

ФАНО РОССИИ  
РОССИЙСКАЯ  
АКАДЕМИЯ  
НАУК

НАЦИОНАЛЬНАЯ  
АКАДЕМИЯ НАУК  
АРМЕНИИ

СОВМЕСТНАЯ  
РОССИЙСКО-АРМЯНСКАЯ  
БИОЛОГИЧЕСКАЯ ЭКСПЕДИЦИЯ РАН и НАН РА

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД ИМ. И.Д. ПАПАНИНА РАН



ИНСТИТУТ ГИДРОЭКОЛОГИИ И ИХТИОЛОГИИ  
Научного центра зоологии и гидроэкологии государственной  
НЕКОММЕРЧЕСКОЙ ОРГАНИЗАЦИИ НАН РА



# ОЗЕРО СЕВАН

ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ  
В ПЕРИОД ИЗМЕНЕНИЯ  
УРОВНЯ ВОДЫ

LAKE SEVAN  
ECOLOGICAL STATE DURING  
THE PERIOD OF WATER  
LEVEL CHANGE

0-46 **Озеро Севан. Экологическое состояние в период изменения уровня воды / отв. ред.**  
**А. В. Крылов. – Ярославль : Филигрань, 2016. – 328 с.**

**ISBN 978-5-906682-59-8**

В книге обобщены результаты комплексных гидробиологических исследований оз. Севан, проведенных в рамках Российско-Армянской биологической экспедиции в период очередного этапа повышения его уровня (2010–2014 гг.). Описывается растительность озера, структура планктонных и бентосных сообществ литоральной зоны и пелагиали, черты биологии и динамика плотности основных видов рыб, изменения общей ихтиомассы, проводится сравнительный анализ с состоянием экосистемы на начальном этапе повышения уровня воды озера. Кроме того, представлены данные о развитии фито- и зоопланктона, макрозообентоса и рыб основных притоков оз. Севан.

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

**Авторский коллектив:**

*А.В. Крылов, А.О. Айрапетян, С.А. Акопян, А.А. Алексанян, Н.С. Бадалян, М.И. Базаров, Н.Э. Барсегян, С.Э. Болотов, Э.С. Борисенко, Т.В. Бошян, Т.В. Варданян, Б.К. Габриелян, Л.Р. Гамбарян, Г.А. Геворгян, Ю.В. Герасимов, Е.Х. Гукасян, М.Р. Деллакян, К.Г. Джэндереджян, Э.В. Епремян, Н.Н. Жгарева, Д.Б. Косолапов, Н.Г. Косолапова, А.В. Макрушин, М.И. Малин, А.С. Мамян, А.А. Никогосян, А.А. Овсепян, А.В. Романенко, А.Р. Рубенян, Т.Г. Хачикян, А.М. Хосровян, Г.Х. Щербина*

**Редакционная коллегия:**

академик РАН, доктор биологических наук, профессор *Д.С. Павлов*  
доктор географических наук *С.А. Поддубный*  
доктор биологических наук, профессор *Ю.В. Герасимов*  
доктор биологических наук, профессор *Б.К. Габриелян*  
кандидат биологических наук *Е.И. Извеков*  
доктор биологических наук, профессор *А.В. Крылов* (отв. редактор)

**Рецензенты:**

доктор биологических наук, профессор *В.Т. Комов* (Россия)  
академик НАН РА, профессор *С.О. Мовсесян* (Армения)

**Lake Sevan. Ecological state during the period of water level change / exec. editor A.V. Krylov.**  
**Yaroslavl: Filigran, 2016. – pp. 328.**

**ISBN 978-5-906682-59-8**

In the book, the results of Lake Sevan's complex hydrobiological investigations conducted within the frame of Russian-Armenian biological expedition during the period of the next stage of water level rise (2010–2014) are summarized. Lake vegetation, the structure of the planktonic and benthic communities of the littoral and pelagic zones, the biological features and density dynamics of main fish species, changes in total ichthyomass are described, comparative analysis between the ecosystem states in the current and initial stages of the lake water level rise is given. Moreover, the data on the growth rates of the phyto- and zooplankton, macrozoobenthos and fishes in the main tributaries of Lake Sevan are presented.

*Книга печатается по решению Ученого совета ИБВВ РАН  
и Ученого совета Института гидроэкологии и ихтиологии Научного центра зоологии и гидроэкологии  
Государственной некоммерческой организации НАН РА*

*Издание осуществлено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований по проекту № 16-14-00089, не подлежит продаже*



**ISBN 978-5-906682-59-8**

©Институт биологии внутренних вод РАН, 2016

ՌՈՒՍԱՍՏԱՆԻ ԳԿՖԳ  
ՌՈՒՍԱՍՏԱՆԻ  
ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ  
ԱԿԱԴԵՄԻԱ

ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ  
ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ  
ԱԶԳԱՅԻՆ ԱԿԱԴԵՄԻԱ

ՌՈՒՍ-ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՀԱՄԱՏԵՂ  
ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ԳԻՏԱՐՇԱՎ ՌԳԱ և ՀՀ ԳԱԱ

ՌԳԱ Ի.Դ. ՊԱՊԱՆԻՆԻ ԱՆՎԱՆ  
ՆԵՐՔԻՆ ՋՐԵՐԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆՈՒԹՅԱՆ ԻՆՍՏԻՏՈՒՏ



ՀՀ ԳԱԱ Կենդանաբանության և հիդրոէկոլոգիայի գիտական կենտրոն  
ՀԻԴՐՈԷԿՈԼՈԳԻԱՅԻ և ԶԿՆԱԲԱՆՈՒԹՅԱՆ ԻՆՍՏԻՏՈՒՏ



**ՍԵՎԱՆԱ ԼԻՃ**

**ԷԿՈԼՈԳԻԱԿԱՆ ՎԻՃԱԿԸ ՋՐԻ  
ՄԱԿԱՐԴԱԿԻ ՓՈՓՈԽՄԱՆ ՇՐՋԱՆՈՒՄ**

**ՄԵՎԱՆԱ ԼԻՃ: Էկոլոգիական վիճակը ջրի մակարդակի փոփոխման շրջանում / զլխ.  
խմբագիր Ա.Վ. Կոիլով – Յարուսլավլ. Филигрань, 2015. – 328 էջ**

**ISBN 978-5-906682-59-8**

Գրքում ամփոփված են Սևանա լճի մակարդակի բարձրացման հերթական փուլում (2010–2014թթ.) ոռոս-հայկական համատեղ կենսաբանական գիտարշավի շրջանակներում իրականացված համալիր ջրակենսաբանական ուսումնասիրությունների արդյունքները: Նկարագրված են լճի բուսականությունը, լիթորալ գոտու և պելագիալի պլանկտոնային ու բենթոսային համակեցությունների կառուցվածքը, ձկների հիմնական տեսակների կենսաբանական առանձնահատկությունները և խտության դինամիկան, ձկների ընդհանուր կենսազանգվածի փոփոխությունները, տրված է լճի ջրի մակարդակի բարձրացման ներկայիս և սկզբնական փուլում էկոհամակարգի վիճակի համեմատական վերլուծությունը: Բացի այդ, ներկայացված են Սևանա լճի հիմնական փտակներում ֆիտո- և զոոպլանկտոնի, մակրոզոոբենթոսի և ձկների զարգացման ցուցանիշների տվյալներ:

Գիրքը նախատեսված է էկոլոգների, ջրակենսաբանների, բնապահպանության ոլորտի մասնագետների, ինչպես նաև բարձրագույն ուսումնական հաստատությունների ջրաբանություն և կենսաբանություն մասնագիտացմամբ ուսանողների համար:

#### **Հեղինակներ.**

Ա.Վ. Կոիլով, Ա.Հ. Հայրապետյան, Ս.Հ. Հակոբյան, Հ.Ա. Ալեքսանյան, Ն.Ս. Բադալյան, Մ.Ի. Բազադով, Ն.Է. Բարսեղյան, Ս.Է. Բոլոտով, Է.Ս. Բորիսենկո, Տ.Վ. Բոչյան, Տ.Վ. Վարդանյան, Բ.Կ. Գաբրիելյան, Լ.Ռ. Համբարյան, Գ.Ա. Գևորգյան, Յու.Վ. Գերասիմով, Է.Խ. Դովլադյան, Մ.Ռ. Դավթարյան, Կ.Գ. Ճևևտերենյան, Հ.Վ. Եփրեմյան, Ն.Ն. Ժգարյովա, Դ.Բ. Կոստյապով, Ն.Գ. Կոստյապովա, Ա.Վ. Մակրուչին, Մ.Ի. Մալին, Ա.Ս. Մանյան, Ա.Ա. Նիկողոսյան, Ա.Ա. Հովսեփյան, Ա.Վ. Ռոմանենկո, Հ.Ռ. Ռուբենյան, Թ.Գ. Խաչիկյան, Ա.Ս. Խոսրովյան, Գ.Խ. Շերբինա

#### **Խմբագրական խորհուրդ.**

ՌԳԱ ակադեմիկոս, պրոֆեսոր Դ.Ս. Պավլով  
երկրաբանական գիտությունների դոկտոր Ս.Ա. Պողոբյան  
կենսաբանական գիտությունների դոկտոր, պրոֆեսոր Յու.Վ. Գերասիմով  
կենսաբանական գիտությունների դոկտոր, պրոֆեսոր Բ.Կ. Գաբրիելյան  
կենսաբանական գիտությունների թեկնածու Է.Ի. Իզվեկով  
կենսաբանական գիտությունների դոկտոր, պրոֆեսոր Ա.Վ. Կոիլով (զլխ. խմբագիր)

#### **Գրախոսներ.**

կենսաբանական գիտությունների դոկտոր, պրոֆեսոր Վ.Տ. Կոմով (Ռուսաստան)  
ՀՀ ԳԱԱ ակադեմիկոս, պրոֆեսոր Ս.Հ. Մոսխեսյան (Հայաստան)

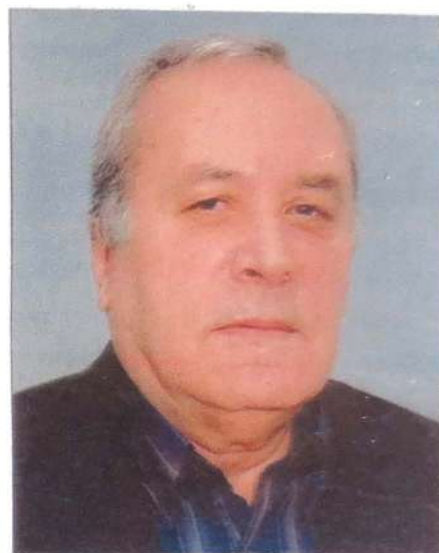
Գիրքը տպագրված է ՌԳԱ Ներքին ջրերի կենսաբանության ինստիտուտի գիտական խորհրդի և  
ՀՀ ԳԱԱ Կենդանաբանության և հիդրոէկոլոգիայի գիտական կենտրոն ՊՈԱԿ-ի գիտական  
խորհրդի որոշմամբ

Հրատարակված է “Российский фонд фундаментальных исследований” Դաշնային պետական  
կազմակերպության ֆինանսական աջակցությամբ (Օրագիր № 16-14-00089)



**ISBN 978-5-906682-59-8**





## СВЕТЛОЙ ПАМЯТИ РАФАЕЛА ОВСЕПОВИЧА ОГАНЕСЯНА

Եկ Սևան գնանք վաղ լուսաբացին,  
Հսենք տարերքի մրմունջը շաղուտ,-  
Ինչ գեղեցիկ է այս երկիրը հին,  
Միրիք, սիրիք այս երկիրը քարոտ:

Եկ Սևան գնանք արևամուտին,  
Հսենք տարերքի մրմունջը շաղուտ,-  
Ինչ գեղեցիկ է այս երկիրը հին,  
Միրիք այս հողը՝ միշտ ջրի կարոտ:

Ծփում է բարձրիկ լիճը Սևանա,  
Եվ երբ էլ այցի գնաւ Սևանին,  
Կապույտ փարուսի պես վառվում է նա՝  
Կանչելով պանդուխտ իր որդիներին...

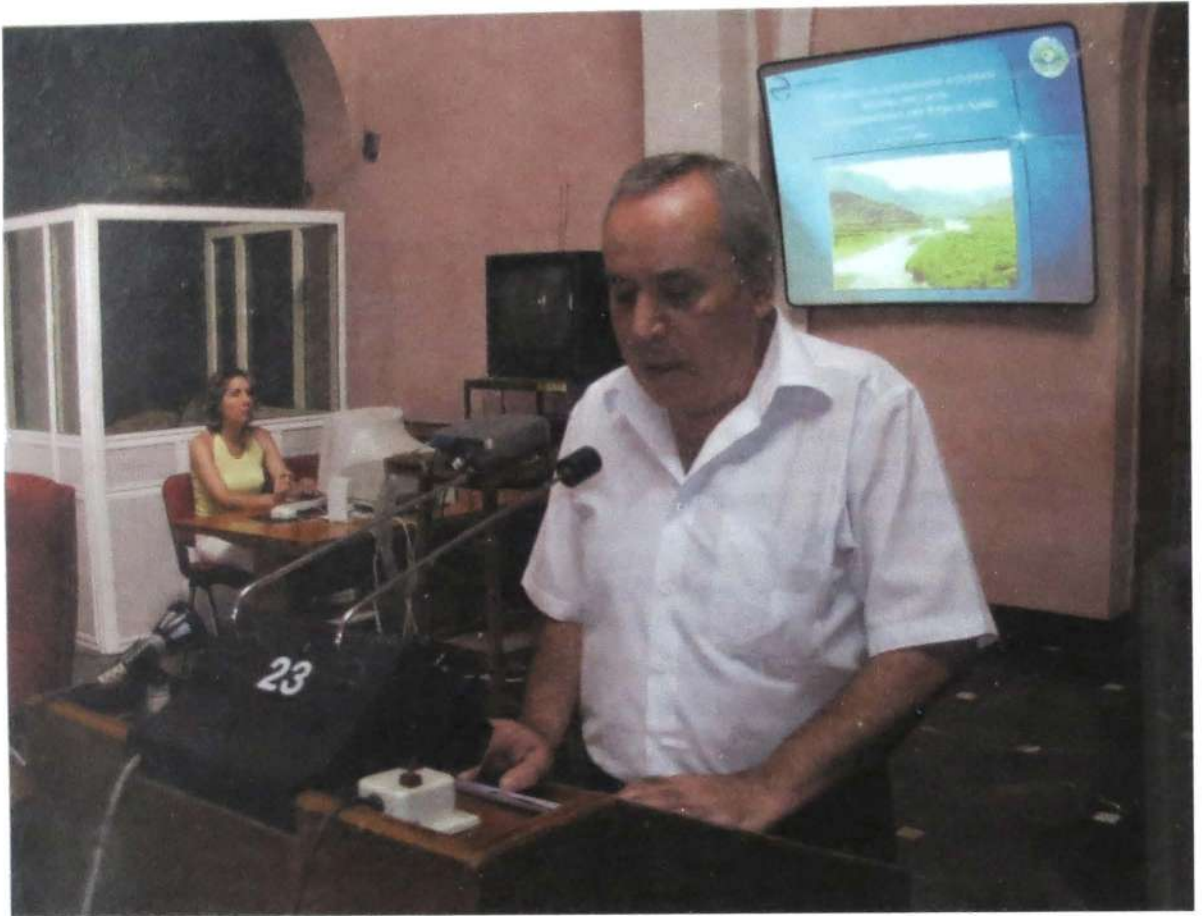
Пойдем к Севану в ранний час зари  
И постоим, словам стихии внимая:  
«О, как земля прекрасна-посмотри,  
Люби ее, сухую эту землю!..»

К Севану подойдем в вечерний час  
И постоим у волн, их зову внимая:  
«Взгляни, как хороша земля сейчас!  
Люби ее, свою родную землю!..»

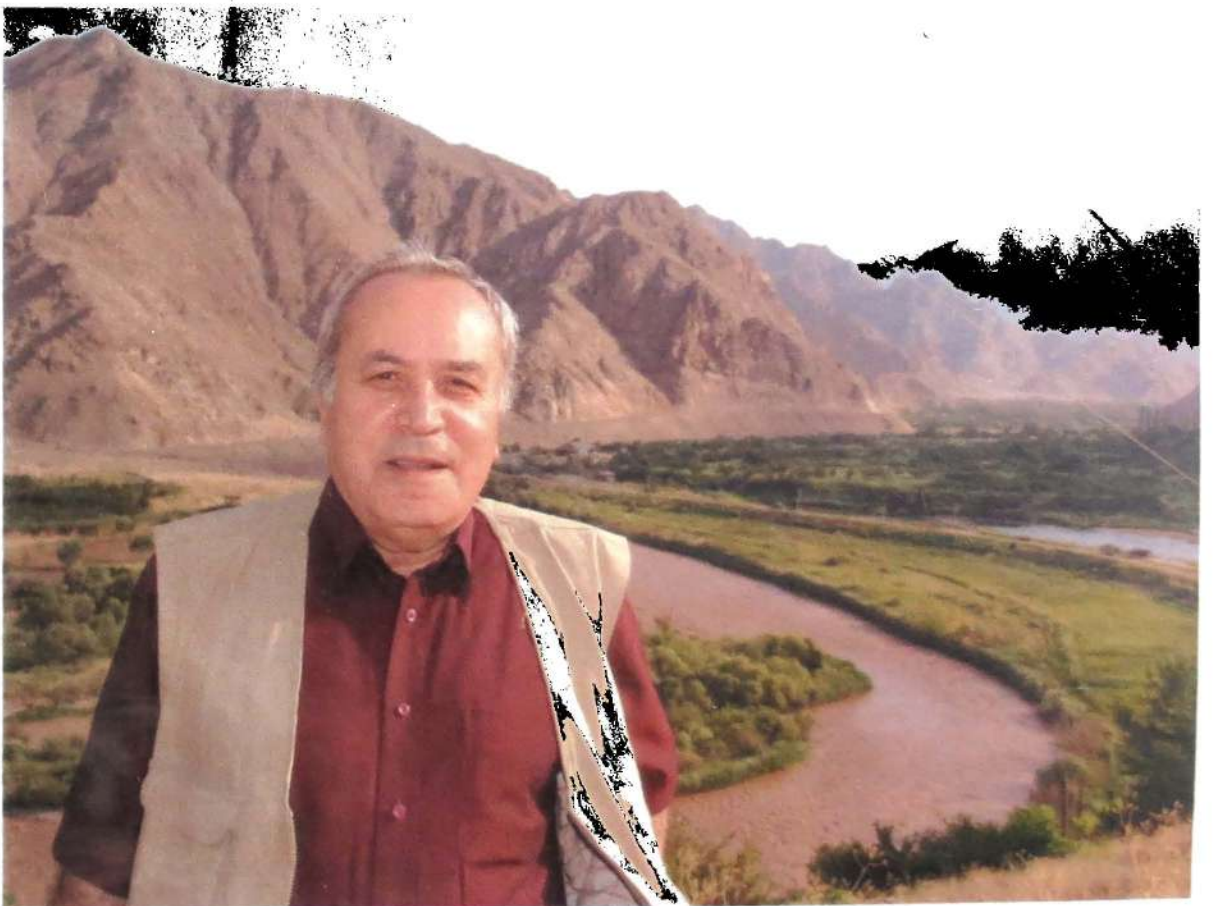
Когда бы мы к нему ни подошли,  
Горит огнем вода его живая,  
На солнечный простор родной земли  
Своих сынов далеких созывая.

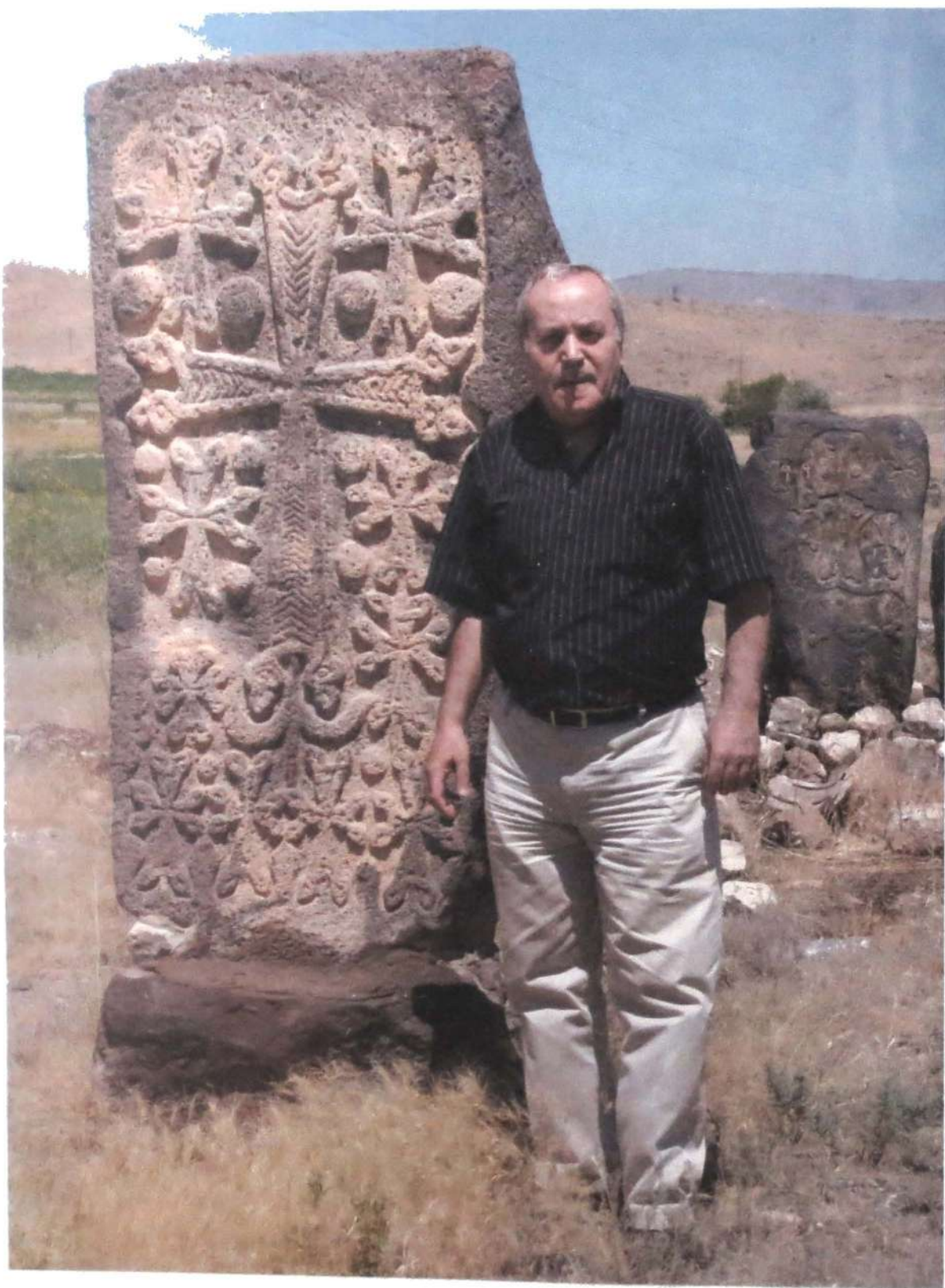
Перевод Геворга Эмина

Расул Гамзатов











Риск деградации озера существует с первой половины прошлого века. Он был определен жестким режимом эксплуатации его водных ресурсов. В частности, существенное влияние на экологическое состояние водоема оказало целенаправленное изменение уровня воды. История жесткого воздействия человека на уровень воды озера ведет отсчет с 1933 г., когда был начат процесс использования его запасов в ходе решения задач, связанных с созданием энергетических мощностей для развития народного хозяйства АрмССР, орошения 80 тыс. га земель Араратской равнины и регулирования Закавказской энергетической системы (Интегральная оценка ..., 2011). Согласно проекту, разработанному Закавказской комиссией АН СССР, планировалось ежегодно выпускать из озера 1 млрд. м<sup>3</sup> воды, что в течение 50 лет сократило бы запасы его вод с 58.5 до 8.5 млрд. м<sup>3</sup> (~ в 7 раз). При этом уровень озера должен был снизиться на 50 м.

4

тельного ухудшения качества вод озера. В итоге уровень был снижен лишь на 20 м, однако и это повлекло за собой глубокие изменения морфометрии, гидрологического, гидрохимического и гидробиологического режимов озера.

Наиболее ярко и значимо снижение уровня воды отразилось на состоянии рыбного населения Севана. Осушение основных нерестилищ привело к катастрофическому сокращению запасов форели (*Salmo ischchan* Kessler), храмули (*Varicorhinus capoeta sevangi* Filippi) и усача (*Barbus goktschaicus* Kessler). Помимо этого, большую роль сыграл нещадный нелегальный промысел, который стал главной причиной подрыва некогда благополучного состояния популяции сига, по предложению А.Н. Державина вселенного в оз. Севан в период с 1924 по 1927 гг.

Многолетняя борьба за восстановление экосистемы водоема долгое время велась под руководством Рафаела Овсеповича Оганесяна (1940–2011), который с 1973 г. был директором Севанской гидробиологической станции АН АрмССР, реорганизованной в 1990 г. в Институт гидроэкологии и ихтиологии НАН РА. В качестве аргументов использовались результаты многочисленных исследований, однозначно показавших, что для деэвтрофикации озера необходимо восстановить гипolimнион путем повышения уровня воды минимум на 6 м. Кроме того, требовалось пересмотреть и упорядочить всю социально-экономическую деятельность на территории водосборного бассейна, с особым акцентом на предотвращение загрязнения сточными водами.

Все это способствовало разработке и принятию двух законов: 1. “Закон об озере Севан” (15.05.2001 г.); 2. “Закон об утверждении годовых и комплексных программ по восстановлению, охране, воспроизводству и использованию экосистемы озера Севан” (14.12.2001 г.). Их целью является восстановление естественных природных условий водоема путем планового повышения уровня воды на 6 м (фотовкладка: фото 1).

К началу восстановительных мероприятий — ко второй декаде декабря 2001 г. — уровень озера оказался значительно снижен: если по состоянию на 1 января 1933 г. он находился на отметке 1916.20 м над уровнем моря, то к 1 января 2002 г. — 1896.32 м (таблица), т.е. на 19.88 м ниже естественного; площадь зеркала сократилась на 180 км<sup>2</sup> (на 12.7%), объем — на 26 млрд. м<sup>3</sup>; в целом озеро потеряло 43.8% своих водных запасов (Интегральная оценка ..., 2011).

