

УДК 574.583(285.2):591+551.577

**ВЛИЯНИЕ АТМОСФЕРНЫХ ОСАДКОВ
И ЧИСЛЕННОСТИ КОЛОНИИ ОКОЛОВОДНЫХ ПТИЦ
НА ЗООПЛАНКТОН ЛИТОРАЛЬНОЙ ЗОНЫ
МАЛОГО ВЫСОКОТРОФНОГО ОЗЕРА**

А. В. Крылов, Д. В. Кулаков, А. И. Цветков, В. Г. Папченков

*Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
Россия, 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
E-mail: krylov@ibiw.yaroslavl.ru*

Поступила в редакцию 19.11.10 г.

Влияние атмосферных осадков и численности колонии околотоводных птиц на зоопланктон литоральной зоны малого высокотрофного озера. – Крылов А. В., Кулаков Д. В., Цветков А. И., Папченков В. Г. – Выявлено, что при увеличении количества атмосферных осадков изменения показателей зоопланктона фонового участка литоральной зоны высокотрофного озера были сходны с таковыми при возрастании органической и биогенной нагрузки в ходе антропогенного эвтрофирования: повышалось разнообразие и обилие коловраток, снижались показатели развития веслоногих ракообразных. В зоне влияния продуктов жизнедеятельности птиц при увеличении численности их колонии и поверхностного стока сокращались число видов (за счет разнообразия коловраток и ветвистоусых ракообразных), численность и биомасса зоопланктона, доля Rotifera и Cladocera в общей численности и биомассе сообщества, индекс Шеннона, возрастали показатели развития Соперода. В условиях снижения количества осадков на обоих участках мелководья уменьшалось обилие Соперода на фоне увеличения количества Rotifera и/или Cladocera. При этом в районе гнездовья цапель зоопланктон по-прежнему отличался наибольшим развитием веслоногих ракообразных и наименьшим – коловраток и ветвистоусых.

Ключевые слова: зоопланктон, таксономические группы, атмосферные осадки, околотоводные птицы, продукты жизнедеятельности.

Effect of atmospheric precipitations and the abundance of a semi-aquatic bird colony on zooplankton in the littoral of a small high-trophic lake. – Krylov A. V., Kulakov D. V., Tsvetkov A. I., and Papchenkov V. G. – It was found that when the atmospheric precipitation amount increased the changes in zooplankton indices in the background area in the littoral zone of a small high-trophic lake were similar to those observed under an increased organic and biogenic load in the course of anthropogenic eutrophication: the diversity and abundance of rotifers increased and the indices of copepods' development decreased. In the area subjected to the effect of bird vital activity products an increase in the colony abundance and surface flow reduced the number of species (due to the diversity of rotifers and copepods), the numbers and biomass of zooplankton, the fraction of Rotifera and Cladocera in the total numbers and biomass of the community, and Shannon's index – but increased Copepoda development indices. Atmospheric precipitation reduction at both sites of the littoral zone led to a decreased Copepoda abundance and increases numbers of Rotifera and/or Cladocera. However, in the heron breeding colony area the zooplankton was characterized by the highest development of copepods and the lowest one of rotatoria and cladocera.

Key words: zooplankton, taxonomic groups, atmospheric precipitation, semi-aquatic birds, vital activity products.

ВВЕДЕНИЕ

Анализ данных, полученных в литоральной зоне Рыбинского водохранилища, позволил выявить межгодовые изменения зоопланктона, развивающегося в условиях влияния продуктов жизнедеятельности водных птиц, которые определяются численностью колонии и уровнем воды (Кулаков и др., 2012). Однако кроме водных птиц на химический и биологический режим водоёмов оказывают влияние колонии околоводных птиц, поступление продуктов жизнедеятельности которых в водоём происходит с побережья и в основном при выпадении атмосферных осадков (Кулаков и др., 2010). Полагаем, что степень воздействия продуктов их метаболизма может определяться количеством атмосферных осадков и численностью колонии.

