Трансформация экосистем
Ecosystem Transformation

ISSN 2619-0931 Online
www.ecosysttrans.com

DOI 10.23859/estr-220907
EDN DNLPTT
УДК 574.583

Научная статья

Межгодовые изменения зоопланктона протоков дельты Волги в весенне-летний период

Л.А. Федяева

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

fedyayevala@mail.ru

Аннотация. Проведенные в 2011–2014 гг. исследования выявили структурные и количественные изменения зоопланктона протоков дельты Волги в маловодные годы по сравнению со средневодным. Показано, что в маловодные годы зоопланктон характеризуется снижением видового богатства и высоким количественным развитием ювенильных стадий Copepoda. В средневодный год зоопланктон отличается высоким общим и удельным видовым богатством, средней индивидуальной массой ракообразных, весной – высокой биомассой ветвистоусых ракообразных, летом – снижением численности и биомассы Cladocera, повышением количественных характеристик Rotifera, а среди экологических групп – доли плавающих организмов. Показано, что на формирование зоопланктона оказывает влияние комплекс факторов, среди которых в разное время выделяются объем стока, уровень воды, скорость его подъема, сроки стояния и величина максимального уровня, температурный режим, продолжительность половодья, обводненность поймы, контроль со стороны молоди рыб.

Ключевые слова: гидрологический режим, погодные условия, контроль сверху, видовое богатство, количественные характеристики, экологические группы

Финансирование. Работа выполнена в рамках темы «Систематика, разнообразие, биология и экология водных и околоводных беспозвоночных, структура популяций и сообществ в континентальных водах» государственного задания ИБВВ РАН (№ 121051100109-1).

ORCID:
Л.А. Федяева, https://orcid.org/0000-0002-3389-9900

Для цитирования: Федяева, Л.А., 2024. Межгодовые изменения зоопланктона протоков дельты Волги в весенне-летний период. *Трансформация экосистем* **7** (1), 147–176. https://doi.org/10.23859/estr-220907

Поступила в редакцию: 07.09.2022
Принята к печати: 23.12.2022
Опубликована онлайн: 23.02.2024

DOI 10.23859/estr-220907
EDN DNLPTT
UDC 574.583

Article

Interannual changes in zooplankton of the canals of the Volga delta in the spring-summer period

L.A. Fedyaeva

Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences, Borok 109, Nekouzsky District, Yaroslavl Oblast, 152742 Russia

fedyayevala@mail.ru

Abstract. Research conducted in 2011–2014 revealed the main trends in structural and quantitative changes in zooplankton in the Volga delta channels in low-water years compared to middle-water years. It has been shown that in dry years, zooplankton is characterized by a decrease in species richness and high quantitative development of juvenile stages of Copepoda. In a mid-water year, zooplankton is characterized by a high total and specific species richness, an average individual mass of Crustacea, in the spring – a high biomass of Cladocera, in the summer – a decrease in the abundance and biomass of Cladocera, an increase in the quantitative characteristics of Rotifera, and among ecological groups – the proportion of floating organisms. The formation of zooplankton is influenced by a complex of factors, among which, at different times, are the volume of runoff, water level, the rate of its rise, the period of standing and the value of the maximum level, temperature conditions, the duration of the flood, the water content of the floodplain, control by juveniles fish.

Keywords: hydrological regime, weather conditions, control of juvenile fish, species richness, quantitative characteristics, ecological groups of invertebrates

Funding. The work was carried out within the framework of the topic “Systematics, diversity, biology and ecology of aquatic and near-water invertebrates, structure of populations and communities in continental waters” of the state assignment of the IBIW RAS (No. 121051100109-1).

ORCID:
L.A. Fedyaeva, https://orcid.org/0000-0002-3389-9900

To cite this article: Fedyaeva, L.A., 2024. Interannual changes in zooplankton of the canals of theVolga delta in the spring-summer period. *Ecosystem Transformation* **7** (1), 147–176. https://doi.org/10.23859/estr-220907

Received: 07.09.2022
Accepted: 23.12.2022
Published online: 23.02.2024

Введение

В пределах дельт крупных рек расположены уникальные и одновременно уязвимые экосистемы (Алексеевский и др., 2016), что объясняется генезисом водных объектов – перераспределением и существенной трансформацией физических, химических и биологических характеристик стока, взаимодействием речных и морских вод (Михайлов, 1997, 1998; Нигаматзянова и др., 2015; Alekseevskii et al., 2014). Дельта р. Волги – одна из наиболее крупных в мире; для нее характерна сложная гидрографическая сеть, характеризующаяся специфическими экологическими условиями (Астраханский заповедник, 1991; Горбунов, 1976; Чуйков и др., 1996). Волжская вода поступает в море по протокам, которые занимают по площади около 6.5% дельтового района (Горбунов, 1976). Протоки имеют корытообразное поперечное сечение, в них преобладают глубины от 1–4 до 10–15 м, ширина достигает нескольких десятков метров (Чуйков и др., 1996).

Протоки дельты Волги служат местами обитания туводных рыб (густеры *Blicca bjoerkna* Linnaeus, 1758, жереха *Aspius aspius* Linnaeus, 1758, судака *Sander lucioperca* Linnaeus, 1758, окуней *Perca* spp. Linnaeus, 1758, серебряного карася *Carassius auratus* Linnaeus, 1758) и миграционными путями для полупроходных видов (вобла *Rutilus rutilus caspicus* Jakowlew, 1870, лещ *Abramis brama* Berg, 1949, сазан *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1759) (Астраханский заповедник, 1991). Современный режим половодья и антропогенное внутригодовое перераспределение стока в дельте Волги во многом не отвечают интересам рыбного хозяйства, способствуют изменениям условий формирования биологического разнообразия, количественных характеристик биологических ресурсов, снижают биосток (Горбунов, 1976; Горбунова, 2005; Коблицкая, 1992; Литвинов и Подоляко, 2014; Тарадина и Чавычалова, 2017). Это приводит к частичной потере нерестилищ рыб, нарушению условий их размножения и формирования кормовой базы молоди и в итоге – к снижению эффективности естественного воспроизводства (особенно воблы и леща) (Ветлугина, 2012; Горбунов, 1976; Кизина и Пономарева, 2009; Левашина и Иванов, 2014; Литвинов и Подоляко, 2014; Тарадина и Чавычалова, 2017). Особенно сильное угнетающее воздействие на воспроизводство рыб в дельте наблюдается в годы с маловодным стоком Волги и регрессией Каспийского моря (Алехина и Финаева, 2001; Васильченко, 1977; Катунин, 1971; Кизина, 1999; Литвинов, 2018; Подоляко, 2013, 2018; Тарадина и др., 2008; Тарадина и Чавычалова, 2017), что продолжается и в настоящее время.

К числу основных элементов трофических сетей разнотипных водных объектов относится зоопланктон (Гутельмахер и др., 1988; Деревенская и др., 2012; Крючкова, 1989, Столбунова и Стобунов, 2010; Gliwicz, 2003). Характеристики зоопланктона широко используются в качестве индикаторов экологических процессов и состояния водных объектов (Федяева и Федяев, 2022; Lin et al., 2014; Trindade et al., 2018). В пойменных водоемах и водотоках основной фактор, оказывающий влияние на формирование его сообществ – гидрологический пульс (периодическое затопление поймы водами при половодьях и паводках) (Фащевский, 2007; José de Paggi et al., 2014; Schöll et al., 2012). Колебания уровня главной реки определяют степень ее связанности с поймой и оказывают значительное влияние на зоопланктон (Frutos et al., 2006). Длительные периоды экстремальных маловодных лет выступают стрессовым фактором для водных организмов (José de Paggi et al., 2014) и оказывают влияние на изменения качества воды (Lake, 2003).

Зоопланктон в водоемах дельты Волги изучается на протяжении длительного времени – с середины XIX в. (Беннинг, 1924; Бэр, 1856; Зиновьев, 1947, 1970; Ивлев, 1940; Косова, 1957, 1958, 1960; Скориков и др. 1903; и др.). В этих исследованиях большое внимание уделялось изучению влияния зарегулирования стока реки на видовой состав и сезонную динамику планктонных беспозвоночных типовых водоемов дельты Волги, а также их роли в питании молоди рыб (Косова, 1965a, b, 1968a, b, 1970). Было отмечено, что в результате зарегулирования стока начались процессы перестройки структуры биоценозов и приспособления организмов к новым условиям: резким колебаниям уровня, позднему и короткому половодью, изменениям термического режима и прозрачности (Косова, 1970). В протоках в первые годы после зарегулирования увеличивалось количество видов за счет фитофильных, бентических и проникновения северных видов, возрастала численность зоопланктона (до 85.6–549.8 тыс. экз./м^3) (Астраханский заповедник.., 1991; Косова, 1970). В конце 1960-х – начале 1970-х гг. в период снижения стока наблюдался спад в развитии зоопланктона, максимальная его численность в протоках дельты находилась в пределах 28.5–67.5 тыс. экз./м^3 (Астраханский заповедник, 1991). Ряд гидробиологических исследований в условиях повышения уровня Каспийского моря с конца 1970-х до конца 1990-х гг. показал, что произошло увеличение доли реофилов, расширение района распространения видов каспийского солоноватоводного комплекса и проникновение северных видов беспозвоночных, а

также повышение численности зоопланктона протоков до 630.7–977.6 тыс. экз./м^3 (Астраханский заповедник, 1991; Горбунов и Косова, 1991; Горбунов и др., 1996, 1999, 2003; Косова и Горбунов, 1989; Косова и др., 1989). Начиная с 2006 г. наблюдается современный этап маловодного периода; исследуемые нами годы включали маловодные, которые различались между собой параметрами погодных и гидрологических условий, а также средневодный. При этом в имеющихся исследованиях в недостаточной степени описаны структурные изменения зоопланктона протоков в условиях лет различной водности.

В связи с этим целью данной работы был анализ межгодовых изменений структуры зоопланктона проточной зоны дельты Волги в весенне–летний период в зависимости от погодных условий и гидрологического режима.

Материалы и методы

Первичный материал собирали в весенне–летний период (апрель–август) 2011–2014 гг. на Обжоровском участке – протока Обжорова (N 46.304796 E 48.986697), а также на Дамчикском участке – протока Быстрая (N 45.790011 E 47.888501) и ерик Лотосный (N 45.782200 E 47.879360) Астраханского государственного заповедника.

При отборе проб процеживали 100 л воды через планктонную сеть с размером ячеи 64 мкм, камеральную обработку проводили стандартными методами (Методические рекомендации..., 1982). Состояние зоопланктона оценивали по видовому богатству (количеству встреченных видов), удельному видовому богатству (числу видов в пробе), численности, биомассе, соотношению числа видов, численности и биомассы таксономических групп беспозвоночных, доминирующим видам, индексу Шеннона по численности и биомассе, средней индивидуальной массе ракообразных, доле экологических групп в общей численности и биомассе. Экологические группы выделены на основе классификаций беспозвоночных по типу питания и способу передвижения (Кривенкова, 2018; Чуйков, 1981a, b).

Сведения об уровне и температуре воды получены по данным водомерных постов Астраханского заповедника на протоке Быстрой[1], объемы стока р. Волги у г. Волгограда – по данным Росгидромета[2].

Статистический анализ проведен с использованием параметрических показателей при нормальном распределении (ANOVA) и непараметрических методов в обратном случае (Kruskal–Wallis H-Test), проверка на нормальность методом – Shapiro–Wilk test, определены коэффициенты корреляции Пирсона ($p \leq 0.05$) (при нормальном распределении) и Спирмена (в случае отличного от нормального) ($p \leq 0.05$) абиотических факторов и показателей зоопланктона в программах Microsoft Excel 2010 и STATISTICA 10 (Халафян, 2007). Статистические методы использовались для установления достоверности отличий между показателями зоопланктона в годы с разной водностью, а также для выявления их зависимости от абиотических факторов.

Характеристика погодных и гидрологических условий 2011–2014 гг.

Подробное описание гидрологического режима в период исследований приведено в ряде работ[1] (Литвинов, 2018; Литвинов и Подоляко, 2014; Подоляко, 2013, 2018). На основании среднемноголетнего объема стока 252 км^3 2011, 2012 и 2014 гг. отнесены к маловодным (сток в эти годы составил 201, 240 и 224 км^3 в год соответственно), а 2013 г. – к средневодным (271 км^3) (Подоляко, 2018). Максимальным количеством атмосферных осадков весной отличался 2011 г. (143.7 мм), а в 2012–2014 гг. их сумма была существенно ниже (29.5–26.5 мм). Летом наибольшая сумма осадков зарегистрирована в 2013 г. – 68.2 мм, в 2011–2012 гг. – 48.9 и 46.1 мм, а в 2014 г. этот показатель был наименьшим – 10.4 мм.

Маловодные годы характеризовались рядом особенностей. В 2011 г. отмечен самый низкий объем стока (92 км^3) и короткое половодье (68 дней), зарегистрировано значительное снижение уровня воды до половодья – в марте–апреле (−23 см) и последующий его резкий подъем (на 109 см), большая разница перепада между уровнем на дату начала половодья и дату максимального уровня (138 см), самый низкий максимальный уровень (289 см) и короткая продолжительность его стояния (8 дней). Также этот год отличался длительными холодами, низкими

[1] Летопись природы Астраханского заповедника, 2011–2014.

[2] Федеральная служба по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды (Росгидромет), 2022. Интернет-ресурс. URL: https://www.meteorf.gov.ru/ (дата обращения: 02.09.2022).

температурами воздуха и воды весной, поздним переходом через отметку +4 °С (6 апреля). В июне снижение уровня воды было резким (−63 см), а в июле более плавным (−15 см). Среди маловодных лет наибольшим объемом стока весной (114 км^3), снижением уровня воды перед половодьем (−46 см), максимальным уровнем (309 см) и продолжительностью его стояния (21 день) характеризовался 2012 г. Кроме этого, в этот год подъем уровня происходил в два этапа, наблюдался его резкий подъем в половодье, отмечена наибольшая разница уровней на дату начала половодья и дату его максимального значения (145 см), самые поздние даты стояния максимального уровня (24 мая), поздние сроки перехода температуры воды через +4 °С (6 апреля), но затем резкий подъем температур до максимальных величин в апреле. В июне наблюдалась стабилизация высокого уровня воды и позднее установление межени, но в июле произошло их резкое снижение (до −62 см). В 2014 г. зарегистрирован низкий объем стока за период половодья (101 км^3), позднее (27 апреля) и короткое половодье (68 дней). Однако, по сравнению с другими маловодными годами, отмечен наиболее высокий и стабильный уровень воды перед началом половодья, в течение 3-х месяцев (февраль–апрель) его колебаний не было. Это способствовало плавному подъему уровня, минимальной разнице уровней на дату начала половодья и дату установления его максимального значения (92 см), ранним (14 мая), но коротким сроком стояния (12 дней) максимального уровня (298 см). Кроме того, зарегистрированы ранние даты перехода температуры воды через +4 °С (26 марта) и плавный подъем температуры. В июне отмечено значительное снижение уровня (до −63 см), которое продолжалось и в июле (−31 см).

Средневодный 2013 г. характеризовался ранним (28 марта), высоким (317 см) и продолжительным половодьем (123 дня) с большим объемом стока (140 км^3), длительным периодом стояния максимального уровня (41 день). Перед началом половодья отмечено снижение уровня в марте (−16 см) и высокий уровень зимой, хотя разница уровня на дату начала половодья и на период максимального уровня была не столь высокой (126 см). Также этот год характеризовался ранними сроками перехода температуры воды через +4 °С (26 марта), поздним, но наиболее резким спадом половодья в июле (−83 см).