Таблица. Динамика уровня воды оз. Севан за 1991–2014 гг.

Год	В начале года, м	В конце года, м	Изменения за год, см	Год	В начале года, м	В конце года, м	Изменения за год, см
1991	1898.02	1897.95	-7	2003	1896.76	1897.24	+48
1992	1897.95	1897.83	-12	2004	1897.24	1897.65	+41
1993	1897.83	1897.33	-50	2005	1897.65	1898.07	+42
1994	1897.33	1896.81	-52	2006	1898.07	1898.25	+18
1995	1896.81	1896.75	-6	2007	1898.25	1898.79	+54
1996	1896.75	1896.69	-6	2008	1898.79	1898.86	+7
1997	1896.69	1896.74	+5	2009	1898.86	1899.23	+37
1998	1896.74	1896.62	-12	2010	1899.23	1899.70	+47
1999	1896.62	1896.51	-11	2011	1899.90	1900.13	+22.5
2000	1896.51	1896.46	-5	2012	1900.13	1900.10	-3
2001	1896.46	1896.32	-14	2013	1900.10	1900.17	+6
2002	1896.32	1896.76	+44	2014	1900.17	1900.13	-4

С 2002 г. уровень озера стал подниматься благодаря прекращению попусков в энергетических целях, поступлению вод р. Арпа через тоннель Арпа – Севан и полноводности ряда последних лет. В течение десяти лет уровень повышался в среднем

на 0.38 м в год (Чилингарян, Мнацаканян, 2010) и на 1 января 2012 г. составил 1900.13 м над уровнем моря, то есть на 3.82 м выше абсолютного минимума. Такой же уровень воды был и тремя годами позже — 1 января 2015 г. — при площади зеркала 1278 км<sup>2</sup> и объеме воды 38.1 км<sup>3</sup> (информация Агентства по управлению водными ресурсами Министерства охраны природы Республики Армения).

Статья 6.1 Закона “Об утверждении годовых и комплексных программ мероприятий восстановления, сохранения, воспроизводства и использования экосистемы озера Севан” ограничивает ежегодные пропуски воды из оз. Севан 170 млн. м<sup>3</sup>. Одновременно, она предусматривает, что “... в случае острой экономической необходимости, а также непредвиденных чрезвычайных ситуаций Правительство в порядке, установленном законом “Об озере Севан” может представить в Национальное Собрание временную программу об изменении величин пропусков воды, которая утверждается принятием соответствующего закона”. Такие программы утверждались трижды, в результате чего в 2008, 2012 и 2014 гг. величины пропусков воды были увеличены соответственно до 360, 320 и 270 млн. м<sup>3</sup>.

С целью выявления реакции основных элементов биоты оз. Севан на плановое повышение его уровня, разработки технологии восстановления, улучшения и сохранения качественных и количественных показателей природных ресурсов Севанской лимносистемы, а также создания научной основы оптимизации природопользования в экосистемах бассейна водоема, в 2005 г. была организована Российско-Армянская биологическая экспедиция. Головными учреждениями по выполнению ее задач с Российской стороны выступает Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук, с Армянской стороны — Институт гидроэкологии и ихтиологии Научного центра зоологии и гидроэкологии государственной некоммерческой организации НАН РА. Организации-соисполнители программы исследований на оз. Севан — Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН (Россия), Институт зоологии НАН РА и Институт ботаники НАН РА (Армения).

Итогом первых пяти лет совместных работ на оз. Севан стал ряд публикаций в отечественных и иностранных ведущих научных изданиях, а также коллективная монография “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.

Следующий этап комплексных работ проходил в 2010–2014 гг. К 2010 г. уровень воды в общей сложности оказался повышен на 291 см от минимального (Интегральная оценка ..., 2011), а к 2014 г. — на 385 см (см. таблицу). На это время пришлось наиболее интенсивное образование новых биотопов в зоне затопленной суши, а также наибольшее за всю (с 1930-х гг.) историю изучения оз. Севан сокращение запасов рыбного населения, а затем, в связи со снижением браконьерской нагрузки из-за “нерентабельности” — некоторое повышение. Кроме того, в озере натурализовались и достигли массового развития 1 вид рыб — амурский чебачок (*Pseudorasbora parva* (Temminck et Schlegel, 1846)) и 1 вид ветвистоусых ракообразных — *Daphnia* (*Ctenodaphnia*) *magna* Straus, 1820.

Столь значительные изменения не могли не вызвать перестройку основных элементов биоты водоема, а также изменение некоторых его абиотических параметров. Описание этих процессов в 2010–2014 гг. и представлено в настоящей книге, посвящен-

ной памяти безвременно ушедшего Рафаэла Овсеповича Оганесяна. Выход книги совпал с десятилетием Российско-Армянской биологической экспедиции, которая была организована во многом благодаря его инициативе и при его непосредственном участии.

Большую часть сборов первичного материала проводили на двух стандартных разрезах в Малом и Большом Севане, а также одном полуразрезе в Большом, периодически сборы проводились по расширенной сетке станций (рис. 2). Каждый разрез включал станции на разнотипных участках литоральной зоны: мелководные — затопленные в период изучения (глубины до 2 м), затопленные в 2002–2009 гг. или бывшие мелководными в тот период (глубины от 3 до 7 м); в зоне сублиторали (до 15 м) и в пелагиали. Методы сбора, обработки и анализа первичного материала разных групп гидробионтов, а также сведения о дополнительных станциях представлены в соответствующих главах и разделах.

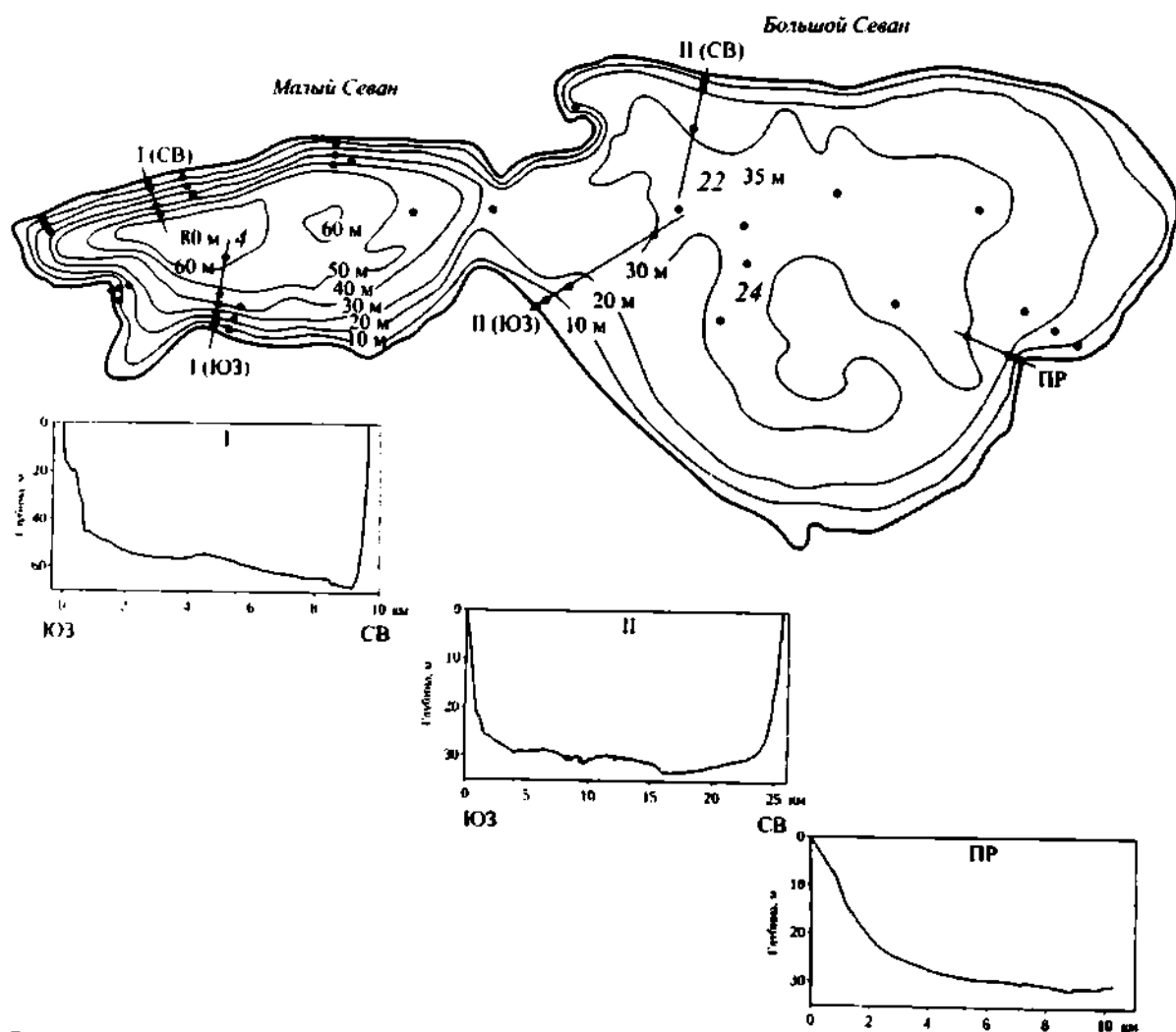


Рис. 2. Схема разрезов, полуразреза, профилей их глубин, а также месторасположение отдельных станций на оз. Севан, где были проведены основные сборы первичного материала в 2010–2014 гг.

В главах 1–4 описан качественный состав и количественные показатели основных сообществ водных организмов оз. Севан: макрофитов (Э.В. Епремян), фитопланктона (А.А. Овсепян, Т.Г. Хачикян), бактериопланктона (Д.Б. Косолапов), планктонных гетеротрофных нанофлагеллят (Н.Г. Косолапова), зоопланктона (А.В. Крылов, А.О. Айрапетян, А.А. Никогосян, С.Э. Болотов, А.В. Макрушин), мак-



розообентоса (С.А. Акопян, К.Г. Джэндереджян, Г.Х. Щербина), мегазообентоса (Э.Х. Гукасян, Н.С. Бадалян, А.М. Хосровян, А.А. Алексанян) и рыб (Ю.В. Герасимов, М.И. Малин, Б.К. Габриелян, Н.Э. Барсегян, Т.В. Варданян, Э.С. Борисенко, А.Р. Рубенян, Н.Н. Жгарева, М.И. Базаров). Кроме того, в отдельных разделах соответствующих глав представлены данные о развитии фитопланктона (Л.Р. Гамбарян, А.С. Мамян), зоопланктона (А.О. Айрапетян), макрозообентоса (Т.В. Бошян, Г.А. Геворгян, С.А. Акопян) и рыб (Ю.В. Герасимов, Н.Э. Барсегян, Т.В. Варданян, М.Р. Даллакян, Б.К. Габриелян) основных притоков оз. Севан. В главе 5 (А.В. Крылов, А.О. Айрапетян, С.Э. Болотов, С.А. Акопян, Д.Б. Косолапов, Ю.В. Герасимов, М.И. Малин, А.В. Романенко, Б.К. Габриелян) представлены обобщающие сведения об особенностях структуры основных элементов биоты оз. Севан и основных изменениях его экосистемы в 2010–2014 гг. В заключении (А.В. Крылов, Ю.В. Герасимов, Б.К. Габриелян) дан перспективный план исследований оз. Севан.

Авторы выражают искреннюю признательность администрации ИБВВ РАН — А.И. Копылову, В.Т. Комову, С.А. Поддубному, Н.К. Маслову и А.А. Никонову, Председателю Комитета по науке Министерства образования и науки Республики Армения С.Г. Арутюняну и Президенту Национальной Академии наук Республики Армении Р.М. Мартirosяну — за всестороннюю поддержку исследований. Получение первичных данных было бы невозможно без слаженной работы команды экспедиционного судна “Гидролог” — В.М. Акопяна (капитан), М.В. Акопяна (помощник капитана) и В.А. Маркаряна (механик), а также без активного участия и самого доброго отношения зам. директора по общим вопросам Научного центра зоологии и гидроэкологии Государственной некоммерческой организации НАН РА А.А. Арируняна, водителя Научного центра зоологии и гидроэкологии Государственной некоммерческой организации НАН РА М.А. Хачатряна, за что весь интернациональный коллектив выражает самую искреннюю благодарность.

Отдельные слова благодарности от всей души говорим И.Ю. Феневой (ИПЭЭ РАН), результаты работ которой о роли разнотипных факторов среды и их комбинаций на структуру планктонных ветвистоусых ракообразных, а также устные обсуждения этих вопросов помогли авторам на своем уровне приблизиться к пониманию процессов, происходящих в оз. Севан. Искренне благодарим Н.М. Коровчинского (ИПЭЭ РАН), потратившего свое время на определение *Cladocera* и обратившего наше внимание на необходимость более четкой идентификации представителей рода *Diaphanosoma*, обитающих в оз. Севан. Надеемся, что в ближайшее время совместно с Николаем Михайловичем нам удастся это сделать.

Основная часть работ выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 13-04-90605 Арм\_а и совместной Российско-Армянской биологической экспедиции. Исследования фитопланктона притоков озера (раздел 2.1.3) проведены при поддержке Министерства экологии Правительства Армении в рамках программы 14/10 “Учет биоресурсов рыбы и рака в озере Севан и в его водосборном бассейне”, а макробеспозвоночных рек бассейна оз. Севан (раздел 3.1.5) — при содействии Программы поддержки молодых ученых и Национального фонда науки и передовых технологий, в рамках научно-исследовательского проекта № YSSP-13-12.

А.В. Крылов, К.Г. Джэндереджян

## ГЛАВА 1. МАКРОФИТЫ ОЗЕРА СЕВАН\*

Физико-географические и климатические условия определяют уникальность гидрологического режима бассейна оз. Севан. Характер образования природных вод и формирования стока, а также гидрологический режим рек и родников в разных частях бассейна не одинаков. Гидрология бассейна озера выражается гидрографией рек, характеристикой стока, водного режима и питания рек, весеннего половодья, максимального и меженного стока, взвешенных наносов, термического и ледового режима рек и водным балансом бассейна (Чилингарян и др., 2002).

Макрофиты — один из важнейших компонентов водных экосистем. Это сосудистые растения, а также крупные водоросли и мхи, нормально развивающиеся в условиях водной среды и избыточного увлажнения и обитающие как в воде, так и в прибрежной зоне. Заросли водных растений служат местом нереста рыб и являются основным или дополнительным источником питания многих беспозвоночных животных, а также рыб, птиц, млекопитающих (Гаевская, 1966). Подчеркивая значимость водной растительности в качестве природного аэротатора водных масс следует отметить, что даже при высокой температуре воды погруженные гидрофиты продуцируют кислорода в 16 раз больше, чем его поглощают (Мережко, 1977).

Данная работа является итогом исследований в 2010–2014 гг. и продолжением работы, выполненной в 2005–2009 гг. (Бобров, Епремян, 2010). Было исследовано несколько участков литорали Малого Севана (МС) (Причал, Айриванк, Чкаловка, Гюней, Шоржа) и Большого Севана (БС) (Норатус, Гилли, Бабаджан Артаниш, Цовинар).

С 2002 г. началось повышение уровня воды оз. Севан, которое привело к затоплению прибрежных территорий и формированию новых биоценозов. В 2013–2014 гг. заросли макрофитов изучались также на затопленных участках МС, возникших в ходе подъема уровня воды на 3.9 м: ст. “Новое озеро-1” (участок водоема со стороны леса, где изучали макрофиты литоральной зоны — глубина  $\approx 1.5$  м) и ст. “Новое озеро-2” (участок водоема со стороны дороги, глубина  $\approx 2.5$  м) в районе затопленного коттеджного поселка “Лаванда Сити” (фотокладка: фото 5, 8), а также в пунктах Лчашен и Цовазард.

Работы на озере проводились по стандартным методам, используемым в практике гидробиотических исследований (Садчиков, 2005). Пробы с разных глубин (2–4, 5–7, 10–15 м) отбирались дночерпателем с площадью захвата грунта  $0.025 \text{ м}^2$ . При описании фитоценозов затопленных участков использовались следующие показатели: обилие, видовой состав и биомасса высших водных растений. Обилие макрофитов было определено по шкале Друде: (soc. — растения обильны, сор.3 — растений очень много, сор.2 — растений много, сор.1 — растений довольно много, sp. — растения в небольших количествах, sol. — растения единичны, up. — встречаются единичные экземпляры) (Садчиков, 2005).

Растительность оз. Севан представлена 7 видами (табл. 1.1). Общая биомасса макрофитов снижалась по мере увеличения глубины. В МС максимальная биомасса приходилась на участки с глубинами 2–7 м за счет *Myriophyllum spicatum* L. — сор.3 (сырая масса —  $3500 \text{ г/м}^2$ ) и *Ceratophyllum demersum* L. (сем. *Ceratophyllaceae*) —

\* Э. В. Епремян

Институт гидроэкологии и иктиологии НЦЗГЭ НАН РА, ул. Паруйра Севака, 7, 0014 г. Ереван, Армения. ehermine2000@yahoo.com

сор.1 (сырая масса — 1200 г/м<sup>2</sup>), а глубины 7–13 м (средняя прозрачность 5.9 м 2014 г.) занимали ценозы *Chara globularis* Thuill. и *Ch. intermedia* A. Braun. Чаше всего харовые водоросли образовали сообщества с *Cladophora glomerata* (L.) Kütz. (табл. 1.1). Основные заросли макрофитов в МС представлены в бухте или на защищенных от воздействия волн участках.

Таблица 1.1. Распространение макрофитов оз. Севан на разных глубинах

Станции	Дата отбора	Виды (глубина)
Причал (МС)	18.09.2013	<i>Myriophyllum spicatum</i> , <i>Cladophora glomerata</i> (2 м), <i>Myriophyllum spicatum</i> (7 м)
	30.06.2014	<i>Ceratophyllum demersum</i> , <i>Cladophora glomerata</i> (2, 5 м)
Айриванк (МС)	17.10.2011	<i>Chara globularis</i> Thuill. (4 м)
	26.07.2011	<i>Myriophyllum spicatum</i> (4 м)
Чкаловка (МС)	27.06.2012	<i>M. spicatum</i> (5 м)
	14.10.2013	<i>Ceratophyllum demersum</i> (3 м)
	24.07.2014	<i>Myriophyllum spicatum</i> (4 м), <i>Ceratophyllum demersum</i> , <i>Cladophora glomerata</i> (7 м)
Артаниш (БС)	17.10.2011	<i>Ceratophyllum demersum</i> (2 м), <i>Myriophyllum spicatum</i> (4 м)
	08.10.2012	<i>M. spicatum</i> , <i>Cladophora glomerata</i> (5 м)
	26.07.2011	<i>Chara globularis</i> , <i>Cladophora glomerata</i> (4 м)
Цовинар (БС)	20.10.2011	<i>Myriophyllum spicatum</i> (2 м)
	08.10.2012	<i>M. spicatum</i> (2 м), <i>Cladophora glomerata</i> , <i>Chara intermedia</i> (7)
	24.07.2014	<i>Cladophora glomerata</i> , <i>Vaucheria dichotoma</i> (7 м), <i>Chara globularis</i> (4 м)
Гюней (МС)	27.06.2012	<i>Ch. globularis</i> (7 м)
	14.10.2013	<i>Ch. globularis</i> (4 м), <i>Cladophora glomerata</i> (10 м)
	26.07.2011	<i>Ch. globularis</i> (4 м)
	20.10.2011	<i>Ch. globularis</i> (4 м)
Норатус (БС)	06.10.2012	<i>Ch. globularis</i> (7 м)
	27.06.2012	<i>Ch. globularis</i> (4 м), <i>Vaucheria dichotoma</i> (7 м)
	12.10.2013	<i>Chara globularis</i> , <i>Cladophora glomerata</i> (7 м)
	24.07.2014	<i>Chara globularis</i> (2 м)
	23.11.2012	<i>Ch. globularis</i> (6 м), <i>Cladophora glomerata</i> (2 м)
	12.12.2012	<i>Ch. globularis</i> (6 м)
	22.03.2013	<i>Ch. globularis</i> (10 м)
Шоржа (МС)	17.05.2013	<i>Ch. globularis</i> , <i>Cladophora glomerata</i> (13 м)
	27.08.2013	<i>Chara globularis</i> , <i>Cladophora glomerata</i> (13 м)
	06.11.2013	<i>Chara globularis</i> , <i>Cladophora glomerata</i> (10 м)
	24.07.2014	<i>C. glomerata</i> (4 м), <i>Vaucheria dichotoma</i> (7), <i>Ch. globularis</i> (13 м)
	26.07.2011	<i>Myriophyllum spicatum</i> , <i>Ceratophyllum demersum</i> (4 м)
Бабаджан (БС)	20.10.2011	<i>Myriophyllum spicatum</i> (4 м), <i>Ceratophyllum demersum</i> (2 м)
	24.07.2014	<i>Chara globularis</i> , <i>Cladophora glomerata</i> (2 м), <i>Ceratophyllum demersum</i> (4 м)
Гилли (БС)	25.08.2011	<i>Potamogeton pectinatus</i> (2 м), <i>Myriophyllum spicatum</i> , <i>Ceratophyllum demersum</i> (4 м)
	24.07.2014	<i>Batrachium rionii</i> (Lagget) Nym. (2 м), <i>Chara intermedia</i> (10 м)

В БС доминировали водоросли: на глубинах 4–7 м была зарегистрирована *Chara globularis*. В диапазоне глубин 4–6 м (средняя прозрачность — 3.5 м в 2011 г.) биомасса харовых водорослей составляла 325 г/м<sup>2</sup>, на глубине 7 м — 175 г/м<sup>2</sup> —

(средняя прозрачность — 3.5 м, 2012 г.); на глубине 10 м — 100 г/м<sup>2</sup> (средняя прозрачность — 4.5 м, 2014 г.)

В целом, в оз. Севан среди макрофитов по встречаемости и по биомассе доминировала *Myriophyllum spicatum*, субдоминантным видом была *Chara globularis*.

Наши исследования показали, что по сравнению с периодом изучения во второй половине прошлого века (Барсегян и др., 1971; Гамбарян, 1979) как биомасса, так и качественный состав макрофитов резко сократились. По сравнению с данными, полученными в 2005–2009 гг., установлено снижение числа видов харовых водорослей до двух (*Chara globularis* и *Ch. intermedia* при доминировании первой), в то время как ранее было обнаружено три вида (*Ch. globularis*, *Ch. intermedia* и *Ch. tomentosa*). В 2013 и 2014 гг. на ст. Шоржа заросли макрофитов были распространены до глубины 13 м, где был зарегистрирован вид *Ch. globularis* (прозрачность — 5.9 м, 2014 г.), а на ст. Гилли — до 10 м, где был зарегистрирован вид *Ch. intermedia* (прозрачность — 5.0 м, 2014 г.), в то время как в предыдущий период изучения макрофиты встречались лишь до глубины 7 м (октябрь 2007). Увеличение протяженности распространения макрофитов до больших глубин, по всей вероятности, связано с увеличением прозрачности воды, которая в 2005–2009 гг. на этих участках в среднем была в 1.5 раза меньше.

Иная картина наблюдалась на затопленных участках, образованных в результате подъема уровня воды оз. Севан. В ходе исследования выявлено 28 видов макрофитов: 3 криптогамных и 22 — сосудистых, принадлежащих к четырем экологическим группам: 13 видов — гидрофиты, 8 — гелофиты, 4 — гигрогелофиты, 3 — гигрофиты (табл. 1.2).

На станциях “Новое озеро-1” и “Новое озеро-2” по сырой биомассе доминировал *Potamogeton pectinatus* (сем. Potamogetonaceae), на ст. “Лаванда сити” — *Myriophyllum spicatum* (сем. Haloragaceae), на ст. Лчашен — *Batrachium trichophyllum*. Наибольшая первичная продуктивность была выявлена на ст. Лчашен (8969 г/м<sup>2</sup>), что было обусловлено обилием и большой биомассой макрофитов, что в свою очередь является следствием мелководности и обилия органического материала в воде.

На ст. “Новое озеро-1” проективное покрытие макрофитов составило 30%, прибрежная зона была покрыта воздушно-водной растительностью. Из основных средообразующих водно-болотных гелофитов здесь был зарегистрирован *Phragmites australis* (Poaceae) (обилие сор.3), который был распространен вдоль побережья, образуя густые заросли. Тростник в основном встречался на небольших глубинах илистых участков. Особи тростника не образовали заросли в направлении к центру озера (~ 20–25 м), было зарегистрировано 40–60 экз./м<sup>2</sup>. Высота растений составила ~ 1.5 м, сырая масса — 4500 г/м<sup>2</sup>, они образовывали в основном монодоминантные, а в прибрежной зоне местами и двудоминантные ассоциации с *Typha angustifolia* (сем. Typhaceae) — сор.2, сырая биомасса — 2500 г/м<sup>2</sup>. Из водно-болотных гелофитов здесь были обнаружены также *Bolboschoenus maritimus* (сем. Cyperaceae) — сор.1, *Schoenoplectus tabernaemontani* (сем. Cyperaceae) — сор.1, *Glyceria plicata* (сем. Poaceae) — сор.1, *Eleocharis palustris* (сем. Cyperaceae) — сор.1, *Juncus inflexus* (сем. Juncaceae) — sp. (табл. 1.2). Среди гидрофитов доминировал *Potamogeton pectinatus* (сем. Potamogetonaceae), обилие которого было оценено сор.3, сырая биомасса составила в среднем 3500 г/м<sup>2</sup>. Этот вид обитал вместе с *Chara intermedia* (сем. Characeae) — сор.2, сырая масса которого была в среднем 1800 г/м<sup>2</sup>.

На ст. “Новое озеро-2” проективное покрытие макрофитов составило 60%. На данном участке были зарегистрированы виды *Potamogeton pectinatus* — сор.2,

*P. filiformis* — cop.1, *Ceratophyllum demersum* (сем. Ceratophyllaceae) — sp., *Lemna minor* (сем. Lemnaceae) — cop.1, *Zannichellia major* (сем. Zannichelliaceae) — cop.1, *Alisma plantago-aquatica* (сем. Alismataceae) — sol., *Phragmites australis*, *Butomus umbellatus* (сем. Butomaceae) — sol. Среди гелофитов доминировали *Phragmites australis*, среди гидрофитов — *Potamogeton pectinatus* (табл. 1.2).

