Труды Зоологического института РАН
Том 327, № 3, 2023, с. 407–418
10.31610/trudyzin/2023.327.3.407

УДК 574.583

Межгодовые изменения зоопланктона култучной зоны дельты Волги в весенний период

Л.А. Федяева

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, п. Борок, д. 109, 152742 Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия, e-mail: fedyayevala@mail.ru

Представлена 18 января 2023; после доработки 27 июня 2023; принята 11 июля 2023.

РЕЗЮМЕ

Проведенные весной исследования показали основные тенденции изменений структуры зоопланктона в култучной зоне дельты Волги в годы, различающиеся по гидрологическому и температурному режимам. Выявлено, что в маловодные годы (2012, 2014) при снижении объема стока, уровня воды, сокращении продолжительности половодья снижается видовое богатство зоопланктона, возрастает биомасса Copepoda и Cladocera. Одновременно самые высокие показатели удельного видового богатства, численности и биомассы всех групп планктонных беспозвоночных наблюдались в маловодный год (2014), который характеризовался объемом стока за половодье 101 км^3, высокими предпаводковыми уровнями воды, отсутствием резкого и значительного разбавления холодными полыми водами, а также ранней теплой весной и постепенным прогревом вод. В маловодный 2012 г. (при объеме стока в период половодья 114 км^3), который отличался минимальным уровнем воды и резким повышением температуры перед половодьем, а затем стремительным подъемом уровня и разбавлением холодными водами, зоопланктон характеризовался минимальным видовым богатством и низкой численностью Cladocera, сниженным числом экологических групп, но высокой долей по численности ювенильных копепод – тонких фильтраторов, а по биомассе – высокой долей активных хищников-эврифагов и собирателей-эврифагов. В средневодный год (2013) с максимальным стоком за половодье 140 км^3, с ранним, высоким и продолжительным половодьем зоопланктон отличался минимальной общей численностью и биомассой большинства таксонов, но максимальным числом встреченных видов, что связано с «эффектом разбавления» и увеличением затопленных территорий, богатых высшей водной растительностью, откуда зоопланктон обогащался видами.

Ключевые слова: видовое богатство, гидрологический режим, зоопланктон, култучная зона, погодные условия, экологические группы

Inter-annual changes of zooplankton in the kultuk zone of the Volga River delta in the spring period

L.A. Fedyaeva

Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences, Borok, 109, 152742 Nekouzsky district, Yaroslavl region, Russia, e-mail: fedyayevala@mail.ru

Submitted January 18, 2023; revised June 27, 2023; accepted July 11, 2023.

ABSTRACT

The studies conducted in spring have shown the main trends in changes in the structure of zooplankton in the kultuk zone of the Volga River delta in years that differ in hydrological and temperature regimes. It was revealed that in low-water years (2012, 2014), with a decrease in the volume of runoff, water level, and a reduction in the

duration of floods, zooplankton was characterized by relatively low species richness, high biomass of Copepoda and Cladocera. At the same time, the highest rates of specific species richness, biomass and abundance of all zooplankton groups were observed at spring of a low-water year (2014), which was characterized by a runoff volume during the flood of 101 km^3, a high pre-flood water levels, the absence of a sharp and significant dilution, as well as an early warm spring and gradual warming of the waters. In the year (2012), characterized by a volume of runoff during the flood period of 114 km^3, a decrease in water level and a sharp increase in temperature before the flood, and then its rapid rise with dilution by cold waters, zooplankton was distinguished by the minimum species richness, a low number of ecological groups and low abundance of Cladocera, but a high proportion of juvenile copepods (fine filter feeders) and in terms of biomass of active euryphagous predators and euryphagous collectors. In a medium-water year (2013) with a large volume of runoff during the flood of 140 km^3, with early and high and long floods, zooplankton was distinguished by a high total number of species encountered, but a minimum abundance and biomass, which is associated with the "dilution effect" and an increase in the areas of flooded rich in higher aquatic vegetation.

Keywords: species richness, hydrological regime, zooplankton, kultuk zone, weather conditions, ecological groups

ВВЕДЕНИЕ

Култучная зона дельты Волги – наиболее динамичная переходная полоса от надводной дельты (ниже устьев дельтовых протоков) к подводной. Она представляет сложный лабиринт из островов, кос, мелей и незамкнутых водоемов с различной проточностью.

Ширина ее колеблется от 200–300 м до нескольких километров (Белевич [Belevich] 1961). В култучной зоне интенсивно аккумулируются волжские наносы и происходит перестройка речной сети надводной части дельты: образуются новые водотоки и отмирают старые, получающие недостаточно водного питания. От устьев дельтовых протоков начинаются банчины, их ширина колеблется до десятков метров, русла не имеют сплошных надводных берегов и окаймлены подводными частями кос и подводными прирусловыми валами (Белевич [Belevich] 1961, 1963; Горбунов [Gorbunov] 1976). В результате аккумуляции наносов вдоль соседних банчин возникают открытые в сторону моря и заливообразные слабопроточные водоемы – култуки (Белевич [Belevich] 1956; Горбунов [Gorbunov] 1976; Русаков [Rusakov] 1989; Чуйков и др. [Chuikov et al.] 1996; Русанов и др. [Rusanov et al.] 2003; Малов [Malov] 2011). В половодье глубина култуков составляет 0.8–1.3 м, в межень они сильно мелеют, а многие обсыхают (Горбунов [Gorbunov] 1976). В литорали култучной зоны выделяют острова и косы предустьевого пространства с обилием водных макрофитов, заливаемые в период половодья (Косова [Kosova] 1958, 1960).

В последние десятилетия наблюдается новый этап маловодного периода, связанный со снижением стока р. Волги и падением уровня Каспийского моря (Литвинов и Подоляко [Litvinov and Podolyako] 2014; Литвинов [Litvinov] 2018; Федяева и Федяев [Fedyaeva and Fedyaev] 2022). Современный гидрологический режим половодья в дельте Волги, зависящий от зарегулирования реки и внутригодового перераспределения стока, маловодного периода и регрессии Каспийского моря, оказывает депрессивное воздействие на воспроизводство рыбных запасов. Это связано с нарушением естественной сопряженности водного и термического режимов, увеличением скорости подъема и спада волны половодья, сокращения периодов стояния максимальных уровней в дельте, что приводит к частичной потере нерестилищ, нарушению условий размножения для проходных, полупроходных и туводных рыб (Катунин [Katunin] 1971; Васильченко [Vasilchenko] 1977; Алехина и Финаева [Alyokhina and Finaeva] 2001; Литвинов и Подоляко [Litvinov and Podolyako] 2014). В култучной зоне в маловодные годы снижаются глубины и увеличивается степень зарастания, но возрастает ее роль для размножения полупроходных и туводных видов рыб и нагула их молоди (Тарадина и др. [Taradina et al.] 2008; Подоляко [Podolyako] 2014, 2018; Литвинов [Litvinov] 2018).

