

**НЕОДНОЗНАЧНОЕ ВЛИЯНИЕ ПОСЕЛЕНИЙ ОКОЛОВОДНЫХ ПТИЦ НА
БИОХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ СЕСТОНА, ПЛАНКТОННЫХ ОРГАНИЗМОВ И
МОЛОДИ РЫБ РАВНИННОГО ВОДОХРАНИЛИЩА**

**А. В. Крылов¹, О. Н. Махутова^{2,3}, Е. Г. Сахарова¹, Н. Н. Сущик^{2,3}, Д. Д. Павлов¹,
А. А. Колмакова^{2,3}, И. А. Столбунов¹, М. И. Гладышев^{2,3}**

¹*Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
пос. Борок, Россия, e-mail: krylov@ibiw.yaroslavl.ru*

²*Институт биофизики Федерального исследовательского центра "Красноярский научный
центр" Сибирского отделения Российской Академии наук, Красноярск*

³*Сибирский федеральный университет, Красноярск*

Выявлены неоднозначные и разнонаправленные изменения биохимического состава сестона, планктонных организмов и молоди рыб на участках побережья равнинного водохранилища в зоне влияния колонии околводных птиц в течение вегетационного периода, характеризующегося значительным повышением уровня воды. В этих условиях нивелируются специфические черты количественных характеристик и структуры фито- и зоопланктона, которые были обнаружены ранее в зоне влияния продуктов жизнедеятельности колонии птиц сем. Ardeidae: увеличение в составе планктона миксотрофных фитофлагеллят и Copepoda. Ведущую роль в этом играет разложение затопленной растительности побережья, развитие прибрежно-водных макрофитов и трофические отношения водорослей и беспозвоночных. Однако при увеличении количества атмосферных осадков в составе зоопланктона возрастает обилие Copepoda, что мы связываем с более быстрым и интенсивным поступлением в воду богатых азотом продуктов жизнедеятельности птиц. Благодаря этому в биохимическом составе сестона, планктона и рыб в зоне влияния колонии в целом за период изучения обнаружены следующие тенденции: 1) концентрации и соотношения углерода, азота и фосфора способствуют преобладанию диатомей и миксотрофных фитофлагеллят богатых докозагексаеновой кислотой (ДГК); 2) обитание фитопланктона, богатого полиненасыщенными незаменимыми жирными кислотами (ПНЖК), способствует преобладанию планктонных ракообразных, содержащих достоверно больше ДГК и имеющих более высокую питательную ценность для рыб; 3) преобладание зоопланктона, богатого эссенциальными ПНЖК, приводит к более высокому содержанию ПНЖК в молоди рыб, что в отдельные периоды способствует более успешному развитию и росту преобладающей по численности молоди плотвы, леща, густеры и окуня, чем на контрольном участке.

В последние два десятилетия установлено, что качество пищи для большинства животных, включая человека, в значительной степени определяется содержанием в ней длинноцепочечных полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК) семейства омега-3, а именно эйкозапентаеновой (20:5n-3, ЭПК) и докозагексаеновой (22:6n-3, ДКГ) (Muller-Navarra, 1995; Sargent et al., 1999; Arts et al., 2001; Gladyshev et al., 2006). ЭПК и ДКГ способны эффективно синтезировать лишь некоторые микроводоросли (Harwood, 1996; Tocher et al., 1998; Сущик, 2008), от которых они передаются к организмам высших трофических уровней. Следовательно, основная продукция ПНЖК связана с развитием фитопланктона (ФП), а их перенос – зоопланктона (ЗП). Количественная представленность и структура ФП определяются концентрацией биогенных веществ в воде, которая зависит и от внешних поступлений. В наибольшей степени исследованы последствия антропогенного эвтрофирования, однако среди поставщиков биогенных веществ в водные экосистемы выступают также колониальные поселения водных и околоводных птиц. Продукты их жизнедеятельности способствуют изменению количественных показателей развития первичных и вторичных продуцентов, что позволило говорить о «гуанотрофикации» водоемов (Brandvold et al., 1976; Madsen et al., 1999; Chaichana et al., 2010; Крылов и др., 2012). Выявлено, что в условиях влияния птиц ФП характеризуется высокими численностью и биомассой, а также увеличением обилия миксотрофных фитофлагеллят (эвгленовых, динофитовых, криптофитовых) (Сахарова, 2017). Кроме этого, в зонах воздействия колоний возрастают численность и биомасса ЗП, в составе которого повышается представленность *Copepoda* (Крылов и др., 2012).

Именно динофитовые и криптофитовые фитофлагелляты, а также *Copepoda* характеризуются высоким содержанием ПНЖК (Сущик, 2008; Makhutova et al., 2014; Gladyshev et al., 2015), что дало основание ожидать увеличение их продуцирования (в частности, ДКГ) в условиях влияния птиц. Действительно, в зоне воздействия колоний ЗП отличался более высоким содержанием ДКГ (Krylov et al., 2011), что характеризовало его как более качественный корм для рыб (Soreman et al., 2002). Благодаря этому молодь рыб отличалась достоверно более высокими значениями размерно-массовых показателей, а также бóльшим темпом прироста массы тела (Stolbunov et al., 2017). Это позволило выдвинуть гипотезу о том, что колониальные поселения птиц выступают в роли «менеджеров аквакультуры», т.е., ускоряют рост рыб, которыми питаются.

Однако существуют факторы, способствующие сокращению количества *Copepoda* и, как следствие, снижению содержания ПНЖК. Среди глобальных причин ведущее значение имеют потепление климата и эвтрофирование, в результате чего увеличивается количество организмов (в частности, *Cladocera*), которые характеризуются более низким

процентным содержанием ДГК (Гладышев, 2012; Makhutova et al., 2014; Gladyshev et al., 2015). На участках водоемов, испытывающих влияние поселений птиц, к снижению обилия Copepoda и повышению Cladocera приводит увеличение степени зарастания (Krylov et al., 2013), а также уменьшение количества атмосферных осадков, способствующих смыву продуктов жизнедеятельности колоний околородных птиц в воду (Krylov et al., 2014). Кроме того, как показали исследования влияния поселения цапель на планктон прибрежья равнинного водохранилища, большую роль в смене таксономических групп ФП и ЗП играет уровень воды, резкое повышение которого вызывает изменения сообществ, характерные для процессов эвтрофирования (Крылов и др., 2018). Однако при этом не было проанализировано содержание ПНЖК, азота, фосфора и углерода в сестоне, планктоне и молоди рыб, что и составило основную цель настоящей работы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собирали в 2016 г. на зарастающем открытом мелководье Волжского плеса Рыбинского водохранилища (58°03.512' с.ш., 38°17.431' в.д.) в зоне влияния продуктов жизнедеятельности колонии серой (*Ardea cinerea* L.) и большой белой (*A. alba* L.) цапель, а также на фоновом участке выше границ колонии. В каждую дату (16.06, 13.07, 25.07, 16.08 и 27.09) на глубине 0.3–0.8 м собирали по три пробы воды для определения жирнокислотного состава липидов. Воду разделяли на фракции сестона и ЗП, фильтровали на предварительно промытые фильтры «Владипор» с диаметром пор 0.75–0.85 мкм с прокладкой из BaSO₄, подсушенный осадок отделяли от фильтра и хранили в смеси хлороформ-метанол (2:1, по объему) до последующей обработки. Параллельно, пятиметровой волокушей из капроновой дели с размером ячеей 4 мм, отлавливали молодь рыб, из которых готовили пробы мышечной ткани (Sushchik et al., 2017). Одновременно сосудом объемом 1 л собирали воду в ведро, из которого брали пробы ФП (6–8 проб в каждую дату на каждой станции). Зоопланктон (6–8 проб в одну дату на каждой станции) собирали ведром, процеживая через планктонную сеть с размером ячеей 64 мкм 25–50 л воды, фиксировали 4%-ным формалином. Концентрацию ФП проводили прямой фильтрацией под слабым давлением, пробы сгущались и фиксировались раствором Люголя с добавлением формалина и ледяной уксусной кислоты, биомассу определяли счетно-объемным методом (Методика ..., 1975). Идентификацию видового состава и количественный учет водорослей проводили под световым микроскопом Carl Zeiss Primo Star в камере “Учинская-2” объемом 0.01 мл. Камеральную обработку проб ЗП проводили по стандартной методике (Методика ..., 1975), при определении биомассы учитывали размеры организмов (Балушкина, Винберг, 1979), расчеты количественных показателей выполнены с применением программы С.Э. Болотова (2012). Видовую принадлежность