Цель работы – изучение влияния количества атмосферных осадков и численности колонии околоводных птиц на развитие зоопланктона литоральной зоны малого высокотрофного озера.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в периоды гнездования серой цапли (*Ardea cinerea* L.) (июнь – август) 2008 и 2009 гг. в литоральной зоне малого гипертрофного озера Чистое (Ярославская обл., Некрасовский р-н, бассейн Горьковского водохранилища). Площадь озера составляет 4.5 км², средняя глубина – 1.0 м, максимальная глубина – 1.8 м. Первый ряд гнезд колонии птиц находился на вершинах высоких (15–20 м) сосен на расстоянии ~ 30 м от уреза воды. Сборы первичных материалов проводили на фоновом мелководье (57°42'295" с.ш., 40°33'376" в.д.) и на участке литорали, куда приходился основной приток продуктов жизнедеятельности птиц (57°43'330" с.ш., 40°33'722" в.д.). В воду озера они поступали по руслу ручья, формирующегося во время дождей и имеющего площадь водосбора, совпадающую с границами колонии. Глубина на станциях отбора проб составляла 0.4 м.

В каждую дату наблюдений на обоих участках мелководья собирали по 6 – 12 проб зоопланктона, процеживая через газ с размером ячеек 64 мкм 25 – 50 л воды; пробы фиксировали 4%-ным формалином. Камеральную обработку проводили по стандартной методике (Методика изучения..., 1975). Зоопланктон оценивали по показателям, используемым для характеристики сообществ в водоёмах разного трофического типа (Андроникова, 1996): видовому богатству, числу видов в одной пробе, численности, биомассе, соотношению таксономических групп по численности и биомассе, величинам индекса Шеннона – Уивера. Для статистического анализа материалов использовали программу STATISTICA 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Озеро зарастает примерно на 10%. По преобладающим видам его можно назвать кубышково-тростниковым водоёмом с большим участием камыша озёрного. Наиболее разнообразной растительностью отличается зарастающий на 80 – 90, а выше – почти на 100%, приустьевой участок впадающей в озеро р. Черной. Здесь сосредоточены обширные поля кубышки жёлтой (*Nuphar lutea* (L.) Smith) с рдестом плавающим (*Potamogeton natans* L.), погруженными рдестами блестящим и

пронзеннолистным (*P. perfoliatus* L.), урутью мутовчатой (*Myriophyllum verticillatum* L.), пятнами кувшинок чисто-белой и северной, а также куртинами камыша озёрного, ежеголовника прямого (*Sparganium erectum* L.), ежеголовника всплывшего, полосами хвоща приречного (*Equisetum fluviatile* L.), стрелолиста и другими видами. Небольшой залив при выходе р. Черной из озера, где расположена колония серой цапли, также зарастает в пределах 10%. В самой ее вершине небольшие пятна кубышки жёлтой и кувшинки чисто белой, несколько ниже – довольно обширная заросль манника большого, у правого берега – заросли манника, камыша укореняющегося, осоки острой и рогоза широколистного (*Typha latifolia* L.).

Исследованные вегетационные периоды различались по количеству осадков. Так, 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. 1).

Таблица 1

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

Год	С начала мая до момента сборов в июне	От момента сборов в июне до момента сборов 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 июне масса экскрементов, накапливающаяся под гнездами в течение суток, в среднем за два года изучения составляла 9.4 (7 – 11), в июле – 8.7 (2 – 10), в августе – 6.4 (6 – 7) г/м².

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

Число видов зоопланктёров в одной пробе в 2008 г. на участке, испытывающем влияние продуктов метаболизма птиц, было достоверно больше в июне, в июле это сохранялось на уровне тенденции, а в августе отмечена тенденция увеличения их количества на фоновом мелководье (табл. 2).

В июне 2009 г., напротив, в зоне воздействия продуктов жизнедеятельности птиц число видов в одной пробе было достоверно ниже, чем на фоновом участке, в июле это сохранялось на уровне тенденции, а в августе максимальное число видов регистрировалось в районе гнездовья цапель (см. табл. 2).

Наибольшие численность и биомасса зоопланктона в июне 2008 г. отмечены на участке, прилегающем к колонии птиц, причем по численности различия были достоверными (табл. 3, 4).

