

ЭКОЛОГИЯ ОЗЕРА СЕВАН В ПЕРИОД ПОВЫШЕНИЯ ЕГО УРОВНЯ

**РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ РОССИЙСКО-
АРМЯНСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЭКСПЕДИЦИИ ПО
ГИДРОЭКОЛОГИЧЕСКОМУ ОБСЛЕДОВАНИЮ ОЗЕРА
СЕВАН (АРМЕНИЯ) (2005–2009 ГГ.)**



РОССИЙСКАЯ
АКАДЕМИЯ
НАУК

НАЦИОНАЛЬНАЯ
АКАДЕМИЯ НАУК
АРМЕНИИ

СОВМЕСТНАЯ
РОССИЙСКО-АРМЯНСКАЯ
БИОЛОГИЧЕСКАЯ ЭКСПЕДИЦИЯ

УЧРЕЖДЕНИЕ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД
ИМ. И.Д. ПАПАНИНА РАН



ИНСТИТУТ ГИДРОЭКОЛОГИИ И ИХТИОЛОГИИ
Научного центра зоологии и гидроэкологии государственной некоммерческой
организации НАН РА



**ЭКОЛОГИЯ ОЗЕРА СЕВАН
В ПЕРИОД ПОВЫШЕНИЯ ЕГО УРОВНЯ**

**РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ РОССИЙСКО-АРМЯНСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКОЙ
ЭКСПЕДИЦИИ ПО ГИДРОЭКОЛОГИЧЕСКОМУ ОБСЛЕДОВАНИЮ ОЗЕРА СЕВАН
(АРМЕНИЯ) (2005–2009 ГГ.)**

**ECOLOGY OF LAKE SEVAN
DURING THE PERIOD OF WATER LEVEL RISE**

**THE RESULTS OF RUSSIAN-ARMENIAN BIOLOGICAL EXPEDITION FOR
HYDROECOLOGICAL SURVEY OF LAKE SEVAN (ARMENIA) (2005–2009)**

ՌՈՒՍԱՍՏԱՆԻ
ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ
ԱԿԱԴԵՄԻԱ

ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ
ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ
ԱԶԳԱՅԻՆ ԱԿԱԴԵՄԻԱ

ՌՈՒՍ-ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՀԱՄԱՏԵՂ
ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ԳԻՏԱՐՇԱՎ

Ռուսաստանի գիտությունների ակադեմիայի
Ի.Դ.ՊԱՊԱՆԻՆԻ ԱՆՎԱՆ ՆԵՐՔԻՆ ԶՐԵՐԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆՈՒԹՅԱՆ ԻՆՍՏԻՏՈՒՏ

Հայաստանի Հանրապետության գիտությունների ազգային ակադեմիայի
Կենդանաբանության և հիդրոէկոլոգիայի և ձկնաբանության գիտական կենտրոն
ՀԻԴՐՈԷԿՈԼՈԳԻԱՅԻ և ՁԿՆԱԲԱՆՈՒԹՅԱՆ ԻՆՍՏԻՏՈՒՏ



ՍԵՎԱՆԱ ԼՃԻ ԷԿՈԼՈԳԻԱՆ ՆՐԱ ՍԱԿԱՐԴԱԿԻ ԲԱՐՁՐԱՑՄԱՆ ՇՐՋԱՆՈՒՄ

Սևանա լճում ռուս-հայկական կենսաբանական գիտաբշավի հիդրոէկոլոգիական
ուսումնասիրությունների արդյունքները (ՀԱՅԱՍՏԱՆ) (2005-2009թթ.)

ЭКОЛОГИЯ ОЗЕРА СЕВАН В ПЕРИОД ПОВЫШЕНИЯ ЕГО УРОВНЯ. Результаты исследований Российско-Армянской биологической экспедиции по гидроэкологическому обследованию озера Севан (Армения) (2005–2009 гг.). Махачкала: Наука ДНЦ, 2010. – 348 с.; ил. – ISBN 978-5-94434-162-4

В книге обобщены результаты комплексных исследований гидрологического и биологического режима оз. Севан в начальный период повышения его уровня, проведенных в рамках Российско-Армянской биологической экспедиции (2005–2009 гг.). Описывается флора и растительность озера и его притоков, структура планктонных и бентосных сообществ, ихтио- и паразитофауна, рассматриваются вопросы, связанные с разнообразием гидробионтов Армении, проводится сравнительный анализ с состоянием экосистемы в прошлом веке.

Книга предназначена для экологов, гидробиологов, специалистов в области охраны природы, студентов гидрологических и биологических специальностей высших учебных заведений.

Авторский коллектив:

Д.С. Павлов, А.И. Копылов, С.А. Поддубный, Б.К. Габриелян, Л.А. Чилингарян, Б.П. Мнацаканян, А.А. Бобров, Э.В. Епремян, А.В. Романенко, А.А. Овсепян, Л.Р. Гамбарян, Р.О. Оганесян, Е.С. Гусев, Д.Б. Косолапов, А.М. Минасян, Г.С. Варданян, Я.В. Стройнов, Н.Г. Косолапова, В.В. Жариков, С.А. Акопян, А.А. Никогосян, А.О. Айрапетян, К.Г. Джэндереджян, Г.Х. Щербина, Э.Х. Гукасян, Н.С. Бадалян, Д.Л. Саакян, Б.А. Левин, А.Р. Рубенян, А.В. Кожара, Ю.В. Герасимов, М.И. Малин, Г.М. Чуйко, В.А. Подгорная, Е.А. Заботкина, Т.Б. Камшилова, Е.Л. Воропаева, О.О. Толстенков, Р.Л. Оганесян, А.В. Крылов

Редакционная коллегия:

академик РАН *Д.С. Павлов*
доктор географических наук *С.А. Поддубный*
доктор биологических наук *Б.К. Габриелян*
доктор биологических наук *А.В. Крылов* (отв. редактор)

Рецензенты:

доктор биологических наук *В.Т. Комов* (Россия)
доктор биологических наук *Г.Т. Саркисов* (Армения)

Книга печатается по решению Ученого совета ИБВВ РАН

ISBN 978-5-94434-162-4

© Учреждение Российской академии наук Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, 2010
© Издательство «Наука ДНЦ», 2010

ВВЕДЕНИЕ

Армения является маловодной страной. Общий объем ее поверхностных возобновляемых вод составляет $6.5 \times 10^9 \text{ м}^3$. Озеро Севан с объемом воды около $34.0 \times 10^9 \text{ м}^3$ — единственный крупный водоем Армении, вносящий весомый вклад в водный баланс всего Южного Кавказа, в том числе северных регионов Ирана и Турции, является основным перспективным источником стратегического запаса питьевого водоснабжения Армении и сопредельных государств.

Высокогорное расположение (1900 м НУБМ) и большой объем воды озера определяют его решающее значение для развития экономики и устранения дефицита электроэнергии в Армении, особенно при кризисных ситуациях в энергообеспечении страны.

Крупномасштабное гидротехническое преобразование и нерациональное использование водных ресурсов озера на нужды энергетики и сельского хозяйства привели к понижению его уровня на 19.2 м, что повлекло за собой глубокие морфометрические, гидрофизические, гидрохимические и гидробиологические изменения.

Озеро Севан было слабопроточным олиготрофным водоемом с полным водообменом за 44.3 г., большой прозрачностью воды (в среднем 14 м) и высоким содержанием кислорода (не ниже 6.0 г/м^3) во все времена года. Для озера был характерен своеобразный режим основных биогенных элементов — весьма высокое содержание фосфора (0.32 г/м^3) и очень низкие концентрации минерального азота (до 0.003 г/м^3).

Основными продуцентами были макрофиты и частично фитопланктон, видовой состав которых был сравнительно беден, количественно преобладали диатомовые, качественно — зеленые водоросли. Биомасса макрофитов составляла 7000 г/м^2 , а фитопланктона около 0.3 г/м^3 . Величина первичной продукции планктона находилась в пределах $100 \text{ г С/м}^2 \text{ год}$. Сравнительно большая величина первичной продукции была обусловлена большой глубиной эвфотической зоны и круглогодичной вегетацией водорослей.

По мере понижения уровня озера стали проявляться негативные изменения в его экосистеме, достигшие небольших значений в середине 1970-х гг. Озеро подверглось эвтрофированию.

Этот процесс вызвал глубокие нарушения функциональных блоков и связей в экосистеме, дисбаланс продукционно-деструкционных взаимоотношений, что привело к видовой сукцессии во всех звеньях трофической цепи и к интенсификации биопродукционных процессов, в частности, к увеличению скорости продуцирования органического вещества, и как следствие, к ухудшению питьевого и рыбохозяйственного качества воды. В лимносистеме произошла инверсия биогенного лимитирования, что является уникальным случаем в истории антропогенного эвтрофирования крупных озер.

Причинами указанных изменений явились не только преобразования внутриводоемных процессов, но и экологически необоснованная интенсификация и экстенсификация промышленности, сельского хозяйства и других отраслей

народного хозяйства на водосборном бассейне озера, являющимися весомыми источниками поступления в водоем эвтрофирующих, загрязняющих и токсических веществ.

Большие изменения видового разнообразия организмов произошли в литоральной зоне озера, где обитало множество видов водных и наземных представителей фауны и флоры, поддерживающих необходимый трофический уровень мелководий.

С целью выявления механизмов эвтрофирования оз. Севан, предотвращения процессов ухудшения качества воды, разработки технологии восстановления, улучшения и сохранения качественных и количественных показателей природных ресурсов севанской лимносистемы, а также разработки научных основ оптимизации природопользования в экосистемах бассейна водоема в 2005 г. организована Российско-Армянская биологическая экспедиции. В рамках экспедиции в 2005–2009 гг. предполагалось проведение совместных научно-исследовательских работ по следующим направлениям:

1. Комплексная эколого-биологическая оценка современного состояния оз. Севан.

1.1. Качественные и количественные гидроэкологические обследования оз. Севан с целью восстановления, охраны и рационально-комплексного использования водных и биологических ресурсов гидроэкосистемы:

- закономерности развития, а также качественный и количественный анализ бактерио-, фито-, зоопланктона и бентоса при разных уровнях трофности озера;
- динамика продуктивность гидробионтов;
- энергетический баланс гидробионтов;
- количественная характеристика питания зоопланктона и зообентоса;
- кормовая база рыб.

1.2. Изучение основных закономерностей биогеохимического круговорота веществ, структурные и функциональные изменения в трофических цепях лимносистемы в процессе ее эвтрофирования:

- динамика распределения (вертикального и горизонтального) и балансовые соотношения различных форм азота и фосфора;
- качественная и количественная оценка (баланс) биогенных элементов (азота и фосфора) в гидроэкосистеме озера;
- качественный и количественный анализ фитопланктонного сообщества во времени и в пространстве;
- первичное продуцирование и пространственное распределение хлорофилла *a* в фитопланктоне озера;
- количество АТФ в гидробионтах как критерий функционирования и энергетических изменений в трофических цепях гидроэкосистем; (функциональная активность и распределение (вертикальное и горизонтальное) фитопланктона методом замедленной флюоресценции).

1.3. Исследование ихтиофауны и разработка научных основ по охране, восстановлению и рациональному использованию рыбных ресурсов:

- определение запасов промысловых рыб и выдача прогноза их вылова;
- биологическая и продукционная характеристика рыб;

- естественное и искусственное воспроизводство рыб и возможности акклиматизации новых видов ценных рыб;
- питание и пищевые взаимоотношения рыб.

1.4. Определение качества воды. Роль водосборного бассейна с развитой экономикой в формировании физико-химического и биологического режима, их влияние на качество воды (питьевое, бытовое, рыбохозяйственное, промышленное, сельскохозяйственное, рекреационное и т.д.) оз. Севан:

- выявление источников эвтрофирующих (биогенные элементы и различные виды органических веществ) и загрязняющих (механические, химические, токсические) веществ в водосборном бассейне оз. Севан;
- влияние речных притоков озера на ее экосистему;
- количественный и качественный анализ биогенных элементов, микроэлементов и тяжелых металлов в притоках и атмосферных осадках в водосборном бассейне оз. Севан;

1.5. Разработка научных основ и конкретных мероприятий по использованию водных и биологических ресурсов оз. Севан, а также выявление требований экономического и энергетического развития данного региона.

1.6. Создание базы данных и математическое моделирование продукционных процессов в оз. Севан с целью прогнозирования дальнейшей эволюции экосистемы водоема и управления ими.

1.7. Разработка научных основ для создания севанской региональной системы гидроэкологического мониторинга.

2. Биоразнообразие бассейна оз. Севан: проблемы охраны и рационального использования:

2.1. Исследование возможностей сохранения и восстановления популяций редких и находящихся под угрозой исчезновения видов животных и растений.

2.2. Изучение видового разнообразия гельминтов водно-болотных птиц, рыб и других животных бассейна озера Севан и установление путей их циркуляции.

2.3. Выявление возможностей и разработка принципов создания лесных санитарно-охраняемых зон (полос) по береговым (экотонным) зонам оз. Севан и его притоков для блокирования смыва питательных и токсических веществ в гидроэкосистемы (озеро и его притоки).

Ожидаемый результат реализации программы совместных исследований — разработка научных основ рационального использования природных ресурсов оз. Севан и стратегии сохранения его биоразнообразия.

Головными учреждениями по выполнению задач Российско-Армянской биологической экспедиции являются с Российской стороны Учреждение Российской академии наук Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, с Армянской стороны — Институт гидроэкологии и ихтиологии Научного центра зоологии и гидроэкологии государственной некоммерческой организации НАН РА. Организациями соисполнителями программы исследований на оз. Севан являются Учреждение Российской академии наук Институт проблем

экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН (Россия), Институт зоологии НАН РА и Институт ботаники НАН РА (Армения).

Результаты первых пяти лет совместных исследований оз. Севан представлены в настоящей монографии. В первом разделе книги (авторы Л.А. Чилингарян, Б.П. Мнацаканян, С.А. Поддубный) представлена физико-географическая характеристика и климатические условия водосборного бассейна оз. Севан, сведения о его гидрологическом режиме, водном балансе и режиме, дана гидрофизическая характеристика водной массы и охарактеризованы гидродинамические процессы.

Второй раздел посвящен описанию качественного состава и количественных показателей основных сообществ и отдельных таксономических групп водных организмов оз. Севан и его притоков: макрофитов (А.А. Бобров, Э.В. Епрмян), пикофитопланктона (А.В. Романенко, Д.Б. Косолапов), фитопланктона (А.А. Овсепян, Л.Р. Гамбарян, Р.О. Оганесян, Е.С. Гусев), бактериопланктона (Д.Б. Косолапов, А.В. Романенко, А.И. Копылов, А.М. Минасян, Г.С. Вардамян), вирусов (Я.В. Стройнов, Д.Б. Косолапов, А.И. Копылов), гетеротрофных нанофлагеллят (Н.Г. Косолапова), зоопланктона (А.В. Крылов, С.А. Акопян, А.А. Никогосян, А.О. Айрапетян), мейозообентоса (С.А. Акопян), макрозообентоса (С.А. Акопян, К.Г. Джендереджян), хирономид (Г.Х. Щербина), мегазообентоса (Э.Х. Гукасян, Н.С. Бадалян, Д.Л. Саакян).

В третьем разделе книги дан аннотированный список ихтиофауны водоемов и водотоков Армении (Б.А. Лёвин, А.Р. Рубенян), уточняется таксономический статус армянской густеры *Blicca bjoerkna derjavini* (Dadikyan, 1970) (А.В. Кожара), проанализирована многолетняя динамика запасов рыб оз. Севана и описано их современное состояние (Ю.В. Герасимов, Б.К. Габриелян, М.И. Малин, А.Р. Рубенян), представлены результаты физиолого-биохимических показателей рыб (Г.М. Чуйко, В.А. Подгорная, Е.А. Заботкина, Т.Б. Камшилова), а также современное состояние паразитофауны рыб (Е.Л. Воропаева, О.О. Толстенков, Р.Л. Оганесян).

Проведенные к настоящему времени исследования отражают основные тенденции изменения экосистемы оз. Севан в условиях начального этапа поднятия уровня воды и необходимы для разработки научных основ стратегии сохранения биоразнообразия и рационального использования этого уникального высокогорного водоема.

Научный руководитель программы
Академик РАН
Д.С. Павлов

РАЗДЕЛ 1. ГИДРОЛОГИЯ ОЗЕРА СЕВАН

1.1. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И КЛИМАТИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ ВОДОСБОРНОГО БАССЕЙНА*

Бассейн оз. Севан представляет собой тектоническую впадину, которая имеет вид треугольника, ограниченного горными хребтами (рис. 1.1.1). Высота окружающих горных хребтов колеблется от 500 до 1800 м над уровнем озера.

Гегамский горный массив вулканического происхождения, расположенный в меридиональном направлении, отделяет Севанскую котловину от Араратской равнины. Он покрыт почти сплошь мощными лавовыми покровами четвертичного периода и имеет вид удлинённого щита.

Варденисский хребет простирается вдоль южного берега оз. Севан. Гребневая зона хребта, высота которой достигает почти 3500 м, проходит на расстоянии всего лишь около 20–25 км от озера.

Хребт Арегуни начинается от Севанского перевала и тянется на юго-восток, переходя далее в Севанский хребт. Оба эти хребта простираются вдоль северо-восточного берега оз. Севан. На склонах арегунийского хребта, обращенного к берегам озера, имеются хорошо выраженные террасы со следами древних денудационных уровней с относительными отметками над уровнем воды в озере 470–420, 220–170, 120–80 м и ниже.

Севанский хребт, огибая озеро с северо-востока, простирается до его юго-восточной оконечности и заканчивается вершиной Гинал (3373 м). По направлению к юго-востоку высота Севанского хребта постепенно увеличивается. Главнейшие его вершины достигают 3000 м и более.

По гребням Памбакского, Арегунийского и Севанского хребтов проходит резкая физико-географическая граница между умеренно влажной северной частью Армении, расположенной в бассейне р. Кура, и ее более сухой и континентальной, лежащей в бассейне р. Аракс. Таким образом, эта горная цепь является не только водораздельной линией речной системы Армении, но и важной климатической границей. Склоны Севанского хребта, обращенные к юго-западу, благодаря своей южной экспозиции, большую часть зимы свободны от снега (Марков, 1911).

В геологическом отношении бассейн оз. Севан делится на две основные части: северную и восточную, относящиеся к окраинным горам Армении, и южную и западную, являющиеся частями Армянского вулканического нагорья.

По данным гидрогеологов (Результаты комплексных исследований ..., 1961, 1962) северо-восточная половина бассейна сложена в основном мезозой-

* ¹Чилингарян Л.А., ²Мнацаканян Б.П.

¹Институт водных проблем и гидротехники имени академика И.В. Егуазарова, Армения, Ереван, 0047, ул. А. Арменакяна, 125, Levon_Chilingaryan@yahoo.com; ²Армянский государственный педагогический университет имени Хачатуря Абовяна, Ереван, пр-т Т. Меци, 17, Borisnmnamsakanyan@rambler.ru

скими и нижнетретичными отложениями, юго-западная половина — андезитовыми породами, покрытыми плащом четвертичных андезито-базальтовых лав.

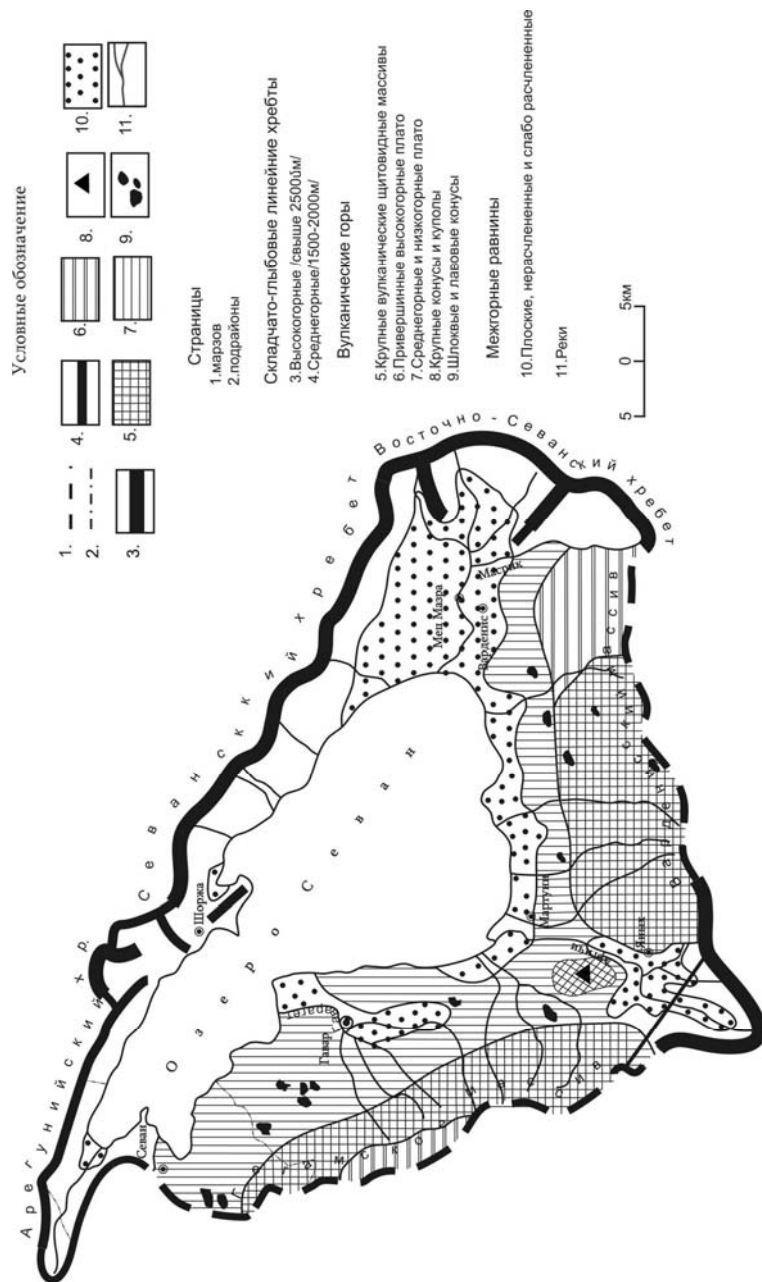


Рис. 1.1.1. Орографическая карта-схема бассейна оз. Севан.

Наличие легко проницаемых трещиноватых андезито-базальтовых лав на западном и южном побережьях приводит к интенсивной инфильтрации в грунт

выпавших осадков. Эти воды выходят на дневную поверхность в нижних точках бассейна, главным образом в прибрежной полосе, в виде родников, как, например, Акнерские, Цаккарские, Акунские, Лчаванские и многие другие.

В отличие от юго-западной части, северо-восточная часть бассейна — арегунийское побережье — характерна отсутствием более или менее крупных родников и наличием многочисленных мелких притоков. Здесь выпавшие осадки почти полностью стекают со склонов в речки или непосредственно в озеро.

Масрикская равнина представляет выровненный межгорный прогиб, сложенный озерно-речными и пролювально-аллювиальными песчано-глинистыми отложениями, перекрытыми новейшими наносами и лавами.

Переслаивание и сложное переплетение различных по типу отложений обусловило здесь чередование водоупорных и водопроницаемых грунтов

Грунтовые воды равнины формируются за счет поверхностного стока с гор, грунтовых вод предгорий и подрусловых вод, фильтрующихся через конусы выноса рек, и пополняются за счет атмосферных осадков. Общее движение подземных вод направлено в сторону оз. Севана.

Усиленное понижение грунтовых вод за счет подрусловых вод р. Масрик происходит в период наибольшего выпадения осадков — апреле – июне. Но уже летом и осенью р. Масрик дренирует грунтовые воды. Последние частично поступают в оз. Севан непосредственно через толщу озерно-аллювиальных отложений (Ресурсы поверхностных вод СССР, 1973).

В прибрежной полосе оз. Севана древние погребенные долины рек, содержащие напорные воды, соединяясь, образуют один напорный горизонт, получающий питание в четвертичных лавах предгорья и в свою очередь питающий водоносные горизонты, в том числе разгружающиеся в оз. Севан.

Бассейн характеризуется континентальным горно-степным климатом. Прибрежная зона оз. Севана характеризуется умеренным климатом с теплым продолжительным летом и относительно холодной зимой. Выше климат несколько изменяется, лето становится более прохладным, зима — холоднее.

Основными факторами, обуславливающими климатические особенности бассейна оз. Севан являются: географическое положение, высота над уровнем моря и орографические особенности. Известное сочетание этих факторов привело к тому, что в Севанском бассейне, как отметили, за исключением лишь самой прибрежной полосы, наблюдается континентальный горно-степной климат.

Атмосферные процессы в районе бассейна оз. Севан в годовом и сезонном цикле определяются главным образом географическим положением и орографией рассматриваемой территории.

В климатообразовании бассейна оз. Севан немаловажное место занимают часто наблюдавшиеся фены. Интенсивность возникновения фенов определяется характером препятствий, через которые проникают воздушные массы в район озера (Багдасарян, 1958; Научно-прикладной справочник по климату СССР, 1989).

Высокое расположение бассейна, а также относительная сухость воздуха обуславливают большую продолжительность солнечного сияния. Число часов, которого за год превышает 2500 (в Мартуни около 2800 ч) (табл. 1.1.1).

Таблица 1.1.1. Продолжительность солнечного сияния в часах

Станция	Месяц												Год
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	
Мартуни	155	159	185	188	242	295	321	308	275	229	176	156	2689
Севан оз.	148	148	178	185	245	294	324	311	267	229	161	139	2629

Территория бассейна оз. Севан в большую часть года имеет положительный радиационный баланс, однако большая прозрачность и относительная сухость воздуха благоприятствуют сильному ночному лучеиспусканию, благодаря чему в холодный период года радиационный баланс является отрицательным.

Географическое положение, высота над уровнем моря и защищенность бассейна оз. Севан оставляют вполне определенный отпечаток на его температурный режим (табл. 1.1.2).

Таблица 1.1.2. Средняя месячная и годовая температура воздуха (°C)

Метеостанция и посты		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Ср.
Название	Высота, м													
Семеновка	2104	-7.4	-7.1	-4.0	2.4	7.3	10.4	13.3	13.3	10.0	5.6	0.3	-4.8	3.3
Шоржа	1914	-4.6	-4.6	-1.7	4.4	9.4	13.2	16.6	16.9	13.7	8.5	3.1	-1.9	6.1
М. Масрик	1940	-8.5	-7.9	-3.1	4.2	9.4	12.9	16.2	16.0	12.5	6.7	0.6	-5.9	4.4
Мартуни	1945	-5.7	5.8	-1.7	4.8	9.0	12.9	16.0	15.8	12.8	7.5	2.4	-2.9	5.4
Яных	2334	-8.5	-7.8	-4.7	1.5	6.9	10.5	14.0	14.3	10.8	5.2	-0.6	-6.1	3.0
Гавар	1961	-7.5	-6.3	-2.5	3.9	8.9	12.5	15.7	15.8	12.0	6.7	0.6	-4.8	4.6
Норатус	1913	-5.5	-5.6	-2.2	3.9	8.9	12.6	16.1	16.2	12.9	7.6	1.9	-3.3	5.3
Ератумбер	3101	-12.3	-12.4	-9.6	-4.5	0.3	4.7	8.9	8.8	5.3	-0.9	-6.3	-9.6	-2.3
Севан	1936	-8.2	-7.4	-3.3	3.5	8.8	12.1	15.7	15.7	12.2	6.4	0.6	-5.5	4.2
Севан оз.	1918	-5.5	-5.3	-1.9	3.5	8.4	12.4	15.7	15.9	12.8	8.0	2.5	-2.8	5.3

Самым теплым месяцем является август, когда средняя месячная температура колеблется от 8.8 °C (Ератумбер) до 17.6 °C (Шоржа), а самым холодным месяцем — январь со среднемесячной температурой от -4.6 °C (Шоржа) до -12.3 °C (Ератумбер). Среднегодовая температура колеблется от -2.3 °C (Ератумбер) до 6.4 °C (Шоржа). Наибольшие колебания за год наблюдаются на метеорологической станции Гавар а наименьшее — в Семеновке. Сильному понижению температуры воздуха в зимние месяцы способствует устойчивый снежный покров. В летние месяцы наоборот, благодаря преобладанию ясных дней, поверхность почвы и воздух сильно нагреваются.

Режим ветра в бассейне оз. Севан отличается значительной сложностью, особенно в теплое время года, в основном он формируется под влиянием местных факторов, таких, как высотное положение бассейна, рельеф и характер подстилающей поверхности.

Летом над Малым Севаном преобладают северные и северо-восточные ветра, а над Большим Севаном — восточные. Хорошо выражены также бризы.

В зимний период над большей частью озера преобладают ветры западных румбов. В восточной части Большого Севана ветра не имеют более или менее определенного направления, здесь часты штили. На направление и скорость ветра в бассейне оз. Севан значительное влияние оказывает сложный рельеф местности. Поэтому, как следует из данных, приведенных в табл. 1.1.3, направление ветра во всем бассейне разное.

Таблица 1.1.3. Повторяемость ветра различных направлений (%)

Станция	Направление							
	С	СВ	В	ЮВ	Ю	ЮЗ	З	СЗ
Семеновка	21	3	6	2	9	11	22	25
Севан	7	2	0	0	0	4	74	13
Севан оз.	6	1	1	0	2	57	23	10
Гавар	28	11	10	5	7	10	17	12
Яных	24	6	5	24	35	3	1	1
Мартуни	11	8	2	2	14	52	5	6
М. Масрик	4	3	42	4	8	6	21	12

Преобладающее направление ветра в разных пунктах бассейна в точности соответствует направлению окружающих Севанскую котловину горных хребтов.

Нетрудно заметить, что в Мец Масрике преобладающее направление ветра восточное (42%), в то время как на остальных станциях повторяемость ветра этого направления колеблется от 0 до 10%. В Яных преобладают ветра южного направления (36%), а в Севане — западного (74%) и т.д. (табл. 1.1.4).

Таблица 1.1.4. Средняя месячная и годовая скорость ветра (м/с)

Метеостанция	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Год
Семеновка	3.3	3.2	2.9	2.7	2.5	2.4	2.6	2.8	2.7	2.5	2.6	2.9	2.8
Шоржа	3.6	3.1	2.6	2.3	2.1	2.5	3.0	3.1	2.8	2.8	3.2	3.5	2.9
М. Масрик	2.3	2.2	2.4	3.0	3.1	3.6	5.0	4.9	3.5	2.4	2.4	2.2	3.1
Мартуни	3.7	3.5	3.0	2.9	2.2	1.7	1.6	1.6	1.9	2.5	3.3	3.9	2.6
Яных	4.7	4.7	4.6	4.1	3.4	3.2	3.6	3.5	3.0	3.2	3.9	4.1	3.9
Гавар	2.1	2.2	2.1	2.2	1.9	1.6	1.6	1.5	1.6	1.7	1.8	1.8	1.8
Ератумбер	6.1	6.0	5.7	5.2	4.2	3.6	3.2	3.5	4.0	4.8	5.4	5.7	4.8
Севан	4.2	4.0	3.5	3.3	3.0	2.9	3.1	3.1	2.6	2.7	3.2	3.8	3.3
Севан оз.	5.0	4.3	3.9	3.5	3.1	3.4	4.4	4.8	4.3	3.7	4.2	4.9	4.1

Относительная влажность воздуха также подвержена суточным и годовым колебаниям (табл. 1.1.5). Минимум относительной влажности воздуха обычно наблюдается в летние месяцы. На ход относительной влажности воздуха определенное влияние оказывает и феновый эффект.

Орографические особенности исследуемого района оказывают большое влияние на территориальное распределение атмосферных осадков. Этому в первую очередь способствует то обстоятельство, что проникающие с запада и юго-запада массы воздуха преодолевают высокие горные барьеры краевых

хребтов Малого Кавказа. В район бассейна озера они проникают главным образом через пониженные участки окаймляющих хребтов с запада и северо-запада. Этим объясняется выпадение относительно большого количества осадков в северных и северо-западных районах бассейна. Осадки в бассейне колеблются в пределах от 386 (Цовак) до 857 (Ератумбер) мм (табл. 1.1.6).

Таблица 1.1.5. Средняя месячная и годовая относительная влажность воздуха (%)

Метеостанция и посты		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Год
Название	Высота, м													
Семеновка	2104	82	85	83	80	81	82	84	85	79	77	78	81	81
Шоржа	1914	68	69	67	63	65	64	63	63	60	62	66	68	65
М. Масрик	1940	76	77	75	69	68	69	67	68	66	70	74	76	71
Мартуни	1945	68	71	69	66	68	70	72	72	65	65	66	68	68
Яных	2334	67	69	69	66	65	63	64	63	56	61	65	68	65
Гавар	1961	71	71	69	66	69	70	70	71	68	69	70	71	70
Ератумбер	3101	78	82	82	83	83	78	74	67	64	70	77	75	76
Севан	1936	81	80	77	72	73	72	70	68	65	69	76	82	74
Севан озерная	1918	74	75	74	71	74	73	73	73	69	68	71	74	72

Таблица 1.1.6. Месячные и годовые суммы атмосферных осадков (мм)

Метеостанция и посты		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Год
Название	Высота, м													
Семеновка	2104	31	42	61	78	110	100	64	48	46	63	49	33	724
Шоржа	1914	12	15	23	42	67	64	49	38	32	40	26	14	421
М. Масрик	1940	18	19	26	38	61	66	45	36	27	45	30	22	435
Варденик	1984	25	20	34	43	57	67	42	26	33	41	36	19	443
Мартуни	1945	22	27	39	53	67	69	40	29	31	39	35	23	473
Яных	2334	22	22	36	57	77	63	38	27	25	43	36	22	468
Гавар	1961	17	20	33	43	70	74	55	45	37	38	30	17	478
Ератумбер	3101	78	87	100	95	91	67	53	34	35	69	75	73	857
Севан	1936	26	30	41	65	103	78	50	41	39	51	38	26	588
Севан оз.	1918	17	22	30	52	74	61	39	31	26	35	30	17	434
Цовак	1936	19	13	20	34	50	59	38	30	30	42	32	19	386

В течение года максимальное количество осадков наблюдается весной, главным образом в мае, а минимальное — зимой. Весенние осадки составляют примерно 40–45% годовой суммы, в то время как зимние осадки составляют всего лишь 10–15%. Осадки в бассейне оз. Севан выпадают главным образом в теплое полугодие и составляют 60–70% годовой суммы. Особенно мала высота снежного покрова, а на Арегунийском побережье снег не всегда сохраняется до весны (Александрян, 1971; Справочник по климату СССР, 1966, 1967, 1968, 1969).

Как и в других горных районах, в бассейне оз. Севан величина суммарного испарения с высотой уменьшается. Так, если в прибрежной части озера суммарное испарение составляет около 350 мм, то на высоте 3100 м (Ератумбер) — всего 200 мм. Испаряемость, как и испарение с высотой местности законо-

мерно уменьшаются. Так, если в апреле на высоте 1900–2000 м суммарное испарение в среднем составляет около 25–30 мм, а на высоте 3100 м — 10–15 мм, то в июле соответственно — 50–60 и 35–40 мм (табл. 1.1.7).

Таблица 1.1.7. Величина суммарного испарения (а) и испаряемость (б) в некоторых метеостанциях бассейна оз. Севан (мм)

Метеостанция			XII-	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	Год
Название	Высота, м		II										
Семеновка	2104	а	28	12	25	41	48	48	44	36	27	16	325
		б	35	34	66	85	108	123	107	72	43	18	691
Шоржа	1914	а	34	15	26	40	52	52	48	39	29	18	353
		б	45	43	78	103	121	130	118	86	52	30	806
М. Масрик	1940	а	33	14	25	39	50	47	46	34	27	15	330
		б	46	42	77	109	128	140	126	91	52	33	844
Мартуни	1945	а	26	15	27	42	42	50	44	37	30	17	330
		б	38	42	74	100	100	125	137	123	90	33	862
Яных	2334	а	31	12	22	37	43	45	39	32	24	15	300
		б	34	33	61	95	117	129	118	84	48	31	750
Гавар	1961	а	39	15	26	41	50	57	48	38	27	15	356
		б	42	42	76	105	123	134	121	83	45	33	804
Норатус	1913	а	36	15	26	39	49	57	48	38	28	17	353
		б	43	42	77	103	124	136	122	84	46	34	811
Ератумбер	3101	а	11	9	12	21	32	37	38	22	17	9	208
		б	26	25	46	71	85	108	112	79	43	21	616
Севан	1936	а	39	14	24	42	52	51	47	36	29	16	350
		б	43	42	72	103	123	137	124	86	43	33	806
Севан озерная	1918	а	34	14	23	39	50	51	45	34	27	18	335
		б	42	42	42	100	118	132	119	82	41	30	780

В зимний период величины суммарного испарения и испаряемости почти не отличаются. В нижних частях они составляют 30–45 мм, а в высокогорных районах — 10–25 мм. В теплое время года величина испаряемости почти 2–2.5 раза превышает суммарное испарение.

1.2. ГИДРОЛОГИЯ БАССЕЙНА ОЗЕРА СЕВАН*

Физико-географические и климатические условия определяют уникальность гидрологии бассейна озера. Характер образования природных вод и формирования стока, а также гидрологический режим водных объектов, рек и родников на разных частях бассейна не одинаков.

Гидрология бассейна озера выражается гидрографией рек, характеристикой стока, водного режима и питания рек, весеннего половодья, максимального и меженного стока, стока взвешенных наносов, термического и ледового режима рек и водным балансом бассейна.

1.2.1. ГИДРОГРАФИЧЕСКАЯ СЕТЬ БАССЕЙНА

В озеро Севан впадают 30 рек и речек, в том числе два крупных родника — Лчаван и Личк. Четыре реки впадают в Малый Севан, остальные — в Большой Севан.

Речная сеть по периметру озера и в соответствующих частях бассейна распределена неравномерно. Она значительно реже в бассейне Малого Севана. Здесь имеются, так называемые, бессточные территории. Особенно густой речной сетью покрыто южное побережье. С северо-восточного побережья стекают многочисленные реки и временно действующие водотоки (Чилингарян и др., 2002).

Ниже приводятся карта-схема гидрографической сети (рис. 1.2.1.1), основные гидрографические сведения о реках и их водосборах (табл. 1.2.1.1), суммарные показатели по гидрографической сети (табл. 1.2.1.2). Видно, что густота речной сети (0.77 км^2) невелика, она меньше, чем в соседних с озером речных бассейнах рек Арпа, Агстев, Воротан, и что из 930 водотоков только 63 имеют длину более 10 км.

Таблица 1.2.1.1. Основные гидрографические сведения о реках, впадающих в оз. Севан

Название	Длина, км	Площадь водосбора, км ²	Длиной менее 10 км	
			количество	общая длина, км
Дзыгнагет	22	90.5	58	80
Драхтик	11.2	40.0	19	31
Спитакахпюр	12	24.2	21	29
Артаниш	8	19.0	18	22
Джил	10	21.8	13	20
Цапатах	10	19.7	20	21
Шампырт	8.0	20.0	22	26
Памбак	10	25.4	29	43

* ¹Чилингарян Л.А., ²Мнацаканян Б.П.

¹Институт водных проблем и гидротехники имени академика И.В. Егiazарова, Армения, Ереван, 0047, ул. А. Арменаkяна, 125, Levon_Chilingaryan@yahoo.com; ²Армянский государственный педагогический университет имени Хачатуря Абовяна, Ереван, пр-т Т. Меци, 17, Borismnamsakanyan@rambler.ru

Таблица 1.2.1.1. (продолжение)

Даранак	9.0	25.3	18	25
Арегуни	8.0	12.3	19	33
Саринар	10	16.7	31	25
Гегамасар	12	25.3	22	25
Капутджур	16	22.7	23	24
Покр Масрик	20	89.0	13	24
Масрик	45	685	20	36
род. Лчаван	8.0	11.0	2	2
Карчахпюр	26	117	15	40
Арцванист	20	80.0	22	14
Варденис	28	116	32	57
Селавгет	17	23.8	4	6
Золакар	14	32.8	1	3
Астхадзор	22	52.0	11	24
Вагашен		2.8	-	-
Мартуни	27	58.0	42	48
Аргичи	51	384	37	85
Личк	8.0	34.0	3	15
Бахтак	30	148	10	31
Цаккар	12	66.0	5	18
Шохвак	22	65.4	8	23
Гаварагет	24	480	-	-

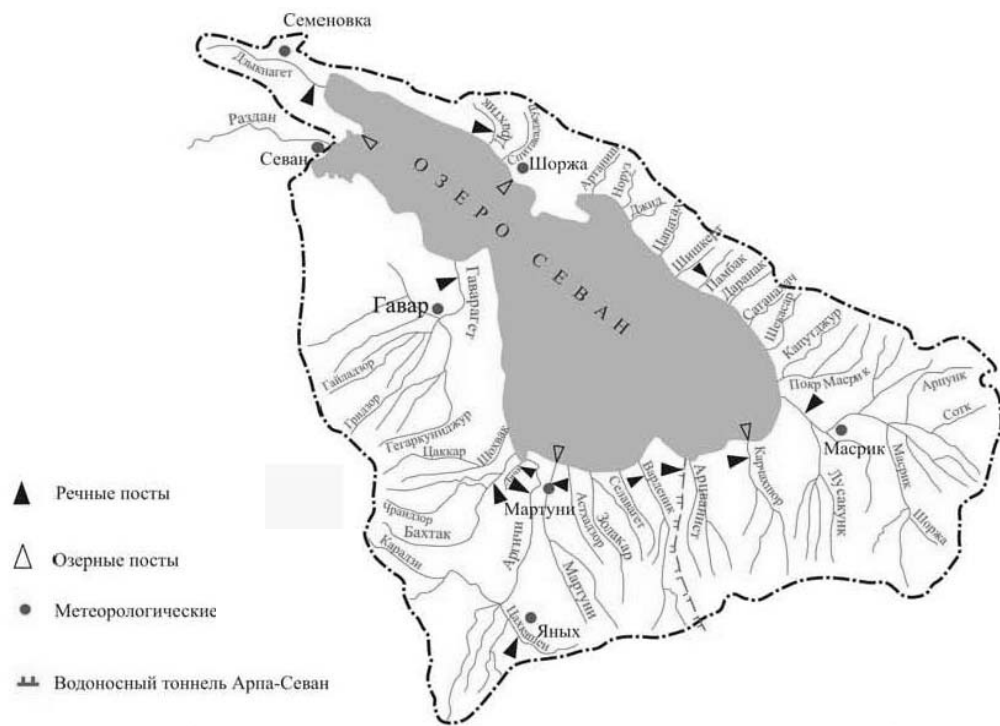


Рис. 1.2.1.1. Карта-схема гидрографической сети бассейна оз. Севан.

Таблица 1.2.1.2. Суммарные показатели речной сети бассейна оз. Севан

Реки по длине, км	менее 10	10–25	25–50	50–100	Общая речная сеть	Площадь водосбора, км ²	Коэффициент речной сети, км/км ²
Количество	930	56	6	1	993	3500	0.77
Длина, км	1585	866	185	51	2687		

1.2.2. ГИДРОГРАФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РЕК БАССЕЙНА

Вертикальная климатическая поясность, большие разности высотных отметок у смежных районов, различия в их геологическом строении обусловили наличие сложной и разнообразной по своим типам речной сети (Чилингарян и др., 2002).

Широко представлены реки с V-образными долинами, часто имеющими вид ущелий. Долина реки Бахтак, например, на верхнем течении V-образная, а в среднем и нижнем — корытообразная. Встречаются водотоки с меандрирующими руслами, реки с перемещающимися участками узких и широких долин. Притоки озера протекают в узких горных долинах, из которых выходят близ своих устьев. Лишь реки Масрик и Гаварагет перед впадением в озеро пересекают равнины, сложенные озерно-речными отложениями. Из многочисленных притоков озера выделяется р. Аргичи. Около 80% водосбора реки занято горами; приозерная, волнисто-равнинная часть бассейна выполнена озерными и аллювальными (песок, галька, гравий) отложениями.

В горных условиях бассейна русла рек имеют беспойменный характер. Пойма развита преимущественно в пределах равнинного течения рек. Скорости течения воды в реках различны. У горных потоков в периоды прохождения сильных паводков они достигают 5–6 м/с, а в пределах равнины, не превышают 1–3 м/с.

Реки значительно отличаются между собой также по характеру и степени извилистости своих русел. В целом извилистость их умеренная и обычно увеличивается вниз по течению. Малыми величинами коэффициент извилистости характеризуются притоки оз. Севана, стекающие с крутых и относительно коротких склонов Арегунйского и Севанского хребтов (реки Даранак, Арегуни, Гегамасар и т.д.). Реки, относящиеся к типу горных водотоков, обладают большими уклонами, бурным течением и слабой извилистостью русел. Для большей их части характерны профили равновесия, имеющие вид кривой гиперболического типа. Уклоны многих водотоков на участках верхнего течения достигают 150–200‰ (табл. 1.2.2.1).

У малых горных водотоков меандрирование почти не наблюдается, так как они большей частью протекают в беспойменных узких долинах и ущельях.

На притоках оз. Севан наблюдаются сложные процессы деформации русел. Их русла характеризуются различной степенью устойчивости — от практически мало изменяющихся до сильно размываемых и блуждающих. В связи с понижением уровня воды оз. Севан, на его притоках существенное развитие получили русловые процессы.

Таблица 1.2.2.1. Основные гидрографические характеристики водосборов рек до гидрометрических створов

Река – пункт	Расстояние от истока реки, км	Уклон реки, ‰		Основные характеристики водосбора		
		средний	средне-взвешенный	площадь, км ²	средняя высота, м	средний уклон, ‰
Дзыкнагет – с. Цовагюх	1.0	34	30	85.0	2220	211
Драхтик – с. Драхтик	0.8	45	43	39.2	2250	246
Артаниш – с. Артаниш	3.5	140	133	11.3	2310	315
Джил – с. Джил	4.0	115	112	10.4	2480	362
Цапатах – с. Цапатах	1.0	96	91	15.8	2440	355
Памбак – с. Памбак	1.8	104	92	20.0	2540	433
Даранак – с. Даранак	2.5	121	98	22.2	2530	341
Арегуни – с. Арегуни	2.9	144	144	10.0	2250	340
Гегамасар – с. Гегамасар	6.2	159	156	8.5	2770	344
Масрик – с. Цовак	0.8	27	16	685	2310	158
Карчахпюр – с. Карчахпюр	0.8	54	49	116	2650	174
Арцванист – с. Арцванист	1.0	74	68	79.8	2540	192
Варденис – с. Варденик	6.0	50	45	105	2760	287
Золакар – с. Золакар	0.7	71	69	32.4	2260	109
Астхадзор – с. Астхадзор	6.0	70	65	38.4	2700	274
Вагашен – с. Мартуни	1.0	-	-	2.8	-	-
Мартуни – с. Геховит	7.2	60	46	84.5	2760	285
Аргичи – с. Геташен Верин	5.5	14	8	366	2470	144
Личк – с. Личк	3.0	37	31	33.0	2060	87
Бахтак – с. Цаккар	6.0	47	42	144	2570	123
Цаккар – с. Цаккар	1.5	30	28	6.8	2080	75
Шохвак – с. Дзорагюх	6.0	74	72	59.0	2650	170
Гаварагет – с. Норатус	7.0	29	24	467	2430	133

Особенно наглядно глубинная эрозия проявляется в устьевых участках притоков озера и на обнажившейся от воды прибрежной полосе. В русле р. Дзкнагет, например, происходил глубинный размыв. Наиболее существенный размыв русла происходил в многоводные 1963 и 1968 гг. В верхних течениях рек пока не наблюдается усиления русловых процессов.

После искусственного высыхания оз. Гилли, р. Масрик непосредственно впадает в оз. Севан по искусственному прорытому руслу. Значительная часть бассейна реки составляет Масрикская равнина, сложенная мощной толщей рыхлых отложений, поэтому сток р. Масрик сильно зарегулирован.

1.2.3. СТОК И ВОДНЫЙ РЕЖИМ РЕК

Сток рек Севанского бассейна образуется тремя составляющими: подземной, снеговой и дождевой. Подземная составляющая стока зависит от водности предшествующего большого промежутка времени и поэтому изменяется незначительно. Талые воды стекают в течение почти всего половодья.

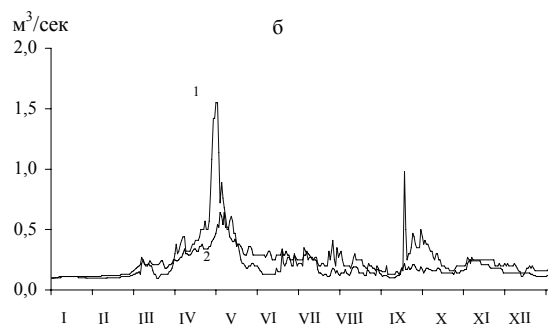
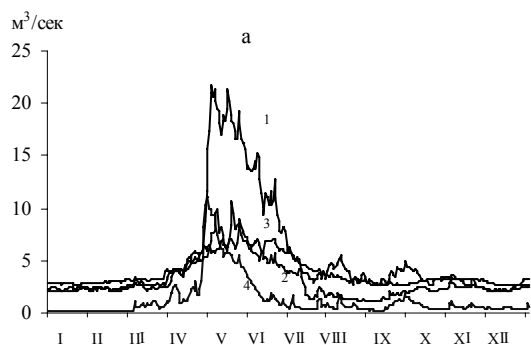


Рис. 1.2.3.1. Гидрографы рек (2009 г.). а: 1 — Аргичи, 2 — Гаварагет, 3 — Масрик, 4 — Дзкнагет; б: 1 — Драхтик, 2 — Памбак.

Форма гидрографа снеговой составляющей, кроме постоянно действующего фактора — орографии местности, зависит также от хода температуры и количества снежных запасов. На интенсивность таяния снега влияет также выпадение дождей (Атлас природных условий ..., 1990; Мнацаканян, 2007; Ресурсы поверхностных вод СССР, 1973).

Основной составляющей стока половодья являются дожди. На Севанских реках дождевая составляющая по объему в несколько раз больше снеговой. В течение суток ход гидрографа талых вод следует за ходом температуры воздуха, дождевые же воды, в зависимости от интенсивности выпадения, района охвата и других, придают гидрографу пилообразный вид, с резкими подъемами и спадами (рис. 1.2.3.1).

Притоки Севана относятся к рекам с весенним половодьем, на которых годовой ход стока характеризуется двумя максимумами: весной и осенью и двумя минимумами: летом и зимой. Эта характеристика справедлива практически

для всех притоков озера. Однако, в силу различия геологического и морфометрического строений водосборных бассейнов отдельных притоков, а также некоторого климатического (осадки и температура) различия отдельных частей бассейна, внутригодовое распределение стока притоков Севана различно.

Из обобщающих характеристик стока рек (табл. 1.2.3.1–1.2.3.3) видна зависимость величины стока не только от площади водосбора, но и от его средней взвешенной высоты.

Таблица 1.2.3.1. Характеристики естественного стока рек бассейна оз. Севан

Река – пост	Характеристика водосбора		Среднегодовой расход, м ³ /с	Характеристика годового стока		
	площадь, км ²	средняя высота, м		слой, мм	модуль, л/с.км ²	объем, млн. м ³
Дзыкнагет – с. Цовагюх	85.0	2220	1.11	412	13.1	35.0
Драхтик – с. Драхтик	33.8	2270	0.22	205	6.51	6.94
Артаниш – с. Артаниш	11.3	2310	0.093	259	8.23	2.94
Джил – с. Джил	10.4	2480	0.097	294	9.33	3.06
Цапатах – с. Цапатах	15.8	2440	0.14	279	8.86	4.42
Памбак – с. Памбак	22.5	2510	0.22	369	9.78	6.94
Даранак – с. Даранак	22.2	2530	0.26	369	11.7	8.21
Арегуни – с. Арегуни	10.0	2250	0.093	293	9.30	2.94
Гехамасар – с. Гехамасар	8.50	2770	0.14	520	16.5	4.42
Масрик – с. Цовак	673	2310	3.97	186	5.9	125
Карчахпюр – с. Карчахпюр	116	2650	1.22	332	10.5	38.5
Арцванист – с. Арцванист	79.8	2540	0.33	131	4.12	10.4
Варденис – с. Варденис	110	2680	1.87	536	17.0	59.0
Золакар – с. Золакар	32.4	2260	0.13	126	4.01	4.10
Астхадзор – с. Астхадзор	38.4	2700	0.27	221	7.03	10.5
Вагашен – с. Вагашен	2.8	-	0.29	3269	104	9.15
Мартуни – с. Геховит	84.5	2760	1.74	650	20.6	54.9
Аргичи – с. Верин Геташен	366	2470	5.6	483	15.3	177
Личк – с. Личк	33.0	2060	2.21	2114	67.0	69.7
Бахтак – с. Цаккар	144	2570	0.65	142	4.51	20.5
Цаккар – с. Цаккар	6.50	2080	0.46	2237	70.8	14.5
Шохвак – с. Дзорагюх	59.0	2650	0.45	242	14.2	7.66
Гаварагет – с. Норатус	467	2430	3.8	257	8.14	120

Сток рек формируется в основном на высоте 2400–2600 м, где суммарные осадки значительно превышают испарение от почвы. Здесь замечается закономерность увеличения стока от средней высоты водосбора. Однако по причине особенностей геологического строения, а также климатических условий, указанная закономерность часто нарушается. Встречаются безводные участки. Наиболее крупный из таких участков расположен на северо-западной части Гегамского горного щита, западней бассейна р. Гаварагет до истока р. Раздан. Отличительные черты гидрогеологических условий (рис. 1.2.3.1), в сочетании с климатическими условиями, оставили свой отпечаток на водном режиме значительной части рек. Водный режим этих рек характеризуется хорошо выраженной фазой половодья, которая по времени включает и часть летнего сезона, а также фазами летне-осенней и зимней межени. Подобное характерно тем рекам, которые берут свое начало на склонах складчатоглыбовых горных хребтов Малого Кавказа и Варденисского вулканического щита, у которых

средневзвешенные высоты водосборов сравнительно большие (реки Варденис, Арцванист, Мартуни и др.), а также р. Аргичи и другие водотоки.

Таблица 1.2.3.2. Среднегодовое месячный фактический сток рек оз. Севан, м³/с

Река-пост	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Дзыкнагет – с. Цовагох	0.19	0.25	0.62	4.17	4.25	1.57	0.48	0.27	0.25	0.30	0.34	0.24
Драхтик – с. Драхтик	0.062	0.09	0.18	0.62	0.50	0.26	0.36	0.11	0.076	0.083	0.092	0.075
Артаниш – с. Артаниш	0.040	0.04	0.076	0.15	0.092	0.067	0.054	0.049	0.045	0.041	0.042	0.041
Джил – с. Джил	0.065	0.065	0.069	0.11	0.17	0.12	0.099	0.085	0.071	0.071	0.071	0.069
Цапатах – с. Цапатах	0.037	0.044	0.057	0.40	0.22	0.048	0.086	0.064	0.042	0.079	0.073	0.052
Памбак – с. Памбак	0.060	0.050	0.14	0.53	0.55	0.27	0.15	0.11	0.11	0.10	0.10	0.09
Даранак – с. Даранак	0.09	0.08	0.11	0.62	0.76	0.40	0.30	0.21	0.14	0.14	0.13	0.10
Арегуни – с. Арегуни	0.024	0.021	0.032	0.17	0.36	0.17	0.16	0.051	0.072	0.040	0.030	0.025
Гегамасар – с. Гегамасар	0.073	0.065	0.075	0.15	0.46	0.33	0.17	0.13	0.10	0.089	0.086	0.13
Масрик – с. Цовак	2.64	2.67	2.89	5.01	5.37	3.27	2.62	2.51	2.93	3.19	3.10	2.85
Карчахпюр – с. Карчахпюр	0.86	0.83	0.87	1.17	1.80	1.20	0.83	0.70	0.73	0.83	0.87	0.88
Арцванист – с. Арцванист	0.20	0.21	0.26	0.55	1.10	0.54	0.20	0.12	0.11	0.22	0.24	0.23
Варденис – с. Варденис	0.69	0.65	0.71	1.77	5.23	5.41	1.92	0.77	0.64	0.77	0.75	0.75
Золакар – с. Золакар	0.12	0.11	0.13	0.22	0.26	0.13	0.072	0.028	0.057	0.11	0.12	0.11
Астхадзор – с. Астхадзор	0.047	0.048	0.066	0.35	0.68	0.46	0.25	0.14	0.074	0.044	0.044	0.042

На водный режим рек значительно влияют также, имеющие широкое распространение в бассейне озера, пористые и трещиноватые породы вулканического происхождения (андезиты, андезитобазальты и др.), которые распределяют атмосферные осадки на поверхностный и подземный сток, влияя на формирование и начала фаз водного режима рек. Реки, имеющие питание стока или протекающие по территориям распространения таких пород, в течение года имеют почти равномерный график стока (реки Масрик, Карчахпюр, Цаккар, Личк, Гаварагет и др.).

На внутригодовое распределение стока рек бассейна озера определенное влияние имеет распределение основных элементов водного баланса, атмосферных осадков и испарения, которые сами подвержены закону вертикальной зональности.

В условиях горного рельефа, где особо выражено изменение температуры по вертикали, что в свою очередь влияет на таяние снега, режим формирования стока подвержен соответствующему изменению.

Таблица 1.2.3.3. Распределение фактического стока по сезонам

Река – пункт	Площадь водосбора, км ²	Средняя высота водосбора, м	Характеристика	Сумма по сезонам			Средний годовой
				XII–III	IV–VI	VII–XI	
Дзыкнагет – с. Цовагюх	85.0	2220	м ³ /с %	1.30 10	9.90 77	1.64 13	1.10 100
Драхтик – с. Драхтик	33.8	2270	м ³ /с %	0.41 20	1.94 45	0.72 35	0.17 100
Артаниш – с. Артаниш	11.3	2310	м ³ /с %	0.20 27	0.31 42	0.23 31	0.061 100
Джил – с. Джил	10.4	2480	м ³ /с %	0.27 25	0.40 38	0.40 47	0.089 100
Цапатах – с. Цапатах	15.8	2440	м ³ /с %	0.19 16	0.67 56	0.34 28	0.10 100
Памбак – с. Памбак	22.5	2510	м ³ /с %	0.34 15	1.35 60	0.57 25	0.19 100
Даранак – с. Даранак	22.2	2530	м ³ /с %	0.38 12	1.78 58	0.92 30	0.26 100
Арегуни – с. Арегуни	10.0	2250	м ³ /с %	0.10 9	0.70 61	0.35 30	0.096 100
Гехамасар – с. Гехамасар	8.50	2770	м ³ /с %	0.34 18	0.94 51	0.58 31	0.15 100
Масрик – с. Цовак	673	2310	м ³ /с %	11.1 28	13.7 35	14.4 37	3.26 100
Карчахпюр – с. Карчахпюр	116	2650	м ³ /с %	3.44 30	4.17 36	3.96 34	0.96 100
Арцванист – с. Арцванист	79.8	2540	м ³ /с %	0.90 23	2.19 55	0.89 22	0.33 100
Варденис – с. Варденик	110	2680	м ³ /с %	2.80 14	12.4 62	4.85 24	1.67 100
Золакар – с. Золакар	32.4	2260	м ³ /с %	0.47 32	0.61 42	0.39 26	0.12 100
Астхадзор – с. Астхадзор	38.4	2700	м ³ /с %	0.20 9	1.49 66	1.55 25	0.19 100
Вагашен – г. Мартуни	2.8	-	м ³ /с %	1.19 34	0.89 26	1.39 40	0.29 100
Мартуни – с. Геховит	84.5	2760	м ³ /с %	3.06 15	12.6 45	5.26 25	1.74 100
Аргичи – с. В. Геташен	366	2470	м ³ /с %	9.26 14	45.8 70	10.8 16	5.49 100
Личк – с. Личк	33.0	2060	м ³ /с %	8.63 32	6.61 25	11.3 43	2.21 100
Бахтак – с. Цаккар	144	2570	м ³ /с %	0.95 12	6.19 79	0.66 9	0.65 100
Цаккар – с. Цаккар	6.50	2080	м ³ /с %	2.18 39	1.51 27	1.85 34	0.46 100
Шохвак – с. Дзорагюх	59.0	2650	м ³ /с %	1.09 20	3.84 64	0.85 16	0.45 100
Гаварагет – с. Норатус	467	2430	м ³ /с %	12.2 29	15.8 38	14.1 33	3.50 100

Водный режим рек бассейна озера подвержен влиянию также водохозяйственной деятельности человека — водозабор, регулирование стока в водохранилищах и т.д. — такое влияние особенно заметно в период фазы летней межени.

1.2.4. ИСТОЧНИКИ ПИТАНИЯ РЕК

Благодаря большому разнообразию как климатических, так и геологических и гидрогеологических условий, часть рек бассейна имеет питание от снеговых вод, другая часть — питание из подземных вод. В общем, как свойственно горным рекам, питание рек бассейна смешанное, их можно разделить на следующие характерные группы (Атлас природных условий ..., 1990; Мнацаканян, 2007; Ресурсы поверхностных вод СССР, 1973):

- а) реки, главная роль в питании которых принадлежит талым (снеговым) водам (р. Арегуни и водотоки, которые берут свое начало на склонах Варденисского горного щита).
- б) реки, которые питаются в основном талым и подземными водами (реки Варденис, Аргичи и др.).
- в) реки, главная роль в питании которых принадлежит подземным водам (реки Масрик, Карчахпюр, Личк, Цаккар, Гаварагет).
- г) реки, главная роль в питании которых принадлежит талым и дождевым водам (р. Дзкнагет).
- д) реки, которые имеют смешанное питание — снеговое, подземное, дождевое.

Однако следует заметить, что приведенная идентификация, в известной степени условная, поскольку, как правило, соотношения питания по стоку во время половодья отличается от соотношения за год (табл. 1.2.4.1).

Таблица 1.2.4.1. Источники питания рек

Река – пункт	Характеристика водосбора		Источники питания, %					
	площадь, км ²	средняя высота, м	Во время половодья			За год		
			талое	дождевое	подземное	талое	дождевое	подземное
Дзкнагет – с. Цовагюх	85.0	2220	70	24	6	47	35	18
Драхтик – с. Драхтик	33.8	2270	58	23	18	41	23	36
Артаниш – с. Артаниш	11.3	2310	52	20	38	40	18	42
Джил – с. Джил	10.4	2480	43	12	45	27	10	63
Цапатах – с. Цапатах	15.8	2440	54	21	25	47	12	41
Памбак – с. Памбак	20.0	2540	57	27	16	49	15	36
Даранак – с. Даранак	22.2	2530	58	22	20	51	14	35
Арегуни – с. Арегуни	10.0	2250	52	26	22	46	18	36
Гегамасар – с. Гегамасар	8.5	2770	60	22	18	49	17	34
Масрик – с. Цовак	685	2310	46	6	48	14	8	78
Карчахпюр – с. Карчахпюр	116	2650	41	15	44	22	6	72
Арцванист – с. Арцванист	79.8	2540	45	19	36	41	11	48
Варденис – с. Варденис	110	2760	68	17	15	56	13	31
Золакар – с. Золакар	32.4	2260	51	24	25	42	17	41
Астхадзор – с. Астхадзор	38.4	2700	57	26	17	48	18	34
Вагашен – с. Мартуни	84.5	2760	62	23	15	50	14	36
Мартуни – с. Геховит	366	2470	69	17	14	55	9	36
Аргичи – с. Геташен Верин	33.0	2060	6	1	93	3	1	96
Личк – с. Личк	144	2570	60	23	17	45	14	41
Бахтак – с. Цаккар	6.50	2080	7	1	92	4	1	95
Цаккар – с. Цаккар	59.0	2650	58	20	22	45	14	40
Шохвак – с. Дзорагюх	467	2430	33	15	52	11	6	83

1.2.5. ВЕСЕННЕЕ ПОЛОВОДЬЕ, МАКСИМАЛЬНЫЙ И МИНИМАЛЬНЫЙ СТОК РЕК

Для большинства рек бассейна озера весеннее половодье является одной из основных фаз водного режима. В формирование этой фазы участвуют как талые (снеговые) воды, так и подземные воды (табл. 1.2.5.1). В период весеннего половодья формируется 30–75% годового стока. Максимальный сток также, в основном, формируется в период весеннего половодья (табл. 1.2.5.2).

Таблица 1.2.5.1. Основные характеристики весеннего половодья

Река – пункт	Площадь водосбора, км ²	Средняя высота водосбора, м	Характеристики	Дата		Продолжительность половодья, сут.	Суммарный слой стока за половодье, мм	Макс. расход		Сток за половодье, % от годового
				начала половодья	окончания половодья			м ³ /с	л/с км ²	
Дзыкнагет – с. Цовагюх	85.0	2220	Ср.	27.03	22.06	88	302	13.6	160	76
			Max	25.02	18.05	121	655	46.4	546	90
			Min	26.04	13.07	55	82.0	-	-	49
Драхтик – с. Драхтик	39.2	2270	Ср.	25.03	20.06	88	90.0	6.20	158	60
			Max	05.03	24.05	136	160	46.7	1191	82
			Min	09.04	17.07	58	21.0	-	-	27
Артаниш – с. Артаниш	11.3	2310	Ср.	26.03	14.05	50	60	0.42	37.2	39
			Max	03.03	03.04	79	212	1.10	97.3	91
			Min	21.04	07.06	30	13	-	-	13
Джил – с. Джил	10.4	2480	Ср.	13.04	25.06	73	108	1.38	133	42
			Max	17.03	07.05	106	202	18.0	1731	47
			Min	08.05	19.07	15	24	-	-	14
Цапатах – с. Цапатах	15.8	2440	Ср.	28.03	16.06	81	120	2.09	132	63
			Max	-	-	-	-	5.81	369	-
			Min	-	-	-	-	-	-	-
Памбак – с. Памбак	22.5	2540	Ср.	27.03	24.06	90	160	1.03	45.8	59
			Max	01.03	23.05	115	409	2.27	101	70
			Min	15.04	16.07	60	51	-	-	33
Даранак – с. Даранак	22.2	2530	Ср.	29.03	25.06	91	173	1.68	75.7	56
			Max	05.03	21.05	122	268	6.11	275	83
			Min	11.04	11.07	61	69	-	-	33
Гегамасар – с. Гегамасар	8.5	2770	Ср.	09.04	02.07	84	265	2.38	280	45
			Max	-	-	-	-	20.4	2400	-
			Min	-	-	-	-	-	-	-
Масрик – с. Цовак	673	2310	Ср.	31.03	17.06	80	53	6.73	10.0	32
			Max	01.03	10.05	126	114	20.4	30.3	55
			Min	21.04	19.07	44	16	-	-	7
Карчахпюр – с. Карчахпюр	116	2650	Ср.	21.03	16.06	79	107	5.49	47.3	36
			Max	16.03	20.05	111	206	15.4	133	59
			Min	05.06	20.07	39	33	-	-	17
Арцванист – с. Арцванист	79.8	2540	Ср.	05.04	21.06	78	82	3.50	43.9	50
			Max	08.03	24.05	117	234	15.3	192	76
			Min	01.05	13.07	32	29	-	-	19
Варденис – с. Варденик	110	2760	Ср.	07.04	08.07	93	310	12.1	110	63
			Max	21.02	31.05	150	564	22.7	206	81
			Min	01.05	08.08	42	61	-	-	41
Золакар – с. Золакар	32.4	2260	Ср.	21.04	31.05	50	38	1.64	50.6	30
			Max	-	-	-	-	3.91	120	-
			Min	-	-	-	-	-	-	-

Таблица 1.2.5.1. (продолжение)

Река – пункт	Площадь водосбора, км ²	Средняя высота водосбора, м	Характеристики	Дата		Продолжительность половодья, сут.	Суммарный слой стока за половодье, мм	Макс. расход		Сток за половодье, % от годового
				начала половодья	окончания половодья			м ³ /с	л/с км ²	
Астхадзор – с. Астхадзор	38.4	2700	Ср.	08.04	27.06	81	144	3.00	78.1	65
			Max	-	-	-	-	7.57	197	-
			Min	-	-	-	-	-	-	-
Мартуни – с. Геховит	84.5	2760	Ср.	06.04	24.07	94	410	15.1	179	60
			Max	02.03	02.06	131	952	26.7	316	79
			Min	02.05	06.08	42	132	-	-	25
Аргичи – с. Геташен Верин	366	2470	Ср.	02.04	01.07	89	327	65.4	179	68
			Max	09.03	31.05	154	832	265	724	86
			Min	30.04	29.07	53	136	-	-	48
Бахтак – с. Цаккар	144	2570	Ср.	09.04	18.06	71	113	12.7	88.2	75
			Max	20.03	24.05	110	227	31.5	219	97
			Min	03.05	15.07	29	38	-	-	19
Цаккар – с. Цаккар	6.50	2080	Ср.	28.03	14.06	80	549	0.99	15.2	26
			Max	11.03	30.04	132	785	3.20	492	36
			Min	06.04	17.07	43	379	-	-	17
Шохвак – с. Дзоргюх	59.0	2650	Ср.	09.04	21.06	74	154	5.12	86.8	62
			Max	13.03	10.05	121	337	18.2	308	81
			Min	06.05	17.07	33	58	-	-	37
Гаварагет – с. Норатус	467	2430	Ср.	07.04	20.06	77	71	16.9	36.2	30
			Max	27.02	12.05	114	171	72.5	161	53
			Min	01.05	21.07	25	26	-	-	13

Таблица 1.2.5.2. Основные характеристики фактического наименьшего расхода м³/с

Река-пункт	Площадь водосбора, км ²	Средняя высота водосбора, м	Наименьший летнего периода			Наименьший зимнего периода		
			Ср.	Макс.	Мин.	Ср.	Макс.	Мин.
Дзыкнагет – с. Цовагюх	85.0	2220	0.099	0.25	0.010	0.12	0.29	0.016
Драхтик – с. Драхтик	33.8	2270	0.034	0.09	0.012	0.025	0.045	0.007
Артаниш – с. Артаниш	11.3	2310	0.013	0.018	0.09	0.012	0.033	0.09
Цапатах – с. Цапатах	15.8	2440	0.011	0.05	0.0	0.028	0.031	0.011
Памбак – с. Памбак	22.5	2510	0.040	0.082	0.016	0.061	0.10	0.016
Гегамасар – с. Гегамасар	8.50	2770	0.08	0.24	0.02	0.043	0.050	0.029
Масрик – с. Цовак	673	2310	1.76	2.60	0.86	1.47	2.00	0.86
Карчахпюр – с. Карчахпюр	116	2650	0.59	0.82	0.27	0.30	0.34	0.27
Арцванист – с. Арцванист	79.8	2540	0.027	0.12	0.00	0.13	0.25	0.044
Варденис – с. Варденис	110	2680	0.45	0.80	0.05	0.43	0.87	0.18
Мартуни – с. Геховит	84.5	2760	0.44	1.00	0.14	0.49	0.76	0.17
Аргичи – с. Верин	366	2470	0.76	1.60	0.11	1.15	1.35	0.90
Геташен								
Цахкашен – мтф. Вагашен	92.4	2570	0.29	0.55	0.10	0.22	0.45	0.17
Личк – с. Личк	33.0	2060	1.65	2.39	0.85	0.66	0.90	0.85
Бахтак – с. Цаккар	144	2570	0.039	0.230	0.008	0.095	0.30	0.0
Шохвак – с. Дзоргюх	53.0	2650	0.081	0.23	0.02	0.18	0.20	0.089
Гаварагет – с. Норатус	467	2430	1.32	2.85	0.65	0.90	1.06	0.65
Гегаркуник – с. Сарухан	48.0	2520	0.12	0.20	0.00	0.018	0.041	0.00

Фазы весеннего половодья на разных реках отличаются друг от друга по причине отличия источников питания и разнообразия взаимосвязанности поверхностного и подземного стока. Здесь имеет значение также средневзвешенная высота водосбора, пестрота ландшафта с проталинами, обуславливающая разную интенсивность участия снеговых вод в формировании половодья.

Относительно большим объемом стока весеннего половодья отличаются реки, берущие начало на склонах Арегунийского и Севанского хребтов, а также реки Варденис, Арцванист, Мартуни, Аргичи, которые имеют, в основном, снеговое и дождевое питание. С относительно малым объемом весеннего половодья, (25–30% от годового стока), отличаются реки Масрик, Карцахбюр, Личк, Цаккар, Гаварагет, сток которых сильно регулируется подземным питанием.

В годы с обилием снега сток весеннего половодья рек бассейна может превысить норму в 1.5–5 раз, в неснежные годы, соответственно меньше нормы. В целом, для большинства рек бассейна питание снеговой воды составляет более 50% весеннего половодья, дождевой воды, в среднем, 15–20%, подземная вода — 45–55% для рек с подземным питанием и 6–15%, для рек поверхностного питания (Атлас природных условий ..., 1990; Мнацаканян, 2007; Ресурсы поверхностных вод СССР, 1973).

На реках бассейна максимальные расходы, как правило, наблюдаются в период весеннего половодья. Имеет место закономерность формирования максимального расхода в период бурного снеготаяния. Иногда к этому прибавляются воды проливных дождей. Средний модуль максимальных расходов относительно мал на реках с подземным питанием, где этот модуль всего в 3–4 раза превышает среднего модуля годового стока. Например, для рек Гаварагет и Карцахбюр это превышение составляет 4.5 раз, для р. Масрик — 1.7, для р. Личк — 1.46 раз и т.д. Для малых рек это превышение намного больше (р. Драхтик — 24.3 раз, р. Гегамасар — 17 раз, р. Арегуни — 13.4 раз).

Уровень воды на реках бассейна в зависимости от максимальных расходов сильно колеблется. Так, на р. Драхтик средняя величина колебания уровня составляет 51 см, максимальная — 192 см (в год максимальной водности 1979 г.), минимальная — 16 см. Максимальным расходам сопутствуют селавы, особенно на южных склонах Арегунийского и Севанского хребтов. Частота селавов здесь высокая, раз в 3–4 года.

После весеннего половодья реки бассейна сильно мелеют, всюду наступает летне-осенняя, затем зимняя межень. Она, как правило, продолжительная, может длиться до 8–9 месяцев.

Сток меженного периода значительно меньше стока половодья. На реках подземного питания сток летне-осенней межени может составить, к примеру, для р. Гаварагет 38%, Масрик — 29%, Карцахпюр — 48%, Цаккар — 34% от годового стока, для рек, в основном поверхностного питания, например, р. Дзкнагет — 15%, р. Драхтик — 31%, р. Аргичи — 18%, р. Варденис — 22% и т.д.

Зимняя межень в районах высокогорья формируется с конца ноября, а в низменных районах, в декабре. Продолжительность зимней межени составляет

минимум 28–30 дней. Сток зимней межени для рек подземного питания может составить 20–35% от годового стока, а для рек поверхностного питания 10–15%, а для их притоков еще меньше 3–7% (табл. 1.2.3.1–1.2.3.3).

Минимальный расход рек, как правило, формируется в период летне-осенней межени, доходя до нуля у устья, по причине полного забора воды на орошение (табл. 1.2.5.2).

1.2.6. ТЕРМИЧЕСКИЙ И ЛЕДОВЫЙ РЕЖЕМ РЕК

Температура воды рек бассейна озера, как обычно для горных рек, связана с высотой местности. По характеру ее изменения по высоте местности, реки можно разделить на две группы. Термический режим рек первой группы, включающей большинство водотоков, формируется главным образом под влиянием солнечной радиации и теплообмена с воздухом. На термический режим рек второй группы кроме этих факторов существенное воздействие оказывают гидрогеологические условия, главным образом выход подземных вод. К этой группе относятся реки подземного питания: Карчахпюр, Личк, Гаварагет. Температура воды рек с высотой местности, как правило, уменьшается, градиент изменения среднегодовой температуры воды на каждый 100 м подъема составляет 0.5 °C у рек первой группы, 0.3 °C, у рек второй группы. Как правило температура воды рек в теплый период года ниже температуры воздуха. Эта разница зависит от высоты местности и группы рек. Температура воды рек меняется в течение дня, обычно температура достигает максимума в 16–17 часов, минимума — от 4-х до 8-ми часов (табл. 1.2.6.1).

Таблица 1.2.6.1. Средняя месячная температура воды, °C

Река – пункт	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Макс. t воды
Дзыкнагет – с. Цовагох	0.0	0.0	0.7	4.5	9.0	14.0	17.0	17.6	13.8	8.2	1.9	0.1	28.8
Драхтик – с. Драхтик	0.0	0.0	0.6	4.1	8.4	12.1	14.7	14.5	10.8	6.1	2.1	0.2	29.4
Артаниш – с. Артаниш	0.0	0.0	3.6	7.3	10.2	12.4	12.2	9.3	5.6	2.5	0.0	0.0	18.6
Джил – с. Джил	2.2	2.3	2.9	4.5	6.8	8.8	11.1	11.2	9.1	6.5	4.1	2.9	19.4
Памбак – с. Памбак	0.5	0.6	1.4	3.7	7.0	10.7	13.6	13.1	10.5	7.1	3.4	1.0	25.0
Даранак – с. Даранак	0.5	0.4	1.1	3.2	6.7	9.9	12.5	12.5	9.8	5.1	3.0	0.8	20.2
Арегуни – с. Арегуни	0.0	0.0	2.1	3.5	6.0	9.4	12.0	11.5	9.3	6.0	3.1	0.0	16.8
Гегамасар – с. Гегамасар	0.0	0.0	0.5	2.8	5.4	8.6	12.3	13.0	10.1	5.3	1.8	0.3	26.5
Масрик – с. Цовак	3.1	3.1	3.9	6.4	9.5	13.3	15.5	14.5	12.1	8.0	5.0	3.6	26.8
Карчахпюр – с. Карчахпюр	5.7	5.9	6.7	7.4	8.3	9.0	9.1	8.9	8.6	8.1	7.2	6.2	15.6
Арцванист – с. Арцванист	0.0	0.0	0.4	2.9	6.6	10.9	15.0	15.5	11.9	5.6	1.4	0.2	30.3
Арпа–Севан – с. Цовинар	9.6	9.8	9.5	9.7	9.8	10.9	11.7	11.3	11.2	10.7	10.4	10.1	18.0

Таблица 1.2.6.1. (продолжение)

Река – пункт	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Макс. t воды
Варденис – с. Варденик	0.0	0.0	0.6	3.1	6.0	8.5	13.3	14.2	10.9	5.9	1.7	0.2	26.0
Астхадзор – с. Астхадзор	0.0	0.0	0.0	0.0	5.6	8.8	11.8	12.5	8.7	3.9	0.0	0.0	20.6
Вахашен – с. Вахашен	3.7	3.8	4.4	6.4	8.3	10.8	14.0	15.6	13.7	10.3	6.2	4.6	22.6
Мартуни – с. Геховит	0.0	0.0	1.7	3.9	5.8	8.3	12.2	13.9	10.8	6.0	2.2	0.5	22.8
Мартуни – г. Мартуни	0.2	0.1	1.0	3.5	5.5	7.7	12.2	13.7	10.5	5.9	2.2	0.2	22.4
Аргичи – с. Верин Геташен	1.0	1.2	1.7	3.6	8.6	12.7	15.6	14.9	11.2	7.1	3.2	1.5	24.8
Цахкашен – мтф. Вагашен	0.0	0.0	0.0	1.1	7.3	12.8	17.5	17.4	13.0	6.8	1.3	0.0	28.5
Карадзи – Карадзи	0.0	0.0	0.0	1.9	7.1	11.1	14.4	14.2	10.7	5.7	1.6	0.0	23.0
Чингил – Яных	1.6	1.8	2.4	3.4	4.4	7.0	10.0	9.2	7.2	4.8	2.6	1.8	16.4
Личк – с. Личк	5.4	5.2	5.6	7.8	9.6	11.7	12.8	12.1	10.6	8.8	7.2	6.1	19.0
Бахтак – с. Цаккар	0.0	0.0	0.7	3.8	9.5	17.4	16.4	12.9	7.5	4.0	2.1	0.5	25.0
Цаккар – с. Цаккар	6.0	6.1	6.3	6.8	7.8	8.4	9.2	9.4	8.0	7.1	6.5	6.1	22.4
Шохвак – с. Дзорагюх	0.0	0.0	2.1	3.7	5.6	9.6	13.7	14.9	11.5	7.0	3.0	0.6	22.6
Гаварагет – с. Норатус	3.2	3.7	5.0	6.6	8.3	11.1	13.2	13.0	10.4	7.8	5.6	4.2	24.0
Гегаркуник – Сарухан	0.0	0.0	0.9	3.4	5.4	8.6	11.6	11.4	4.9	4.6	2.2	0.2	26.4
Гридзор – Гандзак	2.3	2.1	2.4	4.0	5.9	8.2	14.7	15.3	11.7	5.8	1.7	1.5	20.4

Почти на всех реках бассейна наблюдаются ледовые явления. У ряда рек образуются не только забереги, но и шуга и ледостав. Ледостав формируется сначала в верхнем течении рек. Продолжительность устойчивого ледостава здесь составляет 100–140 дней, с толщиной льда в среднем от 5-и до 30–40 см, а в отдельных случаях до 60–70 см. На реках подземного питания, как правило, ледостав не отмечается, но образуются забереги и шуга (Атлас природных условий ..., 1990; Мнацаканян, 2007; Ресурсы поверхностных вод СССР, 1973).

1.2.7. ВОДНЫЙ БАЛАНС БАСЕЙНА ОЗЕРА СЕВАН

Водный баланс бассейна озера по высотным зонам (табл. 1.2.7.1) позволяет оценить соотношения элементов баланса по зонам и по бассейну в целом, а также обнаружить гидрологическую связь бассейна озера с соседними речными бассейнами (Азерникова, 1975; Зайков, 1950; Результаты комплексных ..., 1961, 1962).

Так, в нижней зоне (ниже 2000 м) 79% выпавших атмосферных осадков испаряется, речной сток в 83% образуется в основном за счет выгружающегося

здесь глубинного стока верхних зон. Из выпавших в бассейне атмосферных осадков (634 мм) 50% испаряется, 38% идет на образование речного стока, остальное 12% — глубинного стока. Балансовый анализ и другие исследования приводят к выводу, что часть указанного глубинного стока, вероятно, уходит в соседние с озером бассейны рек Арпа, Азат и Раздан.

Таблица 1.2.7.1. Водный баланс водосборного бассейна оз. Севан по высотным поясам (в числителе — млн. м³, в знаменателе — мм)

Высота в интервалах, м	Площадь, км²	Атмосферные осадки	Суммарное испарение	Речной сток			Глубинный сток
				Общий	В том числе		
					поверхностный	подземный	
>3000	240	<u>232</u> 967	<u>54</u> 225	<u>143</u> 596	<u>106</u> 442	<u>37</u> 154	<u>35</u> 146
3000–2000	2194	<u>1497</u> 682	<u>667</u> 304	<u>425</u> 194	<u>237</u> 108	<u>188</u> 86	<u>405</u> 185
<2000	1066	<u>491</u> 481	<u>387</u> 363	<u>279</u> 262	<u>48</u> 45	<u>231</u> 217	<u>-175</u> -164
Всего	3500	<u>2220</u> 634	<u>1108</u> 317	<u>847</u> 242	<u>391</u> 112	<u>456</u> 130	<u>265</u> 76

1.3. ВОДНЫЙ БАЛАНС И ВОДНЫЙ РЕЖИМ ОЗЕРА СЕВАН*

1.3.1. ПРОБЛЕМА ОЗЕРА, ВОДОХОЗЯЙСТВЕННЫЕ АСПЕКТЫ РАЗВИТИЯ

Озеро Севан является уникальным природным комплексом и важнейшим водным объектом, одним из национальных символов Армении, играющем большую роль в народном хозяйстве РА. На базе использования водных ресурсов озера в стране получили большое развитие орошаемое земледелие и гидроэнергетика. Проблема возникла в связи с использованием ресурсов озера, вековых запасов его вод. В процессе снижения уровня и значительного ухудшения экологического состояния озера проявилась недальновидность идеи крупномасштабного использования ресурсов озера, приводящего к коренному изменению его природных условий. Для сохранения озера и восстановления его нарушенного экологического равновесия был начат и осуществлен ряд водохозяйственных мероприятий с начальной целью замедления и приостановления снижения уровня озера, а затем его повышения. Проблема приобрела новый смысл в плане восстановления качества воды и экосистемы озера, охраны и рационального использования природных ресурсов его бассейна, комплексного использования водных ресурсов всего региона. Идея использования вод озера возникла, в основном, из необходимости развития энергетики и орошаемого земледелия страны с учетом доступности такого использования, высокого, командного положения озера над Араратской равниной и окружаю-

* ¹Чилингарян Л.А., ²Мнацаканян Б.П.

¹Институт водных проблем и гидротехники имени академика И.В. Егiazарова, Армения, Ереван, 0047, ул. А. Арменаkяна, 125, Levon_Chilingaryan@yahoo.com; ²Армянский государственный педагогический университет имени Хачатуря Абовяна, Ереван, пр-т Т. Меци, 17, Borismnamsakanyan@rambler.ru

шей ее предгорной зоной, больших вековых водных запасов озера и его гидрологических особенностей.

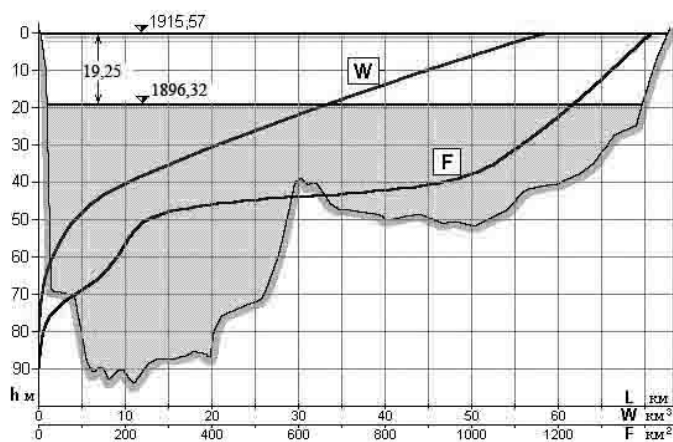


Рис. 1.3.1.1. Морфометрические характеристики оз. Севан и профиль дна озера по большой оси (устье р. Дзкнагет – с. Цовак).

Озеро имеет продолговатую форму. Подводными порогами и двусторонними мысами оно делится на два неравные части, получившие соответствующие названия: Малый Севан ($F = 383.6 \text{ км}^2$, $W = 19.52 \text{ км}^3$, $H_{\text{ср.}} = 50.9 \text{ м}$, $H_{\text{max}} = 98.7 \text{ м}$) и Большой Севан ($F = 1032.4 \text{ км}^2$, $W = 38.95 \text{ км}^3$, $H_{\text{ср.}} = 37.7 \text{ м}$, $H_{\text{max}} = 58.7 \text{ м}$). В соответствии с

морфометрическими характеристиками (рис. 1.3.1.1) объем воды и площадь поверхности озера по глубине (понижения уровня) до 50 м почти равномерно и с большим градиентом уменьшаются до объема 6.7% (3.95 км^3), площади 16.9% (238.7 км^2) по сравнению с первоначальными. При таком снижении уровня Большой Севан практически мог осушиться, а поверхность Малого Севана уменьшилась бы всего на 37.8%.

Созданный по первой схеме использования водных ресурсов озера водохозяйственный комплекс (рис. 1.3.1.2) включает систему орошения 80 тыс. га земель и каскад из 6 гидроэлектростанций с суммарной мощностью 556 МВт, выработкой 2.5 млрд. кВтч в год.

С осуществлением этой схемы в 1933 г. начался спуск уровня озера, когда величина годовых попусков начала превышать естественный сток озера. Но интенсивный спуск начался в 1949 г. после пуска головной ГЭС и основного водоприемника. Интенсивный спуск уровня озера длился 16 лет (1949–1964 гг.) и составил 13.5 м. Годовая величина попусков в то время достигла 1.2–1.5 млрд. м³.

За этот период по причине такого спуска уровня и усиливающегося ухудшения качества вод озера за счет их загрязнения со стороны водосборного бассейна, было замечено резкое ухудшение экологического состояния озера. По этой причине и, исходя из сложившегося в это время общественного мнения о недалекости первой схемы использования вековых запасов озера, она была отвергнута на государственном уровне. Проблема озера перешла во второй этап развития, основной смысл которого заключался в остановке спуска уровня на возможно высокой отметке. Для этого потребовалась выровнять приходную и расходную части в балансе озера, без нарушения развития ирригации и энергетики. Это потребовало заменить энергию вырабатываемой

Севан-Разданским каскадом на специальных энергетических попусках из озера, что стало возможным вводом в строй тепловых электростанций, благодаря чему энергетические попуски в 1978 г. прекратились.

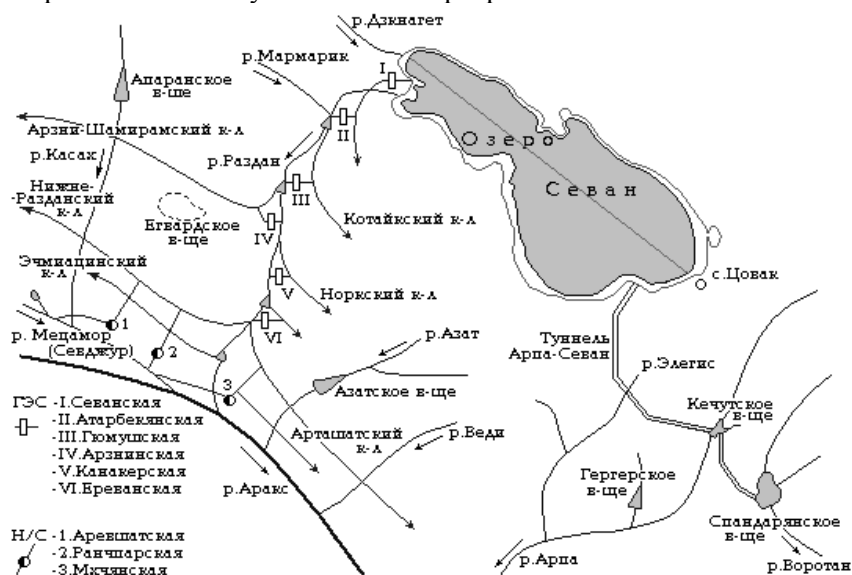


Рис. 1.3.1.2. Карта-схема водохозяйственного комплекса управления водными ресурсами региона по решению проблемы оз. Севан.

Для компенсации частичного сокращения ирригационных попусков были введены мощные насосные станции подкачки низинных свободных вод Ара-ратской равнины на высокие отметки для замены Севанских вод. Были построены также водохранилища на реках Касак и Азат, для более эффективного использования местного стока путем его регулирования.

Наряду с уменьшением расходной статьи баланса озера необходимо было искусственное увеличение приходной части. Для этого начал осуществляться большой комплекс переброски части стока р. Арпа в озеро, который вступил в строй в 1981 г.

Таким образом, наряду с Севан-Разданской водохозяйственной системой (С-Р ВХС), была создана единая региональная ВХС Арпа-Севан-Раздан (рис. 1.3.1.2, 1.3.1.3). Осуществление части водохозяйственных мероприятий позволило с 1965 г. сократить попуски из озера до 500 млн. м³ в год, в том числе 380 млн. м³ ирригационных. Кроме этого в год ввода туннеля Арпа – Севан, проектной мощностью переброски в 250 млн. м³ воды в год, остановить спуск уровня озера после снижения его на 18.48 м от начальной расчетной отметки.

В периоды понижения (до 1981 г.), относительной стабилизации (1981–2001 гг.) и начального (нынешнего) этапа повышения уровня (2002–2009 гг.) имели место изменения водохозяйственных параметров озера (рис. 1.3.1.4).

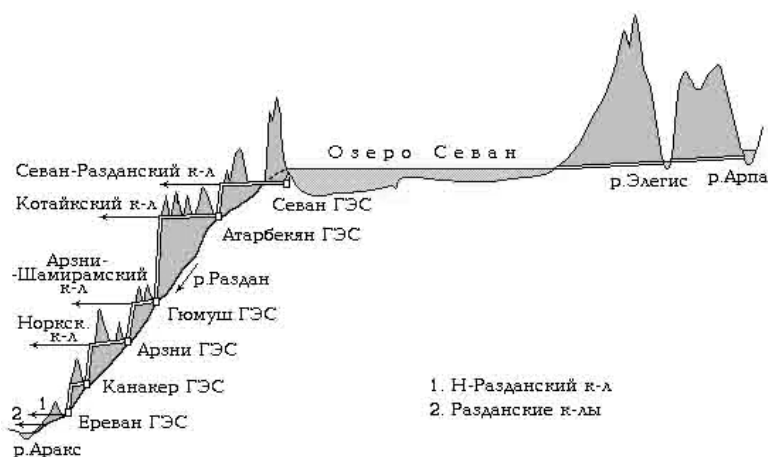


Рис. 1.3.1.3.
Профиль схема
региональной
водохозяйст-
венной системы
Арпа – Севан –
Раздан.

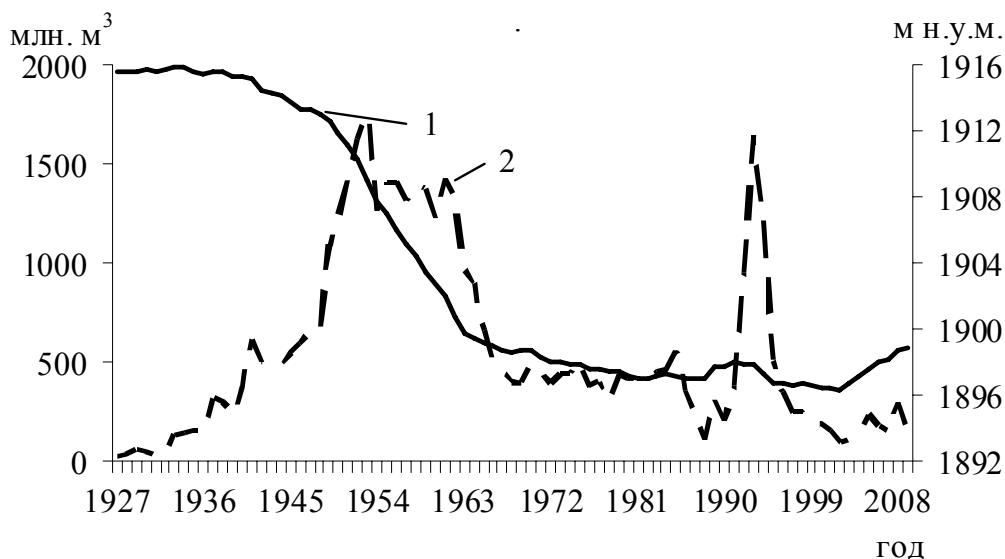


Рис. 1.3.1.4. Изменения уровня (1) и попусков (2) из озера за 1927–2009 гг.

Попуски воды из озера до 1981 г. имели место в основном за счет его вековых запасов, в период 1981–2001 гг. — за счет естественного стока (водоотдачи) и перебрасываемого из р. Арпа стока, а после 2001 г. началось частичное восстановление вековых запасов озера за счет естественного стока и перебрасываемой воды (табл. 1.3.1.1). За период отмеченного спуска уровня и периода стабилизации из озера было выпущено 40.2 млрд. м³ воды (не считая около 2-х млрд. м³ подземного оттока) в том числе 25.6 млрд. м³ за счет вековых запасов озера. Объем воды в озере уменьшился на 43.7%, площадь зеркала на 12.1%. Совмещенные графики изменения уровня и попусков из озера выразительно отражают ход решения проблемы озера за описанные этапы (рис. 1.3.1.4).

Таблица 1.3.1.1. Попуски воды из озера и их распределение (млрд. м³)

Годы	Попуски воды из озера	Распределение на		За счет		
		энергетику	ирригацию	вековых запасов вод озера	водоотдачи озера	переброски стока
1927–1980	35.03	25.56	9.47	24.60	10.43	-
1981–2001	9.74	3.28	6.46	0.96	4.23	4.55
1927–2001	44.77	28.84	15.93	25.56	14.66	4.55
2002–2009	1.26	0.00	1.26	-3.64	3.15	1.75
1927–2009	46.03	28.84	17.19	21.92	17.81	6.30

К концу завершения второго этапа проблема озера получила новый смысл, заключающийся в восстановлении нарушенного экологического режима озера. На основе научных исследований и анализа технических возможностей реально повысить уровень озера до отметки 1903.5 м. Это обеспечит условия для восстановления экологического равновесия озера и качества воды, создания стратегического запаса воды питьевого качества, что можно будет использовать для водоснабжения и других целей.

Для искусственного пополнения водных ресурсов озера, кроме Арпа – Севан, построен комплекс переброски стока р. Воротан в Кечутское водохранилище объемом 165 млн. м³. В настоящее время намечено завершить повышение уровня озера до оптимальной отметки к 2031 г., что обеспечивается на государственном уровне.

1.3.2. ВОДНЫЙ БАЛАНС ОЗЕРА В ПЕРИОД СНИЖЕНИЯ УРОВНЯ

В естественном состоянии, до спуска уровня, из каждой 13 м³ приходной части водного баланса, 12 м³ расходовалась на испарение (табл. 1.3.2.1). Соразмерность величины испарения с поверхности озера с суммарным притоком воды является следствием на редкость малого соотношения (равного к 2.5) площади водосбора и зеркала озера. Такое соотношение является основой проявления характерной особенности водного баланса оз. Севан.

Таблица 1.3.2.1. Водный баланс оз. Севан до спуска его уровня (по: Давыдов, 1938)

Приход	млн. м ³	Расход	млн. м ³
Приток воды в озеро	770*	Испарение	1210
Осадки на зеркало	550	Поверхностный сток	50
		Подземный сток	60
Итого	1320	Итого	1320

В дальнейшем с понижением уровня водный баланс озера и его составляющие протерпели изменение (рис. 1.3.2.1, 1.3.2.2).

Упомянутая разность в период спуска уровня озера соразмерна с изменением объема озера и характеризует использование его вековых запасов. Наибольший элемент баланса — испарение, изменялся по ходу понижения уровня и сокращения площади зеркала озера (рис. 1.3.2.3).

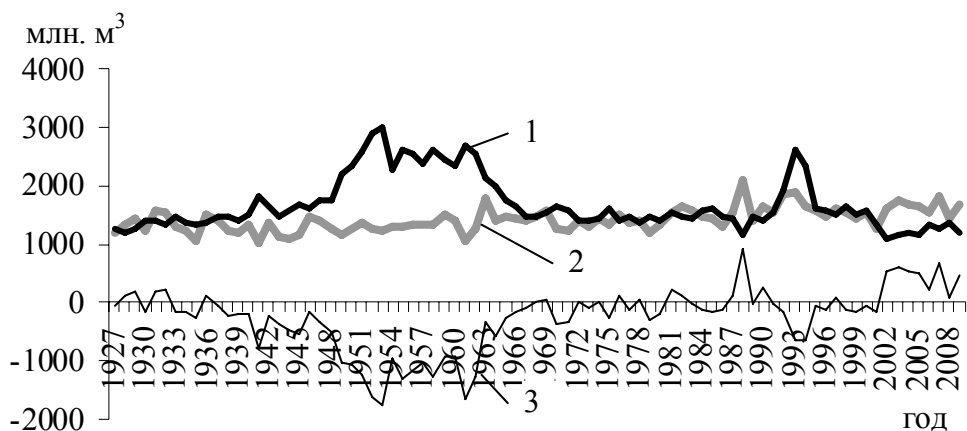


Рис. 1.3.2.1. Изменения приходного (2) и расходного (1) составляющих водного баланса, изменение объема озера (3) по годам периода понижения его уровня за 1927–2009 гг.

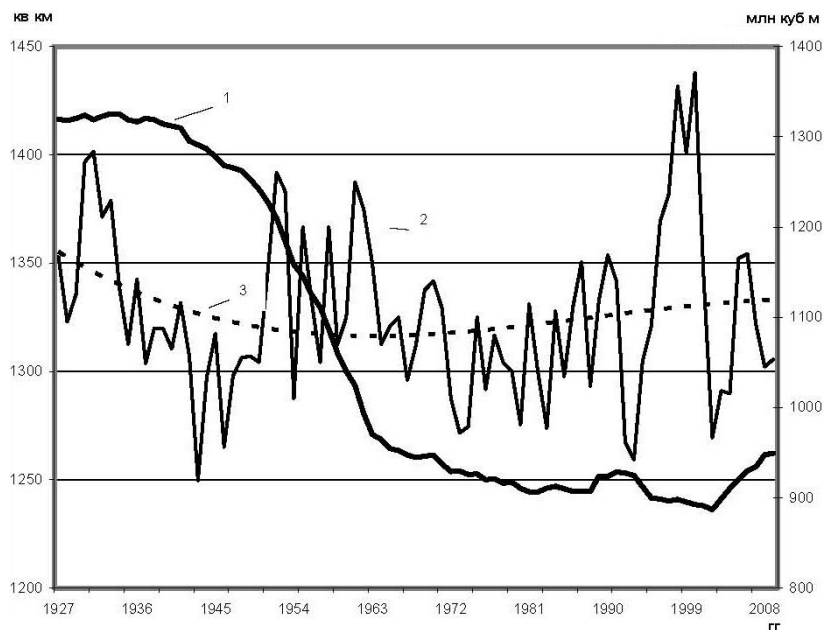


Рис. 1.3.2.2. Изменения площади (1), годового (2) и среднего по полином тренду (3) испарения за период 1927–2009 гг.

Однако, уменьшение его осредненной величины по сравнению с уменьшением площади озера небольшое. Этот «парадокс» объясняется увеличением его удельной величины, слоя испарения (рис. 1.3.2.2). Небольшое уменьшение испарения соответственно отразилось на тенденции увеличения активной отдачи — естественного стока из озера (рис. 1.3.2.3). Однако в последний период 1981–2007 гг., изменение активной отдачи имело сложный характер: линей-

ную тенденцию уменьшения, а в конце периода увеличение отдачи воды (рис. 1.3.2.4). Благодаря этому в настоящее время уровень озера беспрецедентно интенсивно повышается.

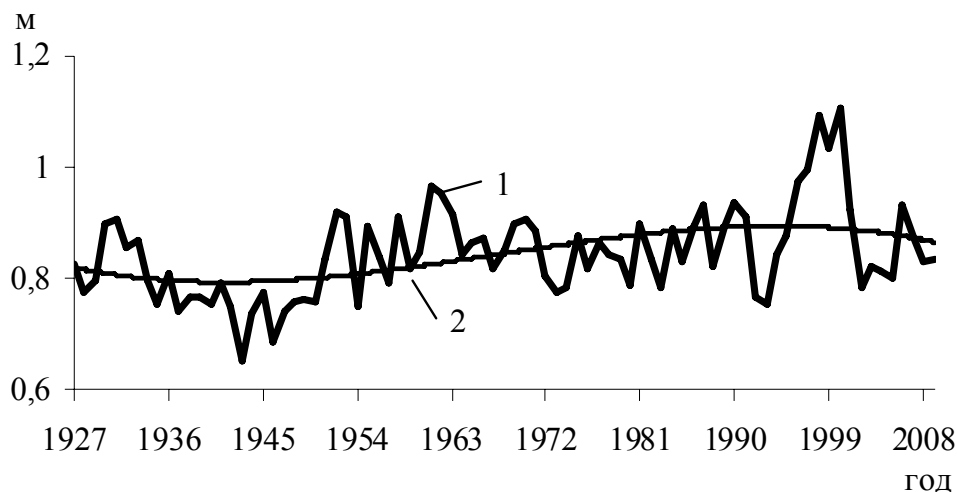


Рис. 1.3.2.3. Изменение годового (1) и среднего по полином тренду (2) слоя испарения (м) с поверхности озера по годам периода 1927–2009 гг.

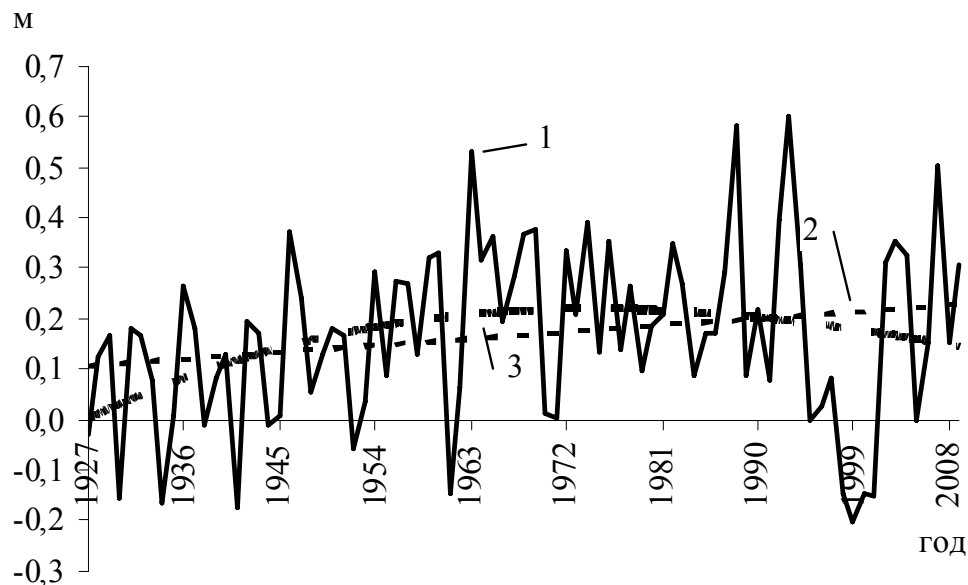


Рис. 1.3.2.4. Изменение естественного (1), среднего по полиномиальному (2) и линейному (3) тренду стока озера (слой, м) в период 1927–2009 гг.

Таким образом, изменение водного баланса оз. Севан в ходе искусственного понижения его уровня проявилось в изменении основных противоположно взаимосвязанных элементов — испарения и естественного стока (активной

отдачи озера). Для уточнения и прогноза отмеченных изменений необходимо расширить соответствующий мониторинг и уточнить характеристики элементов баланса озера (Азерникова, 1975; Айнбунд и др., 1981; Багдасарян, Чилингарян, 1979; Чилингарян 1992, 1997). Такой прогноз необходим для уточнения планов повышения уровня озера и проведения мер по улучшению его экологического состояния, по созданию стратегического запаса и запаса вод для эффективного использования водных ресурсов водоема.

1.3.3. ВОДНЫЙ БАЛАНС И РЕЖИМ ОЗЕРА В ПЕРИОД СТАБИЛИЗАЦИИ УРОВНЯ

Понижение уровня озера в конце 1980 г. составило около 18.5 м. В годы условной стабилизации (1981–2001 гг.), уровень поднялся на 0.9 м (1981–1990 гг.), а затем понизился на 1.68 м (1991–2001 гг.). После достижения минимальной отметки 1896.32 м, началось постепенное поднятие уровня. До конца 2009 г. это поднятие составило 2.91 м. В конце 2009 г. суммарное понижение уровня сократилось до 16.34 м. Эти изменения имели свое влияние на водном балансе озера. Водный баланс озера в период 1981–2009 гг. в среднем и за характерные годы по данным Армгосгидромета (2009) имеет следующий вид (табл. 1.3.3.1).

Таблица 1.3.3.1. Водный баланс оз. Севан в период 1981–2009 гг.

Элементы баланса	Средний	1981	1988*	1999**	2001***
Приход, млн. м ³					
Приток воды по рекам	784	774	1125	576	582
Осадки на зеркало	506	541	602	454	420
Подземный приток	91	53	93	94	94
Переброска из р. Арпа	191	164	264	311	180
Итого приход	1573	1532	2084	1435	1276
Расход, млн. м ³					
Испарение	1123	1114	1024	1282	1142
Подземный сток	14	6	14	14	14
Попуски из озера	378	416	113	196	158
Итого расход	1515	1536	1151	1492	1314
Морфометрические параметры					
Отметка уровня (м): в начале	1897.09	1897.09	1897.10	1896.63	1896.46
в конце	1899.23	1897.10	1897.83	1896.51	1896.32
Площадь зеркала (км ²): в начале	1244.38	1244.38	1244.50	1239.71	1237.89
в конце	1266.15	1244.42	1251.83	1238.55	1236.20
Объем воды (км ³): в начале	33.88	33.88	33.89	33.30	33.09
в конце	36.57	33.88	34.80	33.15	32.92

Примечание. * — многоводный год; ** — год минимального естественного стока (-258 млн. м³), *** — год минимальной отметки уровня.

Сравнение величин элементов и структуры балансов последнего периода (1981–2009 гг.) и естественного состояния (до спуска уровня) показывает, что подземный сток в расходной части значительно уменьшился; в приходной части баланса появился новый элемент — подземный приток. Правомерность по-

явления последнего, его рост за период 1927–1980 гг., постоянство по годам в период 1981–2009 гг., а также согласованность по величине с соответствующим элементом баланса водосборной площади озера, глубинным стоком, четко не установлена. В связи с использованием и искусственным пополнением водных ресурсов озера в его водном балансе в приходной части добавляется элемент «переброска». В расходной части «поверхностный сток» заменяется элементом «попуски из озера», придавая водному балансу озера структуру водохозяйственного баланса озера-водохранилища (рис. 1.3.3.1, 1.3.3.2).

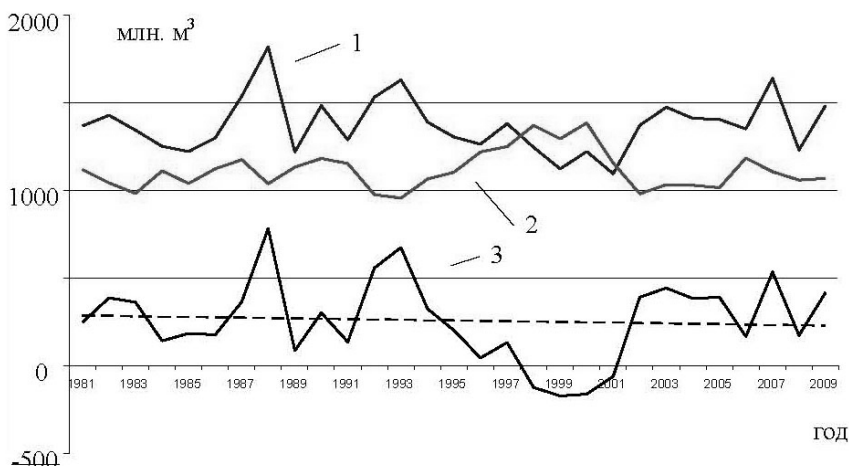


Рис. 1.3.3.1. Изменения естественных приходного (1) и расходного (2) составляющих водного баланса озера и их разности (3) по годам периода 1981–2009 гг.

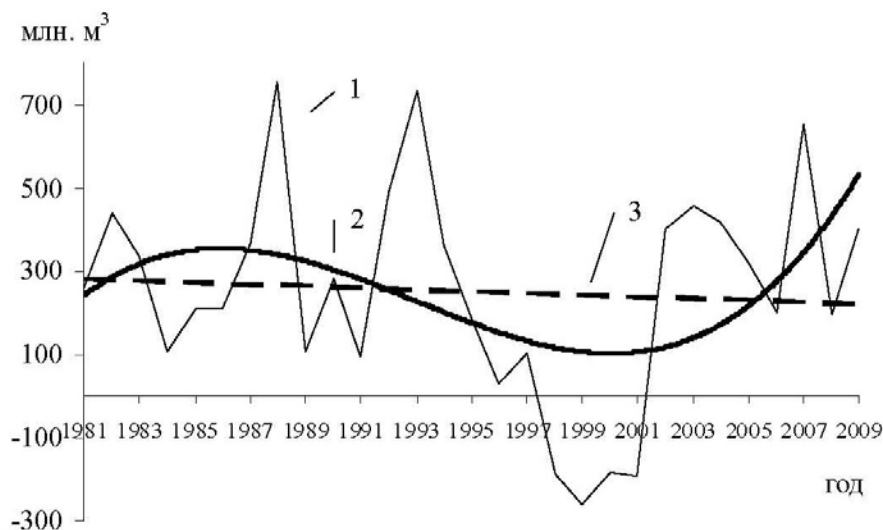


Рис. 1.3.3.2. Изменение фактической (1), средней по полиномиальному (2) и линейному (3) тренду водоотдачи озера в период 1981–2009 гг.

1.3.4. ВОДНЫЙ БАЛАНС И РЕЖИМ ОЗЕРА В ПЕРИОД ПОВЫШЕНИЯ УРОВНЯ

Повышение уровня озера, как было сказано выше, началось с 2002 г. (табл. 1.3.4.1).

Таблица 1.3.4.1. Водный баланс оз. Севан за 2002–2009 гг.

Элементы баланса	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009
Приход, млн. м ³								
Поверхностный приток	692.5	760.9	750.5	735.2	703.2	804.1	668.0	764.3
Подземный приток	94.2	94.2	94.2	94.2	94.2	94.2	94.2	94.2
Осадки на акваторию	585.6	620.9	567.8	577.4	554.0	742.9	469.4	625.7
Переброска из р. Арпа	243.7	260.6	247.9	240.6	183.8	177.5	192.4	203.8
Итого	1616.0	1736.6	1660.4	1647.4	1535.2	1818.7	1424.0	1688.0
Расход, млн. м ³								
Испарение	966.5	1018.4	1015.4	1001.2	1170.3	1092.8	1044.9	1053.7
Подземный отток	14.4	14.4	14.4	14.4	14.4	14.4	14.4	14.4
Попуски воды	99.4	118.3	149.9	149.6	152.4	154.6	303.7	126.5
Итого	1080.3	1151.1	1179.7	1165.2	1337.1	1261.8	1363.0	1194.6
Разность ±	535.7	585.5	480.7	482.2	198.1	556.9	61.0	493.4
Невязка ±	-9.3	-14.5	-37.3	-27.8	-33.9	120.1	-24.0	15.4
Уровень в начале года	1896.32	1896.76	1897.24	1897.66	1898.07	1898.25	1898.79	1898.85
Уровень в конце года	1896.76	1897.24	1897.66	1898.07	1898.25	1898.79	1898.85	1899.23
Изменение уровня, м								
За год	0.44	0.48	0.42	0.41	0.18	0.54	0.06	0.38
Суммарное изменение	0.44	0.92	1.34	1.75	1.93	2.47	2.53	2.91
Объем воды, км ³								
В начале года	32.921	33.466	34.066	34.584	35.094	35.326	36.003	36.088
В конце года	33.466	34.066	34.584	35.094	35.326	36.003	36.088	36.566
Накопление за год	0.545	0.600	0.518	0.510	0.232	0.677	0.085	0.478
Суммарное накопление	0.545	1.145	1.663	2.173	2.405	3.082	3.167	3.645

При этом элементы водного баланса, по величине, из года в год почти повторяются. Исключение составляет 2008 г., являющийся, в некотором масштабе аномальным, как по естественным элементам, так и по использованию воды, попускам из озера (рис. 1.3.4.1).

Что же касается внутригодового хода изменения элементов баланса, то здесь происходит обычное сезонное распределение (рис. 1.3.4.2, 1.3.4.3). Такое же сезонное распределение наблюдается в годовом ходе уровня озера (рис. 1.3.4.4). Здесь следует заметить, что в годовом ходе уровня минимум в среднем наступает в январе – феврале, максимум — в июне – июле, наибольший месячный подъем — в мае, спад — в сентябре. Представляющие большой интерес процессы накопления воды в озере и повышения уровня происходят довольно ровно (рис. 1.3.4.5, 1.3.4.6). Повышение составляет в среднем

0.37 м/год. Это, очевидно, объясняется наступлением ветви подъема в много-летнем цикле водности (активной отдачи) озера.

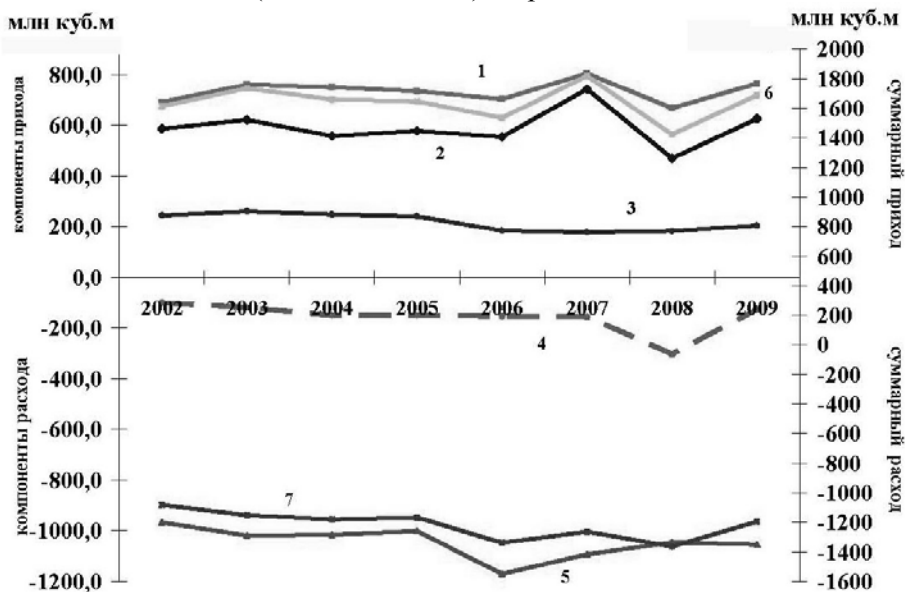


Рис. 1.3.4.1. Изменение элементов водного баланса озера в период повышения уровня по годам. 1 — поверхностный приток; 2 — осадки на акватории; 3 — переброска из р. Арпа; 4 — попуски воды; 5 — испарение; 6 — суммарный приход; 7 — суммарный расход.

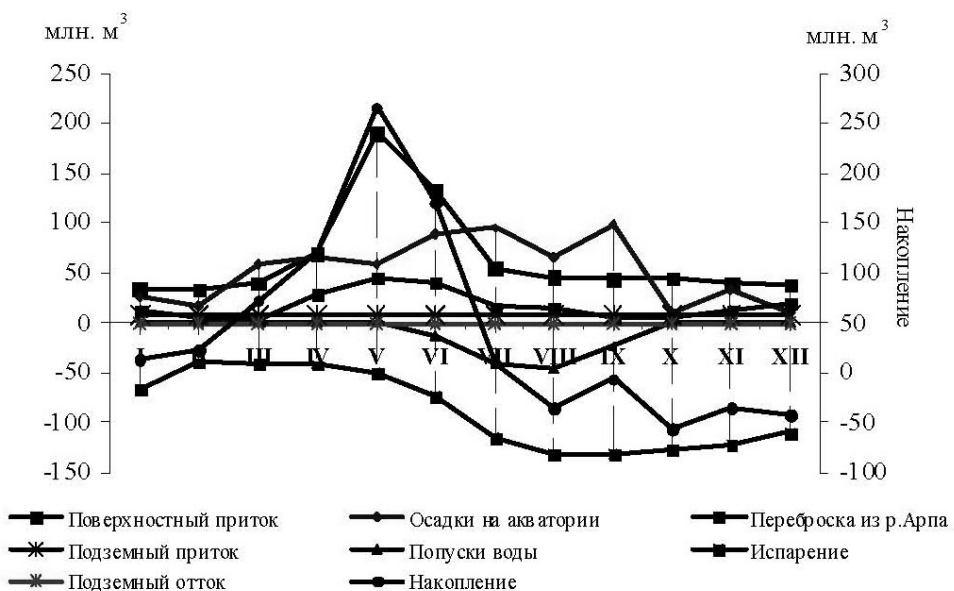


Рис. 1.3.4.2. Годовой ход изменения элементов водного баланса в 2009 г.

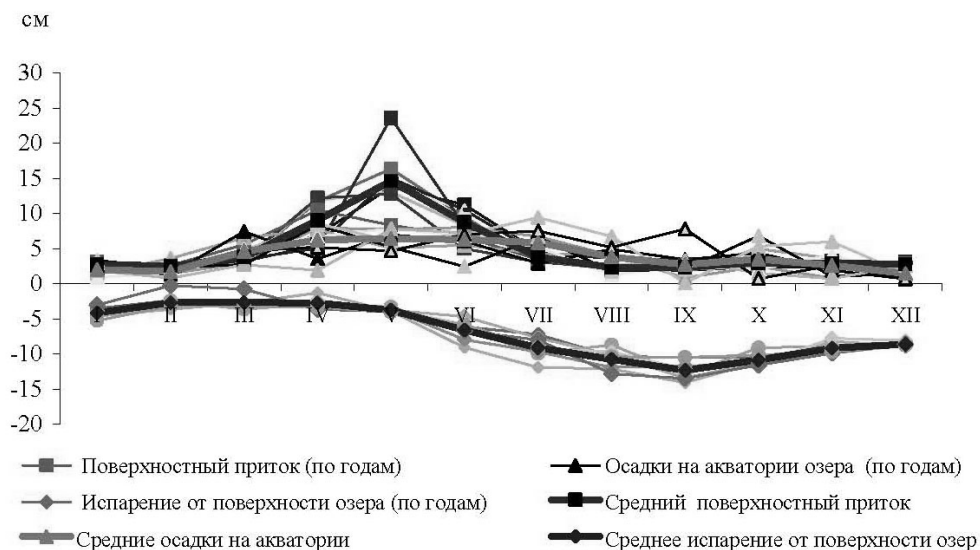


Рис. 1.3.4.3. Годовой ход изменения элементов водного баланса (в слоях воды, см) в период повышения уровня 2002–2009 гг.

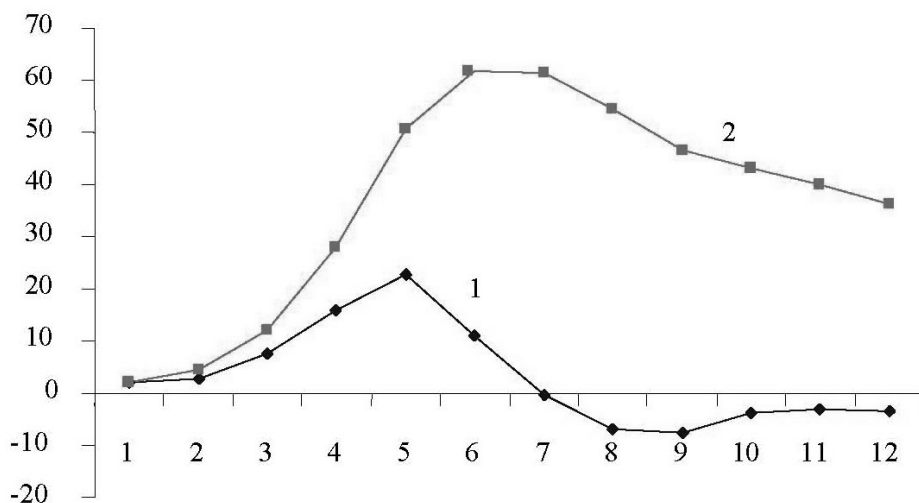


Рис. 1.3.4.4. Среднегодовой ход повышения уровня озера в период 2002–2009 гг. 1 — приращение по месяцам; 2 — ход повышения.

К такому выводу приводит беглый анализ исторических данных о многолетней кривой колебаний уровня озера (Бек-Мармарчев, 1951; Зайков, 1950). Так, уровень озера имел колебания с вековым циклом около 60 лет и амплитуду в 2.5–3.0 м. Первые циклы (начало 1820 г.) проявились достаточно четко. Судя по ним можно предположить, что начавшееся с 2002 г. устойчивое половодье в естественном стоке озера является началом четвертого цикла. Следо-

вательно, начавшийся естественный ход повышения уровня может продолжаться еще 15–20 лет, что совпадает со сроком запланированного повышения уровня озера на оптимальную высоту, до отметки 1903.5 м.

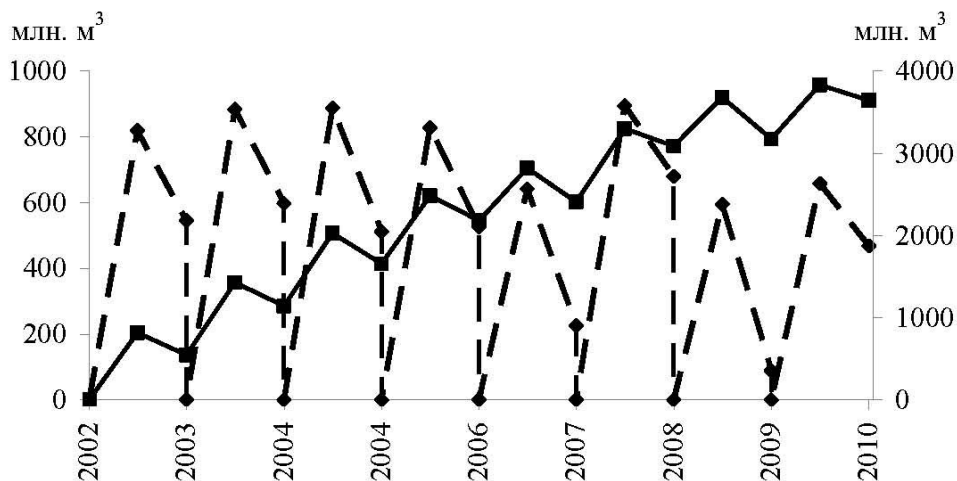


Рис. 1.3.4.5. Ход изменения накопления воды в озере (млн. м³) по годам и за период повышения уровня 2002–2009 гг.

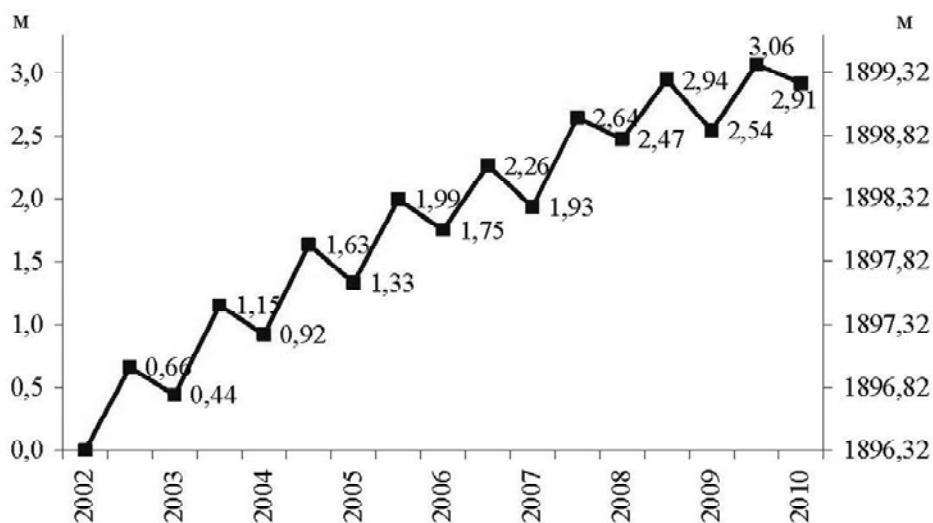


Рис. 1.3.4.6. Повышение уровня (отметки, м н.у.м) по годам и за период повышения уровня 2002–2009 гг.

1.4. ГИДРОФИЗИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ВОДНОЙ МАССЫ*

1.4.1. ТЕРМИЧЕСКИЙ РЕЖИМ ОЗЕРА

Термический режим оз. Севан определяется высотным положением водоема, значительной глубиной и достаточно интенсивным вертикальным перемешиванием вод. Озеро относится к категории горных димиктических с весенней и осенней гомотермией и устойчивым расслоением водной толщи в летне-осенний период на эпи-, мета- и гипolimнион (Гезальян, 1979, 1973; Хендерсон-Селлерс, 1987).

Понижение уровня озера на 20.2 м и уменьшение объема его водной массы более чем на 42% привело к заметным изменениям температурного режима, что подтверждается анализом среднемесячных величин температуры воды Малого и Большого Севана за 1982–1985 гг. (период стабилизации уровня) в сравнении с допусковым периодом (1927–1933 гг.). В настоящее время наблюдается более быстрое нагревание озера в весенне-летний период и ускоренное охлаждение водоема осенью.

Период нагревания Малого и Большого Севана до понижения уровня начинался в мае при температуре водной массы 3.5–4.0 °С и завершался в августе с прогревом воды до 18–19 °С. В современных условиях нагрев воды начинается в конце апреля при температуре водной толщи 4.0–4.5 °С и завершается в конце июля – августе с достижением температуры воды 19–20 °С. В отдельные годы максимальная температура поверхностного слоя воды повышается до 24 °С. Увеличиваются годовые амплитуды колебаний температуры поверхностных слоев воды.

В настоящее время среднемесячные температуры воды в период гидрологической весны и лета на 0.5–2.0 °С выше, а в период гидрологической осени и зимы на 0.3–0.8 °С ниже по сравнению с естественным состоянием озера. В придонных слоях Малого Севана средняя температура воды составляет 4.2–5.0, а в Большого Севана — 8–12 °С, в то время, как в естественных условиях температура воды соответственно понижалась до 3–4 и 4–5 °С. Летом температура воды в прибрежной зоне выше, чем в центральной части озера. При этом почти вся пелагиаль Большого Севана в конце лета прогревается до дна, а в Малом Севане на глубине 25–30 м наблюдается скачок температуры.

Проведенные на протяжении последних 30–40 лет исследования водоема выявили явную пространственную неоднородность температуры воды водной толщи. При этом вертикальная термическая структура в озере достаточно полно может быть охарактеризована следующими параметрами: толщиной эпимлиниона (h , м), его температурой (T_s , °С), максимальным градиентом температуры в слое скачка (термоклине или металимнионе) (ΔT_{\max} , °С/м), глубиной максимального градиента температуры (h_{\max} , м), глубиной нижней границы

*Поддубный С.А.

Учреждение Российской академии наук Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, 152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, spod@ibi.vyaroslavl.ru

термоклина или верхней границы гипolimниона (H , м), толщиной термоклина (Δh , м), толщиной гипolimниона (ΔH , м), температурой воды в гипolimнионе (T_H , °C). Основным критерием определения нижней граница эпилимниона h и верхней границы гипolimниона H разница температуры на поверхности (у дна) и на текущем горизонте. За границы h и H принималась глубина, где эта разница соответственно на превышала 1 °C. Если переход от эпилимниона к термоклину и от последнего к гипolimниону менее отчетлив, за нижнюю границу h и верхнюю границу H принималась либо точка пересечения касательных к профилю в верхнем и нижнем слое к слою скачка, либо точки перегиба на профиле температуры (Калацкий, 1978).

Гидрофизические характеристики (температуру, электропроводность воды и содержание растворенного кислорода) измеряли на стандартных станциях по глубине портативным зондом «YSI-85». На буйковых станциях (АБС) временные изменения температуры воды на отдельных горизонтах фиксировали портативными самописцами «ПИТ-2004» (Левашов, 2003). Положение стандартных станций определялось с помощью спутниковых навигаторов «Garmin 76C» и «Garmin 172C» (рис. 1.4.1.1).



Рис. 1.4.1.1. Схема гидрологических станций на оз. Севан. 1 — 2006 г.; 2 — 2007 г.; 3 — АБС.

В результате анализа литературных данных, архивных данных Института гидроэкологии и ихтиологии Научного центра зоологии и гидроэкологии государственной некоммерческой организации НАН РА, а также результатов исследований оз. Севан в рамках Российско-Армянской биологической экспеди-

ции в 2005–2009 гг. выявлены следующие сезонные особенности вертикальной термической структуры озера.

В Малом Севане в мае – октябре преобладает трехслойная термическая структура явно выраженными эпи-, мета и гипolimнионом (рис. 1.4.1.2 *а*). Толщина эпилимниона в среднем составляет 10 м, гипolimниона — ≥ 20 м. Кроме того, в мае, июне и августе встречается двухслойная структура, характеризующаяся наличием термоклина и гипolimниона (рис. 1.4.1.2 *б*). Гипolimнион в озере начинает формироваться весной. В мае в период интенсивного прогрева водной массы озера при чередующихся штилевых условиях и ветровом воздействии может наблюдаться многослойная вертикальная структура температуры воды. В это время формируются промежуточные однородные слои и локальные термоклины, располагающиеся выше сезонного термоклина (рис. 1.4.1.2 *в*).

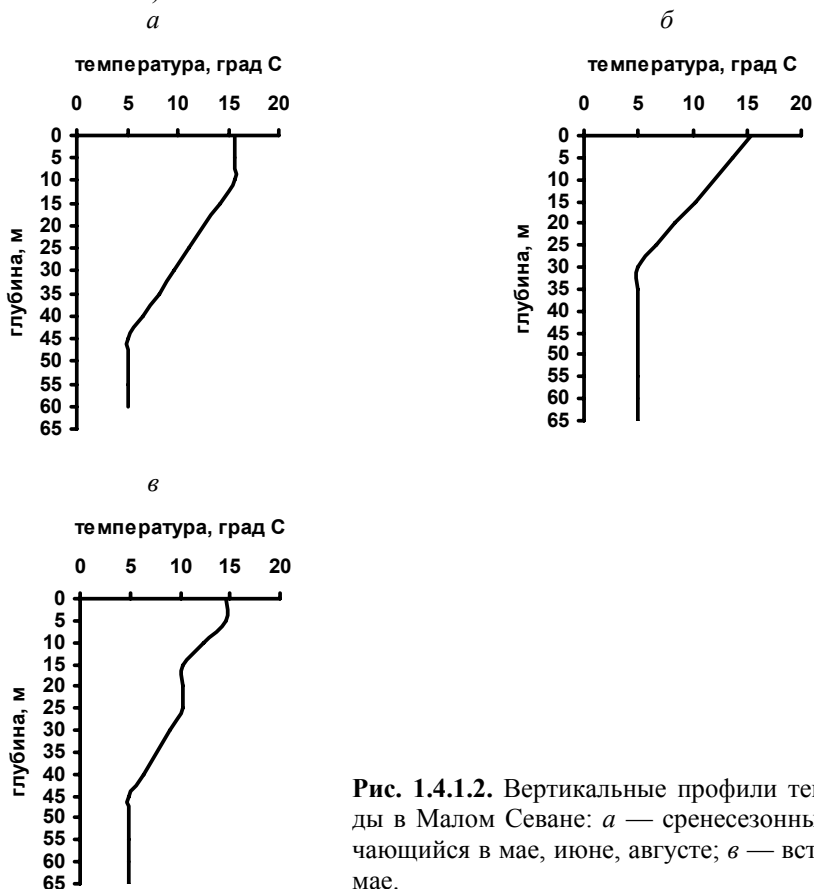


Рис. 1.4.1.2. Вертикальные профили температуры воды в Малом Севане: *а* — среднесезонный; *б* — встречающийся в мае, июне, августе; *в* — встречающийся в мае.