Как известно, зоопланктон выступает в качестве показателя экологических процессов и состояния водных объектов (Lin et al. 2014; Trindade et al. 2018), является основным компонентом кормовой базы рыб, активно участвует в вовлечении аллохтонной органики, бакте-

рио- и фитопланктона в пищевые сети, а также является важным компонентом самоочищения (Косова [Kosova] 1960, 1965; Пихтова [Pikhtova] 1981; Абакумов [Abakumov] 1992; Куликова и др. [Kulikova et al.] 1997; Лобуничева [Lobunicheva] 2007; Федяева и Федяев [Fedyaeva and Fedyaev] 2022). Существенным отличием култучной зоны от водоемов системы надводной дельты является более ранний срок пробуждения гидробионтов к активной жизни, которое возможно в литорали и при меженных уровнях воды с ростом температуры (Косова [Kosova] 1958). Здесь раньше развертываются микробиальные процессы, связанные с переработкой органического вещества, создаются благоприятные условия для массового развития потребителей бактериальной пищи (Горбунов [Gorbunov] 1976). Весной, в период затопления берегов и кос, ранее отмечено наибольшее количество видов коловраток и ветвистоусых рачков (Косова [Kosova] 1958). Особенностью данного участка также является сочетание высокой численности детритофагов и прикрепленных фильтраторов, что обеспечивается обилием детрита, образующегося из остатков высших водных растений и дновременно поступлением планктона из проток и ериков вышележащей зоны (Косова [Kosova] 1958, 1968a, 1968b). Однако за последнее десятилетие сведения о межгодовых изменениях зоопланктона култучной зоны в условиях лет различной водности и температурного режима ограничены.

Цель работы – анализ межгодовых изменений структуры зоопланктона култучной зоны дельты р. Волги в зависимости от погодных и гидрологических условий в весенний период.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследования и сбор материала

Первичный материал собирали в 2012–2014 гг. в култучной зоне Астраханского биосферного заповедника на территории западного Дамчикского участка: Сазаний култук (45°42' 25.8"N, 47°52' 30.1"E), о. Постовой (45°41' 39.231"N, 47°53' 32.573"E) и восточного Обжоровского участка: устье протока Кутум (46°14' 55.781"N, 49°5' 42.457"E), култук Прямой-Лотосный (46°16' 5.358"N, 49°6' 26.381"E), северная оконечность о. Блинов (46°14' 8.557"N, 49°8' 38.029"E). Отбор проб зоопланктона проводили планктонной сетью Апштейна и процеживанием 100 л воды мерным ведром через газ с размером ячеи 64 мкм, с апреля по май с периодичностью 1 раз в 14 дней.

Камеральная и статистическая обработка материала

Камеральную обработку проводили стандартными методами (Winberg and Lavrentyeva 1982). Для оценки состояния зоопланктона использовали ряд показателей: видовое богатство (количество встреченных видов), удельное видовое богатство (среднее число видов в пробе), численность (количество организмов в единице объема), биомасса (масса организмов в единице объема), соотношение таксономических групп беспозвоночных планктона (доля организмов в общей численности и биомассе), доминирующие виды (виды, доля которых выше 10% в общей численности и биомассы), индекс Шеннона (Shannon and Weaver 1949), рассчитанный по биомассе, средняя индивидуальная масса ракообразных, доля экологических групп беспозвоночных в общей численности и биомассе в процентах (Андроникова [Andronikova] 1996). Для определения индивидуальной массы (W, мг) организмов использовалась формула зависимости между длиной и массой тела (Балушкина и Винберг [Balushkina and Winberg] 1979). Экологические группы выделены на основе объединения двух классификаций беспозвоночных по типу питания и способу передвижения Ю.С. Чуйкова [Chuikov] (1981a, 1981b) и И.Ф. Кривенковой [Krivenkova] (2018).

В работе использовали следующие методы статистического анализа: параметрические при нормальном распределении (ANOVA) и непараметрические в случае отличного от нормального (Kruskal-Wallis H-Test); проверка на нормальность проведена с помощью критерия Шапиро-Уилка. Также определены коэффициенты корреляции Пирсона ($p \leq 0.05$) и Спирмена ($p \leq 0.05$) абиотических факторов и показателей зоопланктона в программах Excel и STATISTICA 10.

Характеристика погодных и гидрологических условий 2012–2014 гг.

Сведения об уровне и температуре воды приведены по данным водомерных постов Астраханского государственного заповедника на

протоке Быстрой (Летопись природы... [Chronicle of nature...] 2011–2014), которые были ранее опубликованы в ряде работ (Подоляко [Podolyako] 2014, 2018; Литвинов и Подоляко [Litvinov and Podolyako] 2014; Литвинов [Litvinov] 2018). Объемы стока р. Волги у г. Волгограда приведены согласно Астраханскому центру по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды (https://www.meteorf.gov.ru/). При среднемноголетнем объеме стока р. Волги у г. Волгограда 252 км^3 маловодными считались 2012 г. (240 км^3 в год) и 2014 г. (224 км^3), а 2013 г. относился к средневодным (271 км^3) (Подоляко [Podolyako] 2018).

