

Особенности развития фитопланктона открытого мелководья Волжского плеса Рыбинского водохранилища в зоне влияния продуктов жизнедеятельности серой цапли (*Ardea cinerea* L.)

Е. Г. САХАРОВА, Л. Г. КОРНЕВА

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

Статья поступила 28.06.2016

Принята к печати 17.08.2016

АННОТАЦИЯ

В 2009–2010 гг. на участке открытого мелководья Волжского плеса Рыбинского водохранилища (Волга), подверженного влиянию колониальных поселений цапель, в фитопланктоне отмечены изменения, характерные для увеличения уровня трофии вод. В местах гнездовий наблюдалось снижение флористического богатства, увеличение суммарной биомассы фитопланктона, повышение вклада в общую биомассу фитофлагеллят: криптофитовых, эвгленовых, динофитовых и золотистых, а также жгутиковых форм зеленых водорослей. Изменения, происходящие в структуре фитопланктона, носили кратковременный характер, связанный с непродолжительностью периода гнездования цапель, что позволяет говорить об изучаемом участке как о “раневом” экотоне.

Ключевые слова: фитопланктон, водохранилища Волги, Рыбинское водохранилище, открытые мелководье, серая цапля, эвтрофирование, экотон.

В настоящее время накоплена обширная информация о последствиях влияния разнообразных абиотических факторов на различные параметры структурно-функциональной организации водных экосистем. Однако неоправданно мало работ посвящено средообразующей деятельности околоводных животных, в частности, влиянию колоний гидрофильных птиц на прилегающие акватории. Птицы служат связующим звеном между наземными и водными биотопами и играют значительную роль в перераспределении и обогащении водоемов органическими и биоген-

ными веществами [Сиохин, 1981; Kameda et al., 2006]. Как влияют продукты жизнедеятельности птиц на сообщества гидробионтов и фитопланктон в частности, изучено крайне недостаточно. Установлено, что в результате “удобрения” вод экскрементами птиц повышается содержание биогенных элементов в прибрежных водах. Наблюдается увеличение биомассы диатомовых, перидиниевых и мелких жгутиковых водорослей. Такая трансформация находит свое отражение и на более высоких трофических уровнях. Вблизи колоний морских птиц наблюдается уве-

личение численности личинок усоногих раков, а также биомассы некоторых видов зообентоса и рыб [Головкин, Позднякова, 1966; Головкин, 1967, 1982, 1991; Головкин, Гарковая, 1975]. В морской воде в летний период, когда наблюдается дефицит биогенных элементов, растворенное органическое вещество экскрементов гидрофильных птиц оказывает положительное влияние на фотосинтетическую деятельность фитопланктона [Галкина, 1977]. Исследование влияния серой цапли на фитопланктон оз. Чистого показал увеличение общей биомассы водорослей, а также синезеленых и эвгленовых [Кулаков и др., 2010], хорошо адаптированных к высокому содержанию биогенных и органических веществ в воде [Сафонова, 1987; Rosowski, 2003].

Цель работы – выявить закономерности изменения различных флористических и ценоотических показателей фитопланктона в зоне влияния продуктов жизнедеятельности серой цапли (*Ardea cinerea* L.) на участке открытого мелководья Рыбинского водохранилища.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в 2009–2010 гг. на участке открытого мелководья Волжского плеса Рыбинского водохранилища ($58^{\circ}03'$ с. ш., $38^{\circ}17'$ в. д.), подверженного влиянию продуктов жизнедеятельности серой цапли (*Ardea cinerea* L.). Колония птиц занимала площадь 300×150 м, и насчитывала ~200 взрослых особей. Гнезда располагались в кронах деревьев, а продукты жизнедеятельности птиц поступали в воду с дождевым стоком [Крылов и др., 2012]. Также отбирали пробы на фоновой станции открытого мелководья, расположенной вне зоны влияния поселения цапель.

Отбор проб проводили с конца мая до второй половины июля с периодичностью 7–14 дней (период гнездования) и 1–2 раза в месяц после покидания птицами гнездовой (август – сентябрь). Материал собирали утяжеленным ведром путем протаскивания его через всю толщу воды. Фитопланктон концентрировали методом последовательной фильтрации через мембранные фильтры с диамет-

ром пор 5 и 1,2 мкм и фиксировали раствором Люголя с добавлением формалина и ледяной уксусной кислоты [Методика..., 1975]. Клетки водорослей подсчитывали в камере “Учинская-2” объемом 0,01 мл, биомассу определяли счетно-объемным методом [Методика..., 1975]. Ценотическую структуру альгоценозов оценивали с помощью индексов разнообразия Шеннона, выравненности Пиелу и доминирования Симпсона, рассчитанных по биомассе [Мэггарран, 1992]. Флористическое сходство определяли с помощью коэффициента Сёренсена [Миркин, Розенберг, 1983]. Оценка сапробности вод производили с помощью индекса Пантле – Букк [Pantle, Buck, 1955] в модификации В. Сладечека [Sládeček, 1973], рассчитанного по биомассе фитопланктона. Для соотнесения видов к зонам сапробности использовали список индикаторных организмов Р. Вегла [Wegl, 1983]. Оценена размерная структура альгоценоза с помощью среднеценотического объема клеток. К доминирующему относили виды, составляющие $\geq 10\%$ от суммарной численности и биомассы фитопланктона [Корнева, 1999].