В Большом Севане вертикальная термическая структура аналогична описанной выше (рис. 1.4.1.3). Вместе с тем, в мае – июне может наблюдаться отсутствие гипolimниона, т.е. двухслойная термическая структура (рис. 1.4.1.3 *б*).

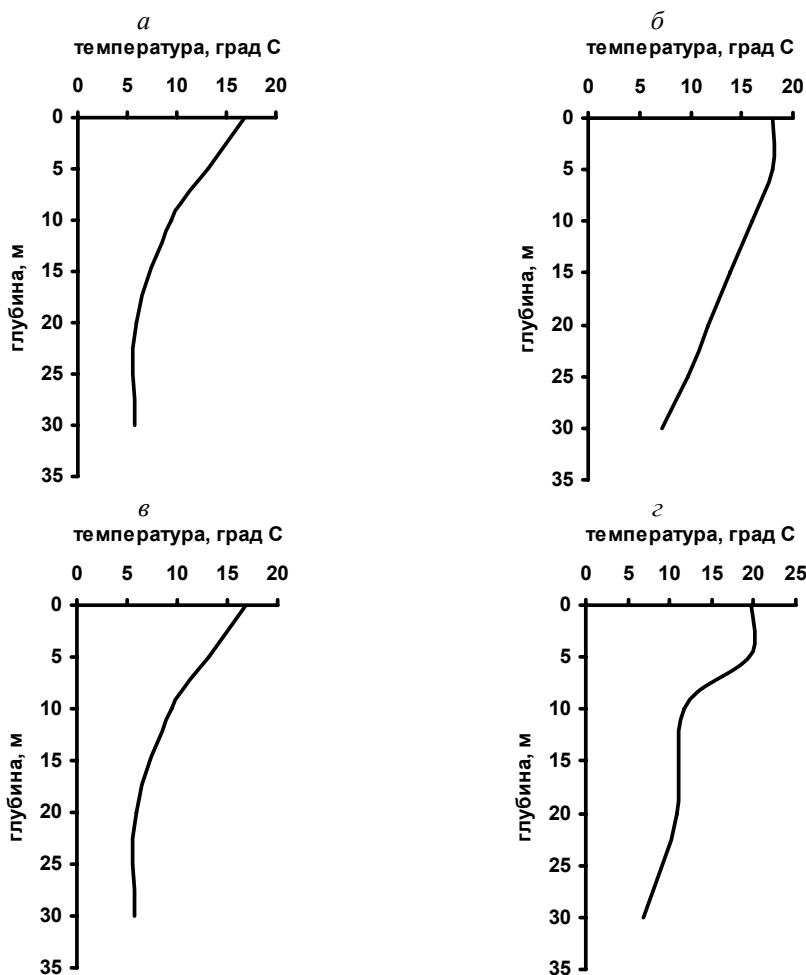


Рис. 1.4.1.3. Вертикальные профили температуры воды в Большом Севане: *а* — среднесезонный; *б* — встречающийся в июне–октябре; *в*, *з* — встречающийся в июне.

В сезонном плане (май – октябрь) положение нижней границы эпилимниона и верхней границы гипolimниона озера меняется незначительно (рис. 1.4.1.4). Амплитуда их колебаний составляют 3 и 5–9 м соответственно (табл. 1.4.1.1). В Малом Севане в ноябре за счет конвективного перемешивания нижняя граница эпилимниона интенсивно понижается до глубины 35 м. К декабрю происходит полное вертикальное перемешивание водной массы. В Большом Севане верхняя граница гипolimниона в июне понижается до глубины 24 м и впоследствии сохраняет свое положение вблизи этой отметки. В ноябре наступает вертикальная гомотермия.

В летний период в Большом Севане формируется хорошо выраженный купол холодных вод. Подъем гипolimниона к поверхности озера происходит по трем причинам: подъема изопикнических слоев за счет циклонической циркуляции вод, возникновения длинных внутренних волн, турбулентного вовлече-

ния снизу вод термоклина. Первый из указанных механизмов является основным во внутрисезонной изменчивости поля температуры озера (Филатов, 1991). Осенью термоклин погружается в придонные слои и к зиме исчезает. Небольшой, но явно выраженный купол холодной воды прослеживается и в южной части Малого Севана у пролива, соединяющего обе части озера (рис. 1.4.1.5).

Таблица 1.4.1.1. Параметры вертикальной термической структуры оз. Севан в 2003–2009 гг.

Параметры	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
Малый Севан						
h, м	7	6	7	7	10	10
Ts, °C	10.5	16.5	18.9	18.9	15.6	12.5
ΔT_{\max} , °C/м	0.14	0.72	0.63	0.73	0.34	0.24
h _{max} , м	25	7.5	8.5	8.5	25	35
H, м	45	45	50	47	50	47
Δh , м	38	39	43	40	40	37
ΔH , м	30	30	20	28	25	28
TH, °C	4.8	4.7	4.8	4.8	4.8	5.1
Большой Севан						
h, м	7	6	7	6	6	10
Ts, °C	10.8	15.8	19.8	18.9	15.8	11.9
ΔT_{\max} , °C/м	0.5	0.98	0.76	1	0.78	0.22
h _{max} , м	8.5	8	8.5	8	8	15
H, м	15	24	22	25	24	22
Δh , м	8	18	15	19	18	12
ΔH , м	15	6	8	5	6	8
TH, °C	7.3	7.3	8.4	7.7	8.1	8.3

В связи с тем, что положение верхней границы гипolimниона озера достаточно стабильно в течение вегетационного периода, площадь его поверхности и объем с мая по октябрь меняются незначительно (табл. 1.4.1.2).

Таблица 1.4.1.2. Динамика площади (км²) и объема (км³) гипolimниона оз. Севан в 2003–2009 гг.

Месяц	Малый Севан		Большой Севан	
	площадь	объем	площадь	объем
Май	154	1.3	762	8.6
Июнь	154	1.3	541	1.9
Июль	105	0.7	670	5
Август	154	1.3	541	1.9
Сентябрь	105	0.7	541	1.9
Октябрь	154	1.3	670	5
Ноябрь	154	1.3	-	-

Примечание. Расчет площади и объема озера произведен по таблицам И.А. Киреева (1933).

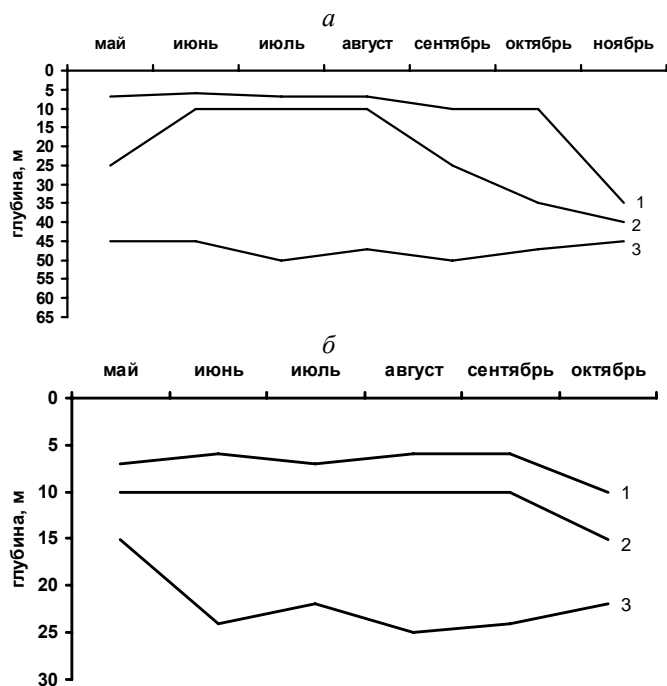


Рис. 1.4.1.4. Сезонная динамика h (1), h_{\max} (2), H (3) в Малом (а) и Большом (б) Севане.

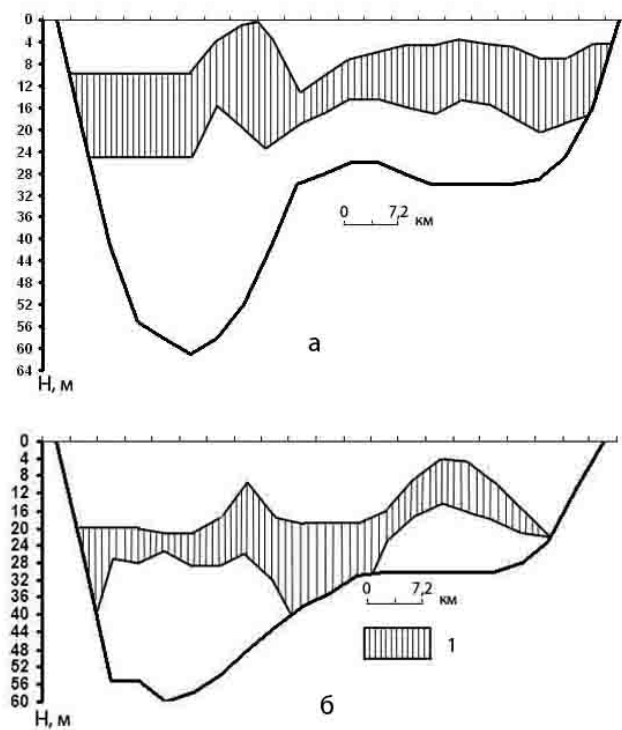


Рис. 1.4.1.5. Положение зоны термоклина (1) на продольном разрезе оз. Севан: а — 03–10.07.2007 г.; б — 05–10.10.2006 г.

Этот вывод вступает в противоречие с исследованиями М.Г. Гезальяна (1983), который отмечал постепенное сезонное заглубление гипolimниона в среднем на 5 м в месяц и соответственное сокращение его площади и объема. Для более определенных выводов относительно динамики морфометрических характеристик гипolimниона вероятно необходимо дополнительное изучение пространственно-временных изменений поля температуры в озере.

Резкие изменения ветрового воздействия на поверхность воды озера при наличии стратификации приводят к возникновению колебаний границы раздела плотностей между эпи- и гипolimнионом.

Аналогично результатам исследований Института озераведения РАН в 1983–1985 гг. (Филатов, 1991), короткие внутренние волны на термоклине с амплитудой ~ 1 м были зафиксированы 4 июля 2007 г. в южной части Малого Севана (рис. 1.4.1.6). Отчетливо выделялись, по крайней мере, 2 периода колебаний: 12 мин и 2 ч. Вместе с тем, непродолжительное время регистрации колебаний температуры воды на АБС (около 4 часов с интервалом регистрации 1 мин) не позволяют на данный момент четко определить, к какому типу внутренних волн относятся зафиксированные колебания.

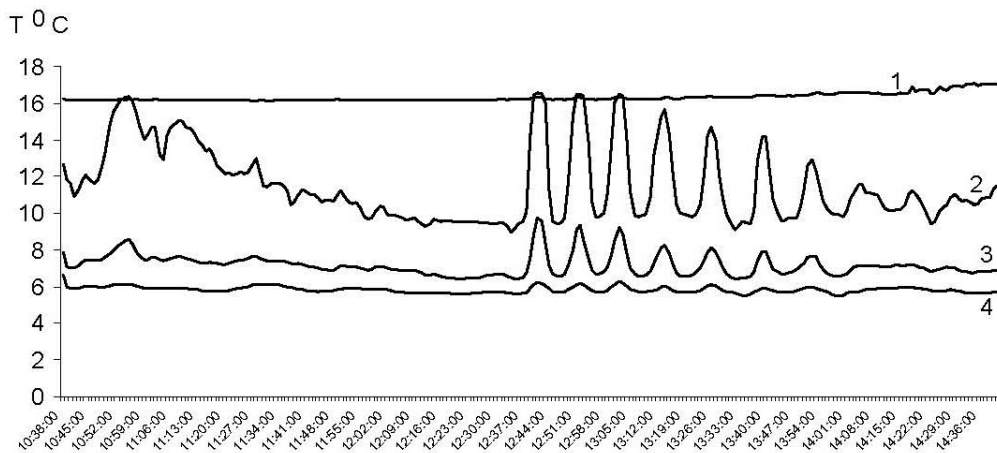


Рис. 1.4.1.6. Изменчивость во времени температуры воды на АБС в южной части Малого Севана 4 июля 2007 г. 1 — поверхность; 2 — гор. 6 м; 3 — гор. 10 м; 4 — гор. 15 м.

1.4.2. ЭЛЕКТРОПРОВОДНОСТЬ ВОДЫ

Согласно исследованиям Р.О. Оганесяна и М.Г. Гезальяна (1984) в 1981–1982 гг. удельная электропроводность прибрежных и открытых частей озера варьировала в пределах 690–950 мкСм/см. Воды Малого Севана имели электропроводность больше на 1.5–6.5% по сравнению с Большим Севаном. Центральные части водоема характеризовались повышенными значениями электропроводности воды по сравнению с побережьем. В период прямой температурной стратификации электропроводность вод гипolimниона на 5–25% выше эпилимниальных вод.

Воды гиполимниона имели электропроводность воды на 20–40 мкСм/см выше, чем воды эпилимниона. Осенью (октябрь) горизонтальные и вертикальные различия в электропроводности воды озера уменьшались. В целом тенденции пространственного распределения электропроводности воды сохраняют черты, выявленные Р.О. Оганесяном и М.Г. Гезаляном (1984). Следует также отметить, что если электропроводность воды приводилась вышеназванными авторами также к 18 °С, то в настоящее время ее значения в озере уменьшились.

Выполненные в 2006–2007 гг. измерения показали, что электропроводность воды, приведенная к 18 °С, в эпилимнионе изменялась от 645 до 670 мкСм/см, а в гиполимнионе — от 670 до 700 мкСм/см. В июле отмечались незначительные различия в электропроводности между Малым и Большим Севаном. Сохранялись различия на 10–15 мкСм/см между прибрежной и глубоководной зоной озера.

1.4.3. СОДЕРЖАНИЕ РАСТВОРЕННОГО КИСЛОРОДА

Детальные исследования кислородного режима озера в связи со снижением его уровня проводились Севанской гидробиологической станцией АН Армянской ССР в 1974–1976 гг. (Гезалян, Хорлашко, 1979). В результате исследований было выявлено, что содержание кислорода в оз. Севан варьирует в широких пределах. В поверхностных слоях (0–5 м) максимальные концентрации наблюдались в течение июля (12.37 мг/л). В придонных слоях Большого Севана (25–30 м) максимальная за период наблюдений концентрация отмечалась в апреле 1975 г. (10.91 мг/л), а минимальная — 0.0 мг/л — в октябре 1976 г. Низкое содержание кислорода (< 1 мг/л) было зафиксировано в придонных слоях (45–60 м) центральной части Малого Севана в сентябре – декабре, а в Большом Севане — только до ноября.

В современных условиях кислородный режим озера аналогичен наблюдавшемуся более 30 лет назад (табл. 1.4.3.1).

Таблица 1.4.3.1. Колебания содержания кислорода (мг/л) в водной массе оз. Севан

Год	Дата	Малый Севан		Большой Севан	
		поверхность	дно	поверхность	дно
1974	22–26 июля	7.97–8.72	4.88–8.35	7.67–8.46	3.53–7.36
	2–5 октября	7.47–8.82	0.32–3.92	7.22–8.45	0.13–8.33
1975	22–29 июля	7.95–12.17	4.85–8.76	6.77–12.37	3.02–5.17
	2–8 октября	6.48–7.22	0.12–1.90	6.00–7.11	0.19–5.98
2006	4–10 октября	7.01–7.82	2.62–5.34	6.76–7.87	0.01–7.23
2007	3–9 июля	7.23–8.44	7.10–9.65	7.24–8.62	5.61–6.79
	7–10 октября	5.73–6.26	4.03–5.21	5.99–6.53	0.52–1.30

Примечание. Данные за 1974, 1975 гг. по: Гезалян, Хорлашко, 1979.

По-прежнему характерен дефицит кислорода в гиполимнионе Большого Севана осенью. В летние месяцы в поверхностных слоях оказывается несколько меньше кислорода, чем на глубине. Причиной этого может служить высо-

кая устойчивость металимниона (термоклина), которая гасит вертикальные диффузионные переносы не только тепла, но и кислорода. Создаются благоприятные условия для накопления окисляющих веществ непосредственно над металимнионом. Кроме того, в условиях высокой прозрачности воды озера в верхних слоях гипolimниона достаточно интенсивен фотосинтез фитопланктона (Гезальян, 1983; Гезальян, Хорлашко, 1979; Хендерсон-Селлерс, 1987).

1.5. ГИДРОДИНАМИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ*

1.5.1. РАСПРОСТРАНЕНИЕ ВОД ПРИТОКОВ В ОЗЕРЕ

В озеро Севан впадает 26 рек и ручьев. Длина водотоков варьирует от 5.5 до 41.7 км. К наиболее многоводным притокам озера относятся реки Аргичи, Масрик, Гаварагет, Бахтак и Цаккар, Варденис, Дзыкнагет. Их среднегодовые расходы соответственно составляют 4.89, 4.59, 3.82, 1.83, 1.66 и 1.1 м³/с. Сток рек Севанского бассейна образуется тремя составляющими: подземной, снеговой и дождевой (Результаты комплексных исследований ..., 1961). Электропроводность рек западного и южного побережья изменяется от 77 (р. Варденис) до 370 мкСм/см (р. Арпа).

Распространение речных вод в пределах водной массы озера оценивалось в Малом Севане применительно к рекам Гаварагет и Дзыкнагет по величинам удельной электропроводности воды. Съёмки проводились в июле 2007 г. Следует сказать, что к этому году уровень озера повысился на 60 см. Произошло затопление сформированных ранее устьевых областей притоков вместе с древесной и кустарниковой прибрежной растительностью. Береговая граница устьев рек могла быть определена по самой ближней к литорали затопленной кустарниковой и древесной растительности. Исходя из вышесказанного распространение вод р. Гаварагет в сторону литорали происходило на расстоянии 100–150 м от устья. Электропроводность в реке составляла 310, а в литорали — 620 мкСм/см. Горизонтальные градиенты достигали 3 мкСм/см/м. Ширина градиентной зоны составляла 60–80 м. Содержание растворенного кислорода в устьевой зоне реки было на 1 мг/л меньше, чем в литорали озера (7.3 и 8.3 мг/л соответственно).

В силу меньших расходов р. Дзыкнагет, распространение ее вод в сторону литорали озера не превышало 50–60 м. Горизонтальные градиенты электропроводности воды достигали 7–8 мкСм/см/м. В устьевой области отмечались явно выраженные процессы заболачивания. Содержание растворенного кислорода не превышало 3.7 мг/л, тогда как в прибрежье концентрация O₂ составляла 8.3 мг/л.

*Поддубный С.А.

Учреждение Российской академии наук Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Ярославская обл., Некоузский р-н, п. Борок, spod@ibiw.yaroslavl.ru

1.5.2. Циркуляция вод

Из-за сложности постановки эксперимента по измерению параметров течений в естественных условиях, наблюдения за течениями оз. Севан в экспедиционный период 2005–2007 гг. не проводились. Теме не менее целесообразно кратко остановиться на результатах исследований особенностей общей циркуляции вод оз. Севан, выполненных Институтом озероведения РАН в 1983–1985 гг.

На основе прямых измерений параметров течений на 7 АБС, а также согласно результатам расчетов по диагностической и прогностической моделям (Акопян, 1986; Акопян и др., 1986; Торгомян, 1975), в водоеме при современном уровне и устойчивой стратификации формируются два самостоятельных циклонических круговорота в Большом и Малом Севане. Наибольшие скорости течений наблюдаются на горизонте 5 м (до 53–55 см/с) и до 32 см/с на горизонте 10 м. В проливе, соединяющем Малый и Большой Севан, течения неустойчивы, максимум скорости отмечается в подповерхностном слое на горизонте 5–10 м, перенос вод в виде струй направлен у восточного берега на север, а у западного на юг. Вдоль берегов озера выявляются зоны подъема воды со скоростями 5×10^{-3} см/с. В спектрах течений и температуры воды в прибрежной зоне отмечены колебания с временными масштабами около 3 сут., которые могут быть связаны с волнами Кельвина. Характерны также инерционные колебания течений с периодом около 18 ч. (Филатов, 1991).

РАЗДЕЛ 2. ВИДОВОЙ СОСТАВ И СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ СООБЩЕСТВ ГИДРОБИОНТОВ ОЗЕРА СЕВАН И ЕГО ПРИТОКОВ

2.1. МАКРОФИТЫ ОЗ. СЕВАН И ЕГО ПРИТОКОВ

2.1.1. РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ ОЗ. СЕВАН И ЕГО ПРИТОКОВ *

Растительный покров оз. Севан неоднократно изучался с самого начала гидробиологических исследований на озере (Арнольди, 1929; Фридман, 1950; Маркосян, 1951; Гамбарян, 1979). В результате этих работ были выявлены видовой состав макрофитов, распределение по акватории и глубинам, продукция, а также показаны изменения из-за снижения уровня воды в озере. Но за последние 20–30 лет гидробиотического обследования озера, по-видимому, не проводилось. Речной растительности в бассейне оз. Севан должного внимания до сих пор уделено не было. Поэтому здесь мы хотели бы дать очерк современного состояния растительного покрова оз. Севан и его притоков.

В августе 2005 г., октябре 2006 и 2007 гг. в рамках Российско-Армянской экспедиции проведено обследование водной и прибрежно-водной растительности оз. Севан и его притоков. Работа на озере проводилась по стандартным гидробиотическим методикам (Катанская, 1981), речная растительность изучалась сходными методами, но с соответствующими поправками (Бобров, Чемерис, 2006). Во внимание принимались все виды водных макрофитов — растений, видимых невооружённым глазом, к которым относятся крупные многоклеточные водоросли, мохообразные и сосудистые растения. К флоре и растительности водных объектов (озеро, реки) мы относим все виды макрофитов и их сообщества, встреченные как непосредственно в воде, так и на сырых и периодически затопляемых берегах.

За время проведения работ было исследовано несколько участков литорали Малого Севана: исток р. Раздан, с. Цовагюх (у устья р. Дзкнагет), окр. с. Тохлуджа, д. Шоржа, о. Чаячий, окр. д. Лчашен (Лчашенский залив), городской пляж г. Севан; а также — Большого Севана: с. Артаниш (Артанишский залив), у д. Бабаджан, окр. д. Цовинар, устье р. Макенис, устье канала р. Арпа, д. Сарыкая, окр. с. Норатус. Глубоководная часть озера изучалась на 3 профилях от берега до глубоководной части в Малом Севане: разрез «Д» (турбаза «Ласточка» → о. Чаячий), разрез «Гюней» (о. Чаячий → с. Тохлуджа), разрез «Шоржа» (д. Шоржа → с. Норатус); в Большом Севане на 4 профилях: разрез «Артанишский залив» (с. Артаниш → лет. Кармир), разрез «Бабаджан» (д. Бабаджан → лет. Кармир), разрез «Сарыкая» (лет. Кармир → д. Бабаджан), разрез «Цовинар» (д. Цовинар → д. Памбак). Глубоководное обследование про-

* Бобров А.А.

Учреждение Российской академии наук Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, 152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, lsd@ibiw.yaroslavl.ru

водилось с использованием зарослечерпателя Бернатовича и дночерпателя Петерсена. Речная растительность в бассейне озера изучалась на притоках Малого Севана: Дзкнагет, Тохлуджа (Драхтик), Гаварагет, руч. Элисбори-Дзош и Нерменты-Дзош; и на притоках Большого Севана: Масрик, Макенис (Карчахпюр), Арпа (канал), Варденис, Аргичи, Личк.

Озёрная растительность

Видовой состав

Флора оз. Севан представлена 32 видами из 27 родов и 21 семейства криптогамных и сосудистых макрофитов (табл. 2.1.1.1). Первые включают макроскопические зелёные (2 вида: *Cladophora glomerata*¹, *Enteromorpha intestinalis*), жёлтозелёные сифоновые (1: *Vaucheria dichotoma*) и харовые (3: *Chara globularis*, *C. intermedia*, *C. tomentosa*) водоросли, мхи (5 видов: *Bryum pseudotriquetrum*, *Drepanocladus aduncus*, *Hygroamblystegium tenax*, *Hygrohypnum ochraceum*, *Schistidium* cf. *apocarpum*), всего 11 видов из 9 родов и 7 семейств. Вторая группа растений более разнообразна — 21 вид из 18 родов и 14 семейств. Ведущие по числу таксонов семейства *Potamogetonaceae* Dumort. (3 вида), *Cyperaceae* Juss., *Lamiaceae* Martinov, *Lemnaceae* S.F. Gray, *Poaceae* Barnhart, *Ranunculaceae* Adans. (по 2 вида); рода *Potamogeton* L. (3 вида), *Lemna* L. (2). Водная фракция (гидро-, гигрогидро- / гело- и гидрогигро- / гигрогеллофиты) включает почти все макроводоросли и мхи, за исключением *Schistidium* cf. *apocarpum*, и 15 видов из 12 родов и 11 семейств сосудистых растений. Лидирующее положение сохраняют те же семейства и рода, за исключением семейств *Lamiaceae*, *Poaceae*, *Ranunculaceae*.

В экологическом спектре большинство видов флоры (25 видов, или 78.1%) принадлежит растениям, традиционно относящимся к водным. Все виды макроводорослей — типичные гидрофиты. Среди мохообразных только *Hygrohypnum ochraceum* б.м. водный вид (гидрофит); *Hygroamblystegium tenax* предпочитает обводненные местообитания (гигрогидрофит); *Bryum pseudotriquetrum*, *Drepanocladus aduncus* — родниковые мхи, обитающие в условиях периодического кратковременного обводнения (гидрогигрофиты); *Schistidium* cf. *apocarpum* — эпилитный вид, обычно выносит лишь несильное увлажнение (гигромезофит), хотя под водой может продолжать вегетацию значительное время. Тем не менее, все перечисленные виды мхов встречаются в акватории озера и на значительных и даже больших глубинах. Многие из них входят в глубоководный комплекс мхов, характерный для чистых, прозрачных озёр (Ignatov, Kurbatova, 1990; Wagner et al., 2000). В числе сосудистых растений наиболее разнообразны водные группы: гидрофиты (10) и гелофиты (5). Растения переувлажнённых и влажных местообитаний представлены гигрофитами (6 видов). Соотношение числа гидрофитных видов сосудистых растений к числу всех их видов равно 71.4%. Оно показывает специфику водоёма — горное, глубоководное озеро без зарастающих прибрежных мелководий, что не позволяет проникать в воду влаголюбивым береговым видам.

¹ Авторы выявленных видов растений приводятся в табл. 2.1.1.1 и 2.1.1.4.

Таблица 2.1.1.1. Список растений оз. Севан и их распространение

Вид	Экогруппа	Малый Севан						Большой Севан						Встреч. МС	Встреч. ВС	Встреч.
		Раздан	Цоватюх	Тохлуджа	Шоржа	Чаячий	Лчашен	Гор. пляж	Артаниш	Бабаджан	Цовинар	Макенис	Арпа	Сарыкая	Норатус	
Криптогамные макрофиты																
<i>Cladophora glomerata</i> (L.) Kütz.	I	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	7 13
<i>Enteromorpha intestinalis</i> (L.) Link	I	.	+		+	.	.	.	+	.	+	+	+	.	+	2 4 6
<i>Vaucheria dichotoma</i> (L.) Martius	I	.	.	+	+	+	+	.	.	+	+	.	.	+	+	4 4 8
<i>Chara globularis</i> Thuill.	I	+	+	+	.	+	+	+	.	.	+	.	.	+	+	2 8 8
<i>C. intermedia</i> A. Braun	I	+	+	.	.	+	2 1 3
<i>C. tomentosa</i> L.	I	+	+	2 - 2
<i>Schistidium</i> cf. <i>apocarpum</i> (Hedw.) Bruch et Schimp.	V	+	- 1 1
<i>Bryum pseudotriquetrum</i> (Hedw.) Gaertn. et al.	III	+	- 1 1
<i>Drepanocladus aduncus</i> (Hedw.) Warnst.	III	+	.	+	+	+	.	.	.	+	+	.	+	+	+	4 5 9
<i>Hygroamblystegium tenax</i> (Hedw.) Jenn.	II	+	- 1 1
<i>Hygrohypnum ochraceum</i> (Turn. ex Wils.) Loeske	I	+	- 1 1
Всего криптогамных растений		3	3	4	4	3	5	4	3	3	8	2	3	3	5	7 10 11
Сосудистые макрофиты																
<i>Salix elbursensis</i> Boiss.	IV	+	.	.	+	+	+	.	.	2 4
<i>Pericaria amphibia</i> (L.) S. F. Gray	I	+	.	+	1 2
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	I	+	+	.	+	2 1 3
<i>Batrachium rionii</i> (Lager) Nym.	I	+	.	+	.	.	.	+	.	.	1 2 3
<i>Ranunculus sceleratus</i> L.	IV	+	+	- 1 1
<i>Myriophyllum spicatum</i> L.	I	+	+	+	.	+	+	.	+	+	+	.	+	.	.	5 5 10
<i>Lycopus europaeus</i> L.	IV	+	.	+	- 1 1
<i>Mentha caucasica</i> Gand.	IV	+	- 1 1
<i>Bidens tripartita</i> L.	IV	+	- 1 1

Таблица 2.1.1.1. (продолжение)

Вид	Экогруппа	Малый Севан						Большой Севан						Встреч. MC	Встреч. БС	Встреч.
		Раздан	Цовагох	Тохлуджа	Шоржа	Чаячий	Лчашен	Гор. пляж	Артаниш	Бабаджан	Цовинар	Макенис	Арпа	Сарыкая	Норатус	
<i>Typha angustifolia</i> L.	II	+					+		+		+		+			2
<i>Potamogeton crispus</i> L.	I										+		+			2
<i>P. pectinatus</i> L.	I	+	+	+			+				+	+	+		+	2
<i>P. perfoliatus</i> L.	I						+		+		+		+			9
<i>Zannichellia major</i> Boenn. ex Reichenb.	I						+		+		+		+			4
<i>Butomus umbellatus</i> L.	II	+	+	+			+	+	+							4
<i>Phalaroides arundinacea</i> (L.) Rauschert	IV	+	+						+							5
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	II	+	+					+	+							7
<i>Bolboschoenus maritimus</i> (L.) Palla	II	+	+				+	+	+							2
<i>Schoenoplectus tabernaemontani</i> (C. C. Gmel.) Palla	II						+	+	+							4
<i>Lemna gibba</i> L.	I	+	+									+	+			3
<i>L. trisulca</i> L.	I	+	+				+	+	+							4
Всего сосудистых растений		4	10	3	1	1	13	6	16	1	4	4	8	—	5	17
Всего макрофитов		7	13	7	5	4	18	10	19	4	12	6	11	3	10	24

Примечание. Здесь и далее: I — гидрофит, II — гелофит (гирогидрофит для макроводорослей и мохообразных), III — гитрогеллофит (гитрогитрофит для макроводорослей и мохообразных), IV — гитрофит, V — гитромезофит; Встреч. — встречаемость, MC — Малый Севан, БС — Большой Севан.

Наиболее обычными видами растений (встречаются более чем на половине участков) выступают *Cladophora glomerata*, *Vaucheria dichotoma*, *Chara globularis*, *Drepanocladus aduncus*, *Butomus umbellatus*, *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton pectinatus*. На половине отрезков и меньше добавляются *Enteromorpha intestinalis*, *Chara intermedia*, *Batrachium rionii*, *Bolboschoenus maritimus*, *Ceratophyllum demersum*, *Lemna gibba*, *L. trisulca*, *Phragmites australis*, *Potamogeton perfoliatus*, *Salix elbursensis*, *Schoenoplectus tabernaemontani*, *Zannichellia major*. Значительное число видов отмечено только на 1 или 2 участках. Среди них редкие в озере растения (*Chara tomentosa*, *Bryum pseudotriquetrum*, *Hygroamblystegium tenax*, *Hygrohypnum ochraceum*, *Persicaria amphibia*, *Phalaroides arundinacea*, *Potamogeton crispus*, *Typha angustifolia*) и не характерные для озера прибрежно-водные виды (*Schistidium* cf. *apocarpum*, *Bidens tripartita*, *Lycopus europaeus*, *Mentha caucasica*, *Ranunculus sceleratus*).

Прослеживаются некоторые различия в распределении видов по участкам озера (табл. 2.1.1.1). Флористическое разнообразие Малого Севана немного ниже, чем Большого Севана. Богаче видовой состав заливов (Цовагюхский, Лчашенский, Артанишский), где лучше условия для развития макрофитной растительности. Причём происходит это в основном за счёт сосудистых растений, более требовательных к глубине произрастания. Число криптогамных макрофитов, встречающихся на больших глубинах, менее колеблется по участкам озера, максимальное значение отмечено лишь в Цовинарском заливе.

В ходе обследования озера возник ряд вопросов относительно таксономической принадлежности некоторых водных растений. Среди макрофитов в уточнении названий нуждались харовые водоросли, мохообразные и некоторые сосудистые растения. В итоге было установлено, что на сегодняшний день в озере встречаются 3 вида харовых водорослей: *Chara globularis* (син. *C. fragilis* Desv.), *C. intermedia* и *C. tomentosa*. Наиболее массовый вид *C. globularis*, ей содоминирует *C. intermedia*, в очень незначительных количествах найдена *C. tomentosa*. Приводившаяся для озера *C. canescens* Desv. et Loisel. (син. *C. crinita* Wallr.) (Фридман, 1950) встречена не была. Доминирование *C. globularis* указывалось и в более ранних работах (Арнольди, 1929; Фридман, 1950; Гамбарян, 1979). Во время исследований 1974–1976 гг. П.П. Гамбарян (1979) обнаружил только 2 вида хар — *C. globularis* и *C. intermedia*. Причём съёмка 1976 г. показала, что численность харовых резко сократилась и в большем количестве оказалась *C. intermedia*, а в роли сопутствующего вида *C. globularis*. Весьма вероятно, что после сильного падения уровня воды в озере произошли перестановки в составе и обилии харовых. Доминирующая ранее *C. globularis* утратила свои позиции, а менее обильная в прошлом *C. intermedia* вышла на лидирующее положение. В настоящее время, после некоторого подъёма уровня, снова более обычна *C. globularis*, а *C. intermedia* ей сопутствует. Тем не менее, оба вида остались в основе харовых сообществ. А вот *C. canescens*, по-видимому, исчезла из флоры озера совсем. Однако был найден новый, ранее никем не отмечавшийся вид хары — *C. tomentosa*.

Идентифицирован водный мох, который в разных работах (Арнольди, 1929; Фридман, 1950; Маркосян, 1951; Гамбарян, 1979) приводился как *Aulacomnium* sp., *Drepanocladus* sp., *Fontinalis antipyretica* и даже просто как «водный мох». Им оказался *Drepanocladus aduncus*. Этот и другие приведённые нами севанские виды не вошли в обзор по глубоководным мхам СССР (Ignatov, Kurbatova, 1990).

Также выяснили мы и таксон водяного лютика. В озере встречается только *Batrachium rionii*, а не *B. divaricatum* (Schränk) Wimm., как указывалось в предшествующих работах (например, Фридман, 1950).

В остальном список флоры, приведённый Г.М. Фридман (1950), почти соответствует современному. Нет сейчас во флоре озера *Groenlandia densa* (син. *Potamogeton densus* L.). Так как это явно реофильное растение, которое встречается в горных участках русел некоторых притоков озера. Есть сомнения, что и в прошлом этот вид произрастал в озере. Скорее всего, эти растения или их фрагменты выносили притоки. На предельных для макрофитов глубинах были обнаружены сообщества жёлтозелёной сифоновой макроводоросли *Vaucheria dichotoma*. Этот вид дополняет список.

Разнообразие фитоценозов

Растительность оз. Севан сложена фитоценозами 15 ассоциаций и 1 безрангового сообщества из 10 союзов, 8 порядков и 6 классов классификации направления Браун-Бланке. Особенности сложения и экологии выявленных ценозов отражены в табл. 2.1.1.2. Система растительных сообществ имеет следующий вид:

Кл. Cladophoretea glomeratae A.A. Bobrov et al. (2005) 2007

Пор. Cladophoretalia glomeratae A.A. Bobrov et al. (2005) 2007

C. Cladophorion fractae A.A. Bobrov et al. 2005

Acc. Cladophoretum glomeratae Sauer 1937 (табл. 2.1.1.2, опис. 1)

Acc. Enteromorphetum compressae Kornaš et Medvecká-Kornaš 1949
(табл. 2.1.1.2, опис. 2)

Acc. Nitello-Vaucherietum dichotomae (S. Pass. 1904) Krausch 1964 em.
A.A. Bobrov et al. 2005 (табл. 2.1.1.2, опис. 3)

Кл. Charetea fragilis Fukarek ex Krausch 1964

Пор. Charetalia hispidae Sauer ex Krausch 1964

C. Charion fragilis (Sauer 1937) Krausch 1964

Acc. Charetum intermediae Melzer 1976

Кл. Platyhypnidio-Fontinalietea antipyreticae Phil. 1956

Пор. Leptodictyetalia riparii Phil. 1956

C. Fontinalion antipyreticae W. Koch 1936

Сообщ. *Drepanocladus aduncus* (табл. 2.1.1.2, опис. 4)

Кл. Lemnetea R. Tx. ex de Bolòs et Masclans 1955

Пор. Lemnetalia minoris R. Tx. ex de Bolòs et Masclans 1955

C. Lemnion minoris R. Tx. ex de Bolòs et Masclans 1955

Acc. Lemnetum gibbae Miyawaki et J. Tx. 1960

C. Lemnion trisulcae den Hartog et Segal 1964

Acc. Lemnetum trisulcae Kelh. ex Knapp et Stoffers 1962

Таблица 2.1.1.2. Описания растительных сообществ оз. Севан

№ описания	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Площадь описания, кв.м	100	5	4	4	50	100	100	20	32	20	100	100	100	30
ОПП, %	100	100	80	60	70	100	80	100	80	80	50	70	40	60
Глубина, м	1-2	0.1-0.5	7	7	1	1.5-2.5	2-4	0.5-1	0.5-0.8	1-2	0.7-1.2	1-1.5	1-1.5	0.3-0.5
Грунт, почва	пв	га	чи	сир	п	п	ига	ип	игр	п	игр	ип	п	гап
Число таксонов в описании	2	4	4	3	3	3	3	4	4	6	7	4	3	7
х. в. ассоциаций														
<i>Cladophora glomerata</i>	4	+	.	.	.	1	.	.	1	.	1	.	1	+
<i>Enteromorpha intestinalis</i>	1	5
<i>Vaucheria dichotoma</i>	.	.	5	+
<i>Drepanocladus aduncus</i>	.	.	.	4
<i>Potamogeton pectinatus</i>	.	1	.	.	4	+	+	.	.	2	.	+	.	1
<i>Myriophyllum spicatum</i>	.	.	.	+	5	4	+	+	1	1	.	.	.	1
<i>Persicaria amphibia</i>	5	5	.	+	.	.	.
<i>Batrachium rionii</i>	+	.	2
<i>Phragmites australis</i>	3	.	.	.
<i>Typha angustifolia</i>	4	.	.
<i>Bolboschoenus maritimus</i>	+	.	3	1
<i>Phalaroides arundinacea</i>	3
х. в. Lemnetea														
<i>Lemna gibba</i>	.	2
х. в. Potamogetonetea														
<i>Ceratophyllum demersum</i>	+	.	1	+	+	1	1	+	.	1
<i>Butomus umbellatus</i> (погр.)	3	.	.	.	1
<i>Potamogeton perfoliatus</i>	1
х. в. Phragmito-Magnocaricetea														
<i>Schoenoplectus tabernaemontani</i>	1	1	1	.
Прочие														
<i>Chara globularis</i>	.	.	1
<i>Chara intermedia</i>	.	.	+
<i>Hygroamblystegium tenax</i>	.	.	.	+

Примечание. Здесь и далее: ОПП — общее проективное покрытие; х. в. — характерные виды; га — галечный, гап — галечно-песчаный, ига — илисто-галечный, игр — илисто-гравийный, ип — илисто-песчаный, п — песчаный, пв — песчано-валунный, сир — серый ил с ракушечником, чи — чёрный ил. Обилие-покрытие видов дано в баллах шкалы Браун-Бланке. Полу жирным выделены баллы характерных видов ассоциаций.

Описания: Армения, оз. Севан. 1) у д. Шоржа, 22.08.2005; 2) окр. с. Цовагюх, у устья р. Дззнагет, отшнурованный водоём у озера, 23.08.2005; 3) окр. д. Цовинар, Цовинарский залив, разрез Цовинар, 10.10.2007 (по дночерпательной съёмке); 4) окр. д. Шоржа, разрез Шоржа, 07.10.2007 (по дночерпательной съёмке); 5, 8, 10, 12) окр. д. Лчашен, Лчашенский залив, 20.08.2005; 6) залив у истока р. Раздан, 23.08.2005; 7, 9, 11, 14) окр. с. Артаниш, Артанишский залив, ~1806 м н.у.м., 08.10.2007; 13) г. Севан, окр. городского пляжа, 20.08.2005. Автор описаний: А. Бобров.

Кл. Potamogetonetea Klika 1941

Пор. Potamogetonetalia W. Koch 1926

С. Potamogetonion pectinati (W. Koch 1926) Oberd. 1957

Акк. Potamogetonetum pectinati Carstensen 1955 (табл. 2.1.1.2, опис. 5)

Акк. Ranunculo-Myriophylletum spicati (Tomasz. 1969) Pass. 1982 (табл. 2.1.1.2, опис. 6, 7)

С. Nymphaeion albae Oberd. 1957

Акк. Potamogetono-Polygonetum natantis Knapp et Stoffers 1962 (табл. 2.1.1.2, опис. 8, 9)

Пор. Callitricho-Batrachietalia Pass. 1978

С. Batrachion aquatilis Pass. 1964

Акк. Batrachietum rionii Hejný et Husák 1978 (табл. 2.1.1.2, опис. 10)

Кл. Phragmito-Magnocaricetea Klika 1941

Пор. *Phragmitetalia* W. Koch 1926

С. *Phragmition communis* W. Koch 1926

Асс. *Phragmitetum communis* Savich 1926 (табл. 2.1.1.2, опис. 11)

Асс. *Typhetum angustifoliae* (Allorge 1922) Pign. 1953 (табл. 2.1.1.2, опис. 12)

Асс. *Scirpetum maritimae* van Langend. 1931 (табл. 2.1.1.2, опис. 13)

Асс. *Scirpetum tabernaemontani* Soó 1947

Пор. *Magnocaricetalia* Pign. 1953

С. *Magnocaricion elatae* W. Koch 1926

Асс. *Phalaridetum arundinaceae* W. Koch ex Libb. 1931 (табл. 2.1.1.2, опис. 14)

Наибольшую представленность в растительном покрове озера закономерно имеют фитоценозы водных и прибрежно-водных сосудистых растений (кл. *Potamogetonetea*, *Phragmito-Magnocaricetea*), а также водорослевые сообщества (кл. *Cladophoretea glomeratae*). Остальные ценозы занимают специфические местообитания и/или отличаются особой экологией, поэтому их разнообразие исчерпывается 1–2 ассоциациями.

Чаще всего (более чем на половине отрезков) (табл. 2.1.1.3) в зоне прибоя встречаются сообщества *Cladophora glomerata* (асс. *Cladophoretum glomeratae*), в глубокой литорали — фитоценозы *Myriophyllum spicatum* (асс. *Ranunculo-Myriophylletum spicati*). На половине участков и меньше распространены прибойные ценозы *Enteromorpha intestinalis* (асс. *Enteromorphetum compressae*), глубоководные сообщества *Vaucheria dichotoma* (асс. *Nitello-Vaucherietum dichotomae*), *Drepanocladus aduncus*, свободноплавающие фитоценозы рясок (асс. *Lemnetum gibbae*, *Lemnetum trisulcae*), погружённые ценозы *Potamogeton pectinatus* (асс. *Potamogetonetum pectinati*), *Batrachium rionii* (асс. *Batrachietum rionii*), прибрежно-водные сообщества *Bolboschoenus maritimus* (асс. *Scirpetum maritimae*), *Schoenoplectus tabernaemontani* (асс. *Scirpetum tabernaemontani*). Треть фитоценозов встречается на 1–2 станциях. Из них достаточные глубины занимают ценозы *Chara globularis*, *C. intermedia* (асс. *Charetum intermediae*); прибрежные мелководья — сообщества *Persicaria amphibia* (асс. *Potamogetono-Polygonetum natantis*), *Phragmites australis* (асс. *Phragmitetum communis*), *Typha angustifolia* (асс. *Typhetum angustifoliae*), *Phalaroides arundinacea* (асс. *Phalaridetum arundinaceae*).

Сообщества первых двух групп создают облик растительности озера, а редкие фитоценозы из последней группы показывают специфику отдельных участков. Ценотическое разнообразие конкретных отрезков, как и видовое, в целом прямо зависит от благоприятности условий для развития макрофитной растительности. Число сообществ наибольшее в заливах и бухтах, в местах, защищённых от волнового воздействия (табл. 2.1.1.3).

Характер зарастания

Исследования распределения макрофитной растительности по акватории озера показали, что основные тенденции соответствуют характеру размещения макрофитов, описанному П.П. Гамбарян (1979). И это совсем не удивительно, т. к. урочный режим мало изменился с тех пор.

Таблица 2.1.1.3. Список растительных сообществ оз. Севан и их распространение

Ассоциация, сообщество	Малый Севан						Большой Севан						Встреч. МС	Встреч. БС	Встреч.		
	Раздан	Цовагох	Тохлуджа	Шоржа	Чаячий	Лячшен	Гор. пляж	Артаниш	Бабаджан	Цовинар	Макенис	Арта				Сарыкая	Норатус
Cladophoretum glomeratae	+	+	+	+	.	.	.	+	+	+	+	+	+	.	4	6	10
Enteromorphetum compressae	.	+	.	+	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	2	2	4
Nitello- Vaucherietum dichotomae	.	+	+	.	+	+	3	1	4
Charetum intermediae	+	.	.	.	+	.	.	.	1	1	2
сообщ. <i>Drepanocladus aduncus</i>	.	.	.	+	+	.	.	+	.	.	1	3	4
Lemnetum gibbae	.	.	.	+	.	+	+	.	.	.	+	.	.	.	3	1	4
Lemnetum trisulcae	.	.	.	+	.	+	+	.	.	+	+	.	+	+	3	3	6
Potamogetonetum pectinati	+	+	.	.	+	+	.	.	.	1	2	3
Ranunculo-Myriophylletum spicati	+	.	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	.	.	4	5	9
Potamogetono-Polygonetum natantis	+	+	1	1	2
Batrachietum rionii	+	+	+	.	.	.	+	+	.	.	2	2	4
Phragmitetum communis	—	1	1
Typhetum angustifoliae	+	+	+	+	1	1	2
Scirpetum maritimae	+	+	+	+	+	2	2	4
Scirpetum tabernaemontani	+	+	+	+	+	2	1	3
Phalaridetum arundinaceae	+	—	1	1
Всего	2	3	2	5	3	9	6	8	3	5	8	3	2	4	14	16	16

Основные черты следующие. Воздушно-водная растительность играет незначительную роль в экосистеме озера и развивается только в защищённых участках литорали до глубин в 1–2 м. Распространены разреженные сообщества *Bolboschoenus maritimus*, *Butomus umbellatus*, *Phragmites australis*, *Schoenoplectus tabernaemontani*, *Typha angustifolia*. Массивы зарослей этих растений располагаются в Лчашенском, Артанишском заливах и по устьям рек (особенно рек Аргичи и Гаварагет), в условиях замедленного водообмена и интенсивного илонакопления. Наибольшие площади занимают ценозы *T. angustifolia*.

Погруженная растительность заметно более важный компонент в растительном покрове озера. Она отличается гораздо большим разнообразием и занимает на порядки большие площади. На глубинах 1–3 м встречаются *Potamogeton pectinatus*, *P. perfoliatus*, *Batrachium rionii* и некоторые другие виды. Эти растения формируют разбросанные по литорали пятна. Наибольшее их развитие отмечено в Лчашенском, Артанишском заливах, вдоль юго-западного берега Малого Севана, западного и южного берега Большого Севана, особенно в районах впадения притоков. С глубины 3–4 м и до глубин в 6–7 м представлен пояс мощных зарослей *Myriophyllum spicatum* и *Ceratophyllum demersum*, иногда с примесью *Lemna trisulca*. Судя по нашим данным, этот пояс распространён почти по всему периметру Малого Севана, но наиболее сильного развития достигает вдоль его западного берега, и отдельными участками в Большом Севане вдоль западного и южного берега, а также в Артанишском заливе. На больших глубинах — от 7–8 до 10–12 м лишь местами развиваются фитоценозы харовых водорослей (*Chara globularis*, *C. intermedia*). Здесь же и глубже (10–15 м и даже до 20 м) широко распространены сообщества сифоновой макроводоросли *Vaucheria dichotoma* и мха *Drepanocladus aduncus*. Возможно, харовые потеряли своё лидирующее положение с падением уровня воды, как это отмечал П.П. Гамбарян (1979). Но также можно предположить, что есть какая-то сезонная динамика этих глубоководных макроводорослево-моховых сообществ, когда доминируют то харовые, то вашерия и мох.

Результаты дночерпательной съёмки в октябре 2006 г. показали, что в пробах с глубин 7–20 м в довольно большом количестве присутствовали и *V. dichotoma*, и *D. aduncus*, а вот харовые водоросли были только в Лчашенской бухте. В тоже время в октябре 2007 г. в Цовинарском заливе в дночерпательных пробах с глубин в 4 м и особенно в 7 м, помимо живых растений и фрагментов хар, в большом количестве присутствовали ооспоры, т.е. их покоящиеся зачатки. Тем самым, наше предположение о различных сроках развития находит новое подтверждение. Скорее всего, харовые наиболее представлены в более ранний период вегетационного сезона, примерно в июле–августе, и более поздний — зимой. А поскольку в 2006–2007 гг. гидробиотическая съёмка проводилась в октябре, харовые сообщества не попали в поле зрения. Кроме того, возможна межгодовая динамика. Площади этих глубоководных ценозов криптогамов были (Маркосян, 1951; Гамбарян, 1979) и, похоже, остаются весьма значительными по всей акватории озера. Достаточно глубоководные сообщества *Myriophyllum spicatum* и особенно макроводорослей и

мха, как нам представляется, производят основную массу первичного вещества в макрофитном звене экосистемы озера. По всему периметру озера были отмечены сообщества зелёной водоросли *Cladophora glomerata*, местами — *Enteromorpha intestinalis*. Фитоценозы *C. glomerata* отмечены на открытой литорали с активным волновым воздействием, на галечниках или в местах скопления валунов от уреза воды до глубин в 5 м. Пояс с этими сообществами может быть весьма продуктивен. Особенно в тех местах, где другие макрофиты не способны произрастать, например, вдоль северо-восточного берега Малого Севана и вдоль западного и особенно восточного берега Большого Севана. Подобные сообщества отмечались и ранее (Гамбарян, 1979). Обилие нитчатых водорослей может свидетельствовать о некотором повышенном содержании биогенных элементов в воде озера или отдельных участков литорали.

В работах предшественников (Арнольди, 1929; Фридман, 1950; Гамбарян, 1979) показаны пределы произрастания макрофитов на глубинах 15–20 м, отдельные указания на чуть больших глубинах. Наши результаты совпадают. Хорошо развитые и в достаточном обилии *Vaucheria dichotoma* и *Drepanocladus aduncus* встречаются в пробах в диапазоне глубин 7–20 м. Вдоль гюнейского берега живые растения этих видов были в пробах с глубин 42 и 53 м. Здесь, однако, они скорее всего были смыты с меньших глубин на этом весьма крутом берегу. Современное распределение растительности в градиенте глубин исследовано на серии разрезов от берега до глубоководной части.

На разрезе «Д» почти от уреза воды до глубин в 4–5 м на песчаных грунтах доминируют сообщества *Cladophora glomerata*. Далее при глубинах около 7 м и илистых грунтах (серый ил) происходит резкая смена фитоценозов — начинает доминировать *Vaucheria dichotoma*, ей сопутствуют *Drepanocladus aduncus* и *Chara globularis*. Здесь также встречаются участки сообществ сосудистых макрофитов с доминированием *Ceratophyllum demersum*. Такая картина прослеживается до глубин в 10 м, только роголистник постепенно исчезает. При глубинах в 15–20 м и на илистых грунтах (серый ил с чёрным наилком) основу растительности составляют хорошо развитые сообщества *Vaucheria dichotoma* (дом.) и *Drepanocladus aduncus*. На максимальных глубинах (30–50 м) и чёрных илах встречаются только сильно разреженные до единичных группы *V. dichotoma*, может быть даже смытые с меньших глубин. Прозрачность воды вдоль разреза была в пределах 7–8.5 м.

На следующем разрезе «Гюней» зона глубин до 2–5 м, но с более плотными песчано-галечными грунтами также занята фитоценозами *Cladophora glomerata*. Глубже (7–10 м) на заиленном гравии и гальке отмечены только сильно разреженные фрагменты ценозов *Vaucheria dichotoma*. Пик развития сообществ *V. dichotoma* (дом.) и *Drepanocladus aduncus* вновь приходится на глубины в 10–15 м и илистые грунты (серый ил с чёрным наилком). Прослеживаются эти фитоценозы и далее на глубинах в 30, 50 и 60 м с грунтами, представленными чёрным илом с кристаллами известняка, но они постепенно сходят на нет. Вода на этом профиле отличается хорошей прозрачностью (8–10 м).

Весьма сходная картина наблюдается на разрезе «Шоржа». Глубины до 4–5 м заняты сообществами *Cladophora glomerata*. Причём на более плотных гравийно-галечных грунтах (более устойчивых и удобных для прикрепления) ценозы имеют довольно значительные площади, а на песчаных с ракушечником грунтах они сильно разрежены. При глубинах 7–10 м, на сером иле с ракушечником доминируют и довольно обильны сообщества *Drepanocladus aduncus* (дом.) и *Vaucheria dichotoma*. Но здесь уже заметно преобладает *Drepanocladus*. В этих ценозах отмечен новый для флоры озера вид мха — *Hygroamblystegium tenax*. Сообщества *D. aduncus* (дом.) и *V. dichotoma* с постепенным снижением площадей отмечаются на чёрных илах до глубин в 30 м. На крайнем пределе в пробах был представлен только мох *D. aduncus*. Прозрачность воды вдоль разреза высокая (9.5–10 м).

На разрезе «Артанишский залив» в прибрежной зоне (до 4–5 м) на гравийно-галечных грунтах довольно обильны фитоценозы сосудистых макрофитов *Myriophyllum spicatum* (дом.) и *Ceratophyllum demersum*. Особенно сильного развития эти сообщества достигают в защищённых от волнового воздействия местах. При глубинах в 7–10 м на грунтах из чёрного ила с песком и ракушечником вновь преобладают сообщества *Drepanocladus aduncus* (дом.) и *Vaucheria dichotoma*. В них также встречены новые для озера мохообразные — *Hygroamblystegium tenax* и *Schistidium* cf. *apocarpum*. Глубже (15 м) эти сообщества становятся более разреженными. Вода на этом разрезе не отличалась сильной прозрачностью (до 6 м).

Похожее распределение растительности прослеживается на следующем разрезе «Бабаджан». На малых глубинах (2–4 м) на песчано-илистых грунтах встречаются рассеянные заросли *Myriophyllum spicatum* и *Ceratophyllum demersum* с низким проективным покрытием. В зоне глубин 7–10 м и грунтов из чёрного ила с ракушечником развиты фитоценозы *Drepanocladus aduncus* (дом.) и *Vaucheria dichotoma*. Эти же сообщества простираются до глубин в 20–25 м, где занимают чёрные илы и имеют незначительное проективное покрытие. На предельных на этом разрезе глубинах в 30 м макрофитной растительности не обнаружено. Прозрачность воды здесь не высока (6–7.5 м).

Разрез «Сарыкая» в отношении растительности оказался самым бедным. На градиенте глубин от 2 до 15 м и грунтов от песка с известняком (2–4 м), далее заиленного песка с известняком (7–10 м) и до серых илов с ракушечником (15 м) макрофитов не обнаружено. Очень слабо развитые сообщества или даже единичные группы *Drepanocladus aduncus* и *Vaucheria dichotoma* встречены лишь на глубинах в 20–25 м на чёрных илах с ракушечником и кристаллами известняка. Прозрачность воды на разрезе низкая (5–6.5 м).

На последнем разрезе «Цовинар» в широкой мелководной полосе до глубин в 2–3 м на заиленных песках доминируют ценозы сосудистых макрофитов с участием *Potamogeton crispus*, *P. pectinatus*, *P. perfoliatus*, *Myriophyllum spicatum* и *Ceratophyllum demersum*. Местами на каменистых россыпях и отдельных камнях обильна *Cladophora glomerata*. На глубинах в 4–7 м на чёрных илах представлены сообщества *Vaucheria dichotoma* (дом.) и *Drepanocladus aduncus* с примесью харовых водорослей *Chara globularis*, *C. intermedia*. При-

чём в пробах присутствовали растения хар, их фрагменты и большое количество ооспор. Здесь также найдены новые для озера мохообразные *Bryum pseudotriquetrum*, *Hygroamblystegium tenax*, *Hygrohypnum ochraceum*. На больших глубинах (10–20 м) и на грунтах с преобладанием чёрного ила вновь произрастают только разреженные ценозы *Vaucheria dichotoma* (дом.) и *Drepanocladus aduncus*. Вода на этом разрезе отличается самой низкой прозрачностью (4.5–5 м).

На разрезах видно, что среди глубоководных макроводорослево-моховых сообществах преобладают то *Vaucheria dichotoma*, то *Drepanocladus aduncus*. Из приведённых данных следует, что характер грунта скорее всего определяет какой вид получает преимущество и формирует фитоценоз. Так, сообщества *Vaucheria dichotoma* развиваются преимущественно на серых и чёрных илах вдоль гюнейского берега, в районе о. Чаячий, в Цовинарском заливе. Ценозы *D. aduncus* предпочитают серый и чёрный ил с примесью ракушечника и доминируют в р-не д. Шоржа, в Артанишском заливе, вдоль восточного и западного берегов Большого Севана.

Речная растительность

Видовой состав

Флора притоков оз. Севан включает 58 видов из 43 родов и 27 семейств криптогамных и сосудистых макрофитов (табл. 2.1.1.4). Макроскопические водоросли представлены 1 видом зелёных (*Cladophora glomerata*), 1 — жёлто-зелёных сифоновых (*Vaucheria sessilis*); разнообразие мхов ограничено 2 видами (*Fontinalis antipyretica*, *Hygrohypnum ochraceum*); всего 4 вида из 4 родов и 4 семейств криптогамов. Состав сосудистых растений значительно богаче — 54 вида из 39 родов и 23 семейств. Ведущие по числу таксонов семейства *Poaceae* (7 видов), *Polygonaceae* Juss., *Potamogetonaceae* (по 5), *Cyperaceae* (4), *Asteraceae* Martinov, *Lamiaceae*, *Onagraceae* Adans., *Ranunculaceae* (по 3 вида); рода *Persicaria* Hill, *Potamogeton* (по 4 вида), *Epilobium* L. (3). В водную фракцию (гидро-, гидрогидро- / гело- и гидрогидро- / гидрогелофиты) входят все макроводоросли и мхи и 22 вида из 17 родов и 12 семейств сосудистых растений. Лидирующее положение сохраняют семейства *Potamogetonaceae* (5 видов), *Poaceae* (4), *Cyperaceae* (3 вида) и род *Potamogeton* (4 вида).

Экологический спектр флоры сдвинут в сторону береговых растений. Видов, традиционно относящихся к водным, всего 26, или 44.8%. Все водоросли и мхи относятся к гидрофитам. Среди сосудистых растений водная составляющая включает 11 видов гидрофитов, 2 — гелофитов, 9 — гидрогелофитов. Растения переувлажнённых и влажных местообитаний представлены 23 видами гидрофитов, 9 — гигромезофитов. Соотношение числа гидрофитных видов сосудистых растений к числу всех их видов равно 40.7%. Оно показывает специфику водотоков — горные реки с нерегулярным стоком, слабо выраженным руслом, обширными отмелями, что благоприятно для влаголюбивых береговых растений.

Таблица 2.1.1.4. (продолжение)

Таблица 2.1.1.4. (продолжение)

Вид	Экогруппа	Притоки Малого Севана						Притоки Большого Севана					Встреч. МС	Встреч. ВС	Встреч.
		Дзкнагет	Этисбори-Дзош	Нерменты-Дзош	Тохлуджа	Гаваргет	Масрик	Макенис	Арта (канал)	Варденис	Аргичи	Личк			
<i>Glyceria notata</i> Chevall.	III	+	+	+	+	+	.	+	.	.	+	.	5	2	7
<i>Phalaroides arundinacea</i> (L.) Rauschert	IV	+	1	—	1
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	II	+	1	—	1
<i>Carex acuta</i> L.	III	.	.	.	+	+	.	1	1	2
<i>C. rostrata</i> Stokes	III	+	.	—	1	1
<i>Eleocharis austriaca</i> Hayek	III	+	+	.	1	1	2
<i>Scirpus sylvaticus</i> L.	IV	.	.	.	+	+	1	—	1
<i>Lemna gibba</i> L.	I	+	+	+	.	.	+	+	1	4	5
<i>L. trisulca</i> L.	I	+	.	—	1	1
<i>Juncus articulatus</i> L.	IV	+	1	—	1
<i>J. inflexus</i> L.	IV	+	.	+	+	.	2	1	3
Всего сосудистых растений		34	4	7	12	10	17	16	3	3	18	5	40	35	54
Всего макрофитов		35	5	8	13	12	18	17	7	5	19	7	42	39	58

Наиболее обычными видами растений (встречаются более чем на половине водотоков) выступают водные *Cladophora glomerata*, *Batrachium kauffmannii*, *Catabrosa aquatica*, *Glyceria notata*, *Veronica anagallis-aquatica*; прибрежные *Epilobium hirsutum*, *Mentha caucasica*. На половине и меньше ручьёв и рек добавляются в русле *Vaucheria sessilis*, *Agrostis stolonifera*, *Lemna gibba*, *Sparganium microcarpum*, *Zannichellia major*; на отмелях и берегах *Alopecurus aequalis*, *Bidens* spp., *Cardamine amara*, *Juncus inflexus*, *Persicaria lapathifolia*, *Ranunculus repens*, *Rorippa palustris*, *Scrophularia nodosa*.

Значительное число видов отмечено только на 1–2 реках. Среди них водные растения (*Fontinalis antipyretica*, *Hygrohypnum ochraceum*, *Groenlandia densa*, *Lemna trisulca*, *Myriophyllum spicatum*, *Persicaria amphibia*, *Potamogeton* spp.), прибрежные (*Calamagrostis persica*, *Carex* spp., *Eleocharis austriaca*, *Epilobium confusum*, *E. smyrneum*, *Lycopus europaeus*, *Lythrum salicaria*, *Mentha asiatica*, *Myosotis caespitosa*, *Phalaroides arundinacea*, *Phragmites australis*) и отмельные виды (*Amaranthus retroflexus*, *Atriplex sagittata*, *Chenopodium rubrum*, *Equisetum arvense*, *Inula britannica*, *Juncus articulatus*, *Persicaria hydropiper*, *P. maculata*, *Plantago uliginosa*, *Ranunculus sceleratus*, *Rumex crispus*, *Salix* spp., *Scirpus sylvaticus*, *Urtica dioica*).

Прослеживаются заметные различия в распределении видов по водотокам и бассейнам Малого и Большого Севана (табл. 2.1.1.4). Самый богатый видовой состав р. Дзкнагет за счёт весьма значительного числа прибрежных и отмельных видов. Также разнообразием выделяются реки Масрик, Макенис, Аргичи, имеющие значительную протяжённость и высотную зональность. Наибольшим числом водных видов выделяется р. Аргичи. Они в основном сосредоточены в лежащем на горном плато среднем течении реки с выраженным руслом и более постоянным обводнением. В целом флористическое разнообразие водотоков бассейна Малого Севана лишь немного выше, чем в бассейне Большого Севана, что обеспечивается прибрежными и отмельными видами. В то же время число водных видов выше в бассейне Большого Севана, где сосредоточены более крупные реки.

Разнообразие фитоценозов

Растительность притоков оз. Севан представлена фитоценозами 10 ассоциаций из 8 союзов, 6 порядков и 6 классов классификации направления Бранун-Бланке. Особенности их строения и экологии показаны в табл. 2.1.1.5. Система растительных сообществ следующая:

Кл. Cladophoretea glomeratae A.A. Bobrov et al. (2005) 2007

Пор. Cladophoretalia glomeratae A.A. Bobrov et al. (2005) 2007

C. Vaucherio sessilis-Cladophorion glomeratae A.A. Bobrov et al. (2005) 2007

Акк. Vaucherio-Cladophoretum Weber-Oldecop ex A.A. Bobrov et al. 2005 (табл. 2.1.1.5, опис. 1)

Кл. Platyhypnidio-Fontinalietea antipyreticae Phil. 1956

Пор. Brachythecietalia plumosi Phil. 1956

C. Racomitron acicularis v. Krus. 1945

Акк. Hygrohypnetum ochracei Hertel 1974 (табл. 2.1.1.5, опис. 2)

[illegible]

Таблица 2.1.1.5. (продолжение)

№ описания	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Epilobium stygnum</i>	+	.
<i>Persicaria lapathifolia</i>	+	.
<i>Ranunculus repens</i>	1

Примечание. ал — аллювий, б — бетон, к — каменный, кп — каменисто-песчаный, пк — песчано-каменистый.

Описания: Армения, оз. Севан. 1) с. Тохлуджа, р. Тохлуджа, перекат, ~1927 м н.у.м., 07.10.2006; 2) окр. с. Арцванист, канал р. Арпа, на бетонном жёлобе, 03.10.2006; 3) ниже с. Личк, р. Личк, вдоль берега, ~1917 м н.у.м.; 4) выше с. Норатус, р. Гаваратет, стремнина, 03.10.2006; 5) там же, 09.10.2006; 6) ниже с. Личк, р. Личк, перекат, ~1917 м н.у.м., 09.10.2006; 7) ниже с. Карчахпюр, р. Макенис, перекат, ~1917 м н.у.м., 09.10.2006; 8) окр. д. Цовак, р. Масрик, перекат, ~1920 м н.у.м., 09.10.2006; 9—11) выше д. Малина, р. Аргичи, ниже водопада, перекат, ~2250 м н.у.м., 09.10.2006; 12) выше с. Норатус, р. Гаваратет, по краю русла, 03.10.2006; 13) ниже с. Карчахпюр, р. Макенис, по краю русла, ~1917 м н.у.м., 09.10.2006. Автор описаний: А. Бобров.

- Кл. Lemnanea R. Tx. ex de Bolòs et Masclans 1955
 Поп. Lemnalia minoris R. Tx. ex de Bolòs et Masclans 1955
 C. Lemnion minoris R. Tx. ex de Bolòs et Masclans 1955
 Acc. Lemnetum gibbae Miyawaki et J. Tx. 1960 (табл. 2.1.1.5, опис. 3)
- Кл. Potamogetonetea Klika 1941
 Поп. Callitricho-Batrachietalia Pass. 1978
 C. Batrachion fluitantis Neuhäusl 1959
 Acc. Fontinali-Batrachietum kauffmannii A.A. Bobrov 2001 (табл. 2.1.1.5, опис. 4–8)
 Acc. Groenlandietum densae de Bolòs 1957 (табл. 2.1.1.5, опис. 9–11)
- Кл. Bidentetea tripartitae R. Tx., Lohm. et Prsg. in R. Tx. 1950
 Поп. Bidentetalia tripartitae Br.-Bl. et R. Tx. 1943
 C. Bidention tripartitae Nordh. 1940
 Acc. Polygono hydropiperis-Bidentetum Lohm. in R. Tx. 1950
 C. Chenopodion glauci Heiny 1974
 Acc. Chenopodietum glauco-rubri Lohm. in Oberd. 1957
- Кл. Phragmito-Magnocaricetea Klika 1941
 Поп. Phragmitetalia W. Koch 1926
 C. Phragmition communis W. Koch 1926
 Acc. Sparganietum microcarpi (Weber 1976) Pass. 1978
 C. Glycerio-Sparganion Br.-Bl. et Siss. in Boer 1942
 Acc. Catabrosetum aquaticae Rübel 1912 (табл. 2.1.1.5, опис. 12, 13)
 Acc. Sparganio-Veronicetum anagallidis-aquaticae Pass. 1999

Растительный покров рек весьма прост по строению и составу, и в целом мало отличается от притока к притоку (табл. 2.1.1.6). Среди погружённой растительности в этих быстрых реках доминируют сообщества *Batrachium kauffmannii* с погружёнными формами гелофитов *Catabrosa aquatica*, *Veronica anagallis-aquatica* (acc. Fontinali-Batrachietum kauffmannii). Вдоль галечных берегов и на отмелях в русле обычны сообщества приречных мелких гелофитов *Catabrosa aquatica*, *Glyceria notata* (acc. Catabrosetum aquaticae), *Sparganium microcarpum* (acc. Sparganietum microcarpi), *Veronica anagallis-aquatica* (acc. Sparganio-Veronicetum anagallidis-aquaticae) и отмельных однолетников *Atriplex sagittata*, *Chenopodium rubrum* (acc. Chenopodietum glauco-rubri), *Bidens* spp., *Persicaria* spp., *Rorippa palustris* и др. (acc. Polygono hydropiperis-Bidentetum).

На широких, довольно спокойных участках на плато в горных частях (в частности, среднее течение р. Аргичи) встречаются рдестовые фитоценозы из редких *Groenlandia densa* и *Potamogeton filiformis* (acc. Groenlandietum densae). В мелких эфемерных ручьях и протоках рек основу растительности составляют сообщества *Cladophora glomerata* (acc. Vaucherio-Cladophoretum), которые способны сформироваться в весьма короткие сроки и выдержать интенсивный сток биогенов с пастбищ. На бетонном жёлобе канала на р. Арпа встречены характерные речные бриоценозы *Hygrohypnum ochraceum* (acc. Hygrohypnetum ochracei), приспособленные к высоким скоростям течения и резкому изменению уровня воды вплоть до обсыхания. Местами по затиш-

ным участкам (например, р. Личк) развиваются сообщества ряски *Lemna gibba* (асс. *Lemnetum gibbae*).

Таблица 2.1.1.6. Список растительных сообществ в притоках оз. Севан и их распространение

Ассоциация	Притоки Малого Севана					Притоки Большого Севана						Встреч. МС	Встреч. БС	Встреч.
	Дззнагет	Элисбори-Дзош	Нерменты-Дзош	Тохлуджа	Гаварагет	Масрик	Макенис	Арпа (канал)	Варденис	Аргичи	Личк			
Vaucherio-Cladophoretum	+	+	+	+	+	.	.	4	1	5
Hygrohypnetum ochracei	+	.	.	.	—	1	1
Lemnetum gibbae	+	—	1	1
Fontinali-Batrachietum kauffmannii	+	.	.	.	+	+	+	.	+	.	+	2	4	6
Groenlandietum densae	+	.	—	1	1
Polygono hydropiperis-Bidentetum	+	+	+	.	.	+	.	1	3	4
Chenopodietum glauco-rubri	+	1	—	1
Sparganietum microcarpi	+	+	.	.	.	+	.	1	2	3
Catabrosetum aquaticae	+	.	+	.	+	+	.	1	3	4
Sparganio-Veronicetum anagallidis-aquaticae	+	+	1	1	2
Всего	5	1	1	1	3	3	3	1	3	4	3	7	9	10

Можно отметить незначительные отличия в распределении фитоценозов по водотокам и бассейнам Малого и Большого Севана (табл. 2.1.1.6). Наибольший состав сообществ вновь в р. Дззнагет и снова за счёт ценозов отмельных однолетников. Немного меньшее разнообразие отмечено в реках Гаварагет, Масрик, Макенис, Варденис, Аргичи, Личк. В целом растительность рек бассейна Большого Севана из-за специфических водных фитоценозов чуть богаче, чем в бассейне Малого Севана.

Характер зарастания

Средняя степень зарастания исследованных рек не превышает 5–10%, что соответствует очень слабому зарастанию (табл. 2.1.1.7). Однако по отдельным водотокам этот показатель сильно варьирует, что отражает разнообразие условий в реках и нарушающих воздействий (населённые пункты, загрязнение и т.д.). Почти не зарастают (до 1%) мелкие ручьи Элисбори-Дзош, Нерменты-Дзош. Очень слабое зарастание (до 10%) характерно для рек Дззнагет, Тохлуджа, Масрик, Варденис, Личк с очень сильным колебанием стока. Слабое зарастание (до 20%) прослеживается на реках Гаварагет, Макенис, Аргичи, также отличающихся достаточно значительным изменением водности. Отдельные участки рек Гаварагет, Аргичи зарастают умеренно (до 50 и 30%, со-

Таблица 2.1.1.7. Видовое и ценотическое разнообразие растительного покрова, степень и типы зарастания притоков оз. Севан

Параметр	Притоки Малого Севана					Всего (басс. Мал. Севана)	Притоки Большого Севана					Среднее (басс. Бол. Севана)	Всего (басс. Бол. Севана)	Среднее (все реки)	Всего (все реки)	
	Дзкнагет	Элисбори-Дзош	Нерменты-Дзош	Тохлуджа	Таваргет		Макенис	Арта (канал)	Варденис	Артичи	Личк					
Число видов	35	5	8	13	12	42	18	17	7	5	19	7	12.2	39	13.3	58
Число сообществ	5	1	1	1	3	7	3	3	1	3	4	3	2.8	9	2.5	10
Степень зарастания, %	<5	1	1	<3	<20	—	<5	<15	<70	<5	<20	<10	?	—	?	—
Тип зарастания	сф	сф	сф	сф	ф, пф	—	сф	ф	с	сф	ф	ф	ф	—	сф, ф	—
Ботанический тип	к, ш	к	к	к	ш	—	ш	ш	вм	ш	р	ш	ш	—	к, ш	—

Примечание. пф — прибрежно-фрагментарное, ф — фрагментарное, с — сплошное, сф — сильно фрагментарное; вм — водномоховый, к — кладыофоровый, р — рдестовый, ш — шелковниковый.

ответственно). В р. Гаварагет наибольшие площади растительности отмечаются в нижнем течении, где сказывается влияние населённых пунктов и заметной хозяйственной нагрузки в целом: органическое загрязнение, твёрдый сток с полей и пастбищ, увеличивающих трофность реки и благоприятно сказывающихся на развитии речных макрофитов. В р. Аргичи более всего растительность представлена в среднем течении с б.м. стабильным руслом и обводнением. Сильное зарастание (до 70%) характерно только для нижнего течения канала на р. Арпа, где бетонный жёлоб почти полностью зарастает мхом *Hygrohypnum ochraceum*. На всех водотоках увеличение зарастания отмечается в местах подпора воды и подтока органических стоков.

По характеру распределения растительных сообществ зарастание большинства водотоков относится к сильно фрагментарному типу, когда растительные сообщества образуют очень разреженные пятна (табл. 2.1.1.7). В реках Макенис, Аргичи и Личк наблюдается фрагментарный тип, здесь фитоценозы формируют узкие полосы и пятна вдоль берегов и в русле. В р. Гаварагет зарастание от фрагментарного до прибрежно-фрагментарного, когда фитоценозы гелофитов создают в прибрежной части б.м. сплошную полосу, а сообщества погруженных растений разбросаны в русле. В нижнем течении канала на р. Арпа зарастание сплошного типа.

По преобладающим видам растений и сообществам мелкие ручьи, верховья рек и протоки с самыми экстремальными и изменчивыми условиями относятся к кладофоровому ботаническому типу, т.к. основу их растительного покрова образуют фитоценозы с доминированием *Cladophora glomerata* (табл. 2.1.1.7). Более крупные реки и более обводнённые их участки имеют шелковниковый тип (преобладают сообщества *Batrachium kauffmannii*). Исключения представляют среднее течение р. Аргичи с рдестовым типом (доминируют сообщества *Groenlandia densa* и *Potamogeton filiformis*), канал на р. Арпа с водномоховым типом зарастания (преобладают бриоценозы *Hygrohypnum ochraceum*).

Заключение

Анализ полученных данных показывает, что характер зарастания озера до падения уровня (Арнольди, 1929; Фридман, 1950; Маркосян, 1951) и после его понижения (Гамбарян, 1979; наши данные) в основных чертах остался прежним. Изменения в целом выразились в уменьшении площадей зарослей макрофитов вслед за сокращением водного зеркала и падением прозрачности воды. Последний фактор, возможно, лимитирует в отдельных местах и глубину распространения зарослей. Наиболее продуктивна растительность в Малом Севане с его более прозрачными водами, более плотными и богатыми грунтами, обилием защищённых от волнения участков. Заметно меньшее развитие растительности отмечается в Большом Севане, где преобладает открытая и пологая литораль, песчаные, легко перемываемые грунты. Эта часть озера была метко названа П.П. Гамбарян (1979) «пустыней». Характер зарастания озера отражает особенности его морфологии и гидрологии, и в целом несёт черты, свойст-

венные и другим крупным и глубоким холодноводным озёрам (например, Sauer, 1937; Krausch, 1964 a, b).

Самое пристальное внимание следует обратить на состояние глубоководных сообществ *Vaucheria dichotoma* (асс. Nitello-Vaucherietum dichotomae), *Drepanocladus aduncus*, а также харовых водорослей (асс. Charetum intermediae). Эти фитоценозы были и остаются основными первичными продуцентами среди макрофитной растительности. Кроме того, эти заросли, благодаря обилию беспозвоночных животных (рачков, личинок насекомых и др.), являются местом нагула ценных промысловых рыб — сига и форели (Арнольди, 1929; Маркосян, 1951). Подтверждением чему в период проведения исследований могут послужить данные Т. Г. Рубенян (устн. сообщ.): в конце лета — осенью ил и остатки хары и вашерии в кишечнике сига составляли до 90%. Рыба захватывает фрагменты водорослей и ооспоры вместе с илом, когда питается в зарослях личинками хирономид и другими организмами, обитающими в верхних слоях иловых отложений. В настоящий момент времени сообщества глубоководных криптогамов в оз. Севан весьма уязвимы к изменениям условий и возможно даже нуждаются в охране, как важнейший компонент биоты.

Состав и характер речной растительности бассейна оз. Севан совершенно отличается от растительности самого озера, что очевидно, исходя из абсолютного различия экологических условий этих водных объектов. Интересно, что растительность притоков оз. Севан в чём-то перекликается с растительностью водотоков умеренной зоны европейской России (Бобров, Чемерис, 2005, 2007). В северных реках сходные сообщества *Batrachium kauffmannii* — обычный компонент галечных перекатов, весьма распространены там и фитоценозы таких же приречных гелофитов и отмельных однолетников. Здесь, по всей видимости, сказывается сходство климатических условий высокогорий и лесной полосы.

В ходе работы был дополнен и исправлен список водных и прибрежно-водных растений оз. Севан, уточнён состав растительных сообществ. Впервые приведён список видов и фитоценозов макрофитов ручьёв и рек бассейна оз. Севан. Найдены новые и редкие растения и ценозы для озера и его притоков. В озере в первую очередь стоит отметить мхи *Bryum pseudotriquetrum*, *Hygroamblystegium tenax*, *Hygrohypnum ochraceum*, *Schistidium* cf. *apocarpum*; в реках — рдесты *Groenlandia densa*, *Potamogeton filiformis*.

Выражаю искреннюю признательность А.Р. Рубенян (Институт гидроэкологии и ихтиологии НАН Армении, Ереван) за помощь в проведении полевых исследований на притоках оз. Севан, Т.Г. Рубенян (Институт гидроэкологии и ихтиологии НАН Армении, Ереван) за ценные консультации и необходимую литературу, Е.В. Чемерис (Институт биологии внутренних вод РАН, Борок) за определение сборов макроводорослей и мхов.



Фото. 2.1.1.1. Растительность в Лчашенском заливе.

На переднем плане разреженные сообщества *Schoenoplectus tabernaemontani*, на заднем мощные заросли *Typha angustifolia*. Фото: А.А. Бобров, 20.08.2005.



Фото. 2.1.1.2. Растительность в Артанишском заливе.

Сообщество *Phragmites australis* под водой окружено зарослями *Myriophyllum spicatum*. Фото: А.А. Бобров, 08.10.2007.

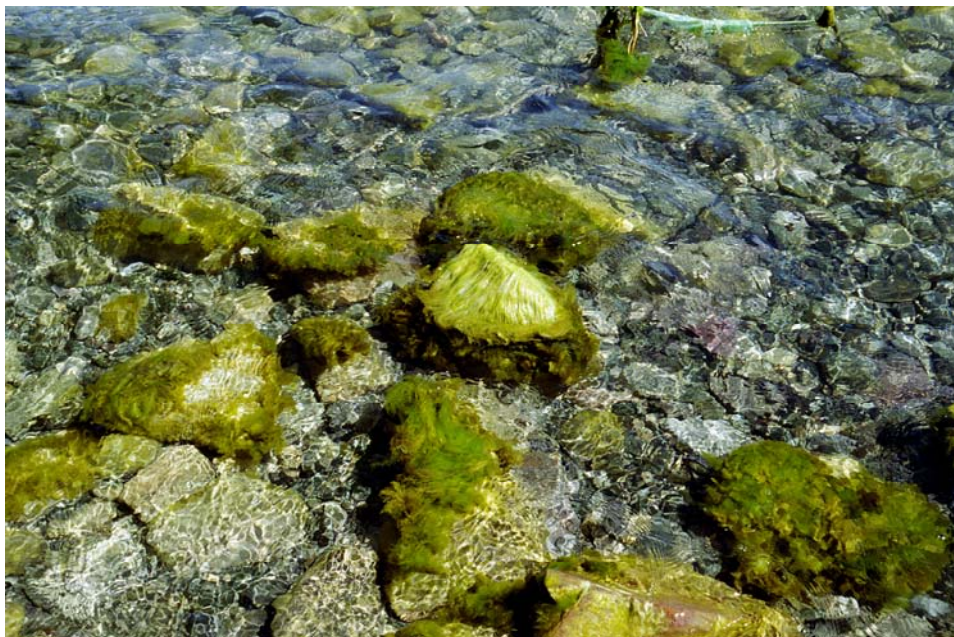


Фото. 2.1.1.3. Сообщество *Cladophora glomerata*.
Прибойная литораль недалеко от истока р. Раздан. Фото: А.А. Бобров, 24.08.2005.



Фото. 2.1.1.4. Мощные заросли *Myriophyllum spicatum*.
Мелководье у истока р. Раздан. Фото: А.А. Бобров, 21.08.2005.



Фото. 2.1.1.5. Среднее течение р. Аргичи.
Участок реки с хорошо развитой водной растительностью. Фото А.А. Бобров, 09.10.2006.



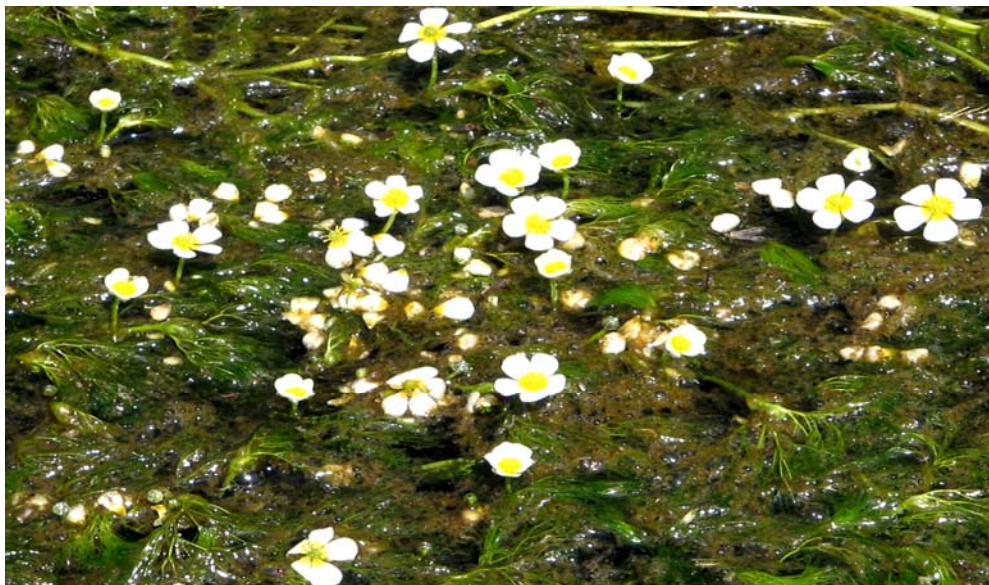
Фото. 2.1.1.6. Среднее течение р. Дззнагет.
Неблагоприятные для макрофитов условия. В русле представлены только сообщества *Cladophora glomerata*, на отмелях — фитоценозы однолетников. Фото: А.А. Бобров, 24.08.2005.



Фото. 2.1.1.7. Сообщество *Batrachium kauffmannii*.
Нижнее течение р. Гаварагет. Фото: А.А. Бобров, 09.10.2006.



Фото 2.1.1.8. Заросли *Potamogeton filiformis* и *Groenlandia densa*.
Среднее течение р. Аргичи. Фото: А.А. Бобров, 09.10.2006.



Φοτο 2.1.2.1. *Batrachium trichophyllum* Chaix ex Vill.



Φοτο 2.1.2.2. *Lemna trisulca* L.

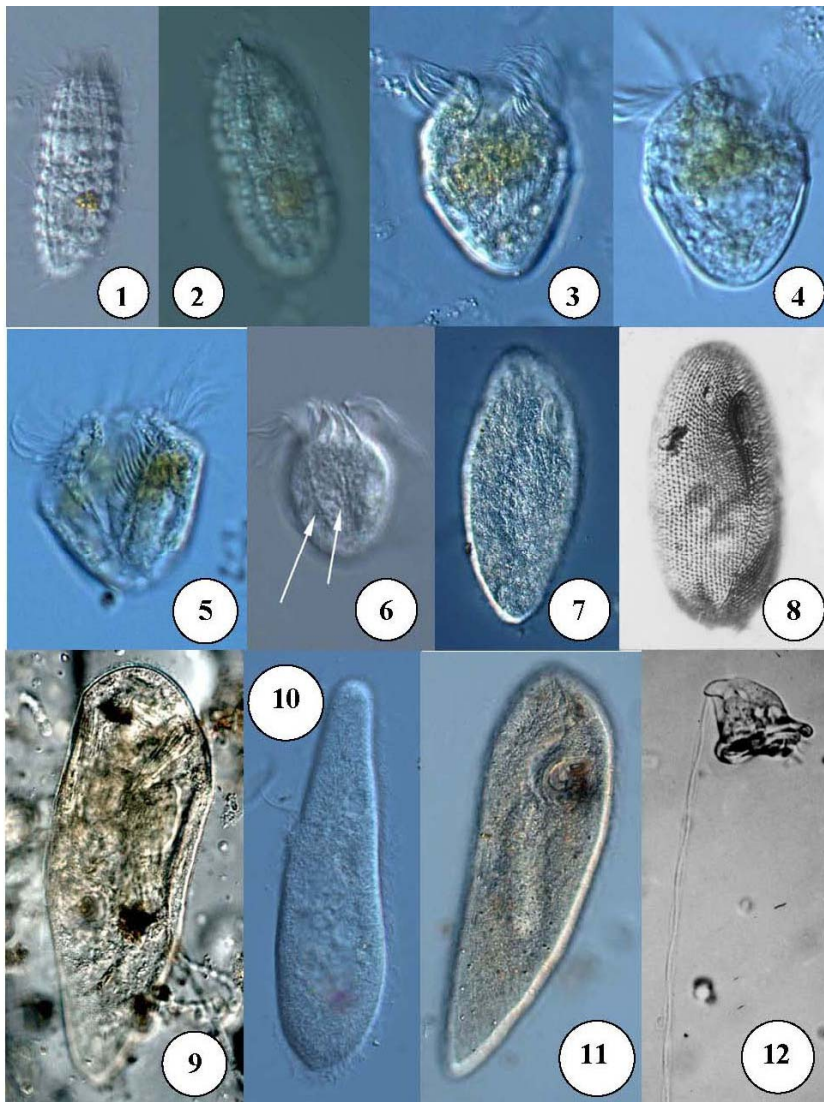


Фото 2.5.2.1. Свободноживущие инфузории оз. Севан. **1.** *Coleps elongatus* (45 мкм); **2.** *C. hirtus hirtus* (50 мкм); **3.** *Limnostrombidium viride* (60 мкм); **4.** *Limnostrombidium pelagicum* (36 мкм); **5.** *Pelagostrombidium mirabile* (41 мкм); **6.** *Rimostrombidium humile* (21 мкм) (стрелки указывают ребра на теле); **7.** *Frontonia acuminata* (189×77 мкм) (фиксация сулемой); **8.** *Frontonia acuminata* (импрегнация серебром); **9.** *Nassulopsis vorax* (215×70 мкм); **10.** *Ophryoglena* sp.1 (140 мкм); **11.** *Ophryoglena* sp.2 (232 мкм); **12.** *Pelagovorticella natans* (60 мкм).

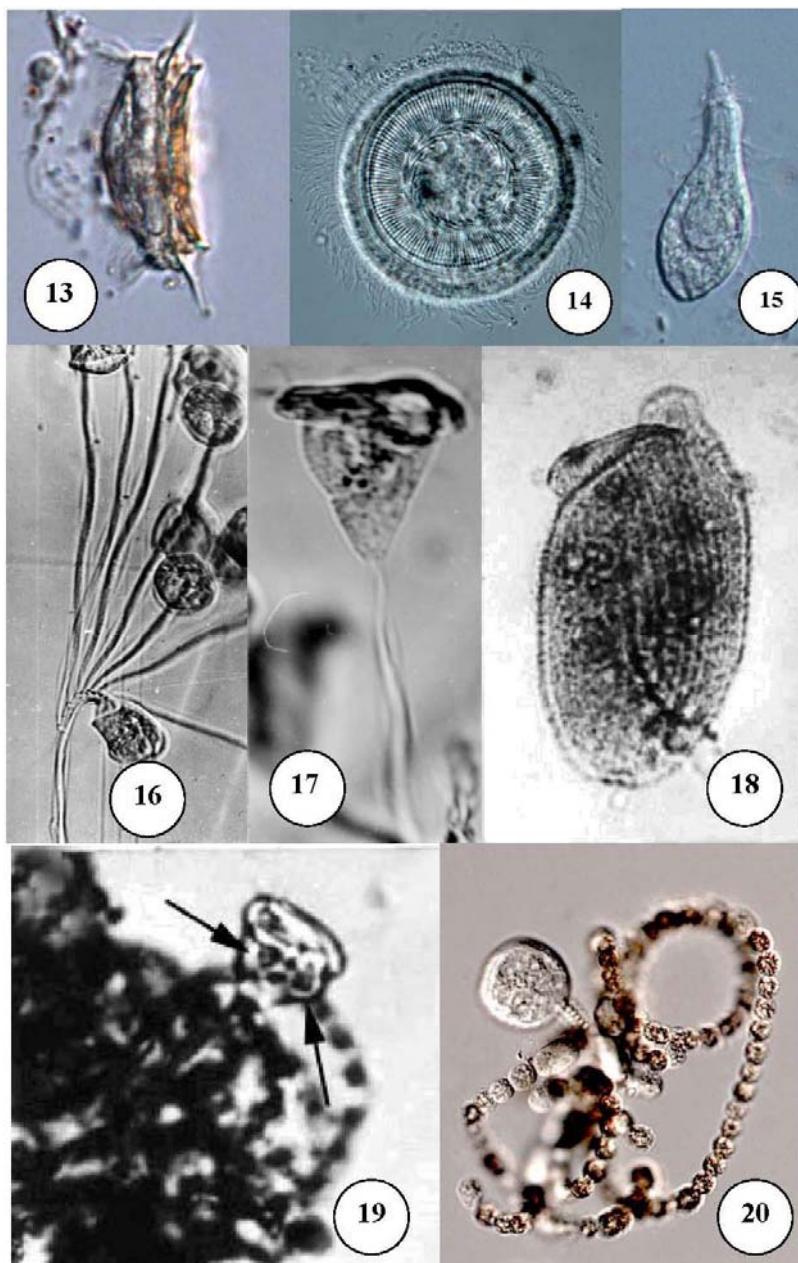


Фото 2.5.2.2. Свободноживущие инфузории оз. Севан.

13. *Trichodina pediculus* (50 мкм) (вид сбоку); **14.** *Trichodina pediculus* (вид снизу); **15.** *Lagynophrya acuminata* (41×25 мкм); **16.** *Epicarchesium pectinatum* (несущий стебель колонии); **17.** *Vorticella campanula* (90 мкм); **18.** *Spathidium spathula* (100×50 мкм); **19.** *Pseudohaplocaulus anabaenae* (45 мкм) (живая, на водоросли *Anabaena flos-aquae*; стрелки указывают сократительные вакуоли); **20.** *Pseudohaplocaulus anabaenae* (фиксированная сулемой).

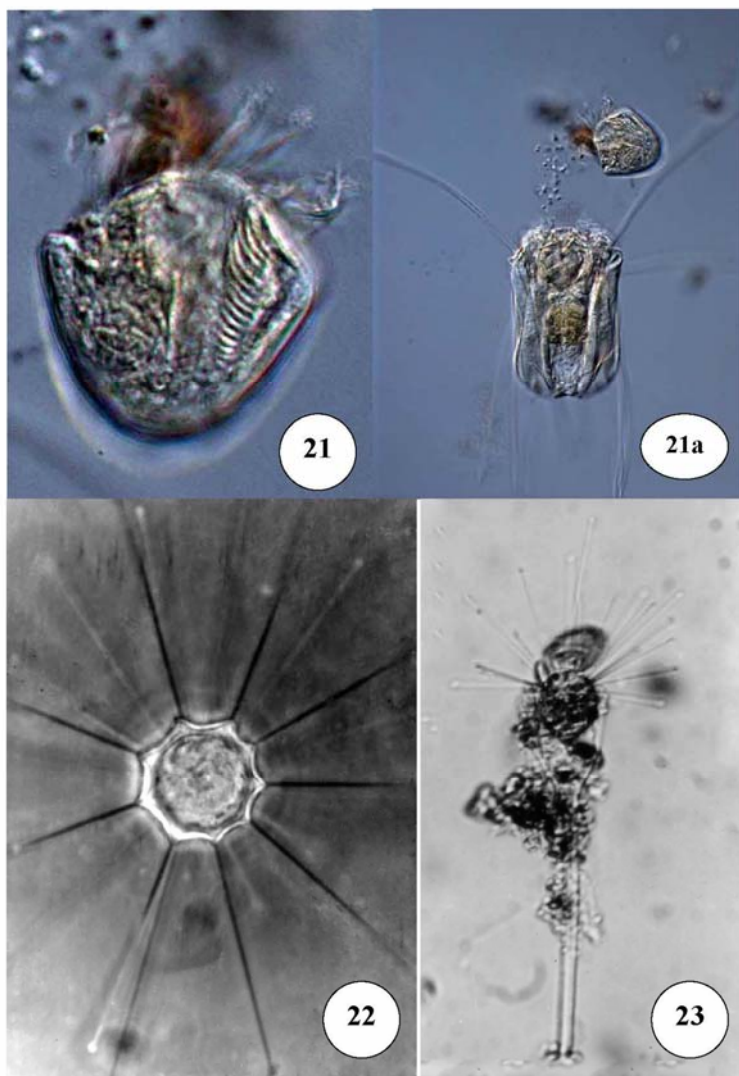


Фото 2.5.2.3. Свободноживущие инфузории оз. Севан.

21. *Pelagostrombidium fallax* (55 мкм) (21a – соотношение размеров коловратки рода *Polyartra* и инфузории *Pelagostrombidium fallax*); **22.** *Metacineta macrocaulis* v. *polyrygata* (вид особи сверху, 60 мкм); **23.** *M. macrocaulis* v. *polyrygata* (вид сбоку, с захваченной *Limnostrombidium viride*).

2.1.2. БИОМАССА И ДОМИНИРУЮЩИЕ ВИДЫ МАКРОФИТОВ ОСНОВНЫХ ПРИТОКОВ ОЗЕРА СЕВАН*

На растительность водотоков оказывают влияние главным образом геология и характер водосбора, от которых зависит скорость потока реки, ее глубина, характер субстрата и химические свойства воды. Сами макрофиты влияют на химические и физические свойства воды, служат мощным биологическим фильтром в процессе естественного самоочищения водоемов. Кроме того, они играют важную средообразующую роль. В зарослях макрофитов селятся простейшие, коловратки, олигохеты, ракообразные, остракоды, моллюски, кольчатые черви, пиявки, клещи, личинки насекомых, формирующих в свою очередь кормовую базу для рыб (Эйно́р, 1992). Проведенные исследования по оценке влияния промышленного загрязнения водной среды на различные виды водных растений выявили способность некоторых высших водных растений аккумулировать и нейтрализовать определенные химические загрязнители. Иначе говоря, будучи вовлечены в разнообразные процессы, макрофиты играют огромную роль в поддержании сложившегося естественного равновесия в водоемах и природных ландшафтах (Груздева, Суслов, 2004).

Полноценное изучение любого водоема невозможно без гидробиологического исследования его водосборного бассейна. В связи с этим в 2009–2010 гг. были проведены гидрботанические исследования на реках водосбора оз. Севан, в ходе которых изучены устьевые области рек Масрик и Макенис, исток, среднее течение и устье рек Аргичи и Гаварагет, а также исток р. Раздан — единственной вытекающей из озера реки.

Полевые исследования проводились в период максимального развития растительности — с июля по август. При описании фитоценозов использовались стандартные методики (Белавская, 1975; Лепилова, 1934; Катанская, 1981; Корчагин, 1964, 1976; Методика полевых ..., 1938; Понятовская, 1964; Флора Армении, 1954–1987, 1995, 2001). В наиболее характерных местах изучаемого сообщества с однородными экологическими условиями закладывались пробные площади размером 100 м². На каждую пробную площадь составлялось геоботаническое описание, в котором отражались дата, местонахождение, сообщества (флористический состав, обилие видов по шкале Друде, проективное покрытие, сырая биомасса, экологические особенности среды (тип грунта и скорость течения)).

Река Масрик берет начало с горных хребтов Варденис и Севан на высоте 2880 м. Длина реки 45 км, площадь водосбора 685 км². Скорость течения в устье реки высокая (0.3 м/с), 50% дна занимают песчано-илистые грунты, 50% — песчаные. Доминирует *Batrachium divaricatum* (Schrank) Wimm. (сем. Ranunculaceae), биомасса которого составляет 2 кг/м² (фото 2.1.2.1), а обилие по шкале Друде — сор.з. Реже встречаются *Typha latifolia* L. (сем. Ту-

*Епремян Э.В.

Институт гидроэкологии и ихтиологии Научного центра зоологии и гидроэкологии государственной некоммерческой организации НАН РА, Армения, 0014, Ереван, ул. Паруйра Севака, 7.

phaceae) — sp.; *Phragmites communis* Trin. (сем. Poaceae) — сор.₂; *Scirpus lacustris* L. (сем. Cyperaceae) — sp.; *Veronica anagallis-aquatica* L. (сем. Scrophulariaceae) — sp.; *Alisma plantago-aquatica* L. (сем. Alismataceae) — sp.; *Bidens tripartita* L. (сем. Asteraceae) — sp.; *Sparganium erectum* L. (сем. Sparganiaceae) — сол.; *Lythrum salicaria* L. (сем. Lythraceae) — sp.; *Equisetum palustre* L. (сем. Equisetaceae) — сор.₁; *Juncus inflexus* L. (сем. Juncaceae) — сор.₁; *Glyceria plicata* Fries (сем. Poaceae) — sp.; *Caltha palustris* L. (сем. Ranunculaceae) — sp.; *Polygonum hydropiper* L. (сем. Polygonaceae) — sp.; *Lemna minor* L. (сем. Lemnaceae) — сор.₂; отмечены единичные экземпляры *Potamogeton crispus* L. (сем. Potamogetonaceae) — сол. и т.д. Всего на исследованном участке водотока отмечено 16 видов макрофитов.

Река Макенис (Карчахпюр) берет начало с северных склонов Варденисского хребта на высоте 3325 м. Длина реки 26.3 км, площадь водосбора 123 км². Исследования проводили в устьевой области на участке протяженностью ~ 200 м. Большую долю грунтового комплекса составляет галька, занимая 80%, а 20% — ил. Среди доминантов отмечен водный лютик — сор.₃, проективное покрытие составляет 80%, биомасса — 3 кг/м². Субдоминантом является *Veronica anagallis-aquatica* — сор.₁. В устьевом участке р. Макенис доминировали 2 вида макрофитов.

Исток р. Аргичи расположен на высоте 2006 м северного склона Гегамского хребта Гндасарского горного массива. Протяженность водотока 51 км, площадь водосбора 384 км². Из-за сильного течения (0.3 м/с) водная растительность представлена бедно. Встречаются представители родов *Polygonum*, *Batrachium*, биомасса которых составляет 1.5 кг/м². Однако, в верхнем течении река, протекая на север через болотистые участки, образует излуины и течет сравнительно медленней (0.1 м/с), обуславливая богатый видовой состав макрофитов. В целом водные растения здесь покрывали 70% русла, их биомасса составляла 5 кг/м². Доминировала *Lemna trisulca* — сор.₃ (фото 2.1.2.2), кроме которой выявлены *Myriophyllum spicatum* L. (сем. Haloragaceae) — сор.₂, *Batrachium divaricatum* — сор.₁, *Lemna minor* — сор.₁, *Ceratophyllum demersum* L. (сем. Ceratophyllaceae) — сор.₁, *Fontinalis antipyretica* Hedw. (сем. Fontinalaceae) — сор.₃, *Potamogeton natans* L. — сор.₃, *P. pectinatus* L. — сор.₂, *Polygonum amphibium* L. — sp. Превалирование здесь гидрофитных видов обусловлено, вероятно, снижением скорости течения, характером грунтов (70% — песок, 10% — галька и 20% — ил). Из гелофитных видов были обнаружены *Veronica anagallis-aquatica* — сор.₁, *Alisma plantago-aquatica* — сор.₁, *Bidens tripartita* — sp., *Sparganium erectum* — sp., *Lythrum salicaria* — sp., *Equisetum palustre* — сор.₃, *Juncus inflexus* — сор.₃, и др. виды. В извилистых частях реки доминировали *Hippuris vulgaris* L. (сем. Hippuridaceae) — сор.₃, *Batrachium divaricatum* — сор.₃, *Sparganium erectum* — сор.₁, *Glyceria plicata* — сор.₂. В устье реки доминировали *Elodea canadensis* (сем. Hydrocharitaceae), *Batrachium divaricatum*, *Myriophyllum spicatum*. Биомасса макрофитов составляла 5 кг/м², проективное покрытие — 40%, видовое разнообразие составляло 20 видов.

Исток р. Гаварагет расположен на высоте 3050 м северного склона Гегамского хребта. Протяженность водотока — 50 км, площадь водосбора — 480 км². В истоке гидрофитные виды растений отсутствовали, скорость течения была высокой (0.5 м/с), а грунт каменистый. Ниже по течению — до с. Кармир — река зарастала рдестами, лютиком, вероникой, биомасса растений составляла 3.5 кг/м². В устьевой области снижалась скорость течения (0.2 м/с), изменялся грунтовый комплекс (80% — илисто-песчаный грунт, 20% — каменисто-песчаный). Биомасса водных растений составляла 2 кг/м². Наибольшего развития на данном участке реки достигал *Batrachium divaricatum* (проективное покрытие около 40%), способный противостоять быстрому течению и переносить слабое загрязнение. Кроме *B. divaricatum* из гидрофитов в устье реки встречались *Potamogeton nodosus*, *P. pectinatus*, *Ceratophyllum demersum*, *Lemna minor*, видовое обилие которых составляет сор.₁. Гелофиты представлены следующими видами: *Phragmites communis*, *Veronica anagallis-aquatica*, *Alisma plantago-aquatica*, *Bidens tripartita*, *Sparganium erectum*, *Lythrum salicaria*, *Equisetum palustre*, *Juncus inflexus*, *Hippuris vulgaris* и т.д. Обилие видов данной группы по шкале Друде соответствовало — sp. Видовое разнообразие макрофитов р. Гаварагет составляло 14 видов.

Скорость течения воды в истоке р. Раздан низкая (0.2 м/с), грунт песчано-илистый. Проективное покрытие растительности составляло 40–60%. В прибрежной части растения закреплялись в грунте мощными корнями и корневищами, образуя высокие и густые заросли. Здесь встречались сообщества *Phragmites communis* и *Schoenoplectus tabernaemontani* (С.С. Gmel.) Palla (сем. Cyperaceae). Из прибрежно-водных растений отмечены *Carex acutiformis* Ehrh. — сор.₁, *C. riparia* Curt. — сор.₁, *Juncus inflexus* — сор.₃, *Eleocharis palustris* — сор.₃ и др. Глубже встречались погруженные в воду растения с плавающими на поверхности листьями — *Polygonum amphibium* — sp. Дальше от береговой зоны отмечены погруженные в воду виды макрофитов, не способные существовать без воды и у которых только в период цветения на поверхности воды появляются генеративные органы — *Myriophyllum spicatum* — soc., биомасса которого составляла 4.5–6.0 кг/м². Кроме него отмечены также *Fontinalis antipyretica* — sp., из свободноплавающих видов — *Lemna minor* — сор.₁, *L. trisulca* — sp. и др. Всего в истоке р. Раздан обнаружено 11 видов макрофитов.

Всего на исследованных участках притоков оз. Севан в 2009–2010 гг. было обнаружено 29 видов высших водных растений из 24 родов, 19 семейств. Максимального разнообразия достигали гелофиты — 18 видов (62%), ценозы которых имеют наибольшее проективное покрытие. Гелофиты, как правило, хорошо адаптированы к утилизации биогенных элементов, растворенных в воде, они обогащают воду кислородом, участвуют в процессах самоочищения водоемов, служат пищей для животных-фитофагов (Артамонов, 1980). Группа растений с плавающими листьями и полностью погруженных растений (гидрофитов) насчитывает всего 11 видов (40%). Наибольшее число их видов при максимальной биомассе зарегистрирован в р. Аргичи.

Низкое разнообразие видов макрофитов исследованных рек обусловлено, вероятно, высокой скоростью течения, комплексом грунтов и высокой степенью органической нагрузки.

Большая часть доминирующих высших водных растений — *Lemna trisulca*, *Elodea canadensis*, *Batrachium divaricatum*, *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton pectinatus* — индикаторы β -мезосапробных вод, а *Fontinalis antipyretica* — α - β -мезосапробных.

2.2. ФИТОПЛАНКТОН ОЗЕРА СЕВАН

2.2.1. ФОТОТРОФНЫЙ ПИКОПЛАНКТОН ОЗЕРА СЕВАН*

Уже более трех десятилетий продолжают исследования мельчайших организмов (0.2–2.0 мкм) фитопланктонного сообщества — фототрофного пикопланктона или пикофитопланктона (ПФП). ПФП включает прокариотные цианобактерии и эукариотные водоросли. Установлено, что ПФП распространен повсеместно и является постоянным компонентом планктона озер разного типа (Stockner, 1991). Пикопланктон вносит существенный вклад в первичную продукцию в морских и пресноводных экосистемах (Craig, 1985; Stockner, Antia, 1986; Fahnenstiel, Carrick, 1992; Weisse, 1988; Stockner, 1988), и наряду с гетеротрофными бактериями является важным источником углерода в «микробной петле» (Pomeroy, 1974; Azam et al., 1983).

Накоплен обширный материал по исследованию ПФП озер (Caron, 1985; Munawar, Fahnenstiel, 1982; Pick, Caron, 1987; Malinsky-Rushansky, Berman, 1991; Porter et al., 1988; Михеева и др., 1998; Jasser, 1995; Nagata et al., 1994; Callieri, Stockner, 2002), в т.ч. горных озер (Stockner, Shortreed 1994; Callieri, Piscia, 2002; Personnic, Domaizon, 2009; Winder, 2009). Анализ имеющихся литературных данных показывает, что в горных озерах пикофитопланктон — это минорный компонент планктонного сообщества (Straškrabova et al., 1999), но иногда его биомасса может быть сравнима с биомассой бактериопланктона (Callieri, 1997).

Первые сведения об уровне количественного развития пикофитопланктона в оз. Севан были получены нами совсем недавно (Косолапов и др., 2007). Цель работы — изучение пространственного распределения фототрофного пикопланктона в оз. Севан.

Исследования проводили в октябре 2005 г., сентябре 2008 г. и октябре 2009 г. В исследованиях планктонных сообществ мы несколько изменили сеть стандартных гидробиологических станций за счет участков литоральной зоны, где выделили две группы глубин: до 2 м (станции, отмеченные Л-1) и от 2 до 10 м (станции, отмеченные Л-2) (рис. 2.2.1.1). Такое разделение обуславливалось двумя причинами: 1) литоральная зона с глубинами до 2 м отличается сложными гидродинамическими условиями (волновое перемешивание), способными оказывать существенное влияние на развитие зоопланктона; 2) в результате поднятия уровня воды затопливается часть участков почв побережья, и именно на этих глубинах происходят процессы интенсивного разложения органического вещества залитых земель.

Пробы воды отбирали батометром Рутнера. Сразу после отбора воду фиксировали глутаральдегидом до конечной концентрации 2%. Фиксированные пробы хранили до приготовления микроскопических препаратов в темноте при 4 °С не более двух недель.

* Романенко А.В., Косолапов Д.Б.

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, 152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, roma@ibiw.yaroslavl.ru

Количество и размеры клеток ПФП определяли методом эпифлуоресцентной микроскопии на черных ядерных фильтрах с диаметром пор 0.17 мкм по их автофлуоресценции (Макласк, Стокнер 1993). Фильтры просматривали под эпифлуоресцентным микроскопом РПО11 при увеличении 1000 раз. Для возбуждения флуоресценции использовали ртутно-кварцевую лампу USH-1030L «OLYMPUS» и комплект фильтров СС 15-2 и СЗС 15-4. Пикофототрофов измеряли линейным окулярным микрометром, их объемы вычисляли по формулам объемов шара или эллипсоида. Содержание углерода в клетках автотрофного пикопланктона принимали равным 16.5% от сырого веса (Jochem 1988).

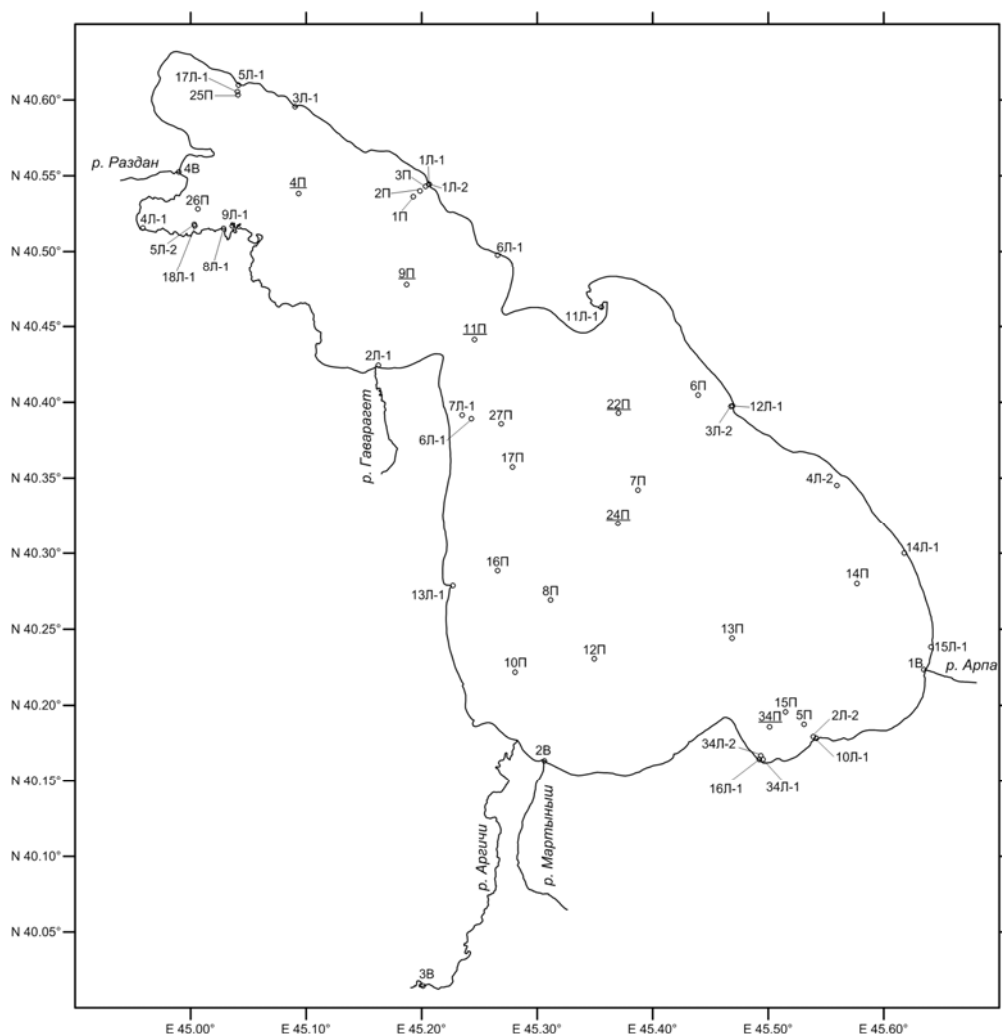


Рис. 2.2.1.1. Станции отбора проб фито-, бактерио-, вирио-, прото- и зоопланктона. Станции, помеченные Л-1 — литоральная зона с глубинами 0–2 м; Л-2 — с глубинами 2–10 м; П — станции пелагиали. Подчеркнуты станции постоянного мониторинга (Симонян, 1991).

Самая низкая численность одиночного ПФП (в среднем 18×10^3 кл./мл) была зарегистрирована в 2005 г. В 2008 г. она оказалась выше в 6.9 раза, и составила в среднем 125×10^3 кл./мл. В 2009 г. она была примерно такой же — 121×10^3 кл./мл (рис. 2.2.1.2).

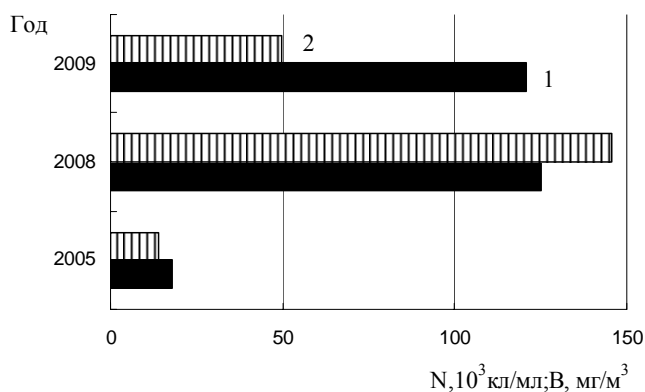


Рис. 2.2.1.2. Средние значения численности (N, 1) и биомассы (B, 2) ПФП в оз. Севан в 2005, 2008 и 2009 гг.

Средние объемы клеток ПФП изменялись в пределах $0.419\text{--}1.087$ мкм³. Самые мелкие размеры ПФП зарегистрированы в 2009 г. В 2005 г. средние объемы клеток были больше в 1.8 раза, в 2008 г. — в 2.5 раза (рис. 2.2.1.3). В разные годы исследований наблюдалась сходная картина размерного распределения ПФП между участками озера.

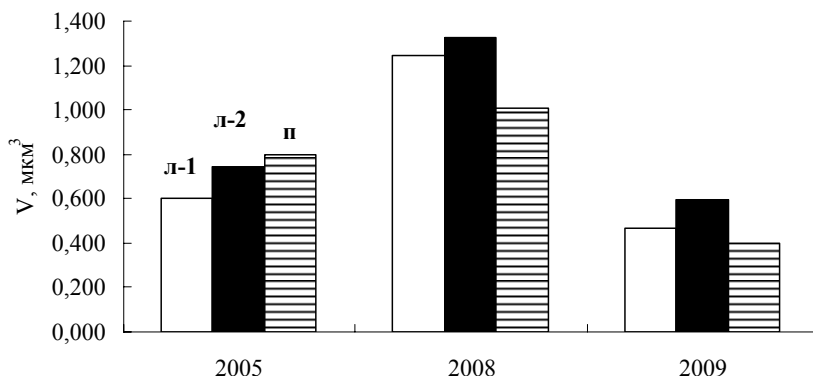


Рис. 2.2.1.3. Средние объемы клеток ПФП (V , мкм³) в литорали (0–2 м, Л-1), (2–10 м, Л-2) и пелагиали (П) озера в разные годы исследования.

Биомасса одиночного пикопланктона испытывала значительные межгодовые колебания. В среднем она составляла 14.2 мг/м³ в 2005 г. и 145.6 мг/м³ — в 2008 г. В связи с тем, что в 2009 г. в пикопланктонной фракции преобладали мелкие клетки, биомасса ПФП, несмотря на высокую численность, отличалась от таковой в 2005 г. только в 3.5 раза.

Изучение горизонтального распределения ПФП по акватории озера показало, что в 2005 г. его распределение было достаточно равномерным; числен-

ность и биомасса варьировали от 16.0×10^3 (Л-1) до 24.6×10^3 кл./мл (Л-2) и 9.8 (Л-1) до 18.4 мг/м³ (Л-2), соответственно (табл. 2.2.1.1, рис. 2.2.1.4). Исключением явилась станция, расположенная в истоке р. Раздан (выше плотины), где эти параметры были минимальными.

Таблица 2.2.1.1. Численность (N, 10^3 кл./мл) и биомасса (B, мг/м³) ПФП в литорали (Л-1, 0–2 м), (Л-2, 2–10 м), пелагиали (П, > 10 м) и вблизи устьев и истока рек (В)

Год	Л-1		Л-2		П		В	
	N	B	N	B	N	B	N	B
2005	<u>11.7–20.3</u> 16.0±6.0	<u>6.6–12.9</u> 9.8±4.4	24.6	18.4	<u>1.1–66.0</u> 19.7±16.4	<u>1.2–56.0</u> 15.7±14.1	0.8	0.4
2008	<u>62.7–193.5</u> 141.2±53.4	<u>83.0–280.1</u> 175.3±74.6	<u>112.5–143.9</u> 128.2±22.2	<u>135–208.2</u> 171.6±51.7	<u>55.8–408</u> 119.3±85.2	<u>26.8–747</u> 132.8±160	–	–
2009	<u>94.2–280</u> 156±63.6	<u>38.3–156</u> 73.2±37.2	<u>63.0–146.0</u> 104.6±59.2	<u>51.0–54.2</u> 52.6±2.2	<u>33.1–240.6</u> 111.6±58.8	<u>14.2–86.9</u> 43.4±22.9	<u>102–152</u> 126.8±35.1	<u>40.5–45.1</u> 42.8±3.2

Примечание. В табл. 2.1.1.1 и 2.1.1.2 над чертой пределы колебаний параметра (минимум – максимум), под чертой — его средние значения. Прочерки означают отсутствие данных.

В 2008 г. были выявлены следующие особенности распределения ПФП на разных участках озера: наибольшие значения численности и биомассы наблюдались на литоральных участках глубиной 0–2 м (141×10^3 кл./мл и 175 мг/м³, соответственно) и литоральных участках глубиной 2–10 м (128×10^3 кл./мл и 172 мг/м³), более низкие — в пелагиали (119×10^3 кл./мл и 133 мг/м³).

В 2009 г. характер горизонтального распределения ПФП несколько изменился: его количество и биомасса оставались максимальными на литоральных станциях (0–2 м), но выросла численность в пелагиали (111×10^3 кл./мл) и в истоке Раздана (152×10^3 кл./мл). Биомасса же осталась наименьшей в глубоководной части.

Вертикальное распределение фототрофного пикопланктона изучалось в Малом (ст. 4П) и Большом Севане (станции 22П и 24П), а также на перешейке между ними (ст. 11П). Характер этого распределения в разные годы различался. В Малом Севане в 2008 г. ПФП имел один пик численности на глубине 20 м (177×10^3 кл./мл) и два пика биомассы на глубине 20 м и 30 м: 121 и 110 мг/м³ (рис. 2.2.1.5), причем максимальные значения численности и биомассы совпадали. В 2009 г. два пика численности регистрировались в слоях 4 и 15 м (211 и 240×10^3 кл./мл, соответственно), а биомасса была наибольшей в верхнем 4-м слое, также незначительное её повышение происходило на 20 м. Максимальное значение численности ПФП в 2009 г. было в 1.4 раза больше такового в 2008 г., а максимальная биомасса, наоборот, оказалась в 1.4 раза больше в 2008 г.

На ст. 11П в 2009 г. максимальная численность (170×10^3 кл./мл) и биомасса (79 мг/м³) ПФП наблюдались в 5-м слое, и постепенно убывали с глубиной, достигая минимальных значений в придонном горизонте (36.6×10^3 кл./мл и 14.8 мг/м³, соответственно) (рис. 2.2.1.6).

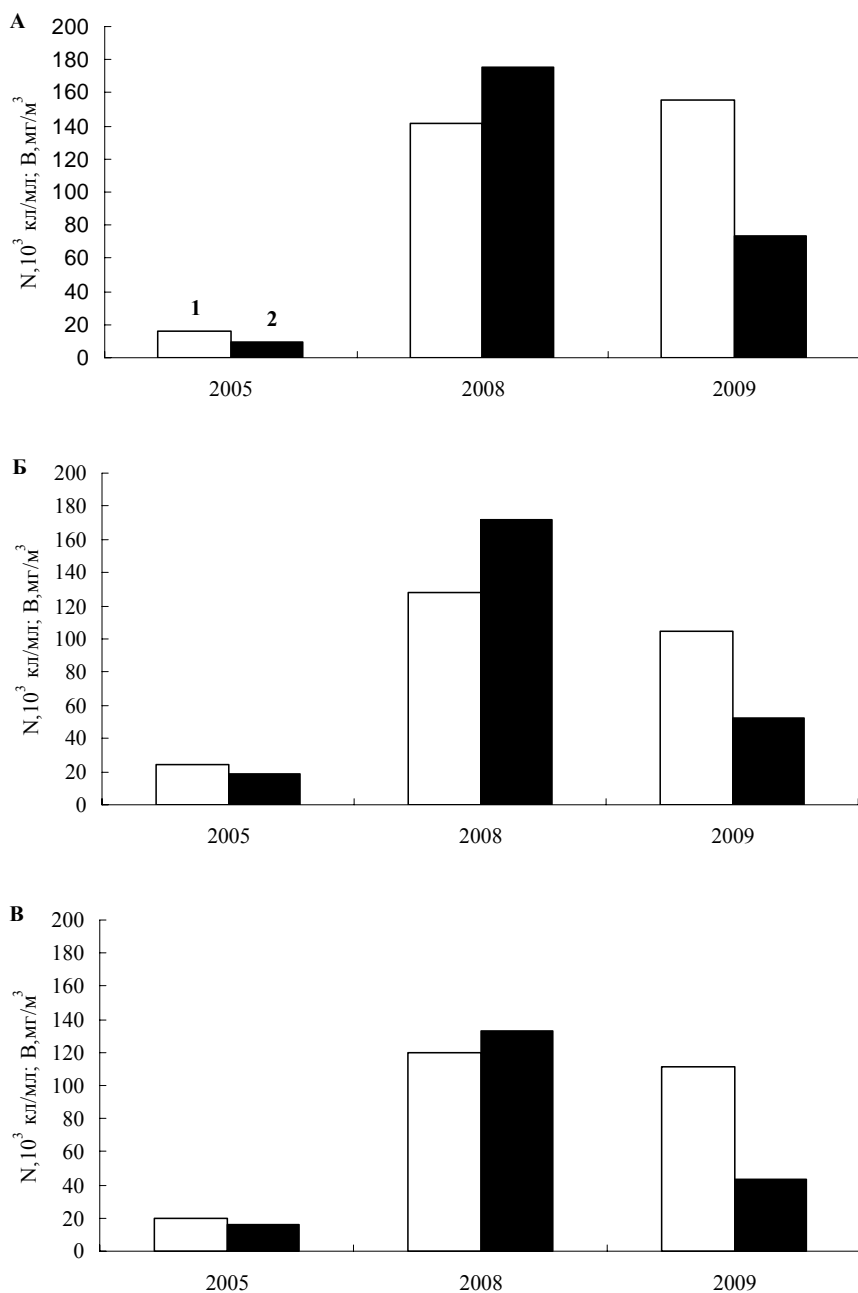


Рис. 2.2.1.4. Средние значения численности (1) и биомассы (2) ПФП в литорали (0–2 м, А), (2–10 м, Б) и пелагиали (В) озера в разные годы исследования.

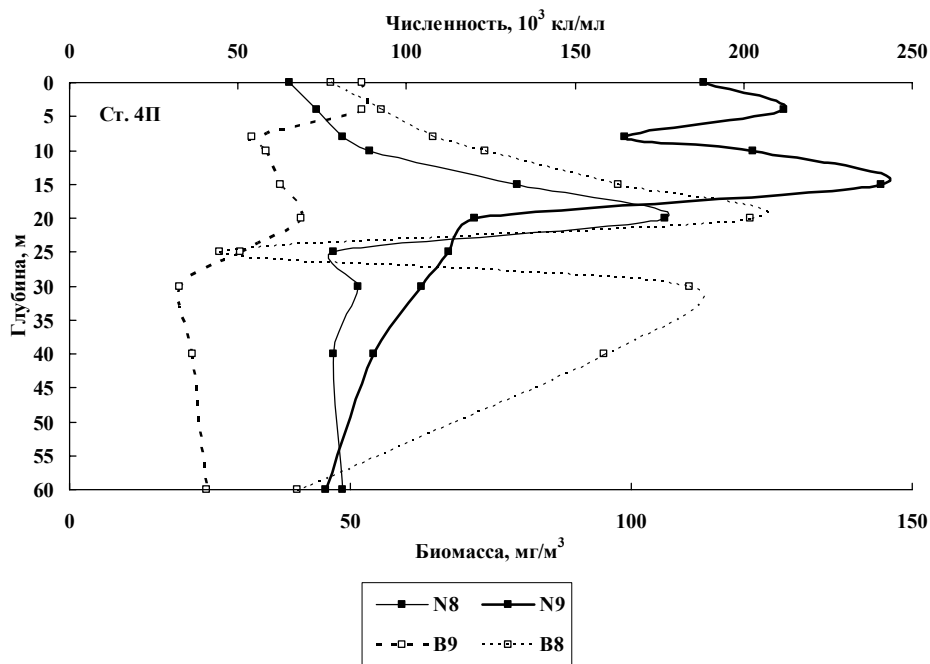


Рис. 2.2.1.5. Вертикальное распределение ПФП в глубоководной части Малого Севана (ст. 4П) в 2008 и 2009 гг.

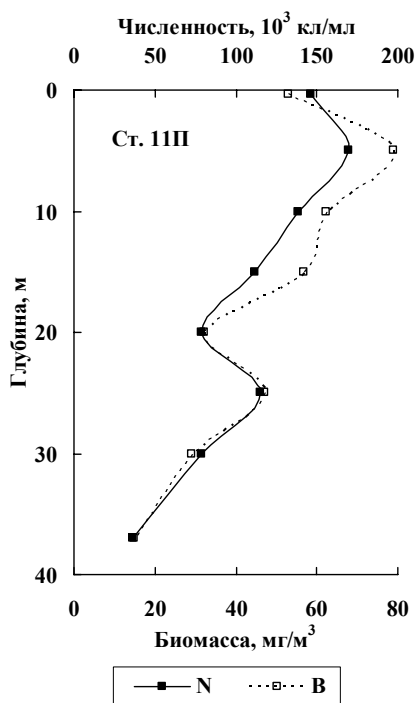


Рис. 2.2.1.6. Вертикальное распределение ПФП на перешейке между Большим и Малым Севаном (ст. 11П) в 2009 г.

На ст. 22П в Большом Севане в 2005 г. пик численности и биомассы наблюдался на глубине 10 м (27.8×10^3 кл./мл и 18.2 мг/м^3 , соответственно), а минимальные величины наблюдались в придонном слое (3.3×10^3 кл./мл и 1.9 мг/м^3) (рис. 2.2.1.7). В 2009 г. на этой станции было зафиксировано 2 пика этих параметров — на глубине 5 м (97.6×10^3 кл./мл и 32 мг/м^3) и 20 м (87.2×10^3 кл./мл и 32.6 мг/м^3).

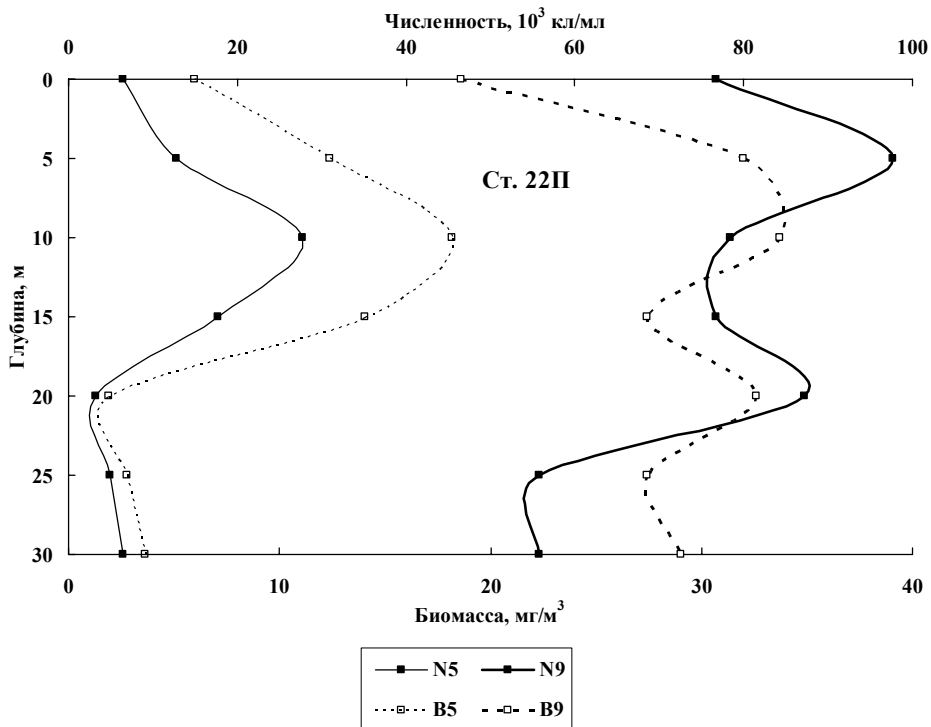


Рис. 2.2.1.7. Вертикальное распределение ПФП в Большом Севане (ст. 22П) в 2005 и 2009 гг.

В зоне низкотемпературного купола (ст. 24П) в 2005 г. был зарегистрирован один пик численности и биомассы ПФП на глубине 8 метров (66×10^3 кл./мл и 56 мг/м^3 , соответственно) (рис. 2.2.1.8). В 2008 г. максимальные значения количества и биомассы пикофитотрофов на этой станции выявлялись в поверхностном слое, где они достигали 408×10^3 кл./мл и 747 мг/м^3 , соответственно. Второй пик этих параметров наблюдался на глубине 15 м (168×10^3 кл./мл и 184 мг/м^3 , соответственно). Некоторое увеличение происходило также в придонном слое (99×10^3 кл./мл и 109 мг/м^3). Значения численности и биомассы ПФП в поверхностном и придонном слоях различались в 4 и 7 раз соответственно. В 2009 г. максимальные значения численности и биомассы ПФП также регистрировались в поверхностном слое (209×10^3 кл./мл и 82 мг/м^3). Эти показатели плавно снижались с глубиной и опять несколько

увеличивались в придонном горизонте до 66×10^3 кл./мл и 18.4 мг/м^3 соответственно.

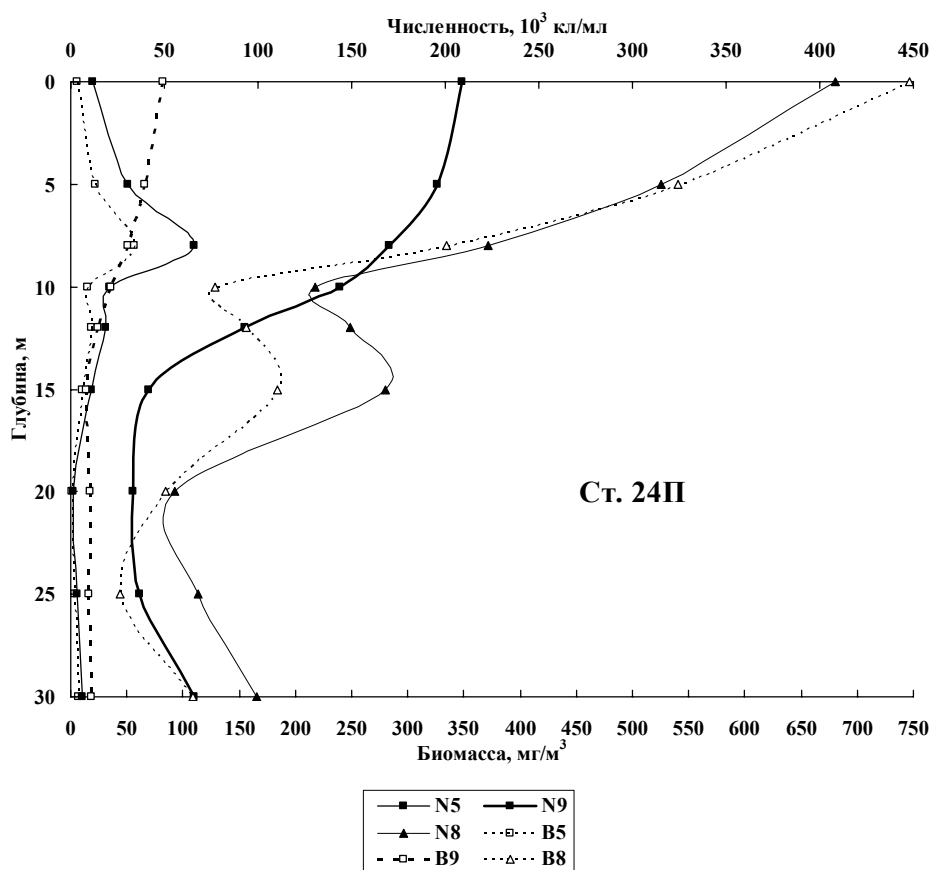


Рис. 2.2.1.8. Вертикальное распределение ПФП в зоне низкотемпературного купола в Большом Севане (ст. 24П) в 2005, 2008 и 2009 гг.