Таблица 1.2. Распространенность таксономических групп макрофитов в затопленных участках Малого Севана

Виды	Экологическая группа*	Ст. I Новое озеро-1	Ст. II Новое озеро 2	Ст. III Лаванда сити	Ст. IV Лчашен	Ст. V Цовазарт
<i>Cladophora glomerata</i> (L.) Kütz.	I	+	+	+	+	+
<i>Enteromorpha intestinalis</i> (L.) Link	I	-	-	-	+	+
<i>Drepanocladus aduncus</i> (Hedw.) Warnst.	III	-	-	+	-	-
<i>Chara intermedia</i> A. Braun	I	+	+	-	-	-
<i>Ch. globularis</i> Thuill.	I	-	-	-	+	+
<i>Potamogeton pectinatus</i> L.	I	+	+	-	+	+
<i>P. crispus</i> L.	I	-	-	-	+	-
<i>P. perfoliatus</i> L.	I	-	-	-	+	-
<i>Polygonum amphibium</i> L.	II	-	+	-	+	+
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	I	-	+	-	-	-
<i>Lemna minor</i> L.	I	+	+	+	+	+
<i>L. trisulca</i> L.	I	-	-	-	+	-
<i>Alisma plantago-aquatica</i> L.	III	-	+	-	+	-
<i>Batrachium trichophyllum</i> (Chaix) Bosch.	I	-	-	-	+	+
<i>Myriophyllum spicatum</i> L.	I	-	+	+	+	+
<i>Bolboschoenus maritimus</i> (L.) Palla	II	+	+	-	+	-
<i>Schoenoplectus tabernaemontani</i> (C.C. Gmel.) Palla	II	+	+	-	+	-
<i>Sparganium erectum</i> L.	II	+	+	-	+	+
<i>Hippuris vulgaris</i> L.	II	-	-	-	+	-
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	II	+	+	+	+	+
<i>Typha angustifolia</i> L.	II	+	+	+	+	-
<i>Juncus inflexus</i> L.	IV	+	+	+	+	-
<i>Mentha asiatica</i> Gand.	IV	-	-	-	+	-
<i>Eleocharis palustris</i> (L.) Roem. et. Schult	III	+	+	-	+	+
<i>Zannichellia major</i> Boenn. ex Reichenb.	I	-	+	-	+	-
<i>Butomus umbellatus</i> L.	II	-	+	+	+	-
<i>Bidens tripartite</i> L.	IV	-	+	+	+	-
<i>Glyceria natata</i> Chevall.	III	+	+	+	+	+

\* I — гидрофит; II — гелофит; III — гирогелофит; IV — гигофит.

Станция "Лаванда Сити" находится на территории дачного участка, который оказался под водой в результате повышения уровня воды озера. Данный участок занимает территорию равную ~ 36 тыс. м<sup>2</sup> и практически отрезан от Малого Севана, из-за чего водообмен проходит медленнее, чем в местах расположения остальных станций. Основной тип грунта — ил. Проектное покрытие макрофитов ст. Лаванда Сити оценивалось в среднем 20%. Здесь был обнаружен вид *Drepanocladus aduncus*

(сем. Amblystegiaceae) — sp. из водных мхов и *Cladophora glomerata* (сем. Cladophoraceae) — sp. из нитчатых зеленых водорослей. Из сосудистых растений были зарегистрированы *Potamogeton pectinatus* — сор.1, *Lemna minor* — сор.1, *Phragmites australis*. Доминировал вид *Myriophyllum spicatum* (сем. Haloragaceae) из истинных гидрофитов, обилие которого было оценено сор.3, а сырая масса составила в среднем 4300 г/м<sup>2</sup>.

Станция Лчашен (~ в 1 км к востоку от с. Лчашен) расположена в зоне лишенного застроек мелководья площадью ~ 80 тыс. м<sup>2</sup>. Исследованная территория была затоплена примерно в 2003 г., а в прошлом использовалась как пастбище. Вода здесь часто застаивается. Основной тип грунта — ил и песок. Станция Лчашен разделена проходящей трассой на два участка. В правой части доминировали гелофитные виды *Phragmites australis*, *Typha angustifolia* и гидрофитный вид *Lemna minor*. На прилегающем к озеру участке (на левой стороне дороги) распространенность макрофитов составила 20 м. На этом участке обнаружено 25 видов растений, из которых 3 вида криптогамные, а 22 вида — сосудистые (табл. 1.2). Доминировал *Myriophyllum spicatum*, сырая биомасса которого составила 4500 г/м<sup>2</sup>.

Станция Цовазард (в 1 км к северо-востоку от с. Цовазард) отличается самой большой площадью затопленного побережья (~ 220 тыс. м<sup>2</sup>). Кроме того, данная территория самая глубокая и здесь постоянно наблюдается волновое перемешивание, благодаря которому вода не застаивается и водообмен с озером происходит интенсивнее, чем на остальных станциях. Основной тип грунта — песок. Исследованный участок был затоплен в 2005 г. Здесь зарегистрировано 12 видов макрофитов, из которых 7 — гидрофиты. Доминировал *Batrachium trichophyllum* (сырая биомасса 3500 г/м<sup>2</sup>).

В целом, качественный и количественный состав макрофитов позволяет заключить, что самые благоприятные условия для их развития формировались на ст. Лчашен, чему может способствовать тесная связь с основной акваторией водоема и окончание процессов разложения затопленных почв, так как этот участок был затоплен раньше остальных.

## ГЛАВА 2. ПЛАНКТОН

### 2.1. ФИТОПЛАНКТОН

#### 2.1.1. ФИТОПЛАНКТОН ЛИТОРАЛЬНОЙ ЗОНЫ И ЗАТОПЛЕННЫХ УЧАСТКОВ ПОБЕРЕЖЬЯ ОЗЕРА СЕВАН\*

В результате предпринимаемых с 2002 г. мероприятий по повышению уровня воды оз. Севан и восстановлению его естественного режима образовались легко прогреваемые территории с не полностью очищенной растительностью и высоким содержанием биогенных веществ. Своеобразие их гидрологического и гидрохимического режимов, а также перспектива возникновения аналогичных новых биотопов по мере запланированного повышения уровня воды, ставит задачу изучения их экологического состояния в разряд актуальных. Важность исследований заключается также в том, что некоторые компоненты разнообразия данных территорий в результате динамичных процессов влияния на озеро могут перейти в его глубоководные районы и при благоприятных условиях вызвать непредсказуемые изменения качественных и количественных характеристик сообщества, как это неоднократно наблюдалось на разных этапах развития экосистемы. В пользу такого влияния говорят проведенные в последние годы исследования фитопланктона пелагиали озера, в составе которого обнаружены виды водорослей присущие не только притокам водосборного бассейна (Novsepyan et al., 2013, 2014), но и биоценозам затопленных участков.

С целью изучения данных вопросов в 2013–2014 гг. в рамках Российско-Армянского проекта “Планктонная трофическая сеть оз. Севан в условиях повышения уровня воды” было начато комплексное исследование биоценозов некоторых участков Малого Севана и ветланда-спутника “Новое озеро”. Для получения более целостной картины развития фитопланктона в прибрежных районах озера в список пунктов наблюдения были включены также точки отбора проб Шоржа, Сари-Кая, Бабаджан, Гюней, Цовинар, а также некоторые глубины по горизонтальному профилю литоральной, сублиторальной и профундальной зон Малого Севана.

В 2013 г. пробы отбирались в июне, августе и сентябре, в 2014 г. — в мае–июле в следующих пунктах: “Затопленный участок” — это территория затопленного гостиничного комплекса в районе Малого Севана и “Новое озеро” — ветланд-спутник, который отделяется от “Затопленного участка” дорогой, проложенной на искусственно созданном земляном валу. В июне, августе и сентябре 2013 г. были отобраны пробы по горизонтальному профилю на участках 5 и 7 м литоральной и 20 м профундальной зон, а также в мае и июне 2014 г. на участках глубиной 2, 7, 15, 20 и 30 м в районе полуострова в акватории Малого Севана. Кроме того, описан также материал, собранный на мелководьях в районе Шоржа и Сари-Кая в сентябре 2013 г., в районе Шоржа, Сари-Кая, Бабаджан, Гюней и Цовинар в июле и октябре 2014 г.

Сбор, консервирование и обработка проб фитопланктона проводились по стандартной методике (Абакумов, 1983; Судницына, 2004). Для идентификации водорослей использовались определители (Киселев и др., 1953; Прошкина-Лавренко, Макарова, 1968; Царенко, 1990; Баринова, Медведева, 1996; Streble, Krauter, 2002;

\* А. А. Овсепян, Т. Г. Хачикян

Институт гидроэкологии и ихтиологии Научного центра Зоологии и гидроэкологии НАН РА, Армения, 0014, г. Ереван, ул. Нарцисса Севака, 7, e-mail: asterionella@rambler.ru, tkhachikyan@mail.ru

Han Maosen, Shu Younfang, 1995). Количественный анализ проб проводили в камере Нажотта ( $V = 0.1$  мл) при 3–5-кратном ее заполнении. Биомассу вычисляли на основе индивидуальных объемов клеток каждого вида. Удельную массу водорослей принимали за 1. Биомасса  $i$ -го вида просчитывалась по формуле:  $B_i = N_i \times V_i$ , где  $B_i$  — биомасса  $i$ -ого вида;  $N_i$  — его численность;  $V_i$  — средний объем клетки. Определено также индикаторное значение сапробности и эколого-географическая характеристика обнаруженных видов планктонных водорослей (Барина и др., 2006). С целью выяснения влияния биоценозов на фитопланктон пелагиали оз. Севан, а также для сравнения сообществ прибрежных участков Малого и Большого Севана был рассчитан индекс видового сходства Серенсена (Макрушин, 1974).

Всего в результате анализа фитопланктона исследованных пунктов зарегистрировано 176 видов водорослей из 6 отделов, 9 классов, 19 порядков, 40 семейств и 74 родов (табл. 2.1.1). По видовому богатству преобладали представители отдела Bacillariophyta (80 видов), группа Chlorophyta заняла второе место — 64 вида, другие группы не отличались высокой степенью разнообразия (23 вида было отмечено для отдела Cyanophyta, 5 — Euglenophyta, по 2 — Xanthophyta и Dinophyta).

**Таблица 2.1.1.** Ценотический состав фитопланктонного сообщества исследованных пунктов в 2013–2014 гг.

Отдел	Число					Пропорции флоры*		
	Классов	Порядков	Семейств	Родов	Видов	р/с	в/с	в/р
Bacillariophyta	2	5	13	33	80	2.5	6	2.4
Chlorophyta	2	6	15	24	64	1.6	4.3	2.7
Cyanophyta	2	3	6	10	23	1.7	3.8	2.3
Euglenophyta	1	1	2	3	5	1.5	2.5	1.6
Xanthophyta	1	2	2	2	2	1	1	1
Dinophyta	1	2	2	2	2	1	1	1
<b>Всего</b>	<b>9</b>	<b>19</b>	<b>40</b>	<b>74</b>	<b>176</b>	<b>1.9</b>	<b>4.4</b>	<b>2.3</b>

\* Пропорции флоры — отношение числа родов (р/с) и таксонов (в/с), приходящихся на одно семейство; родовая насыщенность — число таксонов, приходящихся на один род (в/р).

Большинство (94%) зарегистрированных нами таксонов составили три основные группы фитопланктона: диатомовые, зеленые и синезеленые водоросли (табл. 2.1.2), что характерно для горных и северных водоемов (Ермолаев, 1981; Гецен, 1985; Васильева, 1989; Цибульский и др., 1995; Ермолаев и др., 2003).

**Таблица 2.1.2.** Видовой состав фитопланктона исследованных пунктов в 2013–2014 гг.

№	Таксон	Пункты наблюдения*			
		1	2	3	4
1.	<b>Bacillariophyta</b>				
1.	<i>Achnanthes minutissima</i> Kütz.	+	–	+	+
2.	<i>A. affinis</i> Grun.	–	–	+	–
3.	<i>A. taeniata</i> Grun.	+	–	+	+
4.	<i>A. microcephala</i> (Kütz.) Grun.	–	–	+	–
5.	<i>Amphora ovalis</i> Kutz. var. <i>ovalis</i>	+	+	+	+
6.	<i>A. veneta</i> Kütz.	–	–	+	+
7.	<i>Anomoeoneis sphuerocephala</i> Kütz.	–	–	+	–
8.	<i>Amphiprora alata</i> (Ehrenberg) Kütz.	–	–	–	+
9.	<i>Campylodiscus clypeus</i> Ehr.	+	–	+	–
10.	<i>Ceratoneis arcus</i> Kütz.	–	–	+	+
11.	<i>Cocconeis placentula</i> Ehr.	+	+	+	+



Таблица 2.1.2. (продолжение)

№	Таксон	Пункты наблюдения*			
		1	2	3	4
12.	<i>Caloneis amphishbeana</i> (Bory) Cl var. <i>amphishbeana</i>	-	-	-	-
13.	<i>Cyclotella comta</i> (Ehr.) Kütz.	-	-	+	-
14.	<i>C. kuetzingiana</i> Thw.	+	+	+	+
15.	<i>C. stelligera</i> Cl et Grun.	+	+	+	+
16.	<i>Cymatopleura elliptica</i> (Bréb.) W. Sm.	-	-	+	-
17.	<i>C. solea</i> (Bréb.) W. Sm.	-	-	+	+
18.	<i>Cymbella cuspidata</i> Kütz.	-	-	-	+
19.	<i>C. affinis</i> Kütz.	-	-	+	+
20.	<i>C. cistula</i> (Hempr.) Grun.	+	-	+	-
21.	<i>C. helvetica</i> Kütz.	+	-	-	-
22.	<i>C. lanceolata</i> (Ehr) V.H.	-	-	+	+
23.	<i>C. prostrata</i> (Berk.) Cl.	-	+	+	+
24.	<i>C. ventricosa</i> Kütz.	+	+	+	+
25.	<i>C. tumida</i> (Bréb.) V.H.	-	-	+	+
26.	<i>Cymatopleura</i> sp.	-	-	+	-
27.	<i>Diatoma hiemale</i> (Lyngb.) Heib.	-	-	+	+
28.	<i>D. vulgare</i> Bory var. <i>vulgare</i>	+	+	+	+
29.	<i>D. elongatum</i> Ag.	+	-	+	+
30.	<i>Diatomella balfouriana</i> Grev.	+	-	+	-
31.	<i>Didymosphenia geminata</i> (Lyngb.) M. Schmidt	-	-	+	+
32.	<i>Eunotia zebra</i> (Ehrenberg) Ehr.	+	-	-	-
33.	<i>Eunotia</i> sp.	-	-	+	+
34.	<i>Epithemia sorex</i> Kütz. var. <i>sorex</i>	-	-	+	+
35.	<i>Epithemia</i> sp.	-	-	-	+
36.	<i>Fragilaria capucina</i> Desm.	+	+	+	+
37.	<i>F. construens</i> (Ehr.) Grun.	+	+	+	+
38.	<i>F. crotonensis</i> Kitt.	+	+	+	+
39.	<i>F. pinnata</i> Ehr.	+	+	+	-
40.	<i>Fragilaria</i> sp.	-	-	+	-
41.	<i>Gomphonema olivaceum</i> (Lyngb.) Kütz.	+	-	+	+
42.	<i>Hantzschia amphioxys</i> (Ehr.) Grun.	+	-	-	+
43.	<i>Isthmia</i> sp.	-	-	-	+
44.	<i>Lyrella</i> sp.	+	-	-	-
45.	<i>Melosira granulata</i> (Ehr.) Ralfs.	+	+	-	+
46.	<i>M. italica</i> Ehr. Kütz.	+	-	+	-
47.	<i>M. islandica</i> O. Müll.	+	-	-	-
48.	<i>M. moniliformis</i> (O. Müll.) Ag.	-	-	-	+
49.	<i>Meridion circulare</i> (Grev.) Ag.	+	+	-	+
50.	<i>Navicula gracilis</i> Ehr.	+	+	+	+
51.	<i>N. radiosa</i> Kütz.	+	-	+	+
52.	<i>N. dicephala</i> (Ehr.) W. Sm.	-	-	-	-
53.	<i>N. cryptocephala</i> Kütz.	-	-	+	+
54.	<i>N. menisculus</i> Schum. var. <i>menisculus</i>	-	-	-	+
55.	<i>N. tuscula</i> (Ehr.) Grun.	-	-	-	+
56.	<i>N. fenestrata</i> (Ehr.) Kütz.	-	-	-	+
57.	<i>N. gastrum</i> (Ehr.) Kütz.	+	+	+	+
58.	<i>N. placentula</i> (Ehr.) Kütz.	+	-	-	-
59.	<i>N. pupula</i> Kütz. var. <i>pupula</i>	-	-	+	-
60.	<i>N. rhynchocephala</i> Kütz.	+	-	+	-

Таблица 2.1.2. (продолжение)

№	Таксон	Пункты наблюдения*			
		1	2	3	4
61.	<i>Navicula</i> sp.	-	-	-	+
62.	<i>Nitzschia linearis</i> W. Sm. var. <i>linearis</i>	-	-	+	-
63.	<i>N. dissipata</i> (Kütz.) Grun.	-	-	-	+
64.	<i>N. palea</i> (Kütz.) W. Sm. var. <i>palea</i>	+	-	-	+
65.	<i>Pinnularia nobilis</i> Ehr.	-	-	+	+
66.	<i>P. microstauron</i> (Ehr.) Cl.	-	-	+	+
67.	<i>P. major</i> (Kütz.) Rbh.	+	+	+	-
68.	<i>Rhoicosphenia curvata</i> (Kütz.) Grun.	+	+	+	+
69.	<i>Rh. gibba</i> (Ehr.) O. Müller	+	-	-	+
70.	<i>Stauroneis anceps</i> Ehr.	-	-	+	-
71.	<i>Stephanodiscus astraea</i> (Ehr.) Grun.	+	+	+	+
72.	<i>S. hantzschii</i> Grun.	+	-	+	+
73.	<i>Surirella ovata</i> Kütz.	-	-	+	+
74.	<i>S. gemma</i> (Ehr.) Kütz.	+	-	-	-
75.	<i>S. robusta</i> Ehr. var. <i>splendida</i> (Ehr.) V.H.	+	-	-	+
76.	<i>S. biseriata</i> Bréb. in Bréb. & Godey	-	-	-	+
77.	<i>Synedra acus</i> Kütz.	+	-	+	+
78.	<i>S. ulna</i> (Nitzsch.) Ehr.	+	-	+	+
79.	<i>Tabellaria fenestrata</i> (Lyngb.) Kütz.	+	+	+	+
80.	<i>T. flocculosa</i> (Roth) Kütz.	-	-	+	-
II.	Chlorophyta				
81.	<i>Ankistrodesmus acicularis</i> Al. Braun	+	+	+	+
82.	<i>A. angustus</i> Bern.	+	+	-	+
83.	<i>A. falcatus</i> Ralfs	-	-	+	+
84.	<i>A. spiralis</i> (Turn.) Lemm	+	-	+	+
85.	<i>A. gracilis</i> (Reinsch) Korschikov	-	-	-	+
86.	<i>Ankistrodesmus</i> sp.	-	-	+	-
87.	<i>Ankyra ancora</i> f. <i>issajevii</i> (Kissel.) Fott	+	-	+	+
88.	<i>A. ocellata</i> (Korschikov) Fott	+	-	+	-
89.	<i>Botryococcus braunii</i> Kütz.	+	-	+	+
90.	<i>Binuclearia lauterbornii</i> Schmidle	+	+	-	+
91.	<i>Closterium acutum</i> Bréb.	-	-	+	-
92.	<i>Cl. aciculare</i> T. West	-	-	+	-
93.	<i>Cl. moniliferum</i> (Bory) Her	-	-	+	+
94.	<i>Cl. ehrenbergii</i> Meneghini ex Ralfs.	-	-	+	-
95.	<i>Cosmarium humile</i> var. <i>striatum</i> (Boldt) Schmidle	-	-	+	-
96.	<i>C. botrydium</i> Ralfs.	-	-	+	+
97.	<i>C. bioculatum</i> var. <i>depressum</i> (Schaarschmidt) Schmidle	-	-	-	+
98.	<i>C. contractum</i> var. <i>contractum</i> Kirch.	+	-	+	-
99.	<i>C. cucurbita</i> Brébisson ex Ralfs.	-	-	+	-
100.	<i>C. depressum</i> (Nägeli) P. Lundell	-	-	-	+
101.	<i>C. formosulum</i> Hoff.	-	-	+	-
102.	<i>C. meneghini</i> Bréb. ex Ralfs.	-	-	-	+
103.	<i>C. moniliforme</i> f. <i>elongatum</i> West & G.S.	-	-	+	-
104.	<i>C. ornatum</i> Ralfs ex Ralfs.	-	-	+	+
105.	<i>C. praemorsum</i> Bréb.	-	-	+	+
106.	<i>C. reniforme</i> (Ralfs) W. Archer	-	-	+	-
107.	<i>C. ocellatum</i> Eichler et Gutwinski	+	-	-	-
108.	<i>Cosmarium</i> sp.	-	-	-	+

Таблица 2.1.2. (продолжение)

№	Таксон	Пункты наблюдения*			
		1	2	3	4
109.	<i>Crucigenia quadrata</i> Mort.	-	+	+	-
110.	<i>Coelastrum microporum</i> Nageli	-	-	+	+
111.	<i>Dictyosphaerium ehrenbergianum</i> Naegeli	+	+	+	+
112.	<i>D. pulchellum</i> Wood. var. <i>pulchellum</i>	+	+	+	+
113.	<i>Kirchneriella obesa</i> (West) Schmidle	-	+	+	+
114.	<i>Lagerheimia ciliata</i> (Lagerh.) Chod.	-	-	+	-
115.	<i>Micrasterias</i> sp.	-	-	+	-
116.	<i>Microspora quadrata</i> Hazen	-	-	+	-
117.	<i>Oocystis borgei</i> Snow	-	-	+	+
118.	<i>O. parva</i> W. et G.S. West	+	-	-	-
119.	<i>O. lacustris</i> Chodat	+	+	+	+
120.	<i>O. pusilla</i> Hansg.	-	-	+	-
121.	<i>O. solitaria</i> Witt.	-	-	+	-
122.	<i>Pandorina morum</i> (Müll.) (Bory)	-	+	-	-
123.	<i>Pediastrum boryanum</i> (Turp.) Menegh.	+	-	+	+
124.	<i>P. tetras</i> (Ehrenberg) Ralfs.	-	-	-	+
125.	<i>Pleurotaenium</i> sp.	-	-	+	-
126.	<i>Scenedesmus quadricuada</i> (Turp.) Bréb.	+	-	+	+
127.	<i>Sc. armatus</i> Chod. var. <i>armatus</i>	-	-	-	+
128.	<i>Sc. acutus</i> Meyen	-	-	+	+
129.	<i>Sc. acuminatus</i> (Lagerh.) Chod var. <i>acuminatus</i>	-	-	+	-
130.	<i>Sc. falcatus</i> Chod.	-	-	+	+
131.	<i>Sc. obtusus</i> Meyen	-	-	+	+
132.	<i>Sc. bijugatus</i> Kützing	-	-	+	+
133.	<i>Sc. platydiscus</i> (Smith) Chodat	-	-	-	+
134.	<i>Sc. pseudogranulatus</i> Massjuk	-	-	-	+
135.	<i>Sc. spinosus</i> Chodat	-	-	+	-
136.	<i>Scenedesmus</i> sp.	-	-	+	-
137.	<i>Staurastrum</i> sp.	-	-	+	-
138.	<i>Spirogyra</i> sp.	+	-	+	-
139.	<i>Tetraedron minimum</i> (A. Br.) Hansg.	-	-	+	+
140.	<i>T. trigonum</i> (Nägeli) Hansgirg var. <i>trigonum</i>	-	-	+	-
141.	<i>Ulothrix subtilissima</i> Rabenhorst	-	-	-	+
142.	<i>Ulothrix</i> sp.	-	-	-	+
143.	<i>Westella botryoides</i> (W. West) De Wild	-	-	+	+
144.	<i>Zygnema</i> sp.	-	-	+	+
III.	Cyanophyta				
145.	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> L. Ralfs <i>flos-aquae</i>	+	+	-	+
146.	<i>Anabaena flos-aquae</i> (Lingb.) Bréb.	+	-	+	+
147.	<i>A. cylindrica</i> Lemm.	+	-	-	-
148.	<i>A. circinalis</i> Born. et Flah.	-	-	+	-
149.	<i>A. lemmermanii</i> P. Richt	-	-	+	-
150.	<i>Aphanothece clathrata</i> Wet. G.S. West	+	+	+	+
151.	<i>A. stagnina</i> (Spleng.) B.-Peters et Geitl.	-	-	+	-
152.	<i>Cylindrospermum stagnale</i> (Kütz.) Born. et Flah.	-	-	+	-
153.	<i>Chroococcus</i> sp.	-	-	+	-
154.	<i>Dactylococcopsis raphidioides</i> Hansg.	+	+	-	-
155.	<i>Gloeocapsa limnetica</i> (Lemm.) Hollerb.	-	+	+	-
156.	<i>Lyngbya aestuarii</i> Lieberman ex Gomont	-	-	+	-

Таблица 2.1.2. (продолжение)

№	Таксон	Пункты наблюдения*			
		1	2	3	4
157.	<i>Lyngbya</i> sp.	+	+	—	—
158.	<i>Microcystis aeruginosa</i> (Kütz.) Elenk.	+	+	+	+
159.	<i>M. pulverea</i> (H.C. Wood) Forti	+	—	—	—
160.	<i>Oscillatoria limnetica</i> Lemm.	—	—	+	+
161.	<i>O. lacustris</i> (Klebahn) Geitler	—	—	—	+
162.	<i>O. geminata</i> Meneghini ex Gomont	—	—	+	—
163.	<i>Oscillatoria</i> sp.	—	—	+	+
164.	<i>Phormidium foveolarum</i> Gom.	—	—	+	+
165.	<i>Ph. inundatum</i> Kütz.	—	—	—	+
166.	<i>Ph. papyraceum</i> (C. Agardh) Kütz. ex Gom.	—	—	+	+
167.	<i>Phormidium</i> sp.	—	—	+	—
IV.	Xanthophyta				
168.	<i>Botrydium</i> sp.	—	—	+	—
169.	<i>Tribonema monocloron</i> Pasch. & Geitl.	+	—	—	+
V.	Euglenophyta				
170.	<i>Euglena acus</i> var. <i>acus</i> Ehr.	—	—	+	—
171.	<i>E. viridis</i> (O.F. Müller) Ehrenberg	—	—	+	—
172.	<i>Phacus</i> sp. 1	+	+	+	+
173.	<i>Ph.</i> sp. 2	—	—	+	+
174.	<i>Trachelomonas hispida</i> (Perty) Stein Emend. Defl.	+	+	+	+
VI.	Dinophyta				
175.	<i>Peridiniopsis polonicum</i> (Wolonszynska) Bourelly	—	—	+	—
176.	<i>Peridinium</i> sp.	—	—	+	—
Всего		69	36	127	107

\*1 — прибрежные районы Малого Севана, 2 — прибрежные районы Большого Севана, 3 — “Новое озеро”, 4 — “Затопленный участок”.

