

Оригинальная статья

УДК 574.583

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-2-205-221>

МЕЖГОДОВЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЗООПЛАНКТОНА КУЛЬТУЧНОЙ ЗОНЫ ДЕЛЬТЫ ВОЛГИ В ЛЕТНИЙ СЕЗОН МАЛОВОДНОГО ПЕРИОДА

Л. А. Федяева

*Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
Россия, 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, д. 109*

Поступила в редакцию 14.02.2023 г., после доработки 23.11.2023 г., принята 03.12.2023 г., опубликована 28.06.2024 г.

Аннотация. Приведены результаты исследований межгодовых изменений структуры летнего зоопланктона культурной зоны дельты Волги. Показаны основные тенденции изменений зоопланктона в условиях колебаний гидрологических и метеорологических факторов. Выявлено, что при низком объеме стока, коротком половодье и слабом обводнении пойменных территорий сообщества характеризовались низкими видовым богатством, средней индивидуальной массой ракообразных, численностью Rotifera, высокой долей ювенильных Copepoda в общей численности зоопланктона. В условиях снижения уровня воды при повышении температуры перед половодьем, а затем последующим поздним и стремительным его подъемом с приносом холодных вод и сносом личинок рыб, зоопланктон отличался минимальным видовым богатством, количественными характеристиками Rotifera, увеличением биомассы Cladocera и индекса Шеннона. При стабильном и относительно высоком уровне воды до половодья, нересте рыб в культурной зоне сокращались биомасса зоопланктона за счет Cladocera, средняя индивидуальная масса ракообразных, число видов в пробе. В средневодный год, характеризующийся наибольшим объемом стока и продолжительным половодьем, увеличением обводнения пойменных и нагульных участков, зоопланктон отличался максимальным видовым богатством, числом видов в пробе, обилием Rotifera, общей биомассой и биомассой Cladocera, средней индивидуальной массой ракообразных, индексом Шеннона, но минимальной долей ювенильных Copepoda в общей численности и биомассе.

Ключевые слова: зоопланктон, гидрологический режим, экологические группы, видовое богатство, гидрологический режим

Соблюдение этических норм. Протоколы с использованием животных были одобрены Комиссией по биоэтике Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН (протокол № 38 от 03.03.2020 г.).

Конфликт интересов. Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования. Федяева Л. А. Межгодовые изменения зоопланктона культурной зоны дельты Волги в летний сезон маловодного периода // Поволжский экологический журнал. 2024. № 2. С. 205 – 221. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-2-205-221>

✉ Для корреспонденции. Лаборатория экологии водных беспозвоночных Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН.

ORCID и e-mail адрес: Федяева Людмила Андреевна: <https://orcid.org/0000-0002-3389-9900>, fedyayevala@mail.ru.

ВВЕДЕНИЕ

Култучная зона дельты р. Волги состоит из обширных мелководий (глубиной до 1.5 м), открытых и изолированных заливов (култуков), заросших макрофитами, и является переходной полосой от надводной дельты к подводной (Белевич, 1963). Она представляет сложный лабиринт из островов, кос, мелей и незамкнутых водоемов, с хорошо проточными банчинами и слабо проточными култуками. Ширина ее колеблется от 200 – 300 м до нескольких километров (Белевич, 1963; Астраханский..., 1991). Култуки образуются на участках края дельты, где есть малочисленные или слабые и отмирающие протоки за счет аккумулятивных наносов (Белевич, 1963; Горбунов, 1976; Русанов и др., 2003; Малов, 2011).

Гидрологический режим дельты Волги во многом определяется зарегулированием р. Волги и внутригодовым перераспределением стока, осуществляемого в интересах энергетики (Горбунов, 1976; Катунин, 1971; Чавычалова, 2013). При этом современный маловодный период обусловлен снижением стока р. Волги и падением уровня Каспийского моря. В таких условиях эффективность воспроизводства рыбных запасов снижается, что является серьезной проблемой (Чавычалова, 2013; Литвинов, Подоляко, 2014). Сократились периоды обводнения пойм и время стояния высоких уровней в дельте, увеличились скорости подъема и спада половодья, объем воды, поступающей в период зимней межени и т.д. (Катунин, 1971; Тарадина, Чавычалова, 2017). Это привело к снижению запасов водных биоресурсов Каспийского бассейна, значительным нарушениям условий размножения и обитания рыб, обусловило сокращение масштабов их естественного воспроизводства (Васильченко и др., 1977; Алехина, Финаева, 2001; Чавычалова, 2013). В маловодный период в култучной зоне уменьшаются глубины и увеличивается степень зарастания, но возрастает ее роль для размножения и нагула молоди полупроходных и туводных видов рыб (Никитин, 2013; Литвинов, Подоляко, 2014; Тарадина, Чавычалова, 2017).

В култучной зоне, как известно (Хорошко, 1956; Косова, 1965), зоопланктон выступает главным компонентом кормовой базы молоди рыб, особенно в условиях высокой степени зарастания макрофитами. Развитие сообществ водных беспозвоночных данного участка отличается от системы надводной дельты, здесь происходит более ранний и длительный период полициклического развития отдельных видов гидробионтов и более поздний переход их к анабиозу (Косова, 1958). Летом в планктоне сублиторали преобладающими являются реофильные виды, но в период зарастания погруженными водными растениями планктон обогащается за счет расселения зарослевых теплолюбивых форм со стороны литорали (Косова, 1965; Астраханский заповедник..., 1991). Особую роль в сублиторали играет непрекращающееся влияние банчин, обеспечивающих проточность. В литорали концентрация зоопланктона во много раз превышает концентрацию в сублиторали, сообщество представлено зарослевыми плактобентическими, бентонектическими и прикрепленными сидячими формами (Косова, 1958, 1965; Fedyaeva, Fedyaev, 2022). Однако в недостаточной степени описаны межгодовые изменения основных характеристик зоопланктона култучной зоны в условиях лет различной водности.

Также маловодный период характеризуется динамикой погодных и гидрологических условий, при этом влияние этих изменений на зоопланктон мало изучено.

Цель работы – анализ межгодовых изменений структуры зоопланктона кул-тучной зоны дельты р. Волги в летний сезон в зависимости от погодных и гидро-логических условий.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили пробы зоопланктона, собранные в кул-тучной зоне в июне – июле и периодичностью в 14 дней в 2012 – 2014 гг. на терри-тории Дамчикского (западного) (Сазаний култук (45°42'25.8" с.ш., 47°52'30.1" в.д.), остров Постовой (45°41'39.231" с.ш., 47°53'32.573" в.д.)) и Обжоровского (восточ-ного) (устье протока Кутум (46°14'55.781" с.ш., 49°5'42.457" в.д.), култук Прямой-Лотосный (46°16'5.358" с.ш., 49°6'26.81" в.д.), северная оконечность острова Бли-нов (46°14'8.557" с.ш., 49°8'38.029" в.д.) участков Астраханского заповедника. Пробы отбирали сетью Апштейна с размером ячеи 64 мкм процеживанием 100 л воды с помощью мерного ведра, камеральную обработку проводили стандартными методами (Методические рекомендации..., 1982). Основные типы растительности данных участков описаны ранее (Литвинова, Федяева, 2016; Fedyaeva, Fedyaev, 2022).