Кроме одиночных клеток ПФП в водоемах часто встречаются микроколони- нии этих организмов, в основном пикоцианобактерий. Причем колониальный ПФП чаще обнаруживается в пресных водах, чем в морских. Было высказано предположение, что образование микроколоний пикоцианобактериями является стратегией для более эффективного усвоения биогенных элементов (Stockner, Antia, 1986). Позже была выдвинута гипотеза, что микроколонии образуются в результате образования слизи в периоды активного фотосинтеза в условиях дефицита биогенных элементов (Crosbie et al., 2003). В оз. Севан в 2008–2009 гг. нами проводился учет колониального пикофитопланктона. В 2008 г. максимальные численность и биомасса агрегированного ПФП наблюдались в литорали озера (Л-2, глубина 2–10 м), минимальные — в глубоководных станциях (П) (табл. 2.2.1.2). В 2009 г. колониальный ПФП достигал наибольшего развития на участках вблизи впадения и истока рек (В). Мини-

мальное его количество, также как и в 2008 г., было зарегистрировано в пелагиали озера.

Таблица 2.2.1.2. Численность (N, 10^3 кл./мл) и биомасса (B, мг/м³) колониального ПФП на различных участках Севана в 2008–2009 гг.

Год	Л-1*		Л-2		П		В	
	N	B	N	B	N	B	N	B
2008	<u>173–448</u>	<u>313–564</u>	<u>198–756</u>	<u>407–1137</u>	<u>52–884</u>	<u>60–1074</u>	–	–
	311±101	462±91	477±394	772±516	304±199	386±272		
2009	<u>37–392</u>	<u>9–205</u>	44.5	23.3	<u>14–323</u>	<u>2–147</u>	<u>91–209</u>	<u>48–109</u>
	91±126	42±68			72±70	31±37	150±83	79±43

Многочисленные исследования показали, что ПФП является постоянным компонентом водных экосистем разного типа. Т.М. Михеева (1998) обнаружила положительную связь его количественного развития с трофностью вод. Сравнивая количественные параметры развития ПФП в осенний период в оз. Севан с опубликованными данными других исследователей по горным озерам, можно предположить, что они соответствуют олиго- или мезотрофным водоемам. Так, средняя численность АПП в ультраолиготрофном оз. Чилко (Канада) варьировала от 4–5 кл./мл (зима, весна) до 50–150 тыс. кл./мл (в начале августа) с последующим небольшим осенним увеличением. В сентябре – октябре плотность ПФП составляла 30–40 тыс. кл./мл (Stockner, Shortred, 1994). В мезотрофных озерах Женева и Бургет (Западная Европа) количество пикопланктона изменялось от 0 до 300 тыс. кл./мл, с максимальными величинами в период стратификации (май – октябрь) 70–300 тыс. кл./мл соответственно. В олиготрофном оз. Аннеси эти показатели были значительно выше — в 1.6 раза (в сравнении с оз. Бургет) и 8.6 (оз. Женева) (Personnic, Domaizon, 2009).

Для более точной оценки количественного развития ПФП в Севане необходимы дальнейшие сезонные наблюдения. Сравнивая полученные данные, полученные в разные годы, можно сказать, что ПФП является довольно подвижным компонентом водных экосистем и испытывает значительные временные изменения. По-видимому, происходящий в современный период подъем уровня Севана способствует быстрому увеличению численности пикоавтотрофов.

Важными факторами, регулирующими количество ПФП, являются температура, вертикальное перемешивание, концентрация биогенных элементов и выедание простейшими и зоопланктоном. В 2009 г. корреляционный анализ выявил наличие достоверной положительной связи в зоне низкотемпературного купола (ст. 24П) между температурой воды и численностью ($r = 0.93$, $p < 0.05$) и биомассой ПФП ($r = 0.89$, $p < 0.05$), и на ст. 4П в Малом Севане с биомассой ($r = 0.94$, $p < 0.05$). На остальных участках озера в 2008 и 2009 гг. также наблюдалась положительная корреляция температуры с численностью, но она не была достоверной.

Вертикальное распределение автотрофного пикопланктона прослежено на 4-х станциях, различающихся по гидрологическим и гидрохимическим характеристикам. В 2005 г. пикопланктон в основном концентрировался в слоях от 4 до 15 м; максимальные величины наблюдались на глубине 8 м в зоне низкотемпературного купола (ст. 24П); в 2008–2009 гг. — от 5 до 30 м (ст. 4П) и 10–20 м (ст. 22П), на ст. 24П наибольшие численность и биомасса регистрировались в поверхностном слое. В высокогорном оз. Маггор (Италия) при опускании термоклина в июне и июле происходило скопление ПФП в металимнионе и в верхней части гипolimниона, что мешало проникновению пикофототрофов в эпилимнион (Callieri, Piscia, 2002). В этом озере пространственное распределение ПФП напрямую связано с водной стратификацией и наличием термоклина. При изучении вертикального распределения ПФП на оз. Тахо (США) было установлено, что важным механизмом, управляющим пространственным и временным распределением ПФП в олиготрофных озерах, помимо стратификации, являются наличие биогенов и чувствительность к солнечной радиации, особенно к его УФ части (Winder, 2009). На развитие ПФП в озерах существенное влияние оказывает их потребление микрофлагеллятами и зоопланктоном (Stockner, Shortred, 1994).

Горизонтальное распределение ПФП в оз. Севан показало высокий уровень развития пикофототрофов в литорали (0–2 м). По-видимому, при поднятии уровня воды происходит дополнительное поступление биогенных элементов, в связи с чем численность ПФП возрастает.

Одиночные пикоцианобактерии преобладают в олиго- и мезотрофных озерах, в то время как в мезо- и эвтрофных водных системах происходит увеличение колониальных форм. Если в 2008 г. агрегированный ПФП доминировал в литорали Севана (2–10 м), а в 2009 г. — в литорали (0–2 м), то в 2009 г. по абсолютным величинам произошло заметное уменьшение его численности и биомассы на всех участках озера.

Установлено, что фототрофному пикопланктону присущи общие закономерности, выявленные при изучении других компонентов планктонных сообществ — гетеротрофных бактерий и фитопланктона, такие как связь с трофическими условиями, закономерности пространственного распределения и др. К. Кальери и Дж. Стокнер (Callieri, Stockner 2002), используя обширный банк данных Л. Вороса и др. (Vörös et al., 1998), обнаружили положительную связь между общей биомассой фитопланктона и долей ПФП в биомассе фитопланктона. В зависимости от уровня трофии водоема доля пикофитопланктона в общей биомассе фитопланктона изменяется в широких пределах. В оз. Чилко (Stockner, Shortred, 1994) доля ПФП составляла в среднем 73% биомассы фитопланктона, в оз. Тахо (Winder, 2009) — более 53%. Средняя биомасса фитопланктона в Малом Севане в 2009 г. колебалась от 0.35 до 0.92 мг/л, в Большом Севане — от 2.31 до 6.48 мг/л (табл. 2.2.1.3). При таких значениях вклад ПФП в биомассу фитопланктона составил 9.7–24.2% в Малом Севане и 1.4–15.6% в Большом Севане.

Таблица 2.2.1.3. Вклад ПФП в суммарную биомассу фитопланктона (Вф) в 2009 г.

Станция	Вп, мкг/л	Вф, мг/л*	Вп/Вф, %
Малый Севан			
3 Л-1	84.7	0.35	24.2
9 Л-1	64.3	0.66	9.7
4 П	98.7	0.92	10.7
4 В	93.0	0.49	19.0
Большой Севан			
6 Л-1	361.0	2.31	15.6
7 Л-1	89.6	6.09	1.5
11 Л-1	82.0	3.47	2.4
13 Л-1	74.0	2.41	3.0
14 Л-1	92.6	6.48	1.4
3 Л-2	54.2	3.98	1.4
11 П	58.5	4.24	1.4
22 П	84.4	2.90	3.0
24 П	58.9	2.79	2.0
1 В	150.0	6.21	2.4

Примечание. * Данные любезно предоставлены Е.С. Гусевым.

Таким образом, сообщество пикофитопланктонных организмов подчиняется основным биологическим закономерностям, по которым функционируют и другие компоненты оз. Севан. Приведенные результаты наблюдений показали наличие значительной межгодовой вариабельности величин численности и биомассы ПФП. Но малочисленность материала и отсутствие данных в другие сезоны года пока не позволяют со всей полнотой оценить значение пикоавтотрофов в структурно-функциональной организации экосистемы Севана.

2.2.2. ПЛАНКТОННЫЕ ВОДОРОСЛИ ОЗЕРА СЕВАН^{*}

Общеизвестно, что фитопланктон в водных экосистемах является чутким индикатором изменившихся условий водоема. Преобладание тех или иных видов-индикаторов характеризует санитарно-токсикологическое состояние водной экосистемы, а также является обязательным объектом исследования гидроэкологического мониторинга (Трифенова, 1990; Paparov, 1990; Снитко, 2004).

На примере детальных мониторинговых (начиная с 30-х гг. прошлого столетия) исследований фитопланктона оз. Севан можно проследить тенденцию увеличения в планктоне цианобактерий и их негативного влияния на экосистему в целом.

Севан является пресноводным водоемом Закавказья, а также — это одно из крупнейших высокогорных озер мира. Высокогорное расположение (1900 м НУБМ), уникальная флора и фауна, наличие эндемичных видов, большая прозрачность вод привлекают пристальное внимание исследователей. Надо отметить рекреационный, культурно-просветительный и важный социально-экономический аспекты севанской экосистемы.

Севан не только для Армении, но и для сопредельных государств является перспективным источником пресной воды. Будучи уникальным в своем естественном режиме (олиготрофный период), водоем был подвергнут антропогенному воздействию, не имеющему аналогов в мире, когда уровень воды в озере был понижен более чем на 20 м. Эвтрофирование водоема проходило очень стремительно, ухудшались важнейшие показатели качества воды (Оганесян, 1994).

Понижение уровня привело к истощению гипolimниона, уничтожению зоны макрофитов, повышению средней температуры водоема, уменьшению количества растворенного кислорода. Необратимые преобразования произошли во всей трофической цепи, изменился режим биогенных элементов. В фитопланктоне, наблюдалась тенденция увеличения численности и биомассы водорослей, заметно выросло количество синезеленных (Легович, 1979; Оганесян, Парпаров, 1983; Оганесян, 1994).

Для улучшения состояния оз. Севан в 1996–1998 гг. при поддержке Всемирного Банка была разработана программа «Восстановление экологического равновесия озера Севан», которая включила в себя ряд вопросов и мероприятий по поднятию уровня озера, охраны и воспроизведения рыбных запасов, охраны биоразнообразия, созданию и усовершенствованию вопросов связанных с законодательством.

Для увеличения водных запасов озера в 2003 г. был сдан туннель Воротан – Арпа, по которому решено перебросить в оз. Севан ежегодно около

^{*}1 Овсепян А.А., ¹Гамбарян Л.Р., ¹Оганесян Р.О., ²Гусев. Е.С.

¹ Институт гидроэкологии и ихтиологии НЦЗГЭ НАН РА, ул. Паруйра Севака, 7, 0014 г. Ереван, Армения, asterionella@rambler.ru; lus-ham@yandex.ru; rhovan@sci.am; ² Учреждение Российской академии наук Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, 152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, evsergus@yahoo.com

165 млн. м³ воды. В 2001 г. Национальное Собрание Республики Армения приняло закон «Об озере Севан», согласно которому водоем определяется как экологический, хозяйственный, социальный, научный, историко-культурный, эстетический, здравоохранный, климатический, рекреационный и духовный объект, имеющий стратегическое значение как источник питьевой воды. Принято решение повысить уровень озера на 6м, что приведет к увеличению объема воды примерно на 9 млрд. м³ и позволит улучшить экологическое состояние водоема, способствуя восстановлению гипolimниона. Однако затопление берегов создает опасность поступления alloхтоного органического вещества и, как следствие, увеличению биогенной нагрузки в озере, что может привести к непредсказуемой сукцессии в автотрофном звене. С этой точки зрения необходимо продолжить изучение фитопланктона озера для сравнительного анализа и пополнения базы данных, пополняемой с начала 30-х годов прошлого столетия многочисленными исследователями севанского фитопланктона, такими как К.С. Владимирова (1947), В.Г. Стройкина (1952), Т.М. Мешкова (1962), Н.О. Легович (1979), А.Г. Казарян (1979), А.С. Парпаров (1979, 1984), В.Н. Никулина (1984), А.Т. Мнацаканян (1984), М.К. Вартанян (1993), А.Л. Микаэлян (1994), Л.Р. Гамбарян и др. (2001).

Исследования в основном проводились в летний и осенний сезоны 2005–2009 гг. Пробы фитопланктона отбирали на стационарных станциях: 4П в Малом Севане и 22П в Большом Севане с 4-х горизонтов: поверхность, 10 м, 20 м и придонный слой (рис. 2.2.1.1).

Сбор, консервирование и обработку водорослей проводили по стандартной методике, принятой в гидробиологии (Абакумов, 1983; Судницына, 2004). Для выяснения видовой принадлежности водорослей использовали различные определители (Прошкина-Лавренко, Макарова, 1968; Царенко, 1990; Streble, Krauter, 2002; Nan, 1995 и др.). Количественный анализ проб производили в камере Нажотта ($V = 0.1$ мл.) при семикратном ее заполнении. Одновременно с определением численности вели измерение объема клеток массовых форм фитопланктона. Биомассу вычисляли на основании индивидуальных объемов клеток каждого вида фитопланктона в пробе. Удельный вес водорослей принимался за 1. Биомасса i -го вида просчитывалась по формуле: $B_i = N_i \times V_i$, B_i — биомасса i -го вида; N_i — его численность; V_i — средний объем клетки.

Нужно отметить, что в 2008–2009 гг. отбор проб носил эпизодический характер: в 2008 г. пробы собраны в июне и сентябре в Малом Севане, а в 2009 г. лишь в мае, октябре и ноябре.

14–18 октября 2009 г. было проведено также изучение горизонтального и вертикального распределения фитопланктона. Пробы отбирали на глубоководных станциях 4П, 11П, 22П и 24П и мелководных участках — Аревик (5 Л-1), Чаячий остров (8 Л-1), Ласточка (3 Л-1), Шоржа (6 Л-1), Арпа (1-В), Бабаджан (3 Л-2), Гюней (14 Л-1), Арданиш (11 Л-1), Кармир (13 Л-1), Саракайя (7 Л-1), а также в истоке р. Раздан (выше плотины) (4-В) (рис. 2.2.1.1). На глубоководных станциях изучалось вертикальное распределение водорослей. Температура воды в поверхностном слое варьировала в пределах от 14 до 15 °С, а электропроводность воды находилась на уровне 600–620 мкСм/см.

Концентрацию фитопланктона осуществляли методом прямой фильтрации воды под давлением последовательно через мембранные фильтры с диаметром пор 3–5 мкм и 1.2 мкм. Пробы сгущали до объема 5 мл и консервировали уксусным йодно-формалиновым фиксатором. Биомассу фитопланктона определяли стандартным счетно-объемным методом (Методика..., 1975). Доминирующими считали таксоны, биомасса или численность которых превышала или была равна 10% от суммарных величин. Для определения пигментов фитопланктон концентрировали на стекловолокнистых фильтрах GF/C с диаметром пор 1 мкм. Пигменты определяли спектрофотометрически в смешанном 90% этаноловом экстракте. Концентрации хлорофилла *a* рассчитывали по формуле (Rowan, 1989).

Изменения в сезонной динамике фитопланктона, наблюдаемые как последовательные и закономерные смены одних видов или групп планктонных водорослей другими, зависят от изменения многочисленных факторов абиотической среды (Михеева, 1983; Трифонова, 1990; Тарасова и Буркова, 2008; Reynolds, 1990). Сдвиги в естественных флуктуаций развития фитопланктонного сообщества в те или иные годы, по мнению специалистов, нужно отнести особенностям метеорологических условий, а также условий обитания гидробионтов (гидрохимический режим, содержание биогенных элементов в среде и т.д.).

В результате изучения в составе фитопланктона выявлены три основные группы водорослей: диатомовые (Bacillariophyta), зеленые (Chlorophyta) и синезеленые (Cyanophyta). Отдельными таксонами отмечены представители желтозеленых (Xantophyta) — вид *Tribonema* sp., перидиниевых (Peridinaceae) — *Peridinium* sp., *Peridiniopsis* sp., эвгленовых (Euglenophyta) — *Trachelemonas* sp., *Trachelemonas hispida* (Perty) F. Stein ex Deflandre, *Euglena* sp. и некоторые другие, которые не вносили большой вклад в количественные показатели, однако важны с точки зрения биоразнообразия планктонного сообщества.

Исследованный период имел свои особенности: наблюдалась сукцессия на уровне не только видов, но и основных групп, формирующих сообщество. Так, например, летом 2006 г. по численности доминировали синезеленые водоросли, тогда как летом 2005 г. доминантной группой по количественным показателям были зеленые (Гамбарян и др., 2007), а в период 2007–2008 гг. в сообществе наблюдалась тенденция преобладания старых доминантов — группы зеленых водорослей.

В осенний период замещения доминантных видов наблюдалось также в группе диатомовых. Так, в октябре 2006 г. доминировали виды рода *Cyclotella*, тогда как в 2005 г. прочное место доминанты занимала *Aulacoseira granulata*, которая в 2006 г. не входила даже в комплекс субдоминант.

В октябре 2007 г. в Большом Севане доминантой по численности являлась *Cyclotella*, по биомассе — *Aulacoseira*, а в Малом Севане преобладали зеленые водоросли — по численности *Crucigenia quadrata* Morren, а по биомассе виды рода *Oocystis*. Таким образом, в октябре 2007 г. наблюдались особенности развития фитопланктона в разных частях озера, развитие фитопланктона в

Большом Севане повторяла картину динамики фитопланктона двух предыдущих лет.

В осеннем планктоне 2008–2009 гг. доминирующее место занимали синезеленые водоросли. Особо стоит отметить ведущую роль *Aphanizomenon flos-aquae* W. et. G.S. West f. *clathrata*.

Наблюдалась значительная межгодовая колебания количественных показателей фитопланктона. В исследованный период 2005 г. средняя численность составила 730 000 кл./л, а биомасса соответственно 2.81 г/м³ (Гамбарян и др., 2007), в 2006 г. численность возросла до 2 500 000 кл./л, биомасса — до 3.53 г/м³. В 2007 г. соответствующие показатели составили 1 310 000 кл./л и 3.43 г/м³. По имеющимся данным численность фитопланктона в 2008 г. была 1 710 000 кл./л, биомасса 3.79 г/м³, в 2009 г. — соответственно 828 100 кл./л и 1.9 г/м³ (рис. 2.2.2.1). Наблюдалась тенденция увеличения роли зеленых водорослей в сообществе.

Очевидны также качественные изменения, касающиеся видовой встречаемости некоторых водорослей в составе фитопланктонного сообщества. Например, виды *Cyclotella stelligera* Cleve et Grunow, *Fragilaria capucina* Desm. var *capucina* и *Ceratoneis arcus* Ehrh. из группы диатомовых водорослей, а также *Scenedesmus obtusus* Meyen из группы зеленых водорослей не были обнаружены исследователями в планктоне предыдущих лет. Отмечено также резкое уменьшение роли зеленой водоросли *Binuclearia lauterbornii* (Schmidle) Proschkina-Lavrenko в планктонном сообществе, которая появилась в озере в 1983 г. (Мнацаканян, 1984) и занимала место прочной доминанты, вплоть до периода повторного понижения (1995–2000 гг.), когда *Binuclearia lauterbornii* составляла около 98% от численности зеленых (Гамбарян, 2001). Роль вида *Binuclearia* была значительна лишь в мае 2007 г. (данные за май предыдущих двух лет отсутствуют), затем ее количество в планктоне значительно уменьшилось, что наблюдалось и в мае 2009 г.

Значительным было «цветение» синезеленого вида *Aphanizomenon flos-aquae* L. Ralfs f. *flos-aquae*, которое было зарегистрировано в июле 2006 г. В данный период средняя численность фитопланктона составила 7 000 000 кл./л и 24 000 000 кл./л в поверхностном слое. Эти данные являются максимальными показателями за весь исследованный период.

Нужно отметить, что в период «цветения» вид *Aphanizomenon flos-aquae* составил 93% общей численности сообщества и 67% общей биомассы, и уже в августе он составил всего 5% общей численности (около 44 000 кл./л).

Таким образом, летом 2006 г. в Малом Севане по численности доминировали синезеленые водоросли (88% общей численности), по биомассе — зеленые водоросли (51%) (данные летнего сезона для Большого Севана отсутствуют). Это объясняется развитием крупноклеточных форм фитопланктона, таких как виды родов *Oocystis* (большое разнообразие видов этого рода является особенностью севанского фитопланктона) и *Coelastrum microporum* Nag. По показателям биомассы субдоминантами в данный период выступали синезеленые (43%), а по численности — зеленые водоросли (10%).

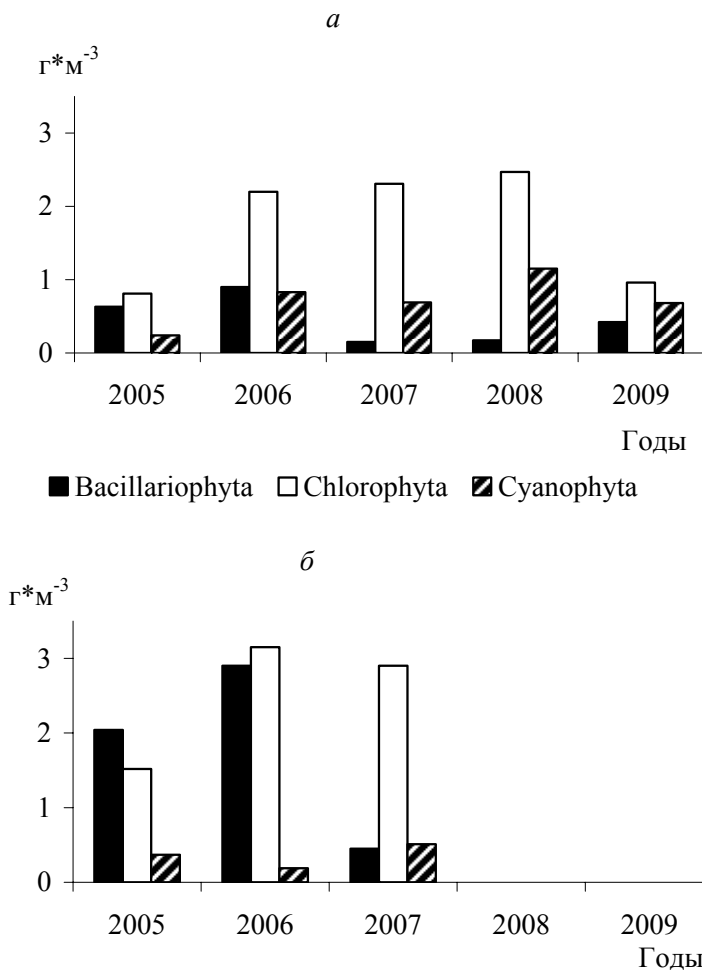


Рис. 2.2.2.1. Динамика биомассы основных групп фитопланктона в Малом (*a*) и Большом (*б*) Севане в 2005–2009 гг.

В октябре 2006 г. в Малом и Большом Севане доминирующей группой были диатомовые — *Cyclotella comta* (Ehrenb.) Kütz., *C. kuetzingiana* Thw., *C. stelligera* (Cleve & Grunow) Van Heurck, *C. menezhiniana* Kütz., *Stephanodiscus astrae* (Ehrenb.) Grunow, *S. hantzschii* Grunow. Вклад диатомовых в общую численность составил в Малом Севане 75.9%, а в общую биомассу — 59%, в Большом Севане показатели были соответственно 76 и 62%. Субдоминантами была группа зеленых водорослей, которые в Малом Севане составили 18.5% общей численности и 38.3% общей биомассы, в Большом Севане — соответственно 20.1 и 35.8%. В группе зеленых наибольшее значение в обеих частях озера имели виды рода *Oocystis* и крупноклеточный вид *Coelastrum microporum* (рис. 2.2.2.2).

Таким образом, доминирующий вид *Aulacoseia granulata* (Ehr.) Simonsen заменила *Cyclotella* sp., которая в 2005 г. являлась субдоминантой (Гамбарян и др., 2007). В октябрьском планктоне 2006 г. численность *Aulacoseira* составила всего лишь 0.7% общей численности сообщества и 1.2% общей биомассы.

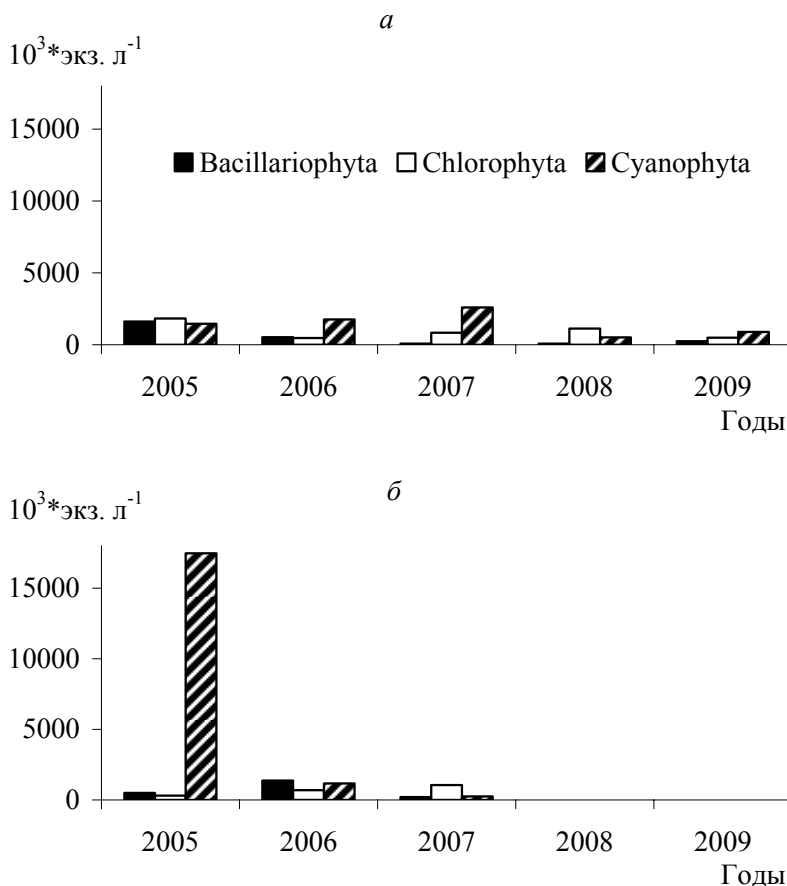


Рис. 2.2.2.2. Динамика численности основных групп фитопланктона в Малом (а) и Большом (б) Севане в 2005–2009 гг.

В ноябре наблюдалось уменьшение роли диатомовых водорослей в обеих частях озера за счет массового развития зеленых водорослей, которые в Малом Севане составили 51% общей численности и 77% общей биомассы сообщества, в планктоне Большого Севана — соответственно 49 и 70%. Преобладали виды рода *Cyclotella* (40% в Малом и 38% в Большом Севане). В Большом Севане увеличилась доля *Scenedesmus obtusus* Meуen в общей биомассе (до 33%), который в предыдущие месяцы отмечался нерегулярно. В Малом Севане по биомассе преобладали представители рода *Oocystis* (28%), субдоминантными выступали виды родов *Scenedesmus* (24%) и *Coelastrum* (26%).

В 2007 г. в фитопланктоне преобладающей группой были зеленые водоросли, субдоминанты — синезеленые. В мае количество зеленых в планктоне

Малого Севана составило 80% общей численности и 85% общей биомассы, в Большом Севане — 81 и 83% соответственно. Массового развития достигали зеленые водоросли видов *Oocystis* spp., *Binuclearia lauterbornii* (Schmidle), Proschkina-Lavrenko, *Coelastrum microporum* Nag., *Ankistrodesmus* spp. При этом синезеленые в Малом Севане составили 11% общей численности и 10% биомассы фитопланктона, в Большом Севане — 12 и 11% соответственно. Особо стоит отметить виды, которые всегда были присущи планктону оз. Севан — *Aphanothece clathrata* W. & G.S. и *Microcystis aeruginosa* (Kutzing). Виды рода *Oocystis* были доминантами, составив около 61% общей биомассы на акватории Малого Севана, а по численности преобладала *Binuclearia lauterbornii*, которая занимала 29% общей численности планктона. Уже в июле количество *Binuclearia* значительно уменьшилось, составив 3.0 и 0.4% общей численности и биомассы сообщества (рис. 2.2.2.2, 2.2.2.3).

В августе в Малом Севане доминировали отдельные виды синезеленных, например, *Aphanothece clathrata* составила 36% общей численности и 29% общей биомассы. Субдоминантами являлись зеленые водоросли *Coelastrum microporum*, *Botryococcus braunii* Kutzing.

В октябре в Большом Севане, в отличие от другой части озера, преобладали диатомовые водоросли, составив 46% общей численности. На втором месте были зеленые водоросли (27 и 36.2% соответственно). Массово развивались виды родов *Cyclotella*, *Aulacoseira*, *Fragilaria*, *Oocystis* и *Aphanothece*. В Малом Севане преобладающей группой выступили зеленые, составив 55.9% общей численности и 66.9% общей биомассы. На втором месте были синезеленые водоросли (32.8 и 31.5% соответственно). Среди отдельных видов по численности на первом месте была зеленая водоросль *Crucigenia quadrata* (31.6% от общего показателя), а по биомассе преобладали виды рода *Oocystis* (23.4% общей). Субдоминантным видом по численности выступил *Aphanizomenon flos-aquae* (15.6% от общей), а по биомассе — *Aphanothece clathrata* (15.1%).

Летом 2008 г. отмечены довольно высокие количественные показатели фитопланктона, которые в осенний период уменьшились приблизительно в два раза (за 2008–2009 гг. данные имеются только для Малого Севана). Летом основу численности составляли зеленые водоросли за счет *Crucigenia quadrata* (32%), а по биомассе доминировали виды рода *Oocystis* (35%). Субдоминантой была синезеленая *Aphanothece clathrata* (21% общей численности и 23% общей биомассы). Также следует отметить большой вклад в развитии сообщества видов *Coelastrum microporum*, *Ankistrodesmus* spp. и *Botryococcus braunii* из группы зеленых, а также виды рода *Cyclotella* из группы диатомовых. Осенний планктон отличался господством синезеленых водорослей, которые составили 68% общей численности сообщества и 59% общей биомассы. Наибольшие значения имела *Aphanothece clathrata* (67% общей численности и 57% биомассы).

Доминирование зеленых водорослей наблюдалось и в 2009 г. В мае зеленые составили 68% от средней численности сообщества и 65% от средней биомассы. Субдоминантами были диатомовые водоросли (28% общей численности и 22% биомассы). По своим численным показателям особый вклад вне-

сли виды рода *Cyclotella* (26%), по биомассе превалировали виды рода *Oocysis* (47%), которые по численности заняли место субдоминантов (14%). Также значительным был вклад *Ankistrodesmus* sp. и *Scenedesmus quadricauda* var. *setosus* Kirchn. из группы зеленых, *Stephanodiscus astrae* из группы диатомовых и *Aphanothece clathrata* из группы синезеленых водорослей. По сравнению с данными 2007 г. резко уменьшилась в планктоне доля *Binuclearia lauterbornii*.

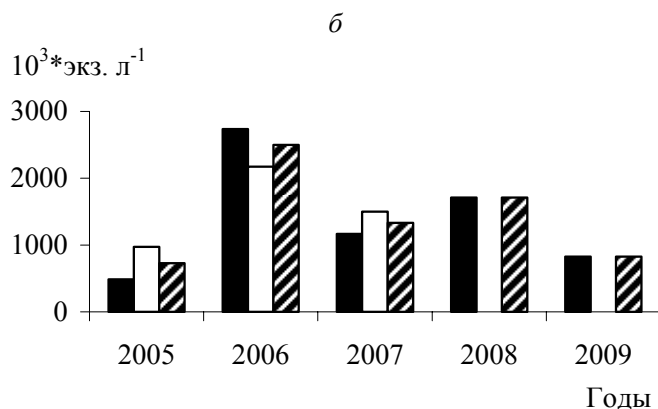
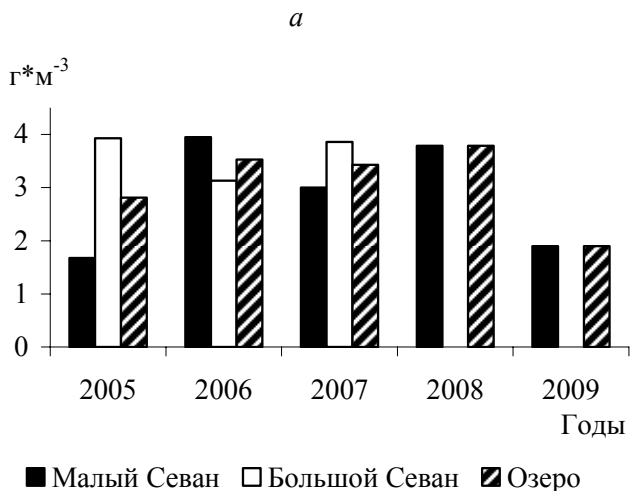


Рис. 2.2.2.3. Среднегодовые показатели биомассы (а) и численности (б) фитопланктона оз. Севан в 2005–2009 гг.

В октябре фитопланктон характеризовался низкими количественными показателями по сравнению с данными осенних съемок в предыдущие годы. По численности доминировали синезеленые (29%), по биомассе — зеленые (43%). Из отдельных видов особое значение имела *Aphanothece clathrata*, а в группе диатомовых доминировали представители центрических форм: представители

рода *Cyclotella* и *Stephanodiscus astrae*, которые всегда, даже в олиготрофный период, достигали массового развития в осенний сезон.

В ноябре в сообществе по численности и биомассе доминировали зеленые (40.4 и 46.0% соответственно) и диатомовые (40.0 и 35.5% соответственно) водоросли (рис. 2.2.2.1). Отдельными видами, составлявшими весомую долю в общих количественных показателях фитопланктона, были представители рода *Oocysis*, составившие 34% общей биомассы. Значительного количественного развития достигали также виды рода *Cyclotella* (30% общей численности), а также *A. granulata* (5%), *Aph. clathrata* (13%), *Cr. quadrata* (5%), *B. lauterbornii* (9%), *B. braunii* (6%).

Таблица 2.2.2.1. Биомасса (мг/л) основных отделов водорослей оз. Севан в октябре 2009 г.

Станции	Отделы водорослей				Всего
	Синезеленые	Диатомовые	Зеленые	Другие	
Большой Севан					
11П	0	4.1	0.14	0	4.24
22П	0.02	2.82	0.06	0	2.9
24П	0	2.68	0.11	0	2.79
Сара-Кайя	0.02	5.79	0.28	0	6.09
Кармир	0.04	2.2	0.17	0	2.41
Арданиш	1.09	2.26	0.12	0	3.47
Гюней	0.13	4.34	0.06	1.95	6.48
Бабаджян	0.02	3.56	0.32	0.08	3.98
Арпа	0.01	5.88	0.32	0	6.21
Шоржа	0.26	1.96	0.06	0.03	2.31
Малый Севан					
4П	0.14	0.66	0.06	0.05	0.92
Аревик	0.02	0.32	0.02	0	0.35
Чаячий о-в	0.03	0.61	0.02	0	0.66
Ласточка	0.02	0.29	0.04	0	0.35
Раздан	0.05	0.43	0.01	0.00	0.49

Помимо наблюдений на двух стандартных глубоководных участках с 14 по 18 октября 2009 г. было проведено исследование по расширенной сетке станций, включавшей глубоководные и мелководные участки Большого и Малого Севана. В составе осеннего фитопланктона обнаружено 40 таксонов рангом ниже рода из 7 отделов. По количеству видов преобладали зеленые водоросли — 18 видов, диатомовых насчитывалось 10 таксонов, синезеленых — 7. Биомасса фитопланктона в Малом Севане варьировала от 0.3 до 0.9 мг/л, в то время как в Большом Севане ее значения изменялись от 2.3 до 6.5 мг/л (табл. 2.2.2.1).

Ведущей группой по вкладу в суммарную биомассу были диатомовые водоросли, составлявшие от 65 до 97% общей биомассы. На некоторых станциях заметного развития достигали синезеленые (до 32%) и зеленые (до 11%) водоросли. В целом, доля синезеленых была больше в Малом Севане (4–15%) за

исключением мелководных станций Арданиш (32%) и Шоржа (11%) в Большом Севане. На других участках Большого Севана представленность этой группы была незначительна. На всех станциях основным доминирующим видом была *Cyclotella kuetzingiana*, как правило, формируя монодоминантные сообщества (более 85% суммарной биомассы). На станциях 4П и Арданиш субдоминантом была *Anabaena flos-aquae*. В Сара-Кайя вторым доминантом зафиксирован *Stephanodiscus niagarae*, на ст. Ласточка — *Aulacoseira granulata*, а на ст. Гюней — *Vacuolaria* sp. Также стоит отметить заметное развитие *Oocystis lacustris* и *Oocystis submarina*.

По численности ведущими группами были синезеленые (при доминировании *Aphanothece clathrata*) и диатомовые (при доминировании *Cyclotella kuetzingiana*) водоросли. По биомассе доминировала *Cyclotella kuetzingiana* (80%), причем на разных глубинах состав сообществ планктонных водорослей не изменялся.

В целом, исследованный период имел свои особенности: наблюдалась сукцессия на уровне не только видов, но и основных групп, формирующих сообщество. Так, например, летом 2006 г. по численности доминировали синезеленые водоросли, тогда как летом 2005 г. доминантной группой были зеленые (Гамбарян и др., 2007), также как и в период 2007–2008 гг. Очевидны и качественные изменения, касающиеся встречаемости некоторых видов водорослей в составе фитопланктона. В частности, виды *Fragilaria capucina* Desm. и *Ceratoneis arcus* Kutz. из группы диатомовых водорослей, а также *Scenedesmus obtusus* Meyen из группы зеленых водорослей не были отмечены исследователями в планктоне предыдущих лет. Отмечено также резкое уменьшение роли зеленой водоросли *Binuclearia lauterbornii*, которая появилась в озере в 1983 г. (Мнацаканян, 1984) и занимала место прочной доминанты, вплоть до периода повторного понижения уровня (1995–2000 гг.), когда *Binuclearia lauterbornii* составляла около 98% общей численности зеленых (Гамбарян, 2001). Роль *Binuclearia* была значительна лишь в мае 2007 г. (данные за май предыдущих двух лет отсутствуют), затем ее количество значительно уменьшилось, что наблюдалось и в мае 2009 г.

«Цветение» воды синезеленым *Aphanizomenon. flos-aquae* в июле 2006 г. свидетельствует о повторяемости процессов в озере при наличии определенных условий. Этот вид-индикатор эвтрофирования впервые зарегистрировался в озере в 1974 г. (Легович, Мешкова, неопубликованные данные, цит. по: Казарян, 1979; Парпаров, 1979), а в 1975 г. инициировала более интенсивное «цветение» по сравнению с *Anabaena* (Парпаров, 1979). В 2006 г. в поверхностном слое ее численность составила около 23.5 млн. кл./л (в среднем около 6.5 млн. кл./л). Это максимальные показатели за весь исследованный период и сравнимы с наибольшим показателем численности в самый эвтрофный период озера. Как отмечает Легович (1979), в 1968 г. – в период самого интенсивного «цветения» показатель численности *Anabaena* составил 23 млн. кл./л.

Если в летнем планктоне зафиксированы значительные изменения, связанные, прежде всего, с увеличением доли синезеленых водорослей и, как следствие, частым «цветением» воды, то состав доминирующих комплексов в осенние месяцы обнаруживает большое сходство с предыдущими десятилетиями.

Так, в 1930–40-е гг. *Stephanodiscus astraea* (Ehr.) Grun. наряду с *Cyclotella kuetzingiana* был одним из наиболее массовых видов (Владимирова, 1947) с одним из максимумов развития осенью. Следует отметить, что в последние годы в систематике диатомовых водорослей произошли серьезные изменения, и, как считают авторы работы, посвященной изучению центрических диатомей оз. Севан (Генкал, Никулина, 1991), к формам *S. astraea* относили *Stephanodiscus cf. alpinus* Hust., *S. niagarae* Ehr., *S. rotula* (Kütz.) Hendeby. В дальнейшем обзоре мы оставляем название этого вида так, как он указан у авторов, но ряд других таксонов приводим с учетом современной номенклатуры (например, *Melosira granulata* (Ehr.) Ralfs заменена на *Aulacoseira granulata*). Описанные выше сообщества наблюдались и в 1940-е (Стройкина, 1953), и 1950-е (Мешкова, 1962) гг., при этом биомасса и численность видов рода *Cyclotella* в осенний период увеличивалась к концу 1950-х по сравнению с теми же сроками в предыдущие годы. В эти же годы значительного развития в осенние месяцы достигали виды рода *Oocystis*, в частности *O. lacustris* (Мешкова, 1962). Другим характерным видом фитопланктона в октябре – ноябре был *Aphanothece clathrata* (Владимирова, 1947; Мешкова, 1962), большая численность которого отмечена и в наших пробах. Первые признаки эвтрофирования озера в результате искусственного понижения его уровня проявились в 1964 г., когда наблюдали «цветение» воды в результате массового развития синезеленных водорослей рода *Anabaena*, причем высокая численность *A. lemmermannii* и *A. flos-aquae* отмечалась уже и в октябре 1979–1981 гг., в качестве доминанта присутствует также *Stephanodiscus astraea* (Никулина, Мнацаканян, 1984). В начале 1970-х гг. в планктоне появляется вид, характерный для эвтрофных водоемов — *Aulacoseira granulata* (Легович, 1979). В наших пробах этот таксон встречался постоянно. Следующие данные уже относятся к 90-м гг. XX-го века.

В октябре 1990 г. наблюдался пик в динамике биомассы фитопланктона. Диатомовые водоросли в этот период составляли 8% общей численности и 45% биомассы фитопланктона (Микаэлян, 1996). Биомасса *Stephanodiscus astraea* в октябре составила 0.72 мг/л, синезеленых — 0.2 мг/л. Доминантом был *Aphanothece clathrata*, который составлял 25% общей численности синезеленых и 93% их биомассы. Биомасса *Anabaena flos-aquae* была незначительной — 0.02 мг/л. Также осенью 1990 г. на ст. 22П доминировали хлорококковые *Eutetramorus fottii* и *Oocystis rhomboidea* (Худоян, 1994), виды, встречавшиеся и у нас, но в незначительном количестве. В сентябре – ноябре 1991 г. по сравнению с предыдущими сроками биомасса фитопланктона снизилась до 0.89 мг/л в Большом Севане и 1.34 мг/л в Малом Севане. Преобладающей группой выступали диатомовые, в частности *Stephanodiscus astraea*, *Asterionella formosa*, несколько увеличивалась доля *Navicula* и *Surirella* (Микаэлян, 1996, Худоян, 1994). Осенью 1995 г. (сентябрь – октябрь) в фитопланктоне доминировали диатомовые с наибольшим развитием в сентябре (91% общей биомассы) и несколько меньшими значениями в октябре (87%). Доминирующими видами были *Aulacoseira granulata*, *Stephanodiscus astraea*, *Cyclotella comta*, виды рода *Navicula* (Гамбарян, 2001). Наибольшее значение биомассы *Aulacoseira granu-*

lata (0.9 мг/л) отмечалось в сентябре. Зеленые в сентябре – октябре составляли лишь 9% общей биомассы. В октябре, как и в предыдущие годы, увеличивалась доля *Aphanothece clathrata*, которая достигала 21% общей численности и 4% общей биомассы фитопланктона (Гамбарян, 2001).

В сентябре – ноябре 1997 г. в Малом Севане доминирующими видами диатомовых были *Stephanodiscus astraea*, в ноябре также *Fragilaria crotonensis*. В Большом Севане в сентябре преобладали *Stephanodiscus astraea*, *Aulacoseira granulata*, *Navicula* sp. В ноябре *Fragilaria crotonensis* заменяла *Navicula* sp., а резкое увеличение численности и биомассы диатомовых водорослей в ноябре происходило за счет *Aulacoseira granulata*. Значительного развития в Большом Севане в ноябре достигала также *Fragilaria crotonensis* (Гамбарян, 2001).

В ноябре 1998 г. в Малом и Большом Севане наблюдалось увеличение численности и биомассы синезеленой *Aphanothece clathrata* (до 32% общей численности и 57% общей биомассы фитопланктона) (Гамбарян, 2001).

Осенью 1999 г. значительного развития достигали зеленые водоросли из рода *Oocystis* и *Pediastrum boryanum*. В сентябре – октябре при одинаковой биомассе отмечено значительное колебание численности диатомовых за счет большего развития *Aulacoseira granulata* в сентябре и *Stephanodiscus astraea*, *Cyclotella comta* (Ehr.) Kütz. и *Meridion circulare* (Grev.), *C. agardh* — в октябре. Количество *Aphanothece clathrata* сравнительно возросло в октябре, составив 7% общей численности и 9% общей биомассы (Гамбарян, 2001).

Как уже было отмечено выше, в октябре 2006 г. доминантами были виды рода *Cyclotella*, тогда как в 2005 г. преобладала *Aulacoseira granulata*, которая в 2006 г. не входила даже в комплекс субдоминантов. В октябре 2007 г. в Большом Севане доминировала по численности *Cyclotella*, а по биомассе — *Aulacoseira*. В Малом Севане превалировали зеленые водоросли, по численности *Crucigenia quadrata*, а по биомассе *Oocystis* sp. Следует отметить значительные колебания количественных показателей фитопланктона (рис. 2.2.2.3). Наблюдалась тенденция увеличения роли зеленых водорослей в сообществе. В осеннем планктоне 2008–2009 гг. стоит отметить значительное развитие *Aphanothece clathrata*.

Помимо численности и биомассы фитопланктона было изучено вертикальное и горизонтальное распределение хлорофилла *a*. Содержание этого пигмента варьировало по акватории озера (табл. 2.2.2.2).

В Большом Севане наблюдались более высокие концентрации пигментов, чем в Малом. На центральных станциях Большого Севана в поверхностном слое концентрации хлорофилла изменялись от 1.7 до 3.0 мкг/л. На мелководьях Большого Севана разброс значений был выше — от 1.9 на ст. Кармир до 11.9 мкг/л на ст. Арданиш, причем это максимальная концентрация за период исследований. Высокое содержание хлорофилла *a* наблюдалось также на ст. Гюней (8.7 мкг/л). На остальных мелководных участках Большого Севана значения показателя варьировали в узких пределах: от 2.2 до 4.2 мкг/л. На центральной ст. 4П в Малом Севане отмечена наименьшая за период изучения концентрация — 1.4 мкг/л. На мелководьях этой части озера содержание пигментов также было невысоким — от 1.8 до 2.1 мкг/л. На глубоководных стан-

циях хлорофилл *a* по вертикали распределялся неравномерно (рис. 2.2.2.4). Наибольшие концентрации пигмента отмечены на глубинах 20–30 м на ст. 4П, 10–20 м на ст. 11П, 5–20 м на ст. 22П и 5–10 м на ст. 24П.

Таблица 2.2.2.2. Концентрация хлорофилла *a* (мкг/л) в поверхностном слое оз. Севан в октябре 2009 г.

Станция	Хлорофилла <i>a</i>	
	Большой Севан	
11П		2.00
22П		1.68
24П		3.02
Сара-Кайя		2.19
Кармир		1.87
Арданиш		11.88
Гюней		8.72
Бабаджян		3.90
Арпа		3.87
Шоржа		4.20
	Малый Севан	
4П		1.39
Аревак		1.76
Чаячий о-в		2.06
Ласточка		1.86
Раздан		10.59

Полученные значения хлорофилла *a* характерны для водоемов мезотрофного статуса. Концентрации хлорофилла *a*, которые наблюдались на центральных станциях озера, находятся в рамках, которые были характерны для водоема в этот период в 1970–80-е гг. Так, осенью 1975 г., когда пробы отбирали 2 раза в месяц, на ст. 4П содержание хлорофилла варьировало от 1.1 до 1.7 в сентябре и от 1.3 до 3.1 мкг/л в октябре, а на ст. 22П составляло 1.3 мкг/л (Парпаров, 1979). В сентябре и октябре следующего года концентрации были выше: на ст. 4П эти величины составили соответственно 4.2 и 3.0–5.4, а на ст. 22П — 6.5 и 4.9 мкг/л (Парпаров, 1979). В сентябре 1981 г. содержание хлорофилла *a* в Малом Севане равнялось 1.0 мкг/л, а в Большом — 2.6 мкг/л (Никулина, 1984). В октябре 2009 г. на мелководьях Арданиш и Гюней, а также в истоке р. Раздан было существенно выше и соответствовало концентрациям, наблюдаемым в эвтрофных водоемах.

Таким образом, в 2005–2009 гг. в формировании фитопланктона основную роль играли три группы водорослей: зеленые, синезеленые и диатомовые. В составе фитопланктона по сравнению с данными, полученными в прошлые годы, происходили заметные изменения. В частности, появились виды *Fragilaria capucina*, *Cyclotella stelligera* и *Ceratoneis arcus* из отдела диатомовых, *Scenedesmus obtusus* из зеленых. Также отмечено резкое уменьшение роли зеленой водоросли *Binuclearia lauterbornii*, в то же время наблюдалось увеличение роли видов рода *Oocysis*. Отмечено массовое развитие синезеленых во-

дорослей, прежде всего *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs, который является потенциально токсичным видом, способным вызвать аллергию (4th Meeting ..., 2004).

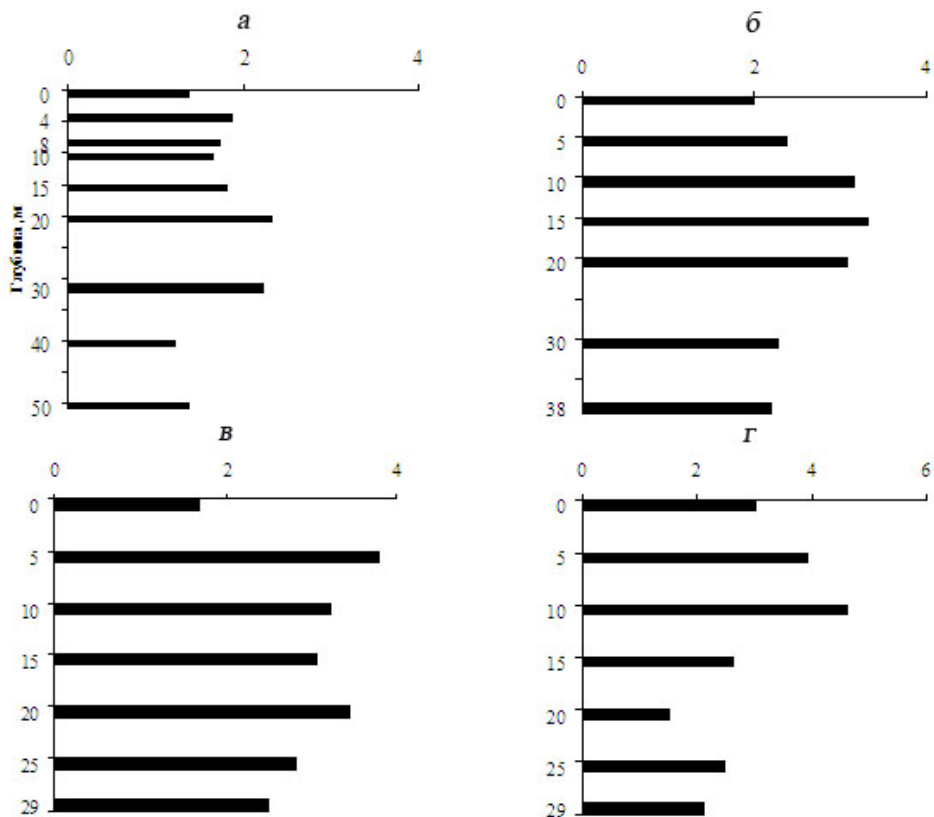


Рис. 2.2.2.4. Вертикальное распределение хлорофилла *a* на станциях 4П (а), 11П (б), 22П (в), 24П (г) оз. Севан в октябре 2009 г.

Также опасность для водоема представляет интенсивная вегетация видов, относящихся к родам *Microcystis*, *Anabaena*. Визуальные наблюдения, а также эпизодически отобранные пробы обнаруживают пятна «цветения» в некоторых частях озера. Так, при исследовании проб, отобранных 9-го июля 2010 г. близ Чаячьего острова зарегистрирована бурно развившаяся *Anabaena flos-aquae* (Овсепян, неопубликованные данные). Это показывает, что при наличии оптимальных условий в пелагиали озера, вероятно, будут повторяться «цветения» и данным видом, как и в случае *Aphanizomenon flos-aquae* в июле 2006 г. Этому может способствовать обогащение озера дополнительными количествами биогенных элементов с затопленных прибрежных районов озера в связи с продолжающимся повышением уровня воды.

Средние величины биомассы фитопланктона и хлорофилла *a*, согласно принятой шкале трофности (Абакумов, 1984; Трифонова, 1990), соответствуют показателям мезотрофных озер.

Следовательно, при повышении уровня воды в последние годы (около 1.5 м), экосистема оз. Севан находится в нестабильном состоянии и нуждается в детальных и постоянных исследованиях. Особо опасным является уменьшение разнообразия водорослей, непредсказуемая сукцессия видов, а также увеличение в планктоне доли синезеленных водорослей (цианобактерий).

Обработка материалов 2009 г. была выполнена в рамках проекта МК-5872.2010.4.

2.4. КОЛИЧЕСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ БАКТЕРИОПЛАНКТОНА В ОЗЕРЕ СЕВАН*

Большинство горных озер — это относительно простые экосистемы с низким биоразнообразием и короткими пищевыми сетями. В таких экосистемах обычно доминируют микробные пищевые сети, в которых главную роль играют гетеротрофные бактерии (High ..., 1988; Straškrabová et al., 1999). Бактерии являются основными потребителями автохтонных и аллохтонных органических веществ, катализаторами ключевых этапов круговоротов элементов и важным пищевым ресурсом для простейших и многоклеточного зоопланктона. Усваивая растворимые органические соединения, недоступные другим гидробионтам, бактерии продуцирует биомассу, которая составляет значительную часть суммарной биомассы озерного планктона, и формирует основу микробных пищевых сетей (Azam et al., 1990). Поэтому для понимания структурно-функциональной организации экосистем горных озер необходимо знать уровень количественного развития, продуктивность и структуру бактериопланктона, а также факторы, контролирующие его развитие.

Севан — крупнейшее озеро Кавказа и одно из крупнейших горных озер мира. Его микробиологические исследования начались в 50-х гг. прошлого века (Гамбарян, 1968). Однако с 1980-х гг. эти исследования не проводились. В настоящем разделе обсуждаются результаты исследований пространственно-временного распределения и размерно-морфологической структуры бактериопланктона оз. Севан в современный период.

Материалы для работы получены во время совместных экспедиций института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН и института гидроэкологии и ихтиологии НАН РА на оз. Севан 13–17 октября 2005 г., 3–9 июля 2007 г. и 14–18 октября 2009 г. Отбор проб воды проводили 4-х литровым плексигласовым батометром Руттнера на глубоководных и прибрежных участках водоема (рис. 2.2.1.1). Сразу после отбора пробы фиксировали глутаральдегидом до конечной концентрации 1%, хранили в темноте при температуре 4 °C и обрабатывали в течение месяца.

Общее количество и размеры бактериопланктона определяли методом эпифлуоресцентной микроскопии с использованием флуорохрома 4',6-диамидино-2-фенилиндола (ДАФИ) (Porter, Feig, 1980). Конечная концентрация красителя в пробе составляла 10 мкг/мл. 2–5 мл воды озера фильтровали через черные ядерные фильтры «Nuclepore» с диаметром пор 0.2 мкм. Фильтры просматривали под микроскопом Olympus BX51 (Япония) с системой анализа изображений при увеличении 1000 раз и освещении ультрафиолетовыми лучами и определяли общее количество бактериопланктона и численность различных размерно-морфологических групп бактерий: мелких и крупных

* ¹Косолапов Д.Б., ¹Романенко А.В., ¹Копылов А.И., ²Минасян А.М., ²Варданян Г.С.

¹Учреждение Российской академии наук Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, 152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, dkos@ibiw.yaroslavl.ru; ²Институт гидроэкологии и ихтиологии НЦЗГЭ НАН РА, ул. Паруйра Севака, 7, 0014 г. Ереван, Армения.

(длиной более 2 мкм) одиночных, нитей, бактерий, прикрепленных к частицам детрита и образующих микроколонии. На каждом фильтре подсчитывали не менее 400 клеток в 10–20 полях зрения и измеряли не менее 100 клеток. Объемы бактерий вычисляли по формуле объема цилиндра с закругленными концами: $V = (\pi/4) \times W^2 \times (L - (W/3))$, где V — объем, мкм³, W — диаметр, мкм, и L — длина клетки, мкм (Krambeck et al., 1981). Сырую биомассу бактерий вычисляли путем умножения их численности на средний объем клеток. Содержание углерода в сырой биомассе бактерий (C , фг С/кл) рассчитывали согласно по уравнению: $C = 120 \times V^{0.72}$, где V — объем бактериальной клетки, мкм³ (Norland, 1993).

Параллельно с определением численности бактериопланктона на каждом из фильтров учитывали как минимум 30 делящихся бактериальных клеток. Путем деления их численности на общее количество бактериопланктона, рассчитывали частоту (долю) делящихся клеток (ЧДК) (Newell, Christian, 1981).

Анализ результатов определения количества бактерий методом эпифлуоресцентной микроскопии позволил выявить особенности пространственного распределения бактериопланктона по акватории оз. Севан в современный период. Количественное развитие бактерий в водной толще озер зависит от взаимодействия множества биотических и абиотических факторов. Такие факторы как постоянное ветровое перемешивание и слабая изрезанность береговой линии способствуют выравниванию пространственного распределения гидрохимических и гидробиологических характеристик водной толщи. Тем не менее, в распределении бактерий можно выделить некоторые неоднородности.

В октябре 2005 г. численность и биомасса бактериопланктона изменялись по акватории озера в пределах $(1.98\text{--}5.86) \times 10^6$ кл./мл (в среднем 3.14×10^6 кл./мл; коэффициент вариации, $CV = 37.5\%$) и $36.0\text{--}89.7$ мг С/м³ (в среднем 56.4 мг С/м³, $CV = 34.0\%$), соответственно (табл. 2.4.1). Максимальных значений эти показатели достигали в глубоководной части Большого Севана (ст. 16П), минимальные — в Малом Севане (станции 9П и 4Л-1).

В начале июля 2007 г. количественные показатели развития бактериопланктона были выше, чем осенью 2005 г., и в среднем для поверхностного слоя воды озера составляли $(6.76 \pm 2.24) \times 10^6$ кл./мл и (175 ± 57) мг С/м³, соответственно. Высокие значения численности и биомассы бактерий регистрировались в литоральной зоне озера (табл. 2.4.2). Интересно отметить, что наиболее крупные размеры бактерии (средний объем клеток 0.212 мкм³) имели в прибрежном мелководье вблизи впадения р. Гаварагет (ст. 2Л-1), но из-за минимальной численности (3.14×10^6 кл./мл), их биомасса была небольшой.

В октябре 2009 г. численность и биомасса бактериопланктона были близки к таковым в июле 2007 г. и составляли в среднем $(6.04 \pm 1.71) \times 10^6$ кл./мл и 164 ± 46 мг С/м³, соответственно (табл. 2.4.3). Максимальные значения численности (8.54×10^6 кл./мл) и биомассы (235 мг С/м³) обнаружены в прибрежно-мелководной зоне Малого Севана (ст. 3Л-1).

В среднем количество, средний объем клеток и биомасса бактериопланктона в литорали озера составили $(5.96 \pm 2.58) \times 10^6$ кл./мл, 0.121 ± 0.038 мкм³ и

157 ± 74 мг С/м³, соответственно), что в 1.22, 1.17 и 1.37 раза выше этих показателей в пелагиали. Коэффициенты вариации численности и биомассы бактерий в литорали составили 43.4 и 47.1%, а в пелагиали — 39.7 и 43.3% соответственно.

Таблица 2.4.1. Распределение бактериопланктона по акватории озера 13–17 октября 2005 г.

Ст.	N, 10 ⁶ кл./мл	V, мкм ³	B, мг С/м ³	Доля в суммарной биомассе бактерий, %				Агрегирован- ные, % N
				Одиночных		Нитей	Агрегиро- ванных	
				< 2 мкм	> 2 мкм			
Малый Севан								
9П	1.98	0.087	41.0	40.15	9.62	3.83	46.40	62.1
4Л1	2.25	0.061	36.0	45.57	1.18	0.95	52.30	76.4
4В	3.13	0.097	70.2	34.65	2.21	1.74	61.40	71.6
11П	3.68	0.075	68.5	27.05	3.61	0.74	68.6	79.4
Большой Севан								
16П	5.86	0.057	89.7	20.03	2.02	2.35	75.60	88.5
17П	2.21	0.068	38.3	45.40	6.60	0.87	47.13	66.0
22П	3.91	0.078	74.6	50.59	1.80	0.47	47.14	74.8
24П	2.71	0.058	41.8	20.56	3.73	1.61	74.1	84.6
4Л2	2.18	0.073	39.7	45.00	9.75	2.94	42.31	59.4
16Л1	3.50	0.074	64.3	18.28	1.16	0.56	80.00	84.4

Таблица 2.4.2. Распределение бактериопланктона по акватории озера 3–9 июля 2007 г.

Ст.	N, 10 ⁶ кл./мл	V, мкм ³	B, мг С/м ³	Доля в суммарной биомассе бактерий, %				Агрегирован- ные, % N	ЧДК, % N
				Одиноч- ных	Ни- тей	На дет- рите	В микро- колониях		
Малый Севан									
2П	5.11	0.140	149	98.26	0.35	1.39	0	0.74	1.85
4П	6.87	0.094	151	97.00	0.47	0.54	1.99	0.87	2.15
9П	5.40	0.084	109	92.98	0	1.72	5.30	1.22	1.92
9Л1	8.87	0.107	213	95.26	0	4.74	0	1.56	1.42
8Л1	9.14	0.136	260	98.9	0	1.10	0	0.52	1.38
6Л1	5.66	0.088	118	98.4	0	1.6	0	1.00	2.61
2Л1	3.14	0.212	123	90.1	2.01	7.89	0	11.60	4.30
4В	9.19	0.138	283	96.27	0.46	2.81	0.46	3.62	1.34
Большой Севан									
22П	4.09	0.172	138	95.00	0.89	4.11	0	3.53	2.07
24П	7.53	0.099	171	93.7	0	1.13	5.17	1.42	2.34
30П	6.83	0.138	168	92.29	0.92	0.91	5.88	4.80	1.78
12Л1	9.65	0.101	222	94.40	0.55	5.05	0	2.99	1.11

Таблица 2.4.3. Распределение бактериопланктона по акватории озера 14–18 октября 2009 г.

Ст.	N, 10 ⁶ кл./мл	V, мкм ³	B, мг С/м ³	Доля в суммарной биомассе бактерий, %					Агрегиро- ванные, % N	ЧДК, % N
				Одиночных		Нитей	На дет- рите	В микроко- лониях		
				< 2 мкм	> 2 мкм					
Малый Севан										
4П	4.40	0.144	130.6	71.75	14.92	0.80	5.43	7.10	11.58	1.49
9Л1	2.38	0.131	66.2	79.40	12.68	1.02	5.53	1.37	8.77	2.75
3Л1	8.54	0.129	235.0	85.75	6.59	0.89	2.69	4.08	8.12	1.53
6Л1	7.26	0.139	210.5	56.86	13.33	0.89	24.7	4.22	19.69	1.35
4В	5.16	0.120	134.6	71.10	12.50	0.19	7.47	8.74	18.22	1.27
11П	6.56	0.114	164.7	65.43	17.35	1.08	12.8	3.34	31.31	1.00
Большой Севан										
22П	4.83	0.122	127.5	67.98	21.58	1.46	7.47	1.51	9.92	0.68
24П	6.99	0.119	180.9	81.75	12.79	2.66	2.01	0.79	1.79	1.87
11Л1	6.21	0.122	163.8	83.96	11.59	0.79	2.51	1.15	3.85	2.11
13Л1	6.40	0.111	157.3	71.06	14.82	1.97	3.23	8.92	8.29	3.07
14Л1	5.95	0.128	162.4	69.23	17.96	0.45	8.99	3.37	9.31	1.65
7Л1	7.92	0.085	160.7	83.20	12.31	0.44	2.46	1.59	5.47	1.65
12Л1	7.38	0.154	230.3	83.11	7.55	1.73	4.17	3.44	8.88	1.33
3Л2	7.20	0.146	216.0	46.42	9.35	0.80	40.5	2.93	28.11	1.36
1В	3.37	0.194	124.1	84.32	11.19	1.46	0.32	2.71	5.69	0.97

Озеро состоит из двух частей, отличающихся по времени образования и морфометрии — Малого и Большого Севана. Однако различий в уровне количественного развития бактериопланктона между ними обнаружено не было: средние значения численности в этих двух частях оказались равными $(5.48 \pm 1.88) \times 10^6$ и $(5.33 \pm 1.76) \times 10^6$ кл./мл, биомассы — 140 ± 55 и 136 ± 56 мг С/м³, соответственно.

Часто наибольшие значения численности и биомассы бактерий регистрировались в глубине водной толщи озера, хотя характер вертикального распределения может быть различным. Примеры вертикального распределения бактериопланктона показаны на рис. 2.4.1–2.4.3. Максимальные значения численности и биомассы бактерий регистрировались в подповерхностных слоях воды Севана, в зоне термоклина и в придонных горизонтах. Часто максимумы были приурочены к зонам скопления сигов. Иногда в вертикальном распределении наблюдалось несколько пиков. Более неравномерным распределение бактерий было в период летней температурной стратификации водной толщи.

Вертикальное распределение бактериопланктона в озерах определяется в первую очередь характером перемешивания водных масс, температурным и кислородным режимами, и тесно связано с распределением органических субстратов, соединений биогенных элементов, фитопланктона, зоопланктона и простейших организмов. В поверхностных слоях воды горных озер на развитие микроорганизмов негативно влияет ультрафиолетовая солнечная радиация, хотя

различные компоненты микробных пищевых сетей обладают различной чувствительностью к ее воздействию (Sommaruga et al., 1999).

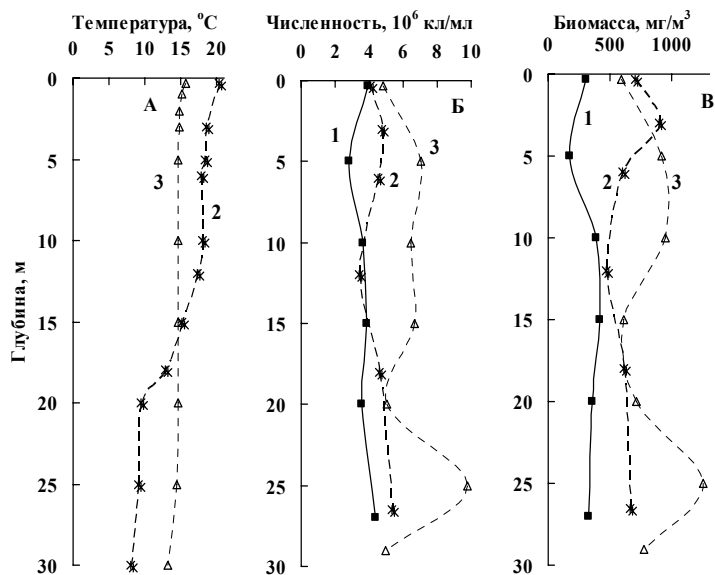


Рис. 2.4.1. Вертикальное распределение температуры (А), численности (Б) и биомассы (В) бактериопланктона в Большом Севане (ст. 22П, глубина 30 м) 14.10.2005 (1), 07.07.2007 (2) и 16.10.2009 (3).

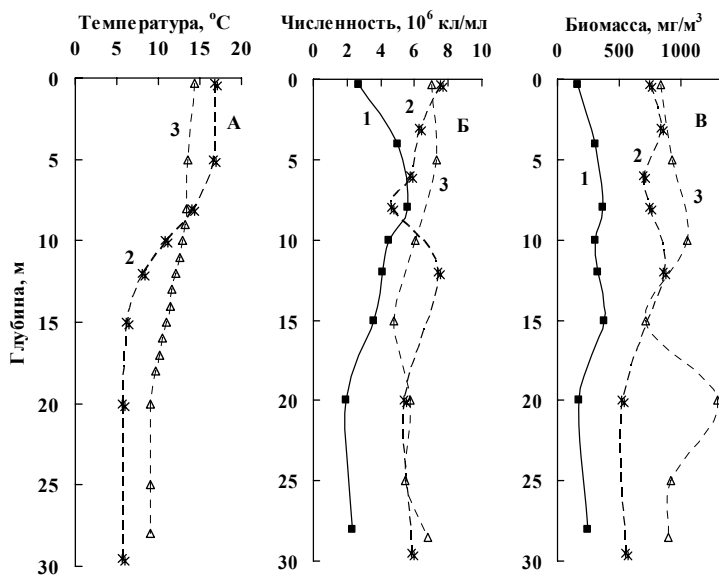


Рис. 2.4.2. Вертикальное распределение температуры (А), численности (Б) и биомассы (В) бактериопланктона в зоне температурного купола в Большом Севане (ст. 24П, глубина 30 м) 14.10.2005 (1), 09.07.2007 (2) и 16.10.2009 (3).

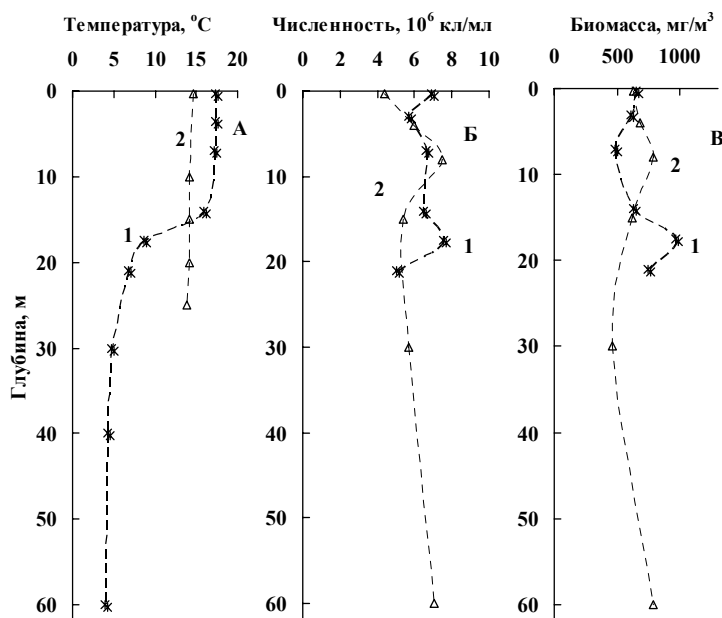


Рис. 2.4.3. Вертикальное распределение температуры (А), численности (Б) и биомассы (В) бактериопланктона в Малом Севане (ст. 4П, глубина 62 м) 03.07.2007 (1) и 14.10.2009 (2).

На рис. 2.4.4. представлена сезонная динамика бактериопланктона в открытой прибрежно-мелководной зоне у о. Чаячий в Малом Севане (ст. 8Л-1). С апреля по август количество бактерий изменялось в пределах $(4.69-12.46) \times 10^6$ кл./мл. Максимальное значение этого параметра было зарегистрировано в начале мая, а минимальное — в конце июня («фаза чистой воды»). Интересно отметить, что в последнем случае бактерии имели наибольшие размеры — средний объем клеток составлял 0.176 мкм^3 . Минимальные объемы клеток и биомасса бактерий были обнаружены в конце апреля, а уже в начале мая биомасса достигала максимального за период исследования значения 322 мг С/м^3 .

Сезонное распределение биомассы бактериопланктона было более равномерным, чем его численности с четко выраженным минимумом в конце апреля и максимумом в начале мая (рис. 4.4.4 В). В связи с этим важно отметить, что в конце апреля обнаружено максимальное количество делящихся клеток (160×10^3 кл./мл), которые составляли 1.91% общего количества бактерий (рис. 4.4.4 Д). Это свидетельствует о том, что бактерии в этот период, совпадающий с увеличением температуры воды, активно размножались. Коэффициенты вариации для численности, объема клеток и биомассы бактерий составили 23.3, 28.3 и 29.2%, соответственно.

За весь период наблюдения в составе сообщества доминировали одиночные клетки. Агрегированные бактерии составляли не более 4.22% общего количества бактериопланктона (рис. 4.4.4 Г). Нитевидные формы были обнаружены только в конце мая, когда их численность и биомасса достигали 3.14×10^3 кл./мл и 17.9 мг/м^3 .

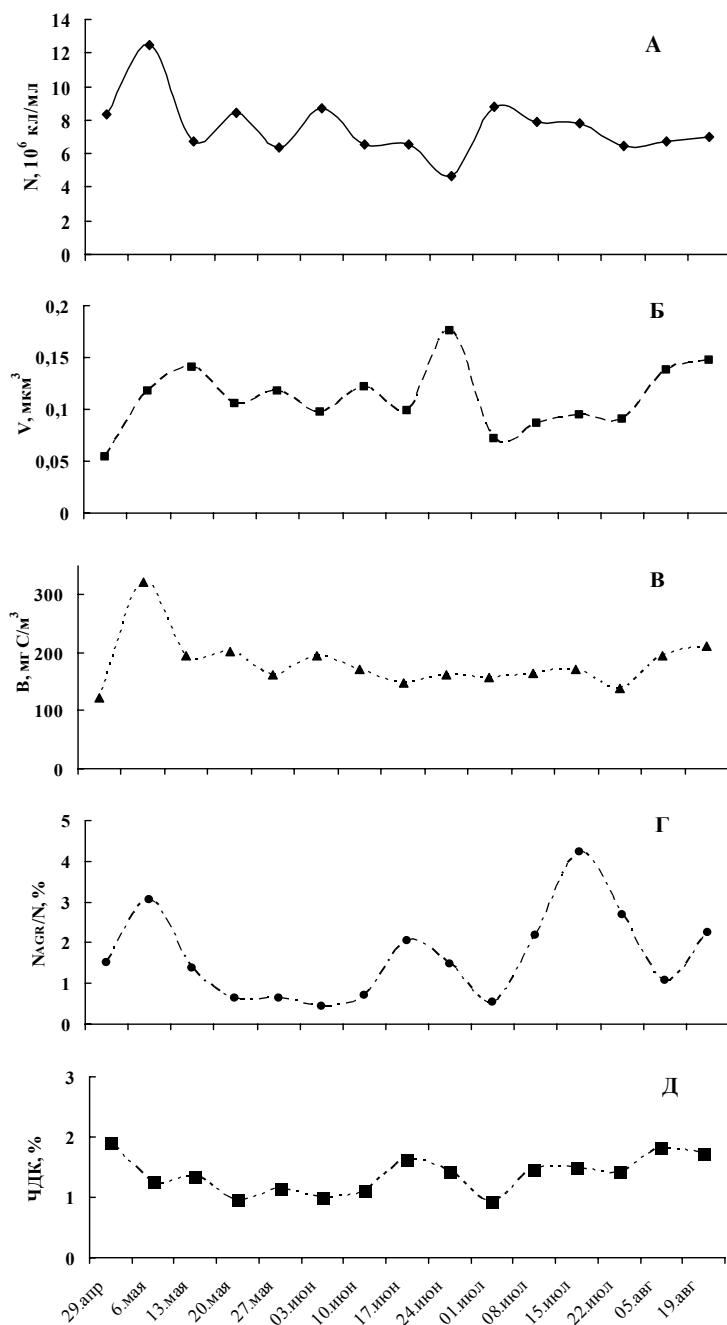


Рис. 2.4.4. Сезонные изменения численности (А), среднего объема клетки (Б) и биомассы (В) бактериопланктона, а также доли в нем (% от общего количества) агрегированных (Г) и делящихся (Д) клеток в литорали озера (ст. 8Л-1) в апреле–августе 2009 г.

Не только уровень количественного развития бактериопланктона оз. Севан, но и его размерно-морфологическая структура испытывала заметные межгодовые колебания, что, по-видимому, отражает постоянно меняющиеся условия его обитания в озере, вызванных колебаниями уровня воды, усилением рекреационной нагрузки, неравномерным характером выпадения атмосферных осадков и т.д.

2005 г. характеризовался не только более низким общим количеством бактерий, но и более высокой численностью агрегированных бактерий, главным образом, бактерий, прикрепленных к частицам взвеси. В этом году бактерии, ассоциированные с частицами детрита, доминировали в сообществе, составляя в среднем $66.2 \pm 24.0\%$ численности и $53.0 \pm 23.6\%$ биомассы бактериопланктона (табл. 2.4.1). Клетки, образующие микроколонию, удалось обнаружить только в одной пробе, взятой в придонном горизонте в глубоководной части Малого Севана (ст. 4П). Вторым по важности компонентом были мелкие одиночные бактерии, обычно доминирующие в бактериопланктоне большинства водоемов. В оз. Севан в 2005 г. они составляли в среднем $34.2 \pm 17.4\%$ суммарной биомассы бактерий. На их долю приходилось более половины бактериальной биомассы только в зоне температурного купола (ст. 24П) в Большом Севане в слоях ниже 12 м (до 79.4% у дна). В придонном слое воды на ст. 22П, напротив, доля мелких одиночных бактерий в биомассе бактериопланктона оказалась минимальной — 9.7% . Крупные палочки длиной более 2 мкм и нитевидные формы были минорными компонентами бактериального сообщества, на долю которых приходилось в среднем $6.4 \pm 5.5\%$ и $3.0 \pm 3.7\%$ биомассы бактериопланктона, соответственно. Однако в некоторых случаях эти группы вносили заметный вклад в формирование биомассы бактериопланктона: палочки — до 21.9% на ст. 24П на глубине 20 м, а нити — до 16.9% на ст. 24П (15 м).

По-видимому, высокому содержанию в бактериопланктоне клеток, прикрепленных к взвешенным частицам, способствовало образование детрита в результате отмирания летнего фитопланктона, а также высокая концентрация мелкой минеральной взвеси в воде озера. Агрегированные бактерии служат важным источником пищи для грубых фильтраторов зоопланктона, способствуя более эффективному, минуя звено простейших, переносу углерода на высшие уровни трофических сетей. Уменьшение доли агрегированных клеток в последующие годы исследований, возможно, связано с его выеданием метазойным зоопланктоном, количество которого в последние годы постоянно увеличивается, что вызвано уменьшением запасов рыб-планктофагов (сига), т.е. снижения «контроля сверху» (см. раздел 2.6 и 3.3).

В июле 2007 г. и октябре 2009 г. доминирующей группой бактериопланктона были одиночные клетки, вклад которых в формирование суммарной биомассы был равен 93.7 и 87.0% , соответственно. Бактерии, ассоциированные с детритом, составляли 3.13 и 10.85% численности и 2.74 и 8.26% биомассы, соответственно. Вклад нитевидных форм в биомассу бактериопланктона был невелик: 0.97 и 1.46% соответственно.

Регулярные определения численности бактериопланктона оз. Севан проводились сотрудниками гидробиологической станции в 1950–1980-е гг. (Гамбарян, 1968; Тифенбах, 1982). Согласно их данным общая численность бактерий изменялась в пределах $(0.2\text{--}3.6) \times 10^6$ кл./мл, что значительно ниже значений, полученных нами в современный период. При сравнении данных необходимо учитывать, что эти различия, связаны не только с усилением антропогенного воздействия и изменениями трофического статуса озера, но, в первую очередь, с использованием разных методов определения: эритрозинового метода раньше и метода эпифлуоресцентной микроскопии сейчас. Применение последнего метода, являющегося в настоящее время стандартным в водной микробиологии, позволяет учитывать мелкие бактерии, которые после окраски эритрозином не видны под световым микроскопом. Напротив, по данным О.И. Тифенбах (1982) сырая биомасса бактерий в оз. Севан составляла $0.32\text{--}1.53$ г/м³, что выше данных, полученных нами. По-видимому, это объясняется завышением среднего объема бактериальных клеток при использовании эритрозинового метода ($0.50\text{--}1.39$ мкм³), тогда как в среднем по нашим данным объем бактерий в озере составил 0.111 мкм³.

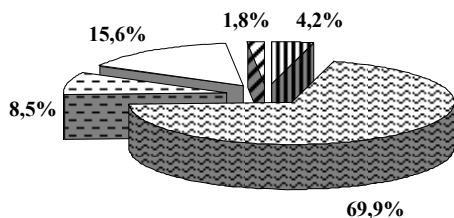
Численность и биомасса бактериопланктона в оз. Севан выше, чем в большинстве других исследованных горных озер. Эти показатели в озерах Альп и Татр находились в пределах $(0.06\text{--}9.79) \times 10^6$ кл./мл и $0.84\text{--}144.20$ мг С/м³, соответственно (Straškrabová et al., 1999; Callieri et al., 2002). Однако, в отличие от этих озер, в большинстве своем олиготрофных и ультраолиготрофных и расположенных в труднодоступных местах, Севан испытывает существенное антропогенное воздействие (колебания уровня, эксплуатация водоема в рекреационных целях). Это, естественно, отражается на количественных и структурных характеристиках бактериопланктона. Трофический статус озера в современный период может быть определен как мезотрофный (см. раздел 2.2.2). Численность и биомасса бактериопланктона находятся в пределах значений этих параметров, регистрируемых в мезотрофных и эвтрофных озерах (Копылов, Косолапов, 2007).

Кроме того, важно учитывать, что количество бактерий в водной толще горных озер испытывает более резкие, чем в водоемах умеренной зоны, пространственные, сезонные и межгодовые колебания. Так, среднее количество бактерий в семи олиготрофных озерах, расположенных на территории Национального парка (высота выше 2000 м над уровнем моря, горная система Рила, Болгария), составляло $(1.49 \pm 1.30) \times 10^6$ кл./мл, причем в сентябре 2006 г. этот показатель был в среднем в 6.7 раз выше, чем в июле. Нитевидные формы не превышали 5% количества бактериопланктона (Boteva et al., 2010). Однако при продолжении исследований одного из этих озер в следующем 2007 г. было зарегистрировано резкое (в среднем в 5.4 раза) увеличение количества бактериопланктона. В июле 2007 г. значения этого параметра достигали 12.2×10^6 кл./мл, что на порядок выше, чем в июле 2006 г. (Boteva et al., 2009).

Водные микроорганизмы, обладая высокой скоростью и эффективностью роста, способны в короткие сроки продуцировать значительную биомассу, которая может занимать существенную часть биомассы планктона. В оз. Севан в

октябре 2005 г. параллельно с определением биомассы бактерий нами были проведены определения биомассы эукариотных микроорганизмов: фототрофного пикопланктона, гетеротрофных и фототрофных флагаелл и инфузорий (Косолапов и др., 2007).

В результате оказалось, что суммарная биомасса планктонного микробного сообщества составила в среднем 334 мг/м^3 , достигая максимального значения (799 мг/м^3) на глубине 8 м в зоне холодного купола в Большом Севане (ст. 24П). В среднем, биомасса микроорганизмов оказалась примерно равной



ПФП БП ГНФ ФНФ ИНФ

Рис. 2.4.5. Вклад гетеротрофных бактерий (БП), гетеротрофных (ГНФ) и фототрофных флагаелл (ФНФ), пикофитопланктона (ПФП) и инфузорий (ИНФ) в суммарную биомассу микробного планктонного сообщества озера.

и инфузории в исследуемый период были минорными компонентами микробного сообщества.

Таким образом, проведенные нами исследования показали, что гетеротрофный бактериопланктон оз. Севан характеризуется высоким уровнем развития, неравномерностью пространственного распределения, существенными межгодовыми и сезонными колебаниями количественных и структурных характеристик и является основным компонентом микробного сообщества. В составе бактериопланктона доминируют мелкие одиночные клетки, однако на отдельных участках агрегированные и нитевидные формы могут вносить значительный вклад в формирование суммарной биомассы бактерий.

Отдельные этапы работы выполнены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 10-04-01009-а).

биомассе многоклеточного зоопланктона (327 мг/м^3). Отношение биомассы зоопланктона к биомассе микробного сообщества на разных участках озера изменялось от 0.03 до 2.13. Основным компонентом планктонного микробного сообщества озера были гетеротрофные бактерии, в среднем составлявшие почти 70% суммарной микробной биомассы (рис. 2.4.5). Второй по значимости группой микроорганизмов являлись фототрофные флагаеллы, чей вклад составил 15.6%. Доля гетеротрофных жгутиконосцев в микробной биомассе оказалась ниже почти в два раза ниже — 8.5%. Пикофитопланктон

2.4. ВИРУСЫ В ПЛАНКТОНЕ ОЗЕРА СЕВАН*

Исследования, проведенные в последние два десятилетия, показали, что вирусы играют важную роль в функционировании водоемов. Планктонные вирусы (вириопланктон) являются постоянным, наиболее многочисленным, динамичным и разнообразным компонентом микробных пищевых сетей, который инфицирует и лизирует значительную часть бактерио- и фитопланктона, в результате чего органические вещества и соединения биогенных элементов из их клеток выделяются в окружающую водную среду. Тем самым, вирусы оказывают существенное влияние на потоки вещества и энергии в водных экосистемах (Bratbak et al., 1990; Suttle et al., 1990; Fuhrman, 1999; Wommack, Colwell, 2000).

Вирусы распространены повсеместно: от тропических до полярных регионов. В морских и пресноводных экосистемах численность вириопланктона обычно находится в пределах 10^6 – 10^8 частиц/мл, и примерно на порядок превышает численность бактериопланктона. Вирусы не могут размножаться без своих хозяев. Большинство водных вирусов относится к бактериофагам, т.е. вирусам, паразитирующим на бактериях (Wommack, Colwell, 2000; Weinbauer, 2004). Ранее проведенные исследования экологии вириопланктона ряда горных озер показали, что вирусы в этих экстремальных водных экосистемах могут достигать высокой численности и вызывать гибель существенной части бактериопланктона (Pina et al., 1998; Hofer, Sommaruga, 2001; Bettarel et al., 2003 a, 2003 b; 2004; Colombet et al., 2009).

Однако, в отличие от Севана, большинство горных озер расположено в труднодоступных районах, испытывает незначительное антропогенное воздействие и относится к водоемам олиготрофного типа. Недавно нами было показано, что численность вириопланктона в Севане в осенний период составляла в среднем 12×10^6 частиц/мл и превышала численность бактерий в 3.7 раза (Косолапов и др., 2007). Данная работа является продолжением и развитием этих исследований, и ее цель — изучение количественного распределения вирусов и оценка их влияния на бактериопланктон оз. Севан.

Исследования распространения вирусов в водной толще оз. Севан проводили на четырех станциях, расположенных в глубоководной части Малого (ст. 4П) и Большого (станции 22П и 24П) Севана, а также на перешейке между ними (ст. 11П) 14–18 октября 2009 г. В этом же году с апреля по август изучали сезонную динамику вириопланктона в литорали озера (ст. 8Л-1). Воду отбирали плексигласовым батометром Рутгнера и сразу же фиксировали глутаральдегидом до конечной концентрации 2%. Пробы хранили в темноте при температуре 4 °C и обрабатывали в лаборатории в течение месяца.

*Стройнов Я.В., Косолапов Д.Б., Копылов А.И.

Учреждение Российской академии наук Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, 152742, Россия, Ярославская обл., пос. Борок, styar@ibiw.yaroslavl.ru

Планктонные вирусные частицы учитывали методом эпифлуоресцентной микроскопии с использованием флуорохрома SYBR Green 1 и фильтров из оксида алюминия Anodisc (Wathman) с диаметром пор 0.02 мкм (Noble, Fuhrman, 1998). Для определения частоты (доли) отчетливо видимых инфицированных вирусами бактерий (frequency of visibly infected cells (FVIC), % от общего количества бактерий) и среднего количества зрелых фагов в инфицированных бактериях (burst size (BS), частиц/кл.) использовали метод просвечивающей электронной микроскопии. Действительную долю заражённых вирусами бактерий в сообществе (frequency of infected cells (FIC), % от общего количества бактерий) и вызванную вирусами смертность бактерий (viral-mediated mortality of bacteria (VMB), % от продукции бактерий) рассчитывали с использованием математической модели, предложенной Б. Биндером (Binder, 1999). Скорость отмирания бактерий в результате лизиса вирусами (virus-induced mortality (VIM), кл./(мл × ч) находили по уравнению: $VIM = VMB \times P_B$. Продукцию вирусов (P_V , частиц/(мл × ч)) вычисляли по формуле: $P_V = BS \times VIM$ (Noble, Steward, 2001). Допускали, что одна вирусная частица содержит 2×10^{-10} мкг С (Suttle, 2005).

Удельную скорость роста бактерий (μ , ч⁻¹) рассчитывали по частоте делящихся клеток (frequency of dividing cells (FDC), % от общего количества бактерий) (Newell, Christian, 1981). Делящиеся клетки учитывали методом эпифлуоресцентной микроскопии с использованием флуорохрома DAPI параллельно с определением общего количества бактерий (Porter, Feig, 1980). Продукцию бактерий (P_B) определяли как произведение их численности (или биомассы) и удельной скорости роста. Более подробно методы исследования вирио- и бактериопланктона описаны в других статьях (Копылов и др., 2007; Копылов и др., 2008).

Сезонную динамику вириопланктона изучали в прибрежном мелководье открытого типа у о. Чаячий в М. Севане (ст. 8Л-1), где в среднем за период с апреля по август численность вириопланктона составила 44.3×10^6 частиц/мл. Она была минимальной в конце мая (21.4×10^6 частиц/мл), а наибольших значений достигала в июле ($(57-76) \times 10^6$ частиц/мл) (табл. 2.4.1). Отношение количества вирусов к количеству бактерий изменялось от 3.2 в начале мая до 12.9 в конце июля и в среднем оказалось равным 7.1.

Инфицированные клетки составляли 1.2–14.6% (в среднем 6.6%) общего количества бактериопланктона (табл. 2.4.2). В клетках инфицированных бактерий находилось в среднем от 6 (24 июня) до 36 (13 мая) зрелых фаговых частиц. Доля бактериопланктона, отмирающего в результате вирусного лизиса, существенно варьировала в течение наблюдаемого периода. Максимальная зараженность и смертность бактерий (19.3% от P_B) регистрировалась 6 мая, минимальная (1.2% от P_B) — 24 июня. В конце августа также наблюдалась высокая смертность бактерий (17.1% от P_B). В среднем вирусы лизировали 7.8% суточной бактериальной продукции. В процессе лизиса бактериальных клеток в воду поступало значительное количество органических веществ: до 60 мкг С/(м³ × сут) в начале мая, а в среднем за период исследований 15.2 мкг С/(м³ × сут).

Таблица 2.4.1. Количество вириопланктона (N_V , 10^6 частиц/мл), его отношение к численности бактериопланктона (N_V/N_B), доля видимых инфицированных фагами бактерий (FVIC, % N_B), доля всех инфицированных бактерий (FIC, % N_B) и вирусиндуцированная смертность бактерий (VMB, % P_B) в открытой литорали М. Севана (ст. 8Л-1) в апреле – августе 2009 г.

Дата отбора проб	N_V	N_V/N_B	FVIC	FIC	VMB
29 апреля	24.1	3.3	1.25	8.5	10.0
6 мая	34.7	3.2	2.1	14.6	19.3
13 мая	23.8	4.1	0.75	5.2	5.7
20 мая	42.6	5.8	0.75	5.2	5.7
27 мая	21.4	3.9	< 0.1	—*	—
3 июня	27.0	3.6	1.25	8.5	10.0
10 июня	39.7	7.0	0.50	3.5	3.7
17 июня	43.9	7.7	< 0.1	—	—
24 июня	48.3	11.8	0.17	1.2	1.2
1 июля	75.9	9.9	1.25	8.5	10.0
8 июля	66.4	9.6	1.00	6.9	7.8
15 июля	57.3	8.4	0.50	3.5	3.7
22 июля	71.9	12.9	0.75	5.2	5.7
5 августа	32.8	5.6	0.25	1.8	1.8
19 августа	55.1	9.0	2.00	13.3	17.1
Среднее \pm ошибка	44.3 ± 4.6	7.0 ± 1.0	0.97 ± 0.16	6.6 ± 1.0	7.8 ± 1.4

Примечание. * Прочерки означают отсутствие данных.

Таблица 2.4.2. Скорость вирусного лизиса бактерий (VIM), количество зрелых фаговых частиц в инфицированных бактериях (BS, частиц/кл.), продукция вириопланктона (P_V , 10^3 частиц/(мл \times сут)) и скорость выделения органических веществ в результате вирусного лизиса бактерий ($VIM - P_V$, мг С/(м³ \times сут)) в открытой литорали М. Севана (ст. 8Л-1) в апреле – августе 2009 г.

Дата отбора проб	VIM		BS	P_V	$VIM - P_V$
	10^3 кл./((мл \times сут))	мгС/((м ³ \times сут))			
29 апреля	249	12.3	13	3240	11.6
6 мая	595	62.1	18	10703	59.9
13 мая	100	11.1	36	3582	10.4
20 мая	115	11.5	11	1268	11.2
3 июня	209	19.6	25	5220	18.5
10 июня	57	6.3	24	2183	5.8
24 июня	15	1.9	6	88	1.8
1 июля	210	15.8	13	2724	15.2
8 июля	160	12.8	34	5437	11.7
15 июля	73	6.3	18	1318	6.0
22 июля	94	7.8	15	1412	7.5
5 августа	35	3.5	13	454	3.4
19 августа	336	36.1	24	8069	34.5
Среднее \pm ошибка	172.9 ± 43.5	15.9 ± 4.5	11 ± 3	3515 ± 866	15.2 ± 4.4

В октябре 2009 г. в пелагиали Севана изучали вертикальное распределение вириопланктона. В этот период в водной толще не наблюдалось резких скач-

ков температуры, которая плавно уменьшалась ко дну. Количество внеклеточных вирусных частиц находилось в пределах $(10.5\text{--}33.2) \times 10^6$ частиц/мл и превышало численность бактерий в 2.2–5.8 раз (табл. 2.4.3). Самые низкие средние значения этих параметров зарегистрированы в зоне холодного купола в Большом Севане (ст. 24П), где температура воды была на 1–3 °С ниже, чем в других районах озера. На разных участках характер вертикального распределения вириопланктона был различным. Максимумы численности регистрировались в поверхностном (ст. 24П), подповерхностном (станции 22П и 4П) или придонном горизонтах (ст. 11П) (рис. 2.4.1). Распределение отношения количеств вирио- и бактериопланктона в толще воды на станциях в Б. Севане (станции 22П и 24 П) было равномерным, на ст. 11П выделялся один четкий пик на глубине 10 м, а на ст. 4П в М. Севане регистрировались два пика в слоях 4 и 15 м (рис. 2.4.2).

Таблица 2.4.3. Количество вириопланктона (N_V , 10^6 частиц/мл), его отношение к численности бактериопланктона (N_V/N_B), доля видимых инфицированных фагами бактерий (FVIC, % N_B), доля всех инфицированных бактерий (FIC, % N_B) и вирусиндуцированная смертность бактерий (VMB, % P_B) в глубоководной части Севана 14–18 октября 2009 г.

№ ст. (глубина, м)	N_V	N_V/N_B	FVIC	FIC	VMB
4П (62 м)	<u>10.5–28.1*</u>	<u>2.2–5.2</u>	<u>0.5–1.5</u>	<u>3.6–10.2</u>	<u>3.6–12.3</u>
	20.9	3.5	0.7	5.0	5.7
11П (37 м)	<u>13.3–33.2</u>	<u>2.0–5.8</u>	<u>0.3–1.0</u>	<u>1.8–6.9</u>	<u>1.8–7.8</u>
	21.2	4.4	0.5	3.4	3.7
22П (29 м)	<u>20.6–26.7</u>	<u>2.1–5.4</u>	<u>0.2–0.8</u>	<u>1.5–5.2</u>	<u>1.5–5.8</u>
	23.9	4.0	0.5	3.3	3.5
24П (30 м)	<u>16.2–25.5</u>	<u>2.4–4.6</u>	<u>0.2–0.8</u>	<u>1.1–5.2</u>	<u>1.2–5.7</u>
	20.6	3.4	0.4	3.2	3.4

Примечание. *Здесь и в табл. 2.4.4 над чертой приведены пределы колебания параметра, под чертой — его среднее значение.

В бактериальном сообществе инфицированные вирусами клетки составляли 1.1–10.2% (табл. 2.4.3). Среди различных глубоководных районов озера наибольшая часть сообщества была инфицирована на ст. 4П (значение FIC в среднем составляло 5%), наименьшая — в зоне низкотемпературного купола (ст. 24П) (3.2%). Причем на ст. 4П максимальная доля инфицированных клеток была приурочена к поверхностному горизонту (рис. 2.4.3), где минимальной была численность внеклеточных вирусных частиц. На ст. 11П четкий пик FIC выделялся на глубине 15 м, а в Большом Севане вертикальное распределение этого параметра характеризовалось несколькими пиками.

В инфицированных бактериальных клетках находилось до 38 зрелых вирусных частиц в подповерхностном горизонте на ст. 4П в М. Севане (табл. 2.4.4, рис. 2.4.4). Здесь же было максимальным среднее значение BS (15 частиц/мл). В других районах вертикальные колебания этого параметра были менее значительными.

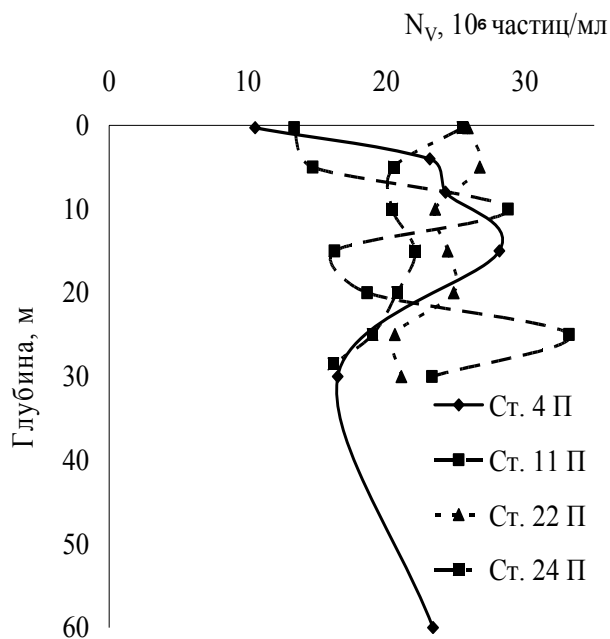


Рис. 2.4.1. Вертикальное распределение численности вириопланктона (N_V) в глубоководной части Севана 14–18 октября 2009 г.

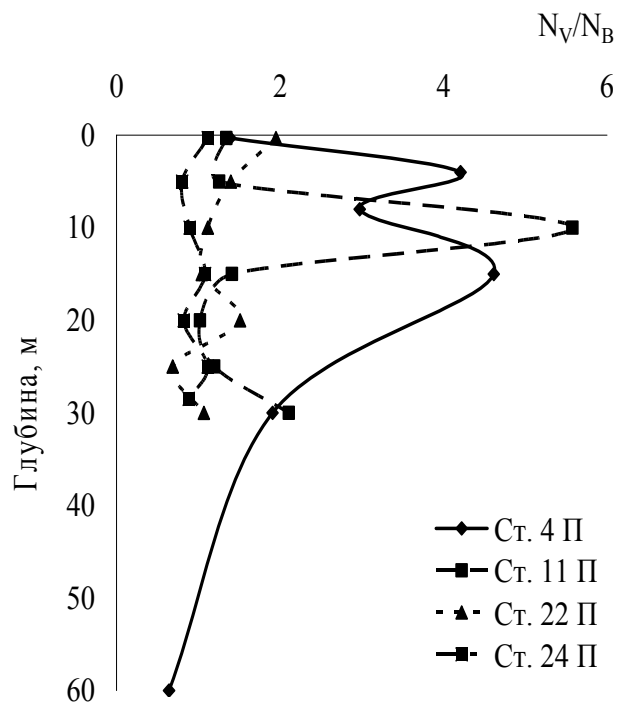


Рис. 2.4.2. Вертикальное распределение отношения количеств вирио- и бактериопланктона (N_V/N_B).

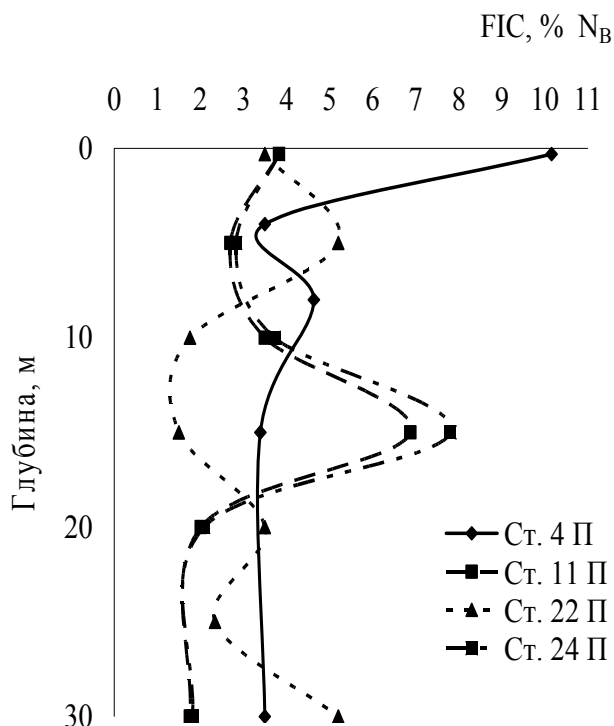


Рис. 2.4.3. Вертикальное распределение доли в сообществе бактерий, инфицированных фагами (FIC, % N_B).

Таблица 2.4.4. Скорость вирусного лизиса бактерий (VIM), количество зрелых фаговых частиц в инфицированных бактериях (BS) и продукция вириопланктона (P_V) в глубоководной части Севана 14–18 октября 2009 г.

№ ст.	VIM		BS, час-тиц/кл.	P_V	
	10^3 кл./($\text{мл} \times \text{сут}$)	мг C/($\text{м}^3 \times \text{сут}$)		10^3 кл./($\text{мл} \times \text{сут}$)	мг C/($\text{м}^3 \times \text{сут}$)
4П	<u>43–162</u>	<u>4–15.8</u>	<u>5–38</u>	<u>365–2154</u>	<u>0.04–0.22</u>
	101	7.7	15	1317	0.13
11П	<u>21–141</u>	<u>2.1–10.4</u>	<u>6–17</u>	<u>166–1969</u>	<u>0.02–0.2</u>
	56	4.9	10	699	0.07
22П	<u>27–123</u>	<u>2.1–10.4</u>	<u>8–17</u>	<u>303–1933</u>	<u>0.03–0.19</u>
	62	5.7	12	796	0.08
24П	<u>20–139</u>	<u>2.3–12.8</u>	<u>5–17</u>	<u>258–1739</u>	<u>0.03–0.17</u>
	63	6.1	12	720	0.07

Вирусы лизировали от 1.2 до 12.3% суточной бактериальной продукции (табл. 2.4.4). Максимальная скорость этого процесса регистрировалась в поверхностном слое воды на ст. 4П в Малом Севане, где за сутки вирусы лизировали 162×10^3 бактерий или 15.8 мг C, что составляло 12.3% их продукции (рис. 2.4.5 и 2.4.6). В результате лизиса бактерий в воду на различных участках выделялось в среднем от 5.6 до 7.6 мг C/($\text{м}^3 \times \text{сут}$) органических веществ.

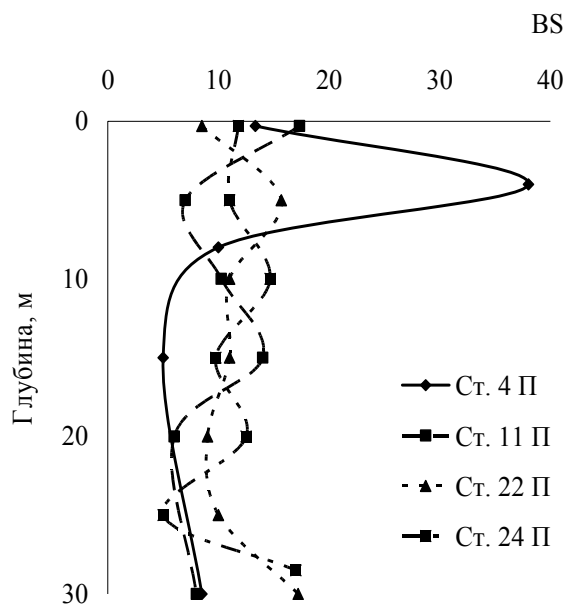


Рис. 2.4.4. Вертикальное распределение среднего количества зрелых вирусных частиц в инфицированных бактериях (BS, частиц/кл.).

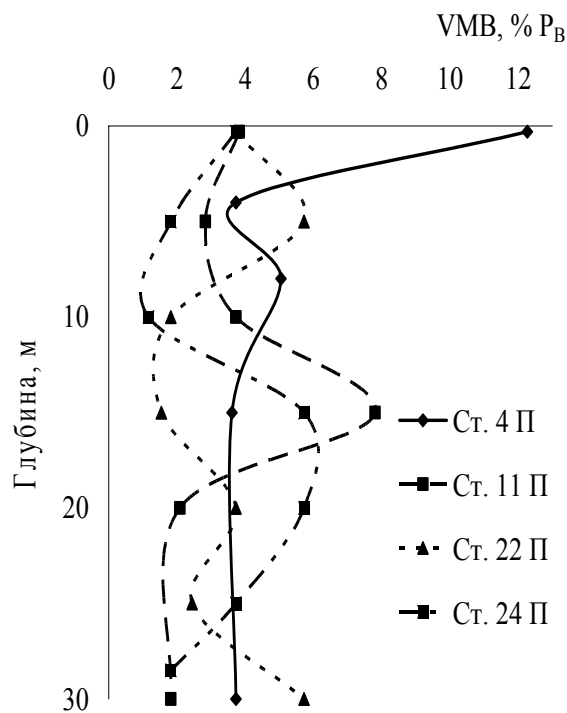


Рис. 2.4.5. Распределение в толще воды доли бактерий, отмирающих в результате вирусного лизиса (VMB, % P_B).

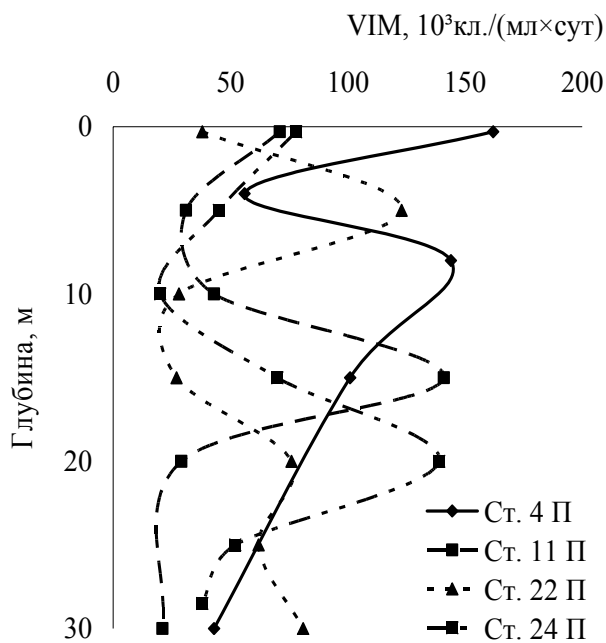


Рис. 2.4.6. Вертикальное распределение скорости вирусного лизиса планктонных бактерий ($VIM, 10^3 \text{ кл./мл} \times \text{сут})$).

Осенью 2009 г. количество вириопланктона в оз. Севан в среднем было в 1.9 раз выше, чем осенью 2005 г. (Косолапов и др., 2005). Однако отношение численностей вирио- и бактериопланктона в эти годы оказалось примерно одинаковым: 3.8 и 3.7, соответственно. В прибрежных водах Севана в среднем за весенне-летний период 2009 г. численность вирусов превышала численность бактерий в 7 раз. Однако значение этого параметра, отражающего взаимоотношения вирусов и бактерий, ниже, чем в большинстве других горных озер (Pina et al., 1998). Максимального количества вириопланктон достигал в литорали Севана в июле.

В небольшом олиготрофном озере, расположенном на высоте 2417 м н.у.м. в Центральных Альпах (Австрия), численность вирусов была ниже, чем в Севане, и испытывала существенные сезонные колебания. Максимум (4.6×10^6 частиц/мл) наблюдался осенью, а минимум ($< 2 \times 10^4$ частиц/мл) — сразу же после весеннего таяния льда (Hofer, Sommaruga, 2001). Было высказано предположение, что главным фактором, определяющим динамику вириопланктона, является солнечная УФ радиация. От 7 до 100% численности вириопланктона составляли нитевидные вирусы длиной 450–730 нм, которые обычно инфицировали нитевидных гетеротрофных бактерий. Вирусы лизировали 5–28% бактериальной продукции.

Количество вириопланктона и его отношение к количеству бактериопланктона в глубоком меромиктическом олигомезотрофном горном озере Павин (1197 м н.у.м., Франция) близки к значениям этих параметров в оз. Севан. Численность вирусных частиц изменялась в пределах $(8\text{--}51) \times 10^6$ частиц/мл,

составляя в среднем 22×10^6 частиц/мл (Colombet et al., 2009). Наибольшие значения этого параметра регистрировались в металимнионе и монимолими-нионе озера летом и осенью. Численность вирусов превышала численность гетеротрофных прокариот (бактерий) в 1.6–10 раз (в среднем в 4.4. раза). Важ-ным фактором, контролирующим динамику вирусов в этом озере, является освещенность (Bettarel et al., 2003 b).

Вирусы оказывали на бактериопланктон оз. Севан слабое влияние. Они инфицировали незначительную часть бактерий: в среднем всего 6.6% в лито-рали в весенне-летний период и 3.7% в пелагиали осенью. Вирусы лизировали в среднем 7.8% суточной бактериальной продукции в литорали и 4.1% в пела-гиали. Хотя в мае и августе их роль в утилизации продукции бактериопланк-тона возрастала и составляла соответственно 19.3 и 17.1%. Не исключено, что дальнейшие, более углубленные исследования могут выявить более важную роль вирусов в определенные сезоны.

Роль вирусов как фактора смертности бактериопланктона в других горных озерах также невелика. Так, в оз. Павин (Франция) вирусы потребляли значи-тельно меньшую часть бактериальной продукции по сравнению с гетеротроф-ными жгутиконосцами: в среднем 6.4% и 15.6% в эпи- и металимнионе по сравнению с 38.7% и 66.7%, соответственно (Bettarel et al., 2003 a). Однако ви-русы играли более важную роль, чем другая группа простейших организмов — инфузории, которые потребляли всего 2.7% бактериальной продукции (Bettarel et al., 2004). Конечно, роль вирусов резко возрастает в анаэробных, не доступ-ных солнечному свету зонах горных озер, в которых вирусы наряду с гетеро-трофными бактериями и археями являются единственными обитателями (Co-lobmet et al., 2009).

В результате лизиса бактериальных клеток в водную толщу Севана посту-пало значительное количество органических веществ: до 60 мкг C/(м³ × сут) в литорали озера в начале мая, а в среднем 15.2 мкг C/(м³ × сут). Эти величины сравнимы с первичной продукцией планктона. Проведенные нами 3–9 июля 2007 г. исследования показали, что первичная продукция фитопланктона, ко-торая в значительной степени формирует биологическую продуктивность Се-вана, колебалась в поверхностных слоях воды в пределах 49–196 мг C/(м³ × сут) и составляла в среднем 136 ± 64 мг C/(м³ × сут). Легкоокисляемые веще-ства, выделяющиеся из лизированных вирусами клеток, активно потребляются гетеротрофными бактериями, в результате чего значительная часть углерода циркулирует в пределах вирусной «петли» (бактерии – вирусы – РОВ).

Отдельные этапы работы выполнены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 08-04-00441-а).

2.5. СООБЩЕСТВА ПЛАНКТОННЫХ ПРОСТЕЙШИХ ОЗЕРА СЕВАН

2.5.1. ГЕТЕРОТРОФНЫЕ ЖГУТИКОНОСЦЫ ОЗЕРА СЕВАН*

Гетеротрофные жгутиконосцы широко представлены в составе всех экологических групп гидробионтов и встречаются практически во всех биотопах пресноводных экосистем (Жуков, 1989; Косолапова, 2001; Тихоненков, 2006). Большинство этих флагеллят эврибионтны, т.е. способны существовать в широких пределах факторов среды. Благодаря высокой численности и скорости размножения жгутиконосцы играют значительную роль в биологических процессах, протекающих в водных объектах разного типа.

Озера являются типичным элементом горных ландшафтов. Основными особенностями горных озер считаются экстремальные световые условия, ультрафиолетовая радиация и низкое содержание биогенных элементов (Felip et al., 1999). Бесцветные жгутиконосцы могут занимать значительную часть микробной биомассы горных озер. Исследования 4-х крупных субальпийских озер (Италия) показали, что гетеротрофные флагелляты наряду с бактериями относятся к главным компонентам планктонного микробного сообщества (Callieri, 1997). В одном из этих озер (Lake Garda) около 44% микробной биомассы приходилось на долю жгутиконосцев. В трех других озерах более половины биомассы микробного сообщества занимал бактериопланктон. Однако данных по видовому составу этих организмов в горных озерах очень мало. Среди гетеротрофных флагеллят оз. Редо (Estany Redo), расположенного в Пиренеях на высоте 2240 м н.у.м. (Испания), доминировали хризифитовые, составлявшие 78% биомассы флагеллят. Эта же группа была наибольшей по числу видов (5 из 20) (Felip et al., 1999).

Систематические научные наблюдения на крупнейшем водоеме Кавказа — оз. Севан — осуществляются, начиная с 1920-х гг. — со времени создания Севанской гидробиологической станции. За этот период накоплен большой объем данных о гидрологическом и химическом режиме, а также о количественных, качественных и функциональных характеристиках фитопланктона, зоопланктона, бактерий, инфузорий и некоторых других групп гидробионтов (Жариков, 1985; Оганесян, 1994; Тифенбах, 1982). Однако данные о гетеротрофных жгутиконосцах отсутствуют, хотя эти организмы могут доминировать среди протозоопланктона и играть значительную роль в трофических сетях. Основная пища жгутиконосцев — бактерии, они осуществляют, так называемый, «контроль сверху» бактериопланктона, определяя его таксономическую и размерную структуру. В свою очередь, жгутиконосцы служат важным пищевым объектом для инфузорий и метазойного зоопланктона.

Цель работы — изучение видового состава, количественного развития и распределения гетеротрофных жгутиконосцев оз. Севан.

*Косолапова Н.Г.

Учреждение Российской академии наук Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, 152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, kng@ibiw.yaroslavl.ru

Исследования проводили осенью 2005, 2006 и 2008 гг., а также в июле 2007 г. на станциях, указанных на рис. 2.2.1.1. Воду для количественного учета гетеротрофных жгутиконосцев сразу после отбора фиксировали глутаральдегидом до конечной концентрации 1%, хранили (не более 1 мес.) в темноте при 4 °С. Численность и размеры клеток флагеллат определяли методом эпифлуоресцентной микроскопии при освещении ультрафиолетовыми лучами (максимум пропускания при длине волны 360 нм) с окраской примулином (Caron, 1983). Анализ видового состава бесцветных жгутиконосцев проводили с помощью фазово-контрастной микроскопии в нефиксированных пробах (Жуков, 1975; Vørs, 1992).

Всего за период исследований идентифицировано 47 видов и форм бесцветных жгутиконосцев, относящихся к 9 отрядам и группе неопределенного систематического положения (таблица 2.5.1.1). Причем в октябре 2005 и 2006 гг. обнаружено 27 и 24 вида соответственно, в июле 2007 г. — 12 видов, в сентябре 2008 г. — 34 вида гетеротрофных флагеллат.

Таблица 2.5.1.1. Видовой состав гетеротрофных жгутиконосцев оз. Севан

Таксон	2005	2006	2007	2008
Choanoflagellida Kent, 1880				
<i>Codonosiga botrytis</i> Kent, 1880	+	+	-	+
<i>Codonosiga</i> sp.	-	-	-	+
<i>Monosiga ovata</i> Kent, 1880	+	+	+	+
<i>Monosiga</i> sp.	-	-	-	+
<i>Salpingoeca minor</i> Dangeard, 1910	-	-	+	+
<i>S. minuta</i> Kent, 1880	+	+	-	-
Bicosoecida Grassé and Deflandre, 1952				
<i>Cafeteria</i> sp.	-	+	-	-
<i>Bicosoeca cylindrica</i> (Lackey) Bourrelly, 1951	+	-	-	-
<i>B. exilis</i> Penard, 1921	-	-	-	+
Chrysomonadida Engler, 1898	-			
<i>Paraphysomonas imperforata</i> Lucas, 1967	+	+	+	+
<i>P. vestita</i> (Stokes) De Saedeleer, 1929	-	-	-	+
<i>Paraphysomonas</i> sp.	+	+	-	+
<i>Spumella neglecta</i> Skuja, 1956	-	-	-	+
<i>S. (Monas) sociabilis</i> Meyer, 1897	-	+	-	+
<i>Spumella</i> sp. 1	+	+	+	+
<i>Spumella</i> sp. 2	+	+	+	+
Kinetoplastida Honigberg, 1963				
<i>Bodo curvifilis</i> Griessmann, 1913	+	+	-	+
<i>B. designis</i> Skuja, 1948	+	+	+	+
<i>B. saltans</i> Ehrenberg, 1832	+	+	-	+
<i>B. saliens</i> Larsen et Patterson, 1990	-	-	-	+
<i>B. repens</i> Klebs, 1893	-	+	-	-
<i>B. rostratus</i> (Kent) Klebs, 1893	-	-	-	+
<i>Rhynchomonas nasuta</i> (Stokes, 1888) Klebs, 1892	+	+	+	+
<i>Phyllomitus apiculatus</i> Skuja, 1948	+	+	+	+
<i>Parabodo nitrophilus</i> Skuja, 1948	-	-	-	+

Таблица 2.5.1.1. (продолжение)

Таксон	2005	2006	2007	2008
Euglenida Bütschli, 1884				
<i>Entosiphon sulcatum</i> (Duj.) Stein, 1878	-	-	-	+
<i>Petalomonas pusilla</i> Skuja, 1948	+	-	-	-
Cryptomonadida Senn, 1900				
<i>Goniomonas truncata</i> (Fresenius) Stein, 1887	+	-	+	+
Cercomonadida Vickerman, 1983 emend. Mylnikov et Karpov, 2004				
<i>Allantion tachyploon</i> Sandon, 1924	-	-	-	+
<i>Cercomonas amoebinus</i> Mylnikov, 1985	+	-	-	-
<i>C. crassicauda</i> Dujardin, 1841	-	-	+	+
<i>C. granulifera</i> Hollande, 1942	+	-	-	-
<i>C. longicauda</i> Dujardin, 1841	+	-	+	-
<i>Cercomonas</i> sp.1	+	+	-	+
<i>Cercomonas</i> sp.2	-	-	-	+
<i>Heteromita minima</i> (Hollande, 1942), Mylnikov, 2000	+	+	-	+
<i>H. reniformis</i> (Zhukov, 1978) Mylnikov et Karpov, 2004	+	+	-	-
<i>Heteromita</i> sp.	-	-	-	+
<i>Protaspis gemmifera</i> Larsen and Patterson, 1990	+	+	-	-
<i>P. simplex</i> Vørs, 1992	-	+	-	-
Colpodellida Cavalier-Smith, 1993				
<i>Colpodella angusta</i> (Duj.) Simpson et Patterson, 1996	+	+	+	+
Apusomonadida Karpov and Mylnikov, 1989				
<i>Amastigomonas caudata</i> Zhukov, 1975	+	-	-	-
<i>A. debrynei</i> De Saedeleer, 1931	-	-	-	+
Protista incertae sedis				
<i>Ancyromonas sigmoides</i> Kent, 1880	+	+	-	+
<i>Aulacomonas hyalina</i> Skuja, 1956	+	+	-	+
<i>Katablepharis</i> sp.	+	+	-	+
Всего	27	24	12	34

Основу видового разнообразия бесцветных жгутиконосцев в озере составляли представители отрядов Cercomonadida, Kinetoplastida, Chrysomonadida (рис. 2.5.1.1 з). Однако наблюдались некоторые межгодовые различия числа видов в составе отдельных отрядов (рис. 2.5.1.1 а, б, в). Так, например, в 2005 г. наибольшим разнообразием отличался отр. Cercomonadida, а в 2006 и 2008 гг. — отр. Kinetoplastida.

Максимальное число видов гетеротрофных флагеллят (30) зарегистрировано на глубоководной станции в центре Большого Севана в зоне низкотемпературного купола (ст. 24П). По 15 видов обнаружено в воде наиболее глубоководных (60 и 41 м соответственно) участков — перешеек между Большим и Малым Севаном (ст. 11П) и на ст. 4П в Малом Севане. Тринадцать видов отмечено в литоральной зоне Артанышской бухты (ст. 11Л-1).

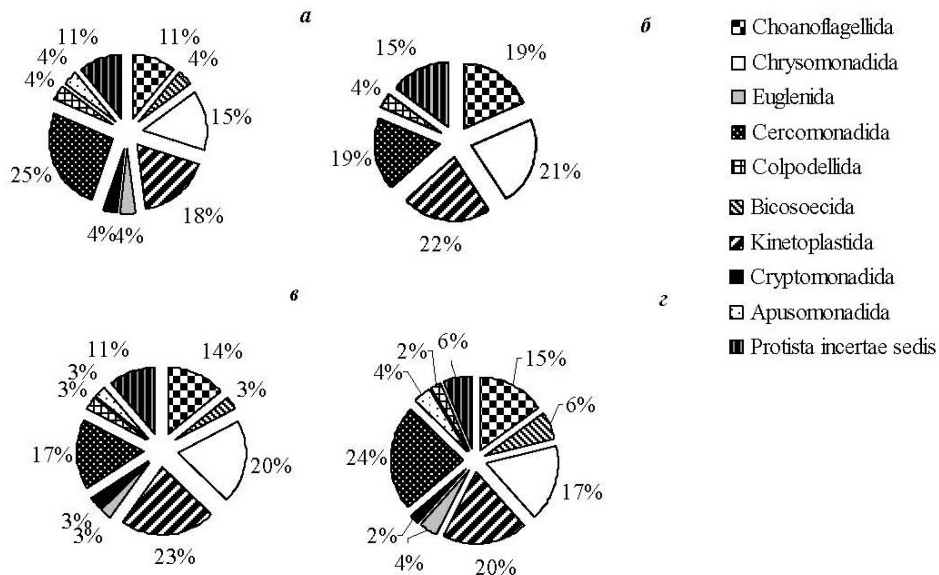


Рис. 2.5.1.1. Доля таксономических групп гетеротрофных жгутиконосцев (% от общего числа видов) оз. Севан в 2005 (а), 2006 (б), 2008 г. (в) и в среднем за период исследований в осенние сезоны (г).

Наиболее часто в озере встречались *Bodo designis*, *B. rostratus*, *Monosiga ovata*, *Rhynchomonas nasuta*, *Paraphysomonas imperforata*, *Spumella* sp.1, *Spumella* sp.2 и хищный вид *Aulacomonas hyalina*.

Классификация сообществ по видовому составу при помощи кластерного анализа свидетельствует о том, что флагелляты зоны холодного купола (ст. 24П) и участка озера, расположенного в закрытой литорали в Малом Севане (ст. 9Л-1), характеризовались весьма специфичным набором видов, и отличались от остальных (рис. 2.5.1.2).

Также можно выделить несколько групп ценозов, образованных сходными между собой сообществами жгутиконосцев. С одной стороны наиболее сходными по видовому составу оказались участки, расположенные в мелководных зонах, с другой — сообщества жгутиконосцев двух наиболее глубоководных участков (станций 11П и 4П).

Среди гетеротрофных флагеллат выделяют несколько трофических групп, каждая из которых имеет свои особенности питания и соответствующие морфологические отличия (Жуков, 1993; Sanders, 1991). По способу питания большинство обнаруженных жгутиконосцев оз. Севан относились к бактерио-детритофагам. Из них к фильтраторам — 10, к собирателям — 15 видов. Четыре вида являлись эврифагами (*Goniomonas truncata*, *Paraphysomonas imperforata*, *P. vestita*, *Paraphysomonas* sp.) и 5 хищных видов (*Allantion tahyplooon*, *Aulacomonas hyalina*, *Colpodella angusta*, *Katablepharis* sp. и *Phyllomitus apiculatus*).

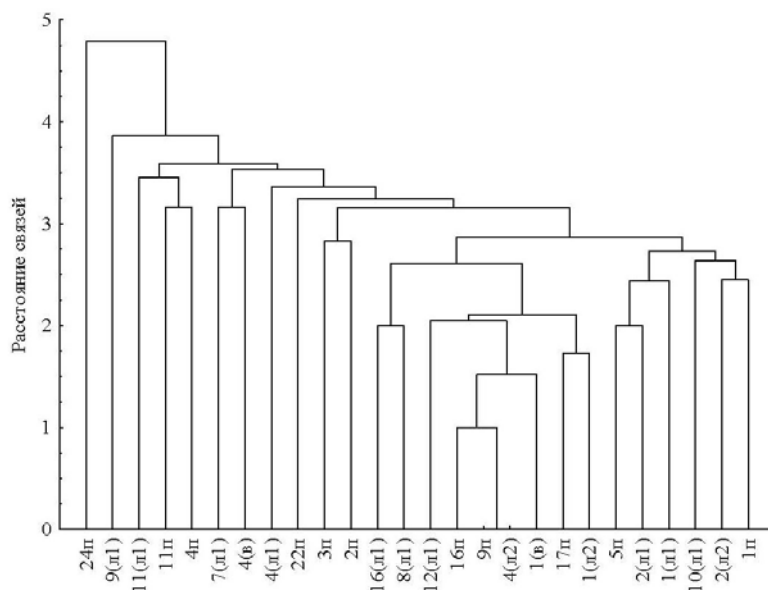


Рис. 2.5.1.2. Дендрограмма биоценотического сходства сообществ гетеротрофных жгутиконосцев исследованных участков оз. Севан (метод полной связи, Эвклидово расстояние).

Трофическая структура сообществ флагеллят не имела существенных межгодовых различий (рис. 2.5.1.3). Наибольшую долю (% от общего числа видов) составляли бактерио-детритофаги собиратели.

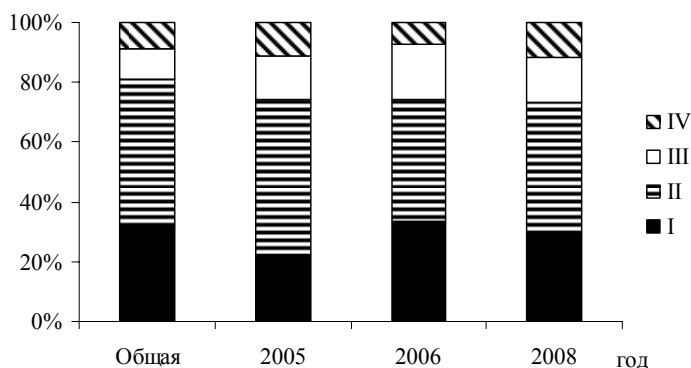


Рис. 2.5.1.3. Трофическая структура (% общей численности) сообщества планктонных гетеротрофных жгутиконосцев в различные годы исследования оз. Севан. I — бактерио-детритофаги фильтратоты; II — бактерио-детритофаги собиратели; III — хищные виды; IV — всеядные виды.

Гетеротрофные жгутиконосцы были богато представлены в водной толще оз. Севан. Численность флагеллят в среднем за период исследований варьировала от 318 до 626 экз./мл, а биомасса — от 15.3 до 50.2 мг/м³. Необходимо отметить, что в 2008 г. средние величины численности и биомассы возросли практически в 2 раза (рис. 2.5.1.4), что, скорее всего, связано с наиболее значительным повышением уровня воды в течение предыдущего года (см. раздел 2.7.1).

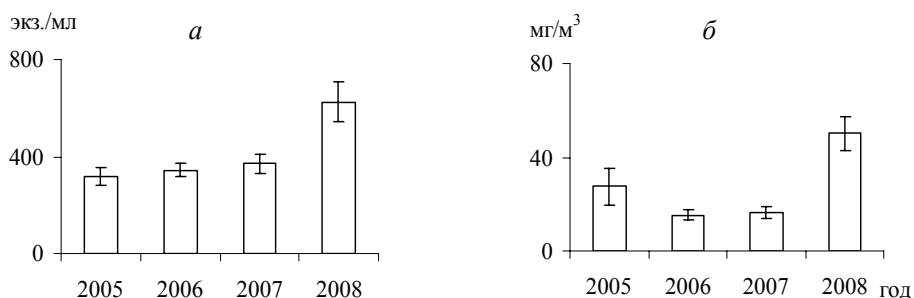


Рис. 2.5.1.4. Средние значения численности (а) и биомассы (б) гетеротрофных жгутиконосцев в оз. Севан

Численность бесцветных жгутиконосцев в Малом и Большом Севане в 2005–2007 гг. различалась незначительно (рис. 2.5.1.5 а). В 2008 г. количество флагеллят в Большом Севане в 2 раза превышало таковое в Малом. Биомасса жгутиконосцев в осенний период была выше в Большом Севане ~ в 2 раза, а летом практически не различалась (рис. 2.5.1.5 б).

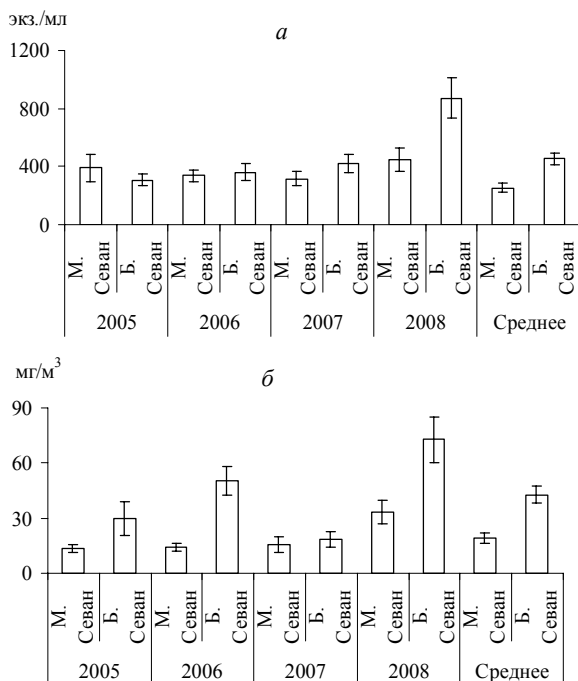


Рис. 2.5.1.5. Средние значения численности (а) и биомассы (б) гетеротрофных жгутиконосцев в Малом и Большом Севане.

Наибольшие значения численности флагеллят в 2005 г. зарегистрированы на участке, расположенном в пелагиали Большого Севана (ст. 16П) и в литоральной зоне Нарошанской бухты в Малом (ст. 4Л-1), а значения биомассы

были выше на перешейке между Малым и Большим Севаном (ст. 11П), а также на ст. 16П (рис. 2.5.1.6 а).

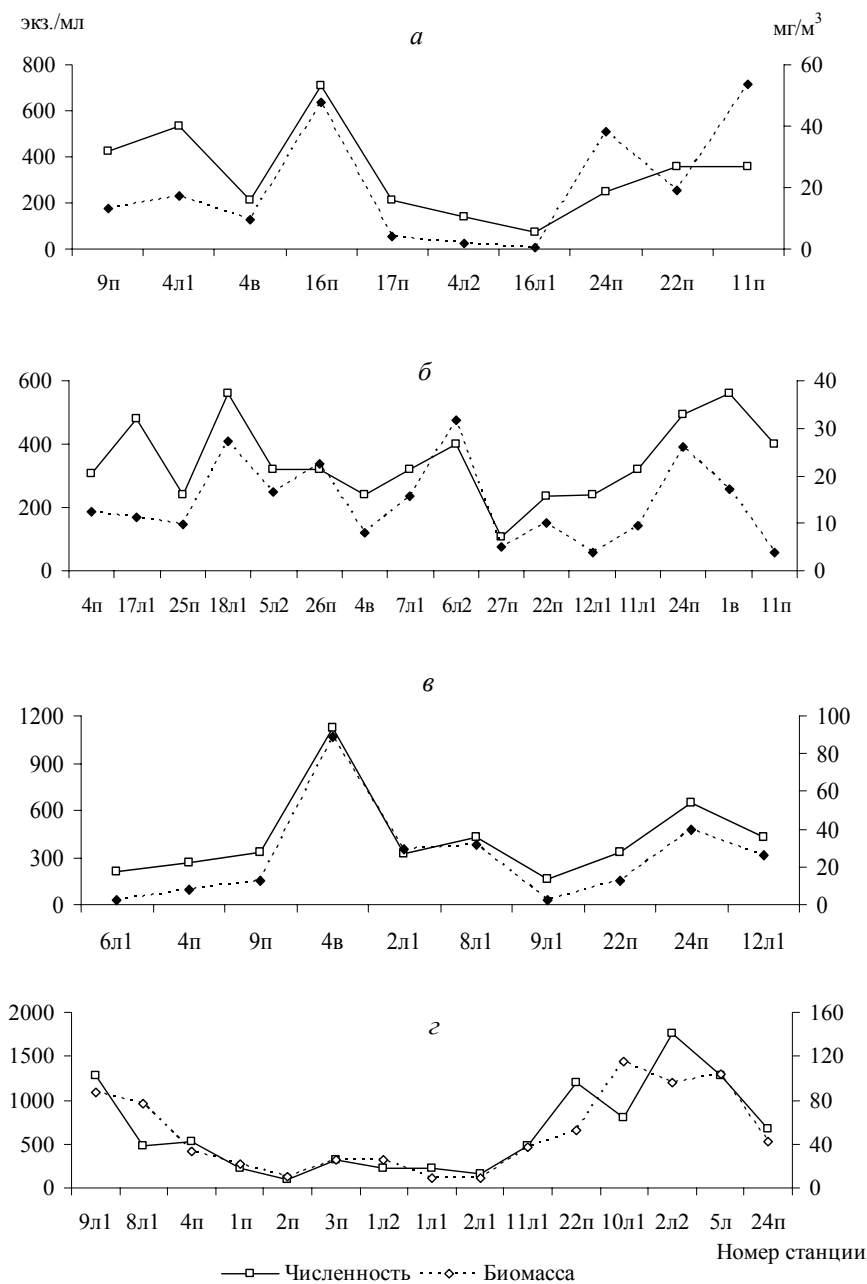


Рис. 2.5.1.6. Показатели численности и биомассы гетеротрофных жгутиконосцев оз. Севан в исследованные периоды: 2005 г. (а); 2006 г. (б); 2007 г. (в); 2008 г. (г).