РЕЗУЛЬТАТЫ

В период исследования глубина на открытом мелководье не превышала 1,2 м. Температура воды на станциях отбора проб постепенно увеличивалась с апреля ($9,5\text{--}9,9$ °C) и в июле достигала своих максимальных значений ($22,2$ и $25,5$ °C в 2009 и 2010 гг. соответственно). Сезонный ход температуры сравниваемых участков не различался.

Всего в составе фитопланктона фонового участка мелководья в 2009–2010 гг. обнаружен 201 таксон рангом ниже рода, из них: Cyanoprokaryota – 22, Chrysophyta – 12, Bacillariophyta – 31, Xanthophyta – 7, Cryptophyta – 6, Dinophyta – 5, Chlorophyta – 97, Euglenophyta – 21. В литорали, подверженной влиянию цапель, найдено 189 таксонов: Cyanoprokaryota – 19, Chrysophyta – 12, Bacillariophyta – 28, Xanthophyta – 6, Cryptophyta – 6, Dinophyta – 4, Chlorophyta – 92, Euglenophyta – 22.

Сравниваемые участки характеризовались высоким сходством таксономического состава планктона – коэффициент Сёренсена со-

Таблица 1

Средневегетационные значения структурных показателей фитопланктона на различных участках открытого мелководья в разные годы

Показатель	Год			
	2009		2010	
	фон	колония	фон	колония
Общая биомасса, г/м ³	7,70 ± 1,42	9,99 ± 1,44	5,02 ± 0,89	5,47 ± 1,21
Общая численность, 10 ⁶ кл./л	15,2 ± 5,2	15,5 ± 1,9	10,4 ± 3,0	10,6 ± 3,0
Среднценотический объем клеток, мкм ³	2938 ± 858	2789 ± 441	2405 ± 761	2023 ± 333
Индекс Симпсона	0,13 ± 0,01	0,13 ± 0,01	0,15 ± 0,04	0,18 ± 0,04
Индекс Шеннона	3,79 ± 0,11	3,85 ± 0,15	3,67 ± 0,19	3,46 ± 0,23
Индекс Пиелоу	0,69 ± 0,02	0,69 ± 0,02	0,68 ± 0,03	0,64 ± 0,04
Флористическое богатство	145	139	147	140
Удельное богатство	46 ± 2	48 ± 3	43 ± 3	42 ± 2
Индекс сапробности	2,08 ± 0,04	2,08 ± 0,05	2,17 ± 0,05	2,12 ± 0,04

ставил 74 %. Наиболее флористически богат отдел зеленых водорослей, число которых составляло 48 и 49 % от общего списка на фоновом и заселенном цаплями участках соответственно. Значительным видовым богатством отличались также диатомовые (15 %), эвгленовые (10 и 12 %) водоросли и циано-прокариоты (11 и 10 %).

В сезонной динамике удельного богатства фитопланктона (числа видов в пробе) всех исследованных участков отмечались поздне-весенний и обширный летний пики, ранне-весенний и раннеосенний спады. На фоновых и подверженных влиянию цапель участках в среднем оно практически не отличалось (табл. 1). Изменение этого показателя на обоих участках мелководья сильно коррелировало друг с другом ($r = 0,92$ в 2009 г. и $r = 0,77$ в 2010 г.)

Средние значения индексов Шеннона, выравненности (Пиелоу) и доминирования (Симпсона) также слабо отличались на фоновом и заселенном птицами мелководье (см. табл. 1). Достоверных различий в значениях индексов Шеннона, выравненности и доминирования между фитопланктоном исследуемых биотопов не выявлено.

Сезонная динамика объемов клеток водорослей открытого мелководья фонового участка отличалась в разные годы исследований. Максимальные значения среднценотического объема в 2009 г. отмечены поздней весной (10 202 мкм³) с последующим снижением ле-

том и осенью. Сходная картина наблюдалась в пелагиали водохранилища в 1976–1981 гг. [Корнева, 1999]. В 2010 г. наибольших величин рассматриваемый показатель достигал в конце июня (9082 мкм³) за счет преобладания крупноклеточных криптофитовых и динофитовых водорослей. В динамике объемов клеток на участке, подверженном влиянию жизнедеятельности цапель, в оба года минимальные значения прослеживались в мае за счет доминирования мелкоклеточных диатомей, а максимальные – в конце июня, в период активного развития динофлагеллят и криптomonад. Величины среднценотических объемов клеток водорослей на сравниваемых биотопах достоверно не отличались (см. табл. 1).

