



Научная статья

# Зоопланктон разнотипных зарослей макрофитов культурной зоны дельты Волги в весенне-летний период

Л.А. Федяева<sup>1\*</sup>, Р.А. Федяев<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Институт физиологически активных веществ Российской академии наук, 142432, Россия, Московская обл., Ногинский р-н, г. Черноголовка, Северный пр., д. 1

<sup>2</sup> Хоперский государственный природный заповедник, 397418, Россия, Воронежская обл., Новохопёрский р-н, пос. Варварино, ул. Лесная, д. 61

\*shtepina.l@mail.ru

Поступила в редакцию: 08.07.2021

Доработана: 15.11.2021

Принята к печати: 22.10.2021

Опубликована онлайн: 15.02.2022

DOI: 10.23859/estr-210708

УДК 574.583

**Аннотация.** Описаны особенности структуры зоопланктона растительных ассоциаций культурной зоны дельты Волги в весенне-летний период. Выявлено, что в смешанных зарослях и зарослях настоящих водных растений зоопланктон отличался высокими количественными характеристиками, а в зарослях погруженных растений – низкими. К факторам, оказывающим влияние на формирование зоопланктона, отнесены миграции и нагул молоди рыб, степень зарастания, температурные условия и процессы деструкции органического вещества. Обсуждаются смены ведущей роли этих факторов в течение весенне-летнего периода.

**Ключевые слова:** планктон, растительные ассоциации, молодь рыб.

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

## Введение

Вследствие уменьшения стока р. Волги и маловодного периода с 2006 г. в дельте Волги формируются специфические условия, связанные со снижением глубин и увеличением степени зарастания. В этой ситуации использование пойменных массивов нижней части дельты в качестве нерестилищ для полупроходных и туводных видов рыб ограничены; их размножение и развитие возможно в культурной зоне дельты и островной зоне аванделы Волги (Литвинов, 2018; Подоляко, 2013; Тарадина и др., 2008). В связи с этими изменениями особую актуальность приобретает изучение структуры зоопланктона, основные характеристики видового богатства которого являются важными показателями экологических процессов

и состояния окружающей среды (Lin et al., 2014; Trindade et al., 2018). Известно, что в литоральной области культурной зоны и аванделы дельты р. Волги его количественные характеристики во много раз выше, чем в сублиторали (Косова, 1958, 1965, 1968). В зарослях макрофитов создаются условия, благоприятные для обитания большого количества разнообразных планктонных организмов (Крылов, 2005; Мухортова, 2007; Черняева и Кривенкова, 2013). Фитофильный зоопланктон активно участвует в вовлечении аллохтонной органики, детрита, бактерио- и фитопланктона в пищевые сети, выступает основным компонентом кормовой базы рыб, важным агентом самоочищения. Известна асинхронность количественного развития зоопланктона (доминирование разных комплек-

сов в отдельных растительных ассоциациях), которая связана с разностью темпов вегетации макрофитов, их морфологическими особенностями, неравномерностью пророста рыб (Гаврилко, 2017; Наумова, 1992). Ранее была выявлена корреляция между степенью зарастания култушной зоны дельты р. Волги и количественными показателями планктонных беспозвоночных (Литвинова и Федяева, 2016).

Цель настоящей работы – анализ структуры зоопланктона разнотипных зарослей макрофитов култушной зоны дельты р. Волги при разной степени зарастания в течение весенне-летнего периода.

## Материал и методы исследования

Первичный материал собирали в 2012–2013 гг. на территории Обжоровского участка Астраханского заповедника в култушной зоне в районе устья протока Кутум и острова Блинов; период взятия проб – от начала вегетации макрофитов в мае до начала деструктивных процессов в августе. По объему стока р. Волги у г. Волгограда 2012 г. относился к разряду маловодных (объем стока составил 240 км<sup>3</sup> в год), а 2013 г. считался средневодным (271 км<sup>3</sup>).

Сборы первичного материала проводили в трех типах растительных ассоциаций: погруженная растительность (16 проб), настоящая водная растительность (8 проб), смешанные заросли земноводной и настоящей водной растительности (15 проб). Участки с погруженной растительностью находились в зоне банчин<sup>1</sup>, смешанных зарослей – вблизи от них (1–2 м), а настоящих водных растений – на удалении (15–20 м). При отборе проб воду в объеме 100 л процеживали через планктонную сеть с размером ячеек 64 мкм; камеральную обработку проводили стандартными методами (Методические рекомендации..., 1982). Параллельно измеряли растворенный в воде кислород и температуру воды при помощи термооксиметра («Экотест-2000-Т»).

По данным Н.В. Литвиновой и Л.А. Федяевой (2016), земноводная растительность на участке устья протока Кутум объединяет высокотравную (тростник южный *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud, 1841, рогоз узколистный *Typha angustifolia* Linnaeus, 1753) и низкотравную (ежеголовник прямой *Sparganium erectum* Linnaeus, 1753) формации. Тростниково-ежеголовнико-

во-рогозовая ассоциация является ценозообразующей для мелководного участка култушной зоны. Настоящая водная растительность здесь включает рогульник *Trapa natans* Linnaeus, 1753, валлиснерию спиральную *Vallisneria spiralis* Linnaeus 1753, рдест гребенчатый *Potamogeton pectinatus* Linnaeus, 1753, сальвинию плавающую *Salvinia natans* Linnaeus, 1753, ряски (род *Lemna*), в том числе многокоренник обыкновенный *L. polyrrhiza* Linnaeus, 1753, водокрас лягушачий *Hydrocharis morsus-ranae* Linnaeus, 1753, роголистник темно-зеленый *Ceratophyllum demersum* Linnaeus, 1753. Земноводная высокотравная растительность в районе северо-восточной оконечности о-ва Блинов представлена двумя наиболее массовыми видами: тростником южным и рогозом узколистным. Заросли настоящей водной растительности на этом участке включали рогульник, кувшинку белую *Nymphaea alba* Linnaeus, 1753, рдест блестящий *Potamogeton lucens* Linnaeus, 1753, сальвинию плавающую, ряску, водокрас лягушачий, многокоренник обыкновенный и роголистник темно-зеленый. Погруженная растительность на обоих исследованных участках представлена роголистником темно-зеленым. В ходе работы проводилась оценка проективного покрытия растительности исследуемых участков (Грейг-Смит, 1967). Анализ зоопланктона осуществлялся по удельному видовому богатству ( $S$ ), численности ( $N$ ), биомассе ( $B$ ), индексам видового сходства Сересена (Sørensen, 1948), видового разнообразия Шеннона, рассчитанного по биомассе (Shannon and Weaver, 1949). Кроме обычных групп зоопланктона, учитывали количественные показатели Protista. Доминантами считали виды, доля которых в общей численности и биомассе была более 10%.

Статистическую обработку данных проводили с использованием параметрических (ANOVA, Student's T-Test) методов с применением пакетов программ Excel, STATISTICA 10 (Халафян, 2007).

## Результаты

В течение периода исследования максимальное количество видов беспозвоночных отмечено в смешанных зарослях земноводных и настоящих водных растений – 109, в том числе Rotifera – 49, Copepoda – 20, Cladocera – 33, Protista – 7. Минимальным видовым богатством беспозвоночных отличались заросли настоящих водных растений – здесь обнаружено 80 видов, среди которых Rotifera – 35, Copepoda – 13, Cladocera – 25, Protista – 7. В зарослях погруженных растений зарегистрировано 95 видов планктонных беспозвоночных: Rotifera – 44, Copepoda – 19, Cladocera – 25, Protista – 7.

В мае степень зарастания участков составляла < 50%. Температура воды оказалась выше среди погруженных растений ( $F = 7,2$ ;  $p = 0,04$ ),

<sup>1</sup> Банчины – русловые понижения в дельте Волги. Банчина представляет собой продолжение протока, образуется водным потоком; она не имеет сплошных надводных берегов и может изменять свое местоположение. Со временем вдоль них образуются узкие, сильно вытянутые по течению острова и косы. Это начальная стадия формирования дельтового протока в низовьях Волги; ложбина стока в слабовыраженной депрессии, где появляется течение после ливней (Белевич, 1958; Каспийская энциклопедия, 2004).

Табл. 1. Показатели температуры воды (WT) и растворенного кислорода (DO) среди растительности.