В 2006 г. максимальная численность была отмечена на мелководном участке Малого Севана (ст. 18Л-1) и в литоральной зоне в районе впадения р. Арпа (ст. 1В) (рис. 2.5.1.6 б), а наибольшая биомасса зарегистрирована в прибрежье большого Севана (ст. 6 Л-2). В 2007 г. наибольшие величины численности и биомассы наблюдались в истоке р. Раздан (ст. 4В), а в 2008 г. — на участке озера в 300 м от берега в акватории Большого Севана на глубине 10 м (ст. 2Л-2) (рис. 2.5.1.6 в, г).

Наименьшая численность и биомасса жгутиконосцев в 2005 г. регистрировалась в литоральной зоне Большого Севана в зарослях рдеста (ст. 16Л-1), в 2006 г. минимальная численность и биомасса флагеллят была в пелагиали Малого Севана на глубине 20 м (ст. 27П); в Большом Севане наименьшая биомасса отмечена на мелководье у п. Бабаджан (ст. 12Л-1), а также на глубоководном участке между Малым и Большим Севаном (ст. 11П). В 2007 г. наименьшее количество жгутиконосцев зарегистрировано на мелководье Малого Севана (станции 6Л-1 и 9Л-1), в 2008 г. — в пелагиали Малого Севана (станции 1П, 2П) и в прибрежье (станции 1Л-1 и 2Л-1).

Сравнительный анализ показателей сообщества флагеллят литоральной зоны и пелагиали оз. Севан показал, что в среднем их численность в 2005, 2006 и 2007 гг. различалась незначительно, но в 2008 г. — через год после максимального подъема уровня воды — обилие жгутиконосцев на мелководье было выше ~ в 2 раза (рис. 2.5.1.7 а).

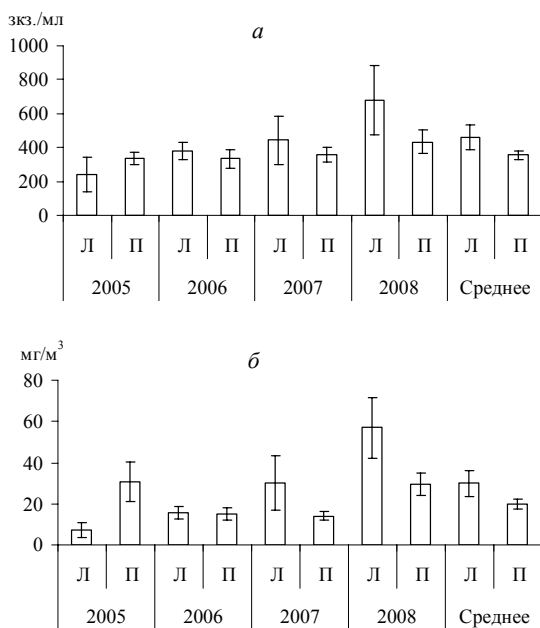


Рис. 2.5.1.7. Средние значения численности (а) и биомассы (б) гетеротрофных жгутиконосцев в литоральной зоне (Л) и пелагиали оз. Севан.

Биомасса гетеротрофных флагеллят в 2005 г. была больше в пелагиали озера, в 2006 г. достоверных различий не фиксировалось, а в 2007 и 2008 гг.

биомасса жгутиконосцев на глубоководных участках уступала величинам, регистрируемым в литоральной зоне (в среднем в 2 раза) (рис. 2.5.1.7 б). Это также могло быть связано с повышением уровня воды в 2007 г. на 55 см (см. раздел 2.7.1).

Анализ вертикального распределения гетеротрофных флагеллят на глубоководном участке центральной части Большого Севана в зоне холодного купола (ст. 24П) выявил, что при значительных колебаниях числа видов в столбе воды наибольшее разнообразие регистрировалось на глубине 10 и 25 м (рис. 2.5.1.8 а).

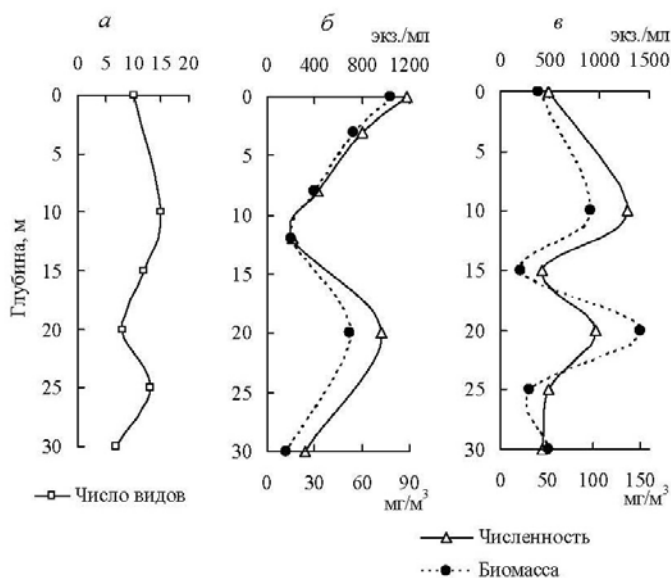


Рис. 2.5.1.8. Вертикальное распределение числа видов (а), численности и биомассы в летний период (б) и осенний (в) гетеротрофных жгутиконосцев на глубоководном участке оз. Севан.

Наблюдались также различия вертикального распределения численности и биомассы жгутиконосцев в летний и осенний сезоны (рис. 2.5.1.8 б, в). Так, летом 2007 г. максимальные величины были отмечены в поверхностном слое воды и на глубине 20 м, минимальные — на 12 м и у дна. Осенью 2008 г. наибольшая плотность жгутиконосцев зарегистрирована на глубине 10 м, биомасса — на 20 м, в то время как в поверхностном слое и у дна численность была не высокой.

Заключение

Таким образом, в оз. Севан впервые определен видовой состав гетеротрофных флагеллят — широко распространенной и многочисленной группы водных простейших, являющихся главными потребителями гетеротрофного и автотрофного пикопланктона во многих озерах. В планктоне водоема идентифицировано 47 видов и форм бесцветных жгутиконосцев, относящихся к 9 отрядам и группе неопределенного систематического положения. Основу разнообразия фауны флагеллят составляли представители отрядов Cercomonadida, Kinetoplastida, Chrysomonadida. Все обнаруженные в озере виды встречаются в

пресных водоемах умеренного пояса (Жуков, 1989; Косолапова, 2001; Тихоненков, 2006), что свидетельствует о космополитизме этих организмов.

Количественные показатели были выше в Большом Севане, чем таковые в Малом и, независимо от части водоема — в литоральной зоне относительно пелагиали. Максимальные значения численности и биомассы жгутиконосцев зарегистрированы в 2008 г., что могло быть связано с наибольшим повышением уровня воды в течение предыдущего года.

Различия вертикального распределения численности и биомассы флагеллят летом и осенью, по всей видимости, связаны с особенностями температурного и кислородного режима.

2.5.2. СОСТАВ, ЭКОЛОГИЯ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ИНFUЗОРИЙ*

В составе планктона наиболее многочисленная группа организмов — микроскопические про- и эукариотные одноклеточные организмы — бактерии, водоросли и простейшие (Protozoa или Protista). Последние экологами в течение долгого времени вообще игнорировались и часто игнорируются до сих пор, хотя исследования показали, что простейшие составляют неотъемлемую часть пищевой цепи и вносят весомый вклад в общую биомассу организмов планктона. Понимание и признание большой значимости простейших в трофической цепи водоемов, начало формироваться лишь с появлением концепции «микробной петли» (Azam et al., 1983). Было показано, что бактерии и эукариотные одноклеточные водоросли формируют основу для микробных пищевых сетей («микробной петли»), а основные потребители бактерий — инфузории и гетеротрофные флагелляты, соответственно выедаются многоклеточным зоопланктоном (Williams, 1981; Azam et al., 1983; Бульон, 2002; Косолапов и др., 2007). Эта концепция стимулировала как расширение исследований, так и комплексный анализ данных о фауне, биологии и экологии разных таксонов одноклеточных эукариот (Adl et al., 2005).

Вместе с тем, сведения о фауне и экологии свободноживущих инфузорий и других групп простейших оз. Севан и рек его бассейна малочисленны, а по другим водоемам и горным рекам Армении до сих пор отсутствуют. Первые сведения о фауне инфузорий водоемов Армении появились лишь во 2-й половине XX-го века — по р. Гетар (Амбарцумян, 1962) и Ереванскому озеру (Григорян, 1975). Данные же о фауне и экологии инфузорий оз. Севан впервые были получены автором 30 лет назад во время работы на Севанской гидробиологической станции (СГБС) АН Арм. ССР (Жариков, 1982, 1983, 1985 а, б; Жариков, Анохина, 1984; Никулина и др., 1984). Эти исследования являлись частью целевой комплексной научно-технической программы по оз. Севан (Постановление ГКНТ СССР № 396 от 13 августа 1979 г.) и, к сожалению, в течение последующих 25 лет уже не проводились. Некоторые современные данные об инфузориях и первые данные о фототрофном пикопланктоне и жгутиконосцах оз. Севан (Косолапов и др., 2007), часто являющихся пищей для инфузорий, были получены российско-армянской научной экспедицией лишь 13–17 октября 2005 г., в результате возобновления исследований на оз. Севан.

Экосистемы высокогорных водоемов изменяются. Так, уже в конце 70-х гг. XX-го века горные реки и даже труднодоступные высокогорные озера Армении (оз. Кари — 3280 м, Кечутское водохранилище — 2170 м, Шамбское водохранилище — 1400 м, оз. Парзлич — 1334 м н.у.м.), также как и оз. Севан (1897.7 м) уже испытывали существенное антропогенное воздействие. На озере Севан экологическая ситуация начала резко обостряться в конце 1970-х гг. еще и из-за снижения уровня воды на 19.0 м, что привело к нарушению терми-

*Жариков В.В.

Учреждение Российской академии наук Институт экологии Волжского бассейна РАН, 445003, Самарская обл., г. Тольятти, VVZharikov@mail.ru

ческого режима и изменению трофического статуса водоема. Вследствие уменьшения к 1980 г. средней глубины озера (Малого Севана с 51 до 39 м, а Большого Севана с 38 до 23 м) в одной части водоема летом гипolimнион сохранялся, а в другой (Большой Севан) — исчезал. Многолетний антропогенный сброс воды из озера через р. Раздан значительно превысил объем притока подземных вод, обеспечивающих формирование в оз. Севан 2-х термокуполов. В результате общего снижения уровня воды приток подземных вод в Большом Севане стал интенсивнее, а его влияние на режим озера возросло пропорционально потере озером вековых запасов воды (Тихомиров, 1984). Экосистема оз. Севан была дестабилизирована и возникла «проблема оз. Севан».

Озеро Севан хотя и находится на территории Национального парка, до сих пор испытывает значительную антропогенную нагрузку, а также интенсивно эксплуатируется в рекреационных целях. Так, в начале 1960-х гг. XX-го века трофический статус озера был олиготрофным. Но уже в 1964 г. в оз. Севан были впервые отмечены «цветения» воды синезелеными водорослями (цианобактериями) *Anabaena flos-aquae* и *Aphanizomenon flos-aquae*, которые к 1978 г. достигли количественного развития, сопоставимого с диатомовыми. В начале 1980-х гг. трофический статус озера был определен уже как эвтрофный (Гутельмахер, Симонян 1986), а затем произошел сдвиг экосистемы озера в сторону мезотрофии (Парпаров, 1984). Тем не менее, дестабилизация экосистемы озера, снижение в нем прозрачности воды (с 22 до 8 м) и изменение её оптических показателей начало приводить к уменьшению глубины проникновения активной солнечной радиации и, соответственно, смещению местоположения нижней границы фотической зоны (Гёзаян, 1984 б; Гёзаян, Мурадян, 1984; Чехин, 1984).

С целью повышения уровня воды озера и некоторой стабилизации состояния его экосистемы, в 1980 г. в него была осуществлена сначала прямая переброска вод р. Арпа, а затем, путем предварительного накопления ее вод в созданном в 1982 г. Кечутском водохранилище, через 48-ми километровый тоннель, пробитый через Варденисский хребет.

Поскольку спустя 30 лет удалось вновь собрать материал об инфузориях оз. Севан, то цель настоящей работы — выяснить, насколько за истекшие годы изменились состав, количественное развитие и пространственное распределение свободноживущих инфузорий на акватории оз. Севан в период осеннего охлаждения.

Материал по инфузориям оз. Севан собран 14–18 октября 2009 г. на 14 станциях. Их выбор определяли задачи российско-армянской комплексной экспедиции, а также наличие архивных первичных данных о развитии инфузорий на этих же станциях в октябре 1980–83 гг.

Пробы для анализа отбирали батометром Руттнера в мелководных прибрежных (глубина 2.0–4.0 м) и глубоководных (10–60 м) зонах Малого и Большого Севана (рис. 2.2.1.1). Температура поверхностного слоя воды на станциях в октябре 2009 г. колебалась в пределах 14.2–15.6 °С, прозрачность — 2.2–4.0 м. На мелководных прибрежных станциях отбирали только интегральные пробы, смешивая воду с поверхностного или нескольких горизонтов

(с шагом 2 м, в зависимости от глубины). На 4-х глубоководных пелагических станциях (4П, 11П, 22П и 24П) отбирали дифференциальные пробы с горизонтов 0–2–4–6–8–10–15–20–25–30–40–50–60 м, чтобы выявить вертикальное распределение инфузорий.

Для количественного учета инфузорий в 2009 г. брали 250 мл (в 1980–83 гг. — 300 мл) воды, концентрировали фильтрованием без вакуума через мембранный фильтр (диаметр пор 6–8 мкм) до объема 10 мл, который немедленно фиксировали насыщенным раствором сулемы или раствором Буэна. В 1980–83 гг. инфузорий подсчитывали также в концентрированной пробе, но в живом виде под бинокляром в камере-пенале Сорокина объемом 10 мл, имеющем на нижней стороне сантиметровую сетку (Жариков, 1985 в). Подсчет численности инфузорий в 2009 г. осуществляли на специально изготавливаемых в лаборатории тотальных глицериновых препаратах, содержащих весь материал 10 мл концентрированной пробы. При обработке материала использовали протозоологические цито-гистохимические методы окраски и поляризационно-интерференционную микроскопию. Ряд видов инфузорий, впервые найденных в октябре 2009 г., идентифицирован ориентировочно, поскольку работа проводилась (в отличие от 1980–1983 гг.) только на фиксированном материале. Найденных инфузорий измеряли и, по-возможности, фотографировали. Для оценки суммарной биомассы инфузорий использовали как свои расчеты индивидуального веса видов (Жариков, 1985 в), так и данные литературы (Foissner et al., 1999). Материал обобщен в системе Смолла и Линна (Small, Lynn, 2000). Для оценки качества среды индексы сапробности видов инфузорий-индикаторов брали из ревизии Фойсснера (Foissner, 1988).

Озеро Севан — очень специфичный водоем. Высокогорное расположение, ограничение бассейна озера со всех сторон горными хребтами и слабая изрезанность береговой линии создает условия, при которых в нем в течение всего года господствуют ветры, вызывающие перемешивание поверхностного слоя воды, а на мелководье всей её толщи до дна. Высокая прозрачность воды озера, активная солнечная радиация и разная скорость прогревания глубоководного Малого и мелководного обширного Большого Севана ранее определяла периодичность и направленность развития инфузорий в течение каждого вегетационного периода (Жариков, 1985 в). В то же время, химический состав воды озера, ранее резко отличавшийся от вод рек его бассейна, представлял естественный биологический барьер для проникновения в озеро чужеродных видов и, несомненно, оказывал существенное влияние на состав фауны гидробионтов озера и его притоков.

Вегетационный период у инфузорий в оз. Севан — 9 месяцев. В 1980–1983 гг. планктонные инфузории в водоеме регистрировались со второй половины марта — начала апреля до конца декабря — начала января (рис. 2.5.2.1). Большая часть видов развивалась в период весеннего прогревания. При этом отсутствие ежегодных ледоставов, одновременное таяние льда в Малом и Большом Севане, а также нестабильное экологическое состояние озера оказывали влияние не только на качественный состав, но и динамику развития отдельных видов инфузорий.

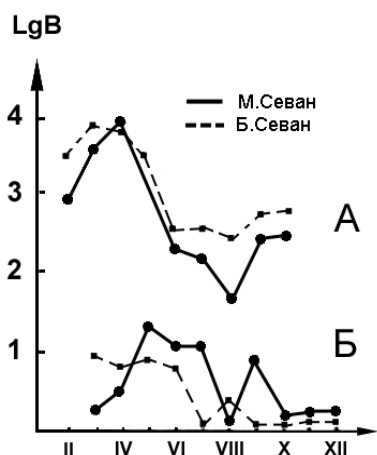


Рис. 2.5.2.1. Сезонная динамика биомассы (LgB , $мг/м^3$) фитопланктона (А) и планктонных инфузорий (Б) в Малом и Большом Севане в 1981 г.

Сезонная динамика развития инфузорий и фитопланктона в обеих частях оз. Севан в 1980–1983 гг. носила синхронный характер, с запаздыванием пиков развития инфузорий в Малом Севане относительно Большого примерно на 1 мес. Обычно это были весенний и осенний максимумы, но в 1983 г. наблюдался лишь один — осенний. При этом в планктоне сезонные экологические комплексы инфузорий отсутствовали, и ежегодно изменялось число видов, развивающихся в течение сезона и всего вегетационного периода. Это явление впервые было отмечено (Алекперов, 1982) в высокогорном Тертерчайском водохранилище (1200 м н.у.м.), где появившиеся весной виды инфузорий присутствовали в течение всего вегетационного периода. Но для оз. Севан более характерна была ежегодная замена и полное выпадение

видов из состава планктона, а не их цикличная сезонная сукцессия, характерная для равнинных озер. Вследствие этого изменялась сезонная динамика развития инфузорий, слагающаяся из экологических особенностей развития отдельных видов и их доминирующих группировок. При этом специфика гидрологических и экологических условий разных частей оз. Севан влияла на горизонтальное и вертикальное распределение видов, что будет показано ниже.

Кроме того, на состав и количественное развитие инфузорий планктонного сообщества в оз. Севан в 1980–83 гг. оказывали влияние и инфузории сообщества перифитона. Перифитон, в отличие от планктона, развивался только в летне-осенний период и достигал глубины 10 м, которая не являлась предельной. Развитие этого сообщества, в отличие от планктона, было более интенсивным и явно носило сукцессионный характер (Жариков, Анохина, 1984; Никулина и др., 1984). Характер сукцессии инфузорий в перифитоне оз. Севан был аналогичен равнинным пресным водоемам и зависел от интенсивности развития водорослей. Однако видовой состав инфузорий-обрастателей существенно отличался от такового в равнинных водоемах. Так, в равнинных водоемах среди сидячих форм обычно доминируют одиночные перитрихи, тогда как в высокогорном оз. Севан эта доминанта была представлена хищными со-сущими инфузориями рода *Metacinet*. Сезонная динамика инфузорий перифитона в целом и этих сукторий в частности была примечательна тем, что максимальное развитие сукторий наблюдалось в начальный период развития фитоперифитона и в период резкого снижения интенсивности развития фитопланктона. Огромные плотности поселения летом даже одного вида сукторий (*Metacinet macrocaulis* v. *polyrygata* Rieder, 1985 — июль, глуб. 7 м = 11 млн. экз./м², биомасса = 1.24 г/м²), который питается инфузориями и жгутиконосцами свидетельствуют о том, что в такие периоды эти инфузории могли

играть весьма существенную роль в трофических связях гидробионтов оз. Севан.

Анализ же сезонной динамики организмов планктона и перифитона показал, что в озере динамика развития организмов в этих двух биотопах как бы дополняла друг друга (рис. 2.5.2.2).

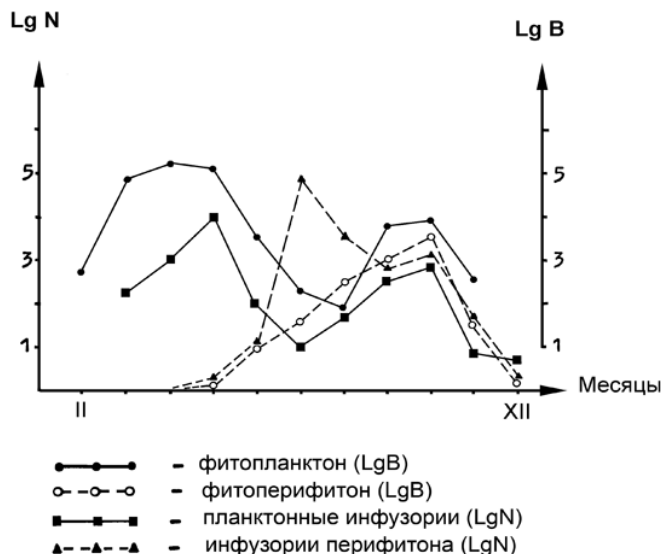


Рис. 2.5.2.2. Сезонная динамика биомассы водорослей ($Lg B_{\text{всп.}}$, мг/м^2) и численности инфузорий ($Lg N_{\text{сп.}}$, тыс. экз./ м^2) в планктоне и перифитоне оз. Севан в 1981 г. (Лча-шенская бухта) (по: Жариков, 1985 в).

Вероятно, в весенне-летний период пищевые потребности гидробионтов планктона вполне удовлетворялись за счет планктонных водорослей и инфузорий, так как перифитон в это время еще только начинал развиваться. В летний же период, когда интенсивность развития фитопланктона и планктонных инфузорий резко падала, начиналось бурное развитие перифитонных хищных сосущих инфузорий, а слабо развитый фитоперифитон был представлен планктонными зелеными хлорококковыми водорослями, доминировавшими в этот период и в планктоне озера (Жариков, Анохина, 1984). Высокая плотность поселения хищных инфузорий, с одной стороны, вероятно, поддерживалась за счет развивающихся в планктоне жгутиконосцев (данные о составе и развитии которых в водоемах Армении в 1980–1985 гг. вообще отсутствовали), т.к. низкая численность планктонных инфузорий и водорослей вряд ли способна была обеспечивать в этот период жизнедеятельность такого огромного количества сукторий. По мере увеличения прозрачности воды и снижения температуры воды в ходе вегетационного периода (рис. 2.5.2.3), процессы в планктоне и перифитоне уже протекали параллельно (рис. 2.5.2.2) и суммарно, по-видимому, поддерживали необходимый уровень трофических связей между группами гидробионтов.

Несовпадение хода сезонной динамики у гидробионтов сообщества планктона и перифитона носила взаимосвязанный и, вероятно, компенсационный характер, подчиняющийся необходимости сбалансированности всей системы в

определенный промежуток времени. Эта сбалансированность в оз. Севан в течение каждого вегетационного периода, по-видимому, имела индивидуальный характер, но в плане многолетних изменений, возможно, способствовала тому, что трофический статус оз. Севан изменялся не скачкообразно, а плавно.

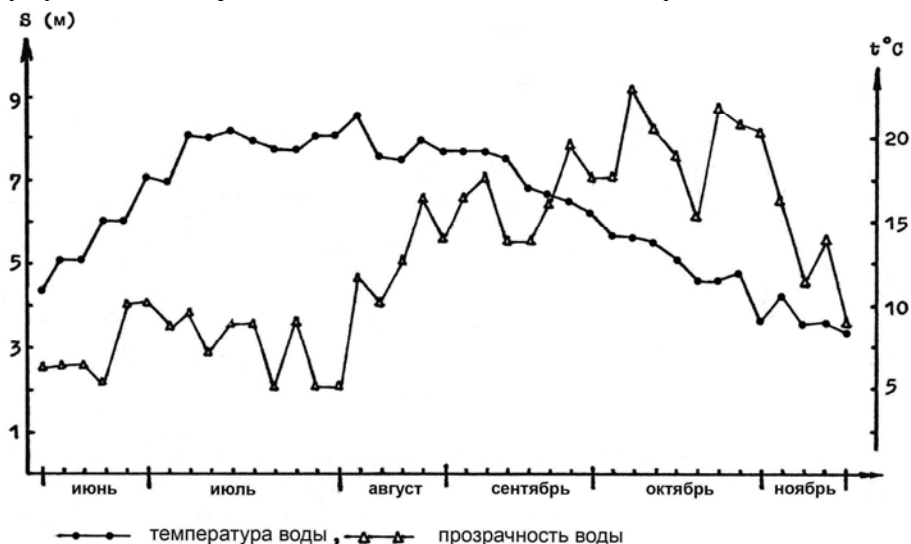


Рис. 2.5.2.3. Динамика изменения температуры (t °C) и прозрачности (S) воды в Лчашенской бухте оз. Севан в 1981 г.

Всего за период 1980–1985 гг. в оз. Севан был обнаружен 71 вид инфузорий (из них 66 были найдены в Армении впервые, а 1 вид — *Rimostrombidium* (*Strobilidium*) *armeniensis* (Zharikov, 1987)) — оказался представителем нового для науки рода (Foissner et al., 1999). Из них в планктоне тогда встречались 38 видов, остальные в обрастании (Жариков, 1985 в). Основу численности и биомассы инфузорий в планктоне при этом создавали лишь 18 видов, состав которых ежегодно изменялся. В целом же в течение вегетационного периода общее количество видов в планктоне ежегодно варьировало от 10 до 13. В начале периода осеннего охлаждения (октябрь) на станциях обычно встречались 1–5 видов (рода *Limnostrombidium*, *Tintinnidium*, *Vorticella*), но в ноябре – декабре число видов в планктоне могло возрастать до 11.

Спустя 30 лет, в октябре 2009 г., на пелагических и прибрежных станциях в 50 пробах воды было обнаружено 42 вида инфузорий, относящихся (по системе: Small, Lynn, 2000) к 2 подтипам, 7 классам, 10 п/классам, 15 отрядам и 24 семействам. В октябре 2009 г. частота встречаемости инфузорий в пробах составляла 100%, с вариацией количества видов на станциях от 2 до 24 (табл. 2.5.2.1). Представители сем. Tintinnidiidae, ранее обычные для этого сезона, в октябре 2009 г. полностью отсутствовали, а на станциях в зоне впадения рек, как и в 2005 г. (Косолапов и др., 2007) изредка встречались раковинные амёбы и солнечники (*Actinophrys sol*).

Таблица 2.5.2.1. Экологические характеристики видов инфузорий в пелагиали оз. Севан, с частотой встречаемости > 2% (14–17 октября 2009 г.)

Виды	Частота встречаемости, %				Основная пища	Инд. вес. × 10 ⁶	Инд. сапр.	Основной биотоп
	все озеро (50 проб)	М.С 15 проб	Ст.11 8 проб	Б.С. 27 проб				
<i>Cyclotrichium</i> sp. (<i>gigas</i> ?)	2.0	0	12.5	0.0	Х	60	нет	Пл (эупл)
<i>Epistylis digitalis</i>	2.0	6.7	0	0.0	Ва	30	1.5	Эпб (Пл)
<i>Nassula ornata</i>	2.0	0	0	4.0	А(Ц)	1600	2.0	Пл, Б, Пф
<i>Sphaerophrya</i> sf. <i>magna</i>	2.0	0	0	4.0	Х (С, Fg)	65	3.8	Пл (эпф)
<i>Spirostomum minus</i>	2.0	0	0	4.0	Ва	425	2.8	Б, Пф
<i>Uronema nigricans</i>	4.0	0	0	7.4	Ва, Fg	20	нет	Пл, Б, Пф
<i>Euplotes</i> sf. <i>moebiusi</i>	4.0	13.4	0	0.0	Ва, Fg, А	23	2.9	Б, Пф
<i>Holophrya teres</i>	4.0	0	0	7.4	Х (Met) всеяд	1300	3.0	Б, Пф
<i>Nassula picta</i>	4.0	0	0	7.4	А(Ц)	224	2.0	Пл, Б, Пф
<i>Prorodon ellipticus</i> (?)	4.0	0	0	7.4	Х	270	нет	Пл
<i>Spathidium spathula</i>	4.0	0	0	7.4	Х (С, Met)	2000	1.7	Пл
<i>Stichotricha secunda</i>	4.0	0	0	7.4	Ва, А, Нв, М	30	1.3	Пф, Б
<i>Vorticella campanula</i>	4.0	0	0	7.4	Ва, А	135	2.4	Пф, Б
<i>Enshelys pupa</i>	6.0	13.4	12.5	0.0	БД	60	нет	Пл
<i>Frontonia acuminata</i>	6.0	0	0	11.1	А, Fg, С	100	2.2	Пл, Б
<i>Coleps elongatus</i>	8.0	0	0	3.7	Х, всеяд	21	нет	Пл, Б
<i>Holophrya simplex</i>	8.0	6.7	0	11.1	А	50	нет	Пл
<i>Ophryoglena</i> 2 (sf. <i>oblonga</i>)	8.0	0	0	14.8	Г	330	нет	сапропель
<i>Pseudohaplocaulus infravacuolatus</i> (?)	12.0	13.4	37.5	63.0	Ва	40	нет	Эпф
<i>Coleps hirtus hirtus</i>	14.0	0	12.5	22.2	Г, Х всеяд	21	2.7	Пл, Б, Пф
<i>C. hirtus viridis</i>	—	0	12.5	22.2	Г, Х, М всеяд	21	—	Пл, Б, Пф
<i>Limnospira pelagicum</i>	16.0	0	0	29.6	А	30	нет	Пл, Б, Пф
<i>Lagynoprya acuminata</i>	18.0	26.7	0	18.5	А, Fg, С	25	1.2	Пл
<i>Ophryoglena</i> sp.1	18.0	0	0	29.6	Г	300	нет	сапропель
<i>Pelagovorticella natans</i>	18.0	6.7	12.5	14.8	Ва, А	90	1.7	Пл (эупл)
<i>Holophrya ovum</i>	20.0	26.7	0	22.2	Ва, Ц, А,	400	3.2	Б, пФ
<i>Strombidium</i> spp. (20mk)	20.0	0	0	37.0	Ва, А	4	—	Пл (эупл)
<i>Pseudohaplocaulus anabaenae</i>	25.0	40	50	63.0	БД	30	нет	Эпф
<i>Trichodina pediculus</i>	26.0	6.7	12.5	40.7	Ва	80	2.0	Эпб, Эпар.
<i>Pelagostrombidium mirabile</i>	44.0	6.7	75	55.6	А	30	нет	Пл (эупл)
<i>Rimostrombidium humile</i>	52.0	80	100	22.2	А, Ва, Ц, Fg	4	1.8	Пл (эупл)
<i>Epicarchesium pectinatum</i>	54.0	13.4	37.5	81.5	БД	60	1.4	Пл (эупл)
<i>Limnospira viride</i>	62.0	46.7	25	59.3	Нв, А, Ва	50	2.0	Пл (эупл)
<i>Pelagostrombidium fallax</i>	78.0	100	100	96.3	А(Ц)	50	нет	Пл (эупл)

Примечание. Fg — жгутиконосцы; Met — многоклеточные (коловратки); А — водоросли; Б — бентос; БД — бактерии и детрит; Ва — бактерии; Г — гистофаг; Нв — нитчатые водоросли; М — миксотроф; Пл — планктон; Пф — перифитон; С — инфузории; Ц — цианобактерии; Х — хищник; Эпб — эпибионт, Эпф — эпифит; Эупл — эупланктонный, Эпар — эктопаразит.

Приуроченность же всех найденных в октябре 2009 г. в планктоне видов инфузорий к их основным биотопам, следующая: планктонные — 14 видов (из них эупланктонных — 8), 11 видов — перифитонные и бентосные (из них 3 — сапропельные), 12 видов инфузорий способны одновременно обитать в разных биотопах (планктон, перифитон, бентос) и 5 видов — эпибионты (2 вида — на ракообразных) и эпифиты (3 вида — на водорослях рода *Anabaena*). Большинство из них — представители классов Spirotrichea, Litostomatea, Prostomatea и Oligohymenophorea.

Частота встречаемости инфузорий в планктоне и их количественное развитие сильно изменяется в направлении из Малого и Большой Севан, что обусловлено изменениями экологических условий среды, пищевыми ресурсами и биотопическими предпочтениями видов (табл. 2.5.2.1).

АУТЭКОЛОГИЯ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ

Класс SPIROTRICHEA

Rimostrombidium humile (Penard, 1922) Petz & Foissner, 1992 (= *Strobilidium humile* Penard, 1922). Эупланктонный вид, размером 18–25 мкм, с тремя продольными ребрами (стрелки) на теле (фото 2.5.2.1.6). Основная пища, по данным литературы (Foissner et al, 1999) — бактерии, цианобактерии, автотрофные жгутиконосцы и мелкие диатомовые. Для оз. Севан этот вид указывается впервые. В октябре 2009 г. он распространялся в толще воды вплоть до глубины 60 м.

Limnostrombidium viride (Stein, 1867) Krainer, 1995 (= *Strombidium viride* (Stein, 1867) и ***L. pelagicum*** (Kahl, 1932) Krainer, 1995 (= *Strombidium viride forma pelagica* Kahl, 1932) (фото 2.5.2.1.3 и 2.5.2.1.4). В озере Севан они ранее развивались в течение всего вегетационного периода с 2 пиками численности: весенним и осенним. Инфузории очень подвижные, нежные и быстро погибают в пробах. *Limnostrombidium viride* (60 мкм) предпочитал глубину 4–10 м, а *Limnostrombidium pelagicum* (35–40 мкм) — 10–30 м. Максимальные численности этих видов наблюдались в Малом Севане в 1981 г.; *Limnostrombidium viride*: весна (май) — 1521 тыс. экз./м³ на глубине 6 м, осень (октябрь) — 304 тыс. экз./м³ — на глубине 10 м. *Limnostrombidium viride* — миксотроф. Питается диатомовыми (*Cyclotella*) и зелеными водорослями, жгутиконосцами, и вероятно бактериями (Rogerson et al., 1989; Sanders, 1991). *Limnostrombidium pelagicum* питается в основном водорослями и, поэтому, в живом виде его трудно отличить от *Limnostrombidium viride*.

Pelagostrombidium mirabile (Penard, 1916) Krainer, 1991 (= *Strombidium mirabile* Penard, 1916) и ***Pelagostrombidium fallax*** (Zacharias, 1895) Krainer, 1991 (= *Psilotricha fallax* Zacharias, 1895). Последний в оз. Севан обнаружен впервые. Предполагалось (Kahl, 1932), что *Pelagostrombidium fallax* и *Pelagostrombidium mirabile* это синонимы. Сейчас же эти виды разделяют (Foissner et al., 1999) по размеру и цвету тела, особенностям строения ротового аппарата и питанию. *Pelagostrombidium fallax* (фото 2.5.2.3.21) — 50–55 мкм, красновато-коричневого цвета из-за множества микроскопических цитоплазматических гранул красноватого цвета, питается бактериями, пикоцианобактериями, мелкими диатомовыми водорослями и динофлагеллятами; *Pelagostrombidium mirabile* (фото 2.5.2.1.5) — чуть мельче (40–45 мкм), желтовато-зеленый и питается в основном водорослями.

Класс LITOSTOMATEA

Spathidium spathula O.F. Müller, 1786 (фото 2.5.2.2.18). Размер 100×50 мкм. Ядро лентовидное, сложно изогнутое. В 1980–83 гг. вид развивался в апреле — мае и осенью после периода «цветения» воды озера, преимущественно в при-

брежной зоне. Максимальная численность весной — 19.8 тыс. экз./м³. В октябре 2009 г. встречался единично в районах впадения рек.

Lagynophrya acuminata Kahl, 1935 (фото 2.5.2.2.15). Эупланктонный вид, обычен в стоячих водоемах. Питается автотрофными жгутиконосцами (Wilbert, 1986) и инфузориями.

Класс PROSTOMATEA

Holophrya simplex Schew., 1893. Мелкий (32–35×17–20 мкм) эупланктонный вид. Максимальная численность наблюдалась в мае 1980 г. в Малом Севане на глубине 15 м (30 тыс. экз./м³) и в Большом Севане на глубине 28 м (46.2 тыс. экз./м³). В октябре 2009 г. присутствовал в незначительном количестве на глубине 4 м (ст. 4П) и 15–25 м (ст. 22П).

Coleps elongatus Ehrenberg, 1831 (фото 2.5.2.1.1). Бентосный и пелагический, встречается реже, чем *Coleps hirtus*. По данным литературы (Foissner et al., 1999) питается гетеротрофными жгутиконосцами и инфузориями рода *Vorticella*), но, вероятно, всеядный, подобно другим видам *Coleps*.

Coleps hirtus Nitsch., 1817. Средние размеры 50×30 мкм. В оз. Севан весной обычно концентрировался у дна в пелагической открытой части (станции 4П, 9П, 22П), а в период «цветения» воды озера — и в эпилимнионе. Обычно давал 2 пика численности — в мае и августе в Малом Севане и 1 — в августе — сентябре — в Большом Севане. Осенние пики, как правило, совпадали с периодом «цветения» воды озера синезелеными водорослями (цианобактериями). Средняя численность вида в это время 56 тыс. экз./м³, максимальная — 277 тыс. экз./м³. Сейчас вид разделен (Foissner et al., 1999) на два подвида: *Coleps hirtus hirtus* (Müller, 1786) Nitzsch, 1827 и *Coleps hirtus viridis* Ehrenberg, 1831. В октябре 2009 г. оба подвида встречались только на станциях 22П и 24П на глубине 15 м и ниже.

Coleps hirtus hirtus (фото 2.5.2.1.2) — без симбиотических зеленых водорослей, встречается в обрастании, иле, пелагиали стоячих водоемов. Обычен в планктоне, богатом коловратками и/или ракообразными, когда другие инфузории сильно истреблены хищными многоклеточными, от которых его, вероятно, защищает «броня». Питается бактериями, водорослями, жгутиконосцами, инфузориями, коловратками. Гистофаг и факультативный хищник, поедает инфузорий: живых *Glaucoma scintillans* и *Cinetochilum margaritaceum*, живых и мертвых *Tetrahymena pyriformis*, обрывки (30–50 мкм) живых и целые мертвые клетки *Spirostomum ambiguum*, мертвых *Paramecium caudatum*, *Paramecium aurelia*, *Dileptus anser*, *Didinium nasutum*, *Lacrymaria olor*, и также мертвых собственных особей (Foissner et al., 1999). Выдерживает до 0.1 мг/л свободного NH₃ и до 10 мг/л H₂S (Bick, 1957; Щербаков, 1969) и очень низкое (0.1–0.3 мг/л) содержание кислорода (Жариков, 1985 в).

Coleps hirtus viridis Ehrenberg, 1831. Обычен для планктона малых эвтрофных озер, где концентрируется на границе кислородно-безкислородной зоны (Foissner et al., 1999; Жариков и др., 2009). Миксотроф; симбиотические водоросли снабжают вид кислородом, обеспечивая существование в условиях очень низкого содержания кислорода и при нехватке пищи. *Coleps hirtus viridis*

выдерживает голодание дольше, чем *Coleps hirtus hirtus*. Питается также, как *Coleps hirtus hirtus* довольно широким набором организмов: автотрофными жгутиконосцами (*Cryptomonas*, *Rhodomonas*, *Chlamydomonas*; мелкими динофлагеллятами и остатками личинок хирономид (Christopher, Patterson, 1983).

Holophrya (Prorodon) ovum Ehrenberg, 1831 (син. = *Prorodon viridis* Kahl, 1927, является промежуточной стадией (теронт) в цикле развития *Holophrya ovum*). Хищный вид, миксотроф. Питается родобактериями, цианобактериями (*Oscillatoria limosa*), эвгленами и мелкими водорослями, но может захватывать и коловраток (Kahl, 1930; Bick, 1957; Czapik, 1975; наблюдения автора). Выдерживает низкое содержание кислорода, до 2 мг/л H_2S и до 4 мг/л аммония или 0.02 мг/л свободного аммиака (Bick, 1957; Жариков и др., 2009).

Класс OLIGOHYMENOPHOREA

П/кл. Peniculia

Frontonia acuminata (Ehrenberg, 1833) Buetschli, 1889 (фото 2.5.2.1.7, 2.5.2.1.8). Вид характерен для обрастания и бентоса, хотя часто встречается и в планктоне. Питается в основном диатомовыми водорослями, но поедает также бактерий, цианобактерий, жгутиконосцев, инфузорий и даже коловраток рода *Trichocerca* (наблюдения автора).

П/кл. Hymenostomatia

Ophryoglena spp. (фото 2.5.2.1.10, 2.5.2.1.11). Все представители этого рода — гистофаги, обитатели сапропеля. Вид у этих инфузорий определять трудно (сложный цикл развития), но принадлежность к этому роду хорошо идентифицируется по резко выделяющемуся ротовому аппарату в виде цифры 6 и, особенно, по наличию в нем «стекловидного тела». В озере Севан представители этого рода впервые обнаружены в единичных экземплярах в 2009 г., в придонных слоях Большого Севана на ст. 24П (термокупол), где они поднимаются вместе с другими бентосными видами с грунта в толщу воды, вероятно в результате выхода подземных вод.

П/кл. Peritrichia

Epistylis digitalis (Linnaeus, 1758) Ehrenberg, 1830. Вид (1 экз.) обнаружен случайно (на *Cyclops*) при обработке протозоологических проб из Малого Севана. Наверное, специфический симфорионт циклопид. Индекс сапробности — 1.5 (Foissner, 1988). Питание неизвестно, вероятно бактерии.

Epicarchesium pectinatum (Zacharias, 1897) Foissner, Berger & Schaumburg, 1999 (= *Carchesium pectinatum* Zacharias, 1897) (фото 2.5.2.2.16). Колониальная форма, ранее характерная только для Кечутского водохранилища. Размер зооида 40–50 мкм. В одной колонии от 10 до 100 зооидов. Впервые в Армении вид был обнаружен в Кечутском водохранилище в 1980 г. В мае 1983 г. отдельные колонии были обнаружены в оз. Севан в районе впадения канала Арпа – Севан (ст. 34П). Питается бактериями, мелкими водорослями и органическим детритом (Мамаева, Копылов, 1978; Packroff, 1992).

Pelagovorticella natans (Faure-Fremiet, 1924) Jankowski, 1985 (= *Vorticella convallaria* var. *natans* Faure-Fremiet, 1924; = *Vorticella natans* Kahl, 1935). В озере Севан это единственный свободноплавающий (не эпибионтный) вид

одиночных перитрих (фото 2.5.2.1.12). Размер севанских особей 60 мкм, длина стебелька — 600 мкм. Ранее встречался в основном в Малом Севане, чаще всего в холодное время года: весной на мелководье и на глубинных станциях на горизонте 6–10 м, осенью — у дна. В Большом Севане начинал развиваться в конце марта – начале апреля и исчезал в июне. В Малом Севане появлялся в апреле – мае и мог присутствовать до конца июля на глубине 40–55 м. Максимум численности в Малом Севане на мелководье был в мае — 79 тыс. экз./м³, на глубоководных станциях — 324 тыс. экз./м³. В октябре 2009 г. в Малом Севане присутствовал единично (4 экз./л) на ст. 4П на глубине 40 м. В Большом Севане был обнаружен только на ст. 24П (термокупол), начиная с глубины 15 м (максимум 15 м = 332 экз./л) и до дна. Вид питается бактериями (171–1078 бактерий экз./час) и очень мелкими водорослями (Sanders et al., 1989).

Pseudohaplocaulus infravacuolatus Foissner & Brozek, 1996; *Pseudohaplocaulus* (*Vorticella*) *anabaenae* (Stiller, 1940) Warren, 1988. По данным литературы (Foissner et al., 1999) — оба специфичные эпифиты цианобактерий рода *Anabaena*. Их появление в большом количестве указывает на значительное поступление органики (эвтрофирование).

Рода *Pseudohaplocaulus* Warren, 1988 и *Haplocaulus* Precht, 1935 отличаются от *Vorticella* Linnaeus, 1767 и *Pseudovorticella* Foissner & Schifffmann, 1974 стеблем, который сокращается не спирально, а зигзагообразно, как концерттино. Кроме того, *Pseudohaplocaulus* не имеет поперечной исчерченности пелликулы как у *Haplocaulus* и *Vorticella*, а имеет хорошо заметные бугорки и сетчатую (как кирпичная кладка) систему линий серебрения, как у *Pseudovorticella* (Foissner et al., 1999).

Pseudohaplocaulus infravacuolatus в оз. Севан обнаружен впервые и идентифицирован ориентировочно. Он очень напоминает *Pseudohaplocaulus anabaenae*. У обоих видов по 2 сократительных вакуолей, схожий размер и форма тела, пелликулярная структуры и среда обитания. Однако у видов разное расположение сократительных вакуолей (Foissner et al., 1999): у *Pseudohaplocaulus infravacuolatus* обе вакуоли расположены в ряд на вентральной стенке вестибулюма, тогда как у *Pseudohaplocaulus anabaenae* — одна из вакуолей (стрелки) расположена на дорсальной стенке вестибулюма (фото 2.5.2.2.19). Отличаются *Pseudohaplocaulus infravacuolatus* и *Pseudohaplocaulus anabaenae* также и другими признаками (Foissner et al., 1999): размер (длина 50–70 против 45–50 мкм), вестибулум (у *Pseudohaplocaulus anabaenae* необычно короткий). Стебель (одинаковый везде, а у *P. anabaenae* постепенно сужающийся) и пелликулярная структура (у *Pseudohaplocaulus anabaenae* одноразмерные, но отчетливо заметные бугорки на всем теле, а у *Pseudohaplocaulus infravacuolatus* — только в верхней части тела и перистомальном диске).

Pseudohaplocaulus infravacuolatus питается водорослями, а *Pseudohaplocaulus anabaenae* — в основном водорослевым детритом, отдельными клетками анабены и бактериями (Мамаева, 1979). Последний вид в 1980–1983 гг. развивался в оз. Севан только в период «цветения» воды синезелеными водорослями *Anabaena flos-aquae*. Впервые был обнаружен в 1981 г. в единичных экземплярах, но в сентябре 1982 г. в Большом Севане уже имел численность

~ 8 тыс. экз./м³. На ценобиях водорослей тогда обычно встречались 1–3 особи. В октябре 2009 г. оба вида имели особенно высокую численность (порядка 3.5 тыс. экз./л) на станциях 6Л-1 (Шоржа), 11Л-1 (Артанишская бухта), 24П, 12Л-1 (Бабаджян) и 14Л-1 (Гюней).

Vorticella campanula Ehrenberg, 1831 (фото 2.5.2.2.17). Размер сильно варьирует (от 60 до 150 мкм). В озере Севан, как и в равнинных водоемах, — типичный обростатель, формирующий крупные псевдоколонии. Часто образует сплошные покрытия на стеклах обрастания, детрите и свободно-дрейфующем мусоре, плавающем пластике, нитчатых водорослях, погруженных макрофитах. Вид очень широко распространен и многочислен при слабой и средней скорости течения и умеренном загрязнении.

Питается преимущественно бактериями, но также водорослями и детритом: 1 экз./сут. потребляет ~ 25 000 бактерий (Schönborn, 1982).

Trichodina pediculus Ehrenberg, 1831 (фото 2.5.2.2.13, 2.5.2.2.14). Эпизойный, иногда свободноплавающий вид. Заселяет пресноводных гидр, мшанок, личинок амфибий (например, *Rana* spp.), ювенильных и половозрелых рыб. Вид паразитический, но свободноплавающие экземпляры, оторвавшиеся с носителей (преимущественно гидр) часто встречаются в пробах. В озере Севан впервые был обнаружен в летом 1983 г. на щупальцах гидры (*Hydra oligastis*). Если гидра селилась на рдесте гребенчатом (*Potamogeton pectinatum*), покрытым большим количеством детрита, то триходины образовывали сплошной покров не только на щупальцах, но и на всем теле гидры. Размер 45–55 мкм. Характер движения — скользящий. При переходе с одной гидры на другую триходины отрываются и передвигаются боком, совершая колебательно-вращательные движения вокруг продольной оси тела. На комменсальные отношения триходин с гидрами указывают многие исследователи.

Питается преимущественно бактериями, иногда детритом (Bick, 1972; Schneider, 1985), при массовом размножении на рыбах — эпителиальными клетками. На рыбах триходины — это так называемые «паразиты слабых», т.е. на здоровых носителях не встречается или только единичные особи. Массовое развитие обычно наблюдается только при стрессовых ситуациях — недостатке кислорода, плохом качестве воды и слишком высокой плотности молоди рыб (Lom, 1973).

Таблица 2.5.2.2. Тенденции изменения среднего индекса сапробности (S), рассчитанного по инфузориям-индикаторам осенью, для некоторых пелагических станций оз. Севан

Годы	Станции			
	Малый Севан		Большой Севан	
	9Л-1	4П	22П	34П
1980	2.2	2.1	2.0	2.2
1981	1.9	1.9	1.8	2.1
1982	1.8	1.8	1.8	2.0
2009	2.36	1.98	2.38	2.40

Наличие массы триходин в толще пелагиали может быть обусловлено как массовым развитием гидр в связи с возросшим поступлением органики (табл. 2.5.2.2), так и размножением и распространением в оз. Севан лягушек (*Rana* spp.), которые на акватории озера в 1980–1985 гг. практически не встречались.

Но более вероятным источником инвазии может являться полу-

живая и мертвая рыба (караси), которую местные жители используют в качестве приманки в раковнях, для привлечения в них раков. На это косвенно указывает местоположение пиков численности триходин в Большом Севане (рис. 2.5.2.4) — глубины 4–8 м, на которые вероятно и ставятся ловушки-раковни.

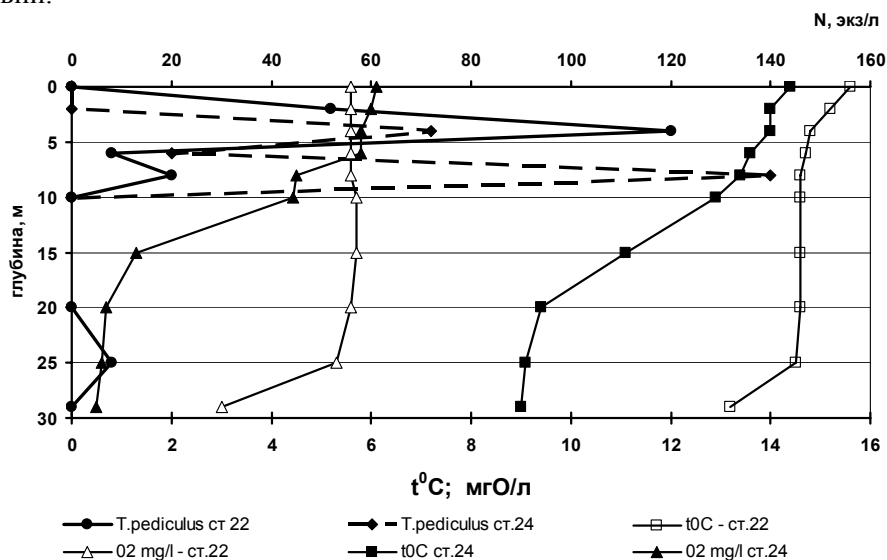


Рис. 2.5.2.4. Вертикальное распределение *Trichodina pediculus* в толще воды на станциях 22П и 24П в Большом Севане в октябре 2009 г.

ОСОБЕННОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ИНFUЗИРИЙ

Горизонтальное распределение. В октябре 2009 г. пространственное распределение инфузорий в оз. Севан, как и в 1980-х гг., определяло комплексное воздействие таких факторов, как сезонное изменение по глубине температурного и кислородного режимов, загрязнение среды и мощность воздействия активной солнечной радиации. Последняя в условиях высокогорья, несомненно, влияет на характер вертикального распределения в толще воды и жизнедеятельность инфузорий и в планктоне и обрастании (Жариков, Анохина, 1984; Жариков, 1985 в).

По данным 1980–1983 гг. горизонтальное распределение инфузорий в планктоне оз. Севан очень неоднородно (табл. 2.5.2.3, 2.5.2.4), из-за различий экологических условий разных частей озера, что отражали разный видовой состав инфузорий, степень их развития и межгодовая сезонная динамика изменений численности и биомассы в различных районах.

В 1980–1983 гг. акватория оз. Севан, исходя из специфики лимнологических и экологических условий, была условно разделена на 4 района: 1 район — весь Малый Севан (станции 9Л-1, 4П, 9П) и 3 района в Большом Севане (станции 22П, 24П, 30П, 34П). В каждом из них тогда присутствовали фоновые (постоянно встречающиеся) виды, число которых изменялось из года в

год. Так, в 1980 г. в целом для озера фоновый вид был один (*Limnostrombidium viride*), в 1981 г. их стало три (*Limnostrombidium viride*, *Tintinnidium fluviatile* и *Pelagovorticella natans*), а в 1982 г. — 4 вида (*Limnostrombidium viride*, *Tintinnidium fluviatile*, *Pelagovorticella natans* и *Coleps hirtus*). В количественном отношении преобладали лишь два вида — *Limnostrombidium viride* и *Tintinnidium fluviatile*, которые обычно присутствовали в верхней и средней части толщи воды, тогда как два остальных (*Pelagovorticella natans* и *Coleps hirtus*) — в нижней части и придонном слое.

Таблица 2.5.2.3. Средняя численность (тыс. экз./м³) и биомасса (мг/м³) массовых видов планктонных инфузорий оз. Севан в 1981 г.

Станция	Март	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Декабрь
Численность										
9Л-1	57	214	149	59	0	20	7	0	0	0
4П	107	94	511	543	495	13	33	4	6	119
9П	0	112	532	80	10	0	7	11	0	0
22П	286	130	350	148	5	35	5	4	7	94
30П	159	326	148	73	8	0	1	10	0	0
Биомасса										
9Л-1	2.7	4.6	6.1	2.9	0	1.0	3.5	0	0	0
4П	4.4	2.7	20.7	26.0	24.0	0.7	17.7	2.3	3.2	3.2
9П	0	3.3	4.0	22.6	0.4	0	0.4	0.6	0	0
22П	14.	4.4	14.3	7.5	0.4	6.0	0.2	0.2	0.4	2.5
30П	8.0	7.5	4.3	3.6	0.5	0	0.06	0.5	0	0

Таблица 2.5.2.4. Средняя численность (тыс. экз./м³) и биомасса (мг/м³) массовых видов планктонных инфузорий оз. Севан в 1982 г.

Станция	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Декабрь
Численность									
9Л-1	45	21	28	53	115	198	113	184	73
4П	69	14	21	18	15	4	23	40	42
9П	15	4.0	15	29	60	115	9	20	86
22П	7	18	9	60	3	18	18	0,6	93
30П	85	39	6	8	-	14	12	28	0
34П	8	1	54	4	40	14	7	10	0
Биомасса									
9Л-1	7.68	1.04	1.40	0.36	7.43	9.90	5.62	17.9	9.89
4П	5.95	0.69	1.05	0.81	1.00	0.17	1.15	4.27	4.90
9П	0.72	0.20	0.76	1.87	2.99	6.11	0.38	2.10	12.28
22П	0.38	0.89	0.48	2.94	0.16	0.86	0.89	0.03	12.38
30П	4.36	1.95	0.30	0.42	-	0.92	0.52	0.39	0
34П	0.34	0.10	41.9	5.28	4.68	1.22	0.36	0.51	0

Другие виды, встречавшиеся только на одной или нескольких станциях, рассматривались как локальные: в Малом Севане — *Spathidium spathula*,

Enchelys pupa, *Tintinnidium fluviatile* f. *minima*, *Tintinnidium pusillum*, *Pseudohaplocaulus* (*Vorticella*) *anabaenae*; в Большом Севане — *Holophrya simplex*, *Obertruria* (*Nassula*) *aurea*, *Halteria grandinella*, *Oxytricha minor*, *Rimostrombidium* (*Strobilidium*) *armeniensis*, *Stylonychia mytilus complex*, *Bursaria truncatella*, *Frontonia leucas*, *Epicarchesium* (*Carchesium*) *pectinatum*, а также различные виды рода *Paramecium*.

Малый Севан. Динамика термического и кислородного режимов в этой части озера ранее носила сходный характер. Поэтому в течение всего вегетационного периода видовой состав планктонных инфузорий на станциях был практически одинаков. Лишь летом наблюдались небольшие различия в видовом составе, поскольку на пелагических станциях (4П и 9П) в придонных слоях с весны сохранялись и развивались фоновые виды и гистофаг *Coleps hirtus*, тогда как в прибрежной зоне в основном встречался альгофаг *Limnostrombidium viride*. Более явно отличались станции в Малом Севане по срокам и интенсивности развития на них инфузорий по сезонам. На мелководье прогрев воды весной шел быстро, что способствовало интенсивному, но кратковременному развитию фоновых видов инфузорий.

Затем стремительная динамика прогрева воды и возрастание солнечной радиации начинали оказывать негативное воздействие на жизнедеятельность инфузорий в прибрежной зоне. Напротив, очень стабильные и медленно изменяющиеся в течение сезона условия на глубоководной пелагической ст. 4П, благоприятно сказывалось на развитии видов инфузорий. Станции вблизи границы (ст. 9П) или на границе (ст. 11П, 2009 г.) между Малым и Большим Севаном подвержены сильному влиянию условий Большого Севана. В результате, как и ранее, степень развития инфузорий на них характеризуется промежуточными значениями между станциями 4П (Малый Севан) и 22П (Большой Севан), хотя видовой состав инфузорий обычно ближе к таковому на ст. 4П.

Большой Севан. Район ст. 24П явно выделялся только в летний сезон (июль – сентябрь) во время существования термокупола, который обычно исчезал в сентябре – октябре. В весенний и осенний сезоны по видовому составу инфузорий ст. 24П ранее не отличалась от других станций Большого Севана. Однако темпы их развития здесь весной (апрель) были значительно ниже, чем на других станциях в этой части озера. Начинающий формироваться в этом районе в мае – июне термокупол оказывал значительное влияние на интенсивность развития инфузорий. Так, с апреля по июнь 1983 г. ст. 24П по численности (18–28 тыс. экз./м³) и биомассе (0.83–1.4 мг/м³) инфузорий занимала промежуточное положение между соседними с ней станциями 34П и 22П и значительно превосходила их по численности (94 тыс. экз./м³) и биомассе (4.89 мг/м³) в июле, в момент наивысшего развития термокупола (табл. 2.5.2.5). Такое положение объясняется значительными различиями видового состава инфузорий в районе термокупола и вне его.

В июле на ст. 24П зона термоклина располагалась на глубине от 4 до 10 м и градиент температуры в нем мог достигать 5 °C на 1 м глубины, тогда как на других станциях (ст. 22П) термоклин находился на глубине 15–20 м или у дна, и градиент температуры в нем составлял около 0.5 °C на 1 м глубины. Фоно-

выми видами летом здесь, как и на остальной акватории Большого Севана, ранее был *Limnostrombidium viride*. Но одновременно присутствовал и локальный комплекс инфузорий холодолюбивых форм (*Tintinnidium fluviatile*, *T. fluviatile f. minima*).

Таблица 2.5.2.5. Средняя биомасса (мг/м³) и численность (тыс. экз./м³) массовых видов планктонных инфузорий оз. Севан 1983 г.

Станция	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август
Численность					
9Л-1	36	-	721	22	53
4П	13	8	53	4	12
9П	-	2	37	11	8
22П	615	45	392	19	32
24П	17	18	28	95	28
34П	131	40	81	13	44
Биомасса					
9Л-1	1.82	-	36.1	1.22	5.74
4П	1.10	0.6	2.7	0.38	0.61
9П	-	0.12	1.94	0.74	0.39
22П	6.17	2.47	4.13	0.96	1.53
24П	0.83	1.50	1.40	4.89	1.74
34П	5.74	1.66	1.81	0.66	2.34

Район термокупола являлся неким аналогом ст. 4П в Малом Севане, но отличался от последней тем, что в составе планктонного сообщества инфузорий на ст. 24П всегда присутствовали бентические формы инфузорий родов *Aspidisca*, *Oxytricha*, *Euplotes*. Отсутствие последних в планктоне других станций указывало на активный вынос в районе термокупола бентосных видов в толщу воды холодными подземными водами. В итоге, на ст. 24П средняя численность инфузорий летом составляла лишь 17% от их численности на ст. 22П, зато их биомасса могла составлять до 70% от биомассы инфузорий ст. 22П. То есть, в указанный про-

межуток времени видовое разнообразие инфузорий компенсировало их малую численность.

Район ст. 22П был характерен для всей акватории (кроме мелководья) Большого Севана, находящейся вне зоны температурного купола. Летом в нем фоновым видом был только *Limnostrombidium viride* и лишь в периоды «цветения» воды появлялись альгофаг-цианофаг *Obertrumia aurea* и эпифитный бактерио-детритофаг *Pseudohaplocaulus anabaenae*. Однако если температурный купол захватывал своим краем этот район, то интенсивность «цветения» воды резко снижалась, а в водной толще появлялись отдельные экземпляры *Tintinnidium fluviatile*.

Станция 34П и прибрежная 34Л-1 интересны тем, что на этом участке акватории происходит смешение вод озера и вод Кечутского водохранилища, поступающих в озеро через канал Арпа – Севан. По численности инфузорий станция ранее была бедна, но по их видовому разнообразию, особенно в весенне-летний период, стояла на первом месте (12 видов). Фоновым видом в течение всего года здесь также был *Limnostrombidium viride*, а в весенне-летний период здесь обычно присутствовал локальный комплекс инфузорий рода *Paramecium*, а также виды, характерные для Кечутского водохранилища (*Rimostrombidium armeniense*, *Bursaria truncatella*, *Epicarchesium pectinatum*).

Однако в октябре 2009 г. на всей акватории озера, особенно Большого Севана, имело место мощное «цветение» всей толщи воды цианобактериями, чего ранее никогда в период осеннего охлаждения не наблюдалось. В отличие от

1980-х гг., когда максимальная прозрачность воды на станциях в октябре месяце была 7–9 м, в октябре 2009 г. она не превышала 4 м. При этом на станции 24П сохранялся термокупол, который как уже указывалось ранее, исчезал уже в конце сентября. Но и в нем отсутствовали инфузории-тинтиниды (индекс сапробности 1.4), питающиеся в основном диатомовыми водорослями и ранее доминировавшие в октябре на этой станции. Полагаем, что отсутствие этих инфузорий в 2009 г. обусловлено как отсутствием необходимых им абиотических условий, так и сильным загрязнением акватории озера органическими веществами, особенно мелководной зоны и бухт у населенных пунктов и в районах впадения рек (табл. 2.5.2.6).

Таблица 2.5.2.6. Тенденции изменения состава, количественного развития инфузорий и индекса сапробности среды станций в направлении из Малого в Большой Севан в октябре 2009 г.

Станция	Интегральные показатели				
	Н, м	Число видов	Индекс сапроб.	N, тыс. экз./м ³	B, мг/м ³
Малый Севан					
3Л-1 (Ласточка)	0–3.0	2	1.80	36	1.2
9Л-1 (Лчашен)	0–2.5	4	2.36	164	6.9
6Л-1 (Шоржа)	0–2.5	4	2.88	584	26.2
5Л-1 (Аревик)	0–2.0	3	2.90	32	1.50
4П	0–60	12	1.98	186	10.2
Граница между Малым и Большим Севаном					
11П	0–37	11	1.96	182	9.0
Большой Севан					
11Л-1 (Артанишская бухта)	0–2.0	10	2.88	3760	162.9
22П	0–28	24	2.38	207	33.1
24П	0–28	21	2.25	387	28.9
34П	0–15	8	2.40	148	7.4
34Л-1	0–3	7	2.38	456	24.4
3Л-2 (Бабаджан)	0–10	5	2.40	108	5.2
3Л-1 (Бабаджан)	0–2	6	2.81	312	13.7
14Л-1 (Гюней)	0–3	6	2.49	1483	67.4
13Л-1 (Кармир)	0–3.5	6	2.24	204	9.8
7Л-1 (Сари-Айя)	0–2	3	1.70	68	3.5

В целом для горизонтального распределения инфузорий в октябре 2009 г. по акватории озера, характерна явная тенденция изменения трофической структуры сообщества инфузорий (табл. 2.5.2.7) в направлении из Малого в Большой Севан. При этом увеличение средней численности (в 3 раза) и биомассы (в 4 раза) обусловлено изменениями состава (табл. 2.5.2.1) и % вклада трофических групп инфузорий, по-разному развивающихся в этих частях озера (рис. 2.5.2.5, табл. 2.5.2.8).

Таблица 2.5.2.7. Тенденции изменения количественного развития трофических групп инфузорий в направлении из Малого в Большой Севан в октябре 2009 г.

Станция	В целом		Средняя численность, экз./л				Средняя биомасса, мг/м ³			
	Нср., экз./л	В, мг/м ³	А	ВД	Г	Х	А	ВД	Г	Х
Пелагиаль										
4П	186	10.2	154	32	0	3	6.77	3.02	0	0.91
11П	182	9.0	167	14	0.5	0.5	6.80	2.14	0.01	0.03
22П	207	33.1	126	43	34	4	9.60	19.72	2.97	0.76
24П	387	28.9	108	124	149	6	7.03	17.84	3.85	0.16
34П	148	7.4	84	64	0	0	3.22	4.16	0	0
Мелководье										
3Л-1 (Ласточка)	36	1.25	36	0	0	0	1.25	0	0	0
9Л-1 (Лчашен)	164	6.92	132	32	0	0	5.64	1.28	0	0
5Л-1 (Аревик)	32	1.50	24	8	0	0	32	1.5	0	0
6Л-1 (Шоржа)	584	26.16	56	419	0	0	2.8	23.36	0	0
11Л-1 (Артаниш)	3979	162.88	128	3843	4	4	6	148.00	1.2	8.00
13Л-1 (Кармир)	204	9.84	160	25	0	0	8	2.16	0	0.00
3Л-2 (Бабаджан)	108	5.22	100	8	0	4	5	0.32	0	0.08
14Л-1 (Гюней)	1483	67.42	912	571	0	0	38	29.92	0	0.00
7Л-1 (Сари-Айя)	57	3.52	56	1	0	0	3	0.72	0	0.00

Примечание. Трофические группы: А — альгофаги; ВД — бактерио-детритофаги; Г — Гистофаги; Х — хищники.

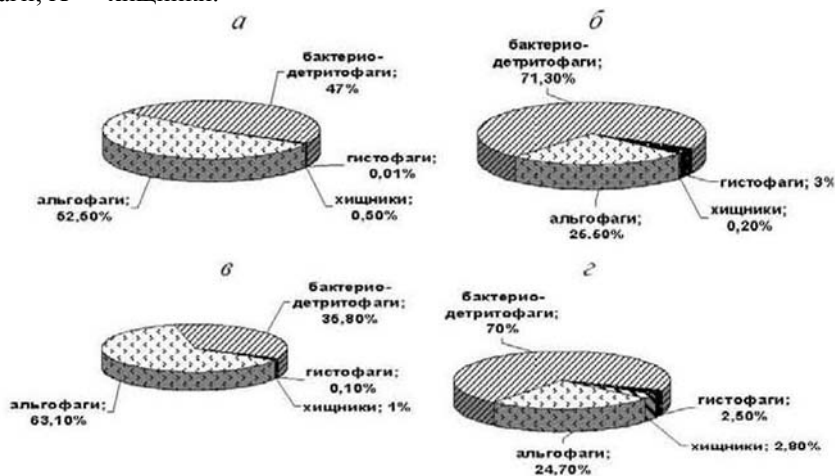


Рис. 2.5.2.5. Соотношение вклада (%) трофических групп инфузорий в Малом (а, в) и Большом (б, г) Севане по Нср. (а, б) и Всп. (в, г), октябрь 2009 г.

Таблица 2.5.2.8. Трофическая структура сообщества инфузорий в планктоне Малого и Большого Севана в октябре 2009 г.

Трофические группы	М. Севан	Б. Севан	М. Севан	Б. Севан
	Нср., экз./л		Всп., мг/м ³	
Альгофаги	94	209	9.21	9.79
Бактерио-детритофаги	84	585	5.22	27.86
Гистофаги	0.1	23	0.002	1.00
Хищники	1	2	0.16	1.13
Итого:	179	819	14.59	39.77

Вертикальное распределение. В октябре 2009 г. вертикальное распределение инфузорий исследовали только на пелагических станциях (станции 4П, 11П, 22П и 24П), где сильно изменяются термический и кислородный режимы.

Данные исследований 30-летней давности на этих же станциях (Жариков, 1985 в) показали, что при гомотермии вертикальное распределение инфузорий в оз. Севан было относительно равномерным, а в условиях термической стратификации представлено двумя типами распределения: а) с концентрацией инфузорий над и под термоклинном; б) с концентрацией инфузорий непосредственно в термоклине (ст. 24П — термокупол).

Эти максимумы численности и биомассы формировались под воздействием резких изменений температуры и содержания в воде кислорода, а влияние этих факторов на распределение инфузорий могло быть комплексным и индивидуальным: 1. Взаимным расположением зон с изменяющимся температурным и кислородным градиентами (зоны термо- и оксиклина). Если зоны совпадали, то инфузории концентрировались над и под термоклинном, если же зоны смещались и располагались последовательно друг за другом, то обычно только над этими зонами. Инфузории могли концентрироваться и непосредственно в зоне термоклина на станциях с термокуполом, если в нем параметры абиотических условий были ближе к условиям «благоприятного существования» видов и было достаточно пищи. 2. Изменениями в этих зонах температуры воды и содержания кислорода, выходящими для конкретного вида инфузорий за пределы толерантности (табл. 2.5.2.9).

Таблица 2.5.2.9. Нижние границы толерантности по температуре и кислороду у некоторых видов инфузорий оз. Севан в 1980–1983 гг.

Виды	Малый Севан				Большой Севан			
	Нижние пределы		Условия «благ. сущ.»		Нижние пределы		Условия «благ. сущ.»	
	t °C	мг О/л	t °C	мг О/л	t °C	мг О/л	t °C	мг О/л
<i>T. fluviatile</i>	2–3	5–6	2–6	7–11	2–3	6–7	4–5 и 7–10	7–12
<i>L. viride</i>	2–4	1–4	4–10	7–12	2–5	0–3	8–11	7–11
<i>P. natans</i>	2–3	3–8	4–6	9–12	2–4	4–5	5–9	6–8
<i>C. hirtus hirtus</i>	4–5	1–2	15–16	6–9	4–5	0,1–1	9–10	5–6

Материал 2009 г. показал, что в оз. Севан инфузории, как и в период предшествующих исследований 1980-х гг. (Жариков, 1985 в) избегают поверхностного (0–3 м) слоя воды, а в нижележащей толще воды формируют 2 мощных максимума численности и биомассы. Это подтверждают и данные 2005 г (Косолапов и др., 2007). Полагаем, что избегание инфузориями поверхностного слоя воды обусловлено негативным влиянием на них мощного воздействия лучей, с длиной волны близкой к УФ спектру, глубина проникновения которых в толщу воды изменяется в зависимости от времени суток и прозрачности воды на точке.

На это указывают замеры (архив) глубины проникновения таких волн в октябре 1981 г. в Лчашенской бухте, сделанные Л.П. Чехиным (1984), прово-

дившем оптические измерения на разных участках акватории озера. Эти измерения показали, что даже в октябре на глубине 4–10 м волна с длиной 405 нм в оз. Севан составляла 10% от общей радиации падающей на поверхность воды и 1% — на глубине 10–15 м (рис. 2.5.2.6). Для волны с длиной 360 нм — 10% регистрировалось на глубине 3 м и 1% на глубине 8 м (рис. 2.5.2.7).

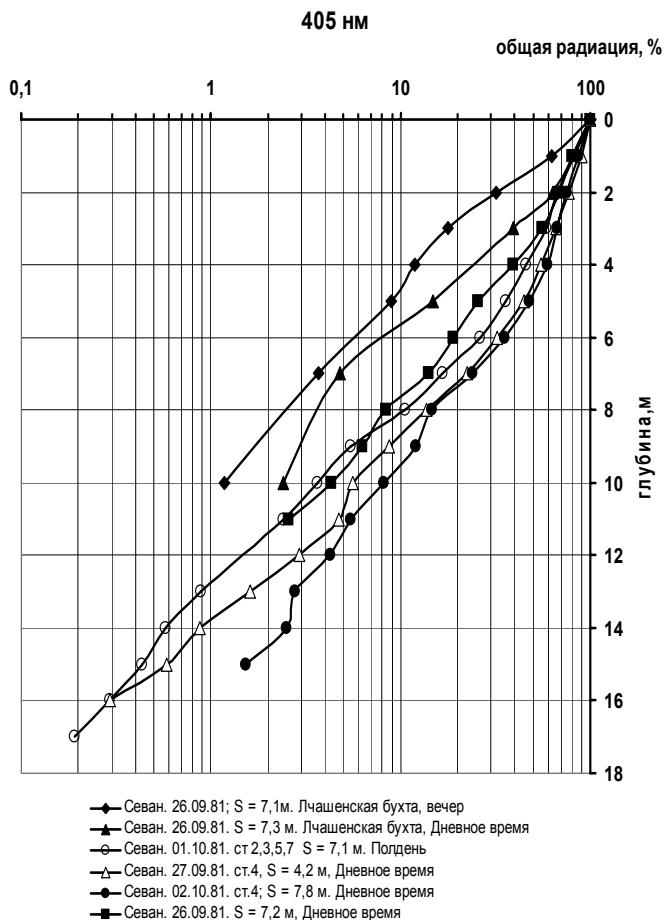


Рис. 2.5.2.6. Проникновение (в разное время суток) света с длиной волны 405 нм в толщу воды оз. Севан осенью 1981 г.

При прозрачности воды 3 м в Онежском озере у такой волны (360 нм) 10% от общей радиации, падающей на поверхность, составляли на глубине 1 м, а на глубине 3.8 м — уже 1% (рис. 2.5.2.7). Негативное воздействие солнечной радиации на жизнедеятельность инфузорий явно проявлялось и в перифитоне оз. Севан в июле, при колонизации сукториями стекол обрастания на разных глубинах. Их инициация и массовое развитие на стеклах обрастания всегда начиналось с глубины 3 м, а лишь затем осваивались выше- и нижележащие горизонты. Однако спустя некоторое время на горизонтах 0.5–2.5 м все суктории погибали либо покидали свои домики (Жариков, Анохина, 1984; Жариков, 1985 в). Эти наблюдения 1980-х гг. на оз. Севан за развитием и распределением свободноживущих инфузорий совпадают и подтверждаются данными зару-

бежных авторов о существенном влиянии в горных озерах солнечной радиации на развитие и распространение всех компонентов микробных пищевых сетей (Sommaruga et al., 1999).

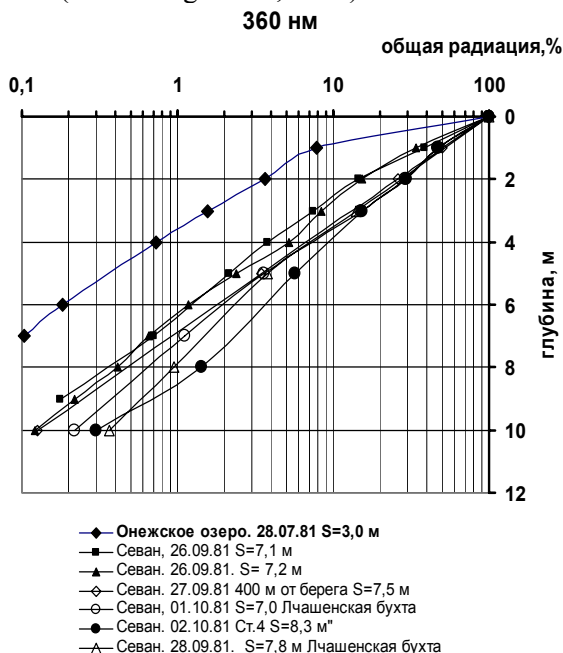


Рис. 2.5.2.7. Проникновение света с длиной волны 360 нм в толщу воды оз. Севан осенью и Онежского озера летом в 1981 г.

Кроме солнечной радиации, в оз. Севан разный характер вертикального распределения инфузорий, представленных специфическими трофическими группами, определяют значительные различия экологических условий в частях озера. Поэтому представители этих групп обычно развиваются в массе лишь на тех глубинах, где хорошо обеспечены основной пищей (табл. 2.5.2.1), меньше конкуренция и пресс хищников, а параметры абиотических условий близки к «оптимальным» для развития этих видов значениям.

Выявленный в октябре 2009 г. тип вертикального распределения инфузорий соответствовал скорее периоду летнего прогревания, а не осеннего охлаждения. Как и в 1980-х гг. верхний пик численности и биомассы инфузорий в обеих частях озера присутствовал на глубине 2–8 м (рис. 2.5.2.8–2.5.2.10), что обусловлено воздействием солнечной радиации сверху, а снизу — местоположением верхней границы термоклина.

Нижний пик в Малом Севане располагался на глубине 40–50 м, а в Большом Севане — на 15 и 25 м. Локализацию последнего, как и ранее, определяли глубина и экологические условия среды станций, которые, к сожалению, по сравнению с 1980-ми гг. существенно изменились. На это указывает видовой состав инфузорий (табл. 2.5.2.1), которые создают оба пика. Так, если в октябре 1980–83 гг. их формировали лишь 1–4 вида (табл. 2.5.2.9) из двух трофических групп (альгофаги и гистофаги), то в 2009 г. — 2–14 видов из 4-х трофических групп.

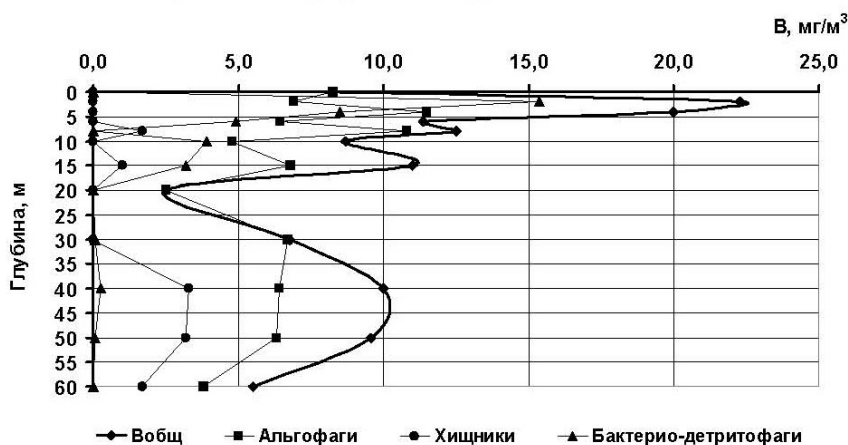


Рис. 2.5.2.8. Характер вертикального распределения биомассы инфузорий отдельных трофических групп и их общей биомассы на ст. 4П (Малый Севан), октябрь 2009 г.

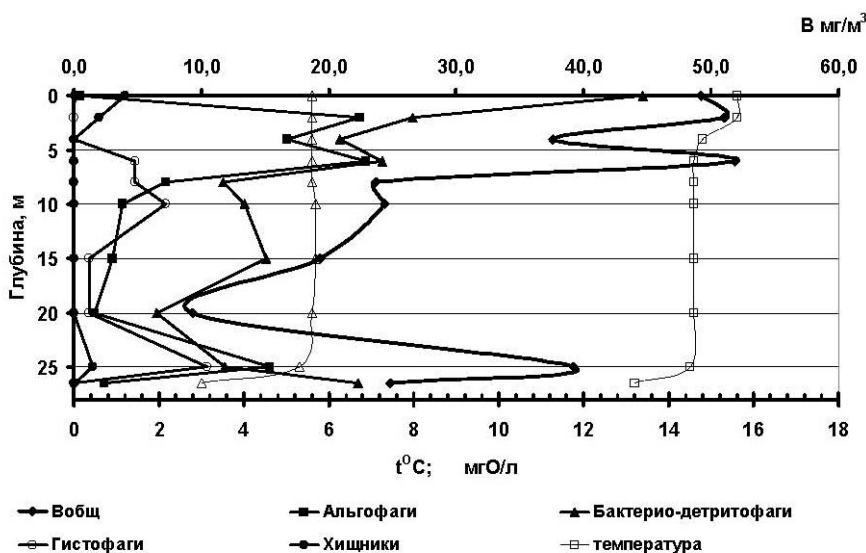


Рис. 2.5.2.9. Характер вертикального распределения биомассы инфузорий отдельных трофических групп и их общей биомассы на ст. 22П (Большой Севан), октябрь 2009 г.

Есть и современные качественные различия (табл. 2.5.2.10, рис. 2.5.2.8–2.5.2.10): основу верхнего пика биомассы и численности на станциях формируют инфузории-альгофаги (*Limnostrombidium pelagicum*, *Limnostrombidium viride*, *Pelagostrombidium mirabile*) и бактерио-детритофаги (*Pseudohaplocaulus anabaenae*, *Pseudohaplocaulus infravacuolatus*), а основу нижнего — в Малом Севане инфузории 2-х трофических групп (альгофаги и хищники), а на переходе из одной части озера в другую (ст. 11П) и станциях Большого Севана — инфузории уже 4-х трофических групп (гистофаги *Coleps hirtus hirtus*, *Coleps hirtus viridis*, *Ophryoglena* spp.; бактерио- и детритофаги *Pelagovorti-*

cella natans, *Strobilidium* spp., *Holophrya ovum*, *Spirostomum minus*, альгофаги-цианофаги (*Rimostrombidium humile*, *Rimostrombidium fallax*) и хищные инфузории).

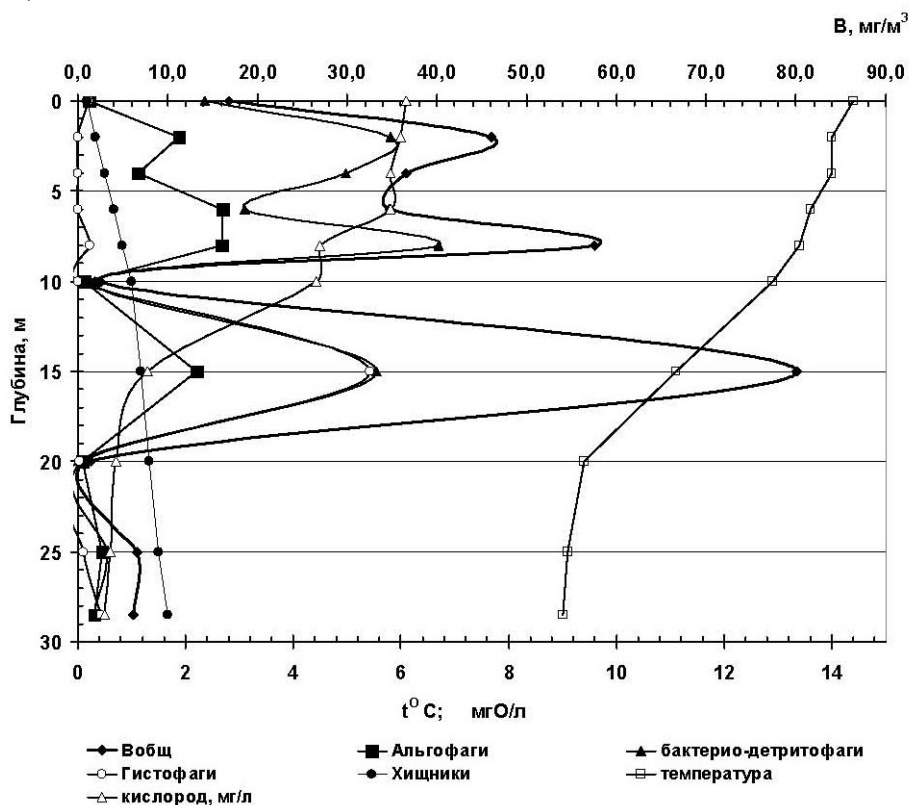


Рис. 2.5.2.10. Характер вертикального распределения биомассы инфузорий отдельных трофических групп и их общей биомассы на ст. 24П (Большой Севан), октябрь 2009 г.

Разное качество пиков обусловлено тем, что хотя большинство инфузорий способны выдерживать значительные колебания физических и биологических факторов, виды в трофических группах обладают неодинаковой толерантностью к изменениям термического и кислородного режимов. Это в значительной мере и определяет количество и качество пространственного распределения всего планктонного сообщества инфузорий (Бурковский, 1984; Жариков, 1985 в; Жариков и др., 2009). Так, при очень широких диапазонах выживания (или встречаемости) оптимальные температуры у разных видов составляют лишь часть диапазона выживаемости, поскольку даже незначительное отклонение температуры от оптимальной приводит к резкому снижению темпа деления инфузорий (Полянский, 1957; Суханова, 1968). При очень же резких изменениях температуры часть популяции может погибнуть или потерять способность к размножению (Fenchel, Lee, 1972). Иллюстрацией этого являются нижние границы толерантности 4-х видов инфузорий (табл. 2.5.2.9), ранее массовых в оз. Севан (Жариков, 1985 в). Правомерность найденных значений

подтверждает и специфический характер распределения этих же видов в толще воды в современных условиях оз. Севан в октябре 2009 г.

Таблица 2.5.2.10. Характер распределения трофических групп инфузорий и их вклад (%) на разных горизонтах в общую численность и биомассу

Станция	Горизонт отбора проб, м	Нобщ. экз./л	Вобщ. мг/м ³	Вклад трофических групп на горизонте, %							
				Альгофаги		Бактерио-детритофаги		Хищники		Гистофаги	
				N	B	N	B	N	B	N	B
4П	0	180	8.26	10	10	0	0	0	0	0	0
	2	180	22.27	9	9	2.2	42	0	0	0	0
	4	450	19.98	14	14	54	23.4	0	0	0	0
	6	148	11.36	8	8	2.2	13.5	0	0	0	0
	8	172	12.50	9	13	0	0	20	16	0	0
	10	236	8.70	6	6	35	11	0	0	0	0
	15	164	11.00	8	8	2.2	9	10	9	0	0
	20	64	2.50	4	3	0	0	0	0	0	0
	30	160	6.78	9	8	1.1	0.2	0	0	0	0
	40	200	9.98	10	8	2.2	0.7	30	30	0	0
	50	152	9.58	8	8	1.1	0.2	20	29	0	0
	60	124	5.50	6	5	0	0	20	16	0	0
Итого		2230	128.41	1818	81.25	372	36.26	40	10.9	0	0
11П	0	136	24.84	9	16	7	52	100	100	0	0
	5	488	21.76	32	34	52	11	0	0	0	0
	10	384	23.60	28	31	15	22	0	0	0	0
	15	36	0.68	2	1	0	0	0	0	100	100
	20	96	3.00	6	4	11	3	0	0	0	0
	25	132	6.50	9	6	7	10	0	0	0	0
	30	64	1.67	5	3	0	0	0	0	0	0
	37	116	3.66	8	5	7	2	0	0	0	0
Итого		1452	85.71	1336	54.41	108	30.98	4	0.08	4	0.24
22П	0	51	49.24	1	1	4	23	22	53	1	0
	2	364	51.04	22	23	6	23	11	26	0	0
	4	372	37.60	18	17	18	13	0	0	0	0
	6	336	51.90	23	24	34	11	0	0	5	16
	8	196	23.70	12	8	6	12	0	0	5	16
	10	148	24.40	8	4	6	6	0	0	7	24
	15	84	19.30	4	3	6	7	0	0	1	4
	20	56	9.28	3	2	7	8	0	0	1	4
	25	408	39.20	5	16	2	3	56	20	80	35
	26,5	52	24.81	3	3	12	6	11	1	0	0
Итого		2067	330.5	1264	95.96	431	197.2	36	7.58	336	29.73
24П	0	92	16.84	5	2	3	8	7	17	0	3
	2	303	46.05	23	16	4	20	0	0	0	0
	4	623	36.56	13	10	39	17	0	0	0	0
	6	277	34.71	18	23	6	10	0	0	0	0
	8	413	57.51	20	23	15	23	0	0	1	3
	10	22	2.60	2	1	0	1	0	0	0	0
	15	1844	80.10	8	19	27	19	79	71	93	85
	20	36	1.45	1	1	1	0	0	0	1	1
	25	108	6.65	4	4	3	2	7	6	2	2
	28,5	148	6.20	5	3	2	1	7	6	4	7
Итого		3866	288.7	1083	70.31	1239	178.4	56	1.56	1488	38.46

Из представленных данных (табл. 2.5.2.9 и рис. 2.5.2.8–2.5.2.10) видно, что это оксифильные и относительно холодолюбивые виды. Нижние пределы их толерантности: по кислороду 0–8 мг O_2 /л и температуре 2–5 °С. При этих значениях их численность в 1980-х гг. составляла менее 1% от средней за вегетационный период. Но уже тогда было обнаружено, что у этих видов в разных частях озера диапазоны условий «благоприятного существования» могут и не совпадать. Так, условия «благоприятного существования» для *Tintinnidium flaviatile* в Малом Севане возникали при температуре 2–6 °С и 7–11 мг O_2 /л, а в Большом Севане температурный диапазон делился на две части: 4–5 °С и 7–10 °С при одинаковом содержании кислорода в воде. Для *Coleps hirtus* они в обеих частях озера также были не одинаковы: 15–16 °С и 6–9 мг O_2 /л (Малый Севан) и 9–10 °С и 5–6 мг O_2 /л (Большой Севан). Более ровный и узкий диапазон оптимальных условий имела *Pelagovorticella natans*: 4–6 °С и 6–9 мг O_2 /л в Малом Севане и 5–9 °С и 6–8 мг O_2 /л в Большом Севане. Таким образом, в обеих частях озера диапазон «оптимума» у *Limnostrombidium. viride* был широкий и приблизительно одинаковый (4–11 °С и 7–12 мг O_2 /л). У *Pelagovorticella natans* значительно уже, а у *Tintinnidium flaviatile* и *Coleps hirtus* параметры оптимальных условий в разных частях озера сильно отличались, что могло быть обусловлено как нехваткой, так и переходом на иной род пищи. На последнее указывают и данные 2009 г. о распределении различных трофических групп инфузорий (особенно альгофагов и гистофагов) и значимости их вклада на отдельных горизонтах в условиях тотального «цветения» всей водной толщи (табл. 2.5.2.10). В результате перераспределения видов в толще воды согласно оптимумам условий, в октябре 2009 г. верхний пик (4–10 м) содержал от 11 до 34% общей численности инфузорий в столбе воды и 25–28% биомассы. Нижний пик (15–25 м) содержал 4–48% общей численности инфузорий в столбе воды и 7–28% биомассы.

В заключение необходимо отметить, что вновь полученные данные о развитии инфузорий в планктоне оз. Севан в начале периода осеннего охлаждения позволяют лишь ориентировочно оценивать тенденции развития сообщества, изменения качества среды и состояния экосистемы озера. Это видно из сводки (табл. 2.5.2.11) о степени изученности фауны инфузорий оз. Севан, рек его бассейна и ряда других высокогорных водоемов Армении, которая приводится впервые. По ней видно, что всего в высокогорных водоемах на территории Армении к настоящему времени зарегистрировано 127 видов инфузорий, относящихся (по системе: Small, Lynn, 2000) к 2 подтипам, 9 классам, 11 п/классам, 27 отрядам и 52 семействам. Из них в оз. Севан — 106 видов (включая данные 2009 г.), 17 видов (в основном бентосных) в 7 (из 28) реках его бассейна и 21 вид в других водоемах (оз. Кари, Кечутское водохранилище, Шамбское водохранилище, оз. Парзлич).

Для получения же объективной картины о современном состоянии сообщества инфузорий и экосистемы оз. Севан, необходимо проведение исследований, как минимум, в течение всего вегетационного периода.

Выводы

1. В составе планктона оз. Севан в октябре 2009 г. присутствовало 42 вида инфузорий (в октябре 1980–83 г. лишь 1–5), относящихся (по системе Small, Lynn, 2000) к 2 подтипам, 7 классам, 10 п/классам, 15 отрядам и 24 семействам. Частота встречаемости инфузорий в пробах составляла 100%, с вариацией количества видов в зависимости от экологических условий среды на станциях — от 2 до 24.
2. Основу планктонного сообщества инфузорий составляли 4 трофические группы, из которых в Малом Севане по численности и биомассе преобладали инфузории-альгофаги, а в Большом Севане — инфузории бактерио-детритофаги.
3. В направлении из Малого в Большой Севан наблюдается четкая тенденция изменения трофической структуры сообщества инфузорий в виде явных изменений видового состава и вклада трофических групп (%) инфузорий в общую численность и биомассу, также возрастающих соответственно в 3 и 4 раза.
4. Для вертикального распределения инфузорий в толще воды, как и ранее, характерны 2 почти совпадающих пика численности и биомассы. Обусловлено это комплексным воздействием солнечной радиации, толерантностью видов к градиентам изменений температуры и содержания в воде кислорода, а также обеспеченностью инфузорий специфической пищей, поскольку пики формируются представителями разных трофических групп.
5. Из-за сильного антропогенного загрязнения акватории органическими веществами экологическая ситуация на оз. Севан, по сравнению с 1980-ми гг. стала значительно хуже, на что указывает:
 - тотальное «цветение» воды озера в период осеннего охлаждения, чего ранее никогда не наблюдалось;
 - отсутствие инфузорий-тинтинид, ранее обычных для периода осеннего охлаждения;
 - преобладание среди инфузорий-альгофагов видов, питающихся не диатомовыми, а синезелеными водорослями (цианобактериями);
 - усиление развития групп бактерио-детритофагов (в том числе эпифитных, эпибионтных видов) и гистофагов (планктонных и сапропельных);
 - наличие эпибионтных инфузорий-трихин в толще воды на пелагических станциях, массовое развитие которых обычно наблюдается только при стрессовых ситуациях.

Таблица 2.5.2.11. Фауна инфузорий оз. Севан, рек его бассейна, а также ряда других высокогорных водоемов Армении* (в системе: Small, Lynn, 2000)

[illegible]

Таблица 2.5.2.11. (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<p><i>St. polymorphus</i> (O.F. Muller, 1773) <i>St. roeseli</i> Ehrb., 1835 <i>Stentor</i> sp. П/тип INTRAMACRONUCLEATA Lynn, 1996 Кл. SPIROTRICHEA Bütschli, 1889 П/кл. Hypotrichia Stein, 1859 Отр. Euplotida Small & Lynn, 1985 п/отр. Euplotina Small & Lynn, 1985 Сем. Aspidiscidae Ehrenberg, 1838 <i>Aspidisca cicada</i> (O.F. Muller, 1786) <i>A. lynceus</i> (O.F. Muller, 1786) Сем. Euplotidae Ehrenberg, 1838 <i>Euplotes affinis</i> Kahl, 1932 <i>E. charon</i> (?) O.F. Mull., 1786 <i>E. patella</i> Ehrb., 1833 <i>E. moebiusi</i> (?) Kahl, 1932 П/кл. Choreotrichia Small, Lynn, 1985 Отр. Tintinnida Kof. & Campbell, 1929 Сем. Tintinnidiidae Kof. & Campbell, 1929 <i>Tintinnidium fluviatile</i> (Stein, 1863) <i>T. fluviatile f. minima</i> <i>T. pusillum</i> Entz., 1909 Сем. Codonellidae Kent, 1881 <i>Tintinnopsis cylindrata</i> Kof. & Cam., 1892 Отр. Choreotrichida Small & Lynn, 1985 П/отр. Strobilidina Small & Lynn, 1985 Сем. Strobilidiidae Kahl, 1929 <i>Rimostrombidium humile</i> (Penard, 1922) <i>R. armeniensis</i> Zhankov, 1987 П/кл. Stichotrichia Small & Lynn, 1985 Отр. Urostylida Jankowski, 1979 Сем. Urostylidae Bütschli, 1889 <i>Holosticha</i> sp. <i>Uroleptus caudatus</i> Clap. et Lacm., 1858 Отр. Stichotrichida Faure-Fremiet, 1961</p>	+	+	+		+			+		+	+			+	М П ? Б-Д Б-Д Б-Д? Б-Д? А А А А Б-Д(П) А ? Б-Д

Таблица 2.5.2.11. (продолжение)

[illegible]

Таблица 2.5.2.11. (продолжение)

[illegible]

[illegible]

Таблица 2.5.2.11. (продолжение)

[illegible]

Таблица 2.5.2.11. (продолжение)

[illegible]

Таблица 2.5.2.11. (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>V. similis</i> Stokes, 1887	+		+												Б-Д
<i>Vorticella</i> sp. (на Arphanizomenon flos-aque)	+														Б-Д
Сем. Zoothamnidae Sommer, 1951															
<i>Zoothamnium simplex</i> Kent, 1881			+												Б-Д
<i>Zoothamnium</i> sp. (на гаммарусах)			+												Б-Д(Эпб)
Отр. Mobilida Kahl, 1933															
Сем. Trichodinidae Claus, 1874															
<i>Trichodina pediculus</i> Ehrenberg, 1838		+	+												Б-Д(Эпб)
<i>T. steini</i> Clap et Lachm., 1830			+												Б-Д(Эпб)

Примечание. * по: Дисс.... канд. биол. наук Жарикова В.В., 1985; ** — по рекам бассейна сводные данные В.В. Жарикова (1979–85 гг.) и сотр. НИИ Биологии ЛПУ (справка за 1978 г) И.И. Скобло, Э.А. Орловской, асп. С.А. Фокина. Трофические группы (ориентировочно): А — алыгофаги, Б-Д — бактерио-детритофаги, П — полифаги (неселективные всеяды), Х — хищники, Г — гистофаги, М — миксотроф, Эпб — эпибионт, Эпф — эпифит.

2.6. ЗООПЛАНКТОН ОЗЕРА СЕВАН И ЕГО ПРИТОКОВ*

Зоопланктон, объединяющий три таксономические группы беспозвоночных — Rotifera, Copepoda, Cladocera — важное звено в структурной и функциональной организации пресноводных экосистем. Зоопланктон выступает весьма чутким показателем изменения экологического состояния разнотипных водоемов при влиянии самых разнообразных факторов среды.

Изучение зоопланктона оз. Севан имеет богатую историю, начало которой относится к моменту создания Севанской гидробиологической станции АН Армении в 1930 г. (Мешкова, 1975; Симонян, 1991). Однако с 90-х гг. XX-го столетия в силу ряда объективных причин интенсивные гидробиологические исследования на озере практически прекратились, хотя именно в это время на большей части территории бывшего СССР наметились процессы, способствующие резкому изменению экологического состояния водных ресурсов. В частности, происходил спад производства или наблюдалось его бесконтрольное увеличение, снижалась площадь пахотных земель, возрастали площади вырубок лесов, шла стихийная застройка побережий, в том числе и в пределах водоохранных зон, процветало браконьерство. В той или иной степени все эти процессы были характерны и для такого уникального природного памятника, как оз. Севан, вокруг которого продолжалась многолетняя борьба с целью поднятия уровня воды и улучшения экологического состояния водоема.

Начало совместных Российско-Армянских исследований зоопланктона озера позволили некоторым образом восполнить пробелы его изучения в конце прошлого века, выявить основные тенденции изменений на современном этапе и предпринять попытки выяснения причин перестройки сообщества в начале XXI-го века.

Основные исследования были проведены в осенние гидрологические сезоны 2005, 2006, 2008, 2009 гг. Осень нельзя признать наиболее оптимальным временем для изучения зоопланктона, хотя она выступает в роли результирующего вегетационный период сезона. Кроме того, в 2007 г. на акватории озера сбор материала был осуществлен в июле.

Станции отбора проб представлены на рис. 2.2.1.1. Кроме акватории озера в 2006 г. изучали зоопланктон его притоков: рек Аргичи, Мартуни, Арпа, а также зарегулированного истока р. Раздан. Более подробные результаты изучения зоопланктона истока р. Раздан в 2005–2006 гг. будут представлены в отдельном подразделе.

На глубинах > 1.5 м пробы собирали с помощью батометра объемом 4 л, на глубинах < 1.5 м — с помощью ведра. Объем воды (от 4 л при изучении вертикального распределения при сборах с разных горизонтов, до 50 л при

* ¹Крылов А.В., ²Акопян С.А., ²Никогосян А.А., ²Айрапетян А.О.

¹Учреждение Российской академии наук Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанова РАН, 152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, krylov@ibiw.yaroslavl.ru;

²Институт гидроэкологии и ихтиологии НЦЗГЭ НАН РА, ул. Паруйра Севака, 7, 0014 г. Ереван, Армения, esu@sci.am, susannahakob@rambler.ru

сборах интегральных проб) процеживали через сеть с размером ячеек 64 мкм. Пробы фиксировали 4%-ным формалином, камеральную обработку проводили по стандартной методике (Методика изучения ..., 1975). Состояние зоопланктона оценивали по числу видов (S), численности (N), биомассе (B), доле таксономических групп в общей численности и биомассе (%), индексу Шеннона-Уивера (H), рассчитанному по численности (N) и биомассе (B), коэффициенту трофности (E) (Мяэметс, 1980), величинам отношения численности ветвистоусых и веслоногих ракообразных ($N_{\text{Cladocera}}/N_{\text{Cyclopoida}}$), биомассы Cyclopoida и Calanoida ($B_{\text{Cyclopoida}}/B_{\text{Calanoida}}$).

ВИДОВОЙ СОСТАВ ЗООПЛАНКТОНА

Видовой состав зоопланктона служит одним из важных показателей состояния сообщества и экологического состояния водоема. В первой работе, обобщающей результаты исследований зоопланктона оз. Севан, было отмечено 11 видов, среди которых 5 — коловраток, 5 — веслоногих и 1 — ветвистоусых ракообразных (Мешкова, 1975) (табл. 2.6.1).

Таблица 2.6.1. Видовой состав зоопланктона оз. Севан и его притоков

Таксон	Периоды изучения		
	1947– 1969 ¹	1972– 1985 ^{2, 3}	2005– 2009 ⁴
ROTIFERA			
<i>Polyarthra vulgaris</i> Carlin (п, л, пр)	+	+	+
* <i>P. dolichoptera</i> Idelson (п, л, пр)	–	–	+
<i>Synchaeta pectinata</i> Ehrb. (п, л, пр)	+	+	+
* <i>S. stylata</i> Wierzejski (л, пр)	–	–	+
* <i>Synchaeta</i> sp. (п, л)	–	–	+
<i>Keratella quadrata</i> (Müller) (п, л, пр)	+	+	+
<i>K. cochlearis</i> (Gosse) (п, л)	–	+	–
* <i>Brachionus quadridentatus cluniorbicularis</i> Scoricov (п, л)	–	–	+
* <i>B. calyciflorus amphiцeros</i> Pallas (?) (л)	–	–	+
<i>B. angularis</i> Gosse (п, л)	–	+	+
<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrenberg (п, л, пр)	–	+	+
* <i>E. lucksiana</i> Hauer (п, л)	–	–	+
* <i>E. deflexa</i> Gosse (п, л)	–	–	+
<i>Hexarthra mira</i> (Hudson) (п, л)	+	+	+
* <i>Conochilus unicornis</i> Rousselet (п)	–	–	+
* <i>C. hippocrepis</i> (Schränk) (п)	–	–	+
* <i>Trichocerca (T.) capucina</i> (Wierzejski et Zacharias) (п, л)	–	–	+
* <i>Trichotria pocillum</i> Müller (л, пр)	–	–	+
<i>Filinia terminalis</i> (Plate) (п, л)	+	+	+
* <i>Testudinella patina</i> (Herm.) (п)	–	–	+
<i>Asplanchna girodi</i> Guerne (п, л)	–	+	+
<i>A. priodonta</i> Gosse (п, л)	–	+	+
* <i>Cephalodella tenuior</i> Gosse (?) (л)	–	–	+
* <i>Cephalodella</i> sp. (л)	–	–	+

Таблица 2.6.1. (продолжение)

Таксон	Периоды изучения		
	1947– 1969 ¹	1972– 1985 ^{2, 3}	2005– 2009 ⁴
<i>*Eudactylota eudactylota</i> (Gosse) (пр)	–	–	+
<i>*Notholca squamula</i> (O.F. Müller) (пр)	–	–	+
<i>*N. caudata</i> (п)	–	–	+
CRUSTACEA			
COPEPODA			
<i>Acanthodiaptomus denticornis</i> (Wierzejski) (п, л)	+	+	+
<i>Arctodiaptomus spinosus</i> (Daday) (п, л)	+	–	–
<i>A. bacilifer</i> (Koelbel) (п, л)	+	+	+
<i>Cyclops strenuus</i> (Fischer) (п, л, пр)	+	+	+
<i>C. vicinus</i> Uljanin (п, л, пр)	–	+	+
<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer) (л, пр)	–	+	+
<i>*E. macruioides</i> (Lilljeborg) (пр)	–	–	+
<i>Megacyclops gigas</i> (Claus) (п, л, пр)	+	–	+
<i>*M. latipes</i> (Lowndes) (пр)	–	–	+
CLADOCERA			
<i>**Alona quadrangularis</i> (Fischer) (п, л)	–	–	+
<i>*A. rectangula</i> Sars (л)	–	–	+
<i>*Alonella nana</i> (Baird) (л)	–	–	+
<i>*Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller) (п, л, пр)	–	–	+
<i>*Pleuroxus aduncus</i> (Jurine) (л, пр)	–	–	+
<i>*Graptoleberis testudinaria</i> (Fischer) (л, пр)	–	–	+
<i>Daphnia longispina sevanica eulimnetica</i> (Behning) (п, л)	+	+	+
<i>*Simocephalus vetulus</i> (O.F. Müller) (л, пр)	–	–	+
<i>*Bosmina longirostris</i> (O.F. Müller) (п, л)	–	–	+
<i>*Diaphanosoma brachyurum</i> Lievin (п, л)	–	–	+
Число видов Rotifera	5	9	24 (26)***
Число видов Copepoda	5	5	6 (9)
Число видов Cladocera	1	1	9 (9)
Число видов (общее)	11	15	39 (44)
<i>E</i>	1.66	3.75	4.26

Примечание. ¹ — по: Мешкова, 1975; ² — по: Никогосян, 1979; ³ — по: Симонян, 1991; ⁴ — собственные данные; * — виды, отмеченные в озере впервые; ** — виды, отмеченные в планктоне озера впервые, но описанные для сообществ мейобентоса (Акопян, 1996); *** — в скобках указано число видов, обнаруженных в бассейне озера, включая притоки; п — пелагиаль озера; л — литоральная зона озера; пр — притоки.

Спустя полтора десятка лет А.А. Симонян (1991) указал в планктоне озера 15 видов беспозвоночных, среди которых 9 коловраток, 5 веслоногих и 1 ветвистоусых ракообразных (табл. 2.6.1). Основной причиной исчезновения ряда видов и появления новых, особенно коловраток, было эвтрофирование водоема, а также переброска в оз. Севан части стока р. Арпа (Симонян, 1991).

В процессе работы Российско-Армянской биологической экспедиции не обнаружено восстановления популяций ранее исчезнувших видов, но отме-

чены существенные изменения видового состава зоопланктона. В целом в 2005–2009 гг. в оз. Севан, его притоках и вытекающем из озера водотоке обнаружено 43 вида беспозвоночных (25 видов коловраток, 8 — веслоногих и 10 — ветвистоусых ракообразных), при этом непосредственно в водоеме — 39 видов (24 — коловраток, 5 — веслоногих и 10 — ветвистоусых ракообразных) (табл. 2.6.1). В литоральной зоне озера отмечено 38 видов зоопланктеров (21 — коловраток, 7 — веслоногих и 10 — ветвистоусых ракообразных), в пелагиали 31 (20 — коловраток, 6 — веслоногих и 5 — ветвистоусых ракообразных) (табл. 2.6.1). Большинство видов обитало как в пелагиали, так и в литоральной зоне, однако часть видов была зарегистрирована только в прибрежье (11 видов) или пелагиали (3 вида) озера (табл. 2.6.1).

Среди впервые отмеченных в оз. Севан видов беспозвоночных, обитающих в толще воды, 16 коловраток и 8 ветвистоусых ракообразных. Безусловно, увеличение числа зарегистрированных видов могло быть связано с использованием сети с размером ячеи 64 мкм, в то время как в прошлом веке размер ячеи был 94 мкм. Однако, на наш взгляд, это справедливо лишь отчасти, т.к. среди вновь обнаруженных видов значительную долю составляют ракообразные (табл. 2.6.1). Увеличение видового состава также может быть связано с изменением трофических условий, произошедших из-за бесконтрольного рассеянного загрязнения акватории, сокращения плотности рыбного населения и увеличения уровня воды, в результате которого была затоплена часть почв побережья.

Однако однозначного ответа о причинах появления того или иного вида найти сложно. Например, впервые обнаруженный в 2005 г. планктонный рачок *Diaphanosoma brachyurum*. На территории Армении диафаносома была отмечена уже в первой половине прошлого века (Бенинг, 1941), но никогда не регистрировалась в Севане. Рачок устойчив к низкой концентрации пищи и способен переносить суровые условия существования (Коровчинский, 2004). А.Х. Мязметсом (1980) *D. brachyurum* отнесена к индикаторам олиго- и мезотрофных условий. Но он, скорее всего, эвритрофная форма, которая при эвтрофикации исчезает далеко не первой, порой ее численность заметно возрастает, хотя сильная эвтрофикация или гиперэвтрофикация действует на нее отрицательно (Коровчинский, 2004).

Увеличение разнообразия коловраток, в числе которых отмечены и индикаторы эвтрофных вод (представители рода *Brachionus*), а также ветвистоусых ракообразных может свидетельствовать о возрастании органической нагрузки. В результате этого изменяется величина коэффициента трофности. В 1947–1969 и 1972–1985 гг. коэффициент характеризовал водоем как эвтрофный, причем в начальный период он был на нижней границе значений, характерных для эвтрофных вод, а позже — на верхней (табл. 2.6.1). В 2005–2009 гг. величина коэффициента соответствовала уже гипертрофным водам. Впрочем, нам представляется, что в данном случае величина коэффициента несколько завышена, т.к., скорее всего, *Acanthodiptomus denticornis*, *Arctodiptomus spinosus* и *A. bacilifer* могут выступать индикаторами олиго- мезотрофных условий. В таком случае видовой состав зоопланктона в 1947–

1969 гг. характеризовал оз. Севан, как мезотрофный водоем ($E = 0.66$), а в 1972–1985 и 2005–2009 гг. — эвтрофный ($E = 1.87$ и 2.56 соответственно).

Следовательно, в начале XXI-го века произошло увеличение видового богатства зоопланктона за счет Rotifera и Cladocera, наблюдается явный тренд увеличения коэффициента трофности. Все это свидетельствует о существенной перестройке сообщества.

КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ И ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЗООПЛАНКТОНА

Количественные показатели и пространственное распределение зоопланктона по горизонтальному и вертикальному профилю также имеют большое значение для характеристики экологического состояния водоемов.

Горизонтальное распределение зоопланктона оз. Севан осенью 2005–2009 гг. На глубоководных участках Малого Севана за одну съемку в среднем отмечалось 8 видов беспозвоночных, среди которых наибольшего разнообразия достигали коловратки (табл. 2.6.2). При этом в течение времени исследования обнаружена тенденция увеличения общего числа видов за счет разнообразия коловраток (от 2–4 в 2005 г. до 6–8 в 2009 г.).

В глубоководных участках Большого Севана в среднем обнаруживалось 9 видов (от 4 до 12), среди которых преобладали Rotifera. На глубинах от 2 до 10 м литоральной зоны Малого и Большого Севана среднее число видов было ниже, чем в пелагиали, причем здесь зафиксировано минимальное разнообразие коловраток (табл. 2.6.2). На глубинах до 2 м разнообразие зоопланктеров вновь возрастало до величин, фиксируемых в пелагиали (табл. 2.6.2). Необходимо отметить, что в Большом Севане по сравнению с Малым было больше видов коловраток и меньше веслоногих ракообразных.

Таблица 2.6.2. Число видов на разных участках оз. Севан

Участок*		Rotifera			Copepoda			Cladocera			Всего		
		Ср.	Min	Max	Ср.	Min	Max	Ср.	Min	Max	Ср.	Min	Max
I	1	4	1	8	2	2	3	2	1	3	8	6	12
	2	5	1	8	2	1	3	2	2	2	9	4	12
II	1	3	2	4	1	1	3	1	1	2	5	3	7
	2	3	1	5	2	1	2	2	1	3	7	6	8
III	1	4	1	7	2	1	2	2	0	5	8	4	12
	2	5	2	7	1	1	2	2	0	5	8	5	12

Примечание. * I — пелагиаль; II — литоральная зона, 2–10 м; III — литоральная зона, до 2 м; 1 — Малый Севан; 2 — Большой Севан.

Среди исследованных рек, связанных с озером, в 2006 г. наибольшее число видов отмечено в истоке р. Раздан, наименьшее — в устье р. Арпа (табл. 2.6.3). Разнообразие зоопланктеров в среднем течении р. Аргичи было относительно высоким, однако здесь не обнаружено представителей Cladocera, что, скорее всего, связано с проточностью участка, а также возможным

выеданием сеголетками форели, которые в массе отмечены на исследованном участке водотока. Впрочем, отсутствие ветвистоусых рачков наблюдалось и в устье р. Арпа, однако здесь это могло быть связано с высокой мутностью воды. В зоопланктоне истока р. Раздан отмечен лишь один вид Cladocera, что относительно устья р. Мартуни, где зафиксировано 3 вида кладоцер, обусловливалось меньшим зарастанием участка высшими водными растениями.

Таблица 2.6.3. Показатели развития зоопланктона притоков оз. Севан (октябрь 2006 г.)

Река	Число видов				*Численность, экз./м ³				*Биомасса, г/м ³				Н	
	1	2	3	Σ	1	2	3	Σ	1	2	3	Σ	N	B
Аргичи	3	3	0	6	<u>377</u> 12.2	<u>2708</u> 87.8	<u>0</u> 0	3086	<u>0.0007</u> 0.7	<u>0.102</u> 99.3	<u>0</u> 0	0.102	2.46	1.66
Мартуни	1	2	3	6	<u>333</u> 9.4	<u>1533</u> 43.4	<u>1667</u> 47.2	3533	<u>0.0007</u> 0.1	<u>0.024</u> 4.4	<u>0.51</u> 95.4	0.540	2.59	0.41
Арпа	1	1	0	2	<u>67</u> 16.7	<u>333</u> 83.3	<u>0</u> 0	400	<u>0.00002</u> 0.3	<u>0.007</u> 99.7	<u>0</u> 0	0.007	1.79	0.60
Раздан	6	1	1	8	<u>700</u> 77.8	<u>180</u> 20.0	<u>20</u> 2.2	900	<u>0.0013</u> 69.1	<u>0.0004</u> 19.7	<u>0.00021</u> 11.2	0.002	2.72	2.73

Примечание. * В числителе — абсолютные значения (экз./м³ и г/м³); в знаменателе — относительное обилие (%); 1 — Rotifera; 2 — Copepoda; 3 — Cladocera.

Численность зоопланктона глубоководных участков Малого Севана в осенний сезон составляла в среднем 22 тыс. экз./м³ (от 6 до 39 тыс. экз./м³) (рис. 2.6.1 а). Основу численности составляли веслоногие ракообразные за счет массового развития ювенильных и взрослых особей *Acanthodiptomus denticornis*, кроме которых в число доминантов входили *Diaphanosoma brachyurum*, а в отдельных случаях *Synchaeta pectinata*, *Hexarthra mira*, *Polyarthra vulgaris* (рис. 2.6.1 в).

В литоральной зоне на глубинах от 2 до 10 м численность зоопланктона была ниже, чем в пелагиали в среднем в 1.3 раза (в 1.5–6.2 раза) (рис. 2.6.1 а). Основу численности также составляли веслоногие рачки, доминировали *Acanthodiptomus denticornis* и *Diaphanosoma brachyurum* (рис. 2.6.1 в).

На глубинах менее 2 м численность зоопланктона заметно сокращалась: по сравнению с пелагиалью в 2.5 раза, а с литоральной зоной на глубине от 2 до 10 м — в 1.9 раза (рис. 2.6.1 а). Лидирующее положение по численности сохраняли веслоногие ракообразные, однако по сравнению с другими участками озера ~ в 2 раза увеличивалась доля коловраток (рис. 2.6.1 в). Среди доминантов отмечены ювенильные веслоногие ракообразные, *Asplanchna girodi*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Acanthodiptomus denticornis*, *Synchaeta pectinata*, в отдельных случаях *Euchlanis dilatata*. Необходимо отметить, что здесь сокращалась численность ветвистоусых ракообразных и их доля в общей численности зоопланктона (рис. 2.6.1 а, в), о чем также свидетельствует сокращение величины отношения $N_{\text{Cladocera}}/N_{\text{Cyclopoida}}$ (рис. 2.6.1 е). Основной причиной этого, по всей видимости, выступает неблагоприятный гидродинами-

ческий режим. Впрочем, на отдельных участках, напротив, может наблюдаться повышение доли ветвистоусых, например, в 2009 г. на ст. 13 Л-1 доминирующее положение занимала *Alona rectangularis*.

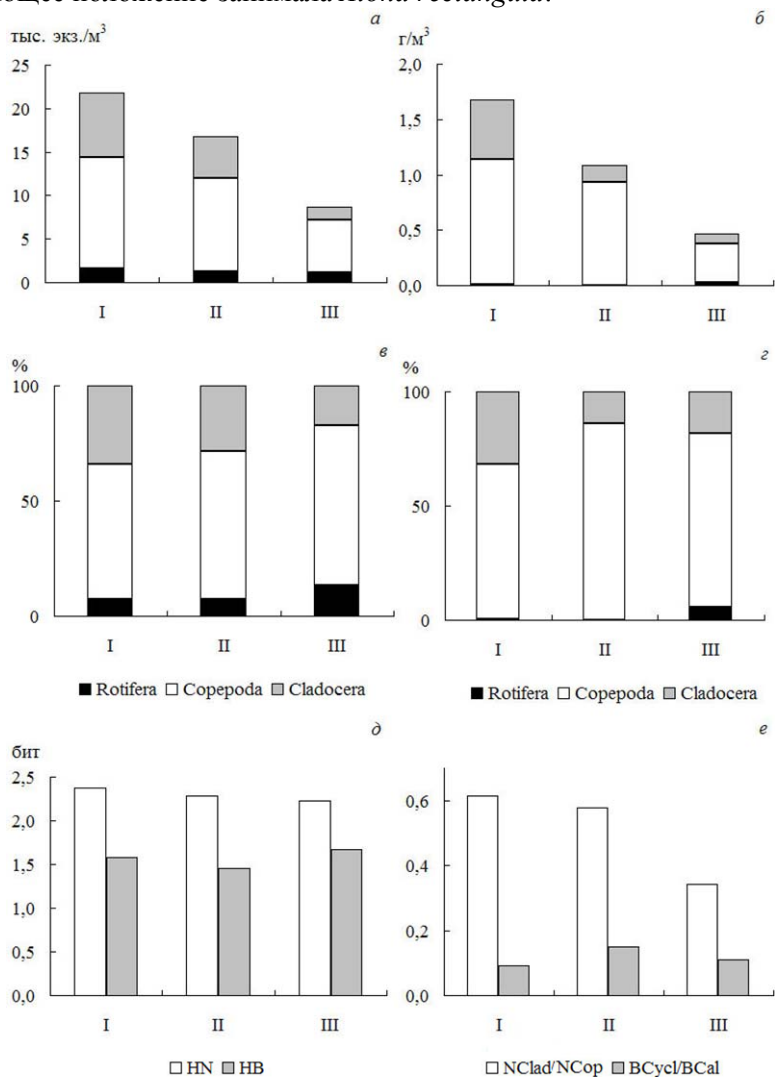


Рис. 2.6.1. Численность (а), биомасса (б), доля таксономических групп зоопланктеров в общей численности (в) и биомассе (г), индекс Шеннона, рассчитанный по численности (HN) и биомассе (HB) (д), отношение численности ветвистоусых и веслоногих ракообразных (NClad/NCop) и биомассы Cyclopoida и Calanoida (BCycl/BCal) (е) на разных участках Малого Севана в октябре 2005–2009 гг.

Величина индекса Шеннона, рассчитанного по численности, указывала на относительную выравненность сообществ зоопланктона всех зон озера (рис. 2.6.1 д).

В глубоководных участках Большого Севана численность зоопланктона варьировала от 8 до 60 тыс. экз./м³, составляя в среднем 34 тыс. экз./м³ (рис. 2.6.2 а).

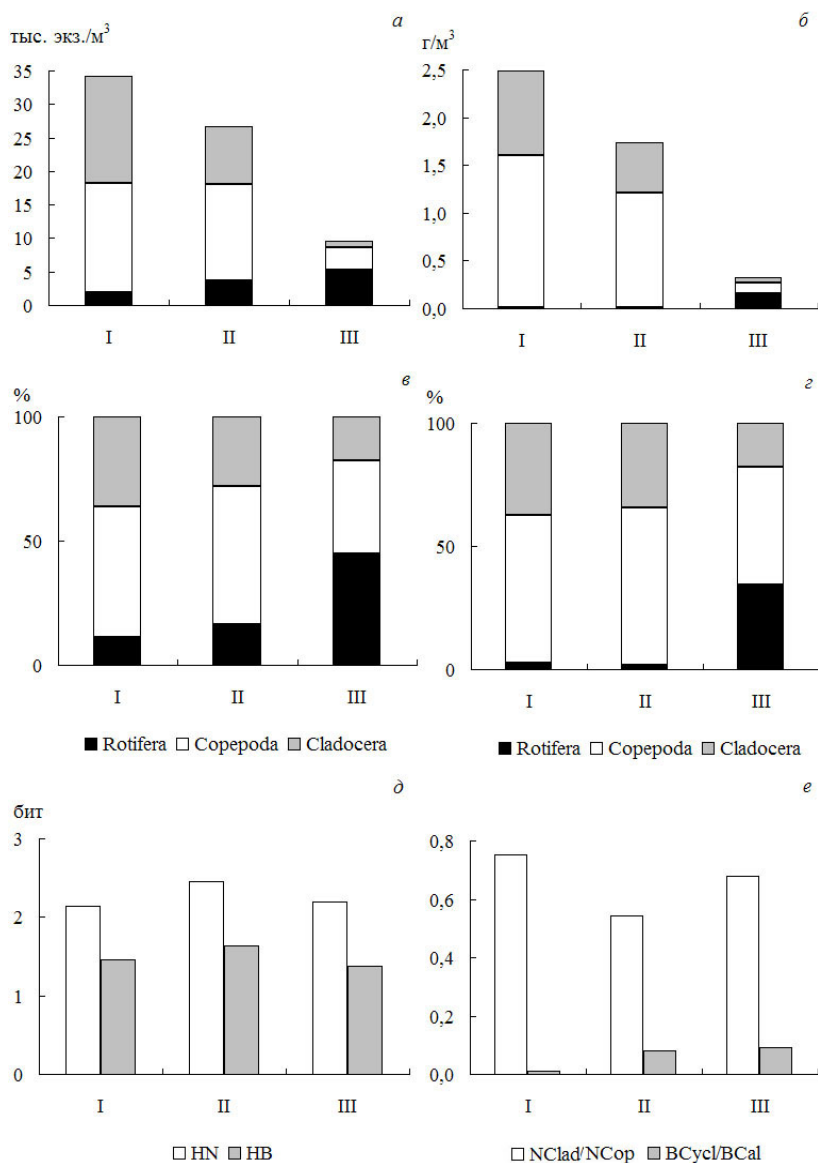


Рис. 2.6.2. Показатели зоопланктона на разных участках Большого Севана в осенние сезоны 2005–2009 гг. Обозначения те же, что и на рис. 2.6.1.

Основа численности была представлена веслоногими ракообразными при массовом развитии ювенильных и взрослых особей *Acanthodiptomus denticornis*, кроме которых в число доминантов входили *Diaphanosoma brachyu-*

rum, *Filinia terminalis*, *Synchaeta pectinata*, *Hexarthra mira*, *Polyarthra vulgaris* (рис. 2.6.2 в).

В литоральной зоне на глубинах от 2 до 10 м численность зоопланктона сокращалась в среднем в 1.3 раза (рис. 2.6.2 а). Лидирующее положение также занимали веслоногие ракообразные, при этом несколько возрастала доля коловраток и снижалось обилие ветвистоусых рачков (рис. 2.6.2 в). Среди доминантов обнаружены ювенильные и взрослые *Acanthodiptomus denticornis*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Synchaeta pectinata*, *Polyarthra vulgaris*.

На глубинах ≤ 2 м численность зоопланктеров достигала минимальных величин и была ниже, чем в глубоководных участках озера в среднем в 3.6 раза, а по сравнению с глубинами 2–10 м — в 2.8 раза (рис. 2.6.2 а). Основу численности составляли коловратки, среди которых лидирующее положение занимали *Asplanchna girodi*, *Keratella quadrata*, *Euchlanis dilatata*, *Synchaeta pectinata* (рис. 2.6.2 в).

На всех участках величина индекса Шеннона, рассчитанного по численности, характеризовала относительно благополучную выравненность сообщества (рис. 2.6.2 д).

В исследованных реках бассейна оз. Севан в 2006 г. численность зоопланктона была ниже, чем в литоральной зоне в 1.8–45 раз. Основу численности сообществ на большинстве участков составляли веслоногие ракообразные, только в истоке р. Раздан преобладали коловратки, а в устье р. Мартуни высокой была доля ветвистоусых ракообразных (табл. 2.6.2). В первом случае это могло быть связано с высоким содержанием органических и биогенных веществ, аккумулирующихся в зарегулированном истоке, во втором — зарослями макрофитов. Среди доминирующих по численности организмов отмечены науплиусы циклопов (устья рек Мартуни и Арпа, исток р. Раздан), копеподиты циклопов (устья рек Мартуни и Арпа, р. Аргичи), *Euchlanis dilatata* (р. Аргичи), *Keratella quadrata* (исток р. Раздан), *Notholca squamula* (устье р. Арпа), *Simocephalus vetulus* (устье р. Мартуни), *Chydorus sphaericus* (устье р. Мартуни), *Megacyclops latipes* (устье р. Арпа, р. Аргичи), *Eucyclops macruroides* (р. Аргичи), *E. serrulatus* (р. Аргичи), *Synchaeta stylata*, *Conochilus unicornis* (исток р. Раздан).

Биомасса зоопланктона глубоководных участков Малого Севана составляла в среднем 1.67 г/м^3 ($0.8\text{--}3.4 \text{ г/м}^3$), преобладали веслоногие ракообразные, среди которых доминировали ювенильные и взрослые *Acanthodiptomus denticornis*, а также *Diaphanosoma brachyurum*, в отдельных случаях и *Daphnia longispina* (рис. 2.6.1 б, г). На глубинах 2–10 м биомасса зоопланктона сокращалась в 1.5 раза, при этом более чем в 2 раза уменьшалась доля ветвистоусых рачков (рис. 2.6.1 б, г). Состав доминирующих по биомассе видов оставался таким же, как на глубоководных участках.

В прибрежной зоне на глубинах ≤ 2 м зарегистрированы минимальные биомассы сообществ, которые были меньше, чем в пелагиали и глубинах 2–10 м в среднем в 3.6 и 2.3 раза соответственно (рис. 2.6.1 б). Кроме того, здесь увеличивалась доля коловраток, а на отдельных биотопах отмечалось повышение обилия ветвистоусых ракообразных на счет представителей хидорид

(*Alona quadrangularis*, *A. rectangula*, *Alonella nana*, *Pleuroxus aduncus*) (рис. 2.6.1 з).

Индекс Шеннона, рассчитанный по биомассе, на всех исследованных участках Малого Севана был ниже 2 бит/г за счет высокой степени доминирования одного вида, чаще всего *Acanthodiaptomus denticornis* и / или *Diaphanosoma brachyurum* (рис. 2.6.1 д).

Величины отношения биомассы Cyclopoida и Calanoida снижались от литоральной зоны к глубоководным участкам Малого Севана (рис. 2.6.2 е).

В пелагиали Большого Севана биомасса зоопланктона в среднем составляла 2.48 г/м³ (0.8–6.9 г/м³) при лидирующем положении веслоногих ракообразных, среди которых массового развития достигали *Acanthodiaptomus denticornis* и ювенильные особи Cyclopoida, кроме которых доминировали *Diaphanosoma brachyurum* и *Daphnia longispina* (рис. 2.6.2 б, з).

На глубинах от 2 до 10 м биомасса сокращалась в среднем в 1.4 раза, но отношение таксономических групп практически не изменялось (рис. 2.6.2 б, з). Среди доминирующих видов отмечены науплиальные и копеподитные стадии, а также взрослые особи *Acanthodiaptomus denticornis*, *Diaphanosoma brachyurum*.

На глубинах ≤ 2 м побережья отмечена минимальная биомасса зоопланктеров, которая была ниже, чем в пелагиали и на глубинах 2–10 м литоральной зоны в среднем в 7.7 и 5.3 раз соответственно (рис. 2.6.2 б). Основу биомассы составляли веслоногие ракообразные, однако при этом значительно увеличивалась доля коловраток за счет массового развития *Asplanchna girodi* (рис. 2.6.2 з).

Индекс Шеннона, рассчитанный по биомассе, во всех исследованных зонах Большого Севана также имел величины менее 2.0 бит/г за счет высокой степени доминирования одного вида (рис. 2.6.2 д).

Минимальные величины отношения биомассы Cyclopoida и Calanoida обнаружены в пелагиали Большого Севана, на двух участках литоральной зоны они практически не различались (рис. 2.6.2 е).

В реках бассейна озера в 2006 г. биомасса зоопланктона варьировала в широких пределах, причем, на речном участке р. Аргичи и в устье р. Мартуни зафиксированы максимальные величины, а минимальные биомассы отмечены в устье р. Арпа и истоке р. Раздан (табл. 2.6.3). Среди таксономических групп преобладали веслоногие ракообразные при доминировании *Megacyclops latipes* (устье р. Арпа, р. Аргичи), *Eucyclops macruioides* (р. Аргичи). Исключение наблюдалось лишь в устье р. Мартуни, где господствовали ветвистоусые рачки при доминировании *Simocephalus vetulus*, и в истоке р. Раздан, где максимальную долю составляли коловратки за счет превалирования *Asplanchna girodi* и *A. priodonta*, а также *Diaphanosoma brachyurum*.

При изучении горизонтального распределения зоопланктона оз. Севан летом пробы собирали в 2007 г. в литоральной зоне Большого и Малого Севана на глубинах ≤ 2 м, в пелагиали Малого Севана на глубинах 20–75 м и Большого Севана — 15–30 м. Все исследованные участки были разделены на шесть групп: глубоководные (1), прибрежные открытые (2) и полузащищен-

ные (3), прибрежные в районах затопленных почв побережья (4), прибрежные открытые (5) и защищенные (6) в районе о-ва Чаячий. Участки 5 и 6 находились под влиянием продуктов жизнедеятельности колонии армянской чайки (*Larus armeniacus* Buturlin).

В зоопланктоне исследованных биотопов было обнаружено 20 видов беспозвоночных (табл. 2.6.4).

Таблица 2.6.4. Число видов зоопланктона оз. Севан в июле 2007 г.

Биотоп*	Rotifera	Copepoda	Cladocera	Всего
1 ($n = 10$)	6	3	2	11
2 ($n = 6$)	5	2	2	9
3 ($n = 6$)	5	2	1	8
4 ($n = 6$)	9	Juv	2	11
5 ($n = 6$)	2	2	2	6
6 ($n = 8$)	3	3	3	9
Всего	11	5	4	20

Примечание. Здесь и в табл. 2.6.5 и 2.6.6: 1 — пелагиаль, 2 — открытое побережье; 3 — полузащищенное побережье, 4 — побережье в районах затопленного побережья, 5 — открытое побережье о-ва Чаячий, 6 — защищенное побережье о-ва Чаячий.

Максимальное число видов отмечено в пелагиали озера и на затопленных участках побережья, минимальное — на открытом участке побережья в зоне колониального поселения чаек. На большинстве биотопов высоким разнообразием отличались коловратки, что особенно ярко проявилось на затопленных участках почв, где не зафиксировано взрослых особей веслоногих ракообразных. Исключение составляли биотопы, находящиеся в зоне влияния колонии чаек, где таксономические группы зоопланктеров были представлены одинаковым числом видов. В среднем за одну съемку достоверно большее число видов отмечено на участках затопленного побережья, меньшее — на участках открытой литоральной зоны (табл. 2.6.5).

Таблица 2.6.5. Показатели зоопланктона разных биотопов оз. Севан летом 2007 г.

Показатель	Биотоп					
	1	2	3	4	5	6
Число видов	7.6±1.0	5.1±1.2	7.8±1.3	12.0±0.9	6.0±1.4	8.0±1.3
N, тыс. экз./м ³	71.2±25.4	10.4±4.1	19.5±6.8	15.5±8.1	80.7±17.9	505.3±115.5
B, г/м ³	5.99±2.67	0.65±	1.36±0.7	0.27±0.29	8.44±3.9	69.17±33.7

Наибольшая численность зоопланктона зарегистрирована в защищенном побережье в условиях влияния продуктов жизнедеятельности птиц (табл. 2.6.5). На открытом участке побережья в зоне влияния гнездовий численность была ниже, чем в аналогичном защищенном мелководье, но не имела достоверных отличий от величин, наблюдаемых в пелагиали, которые в свою очередь значительно превышали показатели на остальных исследованных группах биотопов.

Основу численности зоопланктона на обследованных участках озера составляли разные таксономические группы. Так, на затопленном побережье преобладали коловратки, в пелагиали и в условиях влияния продуктов жизнедеятельности птиц — веслоногие ракообразные, причем на защищенном участке их доля была достоверно выше, чем на остальных биотопах (табл. 2.6.6).