Зоопланктон оценивали по видовому богатству, удельному видовому богат-ству (число видов в пробе), численности, биомассе, соотношению таксономиче-ских групп в общей численности и биомассе, составу доминирующих видов, ин-дексу Шеннона, рассчитанному по биомассе, средней индивидуальной массе рако-образных, доле экологических групп в общей численности и биомассе (Андронни-кова, 1996). Экологические группы определяли на основе классификаций беспозво-ночных по типу питания и способу передвижения (Чуйков, 1981; Кривенкова, 2018).

Характеристика погодных и гидрологических условий 2012 – 2014 гг. В работе использовали данные уровня и температуры воды водомерных постов Астрах-анского государственного заповедника на протоке Быстрой (Летопись природы..., 2013 – 2015), сведения объемов стока р. Волги у г. Волгограда согласно данным Астраханского центра по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды (<https://www.meteorf.gov.ru/>).

Параметры гидрологического режима исследуемых лет приведены в ряде ра-бот (Летопись природы..., 2013 – 2015; Литвинов, Подоляко, 2014; Литвинов, 2018; Подоляко, 2018). Среднемноголетний объем стока р. Волги у г. Волгограда считается равным – 252 км³, среди исследуемых лет – 2012 (240 км³ в год) и 2014 г. (224 км³) относились к маловодным, а 2013 г. – средневодным (271 км³). Предыдущий 2011 г. характеризовался как экстремально маловодный с объемом стока 201 км³ за год (Подоляко, 2018).

Маловодные 2012 и 2014 гг. отличались низким стоком, коротким и поздним половодьем, более ранним спадом уровней (табл. 1). Среди них 2012 г. характери-зовался наибольшим объемом стока весной, значительным и продолжительным снижением уровня воды перед половодьем (-46 см) и большей продолжительно-стью стояния максимальных уровней. Подъем воды в половодье происходил резко

и в два этапа, наблюдалось позднее потепление, но последующий стремительный подъем температур воды до половодья. В июне наблюдалась стабилизация высокого уровня воды, но в июле произошло его резкое снижение (-62 см). Количество нитратов в воде было минимальным и составило в среднем в мае – 0.3 мг/л, а в июне – 0.4 мг/л. В 2014 г. зарегистрирован низкий объем стока за период половодья, при этом отмечен наиболее высокий и стабильный уровень воды перед его началом. Это способствовало плавному подъему уровня, раннему, но короткому сроку стояния максимального уровня, а также раннему и плавному подъему температуры. В июне отмечено значительное снижение уровня (-63 см), которое продолжалось и в июле (-31 см). Количество нитратов в воде в среднем составило в мае 1.53 мг/л, в июне – 1.75 мг/л.

Таблица 1. Основные параметры весенне-летнего половодья в дельте Волги на Дамчикском (протока Быстрая) (I) и Обжоровском (протока Обжорова) (II) участках Астраханского заповедника (Летопись природы..., 2013 – 2015 гг.; Литвинов, 2018)

Table 1. Main parameters of the spring–summer flood in the Volga delta in the Damchik (Bystraya Channel) (I) and Obzhorov (Obzhorov Channel) (II) sections of the Astrakhan Nature Reserve (Chronicle of Nature..., 2013–2015; Litvinov, 2018)

Параметр / Parameter	Год / Year					
	2012		2013		2014	
	Участок / Section					
	I	II	I	II	I	II
Дата начала половодья / Flood start date	27.04		28.03		27.04	
Дата перехода температуры воды через +4°С / Date of water temperature transitions through +4°С	6.04		23.03		26.03	
Максимальный уровень половодья, м БС / Maximum flood level, m BS	-24.91		-24.83		-25.03	
Максимальный уровень / Maximum level	309	351	317	355	298	344
Период стояния максимальных уровней / количество дней / Period of maximum levels / number of days /	<u>24.05–13.06</u> 21	<u>15.05–13.06</u> 30	<u>11.05–20.06</u> 41	<u>5.05–17.06</u> 44	<u>14.05–25.05</u> 12	<u>14.05–25.05</u> 12
Дата окончания половодья / End date of flood	23.07		28.07		2.07	
Общая продолжительность половодья / Total duration of flood	88		122		67	
Объем стока р. Волги в период половодья, км³ / Volume of river flow Volga during the flood period, km³	114		140		101	
Объем стока за год, км³ / Volume of runoff per year, km³	240		271		224	

Средневодный 2013 г. отличался ранним, высоким и продолжительным половодьем с наибольшими объемом стока, длительностью стояния максимального уровня, при этом зимним повышением и последующим снижением уровней до половодья (-15 см), а также поздним и резким спадом половодья в июле. Уровень нитратов в воде составил 1.43 мг/л – в мае и 1.53 мг/л – в июне.

Статистический анализ данных выполнен в программах Excel (Microsoft Corp.) и STATISTICA 10 (Statsoft Inc., OK, USA), включал оценку нормальности распределения (Shapiro – Wilk-тест), определение статистической значимости различий сред-

МЕЖГОДОВЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЗООПЛАНКТОНА КУЛТУЧНОЙ ЗОНЫ

них с помощью однофакторного дисперсионного анализа ANOVA ($p \leq 0.05$) или Kruskal – Wallis H -Test. После ANOVA попарные сравнения между годами проводились с помощью LSD -test ($p \leq 0.05$). Для оценки воздействия абиотических факторов на показатели зоопланктона определяли коэффициенты корреляции Пирсона ($p \leq 0.05$) и Спирмена ($p \leq 0.05$).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В период исследований в культурной зоне зарегистрировано 116 видов планктонных беспозвоночных, среди которых Rotifera – 54, Cladocera – 35, Copepoda – 27. Наибольшим видовым богатством отличался 2013 г. за счет Rotifera, наименьшим – 2014 г. за счет ракообразных (табл. 2).

Таблица 2. Видовое богатство зоопланктона культурной зоны летом 2012 – 2014 гг.

Table 2. Species richness of zooplankton in the kultuk zone in the summer of 2012–2014

Таксоны / Таха	Год / Year		
	2012	2013	2014
Rotifera	26	44	29
Copepoda	18	18	13
Cladocera	27	26	19
Общее количество видов / Total number of species	71	88	61

Среди постоянно встречающихся видов (более 75% проб) в 2012 – 2014 гг. отмечены *Euchlanis dilatata* (Ehrenberg, 1832) и *Chydorus sphaericus* (Müller, 1785), в 2012 – 2013 гг. – *Mytilina ventralis* (Ehrenberg, 1830) и *Lecane bulla* (Gosse, 1851), в 2012 и 2014 гг. – *Coronatella rectangula* (Sars, 1861), в 2012 г. – *Macrocyclus albidus* (Jurine 1820) и *Pleuroxus aduncus* (Jurine, 1820), в 2013 г. – *Trichocerca rattus* (Müller, 1776).

Удельное видовое богатство зоопланктона в 2013 г. статистически значительно превышало данные 2014 г. ($p = 0.01$) за счет Rotifera (рис. 1, табл. 3).

Численность зоопланктона варьировала от 5.4 ± 3.5 (2012 г.) до 7.7 ± 2.2 (2014 г.) тыс. экз./м³, биомасса от 13.4 ± 8.7 (2012 г.) до 30.0 ± 65.1 (2013 г.) мг/м³ (рис. 2). Максимальная численность и биомасса Rotifera обнаружена в 2013 г., Copepoda – в 2012 г., численность Cladocera – 2014 г., биомасса – в 2013 г., однако статистически значимых различий не выявлено (см. табл. 3).