Тип растительности	DO, мг/л				WT, °C			
	май	июнь	июль	август	май	июнь	июль	август
Погруженная растительность	5.8 ± 2.0	7.4 ± 1.8	4.0 ± 2.0	5.5 ± 1.3	20.6 ± 1.1	25.1 ± 3.3	26.1 ± 0.8	24.1 ± 0.6
Смешанные растения	5.6 ± 2.9	6.0 ± 0.1	2.6 ± 0.6	5.9	16.7 ± 2.3	24.4 ± 3.6	26.1 ± 1.7	25.2
Настоящие водные растения	–	5.4 ± 0.3	3.3 ± 0.9	3.8	–	27.2	27.9 ± 2.2	26.1

а количество растворенного в воде кислорода в разных типах зарослей варьировало незначительно (Табл. 1). Сходство видового состава зоопланктона среди погруженных растений и смешанных зарослей земноводных и настоящих водных растений составляло 20.5%.

Большая часть количественных показателей зоопланктона в смешанных зарослях была значительно выше, чем среди погруженных растений; различия общей численности и биомассы, а также доли коловраток в общей численности оказались статистически достоверными (Табл. 2). Среди погруженных растений статистически достоверно выше была доля Cladocera и простейших в общей биомассе зоопланктона, доля простейших в общей численности; кроме того, отмечено незначительно более высокое значение индекса Шеннона. В смешанных зарослях по численности доминировали *Euchlanis dilatata* (Hauer, 1930), *Trichothria truncata* (Whitelegge, 1889), науплиусы Cyclopoida, в зарослях погруженных растений – *Euchlanis dilatata*, *Difflugia corona* (Wallich, 1864), *D. oblonga* (Ehrenberg, 1838), науплиусы Cyclopoida; по биомассе – *Euchlanis dilatata*, *Brachionus calyciflorus* (Pallas, 1766), *Chydorus sphaericus* (Müller, 1785) и *Euchlanis dilatata*, *Difflugia corona*, *Bosmina longirostris* (O.F. Müller, 1785) соответственно.

В июне степень зарастания всех участков составляла > 50%. Наиболее высокая температура воды отмечалась среди настоящих водных растений, минимальная – среди смешанных зарослей, а среди погруженных растений обнаружено максимальное количество растворенного кислорода (Табл. 1). Наибольшим видовым сходством отличался зоопланктон смешанных зарослей и зарослей настоящих водных растений (51%), между зарослями погруженных и настоящих водных растений, а также погруженных и смешанных зарослей сходство было ниже – 28.0 и 25.7% соответственно.

Среди погруженных растений при степени зарастания 50–75% в составе зоопланктона количественно преобладали Rotifera и Protista; основу биомассы составляли Cladocera (Табл. 3). По численности доминировали *Difflugia oblonga*, *D. corona*, копепоиды Cyclopoida, *Euchlanis dilatata*, по биомассе – *Euchlanis dilatata*, копепоиды Cyclopoida, *Eucyclops serrulatus* (Fischer, 1851), *Scapholeberis mucronata* (O.F. Müller, 1776). В смешанных зарослях земноводных и настоящих водных растений при степени зарастания 50–75% по численности преобладали Rotifera, доминировали *Euchlanis dilatata*, *Difflugia obloga*, ювенильные Cyclopoida. Основу биомассы здесь составляли Cladocera за счет *Simocephalus (Crownocephalus) serrulatus* (Koch, 1841), *Scapholeberis mucronata*, *Eurycercus lamellatus* (O.F. Müller, 1776). При увеличении степени зарастания до 75–100% возрастало удельное видовое богатство зоопланктона, снижался индекс Шеннона; основу численности составляли Protista, доминировали *Arcella discoidea* (Ehrenberg, 1843), *Centropyxis aculeata* (Ehrenberg, 1838), науплиусы Cyclopoida. По биомассе преобладали Cladocera за счет *Simocephalus (Crownocephalus) serrulatus* и *S. vetulus* (O.F. Müller, 1776), *Eurycercus lamellatus*, а также *Megacyclops viridis* (Jurine, 1820). В зарослях настоящих водных растений при степени зарастания 50–75% все таксономические группы беспозвоночных достигали высоких количественных характеристик, однако преобладали Copepoda. По численности доминировали науплиусы Cyclopoida, *Arcella vulgaris* (Ehrenberg, 1830), *Euchlanis dilatata*. Основу биомассы составляли Cladocera за счет *Eurycercus lamellatus*. В смешанных зарослях при степени зарастания до 75–100% и среди настоящих водных растений общие численность и биомасса беспозвоночных, численность ракообразных и простейших статистически достоверно превышали значения в других типах зарослей (Табл. 3). Кроме того, здесь отмечены максимальные удель-

**Табл. 2.** Показатели ( $m \pm SD$ ) зоопланктона в мае в зарослях погруженных растений (I) и в смешанных зарослях земноводных и настоящих водных растений (II) при степени зарастания до 50%. Здесь и далее:  $N$  – численность, тыс. экз./м<sup>3</sup>;  $N$  (%) – доля таксономических групп в общей численности;  $B$  – биомасса, мг/м<sup>3</sup>;  $B$  (%) – доля таксономических групп в общей биомассе;  $S$  – число видов в пробе;  $H_B$  – индекс Шеннона по биомассе;  $F$  – критерий Фишера,  $p$  – уровень значимости; жирным шрифтом выделены статистически достоверные различия.

Показатель		I	II	$F$	$p$
$N$	Общая	4.0 ± 0.7	19.2 ± 10.2	<b>6.1</b>	<b>0.047</b>
	Rotifera	1.1 ± 0.3	13.8 ± 9.2	5.2	0.06
	Copepoda	1.1 ± 0.6	3.6 ± 1.9	4.5	0.07
	Cladocera	0.4 ± 0.3	0.9 ± 1.4	0.3	0.55
	Protista	1.2 ± 0.4	0.7 ± 0.6	0.3	0.55
$N$ (%)	Rotifera	30.1 ± 14.0	66.6 ± 21.6	<b>6.6</b>	<b>0.04</b>
	Copepoda	27.9 ± 13.1	24.9 ± 23.2	0.0	0.84
	Cladocera	10.8 ± 5.2	4.0 ± 4.2	4.0	0.08
	Protista	31.1 ± 4.0	4.2 ± 4.5	<b>69.3</b>	0.0001
$B$	Общая	8.2 ± 4.2	79.9 ± 30.8	<b>15.0</b>	<b>0.008</b>
	Rotifera	1.6 ± 0.9	38.9 ± 30.6	4.1	0.087
	Copepoda	1.07 ± 0.7	28.5 ± 42.8	1.1	0.32
	Cladocera	2.85 ± 2.1	7.2 ± 9.1	0.6	0.45
	Protista	2.6 ± 2.2	1.3 ± 1.2	0.2	0.92
$B$ (%)	Rotifera	24.4 ± 14.9	50.4 ± 37.0	1.2	0.3
	Copepoda	15.9 ± 15.6	28.8 ± 32.9	0.3	0.55
	Cladocera	32.0 ± 7.6	10.7 ± 13.0	<b>6.4</b>	<b>0.04</b>
	Protista	28.2 ± 12.7	1.8 ± 1.5	<b>23.6</b>	<b>0.002</b>
$S$	22.3 ± 8.6	32.0 ± 6.2	3.5	0.10	
$H_B$	3.2 ± 0.9	2.9 ± 0.9	0.2	0.67	

ное видовое богатство и доля Cladocera в общей биомассе зоопланктона, минимальные доля Rotifera и индекс Шеннона. В зарослях настоящих водных растений статистически достоверно выше численность и биомасса Rotifera, доля Copepoda и Cladocera в общей численности зоопланктона. Среди смешанных зарослей при увеличении степени зарастания до 75–100% относительно других участков резко снижались численность и биомасса Rotifera, их доля в общей численности, значительно возрастало количество Protista и Cladocera.

По сравнению с данными, полученными в мае, в июне в зарослях погруженных растений возрастала общая численность и биомасса зоопланктона, доля Rotifera и Protista в общей численности, доля Rotifera в общей биомассе (Рис. 1, Табл. 2, 3). В смешанных зарослях при увеличении степени зарастания до 50–75% незначительно снижалась численность зоопланктона на фоне увеличения доли ракообразных и простейших, а также увеличивалась биомасса зоопланктона за счет

ветвистоусых ракообразных (Рис. 2, Табл. 2, 3). При повышении степени зарастания смешанных зарослей до 75–100% численность зоопланктона значительно возрастала из-за увеличения численности ракообразных и простейших, а биомасса – за счет ветвистоусых ракообразных.

В июле степень зарастания всех участков составила 75–100%. Максимальная температура воды отмечена среди настоящих водных растений, а среди погруженных растений наблюдались минимальная температура и максимальное количество растворенного кислорода (Табл. 1). Сходство видового состава зоопланктона между смешанными зарослями и зарослями погруженных растений составило 31.4%, погруженных и настоящих водных – 34.6%, смешанных и настоящих водных – 48.3%.