Полученные результаты показали прямые связи объема стока за период половодья с температурой воды в мае (r = 0.74), уровнем воды в апреле–июле (r = 0.81–0.99), максимальным уровнем воды (r = 0.96), разницей уровней воды в июне–мае и апреле–марте (r = 0.87; 0.63), количеством дней стояния максимального уровня (r = 1.00), продолжительностью половодья (r = 0.98), датой окончания половодья (r = 0.76), урожайностью молоди рыб (r = 0.85) и уровнем воды на начало половодья (r = 0.45), а также отрицательные связи с суммой атмосферных осадков (r = −0.68), разницей уровней воды в мае–апреле (r = −0.56), датой перехода температуры воды через +4 °С (r = −0.51). С суммой атмосферных осадков летом отрицательно коррелировали дата окончания (r = −1.0) половодья, а положительно – продолжительность половодья (r = 0.73), температура воды в июле (r = 0.64), уровень воды в июне и июле (r = 0.62 и 0.75).

Результаты

В период изучения в составе зоопланктона протоков зарегистрировано 147 таксонов беспозвоночных, среди которых Rotifera – 71, Copepoda – 40, Cladocera – 36. Также в пробах были отмечены виды Protista (10) и представители Ostracoda, Oligochaeta, Nematoda, Arachnidae, Chironimidae, Coleoptera, Plecoptera, Ephemeroptera, Simuliidae, Gastropoda, Larvae Pisces, велигеры *Dreissena*, *Hydra* sp.Наименьшее видовое богатство зоопланктеров зарегистрировано в 2011–2012 гг., наибольшее – в 2013 г. (Табл. 1).

Весна

Ежегодно в 2012–2014 гг. в составе зоопланктона постоянно (75–100% проб) встречалось по 4 вида, в 2011 г. – 1. Среди них на протяжении всего периода изучения присутствовала только *Keratella quadrata* (Müller, 1786), в 2012–2014 гг. – *Brachionus calyciflorus* (Pallas, 1766), в 2012–2013 гг. – *Coronatella rectangula* (Sars, 1862), в 2013–2014 гг. – *Chydorus sphaericus* (Müller, 1785), в 2012 г. – *Euchlanis dilatata* (Ehrenberg, 1832), в 2014 г. – *Bosmina longirostris* (Müller, 1785).

Удельное видовое богатство варьировало от 13.5 ± 6.9 до 24.0 ± 13.0, наибольшее зарегистрировано в 2013 г., наименьшее – в 2011 и 2012 гг., однако различия не подтверждались статистически (Рис. 1). Число видов в пробе напрямую зависело от общего изменения уровня (r = 0.64), уровня воды в феврале (r = 0.43) и температуры воды (r = 0.57).

Табл. 1. Видовое богатство зоопланктона протоков дельты Волги в 2011–2014 гг.

Таксоны	Год			
	2011	2012	2013	2014
Rotifera	40	40	49	41
Copepoda	17	19	29	23
Cladocera	21	17	25	25
Общее количество видов	78	76	103	89
Прочие	11	13	12	13

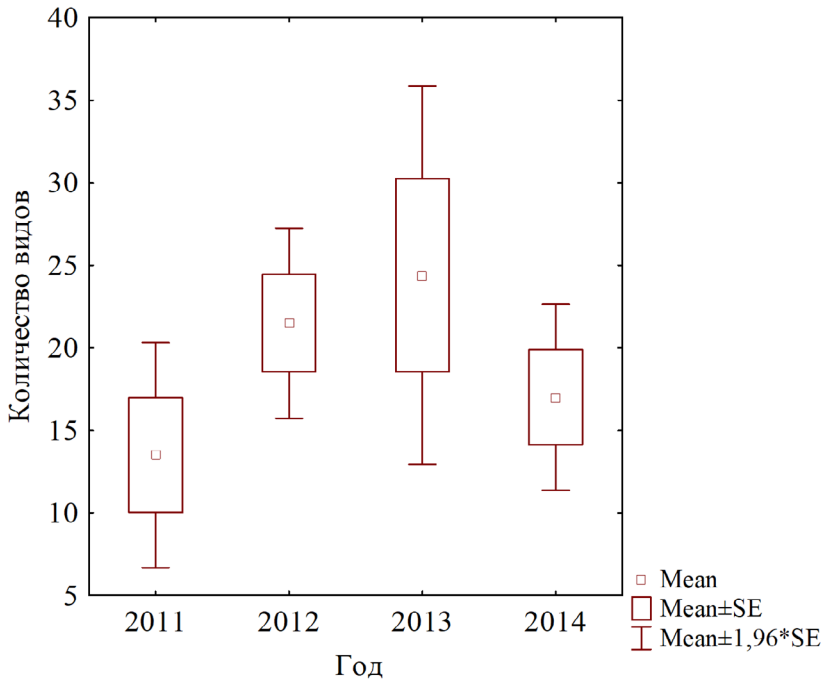


Рис. 1. Удельное видовое богатство зоопланктона протоков дельты Волги весной 2011–2014 гг.

Основу удельного видового богатства составляли коловратки, максимальное количество которых отмечено в 2012 и 2013 гг., минимальное – в 2011 г. (Табл. 2). В 2013 и 2014 гг. зоопланктон отличался наибольшим удельным видовым богатством Copepoda и Cladocera, хотя статистически значимо различалось лишь число видов веслоногих ракообразных.

Выявлена положительная корреляция удельного видового богатства Rotifera, Copepoda и Cladocera с уровнем воды (r = 0.65; 0.62 и 0.58), Rotifera – также с температурой воды (r = 0.61). Одновременно обнаружены отрицательные корреляции удельного видового богатства Copepoda и Cladocera с суммой атмосферных осадков (r = −0.46 и −0.45), Cladocera – также с датой перехода температуры воды через +4 °C (r = −0.44).

Численность зоопланктона варьировала от 0.9 ± 1.5 до 10.0 ± 6.3 тыс. экз./м^3, биомасса – от 2.5 ± 4.9 до 40.2 ± 36.0 мг/м^3 (Рис. 2). Минимальные численность и биомасса отмечены в 2011 г., максимальная плотность – в 2012 г., биомасса – в 2012–2013 гг., но различия были статистически не достоверны. Однако в 2012 г. количественные характеристики Rotifera и Copepoda статистически значимо превышали данные, полученные в другие годы; в 2014 г. зарегистрирована максимальная численность Cladocera, в 2013 г. – биомасса (Табл. 2).

Выявлены положительные корреляции численности (r = 0.56), биомассы зоопланктона (r = 0.44), численности и биомассы Rotifera (r = 0.46; 0.53), численности Copepoda (r = 0.63) с температурой воды в апреле. Отрицательно численность Copepoda была связана с количеством осадков

Табл. 2. Структурные и количественные показатели зоопланктона протоков дельты Волги весной 2011–2014 гг. Rot – Rotifera, Cop – Copepoda, Clad – Cladocera. Здесь и далее: S – удельное видовое богатство, среднее; N – численность, медиана, тыс. экз./м^3; % N – доля от общей численности, среднее; B – биомасса, медиана, мг/м^3; % B – доля от общей биомассы, среднее; H_N – индекс Шеннона по численности, среднее, бит/тыс. экз., H_B – индекс Шеннона по биомассе, среднее, бит/г; w_{Crust} – средняя индивидуальная масса ракообразных, мг; F – критерий Фишера, $H_{K–W}$ – критерий Краскела–Уоллиса, p – уровень значимости; $^{a–d}$ – статистически значимые ($p \le 0.05$) различия между годами при попарных сравнениях; жирным шрифтом отмечены достоверные отличия между годами.

Показатель		Год				F	$H_{K–W}$	p
		2011[a]	2012[b]	2013[c]	2014[d]			
S	Rot	6.2 ± 4.6	10.8 ± 5.2	10.4 ± 5.7	8.0 ± 3.5	0.9	–	0.41
	Cop	2.5 ± 1.3[c,d]	4.1 ± 1.9	6.6 ± 2.8[a]	6.0 ± 2.4[a]	**3.1**	–	**0.05**
	Clad	0.7 ± 1.5[c]	3.6 ± 2.6	6.0 ± 5.0[a]	4.1 ± 2.4	2.0	–	0.14
N % N	Rot	0.3 ± 1.3[b] 38.4 ± 30.5	4.6 ± 5.7[a] 53.9 ± 24.5	0.7 ± 2.1 47.4 ± 20.9	1.2 ± 0.6 36.6 ± 25.1	0.6	5.6	0.13 0.61
	Cop	0.4 ± 0.3[b] 61.8 ± 33.7[c]	2.9 ± 2.1[a] 39.9 ± 25.3	0.5 ± 1.1 26.8 ± 11.7[a]	0.8 ± 0.4 29.6 ± 25.3	1.8	**8.7**	**0.03** 0.17
	Clad	0.03 ± 0.01 1.8 ± 3.7	0.3 ± 0.5 6.0 ± 7.7	1.3 ± 1.9 25.7 ± 28.4	1.9 ± 2.9 33.6 ± 34.4	2.1	6.6	0.08 0.12
B % B	Rot	0.9 ± 4.3 41.5 ± 31.2	26.1 ± 40.9 71.4 ± 22.8[c]	1.7 ± 9.7 30.9 ± 24.0[b]	2.6 ± 11.2 33.5 ± 27.4	2.9	6.2	0.09 **0.05**
	Cop	0.8 ± 0.8 52.5 ± 33.1[b]	4.1 ± 3.5 17.4 ± 12.2[a]	4.8 ± 5.4 30.7 ± 25.3	3.8 ± 6.2 31.4 ± 27.8	1.5	5.7	0.12 0.22
	Clad	0.2 ± 0.5[c] 5.6 ± 11.3	0.7 ± 3.4[c] 10.6 ± 17.1	19.6 ± 29.7[a,b] 37.4 ± 36.3	10.7 ± 13.6 34.6 ± 29.8	1.9	5.0	0.16 0.15
H_N		2.9 ± 0.3[d]	2.4 ± 0.7	3.2 ± 0.6[d]	2.1 ± 0.4[a,c]	**3.9**	–	**0.02**
H_B		2.6 ± 0.6	3.0 ± 0.6	3.1 ± 0.7	2.2 ± 0.6	1.2	–	0.32
w_{Crust}		0.001 ± 0.001	0.006 ± 0.01	0.009 ± 0.01	0.003 ± 0.0016	0.8	–	0.47

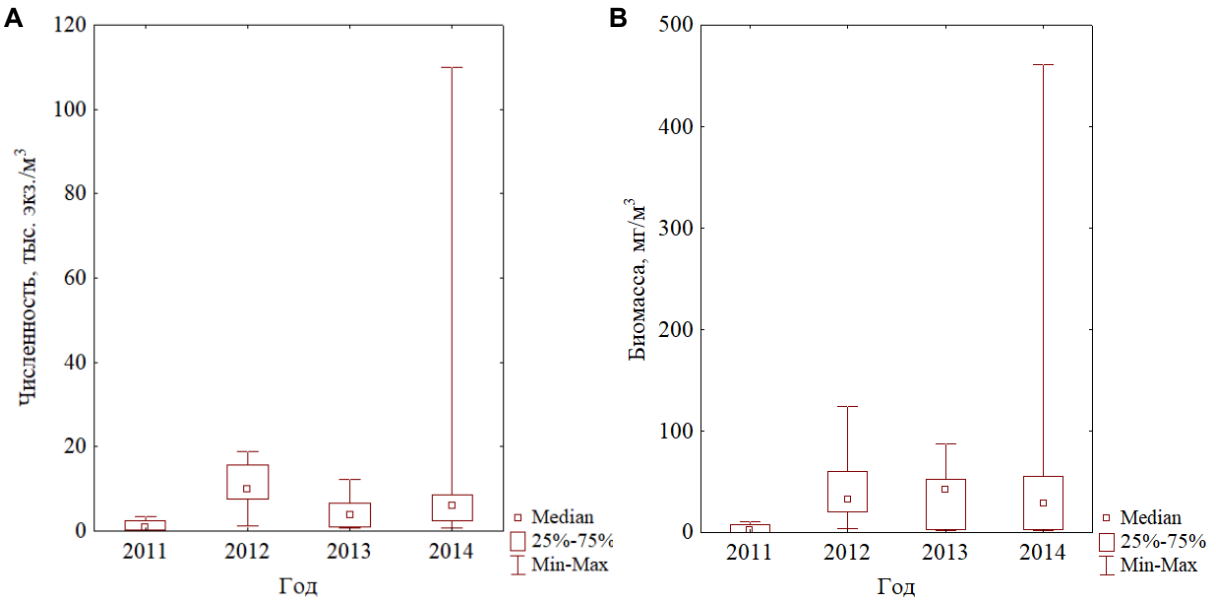


Рис. 2. Численность (**A**) и биомасса (**B**) зоопланктона в протоках дельты Волги весной 2011–2014 гг.

весной (r = −44), положительно с датой начала половодья (r = 0.44), а численность Cladocera с уровнем воды на начало половодья (r = 0.47). Общие численность и биомасса были связаны с динамикой температуры воды (r = 0.68; 0.57), также как численность и биомасса Rotifera (r = 0.48; 0.67), Copepoda (r = 0.53; 0.53) и Cladocera (r = 0.67; 0.48).

Основу численности в 2012–2013 гг. составляли Rotifera (Табл. 2) за счет доминирования *Euchlanis dilatata* (2012–2013 гг.), *Brachionus quadridentatus* (Hermann, 1783) (2012 г.), *B. calyciflorus* (2012–2014 гг.), *Keratella quadrata* (2013 г.). В 2011 г. по численности преобладали Copepoda при доминировании ювенильных Cyclopoida, которые входили в число доминантов на протяжении всего периода исследований. В 2014 г. основу численности формировали Cladocera за счет *Bosmina longirostris*. Основу биомассы за счет доминирования тех же видов, что и по численности, в 2011 г. составляли Copepoda, в 2012 г. – Rotifera, в 2013 и 2014 гг. – Cladocera (Табл. 2).

Выявлены положительные корреляции с уровнем воды доли Cladocera в общей численности и биомассе зоопланктона (r = 0.46 и 0.53), отрицательные – с долей Copepoda (r = −0.79 и −0.53). Кроме этого, доля Cladocera в общей численности и биомассе положительно коррелировала с уровнем воды в начале половодья (r = 0.52 и 0.48), отрицательно – с датой перехода температуры воды через +4 °C (r = −0.51 и −0.49), доля в общей биомассе – с уровнем воды в апреле (r = 0.46). Доля Rotifera в общей биомассе была положительно связана с датой перехода температуры воды

Табл. 3. Доля (в %) экологических групп беспозвоночных в общей численности зоопланктона в протоках дельты Волги весной 2011–2014 гг. Здесь и далее: I – свободноплавающие организмы, II – связанные с субстратом, III – прикрепленные к субстрату и поверхностной пленке воды, IV – смешанная группа ювенильных Copepoda; 1, 2 – вертикаторы; 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 Copepoda; 10 – хищники-хвататели с инкудатным типом мастакса; 11 – хищные Copepoda; 12 – прикрепляющиеся вертикаторы; 13 – Copepoda-фильтраторы и хищники; F – критерий Фишера; [a–d] – статистически значимые ($p \leq 0.05$) различия между годами при попарных сравнениях; жирным шрифтом отмечены достоверные отличия между годами.Доля (в %) экологических групп беспозвоночных в общей численности зоопланктона в протоках дельты Волги весной 2011–2014 гг.