Во всех пунктах наблюдения наибольшее число видов выпало на долю диатомовых водорослей, при этом максимально виды этой группы были представлены в прибрежных районах Малого и Большого Севана (61 и 53% соответственно). На втором месте были зеленые водоросли, доля которых была выше в “Новом озере” и “Затопленном участке” (рис. 2.1.1). Максимальное общее число видов отмечено в “Новом озере”, далее — в “Затопленном участке” (табл. 2.1.2). Следует отметить, что в прибрежных районах Малого Севана отмечено больше видов (69), чем в Большом (36), что скорее можно объяснить разницей частоты сбора первичного материала (в Малом Севане отобрано намного больше проб, чем в Большом).

На уровне классов выделялись: Pennatophyceae (39% общего видового состава) из группы диатомовых водорослей, Chlorophyceae (23%) и Conjugatophyceae (14%) из зеленых водорослей. На уровне порядков наибольшее разнообразие наблюдалось у Raphinales (33%) из группы диатомовых, Chlorococcales (21%) и Desmidiaceae (13%) из зеленых водорослей.

Анализ систематической структуры показал, что среди 40 семейств наиболее многочисленным по числу родов и видов было сем. Desmidiaceae (22 вида, 6 родов, 13% от общего числа видов). Второе место по числу видов заняло сем. Naviculaceae (20 видов, 7 родов, 11%). Анализ родового спектра планктонных водорослей указывает на неравномерность распределения видов по родам. Одновидовыми являются около 51% общего количества родов водорослей, причем на их долю приходится 22% общего видового состава. Наибольшее видовое разнообразие в фитопланктоне

наблюдается у родов *Cosmarium* Lund. (14), *Scenedesmus* Meyen (11), *Navicula* Bory (12), *Cymbella* Ag. (9), *Fragilaria* Lyngb. (5), *Ankistrodesmus* Corda (6), *Oocystis* Nag. (4), *Closterium* Nitzsch. (4), *Phormidium* Kutz. (4), *Oscillatoria* (Kirchn.) Elenk (4), включающие свыше 41% от всего числа обнаруженных видов.

Таким образом, самые высокие флористические пропорции в планктонной флоре имели диатомовые водоросли (табл. 2.1.1), в то время как наиболее высокой родовой насыщенностью обладали зеленые. По всей вероятности, более оптимальными условия развития были для группы зеленых водорослей, что и способствовало уменьшению внутривидовой конкуренции некоторых родов (Толмачева, 1974).

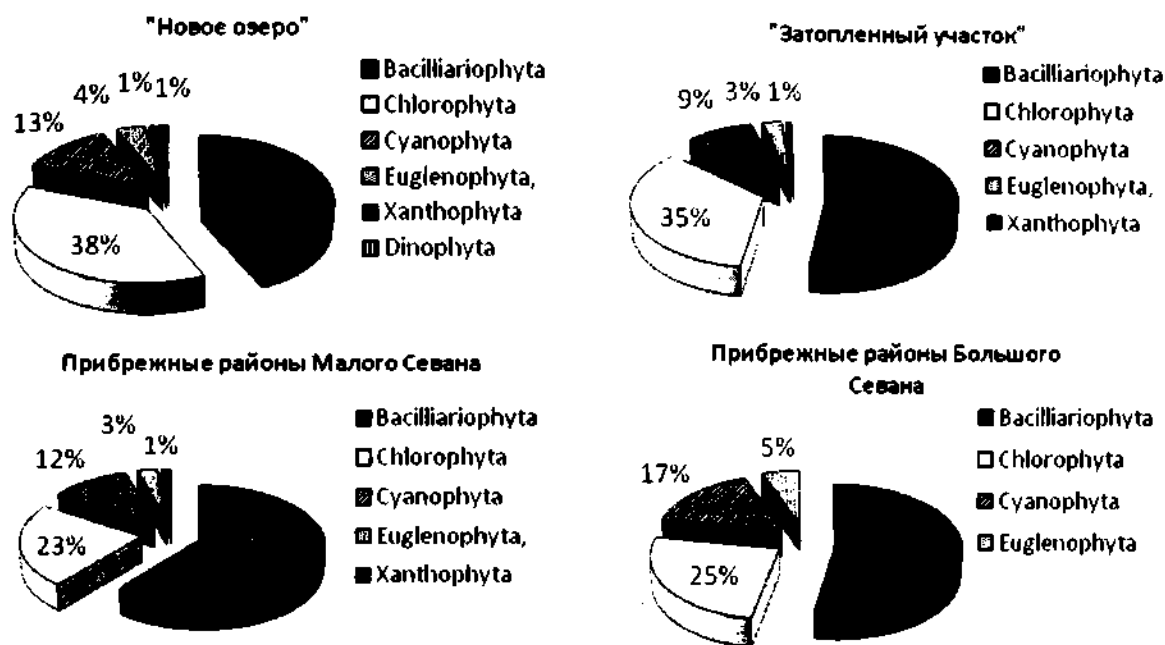


Рис. 2.1.1. Доля (%) основных таксономических групп фитопланктона в видовом составе сообществ исследованных пунктов наблюдения.

Анализ эколого-географической структуры обнаруженных видов показал, что по географическому распространению преобладали виды-космополиты, которые в "Новом озере" составили 85% от общего количества, в "Затопленном участке" и на остальных станциях — 94% (табл. 2.1.3). По местообитанию преобладали бентосные или планкто-бентосные формы (табл. 2.1.3). По степени сапробности преобладали β-мезосапробные виды, значительный вклад имели также о-β-мезо-, о-α-мезо- и о-сапробные виды (табл. 2.1.3). Следует отметить, что около 80% отмеченных в прибрежных районах Большого и 77% Малого Севана были биоиндикаторными видами органического загрязнения вод. В обеих частях озера наибольшей была доля β-мезосапробных видов (в Большом Севане 34,5 и в Малом — 34%). В Малом Севане второе место занимали о-β-мезосапробы (13%), в то время как в Большом Севане второе место с о-β-мезосапробными видами делили ксеносапробы, олигосапробы и α-β мезосапробы с равной долей — по 10,3%.

Сравнение видового состава фитопланктона "Нового озера" и "Затопленного участка" с таковым оз. Севан выявило, что по коэффициенту Серенсена сходство фитопланктона "Нового озера" и оз. Севан составило 50%, а "Затопленного участка" и озера — 48%. Это может говорить в пользу потенциального влияния биоценозов данных территорий на формирование видовой структуры фитопланктона оз. Севан. Исследования, проведенные нами в 2005–2009 гг., выявили наличие ряда новых для озе-

ра видов, которые не были отмечены ранее (Овсепян и др., 2010; Овсепян, 2013). Часть указанных видов была зарегистрирована в фитопланктоне впадающих в озеро притоков. При этом проведенный в 2010–2011 гг. анализ фитопланктона оз. Севан и его притоков показал, что коэффициент сходства между ними был невысоким: максимальное значение составило 36% по коэффициенту Серенсена (Novsepyan et al., 2013, 2014). В то же время достаточно высокой (59%) была степень сходства фитопланктона прибрежных районов Малого и Большого Севана, особенно в отделе диатомовых водорослей.

**Таблица 2.1.3.** Эколого-географическая характеристика водорослей (над чертой — количество, под чертой — %)

Группа	НО*	ЗУ	ДР	Группа	НО*	ЗУ	ДР
<b>По распространению</b>				<b>По степени сапробности</b>			
Космополитные	67/85	65/94	45/94	Ксеносапробы	9/9.6	8/9.8	3/5.5
Аркто-альпийские	2/2.5	2/3	1/2	о-ксеносапробы	4/4.3	4/4.9	5/9.2
Бореальные	5/6.3	2/3	-	Олигосапробы	11/11.8	9/11	4/7.4
Голарктические	3/3.7	-	2/4	о-β-мезосапробы	10/10.7	12/15	6/11
Голарктические, неотропические	2/2.5	-	-	Ксено-β-мезосапробы	-	1/1.2	1/1.8
Всего	79/100	69/100	48/100	о-α-мезосапробы	11/11.8	12/15	5/9.2
<b>По местообитанию</b>				β-мезосапробы	32/34.4	21/25.9	19/35
Планктонные	21/22.5	18/22.5	14/25	β-о-мезосапробы	9/9.6	7/8.6	3/5.5
Бентосные	33/35.5	27/33.7	22/39	β-α-мезосапробы	3/3.2	3/3.7	4/7.4
Планктонно-бентосные	36/38.7	34/42.5	20/36	α-β мезосапробы	4/4.3	4/4.9	4/7.4
Бентосно-почвенные	2/2.1	1/1.25	-	Всего	93/100	81/100	54/100
Эпифиты	1/1.1	-	-				
Всего	93/100	80/100	56/100				

\* НО — “Новое озеро”, ЗУ — “Затопленный участок”, ДР — остальные пункты наблюдения (прибрежные районы Малого и Большого Севана).

Численность фитопланктона в ветланде-спутнике “Новое озеро” находилась в пределах 4630.5–17825.0 тыс. кл./л, биомасса — 8.86–165.18 г/м<sup>3</sup>. Средняя численность фитопланктона в 2013 г. была выше — 10 млн. кл./л, биомасса — 68.3 г/м<sup>3</sup>, чем в 2014 г. — 5093.0 тыс. кл./л и 18.5 г/м<sup>3</sup> соответственно. Массовыми видами в фитопланктоне были представители родов *Ankistrodesmus*, *Tetraedron*, *Botryococcus*, *Dictyosphaerium*, *Crucigenia* и *Scenedesmus* из отдела зеленых водорослей, *Navicula*, *Fragilaria*, *Cymbella*, *Stephanodiscus* и *Synedra* из диатомовых и *Aphanothece*, *Anabaena*, *Oscillatoria* и *Phormidium* из синезеленых водорослей. Среди обнаруженных видов наибольшее количество выпало на долю β-, о-α-, о-β-мезосапробов (табл. 2.1.3).

Максимальные количественные показатели в 2013 г. были зарегистрированы в сентябре, минимальные — в июне, но, тем не менее, будучи наименьшими значениями для данного участка, величины этих показателей в июне были относительно высокими — 4630.5 тыс. кл./л и 8.86 г/м<sup>3</sup>. Кроме того, в июне отмечено высокое разнообразие водорослей, особенно в группах диатомовых и зеленых. Количественно преобладали зеленые водоросли, занимавшие около 72% общей численности и биомассы. Доминировали представители рода *Ankistrodesmus*, которые составили около 34% от общей численности и 21% от общей биомассы. Субдоминантное положение занял представитель зеленых водорослей — *Tetraedron minimum* (8 и 15% соответственно). На втором месте по численности были синезеленые водоросли (16%), по биомассе — диатомовые (11%) (рис. 2.1.2). В группе синезеленых количественно

выделились *Aphanothece clathrata*, *Oscillatoria limnetica* и *Phormidium foveolarum*. из группы диатомовых — представители родов *Navicula* и *Fragilaria*. Из динофлагеллят следует отметить *Peridinium* sp., который составил 3.3% общей численности и 7% общей биомассы сообщества.

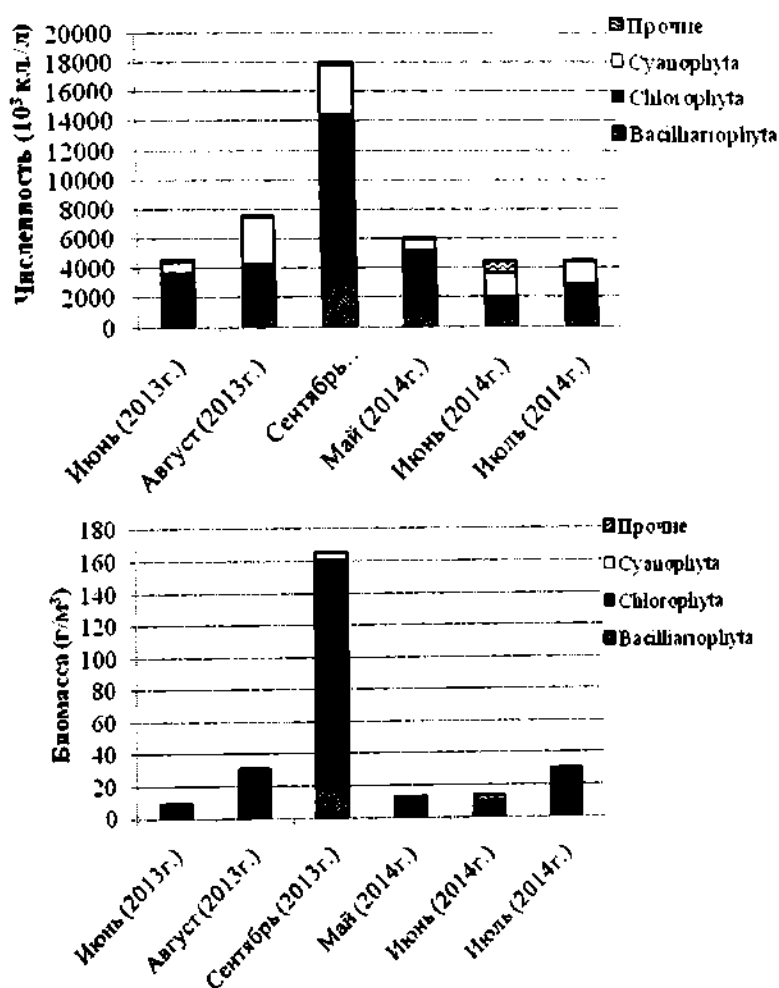


Рис. 2.1.2. Численность и биомасса основных таксономических групп фитопланктона участка “Новое озеро”.

В августе наблюдалось увеличение количественных показателей фитопланктона: почти в 1.6 раза возросла численность и в 3.5 раза биомасса (рис. 2.1.2). Доминантный комплекс водорослей был тем же, что и в июне. Максимальный вклад в общую численность и биомассу вносила группа зеленых водорослей — 49 и 87% соответственно. Субдоминантной группой по численности были синезеленые (43%), по биомассе — диатомовые водоросли (8.5%). На видовом уровне по численности доминировала синезеленая водоросль *Oscillatoria* sp. (37.6%), по биомассе — зеленая водоросль *Botryococcus braunii* (71%). Субдоминантное положение по численности и биомассе заняли представители группы зеленых водорослей — соответственно *Crucigenia quadrata* (19%) и *Scenedesmus* spp. (6%).

Исследование сентябрьских проб фитопланктона выявило эксклюзивное разнообразие сообщества с высокими количественными показателями: 17.8 млн. кл./л и 165.2 г/м<sup>3</sup>. Превалировали зеленые водоросли, составившие соответственно 64 и 86% общей численности и биомассы. Второе место по численности заняла группа синезеленых водорослей (19%), по биомассе — диатомовых (17%). Наибольший количе-

ственный вклад в сообществе имел *Botryococcus braunii*, составивший 30% общей численности и 77% — биомассы. Основываясь на этих показателях можно сказать о “цветении” воды крупными колониями этого вида. Субдоминантное положение заняла *Crucigenia quadrata*, вклад которой в общую численность составил 20%, вторым субдоминантом выступили представители рода *Navicula* (соответственно 9 и 8% от общей численности и биомассы). Такую же долю (9%) в общую численность вносила синезеленая водоросль *Oscillatoria* sp. Значительна была также доля диатомовых *Fragilaria* spp., *Cymbella* spp., *Stephanodiscus astrae*, *Synedra ulna*, зеленых — *Scenedesmus obtusus*, *Ankistrodesmus* spp. и *Zygnema* sp., а также *Gloeocapsa limnetica* и *Anabaena flos-aquae* из группы синезеленых водорослей.

В 2014 г. в мае был зарегистрирован первый пик численности — 6132 тыс. кл./л, биомасса составила 12.1 г/м<sup>3</sup>. Преобладали зеленые водоросли, которые составили 73% общей численности и 65% — биомассы (рис. 2.1.2). Доминантными видами были представители родов *Ankistrodesmus*, *Scenedesmus* и *Crucigenia quadrata*, при этом доля представителей рода *Ankistrodesmus* в общей численности и биомассе составила соответственно 52 и 35%. По биомассе значительным был также вклад крупноклеточных видов *Botryococcus braunii* (7%), *Dictyosphaerium ehrenbergianum*, *D. pulchellum* (5.5%) и *Oocystis* spp. (3%). Субдоминантной группой в сообществе по численности были синезеленые (13%), по биомассе — диатомовые (26%) водоросли. Значительный вклад в группе диатомовых имели представители родов *Navicula*, *Synedra* и *Fragilaria*. Биомасса доминирующего по численности (5.5%) вида из группы синезеленых водорослей — *Cylindrospermum stagnale* — было несравненно низким. Наименьший вклад в общие количественные и качественные показатели фитопланктона вносили эвгленовые и желтозеленые водоросли.

В июне наблюдалось некоторое уменьшение количественных показателей фитопланктона. Доминантный комплекс по численности состоял из синезеленых (34% от общей), по биомассе — из зеленых (52.5%) водорослей (рис. 2.1.2). Из отдельных видов доминировала *Oscillatoria limnetica*, составившая 22.4% общей численности. По биомассе наибольший вклад вносил *Botryococcus braunii* — 23.6%. Высокие биомассы были и у других представителей зеленых водорослей: *Scenedesmus* spp. (10.7%), *Dictyosphaerium pulchellum* (5.1%), а по численности — у видов *Crucigenia quadrata* (10.3%) и *Scenedesmus* spp. (7.3%). Сравнительно высокими были также количественные характеристики эвгленовых, желтозеленых и перидиниевых водорослей, суммарный вклад которых в общую численность и биомассу составил соответственно 20 и 27.5%. В частности, представитель группы Dinoflagellata *Peridinium* sp. в общей численности и биомассе занимал соответственно 11.8 и 16.2%; вклад в общую численность и биомассу эвгленовой водоросли *Trachelomonas hispida* составил соответственно 8 и 10.9%.

В июле численность по сравнению с предыдущим месяцем почти не изменилась, в то время как биомасса увеличилась почти в 2 раза за счет развития крупноклеточных форм фитопланктона, особенно *Botryococcus braunii*. Этот вид за счет способности образовывать крупные колонии, при одинаковых показателях численности с другими видами с небольшим индивидуальным объемом, может обеспечить высокую биомассу. Фитопланктону было присуще высокое видовое разнообразие, но количественный вклад большинства видов был незначительным. В сообществе доминантной группой выступили зеленые водоросли (52 и 91% от общей численности и биомассы). На втором месте по численности были синезеленые (34%), а диатомовые водоросли составили 6% от общей биомассы. Доминантным видом был *Botryococcus braunii* (22 и



81% от общей численности и биомассы). По численности на втором месте была сине-зеленая *Oscillatoria limnetica* (16%). Значительную долю составляли также зеленые водоросли — *Crucigenia quadrata* (13%), *Tetraedron minimum* (8.5%) и синезеленые — *Phormidium* spp. (10%). По биомассе субдоминантную позицию заняли представители зеленых — *Scenedesmus quadricauda* (3.6%) и *Tetraedron minimum* (2%), выделялись также *Dictyosphaerium ehrenbergianum* (1.8%), *Navicula* spp. (2%), *Amphiprora alata* (1%), *Aphanothece clathrata* (0.9%).

На “Затопленном участке” численность фитопланктона варьировала в пределах 330–4348 тыс. кл./л, а биомасса — 0.86–9.17 г/м<sup>3</sup>. В 2013 г. средняя численность составила 1740.9 тыс. кл./л, биомасса — 3.7 г/м<sup>3</sup>, в 2014 г. численность была значительно меньше — 977.4 кл./л, в то время как биомасса почти не изменилась — 3.1 г/м<sup>3</sup>. Массовыми видами выступили *Rhoicosphenia curvata*, *Fragilaria capucina*, *F. construens*, *Cyclotella kuetzingiana*, *Cymbella ventricosa*, *C. prostrata*, *Melosira granulata*, *M. islandica* и *Cocconeis placentula* из диатомовых водорослей, *Dictyosphaerium pulchellum*, *D. ehrenbergianum*, *Pediastrum boryanum*, *Cosmarium* spp., *Scenedesmus quadricauda*, *S. acuminatus* и *S. obtusus* из группы зеленых, виды *Anabaena flos-aquae*, *Oscillatoria limnetica*, *Phormidium foveolarum*, *Ph. papyraceum* из синезеленых водорослей.

В июне 2013 г. количественные показатели фитопланктона составили 545 тыс. кл./л и 1.11 г/м<sup>3</sup>. По численности лидирующую позицию заняли синезеленые водоросли (49%), по биомассе — диатомовые (61%), которые были субдоминантами по численности (41%). Доля зеленых водорослей в общей численности и биомассе сообщества составила соответственно 9.6 и 28% (рис. 2.1.3). Из отдельных видов максимальную долю в общей численности имела *Oscillatoria limnetica* (29%), субдоминантными были виды рода *Cymbella* из группы диатомовых (14%), вторым субдоминантом выступила синезеленая *Anabaena cylindrica* (11%). По биомассе доминировали представители рода *Cymbella*, составившие 23% общего показателя, субдоминантную позицию занял *Dictyosphaerium ehrenbergianum* (16%), вторым субдоминантом был представитель диатомовых *Rhoicosphenia curvata* (9.6%).

В августе наблюдалось бурное развитие водорослей: количественные показатели увеличились почти в 8 раз, качественный состав сообщества стал несравненно богаче. Значительно возросло количество синезеленых водорослей. Доминантное положение заняли диатомовые водоросли — 44 и 69% от общей численности и биомассы соответственно; на втором месте по численности были синезеленые водоросли (39%), по биомассе — зеленые (24%). Из отдельных видов наибольшее значение имели представители рода *Cymbella* — 14% от общей численности и 22% — биомассы. Субдоминантное положение по численности заняли синезеленые *Anabaena flos-aquae* (12%) и *Phormidium foveolarum* (11%), по биомассе — представители рода *Fragilaria* (11%) из диатомовых водорослей и представители рода *Cosmarium* (9.7%) из группы зеленых. Значительным был также вклад диатомовых *Cocconeis placentula*, *Rhoicosphenia curvata* и *Melosira islandica* и синезеленой *Oscillatoria* spp.

В отличие от “Нового озера”, в сентябре здесь наблюдалось слабое количественное развитие водорослей (рис. 2.1.3). Доминировали зеленые водоросли (43% от общей численности и 56% — биомассы), на втором месте были диатомовые (41 и 36% соответственно). Доминантным видом был *Pediastrum boryanum* из группы зеленых, составивший 24% общей численности и 22% — биомассы. По численности субдоминантом выступила диатомовая *Cyclotella kuetzingiana* (13%), по биомассе — *Scenedesmus obtusus* из зеленых водорослей (12%). Выделялись также представители

рода *Cymbella*, виды *Cocconeis placentula*, *Stephanodiscus astrae*, *Melosira granulata* из группы диатомовых и *Oscillatoria* sp. из синезеленых водорослей.

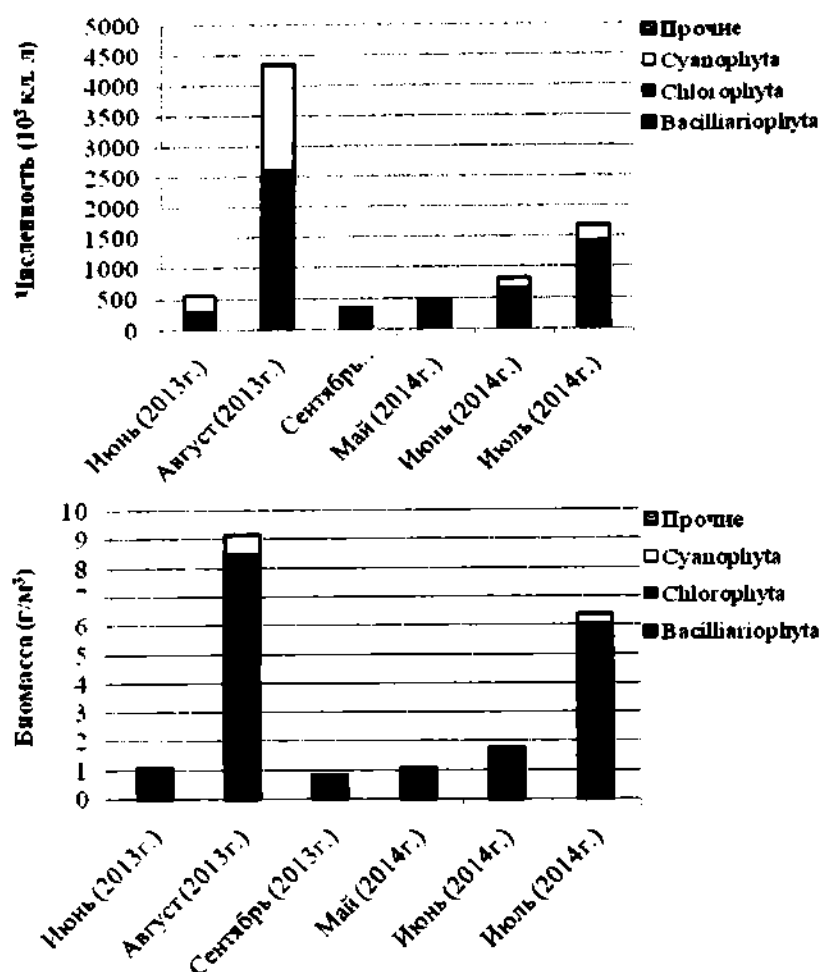


Рис. 2.1.3. Численность и биомасса основных таксономических групп фитопланктона "Затопленного участка".