Как среди погруженных растений, так и в смешанных зарослях основу численности и биомассы зоопланктона составляли Copepoda (Табл. 4). В зарослях погруженных растений по численности

**Табл. 3.** Показатели ( $m \pm SD$ ) зоопланктона в июне в зарослях погруженных растений при степени зарастания 50–75% (I), земноводных и настоящих водных растений при степени зарастания 50–75% (II) и 75–100% (III), настоящих водных растений при степени зарастания 50–75% (IV). Буквенными индексами отмечены достоверные отличия между показателями. Обозначения как в Табл. 2.

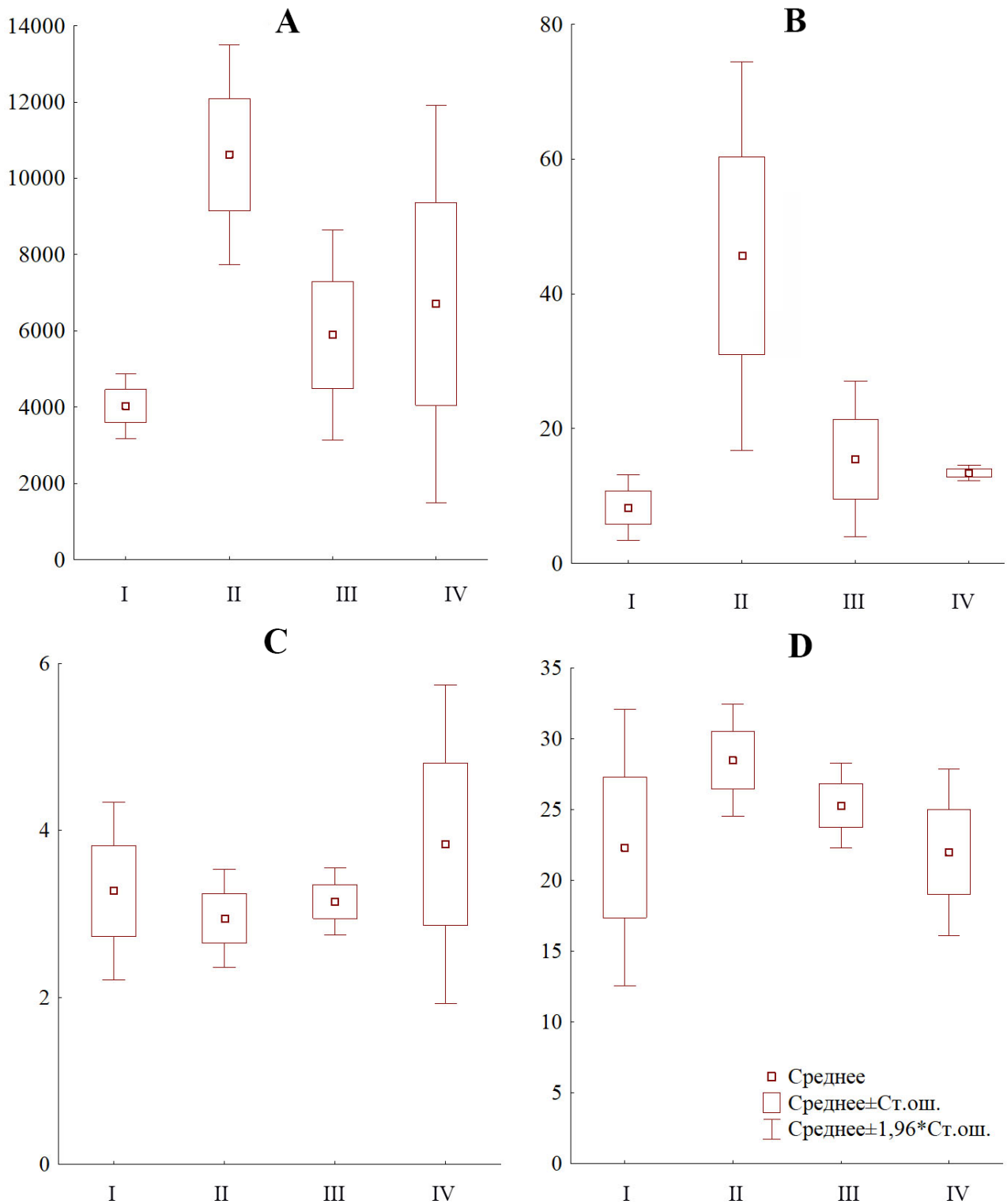
Показатель	I <sup>a</sup>	II <sup>b</sup>	III <sup>b</sup>	IV <sup>г</sup>	F	p	
Общая	10.0 ± 3.1 <sup>б, г</sup>	17.7 ± 9.9 <sup>б, г</sup>	117.4 <sup>а, б, г</sup>	74.8 <sup>а, б, в</sup>	94.2	0.0003	
Rotifera	3.5 ± 2.0 <sup>г</sup>	5.9 ± 2.3 <sup>г</sup>	1.5 <sup>г</sup>	18.9 <sup>а, б, в</sup>	<b>13.2</b>	<b>0.015</b>	
N	Copepoda	2.3 ± 1.5 <sup>б, г</sup>	5.0 ± 2.5 <sup>б, г</sup>	22.8 <sup>а, б</sup>	26.8 <sup>а, б</sup>	<b>51.2</b>	<b>0.001</b>
	Cladocera	0.8 ± 0.7 <sup>б, г</sup>	1.7 ± 1.2 <sup>б, г</sup>	11.1 <sup>а, б, г</sup>	15.8 <sup>а, б, в</sup>	90.7	0.00039
	Protista	3.2 ± 3.1	4.9 ± 3.9	81.9 <sup>а, б, г</sup>	13.2 <sup>а, б, в</sup>	<b>153.3</b>	<b>0.0001</b>
	Rotifera	41.8 ± 27.1	35.5 ± 6.8	1.3	25.3	0.7	0.56
N (%)	Copepoda	21.8 ± 11.4	29.2 ± 2.3	19.5	35.8	0.5	0.69
	Cladocera	7.5 ± 4.1	9.2 ± 1.7	9.4	21.1	3.2	0.13
	Protista	28.7 ± 18.0	26.0 ± 7.3	69.7	25.3	2.0	0.25
	Общая	35.3 ± 30.6 <sup>б, г</sup>	121.5 ± 89.5 <sup>б, г</sup>	1420 <sup>а, б</sup>	1651.0 <sup>а, б</sup>	<b>262.4</b>	<b>0.00004</b>
	Rotifera	8.2 ± 5.7 <sup>г</sup>	22.9 ± 22.1 <sup>г</sup>	0.6 <sup>г</sup>	105.6 <sup>а, б, в</sup>	<b>17.2</b>	<b>0.009</b>
B	Copepoda	7.0 ± 7.1 <sup>б, г</sup>	17.0 ± 15.2 <sup>б, г</sup>	201.8 <sup>а, б</sup>	194.5 <sup>а, б</sup>	<b>156.2</b>	<b>0.00013</b>
	Cladocera	18.2 ± 27.5 <sup>б, г</sup>	91.4 ± 67.5 <sup>б, г</sup>	1160.6 <sup>а, б</sup>	1338.0 <sup>а, б</sup>	<b>264.3</b>	<b>0.00004</b>
	Protista	1.9 ± 1.6	2.7 ± 2.2	57.5 <sup>а, б, г</sup>	12.9 <sup>а, б, в</sup>	<b>270.7</b>	<b>0.00004</b>
	Rotifera	41.1 ± 35.2	15.4 ± 4.1	0.01	6.4	0.4	0.74
B (%)	Copepoda	17.5 ± 14.4	12.0 ± 1.7	14.2	11.7	0.06	0.97
	Cladocera	35.8 ± 30.6	70.5 ± 5.9	81.7	81.0	0.6	0.62
	Protista	5.6 ± 0.5	2.0 ± 0.0	4.0	0.7	0.8	0.52
S		25.7 ± 2.5	33.0 ± 1.4	35.0	41.0	2.4	0.2
H <sub>B</sub>		3.1 ± 0.5	3.0 ± 0.7	2.3	2.3	1.4	0.35

доминировали ювенильные *Cyclopoida*, *Arcella vulgaris*, *Trichocerca rattus* (Müller, 1776), *Lecane bulla* (Gosse, 1851), по биомассе – копепоиды *Cyclopoida*, *Euchlanis dilatata* и *Macrocyclus albidus* (Jurine, 1820). В смешанных зарослях среди доминирующих по численности видов зарегистрированы науплиусы *Cyclopoida*, *Coronatella rectangula* (Sars, 1861), *Lecane bulla*, *Trichocerca rattus*, *Mytilina ventralis* (Ehrenberg, 1830), по биомассе – копепоиды *Cyclopoida*, *Macrocyclus albidus*, *Simocephalus (Crownoccephalus) serrulatus* и *Eurycercus lamellatus*. Copepoda составляли также основу численности в зарослях настоящих водных растений, однако по биомассе преобладали Cladocera. По численности здесь доминировали ювенильные *Cyclopoida*, по биомассе – *Simocephalus (Crownoccephalus) serrulatus*, *Coronatella rectangula*, *Eurycercus lamellatus*, копепоиды *Cyclopoida* и *Macrocyclus albidus*.