Значения биомасс фитопланктона сравниваемых участков в течение вегетационного сезона 2009–2010 гг. имели высокие пределы варьирования (рис. 1). Основу биомассы фитопланктона обоих участков в весенний период составляла мелкоклеточная диатомея *Stephanodiscus hantzschii* Grun. Летом наблюдалось снижение доли диатомовых и увеличение таковой криптomonад *Cryptomonas marssonii* Skuja, *C. curvata* Ehr. и динофлагеллят (видов из рода *Gymnodinium*, *Peridiniopsis kevei* Grig. et Vas.). В середине июня к ним присоединились жгутиковая зеленая водоросль *Pandorina morum* (O. Müller) Bory, а также десмидиевые водоросли *Closterium eboracense* (Ehr) Turner (12 %) и *C. moniliferum*

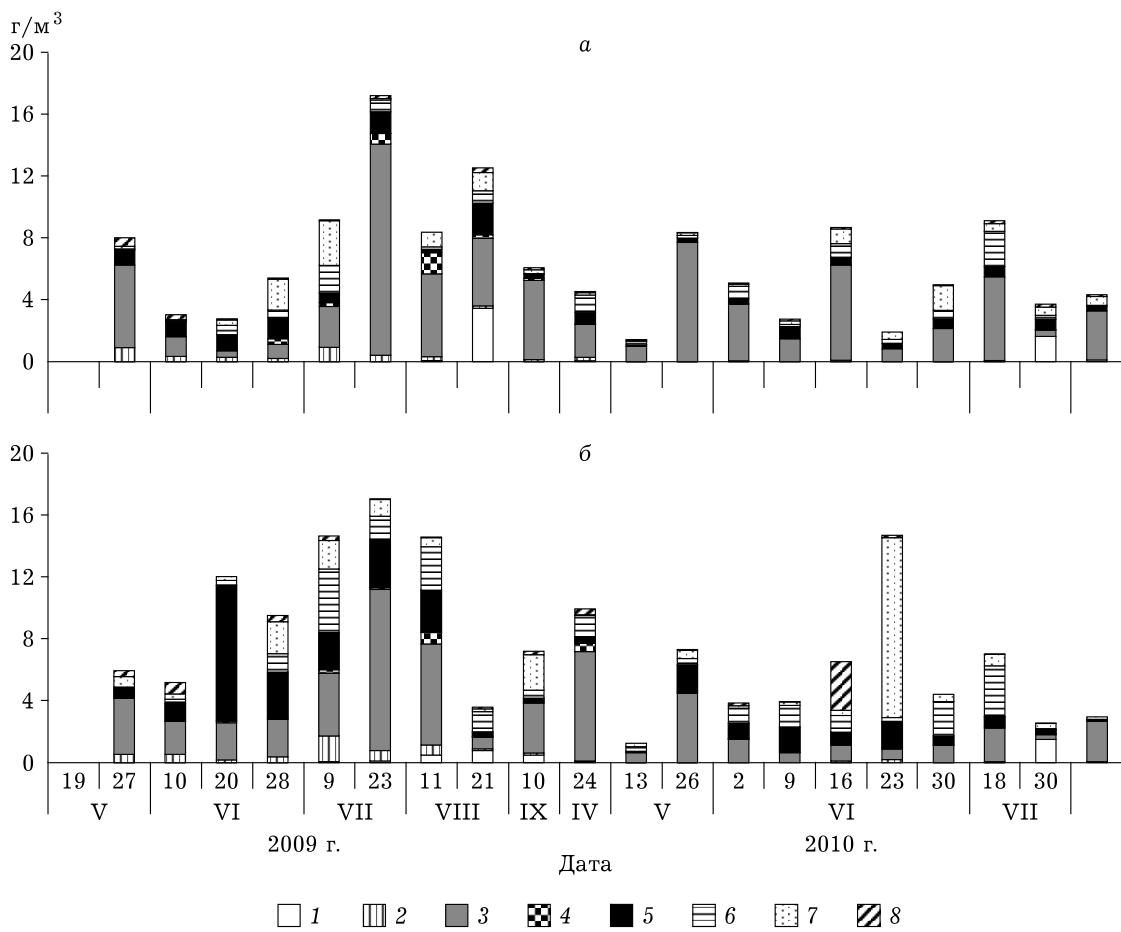


Рис. 1. Сезонная динамика биомассы фитопланктона в 2009 и 2010 гг. на фоновой (а) и находящейся под влиянием цапель (б) станциях соответственно. 1 – Cyanoprokaryota; 2 – Crysophyta; 3 – Bacillariophyta; 4 – Xanthophyta; 5 – Cryptophyta; 6 – Dinophyta; 7 – Chlorophyta; 8 – Euglenophyta