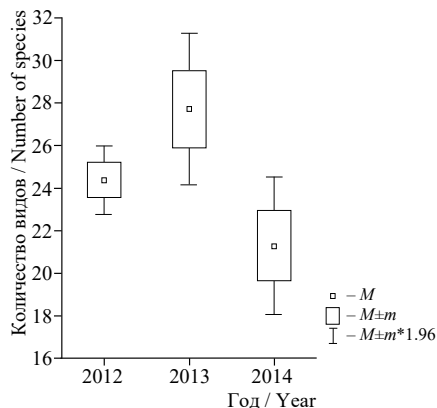


Рис. 1. Удельное видовое богатство зоопланктона культурной зоны летом в 2012 – 2014 гг.

Fig. 1. Specific species richness of zooplankton in the kultuk zone in the summer of 2012–2014

Таблица 3. Количественные показатели зоопланктона культурной зоны летом 2012 – 2014 гг.
Table 3. Quantitative indicators of zooplankton in the kultuk zone in the summer of 2012–2014

Показатель / Index	Таксоны / Taxa	2012 ^a	2013 ^b	2014 ^c	F / H_{K-W}	p
S	Rotifera	8.1±3.8 ^b	13.1±2.4 ^a	10.7±6.1	$F = 2.70$	0.08
	Copepoda	6.8±2.6	6.0±2.9	5.3±1.4	$F = 0.96$	0.39
	Cladocera	5.2±2.2	5.0±1.7	4.3±1.5	$F = 0.69$	0.51
$\frac{N \text{ тыс. экз./м}^3}{\%N}$	Rotifera	0.9±1.8 33.2±23.3 ⁶	4.4±6.7 64.4±17.6 ^a	3.8±1.8 43.7±18.7	$\frac{K-W=4.50}{F=5.77}$	$\frac{0.10}{0.009}$
	Copepoda	2.6±3.2 48.5±21.6 ⁶	1.4±0.9 24.5±15.3 ^a	2.3±2.6 38.9±25.5	$\frac{K-W=1.61}{F=3.08}$	$\frac{0.21}{0.06}$
	Cladocera	0.6±0.6 18.3±12.4	0.6±0.4 11.0±6.5	0.8±1.0 17.3±13.2	$\frac{K-W=1.61}{F=1.18}$	$\frac{0.44}{0.32}$
	Rotifera	1.6-3.7 18.0±15.3	6.7±30.3 39.8±30.9	4.3±2.4 37.6±19.9	$\frac{K-W=5.50}{F=2.08}$	$\frac{0.06}{0.14}$
	Copepoda	8.3-6.0 39.1±22.3	4.0±9.0 24.8±24.9	2.9±8.1 29.7±23.3	$\frac{K-W=0.92}{F=0.81}$	$\frac{0.63}{0.45}$
	Cladocera	3.3±25.9 42.0±29.0	3.5±13.6 25.3±22.1	2.9±3.2 32.5±16.9	$\frac{K-W=0.21}{F=1.14}$	$\frac{0.89}{0.33}$
H_B		3.2±0.6	3.1±0.5	2.8±0.9	$F = 0.73$	0.49
w_{Crust}		0.004±0.006	0.007±0.004 ^b	0.002±0.0008 ^a	$F = 2.72$	0.08

Примечание. N – численность, медиана, тыс. экз./м³; $\%N$ – доля от общей численности, среднее; B – биомасса, медиана, мг/м³; $\%B$ – доля от общей биомассы, среднее; S – удельное видовое богатство, среднее; H_B – индекс Шеннона по биомассе, среднее, бит; w_{Crust} – средняя индивидуальная масса ракообразных, мг; $\pm\text{std.dev.}$ – стандартное отклонение; F – критерий Фишера, H_{K-W} – Краскела – Уоллиса, p – значение, ^{a,b,c} – достоверные различия ($p \leq 0.05$) между годами, при попарных сравнениях LSD -test.

Note. N – numbers, median, thousand ind./m³; $\%N$ – share of the total numbers, average; B – biomass, median, mg/m³; $\%B$ – share of the total biomass, average; S – specific species richness, average; H_B – Shannon's index for biomass, average, bits; w_{Crust} – average individual weight of crustaceans, mg; $\pm\text{std.dev.}$ – standard deviation; F – Fisher test, H_{K-W} – Kruskal–Wallis test, p – value, ^{a,b,c} – significant differences ($p \leq 0.05$) between years, with pairwise comparisons LSD -test.

В 2013 – 2014 гг. основу численности и биомассы составляли Rotifera, причем в 2013 г. их доля статистически значимо превышала значения в другие годы (см. табл. 3). В 2012 г. обнаружена максимальная доля Cladocera и Copepoda в общей численности зоопланктона. По численности доминировали *Euchlanis dilatata* (2012 – 2014 гг.), *Lecane bulla* (2013 г.), *Trichocerca rattus* (2012 – 2013 гг.), науплиусы Cyclopoida (2012 – 2014 гг.), копепоиды Cyclopoida (2012 г.), по биомассе – *Euchlanis dilatata* (2012 – 2014 гг.), *Macrocyclus albidus* (2012 – 2013 гг.), копепоиды Cyclopoida (2012 г.) и *Bosmina longirostris* (Müller 1785) (2014 г.).

Максимальные значения индекса Шеннона зарегистрированы в 2012 – 2013 гг., хотя статистически значимых различий не обнаружено. В 2013 г. отмечена максимальная средняя индивидуальная масса ракообразных, статистически значимо превышающая значения в 2014 гг. (см. табл. 3).

Среди экологических групп беспозвоночных основу численности составляли плавающе-ползающие организмы, максимальная доля которых зарегистрирована в 2013 г., статистически значимо превышающая значения 2012 г. за счет вертикаторов (табл. 4). В 2012 и 2014 гг. отмечена наибольшая доля смешанной по способам передвижения и питания группы ювенильных копепод – тонких фильтраторов.

МЕЖГОДОВЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЗООПЛАНКТОНА КУЛТУЧНОЙ ЗОНЫ

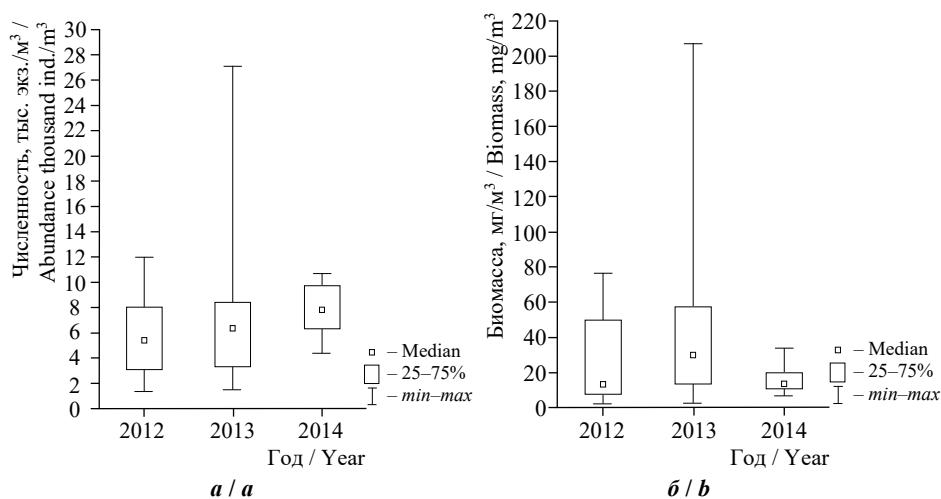


Рис. 2. Численность (а) и биомасса (б) зоопланктона култушной зоны летом
Fig. 2. Abundance (a) and biomass (b) of zooplankton in the kultuk zone in the summer