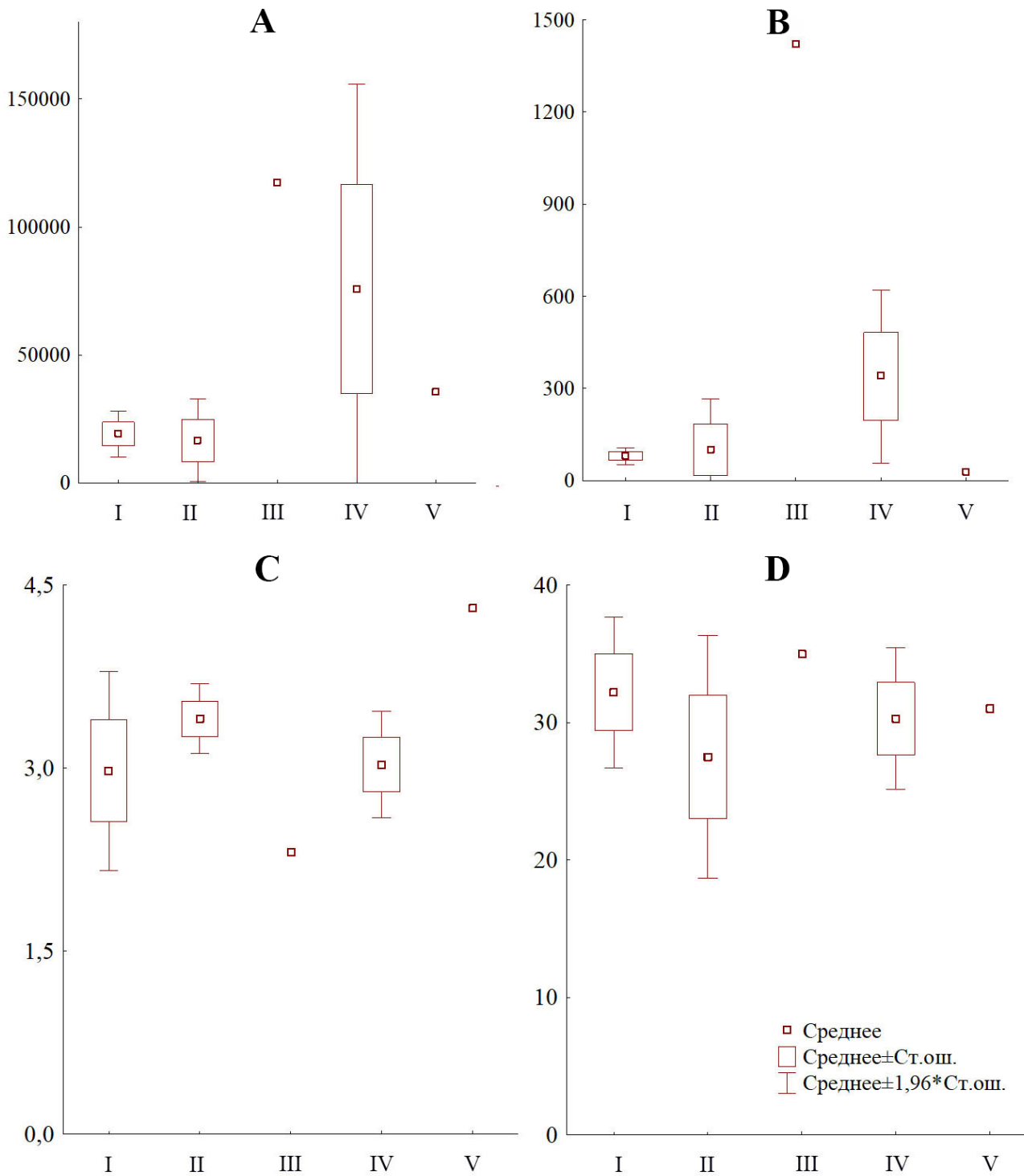
Среди исследованных участков наибольшей численностью коловраток, численностью и биомассой веслоногих раков отличался зоопланктон в смешанных зарослях растений (Табл. 4). Заросли настоящих водных растений характеризуются

максимальными численностью и биомассой общей, Cladocera и Protista, а также биомассой Rotifera. В ряду заросли погруженных растений → смешанные заросли → заросли настоящих водных растений увеличивались численность и биомасса зоопланктона, Cladocera и Protista, биомасса Rotifera, доля Cladocera в общей численности, удельное видовое богатство, однако доля Rotifera в общей численности и биомассе, а также индекс Шеннона снижались.

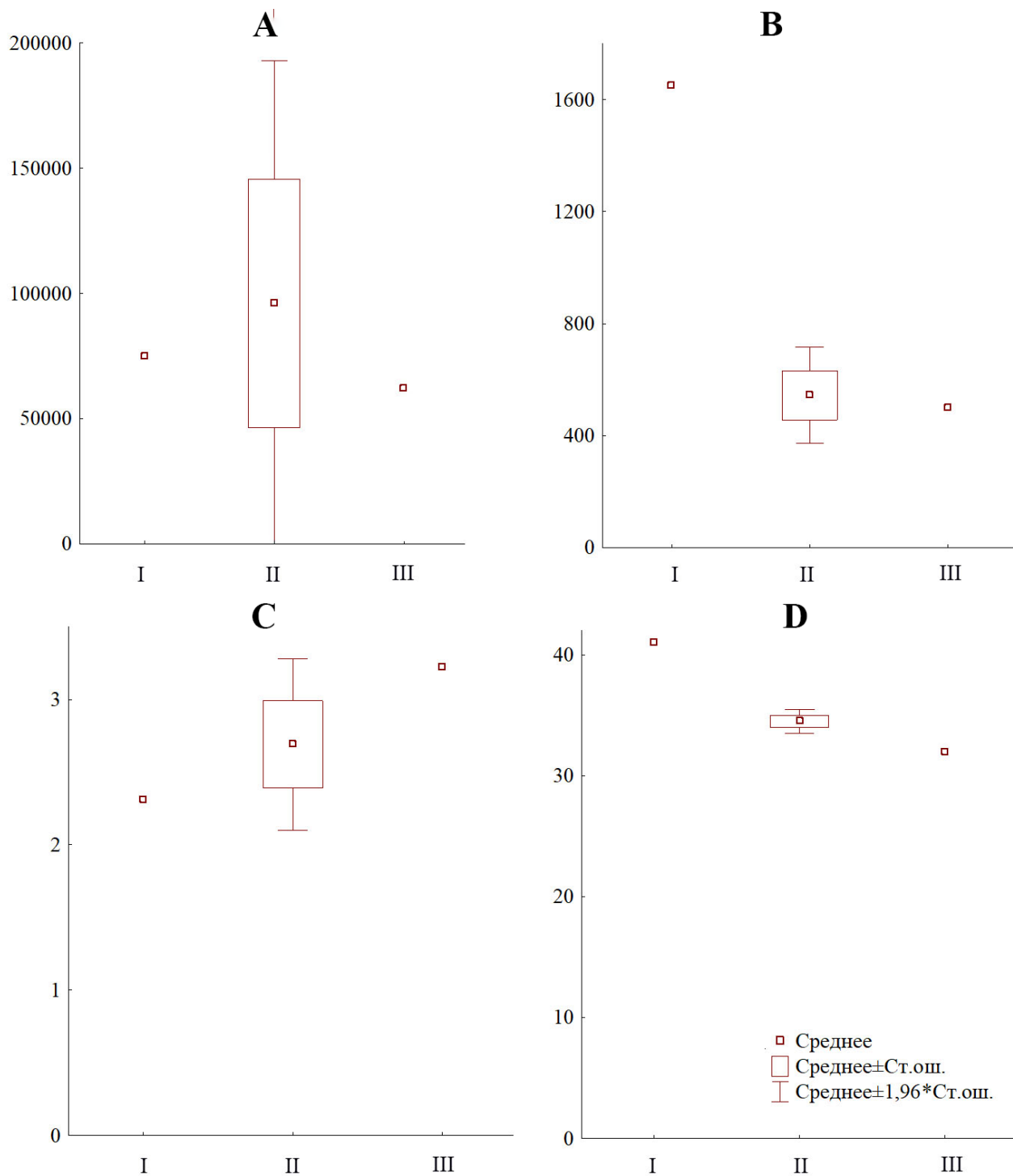
По сравнению с данными, полученными в июне, в зарослях погруженных растений сократились общая численность и биомасса зоопланктона за счет всех таксономических групп, кроме Copepoda (Рис. 1–3, Табл. 3, 4). В смешанных зарослях уменьшились удельное видовое богатство, общая численность и биомасса зоопланктона за счет Cladocera и Protista, увеличились индекс Шеннона и доля Copepoda в общей численности. В зарослях настоящих водных растений снизились удельное видовое богатство и биомасса зоопланктона, увеличился индекс Шеннона, незначительно возросла численность зоопланктона