молоди рыб определяли по руководству А.Ф. Коблицкой (1981). Измеряли общую, стандартную длину и массу молоди рыб.

Процедура биохимического анализа проб, включавшая экстракцию липидов, приготовление метиловых эфиров жирных кислот (ЖК) для анализа методом газожидкостной хроматографии подробно описана в работах (Sushchik et al., 2003, 2007). Использовался хроматограф с масс-спектрометрическим детектором (модель 6890/5975С, Agilent, США). Содержание азота и углерода в сестоне, зоопланктоне и рыбах определялось на элементном анализаторе Flash EA 1112 NC Soil/MAS 200 (NEOLAB LLC, USA), а содержание фосфора – аммонийно-молибденовым методом на спектрофотометре с длиной волны 680 nm (Gladyshev et al., 2007).

Статистический анализ включал проверку нормальности распределения по критерию Колмогорова–Смирнова. В случае нормального распределения достоверность различий оценивали с помощью t-критерия Стьюдента или однофакторного дисперсионного анализа ($p < 0.05$, ANOVA), при нарушении условий нормальности и равенства дисперсий использовали непараметрический U-тест Манна-Уитни.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В среднем за время изучения в сестоне зоны влияния птиц отмечено более низкое содержание ЭПК, ЭПК/С, соотношение С:N, С:Р и N:Р, но более высокое – ДГК, ДГК/С, С, N и P, чем на фоновом участке, однако все различия оказались статистически недостоверными (табл. 1). Значимо бóльшие величины углерода, азота, ЭПК и ДГК в сестоне на обоих участках зарегистрированы в конце июля (табл. 2). При этом достоверных различий между биохимическими параметрами сестона в отдельные даты наблюдений не зарегистрировано, лишь в конце сентября в зоне влияния птиц было значимо выше содержание углерода, а в конце июля меньше величина С:N (табл. 2).

Очевидно, что перечисленные выше параметры сестона во многом определялись таксономическим составом и количеством ФП. Его общая биомасса на обоих участках была фактически одинаковой: в июне, конце июля и августе достоверных различий не выявлено, однако в середине июля биомасса ФП была значимо выше на фоновом участке, в сентябре – в зоне влияния птиц (табл. 3). В июне и середине июля основу биомассы ФП составляли диатомовые, криптофитовые и зеленые водоросли. Биомасса диатомей на фоновом участке была выше, чем в зоне влияния цапель, причем, в середине июля различия были достоверными (табл. 3). Биомасса криптонад на фоновом участке в середине июля достоверно превышала таковую в зоне влияния птиц (табл. 3). В июне в зоне влияния птиц была достоверно больше биомасса зеленых и динофитовых водорослей (табл. 3). Во второй половине лета (конец июля и август) и осенью

доминирующие позиции на обоих участках заняли цианобактерии, в конце июля им сопутствовали динофитовые и зеленые, в августе и сентябре – диатомовые водоросли (табл. 3). При этом в зоне влияния птиц достоверно больше была биомасса цианобактерий, в августе здесь также преобладали зеленые водоросли, а в конце лета и сентябре – криптонады. Общая биомасса миксотрофного ФП (криптофитовые, динофитовые, золотистые и эвгленовые) в середине июля была значимо выше на фоновом участке, в сентябре – в зоне влияния цапель (табл. 3).

Для ЗП в зоне влияния птиц в среднем за период изучения было характерно более высокое содержание ЭПК, ДГК, ЭПК/С и ДГК/С, С, N и P и более низкое соотношение С:N, но более высокое С:P и N:P, однако, различия проявлялись лишь на уровне тенденции, за исключением содержания ДГК (табл. 1). Максимальное количество С, N, P, ДГК и минимальные величины С:N в ЗП на обоих участках наблюдались в конце июля, наибольшие значения С:P и N:P на фоновом участке зарегистрированы в конце июля, а в зоне влияния птиц – в августе (табл. 4). В середине и конце июля, а также в сентябре в зоне влияния колонии в ЗП было достоверно больше ЭПК и ДГК (табл. 4).

В отдельные даты также различалось обилие ЗП. Так, в июне в зоне влияния птиц достоверно выше была численность и биомасса Cladocera, а также общая биомасса ЗП, но значимо меньше численность Copepoda (табл. 5). К середине июля на фоновом участке численность ЗП была достоверно меньше, чем в зоне влияния колонии, где значимо выше была численность Rotifera и Copepoda. Различий по общей биомассе в этот период не обнаружено, но биомассы Rotifera и Copepoda были значимо ниже на фоновом участке. В конце июля, в августе и сентябре численность ЗП на исследованных участках достоверно не различалась, но в августе и сентябре значимо бóльшая биомасса зарегистрирована в зоне влияния колонии. В июне по численности на фоновом участке преобладали Copepoda (47.7%) и Rotifera (41.6%), в зоне влияния птиц – Cladocera (36.3%) и Rotifera (35.1%) (табл. 5). Основу биомассы на фоновом участке составляли Copepoda (69.5%), а в зоне влияния птиц – Cladocera (71.4%). В первой половине июля на обоих участках основу численности составляли Rotifera (61.7% на фоновом участке и 57.9% – в зоне влияния птиц), но в зоне влияния колонии была выше доля Copepoda (35.9% против 16.7%) и ниже доля Cladocera (6.2% против 21.6%). По биомассе на фоновом участке преобладали Cladocera (41.4%) и Rotifera (40.4%), в зоне влияния птиц – Rotifera (60.1%) и Copepoda (24.1%). В конце июля по численности преобладали Rotifera (на фоновом участке 70.4%, в зоне влияния птиц – 70.0%), по биомассе – Rotifera (соответственно 49.1 и 56.7%) и Cladocera (47.2 и 38.0%). В августе основу численности составляли коловратки (52.5% на фоновом участке и 70.4% в зоне влияния птиц), по биомассе на фоновом участке –

веслоногие ракообразные (48.7%), в зоне влияния цапель – коловратки (56.4%). В сентябре на фоновом участке была достоверно выше численность Rotifera, но меньше численность и биомасса Copepoda.