(Bory) Ehr. var. *concauum* Klebs. В августе 2009 г. на фоновом участке зафиксирована активная вегетация синезеленых водорослей (*Microcystis aeruginosa* (Kütz.) Kütz.). На мелководье, заселенном колонией цапель, массового развития Cyanoprokaryota не отмечено. В 2010 г., в период аномально высоких температур воды, “цветение” цианопрокариотами наблюдалось в середине июля на обоих участках, при этом доминировали *Aphanizomenon flos-aqua* (L.) Ralfs и виды рода *Anabaena*. Осенью лидирующие позиции снова заняли диатомеи, преобладали по биомассе виды из рода *Navicula* и *Aulacoseira granulata* (Ehr.) Sim.

Основу биомассы фитопланктона составляли диатомовые водоросли (табл. 2), причем их вклад в общее значение рассматриваемого показателя снижался на литорали, испытывающей влияние птиц от 54 на фо-

ном биотопе до 43 % в местах гнездовий в 2009 г. и от 63 до 28 % в 2010 г. Вклад в биомассу динофлагеллят (от 7 до 13 % в 2009 г. и от 11 до 18 % в 2010 г.), криптомонад (от 16 до 23 % в 2009 г. и от 9 до 16 % в 2010 г.) и зеленых (от 10 до 27 % в 2010 г.) водорослей, наоборот, увеличивался на мелководье, подверженном влиянию цапель.

Численность водорослей средняя за вегетационный сезон на фоновом и находящемся под влиянием продуктов жизнедеятельности цапель участке достоверно не различалась (см. табл. 1). На литорали, заселенной птицами, средневегетационные значения числа клеток криптофитовых и зеленых водорослей оказалось выше, чем в сравниваемом биотопе, однако эти отличия недостоверны. Сезонная динамика рассматриваемого показателя на всех участках характеризовалась летним максимумом за счет синезеленых водорослей

Таблица 2

Средневегетационная биомасса и численность различных групп фитопланктона открытой лitorали Рыбинского водохранилища на фоновом (над чертой) и находящихся под влиянием серой цапли (под чертой) участках в разные годы

Отдел	Биомасса, г/м ³		Численность, 10 ⁶ кл. /л	
	2009 г.	2010 г.	2009 г.	2010 г.
Cyanoprokaryota	0,331 0,201	0,175 0,163	6,2 4,7	3,4 3,5
Chrysophyta	0,335 0,487	0,024 0,043	1,0 1,2	0,1 0,1
Bacillariophyta	4,126 4,280	3,181 1,520	4,5 5,2	4,0 2,4
Xanthophyta	0,433 0,254	0,001 0,005	0,3 0,3	0,0 0,0
Cryptophyta	1,257 2,301	0,468 0,897	0,8 1,3	1,1 1,9
Dinophyta	0,564 1,346	0,563 0,999	0,1 0,2	0,1 0,1
Chlorophyta	0,758 0,935	0,524 1,484	2,0 2,5	1,7 2,5
Euglenophyta	0,192 0,293	0,087 0,360	0,1 0,1	0,0 0,1
Фитофлагелляты	0,578 1,304	0,373 0,753	0,3 0,4	0,6 0,7

(88 и 91 % в 2009 г., 89 и 92 % в 2010 г. от общей численности фитопланктона на фоновом и заселенном цаплями участке соответственно). Сезонный ход численности (рис. 2) планктонных водорослей на сравниваемых участках сильно коррелировал между собой ($r = 0,58$ в 2009 г. и $r = 0,81$ в 2010 г. на фоновом и заселенном цаплями участке соответственно).

На обоих участках преобладали виды, характерные для β -мезосапробных вод. Сезонная динамика индекса сапробности на сравниваемых биотопах обладала высоким сходством ($r = 0,89$ в 2009 г., и $r = 0,84$ в 2010 г. на фоновом и заселенном цаплями участке соответственно). Его максимальные значения, характерные для β - α -мезосапробных вод, наблюдались весной. К лету значения индекса снижались, что отражало увеличение процесса самоочищения вод [Кузьмин и др., 1978]. Отличия в сапробности между фоновыми и находящимися под влиянием продукции жизнедеятельности цапель участками статистически недостоверны (см. табл. 1).