Исследуемые годы отличались рядом погодных и гидрологических характеристик. Среди маловодных лет 2012 г. характеризовался наибольшим объемом стока весной (114 км^3), снижением уровня воды перед половодьем (–46 см). Также наблюдался поздний и резкий подъем уровня воды в два этапа в половодье и наибольшая разница уровней начала половодья и максимального уровня (145 см). Сроки перехода температуры воды через +4°C (6 апреля) были поздними, но с последующим резким подъемом температуры воды до максимальных величин. В 2014 г. зарегистрирован минимальный сток за половодье (101 км^3) и самое короткое половодье (68 дней). Одновременно отмечен наиболее высокий и стабильный уровень воды перед началом половодья (февраль–апрель), что способствовало плавному подъему уровня, а также совпало с ранним и постепенным подъемом температуры воды, минимальной разницей уровней на период начала половодья и датой установления его максимального значения (92 см), а также – с ранним (14 мая), но коротким сроком стояния (12 дней) максимального уровня (298 см). Средневодный 2013 г. отличался ранним (28 марта), высоким (317 см) и продолжительным половодьем (123 дня) с наибольшим объемом стока (140 км^3) и длительным периодом стояния максимального уровня (41 день). Перед началом половодья отмечено снижение уровня в марте (–16 см) и высокий уровень зимой; разница уровня в период начала половодья и максимального уровня была несущественной (126 см). Также этот год характеризовался ранними сроками перехода температуры воды через +4°C (26 марта).

Были выявлены корреляции между абиотическими факторами. Показано, что существует прямая связь 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) и уровнем воды на начало половодья (r = 0.45).

Выявлены и отрицательные связи объема стока за половодье с разницей уровней воды в мае–апреле (r = –0.56) и датой перехода температуры воды через +4°C (r = –0.51).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В весенний период 2012–2014 гг. в составе зоопланктона култучной зоны дельты Волги зарегистрированы 123 таксона планктонных беспозвоночных рангом ниже рода, среди которых Rotifera – 59, Copepoda – 35, Cladocera – 29. В пробах также отмечены 14 прочих таксонов (Ostracoda, Oligochaeta, Nematoda, Arachnidae,

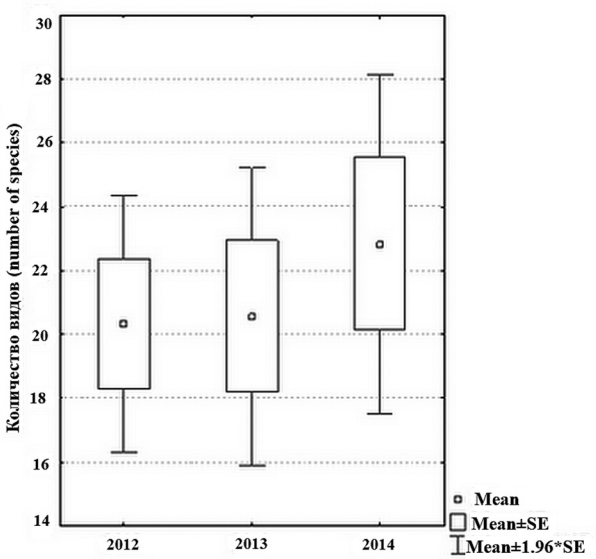


Рис. 1. Удельное видовое богатство зоопланктона култучной зоны весной 2012–2014 гг.

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

Таблица 1. Видовое богатство зоопланктона култучной зоны 2012–2014 гг.

Table 1. Species richness of zooplankton in the kultuk zone in 2012–2014.

Таксоны Taxa	2012	2013	2014
Rotifera	32	36	29
Copepoda	10	26	18
Cladocera	13	20	17
Общее количество видов Total number of species	55	82	64

Chironomidae, Coleoptera, Plecoptera, Ephemeroptera, Simuliidae, Gastropoda, Larvae Pisces, велигеры *Dreissena*, Hydra).

Наибольшее видовое богатство зоопланктеров обнаружено в 2013 г., наименьшее – в 2012 г. (Табл. 1).

Весной в 2012 и 2014 гг. к числу постоянно встречающихся (75–100% проб) видов относились *Brachionus calyciflorus* (Pallas, 1766) и *Keratella quadrata* (Müller, 1786), в 2013–2014 гг. – *Chydorus sphaericus* (Müller, 1785), в 2013 г. – *Euchlanis dilatata* (Ehrenberg, 1832), в 2014 г. – *Notholca acuminata* (Ehrenberg, 1832).

Статистически значимых различий удельного видового богатства не отмечено (Рис. 1). Ежегодно наибольшим числом видов в пробе отличались Rotifera, максимум зарегистрирован в 2014 г. (Табл. 2).

Средняя численность зоопланктона варьировала от 4.0±4.9 (2013 г.) до 21.6±51.4 (2014 г.) тыс. экз./м^3, биомасса – от 5.8±3.5 (2013 г.) и до 39.8±60.8 (2014 г.) мг/м^3 (Рис. 2). В 2014 г. численность и, статистически значимо, биомасса (p = 0.03) зоопланктона превышали значения в 2012 и 2013 гг. за счет статистически высокой численности Rotifera (p = 0.01) и Copepoda (p = 0.03), биомассы Rotifera (p = 0.004) и Cladocera (p = 0.005) (Табл. 2).

Основа численности представлена Copepoda за счет доминирования ювенильных Cyclopoida, также высокую долю составляли Rotifera за счет *Euchlanis dilatata* (2012–2013 гг.) и *Brachionus*

Таблица 2. Количественные показатели зоопланктона в култучной зоне весной 2012–2014 гг.

Table 2. Quantitative indicators of zooplankton in the kultuk zone in spring 2012–2014.