Основу биомассы среди экологических групп беспозвоночных также составляли плавающе-ползающие организмы, максимальная доля которых отмечена в 2013 г. (табл. 5). Среди них преобладали вертикаторы (2012 – 2014 гг.), вторичные фильтраторы соскребатели и детритофаги (2012 – 2014 гг.), собиратели эврифаги (2012 г.) и хищники (2012 – 2013 гг.). Кроме этого, высокой доли достигали прикрепленные к субстрату первичные тонкие и грубые фильтраторы (2012 – 2013 гг.), смешанная по способам передвижения и питания группа ювенильных копепод (2012 и 2014 гг.), а среди плавающих организмов – первичные тонкие и грубые фильтраторы (2014 г.).

Таблица 4. Доля (%) экологических групп беспозвоночных в общей численности зоопланктона култушной зоны летом 2012 – 2014 гг.

Table 4. Share (%) of ecological groups of invertebrates in the total numbers of zooplankton in the kultuk zone in the summer of 2012–2014

По способу движения и отношения к субстрату* / According to the method of movement and relationship to the substrate*	По способу питания** / By way of nutrition **	2012 ^a	2013 ^b	2014 ^c	F	p
1	2	3	4	5	6	7
I	1	3.0±5.8	3.6±8.4	1.1±1.3	0.38	0.69
	6	0.9±1.9	2.8±4.0	7.0±13.6	1.11	0.34
	9	0.6±1.2	0.08±0.2	0.3±0.9	0.86	0.43
	10	0	0.4±0.9	1.3±1.6	2.95	0.07
	13	0	0	0	–	–
	Всего / Total	4.6±7.4	7.0±10.3	9.8±14.1	0.41	0.66

Окончание табл. 4
Table 4. Continuation

1	2	3	4	5	6	7
II	2	34.0±21.2 ^b	59.1±20.8 ^a	44.7±24.8	2.7	0.09
	7	13.9±10.6	7.0±6.6	8.2±7.4	1.6	0.22
	8	4.9±6.3	1.4±2.5	0.8±1.4	2.7	0.09
	11	1.5±1.8	2.0±4.0	6.1±16.9	0.08	0.91
	12	0	0.02±0.04	0	–	–
	Всего / Total	54.6±24.2 ^b	69.2±18.3 ^a	55.2±21.4	1.42	0.26
III	5	0.7±1.4	0.9±1.8	0.1±0.2	0.86	0.43
IV	3	32.7±25.3	16.5±9.4	28.5±19.0	1.88	0.17
	4	7.8±4.4	5.8±4.9	4.3±3.7	1.13	0.33
	Всего / Total	40.5±23.7	22.4±11.9	32.8±22.0	1.90	0.17

Примечание. *I – свободноплавающие организмы, II – связанные с субстратом, III – прикрепленные к субстрату и поверхностной пленке воды, IV – смешанная группа ювенильных копепод; **1, 2 – вертикализаторы; 3 – тонкие фильтраторы; 4 – грубые фильтраторы; 5, 6 – первичные, тонкие и грубые фильтраторы; 7 – вторичные фильтраторы, соскребатели и детритофаги; 8 – собиратели, эврифаги; 9 – активные хищники, эврифаги копеподы; 10 – хищники-хвататели с инкудатным типом мастакса; 11 – хищники Copepoda; 12 – прикрепляющиеся вертикализаторы; 13 – копеподы-фильтраторы и хищники. *F* – критерий Фишера, *p* – значение, ^{a,b,c} – достоверные различия ($p \leq 0.05$) между годами, при попарных сравнениях *LSD*-test.

Note. *I – free-floating organisms, II – associated with the substrate, III – attached to the substrate and the surface water film, IV – mixed group of juvenile copepods; **1, 2 – verticalizers; 3 – fine filters; 4 – coarse filters; 5, 6 – primary, fine and coarse filters; 7 – secondary filter feeders, scrapers and detritivores; 8 – gatherers, euryphages; 9 – active predators, euryphagous copepods; 10 – grasping predators with an incudate type of mastax; 11 – Copepoda predators; 12 – attached verticalizers; 13 – copepods are filter feeders and predators. *F* – Fisher test; *p* – value; ^{a, b, c} – significant differences ($p \leq 0.05$) between years, with pairwise comparisons, *LSD*-test.

Таблица 5. Доля (%) экологических групп беспозвоночных в общей биомассе зоопланктона култушной зоны летом 2012 – 2014 гг.

Table 5. Share (%) of ecological groups of invertebrates in the total biomass of zooplankton in the kultuk zone in the summer of 2012–2014

По способу движения и отношения к субстрату* / According to the method of movement and relationship to the substrate*	По способу питания ** / By way of nutrition **	2012 ^a	2013 ^b	2014 ^a	<i>F</i>	<i>p</i>
1	2	3	4	5	6	7
I	1	1.2±2.8	0.8±1.4	0.5±0.9	0.28	0.75
	6	2.6±5.9	4.6±8.4	11.6±20.9	0.96	0.39
	9	0.9±1.6	0.6±1.0	1.1±2.8	0.17	0.83
	10	0	1.0±1.7	4.4±6.3	2.96	0.07
	13	0	0	0	–	–
	Всего / Total	4.7±8.5	7.1±8.8	17.6±20.3	2.00	0.15
II	2	20.3±14.5	41.2±27.6	34.4±26.1	1.53	0.23
	7	26.0±19.7	15.7±17.7	19.2±16.2	0.69	0.50
	8	13.9±18.2	2.9±4.1	6.4±12.2	1.75	0.19
	11	10.1±9.9	16.0±22.2	6.1±16.9	0.67	0.51
	12	0	0.06±0.13	0	–	–
	Всего / Total	70.5±20.2	74.3±24.2	66.2±19.9	0.30	0.73

Окончание табл. 5
Table 5. Continuation

1	2	3	4	5	6	7
III	5	9.5±22.1	10.6±21.3	1.4±1.8	0.65	0.52
IV	3	7.7±12.6	2.2±2.3 ^a	6.8±4.4 ^b	1.45	0.25
	4	8.9±7.5	4.9±3.9	6.5±5.1	1.12	0.34
	Всего / Total	16.6±14.5	7.1±5.2	13.3±7.5	2.30	0.12

Примечание. Условные обозначения см. табл. 4.

Note. See Table 4 for symbols.