Таблица 2

Число видов зоопланктеров в одной пробе ($M \pm m$) на фоновом участке (I)
и в зоне влияния продуктов жизнедеятельности цапель (II)

Месяц	Таксон	2008				2009			
		I		II		I		II	
		M	m	M	m	M	m	M	m
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

В июне 2009 г. по численности также первенствовал зоопланктон в зоне влияния птиц, но по биомассе – фоновой станции, хотя различия были недостоверны. Значимых различий величин индексов Шеннона между зоопланктоном изученных участков в 2008 г. не обнаружено, а в 2009 г. величины индексов в районе гнездовья птиц были достоверно меньше (см. табл. 3, 4).

Таблица 3

Численность (N , тыс. экз./м³), доля (%) таксономических групп зоопланктёров в общей численности и индекс Шеннона, рассчитанный по численности (H_N) ($M \pm m$; $p \leq 0.05$) на фоновом участке (I) и в зоне влияния продуктов жизнедеятельности цапель (II)

Месяц	Показатель		2008				2009			
			I		II		I		II	
			M	m	M	m	M	m	M	m
1	2		3	4	5	6	7	8	9	10
VI	Rotifera	N	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	N	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	N	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	N	40.3	10.1	167.5	57.1	213.0	25.4	271.6	90.6
	H_N	бит/экз.	1.9	0.4	2.0	0.4	2.6	0.1	1.1	0.2
VII	Rotifera	N	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	N	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

Окончание табл. 3

1	2		3	4	5	6	7	8	9	10
VII	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

Основу численности в июне 2008 г. на обеих станциях составляли *Coepoda*, однако на фоновом участке доля *Cladocera* была значительно меньше (см. табл. 3). Доминировали здесь науплиусы и копепоиды циклопов, а также *Brachionus angularis* Gosse, а на прилегающем к колонии участке – ювенильные особи веслоногих рачков, *Ceriodaphnia pulchella* Sars и *Bosmina longirostris* (O. F. Müller). В 2009 г. по численности преобладали веслоногие ракообразные, однако в зоне влияния гнездовья птиц их доля была значительно больше, а коловраток – меньше (см. табл. 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* (O. F. Müller).

По биомассе в июне 2008 г. первенствовали *Cladocera* при доминировании на фоновом участке *Leptodora kindtii* (Focke), *Limnospira 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* Uljanin, *Acanthocyclops vernalis* (Fischer) (см. табл. 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. 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* (O. F. Müller).

В июле 2008 г. достоверной разницы численности зоопланктона на изученных участках не выявлено, однако наблюдалась тенденция ее снижения в условиях влияния цапель, где была достоверно меньше биомасса (см. табл. 3, 4). В 2009 г. в зоне воздействия птиц и численность и биомасса зоопланктона были достоверно меньше, чем на фоновом участке. Величины индекса Шеннона, рассчитанного по численности и биомассе, в 2008 г. значимых различий не имели, в 2009 г. были меньше в районе гнездовья (см. табл. 3, 4).

Таблица 4

Биомасса (B , г/м³), доля (%) таксономических групп зоопланктёров в общей биомассе и индекс Шеннона, рассчитанный по биомассе (H_B) ($M \pm m$; $p \leq 0.05$) на фоновом участке (I) и в зоне влияния продуктов жизнедеятельности цапель (II)

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
VII	Rotifera	H_B	бит/г	1.49	0.45	2.16	0.46	2.23	0.37	1.37
		B	0.0001	0.0001	0.001	0.001	0.100	0.022	0.005	0.002
	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
VIII	Rotifera	H_B	бит/г	1.80	0.42	1.43	0.43	2.16	0.12	2.65
		B	0.0002	0.0004	0.0002	0.0002	0.018	0.008	0.025	0.013
	Copepoda	%	0.004	0.007	0.02	0.04	0.8	0.3	1.6	0.8
		B	0.586	0.306	0.232	0.108	0.114	0.025	0.517	0.179
	Cladocera	%	10.5	6.4	28.1	13.5	5.4	1.3	33.0	4.7
		B	5.240	1.191	0.994	1.010	2.082	0.754	1.101	0.512
	Общая	%	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

