их добавлении в концентрации 0.5 (*б, е*), 1.0 (*в, ж*) и 1.5 (*з, з*) г/л. Обозначения, как на рис. 6.2.

В микрокосмах, заросших ряской на 60%, при увеличении концентрации продуктов жизнедеятельности птиц возрастала доля доминирующих видов *Cladocera* ($r = 0.46$), а при зарастании на 90% сокращалось обилие доминирующих видов *Rotifera* ($r = -0.49$).

Максимальный прирост биомассы зоопланктона в контрольных микрокосмах происходил при зарастании ряской на 30 и 60%, хотя в среднем за период изучения значимые отличия зарегистрированы только в лотках, заросших на 90%, где отмечена минимальная биомасса сообщества (табл. 6.2, рис. 6.4 а). При добавлении экскрементов в концентрации 0.5 г/л наибольшие величины биомассы были в микрокосмах, заросших ряской на 30 и 90%, причем достоверно выше, чем в контроле при той же степени зарастания (табл. 6.2, рис. 6.4 б). В отсутствии ряски биомасса, напротив, значимо сокращалась.

Увеличение количества продуктов жизнедеятельности птиц до 1.0 г/л вызывало еще большее снижение биомассы в микрокосмах без ряски, однако она достоверно увеличивалась при 60 и 90%-ном зарастании (табл. 6.2, рис. 6.4 в). В микрокосмах, в которые поступали экскременты в концентрации 1.5 г/л, наибольший прирост биомассы наблюдался при 90 и 30%-ой степени зарастания (табл. 6.2, рис. 6.4 г). При увеличении степени зарастания лотков, в которые вносили 0.5 и 1.0 г/л продуктов жизнедеятельности птиц, биомасса сообществ достоверно возрастала (соответственно $r = 0.60$ и 0.52), а при повышении концентрации экскрементов это зарегистрировано только при 30%-ной степени зарастания ($r = 0.51$).

Увеличение доли коловраток в общей биомассе зоопланктона на протяжении всего периода изучения отмечено в микрокосмах, лишенных ряски (рис. 6.4 д–з). В зарастающих опытных микрокосмах доля коловраток снижалась, причем в большей степени при 30%-ном зарастании. Доля *Copepoda* значимо больше возрастала при 30%-ом зарастании во всех микрокосмах, испытывающих влияние экскрементов птиц, а также при 90%-ном зарастании в условиях их поступления в концентрации 1.5 г/л (рис. 6.4 д–з). Относительное обилие *Cladocera* в лотках, в которые продукты жизнедеятельности птиц добавляли в концентрации 0.5 г/л, достоверно больше увеличивалось при 30 и

60%-ном зарастании, а в условиях добавления 1.0 г/л экскрементов — при 60 и 90%-ном, 1.5 г/л — при 60%-ном зарастании (рис. 6.4 д–з). Полученные коэффициенты корреляции указывают, что доля *Cladocera* значимо возросла по мере увеличения зарастания микрокосмов, в которые продукты жизнедеятельности птиц поступали в концентрации 0.5 г/л ($r = 0.55$) и 1.0 г/л ($r = 0.88$).

Кардинальных изменений состава доминирующих по биомассе видов (взрослые и ювенильные *Eudiaptomus gracilis* и *Cyclops vicinus*, *Simocephalus vetulus*, *Daphnia longispina*, *Chydorus sphaericus*, *Graptoleberis testudinaria*, *Alona rectangula*, *Mytilina ventralis*) не отмечено. Лишь в ряде случаев — при увеличении количества экскрементов птиц до 1.0–1.5 г/л в микрокосмах без зарослей ряски и при 30%-ном зарастании — к концу эксперимента в составе доминантов появлялся индикатор высокой степени органической нагрузки (*Brachionus quadridentatus*). Кроме того, в микрокосмах с 30%-ной степенью зарастания, увеличение количества продуктов жизнедеятельности птиц способствовало сокращению суммы долей доминирующих видов коловраток ($r = -0.67$) и увеличению доли представителей ветвистоусых ракообразных ($r = 0.54$). При повышении степени зарастания опытных микрокосмов, в которые экскременты поступали в концентрации 0.5 и 1.5 г/л, зарегистрировано возрастание доли доминирующих видов *Copepoda* ($r = 0.60$ и $r = 0.45$ соответственно), а также снижение доли *Cladocera* при поступлении продуктов жизнедеятельности в концентрации 0.5 г/л ($r = -0.71$) и 1.5 г/л ($r = -0.55$).

В целом, результаты проведенного эксперимента однозначно указывают на то, что экскременты птиц оказывают влияние на количественное развитие зоопланктона и соотношение таксономических групп беспозвоночных. Как и в природных водоемах, изменения показателей зоопланктона в условиях поступления органических и минеральных веществ с продуктами жизнедеятельности птиц не соответствовали изменениям, обычно наблюдаемым в условиях антропогенного эвтрофирования (Крылов, Касьянов, 2008; Крылов, Акопян, 2009; Крылов и др., 2009, 2011; Кулаков и др., 2010). Если при антропогенном воздействии наблюдается сокращение разнообразия и количествен-

ной представленности *Soropoda*, а увеличение численности и биомассы зоопланктона происходит за счет *Cladocera* и *Rotifera* (Андроникова, 1996), то при поступлении экскрементов птиц в микрокосмах были регистрировались практически обратные процессы. В частности, наряду с увеличением числа видов *Cladocera* ($r = 0.27$) достоверно возрастало число видов *Soropoda* ($r = 0.23$), снижалось разнообразие *Rotifera* ($r = -0.21$), а увеличение общей численности ($r = 0.29$) и биомассы ($r = 0.20$) зоопланктона происходило за счет веслоногих ракообразных (соответственно $r = 0.33$ и 0.22). Доля *Soropoda* повышалась в общей численности сообществ ($r = 0.22$) при уменьшении доли кладоцер в общей численности ($r = -0.37$) и биомассе ($r = -0.26$).

Столь слабые корреляционные связи можно объяснить специфическими изменениями зоопланктона микрокосмов, различающихся по количеству поступающих продуктов жизнедеятельности птиц и степени зарастания ряской, которые были описаны выше. Увеличение концентрации экскрементов птиц способствовало сокращению общего числа видов ($r = -0.29$) за счет коловраток ($r = -0.46$), увеличению численности ($r = 0.30$) и биомассы зоопланктона ($r = 0.27$) и веслоногих ракообразных (соответственно $r = 0.32$ и $r = 0.26$), а также снижению доли ветвистоусых ракообразных в общей численности ($r = -0.34$) и биомассе ($r = -0.40$) сообществ. Необходимо также отметить, что при увеличении концентрации продуктов жизнедеятельности птиц возрастала индивидуальная масса веслоногих ракообразных ($r = 0.27$).

Увеличение зарастания в микрокосмах, испытывающих влияние птиц, способствовало сокращению числа видов коловраток ($r = -0.38$), 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 достоверно увеличивались общая численность ($r = 0.48$) и биомасса ($r = 0.37$) зоопланктона, численность и биомасса *Cladocera* (соответственно $r = 0.49$ и 0.36) и их доля в общей численности ($r = 0.40$) и биомассе ($r = 0.37$), что также наблюдалось и в зоопланктоне разнотипных природных водоемов, заселенных птицами (Крылов и др., 2011). Кроме того, при увеличении степени зарастания микрокосмов, испытывающих влияние продуктов жизнедеятельности птиц,

возрастала индивидуальная масса ветвистоусых ракообразных ($r = 0.28$).

Важно отметить, что в ходе проведения эксперимента в отсутствии каких-либо заметных изменений состава 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 экскрементов способствовало сокращению доли 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).

Резюме

Экскременты птиц, содержащие значительные количества биогенных, органических и минеральных веществ, при добавлении в микрокосмы вызывали существенное увеличение этих компонентов в воде. При этом в опытном микрокосме с ряской органическое вещество было более подвержено биохимическому окислению, а процессы нитрификации протекали менее интенсивно. Нитратный азот активно использовали растения, в результате его концентрация в течение всего эксперимента была существенно ниже, чем в микрокосме без ряски.

Однако при этом в опытных микрокосмах независимо от наличия макрофитов отмечена стимуляция зоопланктона. Он отличался от контрольного высоким разнообразием, численностью, биомассой, числом доминантов, выравненностью, средней индивидуальной массой организмов, меньшей величиной отношения Cladocera и Copepoda. Среди возможных причин формирования специфической структуры зоопланктона первостепенную роль могли играть ограничение времени воздействия экскрементов птиц, а также их состав, способствующий изменению отношения азота и фосфора в воде.

Вещества, поступающие в воду с экскрементами гидрофильных птиц, способствовали увеличению разнообразия Crustacea, общей численности и биомассы сообществ за счет Cope-

рода, доля которых возрастала и в доминирующем комплексе планктонных беспозвоночных при сокращении представленности Rotifera. По мере увеличения степени зарастания микрокосмов, испытывающих влияние продуктов жизнедеятельности птиц, в зоопланктоне сокращались количественные показатели коловраток, возрастали численность и биомасса сообществ за счет ветвистоусых ракообразных.

Глава 7

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ЗООПЛАНКТОНА РАЗНОТИПНЫХ ВОДОЕМОВ В УСЛОВИЯХ ВЛИЯНИЯ ГИДРОФИЛЬНЫХ ПТИЦ

Для проведения сравнительного анализа использованы данные результатов изучения олиго-мезотрофного оз. Севан (Армения), мезотрофно-эвтрофного Рыбинского водохранилища и эвтрофно-гипертрофного оз. Чистое. Кроме того, привлечены результаты экспериментальных исследований и наблюдения на других изученных водоемах и отдельных участках.

Число видов зоопланктеров, обнаруженных в течение исследованного периода, на фоновом участке оз. Севан было ниже, чем в зоне влияния птиц на полузащищенном мелководье (рис. 7.1).

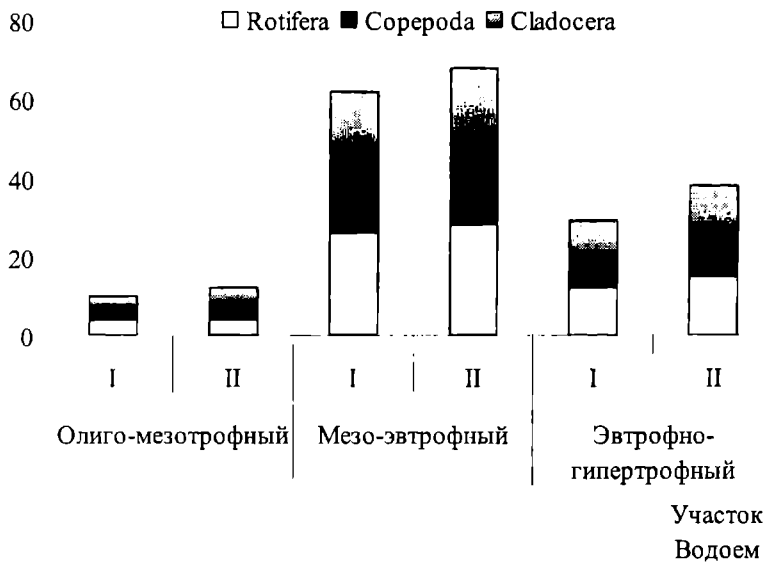


Рис. 7.1. Видовое богатство зоопланктеров, обнаруженных за период исследования на фоновых (I) и находящихся в зоне влияния птиц (II) участках разнотипных водоемов.

В среднем для одной пробы (удельное число видов) наблюдалась тенденция к увеличению числа видов в условиях влияния птиц, причем в июле различия были достоверными (рис. 7.2).

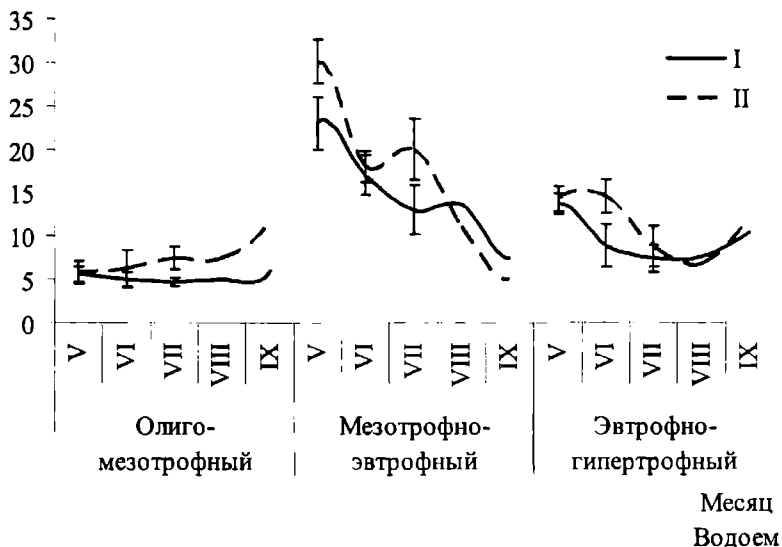


Рис. 7.2. Среднее удельное число видов на фоновых (I) и находящихся в зоне влияния птиц (II) участках разнотипных водоемов.