Выявлены наиболее значимые корреляции ряда показателей зоопланктона с изученными абиотическими факторами среды. С максимальным уровнем воды в протоках положительно коррелировали число видов в пробе ($r = 0.54$) и средняя индивидуальная масса ракообразных ($r = 0.42$). С датой установления максимального уровня отрицательно коррелировали удельное видовое богатство Rotifera ($r = -0.47$), доля Rotifera в общей численности и биомассе зоопланктона ($r = -0.52$ и -0.39), положительно – доля Copepoda в общей численности ($r = 0.44$). С количеством нитратов в култуках обнаружена положительная корреляция удельного видового богатства Rotifera в мае и июне ($r = 0.42$ и 0.39), доли Rotifera в общей численности и биомассе в мае ($r = 0.41$ и 0.42). С уровнем воды на начало половодья положительно связано удельное видовое богатство Rotifera ($r = 0.40$), а с уровнем в июне – доля Copepoda в общей численности ($r = 0.45$) и индивидуальная масса ракообразных ($r = 0.43$). С температурой воды в апреле и июне наблюдаются отрицательные связи удельного видового богатства Rotifera ($r = -0.46$ и -0.45), доли Rotifera в общей биомассе в июне ($r = -0.54$).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Проведенные исследования показали, что независимо от водности, летом при установлении меженного уровня, высоких температур, развитии высшей водной растительности, в култушной зоне наблюдаются сходные черты организации зоопланктона: близкие значения общей численности, доминирование плавающе-ползающих организмов, высокое число постоянно встречающихся видов.

Большинство межгодовых различий структуры зоопланктона было выявлено в основном на уровне тенденций и связано, по всей видимости, с погодными и гидрологическими особенностями в отдельные годы. Так, в маловодные годы при снижении объема стока, уровня воды, сокращении продолжительности половодья и более раннем наступлении межени сокращается площадь затопленных пойменных территорий, в результате чего уменьшается интенсивность поступления организмов и органического вещества (Горбунов, 1976). Также, по данным Горбунова (1976), в дельте Волги большую роль играет аллохтонное органическое вещество по сравнению с автохтонным. Как показали наши данные, в этих условиях зоопланктон отличается низким видовым богатством и числом видов в пробе, средней индивидуальной массой ракообразных, численностью Rotifera, но высокой плотностью Copepoda за счет ювенильных стадий. Аналогичные изменения в маловодные годы, в частности снижение видового богатства и увеличение доли ювениль-

ных Copepoda, зарегистрированы в ряде водотоков (Zalocar de Domitrovic, 2002; Keckeis et al., 2003; Frutos et al., 2006; Beaver et al., 2013; José de Paggi et al., 2014). Уменьшение средней индивидуальной массы ракообразных в маловодный период может быть связано с увеличением доли ювенильных копепод, меньшим поступлением из затопленных территорий крупных ракообразных. Возможно, в условиях маловодья и уменьшения скоростей течения для взрослых особей Copepoda создается большая вероятность встреч самцов и самок, что приводит к увеличению доли молоди. Полученные корреляции также указывают на обратную связь молоди Copepoda с уровнем воды.

Одновременно в ряду маловодных лет отмечены вариации показателей развития зоопланктона. В 2012 г. падение уровня воды до половодья в период роста температур и последующее резкое повышение уровня с холодными полыми водами привело к низкому поступлению и слабым процессам деструкции органического вещества, о чем могут свидетельствовать низкие концентрации растворенного азота NO_3^- в мае и июне. Как известно, в период половодья и весенне-летнего повышения температуры вода водоемов дельты обогащается органическим веществом, с последующей деструкцией и вовлечением биогенных элементов – азота и фосфора (Горбунов, 1976). Пики нитратов в летний период приурочены к срокам, следующим за подъемом аммонийного азота, когда активно происходят процессы нитрификации. Весенне-летняя вспышка размножения бактерий приводит к развитию последующего ряда организмов пищевой цепи – простейших, коловраток и других планктеров (Горбунов, 1976). В результате, летом 2012 г. обнаружены минимальные численность и биомасса Rotifera, их низкое удельное видовое богатство, на что указывают их корреляции с количеством нитратов. Одновременно более высокий сток и позднее половодье в ряду маловодных лет привели к длительному стоянию полых вод. Это способствовало поступлению организмов из затопленных территорий, повышению доли вторичных фильтраторов, соскребателей-детритофагов, а также прикрепляющихся первичных тонких и грубых фильтраторов, увеличению числа постоянно встречающихся видов. Определенную роль также играло снижение контроля сверху. Резкое повышение уровня в период половодья в два этапа в 2012 г. привело к сносу личинок рыб из култушной зоны (Литвинов, Подоляко, 2014), благодаря чему в составе зоопланктона увеличилась доля Cladocera и их биомасса, число видов ракообразных и их средняя индивидуальная масса.

Известно, что в маловодные годы возрастает роль култушной зоны в нересте рыб (Литвинов, Подоляко, 2014; Никитин, 2017; Тарадина, Чавычалова, 2017; Литвинов, 2018). Очевидно, в результате увеличения контроля сверху, а также слабого обводнения пойменных участков летом 2014 г. сокращалась биомасса зоопланктона за счет Cladocera, средняя индивидуальная масса ракообразных, общее число встреченных видов и удельное видовое богатство, а также доля плавающих организмов. Также весенний плавный подъем уровней воды мог способствовать относительно высоким значениям численности, в том числе за счет Rotifera.

С увеличением водности в 2013 г. формирование зоопланктона происходило в условиях высокого и продолжительного половодья, наибольшего объема стока,

увеличения площадей затопленных территорий. Большой объем стока способствовал длительному затоплению территорий богатых водной растительностью, что привело к поступлению организмов и органического вещества из них. В связи с этим в этот год наблюдалось максимальное число встреченных таксонов, возросло удельное видовое богатство зоопланктона в основном за счет Rotifera, увеличивалось их обилие благодаря плавающе-ползающим вертикаторам и зарегистрирована максимальная общая биомасса. Также в этот год увеличилась доля связанных с субстратом тонких и грубых фильтраторов, средняя индивидуальная масса ракообразных за счет снижения смешанных по способу передвижения и питания ювенильных копепод. Это подтверждается положительной корреляцией средней индивидуальной массы ракообразных с максимальным уровнем и уровнями воды в протоках в период половодья.

Одновременно благоприятный нерест рыб на пойменных нерестилищах способствовал активным миграциям и нагулу молоди рыб летом в култучной зоне (Литвинов, Подоляко, 2014; Тарадина, Чавычалова, 2017). Как указывают А. Ф. Коблицкая (1958) и Э. В. Никитин (2013, 2017), молодь рыб, мигрирующая из выше-расположенных нерестилищ, задерживается и нагуливается в култучной зоне, а при длительном стоянии высоких уровней более рассредоточена и скатывается постепенно. Вероятно, по сравнению с 2014 г., когда нерест проходил в култучной зоне, влияние рыб было ниже за счет увеличения обводненности и рассредоточения молоди среди растительности. Поэтому наблюдались максимальная биомасса и величины средней индивидуальной массы ракообразных.