Таблица 2.6.6. Доля (%) таксономических групп беспозвоночных в общей численности (N) и биомассе (B) зоопланктона на исследованных участках акватории летом 2007 г.

Биотоп	N			B		
	Rotifera	Copepoda	Cladocera	Rotifera	Copepoda	Cladocera
1	13.4±8.2	59.3±11.5	27.3±15.0	0.1±0.1	41.3±8.9	58.6±8.6
2	41.8±12.2	50.8±14.5	7.4±1.5	16.1±8.1	77.8±14.6	6.1±2.2
3	38.6±9.5	44.7±10.7	16.7±2.7	4.5±3.2	27.1±7.6	68.4±7.8
4	70.0±9.8	20.6±14.3	9.4±6.7	20.1±8.8	6.3±5.1	73.6±19.7
5	0.4±0.2	68.5±6.8	31.0±16.8	0.02±0.01	49.6±5.4	50.4±8.1
6	4.0±2.5	91.5±5.7	4.5±2.1	0.04±0.01	94.4±6.1	5.5±2.2

В пелагиали среди видов, доминирующих по численности, обнаружены ювенильные особи *Copepoda*, *Daphnia longispina*, *Keratella quadrata*, *Acanthodiaptomus denticornis*, *Diaphanosoma brachyurum*, на открытых и полузащищенных участках побережья — *Euchlanis dilatata*, *Keratella quadrata*, ювенильные *Copepoda*, на затопленных участках побережья — *Polyarthra vulgaris*, *Brachionus calyciflorus*, науплиусы *Cyclopoida*, на открытом участке в зоне влияния чаек — ювенильные и взрослые особи *Acanthodiaptomus denticornis* и *Daphnia longispina*, на закрытом участке — науплиусы, копеподиты и взрослые особи *Acanthodiaptomus denticornis*.

Максимальная биомасса зоопланктона также зафиксирована в защищенном мелководье в условиях влияния колонии птиц, минимальная — на открытом мелководье и затопленном побережье (табл. 2.6.5). Между биомассой в пелагиали и на открытом участке рядом с колонией чаек достоверных различий не обнаружено, но они были значимо выше, чем на биотопах 2–4 групп. На большинстве исследованных участков основу биомассы составляли ветвистоусые ракообразные, однако в сообществе защищенного участка, находящегося в условиях влияния колонии птиц преобладали веслоногие ракообразные (табл. 2.6.6).

В пелагиали по биомассе доминировали *Daphnia longispina*, *Acanthodiaptomus denticornis*, *Cyclops strenuus*, *Diaphanosoma brachyurum* и ювенильные особи *Copepoda*, в литоральной зоне — копеподиты циклопов, *Acanthodiaptomus denticornis* и *Daphnia longispina*, на затопленном побережье — *Daphnia longispina*, на открытом участке в зоне влияния птиц — *Acanthodiaptomus denticornis* и *Daphnia longispina*, на закрытом участке — *Cyclops strenuus* и *Acanthodiaptomus denticornis*.

В целом, полученные в 2005–2009 гг. результаты количественного развития зоопланктона оз. Севан и его горизонтального распределения позволили выявить ряд существенных отличий по сравнению с данными исследований водоема в прошлом веке. К сожалению, проведение полноценного сравнительного анализа по конкретным участкам затруднено по причине отсутствия первичных данных за прошлые годы, и мы вынуждены ограничиться анализом опубликованных в литературе значений.

В первую очередь изменения коснулись количественных показателей зоопланктона. Так, в октябре 1957–1969 гг. — в малопродуктивный период развития озера — в пелагиали Малого Севана средняя численность зоопланктона была 15 тыс. экз./м³, биомасса — 0.48 г/м³ (рис. 2.6.3 а, б), ее основу составляли веслоногие ракообразные (61.9%), доля ветвистоусых была 37.8%, коловраток — 0.3% (Никогосян, 1979; Симонян, 1991).

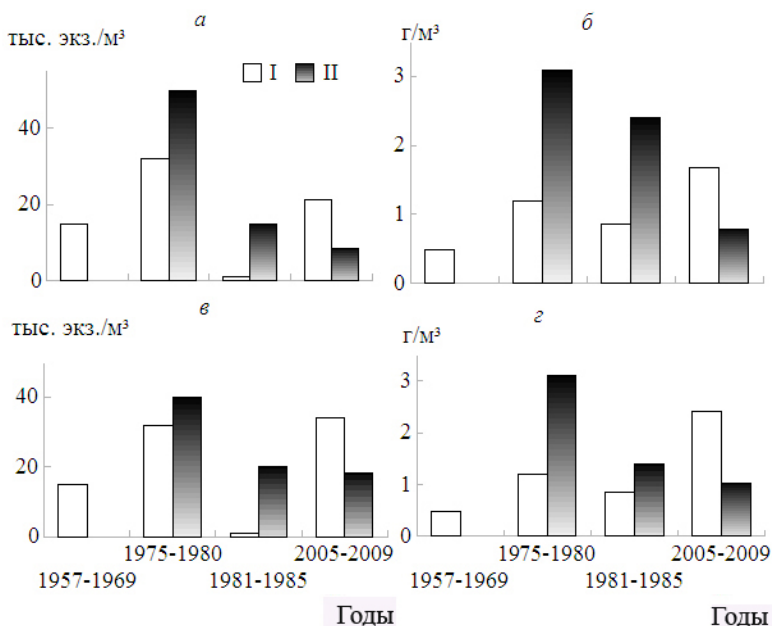


Рис. 2.6.3. Показатели зоопланктона пелагиали (I) и литоральной зоны (II) в разные периоды изучения оз. Севан (октябрь). Численность (а), биомасса (б) зоопланктона Малого Севана; численность (в), биомасса (г) зоопланктона Большого Севана.

В 1975–1980 гг. — в высокопродуктивный период развития водоема — биомасса зоопланктона возрастала в 2.5 раза, численность — в 2.1 раза (Симонян, 1991). Причем, согласно данным за 1974–1976 гг., в 15 и 8.3 раз увеличивалась биомасса коловраток и их доля в общей биомассе, в 3.3 и в 1.6 раз — биомасса дафний и их относительное обилие, в 1.2 раза — биомасса веслоногих ракообразных, но при этом их доля в общей биомассе сокращалась в 1.7 раза (Никогосян, 1979). В 1981–1985 гг. — в малопродуктивный период — биомасса составляла в среднем 0.85 г/м³, численность — 1 тыс. экз./м³ (Симонян, 1991). В октябре 2005–2009 гг. биомасса зоопланктона пелагиали

озера по сравнению с малопродуктивными периодами увеличивалась в 2–3.5 раза, численность — в 1.4–21 раз (рис. 2.6.3 *а, б*). По сравнению с высокопродуктивным периодом наблюдалось увеличение биомассы в 1.4 раза на фоне сокращения численности в среднем в 1.5 раза, при этом доля таксономических групп была примерно на одном уровне с малопродуктивным периодом 1957–1969 гг.

По данным А.А. Симоняна (1991) количество зоопланктона пелагиали Большого Севана не имело значительных отличий от данных, полученных в Малом. Соответственно, мы можем заключить, что в октябре 2005–2009 гг. биомасса зоопланктона Большого Севана была в 2 раза больше, чем в высокопродуктивный период и в 2.9–5.2 раза, чем в малопродуктивные периоды (рис. 2.6.3 *в, г*). При этом численность была выше, чем в малопродуктивные периоды в среднем в 2.3–34 раза, и одного порядка с высокопродуктивным периодом.

В литоральной зоне Малого Севана биомасса зоопланктона в октябре высокопродуктивного периода 1975–1980 гг. составляла 3.1 г/м^3 , малопродуктивного периода 1981–1985 гг. — 2.4 г/м^3 , численность соответственно 50 и 15 тыс. экз./ м^3 (рис. 2.6.3 *а, б*) (Симонян, 1991). В начале XXI-го века биомасса зоопланктона литоральной зоны (в среднем на глубинах 0.3–10 м) по сравнению с 1975–1980 гг. сокращалась в 4 раза, по сравнению с 1981–1985 гг. — в 3.1 раза, численность — в 5.8 и 1.7 раз соответственно.

Осенью высокопродуктивного (1975–1980 гг.) и малопродуктивного (1981–1985 гг.) периодов биомасса зоопланктона литоральной зоны Большого Севана составляла соответственно 3.1 и 1.4 г/м^3 , численность — 40 и 20 тыс. экз./ м^3 (рис. 2.6.3 *в, г*) (Симонян, 1991). В октябре 2005–2009 гг. зарегистрировано снижение биомассы и численности зоопланктона в литоральной зоне по сравнению с высокопродуктивным периодом в 3 и 2.2 раза, а по сравнению с малопродуктивным периодом величины были примерно одного порядка — 1.0 г/м^3 и 18.1 тыс. экз./ м^3 .

Следовательно, осенью 2005–2009 гг. наблюдалось значительное увеличение количества зоопланктона в пелагиали Малого и Большого Севана и его сокращение в литоральной зоне. Благодаря этому изменилось горизонтальное распределение зоопланктона от литорали к глубоководным участкам. Так, в октябре высокопродуктивного периода в Малом и Большом Севане биомасса и численность зоопланктона литоральной зоны были выше соответственно в 2.6 и 1.2–1.6 раза, чем в пелагиали, а в октябре малопродуктивного периода — в 1.2–2.8 и 15–20 раз (рис. 2.6.3). Осенью 2005–2009 гг. в Малом Севане биомасса и численность зоопланктона литоральной зоны в среднем были в 2.2 и 1.7 раз меньше, чем в глубоководных участках, в Большом Севане — в 2.4 и 1.9 раз соответственно.

Исследования горизонтальных разрезов в Малом и Большом Севане в октябре 2008 г. показали, что максимального количества зоопланктон достигал на глубинах порядка 30 м, однако и на других участках пелагиали озера количество беспозвоночных было выше, чем в литоральной зоне (рис. 2.6.4, 2.6.5).

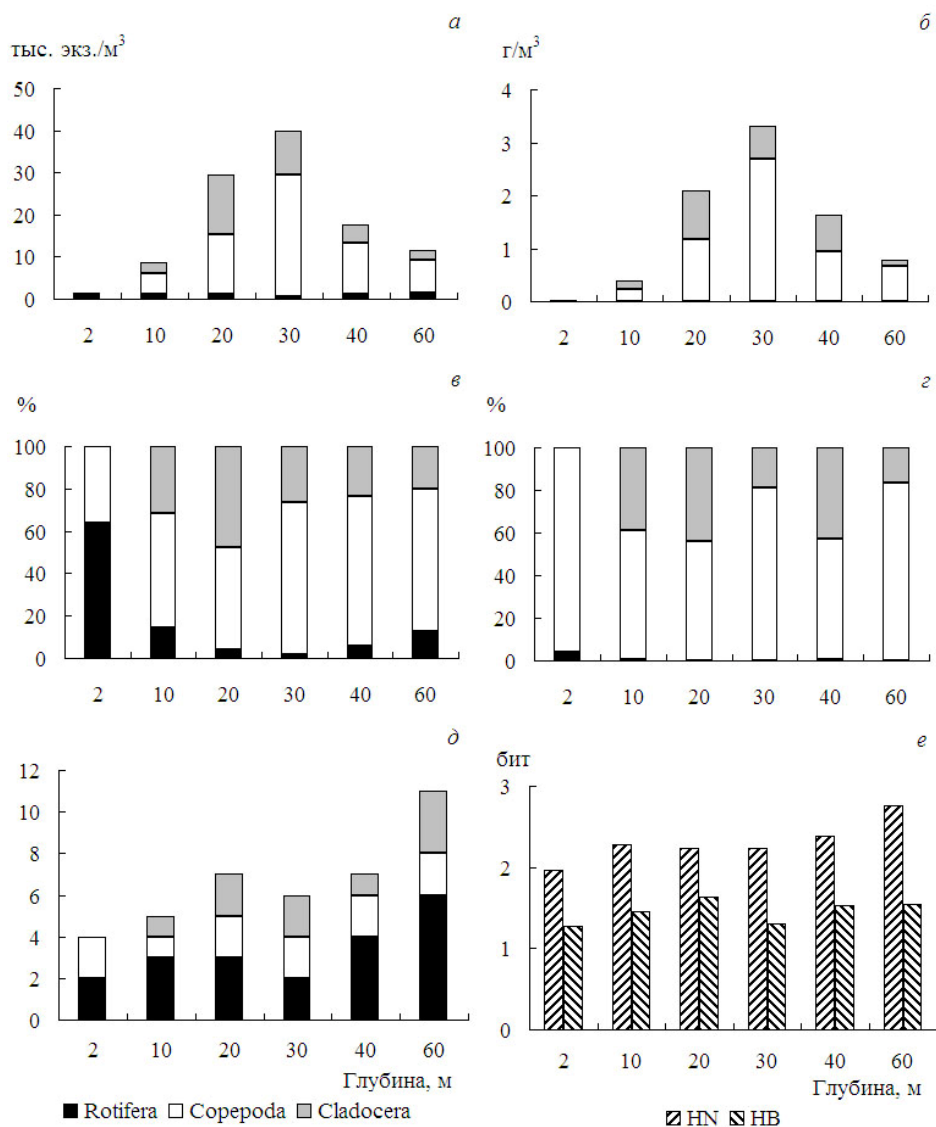


Рис. 2.6.4. Численность (а), биомасса (б), доля таксономических групп зоопланктов в общей численности (в) и биомассе (г), число видов (д) и индекс Шеннона, рассчитанный по численности (HN) и биомассе (HB) (е) по горизонтальному разрезу Малого Севана в октябре 2008 г.

Анализ показателей зоопланктона, полученных на этих разрезах в 2008 г., наряду с усредненными данными с разных зон озера за период 2005–2009 гг., позволяет выявить основные отличия состояния зоопланктона в Малом и Большом Севане. В первую очередь это касается численности и биомассы зоопланктона: максимальные величины в среднем за исследованный осенний период были выше в 1.3–1.6 раза в акватории Большого Севана (рис. 2.6.1 а,

б, 2.6.2 а, б). Кроме этого, в Малом Севане в общей численности и биомассе зоопланктона была меньше доля коловраток (в 1.5–3.4 и 4.6–7.4 раз соответственно), ветвистоусых ракообразных и больше доля веслоногих, причем это справедливо как для глубоководной, так и для литоральной зоны (рис. 2.6.1 в, г, 2.6.2 в, г, 2.6.4 в, г, 2.6.5 в, г).

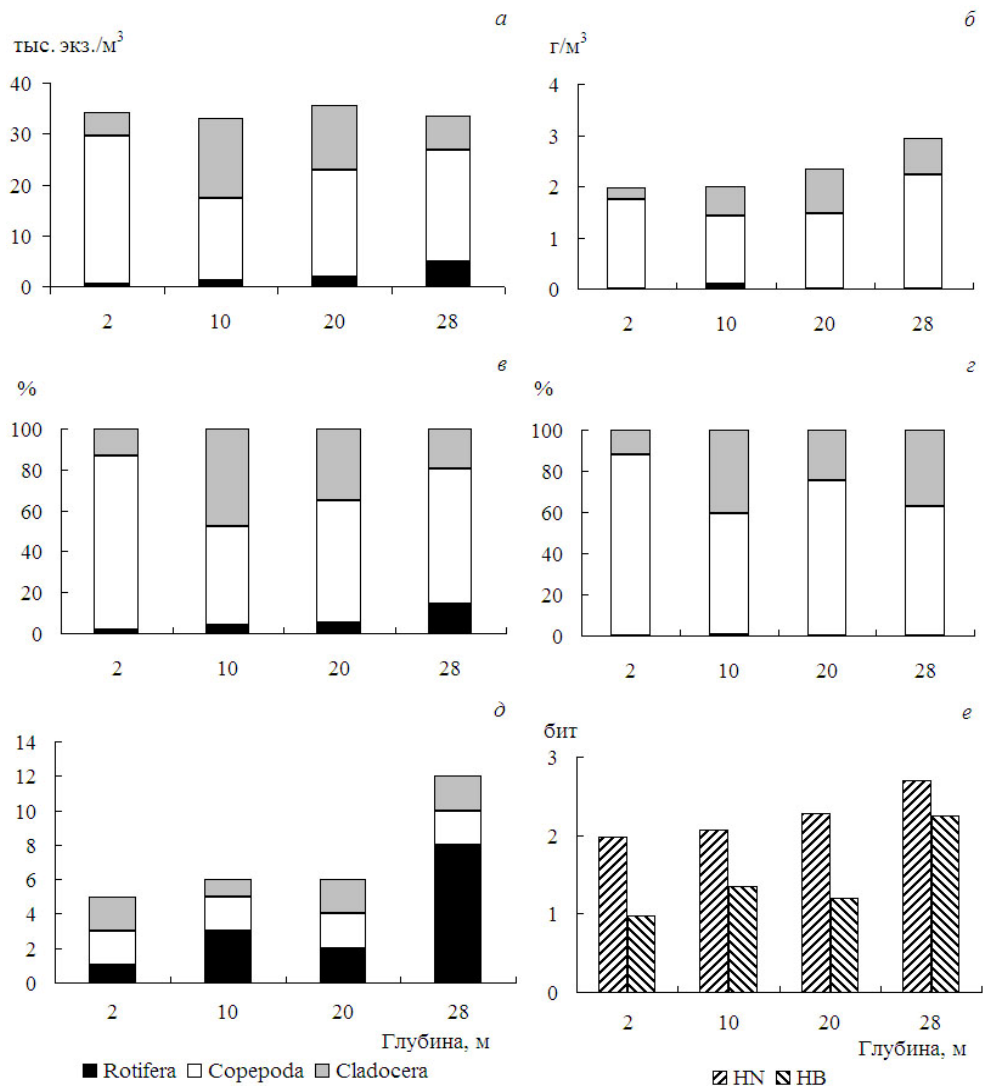


Рис. 2.6.5 Показатели зоопланктона по горизонтальному разрезу Большого Севана в октябре 2008 г. Обозначения те же, что и на рис. 4.5.2.

Анализ корреляционных связей показателей зоопланктона с показателями бактерио- и фитопланктона, полученными в октябре 2009 г. показал, что численность и биомасса сообщества в целом и отдельных таксономических

групп беспозвоночных определялась объемом клеток наиболее развитой группой микроорганизмов — одиночных клеток, которые, по всей видимости, играют большую роль в питании зоопланктеров (табл. 2.6.7). Увеличение численности, биомассы и объема микроорганизмов на детрите вызывало увеличение величины соотношения биомассы Cyclopoida и Calanoida. Видовое разнообразие зоопланктона сокращалось при увеличении численности палочковидных клеток ≥ 2.5 мкм, число видов коловраток уменьшалось при повышении биомассы диатомовых водорослей и общей биомассы фитопланктона, а число видов ветвистоусых рачков — при увеличении численности микроорганизмов на детрите и объема микроколоний.

Среди показателей фитопланктона наибольшую роль играла концентрация хлорофилла *a*, при увеличении которой возрастала численность и биомасса коловраток и их доля в общей численности сообщества, а также снижалась величина индекса Шеннона, рассчитанного по численности. Необходимо отметить, что численность и биомасса Rotifera повышалась также при увеличении биомассы синезелых водорослей, а увеличение биомассы зеленых и диатомовых водорослей способствовало снижению доли коловраток в общей численности сообщества (табл. 2.6.7).

Летом (в июле 2007 г.) наблюдались аналогичные изменения количества зоопланктона и его горизонтального распределения в акватории Малого и Большого Севана, причем они были выражены гораздо ярче, чем осенью, т.к. исследования в литоральной зоне были ограничены только глубинами 2–3 м. В малопродуктивный период 1937–1972 гг. средняя биомасса зоопланктона пелагиали Малого и Большого Севана составляла 1.0 г/м^3 , численность — 25 тыс. экз./м^3 , в высокопродуктивный период 1974–1980 гг. — 1.5 г/м^3 , $120 \text{ тыс. экз./м}^3$, в малопродуктивный период 1981–1985 гг. — 0.6 г/м^3 и $1.4 \text{ тыс. экз./м}^3$ (Симонян, 1991), а в 2007 г. биомасса зоопланктона составляла в среднем 5 г/м^3 (максимум — 11 г/м^3), численность — $160 \text{ тыс. экз./м}^3$ (рис. 2.6.6 *a, б*).

Однако при этом был отмечен ряд общих закономерностей. Как в Малом, так и в Большом Севане с увеличением глубины возрастало число видов коловраток (рис. 2.6.4 *д*, 2.6.5 *д*). В литоральной области наблюдалось сокращение величины отношения численности ветвистоусых и веслоногих ракообразных, увеличение величины отношения биомассы Cyclopoida и Calanoida, что свидетельствует о повышении в прибрежье количества циклопов в условиях неблагоприятного гидродинамического режима, препятствующего развитию кладоцер (рис. 2.6.1 *е*, 2.6.2 *е*).

В пелагиали Большого Севана в 2007 г. биомасса зоопланктона по сравнению с малопродуктивными периодами возрастала в 6–10 раз, численность — в 2.8–50.8 раз, по сравнению с высокопродуктивным периодом биомасса увеличивалась в среднем в 4 раза, но численность была меньше в 1.7 раза (рис. 2.6.6 *в, з*) (Симонян, 1991).

Таблица 2.6.7. Корреляционные связи показателей зоопланктона, ¹бактерио- и ²фитопланктона осенью 2009 г. ($n = 15$; $p < 0.05$)

Показатель		Микроорганизмы						Фитошланктон							
		одиночные ≤ 2.5 мкм		на детрите				микроколонии	палочки ≥ 2.5 мкм	хлорофилл	сине- зеленые (B)	диато- мовые (B)	зеленые (B)	общая B	
				N	V	B	V								
Число видов	Rotifera	–	–	–	–	–	–	N	–	–	–	–	–	–	-0.74
	Cladocera	–	-0.70	–	–	–	-0.73	–	–	–	–	–	–	–	–
	Всего	–	–	–	–	–	–	–	-0.65	–	–	–	–	–	–
N	Rotifera	–	–	–	–	–	–	–	–	0.67	0.92	–	–	–	–
	Copepoda	0.71	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	Cladocera	0.78	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	Общая	0.73	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
B	Rotifera	–	–	–	–	–	–	–	–	0.66	0.91	–	–	–	–
	Copepoda	0.75	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	Cladocera	0.77	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	Общая	0.76	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
% от N	Rotifera	–	–	–	–	–	–	–	–	0.66	–	-0.66	-0.84	–	–
% от B	Copepoda	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0.76	–	–
H _N	H _N	–	–	–	–	–	–	–	–	-0.64	–	–	–	–	–
	H _B	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	B _{Cycl} /B _{Cal}	–	0.76	0.69	0.90	–	–	–	–	–	–	–	-0.78	–	–

Примечание. ¹ — данные А.В. Романенко; ² — данные Е.С. Гусева. N — численность; B — биомасса; V — объем; «-» — отсутствие достоверной корреляционной связи.

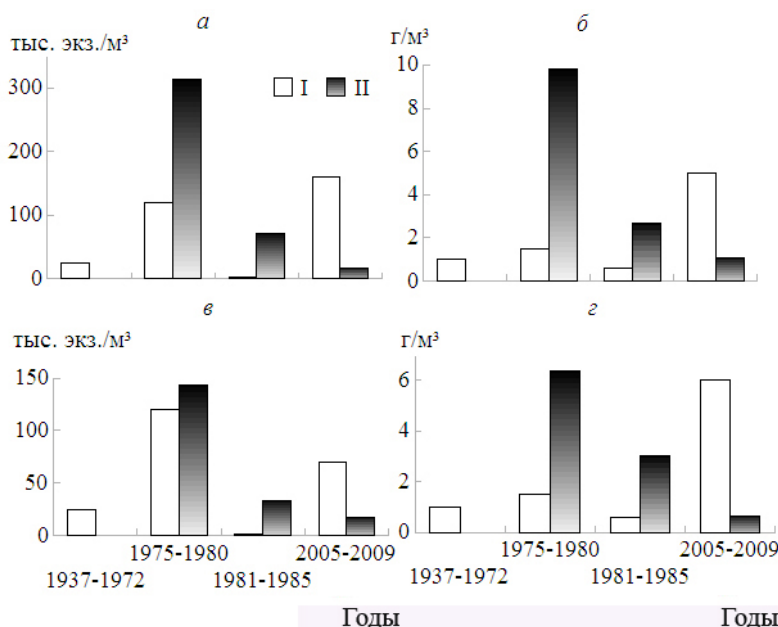


Рис. 2.6.6. Показатели зоопланктона пелагиали (I) и литоральной зоны (II) в разные периоды изучения оз. Севан (июль). Численность (а), биомасса (б) зоопланктона Малого Севана; численность (в), биомасса (г) зоопланктона Большого Севана.

В литоральной зоне Малого Севана в малопродуктивный период 1981–1985 гг. биомасса зоопланктона составляла 2.7 г/м^3 , численность — $70.6 \text{ тыс. экз./м}^3$, в высокопродуктивный период соответственно 9.8 г/м^3 и $312.8 \text{ тыс. экз./м}^3$ (Симонян, 1991), в 2007 г. — 1.1 г/м^3 и $16.4 \text{ тыс. экз./м}^3$ (рис. 2.6.6 а, б). Нужно сказать, что в данном случае мы не учитываем количество зоопланктона в зоне влияния продуктов жизнедеятельности колонии водоплавающих птиц, т.к. этот вопрос требует специального и более подробного изучения.

В литоральной зоне Большого Севана в 1981–1985 гг. биомасса зоопланктона была 3.0 г/м^3 , численность — $33.3 \text{ тыс. экз./м}^3$, в 1975–1980 гг. — соответственно 6.4 г/м^3 и $142.8 \text{ тыс. экз./м}^3$, в 2007 г. — 0.64 г/м^3 и $17.1 \text{ тыс. экз./м}^3$ (рис. 2.6.6 в, г).

Следовательно, в июле малопродуктивного и высокопродуктивного периодов прошлого века биомасса зоопланктона литоральной зоны превышала аналогичные показатели в пелагиали в 4.5 и 6.5 раз в акватории Малого Севана, в 3 и 4.2 раза — в акватории Большого Севана, численность соответственно — в 2.6 и 2.8 раза в Малом Севане и в 1.2 и 1.3 раза в Большом Севане (рис. 2.6.6). В июле 2007 г. положение изменилось, биомасса и численность зоопланктона литоральной зоны была меньше, чем в пелагиали соответственно в 4.5 и 9.7 раз в Малом Севане и 9.3 и 4.1 раза в Большом Севане.

Таблица 2.6.8. Корреляционные связи показателей зоопланктона с абиотическими показателями среды и бактериопланктона¹ летом 2007 г. ($n = 12$; $p < 0.05$)

Показатель		Гл.	O ₂	Бактериопланктон		
				N	B	B, мгС/м ³
N	Rotifera	—	-0.84	—	—	—
	Copepoda	0.98	-0.83	—	—	—
	Cladocera	0.93	-0.86	—	—	—
	Общая	0.99	-0.88	—	—	—
B	Rotifera	—	—	—	—	—
	Copepoda	0.99	-0.84	—	—	—
	Cladocera	0.93	-0.86	—	—	—
	Общая	0.96	-0.87	—	—	—
% от В	Copepoda	—	—	0.93	0.85	0.98
	Cladocera	—	—	-0.93	-0.85	-0.98
Н _В		—	—	0.96	0.82	0.98

*Примечание.*¹ — данные Д.Б. Косолапова; Гл. — глубина; O₂ — содержание кислорода; N — численность; B — биомасса; «—» — отсутствие достоверной связи.

Анализ корреляционных связей показателей зоопланктона с абиотическими показателями среды и характеристиками бактериопланктона, полученными во время проведения совместной съемки в июле 2007 г. показал, что наибольшее влияние на распределение планктонных беспозвоночных оказывают глубина и содержание кислорода в воде (табл. 2.6.8). Роль микроорганизмов выражена в меньшей,

чем осенью, степени, что может объясняться как относительно малым рядом наблюдений, так и возможно большей ролью водорослей.

Кроме факторов, на существенное влияние которых указывают полученные достоверные корреляционные зависимости, весомое воздействие могут оказывать и другие изменения, произошедшие в водоеме, но количественная оценка которых на современном этапе изучения водоема, к сожалению, затруднена. Так, на развитие зоопланктона отдельных участков побережья в летний сезон может оказывать влияние поднятие уровня воды, в результате которого оказались затопленными почвы на побережье озера. На этих биотопах наблюдается тенденция снижения численности и биомассы, увеличивается разнообразие и доля коловраток, среди которых появились индикаторы эвтрофных и α -мезосапробных вод — *Brachionus quadridentatus*, *B. calyciflorus*.

Кардинально от всех исследованных биотопов литоральной зоны озера отличался зоопланктон участков, подверженных влиянию продуктов жизнедеятельности колонии чаек. Численность и биомасса зоопланктона открытой части побережья в зоне влияния колонии не имели достоверных отличий от таковых пелагиали, а в закрытой части побережья плотность и биомасса были значимо выше, чем на глубоководных участках и на других типах побережья. Причиной столь бурного развития планктонных организмов может выступать избыточное поступление с продуктами жизнедеятельности колонии чаек биогенных и органических веществ. Аналогичные результаты получены на побережье Рыбинского водохранилища в районах гнездовых колоний речной крачки (*Sterna hirundo* Linnaeus) и озерной чайки (*Larus ridibundus* Linnaeus), где также наблюдалось возрастание количественного обилия зоо-

планктеров (Крылов, Касьянов, 2008; Крылов и др., 2009). Но если в оз. Севан увеличение численности и биомассы происходило за счет веслоногих ракообразных, что наиболее ярко проявлялось в условиях защищенного мелководья, то в Рыбинском водохранилище — за счет ветвистоусых рачков. Среди причин таких различий мы предполагаем разную степень зарастания макрофитами, представленность которых в прибрежье оз. Севан минимальна.

Кроме изменений количества зоопланктона и его горизонтального распределения произошли существенные трансформации количества и состава доминирующих видов ветвистоусых ракообразных, что наиболее ярко проявляется в осенний сезон. Летом (в июле) 2007 г. биомасса доминирующей *Daphnia longispina* по сравнению с периодами 1957–1969 и 1974–1976 гг. в пелагиали Малого Севана возросла соответственно в 6 и 2.8 раза (рис. 2.6.7 а). Однако ее доля в общей биомассе изменилась незначительно: 62.5% в 1957–1969 гг., 53.0% в 1974–1976 гг. и 68.5% в 2007 г. При этом впервые обнаруженная в составе зоопланктона в 2005 г. *Diaphanosoma brachyurum* составляла не более 0.1% от общей биомассы сообщества. В Большом Севане биомасса *Daphnia longispina* в июле 1974–1976 гг. была 2.86 г/м³ (Никогосян, 1979), в 2007 г. — 3.6 г/м³, а биомасса *Diaphanosoma brachyurum* — 0.07 г/м³ (0.5%). То есть, в начале XXI-го века в июле — в период максимального развития в водоеме *Daphnia longispina* — ее биомасса по сравнению с периодами исследований в прошлом веке увеличилась, хотя значительных изменений доли в общей биомассе зоопланктона не произошло, а обнаруженная *Diaphanosoma brachyurum* в это время года играла незначительную роль.

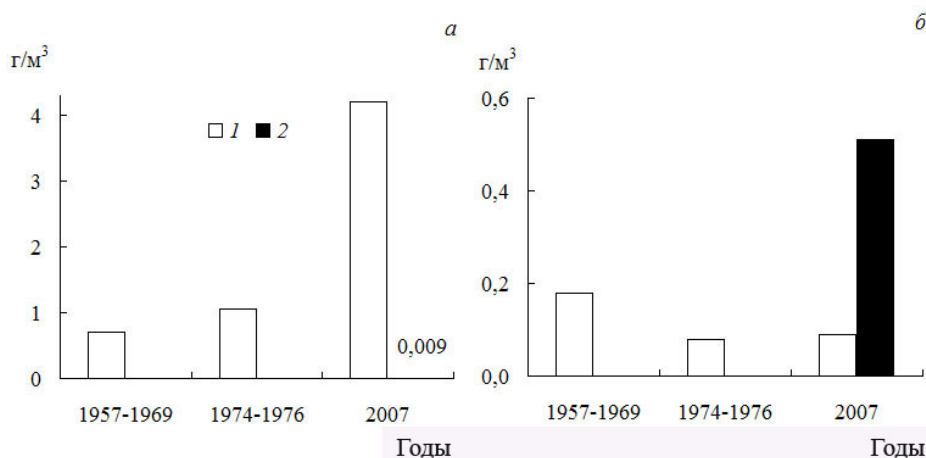


Рис. 2.6.7. Биомасса *Daphnia longispina* (1) и *Diaphanosoma brachyurum* (2) в июле (а) и октябре (б) Малого Севана в разные периоды изучения озера. Данные за 1957–1969 и 1974–1976 гг. (по: Никогосян, 1979).

Однако осенью картина резко изменяется. Так, в Малом Севане в октябре 1957–1969 гг. биомасса *Daphnia longispina* составляла 0.18 г/м³ (37.8% от об-

шей биомассы), в 1974–1976 гг. — 0.6 г/м^3 (61.1%), а в 2005–2009 гг. она значительно снизилась — в среднем до 0.09 г/м^3 (3.2%) (рис. 2.6.7 б). В этот период лидирующее положение среди ветвистоусых ракообразных занимает входящая в состав доминирующих видов зоопланктонов *Diaphanosoma brachyurum*, биомасса которой в среднем составляла 0.51 г/м^3 (28.1%) (рис. 2.6.7 б). То есть, в 2005–2009 гг. биомасса ветвистоусых ракообразных была на уровне высокопродуктивного периода развития озера, а их доля в общей биомассе — даже несколько ниже, чем в малопродуктивный период, при этом лидирующее положение среди Cladocera стала занимать *D. brachyurum*.

Вертикальное распределение зоопланктона наиболее подробно изучали на ст. 4П в Малом Севане, станциях 22П и 24П в Большом Севане.

Осенью 2005–2009 гг. в Малом Севане (ст. 4П) слой температурного скачка находился на глубине 25–30 м. Наиболее бедный зоопланктон развивался в слое от 0 до 10 м, максимальное количество регистрировалось в эпилимнионе в слое 4–20 м, металимнионе численность и биомасса сокращались, а в гипolimнионе вновь возрастали до величин, близких к таковым над слоем температурного скачка (рис. 2.6.8 а, б).

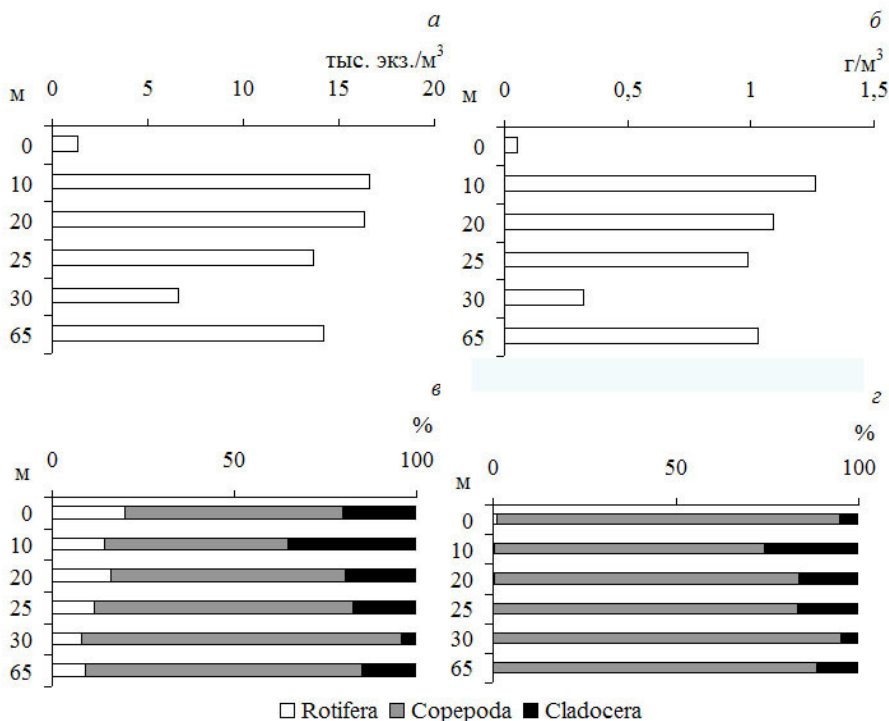


Рис. 2.6.8. Вертикальное распределение численности (а), биомассы (б), доли таксономических групп в общей численности (в) и биомассе (г) зоопланктона Малого Севана (ст. 4П) осенью 2005–2009 гг.

Основу численности и биомассы на всех горизонтах составляли веслоногие ракообразные за счет доминирования ювенильных и взрослых особей *Acanthodiaptomus denticornis*, кроме которых массового развития достигала *Diaphanosoma brachyurum*, при максимальной ее представленности на глубине 4–10 м и резком сокращении в слое металимниона (рис. 2.6.8 в, з). Кроме этого по численности в состав доминантов в разные годы входили *Synchaeta pectinata*, *Hexarthra mira* и *Asplanchna girodi*, достигающие максимального обилия в эпилимнионе (рис. 2.6.8 в).

Летом минимальное количество зоопланктов также зафиксировано в поверхностном горизонте, максимальное в эпилимнионе на глубине 3–10 м (рис. 2.6.9 а, б).

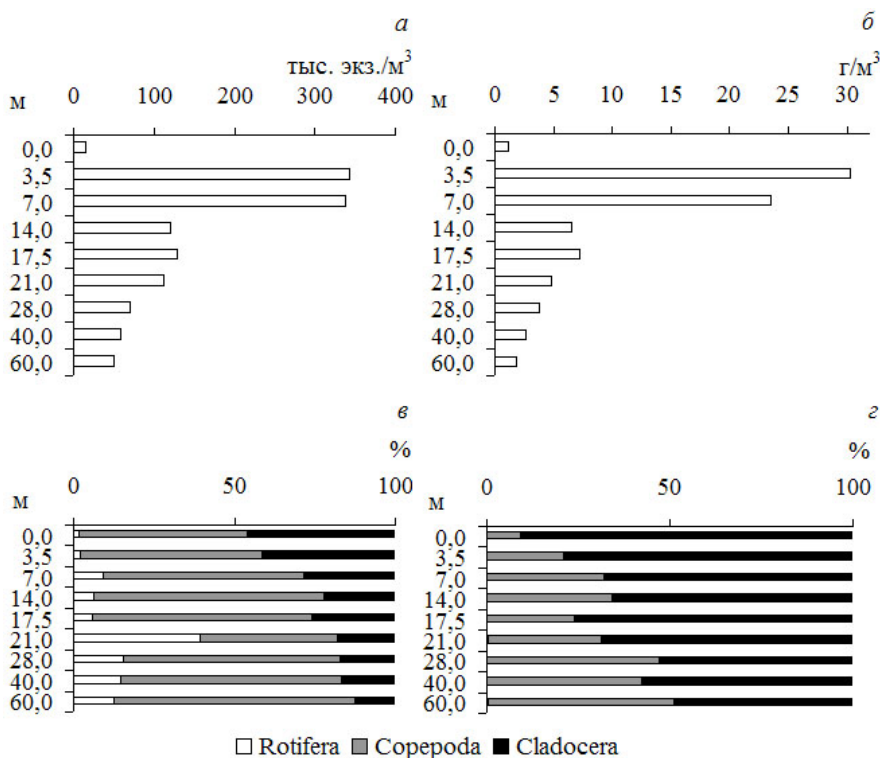


Рис. 2.6.9. Вертикальное распределение численности (а), биомассы (б), доли таксономических групп в общей численности (в) и биомассе (з) зоопланктона Малого Севана (ст. 4П) летом 2007 г.

Понижение температуры воды с 17.3 °С до 15.9 °С на глубине 14 м способствовало резкому уменьшению количества зоопланктона, дальнейшее сокращение которого наблюдалось в мета- и гипolimнионе. Основу численности на большинстве горизонтов составляли веслоногие ракообразные при массовом развитии науплиусов Cycloppoida и Calanoida, копеподитов и взрослых особей *Acanthodiaptomus denticornis*, а также копеподитов *Cyclops*

strenuus (рис. 2.6.9 в). Исключение наблюдалось на глубине 21 м, где при температуре воды 6.8 °С доминировала холодолюбивая *Filinia terminalis*, кроме которой на отдельных горизонтах (от 7 до 21 м) в массе встречалась *Keratella quadrata*. По биомассе преобладали ветвистоусые ракообразные за счет *Daphnia longispina*, кроме которой доминировали *Cyclops strenuus* и *Acanthodiaptomus denticornis* (рис. 2.6.9 з). Основу биомассы составляли ветвистоусые ракообразные при устойчивом доминировании *Daphnia longispina*, причем максимального обилия она достигала в поверхностном горизонте, некоторое повышение регистрировали на глубине 17.5 м — в верхнем слое металимниона (рис. 2.6.9 з).

В акватории Большого Севана осенью 2005–2009 гг. на ст. 22П зафиксирована неоднородность вертикального распределения зоопланктона, причем, максимальной численности и биомассы он достигал на глубине 5 м, после чего наблюдалось плавное снижение обилия планктонных животных (рис. 2.6.10 а, б).

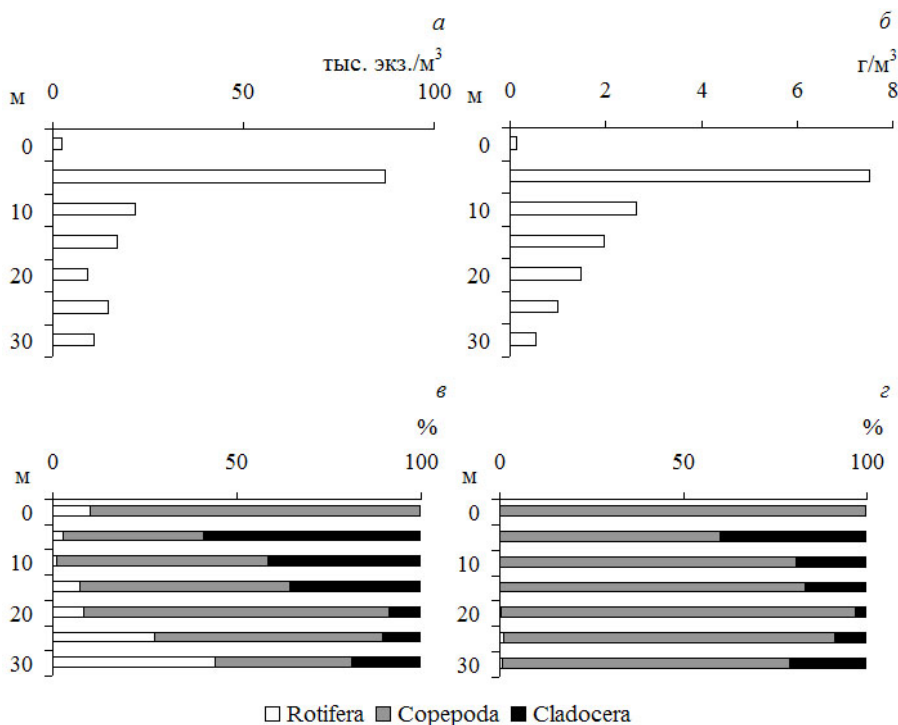


Рис. 2.6.10. Вертикальное распределение численности (а), биомассы (б), доли таксономических групп в общей численности (в) и биомассе (з) зоопланктона Большого Севана (ст. 22П) осенью 2005–2009 гг.

Основу численности в большей части исследованных горизонтов составляли веслоногие ракообразные (ювенильные и взрослые *Acanthodiaptomus denticornis*), лишь на глубине 5 м максимальной доли достигали ветвистоусые

ракообразные (*Diaphanosoma brachyurum*), а в придонном слое — коловратки (*Filinia terminalis*) (рис. 2.6.10 в). На всех горизонтах по биомассе преобладали Copepoda, среди которых доминировали ювенильные и взрослые *Acanthodiaptomus denticornis*, но на глубинах 5 и 30 м зафиксировано увеличение доли *Diaphanosoma brachyurum* (рис. 2.6.10 г).

Летом 2007 г. на ст. 22 происходило постепенное снижение температуры от верхних (20.3 °C) к нижним горизонтам (9.5 °C), причем наибольший скачок наблюдали на глубине 15–18 м. Однако независимо от температурного и кислородного режима максимальное количество зоопланктона регистрировали на глубине 3–6 м (рис. 2.6.11 а, б). Основу численности на большинстве горизонтов составляли веслоногие ракообразные при доминировании ювенильных и взрослых *Cyclops strenuus* и *Acanthodiaptomus denticornis*, а на глубинах 3 и 6 м увеличивалась доля ветвистоусых — *Daphnia longispina*, кроме этого высокого относительного обилия достигали коловратки за счет *Keratella quadrata* (рис. 2.6.11 в). По биомассе на всех горизонтах первенствовала *Daphnia longispina*, лишь в поверхностном слое, где отмечены минимальные численность и биомасса зоопланктона, преобладали веслоногие рачки (рис. 2.6.11 а, б, г).

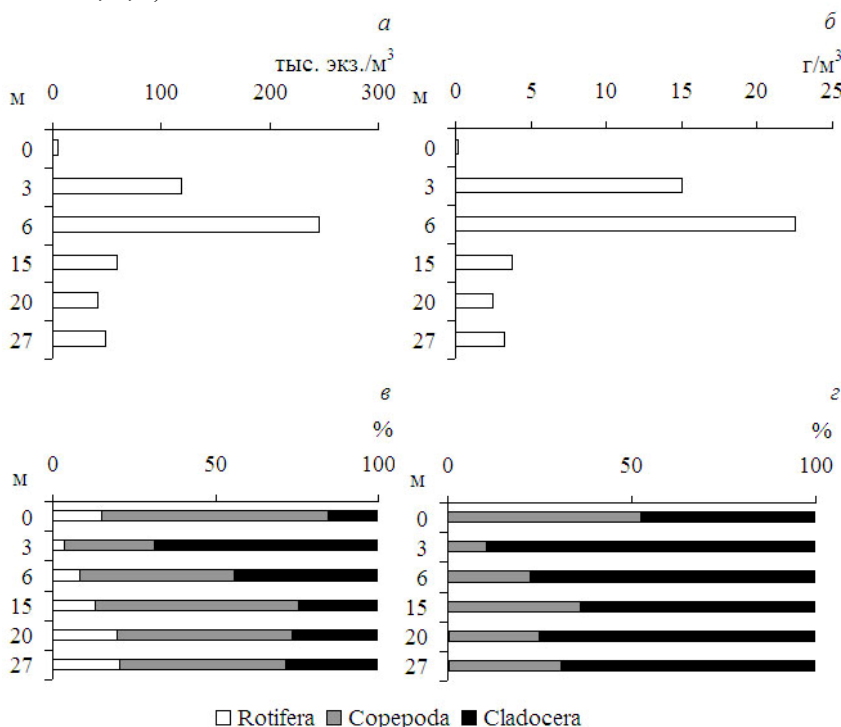


Рис. 2.6.11. Вертикальное распределение численности (а), биомассы (б), доли таксономических групп в общей численности (в) и биомассе (г) зоопланктона Большого Севана (ст. 22П) летом 2007 г.

На ст. 24П в исследованные осенние сезоны температурный скачок и значительное снижение содержания кислорода в воде происходило на разных глубинах. Рассмотрим два наиболее разных случая, наблюдаемых нами в 2008 и 2009 гг. В 2008 г. снижение температуры воды и содержания в ней кислорода происходило на глубине от 20 до 25 м, в 2009 г. — 15–20 м (табл. 2.6.9).

Таблица 2.6.9. Вертикальное распределение температуры воды и содержания кислорода на ст. 24П осенью 2008 и 2009 гг.

Горизонт, м	2008 г.		2009 г.	
	Т °С	O ₂ , мг/л	Т °С	O ₂ , мг/л
0	16.1	6.6	14.4	6.0
5	16.1	6.5	13.6	6.2
10	16.0	6.3	12.9	4.1
15	15.6	4.2	11.0	1.3
20	11.6	1.3	09.0	0.7
25	07.6	0.4	09.1	0.6
28–30	07.2	0.4	09.0	0.5

В 2008 г. максимального обилия зоопланктон достигал в поверхностном горизонте, в 2009 г. — на глубине 5 м (рис. 2.6.12 а, б, 2.6.13 а, б). То есть, преобладание зоопланктона в поверхностном слое было при более высоких температурах воды и при более глубоком расположении слоя термо- и оксиклина. При этом, независимо от расположения слоя температурного скачка, на глубине 15 м происходило повышение биомассы и/или численности зоопланктона.

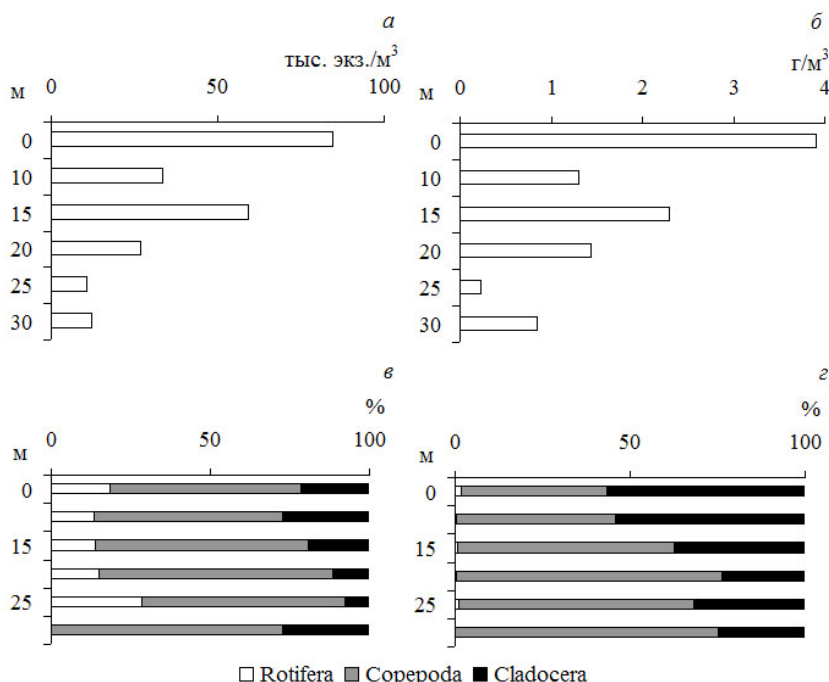


Рис. 2.6.12. Вертикальное распределение численности (а), биомассы (б), доли таксономических групп в общей численности (в) и биомассе (г) зоопланктона Большого Севана (ст. 24П) осенью 2008 г.

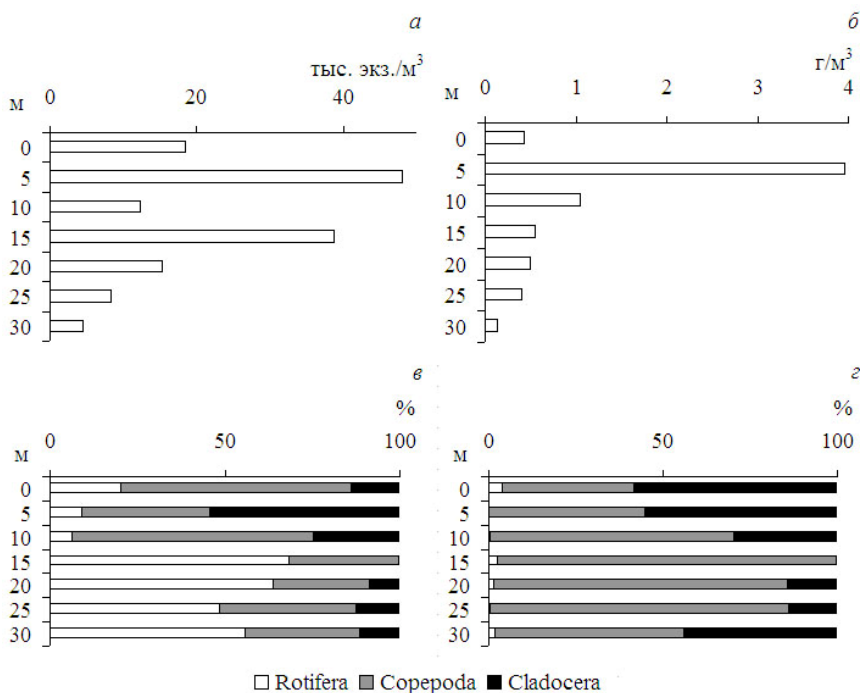


Рис. 2.6.13. Вертикальное распределение численности (а), биомассы (б), доли таксономических групп в общей численности (в) и биомассе (з) зоопланктона Большого Севана (ст. 24П) осенью 2009 г.

В 2008 г. на большинстве горизонтов основу численности зоопланктона составляли веслоногие ракообразные (ювенильные и взрослые особи *Acanthodiaptomus denticornis*), а в 2009 г. — коловратки, причем в поверхностном слое эпилимниона *Synchaeta pectinata*, в мета- и гипolimнионе — *Filinia terminalis* (рис. 2.6.12 в, 2.6.13 в). Кроме этого, при более высокой температуре эпилимниона в 2009 г. здесь была выше доля ветвистоусых рачков (*Diaphanosoma brachyurum*), которые независимо от температуры составляли основу биомассы в слое воды 0–5, 0–10 м, а в мета- и гипolimнионе преобладали Copepoda (рис. 2.6.12 з, 2.6.13 з).

Таблица 2.6.10. Вертикальное распределение температуры воды и содержания кислорода на ст. 24П летом 2007 г.

Горизонт, м	Т °С	O ₂ , мг/л
0	7	7.7
5	16.6	7.7
10	10.8	6.8
15	06.2	6.6
20	05.7	6.4
27	05.0	6.0

Летом 2007 г. снижение температуры наблюдалось на глубине 10 м, но значительного снижения содержания кислорода в воде не зафиксировано (табл. 2.6.10).

Минимальная численность зоопланктона зарегистрирована в поверхностном слое, биомасса — в придонном, хотя каких-либо значительных колебаний численности организмов не обнаружено (рис. 2.6.14 а, б).

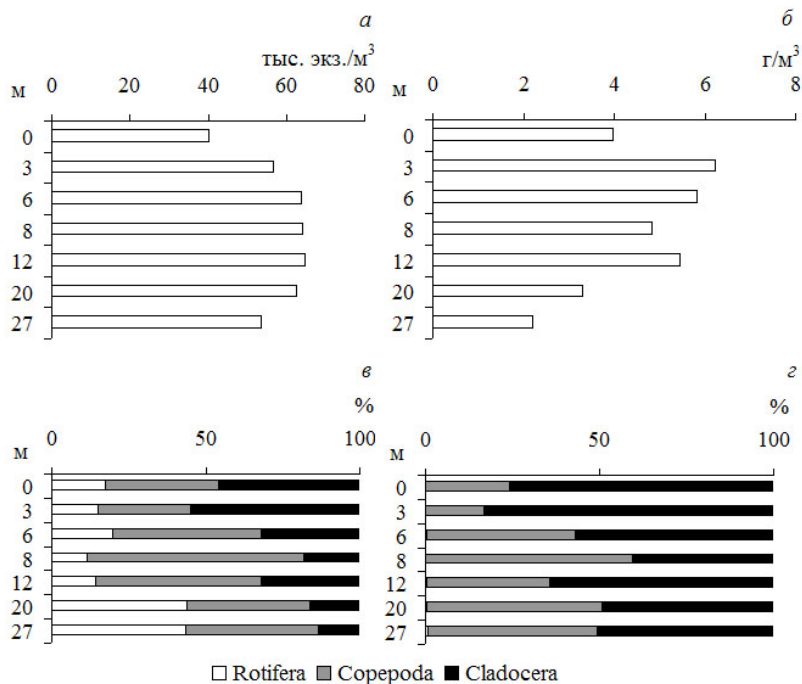


Рис. 2.6.14. Вертикальное распределение численности (а), биомассы (б), доли таксономических групп в общей численности (в) и биомассе (з) зоопланктона Большого Севана (ст. 24П) летом 2007 г.

По мере увеличения глубины наблюдалось повышение доли коловраток за счет массового развития *Keratella quadrata*, *Filinia terminalis* и *Polyarthra vulgaris*, снижение доли ветвистоусых рачков, среди которых доминировала *Daphnia longispina* (рис. 2.6.14 в). Основу биомассы на большей части горизонтов составляли Cladocera (*Daphnia longispina*), доля которых снижалась в нижнем слое эпилимниона, в мета- и гипolimнионе наибольшего относительного обилия достигали Copepoda при доминировании науплиусов, copepodитов и взрослых особей *Acanthodiaptomus denticornis* и *Cyclops strenuus* (рис. 2.6.14 з).

Корреляционный анализ показателей зоопланктона с некоторыми факторами среды выявил, что осенью с увеличением глубины возрастает доля коловраток в общей численности беспозвоночных, а с повышением температуры — численность и биомасса веслоногих ракообразных, составлявших основу количественного обилия сообщества (табл. 2.6.10). Именно поэтому в более прогретых верхних слоях эпилимниона наблюдалось максимальное количество планктонных животных, а в год с наибольшей температурой воды (2008) зарегистрированы большие величины численности и биомассы, чем при средних температурах в 2005–2007 и 2009 гг. (см. рис. 2.6.12, 2.6.13). Общее количество зоопланктона, а также численность и биомасса ракообразных были выше в наиболее богатых кислородом слоях воды, содержание которого снижалось с увеличением глубины ($r = -0.60$). При снижении кисло-

рода повышалась численность и биомасса нитевидных (соответственно $r = -0.74$ и $r = -0.70$) и палочковидных бактерий (соответственно $r = -0.79$ и $r = -0.68$). Именно поэтому получены опосредованные корреляционные связи между количеством этих бактерий и долей коловраток и ветвистоусых рачков в общей численности зоопланктона (табл. 2.6.11). При увеличении количества бактерий, развивающихся на детрите, наблюдалось повышение биомассы коловраток, в данном случае — *Synchaeta pectinata*.

Таблица 2.6.11. Корреляционные связи между показателями зоопланктона и некоторыми абиотическими и биотическими факторами среды по данным за октябрь 2009 г. ($n = 28$; $p < 0.05$)

Показатели зоопланктона		Показатели абиотических и биотических факторов*							
		Гл.	Т	O ₂	Хл.	На детрите		Нити	
						N	B	N	B
N	Copepoda	—	—	0.49	—	—	—	—	—
B	Rotifera	—	—	—	-0.47	0.66	0.51	—	—
	Copepoda	—	0.55	0.49	—	—	—	—	—
	Cladocera	—	—	0.47	—	—	—	—	—
	Общая	—	—	0.51	—	—	—	—	—
От N (%)	Rotifera	0.55	-0.85	-0.80	-0.50	—	—	0.60	0.64
	Copepoda	—	0.61	—	—	—	—	—	—
	Cladocera	—	—	0.61	—	—	—	—	-0.57
От B (%)	Rotifera	—	—	—	-0.50	—	—	—	—

Примечание. * Гл. — глубина; Т — температура; O₂ — содержание кислорода; Хл. — концентрация хлорофилла *a*; N — численность; B — биомасса; «—» — отсутствие достоверной связи; при анализе использованы результаты изучения бактерио- и фитопланктона, полученные соответственно А.В. Романено и Е.С. Гусева.

Летом 2007 г. изменение показателей зоопланктона по вертикали водной толщи в большей степени определялось абиотическими факторами — температурой воды и содержанием в ней кислорода (табл. 2.6.12). При этом с глубиной достоверно снижалась только температура воды ($r = -0.87$, $p < 0.05$). Интересно отметить, что при увеличении биомассы всего бактериопланктона наблюдалось сокращение числа видов ветвистоусых ракообразных, а при увеличении биомассы микроколоний — общего видового разнообразия, хотя при этом наблюдалось повышение биомассы кладоцер и всего сообщества в целом. При увеличении количества клеток, развивающихся на детрите, повышалась биомасса коловраток и их доля в общей биомассе зоопланктона.

В целом, вертикальное распределение зоопланктона в 2005–2010 гг. было практически идентичным ситуации, наблюдаемой в июле – октябре 1976–1977 гг., т.е. наиболее плотные скопления формировались в эпилимнионе (Никогосян, 1985; Симонян, 1991).

Таблица 2.6.12. Корреляционные связи между показателями зоопланктона и некоторыми абиотическими и биотическими факторами среды по данным за июль 2007 г. ($n = 28$; $p < 0.05$)

Показатель		Т	O ₂	Гл.	Бактериопланктон					
					Одиночные	На детрите		Микро-колонии	В, мг/м ³	В, мгС/м ³
						Н	В			
Число видов	Rotifera	-0.57	—	0.58	—	—	—	—	—	—
	Copepoda	—	-0.72	—	—	—	—	—	—	—
	Cladocera	—	—	—	—	—	—	—	-0.50	-0.49
	Всего	-0.50	—	—	—	0.57	—	-0.51	—	—
N	Copepoda	—	—	—	-0.52	—	—	—	—	—
	Cladocera	—	—	—	—	—	—	0.48	—	—
В	Rotifera	—	—	—	—	0.52	—	—	—	—
	Cladocera	—	—	—	—	—	—	0.50	—	—
	Общая	—	—	—	—	—	—	0.48	—	—
% от N	Rotifera	-0.59	—	0.57	—	—	—	—	—	—
	Cladocera	0.49	—	-0.52	—	—	—	—	—	—
% от В	Rotifera	-0.59	—	0.54	—	0.61	0.54	—	—	—
HN		-0.53	—	—	—	—	—	—	—	—

Примечание. * Гл. — глубина; Т — температура; O₂ — содержание кислорода; N — численность; В — биомасса; «—» — отсутствие достоверной связи; при анализе использованы результаты изучения бактериопланктона, полученные Д.Б. Косолаповым.

Планктонные ракообразные истока р. Раздан*

Исследования планктонных веслоногих и ветвистоусых ракообразных истока р. Раздан были проведены в 2005–2006 гг. Пробы брали 1 раз в месяц сетью Джеди, диаметром 0.21 м с размером ячеек 0.064.

За время исследования в истоке реки обнаружено 14 видов ракообразных: 6 — Cladocera, 8 — Copepoda (табл. 2.6.13). Все отмеченные виды имеют широкое географическое распространение.

Таблица 2.6.13. Список видов и родов, обнаруженных в истоке р. Раздан

Copepoda		Cladocera
Cyclopoida	Calanoida	
<i>Cyclops strenuus</i> <i>Cyclops vicinus</i>	<i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars) <i>Acanthodaptomus denticornis</i>	<i>Bosmina longirostris</i> <i>Diaphanosoma brachyurum</i> <i>Daphnia longispina</i> <i>Daphnia hyalina</i> <i>Chydorus sphaericus</i> <i>Alona</i> sp.
<i>Macrocyclus albidus</i> <i>Eucyclops serrulatus</i> <i>Eucyclops macruioides</i> <i>Paracyclops fimbriatus</i> (Fischer)		

* Айрапетян А.О. (Институт гидроэкологии и ихтиологии НЦЗГЭ НАН РА, ул. Паруйра Севака, 7, 0014 г. Ереван, Армения).

Максимальное видовое разнообразие, численность и биомасса были зарегистрированы летом при максимальной температуре воды и снижении скорости течения до величин менее 0.2 м/с (табл. 2.6.14).

Таблица 2.6.14. Численность (N, тыс. экз./м³) и биомасса (B, г/м³) веслоногих и ветвистоусых рачков в 2005 и 2006 гг.

Месяц	2005				2006			
	Cladocera		Copepoda		Cladocera		Copepoda	
	N	B	N	B	N	B	N	B
VI	2.87	0.051	0.60	0.00083	18.32	6.198	13.45	0.787
VII	4.13	0.320	13.04	1.308	0.52	0.016	0.8	0.001
VIII	0.92	0.018	1.90	0.014	26.14	5.353	13.90	0.801
X	0.13	0.00007	0.28	0.0001	0.20	0.0003	0.47	0.001

В 2005 г. максимальные значения численности и биомассы зафиксированы в июле, в 2006 г. — в июне и августе (табл. 2.6.14). Межгодовые различия определялись, по всей видимости, температурой воды. Так, в 2005 г. пробы были взяты в первой декаде июня при температуре воды 11 °С, а в 2006 г. — в конце месяца при температуре 19 °С.

Кроме температуры воды и скорости течения, развитие речных планктонных сообществ определялось развитием макрофитов. В период их максимального развития в летний сезон преобладали ветвистоусые рачки, что типично для зарослевого зоопланктона водотоков (Крылов, 2005). Основную долю среди Copepoda в течение всего периода изучения составляли Calanoida (60–70%).

Численность и биомасса планктонных ракообразных различалась на рипали и медиали (табл. 2.6.15). Впрочем, в р. Раздан отличия были незначительными, т.к. по поперечному сечению наблюдались несущественные изменения скорости течения, а макрофиты были распространены по всему разрезу.

Таблица 2.6.15. Численность (N, тыс. экз./м³) и биомасса (B, г/м³) планктонных рачков на рипали (I) и медиали (II) истока р. Раздан (2006 г.)

Месяц	Cladocera				Copepoda			
	I		II		I		II	
	N	B	N	B	N	B	N	B
V	0.50	0.00015	1.02	0.011	0.70	0.00021	0.06	0.0000003
VI	4.60	0.023	18.32	6.198	13.90	0.078	13.45	0.787
VII	3.10	0.01	0.52	0.016	14.00	0.087	0.79	0.001
VIII	0.33	0.00016	26.14	5.353	2.89	0.003	13.91	0.801
IX	—	—	0.74	0.004	0.33	0.00007	2.32	0.017
X	2.25	0.00072	0.20	0.00033	—	—	0.47	0.001

Преобладающие виды ракообразных, обитающие в зоне макрофитов также были типичны для других участков рипали: *Macrocyclus albidus*, *Eucyclops serrulatus*, *Eucyclops macruioides*, *Paracyclops fimbriatus*, *Chydorus*

sphaericus и ювенильные копеподы. На стрежне реки по численности преобладали ветвистоусые рачки, а по числу видов — веслоногие. На рипали по численности и биомассе первенствовали веслоногие ракообразные за счет массового развития Calanoida. Из ветвистоусых летом доминировали были *Daphnia longispina* и *D. hyalina*, осенью — на медиали *Diaphanosoma brachyurum* (90%), а в рипали — *Chydorus sphaericus* (95%).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты исследований за период 2005–2009 гг., указывают, что по сравнению с 30–80 гг. XX-го столетия в зоопланктоне оз. Севан произошли значительные перестройки. Так, по данным за 2005–2009 гг. в озере обитает 39 видов (24 — Rotifera, 5 — Copepoda и 10 — Cladocera), в его притоках и вытекающем из озера водотоке обнаружено 43 вида беспозвоночных (25 видов Rotifera, 8 — Copepoda и 10 — Cladocera). В литоральной зоне водоема отмечено 38 видов зоопланктеров, в пелагиали — 31, причем часть видов была зарегистрирована только в прибрежье (11 видов), а часть — в пелагиали (3 вида).

Кроме этого по сравнению с данными предыдущих периодов изучения наблюдается увеличение численности и биомассы зоопланктона глубоководных участков Малого и Большого Севана. Основная причина повышения количества зоопланктона, по всей видимости, изменение степени влияния рыб. То есть, вследствие сокращения плотности сига в пелагиали (Герасимов и др., 2006; см. раздел 3.3) зоопланктон не выедается, преимущество получают крупные виды веслоногих и ветвистоусых рачков. В пользу этого предположения косвенно свидетельствует несколько фактов. Во-первых, в зоопланктоне по сравнению с предыдущими периодами изучения, сохраняется соотношение таксономических групп, увеличивается численность и биомасса Calanoida. Этого мы не могли бы наблюдать в случае повышения степени влияния органической и биогенной нагрузки, при которой должно сокращаться обилие веслоногих ракообразных и в первую очередь калянид, увеличиваться численность и биомасса ветвистоусых рачков и коловраток. Однако в зоопланктоне Большого Севана большего количества достигают коловратки, что может быть следствием более выраженной реакции мелководного, по сравнению с акваторией Малого Севана, участка озера на антропогенную нагрузку с водосбора. Во-вторых, на сохранение трофического статуса водоема указывают и данные, полученные при изучении фитопланктона (см. раздел 2.2.2).

В литоральной зоне Малого и Большого Севана в начале XXI-го века по сравнению с ситуацией в прошлом столетии, напротив, произошло сокращение численности и биомассы зоопланктона. Среди возможных причин можно выделить две основные. Во-первых, повышение уровня воды в озере способствует затоплению почв побережья, и на формирующихся здесь биотопах увеличивается разнообразие и обилие коловраток, в том числе индикаторов эвтрофных и α -мезосапробных вод. Во-вторых, в прибрежье возросла плотность рыб за счет караса (устные сообщения А.Р. Рубенян, Институт гидроэкологии и ихтиологии НАН Республики Армении и Ю.В. Герасимова, Институт биологии внутренних вод РАН), который способен оказывать существенное влияние на плотность и биомассу планктонных беспозвоночных. Ис-

ключение выявлено летом в литоральной зоне, находящейся под влиянием продуктов жизнедеятельности водоплавающих птиц, где обнаружены максимальные величины численности и биомассы зоопланктона за счет массового развития веслоногих ракообразных.

В результате произошедших изменений нарушена ранее выявленная закономерность горизонтального распределения зоопланктона. Если в прошлом веке большее количество зоопланктона наблюдалось в прибрежной зоне, то в 2005–2009 гг., напротив, в пелагиали водоема.

Причин появления и массового развития в осенние сезоны *Diaphanosoma brachyurum* мы назвать не можем. С одной стороны, это могут быть изменения органической и биогенной нагрузки. Наблюдается слабая тенденция изменения трофического статуса водоема, о чем свидетельствует увеличение коэффициента трофности и разнообразия Cladocera и Rotifera, но большая часть характеристик сообщества не указывает на эвтрофирование водоема. Среди возможных причин может быть изменение пресса со стороны рыб, при котором *D. brachyurum* выживает лучше, чем представители р. *Daphnia*, поскольку способна противостоять засасыванию, имитирующему фильтрационное питание рыб, а также благодаря небольшим размерам и прозрачности тела, способности к длительному парению и быстрым скачкам (Коровчинский, 2004). Но, как мы указывали ранее, на современном этапе количество рыбного населения озера сокращается. Таким образом, ответ на данный вопрос требует дальнейших исследований, в том числе особенностей сезонного развития зоопланктона, анализа изменений температурного режима водоема и его трофического статуса.

Каких либо существенных изменений закономерностей вертикального распределения зоопланктона по сравнению с 1970-ми гг. прошлого века не обнаружено — в большинстве случаев максимальное количество организмов характерно для слоя эпилимниона, где массового развития достигают ракообразные. Как правило, по мере увеличения глубины, снижения температуры и кислорода в воде, повышается численность и доля в общей численности коловраток.

В дальнейших исследованиях зоопланктона оз. Севан и его бассейна особое внимание необходимо уделить нескольким аспектам: 1) изучению закономерностей развития сообществ пелагиали и литоральной зоны в течение вегетационного периода; 2) мониторингу формирования и трансформации беспозвоночных на биотопах, возникающих на затопленных почвах в результате повышения уровня воды озера; 3) выявлению наиболее неблагоприятных зон акватории водоема, появляющихся в результате рассеянного и точечного загрязнения; 4) более четкому выявлению зависимости развития зоопланктона разных зон озера от видового состава и плотности рыб; 5) изучению состояния зоопланктона притоков, экологическое состояние которых может оказывать влияние на отдельные участки акватории водоема; 6) исследованиям особенностей структурной организации сообществ планктонных животных, развивающихся в условиях влияния продуктов жизнедеятельности водоплавающих птиц.

2.7. МЕЙЗООБЕНТОС ОЗЕРА СЕВАН*

До 80-х годов XX-го века исследования мейзообентоса ограничивались изучением отдельных таксонов и носили чисто описательный характер (Тер-Погосян, 1930; Фридман, 1950 и др.). Мейобентические животные — существенный компонент питания молоди рыб, в частности эндемиков оз. Севан: ишхана, храмули и усача, а также таких ценных для рыб кормовых организмов, как бокоплав и пиявка (Тихий, 1938; Стройкина, 1957; Мешкова, 1957; Пивазян, 1979; Пивазян, Смолей, 1984).

Учитывая необходимость определения роли и места отдельных популяций и целых экологических групп животных при изучении продуктивности экосистемы оз. Севан, с 1986 г. было начато детальное изучение мейзообентоса водоема. Начало исследований совпало с периодом, когда отмечалась относительная стабилизация уровня и продуктивности бентосного сообщества Севана.

Отбор проб мейзообентоса проводился стратометром «С-1» с диаметром трубки 3.3 см с тех же глубин (2, 4, 7, 10, 20, 25, 30 и 60 м) пяти полуразрезов (весенняя съемка — с 22 полуразрезов) озера, где брались пробы макрозообентоса (рис. 2.7.1).

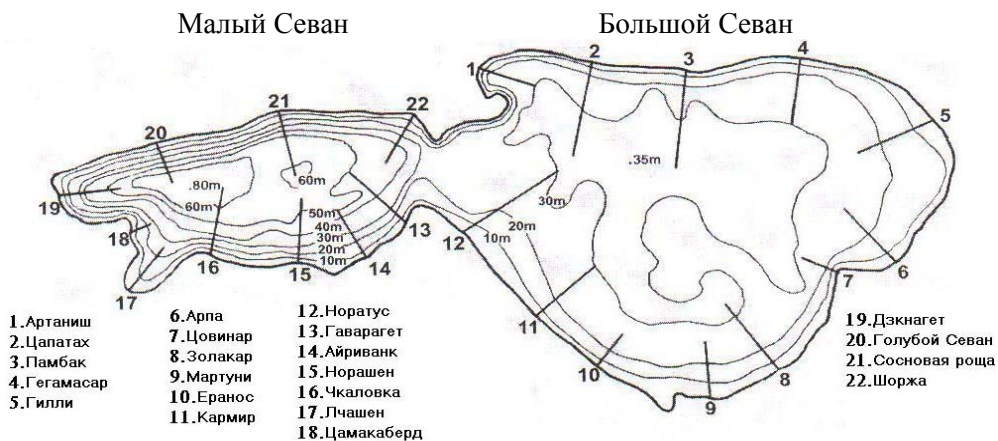


Рис. 2.7.1. Расположение стандартных полуразрезов оз. Севан, где проводится сбор проб зообентоса.

Мейзообентос условно делился на три основные составляющие: постоянный компонент, временный компонент и диапаузирующие стадии планктонных животных (табл. 2.7.1).

В ходе наших исследований было обнаружено 97 видов беспозвоночных животных, входящих в состав мейобентоса оз. Севан. При этом 10 видов нематод, 1 вид тихоходок и 3 вида кладоцер до начала детальных исследований не были отмечены для фауны оз. Севан (табл. 2.7.2).

* Акопян С.А.

Институт гидроэкологии и ихтиологии НЦЗГЭ НАН РА, ул. Паруйра Севака, 7, 0014 г. Ереван, Армения, esu@sci.am, susannahakob@rambler.ru

Таблица 2.7.1. Составляющие мейобентосного сообщества оз. Севан

Постоянный компонент	губки (1), гидры (2), плоские черви (3), нематоды (23), тихоходки (1), гарпактициды (2), остракоды (9) кладоцеры (5)
Временный компонент	молодь олигохет (26) и хирономид (18) , пиявки (1), поденки (1)
Диапаузирующие стадии планктонных животных	кладоцеры (1), диаптомиды (1), циклопиды (3)

Таблица 2.7.2. Список постоянных компонентов и диапаузирующих зоопланктонных форм мейозообентоса оз. Севан в допусковой период (I) и в 1986–1996 гг. (II)

Таксон	I	II
Cnidaria		
<i>Hydra oligactis</i> (Pallas 1766)	+	+
<i>H. circumcincta</i> Schultze, 1917	+	
Turbellaria		
<i>Macrostomum viride</i> Van Beneden, 1870	+	
<i>Stenostomum leucops</i> (Diigts 1828).	+	
<i>Otomesostoma auditivum</i> (Du Plessis, 1874)	+	+
Nematoda		
<i>Tripyla glomerans</i> Bastian, 1865	+	+
<i>Tobrilus glacilis</i> (Bastian, 1865) Andarassy, 1959		+
<i>Tobrilus helveticus</i> (Hoffmanner, 1914) Andarassy, 1959	+	+
<i>Brevitobrilus stefanskii</i> (Micoletzky, 1925)		+
<i>Semitobrilus pellucidus</i> (Bastian, 1865) Tsalolikhin, 1981		+
<i>Ironus tenuicaudatus</i> De Man, 1876	+	+
<i>Dorylaimus stagnalis</i> Dujardin, 1845	+	+
<i>Eudorylaimus carteri</i> (Bastian, 1865) Andarassy, 1959		+
<i>Mononchus</i> sp.	+	+
<i>Daptonema dubium</i> (Biitschli, 1873) Lorenzen, 1977	+	+
<i>Monhystera paludicola</i> de Man, 1881	+	+
<i>Eumonhystera filiformis</i> (Bastian, 1865) Andrassy, 1981		+
<i>Hofmaenneria brachystoma</i> (Hofmanner, 1914)		+
<i>Ethmolaimus pratensis</i> De Man, 1880.	+	+
<i>Chromadorita leucarti</i> (De Man, 1876) Filipjev, 1930	+	+
<i>Punctodora ratzeburgensis</i> (Linstow, 1876) Filipjev, 1930	+	+
<i>Chromadorina bioculata</i> (Schultze In Carus, 1857)		+
<i>Aphanolaimus aquaticus</i> Daday, 1897	+	+
<i>Paraplectonema pedunculatum</i> (Hofmanner, 1913) Filipjev, 1929	+	+
<i>Plectus cirratus</i> Bastian, 1865		+
<i>Diplogaster rivalis</i> (Leydig, 1854)		+
<i>Mononchoides</i> sp.		+
<i>Hirchmanniella gracilis</i> (De Man, 1880) Luc & Goodey, 1963		+
Tardigrada		
<i>Pseudobiotus megalonyx</i> (Thulin, 1928)		+
Ostracoda		
<i>Cyclocypris ovum</i> (Jurine, 1820)	+	
<i>Cypria lacustris</i> G.O. Sars, 1890	+	

Таблица 2.7.2. (продолжение)

Таксон	I	II
<i>Candona candida</i> O.F. Müller, 1776	+	
<i>Candona neglecta</i> G.O. Sars, 1887	+	+
<i>Candona caucasica</i> Bronshtein, 1928	+	+
<i>Candona dorsobiconcava</i> Bronshtein, 1947	+	
<i>Cytherissa lacustris</i> G.O. Sars, 1863	+	+
<i>Cyprideis littoralis</i> (Brady 1868)	+	
<i>Limnocythere inopinata</i> (Baird, 1843)	+	
Cladocera		
<i>Macrothrix hirsuticornis</i> Norman et Brady, 1867	+	+
<i>Ilyocryptus sordidus</i> (Liévin, 1848)		+
<i>Monospilus dispar</i> Sars, 1862	+	+
<i>Leydigia acanthocercoides</i> (Fisher, 1854)	+	+
<i>Alona quadrangularis</i> (O.F. Müller 1785)		+
Cyclopoida		
<i>Cyclops strenuus</i> (Fischer, 1851)	+	+
<i>C. vicinus</i> Uljanin, 1875.		+
<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer, 1851)		+
Haracticoida		
<i>Nitocrella hibernica</i> (Brady, 1880)	+	+
<i>Canthocamptus staphylinus</i> (Jurine, 1820)	+	+

Самая многочисленная группа мейофауны озера — нематоды, численность которых на отдельных участках водоема достигает 1 млн. экз./м². Для нематод характерно уменьшение видового разнообразия от 15 видов на глубине 2 м до 2 на 60 м. Процесс эвтрофирования водоема привел к тому, что доминирующие в 1930-е гг. оксифильные хроматориды сменились менее требовательными к качеству воды монхистеридами.

Единственный вид тихоходки — *Pseudobiotus megalonyx* — отмечен лишь в Малом Севане.

Остракоды оз. Севан делятся на две экологические группы: виды, связанные с прибрежной частью дна (*Cyclocypris ovum*, *Cypria lacustris*, *Candona candida*, *Cytherissa lacustris*, *Cyprideis littoralis*, *Limnocythere inopinata*) и виды, предпочитающие профундаль (*Candona neglecta*, *C. caucasica*, *C. dorsobiconcava*) (Фридман, 1950). Роль остракод в зообентосе Севана в 80–90-е гг. XX-го века стала значительно меньше, чем роль их створок в донных отложениях. Если количество живых рачков в литоральной зоне в начале и в конце вегетационного периода варьировала в пределах от нескольких особей до 20–30 тыс. экз./м², то количество пустых створок могло достигать в тех же пробах до сотен тысяч экземпляров (Акопян, 1996).

Кладоцеры, приспособленные к жизни в придонном слое воды, встречаются в оз. Севан до глубины 30 м. Однако фауна ветвистоусых рачков мейобентоса литорали Большого Севана по сравнению с Малым отличается большим

разнообразием. В Большом Севане отмечено 5 видов (*Macrothrix hirsuticornis*, *Ilyocryptus sordidus*, *Monospilus dispar*, *Leydigia acanthocercoides*, *Alona quadrangularis*), а в Малом только 1 вид — *Macrothrix hirsuticornis*. Возможная причина такого распределения, по-видимому, особенности литоральной зоны Большого Севана, которая характеризуется более пологими склонами. Этот фактор играет основную роль при дифференциации механического состава частиц, отлагаемых на донной поверхности. Кроме этого, большинство притоков озера Севан сконцентрировано в Большом Севане, куда выносятся свыше 80% аллохтонной взвеси (Глущенко, 1988).

Изменения в экосистеме оз. Севан, последовавшие после снижения уровня озера с 1995 г. вплоть до 2001 г. (в январе 2002 г. зафиксирован самый низкий уровень озера — 1896.32 м), а затем его резкое повышение почти на 3 м в течение 7 лет (в декабре 2009 г. — 1899.24 м) не могли не сказаться на состоянии всего донного населения, в том числе, мейзообентоса. Так, исследования зоопланктона, проведенные в 2005–2009 гг. выявили новые виды кладоцер, ранее не обнаруженных в озере (Крылов и др., 2007). В числе прочих были обнаружены 3 вида кладоцер сем. Chydoridae, являющихся планктобентосными формами: *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller), *Pleuroxus aduncus* (Jurine) и *Graptoleberis testudinaria* (Fischer).

Веслоногие ракообразные в мейобентосных пробах представлены всеми тремя подотрядами: диаптомидами, являющимися типичными обитателями толщи воды и в летние месяцы опускающиеся в придонные слои; циклоподами, встречающимися в пелагиали в активной форме, а на поверхности грунта в диапаузирующей стадии; гарпактицидами — типично бентосные животные. Веслоногие ракообразные составляют основу биомассы мейобентоса оз. Севан.

Олигохеты и хирономиды — временный компонент мейобентоса, и в его составе большинство видов присутствует лишь на ранних стадиях своего развития. В наших пробах часто встречались наидиды, молодь тубифицид и личинки хирономид I-го и II-го возраста.

Распределение мейзообентоса в оз. Севан во многом зависит от качества грунтов, глубины обитания, температурного и кислородного режима придонных слоев воды (табл. 2.7.3). В целом по озеру максимальная численность мейзообентоса отмечена на окисленных илах, минимальная — на восстановленных. Максимальная биомасса зарегистрирована на восстановленных илах, где при малой численности преобладают крупные зоопланктонные формы, минимальная — на песках разной степени заиления. С увеличением глубины возрастает роль диапаузирующих планктонных форм (более 60% биомассы мейзообентоса), доминирующих в профундали.

Большинство животных мейобентоса имеют два пика численности: в начале и в конце вегетационного периода. Как правило, пики совпадают со сроками размножения. Динамику численности определяют нематоды, как наиболее многочисленная группа, а биомассы — относительно крупные копеподиты циклопов. Последние имеют один максимум биомассы в летние месяцы, когда в массе опускаются на дно впащие в диапаузу крупные копеподиты циклопид. Летняя диапауза характерна для *Cyclops vicinus*, появившимся в озере после

пуска канала Арпа – Севан (Симонян, 1991). Диапауза *C. strenuus* v. *sevani* не ограничена во времени, чем и объясняется круглогодичное присутствие копе-подитов циклопов этого вида в мейобентосе оз. Севан.

Таблица 2.7.3. Среднегодовая численность (N, тыс. экз./м²) и биомасса (B, г/м²) мейзообентоса оз. Севан на разных грунтах и глубинах (1986–1993 гг.)

Зона дна	Глубина, М	Грунт	Сумма градусодней (в год)	N	B
Литораль	7–10	Песок разной степени заиленности, аллохтонные наносы	3200–3700	78–233	0.7–1.2
Сублитораль	10–25	Окисленный ил	3000–3500	93–292	0.5–1.3
Профундаль	≤ 30	Восстановленный ил	1300–2300 (М. Севан); 2100–2500 (Б. Севан)	56–153	1.3–3.1

За весь период исследования отмечено относительное постоянство величин биомассы и продукции «мирного» мейобентоса при одновременном сокращении видового разнообразия сообщества за счет уменьшения доли постоянного компонента. Так, с 1986 по 1993 г. биомасса «мирного» мейобентоса варьировала в пределах 736–852 кал./м², а продукция — в пределах 1183–1788 кал./м².

В тот же период (1986–1993 гг.) наблюдалось неуклонное снижение биомассы, продукции и сокращение видового разнообразия хищного компонента мейобентоса оз. Севан. Так, если в 1986 г. биомасса хищного компонента мейобентоса составляла 14 кал./м², а продукция — 100 кал./м², то в 1993 г. эти величины были соответственно 4 кал./м² и 26 кал./м². Снижение количественных и качественных показателей хищного мейобентоса более чем в три раза, очевидно, результат колебаний уровня воды озера и связанного с ним изменением трофности водоема.

Соотношение среднегодовой биомассы мейзообентоса к среднегодовой биомассе макрозообентоса составляло в среднем 1:9. Очевидно, что мейзообентос не только частично обеспечивает необходимую для молоди рыб и хищного макробентоса продукцию, минерализует от 6 до 9 ккал/м² органического вещества, но и является очень чувствительным индикатором экологического состояния оз. Севан.

К сожалению, в настоящее время (2005–2009 гг.) исследования мейобентоса не проводились и трудно говорить о его состоянии на сегодняшний день. Однако можно предположить, что повышение уровня озера отразилось на состоянии всего донного сообщества и мейобентоса в том числе.

Чтобы иметь представление о действительном состоянии экосистемы важнейшего для всего кавказского региона пресноводного водоема — оз. Севан, необходимы полные и детальные исследования всего зообентосного сообщества.

2.8. ДОННЫЕ МАКРОБЕСПОЗВОНОЧНЫЕ ОЗЕРА СЕВАН

2.8.1 МАКРОЗООБЕНТОС ОЗЕРА СЕВАН*

В прошлом оз. Севан по праву считалось одним из самых изученных водоемов на территории бывшего СССР. Однако с 90-х гг. прошлого столетия в силу ряда причин интенсивность активных исследований гидробиологических ресурсов озера, в том числе и бентоса, существенно снизилась.

Озеро Севан является самым высокогорным из крупных пресноводных озер на территории стран СНГ. Озеро включено в список водно-болотных угодий международного значения Конвенции о водно-болотных угодьях, имеющих международное значение. Озеро играет важную роль в регулировании режима поверхностных и подземных вод, смягчает климат региона и является перспективным источником питьевого водоснабжения. Ресурсами озера пользовались и продолжает пользоваться местное население.

Еще в XIX-м веке огромные запасы высококачественной воды, высокое расположение оз. Севан и, как следствие, наличие потенциала для развития энергетики и орошаемого земледелия в Араратской долине привлекли внимание ученых и инженеров. Как аргумент для обоснования плана по снижению уровня оз. Севан использовалась особенность его водного баланса, когда испарение в 20 раз превышало поверхностный сток. Задачу уменьшения испарения попытались решить за счет сокращения площади зеркала в 6 раз, для чего уровень водоема предстояло опустить на 50 м. Уже в 1933 г. сток воды по р. Раздан был несколько увеличен, а с 1938 г. воды Севана потекли по искусственному каналу. До 1933 г. поверхность озера была на высоте 1916.20 м над уровнем моря (м), максимальная глубина составляла 99 м, площадь — 1416 км², а объем 58.5 км³ (Ляйти, 1932).

В 1949 г. сток воды был увеличен в 15 раз по сравнению с естественным, что позволило решить проблему орошения Араратской долины и развития промышленности Армении, путем сооружения на р. Раздан каскада из 6 гидроэлектростанций.

Однако уже в 1960-е годы, когда уровень озера был понижен на 15–16 м, стало ясно, что последствия такого мероприятия оказались настолько отрицательными, что следует говорить о грубом экологическом (и экономическом) просчете.

Наиболее радикальной мерой улучшения экологического состояния озера, как было обосновано комплексными исследованиями Севанской гидробиологической станции АН Армянской ССР (ныне ИГЭИ НАН РА), является подъем уровня воды как минимум на 6–8 м. Это мера дала бы возможность существенно ограничить влияние одного из основных факторов эвтрофирования озе-

*1 Акопян С.А., 2 Джендереджян К.Г.

¹ Институт гидроэкологии и ихтиологии НЦЗГЭ НАН РА, ул. Паруйра Севака, 7, 0014 г. Ереван, Армения, susannahakob@rambler.ru; ²Министерство Охраны Природы Республики Армения, karen_jender@yahoo.com

ра — циркуляцию придонных вод. Увеличение объема воды озера позволит повысить термостабильность озера и уменьшить роль притоков в загрязнении.

С целью сокращения пропусков воды из оз. Севан в различных регионах республики был построен целый ряд водохранилищ, электростанций, насосных станций. В марте 1981 г. был введен в эксплуатацию строящийся в течение 18 лет тоннель длиной в 48.3 км, по которому в оз. Севан поступает ежегодно до 250 млн. м³ год⁻¹ воды из бассейна р. Арпа.

К сожалению, после почти двадцатилетнего периода относительной стабилизации уровня оз. Севан, в 1991–1995 гг. пропуски воды снова были увеличены с целью выработки электричества в связи с разразившимся в стране жесточайшим энергетическим кризисом в первые годы обретения независимости.

После расконсервации атомной станции в 1995 г., в соответствии с решением правительства и согласно официальным данным, попуски на энергетические нужды постепенно были прекращены. Однако, лишь в 1997 г. наблюдалось незначительное повышение уровня (+ 5 см), а далее вплоть до 2001 г. уровень озера продолжал падать (январю 2002 г. соответствует самый низкий уровень озера — 1896.32 м) (табл. 2.8.1.1). К этому времени площадь поверхности сократилась на 13%, а объем на 44% по сравнению с 1933 г. (Jenderedjian et al., 2006).

Таблица 2.8.1.1. Динамика уровня воды оз. Севан за 1991–2009 г.

Год	Уровень в начале года, м	Уровень в конце года, м	Изменения уровня воды за год, см
1991	1898.02	1897.95	-7
1992	1897.95	1897.83	-12
1993	1897.83	1897.33	-50
1994	1897.33	1896.81	-52
1995	1896.81	1896.75	-6
1996	1896.75	1896.69	-6
1997	1896.69	1896.74	+5
1998	1896.74	1896.62	-12
1999	1896.62	1896.51	-11
2000	1896.51	1896.46	-5
2001	1896.46	1896.32	-14
2002	1896.32	1896.76	+44
2003	1896.76	1897.24	+48
2004	1897.24	1897.65	+41
2005	1897.65	1898.07	+42
2006	1898.07	1898.24	+17
2007	1898.24	1898.79	+55
2008	1898.79	1898.86	+7
2009	1898.86	1899.24	+38

С целью повышения уровня воды оз. Севан, по крайней мере, на 6 м к 2030 г., в 2001 г. был принят закон РА «Об утверждении годовых и комплексных мероприятий по сохранению, восстановлению, воспроизводству и исполь-

зованию экосистемы озера Севан». В результате осуществленных мероприятий и благоприятным метеорологическим условиям уровень озера стал ежегодно повышаться. Однако темпы были очень высокими. Так, по данным на декабрь 2007 г. уровень воды оз. Севан составлял 1898.79 м, что более 0.5 м выше показателей предыдущего года за тот же период (1898.24 м). Большая часть затопляемых берегов, где в середине прошлого века были посажены деревья и организованы рекреационные зоны, не были подготовлены и стали источником серьезного загрязнения озера. Исходя из этого, Комиссия по вопросам Севана запланировала план ежегодного повышения уровня озера только на 20.1 см. К 2031 г. уровень воды в Севане должен повыситься до 1903.5 м н.у.м.

Сегодня уровень оз. Севан продолжает подниматься и, в настоящее время (март 2010 г.), он составляет 1899.53 м над уровнем моря, что на 55 см выше, чем показатель в это время прошлого года.

Характерной особенностью оз. Севан доспускового периода было обильное развитие макрофитов, которые благодаря высокой прозрачности воды опускались до глубин 15–19 м. Понижение уровня воды привело к большим изменениям в составе и распределении грунтов озера. Вся площадь каменистого дна и галечника, занимавшие значительную часть прибрежного дна, оказались выше современного уровня. Почти исчезло и плотное песчаное дно.

Вследствие понижения уровня озера почти полностью исчезла прибрежная полупогруженная растительность, резко сузилась площадь харовых и моховых лугов. До 1990 г. основу биомассы макрофитов составляли рдесты. Существенные изменения в распределении макрофитов были зарегистрированы в 1984–2004 гг. Зоны роста макрофитов был ограничен до глубины 8–10 м, реже до 12 м. Непрерывные заросли харовых водорослей и мха исчезли, и частично заменены нитевидными водорослями.

Изменения основных биотопов бентоса не могли не отразиться на количественных показателях бентосного сообщества. В количественном и качественном развитии зообентоса оз. Севан представляется возможным выделить 6 периодов: малопродуктивный (1928–1948 гг., средняя за год суммарная сырая биомасса донных животных равна 3–4 г/м²), высокопродуктивный (1955–1971 гг., 7–15 г/м²), высокопродуктивный (1976–1979 гг., 30–37 г/м²), период снижения продуктивности (1980–1985 гг., 16–23 г/м²) и относительной стабилизации продуктивности (1986–1991 гг., 10–14 г/м²). В последующие годы (1992–2002 гг.) суммарная биомасса зообентоса находилась, согласно экспертным оценкам, в пределах 10–20 г/м² (табл. 2.8.1.2). В настоящее время (с 2004 по 2009 гг.) биомасса зообентоса несколько снизилась и колеблется в пределах 8–14 г/м². На всем протяжении наблюдений по биомассе доминировали олигохеты, за исключением 1961–1979 гг., когда доминирующая роль перешла к личинкам хирономид. До начала 1970-х гг. важную роль в биомассе зообентоса играли бокоплавы и пиявки, а в 1961–1984 гг. — моллюски (Акопян, 1987; Островский, 1985). Доля других систематических групп животных (в табл. 2.8.1.2 не включены клопы, личинки стрекоз) во все годы наблюдений оставалась незначительной.

Таблица. 2.8.1.2. Средние значения биомассы (в числителе, г/м²) и доля основных таксономических групп макрозообентоса (в знаменателе, %) оз. Севан в разные периоды

Группа	1948	1971	1976– 1980	1981– 1985	1986– 1991	2004– 2009
Олигохеты	1.98/47.9	3.19/23.4	10.55/34.1	10.46/59.4	8.16/72.1	7.67 / 77.8
Хирономиды	0.66/16	7.20/52.7	18.45/59.7	4.62/26.2	2.82/24.9	2.13/ 21.6
Моллюски	0.26/6.3	1.92/14.1	1.38/4.5	1.00/5.7	0.26	0.04
Бокоплавы	0.69/16.7	0.78/5.7	0.24/	0.07	0.05	0.01
Прочие	0.54/13.1	0.57	0.29	1.47/8.3	0.02	0.008
Общая	4.13	13.66	30.91	17.62	11.31	9.86

О характере и распределении грунтов в оз. Севан в допусковой период известно по работам Л.В. Арнольди (1929), С.Я. Лятти (1932 б), Г.Д. Афанасьева (1933), Г.М. Фридман (1950). В озере преобладали два главных типа строения прибрежной части дна: крутой берег с россыпью крупного и мелкого камня и отлогий песчаный берег. С глубины 4–5 м распределялись песчаные отложения с некоторым количеством ила и растительного детрита. С 6–7 м песчаное дно покрывалось илом и характеризовалось мощным развитием мха и хары. С 15–16 по 18–19 м простиралось плотное песчаное дно. С 18–19 до 32–33 м в Большом Севане и до 35–37 м в Малом Севане дно было покрыто грубым илом, состоящем в основном из остатков макрофитов. Глубже включения ила становились меньше, преобладающее значение приобретали створки остракод. Среди отложений ила на глубинах от 40 м и глубже были характерны отдельные участки дна, покрытые кристаллическими конкрециями углекислого магния и кальция. Эти конкреции могли быть настолько плотными, что впервые их исследовавший Е.С. Марков (1911) принял их за камни.

Понижение уровня воды привело к большим изменениям в составе и распределении грунтов озера. Вся площадь каменистого дна и галечника, занимавшие значительную часть прибрежного дна, оказались выше современного уровня. Почти исчезло и плотное песчаное дно.

В конце XX-го века в большинстве районов на глубинах до 2–4 м отмечались песчаные грунты. На крутом северо-восточном берегу пески опускались до глубин 7–10 м, а в устьях рек они были покрыты наносными илами различной мощности. По мере удаления от берега пески заилялись и на глубинах 7–13 м в Малом Севане и 13–16 м в Большом Севане они переходили в окисленные илы серо-желтого цвета. С увеличением глубины окисленность илов уменьшалась, цвет их темнел. На глубинах 27–33 м в Малом Севане и 25–26 м в Большом Севане они переходили в восстановленные илы аспидно-черного цвета. В период весенней и летней циркуляции поверхность ила обычно покрыта желтым окисленным слоем, а во время осенней стагнации — тонким белым слоем осажденного углекислого кальция. Кристаллические грунты в настоящее время обнаружены на глубинах от 26 до 43 м и, по нашим оценкам, занимают до 3–5% площади, занятой черными илами.

В целом для озера с возрастанием глубины характерно уменьшение размеров составляющих илы частиц и увеличение содержания в них органического углерода от 1.1% в песках до 3.2% в черных илах (Резников, 1984).

Исследования 2005–2009 гг. показали небольшие изменения в распределении грунтов по глубинам. Так, результаты изучения в 2005–2006 гг. выявили, что на глубине 7 м модельного полуразреза Малого Севана и полуразреза Бабаджан Большого Севана уже наблюдались бурые илы. Вероятно, это произошло из-за особенностей морфологии дна и гидрологического режима на данных участках озера, а также разложения растительности, оставшейся под водой после поднятия уровня озера. Этот процесс, вероятно, не затронул прочие исследованные участки озера, поскольку серьезных трансформаций грунтов здесь не отмечено и изменение качества грунтов в зависимости от глубины в целом было сходно. В литоральных пробах отмечены макрофиты: роголистник и мох. Харовых водорослей в зоне литорали нами не было обнаружено.

Следует отметить, что в бухтах озера грунт более заилен и зона заиленных грунтов начинается с меньших глубин.

В 2005–2009 гг. в рамках тематических исследований Института гидроэкологии и ихтиологии и Российско-Армянской экспедиции был произведен отбор бентосных проб с 6 полуразрезов озера — Чкаловка (Модельный) (№ 16), Голубой Севан (Гюней) (№ 20), Малого Севана и Норатус (Сари-Кая) (№ 12), Цапатах (Бабаджан) (№ 2), Артаниш (№ 1) и Цовинар (№ 7) Большого Севана с глубин 2, 4, 7, 10, 15, 20, 25, 30, 40, 60 м (рис. 2.7.1). Пробы отбирали дночерпателем Петерсена (площадь захвата 0.025 м²) с каждой станции по 2 подъема. В целом за 5 лет было собрано, обработано и проанализировано 220 проб.

За все годы исследований в составе макробентоса оз. Севан было обнаружено 86 видов из 10 систематических групп разного ранга: малощетинковые черви — 26, пиявки — 8, брюхоногие моллюски — 10, двустворчатые моллюски — 7, бокоплавы — 2, стрекозы — 1, поденки — 2, ручейники — 7, клопы — 4, хирономиды — 19.

В период (2005–2006 гг.) было обнаружено 25 видов из 6 систематических групп разного ранга: малощетинковые черви — 4, двустворчатые моллюски — 2, бокоплавы — 1, поденки — 1, ручейники — 2, хирономиды — 15:

Oligochaeta

1. *Potamothrix alatus paravanicus* Poddubnaya et Pataridze
2. *Limnodrilus hoffmeisteri* (Claparede)
3. *Tubifex tubifex* (Müller)
4. *Uncinais uncinata* (Oersted)

Amphipoda

5. *Gammarus lacustris* Sars

Ephemeroptera

6. *Caenis horaria* (Linneus)

Chironomidae

7. *Cladotanytarsus atridorsum* Kieffer
8. *Orthocladius* sp.
9. *Orthocladius oblidens* (Walker)

10. *Polypedilum bicrenatum* Kieffer
11. *Procladius* ex.gr. *choreus* (Meigen)
12. *Cladotanytarsus atridorsum* Kieffer
13. *Tanytarsus sevanicus* Tshernovskij
14. *Chironomus markosjani* Shilova
15. *Psectrocladius barbimanus* Edwards
16. *Psectrocladius sordidellus* (Zetterstedt)
17. *Chironomus plumosus* (Linneus)
18. *Cryptochironomus psittacinus* (Meigen)
19. *Cryptochironomus rostratus* Kieffer
20. *Cryptochironomus redekei* (Kruseman)
21. *Cryptotendipes* sp.

Trichoptera

22. *Psychomyia shelkovnikovi* Mart.
23. *Ecnomus tenellus* (Rambur)

Mollusca

24. *Euglesa casertana* (Poli)
25. *E. subtruncata* (Malm)

В 2007–2009 гг. список видов хирономид дополнился до 26 (см. раздел 2.8.2). Таким образом, видовое разнообразие макрозообентоса по сравнению с 1948–1985 гг. сократилось в 2.9 раза.

В связи с большим количеством собранного материала, определение видового состава бентосных животных, в частности, хирономид и олигохет, продолжается и, возможно, список дополнится новыми видами.

В прошлом, в зообентосе оз. Севан в каждой таксономической группе доминировали лишь немногие виды, составляющие > 80% от общей биомассы группы. *Potamothenis paravanicus alatus* (Oligochaeta); *Glossiphonia complanata* и *Herpobdella octoculata* (Hirudinea); *Lymnaea stagnalis* и *B. piscinalis* (Gastropoda), *Gammarus lacustris* (Amphipoda); *Agripnia crassicornia* (Trichoptera) и *Chironomus plumosus* и *Procladius* sp. (Chironomidae).

В период 2005–2009 гг. *Glossiphonia complanata* и *Herpobdella octoculata* (Hirudinea); *Lymnaea stagnalis* и *B. piscinalis* (Gastropoda) и *Agripnia crassicornia* (Trichoptera) не обнаружены.

Анализ проб в 2005–2009 гг. показал, что видовое разнообразие бентического сообщества претерпело небольшие положительные изменения, по сравнению с периодом минимального уровня воды в озере в 1992–2002 гг. однако, в целом, продолжает сокращаться. Так, если в 1980 г. основными таксономическими группами, входящими в состав зообентоса литорали озера, были олигохеты, пиявки, двусторчатые моллюски, гаммариды, ручейники, поденки, хирономиды, а в 1991 г. поденки и ручейники практически не встречались, то в пробах 2005 г. в незначительных количествах был обнаружен ручейник *Psychomyia shelkovnikovi*, предпочитающий прибрежные каменистые грунты, обросшие водорослями из родов *Nostoc* и *Cladophora*. В 2009 г. в литорали Малого Севана, также в незначительном количестве, был отмечен вид *Ecnomus tenellus*. В прошлом биомасса ручейников составляла 0.02–

0.03 г/м² (Фридман, 1950), которая затем стала неуклонно снижаться и в 1990-х гг. практически стала равняться нулю. Кроме этого, в 2005–2007 гг., по сравнению с 90-ми годами прошлого века, увеличилась численность личинок поденок *Ceanis horaria*.

Следовательно, в условиях подъема уровня воды озера на некоторых прибрежных участках начался процесс восстановления бентофауны. Однако следует отметить, что начиная с 1991 г. в целом бентофауна находится в подавленном состоянии.

Доминирующей группой зообентоса озера продолжают оставаться олигохеты, доля которых в общей биомассе увеличилась и в период 2004–2009 гг. в Малом Севане составляла 90–99%, в Большом — 68–80%, а в целом на акватории озера и 74–82%. В составе олигохет по биомассе доминировала *Potamothrix alatus paravanicus*, биомасса которой на отдельных станциях достигала 14–25 г/м². В среднем, за последнее пятилетие, доля олигохет по озеру в целом увеличилась с 72.1 до 77.8%, что подтверждает предположение об ухудшении состояния бентофауны оз. Севан. Это подтверждает еще и тем фактом, что даже в литоральных пробах чувствуется запах сероводорода.

Хирономиды — субдоминирующая группа. Их доля в общей биомассе зообентоса с 80-х гг. прошлого века к настоящему времени сократилась с 26.2 до 21.6%. На больших глубинах в составе макрозообентоса хирономиды исключительно были представлены эндемичным для Севана видом *Chironomus markosjani*. Этот же вид в 2006 г. в больших количествах (от 67 до 248 экз.) был обнаружен в желудках сига, выловленных в Большом Севане.

Несмотря на то, что в дночерпательных сборах последних лет бокопавы (*Gammarus lacustris*) отсутствовали, при исследовании устьев притоков озера в районе уреза воды на каменистых грунтах, обросших водорослями, они были отмечены в больших количествах.

В наших пробах макрозообентоса не были отмечены также широко распространенные в 30–60-х гг. прошлого столетия пиявки и брюхоногие моллюски, биомасса которых в среднем по озеру достигала 0.5 г/м². Однако сегодня нельзя с полной уверенностью утверждать о полном исчезновении этих групп беспозвоночных, но данный факт свидетельствует о значительном сокращении их численности и площадей местообитаний.

В зоне литорали, в связи с поступлением большого количества биогенных веществ и взвеси, многие составляющие зообентоса лишились необходимого субстрата. Наиболее серьезные изменения биомассы зообентоса, как одной из составляющих кормовой базы рыб, произошли в основном за счет ухудшения условий обитания бентосного сообщества в Малом Севане. Так, за годы наших исследований (2004–2009 гг.) двустворчатые моллюски были обнаружены в Малом Севане только в 2004–2005 гг. на глубинах 10–25 м (в июле и октябре в количестве 20–160 экз./м²).

Изменения в донном сообществе Большого Севана оказались не столь кардинальными (табл. 2.8.1.2). Так, на глубинах 20–25 м в районе Цовинар и Сари-Каян, благодаря более лучшим условиям обитания, численность *Euglesa casertana* в октябре 2009 г. составила 460 экз./м², что более чем в 2 раза пре-

вышает величины, зарегистрированные в 2007–2008 гг. В целом биомасса зообентоса в октябре 2009 г. в районе Цовинар составила достаточно высокую величину — 26.3 г/м².

Количественные показатели личинок поденок в литорали Большого Севана также превосходили таковые в Малом Севане. В частности, численность личинок поденок на глубине 2–4 м в районе Сари-Кая (Большой Севан) достигала 500 экз./м². Противоположная картина сложилась в литорали Малого Севана, где доля личинок хирономид и поденок в 2009 г. резко уменьшилась по сравнению с данными 2006 г. (табл. 2.8.1.3).

Таблица 2.8.1.3. Средняя биомасса зообентоса оз. Севан за 2008–2009 гг. (г/м²)

Таксономические группы	М. Севан		Б. Севан		Средняя по озеру		%	
	2008	2009	2008	2009	2008	2009	2008	2009
Олигохеты	4.49	5.77	8.52	9.90	7.46	8.81	81.89	74.0
Хирономиды	0.29	0.09	2.13	4.12	1.65	3.06	18.11	25.7
Моллюски	0	0	0.005	0.04	0.004	0.03	0.44	0.3
Поденки	0.001	0	0.001	0.01	0.001	0.007	0.11	0.1
Всего	4.78	5.84	10.66	14.07	9.11	11.91	100	100

Из-за особенностей морфометрии дна и гидрологического режима биомасса зообентоса в Большом Севане была больше, чем в Малом (в 2006 г. — в 2 раза, в 2008 г. — в 2.2, в 2009 — в 2.8). По всей видимости, это способствовало и большей плотности рыб в период нагула в Большом Севане.

Как указывалось ранее, среднегодовая биомасса зообентоса озера в целом за 2004–2009 гг. составила 9.86 г/м², что несколько ниже величин, отмеченных в период 1992–2006 гг. (Джендереджян, 2002; Акопян и др., 2007). Вероятно, уменьшение биомассы зообентоса является результатом не только заиления грунтов на некоторых участках литорали озера, но и прямой связи между количественными показателями зообентоса и первичной продукцией. Величина первичной продукции фитопланктона в донупусковой период оценивалась в 3.2 и 4.6 мДж м⁻² год⁻¹ в 1958 и 1959 гг. соответственно (Гамбарян, 1968; Paparogov, 1990). В течение 1976–1978 гг. были зафиксированы максимальные значения фитопланктона (25–30 мДж м⁻² год⁻¹), которые в 1979–1991 гг. снизились до 8–16 мДж м⁻² год⁻¹. В период роста продуктивности и ее максимума, основу зообентоса составляли личинки хирономид, на долю которых приходилось 53–60% от общей биомассы. Основу биомассы хирономид составляли *Chironomus plumosus*, *Ch. markosjani* и *Procladius* sp. (Островский, 1985). В период 1981–1985 гг. биомасса макрозообентоса по сравнению с предыдущим периодом уменьшилась почти в 2 раза, ее основу составляли олигохеты (59.4%), доля хирономид снизилась до 25%. В 1986–1991 гг. средняя биомасса уменьшилась более чем в 1.5 раза, а доля олигохет возросла до 72%.

В оз. Севан соответствие биомассы зообентоса с величиной первичной продукции зависит от продолжительности жизни доминирующих видов. Было доказано, что биомасса олигохет и хирономид положительно коррелирует с первичной продукцией озера с задержкой 7–9 лет и 2 года соответственно

(Островский, 1984; Джендереджян, 1989, 1996; Jenderedjian, 1994). Для наибольшего соответствия биомассы олигохет и величины первичной продукции водоема в литорали требуется 2–3 года (продолжительность жизни доминирующего *P. a. paravanicus* 1.5 года), в сублиторали — 2–4 года (продолжительность жизни *P. a. paravanicus* 2 года), в профундали — 7–10 лет (продолжительность жизни *P. a. paravanicus* от 7 до 20 и более лет) (Джендереджян, 1989; Jenderedjian, 1994 *a*). В целом по озеру биомасса олигохет приходит в наибольшее соответствие с величиной первичной продукции водоема в течение 7–9 лет, что связано с тем, что во все годы наблюдений подавляющая часть биомассы олигохет была сосредоточена в профундальной зоне. Продолжающаяся тенденция повышения доли олигохет в настоящее время, вероятно, также связано с увеличением величинами первичной продукции фитопланктона в 1995 г., рассчитанной по энергетическим показателям зоопланктонного сообщества (Jenderedjian, 1996).

Заключение

За последние годы, в связи с поступлением большого количества биогенных веществ и взвеси, и, как следствие, изменением условий местообитаний, зообентос оз. Севан находится в несколько подавленном состоянии. В 2005–2009 гг. зообентос Малого Севана, как по количественным, так и по качественным показателям уступал сообществам Большого Севана. Большая биомасса макрозообентоса в акватории Большого Севана, возможно, способствует увеличению здесь плотности рыб в период нагула.

2.8.2. Хирономиды (DIPTERA, CHIRONOMIDAE) ОЗЕРА СЕВАН*

Хирономиды — повсеместно распространенное наиболее богатое видами семейство водных животных. На их долю приходится 25% видов всех известных в Европе пресноводных насекомых (Limnafauna Europaea, 1978). Известно большое практическое значение этих насекомых как основного корма многих бентосоядных рыб и птиц. Имаго хирономид в период отложения кладок становятся кормовым объектом для многих планктоноядных рыб.

В настоящее время общепризнанно, что в пресноводных экосистемах личинки и куколки хирономид являются одной из самых распространенных таксономических групп, как по видовому разнообразию, так и по их количественному развитию. Благодаря массовому развитию (до нескольких сотен тысяч особей на 1 м²) личинки хирономид играют большое значение в экосистеме водоемов. Особенно велика их роль в процессах самоочищения водных объектов, так как сильно загрязненные и эвтрофные водоемы обычно заселяются видами, питающимися органическими взвешями и детритом. Кроме того, изучение личинок хирономид, обитающих в самых разных экологических условиях, дает богатый материал для выяснения некоторых вопросов эволюции этих насекомых. В настоящее время общепризнано, что наиболее полные сведения о фауне хирономид любого водоема или водотока можно получить при изучении всех трех стадий их развития (Шилова, 1976).

Озеро Севан — крупнейший из высокогорных водоемов Кавказа расположен на высоте 1916 м над уровнем моря. Мониторинговые исследования экосистемы озера, в том числе и донных сообществ, были начаты в 19-м веке и имеют большое теоретическое и практическое значение. Впервые, еще в довоенные годы, изучением фауны хирономид оз. Севан начал заниматься А.А. Черновский (1949), который выявил около 20 видов и форм хирономид, из которых 3 вида были автором описаны как новые для науки — *Tanytarsus sevanicus*, *Cryptochironomus armeniacus* и *C. fridmanae*. При описании распределения донной фауны оз. Севан в 1937–1939 гг. был приведен так же список хирономидофауны озера, включающий 17 видов и форм (Фридман, 1950). Причем, определение личинок и куколок хирономид было сделано А.А. Черновским. В 1947–1948 гг. И.В. Шаронов (1951) изучил биологию, распределение по глубинам и биотопам, возрастную и размерную структуру 18 видов и форм хирономид. В дальнейшем, фауна хирономид оз. Севан была изучена в течение вегетационного периода 1976 г. по материалам сбора С.Г. Николаева личинок, куколок и имаго. По этим сборам А.И. Шиловой и Н.И. Зеленцовым (1988) выявлено 40 видов хирономид, из которых 37 были определены до вида по взрослым комарам и 3 — по личинкам и куколкам. Анализ видового списка ранее опубликованных работ и изучения взрослых комаров позволил авторам сделать вывод, что фауна хирономид оз. Севан к 1976 г. насчитывала 44 таксо-

* Щербина Г.Х.

Учреждение Российской академии наук Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, 152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, gregory@ibiv.yaroslavl.ru

на. Осенью 2006–2007 гг. фауна хирономид оз. Севан была изучена при одновременном сборе водных стадий их развития (личинок и куколок) и взрослых комаров (имаго). В результате проведенного исследования было выявлено 26 видов хирономид, 9 из которых оказались впервые зарегистрированы для фауны хирономид водоема (Щербина, Зеленцов, *в печати*).

Цель работы — дать аннотированный список фауны хирономид оз. Севан, обнаруженных различными исследователями в период с 1939 по 2007 гг. и составленный с учетом современной систематики хирономид.

В основу настоящей работы положены опубликованные материалы по фауне хирономид оз. Севан по водным стадиям их развития (Фридман, 1948; Шаронов, 1951) и по взрослым насекомым (Шилова, Зеленцов, 1988). Кроме того, был собран макрозообентос в первой декаде октября 2006–2007 гг. в рамках совместной Российско-Армянской комплексной биологической экспедиции. В 2006 г. отбор проб макрозообентоса осуществляли дночерпателем ДАК-100 (площадь захвата грунта 1/100 м²) и Петерсена (1/40 м²) на глубинах от 2 до 30 м. В 2007 г. пробы собирали дночерпателем Петерсена. На каждой станции проводили 2 подъема. Грунт промывали через сито с размером ячеек ~ 200 мкм. Хирономид из грунта выбирали живыми и фиксировали в 8%-ом формалине. Камеральную обработку гидробиологического материала проводили по общепринятой методике (Панкратова, 1970; Методика ..., 1975; Шилова, 1976). Собрано и обработано 33 пробы макрозообентоса. Кроме того, в аннотированный список хирономидофауны озера мы включили те виды, которые были обнаружены в желудках сигов, пойманных в озере Т.Г. Рубенян летом 2005–2006 гг. Имаго хирономид собирали энтомологическим сачком. В 2006 г. во время облова небольших роев или «кошением» трав и кустарников на берегу озера, недалеко от истока р. Раздан. В 2007 г. во время сбора гидробиологического материала на экспедиционном судне «Гидролог», привлечением на свет. Собрано 305 самцов (♂♂) и 113 самок (♀♀) взрослых комаров. Фиксировали имаго и обрабатывали материал по общепринятой методике (Шилова, 1976). Для определения имаго комаров изготовлено ~ 70 постоянных препаратов в жидкости Фора-Берлезе. При определении материала по имаго использовали определитель хирономид Голарктики (Wiederholm, 1989) и отдельные оттиски. Личинок и куколок хирономид определяли по определителям (Черновский, 1949; Панкратова, 1970, 1977, 1983; Шилова, 1976; Wiederholm, 1983, 1986). Виды, впервые обнаруженные в составе фауны хирономид оз. Севан в 2005–2007 гг., обозначены в списке видов символом «*».

Список видов хирономид

Подсем. *Tanypodinae*

1. *Macropelopia nebulosa* (Meigen, 1804). Несколько личинок и 5 куколок собраны в ручье у озера в марте 1976 г., там же 11.09.1976 г. — 8 ♂♂; Лчашенская бухта, 20.09.1976 г. — 1 ♂ (Шилова, Зеленцов, 1988).
2. **Procladius* (Subg. *Holotanypus*) *choreus* (Meigen, 1804). Экспедиционное судно, 8.X.2007 г. — 2 ♂♂. Максимальная численность личинок III и IV-го

возрастов (900 экз./м²) отмечена осенью 2006 г. в Большом Севане на глубине 15 м в зарослях хвоща (Щербина, Зеленцов, *в печати*).

3. **P. (H.) culiciformis* (Linnaeus, 1767). Малый Севан, Лчашенская бухта, 04.10.2006 г. — 1 ♂ и 2 ♀♀; экспедиционное судно, 8.X.2007 г. — 9 ♂♂ и 65 ♀♀. Максимальная численность личинок III и IV-го возрастов (500–560 экз./м²) отмечена осенью 2007 г. на черных илах озера на глубине 15–25 м. По-видимому, ранее указан в оз. Севан как *Procladius zernyi* Goetgh. (Шаронов, 1951) и по данным автора был наиболее многочислен (400–450 экз./м²) на глубине от 20 до 40 м (Щербина, Зеленцов, *в печати*). 3 куколки обнаружены в желудке сига.
4. *Thienemannimyia vitellina* (Kieffer, 1916). На берегу ручья у озера, 11.09.1976 г. — 1 ♂ (Шилова, Зеленцов, 1988).

Подсем. Diamesinae

5. *Diamesa pseudostylata* Tshernovskij, 1949. 9 личинок и 2 куколки собраны в ручье у озера в марте 1976 г. (Шилова, Зеленцов, 1988).

Подсем. Prodiamesinae

6. *Prodiamesa olivacea* (Meigen, 1818). Многочисленные ♂♂ собраны 11.09.1976 г. на берегу ручья близ оз. Севан (Шилова, Зеленцов, 1988).

Подсем. Orthocladiinae

7. *Acricotopus lucens* (Zetterstedt, 1850). Многочисленные самцы собраны 21.04.1976 г. на рыбзаводе № 5 близ оз. Севан (Шилова, Зеленцов, 1988).
8. *Brillia modesta* (Meigen, 1830). Малый Севан, Лчашенская бухта, 11.09.1976 г. — 1 ♂ (Шилова, Зеленцов, 1988).
9. *Chaetocladius perennis* (Meigen, 1830). Малый Севан, Лчашенская бухта, 11.09.1976 г. — 1 ♂ (Шилова, Зеленцов, 1988).
10. *Corynoneura* sp. Характерен для литорали озера (Фридман, 1950; Шаронов, 1951).
11. *Cricotopus* (Subg. *Cricotopus*) *bicinctus* (Meigen, 1818). Малый Севан, Лчашенская бухта, 11.09.1976 г. — 2 ♂♂ (Шилова, Зеленцов, 1988).
12. *Cricotopus* (Subg. *Isocladius*) *intersectus* (Staeger, 1839). Многочисленные самцы собраны в Малом Севане, Лчашенская бухта в период с 18 сентября по 2 октября 1976 г. (Шилова, Зеленцов, 1988); там же, 04.10.2006 г. — 1 ♂ и 3 ♀♀ (Щербина, Зеленцов, *в печати*).
13. *C. (I.) ornatus* (Meigen, 1818). Малый Севан, Лчашенская бухта — 4 куколки и 3 личинки собраны 02.10.1976 г. в обрастаниях на камнях (Шилова, Зеленцов, 1988). Немногочисленные личинки (20–40 экз./м²) обнаружены осенью 2007 г. в литорали озера (Щербина, Зеленцов, *в печати*).
14. *Cricotopus* (*I.*) *sylvestris* (Fabricius, 1794). Многочисленные самцы собраны в Артанишской и Лчашенской бухтах в период с конца августа по начало октября 1976 г. (Шилова, Зеленцов, 1988). Малый Севан, Лчашенская бухта, 04.10.2006 г. — 1 ♂ и 4 ♀♀. Немногочисленные личинки (20–40 экз./м²) обнаружены осенью 2007 г. в литорали озера (Щербина, Зеленцов, *в печати*). Характерен для литорали озера и единично встречается в сублиторали (Фридман, 1950; Шаронов, 1951).

15. *C. (I.) trifasciatus* (Panzer, 1813). Малый Севан, центральная часть озера, 01.09.1976 г. — 7 ♂♂ (Шилова, Зеленцов, 1988).
16. *Eukiefferiella calvescens* (Edwards, 1929). Ручей на берегу оз. Севан, 11.09.1976 г. — 1 ♂ (Шилова, Зеленцов, 1988).
17. *Heleniella ornaticollis* (Edwards, 1929). Ручей на берегу оз. Севан, 11.09.1976 г. — 3 ♂♂ (Шилова, Зеленцов, 1988).
18. *Limnophyes minimus* (Meigen, 1818). Малый Севан, Лчашенская бухта, с 11 по 18 сентября 1976 г. — 3 ♂♂, указан как *Limnophyes exiguus* (Шилова, Зеленцов, 1988); там же, 04.10.2006 г. — 1 ♂; экспедиционное судно, 8.X.2007 г. — 1 ♂ (Щербина, Зеленцов, *в печати*).
19. *Metriocnemus hygroptericus* Kieffer, 1912. Малый Севан, Лчашенская бухта, 02.10.1976 г. — 1 ♂ (Шилова, Зеленцов, 1988).
20. *M. tristellus* Edwards, 1929. Многочисленные самцы собраны в Малом Севане, Лчашенской бухте, 11.09.1976 г. (Шилова, Зеленцов, 1988).
21. *Nanocladius* (синоним *Microcricotopus*) *bicolor* (Zetterstedt, 1838). Малый Севан, Лчашенская бухта, 18.09.1976 г. — 1 ♂ (Шилова, Зеленцов, 1988). Ранее известен в оз. Севан как *Eukiefferiella bicolor* (Zett.) (Фридман, 1950; Шаронов, 1951).
22. *Orthocladius* sp. Малый Севан, Лчашенская бухта, 11.09.1976 г. — 1 ♂ (Шилова, Зеленцов, 1988).
23. *Orthocladius* (Subgen. *Eudactylocladius*) *olivaceus* (Kieffer, 1911). Характерен для литорали озера (Фридман, 1950; Шаронов, 1951).
24. **O.* (Subgen. *Orthocladius*) *oblidens* (Walker, 1856). Многочисленные куколки (до 91 экз.) и личинки (до 19 экз.) обнаружены в желудках сигов, пойманных летом 2005–2006 гг.
25. *Paraphaenocladius impensus* (Walker, 1856). Малый Севан, Лчашенская бухта, 11.09.1976 г. — 4 ♂♂ (Шилова, Зеленцов, 1988).
26. *Psectrocladius* (Subgen. *Psectrocladius*) *barbimanus* (Edwards, 1929). Многочисленные личинки III и IV-го возрастов (максимальная плотность 760 экз./м²) обнаружены осенью 2007 г. в литорали озера на глубине 2–4 м (Щербина, Зеленцов, *в печати*). По данным предыдущих исследователей немногочисленные личинки встречаются в сублиторали и профундали озера (Фридман, 1950; Шаронов, 1951).
27. **P. (P.) ventricosus* Kieffer, 1925. Экспедиционное судно, 8.X.2007 г. — 56 ♂♂ и 4 ♀♀ (Щербина, Зеленцов, *в печати*).
28. **Psectrocladius (P.) sordidellus* (Zetterstedt, 1838). Немногочисленные куколки и личинки обнаружены в желудках сигов.
29. *Smittia* sp. Малый Севан, Лчашенская бухта, канал 112.09.1976 г. — 1 ♂ (Шилова, Зеленцов, 1988).
30. *S. foliacea* (Kieffer, 1921). Малый Севан, Лчашенская бухта, 02.09.1976 г. — 3 ♂♂ (Шилова, Зеленцов, 1988); там же, 06.10.2006 г. — 3 ♂♂ и 1 ♀ (Щербина, Зеленцов, *в печати*).

Подсем. Chironominae

Триба Chironomini

31. *Chironomus* (Subgen. *Camptochironomus*) *tentans* Fabricius, 1805. Многочисленные самцы собраны в Артанишской бухте 30.08.1976 г. (Шилова, Зеленцов, 1988). Ранее для оз. Севан указан как *Tendipes plumosus* L. (Фридман, 1950; Шаронов, 1951).
32. *Chironomus s. str. dorsalis* (Meigen, 1818). Собраны в ручье на берегу озера в конце марта–начале апреля 1976 г. — 4 экзувия куколки ♀♀, 4 куколки ♀♀ и 10 личинок (Шилова, Зеленцов, 1988).
33. *Chironomus markosjani* (Shilova, 1983). Многочисленные самцы собраны с конца августа по 1 октября 1976 г. в Малом Севане, Лчашенской бухте (Шилова, Зеленцов, 1988); там же, 06.10.2006 г. — 1 ♀. Куколки и многочисленные личинки IV-го возраста (численностью 560–1820 экз./м², биомассой 6.2–12.8 г/м²) отмечены осенью 2006–2007 гг. в сублиторали озера на глубине 20–25 м. По данным предыдущих исследователей (Фридман, 1950; Шаронов, 1951) личинки данного вида указаны как *Tendipes thumi* Kieffer и наиболее многочисленны на глубине от 20 до 50 м.
34. *Ch. piger* Strenzke, 1959. Бетонированный бассейн в саду на берегу оз. Севан, 05.07.1976 г. — 2 ♂♂ (Шилова, Зеленцов, 1988).
35. *Ch. plumosus* (Linnaeus, 1758). Многочисленные самцы собраны с конца августа по 20 сентября 1976 г. в Малом Севане, Лчашенской бухте (Шилова, Зеленцов, 1988); там же, 09.10.2006 г. — 3 ♂♂ и 3 ♀♀. Наибольшая численность (1050 экз./м²) и биомасса (30 г/м²) личинок IV-го возраста отмечена осенью 2006 г. в Большом Севане на заиленном песке разреза Цовинар на глубине 7 м (Щербина, Зеленцов, в печати). Ранее личинки данного вида указаны как *Camptochironomus tentans* (Fabr.) и наиболее многочисленны были в сублиторали озера на глубине 20–29 м (Фридман, 1950; Шаронов, 1951).
36. *Cladopelma armeniacus* Tshernovskij, 1949. 5 куколок (2 куколки ♂♂ и 3 ♀♀) и многочисленные личинки обнаружены на глубине от 4 до 25 м. Наибольшая численность (260 экз./м²) зарегистрирована осенью 2007 г. на песчаной литорали на глубине 4 м (Щербина, Зеленцов, в печати). В конце 30-х и 40-х годов прошлого столетия являлся одним из самых многочисленных в озере видов. Наибольшая численность и встречаемость личинок *Cryptochironomus armeniacus* Tshern. была отмечена в сублиторали озера на глубине 20–37 м (Фридман, 1950; Шаронов, 1951).
37. *C. edwardsi* Kruseman, 1933. Малый Севан, Лчашенская бухта, 18.09.1976 г. — 2 ♂♂ и 4 личинки (Шилова, Зеленцов, 1988); там же 06.10.2006 г. — 1 ♂ (Щербина, Зеленцов, в печати). По мнению А.И. Шиловой и Н.И. Зеленцова (1988) ранее указан для озера как *Cryptochironomus armeniacus* Tshern. Подтвердить или опровергнуть данное предположение можно только после воспитания преимагинальных стадий (личинок и куколок) до имаго.

38. *C. fridmanae* Tshernovskij, 1949. Немногочисленные личинки обнаружены на тех же биотопах, что и *C. armeniacus* (Фридман, 1950; Шаронов, 1951; Щербина, Зеленцов, в печати).
39. **Cryptochironomus albofasciatus* (Staeger, 1839). Экспедиционное судно, 8.X.2007 г. — 2 ♂♂ и 1 ♀ (Щербина, Зеленцов, в печати).
40. **C. psittacinus* (Meigen, 1830). Немногочисленные куколки и личинки обнаружены в желудках сигов.
41. *C. redekei* (Kruseman, 1933). Многочисленные самцы собраны с конца августа по середину сентября 1976 г. в Малом Севане, Лчашенской бухте и центральной части озера (Шилова, Зеленцов, 1988). Немногочисленные личинки и куколки обнаружены осенью 2006–2007 гг. в литорали озера на глубине от 2 до 10 м (Щербина, Зеленцов, в печати). 19 куколок обнаружены в желудках сигов. По данным предыдущих исследователей (Фридман, 1950; Шаронов, 1951) немногочисленные личинки встречаются во всех зонах оз. Севан, но предпочитают нижнюю литораль и сублитораль водоема. Такое широкое распространение личинок по всему водоему связано, по-видимому, с тем, что они являются активными хищниками (собственные наблюдения) и наибольшая их численность отмечена в местах скопления молоди хирономид и олигохет, которыми они питаются. Более мелкие представители данного рода, по типу питания — эврифаги.
42. *C. rostratus* Kieffer, 1921. Артанишская и Лчашенская бухты, 30.08 и 20.09.1976 г. — 3 ♂♂ (Шилова, Зеленцов, 1988). Немногочисленные личинки и предкуколки отмечены осенью 2007 г. только в литорали озера (Щербина, Зеленцов, в печати). 275 куколок и 12 личинок обнаружены в желудке сига, пойманного в июне 2006 г.
43. *Cryptotendipes* sp. Массовый вылет отмечен в Малом Севане, Лчашенской бухте 18.08.1976 г., там же, 30.08.1976 г. — 2 ♂♂ и 4 личинки (Шилова, Зеленцов, 1988); 1 куколка обнаружена летом 2005 г. в желудке сига.
44. *Glyptotendipes barbipes* Staeger, 1839. Небольшие озерки близ оз. Севан, массовый вылет с конца марта до начала апреля (Шилова, Зеленцов, 1988).
45. **Harnischia burganadzeae* (Tshernovskij, 1949). Немногочисленные личинки и предкуколки обнаружены осенью 2007 г. только в литорали озера (Щербина, Зеленцов, в печати).
46. **Polypedilum* s. str. *acutum* Kieffer, 1915. Экспедиционное судно, 8.X.2007 г. — 31 ♂♂. Немногочисленные личинки и куколки отмечены осенью 2007 г. только в литорали озера (Щербина, Зеленцов, в печати).
47. *P. apfelbecki* (Strobl, 1900). Ручей близ оз. Севан, массовый вылет 11.09.1976 г. (Шилова, Зеленцов, 1988); экспедиционное судно, 8.10.2007 г. — 31 ♂♂ и 11 ♀♀ (Щербина, Зеленцов, в печати).
48. **Polypedilum* (Subgen. *Tripodura*) *bicrenatum* Kieffer, 1921. Немногочисленные личинки III–IV-го возрастов обнаружены осенью 2006–2007 гг. в литорали озера (Щербина, Зеленцов, в печати).
49. *P. (T.) scalaenum* (Schrank, 1803). Немногочисленные личинки IV-го возраста и куколки обнаружены осенью 2006–2007 гг. в литорали озера. Ранее известен для оз. Севан как *Polypedilum scalaenum* var. *quadriguttatus* Kieffer

(Шаронов, 1951) и был характерен для литоральной зоны, хотя отдельные личинки обнаружены автором в сублиторали и профундали водоема.

50. **Stictochironomus sticticus* (Fabricius, 1781). Многочисленные личинки II–IV-го возрастов обнаружены осенью 2007 г. на глубине от 2 до 7 м. Один из самых массовых среди хирономид вид, численность которого на отдельных станциях достигала 1280 экз./м² (Щербина, Зеленцов, *в печати*). В работе В.Я. Панкратовой (1983) известен как *S. histrio* и является обитателем песчаной литорали эвтрофных озер.
51. *Xenochironomus xenolabis* Kieffer, 1916. Единичные личинки и куколки обнаружены на глубине от 4 до 21.5 м (Фридман, 1950; Шаронов, 1951). По образу жизни связан с губкой *Tphidatia*, тканью которых он питается (Панкратова, 1983), поэтому вертикальное распределение *X. xenolabis* зависит от распределения в озере губки.