На исследованных участках Рыбинского водохранилища по числу видов за счет коловраток и ветвистоусых ракообразных первенствовал зоопланктон, развивавшийся в зоне гнездовой чаек (рис. 7.1). При этом удельное число видов в период активного гнездования птиц (май – июль) было больше в районе колонии, но в августе и сентябре большее разнообразие обнаружено на фоновом участке (рис. 7.2).

На мелководье оз. Чистое, испытывающем влияние продуктов жизнедеятельности цапель, отмечено большее число видов зоопланктона за счет Rotifera и Cladocera (рис. 7.1). Количество видов, зарегистрированных в одной пробе, в зоне влияния птиц в мае – июле было больше, причем в июне различия были достоверными, в августе и сентябре — минимальными (рис. 7.2).

Численность зоопланктона фоновой оз. Севан была меньше, чем в районе влияния птиц в 2.5–12.8 раз, причем в

период гнездования различия были достоверными (рис. 7.3). В контроле большую часть периода исследования основу численности составляли ветвистоусые рачки при массовом развитии *Diaphanosoma brachyurum*, *Daphnia longispina*, а также *Euchlanis dilatata* и науплиусов веслоногих ракообразных (рис. 7.4). В тоже время в зоне гнездования преобладали веслоногие ракообразные при доминировании науплиусов и копепоидов Calanoida, *Acanthodiaptomus denticornis*, кроме которых в состав доминантов входили *Asplanchna girodi* и *Diaphanosoma brachyurum*.

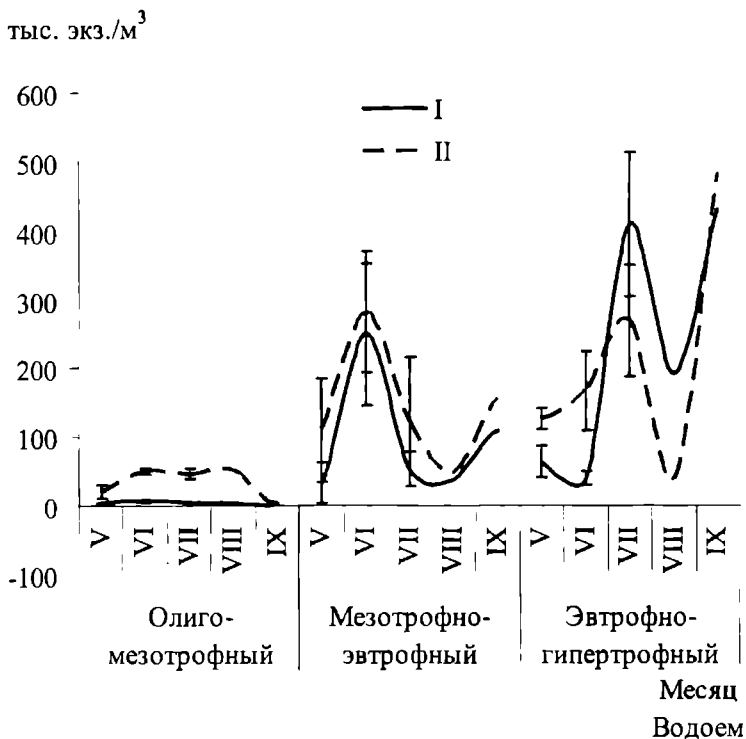


Рис. 7.3. Численность зоопланктона на фоновых (I) и находящихся в зоне влияния птиц (II) участках разнотипных водоемов.

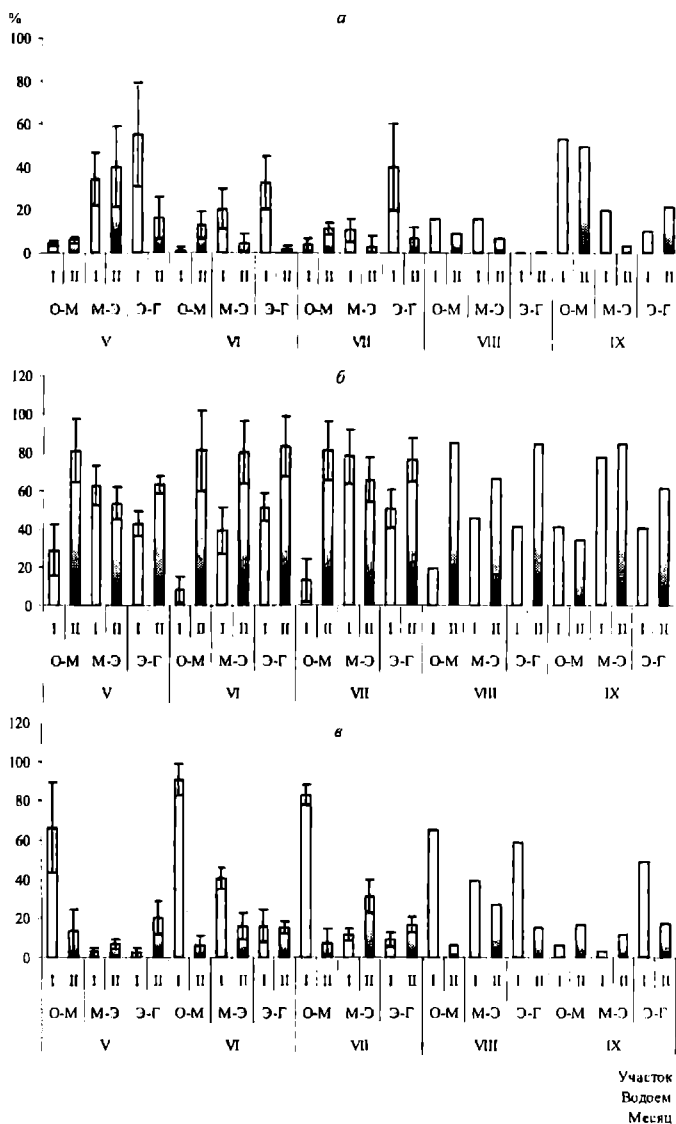


Рис. 7.4. Доля коловраток (*а*), веслоногих (*б*) и ветвистоусых ракообразных (*в*) в общей численности зоопланктона на фоновых (I) и находящихся в зоне влияния птиц (II) участках разнотипных водоемов. Здесь и на рис. 7.6: О-М — олиго-мезотрофный, М-Э — мезотрофно-эвтрофный, Э-Г — эвтрофно-гипертрофный водоем.

В литоральной зоне Рыбинского водохранилища на биотопе с поселением чашек численность зоопланктона была выше, чем на фоновом участке в 1.1–3.3 раза (рис. 7.3). В отдельные сроки исследования наблюдали достоверные различия представленности разных таксономических групп зоопланктеров: в июне в зоне влияния птиц доля коловраток и веслоногих ракообразных была меньше, а доля ветвистоусых — больше, чем на фоновом участке, в июле здесь значимо возрастала доля ветвистоусых рачков (рис. 7.4). Среди доминирующих по численности видов на фоновом биотопе отмечены *Asplanchna priodonta*, *Polyphemus pediculus*, *Conochilus unicornis*, *Bosmina longirostris*, *Acroperus harpae*, *Ceriodaphnia pulchella*, *Polyarthra vulgaris*, *Synchaeta pectinata*, *Brachionus angularis*, науплиусы и копеподиты Cyclopoida, на заселенном птицами — *Asplanchna priodonta*, *Polyphemus pediculus*, *Acroperus harpae*, *Chydorus sphaericus*, *Ceriodaphnia pulchella*, *Simocephalus vetulus*, науплиусы и копеподиты Cyclopoida.

В оз. Чистое максимальная численность зоопланктона в мае и июне была зарегистрирована на участке, прилегающем к колонии цапель, в июле и августе здесь наметилась тенденция к ее снижению, а в сентябре показатели на обеих станциях сравнялись (рис. 7.3). Различалась и представленность таксономических групп зоопланктеров за счет низкого обилия коловраток и большей доли веслоногих и ветвистоусых ракообразных в зоне воздействия цапель, что наиболее ярко проявлялось в период их гнездования (рис. 7.4). На фоновом участке по численности доминировали науплиусы и копеподиты циклопов, *Brachionus angularis*, *Limnospira frontosa* и *Daphnia cucullata*, а на участке, находящемся под влиянием жизнедеятельности птиц — ювенильные особи веслоногих рачков, *Ceriodaphnia pulchella*, *Bosmina longirostris*, *Limnospira frontosa* и *Daphnia cucullata*.

Биомасса зоопланктона литоральной зоны оз. Севан, находящейся под влиянием продуктов жизнедеятельности птиц, была выше, чем на фоновом участке в 1.3–13.0 раза (рис. 7.5). На контрольной станции в общей биомассе отмечена меньшая доля веслоногих ракообразных и большее относительное обилие коловраток и ветвистоусых рачков (рис. 7.6). Среди доминантов здесь зарегистрированы *Daphnia longispina*, *Acanthodiptomus*

denticornis, *Diaphanosoma brachyurum*, *Arctodiaptomus spinosus*, в зоне гнездовья — *Acanthodiaptomus denticornis*, *Arctodiaptomus spinosus*, науплиусы и копепоиды веслоногих ракообразных.

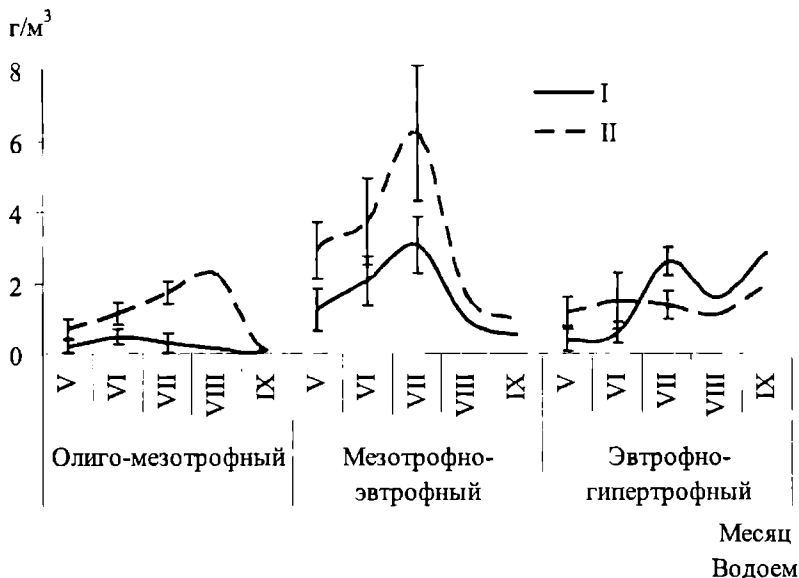


Рис. 7.5. Биомасса зоопланктона на фоновых (I) и находящихся в зоне влияния птиц (II) участках разнотипных водоемов.

В Рыбинском водохранилище биомасса зоопланктона мелководья, заселенного птицами, в 1.7–2.3 раза превышала таковую на фоновом участке (рис. 7.6). В условиях влияния продуктов жизнедеятельности чаек доля коловраток и ветвистоусых ракообразных в общей биомассе сообщества была меньше, причем, к концу периода гнездования различия были достоверными (рис. 7.7). На контрольном участке доминировали *Polyphemus pediculus*, *Bosmina longirostris*, *Ceriodaphnia pulchella*, *Acroperus harpae*, *Simocephalus vetulus*, *Sida crystallina*, науплиусы и копепоиды циклопов, на заселенном птицами — *Simocephalus vetulus*, *Polyphemus pediculus*, *Acroperus harpae*, *Macrocyclus albidus*, *Eurycercus lamellatus*, *Scapholeberis mucronata*, *Alona affinis* и *Ceriodaphnia dubia*.

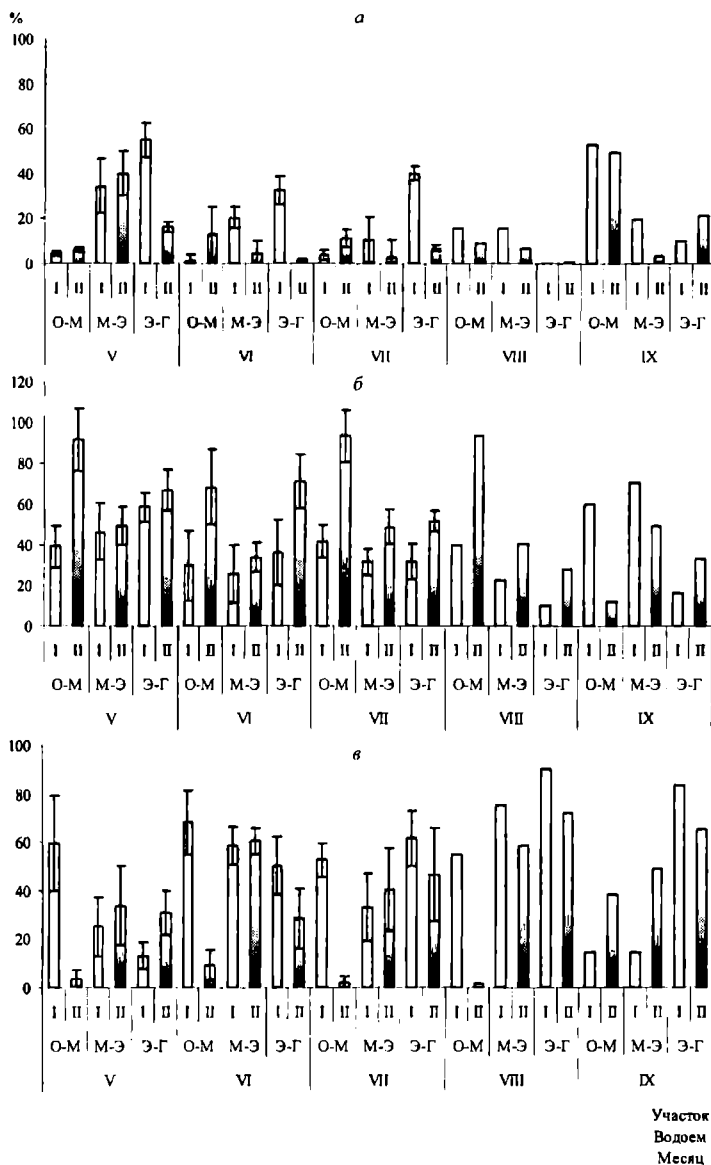


Рис. 7.6. Доля коловраток (а), веслоногих (б) и ветвистоусых ракообразных (в) в общей биомассе зоопланктона на фоновых (I) и находящихся в зоне влияния птиц (II) участках разнотипных водоемов.