В отдельные годы сочетание близких абиотических факторов способствовало сходным чертам зоопланктона. Так, в маловодный 2012 г. и средневодный 2013 г. отмечены более длительные сроки стояния максимального уровня и продолжительности половодья, более позднее установление межени, сокращение нерестующих рыб. Это способствовало распространению организмов из затопляемых территорий и зарослей макрофитов, благодаря чему летом возрастало количество постоянно встречающихся видов, удельное видовое богатство ракообразных, близким значениям численности и биомассы Cladocera, индекса Шеннона, преобладанию плавающих и прикрепляющихся к субстрату первичных тонких и грубых фильтраторов, плавающе-ползающих хищников.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования показали относительную стабильность количественного развития и структуры летнего зоопланктона култучной зоны в маловодные и средневодные годы. Влияние ряда гидрологических и погодных условий проявлялось на уровне тенденций. В маловодные годы основное влияние на структуру летнего зоопланктона култучной зоны, вероятно, оказывает низкий объем стока, короткое половодье и сокращение площади затопленных территорий. В этих условиях зоопланктон отличается низким видовым богатством и числом видов в пробе, средней индивидуальной массой ракообразных, численностью Rotifera, но высокой плотностью Copepoda за счет ювенильных стадий. Межгодовые различия в маловодные годы, как предполагается, определялись снижением

уровня воды перед половодьем во время ее значительного прогрева и последующим стремительным подъемом с приносом холодных вод, поздними датами становления максимального уровня в два этапа и сносом личинок рыб, но длительным половодьем среди маловодных лет. В этих условиях в 2012 г. зоопланктон характеризовался минимальным видовым богатством и количественными величинами Rotifera, но повышением биомассы Cladocera (вторичных фильтраторов, соскребателей детритофагов, а также связанных с субстратом ветвистоусых), увеличением числа видов ракообразных, индекса Шеннона и средней индивидуальной массы ракообразных. В 2014 г. ведущими факторами выступали минимальный сток и короткое половодье, но более высокие и стабильные уровни перед началом половодья, при нересте рыб в култушной зоне, в результате чего зоопланктон отличался низкой биомассой за счет Cladocera, средней индивидуальной массой ракообразных, индекса Шеннона, удельным видовым богатством и долей плавающих организмов.

В средневодный год при продолжительном половодье с наибольшим объемом стока, увеличением площадей обводнения, рассредоточением молоди на нагульной территории зоопланктон отличался максимальным числом обнаруженных таксонов, наиболее высоким удельным видовым богатством, обилием Rotifera, биомассой Cladocera, максимальной общей биомассой и индивидуальной массой ракообразных, высокими значениями индекса Шеннона, увеличением доли связанных с субстратом ветвистоусых раков, но минимальной долей ювенильных Corepoda.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алехина Р. П., Финаева В. Г. Оценка эффективности размножения полупроходных рыб в д. Волги // Экология молоди и проблемы воспроизводства Каспийских рыб. М.: ВНИРО, 2001. С. 7 – 21.
- Андроникова И. Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. СПб.: Наука, 1996. 189 с.
- Астраханский заповедник / под ред. Г. А. Кривоносова, Г. В. Русакова. М.: Агропромиздат, 1991. 191 с.
- Белевич Е. Ф. Районирование дельты Волги // Труды Астраханского государственного заповедника. 1963. Вып. 8. С. 401 – 421.
- Васильченко О. Н., Горюнова В. Н., Алехина Р. П. О воспроизводстве полупроходных рыб в дельте Волги // Труды ВНИРО. 1977. Т. 127А. С. 133 – 144.
- Горбунов К. В. Влияние зарегулирования Волги на биологические процессы в ее дельте и биосток. М.: Наука, 1976. 219 с.
- Катунин Д. Н. Заливание волжской дельты в условиях работы Волго-Камского каскада гидроэлектростанций // Труды КаспНИРХа. 1971. Т. 26. С. 35 – 41.
- Коблицкая А. Ф. Сезонные миграции молоди рыб в низовьях дельты Волги в период, предшествующий зарегулированию стока // Труды Астраханского заповедника. 1958. Вып. 4. С. 209 – 235.
- Косова А. А. Состав и распределение зоопланктона и бентоса в западной части низовьев дельты Волги // Труды Астраханского заповедника. 1958. Вып. 4. С. 159 – 193.
- Косова А. А. Зоопланктон западной части низовьев дельты Волги в период регулирования стока // Изменения биологических комплексов Каспийского моря за последние десятилетия. М.: Наука, 1965. С. 98 – 135.

МЕЖГОДОВЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЗООПЛАНКТОНА КУЛТУЧНОЙ ЗОНЫ

Кривенкова И. Ф. Значение фитофильного зоопланктона для экосистемы озера Кенон // Учёные записки ЗабГУ. Сер. Биологические науки. 2018. Т. 13, № 1. С. 60 – 65. <https://doi.org/10.21209/2500-1701-2018-13-1-60-65>

Летопись природы Астраханского государственного природного биосферного заповедника. Астрахань, 2013. Кн. 1. 137 с.; Кн. 2. 102 с.; 2014. К. 1. 158 с.; Кн. 2. 122 с.; 2015. Кн. 1. 131 с.; Кн. 2. 134 с.

Литвинов К. В. Анализ современных закономерностей миграционной активности полупроходных и тузовых рыб в весенне-летний период в водоемах Астраханского заповедника: дис. ... канд. биол. наук. Астрахань, 2018. 122 с.

Литвинов К. В., Подоляко С. А. Влияние гидрологического режима на ход нерестовых миграций рыб разных экологических групп в нижнюю зону дельты Волги // Астраханский вестник экологического образования. 2014. Т. 4, № 30. С. 102 – 109.

Литвинова Н. В., Федяева Л. А. Влияние развития макрофитов в формировании структуры зоопланктона низовьев дельты р. Волги // Поволжский экологический журнал. 2016. № 4. С. 399 – 410.

Малов В. Г. О геоморфологическом строении островов нижней и култушной зон дельты Волги // Особо охраняемые природные территории в XXI веке: современное состояние и перспективы развития: материалы Всероссийской научно-практической конференции с международным участием, посвященной 20-летию юбилею НП «Водлозёрский». Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2011. С. 187 – 191.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция / под ред. Г. Г. Винберг, Г. М. Лаврентьева. Л.: ГосНИОРХ, 1982. 33 с.

Никитин Э. В. Естественное воспроизводство промысловых рыб в култушной зоне дельты р. Волги в условиях многоводных и маловодных лет // Научный потенциал регионов на службу модернизации. 2013. № 2(5). С. 67 – 74.

Никитин Э. В. Численность и качественные характеристики мальков рыб на мелководном устьевом взморье реки Волги в летне-осенний период 2012 года // Вестник АГТУ. Серия: Рыбное хозяйство. 2017. № 3. С. 65 – 73.

Подоляко С. А. Условия формирования пойменной системы нижней зоны дельты Волги (2011 – 2015) // Труды Астраханского государственного заповедника. 2018. Вып. 17. С. 103 – 112.

Русанов Г. М., Гаврилов Н. Н., Горбунов А. К., Горбунова А. В., Живоград А. Ф., Иванов В. М., Кизина Л. П., Косова А. А., Литвинов В. П., Реуцкая Н. И., Реуцкий Н. Д., Русаков Г. В., Рыбак В. С., Семёнова Н. Н., Шкварникова Ж. А. Изменения гидрологического режима в водоёмах дельты и авандельты Волги, вызванные колебаниями уровня Каспийского моря // Структурные изменения экосистем Астраханского биосферного заповедника, вызванные подъёмом уровня Каспийского моря. Астрахань: ИПК Волга, 2003. С. 21 – 36.