**Рис. 1.** Численность, экз./м<sup>3</sup> (А); биомасса, мг/м<sup>3</sup> (В); индекс Шеннона, бит/мг (С); удельное видовое богатство (D) зоопланктона в зарослях погруженных растений. I – май (степень зарастания до 50%); II – июнь (50–75%); III – июль (75–100%); IV – август (75–100%).



**Рис. 2.** Численность, экз./м<sup>3</sup> (А); биомасса, мг/м<sup>3</sup> (В); индекс Шеннона, бит/мг (С); удельное видовое богатство (D) зоопланктона в смешанных зарослях земноводных и настоящих водных растений. I – май (степень зарастания до 50%); II – июнь (50–75%); III – июнь (75–100%); IV – июль (75–100%); V – август (75–100%).



**Рис. 3.** Численность, экз./м³ (А); биомасса, мг/м³ (В); индекс Шеннона, бит/мг (С); удельное видовое богатство (D) зоопланктона среди настоящих водных растений. I – июнь (степень зарастания 50–75%); II – июль (75–100%); III – август (75–100%).

за счет ракообразных и простейших, а также доля веслоногих ракообразных в общей биомассе.

В августе среди погруженных растений температура воды была незначительно ниже, а количество растворенного кислорода выше, чем на остальных участках. Для настоящих водных растений отмечена наибольшая температура воды и минимальное количество кислорода (Табл. 1). Сходство видового состава зоопланктона между смешанными зарослями и зарослями погруженных растений составило 28.2%, смешанными и настоящими водными – 29.6%, погруженными и настоящими водными – 34.1%.

Среди погруженных растений основу численности зоопланктона составляли Copepoda и Rotifera, биомассы – Cladocera (Табл. 5), доминировали по численности ювенильные Cyclopoida, по биомассе – ювенильные Cyclopoida и *Euchlanis dilatata*. В смешанных зарослях наибольшая численность и биомасса была свойственна Rotifera, по численности доминировали *Arcella discoidea*, *Lecane luna* (Müller, 1776), *Euchlanis dilatata*, науплиусы Cyclopoida, по биомассе – *Lecane luna* и *Euchlanis dilatata*. Среди настоящих водных растений основу численности и биомассы составляли ракообразные, по численности доминировали ювенильные Cyclopoida, *Coronatella rectangula* и *Pleuroxus aduncus* (Jurine, 1820), по биомассе – *Simocephalus (Crownocephalus) serrulatus* и *Macrocylops albidus*.

Минимальные показатели численности и биомассы зоопланктона были зарегистрированы в зарослях погруженных растений, максимальные – в зарослях настоящих водных растений (Табл. 5). Среди смешанных зарослей отмечены наибольшие численность и биомасса Rotifera и Protista, наименьшие – Cladocera, а среди настоящих водных растений – наибольшая плотность и биомасса Copepoda и Cladocera. Максимальный индекс Шеннона обнаружен в смешанных зарослях растений, минимальный – среди настоящих водных растений.

По сравнению с июлем в зарослях погруженных растений незначительно снизилось удельное видовое богатство и биомасса зоопланктона, возросли численность беспозвоночных и индекс Шеннона (Рис. 1–3, Табл. 4, 5). При этом в общей численности увеличилась доля Rotifera, но уменьшилась доля Copepoda, а в общей биомассе возросла доля Cladocera на фоне снижения доли Copepoda. Среди смешанных зарослей повысились численность и биомасса Rotifera, индекс Шеннона, снизились общие численность и биомасса зоопланктона. В зарослях настоящих водных растений незначительно сократились удельное видовое богатство, численность и биомасса зоопланктона, но возросли численность Rotifera и их доля

в общей численности, биомасса и доля в общей биомассе Copepoda, а также индекс Шеннона.

## Обсуждение результатов

Результаты исследования показали, что наибольшим видовым богатством характеризовался зоопланктон смешанных зарослей земноводных и настоящих водных растений, наименьшим – настоящих водных. Различия могут быть связаны с особенностями организации среды обитания: смешанные заросли отличаются наибольшей гетерогенностью условий. Однако удельное видовое богатство зоопланктона было несколько выше среди настоящих водных растений, что может определяться видовым составом макрофитов, степенью зарастания, плотностью и биомассой растений (Гаврилко, 2019; Cheruvelil et al., 2002; Conde-Porcuna, 2000; Kuczyńska-Kippen et al., 2009; Scheffer, 2001). Данный факт свидетельствует о том, что в таком случае различия видового богатства скорее связаны с разницей в объеме первичного материала.

О значительной роли в формировании качественного состава зоопланктона, степени зарастания, плотности и биомассы макрофитов свидетельствует также относительно низкий уровень его сходства между разнотипными зарослями. Одновременно существенную роль играют различия состава видов беспозвоночных, вышедших из латентных стадий, а также количество накопленной органики, о чем свидетельствует наименьшее сходство сообществ в мае. Увеличение степени зарастания, снижение проточности, а также наличие большого числа общих видов растений в зонах смешанных зарослей и зарослей настоящих водных растений способствовали увеличению между ними сходства видового состава зоопланктона в июне и июле. При этом уровень сходства между другими участками, состав растений которых различался в большей степени, был заметно ниже. В августе уменьшение сходства видового состава могло быть связано с различиями в процессах деструкции, смены качественного состава беспозвоночных, с изменениями условий среды в период обмеления и обсыхания берегов (Косова, 1958, 1965; Садчиков и Кудряшов, 2004).

О различиях ведущей роли разных факторов среды в течение весенне-летнего периода свидетельствуют также данные о количественных характеристиках сообществ. В мае наиболее специфичные условия формировались в смешанных зарослях земноводных и настоящих водных растений, где отмечены наиболее высокие количественные показатели зоопланктона при относительно слабом развитии растительности. К.В. Горбунов (1976) отмечает, что основное значение в биологической продуктивности низовьев дельты

**Табл. 4.** Показатели ( $m \pm SD$ ) зоопланктона в июле в зарослях погруженных растений (I), смешанных зарослях земноводных и настоящих водных растений (II) и в зарослях настоящих водных растений (III) при степени зарастания 75–100%. Обозначения как в Табл. 2.