Триба Tanytarsini

52. *Cladotanytarsus atridorsum* Kieffer, 1924. Артанишская и Лчашенская бухты и центральная часть озера, 30–31.08.1976 г. — 6 ♂♂; 18.09.1976 г. — 6 ♂♂ (Шилова, Зеленцов, 1988). Многочисленные личинки и куколки обнаружены осенью 2006–2007 гг. в прибрежной зоне озера. Самый массовый среди хирономид вид. На различных станциях литорали его численность осенью 2007 г. колебалась от 560 до 2040 экз./м² (Щербина, Зеленцов, *в печати*). Ранее известен в оз. Севан как *Tanytarsus mancus* Walk. и в середине прошлого века был характерным обитателем литорали и сублиторали озера (Фридман, 1950; Шаронов, 1951).
53. *Lauterbornia coracina* Kieffer, 1911. В ручье близ оз. Севан, марта 1976 г. — 7 ♂♂, 2 куколки и 4 личинки (Шилова, Зеленцов, 1988).
54. *Paratanytarsus inopertus* (Walker, 1856). Малый Севан, Лчашенская бухта, 09.10.2006 г. — 156 ♂♂ и 17 ♀♀ (Щербина, Зеленцов, *в печати*). Ранее известен в оз. Севан как *Tanytarsus inopertus* Walk. и в середине прошлого века был характерным обитателем литорали озера (Фридман, 1950; Шаронов, 1951).
55. *P. natvigi* (Goetghebuer, 1933). Массовый вылет отмечен в Артанишской и Лчашенской бухтах с конца августа по середину сентября; Малый Севан, центральная часть озера, 02.10.1976 г. — 5 ♂♂ (Шилова, Зеленцов, 1988).
56. **Tanytarsus gracilentus* (Holmgren, 1883). Экспедиционное судно, 8.X.2007 г. — 6 ♂♂ и 2 ♀♀ (Щербина, Зеленцов, *в печати*).
57. *T. sevanicus* Tshernovskij, 1949. Массовый вылет отмечен в Артанишской бухте и центральной части озера в конце августа-начале сентября 1976 г. (Шилова, Зеленцов, 1988). Немногочисленные куколки и личинки IV-го возраста обнаружены в озере осенью 2007 г. на глубине от 2 м до 25 м (Щербина, Зеленцов, *в печати*). В конце 40-х гг. прошлого века наибольшего развития этот вид достигал на глубине 20–40 м и был малочислен в литорали озера (Фридман, 1950; Шаронов, 1951).

Таким образом, в результате проведенного анализа фауны хирономид оз. Севан за период с 1938 по 2007 гг. установлено, что в водоеме обнаружено 57 таксонов, из которых 53 определены до вида и только 4 — до рода. Причем,

три таксона не удалось идентифицировать до вида по взрослым комарам (Шилова, Зеленцов, 1988), что позволяет сделать предположение о том, что это новые для науки виды. Двенадцать видов (*Procladius choreus*, *P. culiciformis*, *Orthocladius oblidens*, *Psectrocladius ventricosus*, *P. sordidellus*, *Cryptochironomus albofasciatus*, *C. psittacinus*, *Harnischia burganadzeae*, *Polypedilum acutum*, *P. bicrenatum*, *Stictochironomus sticticus* и *Tanytarsus gracilentus*) впервые зарегистрированы в водоеме в период с 2005 по 2007 гг. Подавляющее большинство видов обитают в литорали озера (Фридман, 1950; Шаронов, 1951; Щербина, Зеленцов, в печати). Такие виды как *Procladius choreus*, *P. culiciformis*, *Chironomus markosjani* и *Tanytarsus sevanicus* наиболее многочисленны в сублиторали и профундали водоема, где на их долю приходится ~ 95% численности и 99% биомассы хирономид. В литорали основу численности (70%) и биомассы (65%) осенью 2006–2007 гг. составили два вида – *Stictochironomus sticticus* и *Cladotanytarsus atridorsum*. Причем, по мере увеличения глубины β -мезосапробные виды хирономид (*Cladotanytarsus atridorsum*, *Polypedilum bicrenatum*, *P. scalaenum*, *Tanytarsus gracilentus*) доминирующие в оз. Севан на глубине 2–4 м сменяются на α -мезосапробные (*Tanytarsus sevanicus* и виды родов *Procladius* и *Chironomus*) преобладающие в сублиторали и профундали водоема.

Ранее считалось, что в оз. Севан обитает один вид из рода *Procladius* (Фридман, 1950; Шаронов, 1951). Впервые сомнения по этому поводу были опубликованы в работе А.И. Шиловой и Н.И. Зеленцова (1988), которые предположили, что в озере обитают два вида, различающиеся не только по морфологическим признакам имаго, но и размерами взрослых комаров. Собранные нами осенью 2006–2007 гг. взрослые комары данного рода были идентифицированы как *Procladius choreus* (личинки которого относятся к *P. gr. choreus*) и *P. culiciformis* (личинки которого относятся к *P. gr. ferrugineus*) (Панкратова, 1977). Как показали сборы зообентоса в сублиторали оз. Севан в районе разреза Шоржа, на глубине 25 м были обнаружены предкуколки и личинки III-го возраста обоих видов, численностью: *P. choreus* — 260 экз./м², *P. culiciformis* — 560 экз./м². Это позволило подтвердить ранее высказанное предположение, что в оз. Севан на сходных биотопах обитают оба вида, которые различаются не только морфологически, но и по типу питания. Как показали наши исследования в оз. Виштынецком личинки *P. gr. choreus* являются активными хищниками. Например, у самого их крупного представителя — *P. simplicistilus* Freis в кишечниках личинок IV-го возраста было обнаружено от 8 до 22 головных капсул личинок из родов *Stictochironomus*, *Corynocera* и *Tanytarsus* (Щербина, 1989). Личинки *P. gr. ferrugineus* по типу питания — эврифаги и основу их пищи составляли: бактериодетрит, растительные остатки и мелкие организмы мейзозообентоса. Все это делает возможным обитание обеих видов на сходных биотопах и глубинах.

Следует отметить, что из 53 видов хирономид зарегистрированных до настоящего времени в оз. Севан, 22 вида были в 2003–2004 гг. отмечены в высокогорных озерах Монголии (Щербина, Аюшсүрэн, 2007; Щербина, Зеленцов, 2008), что свидетельствует о высоком видовом сходстве фауны хирономид высокогорных водоемов, хотя они расположены на значительном расстоянии

друг от друга. Следует так же отметить, что все три вида, описанные А.А. Черновским (Черновский, 1949; Панкратова, 1983) в оз. Севан как новые для науки (*Tanytarsus sevanicus*, *Cladopelma armeniacus* и *C. fridmanae*), в настоящее время относятся к сомнительным видам (Nomina Dubia) потому что до сих пор не описаны имаго данных видов (Ashe, Cranston, 1990). Хотя по личинкам и куколкам два последних вида известны в составе фауны хирономид бассейна Верхней Волги (Шилова, Зеленцов, 2003) и озер Монголии (Щербина, Аюшсурэн, 2007). Относительно высокая доля новых для хирономидофауны оз. Севан видов (~ 23%), зарегистрированных в период с 2005 по 2007 гг., свидетельствует о слабой изученности фауны хирономид озера по трем стадиям их развития.

2.8. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ДЛИННОПАЛОГО РАКА В ОЗЕРЕ СЕВАН И ДИНАМИКА ЕГО ПРОМЫСЛОВЫХ ЗАПАСОВ*

Крупнейший высокогорный водоем Армении — оз. Севан, всегда характеризовалось своим уникальным составом эндемичных видов флоры и фауны. Однако в конце 1970-х гг. в лимносистеме появились интродуцированные гидробионты, в частности, карась и длиннопалый рак — *Pontastacus leptodactylus* Esch., которые в течение относительно короткого промежутка времени бурно развились и стали промысловыми объектами водоема (Hovhanisyan, Ghukasyan, 1996).

Интенсивный рост численности в начале 1990-х гг. и анализ биологических показателей речного рака подтверждали его хорошую адаптивную способность в новых экологических условиях, образование нового звена в трофической и, особенно, в детритной цепи экосистемы озера, активно участвующей в круговороте веществ и энергии.

В процессе адаптации речной рак был подвергнут воздействию различных антропогенных факторов, вследствие которых существенно изменилось состояние его популяции. В связи с этим в различные годы нами были исследованы особенности биологических и популяционных параметров речного рака, в частности, пространственное распределение, размерно-возрастная и половая структура популяции, продолжительность линьки, а так же воспроизводительная способность его популяции.

На основе анализа биологических и популяционных параметров были определены его промысловые запасы в озере.

Исследования биологических и популяционных параметров рака оз. Севан были проведены в 1996, 2004–2009 гг. в различных участках водоема: в Б. Севане в районах Мартуни, Варденик, Еранос, Даранак, Карчахпюр, Артаниш, Артцванист; в М. Севане в районах Норашен, Цовагюх, Драхтик, Цамакаберд, Шоржа, Цовазард, Норадуз, Чкаловка, Айриванк.

Пробы были собраны с помощью раколов и ставных сетей. Предварительная обработка материала проводилась методами, принятыми в аквакультуре (Нефедов, 1974). Полученные данные были подвергнуты компьютерной обработке (SCATTER).

Приняв во внимание обилие корма и практически одинаковое количество выловленных животных раколовками в различных исследуемых районах, распределение рака в озере было принято как равномерное.

Промысловые запасы рака были рассчитаны на основе площади раколов (табл. 2.9.1), их уловистости и особенностей миграции, для чего был использован метод стандартных раколов, применяемый для крупных водоемов, основанный на определении уловистости орудий лова и расчете полезной площади раков (Будников, 1952).

*Гукасян Э.Х., Бадалян Н.С., Саакян Д.Л.

Институт гидроэкологии и ихтиологии НЦЗГЭ НАН РА, ул. Паруйра Севака, 7, 0014 г. Ереван, Армения.

Таблица 2.9.1. Результаты лова стандартными раколовками и промысловые запасы рака оз. Севан (уловистость раколовки, кг/га)

Показатель	Годы					
	2004	2005	2006	2007	2008	2009
Малый Севан	4.5	5.0	2.9	2.2	3.4	2.2
Большой Севан	4.4	4.0	3.1	2.6	2.8	2.3
Средние значения	4.5	4.5	3.0	2.4	3.1	2.3
Промысловые запасы рака, тонн	1800	2100	1700	1500	1370	980

При прогнозе вылова был принят 25%-й барьер от общей промысловой биомассы (Румянцев, 1974; Нефедов, 1974).

При расчетах полезной площади распределения рака и определении его промысловых запасов была использована батиметрическая карта оз. Севан (Киреев, 1933).

Исследования показали, что *Pontastacus leptoductulus* обладает хорошо выраженными адаптивными особенностями: эвритермностью, эврифотичностью, высокой суточной активностью и т.д. По литературным данным (Цукерзис, 1989; Holdich, 2001) для длиннопалого рака оптимальными являются маленькие, неглубокие водоемы, с хорошо развитым макрофитным поясом. Однако рак в оз. Севан занял достаточно большую площадь, встречаясь до глубины 25 м (рис. 2.9.1). Лимитирующим фактором его распределения является характер грунта и кислородный режим. Рак встречается почти во всех районах оз. Севан. Полезная площадь, на которой раки находят пищу, и убежища в озере составляет от 60 до 70% всей площади водоема.

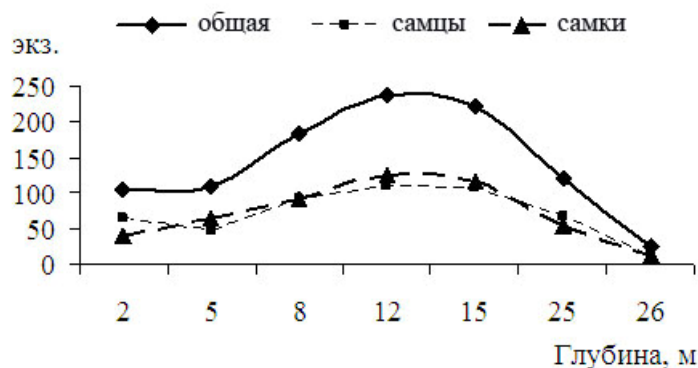


Рис. 2.9.1. Распределение рака в оз. Севан по глубинам в период 2004–2009 гг.

Исследования размерно-возрастного состава популяции рака показали, что в 1996 г. максимальная длина самцов в уловах составляла 23.5 см, а самок — 18.0 см, модальными размерными группами являлись особи длиной тела 12.5–12.8 см.

В 2004 г. максимальная длина рака в уловах сократилась у самцов до 16.7 см, у самок — до 15.8 см. Модальной размерной группой стали особи длиной 10.5–11.0 см.

В последующие годы продолжалось сокращение размерно-возрастного ряда популяции рака, при этом модальные размерные группы остались почти на уровне 2004 г. — 10.0–11.0 см. Такое сокращение размерно-возрастных рядов популяции рака является следствием воздействия нерегулируемого промысла на оз. Севан.

Еще в 1996 г. рак на оз. Севан не рассматривался как объект промысла, вследствие чего его вылов не контролировался со стороны соответствующих органов.

Режимные исследования популяционных и биологических параметров, определение запасов и научное обоснование промысла были начаты с 2004 г., однако в условиях все возрастающего браконьерства на озере омоложение его популяции продолжается.

Изучение половой структуры популяции рака показали, что в период адаптации, в 1996 г. в различных участках озера доля самцов почти в 2 раза превышала долю самок. В 2004 г. это соотношение уже составляло 1:1 и сохранялось до настоящего времени с незначительным преобладанием самцов.

По мнению некоторых исследователей в начальном периоде процесса адаптации популяции животных преобладание самцов имеет защитное и приспособительное значение. В этих условиях повышается сопротивляемость популяции к изменениям условий обитания (Константинов, 1986). Увеличение относительной доли самок в популяции свидетельствует об адаптации животных к новым условиям.

Половая структура популяции рака, с увеличением глубины озера также меняется. В исследуемые годы самки в период нереста образуют большие скопления в прибрежной зоне озера.

Исследования воспроизводства рака в оз. Севан показали, что его размножение начинается с апреля, когда температура воды достигает 8 °С. Число размножающихся особей постепенно увеличивается с 25% в апреле до 87% в мае.

В 1996 г. минимальные размеры половозрелых самок составляли 6.8–7.1 см. В период 2004–2009 гг. значения этих показателей возросли, составив 8.7–9.5 см.

Известно, что увеличение минимальных размеров нерестовых самок может свидетельствовать об определенном улучшении условий воспроизводства популяции, при плохих условиях начинают размножаться более мелкие особи (Константинов, 1986).

В период 1994–95 гг. физиологическая плодовитость рака составляла в среднем 278 икринок при колебаниях 116–632 шт. и средней длине нерестовых самок 12.2 см. Средняя масса икринок составляла 10.2–11.3 мг (Hovhannisyan, Ghukasyan, 1998).

В 2004 г. средние значения физиологической плодовитости рака в оз. Севан составили 174 икринок, при максимальном значении 350 икринок. В 2005 г. эти значения составили соответственно 240 и 420 икринок, в 2007 г. — 316 и 590 икринок и в 2009 г. — 271 и 530 икринок.

В связи с накоплением органических веществ в литорали в результате повышения уровня воды и обводнения прибрежных зон естественный отход оплодотворенной икры в 2007 г. составлял 40%. В дальнейшем в прибрежных участках естественный отход икры увеличился, составив в 2008 г. около 60%, а в 2009 г. — 55%.

Размер самок рака тесно коррелирует с их плодовитостью (рис. 2.9.2). Наибольшие значения относительной плодовитости наблюдаются у самок длиной 13.5–15.0 см, которые почти в 2 раза превышают значение плодовитости впервые нерестующих самок.

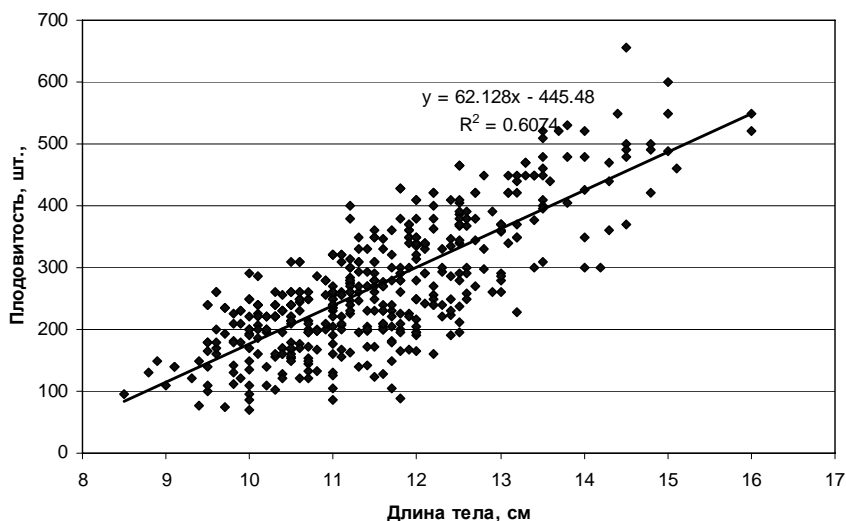


Рис. 2.9.2. Зависимость плодовитости от длины тела рака.

Исследования уловов ставных сетей показали, что особи промысловых размеров, длина которых превышает 9 см, линяют в период июля – августа, при этом линяющие особи составляли 15–23% от общего числа животных. В уловах раколовками доля линяющих особей сравнительно незначительна 3–6%, что свидетельствует о сравнительно меньшей двигательной и пищевой активности рака в период линьки.

Сравнительный анализ результатов лова стандартными раколовками (табл. 2.9.1) показал, что их средняя уловистость в период 2004–2007 гг. сократилась с 4.5 до 2.4 шт., в 2008 г. эти значения относительно выросли, составив 3.1 шт., что вероятно можно объяснить некоторым увеличением плодовитости в предшествующем году. Однако, в 2009 г. средняя уловистость опять сократилась, составив 2.3 шт. В результате, по сравнению с предшествующим годом, существенно сократились значения биомассы рака из расчета на 1 га. Так, в 2008 г. в М. Севане эти значения составляли 15.7 кг/га, в Б. Севане — 17.1 кг/га, а в 2009 г. они уже упали до 9.5 и 12 кг/га соответственно.

Таким образом, в результате исследований было выявлено, что адаптация интродуцированного в оз. Севан речного рака проходила в благоприятных для его роста и развития условиях. Динамика уловов и параметров воспроизводства указывают на то, что популяция рака находится в хорошем состоянии, однако сокращение размерно-возрастного ряда его популяции свидетельствует о продолжающемся воздействии нерегулируемого промысла на оз. Севан.

РАЗДЕЛ 3. РЫБЫ И ПАРАЗИТОФАУНА

3.1. АННОТИРОВАННЫЙ СПИСОК ИХТИОФАУНЫ АРМЕНИИ*

Современная Армения располагается на территории, заселенной с давних времен народами с высокоразвитой культурой, благодаря чему остались письменные источники, сообщающие о фауне региона и, в том числе, о рыбах. М.Г. Дадибян (1986) в обстоятельной монографии по рыбам Армении приводит множество исторических свидетельств о рыбной ловле и рыбном промысле на реках Араксе, Арпе, озерах Севан, Ван и др., относящихся к периоду IV–XIII веков. Первые сведения о рыбах на армянском языке оставил армянский священник Абрахам Костандинуполсеци в «Истории скота и зверей четвероногих и ползучих, рыб и прочих тварей моря и суши» (XVII в.). В данной рукописи приводятся названия видов рыб и для некоторых из них даны отрывочные сведения об образе жизни или внешнем виде.

Первые научные сведения по ихтиофауне оставлены Э. Эйхвальдом (Eichwald, 1834), который приводит сведения об эндемичных рыбах оз. Гокча (Севан). Значительный вклад в изучение аборигенной ихтиофауны Закавказья, в том числе рыб, обитающих в Армении, внесли выдающиеся исследователи прошлого — Ф. де Филиппи (De Filippi, 1865), К.Ф. Кесслер (1877), Ф.Ф. Каврайский (1889, 1897, 1896–1897, 1901), К.А. Сатунин (1894, 1910), Л.С. Берг (1899, 1910), С.Н. Каменский (1899–1901), А.Н. Державин (1926), М.А. Фортунатов (1927). Следует отметить, что работы по ихтиологии в Армении заметно интенсифицировались после создания Севанской гидробиологической станции АН АрмССР в 1923 г. Однако в данной статье мы приводим лишь работы по изучению ихтиофауны Армении, дополнившие данные о видовом составе, а также внесшие вклад в таксономию рыб, обитающих в водоемах Армении. Первая подробная сводка по рыбам Армении с попыткой зоогеографического районирования выполнена Г.П. Барачем (1940). Барач приводит перечень из 23 видов, относящихся к четырем семействам. Для ряда видов им описаны внутривидовые таксономические единицы ранга *natio*. Выполнено описание водоемов, приуроченное к геоморфологическим районам Армении, дана ихтиогеографическая характеристика Армении. Почти полвека спустя опубликована монография М.Г. Дадибяна (1986), в которой приводятся множество оригинальных данных автора по рыбам Армении с приведением для ряда видов обстоятельных сведений по экологии и распространению. М.Г. Дадибяном описаны два новых, эндемичных для Армении подвида карповых рыб, статус которых может быть повышен до видового в свете последних неопубликованных данных. Остается лишь сожалеть, что в результате безвременной кончины М.Г. Дадибяна, данные в его монографии ограничены 1975–1976 гг., а сама монография была не полностью завершена автором.

*¹Лёвин Б.А., ²Рубенян А.Р.

¹Учреждение Российской академии наук Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, 152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, borislyovin@mail.ru; ²Институт гидроэкологии и ихтиологии НЦЗГЭ НАН РА, ул. Паруйра Севака -7, 0014 г. Ереван, Армения.

В течение XX-го века ихтиофауна Армении претерпела значительные изменения в результате усиления антропогенной деятельности человека, прежде всего, связанной с намеренной и случайной интродукцией видов рыб из других регионов, а также с изменением среды обитания рыб (загрязнение, изменение уровня режима водоемов и пр.). Эти изменения уже отчасти отражены в работе Дадикияна (1986). Более поздние работы (Gabrielyan, 2001; Пипоян, Тигранян, 2002) дополняют данные по современной ихтиофауне на момент окончания XX-го века. Состояние водных экосистем Армении и состав ихтиофауны на протяжении первой декады XXI-го века претерпели существенные изменения, а бурное развитие аквакультуры привело к появлению новых для страны видов. Основываясь на опубликованных данных и собственных многолетних исследованиях, в настоящей работе мы приводим аннотированный список ихтиофауны Армении, а также даем комментарии по природоохранному статусу редких и исчезающих видов.

Сбор материала проводили в период 2003–2010 гг. с использованием ставных сетей, мелкоячеистого бредешка, экранов, сачков, накидки и удочки. Иногда брали рыбу из уловов местных рыбаков. Всего обловлено более 20 станций в двух основных бассейнах страны — Куры и Аракса, отдельно исследовали бассейн оз. Севан. Система крупных таксонов от семейства и выше заимствована у Нельсона (2009). Знаком # отмечены интродуцированные формы.

Систематический обзор ихтиофауны

Класс Petromyzontida — миноги

1. Отряд Petromyzontiformes — миногообразные.

I. Семейство Petromyzontidae — миноговые.

1. *Caspiomyzon wagneri* (Kessler, 1870) — **каспийская минога**. Проходной вид непаразитических миног. Согласно Державину (1949) каспийская минога поднималась по Араксу до рек Акера, Базар-чай (Воротан). После зарегулирования нижнего стока Аракса не отмечалась.

Класс Actinopterygii — лучеперые рыбы

Подкласс Chondrostei — хрящевые ганоиды (хрящекостные)

2. Отряд Acipenseriformes — осетрообразные

II. Семейство Acipenseridae — осетровые

2. # *Acipenser baeri* Brandt, 1869 — **Сибирский осетр**. Распространен в бассейне Северного Ледовитого океана от Печоры до Колымы. Разводится в аквакультуре в ряде рыбных хозяйств в Араратской долине в проточных прудах и лотках, связанных вытекающими из них ручьями с бассейнами р. Раздан и р. Мецмор (известной также из литературы как Кара-Су или Сев-Джур). Отмечены случаи поимки рыболовами-любителями сибирского осетра в р. Мецмор.

Подкласс Neopterygii — новоперые рыбы

3. Отряд Salmoniformes — лососеобразные

III. Семейство Salmonidae — лососевые

3. # *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758) — **севанский сиг**. С целью акклиматизации сиг был вселен в оз. Севан по предложению А.Н. Державина.

Вселение производили несколькими партиями оплодотворенной икры или вылупившимися личинками как сига-лудог *C. lavaretus ludoga* Polyakov, 1874, так и чудского сига *C. lavaretus maraenoides* Polyakov, 1874 (Маилян, 1957; Дадибян, 1986) с 1924 по 1927 гг. Сиги натурализовались в озере и стали основным объектом промысла. В течение длительного времени оба вида, различающиеся по числу тычинок, сосуществовали в озере при преобладании сига-лудог (до 80%), при этом редко встречались промежуточные, видимо, гибридные, особи (Маилян, 1957). Маилян (1957) подметил морфологические трансформации обоих видов в Севане и описал их как формы *C. lavaretus ludoga sevani* и *C. lavaretus maraenoides sevani*. В дальнейшем чудской сиг исчез, а оставшийся был похож на сига-лудог, однако отличался от такового из нativelyного ареала, в том числе несколько меньшим числом чешуй в боковой линии (Дадибян, 1986). Предполагается гибридное происхождение популяции сига в оз. Севан (Смолей, 1964). Основываясь на биометрических данных и признаках остеологии, Шапошникова (1971) подтвердила своеобразие севанских сигов, отмечая, что по форме тела большинство сигов напоминает лудог, но по количеству тычинок, форме рыла и некоторых костей головы они ближе к чудскому сигу или занимают промежуточное между ними положение. Кариологические данные Рухьяна и Аракеляна (1979) говорят о промежуточном числе плеч у севанского сига между таковым у лудог и чудского сига, что также свидетельствует в пользу гипотезы о гибридном происхождении популяции севанского сига. Решетников (1980) приводит данные по распределению числа тычинок у севанских сигов и признает наличие гибридной формы в озере. Дадибян (1986) предложил выделить севанского сига в отдельный подвид — *C. lavaretus sevanicus*.

4. *Salmo trutta* Linnaeus, 1758 — ручьевая форель, жилая форма кумжи.

Ранее была широко распространенным и обильным видом, обитающим, преимущественно, в верхнем и среднем течении рек (Владимиров, 1948). Позднее численность значительно снизилась в результате браконьерства, загрязнения рек и чрезмерного водозабора. Ручьевая форель Армении подробно изучена Владимировым (1948), который исследовал рыб из рек Воротан, Ариндж, Мисхана, Полад и Чичкан. В отдельную форму *алабалах* им выделена форель из притока Севана — р. Гедак-булах (ныне р. Макенис), которая, по его мнению, отлична от севанской форели и не выходит в озеро. В действительности, в других притоках Севана, реках Аргичи и Масрик, выше водопадов в настоящее время обитает ручьевая форель (А.Р. Рубенян, неопубликованные данные). В верховьях двух других притоков Севана — реках Дзыкнагет и Варденик — ручьевая форель отмечалась еще в 1960–1970 гг. В других водотоках Армении обитает ручьевая форель, называемая *кармрахайт* (дословно — красное пятно — из-за красных пятен на теле и спинном плавнике). Нами форма *кармрахайт* отмечена в р. Арпа в 2006 г. выше Джермука и в р. Цав в 2008 г. (бас. Аракса) у с. Цав. Так же ручьевая форель в наших сборах (2005 г.) имеется из р. Агстев (бас. р. Куры).

5. *Salmo trutta caspius* Kessler, 1877 — каспийский лосось. Каврайский (1897) приводит сведения о недавней ловле лосося во время его хода в

р. Аракс между Игдырем и Эчмиадзином. Барач (1940) не включая данную форму в список ихтиофауны Армении, отмечает, что единичные особи заходят из Аракса в р. Аkerу. Согласно Дадибяну (1986) каспийский лосось поднимался по р. Куру до верхнего течения рек Дзорагет, Памбак, а по Араксу заходил в р. Раздан и ее притоки, а также в реки Кассах, Азат, Веди и Арпа. Построенные на Дзорагете и Куру плотины преградили путь лосою. В 1960–1970 гг. каспийский лосось еще отмечался в Араксе и его притоках — Арпе и некоторых реках Араратской долины (Дадибян, 1986). В наших сборах отсутствует.

6. *Salmo ischchan* Kessler, 1877 — Севанская форель, ишхан. Полиморфный вид с четырьмя экологическими формами, три из которых изначально были описаны как виды: зимний ишхан *Salmo ischchan* Kessler, 1877, гегаркуни *Salmo gegarkuni* Kessler, 1877, боджак *Salmo danilewskii* Guliel'mi, 1888 и летний ишхан *S. ischchan aestivalis* Fortunatov, 1926. Уникальный эндемичный «пучок» симпатрических форм оз. Севан. Согласно молекулярно-генетическим данным, ишхан наряду с каспийским лососем и ручьевой форелью Закавказья входит в состав «дунайской» филогенетической группы *Salmo trutta* complex (Осинов, Берначе, 1996). По мнению Осина (1990), Осина и Берначе (1996) окончательное обособление севанской форели произошло в поздне- или послеледниковое время. Расхождение форм по месту и срокам нереста сопровождало процесс симпатрического видообразования форелей в Севане, некоторые формы, видимо, были репродуктивно изолированы. Зимний ишхан, гегаркуни и боджак были представлены двумя биотипами — α и β (Фортунатов, 1927; Дадибян, 1986). Биотипы внутри каждой формы различались по месту (географическому расположению и глубине нерестилищ) и срокам нереста. Зимний ишхан и боджак полностью истреблены к 1980-м гг. из-за утраты нерестилищ вследствие выработки уровня озера и разбора воды из притоков на орошение, а также вследствие перелова и браконьерства. Биотипы гегаркуни различались между собой морфологически (Дадибян, 1986). Биотип β гегаркуни (ябани) достигал веса 16 и более кг. В настоящее время в озере редко отмечается лишь биотип α формы гегаркуни. Гегаркуни и летний ишхан разводятся искусственно в рыбоводных хозяйствах Араратской долины. Севанская форель включена в Красную книгу Армении как исчезающий вид (I-я категория).

7. # *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1972) — радужная форель. Объект аквакультуры, разводится в лотках и проточных прудах Араратской долины. Встречается в ручьях, вытекающих из водоемов аквакультурных хозяйств и связывающих эти водоемы с системой каналов рек Раздан, Мецамор, Воротан (бас. Аракса) и в р. Агстев (бас. Куры).

4. Отряд Cypriniformes — карпообразные.

IV. Семейство Cyprinidae — Карповые

8. *Rhodeus sericeus amarus* (Bloch, 1782) — европейский обыкновенный горчак. Пипоян (1996 а), а позднее Пипоян и Тигранян (2002) пишут о проникновении горчка в водоемы Армении вместе с культивируемыми видами рыб (белым амуром, белым толстолобиком), однако работы Державина (1926, 1949) свидетельствуют об обитании горчка в притоках Аракса (Акера) задол-

го до начала работ по акклиматизации дальневосточных видов в данном регионе. По мнению Державина (1926), обитание горчака здесь носит островной реликтовый характер. Дадибяном (1986) горчак не отмечен. Нами найден в р. Мецамор в 2007 г. Является ли горчак вселенцем или видом, расширяющим свой ареал в данном бассейне, еще предстоит изучить.

9. *Barbus goktschaicus* Kessler, 1877 — севанский, или гокчинский, усач. Эндемик оз. Севан. Согласно исследованию Чиковой (1955) севанский усач представлен тремя биологическими формами — озерной, озерно-речной и речной, различающимися местами нереста и нагула. Озерная форма обитает и нерестится в озере, озерно-речная нагуливается в озере, а для размножения входит в притоки озера, речная форма никогда не покидает притоков озера. Формы различаются по размеру и некоторым морфологическим признакам. В результате снижения уровня озера были утрачены нерестилища самой крупной, озерной формы усача, в результате чего она почти исчезла. Несмотря на применяемые меры охраны (включение в Красную книгу Армении, 1989) и восстановление уровня озера, численность севанского усача за последнее десятилетие резко сократилась из-за браконьерского лова (Levin, Rubenyan, 2006). Севанский усач морфологически довольно близок к куринскому усачу *Barbus cyri* (Берг, 1949; Чикова, 1955; Дадибян, 1986; Bogutskaya, 2003 a; Лёвин, 2004). Дадибян (1986) предложил считать севанского усача подвидом куринского. Севанского усача считают эндемиком оз. Севан и его притоков, в то же время его ареал окружен ареалом куринского усача, а р. Раздан, вытекающую из оз. Севан, и вовсе относят к ареалу куринского усача. Проведенный нами анализ молекулярного маркера цитохрома *b*, показал, что севанский усач не отличается от куринского из водотоков бассейна Аракса (Раздан, Мецамор, Арпа, Ахурян), однако данные сведения не должны быть использованы для отмены охраны уникального комплекса популяций. Изредка гибридизует с севанской храмулей, что доказано молекулярными методами (Лёвин, неопубликованные данные).

10. *Barbus cyri* De Filippi, 1865 — куринский усач. Берг (1949), а вслед за ним и другие исследователи (Абдурахманов, 1962; Эланидзе, 1983; Дадибян, 1986), посчитал куринского усача за подвид *B. lacerta*, обитающего в бассейнах рек Кувэйк (Qwaik) и Тигр в Сирии, Турции и Иране. Богутская (Bogutskaya, 2003 b) на основании предварительного морфологического сравнения куринского усача с типовым материалом *B. lacerta* пришла к выводу, что между куринским усачом и *B. lacerta* нет различий. На основании наших молекулярно-генетических данных мы считаем его за отдельный от *B. lacerta* вид. В оз. Севан замещен близкой формой *B. goktschaicus*. Морфологические признаки куринского усача весьма изменчивы, что послужило Кесслеру (1877, 1880) и Каменскому (1899) для выделения шести новых видов и двух форм в бас. Куры и Аракс: *B. caucasicus* Kessler, 1877, *B. armenicus* Kessler in Brandt, 1880, *B. toporovanicus* Kamensky, 1899, *B. bortschalinicus* Kamensky, 1899, *B. sursunicus* Kamensky, 1899, *B. angustatus* Kamensky, 1899, *B. cyri* var. *tiflissica* Kamensky, 1899, *B. cyri* var. *chaldanica* впоследствии сведенных Бергом (1914) в синонимы куринского усача. Довольно подробно армянских *B. cyri* описыва-

ет Барач (1940) и Дадибян (1974). В Армении обитает в реках и озерах бассейнов Куры и Аракса, где весьма распространен. Отсутствует в озерах Степанаванского и Калининского районов (Дадибян, 1974).

11. *Luciobarbus capito* (Gueldenstaedt, 1773) — усач-чанари, или усач булат-маи. Ранее входил в состав рода *Barbus*, который в свете морфологических (Doadrio, 1990) и молекулярно-генетических (Zardoya, Doadrio, 1998) данных, был подразделен на два подрода *Barbus* Cuvier, 1816 и *Luciobarbus* Heckel, 1843, статус которых впоследствии был повышен до родового (Богущая, Насека, 2004; Kottelat, Freyhof, 2007), что подтверждается молекулярно-генетическими данными (Levin et al., in press). Впервые в Армении отмечен Каврайским (1889) в р. Кара-су у Арарата (вероятно, нынешний р. Мецамор). Проходной вид, образующий по предположению А.Н. Державина (1926) жилую форму, которая отмечена им в р. Мецаморе. Гипотеза о существовании жилых форм в бассейне Аракса подтвердилась после зарегулирования нижнего течения этой реки, когда проходной форме был прегражден путь вверх по Араксу. По Дадибяну (1986) чанари уже в 1960-е гг. был довольно редкой рыбой, обитавшей в реках Аракс, Мецамор, Кассах, Раздан, Арпа и Воротан. Нами отловлен в реках Мецамор (2003, 2007) и Аракс (2007, 2008). Возможно, гибридизует с мурцой *L. mursa* (Bogutskaya et al., 2003 a). Нуждается в охране.

12. *Luciobarbus mursa* (Gueldenstaedt, 1773) — мурца. Типовое местообитание — р. Кура у Тифлиса (Тбилиси). Кесслером (1877) по одному экземпляру из Закавказья (точное место сбора неизвестно) был описан близкий вид (*Barbus mursoides* Kessler, 1877), который, как полагают Барач (1940) и Дадибян (1986), происходит из бассейна Аракса. Мурца морфологически четко отличается от остальных видов усачей как рода *Barbus*, так и *Luciobarbus* (фото 3.1.1), прежде всего очень мелкими чешуйками (85–103 в боковой линии по Bogutskaya et al., 2003 b) и необыкновенно развитыми мясистыми губами, нижняя лопасть которых трехраздельна с хорошо развитой средней долей.

Согласно молекулярным данным, мурца входит в состав рода *Luciobarbus* (Tsigenopoulos et al., 2003). Первым на наличие мурцы в водоемах Армении (р. Арпа) указал Каврайский (1889). Барач (1940) и Дадибян (1986) считали араксинскую мурцу отличающейся от куринской и выделяли ее в отдельный подвид *B. mursa mursoides*. Это выделение требует проверки с привлечением молекулярных маркеров. Барач (1940) отмечал мурцу в реках бассейна верхнего Аракса: Гарни, Арпа, Воротан, Карс-чай, а также в самом Араксе у Джульфы и в верховьях у Кепри-кея в Турции. Дадибяном (1986) мурца отмечена также в реках Веди, Раздане, Касахе и Ахурыне, а также в системе каналов и озер Араратской равнины, связанных с Ахурыном и Араксом. Абдурахманов (1962) приводит араксинскую мурцу для р. Забух (левый приток Акеры), а Пипоян с соавт. (2003) — для Мецамора. По Барачу (1940), мурца — редкая, исчезающая форма. Нами добыта в р. Аракс у сел. Джанфида (2007) и у устья р. Акера (2008). Нуждается в охране.

13. *Capoeta capoeta capoeta* (Gueldenstaedt, 1773) — куринская храмуля. Описана из р. Куры у Тифлиса. В отношении ареала обитания куринской храмули (также как и севанской) нет полной ясности в силу небольших различий

между выделяемыми подвидами в морфологии (Берг, 1949; Абдурахманов, 1962). В Армении обитает в бассейне Куры, в некоторых притоках Куры (бас. Ахалкалаки-чай), по мнению Берга (1949), заменена подвидом *sevangi* (см. ниже). Куринская храмуля, по представлениям некоторых исследователей, встречается в среднем течении Аракса, например, в р. Касах (Владимиров, 1939). По Дадикиану (1986) куринская храмуля в период нереста поднимается из Аракса по р. Воротан до г. Сисиан и заходит в притоки Воротана — реки Сисиан и Ацаван. В тот же период куринская храмуля встречается и в р. Арпа, заходит в приток Арпы — р. Елегис. Описывая две разновидности храмуль из среднего Аракса Дадикиан (1986) указывает на их различие местными рыбаками, которые используют разные названия для этих разновидностей. Так *когак* (ассоциируемая с севанской храмулей) всегда имеет более светлую окраску, в то время как *капут* (ассоциируемая с куринской храмулей) — окрашена в более темные тона. Нами отмечены обе разновидности в среднем течении Аракса у устья р. Акера, которые, действительно, отличались как по окраске, так и габитуально (фото 3.1.2). Являются ли они внутривидовыми формами или же разными таксонами, без проведения генетического анализа трудно сказать. Куринская храмуля — обычный представитель ихтиофауны закавказских рек. Дадикиан (1986) после зарегулирования р. Агстев (приток Куры) предсказывал исчезновение куринской храмули в Агстеве выше водохранилища, видимо, связывая ее нахождение в данной реке с миграцией храмули из Куры. Однако нами в 2006 и 2008 гг. храмуля отловлена в небольшом количестве в р. Агстев у Дилижана. Возможно, существуют мигрантные и местные популяции (стада) храмуль.

14. *Capoeta capoeta sevangi* De Filippi, 1865 — севанская храмуля. Описана из оз. Севан. Предок куринской и севанской храмуль, по всей видимости, проник из бас. Евфрата – Тигра (центра возникновения рода *Capoeta* — Levin et al., in press), верховья которых близко подходят к верховьям Куры и Аракса. На это проникновение указывают генетические данные, согласно которым такое событие могло произойти в миоцене перед плиоценовым орогенезом, когда система прото-Евфрата имела связь с бассейнами Черного и Каспийского морей (Por and Dimentman, 1989). Согласно гипотезе молекулярных часов изоляция храмуль в бас. Каспийского моря началась около 7 млн. лет назад (Levin et al., in press). Севанская и куринская храмули относятся к «многопозвонковой» ветви арало-каспийской филогенетической группы обширного рода, состоящего из более 20 видов, подразделенных на три филогенетические группы (Лёвин и др., 2005; Levin et al., in press). В оз. Севан храмуля, возможно, представлена озерной и озерно-речной формами (Фортунатов и др., 1932; Владимиров, 1939). Заметим, что по аналогии с севанским усачом, можно выделить и третью, исключительно речную форму, обитающую, например, в верхнем участке р. Аргичи и изолированную водопадом от озерной и озерно-речной форм. Широко распространенный вид в среднем и верхнем течении Аракса. По мнению Берга (1949) и Абдурахманова (1962) севанская храмуля замещает куринскую в системе Куры в бас. Ахалкалаки-чай и в связанных с нею озерах — Топоровани, Тумангель и Бугдашен. По Барачу (1940) и Дадикиану (1986)

обитает в оз. Севан с притоками, в Араксе от Джульфы и выше по течению, а также, фактически, во всех притоках Аракса, в оз. Арпи. В период с 2003 по 2008 гг. нами отмечена в Севане с притоками (Дзыкнагет, Аргичи, Мартуни), а также почти на всех обследованных станциях в бас. Аракса. Численность храмули в Севане резко снизилась в течение последнего десятилетия в силу чрезмерного вылова, а возможно, и давления инвазийных видов.

15. # *Capoeta heratensis* — закаспийская храмуля. Приведена наряду с другими акклиматизантами для рек Мецамор и/или Ахурян (Пипоян, Тигранян, 2002). Нами не отмечена. Закаспийская храмуля, природный ареал которой находится в пределах бассейнов рек Мургаб, Теджен, Аму-Дарья и Сыр-Дарья, а также в некоторых речках Восточного Копетдага, отличается от куринской и севанской, прежде всего, наличием четырех усиков. У куринской и севанской храмуль, обычно обладающих двумя короткими усиками, редко встречаются особи с четырьмя усиками (Лёвин и др., 2005). Кроме того, гибриды храмуль с усачами могут также обладать четырьмя усиками.

16. # *Ctenopharyngodon idella* (Valenciennes, 1884) — белый амур. В Армению завезен в 1960-х гг из питомника «Горячий Ключ», Краснодарский край, и из Ср. Азии с мелиоративной целью. Дадикян (1986) приводит белого амура для Ереванского Комсомольского оз. и оз. Айгер-лич. В настоящее время единично встречаются крупные экземпляры. Видимо, не натурализовался в Армении.

17. # *Mylopharyngodon piceus* (Richardson, 1846) — черный амур. Впервые приводится в списке видов рыб Армении как акклиматизант Пипояном и Тиграняном (2002) без указания на местообитание и время отлова.

18. # *Carassius auratus* (Linnaeus, 1758) — серебряный карась. Завезен в 1960-е гг. в прудовые хозяйства с посадочным материалом. Карася интродуцировали в оз. Севан в начале 1980-х гг. (Габриелян, 1993; Рубенян, 1993). Если в 1981 г. в Севане отмечались лишь единичные особи, то тремя годами позднее карася вылавливали уже в виде прилова к основным промысловым видам, а к 1992 г. по величине улова карась вышел на второе место после сига (Рубенян, 1993). В настоящее время серебряный карась — самый многочисленный вид рыб оз. Севан. Отмечен и в других водоемах, в частности, нами отловлен в реках Мецамор и Ахурян. Возможно, что расселение серебряного карася по Араксу происходит вследствие расширения его ареала. Недавно отмечен в оз. Арпи, куда, видимо, завезен с посадочным материалом карпа и сазана в 1998–99 гг.

19. *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758 — сазан, карп. Сазан обитает в р. Ахурян, оз. Арпи, в речках, каналах и озерах Араратской равнины (реки Кассах, Раздан, Мецамор, Ехегнутские озера и др.). Сазан был интродуцирован в озера Степанаванского и Калининского районов (Дадикян, 1986). Также известен в системе Аракса в р. Карс-чай, в оз. Чалдыр. Аборигенный сазан в Армении приспособлен к обитанию в высокогорных водоемах, например, в оз. Арпи (2023 м. над у.м.). Несмотря на короткий вегетационный период (4 мес.) и довольно суровые условия (ледостав до 7 мес.) в оз. Арпи до его зарегулирования встречались крупные сазаны до 70 см длины и весом до 6 кг (Дадикян,

1986). Позднее в зарегулированном оз. Арпи сократилась кормовая база сазана, и как следствие снизился темп роста и значительно уменьшилась упитанность сазана. В 1998 г. в оз. Арпи было выпущено около 300 тыс. годовиков карпа (Рубенян, Рубенян, 2003 а), что не способствует восстановлению численности аборигенного сазана и затрудняет выяснение степени эндемичности армянского сазана методами молекулярной диагностики.

20. # *Pseudorasbora parva* (Temminck et Schlegel, 1846) — амурский чебачок. Впервые приведен для водоемов Армении Пипояном и Тиграняном (1998). Отмечен нами в р. Мецамор и придаточных водоемах в 2010 г.

21. # *Gobio gobio* (Linnaeus, 1758) — обыкновенный пескарь. Отмечен впервые Пипояном (1998 а) как акклиматизант для р. Мецамор. Нами неоднократно отловлен там же. Численность пескаря в р. Мецамор умеренная.

22. *Romanogobio persa* (Guenther, 1899) — куринский пескарь. Описан из притока оз. Урмия. Редкий вид. Первым в водоемах Армении (р. Карс) пескаря обследовал Каменский (1899), выделивший данную популяцию в отдельный вид *Gobio macropterus*, который впоследствии был сведен Бергом (1914) в синоним куринского пескаря. Пять экземпляров *R. persa* было добыто Державиным (1926) в р. Мецамор у с. Зейва. Впоследствии не отмечался на протяжении более 80 лет. Нами добыто 8 экземпляров в р. Аракс у границы с Ираном в юго-восточной части Армении в 2008 г. (фото 3.1.3). Распространен в бассейнах Куры и Аракса, в оз. Урмия. Нуждается в охране.

23. *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) — лещ. Вид, недавно появившийся в водоемах Армении (Пипоян, Тигранян, 1998; Рубенян, Рубенян, 2003 б). Первые сведения о поимке леща в Армении датируют концом 80-х гг. 20-го в. (нижнее течение р. Мецамор). Полагают, что появление леща в водоемах Армении связано с расширением его естественного ареала (Рубенян, Рубенян, 2003 б). Обитающий в низовьях Куры лещ совершает нерестовые миграции вверх по течению. Зарегулирование стока рек и образование подходящих биотопов для обитания и воспроизводства леща наряду с повышением температуры воды притоков из-за уменьшения стока рек способствовало расселению леща вверх по течению Куры и Аракса. В Армении самовоспроизводящаяся популяция леща отмечена в водоемах бывших песчаных карьеров, связанных с р. Мецамор, встречается также в р. Аракс на участке Мегри-Агарах и в нижнем течении р. Дебед, система Куры (гидроузел у с. Айрум).

24. *Blicca bjoerkna derjavini* Dadikyan, 1970 — густера Державина, армянская густера. Впервые армянская густера найдена в р. Мецамор Державиным (1926), который описывает ее как закавказскую густеру *B. bjoerkna transcaucasica*, хотя и отмечает оторванный ареал армянской густеры от ареала закавказской. Дадикиан придает армянской густере статус отдельного подвида — *B. bjoerkna derjavini*. Пипоян (1998 б) полагал, что реальных различий между закавказской и армянской густерой нет и последняя должна называться *B. bjoerkna transcaucasica*. На основании подробного морфологического анализа Кожара (см. раздел 3.2) придерживается того же мнения, отмечая, что различия между закавказскими и европейскими популяциями густеры соответствуют видовому рангу. Обитает в р. Мецамор и в связанной с ней системе кана-

лов и озер (Дадилян, 1986), где отмечена и нами в период 2003–2008 гг. Образует помеси с армянской плотвой (Державин, 1926) и кавказской уклейкой (Дадилян, 1986).

25. *Alburnoides eichwaldii* De Filippi, 1863 — восточная быстрянка. Описана из Куры у Тбилиси. Сведения об обитании быстрянки в водоемах Армении приводит Каврайский (1896, 1897) для Агстева, озер Арпи, Чалдыр-гёль, р. Чалдыр-чай, Каменский (1901) — для р. Арпы. Затем быстрянка отмечена Державиным (как *Alburnoides bipunctatus fasciatus natio eichwaldi*) в реках Мецамор, Мисхане (у с. Тайчарух), Гедар-чае (с. Норк) и в Занге (Раздан). Бергом (1933) отнесена в комплекс восточной быстрянки *A. bipunctatus eichwaldi* (Filippi, 1863). Барач (1940) на основании изученного им материала полагал, что быстрянку из Армении можно выделить в отдельную форму. Дадилян (1972), изучивший морфологию и биологию армянской быстрянки, описал ее как отдельный подвид *A. bipunctatus armeniensis* Dadikyan, 1972. В недавней ревизии Богущая и Коад (Bogutskaya, Coad, 2009) свели армянскую и восточную быстрянку в синонимы. В действительности таксономический статус быстрянки из водоемов Армении, как и всего комплекса быстрянок, нуждается в ревизии с привлечением молекулярных маркеров. Быстрянка распространена почти во всех водоемах Армении (до 2200 м над ур. моря), обитает и в озерах Арпи, Айгерлич, Ехегнутских озерах и др. (Дадилян, 1986), до недавнего времени отсутствовала в бас. Севана (Лёвин, Рубенян, 2007). Ее вселение в Севан предполагается недавним при участии рыболовов-любителей, ловящих эту рыбку в притоке Раздана (р. Урагет), который верховьями близко подходит к верховьям одного из притоков Севана, р. Дзыкнагет, в котором впервые в бассейне Севана и найдена быстрянка (Лёвин, Рубенян, 2007). В 2008 г. по нашим наблюдениям быстрянка встречалась уже в самом озере в приустьевой зоне р. Дзыкнагет. Судя по тому, что этот вид быстрянок охотно обитает в высокогорных озерах, возможна его дальнейшая экспансия в оз. Севан. Образует помеси в оз. Арпи с голавлем *Squalius cephalus orientalis* (Каменский, 1901).

26. *Acanthalburnus microlepis* (De Filippi, 1863) — чернобровка. Закавказский эндемик, описана из Куры у Тбилиси. В реках Армении отмечена Каврайским (1897) в р. Арпе и р. Карс. Затем приводится Державиным (1926) для р. Мецамор. Известна также из Аракса и его притока, р. Воротан (Дадилян, 1986). Барач (1940) и Дадилян (1986) пишут об этом виде как о редком, однако в наших сборах из р. Мецамор чернобровка весьма обычна.

27. *Alburnus hohenackeri* Kessler, 1877 — кавказская уклейка. Описана из Карабаха по единственному, плохо сохранившемуся, экземпляру. Державин (1926) отмечал кавказскую уклейку для р. Мецамор. Барач (1940) приводит ее в списке рыб, ссылаясь на Державина (1926), Дадиляном (1986) не отмечалась. Снова приводится в списке ихтиофауны Пипояном и Тиграняном (2002). В наших сборах — в Мецаморе и Араксе.

28. *Alburnus filippii* Kessler, 1877 — уклейка Филиппи, куринская уклейка. Описана Кесслером (1877) из Куры. Эндемик закавказской части Каспийского бассейна. Довольно подробно уклейка Филиппи исследована Дадиляном (1986), который предполагал, что араксинская уклейка Филиппи отли-

чается от таковой из бас. Куры. Многочисленный, обычный вид. Обитает во всех основных реках Армении — Ахурян, Мецмор, Кассах, Раздан, Азат, Воротан, Дзорагет и др. и в связанных с ними озерах и водохранилищах (Дадибян, 1986). Встречается в Араксе и Куре (наши данные). По р. Ахурян уклея Филиппи поднимается до оз. Арпи (Дадибян, 1986). Нет ее в бассейне оз. Севан, в высокогорных озерах, а также в озерах Степанаванского и Калининского районов.

29. *Leucaspius delineatus* (Heckel, 1843) — верховка. Впервые для водоемов Армении приводится Пипояном (1996 б), который предполагает ее вселение при намеренной интродукции культивируемых видов рыб, однако возможно, что верховка появилась в Армении вследствие расширения естественного ареала, поскольку отмечена для низовьев системы Куры-Аракса (Берг, 1912). Нами не отмечена.

30. # *Aristichthys nobilis* (Richardson, 1845) — пестрый толстолобик. Впервые приводится в списке видов рыб Армении как акклиматизант Пипояном и Тиграняном (2002) без указания на местообитание и время отлова. В настоящее время единично встречаются крупные экземпляры. Видимо, не натурализовался в Армении.

31. # *Hypophthalmichthys molitrix* (Valenciennes, 1844) — белый толстолобик. Объект намеренной интродукции, акклиматизант. Заселялся в Армению с 1960-х гг., по Дадибяну (1986), встречался в Ереванском Комсомольском оз., в оз. Айгерлич. В настоящее время единично встречаются крупные экземпляры. Видимо, не натурализовался в Армении.

32. *Aspius aspius taeniatus* (Eichwald, 1831) — красногубый жерех. Описан из р. Куры. В водоемах Армении, видимо, представлен жилой формой. Отмечался в Араксе, р. Карс-чае, озерах Чалдыр (территория современной Турции) и Арпи, а также в реках Ахурян, Воротан, Арпа (Дадибян, 1986). Нами отмечен в Араксе и его притоке — р. Мецмор. Редок. Требуется охраны.

33. *Chondrostoma cyri leptosoma* Berg, 1914 — араксинский подуст. Описан Бергом (1914) как отдельный вид для бассейна Аракса от низовьев до верховьев, а также связанных с ним оз. Чалдыр и р. Карс-чай. Подвидовой статус араксинскому подусту придает Державин (1926) на основании изучения выборки из р. Мецмор. Позднее Берг рассматривал араксинского подуста как низкотелую форму курийского (1932, 1949). Исследователи закавказской ихтиофауны (Барач, 1940; Чикова, 1967; Дадибян, 1986) полагают правомерным сохранить за араксинским подустом подвидовой статус. Пипоян и Тигранян (2002) рассматривают араксинского подуста в составе терского подуста как *Ch. oxyrhynchum cyri*, однако согласно молекулярным данным (Doadrio, Caramona, 2004) араксинский и терский подусты относятся к разным молекулярным группам. Первый ближе к подустам из Греции (*Ch. prespense*, *Ch. vardarensis*), а второй — к группе, включающей *Ch. regium* из бас. Тигра и р. Кор в Иране и *Ch. nasus* из водоемов Центральной и Западной Европы и др. виды. Согласно Дадибяну (1986) араксинский подуст распространен почти во всех притоках р. Аракс и связанных с ними озерах, за исключением оз. Севан. По р. Ахурян подуст проник в высокогорное оз. Арпи, где образовал озерную

форму. После создания водохранилищного режима на этом озере подуст обитает в притоках озера и в дренажном канале. По мнению Рубеняна с соавт. (2001) образует локальные популяции в каждом из притоков этого озера.

34. *Rutilus schelkovnikovi* Derjavin, 1926 — плотва Шелковникова, или армянская плотва (фото 3.1.4). Эндемик р. Мецмор. Полагали, что армянская плотва близка к вобле *Rutilus rutilus caspicus* (Державин, 1926), однако анализ молекулярного маркера цитохром *b* (наши неопубликованные данные) показывает большее сродство данного вида с плотвами из озер Греции (см. выше о молекулярно-генетических связях араксинского подуста). Гибридизует с другим эндемиком Армении — густерой Державина.

35. *Squalius cephalus orientalis* (Nordmann, 1840) — кавказский голавль. Широко распространен на Кавказе и в Закавказье. В водоемах Армении впервые описан Де Филиппи (De Filippi, 1865) из Аракса у Эрзерума как *Squalius turcicus*. Кавказский голавль — очень полиморфный, пластичный вид. Рядом исследователей были выделены инфраподвидовые таксоны. Таковы, например, озерный кавказский голавль *S. c. orientalis natio platycephalus* (Kamensky, 1897), обитающий в озерах верховий Куры и Аракса: Топорован, Туман-гель, Чалдыр, Арпи, *S. c. orientalis natio kaznakovi* (Berg, 1912) из оз. Ноур в бас. р. Тურიан-чай, система Куры (Азербайджан). Державин (1926) приводит кавказского голавля для р. Мецмор. Барачом (1934, 1940) выделены еще три формы: *S. c. orientalis natio aralychensis* (Baratsch, 1934) из р. Южный Кара-су, у подножья Апарата вблизи Аралыха у современной границы Армении с Турцией, *S. c. orientalis natio zangicus* (Baratsch, 1934), обитающего в р. Раздан (бывш. Занга) с притоками Мисхана, Кара-су и Кулибеклу и *S. c. orientalis natio ardabilicus* (Baratsch, 1934). Дадибян (1986) нашел достоверные отличия в средних значениях числа лучей спинного, анального и брюшного плавников между популяциями из бассейнов Аракса и Куры. В Армении голавль распространен во всех водоемах, за исключением оз. Севан и некоторых малых высокогорных озер. Один из самых многочисленных видов рыб в высокогорном оз. Арпи, где по данным Рубеняна и др. (2001) образует две экологические формы: озерную и озерно-речную, которые различаются местом нагула и нереста, а также темпом роста. Гибридизует с чернобровкой (Берг, 1914).

V. Семейство Cobitidae — вьюновые

36. *Sabanejewia aurata* (De Filippi, 1863) — переднеазиатская, или золотистая щиповка. Впервые обнаружена Державиным (1926) в р. Мецмор, впоследствии Дадибян (1986) пишет о широком распространении данного вида в реках Армении, за исключением притоков оз. Севан. Пипоян и Тигранян (2002) пишут о редкости золотистой щиповки. Нами добыта в 2008 г. в Араксе у устья р. Акеры (фото 3.1.5).

VI. Семейство Balitoridae — балиторовые

37. *Oxynoemacheilus angorae* (Steindachner, 1897) — ангорский голец. Политипический вид (Prokofiev, 2009). Согласно Дадибяну (1986) широко распространенный вид в реках Армении. Бассейн среднего и верхнего Аракса, оз. Чалдыр (Берг, 1949). Нами отмечен в Араксе.

38. *Oxyonemacheilus angorae araxensis* (Banarescu & Nalbant 1978) — араксинский голец. Описан из верхнего Аракса в Турции как самостоятельный вид. Прокофьевым (Prokofiev, 2009) рассматривается в рамках политипического вида *O. angorae*.

39. *Oxyonemacheilus brandtii* (Kessler, 1877) — куринский голец. Описан из Куры у Тифлиса. Распространен в бассейнах среднего и верхнего течения Куры и Аракса (Берг, 1949). Нами отловлен в р. Агстев (бас. Куры).

40. *Oxyonemacheilus brandtii* cf. *bergianus* (Derjavin 1934) — сефидрудский голец. Описан из бас. Сефид-Руда. Приводится также для притоков среднего Аракса в Иране у г. Маку (Nalbant, Bianco, 1998), для притоков оз. Намак в Иране (www.briancoad.com). Нами отловлен голец, похожий на сефидрудского в Араксе в юго-восточной части Армении на границе Армении и Ирана.

5. Отряд Siluriformes — сомообразные

VII. Семейство Siluridae — сомовые

41. *Silurus glanis* Linnaeus, 1758 — европейский обыкновенный сом. В Армении сом обитает (по Дадикиану, 1986) в Араксе и его притоках — Ахуряне, Мецаморе, Касахе, Арпе, Воротане. Дадикиан (1986) отмечает, что в данных реках сом не поднимается выше 1000 м. над ур. моря. В настоящее время известны поимки сома в Араксе, Ахуряне (Ахурянское вдхр.), а также в нижнем течении Мецамора.

VIII. Семейство Ictaluridae — икталуровые

42. # *Ictalurus punctatus* (Rafinesque, 1818) — канальный сомик. Не входит в состав аборигенной фауны. Приводится в списке рыб Армении Пипояном и Тиграняном (2002) как акклиматизант или случайный вселенец без указания места находки. Нами не отмечен.

6. Отряд Cyprinodontiformes — карпозубообразные

IX. Семейство Poeciliidae — гамбузиевые, пецилиевые

43. # *Gambusia affinis* (Baird et Girard, 1853) — миссисипская гамбузия. В Армению завезена в целях борьбы с малярией в 1934 г. из Батуми, куда была завезена в 1925 г. (Дадикиан, 1986). Натурализовалась. Обитает в водоемах Араратской долины. Нами отмечена в придаточных водоемах р. Мецамор.

7. Отряд Perciformes — окунеобразные

X. Семейство Percidae — окуневые

44. *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) — обыкновенный судак. О том, что в прилове одно время отмечалась «молодь судка *Stizostedion* sp.», но «в настоящее время указанные виды в водоемах Армении не обнаруживаются» пишут Пипоян и Тигранян (2002, С. 601). Нами судак отловлен в 2008 г. в Араксе на участке Агарак-Мегри.

45. *Perca* sp. — окунь. Молодь окуня в прилове отмечали Пипоян и Тигранян (2002), отмечая, что «в настоящее время указанные виды в водоемах Армении не обнаруживаются» (С. 601). Нами не отмечен.

XI. Семейство Gobiidae — бычковые.

46. *Knipowitschia caucasica* (Berg, 1916) — бычок-бубыр. Отмечен в р. Мецамор Пипояном и Тиграняном (2002). Нами не отмечен.

47. *Neogobius fluviatilis* (Pallas, 1814) — бычок-песочник. Приводится для р. Мецмор Пипояном и Тиграняном (2002). Нами отмечен как в р. Мецмор, так и в серии каналов, связанных с этой рекой. Обычный вид. Появление бычков в фауне Армении, возможно, обусловлено расширением их естественных ареалов с низовьев Куры и Аракса вверх по течению.

Следует отметить, что в ходе интенсивной рыбохозяйственной деятельности в прудовые хозяйства Армении в разные годы были завезены несколько видов осетровых — веслонос *Polyodon spathula* (Walbaum, 1792), белуга *Acipenser huso* Linnaeus, 1758, стерлядь *Acipenser ruthenus* Linnaeus, 1758, севрюга *Acipenser stellatus* Pallas, 1771, русский осётр *Acipenser gueldenstaedtii* Brandt, 1833, несколько видов сем. Catostomidae (чукучановые), рода *Ictiobus*, декоративная форма карпа — карп-кои. Каких-либо данных об их натурализации или поимках в естественных водоемах нет, поэтому на данный момент они не включены в список ихтиофауны.

Авторы выражают свою признательность Н. Бадалян, Ш. Базарян, М. Восканову, Б. Габриеляну, А. Геворкяну, А. Кожаре, М. Мартиросяну, А. Мкртчян, Т. Рубенян за оказанное содействие и помощь в проведении полевых исследований, А. Прокофьеву — за консультацию по рыбам сем. Balitoridae. Работа выполнена в рамках Совместной Российско-Армянской Биологической Экспедиции.



Фото. 3.1.1. Мурца *Luciobarbus mursa*, р. Аракс в юго-восточной части Армении на границе с Ираном.



Фото. 3.1.2. Две формы храмули *Capoeta capoeta capoeta* из среднего течения р. Аракс: А — форма когак, Б — форма капут.



Фото. 3.1.3. Куринский пескарь *Romanogobio persa* из среднего течения р. Аракс.



Фото. 3.1.4. Плотва Шелковникова *Rutilus schelkovnikovi*, эндемик р. Мецамор.



Фото. 3.1.5. Переднеазиатская, или золотистая щиповка *Sabanejewia aurata* из среднего течения р. Аракс.



Фото 3.3.1. Форель (17.3 см) выловлена при контрольном лове сига кошельковым неводом. Большой Севан, глубина 60 м. 13.10. 2005 г.



Фото 3.3.2. Форель (16.1 и 18.4 см) из браконьерского сетного улова. Малый Севан, глубина 28 м. 18.07.2007 г.



Фото 3.3.3. Храмуля.



Фото 3.3.4. Карась и храмуля из сетных уловов в центральной части Большого Севана.



Фото 3.3.5. Замет кошелькового невода в озере Севан в 2005 г.



Фото 3.3.6. Улов сига кошельковым неводом в озере Севан в 2005 г.



Фото 3.3.7. Самка (слева) и самец (справа) сига в возрасте 1+ с готовыми половыми продуктами из улова кошелькового невода в октябре 2005 г.



Фото 3.3.8. Браконьерский улов (дно моторной лодки) в Большом Севане в период 2005–2006 гг.



Фото 3.3.9. Браконьерский улов (дно моторной лодки) в Большом Севане в 2007 г.



Фото 3.3.10. Браконьерский улов (дно моторной лодки) в Большом Севане в 2008–2009 гг.



Фото 3.3.11. Размер модальной группы карасей из сетных уловов в центральной части Большого Севана.



Фото 3.3.12. Карась и храмуля из сетных уловов в центральной части Большого Севана, 2009 г.



Фото 3.3.13. Севанский карась с паразитом *Ligula intestinalis*, пойманный руками у берега в заливе Артаниш.

3.2. О ТАКСОНОМИЧЕСКОМ СТАТУСЕ АРМЯНСКОЙ ГУСТЕРЫ *Blicca bjoerkna derjavini* (DADIKYAN, 1970)*

Blicca Heckel, 1843 представляет собой монотипический род, относящийся к трибе Abramidini подсемейства ельцовых семейства карповых (Богущая, Насека, 2004). Его единственный вид, густера *Blicca bjoerkna* (L.), широко распространён в Европе, на Кавказе и в Закавказье, а также встречается в некоторых других водоёмах западной Азии (бассейны Мраморного моря и юго-западной части Чёрного моря) (Kottelat, Freyhof, 2007). В составе вида выделяют три подвида. Бергом (1916) был описан подвид закавказская густера *Blicca bjoerkna transcaucasica* Berg из бассейнов Куры, Аракса и рек южного побережья Каспия, а затем Дадилян (1970) выделил густеру из Армении в подвид *Blicca bjoerkna derjavini* (Dadikyan).

На присутствие густеры в пределах Армении впервые указал Державин (1926), обнаруживший ее в р. Мецамор (Севджур, Кара-су) и давший краткое описание этой рыбы. Исходя из географического положения места лова, а также значений наружных счетных признаков (формула боковой линии и число лучей в анальном плавнике). Державин отнёс густеру из р. Мецамор к закавказскому подвиду. Основываясь на биометрическом описании густеры из бассейна р. Куры (р. Алазань), опубликованном Абдурахмановым (1962), Дадилян (1970, 1986) провёл сравнительный морфометрический анализ алазанской популяции густеры с популяцией из р. Мецамор и пришёл к выводу, что различия между ними заслуживают подвидового ранга, как и отличия армянской и закавказской густеры от европейских популяций. Некоторые современные авторы (Пипоян, 1998; Пипоян, Тигранян, 2002) относят армянскую густеру к подвиду *B. bjoerkna transcaucasica*, полагая, что между закавказской и армянской густерой нет реальных различий. Появление таких публикаций говорит о необходимости ревизии внутривидовой систематики густеры. Задачей настоящей работы было уточнение положения армянской густеры в структуре фенетического разнообразия вида *Blicca bjoerkna* и в целом таксономических соотношений между популяциями, относимыми к этому виду.

Армянская густера была отловлена в октябре 2006 г. в р. Мецамор приблизительно в 1 км от места впадения её в р. Аракс. Лов производился накидкой, косынками и удочкой. Всего собрано 29 экз. стандартной длины от 48 до 112 мм. После выполнения промеров тела и подсчёта наружных счётных признаков были приготовлены сухие остеологические препараты густеры для подсчёта числа позвонков и анализа других остеологических структур. Препараты хранятся в коллекции ИБВВ РАН. Оценивались следующие таксономически значимые признаки: число чешуй в боковой линии (*Il*), число ветвистых лучей в анальном плавнике (*A*), общее число позвонков (*Vert*), число предорсальных позвонков (*V_{pd}*), число позвонков в грудном (без позвонков Веберова аппарата), переходном и хвостовом (без преуральных позвонков) отделах позвоноч-

* Кожара А.В.

Учреждение Российской академии наук Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, 152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок.

ника (соответственно, V_a , V_i и V_c), а также формула глоточных зубов. Результаты подсчётов обработаны стандартными методами вариационной статистики и визуализации данных в программном пакете Statistica 6.0. Для сравнительного анализа использовались выборки европейской густеры из остеологической коллекции ИБВВ РАН (39 выборок с территории бывшего СССР), а также литературные данные.

Исследованная нами густера из р. Мецамор характеризуется следующими счётными признаками (табл. 3.2.1).

Таблица 3.2.1. Значения некоторых счётных признаков густеры из р. Мецамор

Признак	Колебания	М	m
<i>A</i>	16–20	18.38	0.22
<i>ll</i>	40–47	44.08	0.21
<i>Vert</i>	37–40	38.76	0.13
<i>V_a</i>	12–14	13.31	0.10
<i>V_i</i>	1–4	2.52	0.13
<i>V_c</i>	15–17	15.93	0.11
<i>V_{pd}</i>	7–9	8.17	0.09

Примечание. М — среднее значение признака, m — ошибка среднего.

Основанием для выделения закавказского подвида густеры послужило более низкое по сравнению с типичной густерой число ветвистых лучей в анальном плавнике (17–21 против 19–23), а также более низкое число чешуй в боковой линии (40–45 против 43–51) (Берг, 1916, 1949). В свою очередь, армянская густера, по Дадикиану (1970), отличается от густеры из р. Алазань, исследованной Абдурахмановым (1962), ещё более низкими значениями *A* и *ll* (табл. 3.2.2), а также некоторыми индексами промеров тела.

Таблица 3.2.2. Значения основных счётных признаков, использовавшихся для выделения подвигов густеры, по литературным и нашим данным

Подвид, источник	<i>A</i>	<i>ll</i>	<i>Vert</i>
<i>B. bjoerkna bjoerkna</i> (Brylinska et al., 2006)	21.4–22.3	46.0–48.1	40.2–41.5
<i>B. bjoerkna bjoerkna</i> (наши данные)	20.81–22.03	45.09–48.77	39.84–41.03
<i>B. bjoerkna transcaucasica</i> (Абдурахманов, 1962)	19.88 ± 0.13	43.56 ± 0.05	—
<i>B. bjoerkna transcaucasica</i> (Coad *)	18.82 ± 0.13	43.74 ± 0.21	39.06 ± 0.09
<i>B. bjoerkna derjavini</i> (Дадикиан, 1986)	18.27 ± 0.13	42.43 ± 0.23**	38.20 ± 0.15
<i>B. bjoerkna derjavini</i> (наши данные)	18.38 ± 0.22	44.08 ± 0.21	38.76 ± 0.13

Примечание. * Данные с сайта Брайана Кода, раздел «Freshwater Fishes of Iran» (<http://www.briancoad.com/species%20accounts/Blicca.htm>); ** пояснение в тексте.

Дадикиан отмечает также разницу в числе ветвистых лучей в спинном плавнике (7.93 ± 0.08 у армянской густеры и 8.61 ± 0.07 у закавказской). Однако это значение, взятое из работы Абдурахманова (1962), вызывает сомнение, поскольку, по литературным данным (Берг, 1916, 1949; Эланидзе, 1983; Coad, <http://www.briancoad.com/species%20accounts/Blicca.htm>), у закавказской густеры (как и у типичной), в спинном плавнике обычно 8 ветвистых лучей, и от-

клонения от модального варианта редки. Скорее всего, число лучей в обоих плавниках было завышено Абдурахмановым в результате систематической ошибки (например, анализа смешанной выборки густеры и гибридов леща с густерой).

Согласно данным Кода по густере водоёмов южного побережья Каспия в Иране (Coad, <http://www.briancoad.com/species%20accounts/Blicca.htm>), значение A у закавказского подвида также весьма близко к таковому у армянской густеры. Различия выборочных средних составляют половину луча или менее, что значительно меньше наблюдаемого межпопуляционного разброса значений у типичной формы, на который мы ориентируемся при оценке масштаба изменчивости. При этом расстояние закавказских выборок густеры от европейских составляет, как минимум, два луча. Аналогичная картина наблюдается по числу чешуй в боковой линии. Закавказские выборки, включая армянскую, образуют компактный кластер, отделённый хиатусом от облака значений II в выборках номинативного подвида.

Необходимо указать на досадную опечатку в работе Дадикияна (1970): в таблице значений морфометрических признаков армянской густеры для среднего числа чешуй в боковой линии указано значение 49.43 ± 0.23 , тогда как в описании даются пределы колебаний II 40–45, чаще 42. К сожалению, эта опечатка не была замечена при подготовке обобщающего труда по рыбам Армении (Дадикиян, 1986). Скорее всего, имелось в виду значение 42.43.

По общему числу позвонков у Дадикияна была возможность сравнить армянскую густеру только с типичной формой. Различия между ними по этому признаку весьма существенны. С появлением в нашем распоряжении основанных на коллекционных образцах данных Кода по *Vert* густеры водоёмов Ирана (табл. 3.2.2, рис. 3.2.1) можно констатировать, что и по такому таксономически важному признаку, как число позвонков, армянский и закавказский подвиды чрезвычайно сходны и при этом в совокупности резко отличаются от европейских популяций густеры.

Поскольку многие меристические признаки рыб обнаруживают клинальную географическую изменчивость (Fowler, 1970), возникает вопрос, в какой мере этот эффект может быть ответствен за наблюдаемые различия закавказских выборок густеры от европейских. На рис. 3.2.1 и 3.2.2 представлены значения двух признаков, по которым отмечена наибольшая дивергенция этих групп популяций — A и *Vert*, соотнесённые с географической широтой. Как было показано нами ранее (Кожара и др., 1996), число позвонков у густеры, как и у других карповых рыб, уменьшается с севера на юг. Однако на рис. 3.2.1 хорошо видно, что скорость этого снижения, рассчитанная по европейским популяциям, недостаточна для того, чтобы обеспечить наблюдаемые отклонения закавказских выборок от типичной формы. Отклонения средних значений *Vert* в закавказских выборках от ожидаемых по уравнению линейной регрессии составляют для густеры водоёмов Ирана и р. Мецамор, соответственно, 0.62 и 1.08 позвонка, т.е. довольно значительны с учётом масштаба межпопуляционной изменчивости этого признака.

Ещё отчётливее проявляется обособленность закавказских выборок при анализе широтной зависимости числа ветвистых лучей в анальном плавнике. Как видно из рис. 3.2.2, значения A в европейских популяциях густеры обнаруживают лишь слабую, статистически не значимую тенденцию к снижению с севера на юг. На фоне практического отсутствия широтной зависимости A , все закавказские выборки образуют по этому признаку резко дискретный кластер.

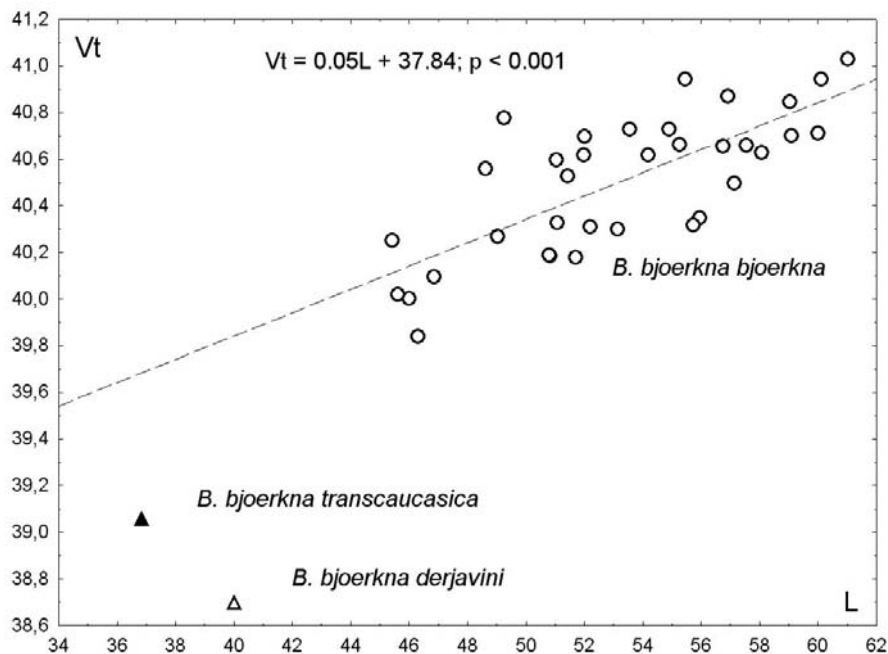


Рис. 3.2.1. Распределение выборок густеры по общему числу позвонков в зависимости от географической широты.

Таким образом, можно согласиться с мнением Пипояна (1998) о нецелесообразности выделения армянской густеры в отдельный подви́д и необходимости её синонимизации с закавказской густерой, как изначально и полагал Державин (1926). Подвидовое название *Blicca bjoerkna derjavini* (Dadikyan) выступает в этом случае в качестве младшего синонима *Blicca bjoerkna transcaucasica* Berg. Вместе с тем характер и масштаб наблюдаемых отличий закавказских популяций густеры от типичной формы вкупе с их давней географической изоляцией позволяет рассматривать эти группы популяций в ранге самостоятельных видов. В рамках современных видовых концепций «...видом считается диагностируемый кластер популяций ..., который обладает своей собственной эволюционной историей (сохраняет целостность [изолированность] во времени и пространстве по отношению к другим подобным кластерам)» (Богущая, Насека, 2004). Закавказская группа популяций густеры удовлетворяет этим критериям в полной мере. Однако и с традиционных типологических позиций необходимость выделения их в самостоятельный вид не вызывает сомнений, поскольку сочетание основных диагностических признаков

даёт возможность практически безошибочно распознавать отдельные экземпляры типичной и закавказской густеры, несмотря на частичное перекрыwanie распределений индивидуальных значений этих признаков.

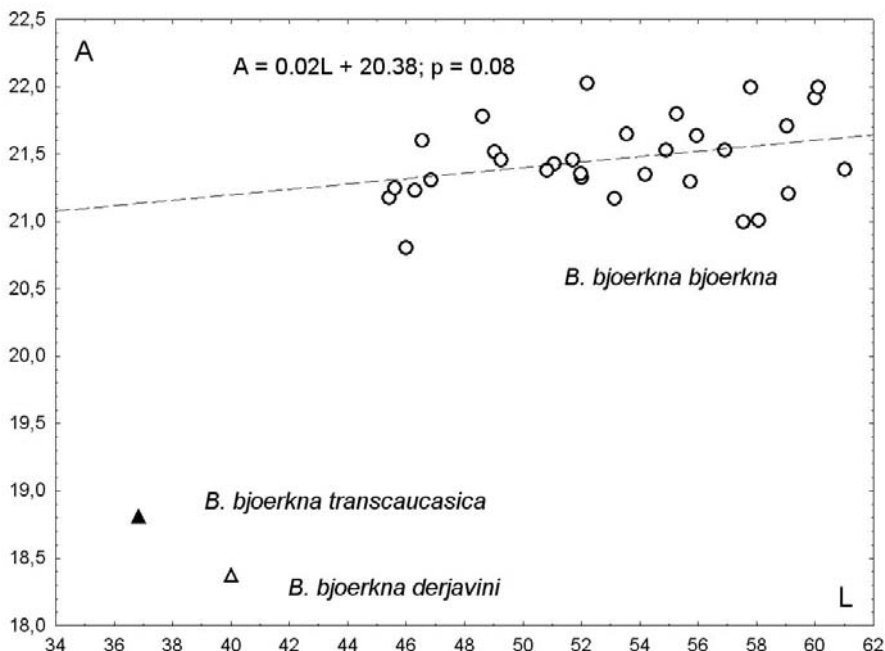


Рис. 3.2.2. Распределение выборок густеры по числу ветвистых лучей в анальном плавнике в зависимости от географической широты.

Полученные данные приводят к выводу о необходимости переописания закавказской густеры как отдельного вида и описания армянской густеры уже в его составе. Выполнить эту работу можно при условии анализа дополнительного материала из Закавказья. На основании правила приоритета (ст. 23.1, а также 23.3 Международного кодекса зоологической номенклатуры) закавказской густере должно быть присвоено название *Blicca transcaucasica* Berg, 1916 (Международная комиссия ..., 2000).

По совокупности наших и литературных данных, закавказская густера отличается от типичной более низкими значениями *A* (чаще 17–19), *Il* (чаще 42–45) и *Vert* (чаще 38–39). Основной вклад в различия по *Vert* вносит хвостовой отдел позвоночника (модальное значение V_c — 16 при 17 в европейских выборках). Кроме того, у густеры из р. Мецамор, как правило, 8 предорсальных позвонков, тогда как во всех исследованных нами выборках обыкновенной густеры преобладающим значением V_{pd} было 9. Наконец, закавказская густера характеризуется пониженным числом глоточных зубов второго ряда. Если в главном ряду, по нашим данным, преобладает обычное для трибы Abramidini сочетание 5-5 (встречено также по одному варианту 6-5 и 5-4), то соотношение сочетаний зубов второго ряда таково: 2-2 (60%), 2-1 (11%) 1-2 (11%), 1-1 (18%). Ещё меньше глоточных зубов во втором ряду у иранской густеры

(Coad, <http://www.briancoad.com/species%20accounts/Blicca.htm>): вариант 2-2, который у обыкновенной густеры является модальным, найден всего у 15% исследованных рыб, 85% приходится на долю вариантов 2-1, 1-2, 1-1, 2-0, 0-2, 1-0. Из пластических признаков, по-видимому, наибольший вклад в дивергенцию закавказской и обыкновенной густеры вносит наибольшая высота тела (31.85–34.88% против 36.89–38.54%) и длина головы (24.93–26.35% против 21.30–24.66%) (Абдурахманов, 1962; Дадикян, 1970; Эланидзе, 1983; Brylinska et al., 2006).

Объединение густеры из р. Мецамор в один вид с другими закавказскими популяциями не означает ослабления интереса к этой популяции с точки зрения сохранения биологического разнообразия. Современные природоохранные стратегии уделяют большое внимание уникальным популяциям живых организмов, в особенности изолированным. С учётом оторванности р. Мецамор от основного ареала вида *Blicca transcaucasica*, своеобразия условий обитания в этой родниковой реке и наличия в ней локального эндемика *Rutilus schelkovnikovi* (см. раздел 3.1), можно ожидать, что в ходе более тщательной ревизии, включая молекулярно-генетический анализ, будут найдены морфологические и иные основания для пересмотра статуса этой популяции.

3.3. МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ЗАПАСОВ РЫБ ОЗЕРА СЕВАН И ИХ СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ*

Крупномасштабное гидротехническое преобразование и нерациональное использование водных ресурсов оз. Севан — крупнейшего пресноводного водоема Кавказского региона, привели к понижению его уровня более чем на 20 м, что повлекло за собой глубокие морфометрические, гидрофизические, гидрохимические и гидробиологические изменения.

По мере понижения уровня озера стали проявляться негативные изменения в его экосистеме, достигшие наибольших значений в середине 1970-х гг. Указанные изменения в экосистеме озера вызвали существенное нарушение условий обитания эндемичных видов рыб Севана, связанные, в первую очередь, с нарушением их естественного воспроизводства.

В прибрежной зоне озера из-за осушения скалистого дна исчезли нерестилища севанской форели, что явилось одной из основных причин необратимой потери двух рас этого вида. Осушение литоральной зоны привело к значительному обеднению состава кормовых организмов, основных объектов питания эндемиков озера.

Экономический кризис, разразившийся на всем постсоветском пространстве в 1990-е гг., повсеместно создал и сходные проблемы, связанные с рациональным использованием природных ресурсов. Закрытие промышленных объектов привело к растущей безработице и сокращению доходов населения. В этих условиях местное население вынуждено использовать природные ресурсы в качестве дополнительного, а иногда, и единственного средства дохода, что приводит к резкому росту уровня браконьерства.

Воздействие возросшего антропогенного пресса усугубило негативные процессы, которые начали развиваться в озере после понижения его уровня. В частности, произошли значительные изменения в видовом составе ихтиофауны оз. Севан. Сначала были поставлены на грань полного исчезновения популяции эндемичных видов рыб, затем чрезмерной антропогенной нагрузки не выдержала многочисленная в 1960–80-е гг. популяция вселенного в 1920-е гг. сига. В настоящее время в уловах начал преобладать случайно интродуцированный в начале 1980-х гг. серебряный карась.

Все попытки реинтродукции и восстановления ихтиофауны озера малоэффективны, если не бесполезны, даже в условиях начавшегося в последние годы поднятия уровня озера. Главная причина — высокий уровень браконьерства, обусловленный социально-экономической ситуацией в регионе и уровнем жизни местного населения, для которого рыболовство в настоящее время является одним из источников существования.

* ¹Герасимов Ю.В., ²Габриелян Б.К., ¹Малин М.И., ²Рубенян А.Р.

¹Учреждение Российской академии наук Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, 152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, gu@ibiw.yaroslavl.ru; ²Институт гидроэкологии и ихтиологии НЦЗГЭ НАН РА, ул. Паруйра Севака, 7, 0014 г. Ереван, Армения.

Динамика видового состава рыб озера Севан

В озере Севан до понижения его уровня обитал полиморфный эндемичный вид форели — *Salmo ischchan* Kessler, представленный 4 расами, которые отличаются между собой по ряду биологических и морфологических особенностей. Зимний ишхан — *Salmo ischchan ischchan* Kessler, — озёрная форма, размножающаяся в осенне-зимний период. Гегаркуни — *Salmo ischchan gegarkuni* Kessler, размножается в речках осенью и зимой. Летний ишхан — *Salmo ischchan aestivalis* Fortunatov, размножается так же в речках, но весной. Боджак — *Salmo ischchan danilewskii* Iakowlev — озёрная карликовая форма, размножается зимой и ранней весной.

Кроме форелей местная ихтиофауна оз. Севан включала в себя два вида из семейства карповых: храмулю — *Varicorhinus capoeta sevangi* Filippi и усача — *Barbus goktschaicus* Kessler (подробнее о видовом составе рыб оз. Севан см. раздел 3.1.)

Уже к началу 1960-х гг. севанская форель стала состоять преимущественно из гегаркуни и летнего ишхана, поскольку только их искусственное воспроизводство проводилось на рыбоводных заводах. Зимний ишхан и боджак, из-за отсутствия условий для естественного воспроизводства, полностью исчезли. В 1970-е гг. и летний ишхан стал встречаться в единичных экземплярах. В 1983 г. вид «севанская форель» был занесен в Красную книгу Армении.

Численность храмули так же неуклонно снижалась, и с начала 1990-х гг. ее вылов производился только для целей искусственного воспроизводства на рыбоводных заводах. Со второй половины 90-х гг. вылов этого вида в озере был полностью запрещен.

Уловы усача, до понижения уровня озера, достигавшие 200 ц в год, в связи с необратимым ухудшением условий естественного воспроизводства резко упали, эта рыба стала встречаться в озере единично и утратила свое промысловое значение (Оганесян, Габриелян, 1997).

В 20-х гг. прошлого века в озере были акклиматизированы чудской сиг и сиг-лудога (*Coregonus lavaretus maraenoides* Poljakow и *Coregonus lavaretus ludoga* Poljakow, соответственно), которые постепенно становились доминирующими в озере. Сиги, являясь stenothermными холодноводными видами, быстро заняли в озере практически пустующую нишу пелагического планктофага в гипоплимнионе озера, став самым многочисленным видом озера в 1960–80-е гг.

В начале 1980-х гг. в оз. Севан проник карась и стал быстро наращивать численность. Так, в 1983 г. отмечались первые единичные случаи поимки карася, в 1986 г. — его уловы составили 1,4 т, в 1987 г. — 8,2 т, в 1990 г. — 52 т.

К 2000-м гг. естественные популяции севанской форели полностью исчезли, а усача и храмули оказались на грани исчезновения. Самыми многочисленными оставались вселенные сиги, и продолжала увеличиваться численность серебряного карася.

Современное состояние. В настоящее время из эндемиков оз. Севан наиболее встречаемым видом является севанская храмуля. Естественное стадо севанской форели практически прекратило свое существование. В озере единич-

но встречаются особи гегаркуни, которые попадают в озеро в результате выпуска искусственно полученной молоди с рыбоводных заводов. К сожалению, результативность мероприятий по искусственному восстановлению популяции севанской форели крайне низка и, скорее всего, недостаточна для ее успешной реинтродукции. Основная причина — крайне высокий уровень браконьерства. Из диких форм представителей лососевых, возможно, еще сохранилась ручьевая форель — *Salmo trutta*, обитающая в верховьях притоков Севана (Дадибян, 1986), но она, вероятнее всего, не выходит в озеро.

Озерная форма севанского усача в настоящее время встречается лишь единично. Вероятно, еще сохранилась речная наиболее мелкая форма севанского усача (Дадибян, 1986), которая обитала только в притоках озера вместе с ручьевой форелью и речной формой храмули, причем в самом верхнем, иногда и в среднем течении на высоте до 2200 м над уровнем моря.

Сиг повторил судьбу эндемиков Севана. Сейчас он еще продолжает встречаться в браконьерских уловах, но численность популяции крайне мала и возможно достигла критического размера, т.е. находится на грани исчезновения.

В настоящее время, наиболее многочисленным и единственным продолжающим наращивать свою численность видом оз. Севан, является карась. Будучи эврифагом, он, в отсутствии конкуренции, захватывает пищевые ниши практически всех эндемиков озера и сига.

Биология основных видов

Форель

Биология севанской форели. До начала понижения уровня озера севанская форель — эндемичный полиморфный вид с четырьмя экологическими расами — являлась доминантной в рыбной части сообщества. Расы севанской форели отличались как морфологически, так и биологически, при этом они не были географически обособлены, места и сроки нереста у них частично совпадали.

Форелей совершала в году две миграции к береговой зоне, первая с целью нагула, а вторая — размножение. При наступлении вегетационного периода нагульные форели подходили к берегу в первых числах апреля, когда температура у берега, в среднем, колебалась в пределах 3.7–5 °С. Разгар подхода форелей к береговой зоне для нагула определялся сроком от 20 мая до 20 июня, наиболее интенсивный их подход имел место в 1 декаде июня, при температуре 10–12 °С.

Нерестовые миграции форелей отличались от нагульных, прежде всего тем, что в нерестовых скоплениях доминировали особи одной расы, т.е. каждая раса имела свои сроки и места нереста. Кроме того, каждая раса имела свои термические условия: наиболее теплолюбивой форелью являлся боджак, наиболее холодолюбивой зимний ишхан. Ещё в конце позапрошлого столетия Каврайский (1896) отмечал большую растянутость нерестового периода (октябрь – июль) севанских форелей. Только в более поздних работах было показано (Фортунов и др., 1932), что растянутость обусловлена отличиями в сроках нереста различных экологических рас. Икрометание начиналось при тем-

пературе 10 °С, пик нереста наблюдался в разные годы при температуре 1.4–5.2 °С.

Нерест **зимнего ишхана** протекал по юго-восточной и южной береговой зоне, начиная от о. Джиль до о. Золакар, в период с января по март. В качестве нерестилищ он предпочитал участки дна, покрытые крупной галькой. Глубина, на которых находились нерестилища зимнего ишхана, варьировала от 0.5 до 20–25 м, но чаще от 1 до 5–7 м.

Боджак, как и зимний ишхан, нерестился исключительно на озерных нерестилищах. Основные его нерестилища располагались в районе острова Севан, вдоль западного берега около Кулали-Айриванка, а также в Артанишской бухте. Нерест боджака происходил в массе при температуре 8–10 °С и был наименее продолжителен по сравнению с другими расами — с первых чисел октября до середины ноября.

Гегаркуни являлась типичной формой с речным икрометанием. В свою очередь, по срокам нереста и характера созревания гонад эта форма подразделялась на два биотипа. Для нереста гегаркуни входил почти во все реки и даже ручьи, впадающие в озеро, однако, промысловыми являлись реки Гаварагет, Цаккар, Макенис и Масрик. Пик нереста гегаркуни проходил с 15 ноября по 15 декабря при температуре воды 5–7 °С. Часть нерестового стада гегаркуни входила в реки осенью с почти готовыми гонадами (4-я стадия) и нерестилась в нижнем течении рек. Другая, называемая «ябани», входила в реки (Аргичи, Варденик) в начале лета с половыми продуктами на 3 стадии зрелости, поднималась в реки до верховьев и нерестилась там поздней осенью. Ябани отличалась и более высоким темпом роста.

Летний ишхан, в отличие от остальных трёх рас, нерестился летом с первых чисел мая до конца июля. Кроме речных нерестилищ у него отмечались и озёрные нерестовые участки, расположенные, главным образом, около устьев упомянутых рек, а также по северо-восточному берегу озера в районе Джиль-Дара (Фортунатов и др., 1932). Грунтом для нерестилищ летнего ишхана в озере, как и для зимнего ишхана, служили галька, гравий, крупный песок.

У разных рас севанских форелей наблюдались и различия в питании (Дадикян, 1955). Ишханы круглый год питались преимущественно бокоплавами (95–98%) с незначительной примесью хирономид, пиявок, моллюсков и др. Наиболее крупные особи крайне редко питались рыбой. У гегаркуни и боджака, кроме бокоплавов, значительную долю рациона составлял зоопланктон, но гегаркуни чаще, чем другие форели захватывали организмы с поверхности воды — наземных насекомых, куколок хирономид (Арнольди, 1929). Наиболее интенсивное питание происходило весной и осенью в период подхода нагульных форелей к берегам, причем интенсивность питания весной была значительно выше, нежели осенью.

Основной причиной, приведшей к практически полному исчезновению севанских форелей, безусловно, было снижение уровня озера. Вызванное этим осушение озерных и ухудшение состояния речных нерестилищ привели к тому, что уже в первые годы после снижения уровня запасы боджака и зимнего ишхана продолжали сохраняться, в основном, благодаря впервые нерестую-

щим особям. У летнего ишхана речной и озерный нерест, фактически, прекратился, и его популяция воспроизводилась исключительно благодаря искусственному разведению. Запасы гегаркуни также, в основном, воспроизводились на рыбоводных заводах. А уже к началу 1960-х гг. севанская форель стала состоять преимущественно из гегаркуни и летнего ишхана, поскольку только их искусственное воспроизводство проводилось на рыбоводных заводах.

Очередное ухудшение условий обитания форелей Севана было связано с объявлением запрета на промысел сига в 1971–1973 гг. Увеличение в годы запрета биомассы сигов в условиях ухудшения кормовой базы, когда биомасса бокоплавов, наиболее используемых сигами и форелями кормового объекта, заметно снизилась, привело к ухудшению обеспеченности их кормом. Спектр питания сигов расширился из-за увеличения значения зоопланктона, а также некоторых организмов зообентоса (моллюсков и пиявок); у форели он остался без изменения, но у тех и других рыб индексы наполнения желудков уменьшились почти вдвое (Пивазян, 1977).

Уменьшение величины индексов наполнения желудков у сигов и форелей сопровождалось замедлением темпа их роста и снижением плодовитости. Интенсивный отлов в первые годы после снятия запрета привел к уменьшению пищевой напряженности между форелью и сигами и к улучшению их основных биологических показателей (Пивазян, 1984).

Но, ряд других факторов, критически действующих на состояние севанских форелей, уже привели к необратимости процесса снижения их численности. С 1976 г., ввиду крайне напряженного состояния запасов форели, ее промысловый лов на озере был запрещен. Однако к этому времени стали наблюдаться глубокие негативные изменения в состоянии искусственного разведения севанских форелей. Сбор икры форели для целей искусственной инкубации резко сократился и в 1981 г. составил только 14%, от объема 1975 г. Основной причиной уменьшения количества искусственно инкубируемой икры следует признать хроническое сокращение числа производителей, заходящих в период нереста в речки. Это стало следствием интенсивного браконьерства, развитию которого способствовало отсутствия действенной охраны форелей.

В результате с середины 80-х гг. прошлого столетия, практически, прекратилось разведение летнего ишхана. В озере относительно многочисленной оставалась лишь гегаркуни, в то время как зимний ишхан и боджак полностью исчезли, летний ишхан встречался в единичных экземплярах. В 1989 г. вид «севанская форель» был запоздало занесен в Красную книгу Армении.

Современное состояние. В настоящее время форель из озера практически исчезла. За время проведения исследований с 2005 г. мы встречали форель в уловах только два раза. В 2005 г. в Малом Севане на глубине 60 м в районе Чаячьего острова во время проведения контрольного лова сига кошельковым неводом, была выловлена одна особь форели размером 17.3 см (фото 3.3.1). В 2007 г. в южной части Большом Севане в браконьерском сетном улове (глубина 28 м) были обнаружены еще два экземпляра размером 16.1 и 18.4 см (фото 3.3.2). Поскольку перед этими событиями была информация о выпусках в

озеро искусственно выращенной форели, можно заключить, что эти рыбы были выращены на рыбоводных хозяйствах и затем выпущены в озеро.

При современном уровне развития браконьерства и отсутствии действенной охраны все меры по искусственному восстановлению севанской форели не принесут желаемого эффекта. Кроме того, процессу реинтродукции севанской форели в озеро мешает и состояние ее нерестилищ. Для восстановления озерных нерестилищ требуется поднятие уровня озера, а речных — мелиорация нерестовых притоков озера.

Основной причиной, приведшей к критическим изменениям в состоянии популяций севанских форелей, безусловно, было снижение уровня озера, в результате которого произошло осушение озерных и ухудшение состояния речных нерестилищ. Но последующее сокращение величины популяции севанской форели приведшее к практически полному ее исчезновению определялось не только и не столько углублением нарушений в экосистеме водоема сколько чрезмерно высокой промысловой смертностью форели (а после запрета 1976 г. исключительно в результате браконьерского лова).

В настоящее время искусственному воспроизводству севанской форели продолжают препятствовать те же факторы: отсутствие или плохое состояние нерестилищ и высокий уровень браконьерства.

Усач

Биология севанского усача. Севанский усач относится к рыбам-эндемикам, населяющим оз. Севан. В 1877 г. севанский усач был описан Кесслером (1877) как самостоятельный вид *Barbus goktschaicus* Kessler. Позже М.Г. Дадикян (1986) показал, что севанский усач был необоснованно выделен в самостоятельный вид и что он является севанским подвигом курийского усача — *Barbus lacerta goktschaicus* Kessler.

Усач встречался по всему озеру на участках с глубинами до 10 м. Излюбленными местами обитания усача являлись каменистые и каменисто-галечные участки озера, иногда цементированные отложения углекислого кальция. В связи с этим наибольшей численности усач достигал в Малом Севане, где он держался в прибрежных каменистых участках западного и северо-восточного берегов. В Большом Севане местом наибольшего скопления усача являлась мелководная юго-западная часть.

Усачу были свойственны сезонные миграции. В конце мая — начале июня отмечались большие его скопления по северо-восточному берегу, где находились основные нерестовые реки. В октябре — ноябре усачи концентрировались на нерестилищах боджака, где в массе поедали его икру. В зимнее время он снижал активность и зимовал под камнями до весеннего потепления воды.

По местам нереста усач подразделялся на две формы: озерная форма, нерестящаяся в самом озере, и озерно-речная, заходящая для нереста в его притоках. Нерестилища озерного усача находились в прибрежной зоне озера на глубинах до 1 м. Основные места нереста озерных усачей в Малом Севане были расположены у северо-западного побережья (Цовагюхская и Лчашенская бухты, Айриванк), в Большом Севане от Дары до Норадуза. Озёрно-речные

усачи нерестились в реках, в основном в Дзкнагет, Бахтак, Цаккар, Аргичи, Варденис, а также Гаварагет и Макенис. Данные притоки характеризовались преобладанием поверхностного питания над родниками и более высокими температурами воды в летний период.

Более поздние исследования (Дадибян, 1986), позволили установить наличие у севанского усача третьей формы — речной. Это наиболее мелкая форма севанского усача, которая обитала только в притоках озера, причем в самом верхнем, иногда и в среднем течении на высоте до 2200 м над уровнем моря.

Нерест усачей растянут во времени и продолжался с середины июня до первой половины августа. Сроки нереста зависели от сроков наступления оптимальных нерестовых температур в прибрежной зоне. Нерест в озере как правило, начинался при температуре воды 13–15 °С, заканчивался при более высоких температурах 17–19 °С. Нерест усача в речках протекал при температурах 14–17 °С.

Севанский усач характеризовался крайне медленным темпом роста, средний размер самцов в уловах достигал 115 мм, самок 187 мм (до конца чешуйного покрова). Предельные размеры самцов в уловах 162 мм, как редкость 198 мм. Предельные размеры 255 мм, редко до 290 мм. Самки ко времени первого икротетания (возраст 4+) имели средний вес 67 г и размер 122 мм (Павлов, 1938).

По данным многих исследований (Фортунов и др., 1932; Маркосян, 1948; Павлов, 1938; Барач, 1940), севанский усач в основном питался донной пищей — личинками насекомых, пиявками, а в период нереста — икрой одной из рас севанской форели — боджака, т.е. он одновременно являлся пищевым конкурентом форели и хищником, истребляющим её икру. В то время статус эндемика не представлял виду с такими характеристиками, да еще и с крайне медленным ростом, особого статуса. По мнению тех же исследований, усач должен был в максимальном объеме изыматься из озера, независимо от величины его запасов. Уловы усача, до понижения уровня озера, достигали 200 ц. В 1934 г. всего было добыто 132 ц, а в 1935 г. — 243 ц (Павлов, 1938). Но, в дальнейшем запасы и, соответственно, уловы (без участия промысла) в связи с необратимым ухудшением условий естественного воспроизводства резко упали. В последующие годы этот вид утратил в Севане промысловое значение и стал встречаться в озере единично (Оганесян, Габриелян, 1997).

Храмуля

Биология севанской храмули. Севанский подвид обыкновенной храмули — *Varicorhinus capoeta sevangi*, обитает только в оз. Севан и является его эндемиком (фото 3.3.3).

Храмуля встречается по всему озеру до глубин 30–35 м. Весной и летом наиболее благоприятные условия обитания для храмули обеспечивают прогреваемые мелководья в юго-западной части озера, а также бухты, в которых есть достаточно обширные мелководные участки, куда храмуля начинает мигрировать в апреле с повышением температуры воды. В мае – июне часть половозрелых особей поднимается в речки для нереста, часть остается на озерных не-

рестилищах. В июле – августе храмуля вновь встречается на глубинах до 20 м. Осенью наблюдается второй подход к берегам, но в значительно меньшем количестве, чем весной. Зимой храмуля держится исключительно на глубинах.

До понижения уровня озера и в настоящее время храмуля размножается как в самом озере, так и в некоторых его притоках. Согласно М.А. Фортунатову и др. (1932) предполагалось существование двух рас храмули, различающихся по местоположению их нерестилищ — с речным икрометанием и с озёрным. Обычно речные нерестилища находились в реках с преобладанием снегового питания, с резкими колебаниями уровня, сильным прогревом лета и охлаждением зимой. Эти речки представляют собой противоположность другой группе речек, «форелевых» речек, с преобладанием родникового питания, несущим летом сравнительно холодные, а зимой тёплые воды. Однако в последние годы храмуля стала заходить на нерест и в реки с преобладанием родникового питания, считавшиеся раньше типично форелевыми нерестовыми реками (Оганесян и др., 1985).

По характеру икрометания, храмуля наиболее близка к литофилам, так как нерестится, в основном, на песчано-гравиевом и каменистом грунтах, а также на грунтах, сцементированных известковыми отложениями (Крыжановский, 1949). Икра храмули лишена клейкости и, следовательно, не прикрепляется к растительности, как большинство карповых рыб: отложенная на грунт, икра храмули хорошо развивалась на тех грунтах, где отсутствует примесь ила, затрудняющего развитие икры.

До понижения уровня озера храмуля относилась к растительноядным рыбам, в ее пищевом комке встречались диатомовые, сине-зеленые, зеленые водоросли, в качестве примеси отмечалась детрит, а также фрагменты личинок хирономид и организмов зоопланктона. Храмуля из-за своего характера питания занимала особое место в экосистеме водоема. В настоящее время для храмули характерна смена питания. Самки в возрасте 3–5 лет, а самцы в 3 года с питания планктоном переходят на детритофагию.

Храмуля относится к рыбам с относительно длительным жизненным циклом. Предельный возраст зрелых самцов в уловах в допусковой период составлял 14 лет, самок — 16 лет. Судя по пойманному в 1953 г. в районе р. Масрик одному экземпляру, храмуля может прожить до 20 лет, достигая длины 47 см (до конца чешуйного покрова) и массы тела 3.1 кг (Дадикян, 1986). К 1980-м гг. предельный возраст храмули в уловах снизился до 10 лет у самцов и 13 лет у самок.

Динамика численностью данного вида в оз. Севан сходна с динамикой численности других эндемичных видов озера, т.е. снижение до крайне низких величин. Сопоставление динамики уловов с межгодовыми изменениями численности храмули не позволяет отнести промысел к основным факторам, предопределяющим характер наблюдаемых популяционных изменений. Примечательно, что наиболее значительные изменения численности храмули хорошо согласуются с изменениями экологического режима озера (усиление процессов эвтрофирования, проявившееся к середине 1960-х гг.). Так, кривая динамики общей численности храмули в период с 1936 по 1965 гг. характеризуется

устойчивой тенденцией к снижению (сокращение численности с 20.5 до 11.2 млн. экз.) (рис. 3.3.1). Это, видимо, можно объяснить нарушениями условий воспроизводства популяции в результате снижения уровня озера (осушение части озерных нерестилищ, изменение гидрологического и экологического режима в местах нагула молоди).

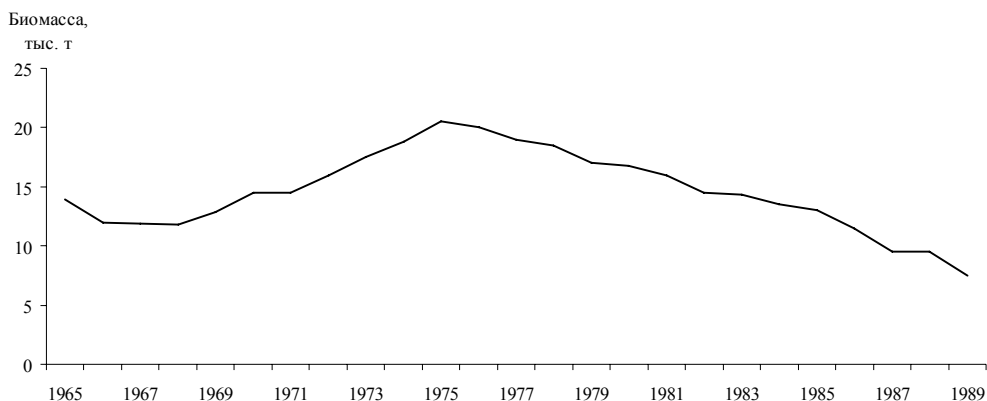


Рис. 3.3.1. Многолетняя динамика биомассы севанской храмули.

Во второй половине 1960-х гг. наблюдалось резкое возрастание численности храмули, продолжавшееся до середины 1970-х гг. (Малкин, 1971; Габриелян и др., 1990). Изменение состояния популяции в этот период было обусловлено, по-видимому, возрастанием уровня трофии озера, и, как следствие этого, улучшением условий обитания для карповых рыб (Решетников, 1980).

В последующие исследуемые годы колебания этих показателей были связаны, в основном, как с изменениями экологического режима озера под воздействием различных антропогенных факторов, так и с действием плотностных эффектов. К действию плотностных эффектов наряду со снижением продукции зоо- и фитопланктона могли быть отнесены и наблюдаемые в первой половине 80-х гг. снижения показателей роста рыб, указывающих на то, что в конце 1970-х – начале 1980-х гг. вновь произошли существенные изменения условий жизни храмули. Например, это совпало со снижением продукции зоопланктона, являющегося основным кормом для молоди храмули (до 3-х лет) (Габриелян и др., 1987). Так, снижение продукции зоопланктона в 1983–1984 гг., явившееся основной причиной массовой гибели сигов (Симонян, 1991), привело также к снижению численности молоди храмули, отразившемуся на ее общей численности (Gabrielyan, 1998).

С начала 1990-х гг., в связи с сокращением промысловых запасов храмули, ее уловы резко сократились: вылов производился только для целей искусственного воспроизводства на рыбзаводах. Со второй половины 1990-х гг. вылов этого вида в озере был полностью запрещен.

Современное состояние. В настоящее время, храмуля является единственным эндемиком оз. Севан, который относительно постоянно встречается в

сетных уловах браконьеров вместе с карасем, но значительно уступает ему в количестве (фото 3.3.4).

Сиг

Биология севанского сига. Истории заселения в оз. Севан сига-лудога и чудского сига посвящён целый ряд работ (Фортунатов, 1927; Фортунатов и др., 1932; Павлов, 1941; Маилян, 1957).

Основанием для вселения сигов в оз. Севан послужило мнение о том, что кормовые ресурсы озера недостаточно использовались местными рыбами. Севанские форели питались почти исключительно бокоплавами (до 95–99% по весу); храмуля предпочитала растительную пищу; усач, как и форели, питался в основном, бокоплавами. В результате другие организмы бентоса, такие как пиявки, хирономиды, моллюски, а также зоопланктон являлись практически неиспользуемым кормом.

С 1924 по 1927 гг. в озеро было выпущено около 12.5 млн. икринок и личинок сига — лудога и чудского сига примерно в равном соотношении. Уже в 1927 г. в уловах стали попадаться готовые к нересту особи, из чего было сделано заключение о наличии естественного нереста сигов в оз. Севан и выпуск был прекращен.

Типичными нерестилищами сигов стали участки озера в литорали с песчано-каменистым дном на глубинах от 0.5 до 2–3 м (Павлов, 1941). Икрометание проходило в ноябре – декабре при температуре, достигавшей к концу нерестового хода 6 °С. В массе созревание половых продуктов у самок наступало на 4-м году жизни (3+), единичные зрелые экземпляры встречались в возрасте 2+. Самцы в массе созревали на год раньше — на 3-м году жизни, но отдельные экземпляры созревали и на 2-м году.

Анализ роста сигов до понижения уровня оз. Севан показал, что самцы и самки растут одинаково быстро, имея наиболее интенсивный рост на первом году жизни. Рост сигов, в Севане, как линейный, так и весовой, значительно опережал рост сигов из исходных водоемов (Ладожского и Чудского озера), т.е. сига в оз. Севан нашли оптимальные условия обитания, что выразилось в быстром росте, ускоренном созревании, высокой воспроизводительной способности популяций (Фортунатов и др., 1932).

Морфологические исследования показали, что акклиматизированные в оз. Севан два подвида сигов (ладожский сиг-лудога — *Coregonus lavaretus ludoga*, из Ладожского озера и чудской сиг — *C. lavaretus maraenoides*) в течение длительного периода под влиянием своеобразных севанских условий среды приобрели новые качества, отличные от исходных форм, причём эти изменения наблюдаются как в систематических признаках, так и в их биологии (Маилян, 1957). Наряду с типичными формами сигов в уловах встречались отдельные особи, имеющие гибридные признаки. В дальнейшем чудской сиг исчез, а оставшийся был похож на сига-лудогу, однако отличался от исходной формы (Дадибян, 1986). Наличие в улове «промежуточных» форм, можно было объяснить гибридизацией в результате совпадения времени и мест нереста основных форм сигов, поскольку севанские сига не образовали обособленных стад лудога и чудского сига. Нерестовый подход к берегу начинался в первой

половине декабря, разгар хода приходился на вторую половину ноября, при этом соотношение чудского сига и лудогы на протяжении нерестового хода не менялось, несмотря на то, что первый считался «теплолюбивым», а второй «холодолюбивым».

Не исключено и наличие «искусственной» гибридизации в результате деятельностью рыбоводных заводов, которые с 1946 по 1950 гг. занимаясь искусственным оплодотворением, смешивали половые продукты, не разделяя их по принадлежности тому или другому си́гу.

После нереста до наступления весны сига находят на глубине. Весной с началом потепления поверхностных слоёв воды, начинается весенняя миграция сигов к берегам, которая достигает своего максимума во второй половине апреля в конце мая и в конце июня прекращается. Весенняя миграция севанских сигов носит исключительно нагульный характер, в ней участвуют как взрослые особи, так и молодь. Летом, с наступлением прогрева поверхностных слоев воды, сига опускались ближе ко дну. В летнее время зона глубин ниже 20 м являлась наиболее благоприятной для обитания сигов.

После полной натурализации и достижения высокой численности икрометание сигов происходило почти по всей береговой линии озера. Основные нерестилища сигов были расположены вблизи устья рек Гаварагет и Цаккар, в районе Мартуни, Цовинар, Цовак, в бухте Артаниш и небольших участках в Шоржинском и Севанском районах. Сига откладывали свои икринки на песчано-галечных грунтах от 0.5 м и глубже. Температура воды накануне нереста у берегов варьировала от 0.5 до 4.0 °С.

Первый улов сигов в оз. Севан был в 1925 г. и составил лишь 10 кг молоди. Во второй половине 1940-х гг. он увеличился в среднем до 96 ц. В 60-е гг. прошлого столетия улов сигов составлял уже более 1000 ц. За 30 лет (с момента вселения) удельный вес сигов в общих промысловых уловах увеличился от 0.2 до 12.0%. В дальнейшем, роль сигов в общем улове нарастала и в 1966–1970 гг. стала составлять 54.5% при общем улове 5384 ц.

По данным Р.А. Маиляна (1957), в 1952 г. в весенних уловах сига 54.8% приходилось на долю лудогы и 45.2% — на чудского сига. Лов сигов на Севане продолжался с конца марта по июль, и осенью — с конца октября до середины декабря. Весенние уловы базировались на молодых особях, осенью же, за исключением единичных неполовозрелых особей, промысел основывался на нерестящихся сигах. Весной вылавливался сиг от годовика до восьмилеток, осенью — от трёх до десятилеток (и в том, и в другом случаях — восемь возрастных групп).

По мере понижения уровня оз. Севан, складывались благоприятные условия для воспроизводства и жизни сигов, о чём свидетельствовали рост их численности и ежегодное увеличение уловов. Со второй половины 1960-х гг. сига становятся объектом промысла, несколько позже — основной промысловой рыбой, уловы которой в это время уже превышали 5 тыс. ц. В уловах весенне-летней путины встречались сига длиной от 18 до 55 см, в возрасте от 1 до 7 лет, реже 8 лет. Единично попадались особи длиной свыше 55 см, основу же промысла в эти годы составляли рыбы размером 20–30 см, преимущественно

годовики. На протяжении 1960-х гг. размерно-возрастная структура нагульных сигов заметно не нарушалась (Южакова, 1974), но в уловах нерестовых сигов изменения были более существенные. В 1966–1970 гг. в стаде значительно сократилась доля крупных рыб. По мере нарастания численности сигов происходило сокращение возрастного ряда и значительное омоложение стада, что было обусловлено, в основном, двумя причинами — высоким пополнением и возросшей интенсивностью промысла.

Предполагаемого нарушения условий воспроизводства из-за понижения уровня озера, способного привести к снижению численности (Маилян, 1957), не произошло. Вместо указанных П.И. Павловым (1947) и Р.А. Маиляном (1957) нерестилищ, которые к этому времени уже обсохли, появились новые, некоторые там, где ранее нерест не наблюдался (Тигранян, 1965). В это время численность сигов не только не снизилась, но продолжала расти, и особенно интенсивно после понижения уровня озера на 16–17 м (Южакова, 1979). При этом, несмотря на высокую численность сигов в 1960-е гг. средняя длина по возрастным группам была относительно стабильна, в то время как средний вес заметно снизился, что было связано с ухудшением пищевой обеспеченности сигов (Пивазян, 1972).

К концу 1960-х гг. сиви стали самой многочисленной рыбой в озере, что обуславливалось широким ареалом нагула, высоким темпом роста, пищевой пластичностью, ранним наступлением половой зрелости и значительной индивидуальной плодовитостью (Смолей, 1964; Пивазян, 1972). При относительно постоянной интенсивности промысла к началу 1970-х гг. стала проявляться тенденция к стабилизации запасов сигов, что подтверждалось, прежде всего, практически неизменной размерно-возрастной структурой нерестового стада.

Благодаря высокой экологической пластичности, на численность сига не сильно повлияли факторы, связанные с интенсификацией процесса эвтрофирования оз. Севан, которое началось с середины 1960-х гг. В озере появились изменения в кислородном и температурном режимах, началось заиление нерестовых субстратов, в связи с ускорением созревания производителей произошли изменения в качестве и количестве икры (Южакова и др., 1984).

Пик нереста севанских сигов стал приходиться на 10–20 декабря при температуре воды 4 °С, этот сдвиг был связан с изменением в температурном режиме озера обусловленным понижением его уровня. У самок стали отмечаться пропуски нереста, при этом количество самок с резорбированной икрой в отдельные годы колебалось от 5 до 24% от общего числа половозрелых самок (Смолей, Южакова, 1979). В результате понижения уровня и процесса заиления образовался дефицит пригодных для нереста участков. Это привело к значительной разнокачественности используемых нерестилищ по глубине и субстрату. В районе Норашена они располагались на каменистом грунте на глубине 17–20 м. В районах Аревик, Ласточка и Шоржи сиг нерестился на каменистых грунтах с известковыми образованиями в виде кристаллов, которые располагались на глубинах от 15 до 30 м. У Норадуса на галечнике с песком на 7–10 м, а в районах Цовинара и Карчахпюра на песчано-илистом грунте с большим количеством органических примесей на глубине 5–8 м. На нерести-

лищах с меньшими глубинами интенсивное заилие приводило к гибели икры (Рубенян, 1984).

На этом фоне в 1966–1970 гг. в нерестовом стаде стала сокращаться роль крупных рыб: доля самцов размерной группы 46.1–49.0 см составила в среднем 0.5% по сравнению с 4.2% в предшествующие 5 лет, а доля самок — 2.2% против 13.6%. Возрастной ряд нерестующих сегов сократился на две возрастные группы: из уловов выпали девяти и десятилетки. Модальной возрастной группой в нагульном стаде стали годовики, доля которых возросла до 60.8% от общего количества.

Но, как оказалось, не эвтрофирование стало основным негативным фактором, оказавшим критическое воздействие на состояние популяции сига в этот период. К значительному омоложению популяции сига привела высокая промысловая нагрузка. Это подтверждается тем, что трехлетний запрет (1971–1973 гг.) на лов сегов в период нагула в тех же экологических условиях привел не только к восстановлению размерно-возрастной структуры популяции, но и к дальнейшему увеличению их численности.

Контрольный лов сегов закидными неводами в нагульный период 1972–1973 гг. показал, что в уловах опять стали преобладать крупные рыбы размером от 35 до 45 см (72.9 и 81.8%), в то время как в 1968–1970 гг. они составляли лишь 30.2%. Наличие большого количества крупных рыб в нагульном стаде объяснялось их накоплением в течение запретного периода (Смолей, 1979). Средний возраст нагульных сегов увеличился с 2.2 (1968–1970 гг.) до 3.5 (1975 г.). Модальными возрастными группами стали трех- и четырехгодовики (до 70%). Высокая доля рыб длиной 35–45 см (83.7%) в уловах сохранялась до 1975 г.

В 1975 г. на озере для добычи сегов было введено новое орудие лова — кошельковый невод, что в первые годы благоприятно сказалось на структуре нагульного стада сегов, т.к. с его использованием, в основном, вылавливалась крупная отнерестившаяся рыба. На долю кошельковых неводов, применяемых в весенне-летний (нагульный) и осенний (преднерестовый) периоды, в отдельные годы приходилось до 82% от годового вылова (при ежегодном изъятии 1.0 тыс. т). В результате, интенсивный лов сига кошельковыми неводами снова привел к существенным изменениям в структуре популяции (Смолей и др., 1985). К концу 1970-х гг. опять появилась тенденция к снижению средних значений длины, веса и возраста. Уже к 1979 г. самцы размерной группы 46.1–49.0 см составили 0.2%, самки — 1.4%, затем самцы этой размерной группы полностью исчезли из уловов, а самки встречались единично.

В первой половине 80-х гг. прошлого века в уловах кошельковыми неводами в период нагула сегов преобладали особи длиной 34–37 см, составившие в 1983–1984 гг. более 40%, по сравнению с 3.6–8.2% в середине 1970-х гг. Почти в 10 раз сократилась доля рыб длиной 40–43 см и более (с 58.8% в 1975 г. до 5.2% в 1984 г.).

В 1975–1980 гг. высокая промысловая нагрузка (Южакова, Снетков, 1983) привела к дальнейшему омоложению (из уловов выпали семилетки, снизилась роль шестилеток) и возрастной состав нагульного сига в 1980-е гг. был пред-

ставлен только пятью возрастными группами, тогда как в 40–50-х гг. в уловах было 10 возрастных групп, а 9–10-летки доминировали в нерестовых скоплениях (Павлов, 1947; Маилян, 1957).

Следует отметить, что нарастание интенсивности промысла сига, особенно в годы эвтрофирования водоема, явилось одной из основных причин резкого омоложения его промыслового стада. В уловах сига стали превалировать впервые нерестующие особи.

Негативные явления в популяции сига, связанные с увеличением промысловой нагрузки, усугубило существенное снижение кормовой базы, что оказало определяющее влияние на состояние популяции сига в начале 1980-х гг. В этот период произошло 3-х кратное уменьшение первичной продукции (Парпаров, 1984) по сравнению периодом 1975–1978 гг. Снижение уровня первичной продукции привело к значительному уменьшению продукции зоопланктона и зообентоса. В изменившихся условиях индексы наполнения желудков сигов упали в 2–3 раза. Значение зоопланктона в годовом рационе увеличилось с 46 до 80%. В пелагиали в апреле – июне около 35% исследованных сигов имели пустые желудки. В результате уменьшение накормленности сига привело к ухудшению состояния их запасов, о чем свидетельствуют ухудшение биологических показателей и рост естественной смертности в популяции сига (Пивазян, 1984; Южакова и др., 1984), что в конечном итоге стало причиной массовой гибели сигов в 1983–1984 гг.

Массовую гибель сига в оз. Севан в середине 1980-х гг., приведшую к значительному снижению запасов сига в озере (рис. 3.3.2) необходимо связывать, прежде всего, с глубокими экологическими изменениями в их среде обитания, определяемыми понижением уровня и эвтрофированием водоема.

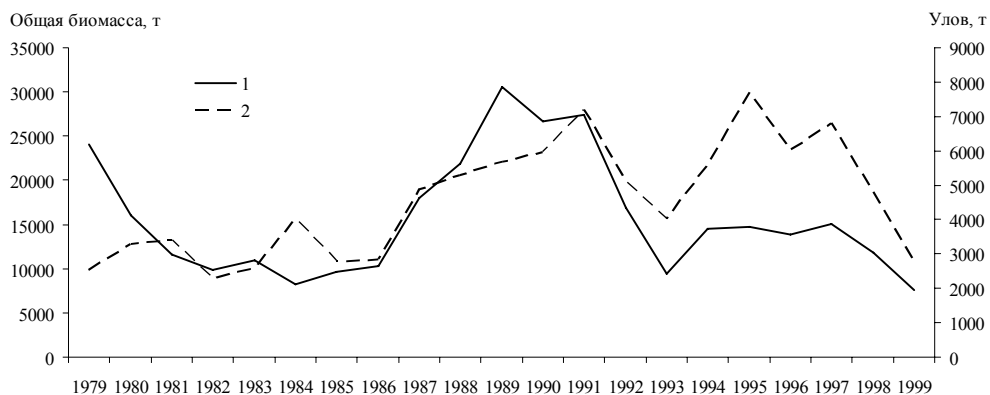


Рис. 3.3.2. Многолетняя динамика общей биомассы сига (1) и его уловов (2).

С целью разрядить популяцию сига в условиях дефицита корма в течение 1984–1986 гг. величина промысловых уловов была увеличена на 50–60% против первоначального плана. В дальнейшем массовая гибель сигов в озере перестала наблюдаться, и стала прослеживаться тенденция к улучшению их биологических показателей.

Во второй половине 1980-х гг. показатели первичной продукции, а вслед за ней и параметры кормовой базы рыб — зоопланктона и зообентоса — подвергались резким колебаниям, однако, с определенной тенденцией к увеличению. Анализ питания сига в 1987 г. и в 1990 г. позволил отметить увеличение интенсивности питания сига, особенно, в период осеннего нагула, совпадающего по времени с наиболее высокими биомассами зоопланктона. Улучшение обеспеченности пищей сига сопровождалось оптимизацией их биологических показателей и возрастанием численности и биомассы (рис. 3.3.2).

Наибольшие значения общей биомассы популяции сига были наблюдаемы в 1989–1991 гг., когда эти значения колебались в пределах 27.7–30.6 тыс. т; впоследствии, наблюдалось резкое сокращение этих значений до 1993 г. (Gabrielyan, 1998; Gabrielyan, Khosrovyan, 2004). Причиной такого сокращения является возрастание интенсивности нелегального лова сига, который в 1980-е гг., превышал государственный промысел в 2–3 раза, в начале 90-х гг. — в 4–5 раз, а в 1994–95 гг., соответственно, в 9 и 12 раз (рис. 3.3.3).

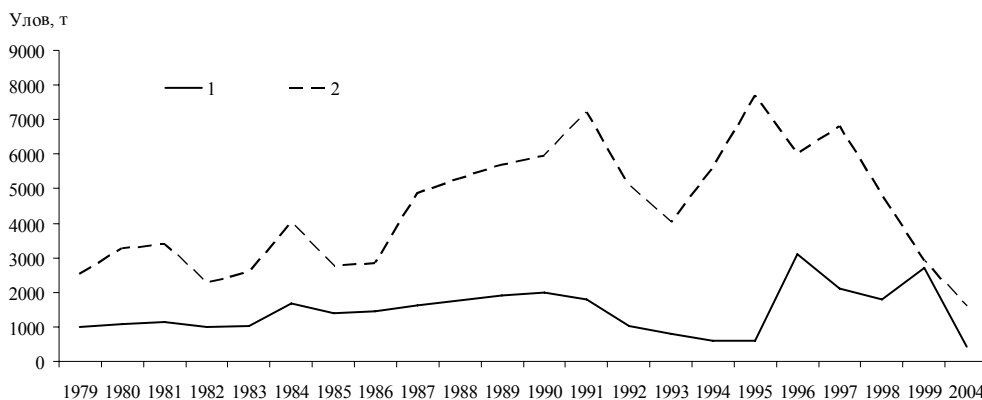


Рис. 3.3.3. Многолетняя динамика официального улова (1) и общего вылова с учетом неофициального промысла сига (2).

На это указывает и величина коэффициента эксплуатации, которая в период с 1994 г. стала превышать 1 (рис. 3.3.4), т.е. начиная с этого года, вылавливалось больше рыбы, чем позволяла величина промыслового запаса. Это значит, что начиная с 1994 г. под высоким промысловым прессом находилась не только промысловая популяция сига, но также и пополнение, благодаря которому в 1994 и 1997 гг. и наблюдалось увеличение уловов (рис. 3.3.4).

Усугубило ситуацию введение в 1996 г. лицензионной системы лова сига, которая привела к раздроблению относительно крупных промысловых организаций на большое количество мелкие и привлечению в промысел тех, кто до этого промыслом не занимался, но вынужден был заняться в условиях сложной экономической ситуации и безработицы. В дальнейшем это вызвало резкое увеличение браконьерства.

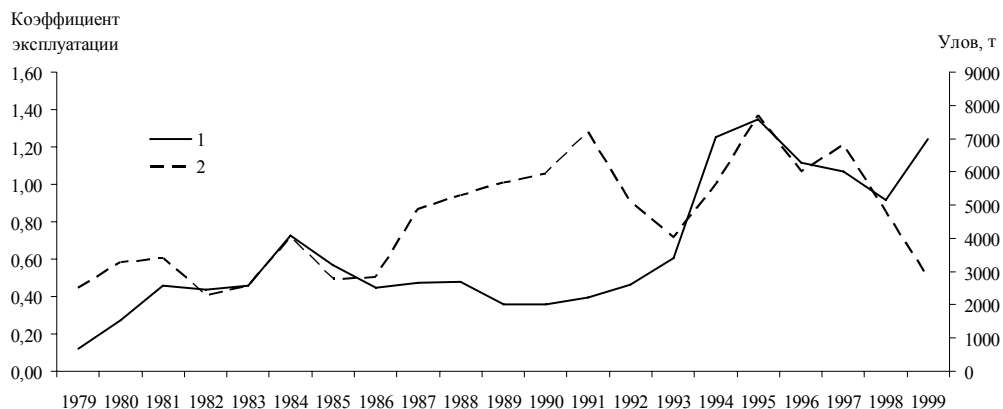


Рис. 3.3.4. Многолетняя динамика коэффициента эксплуатации популяции сига (1) и его общий вылов (2).

Кроме того, это привело к снижению достоверности не только неучтенного, но и официального улова сига в озере, и послужило причиной практически полного отсутствия промысловой статистики на современном этапе.

Современное состояние. Из-за отсутствия промысловой статистики реальная оценка современного состояния популяции севанского сига была возможна только на основании прямых ежегодных наблюдений. Для этих целей, начиная с 2005 по 2009 г. проводились совместные исследования с участием сотрудников Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук и Института гидроэкологии и ихтиологии национальной академии наук республики Армения.

Для определения ихтиомассы и изучения распределения рыб использовалась современная гидроакустическая техника. Общая протяженность галсов гидроакустической съемки на оз. Севан ежегодно составляла около 250 км (из них 110 км на Малом Севане и 140 на Большом).

Поскольку официальный лов сига на озере давно закрыт, а промысловая база за это время пришла в негодность, организация контрольного лова была связана с большими трудностями, контрольный лов с использованием кошелькового невода удалось организовать только в 2005 г. (фото 3.3.5, 3.3.6). Определенная информация о состоянии рыбных запасов озера поступала при исследовании браконьерских уловов, что удавалось сделать при содействии сотрудников Национального парка «Севан».

Полученные в 2005 г. результаты были сравнены с данными сходных исследований проведенных на озере сотрудниками Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук Л.К. Малиным и А.Г. Поддубным в 1983 г.

Контрольный лов кошельковым неводом показал, что при полном сходстве неводов использованных в 1983 и 2005 гг. (длина – 600 м, высота — 80 м) по конструкции и размерам средний улов на усилие отличался в десятки раз. В 1983 г. средний улов за одно притонение составил 400 кг. Средний улов на

усилие для кошелькового невода в 2005 г. составил только 16 кг, т.е. в 25 раз меньше. При этом плотность скопления обловленного в 1983 г. составляла 357 кг/га, и оно выделялось своей плотностью на общем фоне, т.к. на ближайших участках плотность сига была ниже и составляла около 200 кг/га. Тогда как в 2005 г. было обловлено скопление плотностью 14.9 кг/га, и это было единственное скопление на прилегающей акватории, где сиг отсутствовал вообще.

В улове 2005 г. встречались особи длиной от 17.0 см до 49 см и весом от 45 г до 1500 г (Герасимов и др., 2006). Доминировали особи длиной 18 см и 31–33 см (табл. 3.3.1).

Таблица. 3.3.1. Размерный состав и средняя масса сига озера Севан из неводного улова в октябре 2005 г.

Длина (см)	17.0	18.0	19.0	20.0	25.0	27.0	29.0	30.0	31.0	32.0
Масса (г)	45	57	64	73	185	230	285	330	338	405
%%	1.6	12.4	7.0	1.1	0.5	1.1	1.1	0.5	14.0	19.1
Длина (см)	33.0	34.0	35.0	36.0	38.0	39.0	40.0	41.0	42.0	43.0
Масса (г)	488	558	590	623	690	777	920	975	985	1060
%%	15.1	7.0	2.2	2.2	1.1	3.8	2.2	1.6	3.8	0.5
Длина (см)	44.0	47.0	49.0							
Масса (г)	1235	1310	1510							
%%	1.1	0.5	0.5							

Предельные размеры были больше, чем в 1980-х гг., но доминирующая группа уступала по размерам: в 80-е гг. доминировали особи размером 34–37 см. Связано это с тем, что основу осеннего улова 2005 г. составляли рыбы в возрасте 1+ (98%), большинство из которых готовы были нереститься в текущем году (фото 3.3.7). Следовательно, к 2005 г. сильное промысловое воздействие привело к значительному омоложению нерестовой части популяции, с другой стороны, в условиях низкой численности сига кормовые ресурсы не лимитировали его темп роста.

Исследования, проведенные с помощью гидроакустической техники, указывают на катастрофическое снижение численности сига в озере (Герасимов и др., 2006). Осенью 2005–2009 гг. распределение сига, как и в 1983 г., ограничивается пределами глубоководных участков Малого и Большого Севана (рис. 3.3.5–3.3.8).

Но, за период прошедший со съемки 1983 г. и до съемки 2005 г. общая ихтиомасса (т) и средняя плотность рыб (кг/га) на оз. Севан уменьшилась в 17 раз (рис. 3.3.5–3.3.6, табл. 3.3.2, 3.3.3, 3.3.4). Все приведенные рисунки имеют разные шкалы плотности рыб. Так, если на рис. 3.3.5 для демонстрации распределения рыб в 1983 г. использовалась шкала с максимальной плотностью 300 кг/га, то на рис. 3.3.6 для 2005 и 2006 гг. — 25 кг/га, а на рис. 3.3.7 и 3.3.8 для 2007–2009 гг. — только 5 кг/га.

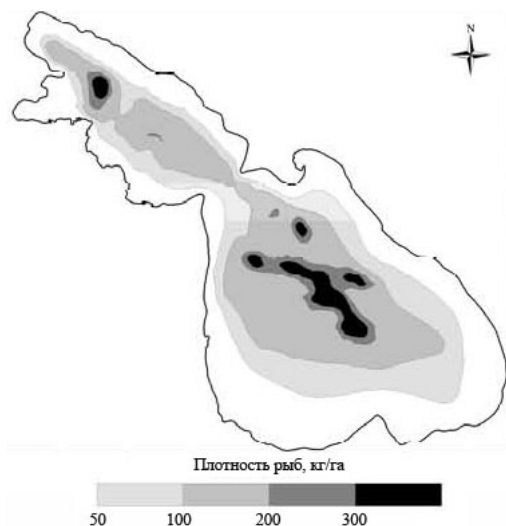


Рис. 3.3.5. Диаграмма пространственного распределения рыбного населения оз. Севан (по данным гидроакустической съемки в 1983 г.). Снизу приведена шкала плотности рыб — максимальная плотность 300 кг/га.