В зоне влияния птиц в среднем за период изучения молодь рыб характеризовалась более высоким содержанием ЭПК и ДГК, а также ЭПК/С и ДГК/С, но на обоих участках у них было практически одинаковое содержание С, N, P и соотношения С:N, С:P и N:P. Однако перечисленные различия, за исключением содержания ДГК, оказались статистически недостоверными (табл. 1). Значимые различия биохимических параметров рыб на изучаемых участках наблюдались в отдельные даты. Так, в первой половине июля в зоне влияния птиц молодь рыб содержала больше С, но меньше N, у них было достоверно выше соотношение С:N, но ниже С:P и N:P (табл. 6). Кроме того, в конце июля и сентября в зоне влияния птиц молодь рыб характеризовалась более низким содержанием фосфора, а в августе – более высоким, но в июле у них было меньше соотношение С:P и N:P, а в августе эти величины, напротив, были достоверно выше (табл. 6). Содержание ЭПК в молоди рыб в зоне влияния колонии было значимо больше к концу вегетационного периода, а ДГК – также и в середине августа (табл. 6). В течение всего периода изучения наибольшие значения ЭПК в рыбе на фоновом участке отмечены в середине июня и июля, а в зоне влияния птиц – в конце июля и в сентябре. Максимальные величины ДГК в молоди на обоих участках обнаружены в середине июля, затем наблюдался спад, после которого на фоновом участке содержание ДГК оставалось практически неизменным, а в зоне влияния птиц увеличивалось.

В составе группировок молоди рыб на обоих участках по численности преобладали плотва (*Rutilus rutilus* (L.)) и лещ (*Abramis brama* (L.)). В отдельные периоды наблюдения в составе скоплений отмечена высокая численность молоди густеры (*Blicca bjoerkna* (L.)) и окуня (*Perca fluviatilis* L.). В июле у молоди плотвы на обоих участках достоверные различия по длине и массе тела не выявлены. В августе длина молоди плотвы в зоне влияния птиц была достоверно выше, чем на фоновом участке, однако в сентябре значимых различий не зафиксировано. Масса молоди плотвы в августе и сентябре на фоновом участке была значимо выше, чем в зоне влияния птиц (табл. 7). У молоди леща масса была достоверно выше: в июле и августе – в зоне влияния птиц, в сентябре – на фоновом участке. По длине достоверные различия молоди рыб отмечены лишь в сентябре: размер сеголеток леща был выше на фоновом участке. Молодь густеры и окуня, преобладающая по численности в середине июля, отличались наибольшей массой и длиной в зоне влияния птиц (табл. 7).

ОБСУЖДЕНИЕ

Ранее было показано, что в зоне влияния птиц ФП характеризуется увеличением общей биомассы, а также биомассы и доли миксотрофных фитофлагеллят (Сахарова, 2017). Однако в июне, конце июля и августе 2016 г. биомасса ФП в зоне влияния цапель не имела достоверных отличий от величин на фоновом участке, а в середине июля была значимо меньше (табл. 3). Лишь в июне и августе биомасса некоторых представителей миксотрофных фитофлагеллят была достоверно выше в зоне влияния птиц, а в июле – ниже или не имела отличий. Среди возможных причин в разряд основных мы выделили несколько (Крылов и др., 2018). Во-первых, особенности уровня режима 2016 г., в результате которого впервые с 2014 г. в разные сезоны периода открытой воды уровень оказался выше на 0.7–1.7 м. За период 2014–2015 гг. на обсохшем побережье сформировался покров амфибийных и наземных растений, которые при повышении уровня в 2016 г. разлагались. Как показали исследования (Рыбинское ..., 1972), наибольшая биомасса ФП в прибрежье наблюдается в год, следующий за годом низкого уровня, когда освобожденные от воды площади зарастали макрофитами, которые осенью отмирали, а весной следующего года, залитые водами, разлагались и способствовали увеличению биогенной и органической нагрузки. Во-вторых, поступление продуктов жизнедеятельности птиц в богатую биогенными веществами зону затопленного прибрежья стимулировало развитие зарослей макрофитов, которые способны оказывать значительное влияние на ФП (Гусева, Гончарова, 1965; Коган, 1980; Кутова, 1973). Полученные данные о степени зарастания и сырой фитомассе макрофитов свидетельствуют о повышенной нагрузке на участок в зоне влияния птиц (Крылов и др., 2018). Известно, что в загущенных зарослях накапливается опад, происходит аккумуляция органического вещества, снижается содержание кислорода, накапливается аммонийный азот и сероводород (Дьяченко, 2011), возрастает затененность, в результате чего в густых зарослях тростника и рогоза иногда лишь < 1% фотосинтетически активной радиации достигает поверхности воды, что обуславливает невысокую численность ФП (Комаркова и др., 1983; Халиуллина, Яковлев, 2015). Одновременно имеются сведения, что уровень освещенности может менять распределение ЖК у водорослей: при низкой освещенности доля ПНЖК в клетке уменьшается (Cohen et al., 1995). В-третьих, водные макрофиты – один из основных агентов резервирования и круговорота биогенных веществ (Wiese et al., 1985; Лукина, Смирнова, 1988), причем, накапливают они в первую очередь азот (Клоченко и др., 2006). При этом на примере эвгленовых водорослей показано ведущее значение азота для роста, накопления белка и образования ценных метаболитов миксотрофных фитофлагеллят (Исмаилходжаев, 1994). Следовательно, заросли макрофитов и утилизация ими биогенных веществ также могли влиять на биомассу

миксотрофных фитофлагеллят. В-четвертых, необходимо указать, что одна из особенностей состояния планктона в 2016 г. проявилась также в том, что в зоне влияния цапель были выше общая численность и биомасса ЗП (в июне и в конце июля достоверно), Cladocera и Rotifera, а в июне численность и биомасса Copepoda были значимо меньше, чем на фоновом участке (табл. 5). Хотя ранее (Крылов и др., 2012) было выявлено, что на открытом зарастающем мелководье в районе влияния околородных птиц достоверно возрастает численность и биомасса Copepoda, снижается обилие Rotifera, но нет значимых различий общей численности и биомассы ЗП. Следовательно, определенную роль в снижении биомассы водорослей могло сыграть их выедание фильтраторами, на что указывают коэффициенты корреляции биомассы Cladocera и биомассы ФП ($r = -0.50$), общей биомассы ЗП и ФП ($r = -0.74$), биомассы ЗП и миксотрофных фитофлагеллят ($r = -0.34$) и зеленых водорослей ($r = -0.48$) (Крылов и др., 2018).