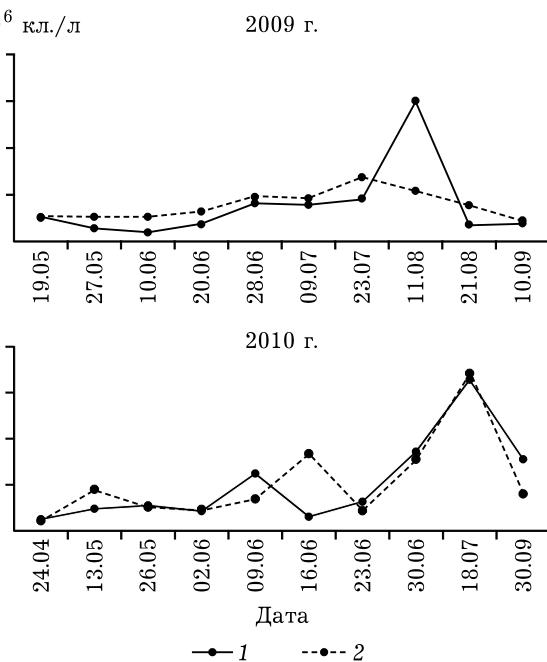


Рис. 2. Сезонная динамика численности фитопланктона на фоновом (1) и находящемся под влиянием продуктов жизнедеятельности цапель (2) участках

ОБСУЖДЕНИЕ

Ранее показано, что на изученных участках поступление продуктов жизнедеятельности гидрофильных птиц способствует увеличению биогенной нагрузки [Румянцева и др., 2013]. Об этом свидетельствуют максимальные величины концентрации общего азота и растворенного органического углерода в июне (в период наиболее активного гнездования цапель) и слабое варьирование этих параметров на фоновом участке. Средние за вегетационный период значения общего азота и растворенного органического углерода в местах гнездования птиц также повышались.

Средневегетационная биомасса фитопланктона на исследованных участках варьировала в пределах, характерных для водоемов эвтрофного типа [Китаев, 2007]. Общая биомасса фитопланктона, средневегетационная биомасса зеленых, эвгленовых, криптофитовых, динофитовых и золотистых водорослей оказалась более высокой в местах подверженных влиянию цапель (см. табл. 2), хотя обнаруженные различия недостоверны. Однако результаты сравнения в период гнездования птиц (май – июнь) показывают, что в зоне влияния цапель в 2009 и 2010 гг. наблюдалось статистически достоверное увеличение (критерий Манна – Уитни = 7, при $p = 0,025$) биомассы криптофитовых водорослей (рис. 3). Достоверное повышение биомассы миксотрофов, способных к фаготрофии, отмечено также на участке защищенного мелководья Рыбинского водохранили-

ща, заселенном колонией озерных чаек (*Larus ridibundus* L.) [Сахарова, Корнева, 2015]. Возрастание доли эвгленовых в биомассе фитопланктона наблюдалось в местах гнездования цапель в высокотрофном оз. Чистое [Кулагин и др., 2010].

Исследованные участки можно рассматривать как аналоги мелководных эвтрофных водоемов, в значительной степени подверженных влиянию органических веществ, поступающих с водосбора. Один из них находился в зоне влияния дополнительного поступления биогенных веществ, прежде всего азота, как основного компонента экскрементов гидрофильных птиц [Галкина, 1974; Kameda et al., 2006]. Более высокая численность бактерий на “удобляемых” птицами участках [Румянцева и др., 2014] создавала благоприятные условия для развития миксотрофных фитофлагеллят. В эвтрофных водоемах при достаточно высокой биомассе бактерий миксотрофизм можно рассматривать как отклик на высокое присутствие растворенных органических веществ [Sommer et al., 1986], как гетеротрофный путь увеличения продукции и эффективности экосистемы. Известно, что и в гипертрофных водоемах структура фитопланктона в значительной степени формируется криптофитовыми и эвгленовыми водорослями, иногда динофитовыми и золотистыми [Alvarez-Cobelas, Jacobsen, 1992; Domingos, Menezes, 1998]. В водохранилищах Волги, Оби, Енисея, Ангары, Артемовки и Вислы по мере увеличения тро-

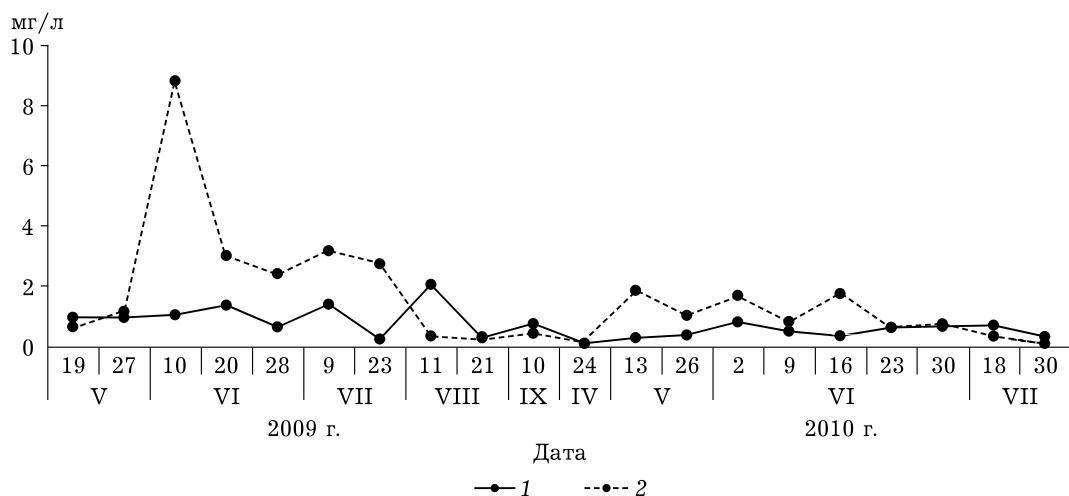


Рис. 3. Сезонная динамика биомассы криптофитовых водорослей на фоновом (1) и находящемся под влиянием продуктов жизнедеятельности цапель (2) участках