В оз. Чистое в мае и июне максимальная биомасса зоопланктона зарегистрирована в зоне, прилегающей к колонии цапель. Ее значения превышали величины фонового участка в 2.5–3.0 раза (рис. 7.5). Однако в июле – сентябре отмечено снижение биомассы зоопланктона в зоне гнездования относительно показателей контрольной станции в 1.5–1.9 раза. На участке в районе гнездовья цапель снижалась доля коловраток в общей биомассе сообщества, а в мае также достоверно выше была доля ветвистоусых ракообразных, в июне и июле — веслоногих (рис. 7.6). На фоновом участке доминировали *Leptodora kindtii*, *Limnoscidea frontosa*, *Diaphanosoma brachyurum*, копепоиды циклопов, на участке в зоне воздействия птиц — *Limnoscidea frontosa*, *Leptodora kindtii*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Ceriodaphnia pulchella*, *Bosmina longirostris*, *Daphnia cucullata*, копепоиды циклопов, *Cyclops vicinus* и *Acanthocyclops vernalis*.

В целом, полученные результаты свидетельствуют о том, что при влиянии продуктов жизнедеятельности гидрофильных птиц в общей численности и биомассе зоопланктона увеличивается доля веслоногих ракообразных ($r = 0.64$ и $r = 0.41$ соответственно) и сокращается доля ветвистоусых рачков ($r = -0.45$), а также снижается величина соотношения численности ветвистоусых и веслоногих ракообразных ($r = -0.43$).

Однако реакция зоопланктона на влияние птиц в исследованных водоемах имела некоторые отличия. Так, в оз. Севан в течение вегетационного периода в районе колонии чаек достоверно возрастала численность ($r = 0.75$) и биомасса ($r = 0.67$) зоопланктона, увеличивалась доля веслоногих ($r = 0.84$) и снижалась доля ветвистоусых ракообразных ($r = -0.78$) 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 — достоверно уменьшалась доля коловраток и возрастала доля веслоногих ракообразных в общей численности сообщества, а в июле аналогичные изменения представленности таксономических групп зарегистрированы в общей биомассе зоопланктона (рис. 7.6). В районе

гнездования цапель на оз. Чистое в течение времени изучения снижалась биомасса зоопланктона ($r = -0.67$), однако в начале и середине периода гнездования отмечено ее повышение относительно фоновых значений (рис. 7.5). Кроме этого, здесь увеличивалась доля веслоногих ракообразных в общей численности сообщества ($r = 0.81$), а в период гнездования — снижалась доля коловраток в общей численности и биомассе зоопланктона, в отдельные даты возрастала доля ветвистоусых рачков (рис. 7.4, 7.6).

То есть, в ряду водоемов по мере повышения их трофического статуса в районах влияния продуктов жизнедеятельности птиц достоверно возрастала численность зоопланктона ($r = 0.56$), доля веслоногих ракообразных ($r = 0.63$) в общей численности и биомассе сообщества, а также сокращалась доля ветвистоусых рачков в общей численности ($r = -0.45$). Необходимо сказать, что по мере увеличения трофического статуса водоемов изменялись показатели зоопланктона и фоновых станций. В частности, достоверно увеличивалось число видов, численность и биомасса зоопланктона (соответственно $r = 0.71$, $r = 0.87$ и $r = 0.75$).

Следовательно, и литературные (Брагинский, 1957; Евдущенко, 1959), и полученные нами данные свидетельствуют о том, что сообщества гидробионтов весьма специфично реагируют на продукты жизнедеятельности птиц.

Каковы же 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 прудах (Брагинский, 1957).

Во-вторых, специфическую реакцию гидробионтов может определять состав продуктов жизнедеятельности птиц. Было измерено содержание питательных веществ в помете 5 видов

чаек. Суммарная суточная продукция общего азота на птицу варьировала от 608 мг в помете обыкновенной чайки (*Larus ridibundus*) до 1819 мг в помете серебристой чайки (*L. argentatus*), а уровень общего фосфора от 38 мг до 115 мг соответственно (Gould, Fletcher, 1978). Изучение пищи и экскрементов гидрофильных птиц в Нидерландах также показало наличие в них высокого количества азота и фосфора. Позвоночные животные, используемые в пищу околотовными птицами, содержали 104 ± 1.6 мг N г⁻¹ и 28.8 ± 2.8 мг P г⁻¹, а при смешанной диете, состоящей из равных долей позвоночных и беспозвоночных животных, были обнаружены концентрации 96.3 ± 7.78 мг N г⁻¹ и 19.0 ± 9.86 мг P г⁻¹ (Hahn et al., 2007, 2008). Содержание веществ в экскрементах в зависимости от вида птиц составило от 12.5 до 241.3 мг N г⁻¹ (в среднем 103 ± 19.2 мг N г⁻¹) и от 13.1 до 143 мг P г⁻¹ (в среднем 47.2 ± 12.7 мг P г⁻¹).

Очевидно, что с продуктами жизнедеятельности птиц в экосистемы поступает дополнительное количество биогенных веществ. На примере ландшафтов северного Прикаспия было показано, что птицы играют весомую роль в формировании потоков азота. В результате количество водорастворимого азота, поступающего с экскрементами и погадками колонии грачей, сопоставимо с количеством азота поступающего из атмосферы, а количество общего азота превышает количество азота, попадающего за сезон в почвы лесных участков с опадом (Кулакова, 2008). Аналогичные данные получены при изучении потоков азота в наземных экосистемах, находящихся под влиянием колонии большого баклана (*Phalacrocorax carbo* L.) (Kameda et al., 2006). Наличие поселений птиц в прибрежье водоемов способствовало изменению природного фона соединений азота в воде, что отмечено для Воронежского водохранилища (Строганова и др., 2001) и ветландов штата Мэн (Longcore et al., 2006). Увеличение содержания биогенных элементов, особенно азота, обнаружено нами и в экспериментальных исследованиях ($r = 0.77$) (см. главу 6).

При изучении экспериментальных прудов было показано, что высокие дозы вносимого азота и высокое отношение азота к фосфору 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). Важно отметить, что к недостатку азота менее чувствительны синезеленые водоросли, которые при его дефиците получают преимущество за счет способности к азотфиксации, что приводит к нежелательному доминированию этого отдела организмов (Левич и др., 1996; Sterner, 1989). Вероятно, именно поэтому в условиях влияния птиц мы не наблюдали их обильного «цветения» даже в гипертрофных водоемах. Селективное подавление роста колоний цианобактерии *Microcystis* при добавлении калия (в виде KCl и KHCO_3) было выявлено в работах на прудах в Индии (Колмаков, 2006). Высокое содержание калия в воде в результате влияния продуктов жизнедеятельности гидрофильных птиц, как это было показано в экспериментальных микрокосмах (Крылов и др., 2010), также может быть причиной, препятствующей массовому развитию синезеленых на участках водоемов, примыкающих к гнездовым участкам.

Таким образом, поступление азота с продуктами жизнедеятельности птиц способно изменить соотношение биогенных веществ в воде, т.е. выступить аналогом метода биогенного манипулирования. Модельные и экспериментальные исследования биогенного манипулирования свидетельствуют о том, что при определенных отношениях азота к фосфору в среде подавляется цветение цианобактерий, начинают доминировать протококковые зеленые микроводоросли, т.е. можно говорить о процессе деэвтрофирования (Левич, 1995). Следовательно, азот, поступающий с продуктами жизнедеятельности птиц, активно поглощается фотосинтезирующими клетками, а те, в свою очередь, — зоопланктоном.

Кроме того, экспериментальные исследования А.П. Левича с соавт. (1996) выявили особое значение частоты 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. По всей видимости, это и выступает основной причиной отсутствия достоверных изменений количества NO_3 даже в экспериментальных микрокосмах (см. главу 6). Каждая новая порция вызывает вспышку развития одноклеточных или ценобиальных быстрорастущих форм фитопланктона (в основном зеленых, иногда диатомовых) и экосистема характеризуется высокой оборачиваемостью веществ и энергии (Лаврентьева, 1986). В экспериментальных исследованиях мы вносили продукты жизнедеятельности птиц раз в 3–4 дня, что, по всей видимости, и способствовало высокой оборачиваемости веществ и энергии и, как следствие, интенсивному развитию зоопланктона (см. главу 6). В природе поступление продуктов жизнедеятельности птиц идет еще более дробно, 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, благоприятных для развития *Sorperoda* и хищных *Cladocera* (Толмеев, 2006). Также известно, что мирные ветвистоусые ракообразные 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 водных и околотовных птиц, наблюдается высокое обилие *Sorperoda*, в то время как при антропогенном эвтрофировании, типичной причиной которого в пресноводных экосистемах выступает увеличение нагрузки соединениями фосфора (Даценко, 2007; Lean, 1973) — *Cladocera*. Об этом также свидетельствуют результаты экспериментальных исследований (см. главу 6). Они выявили повышение биомассы веслоногих ракообразных при увеличении поступающих в микрокосмы продуктов жизнедеятельности птиц (рис. 7.7). При этом была получена следующая регрессионная зависимость: $y = -0.11 + 1.43 \times x$ ($r = 0.85$; $p < 0.0001$; $R^2 = 0.73$).

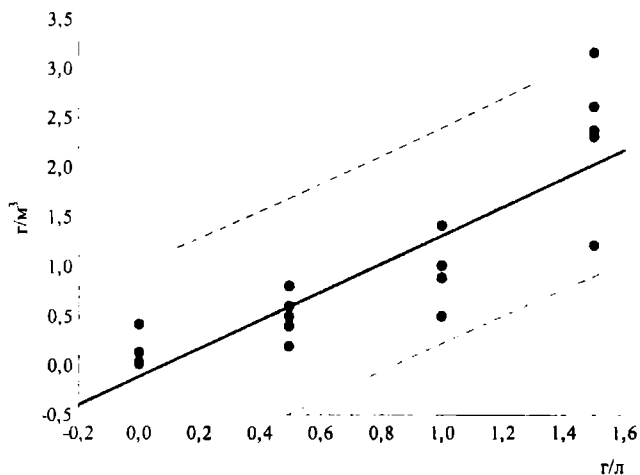


Рис. 7.7. Изменение биомассы (г/м³) веслоногих ракообразных в зависимости от количества (г/л) поступающих в микрокосмы продуктов жизнедеятельности гидрофильных птиц.

Не противоречат этому и другие корреляционные зависимости, полученные в экспериментальных исследованиях: при увеличении количества общего азота в микрокосмах достоверно увеличивалась численность веслоногих ракообразных, что особенно ярко проявлялось в отсутствии рыбки ($r = 0.48$).

Кроме того, при поступлении в лотки максимального количества экскрементов (1.5 г/л) увеличение соотношения азота и фосфора способствовало достоверному повышению численности веслоногих ракообразных (рис. 7.8), их доле в общей численности (рис. 7.9), при регрессионных зависимостях: соответственно $y = -143 + 25.1 \times x$ ($r = 0.81$; $p = 0.0002$) и $y = -47.75 + 3.85 \times x$ ($r = 0.72$; $p = 0.0017$).

Также было зафиксировано сокращение численности ($r = -0.51$), биомассы ($r = -0.53$) и долей в общей численности ($r = -0.73$) и биомассе ($r = -0.65$) коловраток.

Аналогичную картину увеличения численности и биомассы веслоногих ракообразных мы наблюдали при возрастании количества атмосферных осадков, способствующих более интенсивному поступлению продуктов жизнедеятельности птиц с гнезд-

довой территории серой цапли на побережье оз. Чистое (см. главу 5) (рис. 7.10).