Таким образом, относительно низкую биомассу ФП и миксотрофных фитофлагеллят в зоне влияния цапель в 2016 г. могли определять увеличение площади и фитомассы макрофитов, снижение азотной и увеличение фосфорной нагрузки, а также выедание ветвистоусыми ракообразными. В результате, достоверных различий биохимического состава sestona на исследованных участках не обнаружено, а отмеченные тенденции более низкого содержания ЭПК и ЭПК/С и более высокого содержания ДГК и ДГК/С в районе колонии связаны с тем, что на фоновом участке было больше диатомовых водорослей, особенно в июне–июле, а в зоне влияния колонии было больше криптофитовых (июнь, вторая половина июля, август и сентябрь), динофитовых (июнь и сентябрь) и эвгленовых (июнь и август). Тенденции более высокого содержания С, N и P связаны, вероятно, с поступлением экскрементов птиц, а более низкое соотношение С:N, С:P и N:P свидетельствовало о благоприятных условиях для развития и Copepoda, и Cladocera.

Как мы указывали выше, ЗП в 2016 г. характеризовался рядом специфических черт. При увеличении внутренней биогенной нагрузки наблюдавшийся ранее эффект влияния колонии цапель оказался нарушен. В одни периоды разложение затопленных растений и дополнительное поступление веществ с водосбора суммировались, благодаря чему в зоне влияния птиц преобладали Cladocera и Rotifera, в то время как на фоновом участке – Copepoda. В другие периоды эффект от поступления продуктов жизнедеятельности птиц нивелировался процессами разложения затопленной растительности, в результате чего на обоих участках преимущество получали мирные фильтраторы. Кроме того, описанный выше механизм снижения концентрации азота мог способствовать тому, что в составе ЗП повышались численность и биомасса Cladocera: увеличение фосфорной нагрузки в

результате разложения затопленной растительности побережья, а также изъятие азота макрофитами, изменяли стехиометрическое соотношение азота и фосфора в кормовых объектах зоопланктона до величин, благоприятных для развития мирных ветвистоусых (Andersen, Hessen, 1991; Sterner, Schulz, 1998; Толмеев, 2006). Очевидно, преобладание Cladocera послужило причиной того, что для ЗП в зоне влияния птиц было характерно более высокое содержание ЭПК и ЭПК/С, и более низкое соотношение С:N, но более высокое соотношение С:Р и N:Р, чем на фоновом участке.

Ранее указывалось, что интенсивность поступления в воду продуктов жизнедеятельности птиц, которые изначально попадают на сушу, зависит от количества атмосферных осадков (Krylov et al., 2014). При этом известно, что время пребывания экскрементов птиц на суше определяет содержание некоторых элементов и соединений. Под воздействием микроорганизмов, солнца, воздуха и других факторов, с веществами, входящими в состав экскрементов, происходят различные химические реакции. В результате этого одни соединения превращаются в другие, часть из них улетучивается в атмосферу и теряется, либо усваивается наземными растениями, причем, в наибольшей степени это касается азота (Bazely, Jefferies, 1985; Skrzypek et al., 2015). Была показана прямая зависимость уровня развития Copepoda от концентрации азота и количества атмосферных осадков в разные годы (Krylov et al., 2014). В 2016 г. также была заметна роль осадков. Периоды с 25 июля по 16 августа, с 16 августа по 27 сентября и с 16 июня по 12 июля характеризовались наибольшим их количеством (Крылов и др., 2018). Именно тогда количественная представленность Copepoda в зоне влияния птиц была достоверно больше, чем на фоновом участке (табл. 6), в биохимическом составе ЗП значимо выше было содержание ДГК (табл. 5), а благодаря высокому обилию Cladocera (табл. 6) – также ЭПК (табл. 5).

Потребление ЗП, отличающегося высоким содержанием эссенциальных ПНЖК, способствовало тому, что молодь рыб в зоне влияния птиц содержали больше ЭПК и ДГК, а также ЭПК/С и ДГК/С, причем различия по концентрации ДГК были достоверными (табл. 1), особенно к концу вегетационного периода (табл. 7). Для рыб, в отличие от водорослей и беспозвоночных, характерно постоянство элементного состава, поэтому молодь обоих участков содержали практически одинаковое количество С, N и P, а также соотношения С:N, С:Р и N:Р.

В зоне влияния птиц потребление молодью рыб ФП и ЗП, отличающихся высоким содержанием ДГК, позволяет ожидать и бóльшие показатели их размерно-массовых характеристик по сравнению с молодью рыб, обитающей на фоновом участке. Результаты исследования показали, что в конце периода гнездования (август) в зоне влияния птиц

молодь плотвы характеризовалась достоверно более высокими линейными размерами по сравнению с молодь на фоновом участке, хотя значения массы тела были достоверно ниже. Молодь леща в зоне влияния птиц в августе отличалась достоверно более высокими значениями массы тела, по сравнению с молодь на фоновом участке. Полученные данные позволяют предположить, что потребление ЗП с высоким содержанием эссенциальных ПНЖК в зоне влияния колониальных поселений птиц в раннем онтогенезе рыб у плотвы стимулирует линейный рост, а у леща – весовой. Однако данное предположение, безусловно, требует дальнейшего изучения. В сентябре размерно-массовые характеристики молоди рыб в прибрежных скоплениях уменьшались (табл. 7), что связано с тем, что более крупная молодь перемещается в открытую часть водохранилища, в то время как относительно мелкие особи остаются в прибрежье, предпочитая участки с наибольшей степенью зарастания (Рыбы ..., 2015). Это, вероятно, обусловило меньшие размерно-массовые характеристики молоди рыб в зоне влияния птиц в конце сентября.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Значительное повышение уровня воды и затопление участков суши способствует интенсификации эвтрофирования и изменениям качественного состава и количественной представленности ФП и ЗП. В результате усиления биогенной нагрузки из-за разложения затопленных наземных и амфибионтных растений в зоне влияния птиц нивелируются ранее отмеченные специфические черты состава планктонных сообществ за счет сокращения таксономических групп водорослей и беспозвоночных, обладающих высоким потенциалом продуцирования и передачи ПНЖК. Однако при увеличении количества атмосферных осадков, способствующих быстрому и интенсивному сносу продуктов жизнедеятельности птиц в воду, структура сообществ ФП и ЗП в большей степени соответствовала образцам, обнаруженным ранее на пресноводных водоемах в местах поселения колоний околводных птиц. В целом за период изучения в районе влияния колонии отмечено то, что: 1) концентрации и соотношения С:N:P в sestone способствуют преобладанию миксотрофных организмов (в частности, динофитовых и криптофитовых фитофлагеллят), богатых ДГК; 2) преобладание ФП, богатого ДГК, обуславливает высокую биомассу веслоногих ракообразных, имеющих более высокую питательную ценность для рыб, о чем свидетельствует достоверно более высокое содержание ПНЖК в ЗП; 3) высокое содержание ПНЖК в биомассе ЗП способствует более высокому содержанию ПНЖК в молоди рыб и их более успешному росту. Большинство данных результатов проявилось на уровне тенденций, что мы связываем в основном с неоднозначными изменениями сообществ планктона, вызванными сменяющимися друг

друга процессами эвтрофирования в результате разложения затопленных наземных и амфибионтных растений, увеличения степени зарастания и в результате интенсификации поступления продуктов жизнедеятельности околородных птиц при увеличении количества осадков.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (16-04-00028_a), Государственного задания Министерства образования и науки РФ Сибирскому федеральному университету на выполнение НИР № 6.1504.2017/ПЧ и Совета по грантам Президента Российской Федерации по государственной поддержке ведущих научных школ (грант НШ-9249.2016.5).