фии их вод также наблюдается постепенное увеличение обилия криптомонад и динофлагеллят [Корнева, 2015]. В динамике структуры водных сообществ в градиенте сапробности наибольший вклад миксотрофных фитофлагеллят прослеживается в полисапробных водах, которые рассматриваются как заключительный этап прогрессивной стадии сукцесии [Sládečková, Sládeček, 1993].

На фоне увеличения биомассы и изменения морфо-функциональной структуры альгоценозов в сторону увеличения миксотрофной составляющей в зоне влияния поселения птиц, показатели разнообразия фитопланктона слабо варьировали между исследованными участками. Можно только отметить, что в зоне, подверженной влиянию жизнедеятельности цапель, наблюдалось более низкое флористическое богатство фитопланктона. Подобная закономерность выявлена и на защищенном мелководье, заселенном чайками [Сахарова, Корнева, 2015]. Как изменяются разнообразие и видовое богатство фитопланктона при увеличении трофии (продуктивности) вод, сведения крайне противоречивы. В пелагиали Рыбинского водохранилища в ходе эвтрофирования наблюдается достоверное многолетнее снижение ценотического разнообразия (индекса Шеннона) и увеличение удельного богатства (числа видов в пробе) фитопланктона [Корнева, 2015]. В то же время на мелководьях водохранилища на глубинах <1 м можно наблюдать при высокой биомассе фитопланктона (~20 мг/л) как высокое ценотическое разнообразие и выравненность, так и высокое удельное богатство. На примере изменения ценотического разнообразия (индекса Шеннона) показано, что связь этого показателя с уровнем трофии носит скорее параболический (унимодальный) характер с максимумом в олиготрофных или мезотрофных водах [Корнева, 2010, 2015]. Как изменяется флористическое богатство (α -разнообразие) фитопланктона по мере изменения трофии вод, данных очень мало. На мелководных, более высокопродуктивных участках водохранилища, число видов планктонных водорослей увеличивается [Соловьева, Корнева, 2006]. Общее число видов волжских водохранилищ зависит от их морфометрических характеристик и, прежде всего, площади акватории [Корнева, 2015]. Име-

ется обширная литература, свидетельствующая о том, что связь видовое богатство – продуктивность для различных групп организмов может являться как линейно положительной, так и линейно отрицательной, но в большинстве случаев (30 % из 200 изученных) – унимодальной [Waide et al., 1999]. Уровень видового богатства фитопланктона независимо от трофии водоема может обуславливаться также его размером и гетерогенностью среды обитания [Dodson et al., 2000; Rajaniemi, 2003]. Существует пять гипотез, объясняющих с различной точки зрения унимодальный характер связи разнообразие – продуктивность у растений [Rajaniemi, 2003]. Ситуацию со снижением флористического богатства фитопланктона на более высокотрофных участках мелководья, подверженных влиянию поселений птиц, очевидно, можно рассматривать как случай начальной стадии правой части параболической кривой, где наблюдается снижение богатства при увеличении трофии. Изменение в структуре фитопланктона: увеличение миксотрофной составляющей, биомассы видов, адаптированных к увеличению обилия бактерий, а также зеленых водорослей, прежде всего хлорококковых, более требовательных к высокому содержанию азота [Гусева, 1952], свидетельствует о реализации принципа конкурентного исключения видов (принцип Гаузе), когда выживают немногие, более адаптированные к изменяющимся условиям среды [Романовский, 1992].

На хорошо прогреваемых мелководьях, где под воздействием положительных температур усиливается процесс денитрификации, дополнительное удобрение экскрементами гидрофильтрных птиц приводит к тому, что NH_4^+ становится главным источником $\text{N}_{\text{общ}}$. Экспериментальные работы по изучению накопления аммонийного азота в культурах зеленых водорослей и цианопрокариот показали, что зеленые (хлорококковые) водоросли более адаптированы к увеличению концентрации ионов NH_4^+ в среде за счет содержания мочевинной амидазы и, соответственно, способности к меньшей интенсивности гидролиза мочевины [Ключенко и др., 2001]. Добавление мочевины в воду приводило к увеличению жгутиковых зеленых [Ключенко и др., 2000]. Этим может объясняться увеличе-