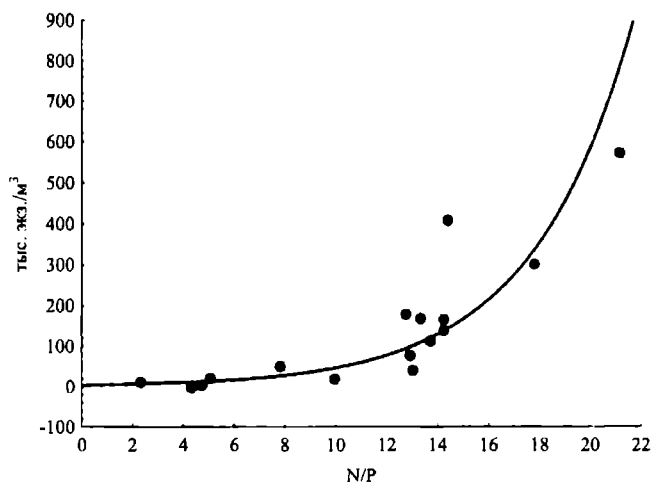


Рис. 7.8. Изменение численности (тыс. экз./м³) *Cerioda* в зависимости от величины соотношения азота и фосфора (N/P) в воде экспериментальных микрокосмов.

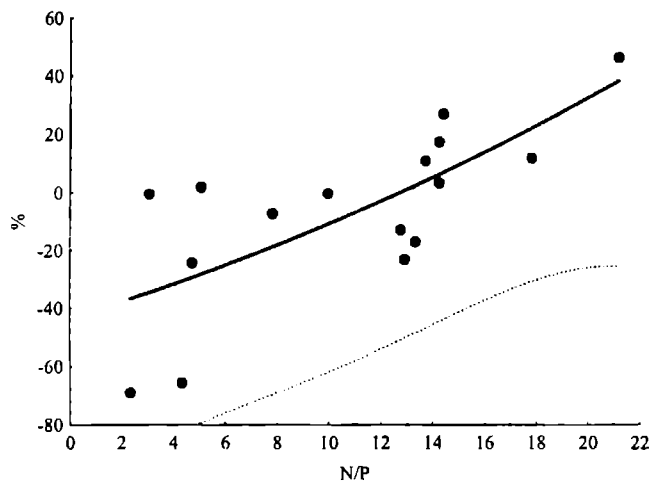


Рис. 7.9. Изменение доли (%) *Cerioda* в общей численности в зависимости от величины соотношения азота и фосфора (N/P) в воде экспериментальных микрокосмов.

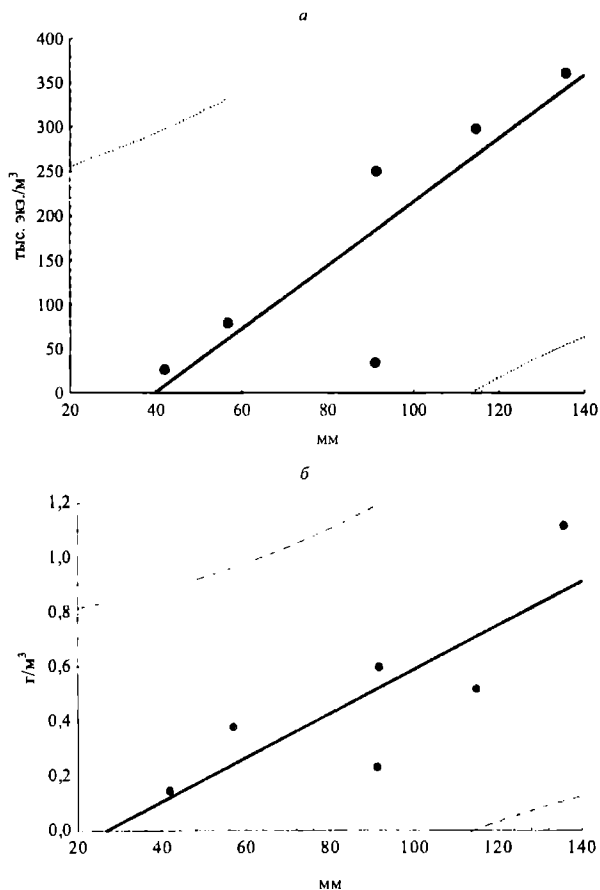


Рис. 7.10. Зависимость численности (тыс. экз./м³) (а) и биомассы (г/м³) (б) *Сорепода* от количества (мм) атмосферных осадков в зоне влияния продуктов жизнедеятельности колонии околородных птиц оз. Чистое (каждая точка — среднее за 6–10 наблюдений).

Были получены следующие регрессионные зависимости: для численности *Сорепода* — $y = -142.3 + 3.6 \times x$ ($r = 0.86$; $p = 0.0296$; $R^2 = 0.73$), для биомассы *Сорепода* — $y = -0.22 + 0.0081 \times x$ ($r = 0.81$; $p = 0.0486$; $R^2 = 0.66$).

Представленность ветвистоусых ракообразных в условиях влияния продуктов жизнедеятельности гидрофильных птиц мо-

жет зависеть от степени зарастания участков литоральной зоны водоемов. Так, в оз. Севан, для которого характерно невысокое зарастание, еще более сократившееся на фоне повышения уровня воды в период изучения (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 (Лукина, Смирнова, 1988; Wiese et al., 1985). Выявлено, что макрофиты накапливают в основном азот, количество которого в их тканях напрямую зависит от биогенной нагрузки. Одновременно, количество фосфора в тканях растений существенно ниже и в меньшей степени зависимо от внешних поступлений (Клоченко и др., 2005). Следовательно, при малой степени зарастания основная доля соединений азота, поступающих в результате жизнедеятельности птиц, усваивается организмами, которые, в свою очередь, служат основой питания для веслоногих ракообразных. При большей степени зарастания основную роль в питании кормовых объектов зоопланктона играют соединения фосфора, благодаря чему на участках водоемов, характеризующихся высокой степенью зарастания (защищенные мелководья Рыбинского водохранилища) повышается обилие ветвистоусых ракообразных. Увеличение биомассы *Cladocera* мы также наблюдали в экспериментальных исследованиях зоопланктона микрокосмов (см. главу 6), испытывающих экскрементов птиц при повышении степени зарастания (рис. 7.11) при следующей регрессионной зависимости: $y = -2.2 + 0.23 \times x$ ($r = 0.75$, $p < 0.0001$).

Кроме того, данные проведенного эксперимента показали, что именно в воде из микрокосмов с максимальной степенью зарастания (90%) при повышении концентрации продуктов жизнедеятельности птиц достоверно увеличивалось среднее количество молоди от одной самки *Ceriodaphnia affinis* (рис. 7.12) со следующей регрессионной зависимостью: $y = 4.48 + 2.60 \times x$ ($r = 0.58$, $p = 0.0242$; $R^2 = 0.33$).

Весьма интересен вопрос о причинах снижения количественных показателей коловраток. Среди возможных причин, на наш взгляд, можно выделить две: контроль сверху со стороны хищных ракообразных и конкуренцию за пищевые ресурсы с

ветвистоусыми рачками. Однако окончательное решение этого вопроса требует специальных исследований.

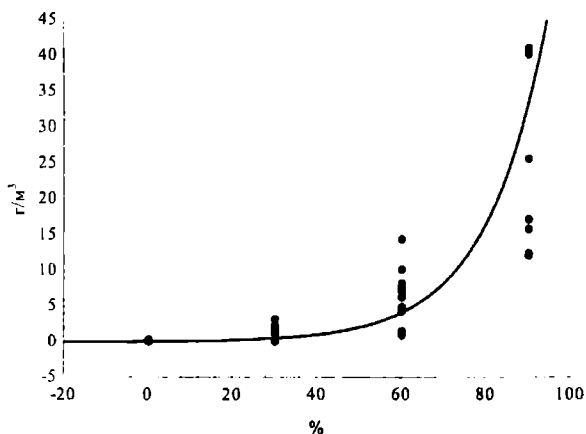


Рис. 7.11. Изменение биомассы (г/м³) *Cladocera* в зависимости от степени зарастания микрокосмов (%), испытывающих влияние птиц.

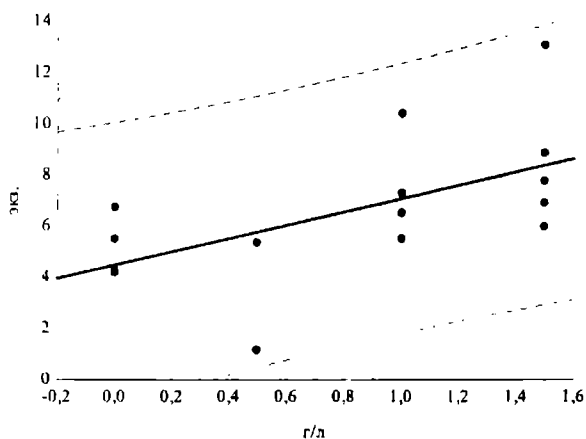


Рис. 7.12. Зависимость среднего количества молоди (экз.) от одной самки *Ceriodaphnia affinis* в воде из микрокосмов с 90%-й степенью зарастания при увеличении концентрации продуктов жизнедеятельности птиц (г/л).

Резюме

В условиях влияния продуктов жизнедеятельности колоний гидрофильных птиц изменения показателей зоопланктона имели черты сходства и отличий с его реакцией на антропогенное эвтрофирование. Во всех водоемах в зоне влияния птиц зарегистрировано увеличение числа видов. При этом в олиго-мезотрофном водоеме в районе поселения колонии птиц изменений коэффициента трофности не выявлено, в то время как в мезотрофно-эвтрофном и в эвтрофно-гипертрофном водоемах зарегистрировано его снижение относительно фоновых величин. Кроме этого, в районах воздействия птиц неизменным оставалось число доминирующих видов, среди которых отсутствовали индикаторы высокой степени органической нагрузки.

В олиго-мезотрофном и мезотрофно-эвтрофном водоемах возрастали численность и биомасса зоопланктона, в эвтрофно-гипертрофном водоеме это отмечено лишь в начале и середине периода гнездования, затем количество зоопланктона снижалось.

Независимо от трофического статуса водоема в общей численности и биомассе зоопланктона уменьшалась доля коловраток и увеличивалась доля веслоногих ракообразных.

Среди возможных причин специфической реакции зоопланктона на продукты жизнедеятельности гидрофильных птиц наиболее вероятно изменение соотношения азота и фосфора в воде. Обилие ветвистоусых ракообразных возрастало при увеличении степени зарастания литоральной зоны.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ полученных данных позволяет говорить о жизнедеятельности гидрофильных птиц, как о факторе, оказывающем существенное и специфическое влияние на сообщества гидробионтов литоральной зоны разнотипных пресных водоемов.

Гидрофильные птицы — источник дополнительного поступления органических, биогенных и минеральных веществ. В этих условиях изменение показателей зоопланктона отчасти идет по схеме, характерной для последствий антропогенного эвтрофирования, но одновременно имеет принципиально отличные черты (см. табл.).

Как и при антропогенном воздействии, в зоопланктоне олиго-мезотрофного и мезо-эвтрофного водоемов количество зоопланктона увеличивается, в эвтрофно-гипертрофных — снижается. Ранее было показано (Wright, Jones, 2004), что сообщества высокопродуктивных экосистем, обитающие в измененных животными-средообразователями пятнах, характеризуются меньшим видовым богатством по сравнению с сообществами неизмененных биотопов, и, наоборот, — сообщества низкопродуктивных экосистем — большим разнообразием видов. Наши исследования выявили аналогичную закономерность для таких показателей, как удельное разнообразие, численность и биомасса сообществ гидробионтов. Одновременно, она не прослеживается относительно общего видового богатства планктонных беспозвоночных в условиях влияния птиц, которое возрастает по мере увеличения трофического статуса водоемов.

Об эвтрофировании участков водоемов, прилегающих к местам гнездования водоплавающих птиц, свидетельствуют и данные по продукционным характеристикам (см. раздел 4.2). Как и при антропогенном эвтрофировании (Андроникова, 1996), в зонах влияния птиц увеличивалась продукция сообществ планктонных беспозвоночных, величины P/B -коэффициентов для всего зоопланктона и для отдельных таксономических групп. Однако это проявлялось лишь в начале и середине периода гнездования (май–июнь), а в конце (июль) продукционные показатели зоопланктона в районе влияния птиц в защищенном мелководье были меньше, чем на фоновом участке.