В мае 2014 г. средние количественные показатели фитопланктона были невысокими: 445 тыс. кл./л и 1.09 г/м<sup>3</sup>. Доминировали диатомовые водоросли, которые составили 78% общего количества. Наибольший вклад вносили представители родов *Diatoma*, *Fragilaria*, *Cocconeis* и *Cymbella*. Субдоминантами выступили зеленые водоросли (19% общей численности и 18.3% — биомассы), по численности наиболее значительна была роль *Ankistrodesmus* spp. (8.6%), по биомассе — *Oocystis* spp. (7.3%).

В июне, по сравнению с предыдущим месяцем, численность водорослей увеличилась почти в 2 раза, биомасса — в 1.5 раза. Доминировали также диатомовые водоросли, составившие 73% от общей численности и биомассы. Наибольшую долю в общей численности и биомассе составляли представители родов *Fragilaria* (соответственно 23 и 30%) и *Cymbella* (21 и 15%). Субдоминантными по численности были синезеленые водоросли (19%), по биомассе — зеленые (18.3%).

В июле продолжалось увеличение количественных показателей фитопланктона: по сравнению с предыдущим месяцем в 2 раза возросла численность и в 3.6 раза — биомасса. Качественный состав сообщества был довольно богатым, особенно зеленых и диатомовых водорослей. Лидирующую позицию занимали зеленые водоросли, которые составили 52% общей численности и 67% — биомассы. Субдоминантной была группа диатомовых (32 и 27%). Максимальное значение из отдельных видов имели

представители рода *Cosmarium*, составившие 18 и 19% общей численности и биомассы соответственно, субдоминантами были виды рода *Scenedesmus* (13.5 и 16%). Вторым субдоминантом по численности выступил синезеленый *Phormidium papyraceum* (12%), по биомассе — зеленый *Dictyosphaerium ehrenbergianum* (9%). Ощутимый вклад в количественные показатели вносили также *Rhoicosphenia curvata* (8 и 7% от общей численности и биомассы соответственно), *Cymbella* spp. (6% от общей численности и биомассы), *Fragilaria* spp. (4 и 3%) из диатомовых, *Botryococcus braunii* (8% от общей биомассы), *Ulothrix* sp. (4 и 5%) из зеленых водорослей.

Результаты анализа проб, собранных в 2013 г. по горизонтальному профилю Малого Севана на участках глубиной 5, 7 и 20 м, показали незначительное количественное развитие и качественный состав водорослей. В июне в литоральной зоне на участке глубиной 7 м численность фитопланктона составила 107 тыс. кл./л, биомасса — 0.29 г/м<sup>3</sup>. Преобладали диатомовые водоросли: 47% от общей численности и 43% — биомассы, субдоминантное положение занимали синезеленые — 38 и 31% соответственно (рис. 2.1.4). Среди отдельных видов максимальное значение имел *Aphanothece clathrata* (34 и 28%), субдоминантами были представители рода *Fragilaria* из диатомовых водорослей (26% общей численности), 13% от общей численности и 6% от общей биомассы выпало на долю диатомовой водоросли *Cyclotella kuetzingiana*. По биомассе высокого обилия достигали представитель зеленых *Dictyosphaerium ehrenbergianum* (17%) и *Melosira islandica* (6%) из диатомовых водорослей. На участке глубиной 20 м величины численности основных групп фитопланктона были аналогичны таковым в литорали, однако в биомассе все три группы имели почти одинаковую долю. Доминантным видом по численности был *Aphanothece clathrata* (26%), по биомассе — *Dictyosphaerium ehrenbergianum* (23%). Субдоминантное положение по численности занимали *Cyclotella kuetzingiana* и *Microcystis aeruginosa* (по 17%). Значительный вклад вносили также диатомовые водоросли *Cymbella* spp. (10% от общей биомассы), *Stephanodiscus astrae* (5% от общей численности и 7% от общей биомассы), представители синезеленых — *Spirogyra* sp. (8% от общей биомассы) и желтозеленых — *Tribonema monochloron* (7% от общей численности). Таким образом, несмотря на небольшое расстояние между исследованными зонами, их фитопланктон отличается рядом особенностей.

В августе наблюдалось незначительное увеличение количественных характеристик сообщества, отмечено максимальное за исследованный период 2013 г. значение численности: на участке глубиной 5 м она составила 167 тыс. кл./л, биомасса — 0.21 г/м<sup>3</sup>, а на участке глубиной 7 м — 220 тыс. кл./л и 0.44 г/м<sup>3</sup> соответственно. Преобладали синезеленые водоросли, вклад которых в общую численность на 5 м составил 85%, 7 м — 76%, а в биомассу — 71 и 61% в той же последовательности. На втором месте по численности на участке глубиной 5 м были зеленые (9%), 7 м — диатомовые водоросли (13%), по биомассе на обоих участках в качестве субдоминантов выступали зеленые водоросли — 20% от общей численности, 23% — биомассы. На участке глубиной 5 м из отдельных видов максимальный вклад в общую численность вносил индикатор эвтрофирования из синезеленых водорослей — *Anabaena flos-aquae* (55%). *Aphanothece clathrata* (16%) и *Microcystis aeruginosa* (14%) из той же группы занимали позицию первого и второго субдоминанта. По биомассе наибольшую долю составлял *Aphanothece clathrata* (30%) и *Microcystis aeruginosa* (26%), вклад *Anabaena flos-aquae* в общую биомассу составил 16%. На участке глубиной 7 м в общей численности и биомассе преобладала *Aphanothece clathrata* (45 и 51% соответственно), *Anabaena flos-aquae* занимала позицию субдоминанта по чис-

ленности (26%). По биомассе на втором месте был *Dictyosphaerium ehrenbergianum* (11%), ощутимым был также вклад представителей родов *Fragilaria* (9%) и *Cyclotella* (4%) из группы диатомовых, родов *Ankistrodesmus* (4%) и *Ankyra* (4%) из зеленых водорослей и *Microcystis aeruginosa* (5%) из синезеленых.

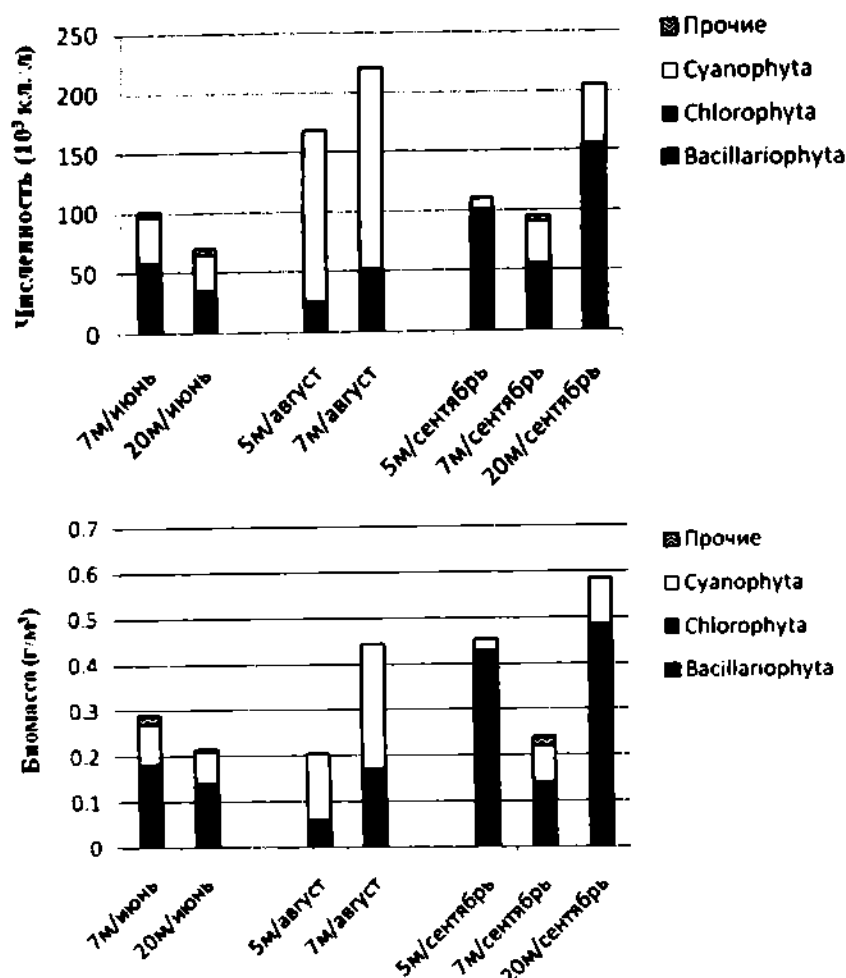


Рис. 2.1.4. Численность и биомасса фитопланктона на разных глубинах Малого Севана в 2013 г.

В сентябре отмечена максимальная в 2013 г. биомасса. Доминировали диатомовые водоросли, которые имели наибольшую долю (91% от общей численности и 95% — биомассы) на участке глубиной 5 м, а по направлению к более глубоким районам их доля постепенно уменьшалась (на 7 м — 58% общей численности и биомассы, на 20 м — 54 и 45% соответственно). Следует отметить отсутствие представителей зеленых водорослей в литоральной зоне. Максимальную долю в общих количественных показателях фитопланктона на участке глубиной 5 м имела *Melosira granulata* (64% общей численности и 78% — биомассы), выделялись также виды *Cyclotella kuetzingiana* (14 и 4%), *Microcystis aeruginosa* (9 и 5%). На участке глубиной 7 м доминантным видом выступил *Aphanothece clathrata* (21 и 19%), немного уступал по количеству *Microcystis aeruginosa* (16 и 14%), равную долю (16%) в общей численности имели также *Cyclotella kuetzingiana* и *Diatoma vulgare*. На участке глубиной 20 м в численности сообщества максимальной была доля *Cyclotella kuetzingiana* и *Aphanothece clathrata* (по 19%), на втором месте — *Melosira granulata* (12%), позицию второго субдоминанта занимали виды рода *Achnanthes* из диатомовых и *Oocyst-*

*is lacustris* (по 9.7%) из зеленых водорослей. По биомассе доминировали *Melosira granulata* (21%) и *Oocystis lacustris* (20%).

В мае 2014 г. на участке глубиной 2 м отмечены низкая численность — 80 тыс. кл./л и биомасса — 0.2 г/м<sup>3</sup>. Доминантной группой выступили диатомовые водоросли, доля которых в общей численности и биомассе составила соответственно 65 и 77%. На втором месте были зеленые водоросли, представителей других отделов фитопланктона отмечено не было (рис. 2.1.5). На видовом уровне наибольшим был вклад *Ankistrodesmus* spp. (29 и 13% от общей численности и биомассы соответственно), *Fragilaria* spp. (21 и 23%), *Navicula* spp. (*N. gracilis*, *N. gastrum* — 6 и 22%), *Cyclotella kuetzingiana* (15 и 7%), *Stephanodiscus astrae* (8 и 15%) и *Ankyra ocellata* (6 и 9.8%).

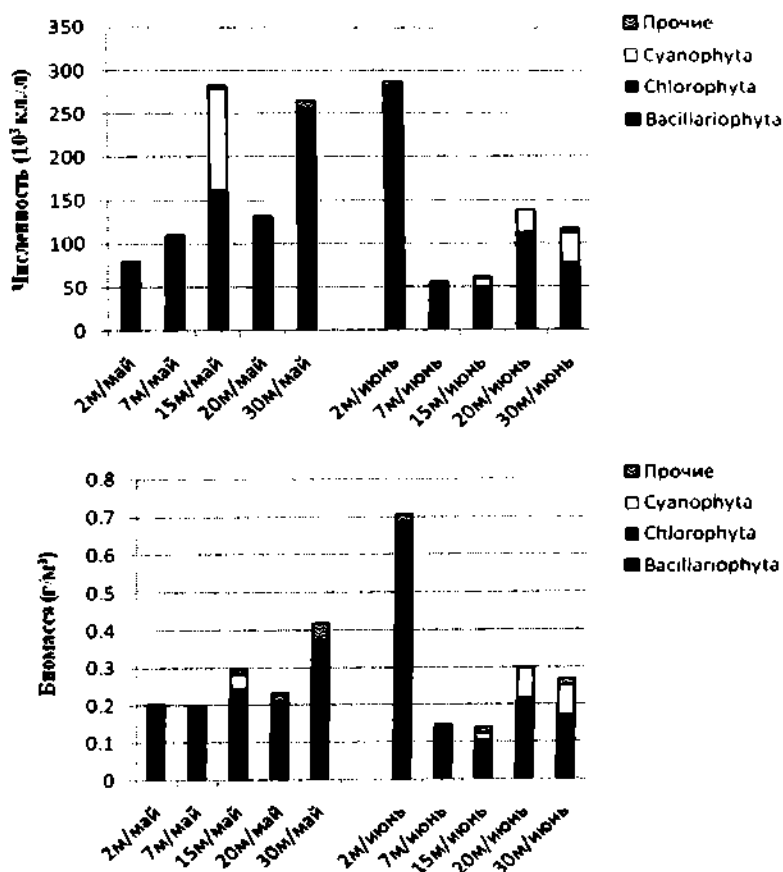


Рис. 2.1.5. Численность и биомасса фитопланктона на разных глубинах Малого Севана в 2014 г.

На участке глубиной 7 м наблюдалось некоторое увеличение численности водорослей (до 110 тыс. кл./л), в то время как биомасса не претерпела заметных изменений. По численности преобладали зеленые водоросли (59%), по биомассе — диатомовые (51%). Среди отдельных видов доминировали *Ankistrodesmus* spp. (47 и 30% от общей численности и биомассы соответственно), *Cyclotella kuetzingiana* (30 и 21%), *Ankyra ocellata* (11 и 13%), виды родов *Navicula* (3 и 14.4%) и *Fragilaria* (3 и 5%).

На участке глубиной 15 м количественные показатели фитопланктона несколько превышали таковые литоральной зоны. Наблюдалось увеличение доли синезеленых водорослей, при этом в мае только в этом районе были отмечены представители синезеленых, на долю которых выпало 38% общей численности. По биомассе преобладали зеленые (44%), на втором месте были диатомовые водоросли (37%) (рис. 2.1.5). Доминантный комплекс составляли *Lyngbya aestuarii* (41.5 и 14% от общей численности и биомассы соответственно) из синезеленых, *Cyclotella kuetzingi-*

*ana* (19 и 23%), *Fragilaria* spp. (3 и 8%) из диатомовых, *Ankistrodesmus* spp. (19 и 21%) и *Ankyra ocellata* (8 и 18%) из зеленых водорослей.

На участке глубиной 20 м количественные показатели фитопланктона были значительно меньше, чем на 15 м. Максимальный вклад в общую численность вносили зеленые водоросли (53%), группа диатомовых доминировала по биомассе (49%). На видовом уровне наибольшее значение имели *Ankistrodesmus* spp. (44 и 30% от общей численности и биомассы соответственно), *Ankyra ocellata* (7.5 и 10%), *Cyclotella kuetzingiana* (28 и 21%), *Fragilaria* spp. (9 и 14%), *Stephanodiscus astrae* (2.5 и 6.5%), *Navicula* spp. (6.5% от общей биомассы), а также эвгленовая водоросль *Trachelomonas hispida* (2.5 и 6%).

На участке глубиной 30 м в мае отмечена максимальная биомасса — 0.41 г/м<sup>3</sup>, сравнительно высокой была также численность фитопланктона — 265 тыс. кл./л. Доминантный комплекс также составили диатомовые (50 и 44%) и зеленые (46%) водоросли (рис. 2.1.5), а также виды *Cyclotella kuetzingiana* (48.4 и 40% от общей численности и биомассы соответственно), *Ankistrodesmus* spp. (30 и 22.5%), *Ankyra ocellata* (16 и 23.5%) и *Phacus* sp. (2.5 и 6.5%).

В июне максимальное количественное развитие наблюдалось в литоральной зоне на участке глубиной 2 м, в то время как на 7 м оно было минимальным. Следует отметить также отсутствие синезеленых водорослей в литоральной зоне. Во всех районах преобладали диатомовые, вклад которых в общую численность и биомассу на участке глубиной 2 м составил соответственно 85 и 84%, 7 м — 73 и 79%, на участке глубиной 15 м диатомовые преобладали только по биомассе — 40%, на 20 м доля диатомовых в общей численности и биомассе составила соответственно 58 и 60%, на 30 м — 44 и 52%. Субдоминантной группой в литоральной зоне были зеленые водоросли, вклад которых в районе глубин 2 м составил 13% общих показателей, 7 м — 24% в общей численности и 16% — в биомассе. На глубине 15 м по численности доминировали зеленые водоросли (49%), на 20 и 30 м они занимали субдоминантное положение только по численности, по биомассе — синезеленые водоросли (на 20 м — 28%, на 30 м — 30%) (рис. 2.1.5). Доминантными видами на участке глубиной 2 м являлись *Fragilaria* spp. (23 и 26% от общей численности и биомассы соответственно), *Rhopalodia gibba* (17 и 9.9%), *Cymbella* spp. (16 и 9.5%), *Cyclotella kuetzingiana* (8 и 4.3%), *Navicula gastrum* (4 и 15%), *Cocconeis placentula* (3 и 5%), *Stephanodiscus astrae* (1.7 и 5%), *Rhoicosphenia curvata* (5 и 3%) и *Synedra ulna* (2.3 и 2.7%) из диатомовых, *Ankistrodesmus* spp. (9.3 и 4.5%), *Ankyra ocellata* (по 1.7%) и *Dictyosphaerium pulchellum* (3.5% от общей биомассы) из зеленых, *Trachelomonas hispida* (1.7 и 3%) из эвгленовых водорослей. На участке глубиной 7 м количественно выделялись следующие виды: *Stephanodiscus astrae* (6 и 10%), *Cyclotella kuetzingiana* (9 и 4%), *Navicula rhyncocephala* и *Pinnularia major* (по 10% от общей биомассы), *Diatoma vulgare* (9 и 4.7%), *Cocconeis placentula* (9 и 15%), *Cymbella* spp. (15 и 8%), *Fragilaria* spp. и *Synedra ulna* (по 6%), *Botryococcus braunii* (9 и 8%), *Ankistrodesmus* spp. (12 и 5.4%). На участке глубиной 15 м доминантный комплекс был представлен *Cyclotella kuetzingiana* (13 и 8%), *Cocconeis placentula* (8 и 16%), *Melosira islandica* (5 и 12%), *Cymbella* spp. (5 и 4%) из диатомовых, *Ankistrodesmus* spp. (27 и 14%), *Ankyra ocellata* (13 и 14%), *Botryococcus braunii* (5 и 6%) из зеленых, *Aphanothece clathrata* (по 8%) и *Microcystis aeruginosa* (5 и 6%) из синезеленых и *Trachelemonas hispida* (5 и 10%) из эвгленовых водорослей. На участке глубиной 20 м доминировали *Fragilaria* spp. (18 и 23%), *Achnanthes* spp. (12% от общей биомассы), *Cyclotella kuetzingiana* (9.6 и 5.7%), *Stephanodiscus astrae* (5 и 10%), *Cocconeis placentula* (3.6 и 7.3%), виды родов *Cymbel-*

*la* и *Synedra* по 2.4% в общей численности, *Ankistrodesmus* spp. (22 и 11.7%), *Aphanothece clathrata* (17 и 18%) и *Microcystis aeruginosa* (9.6 и 10%). На участке глубиной 30 м вклад доминантных видов был следующим: наибольшую долю в общей численности среди диатомовых водорослей составляли представители рода *Cymbella* (8.5%), в общей биомассе — представители рода *Fragilaria* (12%, по численности они занимали 10%), а также *Cocconeis placentula* и *Navicula* spp. (по 11%). Следует отметить также *Cyclotella kuetzingiana* (5.7 и 3.3%), *Stephanodiscus astrae* (2.8 и 5.5%), *Achnanthes* spp. (5.7% от общей численности). *Ankistrodesmus* spp. из зеленых водорослей почти сохранил свою долю в сообществе: 22 и 11.7%, однако на этом участке не было отмечено другого представителя этой группы — *Ankyra ocellata*, который в предыдущих пунктах был компонентом доминантного комплекса. Увеличилась доля синезеленых *Aphanothece clathrata* (16 и 15.5%) и *Microcystis aeruginosa* (по 14% в общей численности и биомассе). Таким образом, в июне по мере увеличения глубины повышалась доля представителей синезеленых водорослей *Aphanothece clathrata* и *Microcystis aeruginosa*, которые уже в районе 30 м были субдоминантными видами по численности и доминантами по биомассе. В районе участков глубиной 20–30 м отмечено также значительное развитие диатомовых бентических форм — *Achnanthes* spp.

В пункте наблюдения Шоржа (Малый Севан) в сентябре 2013 г. количественное развитие фитопланктона также было низким: 157 тыс. кл./л и 0.41 г/м<sup>3</sup>. Доминировали диатомовые водоросли (74 и 66% от общей численности и биомассы соответственно), на втором месте были зеленые — 13 и 19%. На видовом уровне наибольшее значение имела диатомовая водоросль *Cyclotella kuetzingiana* с долей в общей численности 44% и в общей биомассе — 22%, субдоминантным видом была *Melosira granulata* — 8 и 16%. Выделялись также *Stephanodiscus astrae* (6 и 11%), *Fragilaria* spp. (*F. capucina*, *F. crotonensis* — 6 и 7%) из диатомовых водорослей, *Ankyra ocellata* (6% от общей численности) и *Dictyosphaerium ehrenbergianum* (12% от общей биомассы) из зеленых и *Trachelomonas hispida* (6 и 10%) из эвгленовых водорослей. Отмечено высокое содержание детрита.

В июле 2014 г. численность фитопланктона составляла 172 тыс. кл./л, биомасса — 0.48 г/м<sup>3</sup>. Также наблюдалось доминирование диатомовых водорослей, вклад которых в общую численность и биомассу составил соответственно 45 и 41%. Субдоминантной группой выступили зеленые водоросли, которые незначительно уступили доминанту — 41 и 40%. На видовом уровне наибольшее значение имели *Aphanothece clathrata* (26 и 22%) и *Pediastrum boryanum* (29 и 20%), значимой была также доля *Microcystis aeruginosa* (14 и 11.5%), *Binuclearia lauterbornii* (9% от общей численности), *Dictyosphaerium ehrenbergianum* (3.5 и 18.5%), *Gloeocapsa* sp. (4.5 и 8%) и *Navicula* spp. (3.5 и 11%).

В пункте Сари-Кая (Большой Севан) количественные показатели в сентябре 2013 г. почти вдвое превышали таковые в Шорже, однако также были невысокими — 382 тыс. кл./л и 1.37 г/м<sup>3</sup>. Преобладающей группой по численности выступали диатомовые (89%), а по биомассе — зеленые водоросли (60%). Доля *Cyclotella kuetzingiana* (44%) в этом пункте была наибольшей в общей численности и занимала субдоминантное положение по биомассе (16%). Максимальный вклад в общую биомассу вносил представитель зеленых — *Dictyosphaerium pulchellum* (59%), одновременно этот вид был на втором месте по численности — 14%. Из других видов следует отметить *Tabellaria fenestrata* (8 и 3%), *Fragilaria construens* (9 и 7%), *Ankistrodesmus acicularis* (5% от общей численности), *Microcystis aeruginosa* (10.5 и 7%). В июле 2014 г. здесь отмечены критически низкие количественные характеристики фито-

планктона — 40 тыс. кл./л и 0.11 г/м<sup>3</sup>. Лидирующую позицию занимали синезеленые водоросли, с долей в общей численности 75%, в биомассе — 60%; на втором месте были зеленые водоросли — 15 и 30%. Довольно низкой была доля диатомовых и эвгленовых водорослей. Максимальный вклад из отдельных видов имел *Aphanothece clathrata* (60 и 47%). Сравнительно ощутимой была доля *Microcystis aeruginosa* (15 и 12%), *Dictyosphaerium pulchellum* (26% от общей биомассы), представителей рода *Ankistrodesmus* (10 и 4%). В октябре наблюдалось некоторое увеличение количественных показателей фитопланктона (110 тыс. кл./л и 0.41 г/м<sup>3</sup>). Наибольший вклад в общую численность вносили синезеленые (58%), в биомассу — зеленые (43%) водоросли. Доминант предыдущего месяца — *Aphanothece clathrata* — превалировал только по численности (47%), по биомассе — *Dictyosphaerium pulchellum* (35%). Выделялись также *Microcystis aeruginosa* (7 и 4.3%), *Trachelomonas hispida* (9 и 10%), *Dictyosphaerium pulchellum* (9% от общей численности), *Crucigenia quadrata* (7% от общей численности), *Navicula* spp. (8% от общей биомассы) и *Oocystis lacustris* (5.5% от общей биомассы).

В пункте наблюдения Бабаджан (Большой Севан) в июле 2014 г. численность фитопланктона составила 244 тыс. кл./л, биомасса — 1.14 г/м<sup>3</sup>. Доминировали диатомовые водоросли (87% от общей численности и 90% биомассы), доминантом по численности был *Amphora ovalis* — 19%, который занимал субдоминантное положение по биомассе (13%). На втором месте были зеленые водоросли, составившие 6% общего количества. Представители рода *Navicula* превалировали по биомассе — 32% и были на втором месте по численности — 17%. Следует отметить также *Fragilaria capucina* (15.5 и 9%), *Cymbella* spp. (14 и 10%), *Melosira granulata* (11 и 11.4%), *Pinnularia major* (6 и 11%) и *Pandorina morum* (5 и 6%). В октябре количественные показатели фитопланктона претерпели незначительное изменение, однако разнообразие уменьшилось почти в 2 раза. Доминирующее положение вновь заняла группа диатомовых (68 и 79%), среди видов лидирующую позицию занимала диатомовая водоросль *Melosira granulata*, на долю которой приходилось 67% общей численности и 78% биомассы. Группа синезеленых водорослей была на втором месте — 25 и 13%.