Показатель / Index		2012[a]	2013[b]	2014[c]	$\frac{H_{K-W}}{F}$	p
S	Rotifera	7.6±3.2	8.8±3.6	11.3±5.2	F = 1.28	0.30
	Copepoda	4.3±1.9	4.5±1.6	6.1±3.3	F = 1.10	0.35
	Cladocera	3.1±2.0	4.4±2.5	5.8±3.7	F = 1.41	0.27
N, тыс. экз./м^3 Доля (%) в общей N N, thousand ind./m^3 Share (%) in total N	Rotifera	1.3±4.0[c] 36.2±26.8	1.5±0.8[c] 40.3±25.0	7.7±9.6[a,b] 38.9±22.4	H_{K-W} = 8.4 F = 0.04	0.01 0.95
	Copepoda	2.5±1.6[c] 59.4±29.1	1.6±3.7[c] 51.8±27.2	9.8±38.8[a,b] 49.5±29.2	H_{K-W} = 6.58 F = 0.20	0.03 0.81
	Cladocera	0.2±0.4 4.3±2.8	0.2±0.1 7.4±5.2	1.1±6.1 11.5±17.2	H_{K-W} = 3.4 F = 0.69	0.17 0.51
B, мг/м^3 Доля (%) в общей B B, mg/m^3 Share (%) in total B	Rotifera	15.0±22.1 29.4±28.5	5.8±3.5[c] 38.6±14.3	39.8±60.8[b] 30.6±24.0	H_{K-W} = 10.6 F = 0.32	0.004 0.72
	Copepoda	7.5±9.1 54.4±31.5	2.1±1.8 38.2±24.1	9.4±16.1 50.5±27.4	H_{K-W} = 4.8 F = 0.61	0.09 0.55
	Cladocera	11.4±11.0 8.9±10.3	2.7±2.8[c] 23.4±17.6	19.8±45.0[b] 7.1±24.8	H_{K-W} = 10.3 F = 1.01	0.005 0.38
H_B		2.8±0.6	3.3±0.6	3.3±0.6	F = 1.17	0.33
w_{Crust}		0.003±0.002	0.003±0.003	0.002±0.001	F = 0.81	0.45

Примечание: 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; S – удельное видовое богатство, среднее; H_B – индекс Шеннона по биомассе, среднее, бит; w_{Crust} – средняя индивидуальная масса ракообразных, мг; F – критерий Фишера, H_{K-W} – Краскела-Уоллиса, p – уровень значимости; [a,b,c] – достоверные различия ($p \le 0.05$) между годами, при попарных сравнениях.

Note: N – abundance, median, thousand ind./m^3; % N – the proportion of the total number, mean; B – biomass, median, mg/m^3; % B – the share of the total biomass, mean; S – specific species richness, mean; H_B – the Shannon biomass index, mean, bits; w_{Crust} – the mean individual mass of crustaceans, mg; F – Fisher's test, H_{K-W} – Kruskal-Wallis, p – significance level; [a,b,c] – significant differences ($p \le 0.05$) between years, in pairwise comparisons.

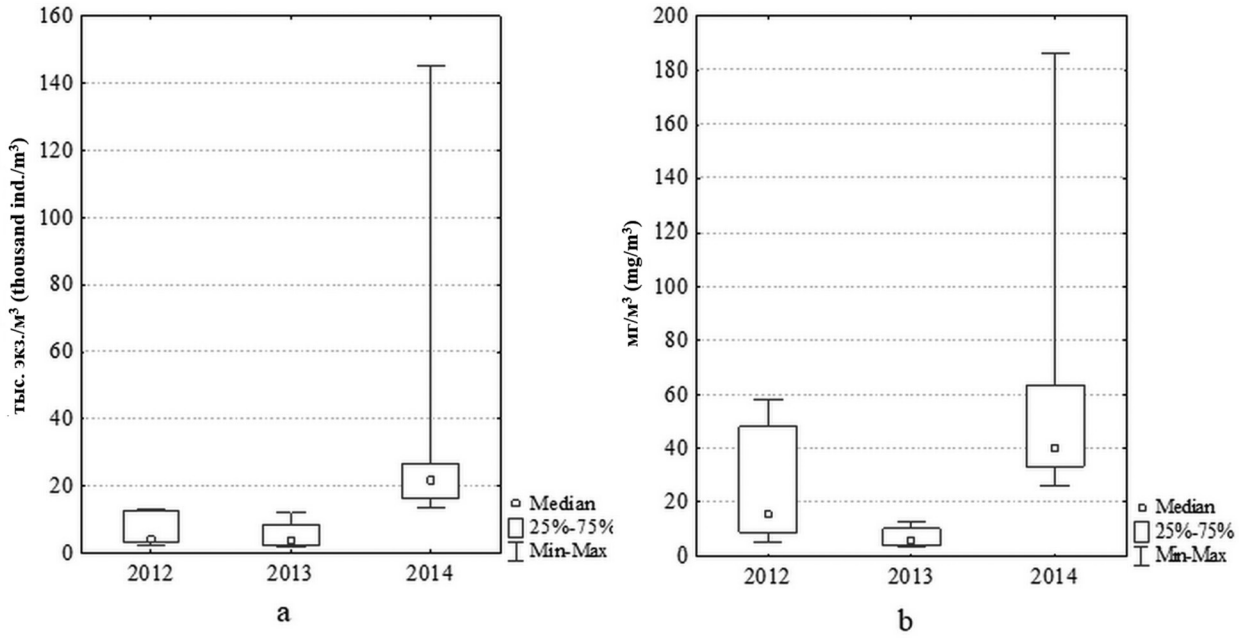


Рис. 2. Численность (a) и биомасса (b) зоопланктона весной в култучной зоне в 2012–2014 гг.
Fig. 2. Abundance (a) and biomass (b) of zooplankton in spring in the kultuk zone in 2012–2014.

calyciflorus (2014 г.) (Табл. 2). Основа биомассы в 2012 и 2014 гг. формировалась Copepoda, в 2013 г. – Copepoda и Rotifera. Среди доминирующих по биомассе видов отмечены *Euchlanis dilatata* (2012–2013 гг.), *Eucyclops serrulatus* (Fischer, 1851) (2012 г.), *Brachionus calyciflorus* и *Chydorus sphaericus* (2013–2014 гг.).

Максимальная доля Copepoda в общей численности и биомассе сообщества обнаружена в 2012 г., доля Rotifera и Cladocera в общей биомассе – в 2013 г., доля Cladocera в общей численности – в 2014 г.

Статистически значимых различий индекса Шеннона не обнаружено, однако наиболее высокие его величины отмечены в 2013 и 2014 гг. (Табл. 2). Средняя индивидуальная масса ракообразных практически не различалась (Табл. 2).

Среди экологических групп беспозвоночных основу численности составляла смешанная по способам передвижения и питания группа ювенильных копепод за счет тонких фильтраторов (Табл. 3). Кроме них, высокой долей отличалась группа плавающе-ползающих вертикаторов (2012–2014 гг.), вторичных фильтраторов соскребателей и детритофагов (2014 г.), плавающих вертикаторов (2014 г.).