Список литературы

Балушкина Е.В., Винберг Г.Г., 1979. Зависимость между массой и длиной тела у планктонных животных // Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука. С. 169–172.

Болотов С.Э., 2012. Модуль экологического анализа сообществ пресноводного зоопланктона “FW-Zooplankton” // Свидетельство РОСПАТЕНТа об официальной регистрации программы для ЭВМ № 2012617486 от 17.08.2012.

Гладышев М.И., 2012. Незаменимые полиненасыщенные жирные кислоты и их пищевые источники для человека // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. Т. 5, № 4. С. 352–386.

Гусева К.А., Гончарова С.П., 1965. О влиянии высшей водной растительности на развитие планктонных синезеленых водорослей // Экология и физиология синезеленых водорослей. М.–Л.: Наука. С. 230–234.

Дьяченко Т.Н., 2011. Биологические и экологические особенности тростника южного (*Phragmites australis*) в аспекте оптимального использования его ресурсов // Гидробиологический журнал. Т. 47. № 4. С. 23–33.

Исмаилходжаев Б.Ш., 1994. Физиолого-биохимические особенности зеленых и эвгленовых микроводорослей и перспективы их применения // Автореф. дисс. д.б.н. Ташкент. 46 с.

Клоченко П.Д., Горбунова З.Н., Пасичная Е.А., Харченко Г.В., 2006. Некоторые особенности содержания биогенных элементов в водных макрофитах урбанизированных территорий // Гидрботаника 2005. Мат. VI Всерос. школы-конф. по водным макрофитам. ИБВВ РАН, 11–16 октября 2005 г. Рыбинск: ОАО «Рыбинский дом печати». С. 280–282.

Коблицкая А.Ф., 1981. Определитель молоди пресноводных рыб. М.: Легкая и пищевая промышленность. 208 с.

Коган Ш.И., 1980. Водоросли и высшие водные растения в условиях антропогенного эвтрофирования водоемов // Ботанический журнал. Т. 65. С. 1569–1578.

Комаркова И.Я., Марван П., Рычкова М.А., 1983. Первичная продукция и роль водорослей в литоральной зоне водоемов различного типа // Гидробиологические процессы в водоемах. Л.: Наука. С. 81–91.

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

Крылов А.В., Сахарова Е.Г., Сабитова Р.З., Цветков А.И., Павлов Д.Д., Мовергоз Е.А., Поддубный С.А., 2018. Фито- и зоопланктон открытого зарастающего

мелководья Рыбинского водохранилища в зоне поселения цапель (*Ardea cinerea* L. и *A. alba* L.) при высоком уровне воды // Биология внутренних вод. № 2. В печати

Кутова Т.Н., 1973. О соотношении развития высших водных растений и фитопланктона в оз. Едрово // Изв. НИИ озерного и речного рыбного хозяйства. Т. 84. С. 78–89.

Лукина Л.Ф., Смирнова Н.Н., 1988. Физиология высших водных растений. Киев: Наукова думка. 186 с.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов, 1975. М.: Наука. 240 с.

Рыбинское водохранилище и его жизнь, 1972. Л.: Наука. 364 с.

Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология. 2015. Ярославль: Филигрань. 418 с.

Сахарова Е.Г., 2017. Фитопланктон экотонных зон Рыбинского водохранилища // Автореф. дисс. к.б.н. Борок. 24 с.

Суцук Н.Н., 2008. Роль незаменимых жирных кислот в трофометаболических взаимодействиях в пресноводных экосистемах (обзор) // Журнал общей биологии. Т. 69, № 4. С. 299–316.

Толмеев А.П., 2006. Концепция “экологической стехиометрии” в водных экосистемах: литературный обзор // Сибирский экологический журнал. № 1. С. 13–19.

Халиуллина Л.Ю., Яковлев В.А., 2015. Фитопланктон мелководий в верховьях Куйбышевского водохранилища. Казань: Издательство Академии наук РТ. 171 с.

Andersen T., Hessen D.O., 1991. Carbon, nitrogen, and phosphorus content of freshwater zooplankton // Limnol. Oceanogr. V. 36. P. 807–814.

Arts M.T., Ackman R.G., Holub B.J., 2001. "Essential fatty acids" in aquatic ecosystems: a crucial link between diet and human health and evolution // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 58. P. 122–137.

Bazely D.R., Jefferies R.L., 1985. Goose Faeces: A source of nitrogen for plant growth in a grazed salt marsh // Journal of Applied Ecology. Vol. 22. P. 693–703.

Brandvold D.K., Popp C.J., Brierley J.A., 1976. Waterfowl refuge effect on water quality: chemical and physical parameters // Journal of Water Pollution Control Federation. V. 48. P. 685–687.

Chaichana R., Leah R., Moss B., 2010. Birds as eutrophication agents: a nutrient budget for a small lake in a protected area // Hydrobiologia. Vol. 646. P. 111–121.

Cohen Z., Norman H.A., Haimer Y.M., 1995. Microalgae as a source of w3 fatty acids // Plants in human nutrition. World review of nutrition and dietetics / Ed. Simopoulos A.P. V. 77. Basel: Karger. P. 1–31.

Copeman L.A., Parrish C.C., Brown J.A., Harel M., 2002. Effects of docosahexaenoic, eicosapentaenoic, and arachidonic acids on the early growth, survival, lipid composition and pigmentation of yellowtail flounder (*Limanda ferruginea*): a live food enrichment experiment // Aquaculture. V. 210. P. 285–304.

Gladyshev M.I., Sushchik N.N., Dubovskaya O.P., Buseva Z.F., Makhutova O.N., Fefilova E.B., Feniova I.Y., Semenchenko V.P., Kolmakova A.A., Kalachova G.S., 2015. Fatty acid composition of Cladocera and Copepoda from lakes of contrasting temperature // Freshwater Biology. V. 60. P. 373–386.

Gladyshev M.I., Sushchik N.N., Kalachova G.S., Dubovskaya O.P., Makhutova O.N., 2006. Influence of sestonic elemental and essential fatty acid contents in a eutrophic reservoir in Siberia on population growth of *Daphnia* (*longispina* group) // J. Plank. Res. V. 28. P. 907–917.

Gladyshev M.I., Sushchik N.N., Kolmakova A.A., Kalachova G.S., Kravchuk E.S., Ivanova E.A., Makhutova O.N., 2007. Seasonal correlations of elemental and ω 3 PUFA composition of seston and dominant phytoplankton species in a eutrophic Siberian Reservoir // Aquatic Ecol. V. 41. P. 9–23.

Harwood J.L., 1996. Recent advances in the biosynthesis of plant fatty acids // Biochim. Biophys. Acta. V. 1301. P. 7–56.