Таблица. Признаки антропогенного и зоогенного эвтрофирования

Показатели зоопланктона	Антропогенное эвтрофирование			Зоогенное эвтрофирование												
	Озера [1]	Удобряемые пруды [2, 3]	Малые реки [4]	Жизнедеятельность бобров на малых реках [4]	Продукты жизнедеятельности птиц											
					О-М*	М-Э	Э-Г									
								Период гнездования**								
					Н	С	К	Н	С	К	Н	С	К	Н	С	К
Видовое богатство	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Число видов в пробе	-	-	-	+	=	+	+	=	+	=	+	=	+	=	+	+
Число доминирующих видов	-	-	-	-	=/+	=/+	=/+	=/+	=/+	=/+	=/+	=/+	=/+	=/+	=/+	=/+
Биомасса	До гиперэвтроф-ной стадии — «(+»; «(+»; «(-»	До гиперэвтроф-ной стадии — «(+»; «(+»; «(-»	До гиперэвтроф-ной стадии — «(+»; «(+»; «(-»	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	=/-
Доминирующая группа по численности***	Rot, Clad	Rot, Clad	Rot, Cop, Clad	Сор в проточных и новых прудах, по мере увеличения сроков жизни пруда и степени зарастания — Clad	Cop	Cop	Cop	Cop	Cop	Cop	Cop	Cop	Cop	Cop	Cop	Cop, Clad
Доминирующая группа по биомассе	Clad, Rot	Clad, Rot	Clad, Rot	Сор в проточных и новых прудах, по мере увеличения сроков жизни пруда и степени зарастания — Clad	Cop	Cop	Cop	Cop	Cop	Cop	Cop	Cop	Cop	Cop	Cop	Clad, Clad, Cop

Таблица. (продолжение)

Показатели топоплактона	Антропогенное эвтрофирование				Зоогенное эвтрофирование											
	Озера [1]	Удобряемые пруды [2, 3]	Малые реки [4]	Жизнедеятельность бобров на малых реках [4]	Продукты жизнедеятельности птиц											
					О-М*			М-Э			Э-Г					
					Период гнездования**											
					Н	С	К	Н	С	К	Н	С	К			
Развитие видов- индикаторов высокой степени органической нагрузки	Массовое	Массовое	Массовое	Отсутствует (кроме вегетационных периодов с нарушением паводкового режима)	Отсутствует			Отсутствует			Отсутствует					
					(кроме вегетационных периодов с высокой плотностью колоний)			(кроме вегетационных периодов с высокой плотностью колоний)			(кроме вегетационных периодов с высокой плотностью колоний)					
					(> 250 особей/га)	(250 особей/га)			(250 особей/га)			(250 особей/га)				

Примечание. * О-М — олиго-мезотрофный водоем; М-Э — мезотрофно-эвтрофный водоем; Э-Г — эвтрофно-гипертрофный водоем; ** Н — начало; С — середина; К — конец; *** Rot — Rotifera; Cop — Copepoda; Clad — Cladocera; «<» — уменьшается; «+» — увеличивается; «=» — не имеет отличий. [1] — Андроникова, 1996; [2] — Брагинский, 1957; [3] — Молотков, Свирицкий, 1975; [4] — Крылов, 2005.

Кроме того, и на полузащищенном и на защищенном участках в июле сокращалась величина P/B -коэффициента. Это, наряду с величинами P/B -коэффициентов ветвистоусых рачков и коловраток, а также изменениями C_2/P_2 и P/R в отдельные периоды наблюдений, в большей степени свидетельствует об обратном эвтрофированию процессе.

Еще целый ряд специфических, нехарактерных для реакции на антропогенное эвтрофирование, черт перестройки зоопланктона, развивающегося в зонах влияния гидрофильных птиц, проявляется независимо от трофического статуса водоемов. Отметим основные.

Во-первых, увеличение представленности веслоногих ракообразных, разнообразие и количество которых в условиях антропогенного воздействия, напротив, уменьшается при повышении аналогичных показателей ветвистоусых ракообразных и коловраток (Андроникова, 1996). При влиянии продуктов жизнедеятельности птиц количество ветвистоусых ракообразных возрастает лишь в условиях увеличения степени зарастания биотопов макрофитами, а незначительная стимуляция развития коловраток может наблюдаться лишь в олиго-мезотрофных водоемах.

Во-вторых, в сообществах, развивающихся в местах гнездования птиц, как минимум не наблюдается изменений числа доминирующих видов. В отдельные периоды их количество увеличивается, причем среди доминантов не выявлено увеличения представленности индикаторов высокой степени органической нагрузки.

Среди причин специфической реакции зоопланктона на продукты жизнедеятельности гидрофильных птиц мы выделяем две.

1. Ограниченное время их поступления, которое зависит от сроков гнездования птиц. При поступлении даже значительного объема биогенных и органических веществ в течение короткого периода времени может наблюдаться 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; Молотков, Свирский, 1975).

2. Поступление в воду богатых азотом продуктов жизнедеятельности птиц может изменять соотношение азота и фосфора, 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).

Реакция зоопланктона на продукты жизнедеятельности птиц зависит от типа мелководья. В большей степени изменения показателей сообществ проявляются на полузащищенных и защищенных участках литоральной зоны. На открытых участках под воздействием птиц количество зоопланктона не изменяется из-за сильного волнового воздействия, однако при этом в зоопланктоне увеличивается число видов, а также доля *Copepoda* в общей численности и биомассе сообщества.

Выявлены межгодовые изменения показателей зоопланктона в районах гнездования птиц. Они определяются факторами, играющими роль в регулировании количества поступающих в водоем продуктов жизнедеятельности птиц: атмосферными осадками, уруненным режимом и плотностью колонии птиц. В годы с высоким количеством атмосферных осадков в зоопланктоне, обитающем в районах влияния околородных птиц, одновременно ярко выражены как изменения, регистрируемые при антропогенном эвтрофировании, так и специфические черты развития сообществ. В частности, уменьшается удельное число видов, сокращается общая численность и биомасса, возрастает доля *Copepoda* и снижается доля *Rotifera* и *Cladocera* в общей численности и биомассе сообщества.

В условиях водохранилища при резком подъеме уровня воды затапливаются гнезда, сокращается плотность колонии и степень зарастания участков. При этом в зоопланктоне сокращается разнообразие ракообразных, увеличивается коэффициент трофности, в составе доминантов повышается число видов коловраток, в общей биомассе возрастает доля *Copepoda* и снижается доля *Cladocera*.

При увеличении плотности населения колонии водоплавающих птиц до величин более 250 особей на 1 га в зоопланктоне

наблюдается максимальная доля коловраток и минимальная доля ракообразных в общей численности и биомассе сообществ. Состав доминирующих видов зоопланктона практически не различается с таковым контрольного участка, среди них также отмечены индикаторы вод с высокой степенью органической нагрузки: *Brachionus calyciflorus*, *Filinia longiseta*, *Keratella quadrata* и *Bosmina longirostris*.

Проведенные исследования влияния продуктов жизнедеятельности гидрофильных птиц на зоопланктон пресных водоемов, позволяют поставить их воздействие в один ряд с последствиями жизнедеятельности бобров, выделив в специфический тип эвтрофирования — зоогенный (см. табл.).

Наибольшие отличия зоогенного эвтрофирования от антропогенного проявляются в увеличении видового богатства планктонных беспозвоночных, числа видов в пробе, уменьшении величины коэффициента трофности, отсутствии стадии снижения общей биомассы сообществ при повышении доли коловраток.

При этом между последствиями влияния жизнедеятельности бобров и птиц выявлены некоторые различия. В частности, это касается обилия отдельных таксономических групп зоопланктона. Если в бобровых прудах по мере увеличения сроков их эксплуатации в зоопланктоне возрастает доля крупных *Cladocera*, то в условиях влияния птиц увеличивается представленность *Copepoda*, которые в бобровых прудах массово развиваются лишь в первые годы их существования (Крылов, 2005). На наш взгляд это можно объяснить следующими причинами. Как известно, в речных водах содержание азота выше, чем содержание фосфора. Достаточно сказать, что количество первого чаще всего измеряется в мг/л, а количество второго — в мкг/л (Константинов, 1979). Зарегулирование стока бобровой плотиной приводит к накоплению вод, богатых азотом, что создает благоприятные условия для развития веслоногих ракообразных (Толмеев, 2006). По мере старения пруда его акватория активно зарастает макрофитами, формируются сообщества бактерио- и фитопланктона, активно изымающие азот. Следовательно, постепенно в водах пруда снижается соотношение азота и фосфора, что, на фоне минимального водообмена, создает благоприятные условия для развития ветвистоусых ракообразных. При

этом постоянный приток речных вод, богатых азотом, способствует поддержанию оптимального соотношения азота и фосфора в воде, что не приводит зоопланктон к стадии угнетения. Однако это лишь предположения и окончательное объяснение этих процессов — дело будущих исследований.

Как мы указывали выше (см. главу 1), зарубежные коллеги, основываясь на результатах изучения влияния птиц на динамику биогенных элементов, изменения 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 на существование этого термина. С их помощью можно не просто констатировать факт влияния продуктов жизнедеятельности гидрофильных птиц на химический состав воды и сообщества гидробионтов, но и говорить о специфических изменениях показателей структурной организации зоопланктона, отличающих его реакцию на антропогенное эвтрофирование и влияние жизнедеятельности бобров.

Отмеченное в ряде работ (Manny et al., 1994; Chaichana, 2010 и др.) ухудшение качества воды связано, очевидно, с высокой плотностью птиц в исследованных водоемах, намного превышающей оптимальную, которая была определена для рыбозаводных прудов при совместном выращивании гусей и карпов (Иванова и др., 2000). Изменения зоопланктона по ряду признаков соответствующие реакции на антропогенное эвтрофирование, мы регистрировали при высокой — более 250 особей/га — плотности населения птиц (см. разделы 4.3.2 и 5.1).

В связи с этим можно предполагать негативные последствия от начавшегося в 2007–2008 гг. активного расселения бакланов из Астраханской и Волгоградской областей в водохранилища Средней Волги. Так, на территории Саратовской области основная часть популяции бакланов в 2011 г. была сосредоточена в трех колониях по 8–10 тыс. особей каждая, причем ежегодный прирост численности составлял ~ 2 тыс. особей (Бобырев, 2011). Не исключено, что продвижение бакланов продолжится, и вскоре многочисленные колонии появятся и в водохранилищах Верхней Волги.

Как было указано выше, связи между гидрофильными птицами и сообществами гидробионтов можно определить, опираясь на несколько концепций.

1. Водоплавающие и околотовные птицы создают специфические химические условия, благоприятные для развития сообществ зоопланктона, что указывает на наличие прямой топиической связи (Беклемишев, 1951).

2. Беспозвоночные толщи воды опосредованно используют продукты жизнедеятельности гидрофильных птиц, которые стимулируют развитие бактерио- и фитопланктона (Кулаков и др., 2010), служащие основными кормовыми объектами зоопланктеров, что позволяет определить связь между ними как косвенную трофическую (Беклемишев, 1951).

3. Колонии водоплавающих и околотовных птиц влияют на местообитания сообществ 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 сообществ 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, описанной в «концепции метабиоза» (Тиунов, 2007).

Следовательно, по отношению к зоопланктону гидрофильные птицы могут быть определены несколькими равнозначными терминами: средообразователи, кондиционирующие организмы, ключевые виды, экосистемные инженеры. Однако анализ концепций «ключевых видов» и «экосистемных инженеров» заставляет задуматься над тем, что важнейший момент, отличающий разных средообразователей, заключается в том, насколько преобразование среды и изменения сообществ зависят от непосредственного присутствия средообразователя. В определении ключевого вида, данном автором термина (Pain, 1969), четко указывается на то, что целостность и временная устойчивость сообществ определяется активностью и обилием его (ключевого

вида) популяции. А экосистемные инженеры создают долговременные изменения физического состояния среды, которые способны долго сохраняться и после его исчезновения. Закономерное (сезонные миграции) исчезновение гидрофильных птиц, снижение или увеличение численности популяции приводит к изменению степени влияния на местообитания и потоки энергии, а также исчезновению (или, скорее, изменению роли) групп беспозвоночных, зависящих от конкретных местообитаний и ресурсов (Mills et al., 1993). Таким образом, гидрофильные птицы по отношению к сообществам гидробионтов выступают в роли ключевых видов или ключевых модификаторов (Mills et al., 1993) посредством прямых топических и косвенных трофических связей (Беклемишев, 1951).

По функциональным характеристикам средообразующая деятельность птиц может быть «монофакторной», когда активная средообразующая роль принадлежит одному виду, либо «комплекторной», когда средообразование — итог деятельности комплекса видов (Залетаев, 1976). По характеру пространственного выражения результатов зоогенного средообразования жизнедеятельность птиц относится к «диффузному микролинзовому типу», при котором деятельность животных обнаруживается лишь в отдельных точках, в результате чего образуются зоогенные «линзы» среди одного типа генетически близких типов природных угодий, происходит формирование специфических «островных» биогеоценотических комплексов (Залетаев, 1976).

Как указывал В.С. Залетаев (1976), деятельность животных не имеет однозначной эффективности на всех отрезках-периодах средообразующего процесса, она имеет, прежде всего, иницилирующее всю цепь процессов значение. В результате, после начального периода ведущая роль в средообразующем комплексе может переходить к другому (или к другим) фактору. Например, продукты жизнедеятельности птиц меняют степень зарастания локальных участков литорали водоемов. Это впоследствии определяет преобладающее развитие той или иной группы зоопланктеров не только в периоды гнездования, но даже после полного покидания птицами данного водоема, и способно оказывать влияние на структуру и количественное развитие сообществ. За рядом биогенных явлений могут последовать

периоды, протекание которых будет полностью обеспечиваться группой абиотических факторов. Например, на участках литорали водоемов, где колонии гидрофильных птиц гнездятся на протяжении долгого периода, может происходить уменьшение глубины, изменение грунтового комплекса, рельефа дна, что способно стать ведущими факторами развития сообществ гидробионтов.

Проведенные исследования лишь первый шаг в понимании тонких взаимосвязей гидрофильных птиц и биологического режима континентальных вод. Остается целый пласт нераскрытых вопросов, которые, в частности, касаются изучения роли птиц в осуществлении взаимосвязи между водными и наземными экосистемами. При определении состава и содержания полиненасыщенных жирных кислот в сестоне и зоопланктоне было показано, что на участке озера, испытывающем влияние птиц, в пище зоопланктона сравнительно меньшую роль играют диатомовые водоросли и детрит наземного происхождения. Зоопланктон в зоне влияния птиц является более качественным кормом, богатым незаменимой докозагексаеновой кислотой, необходимой для роста и развития рыб (Крылов и др., 2011 а). Было установлено, что серая цапля для потенциальных наземных консументов является более ценным компонентом питания в отношении незаменимых полиненасыщенных жирных кислот, чем рыба (Гладышев и др., 2010). Доказано, что перенос незаменимых полиненасыщенных жирных кислот из водных экосистем в наземные по трофической цепи «рыбы – птицы» может происходить с более высокой эффективностью, чем перенос общего органического вещества (Гладышев и др., 2010).