Показатель	I <sup>a</sup>	II <sup>b</sup>	III <sup>b</sup>	F	p	
Общая	5.8 ± 3.7	75.7 ± 10.8	96.0 ± 69.9	1.9	0.18	
Rotifera	1.9 ± 2.0	15.5 ± 16.8	5.3 ± 5.0	2.4	0.12	
N	Copepoda	2.4 ± 3.6	47.5 ± 8.4	38.7 ± 19.9	1.1	0.35
	Cladocera	0.4 ± 0.2 <sup>b</sup>	6.9 ± 6.8 <sup>b</sup>	32.8 ± 35.6 <sup>a, b</sup>	<b>6.8</b>	<b>0.009</b>
	Protista	1.0 ± 1.3 <sup>b</sup>	5.7 ± 6.5 <sup>b</sup>	19.0 ± 19.3 <sup>a, b</sup>	<b>5.1</b>	<b>0.02</b>
	Rotifera	36.7 ± 25.2	26.2 ± 11.3	10.1 ± 12.6	1.6	0.23
N (%)	Copepoda	32.0 ± 25.4	45.2 ± 15.2	44.6 ± 11.7	0.8	0.46
	Cladocera	8.1 ± 4.5	15.4 ± 16.5	28.1 ± 16.6	2.1	0.16
	Protista	23.0 ± 25.5	13.1 ± 4.2	17.0 ± 7.7	0.5	0.61
	Общая	15.5 ± 15.6 <sup>b, b</sup>	339.0 ± 380.1 <sup>a</sup>	544.3 ± 124.3 <sup>a</sup>	<b>4.4</b>	<b>0.0034</b>
	Rotifera	2.7 ± 2.3 <sup>b, b</sup>	13.2 ± 11.7 <sup>a</sup>	20.6 ± 23.4 <sup>a</sup>	<b>3.0</b>	<b>0.08</b>
B	Copepoda	7.9 ± 9.9	185.0 ± 337.3	127.7 ± 39.8	1.05	0.37
	Cladocera	3.0 ± 4.5 <sup>b, b</sup>	130.8 ± 103.0 <sup>a, b</sup>	408.0 ± 185.1 <sup>a, b</sup>	<b>17.3</b>	<b>0.00021</b>
	Protista	1.7 ± 2.7	10.1 ± 13.1	13.6 ± 8.2	1.9	0.17
	Rotifera	22.9 ± 19.3	10.9 ± 12.4	3.4 ± 3.5	1.6	0.22
B (%)	Copepoda	37.9 ± 22.0	41.8 ± 21.9	24.9 ± 13.0	0.4	0.62
	Cladocera	20.7 ± 15.4 <sup>b</sup>	45.9 ± 27.5	72.9 ± 17.3 <sup>a</sup>	<b>5.1</b>	<b>0.02</b>
	Protista	14.9 ± 14.7	4.7 ± 4.2	2.7 ± 2.1	2.0	0.16
S		25.2 ± 4.0	30.3 ± 7.0	34.5 ± 0.7	2.7	0.09
H <sub>B</sub>		3.1 ± 0.5	3.0 ± 0.6	2.7 ± 0.4	0.5	0.59

р. Волги имеет аллохтонное органическое вещество (в сравнении с автохтонным). Очевидно, что на этих участках накапливается большое количество органического вещества зарослей макрофитов. Урожай этих растений, превращаемых бактериями в питательный детрит или переходящие в раствор органические вещества, в водоемах дельты р. Волги является основным источником энергии для нехищных беспозвоночных планктона и бентоса (Горбунов, 1976). Наличие большого количества органики подтверждается преобладанием коловраток, среди которых в числе доминант отмечен вид-индикатор высокотрофных вод – *Brachionus calyciflorus*; а также минимальными значениями индекса Шеннона. Определенный вклад в высокие количественные показатели зоопланктона также могли вносить организмы, находящиеся до затопления в состоянии анабиоза, или яйца коловраток (Косова, 1958).

В июне в смешанных зарослях при степени зарастания 50–75%, как и в зоне погруженных растений, напротив, обнаружены минимальные количественные характеристики беспозвоночных.

Вероятно, сокращение численности и биомассы зоопланктона было вызвано влиянием молоди рыб (Гиляров, 1987; Bartell and Kitchell, 1978; Hrbáček, 1962; Stenson et al., 1978, Zhang et al., 2019), поскольку данный период характеризуется ее массовыми миграциями как из полойных нерестилищ, так и из култушной зоны (Коблицкая, 1958). Известно, что молодь воблы *Rutilus caspicus* (Yakovlev, 1870) на ранних этапах развития питается преимущественно Rotifera, густеры *Blicca bjoerkna* (Linnaeus, 1758) – Cladocera (Горбунов, 1958; Горбунов и Косова, 1961). Пищевой спектр и степень накормленности мальков служит отражением качественного состава зоопланктона и зоофитоса растительности (Стрельникова, 2013). В култуках зоопланктоном питается не только молодь промысловых рыб, но и густера, красноперка, укляк (Хорошко, 1956). Ранее также отмечалось (Хорошко, 1956), что содержимое кишечника молоди леща *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) в култушной зоне более чем на 50% состоит из зоопланктона и проявляет более высокие индексы наполнения, чем в вышерасположенных протоках.

**Табл. 5.** Показатели ( $m \pm SD$ ) зоопланктона в августе в зарослях погруженных (I), земноводных и настоящих водных растений (II) и настоящих водных растений (III) при степени зарастания 75–100%. Обозначения как в Табл. 2.

Показатель	I <sup>a</sup>	II <sup>b</sup>	III <sup>b</sup>	F	p	
N	Общая	6.7 ± 3.7	35.2	62.0	75.1	0.08
	Rotifera	2.8 ± 1.5	26.8	13.2	82.7	0.077
	Copepoda	2.4 ± 1.1	3.8	21.9	110.9	0.06
	Cladocera	1.3 ± 0.9 <sup>b, B</sup>	0.05 <sup>a, B</sup>	22.4 <sup>a, b</sup>	<b>184.3</b>	<b>0.05</b>
	Protista	0.1 ± 0.1 <sup>b, B</sup>	4.5 <sup>a</sup>	4.3 <sup>a</sup>	<b>514.9</b>	<b>0.03</b>
N (%)	Rotifera	42.1 ± 0.7 <sup>b, B</sup>	76.1 <sup>a, B</sup>	21.3 <sup>a, b</sup>	<b>1400.1</b>	<b>0.01</b>
	Copepoda	38.1 ± 4.7	10.9	35.4	11.4	0.2
	Cladocera	18.5 ± 4.1	0.1	36.2	18.6	0.16
	Protista	1.1 ± 1.3	12.7	6.9	25.7	0.13
	Общая	13.4 ± 0.8 <sup>b, B</sup>	28.6 <sup>a, B</sup>	499.7 <sup>b, B</sup>	<b>124870.6</b>	<b>0.002</b>
B	Rotifera	3.5 ± 1.9	23.3	9.2	33.1	0.12
	Copepoda	3.2 ± 3.8 <sup>B</sup>	3.6 <sup>B</sup>	227.2 <sup>a, b</sup>	<b>1293.7</b>	<b>0.01</b>
	Cladocera	5.8 ± 2.7 <sup>B</sup>	0.3 <sup>B</sup>	257.7 <sup>a, b</sup>	<b>3175.1</b>	<b>0.01</b>
	Protista	0.4 ± 0.5	1.3	5.6	34.8	0.11
	Rotifera	26.2 ± 13.4	81.6	1.8	9.5	0.22
B (%)	Copepoda	25.1 ± 30.3	12.7	45.4	0.3	0.79
	Cladocera	42.8 ± 18.2	1.1	51.5	2.3	0.42
	Protista	2.9 ± 3.7	4.6	1.1	0.2	0.83
S	22.0 ± 4.2	31.0	32.0	2.5	0.4	
H <sub>B</sub>	3.8 ± 1.3	4.3	3.22	0.2	0.87	

Кроме того, на увеличение выедаемости молодью могло повлиять расположение участка погруженных и смешанных растений вблизи банчин и зоны проточности. Согласно данным А.Ф. Коблицкой (1958), первая волна миграций молоди рыб носит массовый характер и значительную часть пути движется по течению. Наибольшее количество молоди мигрирует в култучную зону в первую волну (конец мая – середина июня) во время высокого стояния паводковых вод. Молодь, мигрирующая из вышерасположенных полоев и ильменей в култуки, некоторое время нагуливается здесь и постепенно скатывается; так, максимальное количество молоди воблы отмечалось в конце мая – середине июня (Жидовинов, 1985; Коблицкая, 1958; Хорошко, 1956). По данным Э.В. Никитина (2013), Д.Г. Тарадиной и Н.И. Чавычаловой (2017), в период максимального стояния уровня воды в июне в култучной зоне в скате преобладает молодью воблы (в разные по водности годы ее доля составляет от 60 до 90%). Общая численность личинок и молоди местного происхождения и скатывающейся в култучную зону с полоев, в многоводные годы состав-

ляет 44.4 и 107.0 млрд. экз., а в маловодные колеблется от 29.9 до 112.6 млрд. экз. (Тарадина и др., 2008). О ведущей роли рыбного населения в формировании зоопланктона в смешанных зарослях и в зарослях погруженных растений может свидетельствовать также увеличение индекса Шеннона: он показывает выедание наиболее заметных и многочисленных пищевых объектов (Gliwicz, 2002; Murdoch, 1969; Murdoch et al., 1975), что приводит к снижению степени доминирования одного вида (Озеро..., 2016; Krylov et al., 2020, 2021).

Вместе с тем известно, что заросли макрофитов играют особую роль в обеспечении защиты планктонных беспозвоночных от хищников (Burks et al., 2002; Lauridsen and Buenk, 1996; Lewin et al., 2004; Lin et al., 2014). Вероятно, это одна из основных причин формирования высоких количественных показателей зоопланктона за счет ракообразных при увеличении степени зарастания смешанных зарослей до 75–100%. В указанный период богатый зоопланктон отмечен и в зарослях настоящих водных растений. Это может быть следствием их удаленности от банчин, благодаря

чему здесь отсутствуют массовые скопления молоди рыб во время первой волны их миграции. Кроме этого, данный тип зарослей характеризуется максимальной температурой воды, а также минимальным содержанием кислорода, что может отрицательно сказываться на распределении молоди рыб.