Krylov A.V., Gladyshev M.I., Kosolapov D.B., Sushchik N.N., Korneva L.G., Makhutova O.N., Kulakov D.V., Kalacheva G.S., Dubovskaya O.P., 2011. Small lake plankton and its essential polyunsaturated fatty acids content as affected by a colony of the common heron (*Ardea cinerea* L.) // Contemporary Problems of Ecology. V. 4. P. 42–49.

Krylov A.V., Kulakov D.V., Chalova I.V., Tselmovich O.L., 2013. The effect of vital activity products of hydrophilic birds and the degree of overgrowth on zooplankton in experimental microcosms // Inland Water Biology. V. 6. № 2. P. 114–123.

Krylov A.V., Kulakov D.V., Tsvetkov A.I., Papchenkov V.G., 2014. Effect of atmospheric precipitation and the abundance of semiaquatic bird colonies on zooplankton in the littoral of a small high-trophic lake // Biology Bulletin. V. 41. № 10. C. 862–868.

Madsen J., Kuijken E., Meire P, Cottaar F., Haitjema T., Nicolaisen P.I., Bones T., Mehlum F., 1999. Pink-footed goose *Anser brachyrhynchus*: Svalbard // In J. Madsen et al. (eds.): Goose populations of the western Palearctic. A review of status and distribution. Wetlands International Publication. V. 48. P. 82–93.

Makhutova O.N., Gladyshev M.I., Sushchik N.N., Dubovskaya O.P., Buseva Z.F., Fefilova E.B., Semenchenko V.P., Kalachova G.S., Kononova O.N., Baturina M.A., 2014. Comparison of fatty acid composition of cladocerans and copepods from lakes of different climatic zones // Contemporary Problems of Ecology. V. 7. P. 474–483.

Muller-Navarra D.C., 1995. Evidence that a highly unsaturated fatty acid limits *Daphnia* growth in nature // *Arch. Hydrobiol.* V. 132. P. 297–307.

Sargent J., Bell J., McEvoy L., Tocher D., Esteves A., 1999. Recent developments in the essential fatty acid nutrition of fish // *Aquaculture.* V. 177. P. 191–199.

Skrzypek G., Wojtuń B., Richter D., Jakubas D., Wojczulanis-Jakubas K., Samecka-Cymerman A., 2015. Diversification of Nitrogen Sources in Various Tundra Vegetation Types in the High Arctic // *PLoS ONE.* V. 10(9). P. 3–21.

Sterner R.W., Schulz K.L., 1998. Zooplankton nutrition: recent progress and a reality check // *Aquatic Ecol.* V. 32. P. 261–279.

Stolbunov I.A., Kutuzova O.R., Krylov A.V., 2017. Impact of Heron (*Ardea cinerea* L. and *A. alba* L.) on Coastal Juvenile Fish Assemblages in Rybinsk Reservoir // *Inland Water Biology.* V. 10, No. 4. P. 427–435.

Sushchik N.N., Gladyshev M.I., Kalachova G.S., Kravchuk E.S., Dubovskaya O.P., Ivanova E.A., 2003. Particulate fatty acids in two small Siberian reservoirs dominated by different groups of phytoplankton // *Freshwater Biol.* V. 48. P. 394–403.

Sushchik N.N., Gladyshev M.I., Kravchuk E.S., Ivanova E.A., Ageev A.V., Kalachova G.S., 2007. Seasonal dynamics of long-chain polyunsaturated fatty acids in littoral benthos in the upper Yenisei river // *Aquatic Ecology.* V. 41. P. 349–365.

Sushchik N.N., Rudchenko A.E., Gladyshev M.I., 2017. Effect of season and trophic level on fatty acid composition and content of four commercial fish species from Krasnoyarsk Reservoir (Siberia, Russia) // *Fisheries Research.* V. 187. P. 178–187.

Tocher D.R., Leaver M.D., Hodson P.A., 1998. Recent advances in the biochemistry and molecular biology of fatty acyl desaturases // *Prog. Lipid Res.* V. 37, № 2/3. P. 73–117.

Wiece G., Mayer H.-G., Jorda W., Bahr I., 1985. Phosphoraufnahme durch *Potamogeton natans* und submerse Makrophyten einem Fliessgewässer Laboratoriums model // *Acta hydrochim. et hydrobiol.* V. 13. № 3. S. 307–317.

Таблица 1. Средние за время исследования значения ($M \pm m$) биохимических параметров сестона, зоопланктона и молоди рыб: эйкозапентаеновой кислоты (ЭПК), докозагексаеновой кислоты (ДГК), органического углерода (С), азота (N), фосфора (P) и их соотношений на фоновом участке (I) и в зоне влияния птиц (II)

Параметры	Сестон				Зоопланктон				Рыбы			
	I	II	t	p	I	II	t	p	I	II	t	p
ЭПК мкг/л	3.58±0.94	3.27±0.87	0.23	>0.05	0.66±0.10	1.11±0.25	1.84	>0.05	232.9±14.2	284.3±35.1	1.27	>0.05
ДГК мкг/л	0.82±0.30	0.96±0.36	0.30	>0.05	0.20±0.04	0.40±0.09	2.28	<0.05	390.8±58.1	444.4±32.4	0.84	<0.05
С мг/л	2.58±0.49	2.70±0.38	63.0*	>0.05	0.15±0.02	0.29±0.09	1.63	>0.05	424±10	420±6	0.39	>0.05
N мг/л	0.40±0.09	0.42±0.09	0.16	>0.05	0.02±0.00	0.05±0.02	1.47	>0.05	132±4	127±3	1.18	>0.05
P мг/л	0.059±0.010	0.069±0.010	0.67	>0.05	0.003±0.001	0.004±0.001	0.78	>0.05	32.0±2.6	31.2±1.9	0.28	>0.05
C:N мол/мол	10.0±0.4	9.3±0.4	1.22	>0.05	8.1±0.4	7.6±0.4	0.81	>0.05	3.75±0.05	3.88±0.06	1.46	>0.05
C:P мол/мол	147±29	118±17	0.85	>0.05	148±19	329±165	50.0*	>0.05	36.3±2.9	36.4±2.3	0.03	>0.05
N:P мол/мол	20.7±4.3	15.4±3.0	1.04	>0.05	19.6±3.1	44.0±20.8	1.21	>0.05	9.65±0.72	9.47±0.68	0.16	>0.05
ЭПК/С мг/г	1.62±0.41	1.47±0.16	0.33	>0.05	6.09±1.48	6.79±3.09	0.22	>0.05	5.19±0.29	6.37±0.74	1.38	>0.05
ДГК/С мг/г	0.32±0.11	0.37±0.09	0.33	>0.05	1.32±0.14	1.58±0.34	0.76	>0.05	8.70±1.26	10.05±0.79	0.94	>0.05

Примечание. Здесь и далее: m – ошибка средней; t – t-критерий Стьюдента, p – достоверность различий; * – по U-критерию Манна-Уитни.