Тарадина Д. Г., Чавычалова Н. И. О естественном воспроизводстве полупроходных и некоторых речных видов рыб в низовьях р. Волга в 2011 – 2015 гг. // Труды ВНИРО. 2017. Т. 166. С. 85 – 108.

Хорошко П. Н. Зоопланктон авандельты Волги и его роль в питании молоди леща // Труды ВНИРО. 1956. Т. 32. С. 197 – 214.

Чавычалова Н. И. Современные проблемы естественного воспроизводства рыб в низовьях Волги // Научный потенциал регионов на службу модернизации. 2013. № 2(5). С. 80 – 87.

Чуйков Ю. С. Методы экологического анализа состава и структуры сообществ водных животных. Экологическая классификация беспозвоночных, встречающихся в планктоне пресных вод // Экология. 1981. № 3. С. 71 – 77.

Beaver J. R., Jensen D. E., Casamatta D. A., Tausz C. E., Scotese K. C., Buccier K. M., Teacher C. E., Rosati T. C., Minerovic A. D., Renicker T. R. Response of phytoplankton and zoo-

plankton communities in six reservoirs of the middle Missouri River (USA) to drought conditions and a major flood event // *Hydrobiologia*. 2013. Vol. 705. P. 173 – 189. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1397-1>

Fedyeva L. A., Fedyev R. A. Zooplankton of macrophyte thichets of different types in “kultuk” zone of the Volga River Delta in the spring-summer period // *Ecosystem Transformation*. 2022. Vol. 5, № 1. P. 3 – 18. <https://doi.org/10.23859/estr-210708>

Frutos S. M., Poi de Neiff A. S. G., Neiff J. J. Zooplankton of the Paraguay River: A comparison between sections and hydrological phases // *International Journal of Limnology*. 2006. Vol. 42, iss. 4. P. 277 – 288. <https://doi.org/10.1051/limn/2006028>

José de Paggi S. B., Devercelli M., Molina F. R. Zooplankton and their driving factors in a large subtropical river during low water periods // *Fundamental and Applied Limnology*. 2014. Vol. 184, iss. 2. P. 125 – 139. <https://doi.org/10.1127/1863-9135/2014/0520>

Keckeis S., Baranyi C., Hein T., Holarek C., Riedler P., Schiemer F. The significance of zooplankton grazing in a floodplain system of the River Danube // *Journal of Plankton Research*. 2003. Vol. 25, iss. 3. P. 243 – 253. <https://doi.org/10.1093/plankt/25.3.243>

Zalocar de Domitrovic Y. Structure and variation of the Paraguay river phytoplankton in two periods of its hydrological cycle // *Hydrobiologia*. 2002. Vol. 472. P. 177 – 196. <https://doi.org/10.1023/A:1016304803431>

**Inter-annual changes in zooplankton
in the Volga delta kultuk zone in summer (low-water period)**

L. A. Fedyaeva

*I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences
Borok, Nekouzsky district, Yaroslavl oblast 152742, Russia*

Received: February 14, 2023 / revised: November 23, 2023 / accepted: December 3, 2023 / published: June 28, 2024

Abstract. The paper presents the results of our studies of inter-annual changes in the structure of summer zooplankton in the kultuk zone of the Volga delta depending on hydrological and meteorological conditions. The study shows the main trends in zooplankton differences in a series of low-water years. It was found that in low-water years in the kultuk zone with low runoff, short floods and weak watering of floodplain territories, zooplankton was characterized by low species richness, reduced average individual mass of crustaceans and the number of Rotifera, but a high proportion of the number of juvenile Copepoda. In the year when the water level decreased before the flood during the period of temperature increase, and then a rapid rise with the inflow of cold waters and the removal of fish larvae, zooplankton was characterized by a minimum species richness and quantitative values of Rotifera, but increased biomass of Cladocera and the Shannon index. In every low-water year, with a stable and relatively high water level before the flood, fish spawning in the kultuk zone, biomass of zooplankton reduced due to Cladocera, and the number of species in the sample. In every mid-water year, the flood had the largest runoff and prolonged, increased flooding of the floodplain, zooplankton was characterized by the maximum total and specific species richness, abundance of Rotifera, total biomass on account of Cladocera, and the individual mass of crustaceans, the Shannon index, but the minimum proportion of juvenile Copepoda.

Keywords: zooplankton, hydrological regime, ecological groups, species richness, hydrological regime

Ethics approval and consent to participate: Animal protocols were approved by the Bioethics Commission of the I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences (protocol No. 38 dated March 3, 2020).

Competing interests: The author declares that he has no conflicts of interest.

For citation: Fedyaeva L. A. Inter-annual changes in zooplankton in the Volga delta kultuk zone in summer (low-water period). *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2024, no. 2, pp. 205–221 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-2-205-221>

REFERENCES

Alekhina R. P., Finaeva V. G. Evaluation of the efficiency of reproduction of semi-anadromous fish in the Volga village. *Young Fish Ecology and Caspian Fish Reproduction Problems*. Moscow, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography Publ., 2001, pp. 7–21 (in Russian).

✉ *Corresponding author.* Laboratory of Ecology of Aquatic Invertebrates, I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences, Russia.

ORCID and e-mail address: Liudmila A. Fedyaeva: <https://orcid.org/0000-0002-3389-9900>, fedyayeva@mail.ru.

Andronikova I. N. *Strukturno-funktsional'naya organizatsiya zooplanktona ozernykh ekosistem raznykh troficheskikh tipov* [Structural and Functional Organization of Zooplankton of Lake Ecosystems of Different Trophic Types]. Saint Petersburg, Nauka, 1996. 189 p. (in Russian).

Astrakhanskij zapovednik. Pod red. G. A. Krivonosova, G. V. Rusakova [Krivonosov G. A., Rusakov G. V., eds. Astrakhan Nature Reserve]. Moscow, Agropromizdat, 1991. 191 p. (in Russian).

Belevich E. F. Zoning of the Volga Delta. *Proceedings of the Astrakhan State Reserve*, 1963, iss. 8, pp. 401–421 (in Russian).

Vasilchenko O. N., Goryunova V. N., Alekhina R. P. On the reproduction of semi-anadromous fish in the Volga delta. *Trudy VNIRO*, 1977, vol. 127A, pp. 133–144 (in Russian).

Gorbunov K. V. *Vliianie zaregulirovaniia Volgi na biologicheskie protsessy v ee del'te i biostok* [Influence of Regulation of the Volga River on Biological Processes in its Delta and Bio-drainage]. Moscow, Nauka, 1976. 219 p. (in Russian).

Katunin D. N. Flooding of the Volga delta under the conditions of operation of the Volga-Kama cascade of hydroelectric power plants. *Proceedings of the Caspian Fisheries Research Institute*, 1971, vol. 26, pp. 35–41 (in Russian).

Koblitskaya A. F. Seasonal migrations of juvenile fish in the lower reaches of the Volga delta in the period preceding runoff regulation. *Proceedings of the Astrakhan Reserve*, 1958, iss. 4, pp. 209–235 (in Russian).

Kosova A. A. Composition and distribution of zooplankton and benthos in the western part of the lower reaches of the Volga delta. *Proceedings of the Astrakhan Reserve*, 1958, iss. 4, pp. 159–193 (in Russian).