ние биомассы зеленых водорослей в местах гнездовий птиц.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в фитопланктоне открытого мелководья Волжского плеса Рыбинского водохранилища, подверженного влиянию продуктов жизнедеятельности цапель, отмечены изменения, характерные для увеличения трофии вод: снижение флористического богатства, повышение общей биомассы фитопланктона, увеличение в структуре альгоценоза вклада миксотрофов – криптофитовых, эвгленовых, динофитовых и золотистых, а также жгутиковых форм зеленых водорослей. Сходные трансформации наблюдались и на участке защищенной лitorали, находящемся под влиянием активного гнездования чаек. Литораль, подверженную воздействию продуктов жизнедеятельности гидрофильных птиц, можно отнести к “раневому” экотону [Залетаев, 1997], поскольку реакция фитопланктона на действие этого фактора наблюдается лишь в период его влияния, который ограничен временем гнездования птиц.

Авторы выражают благодарность д-ру биол. наук А. В. Крылову за организацию полевых работ и канд. биол. наук Д. В. Кулакову за помощь в сборе материала.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (16-04-00028_a).

ЛИТЕРАТУРА

- Галкина В. Н. О химическом составе растворимых веществ экскрементов морских рыбоядных птиц // Экология. 1974. № 5. С. 23–27.
- Галкина В. Н. Воздействие растворимых органических соединений экскрементов морских колониальных птиц на фотосинтез фитопланктона // Там же. 1977. № 5. С. 77–82.
- Головкин А. Н. Влияние морских колониальных птиц на развитие фитопланктона // Океанология. 1967. Т. 4, вып. 4. С. 272–282.
- Головкин А. Н. Колониальные птицы в системе морских биоценозов: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1991. 42 с.
- Головкин А. Н. Роль птиц в морских экосистемах // Итоги науки и техники. Сер. Зоология позвоночных. М.: ВИНТИ, 1982. Вып. 11. С. 97–157.
- Головкин А. Н., Гаркавая Г. П. Удобрение вод прибрежья 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.
- Гусева К. А. “Цветение” воды, его причины, прогноз и меры борьбы с ним // Труды ВГО. 1952. Т. IV. С. 4–92.
- Залетаев В. С. Структурная организация экотонов в контексте управления // Экотоны в биосфере / под ред. В. С. Залетаева. М.: РАСХН, 1997. С. 11–30.
- Китаев С. П. Основы лимнологии для гидробионтов и ихтиологов. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2007. 395 с.
- Ключенко П. Д., Сакевич А. И., Усенко О. М., Шевченко Т. Ф. Изменение структуры фитопланктона под воздействием мочевины // Гидробиол. журн. 2000. Т. 36, № 6. С. 62–74.
- Ключенко П. Д., Борисова Е. В., Медведь В. А., Царенко П. М., Горбунова З. Н. Трансформация мочевины в процессе роста некоторых синезеленых (*Cyanoprokaryota*) и зеленых (*Chlorophyta*, *Chlorococcales*) водорослей // Альгология. 2001. Т. 11, № 3. С. 316–326.
- Корнева Л. Г. Сукцессия фитопланктона // Экология фитопланктона Рыбинского водохранилища. Тольятти: Самар. науч. центр, 1999. С. 89–148.
- Корнева Л. Г. Изменение разнообразия фитопланктона в водоемах волжского бассейна // Биол. внутр. вод. 2010. № 4. С. 31–38.
- Корнева Л. Г. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги. Кострома: Костромской печатный дом, 2015. 284 с.
- Крылов А. В., Кулаков Д. В., Чалова И. В., Папченков В. Г. Зоопланктон пресноводных водоемов в условиях влияния гидрофильных птиц / отв. ред. А. И. Копылов. Ижевск: Издатель Пермяков С. А., 2012. 204 с.
- Кузьмин Г. В., Охапкин А. Г., Ильинский А. Л. Фитопланктон как индикатор сапробности вод главного плеса Рыбинского водохранилища // Биология низших организмов. 1978. С. 36–52. (Тр. Ин-та биологии внутр. вод; вып. 40 (43)).
- 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 колоний серой цапли (*Ardea cinerea* L.) // Поволжск. экол. журн. 2010. № 3. С. 274–282.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.
- Миркин Б. М., Розенберг Г. С. Толковый словарь современной фитоценологии. М.: Наука, 1983. С. 37.
- Мэггарран Э. Экологическое разнообразие и его изменение. М.: Мир, 1992. 161 с.
- Романовский Ю. Э. Конкуренция, продуктивность и видовое разнообразие сообществ // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. СПб.: ЗИН РАН, 1992. С. 139–152.
- Румянцева Е. В., Косолапов Д. Б., Косолапова Н. Г., Кулаков Д. В. Динамика планкtonных микроорганизмов и вирусов в лitorали Рыбинского водохранилища: влияние колониальных поселений птиц // Биол. внутр. вод. 2013. № 4. С. 1–9. [Rumyantseva E. V., Kosolapov D. B., Kosolapova N. G., Kulakov D. V. Dynamics of planktic microorganisms and viruses in the littoral zone of the Rybinsk reservoir: influence of water-bird colonies // Inland Water Biol. 2013. Vol. 6, N 4. P. 276–284].