Таблица 2. Средние за каждую дату наблюдений значения ($M \pm m$) биохимических параметров сестона: эйкозапентаеновой кислоты (ЭПК), докозагексаеновой кислоты (ДГК), органического углерода (С), азота (N), фосфора (Р) и их соотношений на фоновом участке (I) и в зоне влияния птиц (II)

Дата	I		II		<i>p</i>	I		II		<i>p</i>
	<i>M</i>	<i>m</i>	<i>M</i>	<i>m</i>		<i>M</i>	<i>m</i>	<i>M</i>	<i>m</i>	
С, мг/л						N, мг/л				
16.06	1.57	0.00	1.82	0.00	–	0.20	0.00	0.21	0.00	–
13.07	1.43	0.83	1.90	0.43	–	–	–	0.24	0.00	–
25.07	5.50	0.92	5.05	0.50	–	0.66	0.03	0.72	0.09	–
16.08	1.97	0.14	2.03	0.43	–	0.22	0.02	0.18	0.15	–
29.09	1.73	0.27	2.10	0.13	0.023	–	–	0.25	0.00	–
Р, мг/л						С:N моль/моль				
16.06	0.010	0.000	0.060	0.000	–	9.26	0.00	9.93	0.00	–
13.07	0.035	0.009	0.040	0.002	–	–	–	9.99	0.00	–
25.07	0.068	0.008	0.068	0.010	–	9.76	1.37	8.22	0.46	0.039
16.08	0.040	0.005	0.041	0.006	–	10.51	0.23	10.02	2.00	–
29.09	0.110	0.040	0.130	0.009	–	–	–	9.95	0.00	–
С:Р моль/моль						N:Р моль/моль				
16.06	406.87	0.00	78.47	0.00	–	43.93	0.00	7.90	0.00	–
13.07	119.00	79.48	123.24	24.65	–	–	–	13.07	0.00	–
25.07	209.92	40.59	195.60	46.15	–	21.52	3.38	23.92	6.01	–
16.08	127.88	10.46	126.10	13.05	–	12.16	0.88	13.10	1.07	–
29.09	44.16	15.52	42.02	5.06	–	–	–	4.12	0.00	–
ЭПК мкг/л						ДГК мкг/л				
16.06	7.02	0.00	4.22	0.00	–	1.50	0.00	1.19	0.00	–
13.07	0.18	0.32	0.00	0.00	–	0.00	0.00	0.00	0.00	–
25.07	6.84	2.51	7.22	0.97	–	1.99	0.97	2.71	0.31	–
16.08	3.22	1.12	2.36	0.27	–	0.53	0.46	0.43	0.37	–
29.09	1.59	0.00	3.07	0.00	–	0.00	0.00	0.00	0.00	–

Примечание. Здесь и в табл. 3–6: “–” – отсутствие наблюдений или достоверных различий.

Таблица 3. Средняя биомасса (г/м³) фитопланктона и таксономических групп на фоновом участке (I) и в зоне влияния птиц (II) в период исследований

Таксономическая группа	16 июня			13 июля			25 июля			16 августа			27 сентября		
	I	II	<i>p</i>	I	II	<i>p</i>	I	II	<i>p</i>	I	II	<i>p</i>	I	II	<i>p</i>
Cyanophyta	0.049	0.082	–	0.050	0.062	–	5.051	4.141	–	0.507	0.820	0.0209	0.108	0.596	0.0095
Chrysophyta	0.019	0.018	–	0.018	0.008	–	0.081	0.024	–	0.028	0.024	–	0.004	0.005	–
Bacillariophyta	1.727	0.919	–	0.979	0.315	0.029	2.123	2.062	–	3.191	3.210	–	0.191	0.193	–
Xanthophyta	0.014	0.002	–	0.087	0.002	–	0.006	0.000	–	0.000	0.000	–	0.000	0.016	–
Cryptophyta	1.054	1.183	–	0.868	0.261	0.029	0.220	0.299	–	0.208	0.503	0.0209	0.011	0.030	0.0152
Dinophyta	0.114	0.406	0.004	0.033	0.017	–	1.613	0.389	–	0.157	0.132	–	0.000	0.002	–
Chlorophyta	0.338	0.700	0.006	0.318	0.204	–	0.685	1.108	–	0.131	0.366	0.0433	0.013	0.013	–
Euglenophyta	0.003	0.058	–	0.004	0.001	–	0.157	0.000	–	0.007	0.017	–	0.000	0.000	–
Всего миксотрофных фитофлагеллят	1.190	1.671	–	0.924	0.287	0.029	2.071	0.712	–	0.400	0.677	–	0.015	0.036	0.0142
Общая	3.318	3.361	–	2.359	0.870	0.029	9.936	8.023	–	4.229	5.074	–	0.327	0.856	0.0352

Таблица 4. Средние за каждую дату наблюдений значения ($M \pm m$) биохимических параметров зоопланктона: эйкозопентаеновой кислоты (ЭПК), докозагексаеновой кислоты (ДГК), органического углерода (С), азота (N), фосфора (Р) и их соотношений на фоновом участке (I) и в зоне влияния птиц (II)

Дата	I		II		p	I		II		p
	M	m	M	m		M	m	M	m	
	С, мг/л					N, мг/л				
16.06	0.073	0.000	0.169	0.000	–	0.007	0.000	0.025	0.000	–
13.07	0.185	0.087	0.259	0.067	–	0.025	0.012	0.036	0.013	–
25.07	0.264	0.006	0.626	0.421	–	0.049	0.004	0.130	0.103	–
16.08	0.109	0.023	0.091	0.021	–	0.016	0.004	0.013	0.003	–
29.09	0.076	0.021	0.101	0.030	–	0.011	0.003	0.015	0.006	–
	Р, мг/л					С:N моль/моль				
16.06	0.001	0.000	0.003	0.000	–	11.650	0.000	7.719	0.000	–
13.07	0.006	0.003	0.007	0.004	–	8.775	0.290	8.681	1.070	–
25.07	0.003	0.001	0.007	0.004	–	6.279	0.394	5.957	0.687	–
16.08	0.002	0.000	0.001	0.001	–	7.799	0.578	7.997	0.112	–
29.09	0.002	0.000	0.002	0.001	–	8.322	1.122	8.093	0.978	–
	С:Р моль/моль					N:Р моль/моль				
16.06	210.158	0.000	126.402	0.000	–	18.040	0.000	16.376	0.000	–
13.07	93.087	71.517	138.503	105.222	–	10.791	8.591	16.561	14.015	–
25.07	208.756	55.762	218.397	42.692	–	33.384	9.591	37.538	11.563	–
16.08	151.076	17.940	1090.556	1230.915	–	19.378	1.824	137.460	155.847	–
29.09	105.865	41.985	117.807	89.353	–	13.366	3.835	15.335	12.894	–
	ЭПК мкг/л					ДГК мкг/л				
16.06	0.409	0.000	1.747	0.000	–	0.126	0.000	0.157	0.000	–
13.07	0.949	0.242	1.406	0.289	0.025	0.173	0.014	0.576	0.201	0.002
25.07	0.525	0.114	0.729	0.029	0.005	0.456	0.087	0.619	0.046	0.006
16.08	0.245	0.133	0.137	0.003	–	0.115	0.049	0.040	0.015	–
29.09	1.004	0.222	2.651	0.000	0.0002	0.083	0.017	0.230	0.000	0.0001