Основу биомассы в 2012–2014 гг. составляли плавающе-ползающие организмы за счет вертикаторов, вторичных фильтраторов соскребателей и детритофагов (Табл. 4). В 2012–2013 гг. также высокой доли достигали собиратели эврифаги, в 2012 г. – плавающие активные хищники и эврифаги, в 2014 г. – хищники с инкудатным типом мастакса. Кроме того, во все годы значительной доли биомассы достигала смешанная по способам передвижения и питания группа ювенильных копепод.

Наиболее значимые отрицательные корреляции общей численности зоопланктона ($r = -0.51$), численности Rotifera ($r = -0.67$) и Cladocera ($r = -0.49$), биомассы Copepoda ($r = -0.49$) за счет грубых фильтраторов из числа ювенильных копепод ($r = -0.77$) обнаружены с уровнем воды в протоках в марте. С динамикой уровня воды в култуках отрицательно коррелировали доля Copepoda в общей численности и биомассе ($r = -0.63$ и -0.52) и доля тонких фильтраторов из числа смешанных по способу передвижения и питания ювенильных копепод в общей численности зоопланктона ($r = -0.79$ и -0.78), а положительно коррелировала доля Rotifera в общей численности ($r = 0.65$). С макси-

Таблица 3. Доля (%) экологических групп беспозвоночных в общей численности зоопланктона култучной зоны весной в 2012–2014 гг.

Table 3. Proportion (%) of ecological groups of invertebrates in the total abundance of zooplankton in the kultuk zone in spring in 2012–2014.

По способу движения и отношения к субстрату* According to the way of movement and relation to the substrate*	По способу питания** By feeding mode**	2012	2013	2014	F	*p*
I	1	7.4±6.1	10.9±9.4	16.5±11.2	1.57	0.23
	6	0.7±1.2	3.6±4.7	0.5±0.9	2.52	0.10
	9	5.9±9.0	0.7±1.2	0.7±1.2	2.30	0.13
	10	2.0±3.6	0.7±1.7	3.3±5.1	0.80	0.46
	13	0.1±0.3	0.06±0.1	0.01±0.02	0.81	0.46
	Всего / Total	16.3±9.3	15.6±15.0	21.0±13.6	0.35	0.70
II	2	26.6±27.1	29.0±28.9	25.0±20.4	0.04	0.95
	7	3.5±2.2	4.0±3.3	9.8±16.4	0.85	0.44
	8	3.9±5.4	1.8±4.0	0.9±0.7	1.01	0.38
	11	0.05±0.1	0.5±1.2	0.1±0.1	0.92	0.41
	12	0	0	0	–	–
	Всего / Total	34.2±30.3	35.5±33.3	36.0±29.7	0.06	0.99
III	5	0.1±0.3	0.2±0.5	0.01±0.03	0.44	0.64
	3	46.1±28.4	41.4±26.9	36.5±27.0	0.20	0.82
	4	3.5±2.9	6.4±5.6	4.3±3.8	0.74	0.49
IV	Всего / Total	49.7±26.3	47.8±28.7	40.8±29.1	0.18	0.83

Примечание: *I – свободноплавающие организмы, II – связанные с субстратом, III – прикрепленные к субстрату и поверхностной пленке воды, IV – смешанная группа ювенильных копепод; **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 копеподы; 10 – хищники-хвататели с инкудатным типом мастакса; 11 – хищники Copepoda; 12 – прикрепляющиеся вертикаторы; 13 – копеподы фильтраторы и хищники.

Note: *I – free-swimming organisms; II – associated with the substrate; III – attached to the substrate and the surface water film; IV – a mixed group of juvenile copepods; **1, 2 – verticators; 3 – thin filterers; 4 – coarse filter feeders; 5, 6 – primary, fine and coarse filter feeders; 7 – secondary filter feeders, scrapers and detritophages; 8 – gatherers, euryphages; 9 – active predators, copepod euryphages; 10 – predator-grabbers with incudat type of mastax; 11 – predators of Copepoda; 12 – attached verticators; 13 – copepods filter feeders and predators.

мальным уровнем воды в наибольшей степени отрицательно коррелировала общая биомасса зоопланктона ($r = -0.64$), а с разницей максимального и начального уровня в период половодья ($r = -0.84$) – доля грубых фильтраторов из числа ювенильных копепод.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенные исследования показали, что независимо от водности лет в култучной зоне дельты Волги наблюдаются общие черты структурной организации зоопланктона: преобладание Copepoda за счет тонких фильтраторов, плавающе-ползающих вертикаторов, отсутствие различий удельного видового богатства и средней индивидуальной массы ракообразных. Очевидно, это обусловлено особенностями начала вегетационного сезона, которые ежегодно повторяются – ростом температуры, повышением уровня воды.

Как известно (Косова [Kosova] 1965; Горбунов [Gorbunov] 1976), гидрологический и температурный режимы в дельте Волги являются определяющими факторами функционирования водоемов. В средневодные и многоводные годы при сочетании своевременного весеннего прогрева ранее отмечены рост первичной продукции фитопланктона и концентрации хлорофилла а, численности и биомассы бактерий и зоопланктона, а также и увеличение общего биостока (суммарный сток живых организмов) (Горбунов [Gorbunov] 1970, 1976; Горбунова [Gorbunova] 2005).

Таблица 4. Доля (%) экологических групп беспозвоночных в общей биомассе зоопланктона култучной зоны весной в 2012–2014 гг.

Table 4. Proportion (%) of ecological groups of invertebrates in the total zooplankton biomass of the kultuk zone in spring in 2012–2014.