В пункте наблюдения Гюней (Малый Севан) в июле 2014 г. также отмечено слабое количественное развитие фитопланктона: численность составила 84 тыс. кл./л, биомасса — 0.3 г/м<sup>3</sup>. Преобладали синезеленые водоросли: 66.5% от общей численности и 42% — биомассы, субдоминантное положение занимали зеленые водоросли — 19 и 36% соответственно. На видовом уровне наибольшей была доля *Microcystis aeruginosa* (38 и 24%), *Aphanothece clathrata* (28 и 18%) и *Dictyosphaerium* spp. (19% в общей биомассе). Ощутимым был также вклад *Oocystis* spp. (5 и 15%) и *Navicula dicephala* (5 и 11%). В октябре биомасса планктонных водорослей уменьшилась в 2 раза, в то время как численность сократилась незначительно (до 70 тыс. кл./л). Доминирование синезеленых водорослей сохранилось, их доля в общей численности и биомассе составила соответственно 71 и 73%. Диатомовые и эвгленовые водоросли достигали незначительной количественной представленности. Отмечено увеличение доли потенциально токсичных представителей синезеленых, в частности, *Aphanizomenon flos-aquae*, который имел максимальную долю в общей численности (34%). На втором месте был *Aphanothece clathrata* (20%), в то же время являющийся доминантом по биомассе (41%). В биомассе ощутимым был также вклад *Melosira granulata* (16%).

В точке наблюдения Цовинар (Большой Севан) в октябре 2014 г. численность фитопланктона составила 152 тыс. кл./л, биомасса — 0.44 г/м<sup>3</sup>. Преобладали синезе-



ленные водоросли, составившие 68 и 54% в общей численности и биомассе соответственно. Субдоминантное положение занимала группа диатомовых — 20% от общей численности и 23% — биомассы. На видовом уровне преобладал *Aphanothece clathrata* — 67 и 52%. Значимую роль играли также *Melosira granulata* (8 и 14%), *Trachelomonas hispida* (5 и 7%) и *Dictyosphaerium* spp. (3 и 13%).

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты проведенных исследований фитопланктона прибрежных районов показали, что основа его таксономического состава представлена тремя группами водорослей: диатомовыми, зелеными и синезелеными, что характерно для горных и северных водоемов.

Самые высокие флористические пропорции в планктонной флоре имели диатомовые водоросли, в то время как наиболее высокой родовой насыщенностью отличались зеленые. По всей вероятности, более оптимальными условия развития были для группы зеленых водорослей, что способствовало уменьшению внутривидовой конкуренции некоторых родов.

Из общего числа зарегистрированных видов водорослей по географическому распространению наибольшую долю имели виды-космополиты. Это может свидетельствовать о том, что в динамично изменяющихся условиях обитания преимущество получают виды с широким экологическим диапазоном. По местообитанию самое большое число выпало на долю планктонно-бентосных, иногда и бентосных форм, что также может указать на частые изменения процессов в исследованных участках водоема, когда преимущество получают промежуточные формы одновременно предпочитающие водную толщу и (или) субстрат для прикрепления. По степени сапробности максимальную долю составляли  $\beta$ -мезосапробные виды, что может быть признаком средней органической нагрузки на водоем.

Сравнительный анализ качественных характеристик фитопланктона пунктов “Новое озеро” и “Затопленный участок” с видовым составом оз. Севан выявил значительную степень сходства между ними. Это говорит о влиянии биоценозов этих территорий на качественный состав фитопланктона пелагиали озера.

По количественным и структурным показателям фитопланктона наибольшей трофностью характеризовалось “Новое озеро”, которое можно рассматривать как самостоятельную (в основном обособленную от озера) экосистему. Здесь наблюдались самые высокие численность и биомасса, а также разнообразие сообщества, колоссальным образом отличающиеся от аналогичных характеристик прибрежных районов и пелагиали оз. Севан.

Значительно, но в меньшей степени, чем в “Новом озере”, отличался от озера по своим качественным и количественным характеристикам фитопланктон образованного в результате повышения уровня воды биотопа “Затопленный участок”, что можно объяснить его местонахождением вблизи “Нового озера” и возможной связью между ними. “Затопленный участок” можно рассматривать как промежуточное звено между высокоэвтрофным биотопом “Новое озеро” и лимносистемой оз. Севан.

На прибрежных участках Малого Севана вблизи затопленного гостиничного комплекса и в остальных прибрежных пунктах, где были проведены наблюдения, качественное и количественное развитие фитопланктона было бедным, что может быть связано с особенностями распределения рыбного населения, в частности, рыб-альгофагов. В пользу данного предположения говорят комплексные исследования трофической цепи, которые выявили наибольшее скопление рыб за счет альгофага

карася в прибрежных районах озера (Крылов и др., 2015). Кроме того, значительную роль могло оказывать волновое перемешивание на исследованных мелководьях Севана.

Развитие фитопланктона имело свои особенности на литоральных, сублиторальных и профундальных участках по горизонтальному профилю Малого Севана. Несмотря на связь между указанными зонами, по всей вероятности, в них формируются своеобразный режим и условия обитания (на участках глубиной 2 м — как новообразованных в результате повышения уровня воды литоральной зоны, в отличие от участков 5 и 7 м), что и способствует неоднородному развитию водорослей как на видовом уровне, так и на уровне таксономических групп более высокого ранга.

Наблюдались различия в развитии фитопланктона мелководных участков Малого и Большого Севана, однако объем собранного первичного материала был недостаточным для объективной оценки. Обнаружение большего числа видов в прибрежных районах Малого Севана, скорее, можно объяснить разницей количества собранных проб. В то же время уровень сходства фитопланктона двух частей озера был высоким — 59%, особенно в отделе диатомовых водорослей. Около 80% отмеченных в прибрежных районах Большого и 77% Малого Севана были биоиндикаторными видами органического загрязнения вод. В фитопланктоне обеих частей озера наибольшей была доля  $\beta$ -мезосапробных видов (в Большом Севане — 34.5%, в Малом — 34%). В Малом Севане второе место занимали индикаторы  $\alpha$ - $\beta$ -мезосапробных условий (13%), в то время как в Большом второе место с  $\alpha$ - $\beta$ -мезосапробными видами делили ксеносапробы, олигосапробы и  $\alpha$ - $\beta$ -мезосапробы с равной долей (10.3%).

### 2.1.2. ФИТОПЛАНКТОН ПЕЛАГИАЛИ ОЗЕРА СЕВАН\*

Исследования 2005–2009 гг. показали, что по сравнению с предыдущими периодами в фитопланктоне произошли значительные изменения: в сообществе качественно стали преобладать диатомовые водоросли, в то время как ранее лидирующую позицию по разнообразию занимала группа зеленых водорослей (Владимирова, 1947; Стройкина, 1952; Мешкова, 1962; Казарян, 1979; Легович, 1979; Никулина, Мнацаканян, 1984; Гамбарян, 2001; Овсепян, 2013). Состав фитопланктона дополнили новые для пелагиали водоема виды почти из всех групп водорослей, которые ранее встречались в реопланктоне водосборного бассейна или в перифитоне озера, а некоторые виды в озере были обнаружены впервые (Овсепян, 2013; Novsepyan et al., 2013, 2014). Характерно было отсутствие или незначительная встречаемость многих видов, присущих доминантному комплексу фитопланктона предыдущих периодов. В частности, выявилось значительное уменьшение роли зеленой водоросли *Binuclearia lauterbornii* (Schmidle) Proschkina-Lavrenko, которая занимала положение прочного доминанта в период повторного понижения уровня воды озера (Гамбарян, 2001). С другой стороны, наблюдавшееся в последние годы увеличение роли некоторых представителей фитопланктона, которые в отдельные сезоны того или иного периода исследований играли важную роль в жизни сообщества, дают основание предполагать возможную обратимость протекающих в озере процессов. В период 2005–2009 гг. были также отмечены межгодовые изменения фитопланктона. Так, в июле 2006 г. в пелагиали было зарегистрировано “цветение” воды индикатором эвтрофирования — синезеленой *Aphanizomenon flos-aquae* L. Ralfs f. *flos-aquae*, когда в поверхностном слое воды его численность достигла 23.5 млн. кл./л (Овсепян и др., 2010; Овсепян, 2013). В дальнейшем такого массового развития синезеленых водорослей в глубоководных районах водоема нами не обнаруживалось, однако в прибрежных частях озера и бухтах это явление носило периодический характер. В том же 2006 г. в доминантном комплексе осеннего планктона повысилась роль впервые обнаруженного вида из группы зеленых — *Scenedesmus obtusus* Meyen, который в ноябре в Большом Севане занял доминантное положение по биомассе. В дальнейшем обнаружение этого вида носило эпизодический характер, либо он вовсе отсутствовал. Начиная с 2007 г. отмечено уменьшение численности и биомассы планктонных водорослей в октябре, в то время как в предыдущие два года в этом месяце наблюдался второй пик количественного развития фитопланктона. Кроме того, с 2007 г. в годовом цикле зеленые водоросли по количественным показателям заняли лидирующую позицию. Все это говорит в пользу нестабильности протекающих в экосистеме процессов и динамичности перестроек качественной и количественной представленности основных групп планктонных водорослей.

Комплексные гидробиологические исследования озера выявили важные изменения во всем комплексе планктонных организмов. Известно, что на развитие и распределение планктона оказывает влияние множество факторов, среди которых важное значение имеют морфометрические характеристики водоема, а также контроль снизу и сверху. Отмечено, что ранее решающей для зоопланктона озера была роль первичных продуцентов, а в отношениях с рыбой приоритетными были планктонные беспозвоночные (Симонян, 1991). Так, значительное сокращение продукции зоо-

\* А. А. Овсепян, Т. Г. Хачикян

Институт гидроэкологии и ихтиологии Научного центра Зоологии и гидроэкологии НАН РА, Армения, 0014, г. Ереван, ул. Паруйра Севака, 7, e-mail: asterionella@rambler.ru, tkhachikyan@mail.ru

планктона в 1981–1985 гг. вследствие резкого снижения уровня трофии стало основной причиной гибели части популяции сигов, падения их упитанности, средней массы и плодовитости (Симонян, 1991). Также рядом исследований было показано, что снижение численности рыб приводит к уменьшению первичной продукции, активной реакции воды, увеличению прозрачности, изменению структуры фито- и зоопланктона, доминирующего комплекса видов планктонных ракообразных и возрастанию их средней массы (Гиляров, 1991; Гладышев и др., 2006; Садчиков, 2007; Bartell, Kitchell, 1978; Brooks, Dodson, 1965; Hrbáček, 1962; Stenson et al., 1978).

При затоплении временных водоемов побережья вследствие повышения уровня воды оз. Севан, образовании новых прогреваемых участков мелководий, в составе зоопланктона появились виды, характерные для временных водоемов и разнотипных мелководий. Эти виды живут в самых разнообразных условиях, отдавая предпочтение более мелководным, эвтрофным и временным водоемам. Так, с 2011 г. в озере лидирующее положение заняла *Daphnia (Stenodaphnia) magna* Straus, массовому развитию которой способствовал минимальный “контроль сверху” и благоприятные трофические условия (Герасимов, Крылов, 2012; Крылов и др., 2013 а, 2015).

В данном разделе описаны особенности и тенденции развития фитопланктона пелагиали оз. Севан в условиях продолжающегося повышения уровня воды и перестройки элементов планктонного сообщества.

Материал собирали на глубоководных станциях № 4 в Малом Севане и № 22 и 24 в Большом Севане (рис. 2.1.6), отбирая воду с 4-х горизонтов: поверхность, 10 м, 20 м (30 м для МС) и придонный слой.

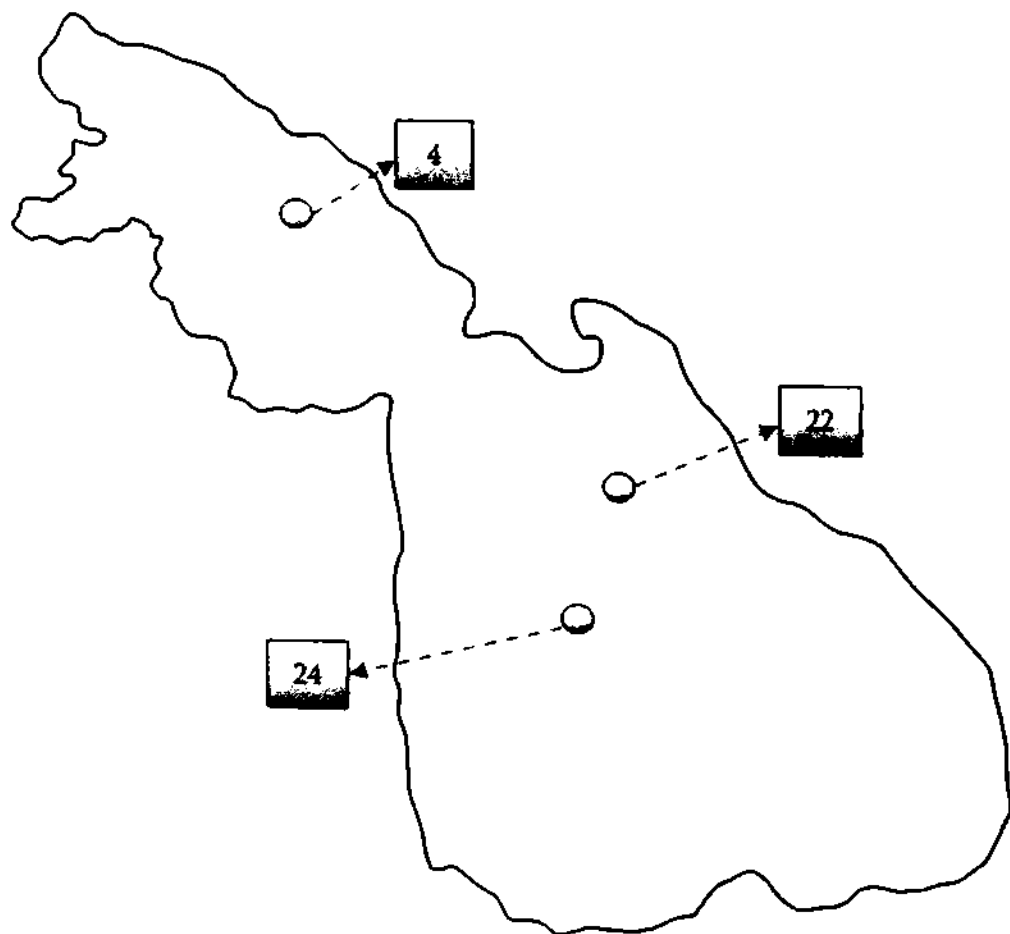


Рис. 2.1.6. Пункты постоянных сборов фитопланктона оз. Севан в 2010–2014 гг.

Нужно отметить, что в 2010 г. пробы отбирались в марте, апреле, июне и октябре в Малом Севане, в апреле и октябре — в Большом, в 2011 г. — в апреле, июле, октябре и ноябре в Малом, в июле и октябре — в Большом Севане. В 2012–2014 гг. отбор проб фитопланктона носил эпизодический характер: в 2012 г. в обеих частях озера пробы собраны в июне и октябре, в 2013 г. — в июле и октябре в Большом Севане и только в октябре — в Малом, а в 2014 г. — в июне и октябре в обеих частях озера.

В 2010–2014 гг. в пелагиали оз. Севан зарегистрировано 132 таксона фитопланктона рангом ниже рода (табл. 2.1.4). Наибольшее разнообразие было отмечено в 2010 г. (96 видов), наиболее бедно видовой состав был представлен в 2014 г. (36 видов). Это может быть следствием не только произошедших в озере изменений за эти годы, но также разницы частоты отбора проб: именно в 2010 г. было отобрано их наибольшее количество, что могло способствовать обнаружению большего количества видов водорослей.

Таблица 2.1.4. Видовой состав фитопланктона пелагиали оз. Севан в 2010–2014 гг.

№	Таксон	2010	2011	2012	2013	2014
I	Bacillariophyta					
1.	<i>Achnanthes lanceolata</i> (Brebisson) Grun.	+	+	+	+	+
2.	<i>A. minutissima</i> Kütz.	+	+	–	–	+
3.	<i>A. taeniata</i> Grun.	+	+	+	+	–
4.	<i>A. coffeaeformis</i> (C. Agardh) Kütz.	–	+	–	–	–
5.	<i>A. ovalis</i> Kütz. var. <i>ovalis</i>	+	+	+	+	–
6.	<i>Asterionella formosa</i> Hass.	–	+	–	–	–
7.	<i>Bacillaria paradoxa</i> J.F. Gmelin	–	–	–	+	–
8.	<i>Campylodiscus chypeus</i> Ehr.	–	–	–	+	–
9.	<i>Ceratoneis arcus</i> Kütz.	+	+	+	–	–
10.	<i>Cocconeis placentula</i> var. <i>euglypta</i> Ehr.	+	+	+	+	+
11.	<i>Cyclotella comta</i> (Ehr.) Kütz.	+	+	–	–	–
12.	<i>C. meneghiniana</i> Kütz.	+	+	+	–	–
13.	<i>C. kuetzingiana</i> Thw.	+	+	+	+	+
14.	<i>C. stelligera</i> Cl et Grun.	+	+	+	+	+
15.	<i>Cymbella cistula</i> (Hempr.) Grun.	–	–	–	+	–
16.	<i>C. lanceolata</i> (Ehrbg.) V. Heurck.	–	–	+	+	+
17.	<i>C. prostrata</i> (Berk.) Cl.	+	–	–	+	–
18.	<i>C. tumida</i> (Bréb.) V.H.	–	–	–	+	–
19.	<i>C. ventricosa</i> Kütz.	+	+	–	+	+
20.	<i>Diatoma hiemale</i> (Lyngb.) Heib.	–	–	–	+	+
21.	<i>D. vulgare</i> Bory var. <i>vulgare</i>	+	+	+	+	–
22.	<i>Dydimosphaenia</i> sp.	+	–	–	–	–
23.	<i>Eunotia</i> sp.	+	–	–	–	–
24.	<i>Fragilaria capucina</i> Desm. var. <i>capucina</i>	+	+	+	+	+
25.	<i>F. crotonensis</i> Kitt.	+	+	+	+	–
26.	<i>F. construens</i> (Ehr.) Grun.	+	+	+	+	+
27.	<i>F. pinnata</i> Ehr.	–	–	–	+	–
28.	<i>Gomphonema angustatum</i> Grun.	–	–	–	–	+
29.	<i>G. olivaceum</i> (Lyngb.) Kütz.	+	+	+	+	–
30.	<i>Hantzschia amphioxys</i> (Ehr.) Grun.	–	–	–	+	–
31.	<i>Gyrosigma</i> sp.	+	–	–	–	–
32.	<i>Licmophora</i> sp.	–	+	+	–	–
33.	<i>Melosira granulata</i> (Ehr.) Ralfs var. <i>granulata</i>	+	+	+	+	+
34.	<i>M. islandica</i> O. Müll	–	+	–	–	+
35.	<i>M. italica</i> Ehr. Kütz.	+	–	+	–	–

Таблица 2.1.4. (продолжение)

№	Таксон	2010	2011	2012	2013	2014
36.	<i>M. moniliformis</i> (O. Müll.) Ag.	–	+	–	+	–
37.	<i>Meridion circulare</i> (Grev.) Ag.	+	–	–	+	–
38.	<i>Navicula bacilliformis</i> Grun.	–	+	–	–	–
39.	<i>N. cryptocephala</i> Kütz.	–	–	+	+	–
40.	<i>N. directa</i> W. Sm.	+	–	+	–	–
41.	<i>N. gastrum</i> (Ehr.) Kütz.	+	–	–	+	–
42.	<i>N. gracilis</i> Ehr.	+	–	+	+	–
43.	<i>N. peregrina</i> (Ehr.) Kütz.	+	–	–	+	–
44.	<i>N. placentula</i> (Ehr.) Kütz.	–	+	–	–	–
45.	<i>N. radiosa</i> Kütz.	+	+	+	–	–
46.	<i>N. rhyncocephala</i> Kütz.	+	–	–	+	–
47.	<i>N. salinarum</i> Grun.	+	–	–	–	–
48.	<i>N. tuscula</i> (Ehr.) Grun.	–	–	–	+	–
49.	<i>Neidium productum</i> (W. Smith) Cleve	+	–	+	–	–
50.	<i>Nitzschia dissipata</i> (Kütz.) Grun.	+	–	+	–	–
51.	<i>N. hungarica</i> Grun.	–	+	–	–	–
52.	<i>N. subtilis</i> (Kütz.) Grun.	+	+	–	–	–
53.	<i>Opephora martyi</i> (Héribaud-Joseph) Round	+	–	–	–	–
54.	<i>Pinnularia microstauron</i> (Ehr.) Cl.	–	–	–	+	–
55.	<i>P. viridis</i> (Nitzsch.) Ehr.	+	+	+	–	–
56.	<i>Rhoicosphenia curvata</i> Kütz. Grun.	+	+	+	+	+
57.	<i>Stauroneis anceps</i> Ehr.	–	–	–	+	–
58.	<i>Stephanodiscus astraea</i> (Ehr.) Grun.	+	+	+	+	+
59.	<i>S. hantzschii</i> Grun.	+	+	–	+	–
60.	<i>Surirella ovata</i> Kütz.	+	+	–	–	–
61.	<i>S. robusta</i> Ehr. var. <i>splendida</i> (Ehr.) V.H.	–	–	–	+	–
62.	<i>Synedra acus</i> Kütz.	–	–	–	+	–
63.	<i>S. ulna</i> (Nitzsch.) Ehr.	+	+	+	–	–
64.	<i>S. vaucheriae</i> (Kütz.) Kütz.	–	+	–	–	–
65.	<i>Tabellaria fenestrata</i> (Lyngb.) Kütz.	+	–	–	–	–
66.	<i>T. flocculosa</i> (Roth) Kütz.	–	+	+	+	–
II	Chlorophyta					
1.	<i>Ankistrodesmus acicularis</i> (Al. Braun)	+	+	+	+	+
2.	<i>A. angustus</i> Bern.	+	+	–	+	–
3.	<i>A. falcatus</i> (Corda) Ralfs	+	+	+	+	+
4.	<i>A. fusiformis</i> Corda ex Korshikov	+	+	–	–	–
5.	<i>A. longissimus</i> (Lemm.) Willie	+	–	–	–	–
6.	<i>A. spiralis</i> (Turn.) Lemm	+	+	–	+	–
7.	<i>Ankyra ancora</i> f. <i>issajevii</i> (Kissel.) Fott	–	+	+	+	+
8.	<i>A. ocellata</i> (Korshikov) Fott	–	+	+	+	–
9.	<i>Binuclearia lauterbornii</i> Schmidle	+	+	+	–	–
10.	<i>Botryococcus braunii</i> Kütz.	+	+	+	+	+
11.	<i>Chlamydomonas</i> sp.	+	–	–	–	–
12.	<i>Closterium aciculare</i> T. West	+	+	–	–	–
13.	<i>Coelastrum microporum</i> Nag.	+	+	–	+	–
14.	<i>Cosmarium humile</i> var. <i>striatum</i> (Boldt) Schmidle	+	+	–	+	–
15.	<i>Crucigenia quadrata</i> Morr.	+	+	+	+	+
16.	<i>Dictyosphaerium ehrenbergianum</i> Naegeli	+		+	+	+
17.	<i>D. pulchellum</i> Wood. var. <i>pulchellum</i>	+	+	+	+	+
18.	<i>Elakatothrix</i> sp.	+	–	+	–	–

Таблица 2.1.4. (продолжение)

№	Таксон	2010	2011	2012	2013	2014
19.	<i>Euastrum oblongum</i> Ralfs	-	-	-	+	-
20.	<i>Kirchneriella obesa</i> (West) Schmidle	+	-	-	+	-
21.	<i>Mougeotia</i> sp.	-	+	-	-	-
22.	<i>Oocystis lacustris</i> Chod.	+	+	-	+	+
23.	<i>O. borgei</i> Snow	+	-	-	-	-
24.	<i>O. parva</i> W. et G.S. West	+	-	-	-	-
25.	<i>O. pusilla</i> Hansg.	+	+	+	-	-
26.	<i>O. romboidea</i> Fott	+	-	-	-	-
27.	<i>O. solitaria</i> Wittr.	+	+	-	+	-
28.	<i>O. submarina</i> Lagerh.	+	-	-	-	-
29.	<i>Pediastrum boryanum</i> (Turp.) Menegh.	+	+	-	-	-
30.	<i>Scenedesmus acuminatus</i> (Lagerh.) Chod var. <i>acuminatus</i>	+	+	-	-	-
31.	<i>S. apiculatus</i> (West & G.S. West) Chod.	-	-	-	+	-
32.	<i>S. parvus</i> (G.M. Smith) Bourrelly	-	+	-	-	-
33.	<i>S. quadricauda</i> (Turp.) Breb.	+	-	-	+	+
34.	<i>Scenedesmus</i> sp.	+	-	-	-	-
35.	<i>Schroederia</i> sp.	+	-	-	-	-
36.	<i>Sphaerocystis schroeteri</i> Chod.	-	+	-	-	-
37.	<i>Staurostrum chaetoceros</i> (Schroed.) Smith	+	-	-	-	-
38.	<i>S. gracilis</i> Ralfs	+	-	-	-	-
39.	<i>Tetraedron minimum</i> (A. Br.) Hansg.	+	-	-	+	+
40.	<i>Westella botryoides</i> (W. West) De Wild	+	+	+	-	-
41.	<i>Willea irregularis</i> (Wille) Schmidle	+	-	-	-	-
III	Cyanophyta					
1.	<i>Anabaena flos-aquae</i> (Lingb.) Bréb.	+	+	+	+	-
2.	<i>A. cylindrica</i> Lemm.	-	+	+	-	-
3.	<i>A. spiroides</i> var. <i>crassa</i> Lemm.	+	-	-	-	-
4.	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> L. Ralfs <i>flos-aquae</i>	+	-	+	+	+
5.	<i>Aphanothece clathrata</i> W. et. G.S. West <i>f. clathrata</i>	+	+	+	+	+
6.	<i>A. stagnina</i> (Spleng.) B.-Peters et Geitl.	+	+	+	+	+
7.	<i>Dactylococcopsis raphidioides</i> Hansg.	+	+	+	+	-
8.	<i>Gloeocapsa limnetica</i> (Lemm.) Hollerb.	+	+	+	-	-
9.	<i>G. minor</i> (Kützing) Hollerb.	-	-	-	-	+
10.	<i>Merismopedia tenuissima</i> Lemm.	+	-	-	+	+
11.	<i>Microcystis aeruginosa</i> (Kütz.) Elenk.	+	+	+	+	+
12.	<i>M. pulvereae</i> (H.C. Wood) Forti	+	+	-	+	+
13.	<i>Nostoc verrucosum</i> Vauch. ex Bornet & Flahault	+	+	+	-	-
14.	<i>Oscillatoria chlorina</i> Gom.	-	-	-	+	-
15.	<i>O. limnetica</i> Lemm.	+	+	-	+	-
16.	<i>Phormidium foveolarum</i> Gom.	+	+	-	-	+
17.	<i>Spirulina</i> sp.	+	-	-	-	-
IV	Dinophyta					
1.	<i>Ceratium hirundinella</i> (O.F. Müller)	+	-	-	-	-
2.	<i>Peridinium</i> sp.	+	-	-	-	+
V	Xanthophyta					
1.	<i>Tribonema</i> sp.	+	-	-	-	-
VI	Euglenophyta					
1.	<i>Euglena acus</i> var. <i>acus</i> Ehr.	-	-	+	-	-

Таблица 2.1.4. (продолжение)

№	Таксон	2010	2011	2012	2013	2014
2.	<i>Phacus pleuronectes</i> (O.F. Müller) Dujardin	+	+	+	+	—
3.	<i>Phacus</i> sp.	+	+	+	—	+
4.	<i>Trachelomonas hispida</i> (Perty) Stein Emend. Defl.	+	+	+	+	+
5.	<i>Trachelomonas</i> sp.	+	+	+	—	—
Всего		96	73	54	69	36

Следует отметить, что в олиготрофный период исследователи отмечали наличие от 26 (Владимирова, 1947) до 29 (Стройкина, 1952) собственно планктонных видов. К.С. Владимировой (1947) приведен список, состоящий из 250 таксонов, при этом автор разделил всю микрофлору оз. Севан на три группировки: собственно-планктические (16%), тихо-планктические (бентические — 83.2%) и пассивно-планктические (0.8%) виды. Как отмечает В.Г. Стройкина (1952), в задачу ее исследования входило изучение количественного развития фитопланктона, обитающего в открытой части озера, поэтому принимались во внимание только собственно-планктонные формы, а случайно попавшие в планктон бентические виды не учитывались, что усложняет сравнение с результатами других исследователей. Можно предположить, что такой подход автором применялся исходя из того, что именно планктонные виды играли важную роль в жизни сообщества, являясь массовыми видами. Среди приведенных В.Г. Стройкиной 29 видов, около 52% были представители зеленых водорослей, на втором месте — диатомовые — 27.6%. Другой важной характерной чертой олиготрофности озера был бедный видовой состав синезеленых водорослей, доля которых составляла около 14% общего количества видов.