Основу численности в июле 2008 г. составляли Copepoda за счет доминирования ювенильных особей (см. табл. 3). Ведущей таксономической группой по биомассе также были представители веслоногих, однако наблюдалась тенденция увеличения их относительного обилия в зоне воздействия колонии при сокращении доли Cladocera (см. табл. 4). По биомассе на фоновом участке доминировали науплиусы и копепоиды циклопов, *Leptodora kindtii*, *Diaphanosoma brachyurum* Lievin, *Limnospira 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 (см. табл. 3, 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 core-

poditae Cyclopoida, *Daphnia cucullata*, *Brachionus angularis*, *Cyclops vicinus* и копепоидиты веслоногих ракообразных, *Daphnia cucullata*, *Cyclops vicinus*, *Ceriodaphnia pulchella*, *Alona rectangularis* Sars.

В августе 2008 г. по численности и биомассе достоверно преобладал зоопланктон фонового участка (см. табл. 3, 4). При этом доля веслоногих рачков в общей численности здесь была значимо меньше, а ветвистоусых рачков – больше, чем в районе гнездовья (см. табл. 3). По биомассе наблюдалась аналогичная тенденция изменений (см. табл. 4). По численности на обеих станциях доминировали *Limnospila frontosa*, ювенильные особи циклопов, *Daphnia cucullata*, по биомассе на фоновом мелководье господствовали *D. cucullata*, *Limnospila frontosa*, копепоидиты циклопов, а на участке, расположенном в зоне влияния колонии птиц, – *L. frontosa*, *Leptodora kindtii* и копепоидиты циклопов. В 2009 г. достоверных различий численности и биомассы животных планктона на фоновом и находящемся под влиянием птиц участках не обнаружено. Однако в районе гнездовья цапель доля веслоногих была значимо больше, а ветвистоусых и коловраток – меньше, чем на контрольной станции (см. табл. 3, 4). По численности на фоновом участке доминировали *Chydorus sphaericus* (O. F. Müller), науплиусы веслоногих ракообразных и *Brachionus diversicornis diversicornis* (Daday), в зоне воздействия птиц – науплиусы и копепоидиты Copepoda, *Brachionus diversicornis*, *Chydorus sphaericus*, *Bosmina longirostris*; по биомассе соответственно *Chydorus sphaericus* и *Daphnia cucullata*, ювенильные веслоногие, *Chydorus sphaericus*, *Bosmina longirostris*.

Таким образом, полученные данные свидетельствуют, что возможными причинами межгодовых различий показателей зоопланктона и его реакции на продукты жизнедеятельности колонии околородных птиц могут быть количество атмосферных осадков и численность птиц.

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 наблюдалось, значимо повышалась доля Copepoda в общей численности и биомассе сообщества, сокращалось число видов за счет коловраток и ветвистоусых рачков, одновременно наблюдалось снижение величин информационного индекса видового разнообразия. Необходимо также отметить, что в июне 2009 г. количественные показатели зоопланктона в районе гнездовья были ниже, чем на фоновой станции, а в 2008 г. такая картина наблюдалась с июля – времени наибольшей нагрузки в период выкармливания взрослых 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 влияния продуктов метаболизма птиц.

Помимо этого наблюдалось более раннее сокращение числа видов, обнаруженных в одной пробе, в зоне влияния колонии цапель. Указывалось, что 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 системах – большим разнообразием видов (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 большего количества атмосферных осадков, в 2009 г. – на июнь – период, характеризующийся более высоким количеством осадков и увеличением населения птиц в полтора раза. Но в целом в зоне влияния птиц количество видов зоопланктона, отмеченных в течение времени 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 возрастало разнообразие коловраток, их численность, биомасса и доля в общей численности и биомассе сообщества. В зоне гнездовья 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 метаболизма, основные закономерности структурной организации зоопланктона, развивающегося в условиях влияния продуктов жизнедеятельности птиц, сохранялись, но межгодовые изменения показателей сообщества в этой зоне свидетельствовали о более высокой степени органической и биогенной нагрузки, не связанной с жизнедеятельностью птиц.