Экологическая группа		Год					
По способу движения и отношению к субстрату	По способу питания	2011[a]	2012[b]	2013[c]	2014[d]	F	*p*
I	1	8.8 ± 2.9[c]	9.5 ± 6.0[c]	22.3 ± 14.2[a, b, d]	5.2 ± 5.5[c]	**4.2**	**0.02**
	6	0.9 ± 1.8[d]	2.9 ± 5.2[d]	10.4 ± 15.6	33.1 ± 36.0[a, b]	2.7	0.07
	9	0	2.4 ± 4.0	1.9 ± 2.0	1.0 ± 1.3	0.8	0.47
	10	2.9 ± 2.8	3.6 ± 7.3	1.6 ± 3.2	0.3 ± 0.5	0.6	0.60
	13	0	0.008 ± 0.02	0.02 ± 0.06	0.01 ± 0.05	0.4	0.75
	Всего	12.7 ± 3.5[d]	18.6 ± 8.8	36.4 ± 11.7	39.7 ± 32.7[a]	2.3	0.10
II	2	24.9 ± 30.3	40.5 ± 26.5	23.4 ± 13.8	25.5 ± 20.0	0.6	0.57
	7	0.9 ± 1.8	2.5 ± 2.0	14.0 ± 26.8	2.0 ± 2.2	1.0	0.38
	8	5.3 ± 6.8[b]	0.5 ± 0.6[a]	1.6 ± 1.3	1.7 ± 1.9	1.9	0.16
	11	0.1 ± 0.2	0.1 ± 0.2	0.8 ± 1.1	1.0 ± 1.7	0.9	0.43
	12	0	0	0	0	–	–
	Всего	31.3 ± 30.9	43.7 ± 25.1	39.8 ± 21.6	30.2 ± 20.3	0.4	0.75
III	5	0	0.5 ± 1.1	1.2 ± 2.5	0.1 ± 0.3	0.7	0.55
IV	3	50.3 ± 36.7[c]	31.7 ± 24.3	14.6 ± 9.4[a]	24.4 ± 22.9	1.7	0.23
	4	1.9 ± 3.3	4.9 ± 2.9	8.6 ± 5.8	10.4 ± 14.6	0.9	0.40
	Всего	52.3 ± 35.3	36.6 ± 24.8	23.2 ± 14.8	34.8 ± 22.3	1.0	0.42

Табл. 4. Доля (в %) экологических групп беспозвоночных в общей биомассе зоопланктона в протоках дельты Волги весной 2011–2014 гг. Обозначения как в Табл. 3.

Экологическая группа		Год					
По способу движения и отношению к субстрату	По способу питания	2011[a]	2012[b]	2013[c]	2014[d]	F	*p*
I	1	6.4 ± 6.1	23.8 ± 35.1	3.3 ± 2.9	1.7 ± 5.0	1.6	0.22
	6	1.9 ± 3.8	3.6 ± 6.7	17.0 ± 24.1	29.4 ± 34.3	1.8	0.18
	9	0	8.1 ± 9.1	9.1 ± 6.8	7.8 ± 9.9	0.9	0.46
	10	5.8 ± 4.8	11.5 ± 22.9	8.3 ± 17.4	8.7 ± 18.9	0.07	0.97
	13	0	0.06 ± 0.1	0.1 ± 0.3	0.2 ± 0.4	0.3	0.78
	Всего	14.2 ± 2.4	47.2 ± 28.9	38.0 ± 30.3	46.6 ± 37.4	1.2	0.33
II	2	26.3 ± 33.0	35.5 ± 30.2	20.6 ± 25.1	18.6 ± 25.1	0.4	0.73
	7	1.8 ± 3.6	4.8 ± 5.7	8.8 ± 14.1	4.4 ± 3.6	0.6	0.62
	8	8.4 ± 9.9	1.4 ± 2.2	3.6 ± 6.4	12.0 ± 16.2	1.2	0.32
	11	1.9 ± 3.8	0.4 ± 0.6	5.9 ± 8.5	7.1 ± 11.2	1.0	0.40
	12	0	0	0	0	–	–
	Всего	38.5 ± 33.8	42.2 ± 28.5	38.9 ± 22.6	42.3 ± 31.0	0.02	0.99
III	5	0	2.4 ± 5.8	11.6 ± 21.2	1.8 ± 3.9	1.0	0.37
IV	3	44.6 ± 39.5[b, c, d]	3.9 ± 3.1[a]	1.3 ± 1.3[a]	4.6 ± 6.1[a]	**6.3**	**0.004**
	4	1.6 ± 2.8[c]	3.9 ± 2.2	10.8 ± 8.8[a]	6.0 ± 5.7	2.3	0.11
	Всего	46.3 ± 38.0[b ,c, d]	7.9 ± 3.7[a]	12.1 ± 9.2[a]	10.8 ± 8.8[a]	**4.7**	0.01

через +4 °C (r = 0.47), отрицательно – с температурой воды в марте и апреле (r = −0.57 и −0.57). Доля Copepoda в общей численности уменьшалась при снижении температуры воды весной (r = −0.51), но возрастала при увеличении суммы атмосферных осадков (r = 0.45).

Среди экологических групп беспозвоночных в 2013 и 2014 гг. основу численности составляли плавающие организмы, причем в 2013 г. была статистически значимо выше доля вертикаторов, а в 2014 г. – первичных тонких и грубых фильтраторов (Табл. 3). Также высокую долю в общей численности во все годы формировали плавающе-ползающие организмы, но максимальное их обилие наблюдалось в 2012 и 2013 гг. за счет вертикаторов, а в 2013 г. также за счет вторичных фильтраторов, соскребателей и детритофагов. В маловодные годы высокого обилия достигала смешанная по типу передвижения и питания группа ювенильных Copepoda, среди них доминировали тонкие фильтраторы, доля которых в 2011 г. была статистически значимо выше, чем в остальные годы.

Выявлены положительные корреляции доли плавающих организмов в общей численности зоопланктона, плавающих первичных тонких и грубых фильтраторов с уровнем воды в начале половодья (r = 0.54 и 0.50), вертикаторов – с уровнем воды в марте (r = 0.44). Кроме того, доля плавающих вертикаторов в общей численности отрицательно коррелировала с датой начала половодья (r = −0.63) и разницей уровня воды в марте–феврале (r = −0.58). С температурой воды весной положительно коррелировала доля первичных тонких и грубых фильтраторов (r = 0.56), отрицательно – доля вертикаторов (r = −0.46).

Основу биомассы среди экологических групп зоопланктона в 2012–2014 гг. формировали плавающие организмы (Табл. 4), причем в 2013 и 2014 гг. за счет доминирования первичных тонких и грубых фильтраторов, в 2012 г. – вертикаторов, а также хищников-эврифагов и хищников с инкудатным типом мастакса. Во все годы высокую долю составляли плавающе-ползающие организмы за счет вертикаторов, в 2013 г. – вторичных фильтраторов, соскребателей и детритофагов,

в 2011 и 2014 гг. – собирателей и эврифагов. В 2011 г. доля смешанной по типу питания и передвижения группы ювенильных Copepoda была статистически значимо выше, чем в остальные годы.

Обнаружены наиболее сильные положительные корреляции смешанной по способу питания и передвижения группы ювенильных Copepoda с суммой атмосферных осадков весной (r = 0.73), отрицательные – с уровнем воды в январе (r = −0.56). Доля тонких фильтраторов отрицательно коррелировала с уровнем воды в январе–апреле (r = −0.44 и 0.72), грубых фильтраторов – положительно с уровнем воды в январе и апреле (r = 0.53 и 0.53). С температурой воды весной отрицательно коррелировала смешанная по способу питания и передвижения группа ювенильных копепод и тонких фильтраторов (r = −0.50 и −0.46), положительно – доля плавающих первичных тонких и грубых фильтраторов (r = 0,53). Отрицательные корреляции обнаружены между долей первичных тонких и грубых фильтраторов и датой перехода температуры воды через +4 °C (r = −0.45), а доли свободноплавающих вертикаторов – через +10 °C (r = −0.46).

Значения индекса Шеннона по численности в 2011 и 2013 гг. статистически достоверно отличались от показателей 2014 г., по биомассе наиболее высокие значения обнаружены в 2012–2013 гг. Средние индивидуальные массы ракообразных статистически достоверно не различались по годам, но максимальные значения обнаружены в 2013 г., минимальные – в 2011 и 2014 гг. (Табл. 2).

Лето

Ежегодно в составе зоопланктона регистрировалось по 3 постоянно встречающихся вида, во все годы отмечено 2 – *Brachionus calyciflorus* и *Bosmina longirostris*. В 2012–2013 гг. в их составе также присутствовала *Asplanchna priodonta* (Gosse, 1850), в 2011 и 2014 гг. – *Coronatella rectangula*, в 2012 г. – *Thermocyclops oithonoides* (Sars, 1863).

Удельное видовое богатство варьировало от 18.8 ± 3.8 до 23.0 ± 6.6. Максимальное число видов в пробе зарегистрировано в 2013 г. за счет Rotifera и Copepoda, минимальное – в 2011 г. Наибольшее число видов Cladocera отмечено в 2014 г., хотя различия не подтверждались статистически (Рис. 3, Табл. 5). Выявлена прямая корреляция удельного видового богатства Rotifera с уровнем воды в мае и июне (r = 0.61 и 0.47), количеством дней половодья (r = 0.53).

Численность зоопланктона варьировала от 6.8 ± 2.7 до 14.7 ± 9.2 тыс. экз./м^3, биомасса – от 19.8 ± 40.5 до 49.6 ± 43.7 мг/м^3. Наибольшими численностью и биомассой зоопланктон отличался в 2014 г., наименьшими – в 2012 и 2013 гг., хотя эти различия были статистически не достоверны (Рис. 4). Максимальная численность Rotifera зарегистрирована в 2013 г., минимальная – в 2011 г.,

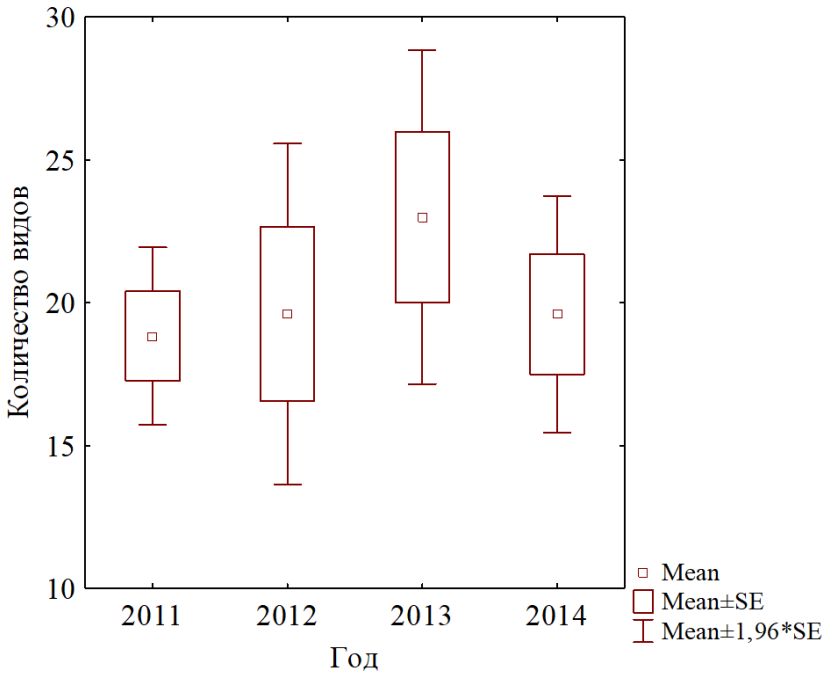


Рис. 3. Удельное видовое богатство зоопланктона протоков дельты Волги летом 2011–2014 гг.

Табл. 5. Количественные показатели зоопланктона в протоках дельты Волги летом 2011–2014 гг. Rot – Rotifera, Cop – Copepoda, Clad – Cladocera. Обозначения как в Табл. 2.

Показатель		Год				F	$H_{K–W}$	p
		2011[a]	2012[b]	2013[c]	2014[d]			
S	Rot	7.0 ± 3.4	7.1 ± 4.1	10.5 ± 3.2	6.5 ± 3.0	1.6	–	0.20
	Cop	4.5 ± 2.1	4.6 ± 1.6	6.1 ± 1.4	5.7 ± 1.6	1.4	–	0.24
	Clad	5.8 ± 3.3	4.0 ± 2.1[d]	5.3 ± 1.5	6.5 ± 2.3[b]	1.6	–	0.20
N % N	Rot	1.5 ± 2.3 28.1 ± 22.3	3.4 ± 4.2 41.6 ± 14.1	4.4 ± 1.7 53.2 ± 16.3	2.4 ± 3.8 27.4 ± 25.0	1.8	2.5	0.47 0.16
	Cop	6.1 ± 4.1 55.3 ± 23.0[c]	5.6 ± 4.0 48.2 ± 17.9	1.8 ± 1.1 22.9 ± 8.5[a]	3.7 ± 8.8 46.6 ± 24.8	2.4	3.8	0.30 0.09
	Clad	0.8 ± 1.5 15.6 ± 9.9	0.9 ± 1.5 9.1 ± 6.2	1.3 ± 1.1 22.9 ± 20.3	2.3 ± 2.4 25.6 ± 19.6	1.0	2.9	0.40 0.37
B % B	Rot	5.1 ± 4.7 34.2 ± 23.3	4.4 ± 10.9 33.5 ± 19.0	12.9 ± 10.2 50.4 ± 27.5	8.1 ± 15.5 33.2 ± 30.0	0.9	1.5	0.24 0.45
	Cop	11.6 ± 14.6 38.1 ± 20.3	11.8 ± 20.1 51.4 ± 16.8[c]	7.7 ± 4.2 23.0 ± 13.1[b]	6.6 ± 12.5 32.1 ± 27.3	1.6	0.6	0.62 0.21
	Clad	8.7 ± 29.9 36.6 ± 26.5	4.4 ± 9.7 16.6 ± 10.2	4.4 ± 8.8 26.0 ± 25.4	22.4 ± 10.5 34.5 ± 26.7	0.8	0.5	0.64 0.50
H_N		2.4 ± 0.8	2.6 ± 0.5	2.9 ± 0.6	2.5 ± 0.4	0.5	–	0.66
H_B		2.4 ± 0.8	3.2 ± 0.6	3.1 ± 1.0	2.8 ± 0.7	0.7	–	0.51
w_{Crust}		0.004 ± 0.002	0.003 ± 0.001	0.005 ± 0.001	0.003 ± 0.001	1.6	–	0.20

Copepoda – в 2011 и 2013 гг., Cladocera – в 2014 и 2011–2012 гг. (Табл. 5). Выявлено, что численность Cladocera прямо коррелировала с динамикой температуры воды (r = 0.51).

Основу численности в 2013 г. составляли Rotifera, в 2011 и 2014 гг. – Copepoda, а в 2012 г. эти группы были представлены в равном соотношении (Табл. 5). Среди доминирующих видов отмечены *Brachionus calyciflorus* (2011–2014 гг.), *Asplanchna priodonta* (2013 г.), ювенильные Copepoda (2011–2014 гг.).

Выявлены прямые корреляции доли Copepoda в общей численности зоопланктона с температурой воды в июне (r = 0.52). Доля Rotifera положительно коррелировала с максимальным уровнем воды и датой его установления (r = 0.47 и 0.49). Отмечена обратная корреляция доли Copepoda (r = −0.52) и прямая – Rotifera (r = 0.47) с количеством дней половодья. Доля Copepoda отрицательно связана также с уровнем воды в апреле–июне (r = −0.46 и −0.55), доля Rotifera – положительно с уровнем воды в мае и июне (r = 0.46 и 0.49).

Основу биомассы формировали Copepoda (2011–2012 гг.), Rotifera (2013 г.) и Cladocera (2014 г.). Доминировали ювенильные Copepoda (2011–2014 гг.), *Brachionus calyciflorus* (2011–2014 гг.), *Asplanchna priodonta* (2013 г.), *Megacyclops viridis* (Jurine, 1820) (2012 г.), *Bosmina longirostris* (2011–2014 гг.). Доля Copepoda в общей биомассе положительно коррелировала с разницей уровней воды в мае–апреле (r = 0.44) и датой установления максимального уровня (r = 0.48).