В период 1956–1958 гг. Т.М. Мешковой (1962) отмечено наличие 36 собственно планктонных видов водорослей, среди которых 64% составляли представители зеленых, на втором месте также были диатомовые водоросли (17%), на третьем — синезеленые (11%). Автором отмечены качественные изменения по сравнению с результатами К.С. Владимировой, а именно отсутствие ряда видов (*Eudorina elegans*, *Volvox globator*, *Pediastrum duplex*, *Crucigenia rectangularis* и т.д.) из группы зеленых водорослей, встречавшихся в основном в бухтах и заливах. Также представлены изменения по сравнению с результатами исследований В.Г. Стройкиной: имелся ряд видов, которые ранее не указывались — *Characium issaevi*, *Ch.* sp., *Oocystis submarina*, *Crucigenia quadrata*, *Dictyosphaerium pulchellum*, *Ankistrodesmus lacustris*, *A. convolutus* из зеленых водорослей и *Microcystis pulvereae* из синезеленых. В то же время в списке Т.М. Мешковой отсутствовали некоторые ранее указанные виды: *Oocystis crassa*, *Merismopedia glauca* и *M. tenuissima*.

Наиболее яркие изменения фитопланктона наблюдались в высокопродуктивные 1960–1970-е гг., когда уровень воды понизился на 17 м. В первую очередь это было связано с появлением в 1964–1965 гг. *Anabaena flos-aquae* и *A. lemmermannii* (Легович, 1979), а также включением в состав фитопланктона *Aphanizomenon flos-aquae* в 1974 г. (Парпаров, 1979), которые вызывали бурное “цветение” воды. Отмечено также обогащение видового состава других отделов водорослей. Так, в 1966 г. в группе диатомовых зарегистрирован новый вид *Melosira granulata*, в 1968 г. — *Fragilaria crotonensis*, в 1970 г. среди зеленых водорослей обнаружен варитет *Oocystis solitaria* v. *pachyderma*, в 1973 г. — синезеленый вид *Nodularia spumigena*. А.Г. Казарян (1979) отметила включение в состав фитопланктона озера представителей зеленых водорослей *Scenedesmus bijugatus*, *Closterium* sp., *Mougeotia* sp. и *Coelastrum microporum* в 1976 г., часть которых перешла в озеро из бухт



(Владимирова, 1939), а часть — *Melosira italica* и *Ankistrodesmus angustus* — присущи загрязненным водоемам. Ссылаясь на не опубликованные данные Н.А. Легович и Т.М. Мешковой, автор к этому списку добавила также *Oocystis pelagica* и *Oedogonium* sp. из зеленых, *Microcystis* sp. и *Gleocapsa* sp. из синезеленых, *Synedra* sp. из диатомовых водорослей.

Позднее важным изменением в фитопланктоне озера стало появление в 1983 г. зеленой водоросли *Binuclearia lauterbornii* (Мнацаканян, 1984). В период 1979–1983 гг. отмечено наличие 97 видов водорослей (Никулина, Мнацаканян, 1984), среди которых наибольшую долю (70%) составляли типично планктонные формы. Наиболее разнообразной была группа зеленых — 44 вида, на втором месте находились диатомовые — 29, а синезеленые представлены 18 видами.

В период стабилизации уровня оз. Севан — 1990–1991 гг. — отмечено наличие только 30 собственно планктонных форм, а основным компонентом сообщества были зеленые водоросли (Микаелян, 1996).

В период повторного понижения уровня озера среди обнаруженных 97 видов водорослей наибольшее число таксонов было у группы зеленых — 35, количество видов диатомовых и синезеленых водорослей составляло соответственно 21 и 8. Из общего числа 54 вида относились к планктонным формам (Гамбарян, 2001).

Таким образом, многолетнее изучение фитопланктона оз. Севан показало, что до периода повторного понижения уровня воды в водоеме качественно преобладали зеленые, на втором месте были диатомовые, далее — синезеленые водоросли. По имеющимся данным, из жизненных форм доминировали планктонные виды. Однако из-за отсутствия полного списка водорослей для некоторых периодов, невозможно проследить полную картину изменений качественной представленности отдельных групп водорослей, можно только предположить, что их доля в общем разнообразии имела аналогичную картину с таковой до этапа повышения уровня воды, в то время как на современном этапе качественное доминирование от группы зеленых перешло диатомовым: в период 2005–2009 гг. нами обнаружено 162 вида водорослей, 51% из которых были диатомовые, 33% — зеленые и 9.8% — синезеленые водоросли.

В 2010–2014 гг. также наиболее разнообразно представлена группа диатомовых водорослей, на втором месте — зеленые (рис. 2.1.7). Обогащение видового состава в период повышения уровня воды (2005–2014 гг.) произошло за счет включения ряда бентических и перифитонных форм: представители родов *Navicula*, *Cymbella*, *Achnanthes*, *Pinnularia*, видов *Ceratoneis arcus*, *Amphora coffeaeformis*, *Aphanothece stagnina*, а также некоторых планктонных форм — *Cyclotella stelligera*, *Fragilaria capucina*, *F. construens* и т.д. Большинство из этих видов встречались в составе фитопланктона впадающих в Севан рек (Hovsepyan et al., 2013, 2014), прибрежных районов озера, особенно из пунктов наблюдения “Новое озеро” и “Затопленный участок” (см. раздел 2.1.1). Следует отметить отсутствие в последние годы зеленой водоросли *Scenedesmus obtusus*, которая, как отмечалось ранее (Овсепян, 2013), впервые была обнаружена в 2005 г., а в следующий год вошла в доминантный комплекс, но в дальнейшем потеряла свое значение вплоть до полного выпадения из состава сообщества (этот вид встречается лишь на станциях “Новое озеро” и “Затопленный участок” (см. раздел 2.1.1)). В то же время новые для озера виды — *Aphanothece stagnina* из синезеленых, *Fragilaria capucina*, *F. construens*, *Cyclotella stelligera* из диатомовых, а также *Phacus* sp. и *Trachelemonas hispida* из эвгленовых — в последние годы стали постоянными компонентами сообщества.



Рис. 2.1.7. Качественная представленность основных групп фитопланктона в 2010–2014 гг.

Согласно литературным данным (Толмачев, 1974; Onipchenko, 2002), устойчивой характеристикой для анализа флор является родовой коэффициент — отношение числа видов, обитающих на исследуемой территории, к числу родов, к которым они принадлежат. Высокий родовой коэффициент может быть обусловлен тем, что некоторые экологические условия благоприятны для развития какой-либо таксономической группы водорослей и внутри сообщества близкие виды из одного рода могут разделяться по экологическим нишам. Напротив, низкий родовой коэффициент может свидетельствовать о том, что виды, относящиеся к одному и тому же роду, конкурируют между собой сильнее, чем виды из разных родов. Таким образом, родовой коэффициент может служить косвенным показателем интенсивности конкуренции близкородственных видов. Наиболее высокий родовой коэффициент в сообществе оз. Севан за исследованный период имели роды *Navicula* (11), *Cymbella* (5), *Melosira*

(4), *Cyclotella* (4), *Fragilaria* (4), *Nitzschia* (3), *Synedra* (3) и *Achnanthes* (3) из группы диатомовых, *Oocystis* (7), *Ankistrodesmus* (6) и *Scenedesmus* (5) из группы зеленых и *Anabaena* (3) из синезеленых водорослей. Получается, что для таких бентосных форм, как Навикула, Цимбелла, Ницшия, Синедра, Ахнантес в современный период в пелагиали имеются благоприятные жизненные условия, при которых близкие виды не конкурируют между собой. Это может быть результатом жизнедеятельности зоопланктона, в частности Cladocera, которые, как отмечают исследователи (Крылов и др., 2015), приводит к увеличению прозрачности воды, количества регенерируемых биогенных веществ и снижению количества планктонных первичных продуцентов. Эти явления могут вызвать контуризацию (бентификацию) водоема (Протасов, 2011): организмы бентоса, перифитона, а также макрофиты на акватории как минимум до глубин трофогенного слоя получают преимущества над планктонными сообществами, т.е. значительная часть продукционно-деструкционных процессов переходит в подсистемы, связанные с субстратом.

Из обнаруженных нами 132 видов водорослей 31 отмечался в озере во все годы, выступая в качестве постоянных компонентов планктона, однако лишь незначительная их часть была включена в список массовых форм: 14 принадлежало группе диатомовых водорослей, 8 — зеленых, 7 — синезеленых и 2 — эвгленовых.

Абсолютное большинство (от 87.5 до 96.0%) зарегистрированных видов по географическому распространению были космополитами, что может быть связано с постоянно изменяющимися условиями в экосистеме, когда преимущество получают виды с широким экологическим диапазоном. Во все годы преобладали планктонно-бентосные формы водорослей, что говорит в пользу динамичного перехода условий обитания, которые оптимальными оказываются для промежуточных форм (табл. 2.1.5).

По сапробности лидирующую позицию занимали  $\beta$ -мезосапробные виды (табл. 2.1.5), что может свидетельствовать о средней органической нагрузке на водоем. Наибольшая доля  $\beta$ -мезосапробов зарегистрирована в 2014 г. — 41%, в то время как в 2011 г. их вклад составлял 27%. Наименьшим оказался вклад полисапробных видов: единственный полисапроб — *Oscillatoria chlorina* — из синезеленых водорослей был зарегистрирован в 2013 г. Небольшой вклад имели также ксеносапробные, олигоксеносапробные и  $\alpha$ - $\beta$ -мезосапробные виды. Следует отметить, что оценка сапробности видов водорослей, а также расчет количества жизненных форм нами проводились на основе системы С.С. Бариновой с соавт. (2006), в то время как ранее руководствовались системой А.В. Макрушина (1974) или другими изданиями, в которых указывали только основные категории жизненных форм без учета промежуточных (например, планктонно-бентосных). Так, по системе А.В. Макрушина в период 2005–2009 гг. 77 видов из общего списка были планктонные, 44 — бентосные, 10 — перифитонные, а для 32 видов жизненная форма не была установлена, в то время как согласно системе С.С. Бариновой, для того же периода планктонными были 34 вида, бентосными — 39, планктонобентосными — 38, а 1 вид являлся почвенным и бентосным, 50 — неизвестными. Согласно системы А.В. Макрушина, в 2010–2014 гг. планктонных видов было 53, бентосных — 23, перифитонных — 7, неизвестных — 49.

Аналогичная ситуация имеет место и при сравнении степени сапробности и географического распространения видов водорослей: по А.В. Макрушину в 2005–2009 гг. неизвестных было 95,  $\beta$ -мезосапробных — 32,  $\alpha$ - $\beta$ -мезосапробных — 10,  $\alpha$ -мезосапробных — 7; по С.С. Бариновой — неизвестных — 75,  $\beta$ -мезосапробных — 26,  $\beta$ -олигосапробных — 11,  $\alpha$ - $\beta$ -мезосапробных — 11, олигосапробных — 9,  $\beta$ - $\alpha$ -сапробных — 7. Из этого следует, что для объективного сравнения ранее получен-

ных данных с современными результатами, необходимо проведение детальной обработки предыдущих данных.

**Таблица 2.1.5.** Эколого-географическая характеристика водорослей (над чертой — количество видов, под чертой — доля (%)) (Барина и др., 2006)

Группа	2010 г.	2011 г.	2012 г.	2013 г.	2014 г.	Группа	2010 г.	2011 г.	2012 г.	2013 г.	2014 г.
По распространению						По степени сапробности					
К	69/96	52/93	35/87.5	55/94.8	30/94	х	3/4.3	1/1.7	2/4.8	5/9.4	1/3
А-а	2/3	1/1.7	2/5	-	-	о-х	4/5.7	4/7	3/7.1	2/3.7	2/6.3
Г	1/1	2/3.6	2/5	2/3.4	2/6	о	6/8.6	7/12.5	6/14.3	5/9.4	4/12.5
А, к	-	1/1.7	1/2.5	1/1.7	-	о-β	10/14.2	4/7	3/7.1	7/13.2	5/15.6
Всего	72/100	56/100	40/100	58/100	32/100	о-α	8/11.4	6/10.7	4/9.5	3/5.7	1/3
По местообитанию						х-β	-	1/1.7	-	-	-
П	22/27.8	18/28	12/27	15/24	8/23.5	β	22/31.4	15/27	14/33.3	17/32	13/41
Б	22/27.8	15/23.4	11/25	20/32.2	5/14.7	β-о	8/11.4	9/16	3/7.1	5/9.4	3/9.3
П-Б	33/41.7	29/45.3	20/45.4	26/42	19/55.8	β-α	5/7.1	4/7	4/9.5	5/9.4	2/6.3
Б-П	1/1.2	1/1.5	-	-	1/3	α-β	4/5.7	5/8.9	3/7.1	3/5.7	1/3
П-Б, П	1/1.2	-	-	-	1/3	р	-	-	-	1/1.8	-
Э	-	1/1.5	1/2.3	1/1.6	-	Всего	70/100	56/100	42/100	53/100	32/100
Всего	79/100	64/100	44/100	62/100	34/100						

К — космополитные, А-а — аркто-альпийские, Г — голарктические, А, к — альпийские, космополитные; П — планктонный, Б — бентосный, П-Б — планктонобентосный, Б, П — бентосный, почвенный, П-Б, П — планктонно-бентосный, почвенный, Э — эпифит; х — ксеносапроб, о-х — олиго-ксеносапроб, о — олигосапроб, о-β — олиго-бетта-мезосапроб, х-β — ксено-бетта-мезосапроб, о-α — олиго-альфа-мезосапроб, β — бетта-мезосапроб, β-о — бетта-олиго-мезосапроб, β-α — бетта-альфа-мезосапроб, α-β — бетта-альфа-мезосапроб, р — полисапроб.

Важной характеристикой состояния сообщества является также доля разных групп планктонных водорослей в общей численности и биомассе фитопланктона. При естественном режиме озера в течение вегетационного периода наибольшее значение имели диатомовые водоросли, тогда как группа зеленых занимала второе место (Владимирова, 1947; Стройкина, 1952). В дальнейшем, в условиях эвтрофирования водоема (даже в высокопродуктивные годы) продолжалось количественное превалирование диатомовых водорослей (Мешкова, 1962; Казарян, 1979; Легович, 1979; Парпаров, 1979). Однако, начиная со второй половины 1980-х гг., лидирующую позицию заняли зеленые водоросли (Раграгов, 1990), что наиболее ярко было выражено в период повторного понижения уровня воды (Гамбарян, 2001). В 2005–2009 гг. между группами зеленых и диатомовых водорослей наблюдались межгодовые вариации доминирования. В 2005 г. в обеих частях озера наибольший вклад в общую численность вносили зеленые водоросли, а по биомассе они преобладали только в Малом Севане, в Большом — диатомовые. В 2006 г. в обеих частях по численности доминировали диатомовые водоросли, по биомассе — зеленые. Начиная с 2007 г. группа зеленых заняла позицию прочного доминанта как по численности, так и по биомассе.

В 2010–2014 гг. наблюдался частый переход количественного доминирования от одной группы к другой, в двух частях озера иногда наблюдалось неоднородное развитие, в результате чего вклад основных групп фитопланктона отличался как в сезонном, так и в годовом разрезе. Так, в 2010 г. в озере продолжали доминировать

зеленые водоросли, субдоминантную позицию в Малом Севане занимала группа диатомовых, в Большом — синезеленых. В следующем году доминирование перешло к диатомовым, на втором месте были зеленые водоросли. В 2012 г. преобладали зеленые водоросли, субдоминантное положение занимали синезеленые. В 2013–2014 гг. в Малом Севане преобладали диатомовые водоросли, а в Большом по численности лидирующую позицию занимали синезеленые водоросли, по биомассе — зеленые. Таким образом, из-за нестабильности протекающих в озере процессов в фитопланктоне не наблюдалось постоянного доминирования какой-либо группы водорослей.

Количественная представленность фитопланктона в 2010–2014 гг. также имела свою межгодовую динамику. Детальное описание особенностей развития фитопланктона в 2010–2011 гг. приведено в опубликованных ранее работах (Овсепян, 2012; Овсепян, Гамбарян, 2013), поэтому в данном разделе они представлены кратко. Максимальные среднегодовые количественные показатели зарегистрированы в 2010 г., что может быть связано с включением в общие значения ранневесенних данных — периода первого пика развития водорослей (рис. 2.1.8).

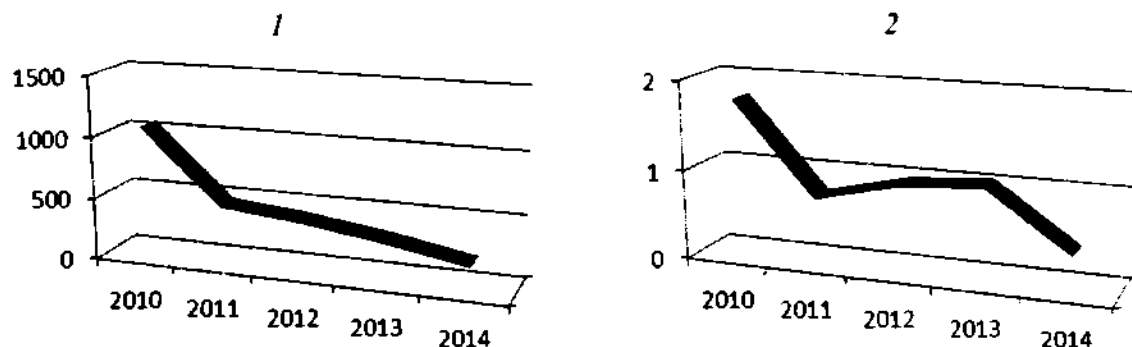


Рис. 2.1.8. Динамика среднегодовых количественных показателей фитопланктона в 2010–2014 гг. 1 — численность (тыс. кл./л), 2 — биомасса (г/м³).

В дальнейшем среднегодовая численность снижалась, а наиболее близкая к 2010 г. (1.77 г/м³) среднегодовая биомасса зарегистрирована в 2013 г. (1.03 г/м³) (рис. 2.1.8). В 2010 и 2013 гг., по принятой шкале трофности (Трифенова, 1990; Снитко, 2004), по биомассе фитопланктона озеро характеризовалось как мезотрофное, в остальные годы величина биомассы соответствовала показателям, характерным для олиготрофных озер. При низкой численности относительно высокий показатель биомассы в 2013 г. был связан со значительным развитием представителей рода *Navicula* (бентических форм) в осенний сезон.

Следует отметить, что средние за вегетационный период величины численности и биомассы служили важным показателем изменений фитопланктона озера в разные периоды наблюдений. При естественном режиме озера среднегодовая биомасса фитопланктона составляла 0.58 г/м³ (Стройкина, 1952). В конце 1950-х гг., когда уровень воды был снижен на 12 м, отмечено увеличение биомассы до 1.03 г/м³ (Мешкова, 1962). В 1976 г., согласно результатам А.Г. Казарян (1979), рассчитанная счетно-объемным методом биомасса была сравнима с показателями эвтрофных озер, в то время как по наблюдениям А.С. Парпарова (1979), в 1975–1976 гг. в условиях “цветения” воды представителями рода *Anabaena* и *Aphanizomenon flos-aquae*, биомасса фитопланктона, определенная по концентрации хлорофилла “а”, достигала 8.6 г/м³, что приближается к нижнему порогу показателя эвтрофных озер (10 г/м³). В дальнейшем исследователи отмечали уменьшение средней биомассы по сравнению с высокопродуктивными годами, хотя в 1979–1981 гг. наблюдалось некоторое

ее увеличение — 1.36, 2.37, 3.3 г/м<sup>3</sup> соответственно (Никулина, Мнацаканян, 1984). В период повторного понижения уровня воды средняя биомасса водорослей составляла 5.2 г/м<sup>3</sup> (Гамбарян, 2001), а на этапе повышения уровня воды наблюдается тенденция ее уменьшения (Овсепян, 2013). Так, в 2005–2009 гг. средняя биомасса составляла 3.6 г/м<sup>3</sup>, что соответствует показателю мезотрофных вод, а в последние годы отмечены показатели, характерные для олиготрофных вод (Трифенова, 1990; Снитко, 2004).

Сезонное развитие фитопланктона также имело межгодовые различия. В 2010 г. зарегистрирована весенняя вспышка развития водорослей: по биомассе — в марте в Малом Севане, по численности — в апреле в Большом. Вспышка была обусловлена бурным развитием центрических диатомовых: *Stephanodiscus astrae* и представителей рода *Cyclotella* (*C. kuetzingiana*, *C. stelligera*) (Овсепян, 2012, 2013), значительна была также роль представителей рода *Oocystis* (*O. lacustris*, *O. elliptica*, *O. parva*, *O. solitaria*), а также *Crucigenia quadrata* из зеленых водорослей и *Aphanothece clathrata* из синезеленых (рис. 2.1.9, 2.1.10). Весенние пробы этого года сделали возможным проследить характерный для севанского фитопланктона весенний максимум за счет развития диатомовых водорослей, что было присуще озеру до периода повторного понижения уровня воды (Владимирова, 1947; Стройкина, 1952; Мешкова, 1962; Казарян, 1979; Мнацаканян, 1984; Никулина, Мнацаканян, 1984). 2010 г. отличался также осенней вспышкой развития зеленых водорослей (рис. 2.1.9, 2.1.10), в частности, увеличением роли нитчатой формы *Binuclearia lauterbornii*. Этот вид впервые был обнаружен в озере в 1983 г. (Мнацаканян, 1984), а в период повторного понижения, как уже отмечалось, часто занимал монодоминантное положение, составляя иногда до 98% общей численности и биомассы фитопланктона (Гамбарян, 2001). Нужно сказать, что до октября 2010 г. Бинуклеария обнаруживалась в малых количествах и не играла значительной роли в сообществе. В осеннем планктоне 2010 г. весомый вклад имели также зеленые водоросли *Dictyosphaerium ehrenbergianum*, *Oocystis* spp., индикатор эвтрофирования *Aphanizomenon flos-aquae* из группы синезеленых, а также диатомовые *Cyclotella* spp. и *Melosira italica*.

В 2011 г. максимальные количественные характеристики фитопланктона отмечены в апреле за счет бурного развития центрических диатомовых (рис. 2.1.11, 2.1.12) при доминировании представителей рода *Cyclotella*, *Stephanodiscus astrae* var. *minutula* и *S. hantzschii* (Овсепян, Гамбарян, 2013). Из группы зеленых водорослей заметный вклад в количественные показатели вносили *Binuclearia lauterbornii*, *Oocystis* spp. и *Crucigenia quadrata*. Диатомовые водоросли *Cyclotella* spp. и *Fragilaria* spp. были субдоминантами соответственно по численности и биомассе. В Большом Севане в октябре наибольшего развития достигали диатомовые водоросли, субдоминантами выступали зеленые водоросли по численности и эвгленовые по биомассе. Доминировали представители рода *Fragilaria*, на втором месте были виды рода *Cyclotella*, значительна была также доля эвгленовой водоросли *Phacus* sp. В ноябре увеличилась доля диатомовых водорослей, на втором месте были синезеленые. Доминантный комплекс сообщества составляли виды рода *Cyclotella*, *Aphanothece clathrata*, выделялись также *Dictyosphaerium pulchellum*, *Oocystis* spp. и *Botryococcus braunii*.

В летнем фитопланктоне Малого Севана ведущее положение заняли зеленые водоросли, наблюдалось увеличение доли синезеленых водорослей, доминантный комплекс составили зеленые *Ankistrodesmus* spp. и *Oocystis* spp., а также синезеленая водоросль *Aphanothece clathrata*. В другой части озера доминантной группой были диатомовые водоросли, субдоминантами выступили зеленые. Из отдельных видов

доминантное положение по численности заняли виды рода *Cyclotella*, на втором месте был *Aphanotheca clathrata*, а по биомассе доминировала зеленая водоросль *Scenedesmus microporum*.