При увеличении количества осадков в августе 2009 г. в 1.3 раза по сравнению с аналогичным периодом в 2008 г. изменение практически всех показателей зоопланктона фоновой участка соответствовали наблюдаемым в условиях увеличения органической и биогенной нагрузки при антропогенном эвтрофировании (Андроникова, 1996). В зоне влияния продуктов жизнедеятельности птиц наблюдались разнонаправленные процессы: изменения одних показателей были характерны для эвтрофируемых вод (повышение числа видов, численности и биомассы коловраток), что могло быть связано с дополнительной нагрузкой с водосбора веществами, не связанными с жизнедеятельностью птиц; другие свидетельствовали о снижении трофности (повышались численность, биомасса и доля веслоногих ракообразных в общей численности и биомассе сообщества, величина индекса Шеннона – Уивера), что могло быть связано с увеличением поступлений продуктов жизнедеятельности птиц в июле – августе.

Следовательно, при увеличении поверхностного стока в начале вегетационного периода 2009 г. структура зоопланктона фоновой участка гипертрофного

оз. Чистое в течение всего последующего периода исследований характеризовала условия высокой органической и биогенной нагрузки: 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 отметить, 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.

Отличительная черта сообществ зоопланктона, обитающих в районе гнездовья, – преобладание веслоногих ракообразных при сокращении количества и доли коловраток и ветвистоусых ракообразных. Причем увеличение количества поступающих с поверхностным стоком продуктов жизнедеятельности птиц напрямую способствует повышению численности и биомассы *Copepoda* (соответственно $r = 0.86$ и 0.81 при $p \leq 0.05$). Это может объясняться поступлением азота с экскрементами и погядками птиц (Hahn et al., 2007, 2008), что увеличивает стехиметрические соотношения содержания азота и фосфора до величин, опосредованно благоприятных для развития веслоногих ракообразных (Толмеев, 2006).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Увеличение количества атмосферных осадков в начале вегетационного периода вызывало такие изменения показателей зоопланктона литоральной зоны высокотрофного озера, которые обычно наблюдаются при возрастании степени органической и биогенной нагрузки в ходе антропогенного эвтрофирования. В зоне влияния продуктов метаболизма птиц по сравнению с фоновым участком независимо от количества осадков зоопланктон характеризовался большим видовым богатством, долей веслоногих ракообразных в общей численности и биомассе сообщества, сокращением представленности коловраток. При увеличении поверхностного стока и численности колонии околородных птиц в зоопланктоне зоны их влияния уменьшалось число видов, зарегистрированных в пробе, численность и биомасса сообщества, 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 атмо-

сферных осадков и численностью и биомассой *Scolecoperda* в зоопланктоне, развивающемся в условиях влияния продуктов жизнедеятельности околотовных птиц. Это может быть связано с увеличением стехиметрического соотношения содержания азота и фосфора до величин, благоприятных для их массового развития.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 09-04-00080-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

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.) // Поволж. экол. журн. 2010. № 3. С. 274 – 282.

Кулаков Д. В., Крылов А. В., Папченков В. Г., Цветков А. И. Влияние уровня режима и численности колонии водных птиц на зоопланктон литоральной зоны Рыбинского водохранилища // Поволж. экол. журн. 2012. № 3. С. 252 – 261.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов / отв. ред. Ф. Д. Мордухай-Болтовской. М. : Наука, 1975. 240 с.

Толмеев А. П. Концепция «экологической стехиометрии» в водных экосистемах: литературный обзор // Сиб. экол. журн. 2006. № 1. С. 13 – 19.

Hahn S., Bauer S., Klaassen M. Estimating the contribution of carnivorous waterbirds to nutrient loading in freshwater habitats // Freshwater Biology. 2007. Vol. 52. P. 2421 – 2433.

Hahn S., Bauer S., Klaassen M. Quantification of allochthonous nutrient input into freshwater bodies by herbivorous waterbirds // Freshwater Biology. 2008. Vol. 53. P. 181 – 193.

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.