Среди экологических групп в 2012–2013 гг. основу численности зоопланктона составляли плавающе-ползающие организмы, а в 2011 и 2014 гг. статистически значимо возрастала доля смешанной по способу передвижения и питания группы ювенильных Copepoda (Табл. 6). Максимальная доля плавающих организмов за счет первичных тонких и грубых фильтраторов и хищников с инкудатным типом мастакса зарегистрирована в 2013 г. Обнаружены отрицательные корреляции

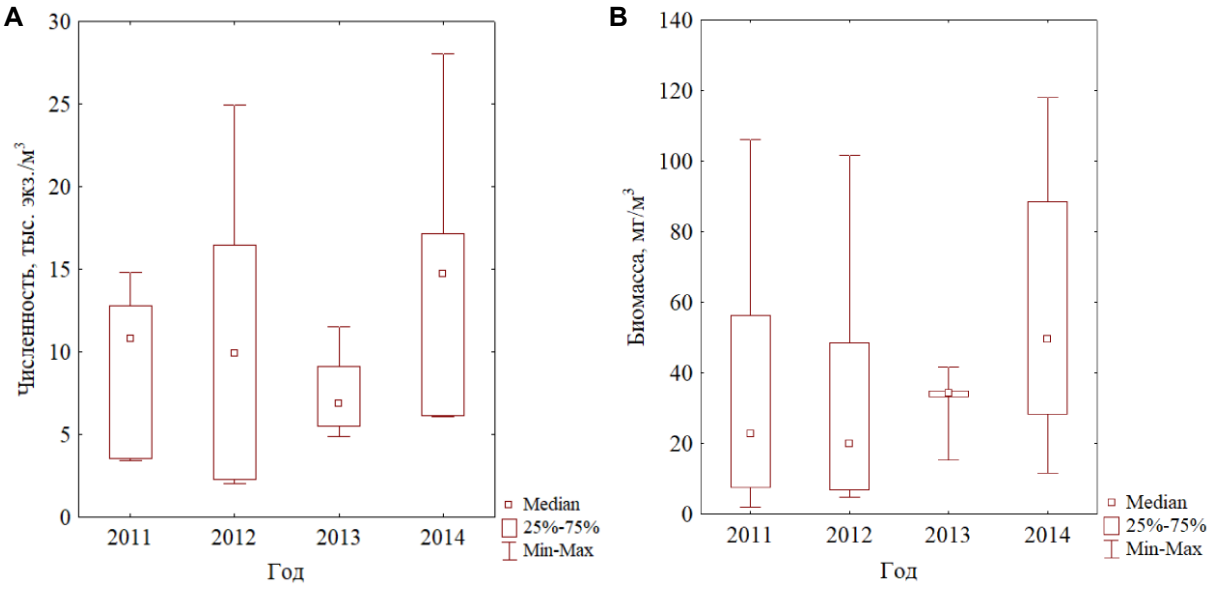


Рис. 4. Численность (**A**) и биомасса (**B**) зоопланктона в протоках дельты Волги летом 2011–2014 гг.

доли смешанной по способу передвижения и питания группы ювенильных копепод и тонких фильтраторов с урожайностью молоди рыб на полоях (r = −0.53 и −0.56), продолжительностью половодья (r = −0.53 и −0.54), уровнем воды в мае (r = −0.49 и −0.48) и июне (r = −0.50 и −0.54). Доля плавающе-ползающих организмов и плавающе-ползающих вертикаторов положительно коррелировали с максимальным уровнем воды (r = 0.43 и 0.44), а плавающих организмов – отрицательно с датой начала половодья (r = −0.47).

На протяжении всего периода исследований в состав доминирующих по биомассе экологических групп входили плавающие организмы за счет первичных тонких и грубых фильтраторов, максимальная доля которых отмечена в 2011 и 2014 гг. (Табл. 7). Кроме этого, в 2011 и 2014 гг. высокую долю составляла смешанная по способам передвижения и питания группа ювенильных Copepoda при максимальном обилии в 2011 г. В 2013 г. статистически достоверно возрастала доля хищников с инкудатным типом мастакса, также увеличивалась доля плавающе-ползающих организмов за счет вертикаторов, наибольшая доля которых зарегистрирована в 2012 г.

Выявлены положительные корреляции доли плавающе-ползающих организмов в общей биомассе с температурой воды в апреле и мае (r = 0.47 и 0.47), а смешанной по способу передвижения и питания ювенильных копепод – в июне (r = −0.50). Отрицательные корреляции отмечены для хищников с инкудатным типом мастакса и смешанной по способу передвижения и питания группы ювенильных Copepoda с датой установления максимального уровня воды (r = −0.45 и −0.50), также для последней группы – с длительностью половодья (r = −0.45). Доля плавающе-ползающих организмов отрицательно коррелировала с суммой атмосферных осадков весной (r = −0.56).

Значения индекса Шеннона статистически значимо не различались, хотя наибольшие величины обнаружены для индексов, рассчитанных по численности в 2013 г, по биомассе – в 2012–2013 гг., наименьшие – в 2011 г. (Табл. 5). Межгодовые различия средних индивидуальных масс ракообразных также не подтверждались статистически, максимальное значение было выявлено в 2013 г., минимальное – в 2012 и 2014 гг. (Табл. 5).

Обсуждение результатов

Проведенные в 2011–2014 гг. в дельте Волги исследования показали, что в маловодные годы специфика условий среды связана со снижением объема стока в половодье, поздним повышением уровней, низкими уровнями, ранним их спадом. Это способствует сокращению площадей затопленных пойменных территорий, короткому сроку существования полоев, снижению интенсивности поступления в протоки организмов, органического вещества из них и увеличению роли абиотических факторов в развитии зоопланктона (Beaver et al., 2013; Frutos et al., 2006; José de Paggi et al., 2014; Zalocar de Domitrovic, 2002). Это привело к снижению видового богатства

Табл. 6. Доля (в %) экологических групп беспозвоночных в общей численности зоопланктона в протоках дельты Волги летом в 2011–2014 гг. Обозначения как в Табл. 3.

Экологическая группа		Год					
По способу движения и отношению к субстрату	По способу питания	2011[a]	2012[b]	2013[c]	2014[d]	F	*p*
I	1	4.9 ± 7.7	5.6 ± 7.6	4.9 ± 8.9	1.3 ± 1.9	0.4	0.70
	6	14.0 ± 11.0	8.7 ± 4.0	19.2 ± 21.6	10.3 ± 16.6	0.6	0.61
	9	1.0 ± 1.6	1.0 ± 1.9	0.4 ± 0.5	1.6 ± 2.8	0.4	0.75
	10	3.0 ± 3.2	3.3 ± 4.2	8.5 ± 8.9	6.6 ± 9.8	0.8	0.49
	13	0.2 ± 0.3	1.4 ± 1.8	2.3 ± 4.1	0.3 ± 0.7	1.2	0.30
	Всего	23.3 ± 10.7	20.3 ± 14.0	35.4 ± 19.9	20.3 ± 17.9	1.1	0.36
II	2	20.2 ± 17.0	38.3 ± 16.3	40.1 ± 19.5	22.9 ± 19.8	1.8	0.16
	7	1.0 ± 1.0	1.4 ± 1.3	3.5 ± 6.2	2.9 ± 3.6	0.6	0.57
	8	0.6 ± 1.2	1.6 ± 2.4	0.3 ± 0.3	0.5 ± 0.6	0.9	0.42
	11	3.3 ± 6.9	1.7 ± 2.1	1.0 ± 1.8	1.2 ± 1.3	0.4	0.72
	12	0	0	0	0	–	–
	Всего	25.5 ± 21.2	44.6 ± 15.3	47.3 ± 24.8	27.9 ± 19.9	1.8	0.17
III	5	0.02 ± 0.03	0.07 ± 0.1	0.1 ± 0.2	0.4 ± 0.7	1.3	0.28
IV	3	36.0 ± 17.9[в]	22.7 ± 13.8	16.2 ± 6.8[a, d]	40.5 ± 16.0[в]	**3.4**	**0.03**
	4	14.5 ± 15.0	12.7 ± 5.5	4.4 ± 4.0	10.3 ± 9.5	1.1	0.36
	Всего	50.6 ± 27.5[в]	35.4 ± 17.4	20.7 ± 8.6[a,г]	50.8 ± 24.1[в]	2.5	0.08

зоопланктона, увеличению доли ювенильных Copepoda за счет тонких фильтраторов, что ранее отмечалось для култучной зоны дельты Волги (Федяева и Федяев, 2020; Штепина, 2013) и в аналогичных условиях в других регионах (Frutos et al., 2006; José de Paggi et al., 2014; Keckeis et al., 2003); это подтверждают и коэффициенты корреляции. Известно, что пойменные водоемы выступают источником разнообразия биоты для основного русла реки (José de Paggi et al., 2014; Schöll et al., 2012). Снижение средней индивидуальной массы ракообразных может быть связано с увеличением доли ювенильных Copepoda, меньшим поступлением из поймы крупных ракообразных и органического вещества.

Летом в маловодные годы при снижении объема стока, продолжительности половодья и количества аллохтонной органики, резких перепадах уровня воды сокращались удельное видовое богатство зоопланктона за счет Rotifera и Copepoda; также падали численность и биомасса Rotifera, средняя индивидуальная масса ракообразных, индекс Шеннона по численности, однако возрастала общая численность за счет ювенильных Copepoda. Полученные коэффициенты корреляции указывают на ведущую роль уровня воды летом, объема стока за половодье и температуры воды.

Повышение водности способствовало ряду изменений в зоопланктонных сообществах. В протоках в средневодный год зарегистрировано максимальное удельное видовое богатство и число встреченных видов, что отмечалось ранее (Федяев и Федяева, 2020; Frutos et al., 2006; José de Paggi et al., 2014). Кроме того, наблюдалась высокая биомасса зоопланктона за счет ракообразных, а также их максимальная средняя индивидуальная масса. Известно, что в многоводные годы увеличивается доля крупных ветвистоусых ракообразных в водоемах поймы, из которых они поступают в водотоки (Frutos et al., 2006). В исследованных протоках это подтверждается наличием положительных корреляционных связей численности и биомассы Cladocera с уровнем воды до половодья и в начале половодья, а также с температурой воды. Как известно, весной в про-

Табл. 7. Доля (в %) экологических групп беспозвоночных в общей биомассе зоопланктона в протоках дельты Волги летом в 2011–2014 гг. Обозначения как в Табл. 3.

Экологическая группа		Год					
По способу движения и отношению к субстрату	По способу питания	2011[a]	2012[b]	2013[c]	2014[d]	F	*p*
I	1	1.0 ± 2.1	1.6 ± 1.9	1.7 ± 3.3	0.4 ± 0.7	0.4	0.74
	6	31.8 ± 30.7	13.0 ± 6.5	24.5 ± 26.3	16.4 ± 23.8	0.8	0.48
	9	5.2 ± 8.4	5.9 ± 9.1	1.9 ± 2.4	6.3 ± 7.6	0.3	0.78
	10	8.6 ± 13.3	5.3 ± 5.5[c]	25.0 ± 20.7[b]	11.4 ± 14.4	2.1	0.12
	13	3.4 ± 5.0	6.9 ± 9.3	4.8 ± 8.1	1.8 ± 4.1	0.6	0.61
	Всего	50.3 ± 20.3	32.8 ± 19.7	58.1 ± 19.3	36.5 ± 26.8	1.7	0.19
II	2	12.3 ± 11.6[b]	33.0 ± 18.6[a]	21.7 ± 12.7	21.2 ± 23.2	1.5	0.23
	7	1.9 ± 3.0	1.6 ± 1.4	4.0 ± 8.2	4.6 ± 7.3	0.4	0.69
	8	0.6 ± 1.5	3.1 ± 5.0	0.5 ± 0.9	1.5 ± 1.6	0.9	0.42
	11	2.6 ± 2.8	8.7 ± 11.5	3.5 ± 6.3	5.6 ± 6.4	0.7	0.52
	12	0	0	0	0	–	–
	Всего	17.5 ± 15.1[b]	46.4 ± 20.9[a]	29.9 ± 20.6	33.1 ± 19.5	2.4	0.09
III	5	0.2 ± 0.4	0.3 ± 0.7	1.4 ± 3.1	1.9 ± 2.9	0.9	0.43
IV	3	9.9 ± 8.0[b]	3.2 ± 2.6[a]	3.8 ± 3.1	10.4 ± 6.9	**2.8**	**0.06**
	4	21.4 ± 20.3	16.8 ± 9.6	6.2 ± 7.6	16.1 ± 15.8	1.0	0.39
	Всего	31.3 ± 20.8[c]	20.1 ± 11.7	10.0 ± 9.8[a]	26.6 ± 20.1	1.8	0.19

токах контроль сверху со стороны рыб минимален, поскольку основной зоной нереста и нагула рыб в средневодные и многоводные годы служат полойные нерестилища (Коблицкая, 1958; 1992; Литвинов и Подоляко, 2014; Подоляко, 2013; Тарадина и др., 2008). Кроме этого, весной средневодного года зоопланктон отличался максимальной долей в общей численности плавающих вертикаторов, но минимальной долей смешанной по способу передвижения и питания группы ювенильных веслоногих ракообразных за счет тонких фильтраторов (Федяева и Федяев, 2020). Низкая численность ювенильных Copepoda в реке в годы с высокой водностью описана в ряде работ (José de Paggi et al., 2014; Keckeis et al., 2003). На повышение доли плавающих вертикаторов могло повлиять увеличение поступления из поймы в протоки аллохтонного органического вещества, масса которого на пике паводка возрастает почти в 6 тысяч раз (Богатов и Федоровский, 2017). Среди доминирующих групп отмечены также и связанные с субстратом и поверхностной пленкой воды первичные тонкие и грубые фильтраторы, плавающе-ползающие вторичные фильтраторы, соскребатели и детритофаги. Поскольку многие виды используют частицы органического вещества в качестве источника пищи (Wallace et al., 2006), обнаружение фитофильных организмов в протоках свидетельствует об их поступлении из поймы с наличием растительности (Frutos et al., 2006). На основное значение в биологической продуктивности низовьев дельты р. Волги аллохтонного органического вещества указывал К.В. Горбунов (1976). На акватории протоков деструкция превышает первичную продукцию, что происходит за счет транслокации и деструкции избытка органического вещества из затопляемой поймы.

Летом средневодного года отмечался рост удельного видового богатства Rotifera и Copepoda и количественных показателей Rotifera. Известно, что в многоводные годы количество коловраток в реках увеличивается (Corrales, 1979; José de Paggi, 1993; Vásquez and Rey, 1989) благодаря их коротким фазам генерации (Gulyas, 2002; Lansac Tôha et al., 2004; Pourriot et al., 1982; Rzóska, 1976),

лучшей адаптации к турбулентности и высоким концентрациям взвешенных веществ (Armengol et al., 1983; Bonetto and Corrales de Jacobo, 1985; José de Paggi and Paggi, 2007; José de Paggi et al., 2014; Kirck and Gilbert, 1990). По окончании половодья происходит обогащение проток органическим веществом за счет его выноса с поймы (Косова, 1970), что приводит к созданию более благоприятных трофических условий, способствующих массовому развитию коловраток. Это, в свою очередь, подтверждается наличием положительной корреляции удельного видового богатства и доли коловраток в общей численности с уровнем воды, объемом стока, датой наступления и величиной максимального уровня, продолжительностью половодья. Снижение удельного видового богатства и биомассы Cladocera, средней индивидуальной массы ракообразных и высокие значения индекса Шеннона по численности и биомассе определяются увеличением контроля со стороны молоди рыб. Известно, что при усилении контроля сверху снижается численность и биомасса Cladocera (Гиляров, 1987; Bartell and Kitchell, 1978; Hrbaček, 1962; Stenson et al., 1978; Zhang et al., 2019), а благодаря выеданию наиболее заметных крупноразмерных и многочисленных пищевых объектов (Gliwicz, 2002; Murdoch, 1969; Murdoch et al., 1975) возрастает индекс Шеннона, в особенности рассчитанный по биомассе. Высокая доля хищников с инкудатным типом мастакса формировалась за счет благоприятных условий в половодье и обеспеченности кормовыми объектами (Косова, 1965).