- Румянцева Е. В., Сахарова Е. Г., Косолапов Д. Б., Косолапова Н. Г., Метелева Н. Ю., Корнева Л. Г. Бактерио- и фитопланктон защищенной лitorали высокотрофного равнинного водохранилища: влияние колониальных птиц // Вода: химия и экология. 2014. № 1. С. 64–70.
- Сафонова Т. А. Эвгленовые водоросли Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1987. 192 с.
- Сахарова Е. Г., Корнева Л. Г. Фитопланктон защищенного мелководья Рыбинского водохранилища в условиях влияния колониального поселения озерной чайки (*Larus ridibundus* L.) // Экология. 2015. № 6. С. 454–459 [Sakharova E. G., Korneva L. G. Phytoplankton of protected shallows in the Rybinsk reservoir in the zone affected by the black headed gull (*Larus ridibundus* L.) colony // Rus. Journ. Ecol. 2015. Vol. 46, N 6. P. 573–578].
- Сиохин В. Д. Трофические связи чайковых птиц в наземных и водных экосистемах Приславья // Экологоморфологические особенности животных и среды их обитания. Киев: Наук. думка, 1981. С. 61–63.
- Соловьева В. В., Корнева Л. Г. Структура и динамика фитопланктона мелководий и пелагиали Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Биол. внутр. вод. 2006. № 4. С. 34–41.
- Alvarez-Cobelas M., Jacobsen B. A. Hypertrophic phytoplankton: an overview // Freshwater Forum. 1992. Vol. 2. P. 184–199.
- Dodson S. I., Arnott S. E., Cottingham K. L. The relationship in lake communities between primary productivity and species richness // Ecology. 2000. Vol. 81, N 10. P. 2662–2679.
- Domingos P., Menezes M. Taxonomic remarks on planktonic phytopflagellates in a hypertrophic tropical lagoon (Brazil) // Hydrobiologia. 1998. Vol. 369–370. P. 297–313.
- Kameda K., Koba K., Hobara S., Osono T., Terai M. Patterns 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.
- Pantle F., Buck H. Die Biologische Überwachung der Gewässer und die Darstellung der Ergebnisse // Gas- und Wasserfach. 1955. Bd. 96, H. 18. 604 S.
- Rosowski J. Photosynthetic euglenoids // Freshwater Algae of North America. Ecology and Classification. Elsevier Sc.: Academic Press, 2003. P. 383–422.
- Sládeček V. System of water quality from the biological point of view // Arch. Hydrobiol. Beih. Ergeb. Limnol. 1973. H. 7. P. 1–218.
- Sládečková A., Sládeček V. Bioindication within the aquatic environment // Acta Universitatis Carolinae. Environmentalica. 1993. Vol. 7, N 1–2. P. 3–69.
- Sommer U., Gliwicz M. Z., Lampert W., Dunkan A. The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters // Arch. Hydrobiol. 1986. Vol. 106, N 4. P. 433–471.
- Rajaniemi T. K. Explaining productivity-diversity relationships in plants // Oikos. 2003. Vol. 101, N 3. P. 449–457.
- Waide R. B., Willig M. R., Steiner C. F., Mittelbach G., Gough L., Dodson S. I., Juday G. P., Parminter R. The relationship between productivity and species richness // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1999. Vol. 30. P. 257–300.
- Wegl R. Index für die Limnosaprobität // Wasser und Abwasser. 1983. Bd. 26. S. 1–175.

Phytoplankton Communities of the Volga Reach Open Shallows of the Rybinsk Reservoir in the Affected Area of Common Heron (*Ardea cinerea* L.) Vital Activity Products

E. G. SAKHAROVA, L. G. KORNEVA

Papanin Institute of Biology of Inland Waters, RAS
152742, Yaroslavskaya oblast, Nekouzskii region, Borok
E-mail: katya.sah@mail.ru

The site of open shallows of the Volga Reach in the Rybinsk Reservoir (Volga) subjected to impact of common heron colonies was studied in 2009–2011. Some changes in phytoplankton community composition typical of water trophic level rise were noticed. Floristic wealth reduction along with increase in biomass due to phytopflagellates – cryptophytes, euglenales, dinophytes and chrysophytes, as well as flagellar forms of green algae were registered at the heronries. Changes in phytoplankton communities were temporary and connected with herons nesting period, which allows to treat the studied site as “traumatic” ecotone.

Key words: phytoplankton, reservoirs of the Volga, Rybinsk Reservoir, open shallows, common heron, eutrophication, ecotone.