Kosova A. A. Zooplankton in the western part of the lower reaches of the Volga delta during the period of runoff regulation. In: *Izmeneniia biologicheskikh kompleksov Kaspiiskogo moria za poslednie desiatiletiia* [Changes in the Biological Complexes of the Caspian Sea Over the Past Decades]. Moscow, Nauka, 1965, pp. 98–135 (in Russian).

Krivenkova I. F. The importance of phytophilic zooplankton for the ecosystem of Lake Ke-non. *Scholarly Notes of Transbaikalian State University. Series Biological Sciences*, 2018, vol. 13, no. 1, pp. 60–65 (in Russian). <https://doi.org/10.21209/2500-1701-2018-13-1-60-65>

Letopis' prirody Astrakhanskogo gosudarstvennogo prirodnogo biosfernogo zapovednika [Chronicle Nature of the Astrakhan State Natural Biosphere Reserve]. Astrakhan, 2013, vol. 1. 137 p.; vol. 2, 102 p.; 2014, vol. 1. 158 p.; vol. 2, 122 p.; 2015, vol. 1. 131 p.; vol. 2. 134 p. (in Russian).

Litvinov K. V. *Analysis of Modern Patterns of Migratory Activity of Semi-anadromous and Non-migratory Fish in the Spring-summer Period in the Reservoirs of the Astrakhan Nature Reserve*. Diss. Cand. Sci. (Biol.). Astrakhan, 2018. 122 p. (in Russian).

Litvinov K. V., Podolyako S. A. Influence of the hydrological regime on the course of spawning migrations of fish of different ecological groups to the lower zone of the Volga delta. *Astrakhan Bulletin of Ecological Education*, 2014, vol. 4, no. 30, pp. 102–109 (in Russian).

Litvinova N. V., Fedyaeva L. A. Influence of macrophyte development in the zooplankton structure formation in the lower reaches of the Volga river delta. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2016, no. 4, pp. 399–410 (in Russian).

Malov V. G. On the geomorphological structure of islands of the lower and kulturnaya zones of the Volga Delta. In: *Specially Protected Natural Areas in the XXI Century: Current State and Prospects for Development. Proceedings of the All-Russian Scientific-Practical Conference With International Participation, Dedicated to the 20th Anniversary of the National Park "Vodlozorsky"*. Petrozavodsk, Karelian Scientific Center of the Russian Academy of Sciences Publ., 2011, pp. 187–191 (in Russian).

Metodicheskie rekomendatsii po sboru i obrabotke materialov pri gidrobiologicheskikh issledovaniyakh na presnovodnykh vodoemakh. Zooplankton i ego produktsiya. Pod red. G. G. Vinberg, G. M. Lavrent'eva [Vinberg G. G., Lavrentiev G. M., eds. Methodical Recommendations on

Collection and Processing of Materials for Hydrobiological Research in Freshwater Reservoirs. Zooplankton and Its Production]. Leningrad, State Research Institute of Lake and River Fisheries, USSR Academy of Sciences Publ., 1982. 33 p. (in Russian).

Nikitin E. V. Natural reproduction of commercial fish in the cultural zone of the delta of the river. Volga in conditions of high-water and low-water years. *Scientific Potential of Regions for the Service of Modernization*, 2013, no. 2(5), pp. 67–74 (in Russian).

Nikitin E. V. Number and qualitative characteristics of fish fry in the shallow estuarine coast of the Volga River in the summer-autumn period of 2012. *Vestnik of Astrakhan State Technical University. Series: Fishing industry*, 2017, no. 3, pp. 65–73 (in Russian).

Podolyako S. A. Conditions for the formation of the hollow system of the lower zone of the Volga delta (2011–2015). *Proceedings of the Astrakhan State Reserve*, 2018, iss. 17, pp. 103–112 (in Russian).

Rusanov G. M., Gavrilov N. N., Gorbunov A. K., Gorbunova A. V., Zhivoglyad A. F., Ivanov V. M., Kizina L. P., Kosova A. A., Litvinov V. P., Reutskaya N. I., Reutsky N. D., Rusanov G. V., Rybak V. S., Semyonova N. N., Shkvarnikova Zh. Caused by fluctuations in the level of the Caspian Sea. In: *Strukturnye izmeneniya jekosistem Astrakhanskogo biosfernogo zapovednika, vyzvannye podjomom urovnja Kaspijskogo morja* [Structural Changes in the Ecosystems of the Astrakhan Biosphere Reserve Caused by the Rise in the Level of the Caspian Sea]. Astrakhan, IPK Volga, 2003, pp. 21–36 (in Russian).

Taradina D. G., Chavychalova N. I. On the natural reproduction of semi-anadromous and some river fish species in the lower reaches of the river. Volga in 2011–2015. *Trudy VNIRO*, 2017, vol. 166, pp. 85–108 (in Russian).

Khoroshko P. N. Zooplankton of the Volga Delta and its role in the nutrition of juvenile bream. *Trudy VNIRO*, 1956, vol. 32, pp. 197–214 (in Russian).

Chavychalova N. I. Modern problems of natural reproduction of fish in the lower reaches of the Volga. *Scientific Potential of Regions for the Service of Modernization*, 2013, no. 2 (5), pp. 80–87 (in Russian).

Chuikov Yu. S. Methods of ecological analysis of the composition and structure of communities of aquatic animals. Ecological classification of invertebrates found in fresh water plankton. *Ekologiya*, 1981, no. 3, pp. 71–77 (in Russian).

Beaver J. R., Jensen D. E., Casamatta D. A., Tausz C. E., Scotese K. C., Buccier K. M., Teacher C. E., Rosati T. C., Minerovic A. D., Renicker T. R. Response of phytoplankton and zooplankton communities in six reservoirs of the middle Missouri River (USA) to drought conditions and a major flood event. *Hydrobiologia*, 2013, vol. 705, pp. 173–189. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1397-1>

Fedyeva L. A., Fedyev R. A. Zooplankton of macrophyte thickets of different types in “kultuk” zone of the Volga River Delta in the spring-summer period. *Ecosystem Transformation*, 2022, vol. 5, no. 1, pp. 3–18. <https://doi.org/10.23859/estr-210708>

Frutos S. M., Poi de Neiff A. S. G., Neiff J. J. Zooplankton of the Paraguay River: A comparison between sections and hydrological phases. *International Journal of Limnology*, 2006, vol. 42, iss. 4, pp. 277–288. <https://doi.org/10.1051/limn/2006028>

José de Paggi S. B., Devercelli M., Molina F. R. Zooplankton and their driving factors in a large subtropical river during low water periods. *Fundamental and Applied Limnology*, 2014, vol. 184, iss. 2, pp. 125–139. <https://doi.org/10.1127/1863-9135/2014/0520>

Keckeis S., Baranyi C., Hein T., Holarek C., Riedler P., Schiemer F. The significance of zooplankton grazing in a floodplain system of the River Danube. *Journal of Plankton Research*, 2003, vol. 25, iss. 3, pp. 243–253. <https://doi.org/10.1093/plankt/25.3.243>

Zalocar de Domitrovic Y. Structure and variation of the Paraguay river phytoplankton in two periods of its hydrological cycle. *Hydrobiologia*, 2002, vol. 472, pp. 177–196. <https://doi.org/10.1023/A:1016304803431>