Одновременно выявлены изменения зоопланктона и в ряду маловодных лет. Весной 2011 г. зоопланктон отличался минимальными количественными характеристиками. Этот год характеризовался самым низким объемом стока, значительным снижением уровня воды до половодья, а затем его резким подъемом, большим перепадом между уровнем на дату начала половодья и максимальным уровнем, самым низким и коротким периодом его стояния, длительными холодами, поздним переходом температуры воды через +4 °С, низкой урожайностью молоди рыб на полоях (Подоляко, 2014; Тарадина и Чавычалова, 2017). Как ранее указывали А.А. Косова (1970) и К.В. Горбунов (1976), снижение численности и биомассы зоопланктона обусловлено влиянием несвоевременных попусков воды, сопровождающихся резким подъемом и спадом уровня. Кроме того, в годы с более поздней весной первыми в массе развиваются простейшие, мелкие коловратки и науплиусы веслоногих рачков (Косова, 1965), что объясняет снижение числа трофических групп, преобладание смешанной по способам питания и передвижения группы ювенильных копепод – тонких фильтраторов, а также низкую среднюю индивидуальную массу ракообразных, но высокий индекс Шеннона по численности. В маловодные годы в пойме малочисленны крупные Cladocera (Frutos et al., 2006), что объясняет их низкую количественную представленность и в протоках. Это также подтверждается обратной корреляцией численности и удельного видового богатства Cladocera с разницей максимального и начального уровня воды.

Летом 2011 г. при ранней межени и самом низком уровне воды зоопланктон отличался низким удельным видовым богатством, наибольшей численностью Copepoda за счет ювенильных особей и минимальным количеством коловраток. Снижение плотности коловраток в условиях маловодья отмечено также в других водотоках (José de Paggi et al., 2014), что связано со снижением поступления аллохтонного органического вещества и организмов из поймы. Одновременно летом 2011 г. относительно весны возрастало число видов ракообразных, средняя индивидуальная масса ракообразных, биомасса Cladocera (первичных тонких и грубых фильтраторов), уменьшался индекс Шеннона по численности и биомассе, что мы объясняем снижением контроля сверху за счет низкой урожайности молоди рыб на полоях (Подоляко, 2014), а также поздним наступлением биологической весны из-за длительных холодов.

Среди маловодных лет 2012 г. отличался наибольшим объемом стока, максимальным снижением уровня воды перед половодьем, высокой разницей максимального уровня и уровня на дату начала половодья, резким подъемом, самыми поздними датами стояния максимальных уровней, наиболее высоким и продолжительным максимальным уровнем, при этом поздними сроками перехода температуры воды через +4 °С, но затем резким их подъемом до максимальных величин в апреле, единовременным нерестом рыб на полоях (Литвинов и Подоляко, 2014). В этих условиях весной отмечено быстрое и значительное увеличение числа видов и численности Rotifera и Copepoda. Известно, что вспышки массового развития зоопланктона весной возможны при достаточном количестве бактерий и других микроорганизмов, размножающихся за счет аллохтонного органического вещества прошлого вегетационного периода (Горбунов, 1976; Косова, 1970). При поздней и холодной весне происходит совмещение вспышек массового развития ряда весенних видов, что приводит к резкому увеличению общей численности зоопланктона (Косова, 1970). Одновременно наблюдались низкие количественные характеристики Cladocera, что, как указывают

коэффициенты корреляции, связано с задержкой подъема температур в конце марта – начале апреля, поздним половодьем и низким уровнем воды перед началом половодья.

Летом 2012 г., которое отличалось от других маловодных лет стабилизацией высокого уровня воды в июне, поздним установлением межени и резким подъемом уровня в два этапа, численность Rotifera (плавающе-ползающие вертикаторы) оставалась высокой. Кроме этого, летом увеличивался контроль сверху, поскольку после нагула на полойных нерестилищах и с падением уровня воды молодь скатывается в протоки (Кизина, 1999; Коблицкая, 1958, 1966). Единовременный и поздний нерест рыб с последующим скатыванием молоди в протоки привел к формированию сообществ, характеризующихся низкими значениями численности и биомассы Cladocera, средней индивидуальной массы ракообразных, относительно высоким индексом Шеннона по биомассе.

Весной 2014 г. зоопланктон характеризовался наиболее высокими в ряду маловодных лет количественными показателями всех таксономических групп беспозвоночных, а также повышенным удельным видовым богатством Copepoda, что связано с особенностями погодных и гидрологических условий: теплой и ранней весной, совпадением сроков повышения уровня воды и ее температуры. Как указывала А.А. Косова (1970), именно в этих условиях зоопланктон отличается высокой среднегодовой численностью и биомассой. Согласно данным А.А. Косовой (1965), вспышки массового развития коловраток-вертикаторов совпадают по времени с массовым появлением планктонных водорослей и бактерий, служащих им пищей, и предшествуют массовому размножению хищных коловраток. Очевидно, с этим связано доминирование среди экологических групп беспозвоночных хищников с инкудатным типом мастакса. Одновременно низкий уровень паводка не привел к обогащению проток органическими веществами и зоопланктерами из водоемов затапливаемых территорий, что способствовало в дальнейшем снижению удельного видового богатства зоопланктона, средней индивидуальной массы ракообразных и индекса Шеннона.

Летом на фоне сокращения контроля сверху из-за низкой урожайности молоди рыб (Тарадина и Чавычалова, 2017) зоопланктон отличался высокой численностью и биомассой, в том числе за счет Cladocera, а также снижением индекса Шеннона. Влияние контроля сверху определяло и представленность экологических групп, среди которых преобладали плавающие первичные тонкие и грубые фильтраторы.

Влияние ряда факторов обеспечивало сходные черты организации зоопланктона в отдельные годы. Так, в маловодный 2012 г. и средневодный 2013 г. отмечены более длительные сроки стояния максимальных уровней и продолжительности половодья, позднее установление межени. Благодаря этому весной зоопланктон характеризовался высокой индивидуальной массой ракообразных за счет поступления организмов и органического вещества из водоемов поймы. Летом в оба года отмечен относительно высокий контроль сверху, в результате чего снижалась общая биомасса зоопланктона, число видов и биомасса Cladocera, повышался индекс Шеннона.

В 2013 и 2014 гг., также несмотря на разный объем стока, обнаружено сходство температурного режима в марте – начале апреля, близкие даты перехода температуры воды через +4 °С, более высокий уровень воды перед началом половодья, наименьшая разница максимального уровня и уровня в начале половодья. В этих условиях весной возрастали количественные характеристики ракообразных, доля плавающих организмов, формировался сходный состав доминирующих видов. Летом отмечалась более высокая доля хищников с инкудатным типом мастакса, это показывают корреляционные связи данной группы с ранним прогревом воды весной и ранней датой максимального ее уровня.

В экстремально маловодные 2011 и 2014 гг. отмечался самый низкий сток и короткое половодье, низкие уровни, ранняя межень, снижение урожайности молоди рыб на полоях (Литвинов и Подоляко, 2014; Тарадина и Чавычалова, 2017). Весной в эти годы наблюдалось снижение удельного видового богатства зоопланктона (на это также указывают корреляции), индекса Шеннона и средней индивидуальной массы ракообразных. Летом – возрастала биомасса Cladocera, их удельное видовое богатство, сокращалась численность Rotifera и индекс Шеннона.

Заключение

Проведенные в 2011–2014 гг. исследования показали, что в маловодные годы за счет снижения объема стока в половодье, уровней воды, сокращения площадей затопленных пойменных территорий, интенсивности поступления в протоки организмов и органического вещества из них наблюдается снижение удельного видового богатство зоопланктона, средней индивидуальной массы ракообразных, но возрастает доля ювенильных Copepoda за счет тонких фильтраторов.

Ключевыми факторами в условиях повышения водности в средневодный год выступали: увеличение максимальных уровней, продолжительности затопления и поступления аллохтонного органического вещества и организмов из поймы с наличием растительности в протоки, урожайности молоди рыб на полоях и др. Благодаря этому в зоопланктоне отмечено максимальное число встреченных видов, высокие удельное видовое богатство и средняя индивидуальная масса ракообразных, а также минимальная доля смешанной по способу передвижения и питания группы ювенильных Copepoda. Весной наблюдалась высокая биомасса зоопланктона за счет ракообразных, максимальная доля плавающих вертикаторов и доминирование фитофильных групп Cladocera. Летом произошел рост количественных показателей Rotifera, но за счет контроля сверху по сравнению с весной снижалось удельное видовое богатство и биомасса Cladocera, средняя индивидуальная массы ракообразных и увеличивался индекс Шеннона.

Основными факторами в ряду маловодных лет были условия самого низкого объема стока со значительным снижением уровня воды до половодья, а затем его резкий подъем, ранняя межень, длительные холода, низкая урожайность молоди рыб на полоях, снижение поступления аллохтонного органического вещества и организмов из поймы. Это привело к повышению численности Copepoda за счет ювенильных особей. Весной отмечены минимальные количественные характеристики зоопланктона, но высокий индекс Шеннона по численности. Летом это привело к низкому удельному видовому богатству зоопланктона с минимальным количеством коловраток, но относительно весны возрастало число видов ракообразных, средняя индивидуальная масса ракообразных, биомасса Cladocera, уменьшался индекс Шеннона.

Таким образом, ведущими факторами, регулирующими качественные и количественные характеристики зоопланктона, выступали объем стока за половодье, его длительность, уровни воды перед началом половодья, высота и скорость подъема уровней, температура воды весной и урожайность молоди рыб. Однако в протоках весной ежегодно повышается уровень и температура воды, а летом наиболее близкие условия формируются с установлением меженного уровня и стабилизацией высокой температуры воды. Вероятно, это обусловило изменения количественных характеристик и структуры экологических групп зоопланктона в средневодный и маловодные годы в основном на уровне тенденций.

Список литературы

Алексеевский, Н.И., Магрицкий, Д.В., Айбулатов, Д.Н., 2016. Особенности оценки пространственно-временной изменчивости речного стока в многорукавной дельте р. Лены. В: Сократов, С.А. (ред.), *Меняющийся климат и социально-экономический потенциал Российской Арктики.*. Лига-Вент, Москва, Россия, 65–95.

Алехина, Р.П., Финаева, В.Г., 2001. Оценка эффективности размножения полупроходных рыб в д. Волги. *Экология молоди и проблемы воспроизводства Каспийских рыб: сборник научных трудов.* ВНИРО, Москва, Россия, 7–21.

Астраханский заповедник, 1991. Кривоносов, Г.А., Русаков, Г.В. (ред.). Агропромиздат, Москва, Россия, 191 с.

Богатов, В.В., Федоровский, А.С., 2017. Основы речной гидрологии и гидробиологии. Дальнаука, Владивосток, Россия, 384 с.

Бенинг, А.Л., 1924. К изучению природной жизни р. Волги. *Монографии Волжской биологической станции* **1**, 1–398.

Бэр, К.М., 1856. Ученые заметки о Каспийском море и его окрестностях. *Записки Русского Географического Общества* **2**, 1–224.

Васильченко, О.Н., 1977. О воспроизводстве полупроходных рыб в дельте Волги. *Труды ВНИРО* **127**, 133–144.

Ветлугина, Т.А., 2012. Промыслово-биологическая характеристика популяции северокаспийской воблы (*Rutilus rutilus caspicus*) в 2007–2011 гг. *Рыбохозяйственные исследования в низовьях реки Волги и Каспийском море*. КаспНИРХ, Астрахань, Россия, 41–43.

Гиляров, А.М., 1987. Динамика численности пресноводных планктонных ракообразных. Наука, Москва, СССР, 191 с.

Горбунов, А.К., Косова, А.А., 1991. Состояние зоопланктона водоемов низовьев дельты Волги в 1986–1990 гг. *Материалы отчетной сессии научного отдела Астраханского заповедника за 1986–1990 гг*. Астрахань, Россия, 16–18.

Горбунов, А.К., Горбунова, А.В., Косова, А.А., 1996. Зоопланктон водоемов дельты Волги в условиях повышения уровня Каспийского моря. *Материалы VII съезда Гидробиологического общества РАН. Казань, 14–20.10.1996. Т. 2*. Полиграф, Казань, Россия, 120–121.

Горбунов, А.К., Горбунова, А.В., Косова, А.А., 1999. Зоопланктон авандельты Волги в период повышения уровня Каспийского моря. *Тезисы докладов юбилейной научной конференции, посвященной 80-летию Астраханского заповедника* «*Состояние, изучение и сохранение природных комплексов Астраханского биосферного заповедника в условиях повышения уровня Каспийского моря и усиливающейся антропогенной нагрузки»*. ЦНТЭН, Астрахань, Россия, 18–19.

Горбунов, А.К., Горбунова, А.В., Косова, А.А., 2003. Особенности развития зоопланктона. В: Русанов, Г.М. (ред.), *Структурные изменения экосистем Астраханского биосферного заповедника, вызванные подъемом уровня Каспийского моря*. Издательство Волга, Астрахань, Россия, 54–58.

Горбунов, К.В., 1976. Влияние зарегулирования Волги на биологические процессы в ее дельте и биосток. Наука, Москва, СССР, 219 с.

Горбунова, Ю.А., 2005. Продуктивность фитопланктона дельты Волги. *Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук*. Борок, Россия, 24 с.

Гутельмахер, Б.Л. Садчиков, А.П., Филиппова, Т.Г., 1988. Питание зоопланктона. *Итоги науки и техники. Серия: Общая экология. Биоценология. Гидробиология* **6**, 1–156.

Деревенская, О.Ю., Палагушкина, О.В., Мингазова, Н.М., 2012. Трофические взаимоотношения фито- и зоопланктона в карстовых озерах. *Теоретическая и прикладная экология* **3**, 84–89.

Зиновьев, А.Ф., 1947. Планктон полоев и ильменей дельты р. Волги и его кормовое значение для молоди промысловых рыб. *Труды Волго-Каспийской научно-рыбной станции* **9** (1), 138–161.

Зиновьев, А.Ф., 1970. Сезонные изменения планктона водоемов Дамчикского участка Астраханского заповедника в 1945. *Труды Астраханского Заповедника* **13**, 183–194.

Ивлев, В.С., 1940. Материалы к характеристике водоемов Астраханского заповедника. *Труды Астраханского Заповедника* **3**, 299–368.

Катунин, Д.Н., 1971. Заливание волжской дельты в условиях работы Волго-Камского каскада гидроэлектростанций. *Труды КаспНИРХ* **26**, 35–41.

Кизина, Л.П., 1999. Влияние уровенного режима моря на распределение рыб в низовьях дельты Волги. *Тезисы докладов юбилейной научной конференции, посвященной 80-летию Астраханского заповедника «Состояние, изучение и сохранение природных комплексов Астраханского заповедника в условиях повышения уровня Каспийского моря и усиления антропогенной нагрузки»*. ЦНТЭН, Астрахань, Россия, 38–39.

Кизина, Л.П., Пономарёва, И.В., 2009. К оценке урожайности полойных нерестилищ Астраханского биосферного заповедника в меняющихся условиях обводнения. *Труды Астраханского государственного природного биосферного заповедника* **14**, 123–139.

Коблицкая, А.Ф., 1958. Сезонные миграции молоди рыб в низовьях дельты Волги в период, предшествующий зарегулированию стока. *Труды Астраханского заповедника* **4,** 209–235.

Коблицкая, А.Ф., 1966. Изучение нереста пресноводных рыб. Пищевая промышленность, Москва, СССР, 110 с.

Коблицкая, А.Ф., 1992. Влияние природных и антропогенных факторов на продуктивность нерестилищ устьевой области р. Волга. *Тезисы докладов 1-й международной конференции «Биологические ресурсы Каспийского моря».* Астрахань, Россия, 170–172.