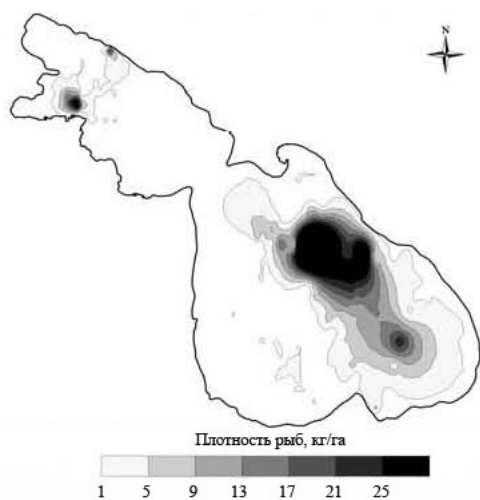


Рис. 3.3.6. Диаграмма пространственного распределения рыбного населения оз. Севан. Слева — по данным гидроакустической съемки в октябре 2005 г, справа — в октябре 2006 г. Снизу приведена шкала плотности рыб — максимальная плотность рыб 25 кг/га.

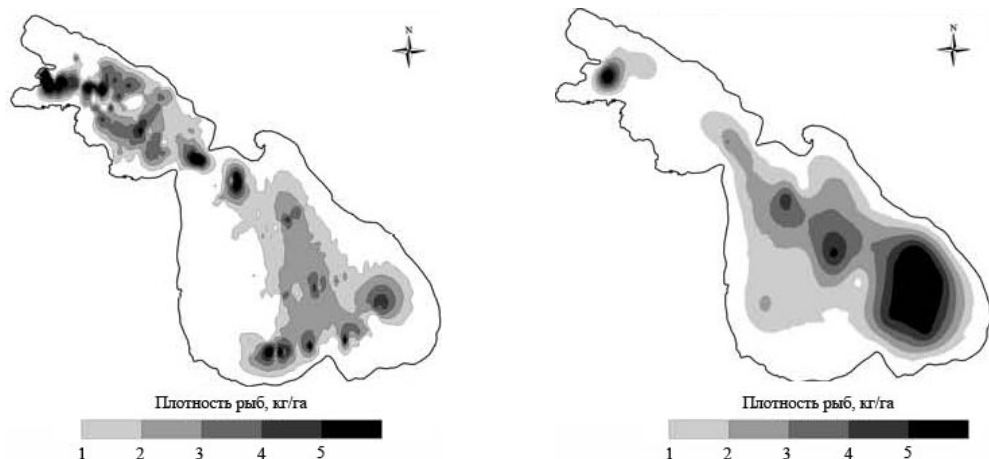


Рис. 3.3.7. Диаграмма пространственного распределения рыбного населения оз. Севан. Слева — по данным гидроакустической съемки в октябре 2007 г., справа — в октябре 2008 г. Снизу приведена шкала плотности рыб — максимальная плотность — 5 кг/га.

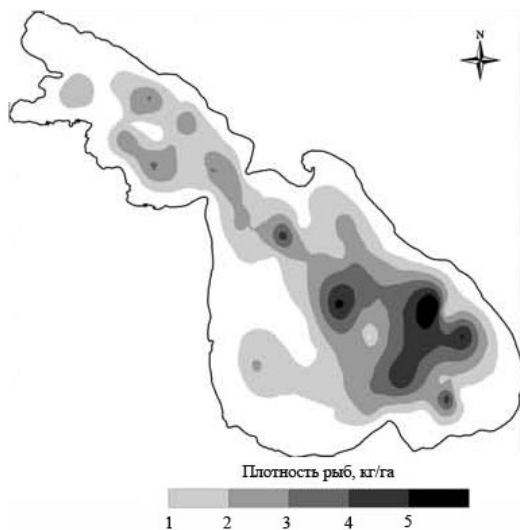


Рис. 3.3.8. Диаграмма пространственного распределения рыбного населения оз. Севан в октябре 2009 г.

Таблица 3.3.2. Общая ихтиомасса и средняя плотность рыб в оз. Севан по данным гидроакустических съемок 1983 г. и 2005–2009 гг.

Год	Общая ихтиомасса, т	Средняя плотность рыб, кг/га
1983	10788	87
2005	625	5
2006	253.6	2.0
2007	205.8	1.6
2008	366.4	2.9
2009	278.6	2.2

Некоторое увеличение численности рыб в озере, отмеченное в 2008 г. (табл. 3.3.2, рис. 3.3.11), связано не с увеличением численности рыб в озере, а с тем, что в этом году удалось сделать более подробную съемку мелководий (до этого не удавалось из-за большого количества сетей и раколов на участках акватории с глубинами менее 15 м), где в значительном количестве встречается карась. Съемки глубоководных участков в 2006, 2007 и 2009 гг. указывают на то, что ихтиомасса в части озера, где встречается сиг, в этот период стабилизировалась на уровне 200–300 т (табл. 3.3.2). В мелководной части озера, где сиг в это время не встречается, ихтиомасса рыб, в основном карась, составляет 60–100 т.

Таблица 3.3.3. Средняя плотность рыб в Малом и Большом Севане по данным гидроакустических съемок 2005–2009 гг.

Год	Средняя плотность рыб, кг/га	
	Малый Севан	Большой Севан
2005	3.87	5.2
2006	4.56	1.06
2007	2.22	1.38
2008	1.89	3.18
2009	2.03	2.21

Таблица 3.3.4. Общая ихтиомасса в Малом и Большом Севане по данным гидроакустических съемок 2005–2009 гг.

Год	Общая ихтиомасса, т	
	Малый Севан	Большой Севан
2005	129.5	496.5
2006	152.5	101.1
2007	74.2	131.6
2008	63.2	303.2
2009	67.9	210.7

Наиболее наглядной иллюстрацией различий плотности скоплений сига зарегистрированных эхолотом в 1983 и 2005 гг. являются фрагменты эхограмм (Герасимов и др., 2006). На них видно, что 1983 г. скопление сига в Малом Севане занимало диапазон глубин от 20 до 45 м (рис. 3.3.9), а в Большом Севане от дна до 15 м (рис. 3.3.11). В этот период вертикальное распределение плотных скоплений сига ограничивалось двумя основными факторами. Нижняя граница нахождения сига определялась содержанием в воде кислорода. В августе – октябре в Малом Севане высота слоя воды с содержанием кислорода менее 5 мг/л может достигать 20–30 м от дна, а в Большом Севане в отдельные годы — 15 м при содержании кислорода менее 1 мг/л (Гезальян, 1983). Верхняя граница определяется вертикальным градиентом температур. Сиг, stenothermный холодноводный вид, в дневное время сиги придерживался слоя с колебаниями температур не более ± 2 °C, только после захода солнца часть стада рыб (20–40% от общей численности) поднималась в верхние слои гипolimниона с

возможным выходом и в металимнион. Температурный диапазон у рыб, совершающих вертикальные миграции, увеличивается при этом до $\pm 4^\circ\text{C}$ (Поддубный, Малинин, 1988).

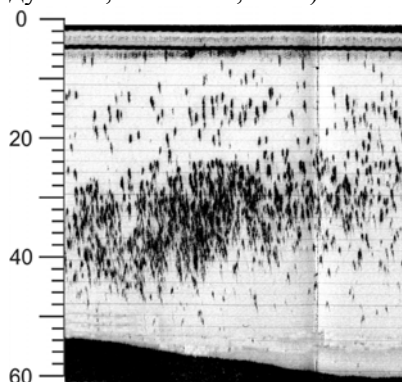


Рис. 3.3.9. Малый Севан, эхограмма 1983 г. (съемку проводил Л.К. Малинин). Слева — шкала глубины в метрах.

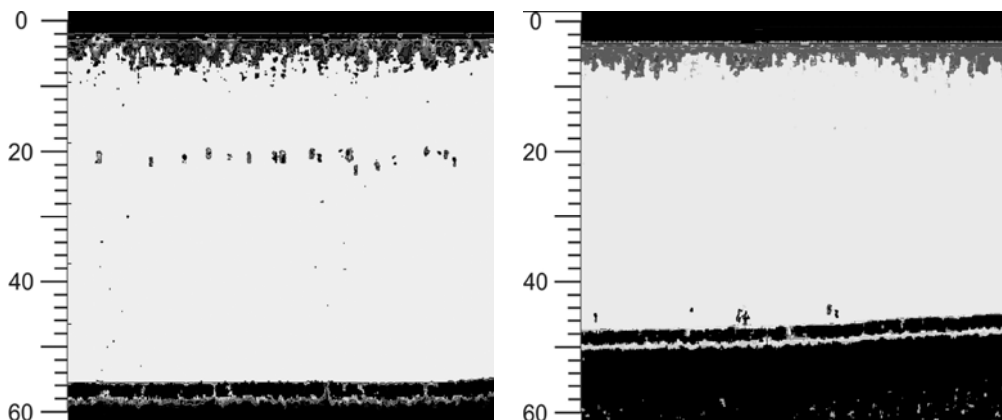


Рис. 3.3.10. Малый Севан, эхограмма 2005 г. Слева — рыбы в слое от 19 до 22 м, при общей глубине 58 м. Справа рыбы у дна на глубине 41–44 м. Слева от рисунков — вертикальная шкала глубины в метрах.

В 2005 г. при снижении плотности скоплений сига в 17 раз, его небольшие стаи в Малом Севане придерживались очень узкого диапазона глубин 19–23 м (рис. 3.3.10), небольшое количество рыб встречалось у самого дна. В большом Севане диапазон глубин был шире от 12 до 20 м и рыбы чаще встречались у дна.

В 1983 г. гидроакустическая съемка проводилась на участках озера с глубинами более 5–7 м. Контрольные обловы кошельковым неводом проведенные в то время в Малом Севане показали, что сиг составлял не менее 98% от всей биомассы пелагических рыб. Форель, храмуля встречались здесь единично, в большей степени, они придерживались литоральной и сублиторальной зоны. Таким образом, в 1983 г. можно было с высокой степенью вероятности утверждать, что приводимые данные о распределении рыб относятся, прежде всего, к распределению сегов.

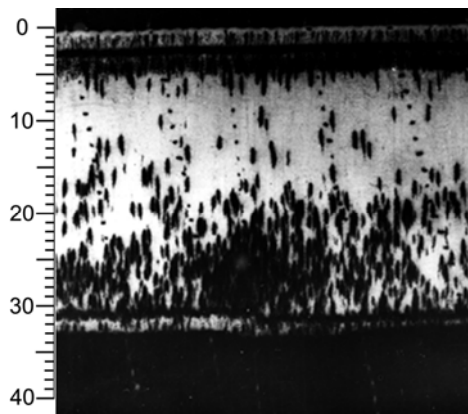


Рис. 3.3.11. Большой Севан, эхограмма 1983 г. (съемку проводил Л.К. Малинин). Слева — шкала глубины в метрах.

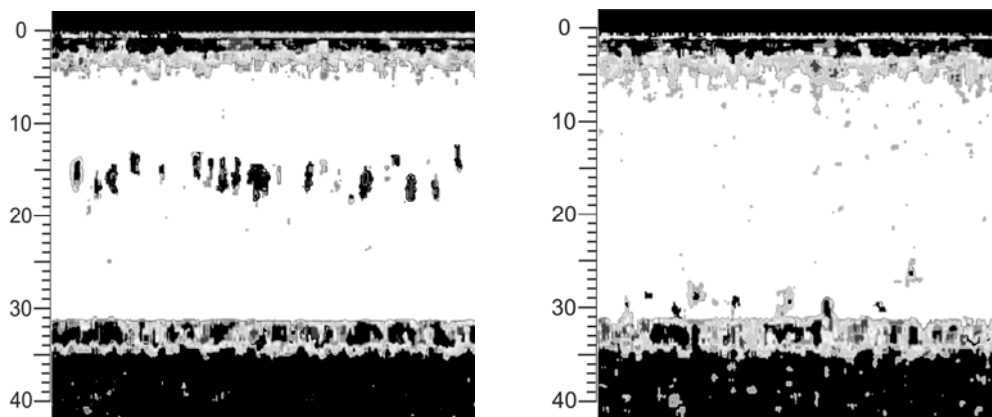


Рис. 3.3.12. Большой Севан, эхограмма 2005 г. Слева — рыбы в слое от 13 до 18 м, при общей глубине 31 м. Справа рыбы у дна на глубине 30 м. Слева от рисунков — вертикальная шкала глубины в метрах.

Во время съемок 2005–2009 гг. такой уверенности уже не было, поскольку в последнее время прослеживается явная тенденция выхода крупного карася в пелагическую зону озера, где он питается исключительно планктоном. Если в 2005 г. она была менее выражена, то с каждым последующим годом количество карася в пелагиали росло. Начиная с 2006 г., наблюдается относительная стабилизация величины общей ихтиомассы, но, качественный состав рыб в озере явно меняется в сторону доминирования карповых и, в первую очередь, карася.

Проиллюстрировать эту тенденцию можно динамикой видового состава рыб в браконьерских сетных уловах, которые ежегодно удавалось наблюдать в глубоководной части Большого Севана. В период 2005–2006 гг. уловы состояли исключительно из сига с небольшой (около 5%) примесью карася (фото 3.3.8). В 2007 г. количество карася в уловах увеличилось в среднем до 30–40% (фото 3.3.9). В 2008 и 2009 гг. в браконьерских лодках открыто лежал уже только карась и храмуля (фото 3.3.10). То незначительное количество сига,

которое попадалось в эти же сети, пряталось. О наличие сига в озере можно было судить по тому, что он периодически появлялся в продаже на местном рынке, но его цена с 2005 года возросла в несколько раз.

Карась

Биология севанского карася. Карась проник в оз. Севан в начале 1980-х гг. (Оганесян и др., 1985). По всем морфологическим показателям он наиболее близок к карасю масисского рыбного хозяйства, что позволяет предполагать, что именно из этого хозяйства серебряный карась попал в оз. Севан (Пипоян, 1993).

Карась в массе встречается по всему побережью оз. Севан на небольших глубинах, а также в период нереста заходит со зрелыми гонадами в речки Личк, Цаккар, Масрик, Аргичи и др. Половозрелость карася наступает на третьем году жизни при длине тела 14–15 см и массе 85–95 г. Основная часть рыб размножается на 4-м году жизни.

В оз. Севан популяция карася представлена почти исключительно самками, самцы в ней составляют менее 1% (Смолей и др., 1987). По данным С.Х. Пипояна (1993), в 1989–1990 гг. половозрелые самцы составляли от 3% в прибрежных зонах Мартунинского района до 10.5% в р. Карцахпюр, составляя, в среднем, 4.4% от общего числа рыб в улове.

Самки карася нерестятся одновременно и в тех же местах, что и другие карповые рыбы озера — храмуля и усач, т.е., «партнерами» карася могут являться самцы храмули и усача. В условиях оз. Севан серебряному карасю свойственно порционное размножение, при котором выметывается икра 2–3 генераций, в зависимости от возраста. Абсолютная плодовитость карася колебалась от 14.8 до 168.9 тыс. икринок, составляя, в среднем 74.5 тыс. икринок.

Проникновение карася в оз. Севан, полифага по характеру питания, могло усугубить те негативные изменения в кормовой базе лососевых и карповых рыб озера, которые стали прослеживаться, начиная с середины 80-х гг. прошлого столетия

На Варденисском участке озера карась питается в основном личинками хи-рономид (52%) и детритом (46%), при этом интенсивность питания, судя по индексам наполнения кишечника в три раза выше, чем в районе Аргичи — 42%. Караси, нагуливающиеся в Цовагюхской бухте, питались исключительно зоопланктоном.

По характеру питания карась имеет значительное сходство со всеми рыбами озера, при этом на первом году жизни с сигом и храмулей, старшие возрастные группы — с храмулей и, возможно, с усачем. Отмеченное высокое пищевое сходство при быстром росте численности карася может нанести некоторый вред популяциям рыб — аборигенов, снизив обеспеченность их пищей.

В промысловых уловах закидными неводами в мае – июне 1986–1989 гг. встречались караси длиной 10–27 см, доминирующей группой были рыбы с размерами от 13.0 до 19.4 см и весом от 111 до 332 г. В уловах из р. Аргичи караси были более крупными и представлены лишь половозрелыми особями со средними размерами около 19 см и весом до 300 г. (фото 3.3.11).

Являясь рыбой неприхотливой и пластичной к внешним условиям среды, карась за сравнительно небольшой срок (1983–2005 гг.) стал одним из доминирующих видов оз. Севан. Так, в 1983 г. отмечались первые единичные случаи поимки карася, в 1986 г. его уловы составили 1.4 т, в 1987 г. — 8.2 т, в 1990 г. — 52 т, а уже к 2005 г. они составляли уже более 200 т в год, занимая второе место после сига.

Современное состояние. В последние годы на фоне снижения численности сига прослеживается явная тенденция выхода крупного карася в пелагическую зону озера, где он питается исключительно планктоном. Осенние сетные уловы к 2009 г. стали состоять практически из одного карася с небольшим количеством храмули (фото 3.3.12).

Этому способствует и современный феномен распределения зоопланктона в озере. С осени 2005 г. были отмечено, что в пелагиали наблюдаются более высокие величины численности и биомассы зоопланктона, чем на литорали (Крылов и др., 2008), хотя ранее было показано, что планктонные сообщества мелководий количественно преобладали над глубоководными (Мешкова, 1953; Никогосян, 1986; Симонян, 1991). Подобные изменения, очевидно, связаны с тем, что в пелагиали резко снизилась численность основного потребителя планктона — сига, а в литорали лимитирующим фактором его развития в настоящее время выступает многочисленная популяция карася.

Особенности воспроизводства и питания карася в оз. Севан позволяют предполагать, что в условиях маловидовой севанской ихтиофауны этот новый вид способен еще дальше наращивать свою численность, что подтверждается резким увеличением его уловов к концу 2000-х гг.

Можно предполагать, что наряду с интенсивным выловом, повышение уровня оз. Севан и его олиготрофикация, в дальнейшем, явится естественным фактором, сдерживающим распространение карася — типичного обитателя заросших и богатых органикой водоемов. Однако, на начальном этапе повышение уровня, в период затопления почв и растворения, содержащихся в них биогенов, может стать причиной сохранения и даже увеличения численности данного вида.

Значительную роль в регулировании численности карася на современном этапе играет армянская чайка — *Larus armeniacus*. Кроме того, что карась является одним из объектов питания этой рыбоядной птицы, она вместе с карасем участвует и в цикле развития паразита *Ligula intestinalis*. В оз. Севан цестодой *L. intestinalis*, в основном, были заражены мальки храмули размером 20–60 мм, питающиеся веслоногими рачками (*Cyclops strenuus*) (см. раздел 3.6), в которых находится процеркоидная стадия паразита. После спуска озера степень заражения лигулой молоди храмули повысилась до 85% (Минасян, Бегоян, 1971 – цит. по: Воропаева и др., см. раздел 3.6). Молодые рыбы, которые были сильно инвазированы, не достигая половой зрелости, погибали или вылавливались ихтиофагами. Обнаружение в последнее время плероцеркоидов лигул в полости тела карасей свидетельствует о переходе паразита на нового хозяина (см. раздел 3.6.). Карась был привнесен в озеро в 1983 г., однако, как хозяин *L. intestinalis* он был отмечен только в 1998 г. По нашим наблюдениям

в 2008 г. практически вся молодь карася, наблюдаемая на мелководьях оз. Севан, была заражена этим паразитом, при этом наблюдалась ее массовая гибель. Судя по тому, что в 2009 г. на прибрежных мелководьях карась практически отсутствовал, вспышка заболевания, вызванная этим паразитом, привела к значительному снижению его численности (фото 3.3.13).

В современных условиях оз. Севан, безусловно, необходима разработка мероприятий по подавлению этого нежелательного вида в севанской ихтиофауне. Но, на наш взгляд основное внимание надо уделять биологическим методам борьбы с ним, поскольку мероприятия типа мелиоративного отлова, сами связаны с массой отрицательных воздействий на рыбное население водоема, которые обусловлены рядом негативных человеческих черт.

На современном этапе, в условиях беспрецедентного браконьерства и последствий многократных изменений уровня, многочисленная популяция карася в ряду негативных факторов стоит далеко не на первом месте. Практически полностью разрушенное уникальное севанское рыбное сообщество, в котором ранее преобладали рыбы-эндемики, в настоящее время вряд ли испытывает определяющее отрицательное воздействие от увеличения численности популяции карася.

Наоборот, карась в настоящее время является в определенном смысле буферным видом. Благодаря этому виду сохраняется численность популяции армянской чайки, поскольку другой массовый кормовой вид для этой рыбоядной птицы сейчас отсутствует. Карася используют для приманки в раколовках при промысле севанских раков, если учесть, что в настоящее время ежегодный официальный вылов рака в озере составляет 200 т, и эта цифра считается существенно заниженной (Gabrielyan, Novhanissian, 1998), можно представить, сколько карася идет на приманку. Отсутствие карася, очевидно, привело бы в этом случае к окончательному уничтожению храмули, единственному еще относительно часто встречающемуся в уловах виду-эндемику оз. Севан.

В перспективе, в случае успешности мероприятий по восстановлению численности более ценных видов севанских рыб, роль карася в межвидовых отношениях, очевидно, возрастет. Можно ожидать определенного обострения пищевой конкуренции с усачем и храмулей. Несмотря на проникновение карася в пелагиаль озера, крайне сомнительна возможность его конкурентных отношений с сигом, поскольку сиг является гораздо более эффективным планктофагом, а кроме того, у карася и сига сильно отличаются диапазоны избираемых температур. Трофическое взаимодействие между карасем и форелью способно выйти на уровень отношения хищник – жертва, поскольку ранняя молодь карася может послужить для них хорошим кормовым объектом, правда, из-за высокотелости карасей они будут быстро выходить из-под пресса этих хищников.

Динамика уловов

Оценивая рыбохозяйственную продуктивность Севана в период его естественного состояния, т.е. до понижения уровня, можно отметить, что уловы на

единицу площади в оз. Севан были незначительны и позволяли отнести Севан к малопродуктивным озерам.

До начала понижения уровня оз. Севан его рыбное сообщество состояло в основном из севанской форели, несколько меньшее значение имела храмуля. Распределение уловов рыб в течение года было далеко неравномерным. В период наибольшего охлаждения озера — в феврале и марте — рыболовство, в основном, прекращалось, в это время происходил только лов нерестового зимнего ишхана. В начале апреля начинался лов ишхана закидными неводами, сначала исключительно средних особей, массовый же лов ишхана начинался с середины мая. К началу июня отмечался массовый подход мелкого ишхана, максимум его приходился на середину июня. Ловы нерестового летнего ишхана в реках Цаккаре и Макенис начинались в мае, достигали максимума к середине июня и заканчивались к середине июля. В августе рыболовство прекращалось по всему озеру и возобновлялось с середины октября.

Осенний подход к берегам нагульной форели, несравненно менее интенсивный, чем весенний, продолжался до конца ноября. В конце сентября — начале октября в реках начинался лов нерестовой гегаркуни — в основном в реках Гаварагет, Цаккар, Макенис и Масрик, который продолжался до января. В октябре — ноябре проходил лов нерестового боджака озерными накидками.

Лов зимнего ишхана в северо-западной части озера продолжался с начала ноября до середины декабря, в юго-восточной — с начала января до конца марта.

Уловы храмули начинали расти с конца мая, достигали максимума в середине июня и продолжались до конца июля. В начале сезона храмуля ловилась закидными неводами, с середины июня — в массе она заходила в речки, где вылавливалась тарпами.

Севанское рыболовство до понижения уровня озера характеризовалось резким доминированием активных орудий лова (закидные неводы и накидки) над ставными. Так, в 1930 г. лов закидными неводами составлял 72% улова, лов накидками и тарпами в речках — 19.6%, накидками в озере — 5.3%, а ставными сетями только — 3.1% (Фортунов и др., 1932). В таблице 3.3.5 приводится распределение уловов по отдельным орудиям лова в период до спада уровня.

Таблица 3.3.5. Распределение уловов рыб по отдельным орудиям лова до понижения уровня оз. Севан, %

Рыба	Закидные невода	Ставные сети	Накидки в озере	Речной лов
Нагульные форели	43.2	2.0	-	-
Нерестовые форели	2.6	65.5	99.4	54.9
Храмуля, усач	53.5	31.2	0.6	45.1
Сиги	0.1	1.3	-	-

В 1930 г. в неводных уловах в озере наибольшую долю занимала храмуля, несколько меньшую — ишхан, в прилове были другие нерестовые форели.

Уловы озёрных накидок — это почти исключительно нерестовый боджак, речных накидок — храмуля, нерестовые гегаркуни и летний ишхан.

В уловах нагульной форели в 1920-х гг. позволял отметить, что наибольшее количество пойманных особей относилось к боджаку (34.9%), несколько меньшее значение имел гегаркуни — 26.8%, оставшееся количество поровну относилось к зимнему ишхану и летнему ишхану. В уловах ишхана встречались особи длиной от 10 до 60 см, модальными размерами были 20–40 см. В возрастной характеристике уловов нагульной форели встречались особи в возрасте от 2+ до 7+, но преобладали четырёхлетки и пятилетки (Фортунатов и др., 1932).

Как уже отмечалось выше, храмуля в период до понижения уровня озера являлась вторым по значимости объектом рыбного промысла. Лов храмули происходил круглый год — в зимние месяцы ставными сетями, в основное время — неводами, накидками, тарпами, но распределялся лов в течение года далеко неравномерно. Основной промысел существовал в течение мая – июля, т.е., во время нереста храмули и непосредственно перед ним. Распределение уловов храмули по отдельным промысловым районам также было далеко неравномерным — основной вылов происходил в Мартунинском районе.

Основной речной лов нерестовой храмули происходил в р. Аргичи, меньшие уловы отмечались в реках Варденик и Масрик.

Систематические сборы материалов по биологической статистике уловов храмули начались только с 1935 г. Размеры храмули в промысловых уловах варьировали от 13 до 60 см, но доминировали в уловах храмули размерами 20–43 см. Средние размеры храмули из речных уловов превышали ее размеры в закидных неводах, т.к. в речках вылавливались только половозрелые особи, идущие на нерест (Владимиров, 1939).

Уловы форели в 1931–1935 гг. колебались от 385 до 534 т, составляя, в среднем, за период 466 т. В те же годы уловы храмули изменялись в пределах 273–420 т, составляя, в среднем 343.8 т. Уловы усача колебались от 4.4–24 т (рис. 3.3.13). Уловы сига были значительно меньше от 1.0 до 3.4 т.

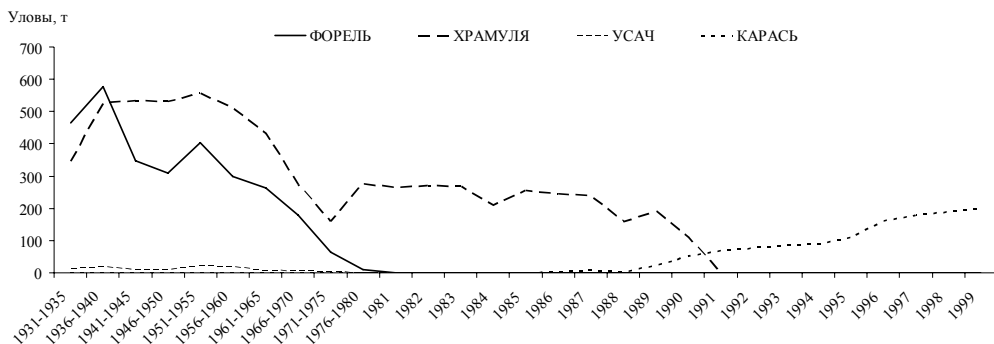


Рис. 3.3.13. Динамика официальных уловов основных промысловых видов рыб оз. Севан.

В первые годы понижения озера его рыбопродуктивность оставалась на уровне допускной. В процессе понижения уровня озера и сопутствующего ему эвтрофирования рыбопродуктивность увеличилась почти вдвое. В период с 1936 по 1940 гг. уловы форели и храмули несколько увеличились, составив в среднем за 5 лет 578 т форели и 556 т храмули. Уловы усача и сига, практически, оставались на том же уровне. В 1936–1940 гг. форель составила в общем улове 51.4%, храмуля — 46.8%, усач — 1.6%, сиг — 0.2% (табл. 3.3.7).

Таблица 3.3.7. Соотношение отдельных видов рыб оз. Севан в официальном улове

Годы	Форель	Сиг	Храмуля	Усач	Карась
1931–1935	56.5	0.3	41.7	1.5	-
1936–1940	51.4	0.2	46.8	1.6	-
1941–1945	38.8	0.2	60.0	1.0	-
1946–1950	35.5	1.1	62.4	1.0	-
1951–1955	39.3	4.1	54.6	2.0	-
1956–1960	31.9	12.0	54.2	1.9	-
1961–1965	27.5	26.6	55.2	0.7	-
1966–1970	17.7	54.5	27.3	0.5	-
1971–1975	7.4	76.8	15.6	0.2	-
1976–1980	0.8	77.1	22.1	-	-
1981	0.1	80.9	19.0	-	-
1982	-	78.6	21.4	-	-
1983	-	79.5	20.5	-	-
1984	-	88.5	11.5	-	-
1985	-	84.4	15.6	-	-
1986	-	85.1	14.8	-	0.1
1987	-	86.7	12.8	-	0.5
1988	-	91.6	8.2	-	0.2
1989	-	89.9	9.1	-	1.0
1990	-	92.5	5.1	-	2.4

К 1970 г. уловы форелей снизились до 120 т. В улове стал доминировать гегаркуни, меньшее значение имел летний ишхан, в то время как зимний ишхан и боджак стали составлять в уловах около 5% каждый. Роль же форелей в общем улове всех рыб снизилась почти до 10% (табл. 3.3.7).

Увеличение численности сигов в озере совпало по времени с начальной стадией его эвтрофирования, когда уловы превышали 100 т и стали расти из года в год. К началу 1970-х гг. уловы сига превысили половину общего вылова рыб в озере и составили не менее 500–600 т ежегодно.

Уловы храмули в 1966–1970 гг. составили лишь 27.3% вылова вместо 62.4% в 1946–1950 гг. и только половину по весу от вылова храмули до понижения уровня озера (270 т против 530 т).

В 1980-е гг. из официальных уловов исчезли практически все эндемики оз. Севан. Уловы усача, до понижения уровня озера, достигавшие 20 т, в связи с необратимым ухудшением условий естественного воспроизводства резко упали, эта рыба стала встречаться в озере единично и утратила свое промы-

словое значение (Оганесян, Габриелян, 1997). Форель, в связи со значительным падением ее численности, была с 1983 г. занесена в Красную книгу Армении. Только запасы храмули еще позволяли вылавливать ее в объеме 20–30 т. Доминирующим промысловым видом стал становиться сиг, уловы которого за этот период выросли от 3 до 7 тыс. т. В 1983 г. в озере появляется карась, уловы которого к концу этого периода достигают 50 т. К 1990-м гг. промысел на Севане полностью переориентируется с эндемиков (форель, храмуля) на вселенцев (сиг, карась).

В 1990-е гг. промысел ведется только на 2 видах: сиге и карасе. При этом сиг в общем улове составляет более 92%. Состояние запасов остальных промысловых рыб форели и храмули оценивается как катастрофическое.

В 2000-е гг. остался только нелимитируемый лов карася, продолжающего наращивать свою численность. Вылов остальных видов не разрешен. Состояние популяции сига уже оценивается как катастрофическое. Храмуля и усач встречаются единично, а естественные стада всех рас севанской форели практически прекратили свое существование.

Заключение

Основным фактором, приведшим запасы форели, храмули и усача к катастрофическому состоянию, стало ухудшение условий воспроизводства, обусловленное понижением уровня озера, которое привело к осушению их основных нерестилищ в прибрежной зоне озера. В настоящее время, восстановление промысловых запасов севанской форели, практически, не зависит от поднятия уровня озера из-за полного исчезновения озерно-нерестующих рас. Есть все основания утверждать, что естественные популяции остальных двух рас так же полностью утеряны. Попытки их реинтродукции с помощью искусственного разведения с использованием маточных стад сохранившихся на рыбоводных хозяйствах, предпринимаемые в последнее время, малоэффективны из-за высокого уровня браконьерства.

Вероятность восстановления промысловых запасов севанской храмули и усача в результате поднятия уровня гораздо выше, но при этом основным условием, как и в случае с форелью, является полное исключение браконьерства.

Нелегальный промысел стал главным фактором, приведшим на грань исчезновения и популяцию севанского сига. В настоящее время (по данным 2009 г.) сиг еще сохраняет потенциал для восстановления численности за счет естественного нереста, но для этого необходим реальный полный запрет на лов в течение нескольких лет. Скорость, с которой убывает его численность, не дает время на длительные размышления.

Рассматриваются и другие факторы, которые подобно ухудшению условий нереста и браконьерству, могли стать причиной снижения численности популяций форели и сига. Например, наблюдается определенная связь негативных изменений в структуре рыбного населения с увеличением уровня трофности оз. Севан, которое произошло под влиянием понижения уровня озера ускорившего процесс эвтрофикации (Оганесян, 1988, 1994; Novhanissyan, Gabrielyan, 2000; Gabrielyan, Khosrovyan, 2005). Можно предположить, что

именно процессы эвтрофикации стали причиной перехода озера из олиготрофного состояния с доминированием форелей к мезотрофному с доминированием сиговых и, что продолжение эвтрофикации будет способствовать в дальнейшем замене сиговых рыб на малоценные карповые, например, на такие как карась. Однако скорость, с которой происходят изменения в качественном и количественном составе рыбного населения оз. Севан заставляют усомниться в ведущей роли данных факторов, т.е. можно с полной ответственностью утверждать, что основным фактором, приведшим одних рыб к полному исчезновению, а других на грань исчезновения является браконьерство.

Безусловно, что определенная часть форели, принадлежащей к озерно-нерестующим расам, нашла бы места пригодные для нереста и в условиях пониженного уровня, не говоря уже о расах, нерестящихся в реках. В отсутствии браконьерства они смогли бы дожить и до настоящего времени. Еще в большей мере это касается сига, поскольку иных причин способных привести к подобному сокращению численности его популяции, кроме нерегулируемого изъятия, просто не существует.

Следовательно, в связи с текущим критическим состоянием оз. Севан представляется необходимым применение срочных и действенных мер по защите рыбных ресурсов озера с целью абсолютного исключения браконьерства, а также проведение мероприятий по улучшению естественного и искусственного воспроизводства рыб оз. Севан.

Определенный пессимизм в возможности осуществления подобных мер связан с тем, что уровень нелегального изъятия рыбы на оз. Севан зависит от экономической ситуации в регионе. Поэтому, быстрое решения данной проблемы вряд ли возможно, т.е. велика вероятность того, что в ближайшие годы в озере Севан исчезнет и сиг, и озеро, в соответствии с наиболее пессимистичными прогнозами, превратиться в исключительно карасевый водоем.

3.4. БИОХИМИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ХОЛИНЭСТЕРАЗ СЫВОРОТКИ КРОВИ И НЕКОТОРЫХ ОРГАНОВ РЫБ ОЗЕРА СЕВАН*

Исследование физиолого-биохимических особенностей севанских рыб, и в первую очередь свойств различных ферментов, играющих ключевую роль в метаболических процессах, представляет большой интерес с точки зрения понимания их адаптивных возможностей к условиям высокогорья. Особенно это касается видов, не являющихся аборигенными для ихтиофауны озера.

Холинэстеразы (ХЭ) — ферменты, широко распространенные в живой природе от микроорганизмов и простейших одноклеточных организмов до позвоночных, включая человека. Выделяют два основных типа ХЭ: ацетилхолинэстераза (ацетилхолин ацетилгидролаза, АХЭ; К.Ф. 3.1.1.7) и холинэстераза (ацилхолин ацилгидролаза; К.Ф. 3.1.1.8), представленная рядом ферментов (Moralev, Rozengart, 2006). К последнему типу относится наиболее известная и часто встречаемая среди животных бутирилхолинэстераза (БуХЭ). Оба типа эволюционно связаны, но кодируются разными генами и имеют свои специфические черты, на основании которых их рапозличают. АХЭ специализированный фермент и его основная физиологическая функция — гидролиз ацетилхолина (АХ), медиатора передачи нервного импульса. БуХЭ менее специфична в отношении субстратов и ее роль окончательно не ясна, хотя заметная активность фермента в крови и печени высших позвоночных указывает на его высокую функциональную значимость. Типичными считаются АХЭ мозга и эритроцитов человека, лошади, быка и обезьяны и БуХЭ сыворотки крови лошади. При изучении ХЭ других животных их сравнивают по свойствам и классифицируют относительно этих типов (Бресткин и др., 1997; Taylor, 1991).

Кинетические свойства ХЭ определяются конформационной структурой их активного центра (АЦ) и составляющих его аминокислотных остатков. По современным представлениям каталитическая единица ХЭ — это мономерный глобулярный белок, который у АХЭ и БуХЭ имеет 53%-ную идентичность и 73%-ное сходство аминокислотной последовательности. На настоящий момент наиболее полно изучена и принята за эталонную АХЭ электрического ската (*Torpedo californica*). Её первичная структура состоит из 526 аминокислотных остатков, вторичная и третичная формируют т.н. «спиралевидную упаковку» б/в-гидролаз, содержащую 14 б-спиралей и 12 в-слоев, упакованных таким образом, что молекула имеет форму глобулы размером около 60 Е. В середине глобулы на дне узкого «ущелья» в 20 Е расположен каталитический АЦ. Он состоит из двух функционально важных и пространственно разделенных участков: эстеразного, осуществляющего гидролиз эфирной связи субстрата, и холин-связывающего, который ориентирует молекулы субстрата относительно активного центра фермента. Эстеразный участок включает каталитическую

*Чуйко Г.М., Подгорная В.А.

Учреждение Российской академии наук Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, 152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, gko@ibw.yaroslavl.ru

триаду — остатки аминокислот серина, гистидина и глутамата, которые взаимодействуют с ацильной частью молекулы субстрата и фосфорорганических (ФОИ) и карбаматных ингибиторов, и оксианионную полость, включающую остатки двух цистеинов и одного аланина, атомы азота которых образуют водородные связи с карбонильным кислородом субстрата и фосфонильным кислородом ФОИ. Каталитическая триада — наиболее консервативный элемент АЦ и его аминокислотный состав одинаков у всех типов холинэстераз, независимо от вида животного. Холин-связывающий пункт обязательно включает в себя остаток триптофана, с индольным кольцом которого взаимодействует аммониевая группировка холиновой части субстрата. Большая роль в формировании и функционировании АЦ принадлежит гидрофобным областям, часто являющимся главным фактором, который определяет различия в свойствах ХЭ разного происхождения и типа. Гидрофобная область, окружающая эстеразный участок и стерически определяющая допустимый размер ацильной группы субстрата и ацилирующих ингибиторов, называется «ацильным карманом». Конфигурация «ацильного кармана» у БуХЭ отличается от АХЭ тем, что позволяет связывать субстраты и ингибиторы с большей ацильной частью. У АХЭ присутствует еще и периферический «анионный» пункт (ПАП), наличие которого обуславливает эффект субстратного торможения при высоких концентрациях субстрата и взаимодействие со специфическими ингибиторами и активаторами АХЭ. У БуХЭ ПАП отсутствует (Моралев, Розенгарт, 1999; Moralev, Rozengart, 2006). Проведение специфического субстратно-ингибиторного анализа наряду с исследованиями по направленному мутагенезу ферментного белка позволяет изучать структурно-молекулярные и функциональные особенности ХЭ.

Особенностью ХЭз является их способность взаимодействовать с фосфорорганическими (ФОС) и карбаматными (КС) соединениями, что приводит к необратимому ингибированию их активности. Ингибирование АХЭ нервной системы животных блокирует проведение нервного импульса и вызывает нарушение нормального функционирования организма, приводя в конечном итоге к его гибели (Бресткин и др., 1997; Голиков, Розенгарт, 1964). Этот феномен нашел широкое применение в практическом использовании ФОС и КС в качестве пестицидов, боевых отравляющих веществ и лекарственных препаратов (Розенгарт, Шерстобитов, 1978), а также в использовании ХЭ как биомаркеров действия этих соединений на разные виды животных (Mineau, 1991).

Изучение ХЭ рыб ведется уже в течение 60 лет. Тем не менее, к настоящему времени они исследованы недостаточно полно. Больше известно об АХЭ в ЦНС, а о БуХЭ и других ХЭ сведения практически отсутствуют. Имеющиеся данные по разным аспектам строения, идентификации, свойствам и функциям ХЭ в организме рыб носят разрозненный и фрагментарный, а зачастую и противоречивый характер. Как результат — практически полное отсутствие обобщающих работ, особенно в сравнительно-биохимическом плане (Козловская и др., 1990; Бресткин и др., 1997; Brestkin, et al., 1973; Kozlovskaya et al., 1993).

Цель работы — дать характеристику активности ХЭ в органах некоторых видов рыб оз. Севан.

Исследования проводились на 3-х видах половозрелых рыб обоего пола, выловленных ставными сетями в оз. Севан в октябре 2006 г.: карась (*Carassius auratus* L.), сиг (*Coregonus lavaretus* L.), храмуля (*Varicorhinus capoeta sevangi* (Fil.)). Для анализа использовали 3 половозрелых особи храмули (27.2 ± 1.4 см) и по 5 особей сига (29.9 ± 1.0 см) и карася (19.0 ± 2.3 см). Сразу после отлова у рыб путем каудотомии отбиралась кровь и помещалась в холодильник при температуре 4°C на сутки. После образования сыворотки ее перенесли пастеровской пипеткой в отдельные пробирки и хранили в тех же условиях в течение 3-х суток до проведения последующего анализа. Далее рыбу вскрывали и подвергали стандартному биоанализу. Для биохимического анализа отбирались цельный мозг, печень, сердце и мышцы с левой стороны спины в области спинного плавника. Органы и ткани освобождались от оболочек, промывались от крови в 0.1 М фосфатном буфере pH 7.5, обсушивались фильтровальной бумагой, замораживались и хранились до последующего анализа при $t = -18^\circ\text{C}$.

Для биохимического анализа образцы тканей взвешивались и гомогенизировались с помощью диспергатора IKA 10B ULTRA TURRAX (Germany) в том же фосфатном буфере, в котором они промывались. Гомогенат разводили 0.1 М фосфатным буфером (pH 7.5) в соотношении 1:15 (вес/объем) и центрифугировали при 10000 мин^{-1} и температуре 0°C в течение 10 мин. Для анализа использовали супернатант и сыворотку, конечное разведение которых в реакционной смеси составляло соответственно 1:174 и 1:3500.

Активность ХЭз определяли методом Элмана (Ellman et al., 1961) на спектрофотометре Lambda 25 при длине волны 412 нм, температуре 30°C и времени инкубации 10–30 мин. Иодиды ацетилтиохолина (АТХ), пропионилтиохолина (ПТХ) и бутирилтиохолина (БТХ) и ацетил-в-метилтиохолин (MeTX) в конечной концентрации 4.3×10^{-4} М и 5,5'-дителиобис-(2-нитро-бензойная кислота) (ДТНБ; конечная концентрация 7.1×10^{-5} М) служили в качестве субстратов и проявляющего реагента (все реактивы от Sigma Chemical Company, St. Louis, MO, USA). Содержание белка — по методу (Bradford, 1976). Активность фермента выражали в мкмоль/мин на мг белка. Зависимость скорости ферментативного гидролиза различных субстратов от их концентрации определяли в диапазоне от 4.5×10^{-6} до 5.56×10^{-3} М. Для учета нехолинэстеразного гидролиза субстратов и остановки ферментативной реакции использовали карбаматный ингибитор прозерин (ЗАО «Медисорб», Пермь, Россия) в конечной концентрации 10^{-3} М.

Данные представлены в виде средних значений и их ошибок ($\bar{x} \pm m_x$). Достоверность различий оценивали методом однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA, LSD-тест, $p = 0.05$). Статистическую обработку данных проводили с использованием программы Statistica 7.0.

Гомогенаты всех исследованных органов храмули, карася и сига гидролизуют тиохолиновые субстраты с различной скоростью (табл. 3.4.1). В целом в органах активность ХЭ у храмули и карася заметно выше, чем у сига. Содержание водорастворимого белка варьирует как между органами, так и между видами.

Таблица 3.4.1. Активность ХЭ (мкмоль/г ткани*мин) с различными тиохолиновыми субстратами и содержание водорастворимого белка (мг/г ткани) в гомогенатах мозга, печени, мышц, сердца и сыворотке крови у 3 видов рыб из оз. Севан

Виды рыб	Орган/субстрат				
	АТХ	ПрТХ	БуТХ	МеТХ	Белок
мозг					
храмуля	4.245±0.775 ^{a,1}	1.154±0.335 ^{a,1}	0.000±0.000 ^{a,1}	2.556±0.367 ^{a,1}	71.2±14.8 ^{a,1}
карась	5.010 ± 0.539 ^{a,1}	1.232 ± 0.065 ^{a,1}	0.026 ± 0.010 ^{a,2}	2.420 ± 0.331 ^{a,1}	63.4±10.3 ^{a,1}
сиг	0.548±0.075 ^{a,2}	0.217±0.047 ^{a,2}	0.105±0.017 ^{a,3}	0.303±0.044 ^{a,2}	87.7±18.5 ^{a,1}
мышцы					
храмуля	1.576±0.370 ^{b,1}	0.427±0.119 ^{b,1}	0.000±0.000 ^{a,1}	1.218±0.230 ^{b,1}	129.8±8.7 ^{b,1}
карась	2.348 ± 0.312 ^{b,1}	0.548 ± 0.089 ^{b,2}	0.000 ± 0.000 ^{b,1}	1.599 ± 0.287 ^{a,c,1}	209.8±28.6 ^{b,2}
сиг	0.194±0.033 ^{a,2}	0.031±0.007 ^{b,3}	0.011±0.005 ^{b,2}	0.137±0.027 ^{b,2}	112.2±11.4 ^{a,1}
печень					
храмуля	0.360±0.095 ^{c,1}	0.125±0.026 ^{c,1}	0.144±0.061 ^{b,1}	0.230±0.059 ^{c,1}	244.5±36.8 ^{c,1}
карась	0.117 ± 0.014 ^{c,2}	0.031 ± 0.009 ^{c,2}	0.015 ± 0.007 ^{a,2}	0.084 ± 0.012 ^{b,2}	64.1± 9.5 ^{a,2}
сиг	0.108±0.029 ^{c,2}	0.013±0.003 ^{b,3}	0.006±0.002 ^{b,2}	0.071±0.010 ^{c,2}	111.8±11.2 ^{a,3}
сердце					
храмуля	0.975±0.302 ^{b,c,1}	0.297±0.116 ^{b,c,1}	0.129±0.109 ^{b,1}	0.653±0.202 ^{b,c,1}	58.4±8.2 ^{a,1}
карась	0.922 ± 0.228 ^{d,1}	0.236 ± 0.043 ^{d,1}	0.000 ± 0.000 ^{b,2}	0.685 ± 0.156 ^{c,1}	105.0±11.1 ^{c,2}
сиг	1.141±0.550 ^{a,1}	1.140±0.612 ^{c,2}	0.887±0.133 ^{c,3}	0.755±0.153 ^{d,1}	68.9±9.6 ^{a,1}
сыворотка					
храмуля	0.094±0.001 ^{d,1}	0.022±0.001 ^{d,1}	0.018±0.013 ^{c,1}	0.052±0.001 ^{d,1}	-
карась	0.052±0.001 ^{d,2}	0.023±0.001 ^{c,1}	0.003±0.001 ^{b,1}	0.029±0.001 ^{d,1}	-
сиг	-	-	-	-	-

Примечание: представлены средние и ошибки средних ($\bar{x} \pm m_x$); значения в столбцах с одинаковыми надстрочными буквенными и цифровыми индексами достоверно не различаются соответственно между органами и видами ($p < 0.05$, ANOVA, LSD-тест).

В мозгу рыб межвидовые различия отсутствуют, а в остальных органах они выражены в различной степени. Наиболее заметны они в печени, где максимальное содержание белка зарегистрировано у храмули, а минимальное у карася. Наоборот, в мышцах и сердце этот показатель выше у карася, а у храмули и сига он характеризуется более низкими сходными величинами. В ряду исследованных органов содержание белка в целом по мере увеличения его значений располагается в ряду мышцы \geq печень \geq сердце \geq мозг.

Наибольшая ферментативная активность у всех видов рыб и во всех исследованных органах наблюдается с АТХ. По мере ее уменьшения органы располагаются в ряду мозг > мышцы > сердце > печень > сыворотка. Исключение составляет сердце сига, где активность с этим субстратом выше, чем в других органах. Максимальные различия между активностью в мозге и печени наблюдаются у карася и составляют более 40 раз. Активность гомогената у каждого отдельно взятого экземпляра рыб во всех органах в отношении других субстратов меньше, хотя, по средним значениям и не везде достоверно. Последнее связано с достаточно высокой индивидуальной вариабельностью дан-

ного показателя у карася. Соотношение скоростей гидролиза АТХ, ПрТХ, БуТХ и МеТХ приведено в таблице 3.4.2. Молекула используемых субстратов различается длиной (АТХ < ПрТХ < БуТХ) и разветвленностью (МеТХ > АТХ) ацильной части.

Таблица 3.4.2. Соотношение скоростей гидролиза тиохолиновых субстратов гомогенатами мозга, печени, мышц и сердца у 3 видов рыб из оз. Севан*

Виды рыб	Орган/ткань				
	мозг	мышцы	печень	сердце	сыворотка
храмуля карась сиг	100:28:1:55*	100:23:3:57	100:23:7:72	100:27:0:75	100:37:6:120

Примечание. * — субстраты АТХ:ПрТХ:БуТХ:МеТХ.

Во всех исследованных органах активность ХЭ достаточно резко уменьшается с увеличением длины ацильной части субстрата от максимальной для АТХ (100%) до практически полного её отсутствия для БуТХ (0–7%). Скорость гидролиза ПрТХ составляет 23–28% от активности гомогенатов по отношению к АТХ. Исключение составляют печень и сердце храмули, а также мозг и сердце сига. Печень храмули характеризует практически одинаковая скорость гидролиза АТХ и ПрТХ и высокая по сравнению с другими рыбами относительная скорость гидролиза БуТХ (41%). Последнее характерно и для сердца этого вида рыб. У сига отмечены аналогичные особенности, но близкая активность с АТХ и ПрТХ отмечена в сердце, а высокая относительная скорость гидролиза БуТХ — в мозгу.

Для всех исследованных органов у трех севанских видов рыб выявлена прямая зависимость скорости гидролиза субстратов от их концентрации. На рис. 3.4.1 представлен пример такой зависимости для мозга карася. Для АТХ, ПрТХ и МеТХ эта зависимость наблюдается в диапазоне низких концентраций до 3.43 ммоль*л⁻¹. Более высокие концентрации этих субстратов снижают скорость ферментативной реакции, т.е. наблюдается эффект субстратного торможения. Для БуТХ данный эффект отсутствует. Аналогичные кривые характерны и для остальных исследованных органов.

Ранее было показано, что в мозге и печени карася из бассейна Рыбинского водохранилища, выловленного в те же сроки, скорость гидролиза АТХ равняется 11.73 и 0.317 мкмоль/г ткани/мин (Чуйко, Подгорная, 2007). Это примерно в 2 раза выше, чем в этих же органах у карася из оз. Севан. У храмули и сига исследования активности ХЭ не проводились. Выявленные различия могут быть обусловлены адаптацией рыб к разным условиям обитания в этих водоемах. Как хорошо известно, для пойкилотермных организмов, которыми являются рыбы, это, в первую очередь, температурный режим. В озере Севан температура даже в самые теплые летние месяцы в поверхностном слое никогда не превышает 18 °С (Оганесян, 1994), в то время как в Рыбинском водохранилище в летние месяцы в отдельные периоды она может достигать 25 °С и выше (Экологические проблемы ..., 2001).

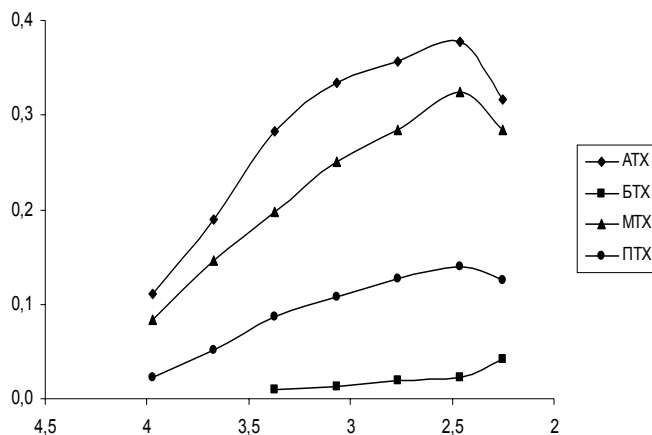


Рис. 3.4.1. Кривые зависимости активности ХЭ мозга карася. По оси абсцисс — обратный десятичный логарифм молярной концентрации субстрата, по оси ординат — величина экстинкции.

Известно, что активность ХЭ в организме рыб прямо пропорциональна температуре воды и связана с ее сезонными колебаниями. В Рыбинском водохранилище у плотвы (*Rutilus rutilus* L.) сезонные различия в активности АХЭ мозга в природных условиях достигают более 4 раз (Chuiko et al., 1997), у окуня (*Perca fluviatilis* L.) и в природных и в лабораторных условиях — около 2 раз (Чуйко, Козловская, 1989). Кроме различий в температуре определенную роль в формировании разной активности ХЭ у карася из обеих исследованных популяций, возможно, могут играть более высокая минерализация воды (до 700 мг/л) и большая глубина его обитания (15–20 м по данным сетного лова, устное сообщение Ю.В. Герасимова, ИБВВ РАН) в оз. Севан. В Рыбинском водохранилище минерализация воды составляет в среднем 201 (максимальный интервал 98–272) мг/л, а глубина на большей части его акватории не превышает 5 м (Экологические проблемы ..., 2001). Кроме того, следует иметь также в виду, что Севан — высокогорное озеро, расположенное на высоте 1896 м над уровнем моря, в то время как Рыбинское водохранилище — равнинный водоем (108 м у.м.). Данные условия являются существенным фактором, способным повлиять на физиолого-биохимическое состояние рыб в целом, и на активность ХЭ, в частности.

Несмотря на то, что активность ХЭ по отношению к разным тиюхолиновым субстратам у севанского карася ниже, чем у рыбинского, соотношение скоростей их гидролиза мало различается. Тоже можно сказать и о субстратной специфичности ХЭ и у двух других видов севанских рыб. У большого числа видов рыб из Рыбинского водохранилища оно в среднем равно 100:18:1:58 для АТХ, ПрТХ, БуТХ и МеТХ (Чуйко, Подгорная, 2007). Полученные результаты свидетельствуют, что состав ХЭ в исследованных органах у обеих популяций карасей, храмули и карася одинаковый и представлен преимущественно АХЭ, близкой по кинетическим свойствам к аналогичному ферменту ряда видов пресноводных рыб из семейств Cyprinidae, Percidae, Esocidae и Lotidae (Чуйко, Подгорная, 2007). Вместе с тем, близкие скорости гидролиза АТХ и ПрТХ и относительно высокая скорость гидролиза БуТХ в мозге и сердце сига, а также

печени и сердце храмули, указывают на присутствие в этих органах данных видов рыб БуХЭ. Наличие БуХЭ в сердце и печени ряда видов пресноводных костистых рыб показано ранее (Kozlovskaya et al., 1993; Гдовский, Смирнов, 2005; Чуйко, Подгорная, 2007). Более низкая активность АХЭ карася по отношению к ПрТХ предполагает, что активный центр фермента карася, как и других видов рыб, в отличие от типичной АХЭ млекопитающих, конформационно менее приспособлен для гидролиза субстрата с более длинной, чем у АТХ ацильной частью. Причина таких различий по современным представлениям может быть в вариабельности аминокислотных остатков, формирующих активный центр ХЭ (Moralev, Rozengart, 2006).

Таким образом, в исследованных органах и тканях 3-х видов севанских рыб присутствует преимущественно АХЭ. По субстратной специфичности она аналогична данному ферменту других видов пресноводных костистых рыб. Однако у карася, обитающего в Севане, активность этого фермента в 2 раза ниже, чем у этого вида из бассейна равнинного Рыбинского водохранилища. Выявленные различия связаны с адаптацией рыб к условиям высокогорья и более низким температурам среды их обитания в оз. Севан.

3.5. НЕКОТОРЫЕ ГЕМАТОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ РЫБ ОЗЕРА СЕВАН*

Оценка состояния здоровья рыб по показателям клеток белой и красной крови косвенно позволяет оценить и состояние среды обитания (Моисеенко, 1998). Для оценки экологической ситуации в водоеме в последние годы успешно применяется микроядерный тест, широко используемый для определения генотоксичности воды (Таликина и др., 2000).

Цель работы — исследовать показатели красной и белой крови некоторых видов рыб оз. Севан, сравнить их с подобными показателями у рыб из других водоемов.

Объектом исследования послужили 3 вида рыб, обитающих в оз. Севан: карась (*Carassius auratus* L.), сиг (*Coregonus lavaretus*), храмуля (*Varicorhinus capoeta sevangi* (Fil.)), выловленных в октябре 2006 г. в акватории водоема. Для анализа использовали половозрелых особей храмули 27.2 ± 1.4 см; сига 29.9 ± 1.0 см и карася 19.0 ± 2.3 см. Помимо стандартного биоанализа были проведены исследования соотношения лейкоцитов в периферической крови и иммунокомпетентных органах (головной и туловищный отделы почек, селезенка и печень), количества микроядер в эритроцитах периферической крови.

Мазки периферической крови приготавливали методом каудоэктомии. Мазки-отпечатки органов делали стандартным способом (Иванова, 1983). Мазки периферической крови и мазки-отпечатки фиксировали этиловым спир-

*Заботкина Е.А., Камшилова Т.Б., Чуйко Г.М.

Учреждение Российской академии наук Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, 152742, Борок, Некоузский р-н Ярославской обл., Россия, zabel@ibiw.yaroslavl.ru

том, окрашивали по Романовскому-Гимза стандартным методом (Иванова, 1983) и просматривали под иммерсионным объективом $\times 40$.

При проведении микроядерного теста на мазках периферической крови подсчитывали частоту встречаемости эритроцитов с микроядрами (Захидов и др., 1986). Подсчет микроядер проводили на 1000 эритроцитов и выражали в промилле.

Для оценки лейкопоза соотношение лейкоцитов подсчитывали в периферической крови, головном и туловищном отделах почек, селезенке и печени и выражали в процентах. При подсчете лейкоцитарной формулы пользовались классификацией лейкоцитов Н.Т. Ивановой (1983), на каждом мазке просчитывали не менее 200 кл. Содержание тромбоцитов определяли в виде процента по отношению к общему числу лейкоцитов.

Данные представлены в виде средних значений и их ошибок ($\bar{x} \pm m_x$). Достоверность различий оценивали методом однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA, LSD-тест, $p = 0.05$). Статистическую обработку данных проводили с использованием программы Statistica 7.0.

Микроядерный тест. Данные подсчетов частоты встречаемости эритроцитов с микроядрами в периферической крови рыб приведены в табл. 3.5.1.

Таблица 3.5.1. Частота встречаемости эритроцитов с микроядрами у рыб из оз. Севан ($\bar{x} \pm m_x$).

Виды рыб	Общее количество рыб	Количество рыб с микроядрами	Микроядра, ‰
храмуля	3	1	0.33 ± 0.33
карась	5	2	0.6 ± 0.4
сиг	5	3	1.2 ± 0.49

Частота встречаемости эритроцитов с микроядрами у рыб выловленных в озере Севан, не превышает уровня, наблюдаемого при спонтанном мутагенезе (от 0.5 до 4.0‰) (Jaylet et al., 1986; Grinfeld et al., 1986; Захидов, 1993). Уровень эритроцитов с микроядрами в крови сига выше, чем у карася и храмули, статистически значимые различия отмечаются между сигом и храмулей. Наибольшая цитогенетическая стабильность отмечена у храмули, тогда как у сига зарегистрированы более высокие уровни частоты встречаемости генетически нарушенных клеток крови, что свидетельствует о более низкой степени устойчивости генетического аппарата сига к действию мутагенных факторов.

Частота встречаемости клеток крови с хромосомными aberrациями у исследованных рыб не превышает уровня, наблюдаемого при спонтанном мутагенезе. По-видимому, генотоксический потенциал воды озера Севан незначительный.

Соотношение лейкоцитов. Анализ соотношения лейкоцитов в периферической крови и органах исследованных видов рыб показал, что лимфоидный характер как периферической крови, так и органов всех исследованных видов рыб (табл. 3.5.2). Вместе с тем, лейкоцитарная формула всех исследованных видов имеет видовые особенности. Наибольшее относи-

тельное количество тромбоцитов содержится в **периферической крови** сига, тогда как доля этого типа клеток у храмули и карася почти одинакова и сравнима с относительным количеством тромбоцитов, обнаруженным в периферической крови лещей Моложского плеса Рыбинского водохранилища (Лапирова, Заботкина, 2010).

Таблица 3.5.2. Соотношение лейкоцитов в периферической крови и органах у рыб оз. Севан (%)

Тип клеток	Храмуля	Карась	Сиг
Периферическая кровь			
Лимфоциты	63.68 ± 5.73	52.04 ± 2.62	67.27 ± 6.75
Моноциты	4.15 ± 3.18	5.19 ± 0.94	2.44 ± 0.94
Гемоцитобласты	3.95 ± 1.48	1.68 ± 1.12	4.67 ± 1.97
Миелоциты	3.04 ± 1.76	4.21 ± 0.97	3.30 ± 0.78
Метамиелоциты	4.10 ± 2.21	11.84 ± 2.86	2.10 ± 0.39
Нейтрофилы			
Палочкоядерные	6.46 ± 2.11	11.36 ± 2.04	5.46 ± 2.51
Сегментоядерные	13.38 ± 3.54	12.31 ± 5.63	14.76 ± 3.85
Эозинофилы	1.25 ± 1.88	1.36 ± 1.18	0.00 ± 0.00
Тромбоциты	48.13 ± 0.81	55.08 ± 2.62	71.35 ± 0.98
Головной отдел почек			
Лимфоциты	49.19 ± 12.22	65.07 ± 9.44	62.95 ± 2.65
Макрофаги	7.03 ± 1.38	6.03 ± 2.07	5.64 ± 1.25
Плазматические клетки	3.59 ± 0.37	3.19 ± 1.41	4.35 ± 0.75
Гемоцитобласты	4.56 ± 1.50	2.41 ± 0.83	5.57 ± 0.63
Миелоциты	5.84 ± 3.77	3.99 ± 2.21	7.49 ± 0.78
Метамиелоциты	7.81 ± 2.47	5.95 ± 2.23	6.84 ± 1.42
Нейтрофилы			
Палочкоядерные	12.21 ± 3.85	9.67 ± 3.11	4.99 ± 0.83
Сегментоядерные	9.26 ± 2.40	2.79 ± 1.51	2.17 ± 1.23
Эозинофилы	0.50 ± 0.50	0.90 ± 0.55	0
Туловищный отдел почек			
Лимфоциты	60.99 ± 4.04	46.05 ± 2.73	66.95 ± 12.09
Макрофаги	4.53 ± 0.70	8.88 ± 2.74	7.11 ± 1.98
Плазматические клетки	3.16 ± 0.97	4.23 ± 0.45	4.18 ± 2.29
Гемоцитобласты	3.28 ± 1.54	2.91 ± 0.70	3.97 ± 2.00
Миелоциты	2.77 ± 0.61	5.99 ± 0.88	5.19 ± 2.44
Метамиелоциты	5.75 ± 1.75	9.69 ± 1.69	5.08 ± 1.97
Нейтрофилы			
Палочкоядерные	12.32 ± 3.25	17.78 ± 1.70	4.27 ± 2.09
Сегментоядерные	7.02 ± 2.16	3.59 ± 0.82	3.24 ± 3.69
Эозинофилы	0.18 ± 0.31	0.89 ± 0.66	0
Селезенка			
Лимфоциты	77.70 ± 2.65	80.90 ± 11.05	70.74 ± 2.62
Макрофаги	6.85 ± 0.94	4.75 ± 1.49	8.60 ± 3.78
Плазматические клетки	0.17 ± 0.30	1.09 ± 1.89	0.96 ± 0.65
Гемоцитобласты	1.49 ± 0.82	1.98 ± 1.13	3.61 ± 0.68
Миелоциты	1.49 ± 0.46	2.43 ± 2.46	4.26 ± 3.20
Метамиелоциты	2.32 ± 0.71	2.98 ± 2.84	4.74 ± 1.35

Таблица 3.5.2. (продолжение)

Тип клеток	Храмуля	Карась	Сиг
Нейтрофилы			
Палочкоядерные	4.65 ± 1.45	4.30 ± 4.11	4.69 ± 3.20
Сегментоядерные	5.33 ± 1.42	1.56 ± 1.64	2.41 ± 1.78
Эозинофилы	0	0	0
		Печень	
Лимфоциты	73.22 ± 14.98	84.32 ± 9.24	75.55 ± 1.76
Макрофаги	9.60 ± 2.81	3.90 ± 3.37	9.35 ± 3.30
Гемоцитобласты	0	0.20 ± 0.41	0.67 ± 1.15
Миелоциты	0	0	0
Метамиелоциты	1.32 ± 2.29	2.33 ± 3.66	2.02 ± 1.77
Нейтрофилы			
Палочкоядерные	9.21 ± 7.96	8.37 ± 3.42	6.50 ± 0.47
Сегментоядерные	6.64 ± 2.92	0.86 ± 1.00	5.91 ± 5.19
Эозинофилы	0	0	0

Состав других типов клеток белой крови не дают столь явной картины. Так, карась отличается от храмули и сига более низкой долей лимфоцитов, но более высоким относительным количеством незрелых форм гранулоцитов и палочкоядерных форм нейтрофилов. В тоже время доля сегментоядерных нейтрофилов в крови всех трех видов рыб практически одинаковой и довольно высокой. Эозинофильные гранулоциты обнаружены в крови только у карповых рыб, а у сига — только нейтрофильные гранулоциты. Среди особенностей структуры клеток стоит отметить чрезвычайно высокую сегментацию ядер сегментоядерных нейтрофилов храмули. Если обычно у рыб отмечают 2–4 доли, то у этого вида наблюдали сегментацию ядра на 4–7 (иногда до 8) долей.

Соотношение различных типов лейкоцитов отличалось **в головном и туловищном отделах почек** у всех видов рыб. В головном отделе почек у храмули наблюдалась наименьшая доля лимфоцитов, максимальная — метамиелоцитов и палочкоядерных и сегментоядерных нейтрофилов. У сига отмечены минимальные относительные количества палочкоядерных и сегментоядерных нейтрофилов. У карася — минимальные доли гемоцитобластов и миелоцитов. В туловищном отделе почек у храмули наблюдали наименьшие по сравнению с карасем и сигом доли макрофагов и миелоцитов, но наибольшие — сегментоядерных нейтрофилов. У сига отмечен наибольший уровень лимфоцитов и наименьший — палочкоядерных нейтрофилов. У карася — наименьшая доля лимфоцитов, но наибольшая — палочкоядерных нейтрофилов.

В **селезенке** наиболее низкий процент лимфоцитов отмечен у сига, а высокий — у карася. У сига наблюдали большую долю бластных клеток и незрелых форм гранулоцитов по сравнению с карасем и храмулей. В селезенке храмули отмечено более высокое относительное количество сегментоядерных нейтрофилов.

В печени у карася отмечена наиболее высокая доля лимфоцитов, но наименьшая по сравнению с сегом и хариусом — макрофагов и сегментоядерных нейтрофилов. У хариуса и сегома отмечены наиболее высокие доли зрелых форм нейтрофилов.

Сравнивая соотношение лейкоцитов в органах у карповых рыб оз. Севан и Лещей Рыбинского водохранилища, можно отметить, что они более близки у карася и леща, чем у хариуса, что может быть связано с физиологическими особенностями этого вида. Вместе с тем у карася в оз. Севан отмечены более низкие доли бластных клеток и сегментоядерных нейтрофилов и более высокие — лимфоцитов в головной почке и более низкие доли сегментоядерных нейтрофилов в туловищной почке по сравнению с таковыми у карася, выловленного в Волжском плесе Рыбинского водохранилища (Назарова, 2009). К сожалению, не удалось найти сведений о соотношении лейкоцитов в крови и органах у хариуса, чтобы сравнить полученные данные. У сегома оз. Севан отмечены существенно более низкие доли лимфоцитов и более высокие доли нейтрофильных гранулоцитов в периферической крови по сравнению с сегомом из водоемов Кольского п-ва (Моисеенко, 1998).

Таким образом, оценивая полученные результаты по соотношению клеток белой крови, можно сказать, что карповые рыбы обладают показателями белой крови, характерными для здоровых рыб, обитающих в относительно чистых водах, тогда как сегом имеет показатели, указывающие на ухудшение состояния здоровья или качества воды. Это подтверждается и данными по микроядерному тесту, что еще раз подтверждает данные по большей чувствительности этого вида к качеству водной среды.

3.6. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПАРАЗИТОФАУНЫ РЫБ ОЗЕРА СЕВАН*

Озеро Севан является самым крупным озером Кавказа и имеет важное экономическое и рекреационное значение. В состав ихтиофауны озера входят эндемики: форель-ишхан *Salmo ischchan* Kessler, 1877, севанская храмуля *Varicorhinus capoeta sevangi* Filippi, 1865, севанский усач *Barbus goktschaicus* Kessler, 1877, и виды-интродуценты: «севанский» сиг *Coregonus lavaretus* Linnaeus, 1758, планово выпущенный в 1920-е гг., и серебряный карась *Carassius auratus gibelio* Bloch, 1782, завезенный в озеро в 1983 г. (Габриелян, 2006).

В 20-м веке экосистема озера претерпела значительные изменения. Так, в результате попусков воды произошло понижение уровня оз. Севан почти на 20 м и значительное уменьшение его площади, началась его эвтрофикация. Изменения гидрохимических и гидрофизических показателей озера привели к изменению качественного и количественного состава видов гидробионтов и их распределения в толще воды (Григорян, 1980).

При изучении водных экосистем паразитов традиционно используют в качестве биологических меток, индикаторов различных аспектов биологии хозяина. Состояние паразитофауны может быть использовано как один из самых чувствительных биоиндикаторов, поскольку наличие и обилие паразитических организмов у рыб может отражать благополучие водного сообщества в целом (MacKenzi et al., 1995). Изменения, происходящие в окружающей среде, которые влияют на одного из хозяев паразитического организма, прямо или косвенно, оказывают значительное влияние на наличие и обилие, разнообразие паразитов, заражающих рыбу (Esh, 1971). Масштабные изменения в экосистеме озера, произошедшие за последние 100 лет, не могли не отразиться на паразитофауне, что придает ее изучению особый интерес.

Впервые гельминтологический материал от гокчинской (севанской) храмули из оз. Севан в 1915 г. собрал В.И. Плотников и передал его в Зоологический Кабинет Военно-Медицинской Академии. По этому материалу Н.А. Холодковским (1915) был описан новый вид цестоды *Caryophyllaeus armeniacus* (= *Khawia armeniacae*) Cholodkovski, 1915.

По инициативе К.И. Скрябина с 1923 по 1924 г. была организована и проведена 10-я Союзная гельминтологическая экспедиция (СГЭ) на территории Армении, в частности на оз. Севан.

В этот период оз. Севан являлось типичным олиготрофным водоемом с поверхностью зеркала воды 1413 км, без каких-либо признаков эвтрофикации. Ихтиофауна озера отличалась небольшим разнообразием и преобладанием

* ¹Воропаева Е.Л., ¹Толстенков О.О., ²Оганесян Р.Л.

¹Центр паразитологии Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Ленинский проспект, 33, Москва, 119071 Россия, kts2@yandex.ru; ²Институт гидроэкологии и ихтиологии НЦЗГЭ НАН РА, ул. Паруйра Севака -7, 0014 г. Ереван, Армения, ruhov37@rambler.ru

эндемичных видов, наибольшую численность из которых имели различные формы форели.

Н.П. Попов (1926) в материале сборов 10-й СГЭ из оз. Севан также обнаружил *Khawia armeniaca* от севанской храмули (экстенсивность инвазии (ЭИ) составила 24%) и севанской форели (ЭИ — 2,8%). Автор отметил, что для севанской форели *Kh. armeniaca* является редким паразитом. На 105 вскрытий цестода была обнаружена лишь у трех рыб по одному экземпляру в каждой рыбе. У храмули интенсивность инвазии (ИИ) достигала 172 экз.

В 1924–1927 гг. по инициативе А.Н. Державина с целью увеличения рыбного стада было акклиматизировано два подвида сигов: ладожский сиг-лудога *C. l. ludoga* Poljakow и чудской сиг — *C. l. maraenoides* Poljakow (Маилян, 1956).

В 1928 г. Н.Н. Костылевым были описаны новый вид скребня *Pallisentis (Quadrigrurus) cholodkowskyi* Kostylew, 1928, а также вид *Echinorhynchus (Metechinorhynchus) baeri* Kostylew, 1928 у севанской храмули и форели.

Спустя семь лет после первой партии выпуска инкубированных икринок двух подвидов сига, в 1931 г. Ю.А. Динник изучал гельминтофауну севанских рыб. Всего вместе с переданными Диннику на обработку паразитологические сборы 10-й СГЭ и произведенными им собственными сборами, им были обследованы 114 экз. севанской форели *S. ischchan*, 84 экз. севанской храмули *V. capoeta sevangi* и севанского усача *B. goktschaicus*, а также 15 экз. севанского сига *C. lavaretus*. При вскрытии севанского сига лудоги (на фиксированном материале) он обнаружил часто встречаемых, но в небольшом количестве *E. baeri* (= *E. sevani* Dinnik, 1932) и недоразвитые редкие экземпляры *Pomphorhynchus laevis* Müller, 1776. Автор вскрывал у сигов только кишечники, полному паразитологическому вскрытию рыбы не подвергались. В результате у рыб оз. Севан были обнаружены 10 видов паразитов: 2 вида трематод — *Allocreadium isoporum* Looss, 1894, метацеркарии неустановленного вида; 4 цестод: *Kh. armeniaca*, *Ligula intestinalis* Linnaeus, 1758, *Proteocephalus longicollis* Zeder, 1800 (= *P. neglectus* La Rue, 1911), *Proteocephalus* sp.; 1 вид нематод — *Rhabdochona fortunatowi* Dinnik, 1933; 3 вида скребней — *P. cholodkowskyi* (= *Neoechinorhynchus* sp. Dinnik, 1933); *M. baeri*; *P. laevis*.

Ю.А. Динник отмечал, что все вскрытые форели были заражены скребнем *E. baeri*, количество которых часто достигало 1000–1500 экземпляров на рыбу. Автор обнаружил большую специфичность *E. baeri* по отношению к лососевым рыбам, так как у карповых рыб этого паразита не находили. Также у форели отмечается высокая степень заражения (ЭИ 97%) *P. longicollis*.

Ю.А. Динник обнаружил цисты трематод у форели, храмули и усача, но не указал место локализации цист и не дал их описание. Современные авторы (Мовсесян, Чубарян и др., 2004) указывают, что Динником были найдены метацеркарии *Diplostomum spathaceum*, Rudolphi 1810.

В 1938 г. начинается спуск озера для энергетических и ирригационных целей, что привело к понижению его уровня в 1954 г. на 9–12 м. Вследствие этого изменяется термический режим озера, содержание в воде кислорода, состав биогенов, прозрачность воды, состав и развитие фито-, зоопланктона и

зообентоса. Начался процесс эвтрофикации озера. Уменьшился улов форели и храмули, а сига — увеличился (Габриелян, 2006).

В дальнейшем изучение гельминтофауны паразитических червей рыб оз. Севан продолжали Р.А. Маилян (1956), И.А. Павлова (1957), Т.А. Платонова (1963), В.Д. Акопян и А.Л. Арутюнян (1966) и др. Р.А. Маилян (1956) в результате исследования паразитофауны «севанских» сигов также обнаружил в кишечнике два вида скребней: *E. baeri* и *P. laevis*. Следует отметить, что автор наблюдал увеличение заражения *E. baeri* с возрастом рыб. Так, молодые сиги (возраста 1+, 2+) были заражены скребнем на 7.4 и 13.9% соответственно. Сиги возрастом 7+ оказались заражены на 100% (5 рыб из 5). Автором впервые были обнаружены метацеркарии *Ichthyocotylurus erraticus* Rudolphi, 1809 (= *Tetracotyle intermedia* Hughes, 1928; *T. coregoni* Achmerov, 1941), локализованные на поверхности сердца. Отмечена высокая ЭИ этими метацеркариями для всех возрастных групп рыб.

И.А. Павловой (1957) была подробно изучена паразитофауна сигов и севанской форели. У севанских сигов обнаружено 5 видов паразитов: *D. spathaceum*, ЭИ 100% при ИИ от 2 до 95 экз. на одну рыбу; *Tylodelphys clavata* Nordmann, 1832 (= *Diplostomum clavatum* Nordmann, 1832), *I. erraticus*, ЭИ 100% при ИИ от 3 до 500 экз. на рыбу; *E. baeri*, (заражены 10 рыб из 15) с ИИ от 1 до 15 экз. на рыбу; *P. laevis* (заражены 7 рыб из 15), ИИ 1–14 экз. Автором отмечено, что акклиматизированные сиги заражены скребнями *E. baeri* и *P. laevis* незначительно, тогда как у севанской форели интенсивность заражения доходит до 300 экз. на одну рыбу. Всего у севанской форели Павловой выявлено 8 видов паразитов (табл. 3.6.1).

Таблица 3.6.1. Паразитофауна рыб оз. Севан

Вид паразита	Вид хозяина
Тип Plathelminthes Minot, 1876	
Класс Trematoda Rudolphi, 1808	
Семейство Alloecreadiidae Stossich, 1903	
<i>Alloecreadium isoporum</i> Looss, 1894 (Odhner, 1901)	<i>Varicorhinus capoeta sevangi</i> Filippi, 1865 (Динник, 1933; Платонова, 1963; Минасян, Бегоян, 1971; Вартанян, 1993) <i>Barbus goktschaicus</i> Kessler, 1877 (Динник, 1933; Григорян и др., 1976; Вартанян, 1989, 1993)
<i>Alloecreadium</i> sp.	<i>Carassius auratus gibelio</i> Bloch, 1782 (Воропаева, Толстенков, 2008 а)
Семейство Diplostomidae Poirier, 1886	
<i>Diplostomum spathaceum</i> (Rudolphi, 1819) (син: <i>D. paracaudum</i> Iles, 1959)	<i>Salmo ischchan</i> Kessler, 1877 (Павлова, 1957; Платонова, 1963; Вартанян, 1972, 1993) <i>Coregonus lavaretus</i> Linnaeus, 1758 (Павлова, 1957; Вартанян, Мкртчян, 1972; Вартанян, 1993; Рубенян, 2008; Воропаева, Толстенков, 2008 а) <i>V. s. sevangi</i> (Платонова, 1963; Минасян, Бегоян, 1971; Вартанян, 1989, 1993; Оганесян, 1998; Воропаева, Толстенков, 2008 а) <i>C. a. gibelio</i> (Вартанян, 1993; Оганесян,

Таблица 3.6.1. (продолжение)

Вид паразита	Вид хозяина
	1998; Воропаева, Толстенков, 2008 а)
<i>D. huronense</i> (La Rue, 1927) (син.: <i>D. paraspithaceum</i> Shigin, 1965)	<i>S. ischchan</i> (Вартанян, 1993)
<i>D. gobiorum</i> Shigin, 1965	<i>B. goktschaicus</i> (Григорян и др., 1976; Григорян, Вартанян, 1980; Вартанян, 1993)
<i>D. rutili</i> Razmashkin, 1969	<i>S. ischchan</i> (Оганесян, 2009) <i>C. lavaretus</i> (Оганесян, 2009) <i>V. c. sevangi</i> (Оганесян, 2009) <i>B. goktschaicus</i> (Оганесян, 2009) <i>C. a. gibelio</i> (Оганесян, 2009)
<i>D. mergi</i> Dubois, 1932	<i>V. c. sevangi</i> (Оганесян, 2009) <i>B. goktschaicus</i> (Оганесян, 2009) <i>C. a. gibelio</i> (Оганесян, 2009)
<i>Diplostomum</i> sp.	<i>V. c. sevangi</i> (Рубенян, 2008) <i>C. a. gibelio</i> (Воропаева, Толстенков, 2008)
<i>Tylodelphys clavata</i> Nordmann, 1832 (син.: <i>Diplostomum clavatum</i> Nordmann, 1832)	<i>S. ischchan</i> (Павлова, 1957; Платонова, 1963) <i>C. lavaretus</i> (Павлова, 1957; Вартанян, Мкртчян, 1972) <i>V. c. sevangi</i> (Платонова, 1963; Минасян, Бегоян, 1971)
Семейство Strigeidae Railliet 1919	
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i> Rudolphi, 1809 (mtc) (син.: <i>Tetracotyle intermedia</i> , Hughes 1928; <i>T. coregoni</i> Achmerov, 1941)	<i>S. ischchan</i> (Платонова, 1963; Акопян, Арутюнян, 1966; Вартанян 1993) <i>C. lavaretus</i> (Маилян, 1956; Павлова, 1957; Вартанян, Мкртчян, 1972; Вартанян, 1993; Толстенков, 2007; Рубенян, 2008; Воропаева, Толстенков, 2008 а) <i>V. c. sevangi</i> (Вартанян, 1989, 1993)
<i>I. platycephalus</i> Creplin, 1825 (mts)	<i>V. c. sevangi</i> (Григорян, Вартанян, 1980)
Класс Cestoda Rudolphi, 1808	
Семейство Lytocestidae Hunter, 1927	
<i>Khawia armeniaca</i> Cholodkovsky, 1915 (син.: <i>Caryophyllaeus armeniacus</i> Cholodkovsky, 1915)	<i>S. ischchan</i> (Попов, 1926; Воропаева, Толстенков, 2008 а) <i>V. c. sevangi</i> (Холодковский, 1915; Попов 1926; Динник, 1933; Платонова, 1963; Акопян, Арутюнян, 1966; Минасян, Бегоян, 1971; Вартанян, 1989, 1993) <i>C. lavaretus</i> (Толстенков, 2007; Воропаева, Толстенков, 2008 а)
Семейство Proteocephalidae La Rue, 1911	
<i>Proteocephalus longicollis</i> Zeder, 1800 (син.: <i>P. neglectus</i> La Rue, 1911)	<i>S. ischchan</i> (Динник 1933; Платонова, 1963; Акопян, Арутюнян, 1966; Вартанян 1993; Воропаева, Толстенков, 2008)
Семейство Triaenophoridae Loennberg, 1889	
<i>Bathybothrium rectangulum</i> Bloch, 1782	<i>B. goktschaicus</i> Kessler (Григорян и др., 1976; Вартанян, 1993)
Семейство Bothriocephalidae Blanchard, 1849	
<i>Bothriocephalus acheilognathi</i> Yamaguti, 1934	<i>V. c. sevangi</i> (Оганесян, 1998)
Семейство Diphylobothriidae Luhe, 1910	
<i>Diphylobothrium dendriticum</i> Nitzsch, 1824	<i>C. lavaretus</i> (Рубенян, Протасова, 2007; Толстенков, 2007; Рубенян, 2008; Воропаева, Толстенков, 2008 а)
<i>Ligula intestinalis</i> Linnaeus, 1758	<i>S. ischchan</i> (Динник, 1933)

Таблица 3.6.1. (продолжение)

Вид паразита	Вид хозяина
	<i>V. c. sevangi</i> (Динник, 1933; Акопян, Арутюнян, 1966; Минасян, Бегоян, 1971; Варта- нян, 1989, 1993) <i>B. goktschaicus</i> (Динник, 1933, Григорян и др., 1976; Вартанян, 1993; Оганесян, 1998)
Класс Monogenea (Van Beneden, 1858)	
Семейство Dactylogyridae Bychowsky, 1933	
<i>Dactylogyrus goktschaicus</i> Gussev, 1966	<i>V. c. sevangi</i> (Вартанян, 1993) <i>B. goktschaicus</i> (Вартанян, 1993)
<i>Dactylogyrus</i> sp.	<i>V. c. sevangi</i> (Воропаева, Толстенков, 2008 а)
Тип Nematoda Potts, 1932	
Класс Chromadorea Inglis, 1983	
Семейство Rhabdochonidae Skrjabin, 1946	
<i>Rhabdochona fortunatowi</i> Dinnik, 1933	<i>V. c. sevangi</i> (Динник, 1933; Рубенян, 2008; Воропаева, Толстенков, 2008 а)
Семейство Anisakidae Skrjabin et Karokhin, 1945	
<i>Contracaecum microcephalum</i> Rudolphi, 1819, larva (син.: <i>C. qualii</i> Linstow, 1907, <i>C. squalii</i> Skrjabin, 1917)	<i>V. c. sevangi</i> (Платонова, 1963)
Тип Acanthocephala Kölreuter, 1771	
Класс Eoacanthocephala Van Cleave, 1936	
Семейство Quadrigyridae Van Cleave, 1920	
<i>Pallisentis cholodkowskyi</i> Kostylew, 1928 (син.: <i>Acanthocephalorhynchoides cholodkowskyi</i> Kostylew, 1928, <i>Quadrigyrus cholodkowskyi</i> Kostylew, 1928; <i>Neoechinorhynchus</i> sp. Dinnik, 1933)	<i>V. c. sevangi</i> (Динник, 1933; Платонова, 1963; Акопян, Арутюнян, 1966; Минасян, Бегоян, 1971; Вартанян, 1989, 1993) <i>B. goktschaicus</i> (Григорян и др., 1976; Вар- танян, 1993)
Класс Palaeacanthocephala Meyer, 1931	
Семейство Echinorhynchidae Cobbold, 1879	
<i>Echinorhynchus baeri</i> Kostylew, 1928 (син.: <i>Metechinorhynchus baeri</i> Kostylew, 1928; <i>E. sevani</i> Dinnik, 1932; <i>Metechinorhynchus sevani</i> Dinnik, 1932)	<i>S. ischchan</i> (Динник 1933; Платонова, 1963; Акопян, Арутюнян, 1966; Вартанян, 1993) <i>C. lavaretus</i> (Динник 1933; Маилян, 1956; Павлова, 1957; Вартанян, Мкртчян, 1972; Вартанян, 1993) <i>V. c. sevangi</i> (Минасян, Бегоян, 1971; Варта- нян, 1989, 1993; Оганесян, 1998) <i>B. goktschaicus</i> (Григорян и др., 1976)
Семейство Pomphorhynchidae Yamaguti, 1939	
<i>Pomphorhynchus laevis</i> Müller, 1776	<i>S. ischchan</i> (Динник 1933; Платонова, 1963; Вартанян, 1993) <i>C. lavaretus</i> (Динник 1933; Маилян, 1956; Павлова, 1957; Вартанян, Мкртчян, 1972; Вартанян, 1993) <i>V. c. sevangi</i> (Динник, 1933; Платонова, 1963; Акопян, Арутюнян, 1966; Минасян, Бегоян, 1971; Вартанян, 1989) <i>B. goktschaicus</i> (Динник, 1933; Григорян и др., 1976)
<i>P. kostylewi</i> Petrotschenko, 1956	<i>V. c. sevangi</i> (Костылев, 1928 (описал Пет- роченко, 1956); Минасян, Бегоян, 1971))
Тип Arthropoda Latreille, 1829	
Класс Maxillopoda Dahl, 1956	

Таблица 3.6.1. (продолжение)

Вид паразита	Вид хозяина
Семейство Lernaeopodidae Edwards, 1840	
<i>Tracheliastes polycolpus</i> Nordmann, 1832	<i>V. c. sevangi</i> (Воропаева, Толстенков, 2008 б)
Тип Мухозоа Grassé, 1970	
Класс Мухоспореа Bütschli, 1881	
Семейство Мухоболidae Thélohan, 1892	
<i>Myxobolus branchialis</i> Markewitsch, 1932	<i>V. c. sevangi</i> (Платонова, 1963)
<i>M. vartanyanae</i> Landsberg & Lom, 1991 (син.: <i>M. salmonis</i> Donec, Vartanyan, Mkrtshan, 1973)	<i>S. ischchan</i> (Вартанян и др., 1973; Вартанян, 1993)
Семейство Chloromyxidae Thelohan, 1892	
<i>Chloromyxum</i> sp.	<i>S. ischchan</i> (Платонова, 1963)
Тип Choanozoa	
Класс Ichthyosporea	
Род Dermocystidium Perez, 1908	
<i>Dermocystidium branchiale</i> L.Léger 1914	<i>S. ischchan</i> (Платонова, 1963)
Тип Ciliophora Doflein, 1901 emend.	
Класс Oligohymenophorea de Puytorac et al., 1974	
Семейство Ichthyophthiriidae Kent, 1881	
<i>Ichthyophthirius multifiliis</i> Fouquet, 1876	<i>C. lavaretus</i> (Вартанян, 1993)

Дальнейшие результаты по изучению паразитофауны рыб оз. Севан отражены в работе Т.А. Платоновой (1963). Сбор материала производился в сентябре–октябре 1954 г. в юго-восточной и северо-западной части озера. Автор исследовала паразитофауну рыб-эндемиков: три расы форели летний ишхан, зимний ишхан, гекаркуни и храмули (всего 60 экз.). Исследования моногенетических сосальщиков автором не проводилось. Для всех разновидностей форели обнаружены одинаковые виды паразитов при различной ИИ. Каждая раса форели имеет свои сроки нереста и нагула, что отражается на характере питания и является причиной различных показателей инвазии. Список паразитов севанской форели представленный ранее Павловой (1957) дополнен еще одним видом паразита *I. erraticus* (ЭИ — 100%, ИИ — 2–1350). У севанской храмули обнаружили 8 видов паразитов: *Myxobolus branchialis* Markewitsch, 1932 (= *Myxosoma branchialis* Markewitsch, 1932); *D. spathaceum*; *T. clavata*; *A. isoporum*; *Kh. armeniaca*, *Contracaecum microcephalum* Rudolphi, 1819 (= *C. squalii* Linstow, 1907); *P. laevis*; *P. cholodkowskyi* (= *Quadrigyryus cholodkowskyi*); *Neoechinorhynchus* sp. Dinnik, 1933; *N. armeniacus* Mikailov, 1975).

Найденную Динником в кишечнике севанской храмули *Rh. fortunatowi* Платонова не обнаружила, предположив, что в оз. Севан *Rhabdochona* встречается очень редко. Так же Платоновой не была найдена цестода *L. intestinalis*. Автор объясняет это возрастной изменчивостью питания рыб, молодь которых питается планктоном и заглатывает веслоногих рачков — первых промежуточных хозяев паразита, а взрослые рыбы переходят на питание бентосом, и возможность заражения лигулой исключается. Исследовались рыбы размером от 23 см и более.

С целью выявления наиболее патогенных гельминтов рыб оз. Севан В.Д. Акопян и А.Л. Арутюнян в 1964–65 гг. исследовали кишечный тракт 300 экз. храмули и 15 экз. форели. Обнаружили 3 вида цестод (*Kh. armeniaca*, *L. intestinalis*, *P. longicollis*), 3 вида скребней (*E. baeri*, *P. cholodkovskyi*, *P. laevis*) и один вид нематод, названия которой не приводится. Последний факт представляет особый интерес, т.к. возможно это была нематода *Rh. fortunatowi*. Но авторы не указали, у какого вида рыб была найдены данная нематода.

Начиная с 1968 г. систематическим изучением гельминтофауны рыб оз. Севан и других водоемов и водотоков Армении занимались сотрудники кафедры зоологии Ереванского государственного университета (Минасян, Бегоян, 1971; Бегоян, 1977; Григорян и др., 1976; Вартанян, Мкртчян, 1972; Вартанян, Григорян, 1974, 1989; Вартанян, 1989; Погосян, 1978; Григорян, Погосян, 1983, и др.)

В 1970-е гг. уровень воды в озере понизился почти на 18 м, что повлекло за собой дальнейшие изменения в его экосистеме.

Одной из существенных причин снижения рыбопродуктивности озера, по мнению А.К. Минасян, Ж.Т. Бегоян (1971), являлись инвазионные заболевания, вызывающие снижение живого веса, гибель, замедление роста и развития рыб. В 1970 г. авторы исследовали гельминтофауну храмули (учитывали только трематод, цестод и скребней). В хрусталике и стекловидном теле глаза был обнаружен *D. spathaceum* с ИИ до 156 экз. в одном глазу рыбы. У сеголеток и годовиков храмули наблюдалась высокая ЭИ лигулой — 60–100%, взрослые особи были почти не заражены. *Kh. armeniaca* были заражены 62% храмули (1–8 экз. на рыбу). Авторы обнаружили 4 вида скребней — *P. cholodkovskyi* (ЭИ — 100%, ИИ — 1–40), *E. baeri* (ЭИ — 42%, ИИ до 200 экз.), *P. laevis* (ЭИ — 76%, ИИ — 1–68), *P. kostylewi* (единичные экз.). Так же были обнаружены *A. isoporum* и *T. clavata*.

Сезонную динамику заражения акклиматизированных сига в 1970 г. изучали Л.К. Вартанян, З.А. Мкртчян (1972). Обнаружены ранее найденные Павловой (1957) у сига 5 видов паразитов. Установлено 100%-е заражение *D. spathaceum* и *I. erraticus* в течение всего года. У скребней наблюдалась сезонная динамика — зафиксировано отсутствие паразитов в летние и зимние месяцы. Экстенсивность заражения в мае *P. laevis* и *E. baeri* составила 47 и 73.3% соответственно при почти одинаковой ИИ (1–17 экз.). Ко второй половине осени количество сига зараженных *P. laevis* немного возросло до 53.3% (1–7 экз.), а заражение *E. baeri* понизилось до 66.6%. ИИ *E. baeri* к ноябрю повысилась до 75 экз. на рыбу (5–75 экз., при средней 2.64).

Ж.Т. Бегоян (1971), изучившая морфологenez *Kh. armeniaca* от севанской храмули, установила, что *Kh. armeniaca* имеет годичный цикл развития.

Гельминтофауну севанского усача летом 1972–74 гг. изучали Д.А. Григорян с соавторами (1976) и обнаружили 7 видов гельминтов. Четыре вида отмечены для усача впервые: *Diplostomum gobiorum* Shigin 1965 (ЭИ — 100%, ИИ — 29–96), *Bathybothrium rectangulum* Bloch, 1782 (ЭИ — 55.4%, ИИ — 3–21), *E. baeri* (ЭИ — 10.5%, ИИ — 1) и *P. cholodkovskyi* (ЭИ — 7.9%, ИИ — 1–

3). Два из них впервые отмечены для фауны Армении (*D. gobiorum*, *B. rectangulum*). Найденная ранее Динником (1932) *L. intestinalis* обнаружена в полости тела только озерной формы севанского усача (ЭИ — 46.7%, ИИ — 1–3). Трематода *A. isoporum* обнаружена у озерно-речной формы усача при ЭИ — 10.5% и ИИ — 8–24, иногда 150 экз. в одной рыбе. Также в небольшом количестве был найден скребень *P. laevis* (ЭИ — 13.1%, ИИ — 1–5). В работе высказано предположение, что причиной перехода специфичного для лососевых паразита *E. baeri* к карповым рыбам является изменение экологических условий вследствие понижения уровня озера.

Тем временем уровень озера продолжал снижаться и в 1980 г. его понижение достигло 18.5 м, площадь озера сократилась на 12.2%, а объем — на 42.2%.

В работе, посвященной изменению паразитофауны рыб до и после спуска оз. Севан, Д.А. Григорян (1980) выявила, что большая часть паразитов форели перешла к акклиматизированному сигу, а скребень *E. baeri* перешел к карповым рыбам. Так, из-за падения уровня озера изменился состав кормовой базы и спектр питания рыб. Автор отметила, что увеличение численности олигохет привело к усилению зараженности храмули кавией, а уменьшение численности бокоплавов — к понижению зараженности форели *E. baeri* и *P. laevis*.

Л.К. Вартанян (1989) в 1987–89 гг. методом полного паразитологического вскрытия обследовала более 200 экз. севанской храмули и выявила изменения в ее паразитофауне за прошедшие 20 лет (результаты сравнивались с работой Ж.Т. Бегоян (1971)). Была отмечена тенденция к уменьшению видового состава гельминтов, их ЭИ у севанской храмули. Не были обнаружены трематоды *A. isoporum* и скребень *P. laevis*. На сердце храмули были впервые зарегистрировали метацеркарии *I. erraticus* (ЭИ — 47.2%, ИИ — 1–50). Почти в два раза уменьшились показатели заражения цестодами *L. intestinalis* (ЭИ — 34.2, ИИ — 1–2) и *K. armeniaca* (ЭИ — 47.2%, ИИ — до 37). Втрое сократилась ЭИ скребнем *P. chlodkowskyi* (ЭИ — 33.3%, ИИ — 2–27). Скребень *E. baeri* встречался в единичных экземплярах. По заключению автора храмуля являлась в основном растительноядной рыбой, но также питалась зоопланктоном и бентосом. Уменьшение количества последних компонентов питания привело к сужению, как видового состава, так и степени зараженности рыб.

Изучению гельминтофауны рыб оз. Севан была посвящена диссертационная работа Л.К. Вартанян (1992). В ней была прослежена динамика зараженности рыб Севана за 20 лет (1970–1989 гг.). У севанского сига на протяжении всего периода наблюдений выявлено 100%-е заражение метацеркариями трематод *D. spathaceum* и *I. erraticus*. Скребней *E. baeri* и *P. laevis* в конце 1980-х гг. уже не обнаружили. Отмечена высокая инвазированность форели цестодой *P. longicollis* во все сезоны года. Обнаружен и описан новый вид — *Myxobolus salmonis* Donec, Vartanyan, Mkrtchan, 1973 из мышц севанской форели. Позднее название вида было изменено на *Myxobolus vartanyanae* Landsberg & Lom 1991. В паразитофауне севанского усача с 1972 по 1988 гг.

также произошли изменения. В 1986–1988 гг. не обнаружили трематоду *A. isoporum* и три вида скребней *M. baeri*, *P. cholodkovskyi* и *P. laevis*.

В 1996–97 гг. Р.Л. Оганесян (1998) исследовала 310 экз. рыб в т.ч. 70 экз. храмуль. В кишечнике у 3 экз. храмуль автор обнаружила цестоду — *Bothriocephalus acheilognathi* Yamaguti, 1934 с интенсивностью инвазии 1 экз. Также были найдены лигула — *L. intestinalis* (ЭИ — 17.2%, ИИ — 1–2 экз.) и единичных экз. скребня *E. baeri* (ЭИ — 2.9%, ИИ — 1 экз.).

В 2002 г. у севанских сигов впервые зарегистрировали цисты *Diphyllbothrium dendriticum* Nitzsch, 1824 (Рубенян, Протасова, 2007). Экстенсивность инвазии сигов этим паразитом к 2004 г. сильно возросла (ЭИ — 17%, ИИ — 1–4 экз.) по сравнению с 2002 г. Авторы предположили, что в Армении на оз. Севан происходит образование природного очага *D. dendriticum*. Дефинитивными хозяевами паразита в регионе могли быть рыбоядные птицы, которые постоянно обитают на берегах озера.

В 2005 г. Т.Г. Рубенян (2008) методом неполного гельминтологического вскрытия обследовала 79 севанских храмуль (возраст рыб — 3–9 лет) из прибрежной части Большого Севана. Изучался также состав пищевых компонентов кишечника храмули. Всего было обнаружено 2 вида паразитов: *Diplostomum* sp. (ЭИ — 56%, ИИ — 1–22 экз.) и *Rh. fortunatovi* (ЭИ — 38%, ИИ — 1–15 экз.). Автор отмечает, что за 80-летние наблюдения паразитофауны севанской храмули *Rh. fortunatovi* была найдена только Динником (1933) и Рубенян (2008). В составе употребляемой пищи в кишечнике храмули преобладал песок (от 55 до 80%), остальную часть составляли детрит, растения (хара и нитчатые водоросли), зообентос (личинки и куколки хирономид, брюхоногие моллюски, остракоды) и зоопланктон (копеподы и кладоцеры). Автор полагает, что взрослая храмуля потребляет не только детрит и растения, но и питается животной пищей. Появление в составе фауны паразитов нематоды *Rh. fortunatovi* по мнению автора является отражением изменения состава пищи севанской храмули, которая во время исследований Т.Г. Рубенян интенсивно питалась личинками поденок.

Для спасения оз. Севан были предприняты меры по поднятию уровня воды, в результате в 2007 г. уровень озера повысился почти на 2 м. Это привело к существенному изменению структуры сообществ зоопланктона (Крылов, Акопян, 2009).

В 2006–2007 гг. нами были проведены паразитологические исследования севанских рыб.

Цель настоящей публикации — обобщение данных о паразитофауне рыб оз. Севан и анализ ее многолетней динамики, вызванной воздействием антропогенных факторов на экосистему озера.

Оригинальное исследование паразитофауны рыб проводилось в рамках работы совместной Российско-Армянской экспедиции по изучению оз. Севан. Всего было исследовано методом полного гельминтологического вскрытия 27 экз. севанского сига, 40 экз. севанской храмули, 32 экз. серебряного карася, 15 экз. севанского усача и 2 экз. форели гегаркуни, методом неполного гель-

минтологического вскрытия — 124 экз. сига, из них — у 103 экз. исследовались только органы пищеварительного тракта.

Сбор и камеральную обработку паразитов проводили общепринятыми методами (Быховская-Павловская, 1985; Шигин, 1986). Определение гельминтов осуществляли по Определителю ... (1984, 1985, 1987), монографии А.А. Шигина (1986) и др. В нашей работе принята система цестод по М.Н. Дубининой (Определитель ... , 1987), трематод по И.Е. Быховской-Павловской и А.П. Кулаковой (Определитель ... , 1987), моногеней по А.В. Гусеву (Определитель ... , 1985), нематод по P. De Ley, M. Blaxter (2002), скребней по О. Amin (1985), ракообразных по T.E. Bowman, L.G. Abele (1982), инфузорий по А.В. Янковскому (Протисты, 2007), миксоспоридий по M. Kent et al., (2000), и ихтиоспорей по T. Cavalier-Smith (1998).

Всего нами было обнаружено 11 видов паразитов рыб (Толстенков, 2007; Воропаева, Толстенков, 2008 а; Оганесян, 2009), 3 из которых впервые зарегистрированы для оз. Севан. Это паразиты храмули — метацеркарии трематод *Diplostomum mergi* Dubois, 1932 и *Diplostomum rutili* Razmashkin, 1961 (Оганесян, 2009) и рачок *Tracheliastes polycolpus* Nordmann, 1832 (Воропаева, Толстенков, 2008 б).

D. spathaceum по-прежнему является самым массовым паразитом рыб оз. Севан. Нами этот паразит обнаружен в хрусталике глаз практически у всех видов исследованных рыб (кроме *Salmo ischchan*, которых вскрыто всего 2 экз.). Вместе с тем, низкие показатели заражения метацеркариями диплостом у всех видов рыб, отмеченные нами (индекс обилия 2.7–0.09), контрастируют с данными прошлых исследований, когда экстенсивность инвазии данного паразита была близка к 100%, а интенсивность значительно выше (Вартанян, 1989).

У сига нами было обнаружено 5 видов паразитов *Kh. armeniaca*, *D. dendriticum*, *D. spathaceum*, *I. erraticus* (табл. 3.6.2).

Таблица 3.6.2. Изменения в составе паразитофауны севанского сига по годам

Вид паразита	1923–1931	1954	1972	1986–1989	2004–2007
<i>I. multifiliis</i>				+	
<i>D. spathaceum</i>		+	+	+	+
<i>D. rutili</i>					+
<i>I. erraticus</i>		+	+	+	+
<i>T. clavata</i>		+	+		
<i>D. dendriticum</i>					+
<i>Kh. armeniaca</i>					+
<i>E. baeri</i>	+	+	+		
<i>P. laevis</i>	+	+	+		

Из них только 2 вида — *D. spathaceum*, *I. erraticus* отмечались в исследованиях 20-го века. Цестода *Kh. armeniaca* и *D. rutili* были зарегистрированы для сига впервые. В ноябре–декабре 2006 г. Т.Г. Рубенян (2008) при исследо-

вании сига кавию не обнаружила. Данные об обнаружении нового природного очага *D. dendriticum* (Рубенян, Протасова, 2005) на озере полностью подтвердились нашими исследованиями. Экстенсивность заражения сига *D. dendriticum* низкая и составляла 9.5%.

Паразитофауна храмули также значительно изменилась (табл. 3.6.3). Мы обнаружили 6 видов паразитов: *Dactylogyrus* sp., *D. spathaceum*, *Rh. fortunatowi* и впервые обнаруженные *D. mergi*, *D. rutili* и *T. polycolpus*.

Таблица 3.6.3. Изменения в составе паразитофауны севанской храмули по годам

Вид паразита	1923– 1931	1954	1970– 1980	1986– 1989	1996– 1997	2004– 2007
<i>M. branchialis</i>		+				
<i>D. goktschaicus</i>				+		
<i>D. rutili</i>						+
<i>D. mergi</i>						+
<i>Dactylogyrus</i> sp.						+
<i>A. isoporum</i>	+	+	+	+		
<i>D. spathaceum</i>		+	+	+		+
<i>I. erraticus</i>				+		
<i>I. platycephalus</i>			+			
<i>T. clavata</i>		+	+			
<i>Kh. armeniaca</i>	+	+	+	+		
<i>L. intestinalis</i>	+		+	+	+	
<i>B. acheilognathi</i>					+	
<i>Rh. fortunatovi</i>	+					+
<i>C. microcephalum</i>		+				
<i>P. cholodkovskyi</i>	+	+	+	+		
<i>E. baeri</i>			+	+	+	
<i>P. laevis</i>	+	+	+			
<i>P. kostylewi</i>			+			
<i>T. polycolpus</i>						+

Усач и серебряный карась также характеризовались низким видовым разнообразием паразитов (табл. 3.6.4, 3.6.5). У севанского усача обнаружены только 2, возможно 3 вида одного рода: *D. rutili*, *D. mergi*, *Diplostomum* sp. У вселенного в 1980-е гг. серебряного карася обнаружено 5 видов паразитов: *D. spathaceum*, *D. rutili*, *D. mergi* и *Allocreadium* sp., *L. intestinalis*. Для карася в Армении цестода *L. intestinalis* (ЭИ — 18.7%,) отмечена нами впервые.

У двух вскрытых экземпляров гегаркуни нами были обнаружены метациккарии *D. rutili*, неполовозрелая форма *Kh. armeniaca* и *P. longicollis*. Паразитофауна форели претерпела значительные изменения (табл. 3.6.6).

Таким образом, паразитофауна рыб оз. Севан значительно изменилась по составу и по структуре, что отражает изменения в экосистеме озера, произошедшие за последний век. Всего за всю историю изучения был зарегистрирован 31 вид паразитов рыб (табл. 3.6.1), часть из которых, в том числе некото-

рые эндемичные виды, уже, вероятно, исчезли либо находятся под угрозой исчезновения.

Таблица 3.6.4. Изменения в составе паразитофауны севанского усача по годам

Вид паразита	1923–1931	1954	1972–1980	1986–1989	2004–2007
<i>D. goktschaicus</i>			+	+	
<i>A. isoporum</i>	+		+		
<i>Diplostomum</i> sp.					+
<i>D. rutili</i>					+
<i>D. mergi</i>					+
<i>D. gobiorum</i>			+	+	
<i>B. rectangulum</i>			+	+	
<i>L. intestinalis</i>	+		+	+	
<i>P. cholodkovskyi</i>			+		
<i>E. baeri</i>			+		
<i>P. laevis</i>	+		+		

Таблица 3.6.5. Изменения в составе паразитофауны серебряного караса по годам

Вид паразита	1931	1954	1972–1980	1989–1993	2004–2007
<i>Allocreadium</i> sp.					+
<i>D. spathaceum</i>				+	+
<i>D. rutili</i>					+
<i>D. mergi</i>					+
<i>L. intestinalis</i>					+

Таблица 3.6.6. Изменения в составе паразитофауны севанской форели по годам

Вид паразита	1923–1931	1954	1972–1974	1980–1983	2004–2007
<i>Chloromyxum</i> sp.		+			
<i>D. branchialis</i>		+			
<i>M. vartanyanae</i>			+	+	
<i>D. spathaceum</i>		+	+	+	
<i>D. paraspathaceum</i>				+	
<i>D. rutili</i>					+
<i>I. erraticus</i>		+	+	+	
<i>T. clavata</i>		+			
<i>Kh. armeniaca</i>	+				+
<i>P. longicollis</i>	+	+	+	+	+
<i>L. intestinalis</i>	+				
<i>E. baeri</i>	+	+	+	+	
<i>P. laevis</i>	+	+	+	+	

Понижение уровня озера оказало значительное влияние на экосистему Севана вследствие целого ряда факторов: уничтожения богатого кислородом придонного холодного слоя воды, увеличения количества биогенных веществ, сбрасываемых из водосборного бассейна в озеро, значительного снижения

биомассы высших растений и возрастания биомассы фитопланктона, что приводило к ежегодному цветению воды. В придонных и средних слоях воды, в анаэробных условиях, начал образоваться токсичный для водных животных аммоний и сероводород, которые способствовали заболачиванию озера (Национальный доклад..., 2002).

С момента спуска озера доля фитофагов в зообентосе неуклонно падала и в результате уменьшилась в 20 раз, а доля детритофагов возрасла до 97% (Джэндереджян, 2002).

В результате осушения мест для нереста вымерли некоторые расы форели — зимний ишхан и боджак. На грани исчезновения находятся летний ишхан, гегаркуни, севанский усач, которые еще в 1970-х гг. были включены в Красную Книгу АССР. Основным фактором, лимитирующим запасы форели и храмули в озере, явились условия воспроизводства, связанные с осушением нерестилищ в прибрежной зоне озера, а для храмули еще и ухудшение обеспеченности пищей молоди, а для сига на сегодняшний день остается неконтролируемый промысел (Габриелян, 2006). До спуска уровня озера основными промысловыми видами были форель, храмуля, а после спуска уровня — сиг, серебряный карась.

Под влиянием понижения уровня озера и процесса эвтрофирования оз. Севан от типично олиготрофного водоема в его естественном статусе, с преобладанием в рыбном сообществе форелей, стало мезотрофным с преобладанием сигов. По мнению В.Г. Габриеляна, если процессы эвтрофирования будут продолжаться и дальше, может произойти замена лососевых и сиговых рыб на малоценных карповых, такие как карась и т.п. Несмотря на вторичное олиготрофирование оз. Севан в 1980-е гг., уровень его трофности, по-прежнему, выше, чем в допускосвой период и, следовательно, обитающие здесь карповые рыбы, по мнению автора, должны были получить преимущество (Габриелян, 2006). На затопленных участках почв побережья увеличилось разнообразие и доля коловраток, среди которых появились виды-индикаторы эвтрофных и мезосапробных вод (Крылов, Акопян, 2009). В результате снижения численности сига вследствие перевылова значительно повысилась численность и биомасса зоопланктона в пелагиали по сравнению с литоралью, вследствие сокращения давления хищников — сигов.

Таким образом, падение уровня озера и его наполнение в последние годы, интенсивный промысел привели к изменению численности окончательных и промежуточных хозяев, что повлекло к исчезновению одних паразитов и появлению новых видов. Так, скребни *P. laevis*, *E. baeri*, *P. cholodkovskyi* не регистрируются последние 12 лет.

Эндемичный вид *E. baeri* до спуска озера являлся массовым паразитом севанской форели (до 1500 экз. на рыбу) и в небольших количествах встречался у акклиматизированных сигов, у карповых рыб его не обнаруживали. После падения уровня озера скребня стали находить у храмули и усача. Зараженность сига *E. baeri* к 1954 г. возросла до 66%, а в 1970 г. — до 73% с небольшой интенсивностью инвазии 1–7 экз. на рыбу (Вартанян, Мкртчян, 1972) По всей вероятности, переход скребня к неспецифичным хозяевам объясняется сильным

уменьшением численности основного хозяина паразита — форели и изменением спектра питания других рыб.

P. laevis в кишечнике форели и сига встречался довольно часто (Динник, 1932; Маилян, 1956; Платонова 1963), но не встречая в кишечнике этих рыб подходящих условий для развития, скребни не достигали половой зрелости. Специфичным хозяином *P. laevis* в озере являлась храмуля, но условия ее питания препятствовали массовому заражению этим скребнем.

Первыми промежуточными хозяевами этих паразитов являются гаммарусы *Gammarus pulex* Linnaeus 1758, которые служили основной пищей форелей, у сига их доля составляла от 50% пищевого рациона рыб (Павлов, 1947). До спуска озера гаммарусы встречались по всему озеру, но в основном на глубине 7–13 м, где достигали наибольшего количества — до 9000 экз. на 1 м². С понижением уровня озера произошло осушение зон каменисто-галечных грунтов, органического ила, сплошь покрытого харовыми водорослями и мхом. Вследствие этого продуктивность гаммарусов резко упала (Маркосян, 1948).

Если в пробах пищевого рациона сига в 1970-е и в начале 1980-х гг. изредка находили гаммарусов (Пивазян, 1979), то в 1992–1995 гг. в содержимом кишечника фиксировали только зоопланктон, и у 26% рыб в содержимом кишечника встречались единичные экземпляры личинок и куколок хирономид (Рубенян Т.В., неопубликованные данные). В результате резкого падения численности гаммарусов прервался жизненный цикл таких ранее распространенных паразитов, как скребни.

По неопубликованным данным в 2006 г. из одного района оз. Севан в 10 желудках сига были обнаружены гаммарусы *G. pulex* от 29 до 189 экз. Возможно продуктивность гаммарусов в связи с поднятием уровня озера повысилась.

Для скребня *P. cholodkovskyi* промежуточным хозяином, по мнению Т.Г. Рубенян (2008), вероятнее всего, является один из видов остракод. В оз. Севан этот паразит встречался до и после спуска озера у храмули. В 1972–1974 гг. был найден у усача с низкой экстенсивностью заражения — 7.9% 1–3 экз. на рыбу (Григорян и др., 1976). С 1990 гг. этот вид больше не регистрируется в озере. Платонова (1963) предположила, что *P. cholodkovskyi*, по всей вероятности, является одним из реликтовых видов автохтонной фауны, которая когда-то была распространена на всей территории от Северной части Малой Азии до территории нагорно-азиатской области с Аму-Дарьей и оз. Балхаш. В настоящее время этого скребня у храмули регистрируют в Иране (Mokhayer and et., 2000).

Kh. armeniaca — специфичный паразит севанской храмули. В малых количествах встречается у форели, но не достигает там половой зрелости. Промежуточным хозяином *K. armeniaca* является олигохета *Potamothrrix hammoniensis* Michaelsen 1901 (Поддубная, 1988). После падения уровня озера ЭИ кавией у храмули возросла и в 1970 г. достигла 62% при ИИ от 1 до 8 экз. (Минасян, Бегоян, 1971). В последние годы у храмули этого паразита не находили (Рубенян, 2008; Воропаева, Тостенков, 2008 а; Оганесян, 2009). В 2006 и 2007 гг. нами зарегистрированы неполовозрелые особи *K. armeniaca* у сига с невысоким процентом заражения — 20–24%. В связи с уменьшением численности

храмули и увеличением биомассы олигохет для цестоды *Kh. armeniaca* сложились условия для образования новой системы паразит-хозяин, где в качестве хозяина выступает севанский сиг. Перевылов и существенное снижение численности сига, наблюдаемые в последнее время, не позволяют вскоре прояснить этот вопрос. Из ближайших мест, *Kh. armeniaca* регистрируется у храмули в Иране (Williams et al., 1980).

В оз. Севан цестодой *L. intestinalis*, в основном, были заражены мальки храмули размером 20–60 мм, питающиеся веслоногими рачками (*Cyclops strenuus* Fischer, 1851), в которых находится процеркоидная стадия паразита. Взрослые черви паразитируют в кишечнике многих рыбоядных птиц, чаще всего у чаек. До спуска озера Динник отмечал не высокое заражение лигулой храмули и усача. Платонова (1963) не обнаружила *L. intestinalis* у храмули, так как исследовались только взрослые рыбы от 23 см и более. После спуска озера степень заражения лигулой молоди храмули повысилась до 85%, а взрослые особи были почти не заражены, или встречались единичные экземпляры (Минасян, Бегоян, 1971). По мнению авторов, возрастная изменчивость питания храмули отражается на зараженности ее возбудителем лигулеза. Взрослая храмуля переходит на питание детритом, растениями и зообентосом. Молодые рыбы, сильно инвазированные, не достигают половой зрелости, погибают или вылавливаются ихтиофагами. К концу 1980-х гг. показатели заражения лигулой у севанской храмули снизились в два раза, по сравнению с 1970 г. (Вартанян, 1989). Автор предполагает, что уменьшение численности веслоногих рачков, в частности, *C. stennus*, повлекло за собой и снижение степени заражения храмули лигулой. Отсутствие регистрации лигулы у храмули в оз. Севан в последние годы, вероятней всего связано с тем, что авторы исследовали только взрослых рыб (Рубенян, 2008; Воропаева, Толстенков, 2008 а; Оганесян, 2009). Обнаружение нами плероцеркоидов лигул в полости тела карасей свидетельствует о переходе паразита на нового хозяина. Карась был привнесен в озеро в 1983 г., однако, как хозяин *L. intestinalis* отмечен только в 1998 г.

Григорян с соавторами в 1972 г. впервые обнаружили цестоду *B. rectangulum* у севанского усача. Известно, что взрослые черви этого вида паразитируют в кишечнике усачей (обыкновенного, балканского, терского, куринского, туркестанского, аральского). Промежуточным хозяином являются веслоногие рачки — циклопы *Acanthocyclops viridis* Jurine 1820, *Macrocyclops albidus* Jurine 1820 и др. Этот паразит встречается в горных участках бассейнов рек Дуная, Днестра, рек Кавказа, водоемы Закарпатья и т.д. Все горные реки характеризуются быстрым течением и низкой температурой воды, что существенно отличается от гидрофизических показателей воды оз. Севан. Авторы поставили под сомнение ранее считавшуюся реофильность *B. rectangulum*. В Армении этой цестодой заражается озерно-речная форма усачей, которая по руслам рек поднимается примерно до 2000 м над уровнем моря. Вартанян (1993) обнаружила этого паразита в р. Арпа у рыбы *мурица*. С целью повышения уровня Севана из р. Арпа в озеро была переброшена вода (Оганесян, 1994), что и могло привести к проникновению этой цестоды. Тем не менее, при последующих исследованиях этот паразит усача не отмечался.

Цестода *D. dendriticum*, обнаружена впервые в оз. Севан в 2002 г. (Рубенян, Протасова, 2007). Цикл развития *D. dendriticum* протекает со сменой двух промежуточных хозяев. Первыми служат веслоногие рачки, в оз. Севан: *C. strennus*, *Megacyclops gigas* Claus 1857, *Acanthodiptomus denticornis* Wierzejski 1887, а вторым промежуточным хозяином — сиговые рыбы, щука, налим. В рыбах плероцеркоиды локализуются в капсулах на пищеводе, желудке, пилорических придатках, гонадах. Окончательными хозяевами лентецов являются рыбоядные птицы (в основном чайки), млекопитающие и человек. В 2005 г. преимущественное потребление сигом планктонных копепод привело к возрастанию его зараженности *D. dendriticum* до 28.7% (Рубенян, 2008). Снижение экстенсивности инвазии лентецом до 9.5% в 2006 г. и нахождение неспецифичного паразита у сига — *K. armeniaca* косвенно указывает на изменения кормовой базы этой рыбы, а именно употребление в пищу несвойственных для сига животных — олигохет.

Трематода *A. isoporum* в оз. Севан встречалась у храмули и усача. Известно, что жизненный цикл *A. isoporum* протекает со сменой двух промежуточных хозяев. Многолетние колебания численности первого промежуточного хозяина — моллюска рода *Pissidium* и второго промежуточного хозяина — водных личинок поденок и ручейников (Мешкова, 1976) привели к тому, что последние 20 лет эта трематода не регистрируется в оз. Севан у храмули и усача. Возможно, циркуляцию инвазии *A. isoporum* в водоеме поддержит новый хозяин для оз. Севан — карась. Мы не смогли по объективным причинам определить до вида трематоду рода *Allocreadium* от серебрянного карася, но можно предположить, что это вид *A. isoporum*.

Из выше изложенного ясно, что количественные и качественные изменения в паразитофауне рыб оз. Севан связаны с изменениями состава кормовой базы, спектра питания и численностью различных хозяев. Кроме того, паразиты с различными стратегиями инвазии по-разному реагировали на изменения экологических условий в озере. Виды, пассивно мигрирующие по пищевым цепям, исчезли в связи со снижением численности промежуточных хозяев. При активном проникновении паразита в организм хозяина, степень заражения паразитом хозяина претерпела не столь значительные изменения. Так, метацеркарии трематоды *D. spathaceum* по-прежнему являются самыми массовыми паразитами рыб озера Севан. Нами этот паразит обнаружен в хрусталике глаза практически у всех исследованных видов рыб (кроме *S. ischchan*, которых вскрыто всего 2 экз.). Вместе с тем, показатели заражения существенно снизились (Вартанян, 1989).

Метацеркарии *I. erraticus* паразитируют в сердце, перикардиальной полости, почках, на печени, главным образом, у лососевых, сиговых и у некоторых карповых рыб. До спуска озера этого паразита не регистрировали, возможно, потому что Динник исследовал у рыб только кишечник. Зараженность форели и сига *I. erraticus* на протяжении 35-летнего наблюдения с 1954 по 1989 г. (Павлова, 1957; Вартанян, Мкртчян, 1972; Вартанян, 1993) составляла 100%, причем интенсивность инвазии доходила до 500 экз. (у сига). В 1989 г. Вартанян (1993) обнаружила метацеркарии *I. erraticus* у храмули. Начиная с 2006 г.

наблюдается снижение экстенсивности инвазии сига до 38% и уменьшение интенсивности инвазии до 2–12 экз. на рыбу (Толстенков, 2007; Воропаева, Толстенков, 2008 а), но, тем не менее, остается достаточно высокой.

Известно, что озера олиготрофного типа характеризуются самым большим разнообразием фаунистических комплексов паразитов. Переход озера олиготрофного типа в эвтрофный сопровождается уменьшением видового разнообразия паразитов (Румянцев, 2007). При этом паразиты, чьи жизненные циклы протекают при участии реликтовых ракообразных, практически полностью исчезают первыми (скребни). Отсутствие таких паразитов — одна из характерных особенностей озер эвтрофированного типа. В таких озерах продуктивность реликтовых рачков снижается, вплоть их до полного их исчезновения. В то же время заражение рыб паразитами, жизненный цикл которых протекает при участии зоопланктона, как правило, возрастает (цестоды *Proteocephalus*, *Diphyllbothrium*) (Румянцев, 1996). Таким образом, процессы, происходящие в паразитофауне рыб Севана, закономерно отражают этапы трансформации экосистемы озера, в первую очередь, изменение его трофического статуса.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ*

Севан по праву считается жемчужиной Природы. До конца 80-х годов прошлого века озеро было центром гидроэкологических исследований, так как именно здесь объединялись усилия лучших специалистов СССР, благодаря чему о нем заслуженно можно было говорить, как об одном из самых исследованных водоемов мира. Однако в силу ряда объективных причин многолетний ряд наблюдений был нарушен, оборваны контакты и практически на нет сведена долговременная комплексная работа.

Исследования оз. Севан в рамках совместной Российско-Армянской биологической экспедиции, начатые в 2005 г. — прямое продолжение многолетнего изучения экосистемы уникального высокогорного водоема. Первые пять лет совместной Российско-Армянской биологической экспедиции пришлось на важнейший в жизни оз. Севан момент — начало периода поднятия уровня воды, который с 2002 г. составил 292 см. Не меньшую роль в структурно-функциональной организации биоты водоема играет резкое сокращение рыбного населения, активная застройка на побережье и возрастающая рекреационная нагрузка.

Основное внимание было уделено изучению гидрологического режима водоема, выявлению видового состава основных групп водных организмов, определению их количественного развития и пространственного распределения, оценке экологического состояния оз. Севан и тенденций его трансформации в изменяющихся условиях среды.

Гидрологический режим. В результате исследований водного баланса и режима озера выделен начавшийся естественный ход повышения уровня воды в озере, который может продолжаться еще 15–20 лет, что совпадает со сроком запланированного повышения уровня озера на оптимальную высоту — до отметки 1903.5 м.

В современных условиях кислородный режим озера аналогичен наблюдавшемуся более 30 лет назад. По-прежнему характерен дефицит кислорода в гипolimнионе Большого Севана осенью. В летние месяцы в поверхностных слоях оказывается несколько меньше кислорода, чем на глубине. Причиной этого может служить высокая устойчивость металимниона (термоклина), которая гасит вертикальные диффузионные переносы не только тепла, но и кислорода. Создаются благоприятные условия для накопления окисляющих веществ непосредственно над металимнионом.

Видовое богатство гидробионтов. В результате проведенных исследований уточнены и дополнены сведения о видовом богатстве гидробионтов. В частности, выяснено, что флора оз. Севан представлена 32 видами из 27 ро-

* ¹Павлов Д.С., ²Крылов А.В., ³Габриелян Б.К., ²Поддубный С.А.

¹Учреждение Российской академии наук Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, 119071 Москва, Ленинский проспект, 33; ²Учреждение Российской академии наук Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, 152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, krylov@ibiw.yaroslavl.ru; ³Институт гидроэкологии и ихтиологии НЦЗГЭ НАН РА, ул. Паруйра Севака, 7, 0014 г. Ереван, Армения.

дов и 21 семейства криптогамных и сосудистых макрофитов, а флора его притоков включает 58 видов из 43 родов и 27 семейств. Растительность водоема сложена фитоценозами 15 ассоциаций и 1 безрангового сообщества из 10 союзов, 8 порядков и 6 классов классификации направления Браун-Бланке, а растительность водотоков его бассейна представлена фитоценозами 10 ассоциаций из 8 союзов, 6 порядков и 6 классов. Найдены новые и выявлены редкие растения и ценозы для озера и его притоков. В самом озере в первую очередь стоит отметить мхи *Bryum pseudotriquetrum*, *Hygroamblystegium tenax*, *Hygrohypnum ochraceum*, *Schistidium* cf. *apocarpum*, в реках — рдесты *Groenlandia densa*, *Potamogeton filiformis*.

В составе фитопланктона обнаружены новые виды из отдела диатомовых (*Fragilaria capucina*, *Cyclotella stelligera*, *Ceratoneis arcus*) и зеленых (*Scenedesmus obtusus*) водорослей.

В рамках совместных исследований начато изучение важной для понимания структуры и функционирования водной экосистемы группы гидробионтов — гетеротрофных нанофлагеллят. В результате идентифицировано 47 видов и форм бесцветных жгутиконосцев, относящихся к 9 отрядам и группе неопределенного систематического положения. Основу разнообразия фауны флагеллят составляли представители отрядов Cercomonadida, Kinetoplastida, Chrysomonadida.

По сравнению с ситуацией в 80-е гг. прошлого века отмечено увеличение видового разнообразия инфузорий планктона оз. Севан в период осеннего охлаждения: обнаружено 42 вида простейших, в то время как в 1980–83 гг. лишь 1–5. Все виды относятся к 2 подтипам, 7 классам, 10 п/классам, 15 отрядам и 24 семействам. Кроме того, впервые проанализировано видовое разнообразие инфузорий и ряда других высокогорных водных объектов Армении. Всего в высокогорных водоемах и водотоках на территории Армении зарегистрировано 127 видов инфузорий, относящихся (по системе: Small, Lynn, 2000) к 2 подтипам, 9 классам, 11 п/классам, 27 отрядам и 52 семействам. Из них в оз. Севан — 106 видов, 17 видов (в основном бентосных) в 7 (из 28) реках его бассейна и 21 вид в других водоемах (озера Кари, Парзлич, Кечутское и Шамбское водохранилища).

Заметные изменения произошли также в видовом составе зоопланктеров оз. Севан, где на настоящий момент отмечено 39 видов (24 — Rotifera, 5 — Copepoda и 10 — Cladocera), а в его притоках и вытекающем из озера водотоке обнаружено 43 вида зоопланктеров (25 видов Rotifera, 8 — Copepoda и 10 — Cladocera).

За период изучения оз. Севан с 1938 по 2007 гг. идентифицировано 57 таксонов хирономид, причем 12 видов впервые зарегистрированы в водоеме в период совместных Российско-Армянских исследований водоема.

Благодаря работам, проведенным в рамках совместных исследований, уточнен список видов рыб, обитающих на территории Армении. В настоящее время здесь отмечено 43 вида рыб из 1 класса, 2 подклассов, 9 семейств. Среди них 13 видов — интродуценты, натурализовавшиеся в водоемах и водотоках страны. Кроме этого, в ходе интенсивной рыбохозяйственной деятельности в

прудовые хозяйства Армении в разные годы были завезены несколько видов осетровых (веслонос *Polyodon spathula* (Walbaum, 1792), белуга *Acipenser huso* Linnaeus, 1758, стерлядь *Acipenser ruthenus* Linnaeus, 1758, севрюга *Acipenser stellatus* Pallas, 1771, русский осётр *Acipenser gueldenstaedtii* Brandt, 1833), несколько видов сем. Catostomidae (чукучановые), рода *Ictiobus*, декоративная форма карпа — карп-кои, но каких-либо данных об их натурализации или поимках в естественных водоемах нет. Непосредственно в акватории оз. Севан обитает 7 видов рыб.

В составе паразитов рыб оз. Севан зарегистрировано 11 видов, 3 из которых обнаружены впервые: метацеркарии трематод *Diplostomum mergi* Dubois, 1932 и *Diplostomum rutili* Razmashkin, 1961 и рачок *Tracheliastes polycolpus* Nordmann, 1832.

Количественная представленность и пространственное распределение сообществ гидробионтов. Помимо анализа изменений видового состава водных организмов выявлены закономерности количественного развития и пространственного распределения гидробионтов. Необходимо отметить, что исследования не ограничились классическим набором морфофункциональных и таксономических групп организмов, а были расширены за счет изучения пикофитопланктона, внеклеточных вирусных частиц (вириопланктона), гетеротрофных жгутиконосцев и мезозообентоса.

В частности показано, что максимальные показатели количественного развития пикофитопланктона отмечаются в литоральной зоне озера, а межгодовые вариации указывают, что наибольшее влияние оказывает повышение уровня воды, при котором возрастает численность и биомасса фототрофного пикопланктона в литоральной зоне. В результате в его составе возрастает доля колониальных форм, что в большей степени характерно для мезо- и эвтрофных водных систем. Однако уже через два года после максимального за исследованный период повышения уровня воды (в 2007 г.) наблюдалось заметное уменьшение численности и биомассы агрегированного пикофитопланктона.

Выяснено, что концентрации хлорофилла *a* также выше в прибрежной зоне озера. В составе фитопланктона отмечено уменьшение доли зеленой водоросли *Binuclearia lauterbornii*, увеличение обилия представителей рода *Oocystis*, и массовое развитие синезеленых водорослей — *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs, видов родов *Microcystis*, *Anabaena*.

Количество, средний объем клеток и биомасса бактериопланктона в литорали озера были незначительно выше этих показателей в пелагиали. Среди планктонных бактерий доминируют мелкие одиночные клетки, однако на отдельных участках значительный вклад в формирование суммарной биомассы вносят агрегированные и нитевидные формы. В среднем, биомасса микроорганизмов оказалась примерно равной биомассе многоклеточного зоопланктона.

Количественные показатели гетеротрофных нанофлагеллят были выше в Большом Севане, чем в Малом и, независимо от части водоема — в литоральной зоне относительно пелагиали. Анализ межгодовой динамики однозначно показывает, что при повышении уровня воды возрастает численность и биомасса жгутиконосцев в литоральной зоне. Так, максимальные величины их

численности и биомассы были зарегистрированы в 2008 г., т.е. на следующий год после максимального за исследованный период повышения уровня воды на 55 см.

В направлении из Малого в Большой Севан также наблюдается четкая тенденция изменения трофической структуры сообщества инфузорий, увеличение численности и биомассы простейших в 3 и 4 раза соответственно. Для вертикального распределения инфузорий в толще воды, характерны два пика численности и биомассы, обусловленных комплексным воздействием солнечной радиации, толерантностью видов к градиентам изменений температуры и содержания в воде кислорода, а также обеспеченностью инфузорий специфической пищей, поскольку пики формируются представителями разных трофических групп.

По сравнению с данными предыдущих периодов изучения (1947–1969, 1972–1985) увеличилась численность и биомасса зоопланктона глубоководных участков Малого и Большого Севана. Основная причина повышения количества зоопланктона, по всей видимости, изменение степени влияния рыб. В литоральной зоне Малого и Большого Севана в начале XXI-го века по сравнению с ситуацией в прошлом столетии, напротив, численность и биомасса зоопланктона сократились, причиной чего может выступать повышение уровня воды в озере, способствующее затоплению почв и, как следствие, развитию на формирующихся здесь биотопах сообществ, основу которых составляют колонизаторы. Кроме этого, в прибрежье возросла плотность рыб за счет карася, который способен оказывать существенное влияние на плотность и биомассу планктонных беспозвоночных. В результате произошедших изменений нарушена ранее выявленная закономерность горизонтального распределения зоопланктона. Если в прошлом веке большее количество зоопланктона наблюдалось в прибрежной зоне, то в 2005–2009 гг., напротив, в пелагиали водоема. Необходимо отметить, что уменьшение запасов рыб-планктофагов, т.е. снижение «контроля сверху», опосредованно могло способствовать сокращению доли агрегированных клеток в составе бактериопланктона, благодаря выеданию метазойным зоопланктоном.

Исследования также показали, что макрозообентос Малого Севана и по количественным и по качественным показателям уступает сообществам акватории Большого Севана. Выявлено, что адаптация интродуцированного в оз. Севан речного рака проходила в благоприятных для роста и развития условиях, а динамика его уловов и параметров воспроизводства свидетельствует о хорошем состоянии популяции.