В целом, выявленные изменения зоопланктона расширяют наши представления о роли и значении колоний гидрофильных птиц в жизни пресных водоемов и ставят перед исследователями задачу учета их поселений при проведении мониторинга и работ по оценке экологического состояния пресноводных экосистем.

Список литературы

- Абатуров Б.Д. Млекопитающие как компонент экосистем (на примере растительных млекопитающих в полупустыне). М.: Наука, 1984. 286 с.
- Абатуров Б.Д. Изменение мелких форм рельефа и водно-физических свойств тяжелосуглинистых почв полупустыни под влиянием пастбы животных // Почвоведение. 1991. № 8. С. 6–17.
- Абатуров Б.Д. Зоогенные формы почвенных неоднородностей // Масштабные эффекты при исследовании почв. М.: Изд-во Московского университета, 2001. С. 61–75.
- Айрумян К.А., Маргарян Н.А. Поведение севанской серебристой чайки (*Larus argentatus armenicus*) в период размножения // Мат. VI Всес. орнитол. конф. Ч. 1. М.: Изд-во МГУ, 1974. С. 239–241.
- Андроникова И.Н. Изменения в сообществе зоопланктона в связи с процессом эвтрофирования // Эвтрофирование мезотрофного озера. Л.: Наука, 1980. С. 173–180.
- Андроникова И.Н. Использование структурно-функциональных показателей зоопланктона в системе мониторинга // Гидробиологические исследования морских и пресных вод. Л.: Наука, 1988. С. 47–53.
- Андроникова И.Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. С.-Пб.: Наука, 1996. 189 с.
- Арлотт Н., Храбрый В. Птицы России: Справочник-определитель. С.-Пб.: ТИД «Амфора», 2009. 446 с.
- Белавская А.П., Кутова Т.Н. Растительность зоны временного затопления Рыбинского водохранилища // Растительность волжских водохранилищ. М., Л.: Наука, 1966. С. 162–189.
- Беклемишев В.Н. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Бюлл. Моск. об-ва исп. природы. Отд. Биол. 1951. Т. LVI (5). С. 3–30.
- Бёме Р.Л., Кузнецов А.А. Птицы открытых и околородных стран СССР: Полевой определитель. М.: Просвещение, 1983. 176 с.

- Бобырев С.В.* Бакланы в Саратовской области // Сайт «Акватория Саратов» 2011. Режим доступа: <http://akv64.ru/>, свободный.
- Боруцкий Е.В., Степанова Л.А., Кос М.С.* Определитель Calanoida пресных вод СССР. С.-Пб.: Наука, 1991. 503 с.
- Брагинский Л.П.* Динамика прудового зоопланктона и ее изменения под влиянием удобрений: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Киев, 1957. 17 с.
- Бреслина И.П.* Растения и водоплавающие птицы морских островов Кольской субарктики. Л.: Наука. 1987. 200 с.
- Булгаков Н.Г., Левич А.П., Никонова Р.С., Саломатина Т.В.* О связи между экологическими параметрами и продукционными показателями выростного рыбоводного пруда // Вестник МГУ. Серия биол. 1992. № 2. С.57–62.
- Бульон В.В.* Имеет ли место естественное эвтрофирование озер? // Водные ресурсы. 1998. Т. 25. № 6. С. 759–764.
- Бызова Ю.Б., Уварова А.В., Губина В.Г.* Влияние жизнедеятельности птиц на растительность островов // Почвенные беспозвоночные Беломорских островов Кандалакшского заповедника. М.: Наука, 1986. С. 17–19.
- Винберг Г.Г., Ляхнович В.П.* Удобрение прудов. М.: Легкая промышленность, 1965. 271 с.
- Втюрина Т.П.* Изменение химического состава почвы в колониях грачей и поливидовых ночевках врановых // Врановые птицы: экология, поведение, фольклор. Саранск: Мордовский гос. пед. ин-т. 2002. С. 11–19.
- Гидробиологический режим прибрежных мелководий Верхне-волжских водохранилищ. Ярославль: Типография ЯПИ, 1976. 230 с.
- Гладков Н.А.* Отряд Голенастые // Жизнь животных. Т. 5. Птицы. М.: Просвещение, 1970. С. 87–106.
- Гладышев М.И., Крылов А.В., Сушик Н.Н., Малин М.И., Махутова О.Н., Чалова И.В., Калачёва Г.С.* Перенос незаменимых полиненасыщенных жирных кислот из водной экосистемы в наземную через трофическую пару рыбы – птицы // Доклады Академии наук. 2010. Т. 431, № 4. С. 563–565.
- Головкин А.Н.* Влияние морских колониальных птиц на развитие фитопланктона // Океанология. 1967. Т. 4, вып. 4. С. 272–282.

- Головкин А.Н. Роль птиц в морских экосистемах // Итоги науки и техники. Сер. зоол. позвон. М.: ВИНТИ, 1982. Вып. 11. С. 97–157.
- Головкин А.Н. Колониальные птицы в системе морских биоценозов: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1991. 42 с.
- Головкин А.Н., Гаркавая Г.П. Удобрение вод побережья Мурмана различными типами колоний морских птиц // Биология моря. 1975. № 5. С. 49–57.
- Головкин А.Н., Позднякова Л.Е. Влияние морских колониальных птиц на режим биогенных солей в прибрежных водах Мурмана // Рыбоядные птицы и их значение в народном хозяйстве. М.: Наука, 1966. С. 210–230.
- Даль С.К. Животный мир Армянской ССР. Ереван: Изд-во АН Армянской ССР, 1954. 415 с.
- Даценко Ю.С. Эвтрофирование водохранилищ. Гидролого-гидрохимические аспекты. М.: ГЕОС, 2007. 252 с.
- Дементьев Г.П., Гладков Н.А., Спангенберг Е.П. Птицы Советского Союза. Т. 3. М.: Советская наука, 1951. 677 с.
- Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pallas) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология, практическое значение. М.: Наука, 1994. 240 с.
- Евдущенко А.В. Удобрение степных прудов Украины посредством выращивания водоплавающей птицы и развитие фитопланктона // Тр. VI совещ. по проблемам биологии внутр. вод. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1959. С. 81–85.
- Елизарова В.А. Зоопланктон как фактор скорости роста фитопланктона в мезотрофном водоеме // Бот. журн. 2001. Т. 86, № 7. С. 53–61.
- Жгарева Н.Н. Зоофитос // Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды. М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2007. С. 249–268.
- Завьялов Н.А. Бобры — ключевые виды и экосистемные инженеры // Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана. Лекции и мат. докл. I-ой Всерос. школы-конф. ИБВВ РАН. 18–21 ноября 2008 г. Ярославль: ООО «Принтхаус», 2008. С. 4–24.

- 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.
- Залетаев В.С.* Жизнь в пустыне (географо-биогеоценотические и экологические проблемы). М.: Мысль, 1976. 271 с.
- Захаренко К.А., Романов В.В.* О влиянии колониального поселения озерных чаек на особенности химического состава почв в условиях Владимирского ополья // Вестник ОГУ. 2009. № 6. С. 147–152.
- Зимбалева Л.Н.* Фитофильные беспозвоночные равнинных рек и водохранилищ. Киев: Наук. думка, 1981. 216 с.
- Иванов А.И.* Каталог птиц СССР. Л.: Наука, 1976. 276 с.
- Иванов А.Н.* Орнитогенные геосистемы малых островов Северной Пацифики // Вест. Моск. ун-та. Сер. геогр. 2006. Вып. 3. С. 58–62.
- Иванов А.Н.* Орнитогенные геосистемы Ямских островов (Охотское море) // Изв. Рус. геогр. общ-ва. 2007. Вып. 139(5). С. 66–71.
- Иванов А.Н.* Скопления морских колониальных птиц как ландшафтообразующий фактор (на примере острова Маткиль, Ямской архипелаг) // Биология и сохранение птиц Камчатки. 2008. Вып. 8. С. 3–11.
- Иванова З.А., Переверзев А.И., Пищенко Е.В.* Совместное выращивание рыбы и водоплавающей птицы в прудах Сибири // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. 2000. № 1–2. С. 94–98.
- Ивашечкина Н.Б.* Фитопланктон и его продукция в прудах Саратовского рыбопитомника // Сб. тр. ГосНИОРХ. 1988. Т. 277. С. 14–27.
- Ильичев В.Д., Карташев Н.Н., Шилов И.А.* Общая орнитология: Учебник для студ. биол. спец. ун-тов. М.: Высшая школа, 1982. 464 с.
- Карпачевский Л.О.* Зеркало ландшафта. М.: Мысль, 1983. 156 с.
- Карпачевский Л.О.* Экологическое почвоведение. М.: ГЕОС, 2005. 336 с.
- Климатические рекорды прошедшего пятилетия на территории Ярославской области (Электронный ресурс) // Сайт ГУ «Яро-

- славский ЦГМС». Режим доступа: <http://www.yacgms.ru/-2006-2010>, свободный. Загл. с экрана.
- Ключенко П.Д., Горбунова З.Н., Пасичная Е.А., Харченко Г.В. Некоторые особенности содержания биогенных элементов в водных макрофитах урбанизированных территорий // Гидробиотаника 2005. Мат. VI Всерос. школы-конф. по водным макрофитам. ИБВВ РАН, 11–16 октября 2005 г. Рыбинск: ОАО «Рыбинский дом печати», 2006. С. 280–282.
- Константинов А.С. Общая гидробиология. М.: Высшая школа, 1979. 480 с.
- Колмаков В.И. Токсичное «цветение» воды континентальных водоемов: глобальная опасность и методы ликвидации // Электронные курсы СФУ. 2006. Режим доступа: <http://www.study.sfu-kras.ru/mod/resource/view.php?id=1961>, свободный.
- Копылов А.И., Косолапов Д.Б., Романенко А.В., Косолапова Н.Г., Мыльникова З.М., Минеева Н.М., Крылов А.В. Гетеротрофные микроорганизмы в планктонных трофических сетях речных экосистем // Успехи совр. биологии. Т. 126. 2006. № 3. С. 273–284.
- Копылов А.И., Косолапов Д.Б., Косолапова Н.Г., Мыльникова З.М., Минеева Н.М., Романенко А.В., Крылов А.В. Планктонные трофические сети основных биотопов реки // Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды. М.: Т-во научн. изд. КМК, 2007. С. 173–178.
- Крылов А.В. Влияние деятельности бобров как экологического фактора на зоопланктон малых рек // Экология. 2002. № 5. С. 350–357.
- Крылов А.В. Зоопланктон равнинных малых рек. М.: Наука, 2005. 263 с.
- Крылов А.В., Касьянов Н.А. Влияние колониальных поселений речной крачки на зоопланктон мелководий Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. 2008. № 2. С. 40–48.
- Крылов А.В., Акопян С.А. Особенности зоопланктона прибрежной зоны озера Севан // Биология внутр. вод. 2009. № 3. С. 68–72.
- Крылов А.В., Кулаков Д.В., Касьянов Н.А., Цельмович О.Л., Папченков В.Г. Влияние колониального поселения птиц на зоо-

- планктон защищенного зарастающего мелководья Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. 2009. № 2. С. 56–61.
- 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.
- 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 а. № 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 б. № 5. С. 467–473.
- Крючкова Н.М. Структура сообществ зоопланктона в водоемах разного типа // Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем. Тр. ЗИН АН СССР. 1987. Т. 165. С. 184–198.
- 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.
- Кулакова Н.Ю. Роль зоогенного фактора в формировании потоков азота в ландшафтах северного Прикаспия (на примере Джаныбекского стационара) // Проблемы изучения краевых структур биоценозов: Мат. 2-й Междунар. конф. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2008. С. 184–188.
- Кутикова Л.А. Коловоротки фауны СССР. Л.: Наука, 1970. 744 с.
- Лаврентьева Г.М. Реакция видового состава фитопланктона на введение в озера минеральных солей азота и фосфора // Сб. тр. ГОСНИОРХ. 1986. Вып. 252. С. 20–31.
- Лазарева В.И. Структура и динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища. М.: Т-во научн. изданий КМК, 2010. 183 с.
- Лебедева Н.В. Роль морских птиц в формировании флоры и фауны островов Арктики // Методы и теоретические аспекты

- исследования морских птиц: Мат. V Всерос. школы по морской биологии (25–27 октября 2006 г., г. Ростов-на-Дону). Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН, 2007. С. 280.
- Левич А.П.* Экологические подходы к регулированию типов цветения эвтрофных водоемов // Доклады Академии наук. 1995. Т. 341. № 1. С. 130–133.
- Левич А.П., Булгаков Н.Г., Замолотчиков Д.Г.* Оптимизация структуры кормовых фитопланктонных сообществ / Под ред. В.Н. Максимова. М.: Тов-во науч. изданий КМК, 1996. 136 с.
- Лукина Л.Ф., Смирнова Н.Н.* Физиология высших водных растений. Киев: Наук. думка, 1988. 186 с.
- Лысенков Е.В.* Средообразующая роль врановых в антропогенных ландшафтах // Экология врановых птиц в антропогенных ландшафтах. Мат. междунар. конф. Саранск, 2002. С. 25–29.
- Лысенков Е.В., Втюрина Т.П.* Средообразующая деятельность врановых птиц // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Мат. Междунар. конф. Казань, 2001. С. 385–386.
- Ляшенко Г.Ф.* Высшая водная растительность Рыбинского водохранилища: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. СПб, 1995. 24 с.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.
- Методика определения токсичности воды и водных вытяжек из почв, осадков сточных вод, отходов по смертности и изменению плодовитости цериодафний. ФР.1 39.2007.03221. М.: АК-ВАРОС, 2007. 56 с.
- Мешкова Т.М.* Закономерности развития зоопланктона в озере Севан. Ереван: Изд-во АН Армянской ССР, 1975. 275 с.
- Михеев А.В.* Отряд Чайки // Жизнь животных. Т. 5. Птицы. М.: Просвещение, 1970. С. 315–335.
- Молотков В.Е., Свирский В.Г.* Экологическая сукцессия, видовое разнообразие в сообществах зоопланктона прудовых экосистем в связи с их эвтрофикацией // Моделирование биологических сообществ. Владивосток, 1975. С. 54–61.
- Монченко В.И.* Шелепнороти циклоподібні циклопи (Cyclopidae). Фауна України. Вып. 27, № 3. Киев: Наукова думка, 1974. 452 с.

- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Фауна беспозвоночных прибрежной зоны Рыбинского водохранилища // Природные ресурсы Молого-Шекснинской низины. Ч. 3. Тр. Дарвинского гос. заповедника. Вып. 12. Вологда, 1974. С. 158–195.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Мордухай-Болтовская Э.Д., Яновская Г.Я. Фауна прибрежной зоны Рыбинского водохранилища // Тр. биол. ст. «Борок». Вып. 3. М.-Л., 1958. С. 142–194.
- Мочалова О.А., Хорева М.Г., Зеленская Л.А. Растительный покров в колониях топорков (*Lunda cirrhata*) на островах Северной Пацифики // Биология и охрана птиц Камчатки. 2005. Вып. 7. С. 107–116.
- Мяэметс А.Х. Изменения зоопланктона // Антропогенное воздействие на малые озера. Л.: Наука, 1980. С. 54–64.
- Недосекин А.А. Изменение химического состава почвы под влиянием колонии серых цапель // Актуальные проблемы экологии и природопользования. Вып. 3. М.: Изд-во РУДН, 2003. С. 90–93.
- Недосекин А.А. Изменения в распределении растительного покрова под гнездами в колонии серых цапель в Тульских Засадах // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Казань, 2001. С. 467–468.
- Никогосян А.А. Динамика биомассы зоопланктона озера Севан в 1974–1976 гг. // Экология гидробионтов озера Севан. Ереван: АН Армянской ССР, 1979. С. 107–117.
- Определение продукции популяций водных сообществ. Новосибирск: Наука, 2000. 63 с.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 1. Зоопланктон. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2010. 495 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 1. Низшие беспозвоночные. С.-Пб.: Зоол. ин-т РАН, 1994. 394 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 2. Ракообразные. С.-Пб.: Зоол. Ин-т РАН, 1995. 627 с.
- Остапеня А.П. Дезэвтрофирование или бентификация? // III Междунар. научн. конф. «Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество во-

- ды», Минск – Нарочь, 17 – 22 сентября 2007 г. Минск: Издат. центр БГУ, 2007. С. 31–32.
- Папченков В.Г.* Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: ЦМП МУБиНТ, 2001. 200 с.
- Папченков В.Г.* Динамика зарастания Рыбинского водохранилища // Рыбинское водохранилище и прибрежные территории: современное состояние и перспективы развития: Мат. научно-практич. конф. Ярославль, март 2011. Ярославль: ИПК «Индиго», 2011. С. 90–100.
- Папченков В.Г., Ремизов И.Е.* Современное состояние растительного покрова Рыбинского водохранилища // Актуальные проблемы экологии Ярославской области: Мат. III научно-практич. конф. Ярославль: Издание ВВО РЭА, 2005. Вып. 3. Т. 1. С. 251–254.
- Плеценко С.В.* Некоторые особенности почвообразования в местах массовых поселений морских колониальных птиц на острове Талан // Прибрежные экосистемы северного Охотоморья. Остров Талан. Магадан: ИБПС ДВО РАН, 1992. С. 109–115.
- Птицы Европейской части России: Полевой определитель. М.: Алгоритм, 2001. 224 с.
- Птицы Европейской части России: Атлас-определитель. М.: ЗАО «Фитон+», 2009. 352 с.
- Птицы СССР. Чайковые. М.: Наука, 1988. 416 с.
- Работнов Т.А.* Фитоценология: учебное пособие для вузов. М.: Изд-во МГУ, 1992. 352 с.
- Работнов Т.А.* История фитоценологии: Учебное пособие. М.: Аргус, 1995. 158 с.
- Расстворова О.Г.* Влияние позвоночных на почву в лесостепной дубраве // Комплексные исследования биогеоценозов лесостепных дубрав. Л., 1986. С. 169–179.
- Рахилин В.К.* О средообразующей роли птиц фауны СССР // Средообразующая деятельность животных. М., 1970. С. 15–18.
- Ривьер И.К.* Влияние стоков г. Череповца на зоопланктон Шекснинского плеса // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990. С. 42–58.

- Родионова Н.В.* Биоиндикация качества воды по зоопланктону // Особенности формирования качества воды в разнотипных озерах Карельского перешейка. Л.: Наука, 1984. С. 151–159.
- Россоломо Л.А.* Антропогенное эвтрофирование водоемов. Т. 2. М.: ВИНТИ, 1975. С. 8–60.
- Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1972. 364 с.
- Рылов В.М.* Cyclopoida пресных вод. Фауна СССР. Ракообразные. Т. III, вып. 3. Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 320 с.
- Семаго Л.Л.* К вопросу о средообразующей деятельности колониальных и стайных птиц // Проблемы изучения и охраны ландшафтов. Воронеж: Воронежское книжн. изд-во, 1975. С. 45–47.
- Симонян А.А.* Зоопланктон озера Севан. Ереван: АН Армении, 1991. 299 с.
- Сиохин В.Д.* Трофические связи чайковых птиц в наземных и водных экосистемах Присивашья // Эколого-морфологические особенности животных и среда их обитания. Киев: Наукова думка, 1981. С. 61–63.
- Сиренко Л.А.* Эвтрофирование континентальных водоемов и некоторые задачи по его контролю // Научные основы контроля качества вод по гидробиологическим показателям. Л.: Гидрометеиздат, 1981. С. 137–153.
- Скокова Н.Н.* Очерк экологии серой цапли в районе Рыбинского водохранилища // Уч. зап. Моск. гор. пед. ин-та им. В.П. Потемкина. М., 1954. С. 89–153.
- Столбунова В.Н.* Зоопланктон зарослей Иваньковского водохранилища в условиях антропогенного эвтрофирования // Биология внутр. вод: Информ. бюл. 1996. № 100. С. 23–30.
- Столбунова В.Н.* Зоопланктоценозы прибрежных мелководий водохранилищ Верхней Волги // Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные. Рыбинск: Изд-во ОАО «Рыбинский дом печати», 2005. С. 357–373.
- Столбунова В.Н.* Особенности зоопланктона мелководий верхневолжских водохранилищ и условия его существования // Зооценозы водоемов бассейна Верхней Волги в условиях антропогенного воздействия. С.-Пб.: Гидрометеиздат, 1993. С. 20–38.

- Столбунова В.Н.* Характеристика зоопланктонного сообщества Волжского плеса Рыбинского водохранилища: видовая структура зоопланктоценозов разных биотопов // Биология внутр. вод. 2003а. № 2. С. 80–85.
- Столбунова В.Н.* Характеристика зоопланктонного сообщества Волжского плеса Рыбинского водохранилища: сезонная динамика // Биология внутр. вод. 2003б. № 3. С. 67–71.
- Строганова Л.Н., Хлызова Н.Ю., Бугреева М.Н.* Гидроэкологические проблемы Воронежского водохранилища: оценка роли антропогенных и биотических факторов в пространственно-временной миграции соединений азота и формировании статуса трофии водоема // Вестник Воронежского гос. университета. 2001. Сер. География, геоэкология. № 1. С. 104–114.
- Сукачев В.Н.* Растительные сообщества (введение в фитосоциологию). 4-е изд. Л.-М.: Книга, 1928. 231 с.
- Сыроечковский Е.Е.* Роль животных в образовании первичных почв в условиях приполярных областей земного шара // Зоол. журн. 1959. Вып. 38(12). С. 1770–1775.
- Тараненко Л.И.* Влияние колониального гнездования грачей на окружающую среду // Роль животных в функционировании экосистем. М.: Наука, 1975. С. 104–106.
- Татарникова И.П.* Количественная характеристика экскреторной деятельности крупных чаек и ее влияние на растительность // Роль животных в функционировании экосистем. М.: Наука, 1975. С. 107–110.
- Творогова А.С., Луговой А.Е.* Влияние зимних скоплений врановых птиц на микрофлору почвы в местах ночевки // Тез. докл. VII Всес. орнитолог. конф. Ч. 1. Киев: Наукова думка, 1977. С. 328–329.
- Тиунов А.В.* Метабиоз в почвенной системе: влияние дождевых червей на структуру и функционирование почвенной биоты: Дисс. ... д.б.н. М.: ИПЭЭ РАН, 2007.
- Тихомиров Б.А.* Взаимосвязи животного мира и растительного покрова тундры. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 104 с.
- Толмеев А.П.* Концепция «экологической стехиометрии» в водных экосистемах: литературный обзор // Сибирский экол. журн. 2006. № 1. С. 13–19.

- Ульянов В.Н. Влияние минеральных удобрений на развитие естественной кормовой базы прудов // Сб. тр. ГосНИОРХ. 1988. Т. 288. С. 113–115.
- Флинт В.Е., Бёме Р.Л., Костин Ю.В., Кузнецов А.А. Птицы СССР. М.: Мысль, 1968. 637 с.
- Чугай С. Роль колоний серой цапли в функционировании экосистем пойменных черноольшанников // Птицы бассейна Северского Донца. Донецк, 1993. С. 50–52.
- Чуйков Ю.С. Изучение процессов естественной и антропогенной эвтрофикации вод Нижней Волги экологическими методами // Мат. Всес. конф. по проблеме комплексного использования и охраны водных ресурсов бассейна Волги. Вып. 2. Пермь, 1975. С. 40–41.
- Чуйков Ю.С. Методы экологического анализа состава и структуры сообществ водных животных. Экологическая классификация беспозвоночных встречающихся в планктоне пресных вод // Экология. 1981. № 3. С. 71–77.
- Чуйков Ю.С. Экология массовых видов планктонных беспозвоночных в водоемах, находящихся под влиянием колониальных поселений птиц: Автореф. дисс. канд. биол. наук. М., 1982. 21 с.
- Штегман Б.К. Птицы как индикаторы биологических особенностей водоемов // Тр. VI-го совещания по проблемам биологии внутренних вод. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1959. С. 610–614.
- Экология озера Севан в период повышения его уровня. Результаты исследований Российско-Армянской биологической экспедиции по гидроэкологическому обследованию озера Севан (Армения) (2005–2009 гг.). Махачкала: Наука ДНЦ, 2010. 348 с.
- Andrikovics S., Forro L., Gere G., Lakatos G., Sasva L. Water bird guilds and their feeding connections in the Bodrogszig, Hungary / Limnology and Aquatic Birds. Proceedings of the Fourth Conference Working Group on Aquatic Birds of Societas. Internationalis Limnologiae (SIL), Sackville, New Brunswick, Canada, August 3–7, 2003 // Hydrobiologia. 2006. Vol. 567. P. 31–42.
- Andersen T., Hessen D.O. Carbon, nitrogen, and phosphorus content of freshwater zooplankton // Limnol. Oceanogr. 1991. Vol. 36. P. 807–814.