Косова, А.А., 1957. Динамика планктона и бентоса на полоях низовьев дельты Волги. *Труды Гидробиологического общества* **8,** 145–156.

Косова, А.А., 1958. Состав и распределение зоопланктона и бентоса в западной части низовьев дельты Волги. *Труды Астраханского Заповедника* **4**, 159–194.

Косова, А.А., 1960. Сезонные изменения планктона и бентоса на полоях нижней зоны дельты Волги. *Труды Всесоюзного Гидробиологического общества* **10**, 1–266.

Косова, А.А., 1965a. Питание молоди рыб в култучной зоне и в авандельте Волги. *Труды Астраханского Заповедника* **10**, 1–177.

Косова, А.А., 1965b. Зоопланктон западной части низовьев дельты Волги в период регулирования стока. В: Зенкевич, Л.А. (ред.), *Изменения биологических комплексов Каспийского моря за последние десятилетия*. Наука, Москва, СССР, 98–135.

Косова, А.А., 1968a. Зоопланктон низовьев дельты Волги после зарегулирования стока реки. *Материалы научной сессии, посвященной 50-летию Астраханского Государственного заповедника*. Астрахань, СССР, 97–98.

Косова, А.А., 1968b. Экологическая характеристика зоопланктона типичных водоемов дельты реки Волги. *Тезисы докладов 1-й конференции по изучению водоемов бассейна Волги*. Тольятти, СССР, 113–115.

Косова, А.А., 1970. Сезонные изменения зоопланктона протоки Быстрой после зарегулирования стока реки Волги. *Труды Астраханского Государственного Заповедника* **13**, 195–218.

Косова, А.А., Горбунов, А.К., 1989. Зоопланктон временных водоемов дельты Волги – полоев и пути оптимизации режима половодья. *Материалы научно-практической конференции, посвященной 70-летию Астраханского биосферного заповедника «Проблемы изучения охраняемых природных территорий Астраханской области».* Астрахань, СССР, 13–16.

Косова, А.А., Горбунов, А.К., Горбунова, А.В., 1989. Фауна беспозвоночных толщи воды водоемов дельты Волги, ее изученность и изменения. *Тезисы докладов Всесоюзного совещания по проблеме кадастра и учета животного мира. Т. 4.* Уфа, СССР, 37–38.

Косова, А.А., Горбунов, К.В., Горбунов, А.К., Тавониус, А.В., 1984. Планктон основных типов водно-болотных угодий низовьев дельты Волги. В: Кривоносов, Г.А. (ред.), *Природные экосистемы дельты Волги*. Географическое общество СССР, Ленинград, СССР, 49–61.

Кривенкова, И.Ф., 2018. Значение фитофильного зоопланктона для экосистемы озера Кенон. *Ученые записки ЗабГУ* **13** (1), 60–65.

Крючкова, Н.М., 1989. Трофические взаимоотношения зоо- и фитопланктона. Наука, Москва, СССР, 124 с.

Левашина, Н.В., Иванов, В.П., 2014. Промысловое использование популяции леща (*Abramis brama* Linnaeus, 1758) в Волго-Каспийском районе. *Вестник АГТУ. Серия: Рыбное хозяйство* **2**, 37–49.

Литвинов, К.В., 2018. Анализ современных закономерностей миграционной активности полупроходных и туводных рыб в весенне-летний период в водоемах Астраханского заповедника. *Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук*. Астрахань, Россия, 122 с.

Литвинов, К.В., Подоляко, С.А., 2014. Влияние гидрологического режима на ход нерестовых миграций рыб разных экологических групп в нижнюю зону дельты Волги. *Астраханский вестник экологического образования* **4** (30), 102–109.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция, 1982. Винберг, Г.Г., Лаврентьева, Г.М. (ред.). ГосНИОРХ, Ленинград, СССР, 33 с.

Михайлов, В.Н., 1988. Гидрология устьев рек. МГУ, Москва, Россия, 176 с.

Михайлов, В.Н., 1997. Устья рек России и сопредельных стран: прошлое, настоящее, будущее. ГЕОС, Москва, Россия, 413 с.

Нигаматзянова, Г.Р., Фролова, Л.А., Четверова, А.А., Федорова, И.В., 2015. Гидробиологические исследования проток устьевой области реки Лены. *Ученые записки Казанского Университета. Естественные науки* **157** (4), 96–108.

Подоляко, С.А., 2013. Особенности естественного воспроизводства пресноводных рыб низовьев дельты Волги в современных условиях. *Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук*. Астрахань, Россия, 27 с.

Подоляко, С.А., 2014. К вопросу соответствия параметров половодья в нижней зоне дельты Волги требованиям к воспроизводству рыб в полоях нижней зоны дельты в 2010–2013 гг. на примере территории Астраханского государственного заповедника (Дамчикский участок). *Астраханский вестник экологического образования* **3** (29), 60–67.

Подоляко, С.А., 2018. Условия формирования полойной системы нижней зоны дельты Волги (2011–2015). *Труды Астраханского государственного природного биосферного заповедника* **17**, 103–112.

Скориков, А.С., Болохонцев, Е.Н., Меснер, В.И., 1903. Список организмов, найденных Волжской биологической станцией в районе ее деятельности и доселе определенных (1900–1902 гг.). *Ежегодник Волжской биологической станции* **1**, 1–16.

Столбунова, В.Н., Столбунов, И.А., 2010. Зоопланктон как кормовой ресурс молоди рыб в прибрежном мелководье Рыбинского водохранилища. *Вестник Днепропетровского Университета. Биология. Экология* **18** (2), 106–111.

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

Тарадина, Д.Г., Чавычалова, Н.И., Власенко, С.А., Васильченко, О.В., Никитин, Э.В., 2008. Эффективность и условия естественного воспроизводства воблы и леща на нерестилищах

дельты р. Волги. *Материалы Международной конференции «Комплексный подход к проблеме сохранения и восстановления биоресурсов Каспийского бассейна».* Астрахань, Россия, 157–161.

Халафян, А.А., 2007. STATISTICA 6. Статистический анализ данных. Бином-Пресс, Москва, Россия, 512 с.

Фащевский, Б.В., 2007. Экологическое значение поймы в речных экосистемах. *Ученые записки Российского государственного гидрометеорологического университета* **5**, 112–118.

Федяева, Л.А., Федяев, Р.А., 2020. Структура зоопланктона нижней зоны протоков дельты Волги в годы различной водности. *Тезисы Международной конференции, посвященной 110-летию со дня рождения Ф.Д. Мордухай-Болтовского «Экология водных беспозвоночных», 09–13.11.2020.* Филигрань, Ярославль, Россия, 86.

Федяева, Л.А., Федяев, Р.А., 2022. Зоопланктон разнотипных зарослей макрофитов култучной зоны дельты Волги в весенне-летний период. *Трансформация экосистем* **5** (1), 79–94. https://doi.org/10.23859/estr-210708

Чуйков, Ю.С., 1981a. Анализ трофической структуры планктонного сообщества. В: Винберг, Г.Г. (ред.), *Основы изучения пресноводных экосистем*. Зоологический институт АН СССР, Ленинград, СССР, 45–52.

Чуйков, Ю.С., 1981b. Методы экологического анализа состава и структуры сообществ водных животных. Экологическая классификация беспозвоночных, встречающихся в планктоне пресных вод. *Экология* **3**, 71–77.

Чуйков, Ю.С., Бухарицин, П.И., Киселева, Л.А., Фильчаков, В.А., Сапрыкин, В.Н. и др., 1996. Гидролого-гидробиологический режим нижней Волги. *Экология Астраханской области* **4**, 1–226.

Штепина, Л.А., 2013. Биоразнообразие сообществ зоопланктона водоемов нижней зоны протоков дельты Волги. *Вестник Саратовского государственного технического университета* **3** (72), 188–192.

Alekseevskii, N.I., Aibulatov, D.N., Kuksina, L.V., Chetverova, A.A., 2014. The structure of streams in the Lena delta and its influence on streamflow transformation processes. *Geography and Natural Resources* **35** (1), 63–70.

Armengol, J., Moreau, G., Planas, D., 1983. Évolution, à court terme, des commnunautés zooplanctoniques de deux rivières du nord Québécois soumises à une forte réduction de débit. *Canadian Journal of Zoology* **61**, 2011–2020.

Bartell, S.M., Kitchell, J.F., 1978. Seasonal impact of planktifory on phosphorus release by Lake Wingra zooplankton. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* **20**, 466–474.

Beaver, J.R., Jensen, D.E., Casamatta, D.A., Tausz, C.E., Scotese, K.C. et. al., 2013. Response of phytoplankton and zooplankton communities in six reservoirs of the middle Missouri River (USA) to drought conditions and a major flood event. *Hydrobiologia* **705**, 173–189.

Bonetto, A.A., Corrales de Jacobo, M.A., 1985. Zooplancton del río Paraná Medio: Variaciones temporales y distribucionales en el área de confluencia con el río Paraguay. *Ecosur* **5**, 1–23.

Corrales, M.A., 1979. Contribución al conocimiento del zooplancton del río Alto Paraná. *Ecosur* **6**, 185–205.

Frutos, S.M., Poi de Neiff, A.S.G., Neiff, J.J., 2006. Zooplankton of the Paraguay River: a comparison between sections and hydrological phases. *International Journal of Limnology* **42** (4), 277–288.

Gliwicz, Z.M., 2002. On the different nature of top-down and bottom-up effects in pelagic food webs. *Freshwater Biology* **47**, 2296–2312.

Gliwicz, Z.M., 2003. Zooplankton. In: P.E. O'Sullivan, C.S. Reynolds (eds.), *The lakes handbook. Limnology and limnetic ecology.* Blackwell, Malden, Oxford, UK, 461–516.

Gulyas, P., 2002. Zooplankton. In: Liška, I. et al. (eds.), *Joint Danube Survey. Technical report of the international commission for the protection of the Danube River.* ICPDR, Viena, Austria, 123–137.

Hrbaček, J., 1962. Species composition and the amount of zooplankton in relation to the fish stock. *Rozpravy Ceske akademie ved a umeni. Trida II, Mathematicko-prirodovedecka* **72** (10), 10–16.

José de Paggi, S., 1993. Composition and seasonality of planktonic rotifers in limnetic and littoral regions of a floodplain lake (Paraná river system). *Revue hydrobiology tropicale* **26**, 53–63.

José de Paggi, S.B., Devercelli, M., Molina, F.R., 2014. Zooplankton and their driving factors in a large subtropical river during low water periods. *Fundamental and Applied Limnology* **184** (2), 125–139.

José de Paggi, S., Paggi, J. C., 2007. Zooplankton. In: Iriondo, M.H. et al. (eds.), *The Middle Paraná River: limnology of a subtropical wetland.* Springer Berlin, New York, Germany, 229–249.

Keckeis, S., Baranyi, C., Hein, T., Holarek, C., Riedler, P., et. al, 2003. The significance of zooplankton grazing in a floodplain system of the River Danube. *Journal of Plankton Research* **25**, 243–253.

Kirk, K.L., Gilbert, J.J., 1990. Suspended clay and the population dynamics of planktonic rotifers and cladocerans. *Ecology* **7**, 1741–1755.

Lake, P.S., 2003. Ecological effects of perturbation by drought in flowing waters. *Freshwater Biology* **48**, 1161–1172.

Lansac Tôha, F.A., Bonecker, L., Velho, C.C., Machado Velho, L.F., 2004. Composition, species richness and abundance of the zooplankton community. In: Thomaz, S.M. et al., (eds.), *The Upper Paraná and its floodplain. Fisical aspects, ecology and conservation.* Backhuys, Leinden, 145–190.

Lin, Q., You, W.H., Fengjie, X.U., Qiujia, Y.U., Huaguang, Y.U., 2014. Zooplankton community structure and its relationship with environmental factors in Dishui Lake. *Acta Ecologica Sinica*, **34** (23), 6918–6929. https://dio.org/10.5846/stxb201303010332

Murdoch, W.W., 1969. Switching in general predators: experiments on predator specificity and stability of prey populations. *Ecological Monographs* **39**, 335–354.

Murdoch, W.W., Avery, S., Smyth, M.E.B., 1975. Switching in predatory fish. *Ecology* **56**, 1094–1105.

Pourriot, R., Benest, D., Champ, P., Rougier, C., 1982. Influence de quelques facteurs du milieux sur la composition et dynamique saisonniere du zooplancton de la Loire. *Acta Oecologica Generalis* **3**, 353–371.

Rzózka, J., 1976. Zooplankton of the Nile System. In: Rzóska, J. (ed.), *The Nile, Biology of Ancient River.* Junk, Hague, Netherlands, 333–344.

Schöll, K., Kiss, A., Dinka, M., Berczik, A., 2012. Flood-pulse effects on zooplankton assemblages in a river-floodplain system (gemenc floodplain of the Danube, Hungary). *International Review of Hydrobiology* **97**, 41–54.

Stenson, J., Bohlin, T., Henrikson, L. et al., 1978. Effects of fish removal from a small lake. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* **20**, 794–801.

Trindade, C.R.T., Landeiro, V.L., Schneck, F., 2018. Macrophyte functional groups elucidate the relative role of environmental and spatial factors on species richness and assemblage structure. *Hydrobiologia* **823** (1), 217–230. https://doi.org/10.1007/s10750-018-3709-6

Vásquez, E., Rey, J., 1989. A longitudinal study of zooplankton along the lower Orinoco River and its Delta (Venezuela). *Annales de Limnologie* **25**, 107–120.

Wallace, R.L., Snell, T.W., Ricci, C., Nogrady, T., 2006. Rotifera. Biology, ecology and systematics. In: *Guides to the identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World*. Backhuys, Leiden, Netherlands, 1–299.

Zalocar de Domitrovic, Y., 2002. Structure and variation of the Paraguay River phytoplankton in two periods of its hydrological cycle. *Hyrobiologia* **472**, 177–196.

Zhang, C., Zhong, R., Wang, Z., Montaña, C.G., Song, Y., Pan, K., Wu, Y., 2019. Intra-annual variation of zooplankton community structure and dynamics in response to the changing strength of bio manipulation with two planktivorous fishes. *Ecological Indicators* **101**, 670–678. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.01.05

References

Alekhina, R.P., Finaeva, V.G., 2001. Otsenka effektivnosti razmnozheniia poluprohodnykh ryb v delte Volgi [Evaluation of the efficiency of reproduction of semi-anadromous fish in the Volga river]. *Ekologiia molodi i problemy vosproizvodstva Kaspiiskikh ryb: sbornik nauchnykh trudov [Ecology of juveniles and problems of reproduction of Caspian fish: collection of scientific papers].* All-Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography (VNIRO), Moscow, Russia, 7–21. (In Russian).

Alekseevskii, N.I., Aibulatov, D.N., Kuksina, L.V., Chetverova, A.A., 2014. The structure of streams in the Lena delta and its influence on streamflow transformation processes. *Geography and Natural Resources* **35** (1), 63–70.

Alekseevskii, N.I., Magrickii, D.V., Aibulatov, D.N., 2016. Osobennosti otsenki prostranstvenno-vremennoi izmenchivosti rechnogo stoka v mnogorukavnoi del'te r. Leny [Features and estimates of spatial and temporal variability of river runoff in multi-dranched delta of the Lena river]. In: Sokratov, S.A. (ed.), *Meniaiushhiisia klimat i social'no-ekonomicheskii potencial Rossiiskoi Arktiki [The changing climate and socio-economic potential of the Russian Arctic].* Liga-Vent, Moscow, Russia, 65–95. (In Russian).

Armengol, J., Moreau, G., Planas, D., 1983. Évolution, à court terme, des commnunautés zooplanctoniques de deux rivières du nord Québécois soumises à une forte réduction de débit. *Canadian Journal of Zoology* **61**, 2011–2020. (In French).