В июле вторая волна массовых миграций молоди рыб в култушной зоне выражена менее отчетливо и молоди еще очень много. Если размножение происходит в култуках, то молодь задерживается на местах нереста, откармливается и мигрирует постепенно, начиная с этапа С (Коблицкая, 1958). В маловодные годы район култушной зоны являлся местом более интенсивного нереста для многих фитофильных видов рыб (Никитин, 2013; Подоляко, 2013). Так, 2012 г. характеризовался единовременным ходом нереста в ериках, и вторая волна икрометаний порционно нерестящихся видов наблюдалась в култушной зоне и авандельте (Васильева и др., 2016; Литвинов и Подоляко, 2014). В многоводные годы култушная зона также имеет важное значение для нагула молоди фитофильных видов рыб (Тарадина и др., 2008). Например, 2013 г. характеризовался благоприятными гидрологическими условиями нереста и нагула молоди рыб на пойменных нерестилищах, скатом жизнестойких стадий большого числа видов с преобладанием молоди воблы с полоев (Васильева и др., 2016; Литвинов и Подоляко, 2014; Тарадина и Чавычалова, 2017). В этот период влияние молоди рыб на зоопланктон наиболее ярко проявлялось среди погруженной растительности, находящейся в зоне банчин: здесь были отмечены пониженные численность и биомасса зоопланктона за счет Cladocera, а также повышенная величина индекса Шеннона. По данным С.А. Подоляко (2014), предпочтительными местами нагула молоди воблы и густеры в култушной зоне дельты р. Волги в равной степени служат фитоценозы рогоза и тростника южного. Э.В. Никитин (2017) отмечает, что в этот период происходит распределение мальков на обширных нагульных площадях и миграция большей части полупроходных видов в приглубую зону устьевого взморья. Очевидно, что по этой причине в смешанных зарослях вблизи банчин также обнаружено снижение количественных характеристик ветвистоусых ракообразных и рост индекса Шеннона. В то же время удаленность от банчин, высокая плотность зарослей настоящих водных растений, их сложная пространственная структура, низкие концентрации кислорода способствовали снижению пресса молоди рыб. В результате зоопланктон здесь отличался высокими количественными показателями за счет ракообразных, а также низкими значениями индекса Шеннона (Хорошко, 1956). Важно также отметить, что в зарослях настоящих водных растений обнаружена макси-

мальная температуры воды, что может выступать определяющим фактором в формировании состава, количественных характеристик и распределения зоопланктона (Kolada, 2014; Yang et al., 2017).

Важная роль высшей водной растительности в пресноводных водоемах состоит в обогащении воды и грунта различными органическими и минеральными веществами, особенно в процессе отмирания и распада растительной массы (Стрельникова, 2013). Из-за небольших размеров тела, короткой продолжительности жизни и частой смены видов зоопланктон очень чувствителен к физическим и химическим переменным (Zhang et al., 2019). Известно, что в литорали интенсивность процессов самоочищения в 2 раза выше, чем на открытых участках. Например, зоопланктон в зарослях высшей водной растительности оз. Кенон в среднем за сутки потребляет 4.6 т взвешенных органических веществ (Кривенкова, 2018). В августе при обмелении и обсыхании прибрежий култушной зоны на фоне высоких температур формируется высокая численность коловраток, а также различных детритофагов и прикрепленных фильтраторов, что обеспечивается обилием питательного детрита, образующегося из остатков высших водных растений (Горбунов, 1976; Косова, 1958, 1965; Литвинова и Федяева, 2016). Увеличение обилия коловраток и простейших в этот период наблюдалось практически во всех исследованных нами зарослях. Кроме того, в августе могла иметь место вторая волна миграций (Жидовинов, 1985; Коблицкая, 1958) и нагула молоди рыб. Полученные данные свидетельствуют о том, что среди погруженной растительности и в смешанных зарослях на формировании зоопланктона оказала влияние молодь рыб, вследствие чего наблюдалось увеличение индекса Шеннона. В смешанных зарослях отмечалось значительное увеличение Rotifera и Protista на фоне снижения количества Cladocera, что может быть связано с более высокой степенью деструкции и контроля сверху. Среди настоящих водных растений обнаружено минимальное содержание растворенного кислорода и высокая температура воды, что могло способствовать минимальному уровню численности молоди рыб. Данный факт подтверждается результатами нашего исследования: зоопланктон в этих зарослях отличался максимальными численностью и биомассой, в том числе и Cladocera, а также минимальным индексом Шеннона. Аналогичные данные получены в зарослях чилима, где снижение концентрации кислорода создавало неблагоприятные условия для рыб в возрасте 0+ и 1+, благодаря чему зоопланктон отличался высокой биомассой (Дьяченко и др., 2020).

Таким образом, на формирование качественного состава и количества зоопланктона разнотипных зарослей макрофитов култушной зоны дельты

р. Волги весной наибольшее влияние оказывает количество накопленной органики и, вероятно, состав находящихся в состоянии анабиоза организмов или яйца коловраток. В июне и июле ведущее значение имеет пресс со стороны рыбного населения, интенсивность которого определяется близостью участков к банчинам и плотностью растительности, а также степень зарастания, температурные условия и проч. В августе основное влияние на формирование зоопланктона оказывают процессы деструкции, температурные условия и выедание молодью рыб.

## ORCID

Л.А. Федяева [id 0000-0002-3389-9900](https://orcid.org/0000-0002-3389-9900)

Р.А. Федяев [id 0000-0002-6972-0351](https://orcid.org/0000-0002-6972-0351)

## Список литературы

- Белевич, Е.Ф., 1958. Колебания уровня Каспийского моря и формирование дельты реки Волги. *Труды Астраханского Заповедника* 4, 6–34.
- Васильева, Л.М., Литвинов, К.В., Подоляко, С.А., 2016. Влияние гидрологического режима низовьев дельты Волги на естественное воспроизводство. *Вопросы ихтиологии* 56 (5), 594–600.
- Гаврилко, Д.Е., 2017. Сезонные изменения зоопланктона зарослей высшей водной растительности малых водотоков Нижнего Новгорода. *Экологический сборник 6: Труды молодых ученых Поволжья. Материалы Международной молодежной научной конференции «Актуальные проблемы экологии Волжского бассейна», 14–16 марта 2017 г., Тольятти*. Кассандра, Тольятти, Россия, 79–84.
- Гаврилко, Д.Е., 2019. Структурно-функциональная организация сообществ зоопланктона зарослей высших водных растений (на примере водотоков Нижегородской области). *Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук*. Нижний Новгород, Россия, 25 с.
- Гиляров, А.М., 1987. Динамика численности пресноводных планктонных ракообразных. Наука, Москва, СССР, 191 с.
- Горбунов, К.В., 1958. Первичное звено пищевой цепи в низовьях дельты Волги. Сообщение второе. *Труды Астраханского государственного заповедника* 4, 135–158.
- Горбунов, К.В., 1976. Влияние зарегулирования Волги на биологические процессы в ее дельте и биосток. Наука, Москва, СССР, 219 с.
- Горбунов, К.В., Косова, А.А., 1961. Пищевые отношения молоди рыб на покое низовьев дельты Волги. *Труды Астраханского государственного заповедника* 5, 86–150.
- Грейг-Смит, П., 1967. Количественная экология растений. Мир, Москва, СССР, 359 с.
- Дьяченко, Т., Гулейкова, Л., Гупало, А., Дворецкий, Т., Морозова, А., 2020. Динамика популяции водяного ореха (*Trapa natans* L. s.l.) верхней части Киевского водохранилища и влияние его зарослей на развитие рыбного населения. *Материалы IX Международной научной конференции по водным макрофитам «Гидробиотика 2020», 17–21 октября 2020 г., Борок*. Филигрань, Ярославль, Россия, 212 с.
- Жидовинов, В.И., 1985. Особенности покатной миграции молоди карповых, окуневых и сельдевых рыб как основа экологических способов их защиты в дельте р. Волги. *Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук*. Москва, СССР, 25 с.
- Каспийская энциклопедия, 2004. Интернет-ресурс. URL: <http://www.caspianmonitoring.ru/biblioteka/kaspijskoe-more/enciklopediya-b/> (дата обращения: 02.07.2021).
- Коблицкая, А.Ф., 1958. Сезонные миграции молоди рыб в низовьях дельты Волги в период, предшествующий зарегулированию стока. *Труды Астраханского государственного заповедника* 4, 209–235.
- Косова, А.А., 1958. Состав и распределение зоопланктона и бентоса в западной части низовьев дельты Волги. *Труды Астраханского государственного заповедника* 4, 159–194.
- Косова, А.А., 1965. 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., 1968. Экологическая характеристика зоопланктона типичных водоемов дельты реки Волги. *Материалы Первой всесоюзной конференции по изучению водоемов бассейна Волги*. Тольятти, СССР, 113–115.
- Кривенкова, И.Ф., 2018. Значение фитофильного зоопланктона для экосистемы озера Кенон. *Учёные записки ЗабГУ* 13 (1), 60–65.