По способу движения и отношения к субстрату* According to the way of movement and relation to the substrate*	По способу питания** By feeding mode**	2012	2013	2014	F	*p*
I	1	2.7±4.0	7.3±6.7	6.5±7.7	0.90	0.42
	6	2.3±4.4	5.5±5.8	1.2±1.9	1.74	0.20
	9	27.2±36.9	8.6±14.7	10.3±15.8	1.20	0.32
	10	7.5±8.8	3.2±7.6	9.9±15.3	0.62	0.54
	13	0.3±0.5	0.2±0.7	0.1±0.4	0.14	0.86
	Всего / Total	40.1±28.9	24.1±19.1	28.1±19.3	0.85	0.44
II	2	20.6±23.6	25.0±18.1	22.7±14.6	0.08	0.91
	7	8.3±13.0	13.5±13.2	15.5±22.5	0.30	0.74
	8	15.1±17.7	9.5±20.0	4.4±2.8	0.78	0.47
	11	2.2±3.7	5.3±10.9	2.9±5.4	0.31	0.73
	12	–	–	–	–	–
	Всего / Total	46.3±25.6	53.5±29.4	45.5±23.0	0.19	0.82
III	5	1.5±3.7	0.7±2.1	0.1±0.2	0.52	0.60
IV	3	7.1±5.2	11.0±15.5	12.8±15.2	0.30	0.74
	4	5.2±6.7	10.7±8.6	12.4±12.9	0.89	0.42
	Всего / Total	12.4±7.7	21.7±19.8	25.2±26.5	0.68	0.51

Примечание: *I – свободноплавающие организмы, II – связанные с субстратом, III – прикрепленные к субстрату и поверхностной пленке воды, IV – смешанная группа ювенильных копепод; **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 копеподы; 10 – хищники-хвататели с инкудатным типом мастакса; 11 – хищники Copepoda; 12 – прикрепляющиеся вертикаторы; 13 – копеподы фильтраторы и хищники.

Note: *I – free-swimming organisms; II – associated with the substrate; III – attached to the substrate and the surface water film; IV – a mixed group of juvenile copepods; **1, 2 – verticators; 3 – thin filterers; 4 – coarse filter feeders; 5, 6 – primary, fine and coarse filter feeders; 7 – secondary filter feeders, scrapers and detritophages; 8 – gatherers, euryphages; 9 – active predators, copepod euryphages; 10 – predator-grabbers with incudate type of mastax; 11 – predators of Copepoda; 12 – attached verticators; 13 – copepods filter feeders and predators.

Особенностью функционирования водных экосистем дельты также является преобладающая роль аллохтонного органического вещества по сравнению с автохтонными, объем поступления которого из поймы в водоемы дельты уменьшается в маловодный период. Одновременно продуктивность животных водных биотопов дельты находится в прямой связи с продуктивностью бактерий (Горбунов [Gorbunov] 1976). В маловодные годы при снижении объема стока, уровня воды, сокращении продолжительности половодья и при раннем наступлении межени сокращается площадь затопленных пойменных территорий, в результате чего уменьшается интенсивность поступления организмов и органического вещества из них (Горбунов [Gorbunov] 1976). В этих условиях зоопланктон отличается относительно низким видовым богатством, высокой биомассой Copepoda и Cladocera. Аналогичные изменения в маловодные годы, в частности, снижение видового богатства и увеличение доли ювенильных Copepoda, зарегистрированы в ряде пойменных водотоков (Zalocar de Domitrovic 2002; Keckeis et al. 2003; Frutos et al. 2006; Beaver et al. 2013; José de Paggi et al. 2014).

Одновременно в ряду маловодных лет отмечены вариации показателей зоопланктона. Так, весной 2012 г. основными факторами выступали значительное снижение уровня воды перед половодьем, резкий и стремительный его подъем, поздний срок перехода температуры воды через +4°C и даты становления максимального уровня, значительное повышение температуры

до половодья, задержка нерестовых миграций и активный нерест рыб в култучной зоне (Подоляко [Podolyako] 2014; Литвинов и Подоляко [Litvinov and Podolyako] 2014; Тарадина и Чавычалова [Taradina and Chavychalova] 2017). В этих условиях зоопланктон характеризовался минимальным видовым богатством, сокращением числа экологических групп, индекса Шеннона и численности Cladocera и Rotifera, но максимальной долей численности смешанной по способам передвижения и питания группы ювенильных копепод – тонких фильтраторов, а по биомассе – также активных хищников-эврифагов и собирателей-эврифагов. Важно отметить, что в этот год весной в протоках и наблюдалась максимальная численность коловраток (Федяева и Федяев [Fedyaeva and Fedyaev] 2020), но в култучной зоне – минимальная. По-видимому, это связано с особенностями култучной зоны, где вода начинает прогреваться раньше (Косова [Kosova] 1958; Горбунов [Gorbunov] 1976; Кривоносов и Русаков [Krivonosov and Rusakov] 1991), но в условиях падения уровней и последующего резкого повышения наблюдается быстрое и стремительное разбавление холодными полыми водами. Как отмечалось ранее, в маловодные годы с поздним и слабым обводнением пойменных территорий наблюдается низкая продукция бактерий, фитопланктона и суммарный биосток (Горбунов [Gorbunov] 1976).

В 2014 г. при минимальном стоке и коротком половодье, стабильном и относительно высоком уровне воды до половодья и ранней теплой весне вода в култучной зоне прогревалась постепенно, без резкого и значительного разбавления холодными полыми водами. Это определяло максимальную численность, биомассу и удельное видовое богатство зоопланктона, что подтверждают отрицательные корреляции биомассы зоопланктона и численности Rotifera с разницей максимального и начального уровней воды (которые были минимальными в этот год) и уровнями воды в протоках в марте. Также благодаря этому и, вероятно, предыдущему средневодному году возрастало количество доминирующих экологических групп (плавающих вертикаторов и тонких фильтраторов, вторичных фильтраторов-соскребателей, детритофагов и активных хищников-эврифагов).

С повышением водности в 2013 г. формирование зоопланктона происходило в условиях раннего высокого и продолжительного половодья, наибольшего объема стока, увеличения площадей затопленных территорий, раннего перехода температуры воды через +4°C, с одновременным приносом весной больших объемов полых вод в култучную. В связи с этим, с одной стороны, в этот год наблюдалось максимальное число встреченных таксонов за весь период исследования, что связано с поступлением организмов из затопленных территорий, богатых водной растительностью. С другой стороны, за счет «эффекта разбавления» и поступления больших объемов полых вод и, возможно, увеличения скорости течения весной, а также ряда предыдущих маловодных лет, наблюдались минимальная численность и биомасса большинства таксонов (Крылов [Krylov] 2003).

Ранее также отмечена связь продуктивности фитопланктона не только с температурой воды, содержанием минерального азота и фосфора, зависящими от объема водного стока и его внутригодового распределения, но и с гидрологическим режимом предыдущих лет (Горбунова [Gorbunova] 2005).