Таблица 5. Средние численность (над чертой, тыс. экз./м³) и биомасса (под чертой, г/м³) зоопланктона и таксономических групп беспозвоночных на фоновом участке (I) и в зоне влияния птиц (II) в период исследований

Таксон	16 июня			13 июля			25 июля			16 августа			27 сентября		
	I	II	<i>p</i>	I	II	<i>p</i>	I	II	<i>p</i>	I	II	<i>p</i>	I	II	<i>p</i>
Rotifera	<u>5.1</u>	<u>4.7</u>	=	<u>8.5</u>	<u>33.3</u>	<u>0.0157</u>	<u>974.1</u>	<u>1019.9</u>	=	<u>22.5</u>	<u>21.2</u>	=	<u>23.2</u>	<u>19.2</u>	<u>0.0262</u>
	0.0065	0.0069	-	0.023	0.099	0.0209	7.186	8.323	-	0.035	0.040	-	0.0376	0.0328	-
Copepoda	<u>5.8</u>	<u>3.7</u>	<u>0.0207</u>	<u>2.2</u>	<u>20.2</u>	<u>0.0033</u>	<u>269.2</u>	<u>296.7</u>	=	<u>15.5</u>	<u>5.4</u>	<u>0.0082</u>	<u>7.1</u>	<u>16.5</u>	<u>0.0049</u>
	0.0343	0.0235	-	0.009	0.040	0.0313	0.514	0.818	-	0.054	0.019	0.0082	0.0257	0.0555	0.0040
Cladocera	<u>1.4</u>	<u>5.3</u>	<u>0.0019</u>	<u>2.3</u>	<u>3.1</u>	=	<u>135.4</u>	<u>141.5</u>	=	<u>3.2</u>	<u>3.6</u>	=	<u>2.0</u>	<u>5.3</u>	<u>0.0072</u>
	0.0085	0.1014	0.0003	0.019	0.022	-	8.301	5.551	-	0.022	0.013	-	0.0116	0.0209	-
Общая	<u>12.2</u>	<u>13.7</u>	=	<u>13.0</u>	<u>56.5</u>	<u>0.0087</u>	<u>1378.7</u>	<u>1458.1</u>	=	<u>41.1</u>	<u>30.2</u>	=	<u>32.3</u>	<u>40.9</u>	=
	0.0493	0.1318	0.0011	0.051	0.161	0.0107	16.001	14.692	-	0.111	0.072	0.0131	0.0708	0.1101	0.0023

Таблица 6. Средние за каждую дату наблюдений значения ($M \pm m$) биохимических параметров молоди рыб: эйкозапентаеновой кислоты (ЭПК), докозагексаеновой кислоты (ДГК) – на г сырой массы, органического углерода (С), азота (N), фосфора (P) – на г сухого веса и их соотношений на фоновом участке (I) и в зоне влияния птиц (II)

Дата	I		II		p	I		II		p	
	M	m	M	m		M	m	M	m		
	С, мг/л						N, мг/л				
16.06	430.02	0.00	421.70	0.00	–	123.32	0.00	127.68	0.00	–	
13.07	429.74	12.25	397.84	13.66	0.005	137.39	9.42	120.72	6.84	0.013	
25.07	427.57	55.16	425.97	18.82	–	130.95	21.06	128.17	8.12	–	
16.08	411.13	43.96	422.45	20.87	–	131.02	15.24	135.44	13.01	–	
29.09	433.19	0.00	433.70	19.91	–	133.35	0.00	122.42	9.78	–	
	P, мг/л						C:N моль/моль				
16.06	23.30	0.00	27.00	0.00	–	4.07	0.00	3.85	0.00	–	
13.07	31.00	1.00	31.00	2.65	–	3.66	0.14	3.85	0.10	0.034	
25.07	27.33	4.73	39.33	5.03	0.005	3.83	0.22	3.89	0.28	–	
16.08	42.67	9.07	24.00	1.00	0.002	3.66	0.07	3.65	0.17	–	
29.09	26.00	0.00	31.67	8.50	0.022	3.79	0.00	4.14	0.16	–	
	C:P моль/моль						N:P моль/моль				
16.06	47.68	0.00	40.35	0.00	–	11.72	0.00	10.47	0.00	–	
13.07	35.84	1.54	33.26	2.00	0.047	9.82	0.75	8.65	0.54	0.021	
25.07	41.78	12.18	28.20	2.65	0.000	10.94	3.10	7.28	0.81	0.001	
16.08	25.33	3.61	45.59	4.15	0.000	6.92	1.10	12.54	1.73	0.001	
29.09	43.04	0.00	37.44	11.74	–	11.36	0.00	9.09	3.05	–	
	ЭПК мкг/л						ДГК мкг/л				
16.06	235.46	0.00	200.92	0.00	–	248.73	0.00	233.69	0.00	–	
13.07	279.93	29.27	243.74	37.36	–	650.55	206.95	551.95	75.10	–	
25.07	226.54	54.39	317.91	154.04	–	305.89	27.70	338.10	68.07	–	
16.08	195.41	41.66	158.13	25.13	–	289.47	36.47	453.45	84.95	0.005	
29.09	220.43	0.00	445.19	5.01	0.000	312.91	0.00	504.35	51.21	0.004	

Таблица 7. Размерно-массовая характеристика ($M \pm m$) преобладающих по численности видов молоди рыб на фоновом участке (I) и в зоне влияния птиц (II)

Вид	Дата	Участок	Масса, г		Общая длина, мм		Стандартная длина, мм	
			<i>M</i>	<i>m</i>	<i>M</i>	<i>m</i>	<i>M</i>	<i>m</i>
Плотва	13.07	I	0.191	0.070	29.46	3.04	23.87	2.51
		II	0.210	0.076	30.00	3.32	24.25	2.64
	25.07	I	0.248	0.100	34.33	3.83	27.71	3.07
		II	0.251	0.103	32.58	4.08	25.94	3.23
	16.08	I	0.704*	0.225	38.95*	7.12	31.36*	5.65
		II	0.484	0.324	45.61	4.29	36.52	3.54
	27.09	I	0.565*	0.137	43.08	3.49	34.71	2.99
		II	0.391	0.069	41.08	2.82	32.71	2.46
Лещ	13.07	I	0.111*	0.047	26.29	4.15	21.52	3.50
		II	0.224	0.131	29.72	5.46	24.28	4.45
	25.07	I	0.381	0.084	38.39	2.98	31.28	2.29
		II	0.498	0.193	39.82	4.54	31.99	3.61
	16.08	I	0.646*	0.275	44.96	5.54	35.98	4.67
		II	0.928	0.328	49.05	5.03	39.20	3.86
	27.09	I	0.507*	0.194	41.88*	4.98	30.21*	3.55
		II	0.338	0.159	38.05	4.48	33.96	3.98
Густера	13.07	I	0.116*	0.045	25.91*	2.80	21.00*	2.31
		II	0.162	0.065	27.98	3.80	22.88	2.83
Окунь	13.07	I	0.723*	0.250	41.98*	4.78	35.53*	4.18
		II	0.799	0.160	43.55	2.92	36.95	2.63

* – $p < 0.05$ по U-критерию Манна-Уитни.