- Крылов, А.В., 2005. Зоопланктон равнинных малых рек. Наука, Москва, Россия, 263 с.
- 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.
- Литвинова, Н.В., Федяева, Л.А., 2016. Влияние развития макрофитов в формировании структуры зоопланктона низовьев дельты р. Волги. *Поволжский экологический журнал* 4, 399–410.
- 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.). Государственный НИИ озерного и речного рыбного хозяйства, Ленинград, СССР, 33 с.
- Мухортова, О.В., 2007. Зоофитос Саратовского водохранилища. *Известия Самарского НЦ РАН* 9 (4), 1007–1012.
- Наумова, Н.Н., 1992. Структура сообществ зоопланктона в зарослях высшей водной растительности разного типа (на примере Очерского залива Вотинского водохранилища). *Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук*. Санкт-Петербург, Россия, 20 с.
- Никитин, Э.В., 2013. Естественное воспроизводство промысловых рыб в култушной зоне дельты р. Волги в условиях многоводных и маловодных лет. *Научный потенциал регионов на службу модернизации* 2 (5), 67–74.
- Никитин, Э.В., 2017. Численность и качественные характеристики мальков рыб на мелководном устьевом взморье реки Волги в летне-осенний период 2012 года. *Вестник АГТУ. Серия: Рыбное хозяйство* 3, 65–73.
- Озеро Севан. Экологическое состояние в период изменения уровня воды, 2016. Крылов, А.В. (ред.). Филигрань, Ярославль, Россия, 328 с.
- 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 определению предпочтительных мест нагула молоди рыб в култушной зоне дельты и островной зоне авандельты Волги на территории Астраханского государственного заповедника в 2011–2012 годах. *Астраханский вестник экологического образования* 1 (27), 115–119.
- Садчиков, А.П., Кудряшов, М.А., 2004. Экология прибрежно-водной растительности (учебное пособие для студентов вузов). НИА-Природа, РЭФИА, Москва, Россия, 220 с.
- Стрельникова, А.П., 2013. Значение высшей водной растительности в формировании условий обитания сеголетков рыб, нагуливающих в прибрежье. *Вестник АГТУ. Серия: Рыбное хозяйство* 1, 91–99.
- Тарадина, Д.Г., Чавычалова, Н.И., 2017. О естественном воспроизводстве полупроходных и некоторых речных видов рыб в низовьях р. Волга в 2011–2015 г. *Труды ВНИРО* 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.
- Хорошко, П.Н., 1956. Зоопланктон авандельты Волги и его роль в питании леща. *Труды ВНИРО* 32, 198–213.
- Черняева, Е.П., Кривенкова, И.Ф., 2013. Зоопланктон зарослей высшей водной растительности в некоторых водоемах Забайкальского края. *Сборник трудов Международной научно-практической конференции, посвященной памяти доктора биологических наук, профессора Бэллы Ивановны Дулеповой «Флора, растительность и растительные ресурсы*

- Забайкалья и сопредельных территорий». ЗабГУ, Чита, Россия, 42–45.
- Bartell, S.M., Kitchell, J.F., 1978. Seasonal impact of planktivity on phosphorus release by Lake Wingra zooplankton. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* **20**, 466–474.
- Burks, R.L., Lodge, D.M., Jeppesen, E., Lauridsen, T.L., 2002. Diel horizontal migration of zooplankton: costs and benefits of inhabiting the littoral. *Freshwater Biology* **47**, 343–365.
- Cheruvellil, K.S., Soranno, P.A., Madsen, J.D., Roberson, M.J., 2002. Plant architecture and epiphytic macroinvertebrate communities: The role of an exotic dissected macrophyte. *Journal of the North American Benthological Society* **21** (2), 261–277.
- Conde-Porcuna, J.M., 2000. Relative importance of competition with *Daphnia* (Cladocera) and nutrient limitation on *Anuraeopsis* (Rotifera) population dynamics in a laboratory study. *Freshwater Biology* **44**, 423–430.
- Gliwicz, Z.M., 2002. On the different nature of top-down and bottom-up effects in pelagic food webs. *Freshwater Biology* **47**, 2296–2312.
- Hrbaček, J., 1962. Species composition and the amount of zooplankton in relation to the fish stock. *Rozprawy Ceske akademie ved a umeni. Trida II, Mathematicko-prirodovedecka* **72** (10), 10–16.
- Kolada, A., 2014. The effect of lake morphology on aquatic vegetation development and changes under the influence of eutrophication. *Ecological Indicators* **38**, 282–293. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.11.015>
- Krylov, A.V., Hayrapetyan, A.O., Ovsepyan, A.A., Sabitova, R.Z., Gabrielyan, B.K., 2021. Interannual changes in the spring zooplankton of the pelagic zone of Lake Sevan (Armenia) in the course of increasing fish biomass. *Inland Water Biology* **14** (1), 113–116. <http://www.doi.org/10.1134/S1995082921010053>
- Krylov, A.V., Zelalem, W., Prokin, A.A., Shkil, F.N., 2020. Zooplankton in the Lake Tana shore zone (Ethiopia) at the beginning of the dry season. *Inland Water Biology* **13** (4), 605–612. <http://www.doi.org/10.1134/S1995082920040057>
- Kuczyńska-Kippen, N., Nagengast, B., Joniak, T., 2009. The impact of biometric parameters of a hydromacrophyte habitat on the structure of zooplankton communities in various types of small water bodies. *Oceanological and Hydrobiological Studies International Journal of Oceanography and Hydrobiology* **38** (2), 99–108.
- Lauridsen, T.L., Buenk, I., 1996. Diel changes in the horizontal distribution of zooplankton in the littoral zone of two shallow eutrophic lakes. *Archiv für Hydrobiologie* **137**, 161–176.
- Lewin, W.-Ch., Okun, N., Mehner, T., 2004. Determinants of the distribution of juvenile fish in the littoral area of a shallow lake. *Freshwater Biology* **49** (4), 410–424.
- 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. (In Chinese). <https://doi.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.
- Scheffer, M., 2001. Ecology of shallow lakes. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands, 357 p.
- Shannon, C.E., Weaver, W., 1949. The mathematical theory of communication. University of Illinois, Urbana-Champaign, USA, 125 p.
- Sørensen, T.A., 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species and its application to analyses of the vegetation on Danish commons (Biologiske skrifter, Bd. V, N. 4). Kongelige Danske Videnskabernes Selskab, København, Denmark, 1–34.
- 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>

Yang, K., Yu, Z.Y., et al., Luo, Y., Yang, Y., Zhao, L., Zhou, X, 2017. Spatial and temporal variations in the relationship between lake water surface temperatures and water quality – a case study of Dianchi Lake. *Science of the Total Environment* 624, 859–871. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.12.119>

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.2019.01.058>

## Article

# Zooplankton of macrophyte thickets of different types in “kultuk” zone of the Volga River Delta in the spring-summer period

Lyudmila A. Fedyaeva<sup>1\*</sup> , Roman A. Fedyaev<sup>2</sup> 

<sup>1</sup>*Institute of Physiologically Active Substances, Russian Academy of Sciences, Severny pr. 1, Chernogolovka, Noginsky District, Moscow Region, 142432 Russia*

<sup>2</sup>*Khopyor Nature Reserve, ul. Lesnaya 61, Varvarino settlement, Novokhopersk District, Voronezh Region, 397418 Russia*

\*[shtepina.l@mail.ru](mailto:shtepina.l@mail.ru)

**Abstract.** The peculiarities of the zooplankton communities of plant associations of “kultuk” zone of the Volga River Delta are described for the spring-summer period. In mixed thickets and in the thickets of true aquatic plants, zooplankton is characterized by high biomass and abundance, and in the thickets of submerged plants, by low values. The factors influencing the formation of zooplankton community include, but not limited to, migration and feeding of juvenile fish, plant population density, water temperature, and rate of organic matter destruction. Shifting of the leading role of each factor during the spring-summer period is discussed.

**Keywords:** plankton, plant associations, juvenile fish.