В 2013 и 2014 гг. более ранняя и теплая весна в конце марта – начале апреля, сходные даты перехода температуры воды через +4°C и более стабильные уровни воды до половодья обусловили раннюю биологическую весну и привели к близким величинам доли свободноплавающих вертикаторов, вторичных фильтраторов, соскребателей и детритофагов, а также значениям индекса Шеннона.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В маловодные годы основное влияние на структуру зоопланктона култучной зоны оказывает низкий объем стока, уровень воды, продолжительность половодья и сокращение площади затопленных территорий. Зоопланктон весной отличается низким видовым богатством и высокой биомассой Copepoda и Cladocera. При этом в маловодный год зоопланктон формировался в условиях снижения уровня воды перед половодьем, повышения температуры, а затем – в условиях позднего резкого и стремительного подъема уровня воды с приносом холодных

вод. Это определяло его минимальное видовое богатство и численность Cladocera, низкое значение индекса Шеннона, число экологических групп, но высокую долю по численности ювенильных копепод – тонких фильтраторов, а по биомассе – активных хищников-эврифагов и собирателей-эврифагов. В маловодный год с минимальным стоком и коротким половодьем при стабильном и относительно высоком уровне воды до половодья, ранней теплой весне без значительного разбавления холодными полыми водами, зоопланктон отличался максимальной численностью, биомассой и удельным видовым богатством всех таксономических групп.

В средневодный год высокого и продолжительного половодья, с наибольшим объемом стока и разбавлением весной полыми водами, а также с зимним повышением уровней, зоопланктон отличался максимальным видовым богатством, но минимальной численностью и биомассой большинства таксонов. Таким образом, межгодовые изменения структуры зоопланктона в култучной зоне весной в большей степени связаны со сроками и объемом половодья, температурным режимом, высотой и скоростью подъема паводка, а также уровнями перед началом половодья и стока предыдущих лет.

ЛИТЕРАТУРА

Abakumov V.A. 1992. Guidelines for hydrobiological monitoring of freshwater ecosystems. Gidrometeoizdat, Saint Petersburg, 320 p.

Alyokhina R.P. and Finaeva V.G. 2001. Evaluation of the efficiency of reproduction of semi-passable fish in the Volga River. In: Ecology of juveniles and problems of reproduction of Caspian fish: Collection of scientific papers. VNIRO, Moscow: 7–21. [In Russian].

Andronikova I.N. 1996. Structural and functional organization of zooplankton in lake ecosystems of different trophic types. Nauka, Saint Petersburg, 189 p. [In Russian].

Balushkina E.V. and Winberg G.G. 1979. Relationship between length and body weight of planktonic crustaceans. In: G.G. Winberg (Ed.). Experimental and field studies of the biological foundations of lake productivity. Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR, Leningrad: 58–79. [In Russian].

Beaver J.R., Jensen D.E., Casamatta D.A., Tausz C.E., Scotese K.C., Buccier K.M., Teacher C.E., Rosati T.C., Minerovic A.D. and Renicker T.R. 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. https://doi.org/10.1134/S0097807821030064

Belevich E.F. 1956. The structure of the coastline of the Volga delta. *Proceedings of the Institute of Geography*, **68**: 125–128. [In Russian].

Belevich E.F. 1961. The structure of water courses in the lower zone of the Volga delta. *Proceedings of the Astrakhan Reserve*, **5**: 6–12. [In Russian].

Belevich E.F. 1963. Zoning of the Volga delta. *Proceedings of the Astrakhan State Reserve*, **8**: 401–421. [In Russian].

Chronicle of nature of the Astrakhan State Reserve. 2011–2014. Ministry of the Natural Resources and Ecology of Russian Federation, Astrakhan. Available from: https://astrakhanzapoved.ru/about-us/природа/о-заповеднике/publikacii/летописи-природы/

Chuikov Ju.S. 1981a. Analysis of the trophic structure of the plankton community. Fundamentals of the study of freshwater ecosystems. Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR, Leningrad: 45–52. [In Russian].

Chuikov Ju.S. 1981b. Methods of ecological analysis of the composition and structure of aquatic animal communities. Ecological classification of invertebrates found in freshwater plankton. *Ecologia,* **3**: 71–77. [In Russian].

Chuikov Ju.S., Buharicin P.I., Kiseleva L.A., Fil'chakov V.A., Saprykin V.N. and Labunskaja E.N. 1996. Hydrological and hydrobiological regime of the lower Volga. In: Ju.S. Chuikov (Ed.). Ecology of the Astrakhan region. Vol. 4. Astrakhan, 226 p. [In Russian].

Fedyaeva L.A. and Fedyaev R.A. 2020. The structure of zooplankton in the lower zone of the channels of the Volga delta in years of different water content. Ecology of aquatic invertebrates: Abstracts of the International Conference dedicated to the 110th anniversary of the birth of F.D. Mordukhai-Boltovsky (9–13 November, 2020, Yaroslavl). Filigree, Borok: 86–87. [In Russian].

Fedyaeva L.A. and 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. [In Russian]. https://doi.org/10.23859/estr-210708

Frutos S.M., Poi de Neiff A.S.G. and Neiff J.J. 2006. Zooplankton of the Paraguay River: a comparison between sections and hydrological phases. *International Journal of Limnology* **42**(4): 277–288. https://doi.org/10.1134/S0097807821030064

Gorbunov K.V. 1970. Microflora of channels in the lower zone of the Volga delta during the period of runoff regulation. *Proceedings of the Astrakhan State Reserve*, **13**: 116–142.

Gorbunov K.V. 1976. Influence of regulation of the Volga River on biological processes in its delta and bio-drainage. Nauka, Moskow, 219 p. [In Russian].

Gorbunova Ju.A. 2005. Productivity of phytoplankton of the Volga Delta. Abstract of the Candidate of Biological Sciences thesis. Borok, 24 p. [In Russian].

José de Paggi S.B., Devercelli M. and 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. https://doi.org/10.1134/S0097807821030064

Katunin D.N. 1971. Flooding of the Volga delta in the conditions of operation of the Volga-Kama cascade of hydroelectric power plants. *Proceedings of Caspian Scientific Research Institute of Fisheries*, **26**: 35–41. [In Russian].

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

Kosova A.A. 1958. Composition and distribution of zooplankton and benthos in the western part of the lower reaches of the Volga Delta. *Proceedings of the Astrakhan Nature Reserve,* **4**: 159–194. [In Russian].