Существенные изменения произошли и в изменении численности основных видов рыбного населения водоема. Так, естественное стадо севанской форели практически прекратило свое существование. В озере единично встречаются особи гегаркуни, которые попадают в озеро в результате выпуска искусственно полученной молоди. Однако, результативность мероприятий по искусственному восстановлению популяции севанской форели крайне низка из-за высокого уровня браконьерства. Из диких форм представителей лососевых, возможно, еще сохранилась ручьевая форель — *Salmo trutta*, обитающая в вер-

ховых притоков Севана. Озерная форма севанского усача встречается лишь единично. Вероятно, еще сохранилась речная наиболее мелкая форма севанского усача, обитающая только в притоках озера вместе с ручьевой форелью и речной формой храмули, причем в самом верхнем, иногда и в среднем течении на высоте до 2200 м над уровнем моря. Сиг повторил судьбу эндемиков Севана. Сейчас он еще продолжает встречаться в браконьерских уловах, но численность популяции крайне мала и возможно достигла критической величины, т.е. находится на грани исчезновения. В настоящее время, наиболее многочисленным и единственным продолжающим наращивать свою численность видом является карась. Будучи эврифагом, он в отсутствие конкуренции захватывает пищевые ниши практически всех эндемиков озера и сига.

Экологическое состояние водоема. Структурно-функциональные показатели сообществ гидробионтов позволяют оценить экологическое состояние водоема и тенденции его изменения. Несмотря на то, что средние величины биомассы фитопланктона, хлорофилла *a*, численности и биомассы бактериопланктона соответствуют показателям мезотрофных озер, имеется ряд свидетельств отклика экосистемы на избыточное поступление органических и биогенных веществ. В частности отмечено, что в отдельные годы даже в период осеннего охлаждения наблюдается тотальное «цветение» воды озера, а на отдельных участках мелководий концентрации хлорофилла *a* соответствуют наблюдаемым в эвтрофных водоемах. Кроме того, показатели количественного развития планктонных бактерий оз. Севан существенно превосходят таковые в олиготрофных и ультраолиготрофных горных озерах Альп и Татр, которые расположены в труднодоступных местах, в отличие от Севана, испытывающего значительное антропогенное воздействие. В настоящее время среди инфузорий отсутствуют тинтинниды, ранее обычные для периода осеннего охлаждения, а среди инфузорий-альгофагов преобладают виды, питающиеся не диатомовыми, а синезелеными водорослями (цианобактериями), возрастает доля бактерио-детритофагов и гистофагов, причем известно, что наличие эпибионтных инфузорий-триходин обычно наблюдается только при стрессовых ситуациях. Настораживает сокращение рыбных запасов и размерно-возрастного ряда популяции речного рака, вызванное воздействием нерегулируемого промысла.

Если говорить об изменениях, вызванных повышением уровня воды в озере, то в первую очередь необходимо отметить увеличение в литоральной зоне количества эукариотных микроорганизмов, численности, биомассы и разнообразия коловраток, в том числе и индикаторов эвтрофных и α -мезосапробных вод. Этому способствует разложение органического вещества затопленных почв. Однако изменения количества агрегированного пикофитопланктона показывают, что время разложения затопленных почв может быть непродолжительным, т.е., буквально через два года после максимального увеличения уровня численность и биомасса организмов снижаются.

В целом полученные данные позволили по-новому оценить видовое богатство гидробионтов оз. Севан и других водных объектов Армении, выявить закономерности количественного развития и пространственного распределения

сообществ гидробионтов в акватории Севана, оценить экологическое состояние водоема и тенденции изменений, происходящих в результате повышения его уровня, неконтролируемого промысла и антропогенной нагрузки на водосборе. В течение следующего этапа изучения водоема будет продолжен мониторинг качественных и количественных показателей гидробионтов, расширено количество станций, увеличена продолжительность и частота сборов. Все это позволит полноценно изучить оз. Севан, предпринять грамотные шаги в решении проблем водоема и разработать рекомендации по эксплуатации его биологических ресурсов.

ԱՄՓՈՓՈՒՄ*

Սևանա լիճն իրավամբ համարվում է բնության մարգարիտ: Մինչ անցյալ դարի 80-ական թվականները լիճը նաև հիդրոէկոլոգիական հետազոտությունների կենտրոն էր, քանի որ այստեղ էին միավորվում Խորհրդային Միության լավագույն մասնագետների ջանքերը, որոնց շնորհիվ այն դարձել էր աշխարհի ամենաուսումնասիրված ջրային էկոհամակարգերից մեկը: Սակայն մի շարք օբյեկտիվ պատճառներով դիտարկումների բազմամյա շարքն ընդհատվեց, խզվեցին կապերը, և երկարամյա համալիր հետազոտությունները դադարեցվեցին:

2005թ. ռուս-հայկական կենսաբանական համատեղ գիտարշավի շրջանակներում վերսկսված Սևանա լճի հետազոտությունները բարձրլեռնային այս ինքնատիպ ջրային էկոհամակարգի բազմամյա ուսումնասիրությունների անմիջական շարունակությունն են: Այս հետազոտությունների առաջին հինգ տարիները համընկան Սևանա լճի գոյության կարևորագույն իրադարձության՝ ջրի մակարդակի բարձրացման հետ, որը 2002թ.-ից ի վեր կազմել է 292սմ: Լճի կենդանական և բուսական աշխարհի կառուցվածքաֆունկցիոնալ առանձնահատկությունների ձևավորման գործում կարևոր դեր խաղացին նաև ձկների թվաքանակի կրճատումը, ափամերձ տարածքների ակտիվ կառուցապատումը և ռեկրեացիոն ծանրաբեռնվածության աճը:

Համատեղ հետազոտությունների ընթացքում հիմնական ուշադրությունը դարձվել է ջրամբարի ջրաբանական ռեժիմի հետազոտմանը, ջրային օրգանիզմների հիմնական խմբերի տեսակային կազմի բացահայտմանը, Սևանա լճի էկոլոգիական վիճակի գնահատմանը և միջավայրի փոփոխվող պայմաններում վերջինիս տրանսֆորմացիայի առանձնահատկություններին:

Ջրաբանական ռեժիմը

Սևանա լճի ջրային հաշվեկշռի և ռեժիմի հետազոտությունների արդյունքում, առանձնացվել է հատկապես վերջին տարիներին սկսված լճի ջրի մակարդակի բարձրացման բնական ընթացքը, որը կարող է շարունակվել ևս 15-20 տարի և համընկնում է լճի մակարդակը օպտիմալ բարձրության՝ 1903,5մ նիշին, հասցնելու պլանավորված ժամկետների հետ:

Բացահայտվել է, որ լճի հիպոլիմնիոնի ջրի էլեկտրահաղորդականությունը 20-40մկՍմ/սմ-ով բարձր է էպիլիմնիոնի համեմատ: Ափամերձ և խորջրյա գոտիների տարբերությունը կազմում է 10-15 մկՍմ/սմ: Ընդհանուր առմամբ լճային համակարգում ջրային զանգվածների տարածական բաշխման միտումը պահպանվել է անցյալ դարի 70-80-ական թվականների մակարդակի վրա:

*¹ Պավլով Դ.Ս.,² Կոլիով Ա.Վ.,³ Գաբրիելյան Բ.Կ.,² Պողոսյան Ս.Ա.

¹ ՌԳԱ Ա.Ն. Սևերցովի անվան էկոլոգիական պրոբլեմների և էվոլյուցիայի ինստիտուտ 2. ՌԳԱ Բ.Դ. Պապանինի անվան ներքին ջրերի կենսաբանության ինստիտուտ, 152742 Յարոսլավլի մարզ, Նեկրուդի շրջան, ավան Բարոկ, krylov@ibiw.yaroslavl.ru: ³ ՀՀ ԳԱԱ ԿՀԷԳԿ Հիդրոէկոլոգիայի և ձկնաբանության ինստիտուտ, 0014 Հայաստան, ք. Երևան, Պարույր Սևակի 7:

Լճի թթվածնային ռեժիմն այսօր համարժեք է 30 տարի առաջ կատարված դիտարկումների արդյունքներին: Նախկինի պես Մեծ Սևանի հիպոլիմնիոնին բնորոշ է թթվածնի պակասը: Ամռանը թթվածնի քանակը լճի մակերևութային շերտերում ավելի քիչ է խորքային շերտերի համեմատ: Վերջինիս պատճառը կարող է հանդիսանալ մետալիմնիոնի (թերմոկլինի) բարձր կայունությունը, որի շնորհիվ մարում են ինչպես ջերմության, այնպես էլ թթվածնի ուղղահայաց դիֆուզիոն տեղաշարժերը: Ամփջապես մետալիմնիոնի տակ օքսիդացնող նյութերի կուտակման համար ստեղծված են բարենպաստ պայմաններ:

Հիդրոբիոտների տեսակային հարստությունը

Կատարված հետազոտությունների շնորհիվ ճշտվել և լրացվել են հիդրոբիոտների հիմնական մորֆոէկոլոգիական խմբերի կենսաբազմազանության վերաբերյալ եղած տեղեկությունները: Մասնավորապես բացահայտվել է այն փաստը, որ Սևանա լճի ֆլորան ներկայացված է 21 ընտանիքների, 27 ցեղերի, 32 տեսակների կրիպտոզոան և անթափոր մակրոֆիտներով, իսկ նրա վտակներում հանդիպում են 27 ընտանիքների, 43 ցեղերի 58 տեսակի ներկայացուցիչներ:

Լճի բուսականությունը, ըստ Բրաուն Բլանկեի դասակարգման, ներկայացված է ֆիտոցենոզների 15 ասոցիացիաներով և մեկ հանրությով, կազմված 10 միավորումներից, 8 կարգից և 6 դասից, իսկ նրա ջրային հոսքերի բուսականությունը ներկայացված է ֆիտոցենոզների 10 ասոցիացիաներով, կազմված 8 միավորումներից, 6 կարգից և 6 դասից:

Լճի և նրա վտակների համար հայտնաբերված են նոր, և բացահայտված՝ հազվագյուտ բույսեր և ցենոզներ: Այդ առումով հարկ է նշել հատկապես մամուռներից *Bryum pseudotriquetrum*, *Hygroamblystegium tenax*, *Hygrohypnum ochraceum*, *Schistidium* cf. *apocarpum* տեսակները, գետերում՝ շերեփուկախոտը *Potamogeton filiformis*:

Փոփոխություններ են բացահայտվել նաև ֆիտոպլանկտոնի կազմում, հայտնաբերվել են դիատոմայիների (*Fragilaria capucina*, *Cyclotella stelligera*, *Ceratoneis arcus*) և կանաչ ջրիմուռների նոր տեսակներ (*Scenedesmus obtusus*):

Ջրային էկոհամակարգերի կառուցվածքի և գործառնության առանձնահատկությունները հասկանալու համար համատեղ հետազոտությունների շրջանակներում սկսվել են հիդրոբիոտների առանձին խմբերի՝ հետերոտրոֆ նանոֆլագելատների ուսումնասիրությունները: Արդյունքում գրանցվել են անգույն մտրակավորների 47 տեսակներ, որոնք պատկանում են 9 խմբերի: Մտրակավորների ֆաունայի բազմազանության հիմքը կազմում են Cercomonadida, Kinetoplastida, Chrysomonadida խմբերի ներկայացուցիչները:

Անցյալ դարի 80-ական թվականների համեմատ Սևանա լճում աշնանային ցրտերի շրջանում գրանցվել է պլանկտոնային ինֆուզորիաների տեսակային բազմազանության աճ. հայտնաբերվել են նախակենդանիների 42 տեսակ 1980-83թթ. հայտնաբերված 1-5 տեսակների փոխարեն: Բոլոր տեսակները պատկանում են 24 ընտանիքի, 15 կարգերի, 10 ենթադասի, 7 դասի, 2 ենթատիպի:

Բացի այդ առաջին անգամ վերլուծության է ենթարկվել մի շարք բարձրադիր այլ ջրամբարների ինֆուզորիաների տեսակային բազմազանությունը:

Հայաստանի տարածքում գտնվող ընդամենը մի քանի բարձրադիր ջրային էկոհամակարգերում գրանցվել են ինֆուզորիաների 127 տեսակ (ըստ Small, Lyonn, 2000 համակարգի), որոնք պատկանում են երկու ենթատիպի, 9 դասի, 11 ենթադասի, 27 խմբի և 52 ընտանիքի, որոնցից Սևանա լճում՝ 106 տեսակ, իսկ Սևանի ավազանի 7 գետերում՝ 17 տեսակ (հիմնականում հատակային ձևեր) և 21 տեսակ այլ ջրամբարներում (Քարի և Պարզ լճերում, Կեչուտի և Շամբի ջրամբարներում):

Նկատելի փոփոխություններ են տեղի ունեցել նաև Սևանա լճի զոոպլանկտոնի տեսակային կազմում, որտեղ ներկայումս հայտնաբերվել են 39 տեսակ (24 Rotifera, 5 Copepoda և 10 Cladocera), իսկ նրա վտակներում և լճից սկիզբ առնող գետերում՝ զոոպլանկտոնի 43 տեսակ (25 տեսակ Rotifera, 8՝ Copepoda և 10՝ Cladocera):

1938-2007թթ. Սևանա լճի հետազոտությունների ընթացքում հայտնաբերվել են խիրոնոմիդների 57 տաքսոն, ընդ որում 12 տեսակ առաջին անգամ լճում գրանցվել են ռուսիայական համատեղ հետազոտությունների ընթացքում:

Բացի այդ համատեղ հետազոտությունների շրջանակներում կատարված աշխատանքների արդյունքում ճշգրտվել է Հայաստանի տարածքում ապրող ձկների տեսակների ցանկը:

Ներկայումս այստեղ հայտնաբերված են 1 դասի, 2 ենթադասի, 9 ընտանիքի պատկանող ձկների 43 տեսակ, որոնցից 13-ը ներմուծված են և երկրի ջրային էկոհամակարգերում անցել են նատուրալիզացիայի փուլը: Բացի այդ ինտենսիվ ձկնատնտեսական գործունեության ընթացքում Հայաստանի լճակային տնտեսություններում տարբեր տարիների բերվել են թառափազգիների մի քանի տեսակ (թիաքիթ *Polyodon spathula* (Walbaum, 1792) բելուգա *Acipenser huso* Linnaeus, 1758, ստերլյադ *Acipenser ruthenus* Linnaeus, 1758, սելրյուգա *Acipenser stellatus* Pallas, 1771, ռուսական թառափ *Acipenser gueldenstaedtii* Brandt, 1833) և Catostomidae ընտանիքի *Ictiobus* ցեղի մի քանի տեսակներ, կարպի դեկորատիվ ձևը՝ կարպ կոի, սակայն բնական ջրերում նրանց նատուրալիզացիայի վերաբերյալ տվյալներ հայտնի չեն:

Սևանա լճում բնակվում է ձկների 7 տեսակ:

Ձկների մակաբույծների կազմում հայտնաբերվել են 11 տեսակ, որոնցից 3-ը Սևանա լճի համար նշվել են առաջին անգամ (տրեմատոդներից՝ *Diplostomum mergi* Dubois, 1932, *Diplostomum rutili* Razmashkin, 1961 և խեցգետնակերպերից *Tracheliastes polycolpus* Nordmann, 1832):

Հիդրոբիոնտների համակեցությունների տարածական բաշխվածությունը և քանակական զարգացումը

Ջրային օրգանիզմների տեսակային կազմի փոփոխություններին զուգահեռ բացահայտվել են հիդրոբիոնտների քանակական զարգացման և տարածական բաշխվածության օրինաչափությունները: Հարկ է նշել, որ հետազոտությունները չեն սահմանափակվել օրգանիզմների մորֆոֆունկցիոնալ և կարգաբանական

խմբերի դասական հավաքածուով, այլ ընդարձակվել են ի հաշիվ պիկոֆիտոպլանկտոնի արտաբջջային վիրուսային մասնիկների (վիրիոպլանկտոն), հետերոտրոֆ մտրակավորների և մեզոգոթոքենոսի քանակական հետազոտությունների:

Մասնավորապես ցույց է տրվել, որ պիկոֆիտոպլանկտոնի քանակական զարգացման առավելագույն ցուցանիշները նշված են լճի ափամերձ գոտում, իսկ ֆոտոտրոֆ պիկոպլանկտոնի քանակի միջին տարեկան տատանումները ցույց են տալիս, որ վերջինիս վրա առավել մեծ ազդեցություն ունի լճի մակարդակի բարձրացումը, որի դեպքում լիթորալում աճում են նրանց թվաքանակը և կենսազանգվածը: Արդյունքում ֆոտոտրոֆ ֆիտոպլանկտոնի կազմում ավելանում է գաղութային ձևերի բաժինը, ինչը ավելի շատ բնորոշ է մեզո և էվտրոֆ ջրային էկոհամակարգերին:

Սակայն արդեն երկու տարի անց լճի մակարդակի առավելագույն չափով բարձրացումից հետո (2007թ.) նկատվել է պիկոֆիտոպլանկտոնի ագրեգացված ձևերի թվաքանակի և կենսազանգվածի նվազում:

Բացահայտվել է, որ քլորոֆիլ “a”-ի կոնցենտրացիաներն առավել բարձր են լճի ափամերձ գոտում: Ֆիտոպլանկտոնի կազմում նշվել է կանաչ ջրիմուռ *Binuclearia lauterbornii* բաժնի նվազում, *Oocystis* ցեղի ներկայացուցիչների քանակի ավելացում, ինչպես նաև կապտականաչ ջրիմուռների՝ *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs, *Microcystis*, *Anabaena* ցեղերին պատկանող տեսակների զանգվածային զարգացում:

Բակտերիոպլանկտոնի կենսազանգվածի, թվաքանակի և բջիջների միջին ծավալը աննշան չափով բարձր են հատկապես լճի ափամերձ հատվածներում:

Ընդհանուր առմամբ բակտերիոպլանկտոնի կազմում գերակշռում են մանր միայնակ բջիջները, սակայն առանձին հատվածներում ագրեգացված և թելանման ձևերը կարող են զգալի ներդրում ունենալ բակտերիաների գումարային կենսազանգվածի ձևավորման գործում:

Հետերոտրոֆ նանոֆլագելատների քանակական ցուցանիշները եղել են առավել բարձր Մեծ Սևանում՝ հատկապես լիթորալի հատվածներում: Տարիների դինամիկայի վերլուծությունը ցույց է տվել, որ լճի մակարդակի բարձրացմանը զուգահեռ, լիթորալում աճել են մտրակավորների թվաքանակը և կենսազանգվածը:

Այսպես, նրանց թվաքանակի և կենսազանգվածի առավելագույն քանակները գրանցվել են 2008թ., այսինքն լճի մակարդակի առավելագույն՝ 55սմ-ով բարձրանալուն հաջորդող տարում:

Փոքր Սևանից Մեծ Սևանի ուղղությամբ տեղաշարժվելիս նկատվում է ինֆուզորիաների տրոֆիկ կառուցվածքի փոփոխության միտում, ինչպես նաև նախակենդանիների թվաքանակի և կենսազանգվածի ավելացում համապատասխանաբար 3 և 4 անգամ:

Ջրի խորքում ինֆուզորիաների ուղղահայաց բաշխվածությանը բնորոշ է թվաքանակի և կենսազանգվածի 2 պիկ, որը պայմանավորված է արեգակի ռադիացիայի, ջերմաստիճանի փոփոխության և ջրում թթվածնի պարունակության նկատմամբ տեսակների տոլերանտությամբ, ինչպես նաև

հատուկ սննդով ինֆուզորիաների ապահովվածությամբ, քանի որ առավելագույն արժեքները ձևավորվում են տարբեր տրոֆիկ խմբերի ներկայացուցիչներից:

Հետազոտությունների նախորդ ժամանակահատվածների համեմատ (1947–1969, 1972–1985) մեծացել են զոոպլանկտոնի թվաքանակը և կենսազանգվածը Մեծ և Փոքր Սևանների առավել խորը հատվածներում: Զոոպլանկտոնի քանակական աճի հիմնական պատճառը ամենայն հավանականությամբ ձկնային ֆաունայի ազդեցությունն է: Մեծ և Փոքր Սևանների լիտորալի գոտում 21-րդ դարի սկզբին, նախորդ հազարամյակի համեմատ, զոոպլանկտոնի թվաքանակը և կենսազանգվածը կրճատվել են, ինչի պատճառը հավանաբար լճում ջրի մակարդակի բարձրացումն է, որը նպաստել է հողերի ջրածածկմանը և, որպես հետևանք, այստեղ ձևավորվող բիոտոպերում բարձրակարգ խեցգետնակերպերի և անվակիրների՝ այդ թվում էվտրոֆ և α -մեզոսապրոբ ջրերի ինդիկատորների զարգացմանը: Բացի այդ ավամերձ գոտում, ի հաշիվ լճածածանի, աճել է ձկների խտությունը, ինչը կարող էր վճռորոշ ազդեցություն ունենալ պլանկտոնային անողնաշարավորների խտության և կենսազանգվածի վրա: Տեղի ունեցած փոփոխությունների արդյունքում խախտվել են զոոպլանկտոնի նախկինում բացահայտված հորիզոնական բաշխվածության օրինաչափությունները: Եթե անցած տարում զոոպլանկտոնի առավել մեծ քանակներ գրանցվել են ավամերձ գոտում, ապա 2005-2009թթ. նկատվել է հակառակ պատկերը, զոոպլանկտոնը կենտրոնացել է պելագիալում: Հարկ է նշել, որ հնարավոր է պլանկտոֆագ ձկների պաշարների նվազումը, այսինքն “վերնից” հսկողության թուլացումը անմիջականորեն նպաստել է բակտերիապլանկտոնի կազմում ագրեգացված բջիջների մասնաբաժնի կրճատմանը մետազոյան զոոպլանկտոնով սնվելու շնորհիվ:

Հետազոտությունները նաև ցույց են տվել, որ Փոքր Սևանի մակրոզոոբենթոսը և՛ քանակական, և՛ որակական ցուցանիշներով զիջում է Մեծ Սևանի բենթոսին: Բացահայտվել է, որ Սևանա լճում գետի խեցգետնի աճի և զարգացման համար առկա են բարենպաստ պայմաններ: Իսկ վերջինիս որսի և վերարտադրության ցուցանիշների դինամիկան վկայում է պոպուլյացիայի բավարար վիճակի մասին:

Սակայն էական փոփոխություններ են տեղի ունեցել նաև ջրամբարի ձկնային հանրությամբ: Այստեղ Սևանի իշխանի բնական վտառը դադարել է գոյություն ունենալ: Լճում երբեմն հանդիպում են գեղարքունու առանձնյակներ, որոնք լճում հայտնվել են արհեստական վերարտադրության արդյունքում:

Սակայն Սևանի իշխանի արհեստական վերարտադրության ուղղությամբ իրականացված միջոցառումների արդյունավետությունը ձկնագոգության պատճառով խիստ ցածր է: Սաղմոնագգի ձկնատեսակների վայրի ձկներից Սևանա լճում հավանաբար պահպանվել է միայն կարմրախայտը (*Salmo trutta*), որը բնակվում է լճի վտակների ակունքներում: Սևանի բեղլուի լճային ձևը հանդիպում է եզակի առանձնյակների տեսքով: Հավանաբար դեռ պահպանվել է Սևանի բեղլուի համեմատաբար մանր գետային ձևը, որը հանդիպում է լճի վտակներում կարմրախայտի և բոջակի գետային ձևի հետ միասին, գետի ամենավերին, երբեմն նաև միջին հոսանքներում, ծովի մակարդակից 2200 մ բարձրության վրա: Միզը արժանացել է Սևանի էնդեմիկների ճակատագրին: Այսօր այն դեռ հանդիպում է

ձկնագողերի որսաքաժնում, սակայն պոպուլյացիայի թվաքանակը խիստ փոքր է, այն հասել է աղետալի չափերի, այսինքն գտնվում է անհետացման շեմին: Ներկայումս առավել բազմաքանակ ձկնատեսակը, որը պահպանում է իր թվաքանակը՝ ծածանն է: Լինելով էվրիֆագ, այս ձկնատեսակը մրցակցության բացակայության պայմաններում զբաղեցնում է Սևանա լճի գրեթե բոլոր էնդեմիկ ձկնատեսակների և սիզի սննդային նիշաները:

Լճի էկոլոգիական վիճակը

Հիդրոբիոտոնների համակեցությունների կառուցվածքաֆունկցիոնալ ցուցանիշները թույլ են տալիս գնահատել լճի էկոլոգիական վիճակը և նրա փոփոխման միտումները: Ֆիտոպլանկտոնի կենսազանգվածի քլորոֆիլ “a”-ի, բակտերիոպլանկտոնի թվաքանակի և կենսազանգվածի միջին արժեքները համապատասխանում են մեզոտրոֆ լճերի ցուցանիշներին: Առկա են բազմաթիվ փաստեր օրգանական և կենսածին էլեմենտների ավելցուկային քանակներին էկոհամակարգի արձագանքի վերաբերյալ: Մասնավորապես նշված է, որ անգամ աշնանային ցրտերի շրջանում որոշ տարիների նկատվել է լճի “ջրի ծաղկում”, իսկ ծանծաղուտներում քլորոֆիլ a-ի կոնցենտրացիան համապատասխանում է էվտրոֆ ջրամբարների դիտարկումներին: Բացի այդ Սևանա լճի պլանկտոնային բակտերիաների քանակական զարգացման ցուցանիշները նկատելիորեն գերազանցում են Ալպերի և Տատրաների օլիգոտրոֆ և ուլտրաօլիգոտրոֆ լեռնային լճերի ցուցանիշներին, որոնք գտնվում են դժվարամատչելի տեղերում ի տարբերություն Սևանա լճի, որը ենթակա է զգալի անթրոպոգեն ազդեցության: Ինֆուզորիաների շարքում բացակայում են տինտինիդները, որոնք նախկինում բնորոշ էին աշնանային ցրտերին, իսկ ալգոֆագիսֆուզորիաների շարքում գերակշռում են տեսակներ, որոնք սնվում են ոչ թե դիատոմայիններով, այլ կապտականաչ ջրիմուռներով (ցիանոբակտերիաներով), աճում է բակտերիո-դետրիտոֆագերի և հիստոֆագերի մասնաբաժինը, ընդ որում հայտնի է, որ էպիբիոտ ինֆուզորիա-տրիխոդինի առկայությունը սովորաբար նկատվում է միայն սթրեսային իրավիճակներում: Չկառավարվող արդյունահանման ազդեցությամբ են պայմանավորված ձկնային պաշարների նվազումը և գետի խեցգետնի պոպուլյացիայի չափատարիքային շարքի կրճատումը:

Լճի մակարդակի բարձրացման արդյունքում տեղի ունեցած փոփոխությունների մասին խոսելիս առաջին հերթին անհրաժեշտ է նշել լճի ափամերձ գոտում էոկարիոտ միկրոօրգանիզմների քանակի, անվակիրների բազմազանության, այդ թվում և էվտրոֆ և α -մեզոսապրոֆ ջրերի ինդիկատորների թվաքանակի և կենսազանգվածի մեծացման փաստը: Դրան նպաստել է ջրածածկ եղած հողերում եղած օրգանական նյութերի քայքայումը: Սակայն ագրեգացված պիկոպլանկտոնի քանակության փոփոխության օրինակը ցույց է տալիս, որ ջրածածկ հողերի քայքայման ժամանակահատվածը կարող է լինել ոչ երկարատև, այսինքն ուղիղ երկու տարի անց մակարդակի առավելագույն բարձրացումից հետո նկատելի է օրգանիզմների թվաքանակի և կենսազանգվածի նվազում:

Ընդհանուր առմամբ ստացված տվյալները թույլ են տալիս նորովի գնահատել Սևանա լճի և Հայաստանի այլ ջրային էկոհամակարգերի հիդրոբիոտոնների

տեսակային հարստությունը, բացահայտել Սևանի ավազանում հիդրոբիոտոների համակեցությունների տարածական բաշխվածության և քանակական զարգացման օրինաչափությունները, գնահատել էկոհամակարգի էկոլոգիական վիճակը և մակարդակի բարձրացման, չկառավարվող արդյունահանման և ջրհավաքի ազդեցության ուժեղացման պայմաններում վերջինիս փոփոխման միտումները: Ջրամբարի հետազոտման հետագա փուլում կշարունակվի հիդրոբիոտոների քանակական և որակական ցուցանիշների մոնիտորինգը, կընդլայնվի դիտակետերի ցանցը, կմեծանա հետազոտությունների տևողությունը և հաճախականությունը: Այս ամենը հնարավորություն կտան լիովին հետազոտել Սևանա լիճը, ձեռնարկել միջոցներ լճի հիմնախնդրի լուծման ուղղությամբ և մշակել լճի կենսառեսուրսների արդյունավետ շահագործման առաջարկներ:

CONCLUSION*

Lake Sevan is considered as one of the foremost natural wonders. Till the end of the 1980s the lake was the center of hydroecological studies which combined the efforts of the best specialists of the Soviet Union and this allowed considering it as one of the most thoroughly studied water bodies in the world. But due to objective reasons these long-term observations were discontinued, the contacts were broken off and the results of long-term comprehensive studies in Lake Sevan were brought to nothing.

The studies of Lake Sevan within the joint Russian-Armenian biological expedition have begun in 2005 and are the continuation of the long-term studies of the ecosystem of the unique high-altitude water body. The first five years of the work of the joint Russian-Armenian expedition fell on the important period in the existence of Lake Sevan: the beginning of the water level rise. The water level has risen by 292 cm from 2002. A sharp decrease in fish population, intensive development of the shore area and increasing recreational load also play a significant role in structural and functional organization of the biota in the lake.

The main emphasis was made on studying the water bodies' hydrological regime, determination of specific composition of main groups of hydrobionts, estimation of their quantitative development and spatial distribution, assessment of Lake Sevan's ecological condition and trends of its transformation under the changing environmental conditions.

Hydrological regime. The studies of water balance and hydrological regime of the lake have shown evidence for the beginning of natural water level rise that is expected to last for 15–20 years that corresponds to the time of a scheduled elevation of the lake level to the optimal mark of 1903.5 m.

At present the oxygen regime in the lake is similar to that observed 30 years ago. The oxygen deficiency is still observed in the hypolimnion of the Big Sevan in autumn. In summer months the oxygen amount is less in the surface layers than in the depth. This can occur due to a high stability of metalimnion (thermocline) damping vertical diffusion transfer of not only heat but oxygen as well. Favorable conditions are created for accumulation of oxidizing agents immediately above metalimnion.

Species richness of hydrobionts. In the course of our studies the data on biological diversity of the main morphoecological groups of hydrobionts were specified and supplemented. In particular, it has been found that the flora in Lake Sevan is represented by 32 species from 27 genera and 21 families of cryptogamous and vascular macrophytes and flora of its tributaries is represented by 58 species from 43 genera and 27 families. The vegetation in the lake is formed by phytocenoses of 15 associations and one rankless community including 10 unions, 8 orders and 6 classes (according to Brown-Blanke) and vegetation in watercourses of its basin is repre-

*¹Pavlov D.S., ²Krylov A.V., ³Gabrielyan B.K., ²Poddubny S.A.

¹A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, 33 Leninskij prosp., Moscow, 119071, Russia; ²I.D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, 152742, Russia, krylov@ibiw.yaroslavl.ru;

³Institute of Hydroecology and Ichthyology, National Academy of Sciences of Republic of Armenia.

sented by phytocenoses of 10 associations including 8 unions, 6 orders and 6 classes. New and rare plants and cenoses have been documented in the lake and its tributaries. In the lake we should mention in the first turn mosses *Bryum pseudotriquetrum*, *Hygroamblystegium tenax*, *Hygrohypnum ochraceum*, *Schistidium* cf. *apocarpum*, and in the rivers pondgrasses *Groenlandia densa*, *Potamogeton filiformis* were found.

In the phytoplankton community, new species of diatoms *Fragilaria capucina*, *Cyclotella stelligera* and *Ceratoneis arcus* and green algae *Scenedesmus obtusus* were recorded.

Within the framework of the joint work the studies of heterotrophic nanoflagellates as a group of hydrobionts important for understanding the structure and functioning of aquatic ecosystems have been started. As a result 47 species and forms of colorless flagellates belonging to 9 orders and a group of uncertain systematic status have been identified. The diversity of the flagellate fauna was formed by representatives of the orders Cercomonadida, Kinetoplastida, Chrysomonadida.

As compared to the 1980s of the past century the species diversity of infusoria in the plankton of Lake Sevan increased during the autumn fall of temperature. 42 species of protozoans were found as compared to 1–5 species in 1980–1983. All species belong to 2 subtypes, 7 classes, 10 subclasses, 15 orders and 24 families. For the first time the species diversity of infusoria have been analyzed in other high-altitude water objects of Armenia. Totally in high-mountain water bodies and watercourses in the territory of Armenia 127 species of infusoria belonging (according to Small, Lynn, 2000) to 2 subtypes, 9 classes, 11 subclasses, 27 orders and 52 families were listed. Among them 106 species were found in Lake Sevan, 17 species (mainly benthic) in 7 (of 28) rivers of its basin and 21 species in other water bodies (Kari, Parzlich lakes and Kechut and Shamb reservoirs). Notable changes occurred in the species composition of zooplankton in Lake Sevan where 39 species were recorded (24 — Rotifera, 5 — Copepoda and 10 — Cladocera). Totally 43 zooplankton species (25 species of Rotifera, 8 species of Copepoda and 10 species of Cladocera) were found in Sevan tributaries and the river flowing out from the lake.

As many as 57 taxa of chironomids were found on Lake Sevan during the period from 1938 to 2007. 12 species were first recorded in the lake during joint Russian-Armenian investigations in Lake Sevan.

The work conducted within the framework of joint studies allowed to prepare most up-to-date checklist of fish species inhabiting water bodies of Armenia. As many as 43 species from 1 class and 9 families have been documented. Among them 13 species belong to alien species naturalized in water bodies and watercourses of the country. In addition, in the course of intensive fish farming in pond farms of Armenia several species of sturgeons (paddlefish *Polyodon spathula* (Walbaum, 1792), beluga sturgeon *Acipenser huso* Linnaeus, 1758, sterlet *Acipenser ruthenus* Linnaeus, 1758, stellate sturgeon *Acipenser stellatus* Pallas, 1771, Russian sturgeon *Acipenser gueldenstaedtii* Brandt, 1833), several catostomids (suckers) of the genus *Ictiobus*, a decorative variety of carp — ‘koi’ carp have been introduced but the data on their naturalization or their catches in natural water bodies are lacking. In Lake Sevan itself 7 fish species occur.

The fish parasites were represented by 11 species and 3 of them metacercaria of trematodes *Diplostomum mergi* Dubois, 1932 and *Diplostomum rutili* Razmashkin, 1961 and a small crustacean *Tracheliastes polycolpus* Nordmann, 1832 were recorded for the first time in the lake.

Development and spatial distribution of hydrobiont communities. Trends of quantitative development and spatial distribution of hydrobionts have been revealed. In addition to a classic set of morphofunctional and taxonomical groups of organisms the quantitative level of picophytoplankton, extracellular viral particles (virio-plankton), heterotrophic flagellates and megazoobenthos have been studied.

The highest quantitative indices of picophytoplankton level are recorded for the littoral part of the lake and annual variations of the number of phototrophic picoplankton show that the rise of the water level exerts the strongest influence leading to increase in their number and biomass in the littoral zone. As a result the portion of colonial forms increases in the structure of phototrophic phytoplankton that is more typical for meso- and eutrophic water ecosystems. However, in two years after the maximal rise of the water level in the lake (2007) the number and biomass of aggregated picophytoplankton decreased appreciably.

It has been found that the concentrations of chlorophyll *a* were higher in the littoral parts of the lake. In the phytoplankton, the proportion of the green algae *Binuclearia lauterbornii* was found to decrease. An increase in abundance of algae of the genus *Oocysis* and mass development of the blue-green algae such as *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs, as well as *Microcystis* and *Anabaena* species was recorded.

The number, average volume of cells and biomass of bacterioplankton is higher to a little degree in the littoral than in the pelagial zone of the lake. On the whole, small separate cells dominate in the bacterioplankton but in some areas aggregated and filamentous forms can contribute significantly to formation of the bacteria biomass. On average the biomass of microorganisms is similar to the biomass of multicellular zooplankton.

Quantitative indices of heterotrophic nanoflagellates were higher in the Big Sevan than in the Small Sevan and they were higher in the littoral part than in the pelagial. The analysis of interannual dynamics shows that the rise of the water level leads to increase in the number and biomass of flagellates in the littoral zone. Thus, the maximal values of their number and biomass were recorded in 2008, i.e. the next year after the maximal rise of the level by 55 cm.

From the Small Sevan towards the Big Sevan the changes occur in the trophic structure of the infusoria community and the abundance and biomass of protozoans increases 3 and 4 times, respectively. The vertical distribution of infusoria in the water column demonstrates two peaks of abundance and biomass caused by a combined effect of the solar radiation, tolerance of species to gradients of temperature and oxygen content variations and provision of infusoria with specific food as the peaks are formed by representatives of different trophic groups.

As compared to the data obtained during the previous periods (1947–1969, 1972–1985) the abundance and biomass of zooplankton have increased in deeper parts of Big and Small Sevan. The main reason for the increase in the abundance of

zooplankton is apparently the change of the degree of the fish influence. In the beginning of the 21st century as compared to the situation in the past century in the littoral zone of Small and Big Sevan the abundance and biomass of zooplankton reduced probably due to the rise of the water level leading to flooding of soil and as a result to development in newly formed biotopes of communities highly dominated by rotifers. In addition, the fish density increased in the littoral of the lake due to the crucian carp which can significantly affect the density and biomass of planktonic invertebrates. These changes led to disturbance of the previously found trend in the horizontal distribution of zooplankton. While in the last century the higher abundance of zooplankton was recorded in the littoral zone, in 2005–2009 the highest abundance of zooplankton was recorded in the pelagial zone of the lake. It should be mentioned that the reduction of the stock of planktophagous fishes, i.e. weakening of “top-down control” led to decrease of the portion of aggregated cells in bacterioplankton due to their grazing by metazoic zooplankton.

The studies have demonstrated that quantitative and qualitative characteristics of macrozoobenthos are lower in Small Sevan than in the area of Big Sevan. It has been found that naturalization of the freshwater crayfish occurred under the conditions favorable for growth and development; the dynamics of its catches and parameters of reproduction suggests good population condition.

The fish fauna in the lake underwent sufficient changes. As a matter of fact, the natural stock of Sevan trout is now extinct. Single individuals of gegarkuni are met in the lake due to release of artificially raised juveniles. But the efficiency of measures aimed at artificial restoration of the Sevan trout population is low because of heavy poaching. Among wild varieties of the Sevan trout the ‘alabalakh’ (*Salmo trutta*) inhabiting the upper parts of Lake Sevan tributaries has probably survived. The lake form of the Sevan barbel is met sporadically. The small river form of the Sevan barbel is likely to still occur in the uppermost and sometimes in the middle parts of the lake tributaries at the altitude of up to 2200 m together with brook trout and a river form of khramulya. The fate of the whitefish is deplorable as well as that of all endemic species. Now it is met in catches of poachers but the abundance of the population is extremely low and the species is on the verge of disappearance. At present the crucian carp is most abundant and the only species constantly increasing its number. This euryphagous species occupies in the absence of competition food niches of all lake’s endemics and whitefish.

Ecological condition of the water body. Structural and functional indices of hydrobionts communities allow evaluating the ecological state of the water body and trends of its changes. In spite of the fact that average values of the biomass of phytoplankton, chlorophyll *a* and abundance and biomass of bacterioplankton correspond to parameters of mesotrophic lakes, the evidence exists of the response of the ecosystem to exaggerated input of organic and biogenic matters into the lake. In particular, it has been found that during the period of autumn fall of temperature a intensive bloom of the water in the lake is observed and in some shallow parts the chlorophyll *a* concentrations correspond to those in eutrophic water bodies. In addition, indexes of the quantitative development of planktonic bacteria in Lake Sevan exceed the values in oligotrophic and ultraoligotrophic water bodies of mountain

lakes in the Alps and Tatra Mountains situated in out-of-the way places and as in the case with Sevan are not subjected to a strong anthropogenic load. Among infusoria we have not found tintinnids previously common for the autumn period of fall of temperature and among algophagous infusoria species feeding not on diatoms but on blue-greens (cyanobacteria) prevail. The portion of bacterio-detritophagous and hystophagous species increases but it is known that the presence of epibiontic infusoria of the genus *Trichodina* is only observed under stress situations. A sharp decrease of the fish stock and size-age groups of the population of the freshwater crayfish was caused by uncontrolled commercial fishing.

As far as changes caused by elevation of lake water level are concerned, there should be noted, first of all, an increase in the number of eukaryotic microorganisms in the littoral zone as well as in abundance, biomass and diversity of rotifers including indicators of eutrophic and α -mesosaprobic conditions in the water bodies. This process is facilitated by a decay of organic substances in flooded soil. However, changes in the amount of aggregated picophytoplankton show that the period of the destruction of flooded soils can be quite short, i.e. as soon as in two years after the maximal rise of the water level the decrease in abundance and biomass of organisms is noted.

In general, the obtained data allow us to take a new step assessing the species richness of hydrobionts of Lake Sevan and other Armenian water bodies, discover the patterns of quantitative and spatial distribution of hydrobionts' communities in the Sevan, evaluate its ecological condition and trends of changes taking place due to water level rise, poaching and anthropogenic impact upon the water catchment area. Monitoring of qualitative and quantitative parameters of hydrobionts is planned to be continued, the network of stations broadened and sampling duration and frequency increased in the next stage of the water body's study. Such approach can promote a comprehensive study of Lake Sevan and undertake adequate measures aimed at preservation and safe exploitation of its biological resources.



Торжественное открытие Российско-Армянской биологической экспедиции 19 августа 2005 г. (красную ленту разрезают Чрезвычайный и Полномочный Посол России в Армении *Н.В. Павлов* и президент Национальной академии наук Республики Армения, академик *Ф.Т. Саркисян*).



Руководитель работ со стороны Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН д.г.н. *С.А. Поддубный*.



Планирование работы перед рейсом в рабочем кабинете знатока жизни озера и неутомимого борца за улучшение его экологического состояния чл.-корр. НАН Армении *Р.О. Оганесяна*.



Руководитель работ со стороны Института гидроэкологии и ихтиологии НАН РА *Б.К. Габриелян* с российскими коллегами *Ю.В. Герасимовым* и *Д.Б. Косолаповым*.



Экспедиционное судно «Гидролог» на Севане.



Изучение ихтиофауны водотоков Армении (Б.А. Левин).



Капитан экспедиционного судна «Гидролог» *В.М. Акопян* и помощник капитана *М.В. Акопян*.



Механик судна *В.А. Маркарян*.



По ходу движения судна *Ю.В. Герасимов* анализирует пространственное распределение рыб.



Биологический анализ севанского сига (*А.Р. Рубенян*).



Подъем гирлянды после экспозиции проб при изучении первичной продукции.



Сбор ботанического материала на притоках оз. Севан (А.А. Бобров).



Отбор проб планктонных организмов (А.В. Крылов).



Продолжение работ на берегу: фильтрация проб бактериопланктона (Д.Б. Косолапов).



Паразитологические исследования (О.О. Толстенков и Е.Л. Воропаева).



Затопленные в результате подъема уровня воды деревья (акватория Малого Севана).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абакумов В.А.* Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений. Л.: Гидрометеиздат, 1983. С. 79–91.
- Абдурахманов Ю.А.* Рыбы пресных вод Азербайджана. Баку: Изд-во АН АзССР, 1962. 407 с.
- Азерникова О.А.* Водный баланс озера Севан по новым данным // Изв. Всес. геогр. общ-ва. 1975. № 5. С.411–417.
- Айбунд М.М.* Некоторые вопросы термики оз. Севан // Тр. III Всесоюзного гидролимнологического съезда. Л., 1959. Т. 4. С. 244–251.
- Айнбунд М.М., Асарин А.Е., Сафарова А.М., Смирнов В.А.* О водном балансе оз. Севан и путях его уточнения // Труды ГГИ. 1981. Вып. 274. С. 10–21.
- Акопян В.Д., Арутюнян А.Л.* О гельминтозах рыб оз. Севан // Биол. журн. Армении. 1966. Т. 19, № 9. С. 83–86.
- Акопян М.А.* Прогностическая модель и расчет сезонной циркуляции оз. Севан // Моделирование и экспериментальные исследования гидрологических процессов в озерах. Л.: Наука, 1986. С. 24–28.
- Акопян М.А., Гурина А.М., Демин Ю.Л., Филатов Н.Н., Кочков Н.В.* Диагностическая модель течений оз. Ладожского и Севан // Моделирование и экспериментальные исследования гидрологических процессов в озерах. Л.: Наука, 1986.
- Акопян С.А.* Мейобентос озера Севан. Автореф. дис...канд. биол. наук. Ереван, 1996. 21 с.
- Акопян С.А.* Некоторые данные о качественных изменениях зоопланктона озера Севан // Экологич. Журн. Армении. 2002. № 1. С. 49–50.
- Акопян С.А.* Распределение массовых видов пиявок в озере Севан // Тез. докл. IV респ. науч. конф. молодых ученых. Ереван, 1987. С. 10–11.
- Акопян С.А., Щербина Г.Х., Даллакян М.Р.* Современное состояние структуры макрозообентоса оз. Севан // Мат. III-й Междунар. научн. конф. «Озерные экосистемы: Биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды». Минск-Нарочь, 2007. С. 195–196.
- Алекперов И.Х.* Инфузории Тертерчайского водохранилища // Гидробиол. журн. 1982. Т. 18, вып. 6. С. 83–89.
- Александрян Г.А.* Атмосферные осадки в Армянской ССР. Ереван: Изд-во АН Арм ССР, 1971. 170 с.
- Амбарцумян М.А.* Инфузории г. Гетар // Изв. АН Арм. ССР. Сер. Биол. науки. 1962. Т. 15, № 3. С. 87–91.
- Армгосгидромет. Ежегодные и ежемесячные справки по водному балансу озера Севан. 1962–2009 гг.
- Арнольди Л.В.* Материалы по изучению донной продуктивности озера Севан // Тр. СГБС / Под ред. М.А. Фортунова. Эривань: Тип. Армполиграфа, 1929. Т. 2. Вып. 1. 96 с. + 1 карта.
- Артамонов В.И.* Растения-индикаторы. М.: Наука, 1980. 158 с.
- Атлас природных условий и естественных ресурсов Республики Армения. Гидрология / под ред. А.Б. Багдасаряна. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1990. 68 с.
- Афанасьев Г.Д.* Донные отложения оз. Севан // Бассейн оз. Севан (Гокча). Т. 3, вып. 2. Тбилиси, 1933. С. 3–121.
- Багдасарян А.Б.* Климат Армянской ССР. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1958. 138 с.
- Багдасарян А.Б., Чилингарян Л.А.* О проблеме озера Севан // Водные ресурсы. 1979. № 1. С. 74–81.

- Барач Г.П. К систематике и географическому распространению кавказских голавлей // Тр. Зоол. Сектора Зак. фил. АН СССР. 1934. Т. 1. С. 91–133.
- Барач Г.П. Рыбы Армении (из материалов по ихтиофауне Закавказья) // Тр. СГБС. 1940. Т. 6. С. 5–70.
- Бегоян Ж.Т. Некоторые данные по морфогенезу *Khawia armeniaca* (Cholodkovsky, 1915) в процессе ее развития в дефинитивном хозяине // Биол. журн. Армении. 1977. Т. 30, № 5. С. 79–84.
- Бек-Мармарчев Б.И. Многолетняя кривая колебаний уровня озера Севан // Известия АН Арм. ССР. 1951. Т. IV, № 1. С. 53–69.
- Белавская А.П. Высшая водная растительность // Методика изучения биогеоценозов пресных водоемов. М.: Наука, 1975. С. 117–132.
- Бенинг А.Л. Кладоцера Кавказа. Тбилиси: Грузмедгиз, 1941. 384 с.
- Берг Л.С. Данные по ихтиофауне Кавказа // Изв. Кавказского муз. Тифлис, 1899. Т. 1. Вып. 3. С. 1–80.
- Берг Л.С. Отчет о командировке на Кавказ в 1909 году // Ежегодн. Зоол. Муз. Имп. акад. наук. 1910. Т. 15. С. 153–170.
- Берг Л.С. Фауна России и сопредельных стран. Рыбы (Marsipobranchii и Pisces). Т. 3. Ostariophysi. Вып. 1. СПб.: Изд. Имп. акад. Наук, 1912. С. 1–336.
- Берг Л.С. Рыбы. Т. 3. Ostariophysi. Ч. 2. С-Пб.: Изд-во Имп. Акад. Наук, 1914. С. 337–704.
- Берг Л.С. Рыбы пресных вод Российской империи. М: Изд-во Департамента земледелия, 1916. xxvii + 563 с., карта, 365 рис.
- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Часть 1. 3-е изд. Л.: Изд-во Всесоюз. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз., 1932. С. 1–544.
- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Часть 2. 3-е изд. Л.: Изд-во Всесоюз. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз., 1933. С. 545–903.
- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 2. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1949. С. 469–925.
- Бобров А.А., Чемерис Е.В. Очерк растительного покрова малых рек Колокша и Вожа (Ярославская область) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2005. Т. 110. Вып. 5. С. 52–64.
- Бобров А.А., Чемерис Е.В. Изучение растительного покрова ручьев и рек: методика, приемы, сложности // Матер. VI Всерос. школы-конф. по водным макрофитам «Гидророботаника 2005» (пос. Борок, 11–16 октября 2005 г.). Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом печати», 2006. С. 181–203.
- Бобров А.А., Чемерис Е.В. Флора и растительность реки // Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды / Отв. ред. А.В. Крылов, А.А. Бобров. М.: Тов. научн. изд. КМК, 2007. С. 62–87.
- Богущая Н.Г., Насека А.М. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: Тов. научн. изд. КМК, 2004. 389 с.
- Бресткин А.П., Кузнецова Л.П., Моралев С.Н., Розенгарт Е.В., Эпштейн Л.М. Холинэстеразы наземных животных и гидробионтов. Владивосток: ТИНРО-Центр, 1997. 466 с.
- Бродский С.Я. Ричкови раки // Фауна Украины. Т. 26, вып. 3. Киев: Наукова думка, 1981.
- Будников К.Н., Третьяков Ф.Ф. Речные раки и их промысел. М.: Пищепромиздат, 1952.
- Бульон В.В. Структура и функция микробиальной «петли» в планктоне озерных экосистем // Биология внутр. вод. 2002. № 2. С. 5–14.

- Бурковский И.В. Экология свободноживущих инфузорий. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1984. 208 с.
- Вартанян Л.К. Динамика паразитофауны севанской храмули // Биол. журн. Армении. 1989. Т. 13, № 8. С. 774–778.
- Вартанян Л.К. Паразитофауна озера Севан и некоторых других водоемов и водотоков Армении // Автореф. дис. канд. биол. наук. 1993 а. М.: ВИГИС. 22 с.
- Вартанян М.К. Сукцессия фитопланктона оз. Севан при его эвтрофировании // Междунар. конф. стран СНГ и Межпарламентской Ассамблеи «Экологические проблемы озера Севан». 1993 б. С. 14, 58, 100.
- Вартанян Л.К., Донец А.А., Мкртчян З.А. Новый вид миксоспоридий (Muxosporidia, Knidosporidia) из мышц форели // Биол. журн. Армении. 1973. Т. 26, № 3. С. 84–85.
- Вартанян Л.К., Мкртчян З.А. Гельминтофауна и сезонная динамика зараженности сигов оз. Севан // Биол. журн. Армении. 1972. Т. 25, № 4. С. 67–71.
- Владимиров В.И. Севанская храмуля *Varicorhinus capoeta sevangi* (Filippi) // Тр. СГБС. 1939. Т. 7. С. 57–138.
- Владимиров В.И. Ручьевая форель Армении и ее отношение к другим представителям рода *Salmo* // Тр. СГБС. 1948. Т. 10. С. 87–178.
- Владимирова К.С. Фитопланктон оз. Севан // Тр. Севанск. гидробиол. ст. 1947. Т. IX.
- Воропаева Е.Л., Толстенков О.О. К изучению паразитофауны рыб оз. Севан // Материалы IV Всеросс. Съезда Параз. общ. РАН. С-Пб., 2008 а. Т. 1. С. 138–141.
- Воропаева Е.Л., Толстенков О.О. Первая регистрация *Tracheliastes polycolpus* Nordmann, 1832 у севанской храмули оз. Севан // Материалы Междун. науч. конф., посвященной 130-летию со дня рождения акад. К.И. Скрябина (9–11 декабря 2008 г. Москва). М., 2008 б. С. 69–71.
- Габриелян Б.К. Динамика структуры ихтиоценоза озера Севан при различных уровнях трофии водоема // Экологические проблемы озера Севан. Ереван, 1993. С. 66–67.
- Габриелян Б.К. Ихтиофауна озера Севан в различные периоды понижения его уровня // Автореф. дис. докт. биол. наук. Ереван. 2006. 31 с.
- Габриелян Б.К., Крикунов Е.А., Смолей А.И., Пивазян С.А. Динамика численности и ихтиомассы севанской храмули в связи с изменениями режима водоема // Экология. 1990. № 2. С. 46–53.
- Габриелян Б.К., Пивазян С.А., Смолей А.И. Питание храмули в изменившихся условиях озера Севан // Биол. журн. Армении. 1987. Т. 40. № 10. С. 856–859.
- Галактионов С.Г., Юдин В.М. Водоросли сигнализируют об опасности. Минск, 1980. 144 с.
- Гамбарян Л.Р. Сукцессия фитопланктона в период повторного понижения уровня озера Севан. Автореф. канд. дисс. Ереван, 2001.
- Гамбарян Л.Р., Овсепян А.А., Оганесян Р.О. Динамика количественного развития фитопланктонного сообщества озера Севан в 2005 году. Ереван: Агронаука, 2007. С. 355–360.
- Гамбарян М.Е. Микробиологические исследования озера Севан. Ереван: Изд-во АН АССР, 1968. 166 с.
- Гамбарян П.П. Распределение макрофитов озера Севан // Тр. СГБС. 1979. Т. 17. С. 123–129.
- Гдовский П.А., Смирнов В.В. Распределение холинэстераз в сердце осетровых и костистых рыб различных экологических групп // Биол. внутр. вод. 2005. № 1. С. 106–110.
- Гезальян М.Г. О температурном режиме оз. Севан в связи со спуском его уровня // Тр. СГБС. 1979. Т. 17. С. 5–23.

- Гезальян М.Г. Дефицит кислорода в озере Севан // Тр. СГБС. 1983 а. Т. 18. С. 95–109.
- Гезальян М.Г. Динамика гипolimниона озера Севан в связи с понижением его уровня // Тр. СГБС. 1983 б. Т. 18. С. 109–119.
- Гезальян М.Г. О некоторых современных морфометрических и гидрологических характеристиках Малого и Большого Севана // Тез. докл. Всес. совещ. по лимнологии горных водоемов. Севан, 11–15 сентября 1984 г. Ереван: Изд-во АН Арм ССР. 1984 а. С. 57–58.
- Гезальян М.Г. О проникновении естественного света в толщу воды оз. Севан (по данным 1978 г.) // Тез. докл. Всес. совещ. по лимнологии горных водоемов. Севан, 11–15 сентября 1984 г. Ереван: Изд-во АН Арм ССР, 1984 б. С. 59–60.
- Гезальян М.Г., Мурадян В.М. Некоторые гидрооптические характеристики оз. Севан по данным 1982–1983 гг. // Тез. докл. Всес. совещ. по лимнологии горных водоемов. Севан, 11–15 сентября 1984 г. Ереван: Изд-во АН Арм ССР, 1984. С. 61–62.
- Гезальян М.Г., Хорлашко Л.И. О кислородном режиме оз. Севан (по данным 1974–1976 гг.) // Тр.СГБС. 1979. Т. 17. С. 24–37.
- Генкал С.И., Никулина В.Н. Новые и интересные диатомовые водоросли (*Centrophysae*) озера Севан // Биол. внутр. вод (информационный бюллетень). 1991. № 90. С. 7–11.
- Герасимов Ю.В., Габриелян Б.К., Рубенян А.Р. Определение запасов сига озера Севан гидроакустическим методом // Вестник МАНЭБ. 2006. Т. 11, № 8. С. 75–80.
- Глуценко Л.О. Структура и функциональная роль сестона в экосистеме озера Севан. Автореф. канд. дис. Минск, 1988. 24 с.
- Голиков С.Н., Розенгарт В.И. Холинэстеразы и антихолинэстеразные вещества. Л.: Медицина, 1964. 382с.
- Григорян Д.А. О свободноживущих инфузориях в Ереванском озере // Молодой научный работник. 1975. № 2. С. 164–167.
- Григорян Д.А. Изменение паразитофауны рыб озера Севан в разные годы (до и после спуска озера) // Биол. журн. Армении. 1980. Т. 33, № 3. С. 300–306.
- Григорян Д.А., Минасян А.К., Вартанян Л.К. Видовой состав и зоогеографический анализ гельминтов севанского усача // Биол. журн. Армении. 1976. Т. 29, № 1. С. 102–105.
- Груздева Л.П., Суслов С.В. Геоэкологическая оценка содержания тяжелых металлов в компонентах ландшафтов водоохранной зоны и донных отложениях Учинского водохранилища // Вестник МГОУ. 2004. № 1–2. С. 191–195.
- Гутельмахер Б.Л., Симонян А.А. Трофические взаимодействия в планктоне Малого Севана в июле 1984 года // ДАН СССР. 1986. Т. 287. № 2. С. 498–501.
- Давыдов В.К. Термика оз. Севан // Мат. исслед. оз. Севан и его бассейна. 1934. Ч. 1, вып. 1. 47 с.
- Давыдов В.К. Водный баланс оз. Севан // Материалы по исследованию оз. Севан и его бассейна. Ч. 6. Л., 1938. 83 с.
- Дадибян М.Г. Питание севанских форелей // Тр. Севан. Гидроб. ст. 1955. Т. 14. С. 5–76.
- Дадибян М.Г. Новый подвид густеры *Blicca bjoerkna derjavini*, subsp.n. из реки Севд-жур // Вопр. ихтиологии. 1970. Т. 10. Вып. 4(63). С. 740–742.
- Дадибян М.Г. Новый подвид европейской быстрянки *Alburnoides bipunctatus armenien-sis* subsp. nov. // Вопр. ихтиологии. 1972. Т. 12. Вып. 3. С. 566–569.
- Дадибян М.Г. Материалы к биологии курийского усача *Barbus lacerta cyri* водоемов Армянской ССР // Биол. журн. Армении. 1974. Т. 27. Вып. 6. С. 32–39.
- Дадибян М.Г. Рыбы Армении. Ереван: Изд-во АН АрмССР. 1986. 245 с.

- Державин А.Н.* Рыбы реки Кара-су // Известия Бакинской ихтиологической лаборатории. 1926. Т. 2. Вып. 1. С. 161–184.
- Державин А.Н.* Каталог пресноводных рыб Азербайджана. Баку: Изд-во АН АзССР, 1949. 47 с.
- Джэндереджян К.Г.* Особенности биологии и продукция олигохет в озере Севан // Автореф. дис. канд. биол. наук. 1989. Л. 24 с.
- Джэндереджян К.Г.* Энергетический баланс зообентосного сообщества оз. Севан // Экологич. журн. Армении. 2002. № 1. С. 51–55.
- Динник Ю.А.* Паразитические черви рыб оз. Севан // Тр. СГБС. 1932. Т. 4, вып. 1–2. С. 105–128.
- Жариков В.В.* К изучению свободноживущих инфузорий водоемов Армении // Биол. журн. Армении. 1982. Т. 35, № 11. С. 910–913.
- Жариков В.В.* Исследование планктонных инфузорий оз. Севан // Биол. журн. Армении. 1983. Т. 36, № 6. С. 510–516.
- Жариков В.В.* Фауна планктонных инфузорий оз. Севан // Тез. докл. Всес. совещ. по лимнологии горных водоемов. Севан, 11–15 сентября 1984 г. Ереван: Изд-во АН Арм. ССР. 1985 а. С. 93–94.
- Жариков В.В.* Краткий эколого-фаунистический обзор инфузорий озера Севан // Лимнологические и ихтиологические исследования озера Севан. Ереван: Изд-во АН Арм. ССР, 1985 б. С. 112–131.
- Жариков В.В.* Эколого-фаунистические исследований инфузорий оз. Севан и некоторых других водоемов Армении // Дисс.... канд. биол. наук. Л., 1985 в. 209 с.
- Жариков В.В.* Новый вид пресноводной инфузории (*Oligotricha*) из водоемов Армении // Зоол. журн. 1987. № 6. С. 930–932.
- Жариков В.В.* Специфика водохранилищ Волги как среды обитания гидробионтов (на примере свободноживущих инфузорий) // Теоретические проблемы экологии и эволюции (Третьи Люблинские чтения). Тольятти: ИЭВБ РАН, 2000. С. 64–72.
- Жариков В.В. Анохина Л.П.* Перифитон оз. Севан. // Биологич. журн. Армении. 1984. Т. 37, № 8. С. 641–647.
- Жариков В.В., Горбунов М.Ю., Быкова С.В., Уманская М.В., Тарасова Н.Г., Буркова Т.Н., Шерышева Н.Г., Ротарь Ю.М.* Протисты и бактерии озер Самарской области / ред. В.В. Жариков. Тольятти: Кассандра, 2009. 240 с.
- Жуков Б.Ф.* Бесцветные жгутиконосцы // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. С. 133–135.
- Жуков Б.Ф.* Бесцветные жгутиконосцы в планктоне некоторых волжских водохранилищ // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1989. № 83. С. 28–31.
- Жуков Б.Ф.* Атлас пресноводных гетеротрофных жгутиконосцев (биология, экология и систематика). Рыбинск, 1993. 160 с.
- Зайков Б.Д.* Водный баланс озера Севан. Тр. Водно-Энергетического ин-та АН Арм. ССР. 1950. С. 107–131.
- Захидов С.Т., Карпук М.И., Голиченков В.А.* Цитогенетический мониторинг Волжского бассейна. Уровни хромосомных мутаций в половых и соматических клетках самцов стерляди // Изв. РАН. Сер. биол. 1993. № 1. С. 102–106.
- Захидов С.Т., Позняков С.П., Урываева И.В., Хамидов Д.Х.* Метод учета микроядер в изучении мутагенных свойств пестицидов // Узбек. биол. журн. 1986. № 4. С. 54–57.
- Зограф Н., Каврайский Ф.Ф.* Списки и описание коллекций рыб Зоологического музея Московского университета // Известия Императорского Общества любителей естествознания, антропологии и этнографии. 1889. Т. 61(1). 50 с.

- Иванова Н.Т. Атлас клеток крови рыб. М.: Легкая и пищевая промышленность, 1983. 184 с.
- Каврайский Ф.Ф. Заметки о рыбах Кавказа. 1. Уклейки (р. *Alburnus*) // Известия Кавказского музея. Тифлис, 1897. Т. 1 (1). С. 1–18.
- Каврайский Ф.Ф. Лососевые (Salmonidae) Кавказа и Закавказья. Тифлис: Дирекция Кавказского музея. 1896–1897. Вып. 1. 89 с. Вып. 2. 79 с.
- Каврайский Ф.Ф. Списки и описание коллекций рыб Зоологического музея Московского университета // Известия Общества любителей естествознания. 1889. Т. 56.
- Каврайский Ф.Ф. Отчет о командировке для изучения реки Куры и озер Тифлисской губернии и Карсской области. СПб., 1901. 70 с.
- Казарян А.Г. Материалы к изучению фитопланктона оз. Севан. Тр. СГБС. 1979. Т. XVII. С. 75–87.
- Калацкий В.И. Моделирование вертикальной термической структуры деятельного слоя океана. Л.: Гидрометеиздат, 1978. 216 с.
- Каменский С.Н. Карповые (Cyprinidae) Кавказа и Закавказья. Вып. 1. Тифлис, 1899. 103 с.
- Каменский С.Н. Карповые (Cyprinidae) Кавказа и Закавказья. Вып. 2. Тифлис, 1901. 192 с.
- Катанская В.М. Методика исследования высшей водной растительности // Жизнь пресных вод. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1956. Т. 4. Ч. 1. С. 160–182.
- Катанская В.М. Высшая водная растительность континентальных водоёмов СССР. Методы изучения. Л.: Наука, 1981. 187 с.
- Кесслер К.Ф. Рыбы, водящиеся и встречающиеся в Арало-Каспийско-Понтической ихтиологической области. СПб., 1877. 360 с.
- Кесслер К.Ф. Предварительный отчет о путешествии, совершенном по поручению Академии Наук в Карсскую область в Закавказье // Записки Академии Наук. 1880. Т. 36. С. 362–383.
- Киреев И.А. Гидрографические работы на оз. Севан // Материалы по исследованию оз. Севан и его бассейна. Тифлис, 1933. Т. 5. С. 65–87.
- Киселев И.А., Зинова А.Д., Курсанов Л.И. Определитель низших растений. Водоросли, 2. М., 1953.
- Кожара А.В., Изюмов Ю.Г., Касьянов А.Н. Общая и географическая изменчивость числа позвонков у некоторых пресноводных рыб // Вопр. ихтиологии. 1996. Т. 36. № 2. С. 179–194.
- Козловская В.И., Мензикова О.В., Чуйко Г.М., Майер Ф.Л. Холинэстеразы водных животных // Физиология, биохимия и токсикология пресноводных животных. Л.: Наука, 1990. С. 42–66.
- Константинов А.С. Общая гидробиология. М.: Высшая школа, 1989. 480 с.
- Копылов А.И., Косолапов Д.Б. Микробиологические индикаторы эвтрофирования пресных вод // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем: Материалы Международной конференции (Санкт-Петербург, 23–27 октября 2006 г.). СПб.: Изд-во «Лема», 2007. С. 176–181.
- Копылов А.И., Косолапов Д.Б., Заботкина Е.А. Вирусы в планктоне Рыбинского водохранилища // Микробиология. 2007. Т. 76, № 6. С. 879–887.
- Копылов А.И., Косолапов Д.Б., Заботкина Е.А. Распределение вирусов и их влияние на бактериопланктон в эвтрофном и мезотрофном водохранилищах // Биол. внутр. вод. 2008. № 1. С. 49–57.

- Коровчинский Н.М. Ветвистоусые ракообразные отряда Stenopoda мировой фауны (морфология, систематика, экология, зоогеография). М.: Т-во научных изданий КМК, 2004. 410 с.
- Корчагин А.А. Видовой (флористический) состав сообществ и способы его изучения // Полевая геоботаника Т. 3. М.-Л.: Наука, 1964. С. 39–131.
- Корчагин А.А. Стрoение растительных сообществ // Полевая геоботаника. Т. 5. Л.: Наука, 1976. 320 с.
- Косолапов Д.Б., Крылов А.В., Косолапова Н.Г., Копылов А.И. Распределение планктонных микроорганизмов и беспозвоночных в горном озере в период осенней гомотермии // Биол. внутр. вод. 2007. № 3. С. 21–31.
- Косолапова Н.Г. Фауна и численность планктонных гетеротрофных жгутиконосцев малых пресных водоемов // Биол. внутр. вод. 2001. № 2. С. 26–31.
- Крыжановский С.Г. Эколого-морфологические закономерности развития карповых, выюновых и сомовых рыб // Тр. Ин-та морфологии животных. 1949. Вып. 1. С. 5–332.
- Крылов А.В. Зоопланктон равнинных малых рек. М.: Наука, 2005. 263 с.
- Крылов А.В., Касьянов Н.А. Влияние колониальных поселений речной крачки на зоопланктон мелководий Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. 2008. № 2. С. 40–48.
- Крылов А.В., Кулаков Д.В., Касьянов Н.А., Цельмович О.Л., Папченков В.Г. Зоопланктон защищенного зарастающего мелководья Рыбинского водохранилища в условиях влияния колониального поселения птиц // Биология внутр. вод. 2009. № 2. С. 56–61.
- Лапирова Т.Б., Заботкина Е.А. Сравнительный анализ показателей иммунофизиологического состояния леща *Abramis brama* (L.) из различных по степени загрязнения участков Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. 2010. № 2. С. 86–91.
- Левашов Д.Е. Техника экспедиционных исследований: Инструментальные методы и технические средства оценки промыслово-значимых факторов среды. М.: Изд-во ВНИРО, 2003. 400 с.
- Лёвин Б.А. Фенетические отношения усачей Кавказского региона и их положение в системе рода *Barbus sensu stricto* (Cyprinidae) // Вопр. ихтиологии. 2004. Т. 44. Вып. 4. С. 496–501.
- Лёвин Б.А., Рубенян А.Р. Первые сведения о появлении армянской быстрянки *Alburnoides bipunctatus armeniensis* (Osteichthyes, Cyprinidae) в бассейне озера Севан // Биология внутр. вод. 2007. №. 3. С. 81–83.
- Лёвин Б.А., Рубенян А.Р., Сальников В.Б. Фенетическое разнообразие храмуль *Capoeta capoeta* (Ostariophysi, Cyprinidae) // Вопр. ихтиологии. 2005. Т. 45. Вып. 6. С. 792–805.
- Легович Н.О. «Цветении» воды озера // Экология гидробионтов озера Севан. Ереван, 1979. № 17. С. 51–74.
- Летилова Г.К. Инструкция для полевого исследования высшей водной растительности // Инструкция по биол. исследованиям вод. Ч. 2., раздел А. Вып. 5. Л., 1934. С. 1–48.
- Лятти, С.Я. Грунты озера Севан // Матер. по исслед. оз. Севан и его бассейна. Т. 4, № 4. Тбилиси, 1932. 42 с.
- Маилян Р.А. Паразитофауна севанских сигов // Докл. АН Арм. ССР. 1956. Т. 23, № 1. С. 48–48.
- Маилян Р.А. Сиги озера Севан // Тр. Севанской гидробиол. ст. 1957. Т. 15. С. 137–195.
- Малкин Е.М. Экология и динамика формирования стада севанской храмули в условиях понижения уровня озера Севан. Автореф. канд. дисс. М., 1971. 24 с.
- Мамаева Н.В., Копылов А.И. К изучению питания пресноводных инфузорий // Цитология. 1978. Т. XX, № 4. С. 472–475.

- Марков Е.С. Озеро Гокча: Географическое описание озера // СПб. Тр. Отд. Земельных улучшений. 1911. Т. 1. 193 с.
- Маркосян А.Г. Биология гаммарусов озера Севан // Тр. СГБС. 1948. Т. 10. С. 40–74.
- Маркосян А.Г. Распределение и биомасса харовых водорослей и мха в озере Севан // Тр. СГБС. 1951. Т. 12. С. 29–33.
- Международная комиссия по зоологической номенклатуре. 2000. Международный кодекс зоологической номенклатуры. Изд. 4-е. Пер. с англ. и фр. СПб: Зоол ин-т РАН. 221 с.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.
- Методика полевых геоботанических исследований. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1938. 215 с.
- Мешкова Т.М. Зоопланктон озера Севан // Тр. СГБС. 1953. Т. 13. С. 6–171.
- Мешкова А.М. Пиявки озера Севан // Тр. СГБС. 1957. Т. 15. С. 48–87.
- Мешкова Т.М. Современное состояние планктона в озере Севан // Тр. СГБС. 1962. Т. 16. С. 15–88.
- Мешкова Т.М. Закономерности развития зоопланктона в озере Севан. Ереван: АН Арм. ССР, 1975. 275 с.
- Микаэлян А.Л. Аллогенная сукцессия фитопланктонного сообщества озера Севан. Дисс. канд. биол. наук. Ереван, 1996.
- Минасян А.К., Бегоян Ж.Г. К изучению гельминтофауны храмули оз. Севан // Биол. журн. Армении. 1971. Т. 24, № 12. С. 73–79.
- Минасян А.К., Мкртчян Э.А. и др. Состояние изученности паразитофауны промысловых рыб Армении // Биол. журн. Армении. 1969. Т. 22, № 10. С. 85–88.
- Михеева Т.М., Остапеня А.П., Ковалевская Р.З., Лукьянова Е.В. и др. Пико- и нанофитопланктон пресноводных экосистем. Минск: Белгосуниверситет, 1998. 196 с.
- Мнацаканян А.Т. Изменения видового состава и биомассы фитопланктона оз. Севан // Лимнология горных водоемов. Ереван, 1984. С. 172–173.
- Мнацаканян Б.П. Бассейн Севана (Природа, климат, воды) (на армянском языке). Ереван: «Лимуш», 2007. 12 печ. л.
- Мовсисян С.О., Чубарян Ф.А., Никогосян М.А. Трематоды фауны юга Малого Кавказа. М.: Наука, 2004. С. 9–34.
- Мовсисян С.О., Чубарян Ф.А., Никогосян М.А. Цестооды фауны юга Малого Кавказа. М.: Наука, 2006. С. 7–31.
- Моисеенко Т.И. Гематологические показатели рыб в оценке их токсикозов (на примере сига *Coregonus lavaterus*) // Вопр. ихтиологии. 1998. Т. 38. № 5. С. 371–380.
- Моралев С.Н., Розенгарт Е.В. Современные представления о структуре и каталитических свойствах холинэстераз позвоночных и беспозвоночных // Журн. эвол. биохим. физиол. 1999. Т. 35. № 1. С. 3–14.
- Мяэметс А.Х. Изменения зоопланктона // Антропогенное воздействие на малые озера. Л.: Наука, 1980. С. 54–64.
- Назарова Е.А. Экологическая пластичность структуры ренальной ткани пресноводных и морских костистых рыб. Дисс. на соиск. уч.ст. к.б.н. Борок, 2009. 148 с.
- Научно-прикладной справочник по климату СССР. Сер. 3, части 1–7, вып. 16. Л.: Гидрометеиздат, 1989. С. 110–247.
- Национальный доклад «О состоянии окружающей среды Армении в 2002 году». Раздел 2. Севан. Ереван, 2002. С. 106–108.
- Нельсон Дж.С. Рыбы мировой фауны. М.: Книжный дом «ЛИБРОКОМ», 2009. 880 с.
- Нефедов В.Н. Методы учета и плотности популяции речных раков в водоемах Волго-Ахтубинской поймы // Тр. Волг. отд. ГОСНИОРХ, 1974. Т. 9. С. 259.

- Никогосян А.А. Динамика биомассы зоопланктона озера Севан в 1974–1976 гг. // Экология гидробионтов озера Севан. Ереван: АН Арм. ССР, 1979. С. 107–117.
- Никогосян А.А. Изменения в зоопланктоне озера Севан в связи с понижением его уровня. Автореф. дисс... канд.биол.наук. М., 1985. 21 с.
- Никулина В.Н., Анохина Л.П., Жариков В.В. Перифитонные сообщества оз. Севан // Тез. докл. Всес. совещ. по лимнологии горных водоемов. Севан, 11–15 сентября 1984 г. Ереван: Изд-во АН Арм. ССР, 1984. С. 194–195.
- Никулина В.Н., Мнацаканян А.Т. Фитопланктон озера Севан в 1979–1981 гг. // Экспериментальные и полевые исследования гидробионтов оз. Севан. 1984. С. 18–43.
- Оганесян О.О., Габриелян Б.К. Изменение морфоэкологических параметров севанского усача *Barbus goktschaicus* в условиях гидроэкологических преобразований озера Севан // Биол. журн. Армении. 1997. Т. 50, № 3–4. С. 239–243.
- Оганесян Р.Л. О гельминтофауне карповых рыб оз. Севан // Тез. докл. республиканской научн. конф. по зоологии (14–15 мая 1998 г.). Ереван, 1998. С. 87–88.
- Оганесян Р.Л. Новые виды в гельминтофауне рыб Армении / Биол. журн. Армении. 2009. Т. 61, № 3. С. 32–37.
- Оганесян Р.О. Антропогенное эвтрофирование озера Севан и пути предотвращения его отрицательных последствий. Автореферат дисс. на соиск. уч. ст. д.б.н. М., 1988. 48 с.
- Оганесян Р.О. Озеро Севан вчера, сегодня... Ереван: Изд-во НАН РА «Гитутюн», 1994. 478 с.
- Оганесян Р.О., Гезальян М.Г. Об удельной электропроводности водных масс озера Севан // Лимнология горных водоемов. Тез. докл. Всес. совещания по лимнологии горных водоемов Севан 11–15 сентября 1984 г. Ереван, 1984. С. 208–209.
- Оганесян Р.О., Парпаров А.С. Экологические аспекты Севанской проблемы // Продукционные процессы в экосистеме озера Севан. Ереван, 1983. С. 5–13.
- Оганесян Р.О., Парпаров А.С., Симонян А.А., Смолей А.И., Гезальян М.Г. Особенности прогнозирования ресурсов озера Севан // Проблемы исследования крупных озер. Л.: Наука, 1985. С. 220–224.
- Оксиюк О.П., Давыдов О.А., Меленчук Г.В. Количественные и продукционные показатели фитопланктона как характеристики состояния водных экосистем // Альгология. 1994. Т. 4, № 3. С. 39–47.
- Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 1. Паразитические простейшие. Л.: Наука, 1984. 428 с.
- Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 2. Паразитические многоклеточные (Первая часть). Л.: Наука, 1985. 425 с.
- Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 3. Паразитические многоклеточные (Вторая часть). Л.: Наука, 1987. 583 с.
- Осинов А.Г. К проблеме происхождения севанской форели *Salmo ischchan* Kessler: популяционно-генетический подход // Журн. общ. биологии. 1990. Т. 51. С. 817–827.
- Осинов А.Г., Берначе Л. «Атлантическая» и «дунайская» филогенетические группы у кумжи *Salmo trutta* complex: генетическая дивергенция, эволюция и охрана // Вопр. ихтиологии. 1996. Т. 36. Вып. 6. С. 762–786.
- Островский И.С. Зависимость биомассы зообентоса от величин первичной продукции озера Севан // Лимнология горных водоемов. Тез. докл. Всес. совещ. Ереван, 1984. С. 216–218.
- Островский И.С. Зообентос озера Севан и его динамика. Лимнологические и ихтиологические исследования озера Севан // Тр. СГБС. 1985. Т. XX. С. 132–188.
- Павлов П.И. Усач как объект промысла на озере Севан по наблюдениям за 1934 г. // Тр. СГБС. 1938. Т. 5. С. 143–154.

- Павлов П.И. Результаты интродукции сига в озере Севан // Труды СГБС. 1941. Т. 8. С. 113–140.
- Павлова И.А. Паразиты сиговых рыб, акклиматизированных в оз. Севан // Изв. ВНИОРХ. 1957. Вып. 42. С. 150–165.
- Панкратова В.Я. Личинки и куколки комаров подсемейства Orthocladiinae фауны СССР. Л.: Наука, 1970. 344 с.
- Панкратова В.Я. Личинки и куколки комаров подсемейства Podonominae и Tanypodinae фауны СССР (Diptera, Chironomidae). Л.: Наука, 1977. 152 с.
- Панкратова В.Я. Личинки и куколки комаров подсемейства Chironominae фауны СССР. Л.: Наука, 1983. 296 с.
- Парпаров А.С. Первичная продукция и содержание хлорофилла «а» в фитопланктоне оз. Севан // Тр. СГБС. 1979. Т. XVII. С. 89–99.
- Парпаров А.С. Некоторые тенденции изменения продукционно-деструкционных характеристик озера Севан // Тез. докл. Всес. совещ. по лимнологии горных водоемов. Севан, 11–15 сентября 1984 г. Ереван: Изд-во АН Арм. ССР, 1984. С. 227–228.
- Парпарова Р.М. Гидрохимический режим оз. Севан по данным 1976 г. // Тр. СГБС. 1979. Т. 17. С. 38–50.
- Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.
- Пивазян С.А. Питание и пищевые взаимоотношения форели и сига озера Севан // Вопр. ихтиологии. 1972. Т. 12. Вып. 6 (77). С. 1087–1093.
- Пивазян С.А. Питание и пищевые взаимоотношения лососевых рыб озера Севан в годы запрета их лова в период нагула и после снятия его // Биол. журнал Армении. 1977. Т. 30. №2. С. 45–52.
- Пивазян С.А. К изучению питания лососевых рыб // Тр. СГБС. 1979. Т. 17. С. 153–161.
- Пивазян, С.А., Смолей А.И. Особенности питания рыб озера Севан в условиях снижения его трофности // Лимнология горных водоемов. Тез. докл. Всес. совещ. Ереван, 1984. С. 241–242.
- Пипоян С.Х. Исследование морфологических и биологических особенностей серебрястого карася *Carassius auratus gibelio* (Bloch, 1783) в различных водоемах Армении: Автореф. дис... к.б.н. Ереван. 1993. 22 с.
- Пипоян С.Х. Новый для фауны Армении вид – горчак *Rhodeus sericeus amarus* (Cyprinidae) // Вопр. ихтиологии. 1996 а. Т. 36, № 5. С. 710–712.
- Пипоян С.Х. Новый для фауны Армении вид – верховка *Leucaspis delineatus* (Cyprinidae) // Вопр. ихтиологии. 1996 б. Т. 36, № 1. С. 134–137.
- Пипоян С.Х. Новый для фауны Армении вид – пескарь *Gobio gobio* (Cyprinidae) // Вопр. ихтиологии. 1998 а. Т. 38, № 3. С. 479–484.
- Пипоян С.Х. О положении армянской густеры *Blicca bojeriana derjavini* Dadikyan // Тез. докл. респ. научн. конф. по зоологии (14, 15 мая 1998 г.). Ереван, 1998 б. С. 91–92.
- Пипоян С., Василян Д., Степанян И. Мурца *Barbus mursa* (Guldenstadt, 1773) (Cyprinidae, Pisces) водоемов Армении // Мат. регион. науч. конф., посв. 60-летию Ин-та зоологии НАН РА «Исследование и охрана животного мира Южного Кавказа» 7–8 октября 2003 г. Ереван, 2003. С. 122–124.
- Пипоян С.Х., Тигранян Э.А. Список рыб водоемов Армении // Биол. журн. Армении. 1998. Т. 51. № 4. С. 258–265.
- Пипоян С.Х., Тигранян Э.А. Современная ихтиофауна Армении // Вопр. ихтиологии. 2002. Т. 42. Вып. 5. С. 601–604.
- Платонова Т.А. Паразитофауна некоторых рыб оз. Севан // Паразитол. П-Сб., 1963. Т. 21. С. 65–69.

- Поддубный А.Г., Малинин Л.К. Миграции рыб во внутренних водоемах. М.: Агропромиздат, 1988. 224 с.
- Полянский Ю.И. Температурные адаптации у инфузорий. I. Зависимость теплоустойчивости *Paramecium caudatum* от температурных условий существования // Зоол. журн. 1957. Т. 36, № 11. С. 1630–1646.
- Понятовская В.М. Учет обилия и особенности размещения видов в естественных растительных сообществах // Полевая геоботаника. Т. 3. М.-Л.: Наука, 1964. С. 209–299.
- Попов Н.П. Анатомическое строение *Caryophyllaeus armeniacus* N. Cholodkovski 1915 г. и его положение в системе // Тр. Троп. ин-та Армении. 1926. Т. 1. С. 67–73.
- Протасова Е.Н. Ботриоцефалы – ленточные гельминты рыб // Основы цестодологии. М.: Наука, 1977. Т. 8. 298 с.
- Протасова Е.Н., Куперман Б.И., Ройтман В.А., Поддубная Л.Г. Кариофиллиды фауны СССР. М.: Наука, 1990. С. 157–162.
- Протисты: Руководство по зоологии. СПб.: Наука, 2007. Ч. 2. 1144 с.
- Прошкина-Лавренко А.И., Макарова И.В. Водоросли Каспийского моря. Л.: Наука, 1968.
- Резников С.А. Биогенные элементы в донных осадках озера Севан // Тр. СГБС. 1984. Т. 19. С. 5–17.
- Результаты комплексных исследований по севанской проблеме. Т. I. Метеорология и гидрология. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1961. 460 с.
- Результаты комплексных исследований по Севанской проблеме. Т. II, III. Ереван: Изд-во АН Арм. ССР, 1962.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. Т. 9, вып. 2. Бассейн р. Аракс. Л.: Гидрометеиздат, 1973. 471 с.
- Решетников Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 300 с.
- Розенгарт В.И., Шерстобитов О.Е. Избирательная токсичность фосфорорганических инсектоакарицидов. Л.: Медицина, 1978.
- Рубенян А.Р. К оценке естественного воспроизводства севанского сига // Лимнология горных водоемов. Тез. докл. Всесоюз. совещ. Ереван, 1984. С. 257–258.
- Рубенян А.Р. Проблема серебряного карася оз. Севан // Экологические проблемы озера Севан. Ереван, 1993. С. 67–68.
- Рубенян А.Р., Акопян С., Джэндереджян К. Современный состав и состояние рыбного сообщества озера Арпи // Информационные технологии и управление. 2001. № 1. С. 146–150.
- Рубенян А.Р., Рубенян Т.Г.. Влияние колебаний уровня воды водохранилища Арпи на местную популяцию сазана // Тез. междунар. сем. «Современные проблемы охраны и рационального использования водно-болотных угодий и их разнообразия в новых независимых государствах Европы», Севан, Армения, 15–19 сентября. 2003 а. С. 46.
- Рубенян А.Р., Рубенян Т.Г. Некоторые вопросы проникновения и биологии леща (*Abramis brama*) в Армении // Мат. регион. науч. конф., посв. 60-летию Ин-та зоологии НАН РА «Исследование и охрана животного мира Южного Кавказа». 7–8 октября 2003 г. Ереван. 2003 б. С. 128–130.
- Рубенян Т.Г. Гельминты севанского сига *Coregonus lavaretus* (Coregonidae) как показатели изменения условий нагула // Экологические проблемы озера Севан. Ереван, 1993. С. 324–327.
- Рубенян Т.Г. Гельминты севанской храмули *Capoeta capoeta sevangi* (Cyprinidae) как индикаторы питания // Мат. Междунар. науч. конф., посвященной 130-летию со дня рождения акад. К.И. Скрябина (9-11 декабря 2008 г. Москва). М., 2008.

- Рубенян Т.Г., Протасова Е.Н. Первая регистрация плероцеркоидов *Diphyllbothrium dendriticum* (Diphyllbothriidae, Cestoda) у севанского сига *Coregonus lavaretus* (Coregonidae) // Зоол. журнал. 2007. Т. 86, № 3. С. 377–378.
- Румянцев В.Д. Речные раки Волго-Каспия. М.: Пищевая промышленность, 1974. 26 с.
- Румянцев Е.А. Эволюция фауны паразитов рыб в озерах. Петрозаводск: Кнц РАН, 1996. С. 130–142.
- Румянцев Е.А. Паразиты рыб в озерах Европейского Севера (фауна, экология, эволюция). Петрозаводск: ПетрГУ, 2007. С. 121–203.
- Рухкян Р.Г., Аракелян Г.Л. Сравнительно-кариологический анализ севанских сегов // Тр. СГБС. 1979. Т. 17. С. 143–152.
- Саркисян С.Г. Петрографо-минералогические исследования бассейна оз. Севан. Ереван, 1962. 154 с.
- Сатунин К.А. Отчет о поездке в Нахичеванский и Зангезурский уезды в 1894 г. // Тр. Кавказской Шелководственной станции. 1894. Т. 7. Вып. 1–2.
- Сатунин К.А. О рыбах Гельской котловины // Изв. Кавказского отд. Русского Географического общества. 1910. Т. 20. Вып. 2.
- Симонян А.А. Зоопланктон озера Севан. Ереван: Изд-во АН Армении, 1991. 299 с.
- Смолей А.И. О питании сегов оз. Севан // Изв. АН Арм. ССР. Биол. науки. 1964. Т. 17. № 6. С. 49–57.
- Смолей А.И. Динамика численности лососевых рыб оз. Севан в условиях изменения его режима // Тр. СГБС. 1979. Т. 17. С. 221–227.
- Смолей А.И., Пивазян С.А., Маркарян Б.Г., Габриелян Б.К. Проникновение карася в оз. Севан и возможное влияние на рыбное сообщество водоема // Природа, город, человек / Матер. научно-практ. конф. Ереван, 1987. С. 149–151.
- Смолей А.И., Пивазян С.А., Южакова Г.Г. Состояние рыбных запасов в период понижения уровня озера Севан и перспективы их использования // Тр. СГБС. 1985. С. 199–344.
- Смолей А.И., Южакова Г.Г. Материалы по состоянию запасов лососевых рыб озера Севан в 1971–1975 гг. // Тр. СГБС. 1979. Т. 17. С. 212–220.
- Справочник по климату СССР. Вып. 16. Л.: Гидрометеиздат, 1968. Ч. I: 1968, 55 с. Ч. II: 1966, 214 с.; Ч. III: 1967, 167 с.; Ч. IV: 1969, 194 с.
- Стройкина В.Г. Фитопланктон пелагиали оз. Севан // Тр. СГБС. 1952. Т. XIII.
- Стройкина, В.Г. Питание гаммарусов в озере Севан // Тр. СГБС. 1957. Т. 15. С. 89–107.
- Судницына Д.Н. Экология водорослей Псковской области. Учебное пособие. Псков, 2005. 892 с.
- Суханова К.М. Температурные адаптации у простейших. Л.: Наука, 1968. 267 с.
- Таликина М.Г., Изюмов Ю.Г., Чеботарева Ю.В., Касьянов Ю.В., Папченкова Г.А. Анализ изменчивости морфологических показателей раннего гаметогенеза и мутагенного эффекта у молоди плотвы *Rutilus rutilus* после воздействия токсикантов на свободные эмбрионы // Вопр. ихтиологии. 2000. Т. 40. № 6. С. 816–826.
- Тарасова Н.Г., Буркова Т.Н. Сезонная динамика фитопланктона прудов города Самара // Мат. межд. науч. конф. Биология, теория, практика, эксперимент, посв. 100-летию Сапожниковой. Саранск, 2008. С. 88–93.
- Тер-Погосян А.Г. Cladocera Армении. Cladocera Севанского озера и его окрестностей // Изв. Гос. ун-та ССР Армении. 1930. № 5. С. 141–159.
- Тигранян Э.А. О нерестилищах сегов озера Севан // Извест. АН Арм. ССР. Сер. биол. науки. 1965. Т. 18. № 4. С. 78–81.
- Тифенбах О.И. Численность бактерий и продукция их биомассы в воде озера Севан // Микробиология. 1982. Т. 51. №. 4. С. 664–668.

- Тифенбах О.И. Бактериальная флора и продукция её биомассы в условиях современного гидробиологического режима озера Севан // Автореф. дисс... канд. биол. наук. Минск, 1983. 24 с.
- Тифенбах О.И. Численность бактериопланктона в оз. Севан // Тез. докл. Всес. совещ. по лимнологии горных водоемов, Севан, 11–15 сентября 1984 г. Ереван: Изд-во АН Арм. ССР, 1984. С. 309–310.
- Тихий М.И. Материалы о питании молоди форелей Севанского озера // Тр. СГБС. 1938. Т. 5. С. 9–23.
- Тихомиров А.И. Некоторые аспекты в решении севанской проблемы // Тез. докл. Всес. совещ. по лимнологии горных водоемов, Севан, 11–15 сентября 1984 г. Ереван: Изд-во АН Арм. ССР, 1984. С. 311–312.
- Тихоненков Д.В. Фауна, морфология и структура сообществ свободноживущих гетеротрофных жгутиконосцев в разнотипных пресноводных и морских биотопах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2006. 24 с.
- Толстенков О.О. К вопросу формирования паразитофауны сига (*Coregonus lavaretus*) оз. Севан // Материалы 4-ой Всеросс. шк. по теоретической и морской паразитологии. Калининград, 2007. С. 196–198.
- Торгомян Г.М. Течения озера Севан // Изв. АН Арм. ССР. 1975. Т. 28. № 3. С. 45–50.
- Трифонов И.С. Экология и сукцессия озерного фитопланктона. Л.: Наука, 1990. 183 с.
- Филатов Н.Н. Гидродинамика озер. С-Пб.: Наука, 1991. 200 с.
- Флора Армении / ред. А.Л. Тахтаджян. Т. 1–8. Ереван: изд. АН Арм СССР, 1954–1987; т. 9. Koeltz Scientific Books, 1995; т. 10. A.R.G.Gantner Verlag KG Ruggell, Liechtenstein, 2001.
- Фортунатов М.А. К вопросу о заселении Севанского озера ладожским и чудским си-гами // Изв. ин-та наук и искусств Арм. ССР. 1927 а. Т. 2. С. 163–178.
- Фортунатов М.А. Форели Севанского озера conspecies *Salmo ischchan* Kessler. Ч. 1. Систематика // Тр. Севанской озерной ст. 1927 б. Т. 1. Вып. 2. С. 1–131.
- Фортунатов М.А., Фортунатова К.Р., Куликова Е.Б. Материалы по изучению сырьевых ресурсов озера Севан // Тр. Севанской озерной ст. 1932. Т. 3. Вып. 1. С. 3–183.
- Фридман Г.М. Донная фауна озера Севан // Тр. СГБС. 1950. Т. 11. С. 7–92.
- Хендерсон-Селлерс Б. Инженерная лимнология. Л.: Гидрометеиздат, 1987. 335 с.
- Худоян А.А. Фитопланктон основных притоков озера Севан // Дисс. канд. биол. наук. Москва, 1994. 124 с.
- Царенко П.М. Краткий определитель хлорококковых водорослей Украинской ССР. Киев: Наукова Думка, 1990. 206 с.
- Цукерзис Я.М. Биология широкопалого рака. Вильнюс: Минтис, 1970.
- Цукерзис Я.М. Речные раки. Вильнюс, 1989. 144 с.
- Черновский А.А. Определитель личинок комаров семейства Tendipedidae. М.: Изд-во АН СССР, 1949. 187 с.
- Чехин Л.П. Трансформация солнечной энергии в водах оз. Севан // Тез. докл. Всес. совещ. по лимнологии горных водоемов, Севан, 11–15 сентября 1984 г. Ереван: Изд-во АН Арм ССР, 1984. С. 331–332.
- Чикова В.М. О систематике голавля *Leuciscus cephalus orientalis* Nordm. и подуста *Chondrostoma cyri* Kessler Арпиличского водохранилища // Вопр. ихтиологии. 1967. Т. 7. Вып. 1 (42). С. 18–22.
- Чикова В.М. Севанский усац *Barbus goktschaicus* Kessler (систематика, биология и промысел) // Тр. СГБС. 1955. Т. 14. С. 121–163.

- Чилингарян Л.А. Прогноз повышения уровня и изменения элементов водохозяйственного баланса озера Севан (на армянском языке). Ереван: Айастан, 1992. 7.44 усл. печ. л.
- Чилингарян Л.А. Региональная проблема управления водными ресурсами. Дисс. в виде научн. докл. ... уч. ст. д.т.н. Ереван, 1997. 128 с.
- Чилингарян Л.А., Мнацаканян Б.П., Агабабян К.А., Токмаджян О.В. Гидрография рек и озер Армении (на армянском языке). Ереван: Агроресс, 2002. 6.2 печ. л.
- Чуйко Г.М., Козловская В.И. Сезонные изменения активности ацетилхолинэстеразы мозга окуня (*Perca fluviatilis* L.) // Физиология и токсикология гидробионтов. Ярославль: ЯрГУ, 1989. С. 27–38.
- Чуйко Г.М., Подгорная В.А. Холинэстеразы пресноводных костистых рыб // Физиология и токсикология пресноводных животных. Рыбинск: ОАО «Рыбинский дом печати», 2007. С. 100–139.
- Шапошникова Г.Х. Сравнительно-морфологическое описание сигов рода *Coregonus* оз. Севан // Вопр. ихтиологии. 1971. Т. 11. Вып. 4(69). С. 575–586.
- Шаронов И.В. Личинки тендипедид озера Севан // Тр. СГБС. 1951. Т. 12. С. 35–89.
- Шаронов И.В. Воспроизводство запасов промысловых рыб озера Севан // АН Арм ССР. 1957. Т. 10. № 10. С. 135–144.
- Шаронов И.В. Севанское рыбоводство в условиях спуска озера // Рыбное хозяйство. 1958. № 8. С. 31–34.
- Шигин А.А. Трематоды фауны СССР. Род *Diplostomum*: Метацеркарии. М.: Наука, 1986. 254 с.
- Шилова А.И. Хирономиды Рыбинского водохранилища. Л.: Наука, 1976. 252 с.
- Шилова А.И., Зеленцов Н.И. К фауне хирономид оз. Севан (Diptera, Chironomidae) // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. С-Пб., 1988. № 79. С. 48–52.
- Шилова А.И., Зеленцов Н.И. Фауна хирономид (Diptera, Chironomidae) бассейна Верхней Волги // Биология внутр. вод. 2003. № 2. С. 27–34.
- Щербаков А.П. Численность и биомасса простейших в планктоне эвтрофного озера // Гидробиол. журн. 1969. № 5, вып.2. С. 14–21.
- Щербина Г.Х. Эколого-фаунистический обзор хирономид озер Калининградской области // Биология, систематика и функциональная морфология пресноводных животных. Л.: Наука, 1989. С. 280–306.
- Щербина Г. Х., Аюшсүрэн Ч. Структура макрозообентоса некоторых озер Монголии // Биология внутр. вод. 2007. № 2. С. 62–70.
- Щербина Г. Х., Зеленцов Н.И. Фауна хирономид (Diptera, Chironomidae) некоторых водоемов и водотоков Монголии // Биология внутр. вод. 2008. № 1. С. 21–26.
- Эйнояр Л.О. Макрофиты в экологии водоема. М.: ИВП РАН. 1992. 256 с.
- Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. 427 с.
- Эланидзе Р.Ф. Ихтиофауна рек и озер Грузии. Тбилиси: Мецниереба, 1983. 320 с.
- Южакова Г.Г. Промыслово-биологическая характеристика севанских сигов // Биол. журнал Армении. 1974. Т.27, вып. 5. С. 74–79.
- Южакова Г.Г. О состоянии запасов севанских сигов в 1961–1970 гг. // Труды СГБС АН Арм ССР. 1979. Т. 17: Экология гидробионтов оз. Севан. С. 172–181.
- Южакова Г.Г., Островский И.С., Симонян А.А., Жариков В.В., Манукян Г.М. Состояние популяции севанского сига в связи со снижением его кормовой базы (1975–1983) // Лимнология горных водоемов: Тез. Докл. Всесоюз. Совещ. Севан, 1984. С. 349–351.

- Южакова Г.Г., Снетков М.А. Анализ промысла сига *Coregonus lavaretus* L. (Salmonidae) в озере Севан методами теории динамического запаса // Вопр. ихтиологии. 1983. Т. 23. Вып. 5. С. 858–859.
- Юракова Т.В. Рыбы как индикаторы качества воды (на примере малых рек окрестностей города Томска) // Чтения памяти Ю.А. Львова. Томск: НИИББ при Томском ун-те. 1995. С. 223–225.
- Adl S.M., Simpson A.G.B., Farmer M.A., Andersen R.A., Anderson O.R., Barta J.R., Bowser S.S., Brugerolle G., Fensome R.A., Fredericq S., James T.Y., Karpov S., Kugrens P., Krug J., Lane C.E., Lewis L.A., Lodge J., Lynn D.H., Mann D.G., McCourt R.M., Mendoza L., Moestrup O., Mozley-Standridge S.E., Nerad T.A., Shearer C.A., Smirnov A.V., Spiegel F.W., Taylor M.F.J.R. The New Higher Level Classification of Eukaryotes with Emphasis on the Taxonomy of Protists // J. Eukaryot. Microbiol. 2005. V. 52, No. 5. P. 399–451.
- Amin O.M. Classification // Biology of the Acanthocephala / Ed. by D. W. T. Crompton, D.B.B. Nickol., Cambridge University Press. 1985. P. 27–72.
- Ashe B.P., Cranston P.S. Family Chironomidae // Catalogue of Palearctic Diptera/ Budapest Acad. Kladio, 1990. Vol. 2. P. 113–355.
- Azam F., Cho B.C., Smith D.C., Simon M. Bacterial cycling of matter in the pelagic zone of aquatic ecosystems // Large Lakes – Ecological Structure and Function. Berlin: Springer-Verlag, 1990. P. 477–488.
- Azam F., Fenchel T., Field J.G., Gray J.S., Meyer-Reil L.A., Thingstad F. The ecological role of water-column microbes in the sea // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1983. 10. P. 257–263.
- Bettarel Y., Amblard C., Sime-Ngando T. et al. Viral lysis, flagellate grazing potential, and bacterial production in Lake Pavin // Microb. Ecol. 2003 a. V. 45. P. 119–127.
- Bettarel Y., Sime-Ngando T., Amblard C. et al. Virioplankton and microbial communities in aquatic systems: a seasonal study in two lakes of differing trophic // Freshwater Biol. 2003 b. V. 48. P. 810–822.
- Bettarel Y., Sime-Ngando T., Amblard C., Dolan J. Viral activity in two contrasting lake ecosystems // Appl. Environ. Microbiol. 2004. V. 70. N 5. P. 2941–2951.
- Bick H. Beiträge zur Ökologie einigen Ciliaten des Saprobienstystems // Jahrbuch vom Wasser. 1957. № 24. S. 224–246.
- Bick H. Ciliated protozoa. An illustrated guide to the species used as biological indicators in freshwater biology. World Health Organization. Geneva. 1972. 198 pp.
- Binder B. Reconsidering the relationship between virally induced bacterial mortality and frequency of infected cells // Aquat. Microb. Ecol. 1999. V. 18. P. 207–215.
- Bogutskaya N.G. *Barbus goktschaicus* // The Freshwater fishes of Europe. (P.M. Banarescu, N.G. Bogutskaya, eds.). Cyprinidae 2. Barbus. V. 5. Pt. II. Wiesbaden: AULA-Verl. 2003 a. P. 207–218. 2003b. *Barbus lacerta* // Ibid. P. 251–270.
- Bogutskaya N.G. *Barbus lacerta* // The Freshwater fishes of Europe. (P.M. Banarescu, N.G. Bogutskaya, eds.). Cyprinidae 2. Barbus. V. 5. Pt. II. Wiesbaden: AULA-Verl. 2003 b. P. 251–270.
- Bogutskaya N.G., Bănărescu P., Almaça C. *Barbus capito* // The Freshwater fishes of Europe. (P.M. Banarescu, N.G. Bogutskaya, eds.). Cyprinidae 2. Barbus. V. 5. Pt. II. Wiesbaden: AULA-Verl. P. 147–162. 2003. *Barbus mursa* // Ibid. P. 293–300.
- Bogutskaya N.G., Coad B.W. A review of vertebral and fin-ray counts in the genus *Alburnoides* (Teleostei: Cyprinidae) with a description of six new species // Zoosystematica Rossica. 2009. V. 18 (1). P. 126–173.
- Boteva S., Kenarova A., Traykov I., Bogoev V. Vertical distribution of bacterioplankton in Dolnoto Lake - Seven Rila Lakes // Biotechnol. Biotechnol. Eq. 2009. V. 23. SE. P. 365–

- Boteva S., Traykov I., Kenarova A., Bogoev V.* Abundance and spatial dynamics of bacterioplankton in the Seven Rila Lakes, Bulgaria // *Chinese J. Oceanol. Limnol.* 2010. V. 28. N 3. P. 451–458.
- Bradford M.M.* A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principal of protein-dye binding // *Anal. Biochem.* 1976. V. 72. P. 248–254.
- Bratbak G., Haldal M., Norland S., Thingstad T.L.* Viruses as partners in spring bloom microbial trophodynamics // *Appl. Environ. Microbiol.* 1990. V. 56. P. 1400–1405.
- Brestkin A.P., Brick I.L., Grigor'eva G.M.* Comparative Pharmacology of Cholinesterases // *Intern. Encycl. Pharmacol. Therap.* 1973. Sect. 85. V. 1. P. 241–344.
- Brylinska M., Szlachciak J., Boron A.* The white bream *Abramis bjoerkna* (Linnaeus, 1758) (Leuciscinae, Cyprinidae). Olsztyn: Wydawnictwo Uniwersytetu Warmińsko-Mazurskiego, 2006. 79 pp.
- Callieri C., Bertoni R., Corno G.* Dynamics of bacteria and mixotrophic flagellates in an Alpine lake in relation to *Daphnia* population development // *J. Limnol.* 2002. V. 61. N 2. P. 177–182.
- Callieri C., Heinimaa S.* Microbial loop in the large subalpine lakes // *Mem. Ist. ital. Idrobiol.* 1997. V. 56. P. 143–156.
- Callieri C., Piscia R.* Photosynthetic efficiency and seasonality of autotrophic picoplankton in Lago Maggiore after its recovery // *Freshwat. Biol.* 2002. 47(5). P. 941–956.
- Callieri C., Stockner G.* Freshwater autotrophic picoplankton: a review // *J. Limnol.* 2002. 61 (1). P. 1–14.
- Caron D.A.* Technique for enumeration of heterotrophic and phototrophic nanoplankton, using epifluorescence microscopy, and comparison with other procedures // *Appl. Environ. Microbiol.* 1983. V. 46. № 34. P. 491–498.
- Caron D.A., Pick F.R., Lean D.R.S.* Chroococcoid cyanobacteria in Lake Ontario: seasonal and vertical distribution during // *J. Phycol.* 1985. 21. P. 171–175.
- Cholodkovsky N.* Notes helmintologiques // *Ежегодник зоологического музея Императорской АН.* 1915. Т. 20. С. 164–166.
- Christopher M.N., Patterson D.J.* *Coleps hirtus*, a ciliate illustrating facultative symbioses between protozoa and algae // *Annl. Stn. limnol.* 1983. № 17. P. 278–296.
- Chuiko G.M., Zhelnin Y., Pod'gornaya V.A.* Seasonal fluctuations in brain acetylcholinesterase activity and soluble protein content in roach (*Rutilus rutilus* L.): a freshwater fish from Northwest Russia // *Comp. Biochem. Physiol.* 1997. V. 117. N 3. P. 251–257.
- Coad B.* Freshwater fishes of Iran: *Blicca bjoerkna*, web publication: <http://www.briancoad.com/species%20accounts/Blicca.htm>
- Colombet J., Charpin M., Robin A. et al.* Seasonal depth-related gradients in virioplankton: standing stock and relationships with microbial communities in Lake Pavin (France) // *Microb. Ecol.* 2009. V. 58. P. 728–736.
- Craig S.R.* Distribution of algal picoplankton in some European freshwaters // *Abstr. 2nd Int. Phycol. Congr. Copenhagen*, 1985. P. 31.
- Crosbi N.D., Teubner K., Weisse T.* Flow-cytometric mapping provides novel insights into the seasonal and vertical distributions of freshwater autotrophic picoplankton // *Aquat. Microb. Ecol.* 2003. V. 33. P. 53–66.
- Czapik A.* Les associations des cilies (Ciliata) dans le ruisseau Pradnik pollue par les eaux residuelles d'une laiterie // *Acta hydrobiol. Krakow*, 1975. № 1. P. 21–34.
- De Filippi F.* Note di un viaggio in Persia nel 1862. Milano. Viaggio Persia. 1865. V. 8. P. 396.

- De Ley P., Blaxter M.* Systematic position and phylogeny // The biology of nematodes / Ed. By D.L. Lee .L.; N.Y.: Taylor and Francis. 2002. P. 1–30.
- Doadrio I.* Phylogenetic relationships and classification of western palaearctic species of the genus *Barbus* (Osteichthyes, Cyprinidae) // Aquat. Living Resour. 1990. №3. P. 265–282.
- Doadrio I., Carmona J.A.* Phylogenetic relationships and biogeography of the genus *Chondrostoma* inferred from mitochondrial DNA sequences // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2004. V 33. P. 802–815.
- Eichwald E.* Reise auf dem Kaspischen Meere und in den Kaukasus (1825–1826). 2 Bande. Stuttgart. 1834. Bd. 22. 472 pp.
- Ellman G.L., Courtney K.D., Andres V. et al.* A new and rapid colorimetric determination of acetylcholin-esterase activity // Biochem. Pharmacol. 1961. V. 7. P. 88–95.
- Esh G.W.* Impact of ecological succession on the parasite fauna in centarchids from oligotrophic and eutrophic ecosystems // The American midland naturalist. 1971. V. 86. P. 160–168.
- Fahnenstiel G.L., Carrick H.J.* Phototrophic picoplankton in lakes Huron and Michigan: abundance, distribution, composition and contribution to biomass and production // Can. J. Fish. aquat. Sci. 1992. 49. P. 379–388.
- Felip M., Bartumeus F., Halac S., Catalan J.* Microbial plankton assemblages, composition and biomass, during two ice-free periods in a deep high mountain lake (Estany Redo, Pyrenees) // J. Limnol. 1999. V. 58. № 2. P. 193–202.
- Fenchel T., Lee C.C.* Studies on ciliates associated with sea ice from Antarctica. Temperature responses and tolerances in ciliates from Antarctica temperature and habitats // Arch.Protistenc. 1972. Vol. 114, № 5. P. 245–256.
- Foissner W.* Taxonomic and nomenclatural revision of Sladeczek's list of ciliates (Protozoa: Ciliophora) as indicators of water quality // Hydrobiologia. 1988. № 166. P. 1–64.
- Foissner W., Berger H., Schaumdurg J.* Identification and Ecology of Limnetic Plankton Ciliates.—Informationsberichte des Bayer. Landesamtes für Wasserwirtschaft. Munchen, 1999. Hf. 3/99. 793 p.
- Fowler J.A.* Control of vertebral number in teleosts — an embryological problem // Quart.Rev.Biol. 1970. V.45. N 2. P.148–167.
- Fuhrman J.* Marine viruses and their biogeochemical and ecological effects // Nature. 1999. V. 399. P. 541–548.
- Gabrielyan B.K.* Remarks on Biology of *Varicorhinus capoeta sevangi* (Cyprinidae) from Lake Sevan. Italian Journal of Zoology. 1998. 65. Suppl.: 229–230
- Gabrielyan B.K.* An annotated checklist of freshwater fishes of Armenia // Naga, The ICLARM Quarterly. 2001. V. 24, Nos. 3 & 4. P. 23–29.
- Gabrielyan B.K., Hovhanissian R.R.* Introduction of *Astacus leptodactylus* into Lake Sevan and its Role in the Reservoir's Ecosystem. 12-th International Symposium on Astacology. Germany. 1998. P. 40.
- Gabrielyan B.K., Khosrovyan A.M.* Stock and Fishery Dynamics of *Coregonus Lavaretus* in changing ecological conditions of Lake Sevan, Armenia. EIFAC, Journal of Ecohydrology&Hydrobiology. 2004. N 4. Vol.4. P. 229–235.
- Gabrielyan B.K., Khosrovyan A.M.* Study of possibilities of changing the trophic status of Lake Sevan (Armenia) by fishery management. Abstracts of 11-th World Lakes Conference. Kenya. 2005. P. 92–93.
- Grinfeld S., Jaylet A., Siboulet R., Deparis P., Chouroulinev I.* Micronuclei in red blood cells of the newt *Pleurodeles waltl* after treatment with benzo[a]pyrene: dependence on

- dose, length of exposure post-treatment time and uptake of the drug // *Environ. Mutagenesis*. 1986. V. 8. P. 41–51.
- Heinz Streble*, *Das Leben im Wassertropfen*, Kosmos, Stuttgart, 2001.
- High latitude limnology / Vincent W.F., Ellis-Evans J.C. (Eds). Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1988. 336 p.
- Hofer J.S., Sommaruga R.* Seasonal dynamics of viruses in alpine lake: importance of filamentous forms // *Aquat. Microb. Ecol.* 2001. V. 26. P. 1–11.
- Hovhannisian R., Ghukasian E.* Some ecological peculiarities of lake Sevan Higher Crustacea, *Pontastacus Leptodactylus* Esch. // *Lake Sevan: problems and strategies of action. Proceedings of the international conference. Sevan, Armenia, 13–16 october. 1996.* P. 99–101.
- Hovhannisyanyan R.H., Gabrielyan B.K., Ghukassian E. Kh., Hovhannisyanyan R.R.* Introduction of hydrobionts in the Lake Sevan and its consequences. Theses of the Workshop Ecological problems. Yerevan, 1998. P. 27 (Arm.).
- Hovhannisyanyan R.H., Gabrielyan B.K.* Ecological problems associated with biological resource use of Lake Sevan, Armenia // *Ecological engineering*. 2000. № 16. P. 175–180.
- Ignatov M.S., Kurbatova N.B.* A review of deep-water bryophytes with new records from USSR // *Hikobia*. 1990. Vol. 10. № 4. P. 393–401.
- Jasser I.* The occurrence and importance of picoplankton in shallow, dystrophic lake in comparison with surface waters of two deep lakes of contrasting trophy // *Shallow Lakes'95 Intern. conf. on Trophic Cascades in Shallow Fresh-water and Brackish Lakes* (Mikolajki, Poland, 21–26 August, 1995), Oficyna Wydawnicza Instytut Ekologii PAN, 1995. 98 p.
- Jaylet A., Deparis P., Gaschignard D.* Induction of micronuclei in peripheral erythrocytes of axolotl larvae following in vivo exposure to mutagenic agents // *Mutagenesis*. 1986. V. 1. P. 211.
- Jenderedjian K.* Energy budget of *Oligochaeta* and its relationship with the primary production of Lake Sevan, Armenia // *Hydrobiologia*. 1996. 334. P. 133–140.
- Jenderedjian K.* Influence of environmental factors on the production of *Potamothenis alatus paravanicus* Poddubnaya and Pataridze (*Tubificidae*) in different areas of Lake Sevan // *Hydrobiologia*. 1994. V. 278. P. 287–290.
- Jenderedjian K., Babayan A., Hakobyan S., Muradyan S., Voskanov M.* Lake Sevan. Experience and lessons learned brief. World Lake Basin Management Initiative. LakeNet, Burlington, 2006. P. 348–362.
- Kahl A.* Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria). Die Tierwelt Deutschlands. Bd. 1–5. Jena, 1930–1935. 886 S.
- Kent M.L., Moser M., Marques A., Lom J.* Phylum Myxozoa Grasse, 1970 // *The illustrated guide to Protozoa*. 2000. V. 1. P. 127–148.
- Kostylew N.N.* Acanthocephalen der Fische des Gektschasees // *Ztschr. Bakt., Parasit.* 1928. Bd. 108. S. 146–150.
- Kottelat M., Freyhof J.* Handbook of European Freshwater Fishes. Kottelat, Cornol, Switzerland and Freyhof, Berlin, Germany, 2007. T.8. 646 p.
- Kozlovskaya V.I., Mayer, F.L., Menzikova, O.V., Chuyko G.M.* Cholinesterases of Aquatic Animals // *Rev. Environ. Contam. Toxicol.* 1993. V. 132. P. 117–142.
- Krambeck C., Krambeck H.-J., Overbeck J.* Microcomputer assisted biomass determination of plankton bacteria on scanning electron micrographs // *Appl. Environ. Microbiol.* 1981. V. 42. N 1. P. 142–149.
- Krausch H.-D.* Die Pflanzengesellschaften des Stechlinsee-Gebietes. I. Die Gesellschaften des offenen Wassers // *Limnologica*. 1964 a. Bd. 2. Hf. 2. S. 145–203.

- Krausch H.-D. Die Pflanzengesellschaften des Stechlinsee-Gebietes. II. Rohrichte und Großseggenesellschaften, Phragmitetea Tx. & Prsg. 1942 // *Limnologica*. 1964 b. Bd. 2. Hf. 4. S. 423–482.
- Levin B.A., Rubenyan H.R. Threatened fishes of the world: *Barbus goktschaicus* Kessler, 1877 // *Environmental Biology of Fishes*. 2006. V. 76. Nos. 2–4. P. 409–410.
- Limnofauna Europaea. Stuttgart; N.Y.; Amsterdam: Gustav Fischer Verlag; Swets & Zeitlinger B.V. 1978. 532 p.
- Lom J. *Trichodina* – ein typischer Schwächeparasit an Fischen // *Microkosmos*. 62, 1973. P. 341–342.
- MacKenzi K., Williams H.H., Williams B., McVicar A.H., Siddall R. Parasites as indicators of water quality and the potential use of helminth transmission in marine pollution studies // *Advances in Parasitology*. 1995. V. 35. P. 86–144.
- MacIsaac E.A., Stockner J.G. Enumeration of phototrophic picoplankton by autofluorescence microscopy. *Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology* / Kemp P., Sherr B., Sherr E., Cole J. (eds.). Lewis Publishers, Boca Raton, Ann Arbor, 1993. P. 187–197.
- Malinsky-Rushansky N., Berman T. Picocyanobacteria and bacteria in Lake Kinneret // *Int. Revue Ges. Hydrobiol.* 1991. 76 (4). P. 555–564.
- Mineau P. (Ed.) *Chemicals in Agriculture. Vol. 2. Cholinesterase Inhibiting Insecticides. Their Impact on Wildlife and the Environment*. Amsterdam – London – New York – Tokyo: Elsevier, 1991. 348 p.
- Mokhayer B., Kyabee B., Kohestani-Skandari S. Investigation on the infection of khamulya (*Capoeta capoeta gracilis*) with *Acanthocephalorhynchoides* and *Tracheliaestes* // *Journal of the Faculty of Veterinary Medicine University of Tehran*. 2000. V. 55, №2. P. 65–66.
- Moralev S.N., Rozengart E.V. *Comparative enzymology of cholinesterase*. La Jola, CA: International University Line, 2006. 484 p.
- Munawar M., Fahnenstiel G.L. The abundance and significance of ultraplankton and microalgae at an offshore station in central Lake Superior // *Can. Tech. Rep. Fish. aquat. Sci.* 1982. 1153. P. 1–13.
- Nagata T., Takai K., Kawanobe K., Kim D., Nakazato R., Gusechnikova N., Bondarenko N., Mologaway O., Kostrova T., Drucker V., Satoh Y., Watanabe Y. Autotrophic picoplankton in southern Lake Baikal: abundance, growth and grazing mortality during summer // *J. Plankton Res.* 1994. 16. P. 945–959.
- Nalbant T.T., Bianco P.G. The loaches of Iran and adjacent regions with descriptions of six new species (Cobitoidea) // *Italian Journal of Zoology*. 1998. V. 65. Suppl. P. 109–123.
- Newell S.Y., Christian R.R. Frequency of dividing cells as an estimator of bacterial productivity // *Appl. Environ. Microbiol.* 1981. V. 42. N 1. P. 23–31.
- Noble R.T., Fuhrman J.A. Use of SYBR Green I for rapid epifluorescence counts of marine viruses and bacteria // *Aquat. Microb. Ecol.* 1998. V. 14. P. 113–118.
- Noble R.T., Steward G. Estimating viral proliferation in aquatic samples // *Methods in microbiology*. San Diego: Academic Press, 2001. V. 30. P. 67–84.
- Packroff G. Faunistic studies on ciliates of three Eifel maar lakes // *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 1992. № 38. P. 209–221.
- Parparov A.S. Some characteristics of the community of autotrophs of Lake Sevan in connection with its eutrophication // *Hydrobiologia*. 1990. 191. P. 15–21.
- Personnic S., Domaizon I. Seasonal and spatial variability of viro-, bacterio-, and picophytoplanktonic abundance in three peri-alpine lakes // *Hydrobiol.* 2009. 627. P. 99–116.
- Pick F.R., Caron D.A. Picoplankton and nanoplankton biomass in Lake Ontario: relative contribution of phototrophic and heterotrophic communities // *Can. J. Fish. aquat. Sci.* 1987. 44. P. 2164–2172.

- Pina S., Creus A., Gonzales N. et al.* Abundance, morphology and distribution of planktonic virus-like particles in two high-mountain lakes // *J. Plankton Res.* 1998. V. 20. N. 12. P. 2413–2421.
- Pomeroy L.R.* The ocean's food web, a changing paradigm // *Bioscience.* 1974. 24 (9). P. 499–504.
- Por F.D., Dimentman Ch.* The Legacy of Tethys. An Aquatic Biogeography of the Levant. *Monographiae Biologicae*, V. 63. 1989. 214 p.
- Porter K.G., Feig Y.S.* The use of DAPI for identification and counting of aquatic microflora // *Limnol. Oceanogr.* 1980. V. 25. N 5. P. 943–948.
- Porter K.G., Pearl H., Hodson R., Pace M., Priscu J., Riemann B., Scavia D., Stockner J.* Microbial interactions in lake food webs. In: *Complex interactions in lake communities.* New York, Carpenter S.R. (ed.), 1988. P. 209–228.
- Prokofiev A.M.* Problems of the classification and phylogeny of Nemacheiline loaches of the group lacking the preethmoid I (Cypriniformes: Balitoridae: Nemacheilinae) // *J. of Ichthyology.* 2009. V. 49. No. 10. P. 874–898.
- Rackowe R.* Seafood Processing and Market Identification. Report of Armenian Agribusiness Small and Medium Enterprise (SME) Market Development Project (ASME), International Marine Fisheries Company. 2001. P. 126.
- Rogerson A., Finlay B.J., Berninger U.G.* Sequestered chloroplasts in the freshwater ciliate *Strombidium viride* (Ciliophora: Oligotrichida) // *Trans. Am. microsc. Soc.* 1989. № 108. P. 117–126.
- Rowan K.S.* Photosynthetic pigments of algae. Cambridge. Cambridge University Press, 1989. 334 p.
- Sanders R.W.* Trophic strategies among heterotrophic flagellates // *The biology of free-living heterotrophic flagellates.* New York: Oxford University Press, 1991. P. 21–38.
- Sanders R.W., Porter K.G., Bennet S.J., Debiase A.E.* Seasonal patterns of bacterivory by flagellates, ciliates, rotifers, and cladocerans in a freshwater planktonic community // *Limnol. Oceanogr.* 1989. № 34. P. 673–687.
- Sauer F.* Die Makrophytenvegetation ostholsteinischer Seen und Teiche // *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 1937. Bd. 6. Hf. 3. S. 431–592 + Taf. XV–XIX.
- Schneider H.* Die Polipenlaus *Kerona polyporum* auf dem Grünen Süsswasserpolypen // *Microkosmos.* 1985. № 74. S. 313–316.
- Scholz T., Hanzelova V.* An annotated list of species of the *Proteocephalus* Weinland, 1858 aggregate *sensu de Chambrier et al.* (2004) (Cestoda: Proteocephalidea), parasites of fishes in the Palaearctic Region, their phylogenetic relationships and a key to their identification // *Systematic Parasitology.* 2007. V. 67, № 2. C. 139–156.
- Schönborn W.* Die Ciliatenproduktion in mittleren Saale // *Limnologica (Berlin).* 1982. № 14. S. 329–346.
- Small E.B., Lynn D.H.* Phylum Ciliophora Doflein, 1901 // *An Illustrated guide to the protozoa* second edition / Eds.: Lee J.J., Leedale G.F., Bradbury Ph. Kansas: Allen Press, 2000. P. 371–675.
- Sommaruga R., Sattler B., Oberleiter A. et al.* An *in situ* enclosure experiment to test the solar UVB impact on plankton in a high-altitude mountain lake. II. Effects on the microbial food web // *J. Plankton Res.* 1999. V. 21. N 5. P. 859–876.
- Stockner J.G.* Phototrophic picoplankton: an overview from marine and freshwater ecosystems // *Limnol. Oceanogr.* 1988. 33 (4). P. 765–775.
- Stockner J.G.* Autotrophic picoplankton in freshwater ecosystem: the view from the summit // *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* 1991. 76. P. 483–492.

- Stockner J.G., Antia N.J.* Algal picoplankton from marine and freshwater: a multidisciplinary perspective // *Can. J. Fish. aquat. Sci.* 1986. 43. P. 2472–2503.
- Stockner J.G., Shortreed K.S.* Autotrophic picoplankton community dynamics in a pre-alpine lake in British Columbia, Canada // *Hydrobiol.* 1994. 274. P. 133–142.
- Straškrabova V., Callieri C., Carrillo P.* et al. Investigations on pelagic food webs in mountain lakes – aims and methods // *J. Limnol.* 1999. 58 (2). P. 77–87.
- Suttle C.A.* Viruses in the sea // *Nature.* 2005. V. 437. P. 356–361.
- Suttle C.A., Chan A.M., Cottrell M.T.* Infection of phytoplankton by viruses and reduction of primary productivity // *Nature.* 1990. V. 347. P. 467–469.
- Taylor P.* The Cholinesterases // *J. Biol. Chem.* 1991. V. 266, N 7. P. 4025–4028.
- Tsigenopoulos C.S., Durand J.-D., Ünlü E., Berrebi P.* Rapid radiation of the Mediterranean *Luciobarbus* species (Cyprinidae) after the Messinian salinity crisis of the Mediterranean Sea, inferred from mitochondrial phylogenetic analysis // *Biol. J. Linn. Soc.* 2003. V. 80. P. 207–222.
- Vörös L., Callieri C., Balogh K.V., Bertoni R.* Freshwater picocyanobacteria along trophic gradient and light quality range. Phytoplankton and trophic gradients. Alvarez-Cobelas M., Reynolds C.S., Sanchez-Castillo P., Kristiansen J. (eds.) // *Hydrobiol.* 369/370. P. 117–125.
- Vørs N.* Heterotrophic amoebae, flagellates and Heliozoa from the Tvär-minne Area, Gulf of Finland, in 1988–1990 // *Ophelia.* 1992. V. 36. № 1. P. 1–109.
- Wagner D.H., Christy J.A., Larson D.W.* Deep-water bryophytes from Waldo Lake, Oregon // *Lake and Reserv. Mangmt.* 2000. Vol. 16. Iss. 1–2. P. 91–99.
- Weinbauer M.G.* Ecology of prokaryotic viruses // *FEMS Microbiol. Rev.* 2004. V. 28. P. 127–181.
- Weisse T.* Dynamics of autotrophic picoplankton in Lake Constance // *J. Plankton Res.* 1988. 10. P. 1179–1188.
- Wiederholm T.* Chironomidae of the Holarctic region // *Keys and diagnoses. Part. 1: Larvae.* Entomol. Scand. Suppl. 1983. № 19. 451 p.
- Wiederholm T.* Chironomidae of the Holarctic region. // *Entomol. Scand.* 1989. Suppl. 34. 532 p.
- Wiederholm T.* Chironomidae of the Holarctic region // *Keys and diagnoses. Part. 2: Pupae.* Entomol. Scand. Suppl. 1986. № 28. 482 p.
- Wilbert N.* Beitrag zur morphologie und Ökologie einiger planktischer Ciliaten aus dem Poppelsdorfer Weicher in Bonn (MRD) // *Arch. Protistenk.* 1986. № 131. S. 59–69.
- Williams P.J.* Incorporation of microheterotrophie processes into the classical paradigm of the planktonic food web // *Kiel. Meeresforsch.* 1981. Bd 5. S. 1–28.
- Williams J.S., Gibson D.I., Sadighian A.* Some helminth – parasites of Iranian freshwater fishes // *J. Nat. History.* 1980. V. 14. P. 685–699.
- Winder M.* Photosynthetic picoplankton dynamics in Lake Tahoe: temporal and spatial niche partitioning among prokaryotic and eukaryotic cells // *J. Plankton Res.* 2009. 31(11). P. 1307–1320.
- Wommack R.E., Colwell R.R.* Virioplankton: viruses in aquatic ecosystems // *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 2000. V. 64. P. 69–114.
- Zardoya R., Doadrio I.* Phylogenetic relationships of Iberian cyprinids: systematic and biogeographical implications // *Proc. R. Soc. Lond. B.* 1998. V. 265. P. 1365–1372.
- 4th Meeting of the Working Group on Water and Health, Conference on cyanobacteria, 2004.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
РАЗДЕЛ 1. ГИДРОЛОГИЯ ОЗЕРА СЕВАН	7
1.1. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И КЛИМАТИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ ВОДОСБОРНОГО БАСЕЙНА	7
1.2. ГИДРОЛОГИЯ БАСЕЙНА ОЗЕРА СЕВАН	14
1.2.1. Гидрографическая сеть бассейна	14
1.2.2. Гидрографические особенности рек бассейна	16
1.2.3. Сток и водный режим рек	18
1.2.4. Источники питания рек	22
1.2.5. Весеннее половодье, максимальный и минимальный сток рек	23
1.2.6. Термический и ледовый режим рек	26
1.2.7. Водный баланс бассейна озера Севан	27
1.3. ВОДНЫЙ БАЛАНС И ВОДНЫЙ РЕЖИМ ОЗЕРА СЕВАН	28
1.3.1. Проблема озера, водохозяйственные аспекты развития	28
1.3.2. Водный баланс озера в период снижения уровня	32
1.3.3. Водный баланс и режим озера в период стабилизации уровня	35
1.3.4. Водный баланс и режим озера в период повышения уровня	37
1.4. ГИДРОФИЗИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ВОДНОЙ МАССЫ	41
1.4.1. Термический режим озера	41
1.4.2. Электропроводность воды	47
1.4.3. Содержание растворенного кислорода	48
1.5. ГИДРОДИНАМИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ	49
1.5.1. Распространение вод притоков в озере	49
1.5.2. Циркуляция вод	50
РАЗДЕЛ 2. ВИДОВОЙ СОСТАВ И СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ СООБЩЕСТВ ГИДРОБИОНТОВ ОЗЕРА СЕВАН И ЕГО ПРИТОКОВ	51
2.1. МАКРОФИТЫ ОЗ. СЕВАН И ЕГО ПРИТОКОВ	51
2.1.1. РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ ОЗ. СЕВАН И ЕГО ПРИТОКОВ	51
2.1.2. БИОМАССА И ДОМИНАНТЫ МАКРОФИТОВ ОСНОВНЫХ ПРИТОКОВ ОЗЕРА СЕВАН	75
2.2. ФИТОПЛАНКТОН ОЗЕРА СЕВАН	79
2.2.1. Фототрофный пикопланктон озера Севан	79
2.2.2. Планктонные водоросли озера Севан	90
2.3. КОЛИЧЕСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ БАКТЕРИОПЛАНКТОНА В ОЗЕРЕ СЕВАН	105
2.4. ВИРУСЫ В ПЛАНКТОНЕ ОЗЕРА СЕВАН	115
2.5. СООБЩЕСТВА ПЛАНКТОННЫХ ПРОСТЕЙШИХ ОЗЕРА СЕВАН	124
2.5.1. Гетеротрофные жгутиконосцы озера Севан	124
2.5.2. Инфузории озера Севан	134
2.6. ЗООПЛАНКТОН ОЗЕРА СЕВАН И ЕГО ПРИТОКОВ	168

2.7. МЕЙОЗООБЕНТОС ОЗЕРА СЕВАН	201
2.8. ДОННЫЕ МАКРОБЕСПОЗВОНОЧНЫЕ ОЗЕРА СЕВАН	206
2.8.1 МАКРОЗООБЕНТОС ОЗЕРА СЕВАН	206
2.8.2. ХИРОНОМИДЫ (DIPTERA, CHIRONOMIDAE) ОЗЕРА СЕВАН	215
2.9. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ДЛИННОПАЛОГО РАКА В ОЗЕРЕ СЕВАН И ДИНАМИКА ЕГО ПРОМЫСЛОВЫХ ЗАПАСОВ	224
РАЗДЕЛ 3. РЫБЫ И ПАРАЗИТОФАУНА	229
3.1. АННОТИРОВАННЫЙ СПИСОК ИХТИОФАУНЫ АРМЕНИИ	229
3.2. О ТАКСОНОМИЧЕСКОМ СТАТУСЕ АРМЯНСКОЙ ГУСТЕРЫ <i>BLISSA BJOERKNA DERJAVINI</i> (DADIKYAN, 1970)	243
3.3. МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ЗАПАСОВ РЫБ ОЗЕРА СЕВАН И ИХ СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ	249
3.4. БИОХИМИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ХОЛИНЭСТЕРАЗ СЫВОРОТКИ КРОВИ И НЕКОТОРЫХ ОРГАНОВ РЫБ ОЗЕРА СЕВАН	279
3.5. НЕКОТОРЫЕ ГЕМАТОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ РЫБ ОЗЕРА СЕВАН	285
3.6. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПАРАЗИТОФАУНЫ РЫБ ОЗЕРА СЕВАН	290
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	307
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	325

В КНИГЕ ОБОБЩЕНЫ РЕЗУЛЬТАТЫ КОМПЛЕКСНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ ГИДРОЛОГИЧЕСКОГО И БИОЛОГИЧЕСКОГО РЕЖИМА ОЗ. СЕВАН В НАЧАЛЬНЫЙ ПЕРИОД ПОВЫШЕНИЯ ЕГО УРОВНЯ, ПРОВЕДЕННЫХ В РАМКАХ РОССИЙСКО-АРМЯНСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЭКСПЕДИЦИИ (2005–2009 ГГ.). ОПИСЫВАЕТСЯ ФЛОРА И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ОЗЕРА И ЕГО ПРИТОКОВ, СТРУКТУРА ПЛАНКТОННЫХ И БЕНТОСНЫХ СООБЩЕСТВ, ИХТИО- И ПАРАЗИТОФАУНА, РАССМАТРИВАЮТСЯ ВОПРОСЫ, СВЯЗАННЫЕ С РАЗНООБРАЗИЕМ ГИДРОБИОНТОВ АРМЕНИИ, ПРОВОДИТСЯ СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ С СОСТОЯНИЕМ ЭКОСИСТЕМЫ В ПРОШЛОМ ВЕКЕ.

Գրքում ամփոփված են ուս-հայկական համատեղ կենսաբանական գիտարշավի շրջանակներում իրականացված Սևանա լճի մակարդակի բարձրացման սկզբնական փուլում լճի ջրաբանական և կենսաբանական ռեժիմի համալիր հետազոտությունների արդյունքները (2005-2009թթ.): Նկարագրված է լճի և նրա վտակների ֆլորան և բուսականությունը, պլանկտոնային և բենթոսային հանրույթների կառուցվածքը, ձկնային և մակաբուծային ֆաունան, քննարկված են հարցեր կապված հիդրոբիոնտների կենսաբազմազանության հետ, կատարված է էկոհամակարգի վիճակի փոփոխության համեմատական վերլուծություն:

IN THE BOOK ARE SUMMARIZED THE RESULTS OF COMPLEX INVESTIGATIONS ON HYDROLOGICAL AND BIOLOGICAL REGIME OF LAKE SEVAN CONDUCTED IN THE FRAME OF RUSSIAN-ARMENIAN BIOLOGICAL FIELD INVESTIGATION IN THE INITIAL PERIOD OF WATER LEVEL RISE (2005–2009). FLORA AND PLANT COMMUNITY OF THE LAKE AND ITS TRIBUTARIES, STRUCTURE OF PLANKTONIC AND BENTHIC COMMUNITIES, ICHTHYO- AND PARASITE FAUNA ARE DESCRIBED, BIODIVERSITY ISSUES OF HYDROBIONTS OF ARMENIA ARE CONSIDERED, COMPARISON OF THE ECOSYSTEM STATE AGAINST DIFFERENT PERIODS IS MADE.