Astrakhansky zapovednik [Astrakhan Nature Reserve], 1991. Krivonosov, G.A., Rusakov, G.V. (ed.), Agropromizdat, Astrakhan, Russia, 191 p. (In Russian).

Baer, K.M., 1856. Uchenye zametki o Kaspiiskom more i ego okrestnostiakh [Scientific notes on the Caspian Sea and its surroundings]. *Zapiski Russkogo Geograficheskogo Obshhestva [Notes of the Russian Geographical Society]* **2**, 1– 224. (In Russian).

Bartell, S.M., Kitchell, J.F., 1978. Seasonal impact of planktifory on phosphorus release by Lake Wingra zooplankton. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* **20**, 466–474.

Beaver, J.R., Jensen, D.E., Casamatta, D.A., Tausz, C.E., Scotese, K.C. et. al., 2013. Response of phytoplankton and zooplankton communities in six reservoirs of the middle Missouri River (USA) to drought conditions and a major flood event. *Hydrobiologia* **705**, 173–189.

Bening, A.L., 1924. K izucheniiu prirodnoi zhizni reki Volgi [To study the natural life of the Volga River]. *Monografii Volzhskoi biologicheskoi stantsii [Monographs of the Volga Biological Station]* **1**, 1–398. (In Russian).

Bogatov, V.V., Fedorovsky, A.S., 2017. Osnovy rechnoi gidrologii i gidrobiologii [Fundamentals of river hydrology and hydrobiology]. Dal'nauka, Vladivostok, Russia, 384 p. (In Russian).

Bonetto, A.A., Corrales de Jacobo, M.A., 1985. Zooplancton del río Paraná Medio: Variaciones temporales y distribucionales en el área de confluencia con el río Paraguay. *Ecosur* **5**, 1–23. (In Spanish).

Chuikov, Yu.S., 1981a. Analiz troficheskoi struktury planktonnogo soobshhestva [Analysis of the trophic structure of the plankton community]. In: Vinberg, G.G. (ed.), *Osnovy izucheniia presnovodnykh ekosistem [Fundamentals of the study of freshwater ecosystems]*. Zoological Institute AS USSR, Leningrad, USSR, 45–52. (In Russian).

Chuikov, Yu.S., 1981b. Metody ekologicheskogo analiza sostava i struktury soobshhestv vodnykh zhivotnykh. Ekologicheskaia klassifikaciia bespozvonochnykh, vstrechaiushhikhsia v planktone presnykh vod [Methods of ecological analysis of the composition and structure of aquatic animal communities. Ecological classification of invertebrates found in freshwater plankton]. *Ekologiya [Ecology]* **3**, 71–77. (In Russian).

Chuikov, Yu.S., Buharitsin, P.I., Kiseleva, L.A., Fil'chakov, V.A., Saprykin, V.N. et. al., 1996. Gidrologo-gidrobiologicheskii rezhim nizhnei Volgi [Hydrological and hydrobiological regime of the lower Volga]. In: Chuikov, Yu.S. (ed.), *Ekologiya Astrakhanskoi oblasti [Ecology of the Astrakhan region]* **4**, 1–226. (In Russian).

Corrales, M.A., 1979. Contribución al conocimiento del zooplancton del río Alto Paraná. *Ecosur* **6**, 185–205. (In Spanish).

Derevenskaya, O.Yu., Palagushkina, O.V., Mingazova, N.M., 2012. Troficheskie vzaimootnosheniia fito- i zooplanktona v karstovykh ozyorakh [Trophic relationships of phyto- and zooplankton in karst lakes]. *Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya [Theoretical and Applied Ecology]* **3**, 84–89. (In Russian).

Fashchevsky, B.V., 2007. Ekologicheskoe znachenie poimy v rechnykh ekosistemakh [Ecological significance of floodplains in river ecosystems]. *Uchenye zapiski Rossiiskogo gosudarstvennogo gidrometeorologicheskogo universiteta [Scientific notes of the Russian State Hydrometeorological University]* **5**, 112–118. (In Russian).

Fedyaeva, L.A., Fedyaev, R.A., 2020. Struktura zooplanktona nizhnei zony protokov del'ty Volgi v gody razlichnoi vodnosti [The structure of zooplankton of the lower zone of the Volga Delta channels in the years of different water content]. *Tezisy Mezhdunarodnoi konferentsii, posviashchennoi 110-letiiu so dnia rozhdeniia F.D. Mordukhai-Boltovskogo "Ekologiya vodnykh bespozvonochnykh" [Proceedings of the International Conference dedicated to the 110th anniversary of F.D. Mordukhai-Boltovskoy "Ecology of aquatic invertebrates"], 09–13.11.2020.* Filigran', Yaroslavl, Russia, 86. (In Russian).

Fedyaeva, L.A., Fedyaev, R.A., 2022. Zooplankton of macrophyte thickets of different types in kultuk zone of the Volga River Delta in the spring-summer period. *Ecosystem Transformation* **5** (1), 3–18. https://doi.org/10.23859/estr-210708

Frutos, S.M., Poi de Neiff, A.S.G., Neiff, J.J., 2006. Zooplankton of the Paraguay River: a comparison between sections and hydrological phases. *International Journal of Limnology* **42** (4), 277–288.

Gilyarov, A.M., 1987. Dinamika chislennosti presnovodnykh planktonnykh rakoobraznykh [Dynamics of the abundance of freshwater planktonic crustaceans]. Nauka, Moscow, USSR, 191 p. (In Russian).

Gliwicz, Z.M., 2002. On the different nature of top-down and bottom-up effects in pelagic food webs. *Freshwater Biology* **47**, 2296–2312.

Gliwicz, Z.M., 2003. Zooplankton. In: P.E. O'Sullivan, C.S. Reynolds (eds.), *The lakes handbook. Limnology and limnetic ecology.* Blackwell, Malden, Oxford, UK, 461–516.

Gorbunov, A.K., Kosova, A.A., 1991. Sostoianie zooplanktona vodoemov nizov'ev del'ty Volgi v 1986–1990 [The state of zooplankton of reservoirs of the lower reaches of the Volga Delta in 1986–1990]. *Materialy otchetnoi sessii nauchnogo otdela Astrakhanskogo zapovednika za 1986–1990 gg. [Proceedings of the reporting session of the Scientific Department of the Astrakhan Reserve for 1986–1990].* Astrakhan, Russia, 16–18. (In Russian).

Gorbunov, A.K., Gorbunova, A.V., Kosova, A.A., 1996. Zooplankton vodoemov del'ty Volgi v usloviiakh povysheniia urovnia Kaspiiskogo moria [Zooplankton of reservoirs of the Volga Delta under conditions of rising Caspian Sea level]. *Materialy VII s'ezda Gidrobiologicheskogo obshhestva RAN. T. 2 [Proceedings of the VII Congress of the Hydrobiological Society of the Russian Academy of Sciences. Vol. 2], Kazan, 14–20.10.1996.* Poligraf, Kazan, Russia, 120–121. (In Russian).

Gorbunov, A.K., Gorbunova, A.B., Kosova, A.A. 1999. Zooplankton avandel'ty Volgi v period povysheniia urovnia Kaspiiskogo moria [Zooplankton of the Volga avandelta during the rise of the Caspian Sea level]. In: Litvinova, N.A. (ed.), *Tezisy dokladov yubileinoi nauchnoi konferentsii, posviashhennoi 80-letiiu Astrakhanskogo zapovednika* "*Sostoianie, izuchenie i sokhranenie prirodnykh kompleksov Astrakhanskogo biosfernogo zapovednika v usloviiah povysheniia urovnia Kaspiiskogo moria i usilivaiushheisia antropogennoi nagruzki [Book of Abstracts of the anniversary scientific conference dedicated to the 80th anniversary of the Astrakhan Nature Reserve "The state, study and conservation of natural complexes of the Astrakhan Biosphere Reserve in the conditions of rising Caspian Sea level and increasing anthropogenic load"].* CNTEN, Astrakhan, Russian, 18–19. (In Russian).

Gorbunov, A.K., Gorbunova, A.B., Kosova, A.A., 2003. Osobennosti razvitiia zooplanktona [Features of zooplankton development]. *Strukturnye izmeneniia ekosistem Astrakhanskogo biosfernogo zapovednika, vyzvannye pod'emom urovnka Kaspiiskogo moria [Structural changes in the ecosystems of the Astrakhan Biosphere Reserve caused by the rise of the Caspian Sea level].* Volga Publishing House, Astrakhan, Russia, 54–58. (In Russian).

Gorbunov, K.V., 1976. Vliianie zaregulirovaniia Volgi na biologicheskie processy v ee del'te i biostok [Influence of regulation of the Volga to biological processes in its delta and bio-drainage]. Nauka, Moscow, USSR, 219 p. (In Russian).

Gorbunova, Yu.A., 2005. Produktivnost' fitoplanktona del'ty Volgi [Productivity of phytoplankton of the Volga Delta]. *PhD in Biology thesis abstract.* Borok, Russia, 24 p. (In Russian).

Gulyas, P., 2002. Zooplankton. In: Liška, I. et al. (eds.), *Joint Danube Survey. Technical report of the international commission for the protection of the Danube River.* ICPDR, Viena, Austria, 123–137.

Gutel'makher, B.L. Sadchikov, A.P., Filippova, T.G., 1988. Pitanie zooplanktona [Nutrition of zooplankton]. *Itogi nauki i tehniki. Seriia: Obshhaia ekologiia. Biocenologiia. Gidrobiologiia [Results of science and technology. Series: General Ecology. Biocenology. Hydrobiology]* **6**, 1–156. (In Russian).

Hrbaček, J., 1962. Species composition and the amount of zooplankton in relation to the fish stock. *Rozpravy Ceske akademie ved a umeni. Trida II, Mathematicko-prirodovedecka* **72** (10), 10–16.

Ivlev, V.S., 1940. Materialy k hkarakteristike vodoemov Astrakhanskogo zapovednika [Materials for the characteristics of reservoirs of the Astrakhan Nature Reserve]. *Trudy Astrkahanskogo Zapovednika [Proceedings of the Astrakhan Nature Reserve]* **3**, Russia, 299 – 368. (In Russian).

José de Paggi, S., 1993. Composition and seasonality of planktonic rotifers in limnetic and littoral regions of a floodplain lake (Paraná river system). *Revue hydrobiology tropicale* **26**, 53–63.

José de Paggi, S.B., Devercelli, M., Molina, F.R., 2014. Zooplankton and their driving factors in a large subtropical river during low water periods. *Fundamental and Applied Limnology* **184** (2), 125–139.

José de Paggi, S., Paggi, J. C., 2007. Zooplankton. In: Iriondo, M.H. et al. (eds.), *The Middle Paraná River: limnology of a subtropical wetland.* Springer Berlin, New York, Germany, 229–249.

Katunin, D.N., 1971. Zalivanie volzhskoj del'ty v usloviiakh raboty Volgo-Kamskogo kaskada gidroelektrostantsii [Flooding of the Volga delta in the conditions of operation of the Volga-*Kama cascade of hydroelectric power plants]. Trudy KaspNIRh [Proceedings of Volgo-Caspian Branch of the All-Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography (KaspNIRKh)]* **26**, 35–41. (In Russian).

Khalafyan, A.A., 2007. STATISTICA 6. Statisticheskii analiz dannykh [STATISTICA 6. Statistical data analysis]. Binom-Press, Moscow, Russia, 512 p. (In Russian).

Keckeis, S., Baranyi, C., Hein, T., Holarek, C., Riedler, P., et. al, 2003. The significance of zooplankton grazing in a floodplain system of the River Danube. *Journal of Plankton Research* **25**, 243–253.

Kirk, K.L., Gilbert, J.J., 1990. Suspended clay and the population dynamics of planktonic rotifers and cladocerans. *Ecology* **7**, 1741–1755.

Kizina, L.P., 1999. Vliianie urovennogo rezhima moria na raspredelenie ryb v nizov'iahk del'ty Volgi [The influence of the sea level regime on the distribution of fish in the lower reaches of the Volga Delta]. In: Litvinova, N.A. ed.), *Tezisy dokladov yubileinoi nauchnoi konferentsii, posviashhennoi 80-letiiu Astrakhanskogo zapovednika* "*Sostoianie, izuchenie i sokhranenie prirodnykh kompleksov Astrakhanskogo biosfernogo zapovednika v usloviiakh povysheniia urovnia Kaspiiskogo moria i usilivaiushheisia antropogennoi nagruzki" [Book of Abstracts of the anniversary scientific conference dedicated to the 80th anniversary of the Astrakhan Nature Reserve "The state, study and conservation of natural complexes of the Astrakhan Biosphere Reserve in the conditions of rising Caspian Sea level and increasing anthropogenic load"].* CNTEN, Astrakhan, Russia, 38–39. (In Russian).

Kizina, L.P. Ponomaryova, I.V., 2009. K otsenke urozhainosti poloinykh nerestilishch Astrakhanskogo biosfernogo zapovednika v meniaiushhihsia usloviiakh obvodneniia [To the assessment of the yield of hollow spawning grounds of the Astrakhan Biosphere Reserve in changing conditions of flooding]. *Trudy Astrakhanskogo gosudarstvennogo prirodnogo biosfernogo zapovednika [Proceedings of the Astrakhan State Natural Biosphere Reserve]* **14**, 123–139. (In Russian).

Koblitskaya, A.F., 1958. Sezonnye migratsii molodi ryb v nizov'ikah del'ty Volgi v period, predshestvuiushhii zaregulirovaniiu stoka [Seasonal migrations of young fish in the lower Volga Delta in the period preceding the regulation of runoff]. *Trudy Astrakhanskogo zapovednika [Works of the Astrakhan Reserve]* **4**, 209–235. (In Russian).

Koblitskaya, A.F., 1966. Izuchenie neresta presnovodnykh ryb [Study of the spawning of fluvial anadromous fishes]. Pishchevaya promyshlennost', Moscow, USSR, 110 p. (In Russian).

Koblitskaya, A.F., 1992. Vliianie prirodnykh i antropogennykh faktorov na produktivnost' nerestilishch ust'evoi oblasti reki Volga [The influence of natural and anthropogenic factors on the productivity of spawning grounds of the estuary region of the Volga River]. *Tezisy dokladov 1-I mezhdunarodnoi*

konferentsii “Biologicheskie resursy Kaspiiskogo moria” [Book of Abstracts of the 1st International conference “Biological resources of the Caspian Sea”]. Astrakhan, Russia, 170–172. (In Russian).

Kosova, A.A., 1957. Dinamika planktona i bentosa na poloiakh nizov’ev del’ty Volgi [Dynamics of plankton and benthos in the lower reaches of the Volga Delta]. *Trudy Gidrobiologicheskogo obshhestva [Proceedings of the Hydrobiological Society]* **8**, 145–156. (In Russian).

Kosova, A.A., 1958. Sostav i raspredelenie zooplanktona i bentosa v zapadnoi chasti nizov’ev del’ty Volgi [Composition and distribution of zooplankton and benthos in the western part of the lower reaches of the Volga Delta]. *Trudy Astrakhanskogo Zapovednika [Proceedings of the Astrakhan Nature Reserve]* **4**, 159–194. (In Russian).

Kosova, A.A., 1960. Sezonnye izmeneniia planktona i bentosa na poloiah nizhnei zony del’ty Volgi [Seasonal changes in plankton and benthos in the lower zone of the Volga Delta]. *Trudy Vsesoiuznogo Gidrobiologicheskogo obshhestva [Proceedings of the All-Union Hydrobiological Society]* **10**, 1–266. (In Russian).

Kosova, A.A., 1965a. Pitanie molodi ryb v kultuchnoi zone i v avandel’te Volgi [Feeding of juvenile fish in the kultuch zone and in the Volga delta]. *Trudy Astrakhanskogo Zapovednika [Proceedings of the Astrakhan Nature Reserve]* **10**, 1–177. (In Russian).