Kosova A.A. 1960. Seasonal changes in plankton and benthos in the lower zone of the Volga Delta. *Proceedings of the All-Union Hydrobiological Society*, **10**: 1–266. [In Russian].

Kosova A.A. 1965. Feeding of juvenile fish in the kultuk zone and in the Volga delta. *Proceedings of the Astrakhan Nature Reserve*, **10**: 1–177. [In Russian].

Kosova A.A. 1968a. Zooplankton of the lower reaches of the Volga Delta after the regulation of the river flow. Materials of the scientific session dedicated to the 50th anniversary of the Astrakhan State Reserve. Astrakhan: 97–98. [In Russian].

Kosova A.A. 1968b. Ecological characteristics of zooplankton of typical reservoirs of the Volga River delta. The first conference on the study of reservoirs of the Volga basin. Abstracts. Togliatti: 113–115. [In Russian].

Krivenkova I.F. 2018. The importance of phytophilic zooplankton for the ecosystem of Kenon Lake. *Scientific Notes of ZabGU,* **13**(1): 60–65. [In Russian]. https://doi.org/10.21209/2500-1701-2018-13-1-60-65

Krivonosov G.A. and Rusakov G.V. (Eds). 1991. Astrakhan Nature Reserve. Agropromizdat, Moscow, 191 p. [In Russian].

Kulikova T.P., Kustovlyankina N.B. and Syarki M.T. 1997. Zooplankton as a component of the Lake Onega ecosystem. Karelian Research Center of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, 112 p.

Krylov A.V. 2003. Zooplankton of lowland small rivers under changing environmental conditions. Abstract of the Doctor of Biological Sciences thesis. Moscow, 42 p. [In Russian].

Lin Q., You W.H., Fengjie X.U., Qiujia Y.U. and 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, Abstract in English]. https://doi.org/10.5846/stxb201303010332

Litvinov K.V. 2018. Analysis of modern patterns of migratory activity of semi-passable and resident freshwater fish in the spring-summer period in the reservoirs of the Astrakhan reserve. Candidate of Biological Sciences thesis. Astrakhan, 122 p. [In Russian].

Litvinov K.V. and Podolyako S.A. 2014. Influence of the hydrological regime on the course of spawning migrations of fish of different ecological groups to the lower zone of the Volga delta. *Astrakhan Bulletin of Environmental Education,* **4**(30): 102–109. [In Russian].

Lobunicheva E.V. 2007. Zooplankton as a food point of fishes in small lakes of the Vologda region. Materials of the annual review-sessions of postgraduate students and young scientists in the branches of sciences: Natural sciences, Physical and Mathematical sciences. Vologda State Technical University, Vologda: 76–83. [In Russian].

Malov V.G. 2011. On the geomorphological structure of the islands of the lower and thick zones of the Volga delta. Specially protected natural territories in the 21st century: current state and development prospects: materials of All-Russia scientific-practical conference with international participation dedicated to the 20th anniversary of NP "Vodlozersky" (Petrozavodsk, June 1–3, 2011). Karelian Research Center of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk: 187–191. [In Russian].

Pikhtova T.C. 1981. Importance of zooplankton in the diet of plankton-feeding fish. In: D.N. Aleksandrova (Ed.). Anthropogenic influence on large lakes of the North-West of the USSR. Part 2: Hydrobiology and bottom sediments of Lake Beloye. Nauka, Leningrad: 100–109. [In Russian].

Podolyako S.A. 2014. On the issue of compliance of flood parameters in the lower Volga Delta zone with the requirements for fish reproduction in the lower delta zone in 2010–2013 on the example of the territory of the Astrakhan State Reserve (Damchik site). *Astrakhan Bulletin of Environmental Education*, **3**(29): 60–68. [In Russian].

Podolyako S.A. 2018. Conditions of formation of the hollow system of the lower zone of the Volga delta (2011–2015). *Proceedings of the Astrakhan State Natural Biosphere Reserve*, **17**: 103–112. [In Russian].

Rusakov G.V. 1989. The main delta-forming factors and the formation of the relief of the sea region of the Volga delta and fore-delta (in conditions of changes in the level of the Caspian Sea and economic activity). Abstract of the Candidate of Geography Sciences thesis. Moscow, 25 p.

Rusanov G.M., Gavrilov N.N., Gorbunov A.K., Gorbunova A.V., Zhivoglyad A.F., Ivanov V.M.,

Kizina L.P., Kosova A.A., Litvinov V.P., Reutskaya N.I., Reutsky N.D., Rusakov G.V., Rybak V.S., Semyonova N.N. and Shkvarnikova Zh.A. 2003. Changes in the hydrological regime in the water bodies of the Volga delta and delta front, caused by fluctuations in the level of the Caspian Sea. In: G.M. Rusanov (Ed.). Structural changes in the ecosystems of the Astrakhan Biosphere Reserve caused by the rise in the level of the Caspian Sea. Astrakhan: 21–36. [In Russian].

Shannon C.E. and Weaver W. 1949. The mathematical theory of communication. University of Illinois, Illinois, 125 p.

Taradina D.G. and Chavychalova N.I. 2017. On the natural reproduction of semi-passable and some river fish species in the lower reaches of the river. Volga in 2011–2015. *Proceedings of VNIRO. Aquatic Biological Resources*, **166**: 85–108. [In Russian].

Taradina D.G., Chavychalova N.I., Vlasenko S.A., Vasil'chenko O.V. and Nikitin Je.V. 2008. The effectiveness and conditions of natural reproduction of Caspian roach and bream on the spawning grounds of the delta of the Volga River. Integrated approach to the problem of conservation and restoration of biological resources of the Caspian basin: Materials of the International Conference. KaspNIRH, Astrakhan: 157–161. [In Russian].

Trindade C.R.T., Landeiro V.L. and 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. On the reproduction of semi-aquatic fish in the Volga Delta. *Proceedings of VNIRO*, **127**: 133–144. [In Russian].

Winberg G.G. and Lavrentyeva G.M. (Eds). 1982. Methodological recommendations for the collection and processing of materials in hydrobiological research on freshwater reservoirs. Zooplankton and its products. State Research Institute of Lake and River Fisheries, Leningrad, 33 p. [In Russian].

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