- Bales M., Moss B., Phillips G., Irvine K., Stansfield J.* The changing ecosystem of a shallow, brackish lake, Hickling Broad, Norfolk, UK. II Long-term trends in water chemistry and ecology and their implications for restoration of the lake // *Freshwater Biology*. 1993. Vol. 29. P. 141–165.
- Barnes W.J., Dibble E.* The effects of beaver in riverbank forest succession // *Can. J. Bot.* 1988. Vol. 66. P. 40–44.
- Boros E., Banfi S., Forro L.* Anostracans and microcrustaceans as potential food sources of waterbirds on sodic pans of the Hungarian plain / *Limnology and Aquatic Birds. Proceedings of the Fourth Conference Working Group on Aquatic Birds of Societas Internationalis Limnologiae (SIL), Sackville, New Brunswick, Canada, August 3–7, 2003* // *Hydrobiologia*. 2006. Vol. 567. P. 341–349.
- Brandvold D.K., Popp C.J., Brierley J.A.* Waterfowl refuge effect on water quality: chemical and physical parameters // *Journal of Water Pollution Control Federation*. 1976. Vol. 48. P. 685–687.
- Butler D. R., Malanson G. P.* Sedimentation rates and patterns in beaver ponds in a mountain environment // *Geomorphology*. V. 13. 1995. P. 255–269.
- Butler N.M., Suttle C.A., Neill W.A.* Discrimination by fresh-water zooplankton between cells of a single algal species differing in degree of nitrogen limitation // *Bull. Mar. Sci.* 1988. V. 43. N 3. P. 845–846.
- Chaichana R., Leah R., Moss B.* Birds as eutrophicating agents: a nutrient budget for a small lake in a protected area // *Hydrobiologia*. 2010. Vol. 646. P. 111–121.
- Darwin C.* The Formation of Vegetable Mould, through the Action of Worms, with Observations on their Habits. London: Murray, 1881. 347 p.
- Don G.L., Donovan W.F.* First Order Estimation of the Nutrient and Bacterial Input from Aquatic Birds to Twelve Rotorua Lakes. *Bioresearches*, Auckland, 2002. 58 p.
- Ford T.E., Naiman R.J.* Alteration of carbon cycling by beaver: methane evasion rates from boreal forest streams and rivers // *Can. J. Zool.* 1988. Vol. 66. P. 529–533.
- Gardarsson A.* Temporal processes and duck populations: examples from Mývatn / *Limnology and Aquatic Birds. Proceedings of the*

- Fourth Conference Working Group on Aquatic Birds of Societas. Internationalis Limnologiae (SIL), Sackville, New Brunswick, Canada, August 3–7, 2003 // *Hydrobiologia*. 2006. Vol. 567. P. 89–100.
- Gould D.J., Fletcher M.R. Gull droppings and their effects on water quality // *Water Research*. 1978. V. 12. P. 665–672.
- Gwiazda R. Contribution of water birds to nutrient loading to the ecosystem of mesotrophic reservoir // *Ecologia polska*. 1996. V. XLIV. № 3–4. P. 289–297.
- Hahn S., Bauer S., Klaassen M. Estimating the contribution of carnivorous waterbirds to nutrient loading in freshwater habitats // *Freshwater Biology*. 2007. V. 52. P. 2421–2433.
- Hahn S., Bauer S., Klaassen M. Quantification of allochthonous nutrient input into freshwater bodies by herbivorous waterbirds // *Freshwater Biology*. 2008. V. 53. P. 181–193.
- Harris A. *The Macmillan Birder's Guide to European and Middle Eastern Birds*. London: The MacMillan Press, 1996. 248 p.
- Harper D. *Eutrophication of Freshwaters*. London: Chapman and Hall, 1992. 392 p.
- Ishida A. Seed germination and seedling survival in a colony of the Common Cormorant, *Phalacrocorax carbo* // *Ecological research*. 1997. Vol. 12. P. 249–256.
- Johnston C.A., Naiman R.J. Browse selection by beaver: effects on riparian forest composition // *Can. J. For. Res.* 1990. Vol. 20. P. 1036–1043.
- Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M. Organisms as ecosystem engineers // *Oikos*. 1994. V. 69. P. 373–386.
- Kameda K., Koba K., Hobara S., Osono T., Terai M. Pattern of natural ^{15}N abundance in lakeside forest ecosystem affected by cormorant-derived nitrogen / *Limnology and Aquatic Birds. Proceedings of the Fourth Conference Working Group on Aquatic Birds of Societas. Internationalis Limnologiae (SIL), Sackville, New Brunswick, Canada, August 3–7, 2003 // Hydrobiologia*. 2006. Vol. 567. P. 69–86.
- Korinek V., Fott J., Fuksa J., Lellak J., Prazakova M. Carp ponds of Central Europe // Michael R. G. (ed.). *Managed aquatic ecosystems*. Amsterdam, Elsevier, 1987. P. 29–62.

- Lampert W., Fleckner W., Rai H., Taylor B. Phytoplankton control by grazing zooplankton: A study on the spring clear-water phase // *Limnol. Oceanogr.* 1986. Vol. 31, № 3. P. 478–490.
- Leentvaar P. Observations in guanotrophic environments // *Hydrobiologia.* 1967. Vol. 29. P. 441–489.
- Lean D.R.S. Phosphorus dynamics in lake water // *Science.* 1973. V. 179. P. 678–680.
- Limnology and Aquatic Birds / Edited by Alan R. Hanson, Joseph J. Kerekes // *Hydrobiologia.* 2006. V. 567. 350 p.
- Longcore J.R., Mc Auley D.G., Pendelton G.W., Bennatti C.R., Mingo T.M., Stromborg K.L. Macroinvertebrate abundance, water chemistry, and wetland characteristics affect use of wetlands by avian species in Maine / *Limnology and Aquatic Birds. Proceedings of the Fourth Conference Working Group on Aquatic Birds of Societas Internationalis Limnologiae (SIL), Sackville, New Brunswick, Canada, August 3–7, 2003* // *Hydrobiologia.* 2006. Vol. 567. P. 143–167.
- Manny B.A., Johnson W.C., Wetzel R.G. Nutrient additions by waterfowl to lakes and reservoirs: predicting their effects on productivity and water quality // *Hydrobiologia.* 1994. Vol. 279/280. P. 121–132.
- Mills L.S., Soule M.E., Doak D.F. The keystone-species concept in ecology and conservation // *Bioscience.* 1993. V. 43, N 4. P. 219–224.
- Moss B., Leah R.T. Changes in the ecosystem of a guanotrophic and brackish shallow lake in eastern England: potential problems in its restoration // *International Review Gesamten Hydrobiologie.* 1982. Vol. 67. P. 625–659.
- Naiman R.J., Melillo J.M. Nitrogen budget of a subarctic stream altered by beaver (*Castor canadensis*) // *Oecologia.* 1984. Vol. 62. P. 150–155.
- Naiman R.J., Melillo J.M., Hobbie J.E. Ecosystem alteration of boreal forest streams by beaver (*Castor canadensis*) // *Ecology.* 1986. V. 67. № 5. P. 1254–1269.
- Naiman R.J., Pinay G., Johnston C., Pastor J. Beaver influence on the long-term biogeochemical characteristics of boreal forest drainage networks // *Ecology.* 1994. 74 (4). P. 905–921.

- Nummi P. Simulated effects of the beaver on vegetation, invertebrates and ducks // Ann. Zool. Fennici. 1989. V. 26. P. 43–52.
- Pain R.T. A note on trophic complexity and community stability // Amer. Natur. 1969. Vol. 103. P. 91–93.
- Pettigrew C.T., Hahn B.J., Goldsborough L.G. Waterfowl feces as a source of nutrients to a prairie wetland: responses of microinvertebrates to experimental additions // Hydrobiologia. 1998. Vol. 362. P. 55–66.
- Power M.E., Tilman D., Estes J.A., Menge B.A., Bond W.J., Scott Mills L., Dayly G., Castilla J.C., Lubcenko J., Paine R. Challenges in quest for keystones // Bioscience. 1996. V. 45(8). P. 609–620.
- Remillard M.M., Gruendling G.K., Bogucki D.J. Disturbance by beaver (*Castor canadensis* Kuhl) and increased landscape heterogeneity // In: Turner MG (ed). Landscape heterogeneity and disturbance. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, 1987. P. 103–123.
- Rosell F., Bozser O., Collen P., Parker H. Ecological impact of beavers *Castor fiber* and *Castor Canadensis* and their ability to modify ecosystems // Mammal. Rev. 2005. Vol. 35, No. 3–4. P. 248–276.
- Snow D.W., Perrins C.M. The Birds of the Western Palearctic concise edition (2 volumes). Oxford: Oxford University Press. 1998. P. 1215–1218.
- Sterner R.W. Resource competition during seasonal succession toward dominance by cyanobacteria // Ecology. 1989. V. 70, N 1. P. 229–245.
- Sterner R.W., Schulz K.L. Zooplankton nutrition: recent progress and a reality check // Aquatic Ecol. 1998. V. 32. P. 261–279.
- Terwilliger J., Pastor J. Small mammals, ectomycorrhizae, and conifer succession in beaver meadows // Oikos. 1999. Vol. 85. P. 83–94.
- Unckless R.L., Makarewicz J.C. The impact of nutrient loading from Canada Geese (*Branta canadensis*) on water quality, a mesocosm approach // Hydrobiologia. 2007. V. 586. P. 393–401.
- Walsh K.A., Halliwell D.R., Hines J.E., Fournier M.A., Czarnecki A., Dahl M.F. Effects of water quality on habitat use by lesser scaup (*Aythya affinis*) broods in the boreal Northwest Territories, Canada / Limnology and Aquatic Birds. Proceedings of the Fourth Conference Working Group on Aquatic Birds of Societas. Internationalis

- Limnologiae (SIL), Sackville, New Brunswick, Canada, August 3–7, 2003 // Hydrobiologia. 2006. Vol. 567. P. 101–111.
- Wiece G., Mayer H.-G., Jorda W., Bahr I. Phosphoraufnahme durch *Potamogeton natans* und submerse Makrophyten einem Fliessgewässer Laboratoriumsmodel // Acta hydrochim. et hydrobiol. 1985. V. 13. № 3. S. 307–317.
- Wilde S.A., Youngberg C.T., Hovind J.H. Changes in composition of ground water, soil fertility, and forest growth produced by the construction and removal of beaver dams // J. Wildl. Manage. 1950. Vol. 14. P. 123–129.
- Wright J.P., Jones C.G. Predicting effects of ecosystem engineers on patch-scale species richness from primary productivity // Ecology. 2004. Vol. 85, № 8. P. 2071–2081.

Введение.....	3
Глава 1	
КРАТКИЙ ОБЗОР РЕЗУЛЬТАТОВ ИЗУЧЕНИЯ СРЕДООБ- РАЗУЮЩЕЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ И ПТИЦ.....	7
Глава 2	
ГИДРОФИЛЬНЫЕ ПТИЦЫ.....	19
Глава 3	
МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	32
Глава 4	
ЗООПЛАНКТОН ЛИТОРАЛЬНОЙ ЗОНЫ РАЗНОТИПНЫХ ПРЕСНЫХ ВОДОЕМОВ В УСЛОВИЯХ ВЛИЯНИЯ ГИДРО- ФИЛЬНЫХ ПТИЦ.....	48
4.1. Зоопланктон литоральной зоны олиго- мезотрофного озера Севан (Армения) в условиях влия- ния армянской чайки.....	48
4.2. Зоопланктон литоральной зоны мезотрофно- эвтрофного Рыбинского водохранилища в условиях влияния гидрофильных птиц.....	57
4.2.1. Зоопланктон открытого мелководья в условиях влияния серой цапли.....	57
4.2.2. Зоопланктон полузащищенного мелководья в усло- виях влияния речной крачки.....	61
4.2.3. Зоопланктон защищенного мелководья в условиях влияния озерной чайки.....	71
4.3. Зоопланктон высокотрофных озер в условиях вли- яния жизнедеятельности гидрофильных птиц.....	81
4.3.1. Зоопланктон оз. Чистое в условиях влияния серой цапли.....	81
4.3.2. Зоопланктон озер бассейна р. Оки в условиях вли- яния водоплавающих птиц.....	85
Глава 5	
МЕЖГОДОВЫЕ РАЗЛИЧИЯ ЗООПЛАНКТОНА В УСЛО- ВИЯХ ВЛИЯНИЯ ГИДРОФИЛЬНЫХ ПТИЦ.....	96
5.1. Влияние численности колонии водоплавающих птиц на зоопланктон литоральной зоны Рыбинского водохранилища.....	96

5.2. Влияние количества атмосферных осадков на зоопланктон малого высокотрофного озера в зоне гнездования околотовных птиц.....	111
Глава 6	
ВЛИЯНИЕ ПРОДУКТОВ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ ГИДРОФИЛЬНЫХ ПТИЦ НА ЗООПЛАНКТОН ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ МИКРОКОСМОВ.....	122
Глава 7	
СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ЗООПЛАНКТОНА РАЗНОТИПНЫХ ВОДОЕМОВ В УСЛОВИЯХ ВЛИЯНИЯ ГИДРОФИЛЬНЫХ ПТИЦ.....	136
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	154
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	164

Подписано в печать 07.10.12.

Формат 60*84/16. Бумага офсетная. Гарнитура Times.

Усл.-печ.л. 11,86. Уч.-изд.л. 9,21. Заказ № 1377.2. Тираж 300 экз.

Издательство и типография ИП Пермяков С.А.

426008, г. Ижевск, Кирова, 172.

цифровая-типография-ижевск.рф

НА ОСНОВЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ПОЛЕВЫХ И
ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ ОПИСАНЫ
ИЗМЕНЕНИЯ СТРУКТУРНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ
ЗООПЛАНКТОНА, РАЗВИВАЮЩЕГОСЯ В УСЛОВИЯХ
ВЛИЯНИЯ ПРОДУКТОВ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ
КОЛОНИЙ ГИДРОФИЛЬНЫХ (ВОДОПЛАВАЮЩИХ И
ОКОЛОВОДНЫХ) ПТИЦ В ЛИТОРАЛЬНОЙ ЗОНЕ
РАЗНОТИПНЫХ ПРЕСНЫХ ВОДОЕМОВ.