Kosova, A.A., 1965b. Zooplankton zapadnoi chasti nizov’ev del’ty Volgi v period regulirovaniia stoka [Zooplankton of the western part of the lower reaches of the Volga Delta during the period of flow control]. In: Zenkevich, L.A. (ed.), *Izmeneniia biologicheskikh kompleksov Kaspiiskogo moria za poslednie desiatiletiia [Changes in the biological complexes of the Caspian Sea over the past decades]*. Nauka, Moskow, USSR, 98–135. (In Russian).

Kosova, A.A., 1968a. Zooplankton nizov’ev del’ty Volgi posle zaregulirovaniia stoka reki [Zooplankton of the lower reaches of the Volga Delta after the regulation of the river flow]. *Materialy nauchnoi sessii, posviashhennoi 50-letiiu Astrakhanskogo Gosudarstvennogo zapovednika [Proceedings of the scientific session dedicated to the 50th anniversary of the Astrakhan State Reserve]*. Astrakhan, USSR, 97–98. (In Russian).

Kosova, A.A., 1968b. Ekologicheskaia kharakteristika zooplanktona tipichnykh vodoemov del’ty reki Volgi [Ecological characteristics of zooplankton of typical reservoirs of the Volga River delta]. *Tezisy dokladov 1-I konferentsii po izucheniiu vodoemov basseina Volgi [Abstracts of the 1st conference on the study of reservoirs of the Volga basin].* Togliatti, USSR, 113–115. (In Russian).

Kosova, A.A., 1970. Sezonnye izmeneniia zooplanktona protoki Bystroi posle zaregulirovaniia stoka reki Volgi [Seasonal changes in zooplankton of the Bystraya Duct after regulation of the flow of the Volga River]. *Trudy Astrakhanskogo gosudarstvennogo zapovednika [Proceedings of the Astrakhan State Reserve]* **13**, 195–218. (In Russian).

Kosova, A.A., Gorbunov, A.K., 1989. Zooplankton vremennykh vodoemov del’ty Volgi – poloev i puti optimizatsii rezhima polovod’ia [Zooplankton of temporary reservoirs of the Volga – poloi delta and ways to optimize the flood regime]. *Materialy nauchno-prakticheskoi konferentsii, posviashhennoi 70-letiiu Astrakhanskogo biosfernogo zapovednika “Problemy izucheniia ohraniaemykh prirodnykh territorii Astrakhanskoi oblasti” [Proceedings of the scientific and practical conference dedicated to the 70th anniversary of the Astrakhan Biosphere Reserve “Problems of studying protected natural territories of the Astrakhan region”]*. Astrakhan, Russia, 13–16. (In Russian).

Kosova, A.A., Gorbunov, A.K., Gorbunova, A.B., 1989. Fauna bespozvonochnykh tolshchi vody vodoemov del’ty Volgi, ee izuchennost’ i izmeneniia [Invertebrate fauna of the water column of the Volga Delta reservoirs: its study and changes]. *Tezisy dokladov Vsesoiuznogo soveshchaniia po probleme kadastra i ucheta zhivotnogo mira [Book of Abstracts of All-Union meeting on the problem of cadastre and accounting of wildlife]* **4**. Ufa, USSR, 37–38. (In Russian).

Kosova, A.A., Gorbunov, K.V., Gorbunov, A.K., Tavonius, A.V., 1984. Plankton osnovnykh tipov vodno-bolotnykh ugodii nizov'ev del'ty Volgi [Plankton of the main types of wetlands of the lower reaches of the Volga Delta]. In: Krivonosov, G.A. (ed.), *Prirodnye ekosistemy del'ty Volgi [Natural ecosystems of the Volga Delta]*. Geographical Society of the USSR, Leningrad, USSR, 49–61. (In Russian).

Krivenkova, I.F., 2018. Znachenie fitofil'nogo zooplanktona dlia ekosistemy ozera Kenon [The importance of phytophilic zooplankton for the ecosystem of Lake Kenon]. *Uchenye zapiski ZabGU [Scientific notes of Transbaikal State University]* **13** (1), 60–65. (In Russian).

Kryuchkova, N.M., 1989. Troficheskie vzaimootnosheniia zoo- i fitoplanktona [Trophic relationships of zoo- and phytoplankton]. Nauka, Moscow, USSR, 124 p. (In Russian).

Lake, P.S., 2003. Ecological effects of perturbation by drought in flowing waters. *Freshwater Biology* **48**, 1161–1172.

Lansac Tôha, F.A., Bonecker, L., Velho, C.C., Machado Velho, L.F., 2004. Composition, species richness and abundance of the zooplankton community. In: Thomaz, S.M. et al., (eds.), *The Upper Paraná and its floodplain. Fisical aspects, ecology and conservation.* Backhuys, Leinden, 145–190.

Levashina, N.V., Ivanov, V.P. 2014. Promyslovoe ispol'zovanie populyatsii leshcha (*Abramis brama* Linnaeus, 1758) v Volgo-Kaspiiskom raione [Fishery application of bream population (*Abramis brama* Linnaeus, 1758) in the Volga-Caspian region]. *Vestnik AGTU. Seriya: Rybnoe khozyaistvo [Bulletin of Astrakhan State Technical University. Series: Fisheries]* **2**, 37–49. (In Russian).

Lin, Q., You, W.H., Fengjie, X.U., Qiujia, Y.U., Huaguang, Y.U., 2014. Zooplankton community structure and its relationship with environmental factors in Dishui Lake. *Acta Ecologica Sinica*, **34** (23), 6918–6929. https://dio.org/10.5846/stxb201303010332

Litvinov, K.V., 2018. Analiz sovremennykh zakonomernostei migratsionnoi aktivnosti poluprohodnykh i tuvodnykh ryb v vesenne-letnii period v vodoemakh Astrakhanskogo zapovednika [Analysis of modern patterns of migratory activity of semi-anadromous and non-migratory fish in spring-summer in the reservoirs of the Astrakhan reserve]. *PhD in Biology thesis].* Astrakhan, Russia, 122 p. (In Russian).

Litvinov, K.V., Podolyako, S.A., 2014. Vliianie gidrologicheskogo rezhima na hod nerestovykh migracii ryb raznykh ekologicheskikh grupp v nizhniuiu zonu del'ty Volgi [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]. *Astrakhanskii vestnik ekologicheskogo obrazovaniia [Astrakhan Bulletin of Environmental Education]* **4** (30), 102–109. (In Russian).

Metodicheskie rekomendatsii po sboru i obrabotke materialov pri gidrobiologicheskikh issledovaniiakh na presnovodnykh vodoemakh. Zooplankton i ego produkciia [Methodological recommendations for the collection and processing of materials in hydrobiological research on freshwater reservoirs. Zooplankton and its products], 1982. Vinberg, G.G., Lavrentieva, G.M. (eds.). State Scientific Research Institute of Lake and River Fisheries (GosNIORKh), Leningrad, USSR, 33 p. (In Russian).

Mikhailov, V.N., 1988. Gidrologiia ust'ev rek [Hydrology of estuaries of rivers]. Moscow State University, Moscow, USSR, 176 p. (In Russian).

Mikhailov, V.N., 1997. Ust'ia rek Rossii i sopredel'nykh stran: proshloe, nastoiashhee, budushchee [Estuaries of rivers of Russia and neighboring countries: past, present, future]. GEOS, Moscow, Russia, 413 p. (In Russian).

Murdoch, W.W., 1969. Switching in general predators: experiments on predator specificity and stability of prey populations. *Ecological Monographs* **39**, 335–354.

Murdoch, W.W., Avery, S., Smyth, M.E.B., 1975. Switching in predatory fish. *Ecology* **56**, 1094–1105.

Nigamatzyanova, G.R., Frolova, L.A., Chetverova, A.A., Fedorova, I.V., 2015. Gidrobiologicheskie issledovaniia protok ust'evoi oblasti reki Leny [Hydrobiological studies of channels of the estuary region of the Lena River]. *Uchenye zapiski Kazanskogo Universiteta. Estestvennye nauki [Scientific notes of Kazan University. Natural sciences]* **157** (4), 96–108. (In Russian).

Podolyako, S.A., 2013. Osobennosti estestvennogo vosproizvodstva presnovodnykh ryb nizov'ev del'ty Volgi v sovremennykh usloviiakh [Features of the natural reproduction of freshwater fish of the lower Volga Delta in modern conditions]. *PhD in Biology thesis abstract*. Astrakhan, Russia, 27 p. (In Russian).

Podolyako, S.A., 2014. K voprosu sootvetstviia parametrov polovod'ia v nizhnei zone del'ty Volgi trebovaniiam k vosproizvodstvu ryb v poloiakh nizhnei zony del'ty v 2010–2013 gg. na primere territorii Astrakhanskogo gosudarstvennogo zapovednika (Damchikskii uchastok) [On the compliance of flood parameters in the lower Volga Delta zone with the requirements for fish reproduction in the lower delta zone in 2010–2013 by the example of the Astrakhan State Reserve (Damchik site)]. *Astrakhanskii vestnik ekologicheskogo obrazovaniia [Astrakhan Bulletin of Environmental Education]* **3** (29), 60–66. (In Russian).

Podolyako, S.A., 2018. Usloviia formirovaniia poloinoi sistemy nizhnei zony del'ty Volgi (2011–2015) [Conditions of formation of the hollow system of the lower zone of the Volga delta (2011–2015)]. *Trudy Astrakhanskogo gosudarstvennogo prirodnogo biosfernogo zapovednika [Proceedings of the Astrakhan State Natural Biosphere Reserve]* **17**, 103–112. (In Russian).

Pourriot, R., Benest, D., Champ, P., Rougier, C., 1982. Influence de quelques facteurs du milieux sur la composition et dynamique saisonniere du zooplancton de la Loire. *Acta Oecologica Generalis* **3**, 353–371. (In French).

Rzózka, J., 1976. Zooplankton of the Nile System. In: Rzóska, J. (ed.), *The Nile, Biology of Ancient River.* Junk, Hague, Netherlands, 333–344.

Schöll, K., Kiss, A., Dinka, M., Berczik, A., 2012. Flood-pulse effects on zooplankton assemblages in a river-floodplain system (gemenc floodplain of the Danube, Hungary). *International Review of Hydrobiology* **97**, 41–54.

Shtepina, L.A., 2013. Bioraznoobrazie soobshhestv zooplanktona vodoemov nizhnei zony protokov del'ty Volgi [Biodiversity of zooplankton communities of reservoirs of the lower zone of the Volga Delta channels]. *Vestnik Saratovskogo gosudarstvennogo tehnicheskogo universiteta [Bulletin of Saratov State Technical University]* **3** (72), 188–192. (In Russian).

Skorikov, A.S., Bolokhontsev, E.N., Mesner, V.I., 1903. Spisok organizmov, naidennykh Volzhskoi biologicheskoi stanciei v raione ee deiatel'nosti i dosele opredelennykh (1900–1902 gg.) [List of organisms found by the Volga Biological Station and hitherto defined (1900–1902)]. *Ezhegodnik Volzhskoi biologicheskoi stantsii [Yearbook of the Volga Biological Station]* **1**, 1–16. (In Russian).

Stenson, J., Bohlin, T., Henrikson, L. et al., 1978. Effects of fish removal from a small lake. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* **20**, 794–801.

Stolbunova, V.N., Stolbunov, I.A., 2010. Zooplankton kak kormovoi resurs molodi ryb v pribrezhnom melkovod'e Rybinskogo vodohranilishcha [Zooplankton as a feed resource of juvenile fish in the coastal shallow waters of the Rybinsk reservoir]. *Vestnyk of Dnipropetrovsk University. Biology. Ecology [Bulletin of Dnepropetrovsk University. Biology. Ecology]* **18** (2), 106–111. (In Russian).

Taradina, D.G., Chavychalova, N.I., 2017. O estestvennom vosproizvodstve poluprohodnykh i nekotorykh rechnykh vidov ryb v nizov'iah r. Volga v 2011–2015 gg. [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. Vodnye biologicheskie resursy [Proceedings of All-Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography (VNIRO). Aquatic biological resources]* **166**, 85–108. (In Russian).

Taradina, D.G., Chavychalova, N.I., Vlasenko, S.A., Vasil'chenko, O.V., Nikitin, E.V., 2008. Effektivnost' i usloviia estestvennogo vosproizvodstva vobly i leshcha na nerestilishchah del'ty r. Volgi [The effectiveness and conditions of natural reproduction of vobla and bream on the spawning grounds in the delta of the Volga River]. *Materialy Mezhdunarodnoi konferentsii "Kompleksnyi podkhod k probleme sokhraneniia i vosstanovleniia bioresursov Kaspiiskogo basseina [Proceedings of the International Conference "Integrated approach to the problem of conservation and restoration of biological resources of the Caspian basin"].* Volgo-Caspian Branch of the All-Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography (KaspNIRKh), Astrakhan, Russia, 157–161. (In Russian).

Trindade, C.R.T., Landeiro, V.L., Schneck, F., 2018. Macrophyte functional groups elucidate the relative role of environmental and spatial factors on species richness and assemblage structure. *Hydrobiologia* **823** (1), 217–230. https://doi.org/10.1007/s10750-018-3709-6

Vasil'chenko, O.N., 1977. O vosproizvodstve poluprohodnykh ryb v del'te Volgi [On the reproduction of semi-aquatic fish in the Volga Delta]. *Trudy VNIRO [Proceedings of All-Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography]* **127**, 133–144. (In Russian).

Vásquez, E., Rey, J., 1989. A longitudinal study of zooplankton along the lower Orinoco River and its Delta (Venezuela). *Annales de Limnologie* **25**, 107–120.

Vetlugina, T.A., 2012. Promyslovo-biologicheskaya kharakteristika populyatsii severokaspiiskoi vobly (*Rutilus rutilus caspicus*) v 2007–2011 gg. [Fishery-biological characteristics of the northern-Caspian roach population (Rutilus rutilus caspicus) in 2007–2011]. *Rybokhozyaistvennye issledovaniya v nizov'yakh reki Volgi i Kaspijskom more [Fisheries research in the lower reaches of the Volga River and the Caspian Sea]*. Volgo-Caspian Branch of the All-Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography (KaspNIRKh), Astrakhan, Russia, 41–43. (In Russian).

Wallace, R.L., Snell, T.W., Ricci, C., Nogrady, T., 2006. Rotifera. Biology, ecology and systematics. In: *Guides to the identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World*. Backhuys, Leiden, Netherlands, 1–299.

Zalocar de Domitrovic, Y., 2002. Structure and variation of the Paraguay River phytoplankton in two periods of its hydrological cycle. *Hyrobiologia* **472**, 177–196.

Zhang, C., Zhong, R., Wang, Z., Montaña, C.G., Song, Y., Pan, K., Wu, Y., 2019. Intra-annual variation of zooplankton community structure and dynamics in response to the changing strength of bio manipulation with two planktivorous fishes. *Ecological Indicators* **101**, 670–678. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.01.05

Zinov'ev, A.F. 1947. Plankton poloev i il'menei del'ty r. Volgi i ego kormovoe znachenie dlia molodi promyslovykh ryb [Plankton of poloi and ilmeni of the Volga River delta and its forage value for juvenile commercial fish]. *Trudy Volgo-Kaspiiskoi nauchno-rybnoi stantsii [Proceedings of the Volga-Caspian Scientific and Fishing Station]* **9** (1), 138–161. (In Russian).

Zinoviev, A.F., 1970. Sezonnye izmeneniya planktona vodoemov Damchikskogo uchastka Astrakhanskogo zapovednika v 1945 [Seasonal changes in the plankton of reservoirs of the Damchik section of the Astrakhan Reserve in 1945]. *Trudy Astrakhanskogo Zapovednika [Proceedings of the Astrakhan Nature Reserve]* **13**, 183–194. (In Russia).