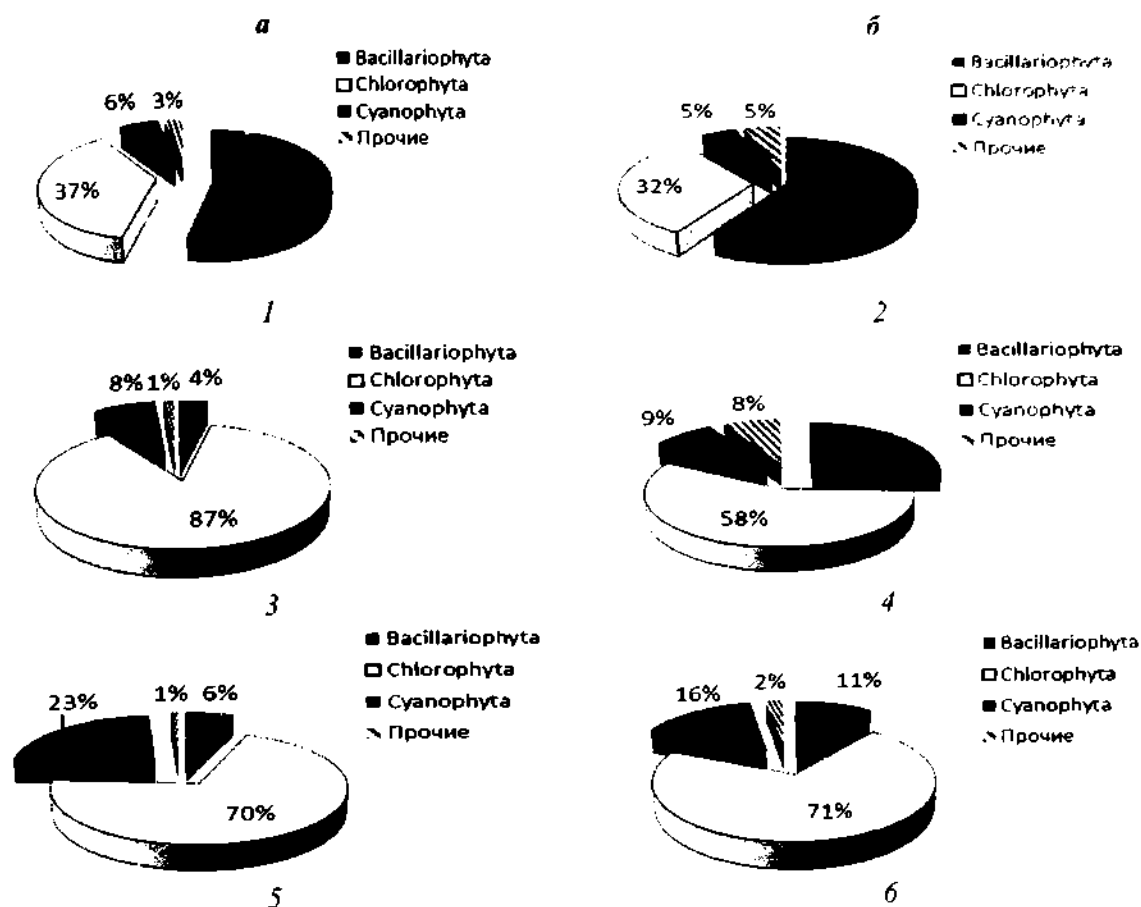


Рис. 2.1.9. Соотношение групп фитопланктона (в столбце а — по численности, в столбце б — по биомассе) в Малом Севане в разные сезоны 2010 г. 1, 2 — весна; 3, 4 — лето; 5, 6 — осень.

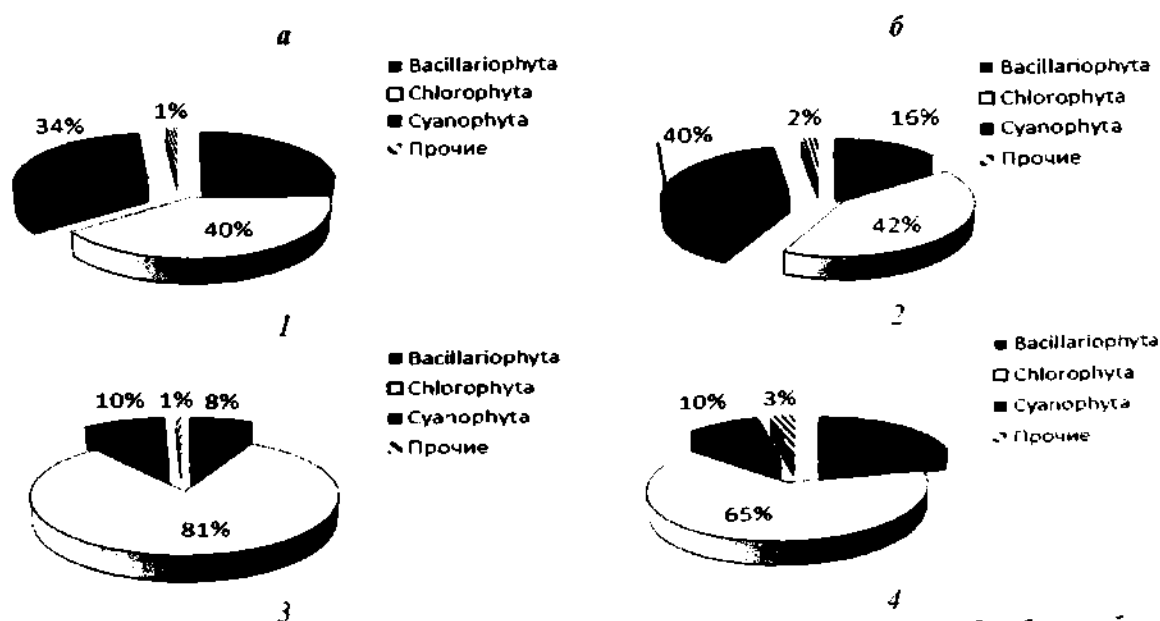


Рис. 2.1.10. Количественное соотношение (в столбце а — по численности, в столбце б — по биомассе) групп фитопланктона в Большом Севане в разные сезоны 2010 г. 1, 2 — весна; 3, 4 — лето.

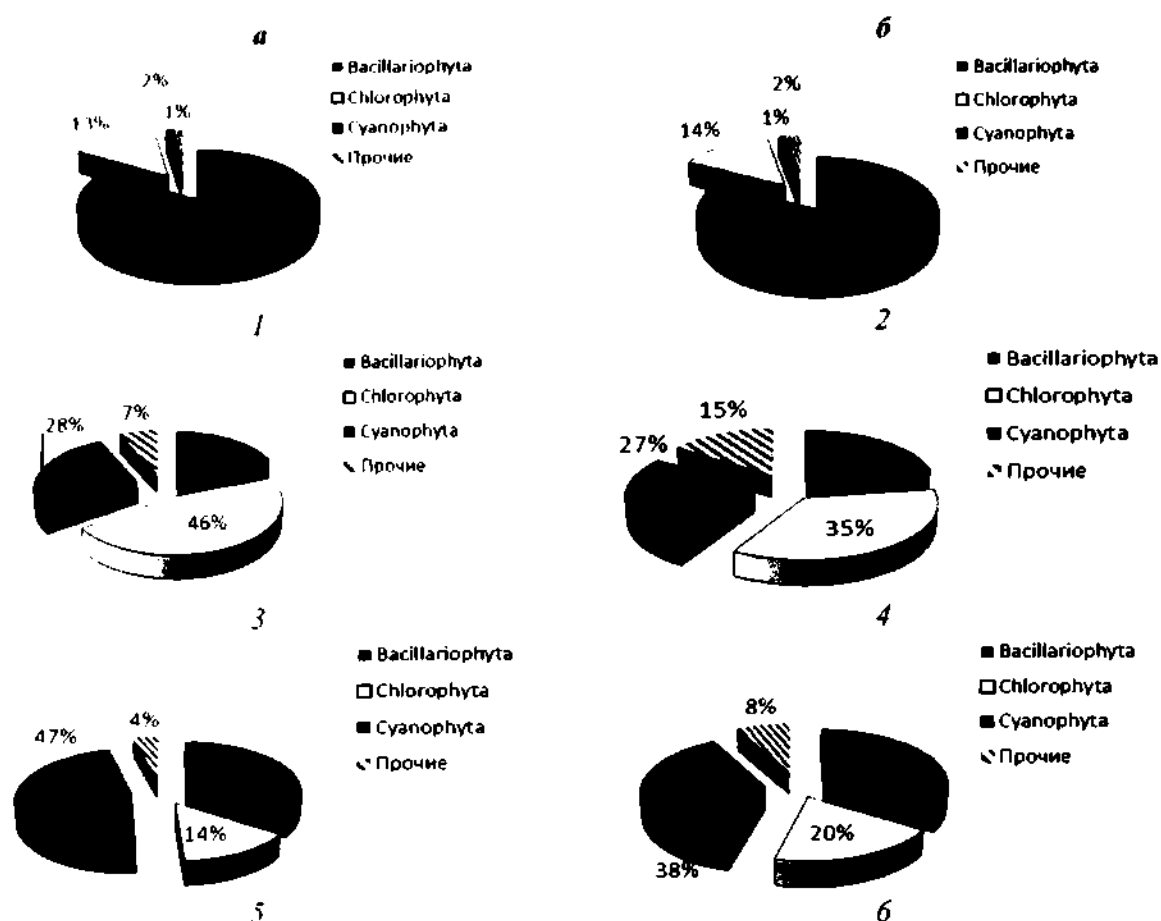


Рис. 2.1.11. Количественное соотношение (в столбце а — по численности, в столбце б — по биомассе) групп фитопланктона в Малом Севане в разные сезоны 2011 г. 1, 2 — весна; 3, 4 — лето; 5, 6 — осень.

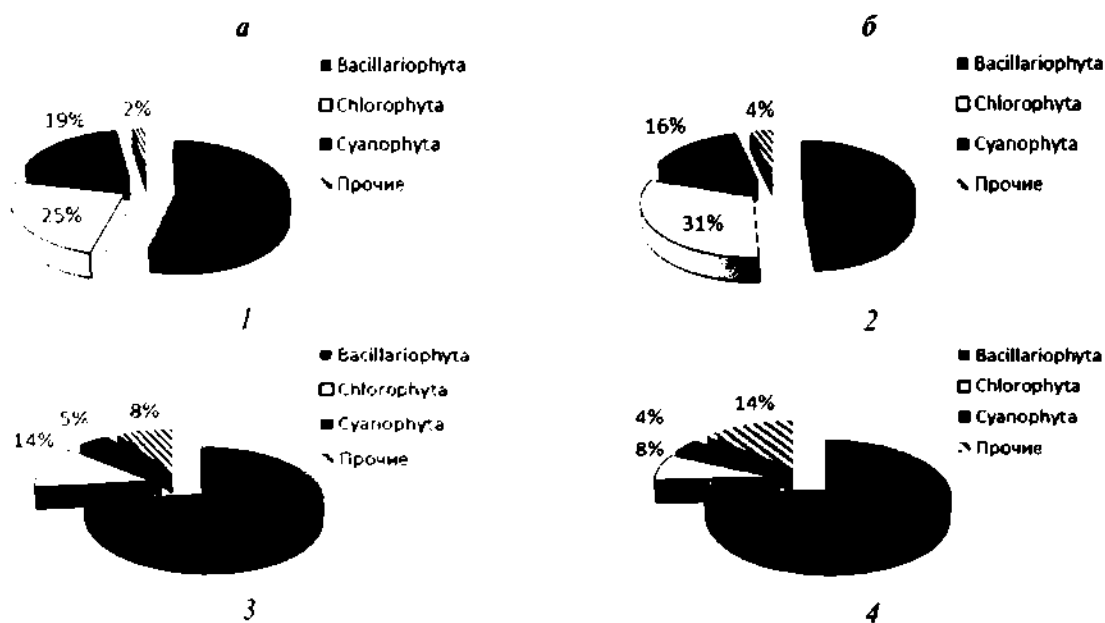


Рис. 2.1.12. Количественное соотношение (в столбце а — по численности, в столбце б — по биомассе) групп фитопланктона в Большом Севане в разные сезоны 2011 г. 1, 2 — лето, 3, 4 — осень.



В отличие от предыдущих лет, в октябре 2011 г. в озере не наблюдалось резкого спада количественных показателей фитопланктона, но в ноябре количество планктонных водорослей заметно уменьшилось. По сравнению с 2010 г., в озере значительно сократилось количество нитчатой *Binuclearia lauterbornii*. В октябре в Малом Севане ведущее положение занимали синезеленые водоросли, субдоминантами выступили диатомовые. Среди отдельных видов наибольшее значение имел представитель синезеленых *Microcystis aeruginosa*. Из той же группы *Anabaena flos-aquae* вместе с *A. cylindrica* имели равную долю в общей численности, что и доминантный вид, однако их вклад в общую биомассу был незначительным.

В 2012 г. наибольшим разнообразием отличались роды *Cyclotella*, *Fragilaria*, *Navicula*, *Cymbella*, *Melosira* из диатомовых водорослей, *Ankistrodesmus* из зеленых и *Anabaena* из синезеленых водорослей. Следует отметить выпадение представителей рода *Oocystis*, которые всегда были постоянными компонентами фитопланктона озера (Владимирова, 1947; Стройкина, 1952; Мешкова, 1962; Никулина, Мнацаканян, 1984), а начиная с 1970-х гг. в отдельные сезоны (Казарян, 1979) вносили весомый вклад в общие количественные показатели и отличались высоким разнообразием. В 2012 г. представитель *Oocystis* единично встречался в июне в придонном горизонте Большого Севана. В том же месяце в незначительном количестве в слое 0–10 м в Малом Севане регистрировался другой представитель зеленых — *Crucigenia quadrata*. Этот вид в озере встречается с олиготрофного периода, однако увеличение его количества наблюдается со второй половины 1950-х гг. (Мешкова, 1962), и по 2011 г. он занимал прочное положение в планктонном сообществе.

В июне 2012 г. в озере наблюдалась вспышка развития зеленых протококковых водорослей — представителей рода *Ankyra* (*A. anchora*, ранее известная как *Characium yssaevi* и *A. ocellata*). Увеличение доли этих видов в озере, также, как и доли *Ankistrodesmus falcatus* и *A. lacustris*, наблюдалось в период 1956–1958 гг. (Мешкова, 1962), что, по мнению автора, было связано с обогащением воды детритом. Максимальный вклад вносили зеленые водоросли, субдоминантом выступали синезеленые (рис. 2.1.13). Из отдельных видов преобладали представители рода *Ankyra* (*Characium*), составлявшие в общей численности и биомассе 73 и 78% соответственно, на втором месте были представители рода *Ankistrodesmus* — 15 и 8% соответственно. Количественные характеристики фитопланктона в Большом Севане несколько уступали таковым в Малом, значительно больше была доля диатомовых водорослей (рис. 2.1.14), которые по биомассе выступали в качестве субдоминантов. По численности на втором месте были синезеленые водоросли. Доля представителей рода *Ankyra* здесь составляла 65% от общей численности и 75% от общей биомассы. Вклад субдоминантов составлял 15 и 8% соответственно.

В октябре численность фитопланктона в Малом Севане была ниже, чем в Большом Севане, а биомассы почти не различались. В фитопланктоне Малого Севана ведущую роль играли синезеленые водоросли (рис. 2.1.13). По биомассе группа диатомовых незначительно уступала доминантной группе, а по численности занимала субдоминантное положение. Среди отдельных видов наибольшее значение имел *Aphanothece clathrata* (31 и 26% от общей численности и биомассы соответственно). На втором месте по численности были представители рода *Cyclotella* (14%), а по биомассе — *Melosira granulata* (21%). В Большом Севане в октябре также доминировали синезеленые водоросли, вклад диатомовых в общую численность и биомассу составлял соответственно 28 и 24% (рис. 2.1.14). Как и в Малом Севане, здесь наибольшее значение имел *Aphanothece clathrata* (31 и 28%), на втором месте был

другой представитель синезеленых — *Microcystis aeruginosa* (29 и 26%). В группе диатомовых водорослей значительна была доля представителей рода *Cyclotella* и *Melosira granulata*. В отличие от Малого, в Большом Севане наблюдалось развитие потенциально токсичных представителей синезеленых водорослей: *Anabaena flos-aquae*, *A. cylindrica*, которые составляли 19% общей численности, однако не имели значительного вклада в общую биомассу.

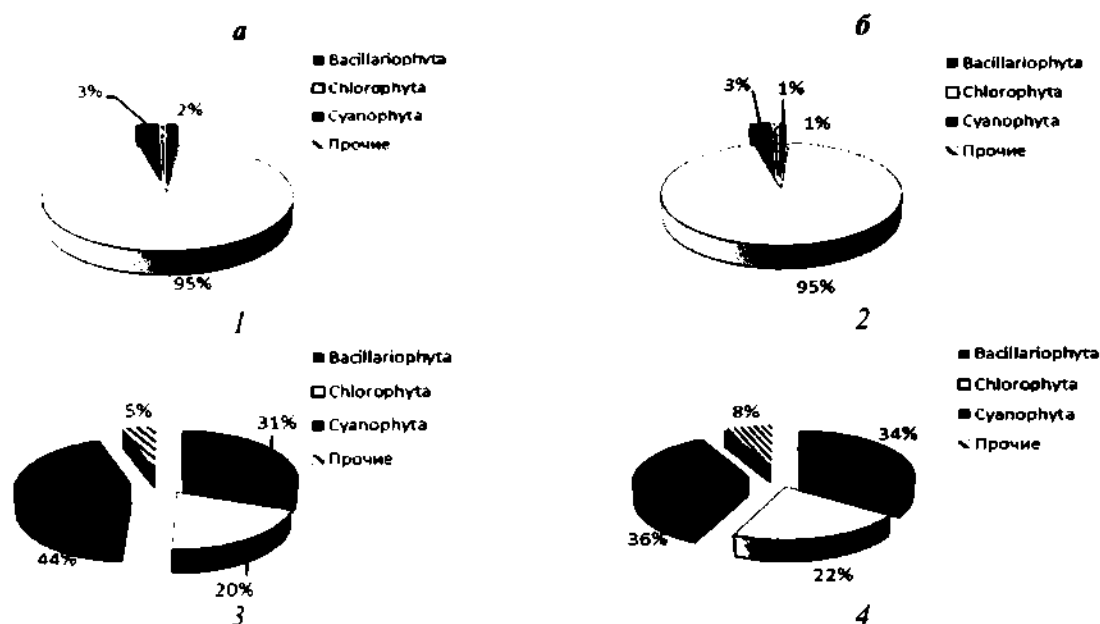


Рис. 2.1.13. Количественное соотношение (в столбце а — по численности, в столбце б — по биомассе) групп фитопланктона в Малом Севане в разные сезоны 2012 г. 1, 2 — лето, 3, 4 — осень.

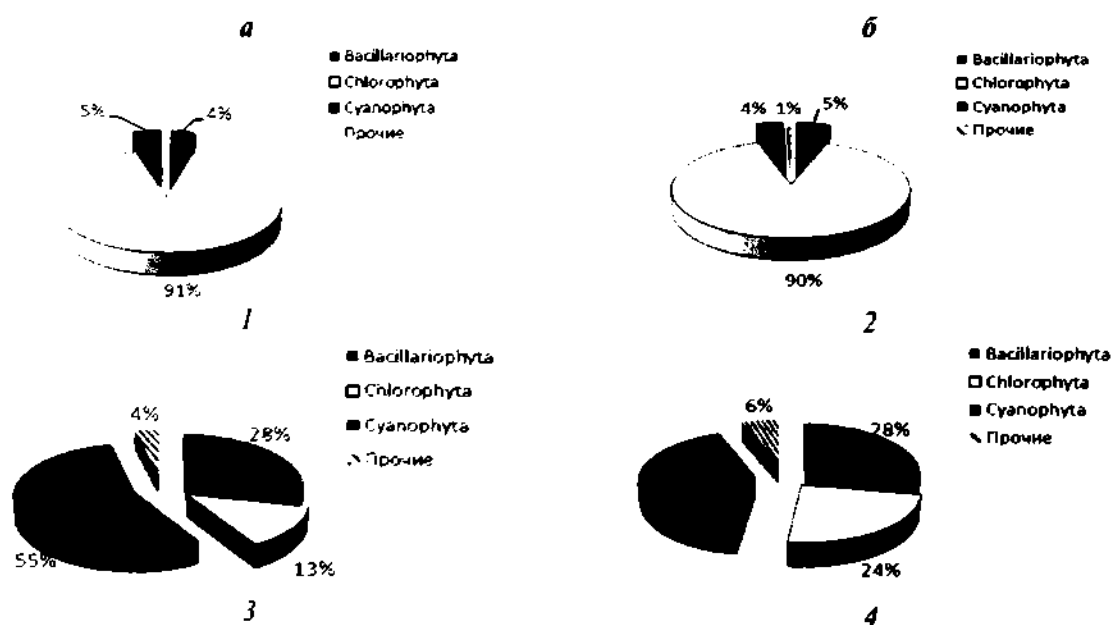


Рис. 2.1.14. Количественное соотношение (в столбце а — по численности, в столбце б — по биомассе) групп фитопланктона в Большом Севане в разные сезоны 2012 г. 1, 2 — лето, 3, 4 — осень.

В 2013 г. также наблюдалось угнетенное состояние *Crucigenia quadrata* и представителей рода *Oocystis*. Летний фитопланктон характеризовался незначительным

количественным развитием. На ст. 22 в Большом Севане численность и биомасса были в 12 и 9 раз меньше, чем в 2012 г. (56,2 тыс. кл./л и 0,15 г/м<sup>3</sup>); на ст. 24 они были больше, чем на ст. 22 (155 тыс. кл./л и 0,60 г/м<sup>3</sup>). По численности доминировали зеленые водоросли, диатомовые занимали второе место (рис. 2.1.15). В общей биомассе указанные группы имели равный вклад. Доминантным видом выступил *Aphanothese clathrata*, составивший 39 и 33% общей численности и биомассы соответственно. Характерно незначительное развитие зеленых водорослей. На ст. 24 наблюдалась иная картина: здесь зеленые водоросли преобладали по биомассе, а по численности — синезеленые. Из отдельных видов наибольший вклад в общую биомассу вносила зеленая водоросль *Dictyosphaerium pulchellum* (28%), а по численности превалировал потенциально токсичный вид *Anabaena flos-aquae* из синезеленых (30%).

В октябре количественные характеристики фитопланктона в озере увеличивались, что нарушило установленную за последние годы закономерность их снижения в этот период. Так, в Большом Севане по сравнению с летними данными в 4 раза увеличилась численность и в 3 раза — биомасса. Было ли это связано с перераспределением количества *Cladocera* (Айрапетян и др., 2014) или имело место воздействие других факторов на данном этапе судить однозначно не можем. Но следует отметить, что в 2013 г. зарегистрировано увеличение количества рыб и, следовательно, пресс на зоопланктон также должен был бы возрасти, что ярко проявилось в летний сезон. Однако в октябре было отмечено рекордное увеличение биомассы крупного зоопланктона *Daphnia magna*. Кроме того, ранее в условиях увеличения количества *Diaphanosoma brachyurum* и *Daphnia magna* регистрировалось сокращение численности и биомассы планктонных водорослей, но в октябре 2013 г. наблюдался обратный процесс. Этому могло способствовать обогащение воды фосфором, что также связано с жизнедеятельностью зоопланктона и изменением трофических условий озера (Айрапетян и др., 2014). При этом в доминантный комплекс фитопланктона вошли синезеленые водоросли, диатомовые занимали субдоминантную позицию (рис. 2.1.15). Наблюдалось увеличение доли потенциально токсичных представителей синезеленых водорослей, в частности, *Aphanizomenon flos-aquae*, который вносил наибольший вклад в общую численность (50%), однако в общей биомассе его доля была всего 9%. Представитель зеленых водорослей — *Dictyosphaerium pulchellum* — составлял максимальную долю в общей биомассе (42%), а *Ankistrodesmus acicularis* и *A. angustus* из той же группы водорослей занимали субдоминантное положение (23%). По численности на втором месте была диатомовая водоросль *Cyclotella kuetzingiana* (14%), которая вместе с *Aphanizomenon* занимала позицию второго субдоминанта по биомассе.

В Малом Севане количественные показатели превышали таковые в Большом (в 2 раза по численности и в 3 раза — по биомассе). Здесь, в отличие от Большого Севана, превалировали диатомовые водоросли (рис. 2.1.15). Наименьшее количественное развитие из основных групп фитопланктона имели синезеленые водоросли. Из отдельных видов наибольшей долей отличались диатомовые *Navicula* spp. (*N. cryptocephala*, *N. rhyncocephala* и *N. gastrum*), которые составляли 23% общей численности и 58% биомассы. Эти типично бентические гидробионты раньше в большей степени обнаруживались в основных притоках озера. Следует отметить, что увеличение доли представителей рода *Navicula* имело место и в начале 1980-х гг. (Мнацаканян, 1984). На втором месте, как и в Большом Севане, была *Cyclotella kuetzingiana* (22%), выделялись также представители рода *Ankistrodesmus* (10%). По биомассе субдоминантное положение за-

нимала зеленая водоросль *Dictyosphaerium pulchellum* (8%), а *Cyclotella kuetzingiana* выступала в качестве второй субдоминанты (5%).

Летом 2014 г. отмечено довольно бедное развитие фитопланктона, при этом количественные показатели сообщества в Большом Севане намного уступали таковым в Малом. В июле в Малом Севане преобладали зеленые водоросли, субдоминантной была группа синезеленых (рис. 2.1.16). Присущий озеру во все периоды его изучения вид зеленых водорослей — *Botryococcus braunii* — был доминантом (38% от общей численности и 42% — биомассы). Синезеленый *Aphanothece clathrata* был на втором месте (соответственно 14.5 и 15%). Вторым субдоминантом по численности был другой представитель группы синезеленых — *Phormidium foveolatum* (10.5%), выделялась также зеленая водоросль *Dictyosphaerium ehrebergianum* (9.8%) и синезеленый *Microcystis aeruginosa* (9.6%). Вторым субдоминантным видом по биомассе выступила *Melosira granulata* (12%) из диатомовых водорослей, значительным был также вклад в общую биомассу *Microcystis aeruginosa* (10%).

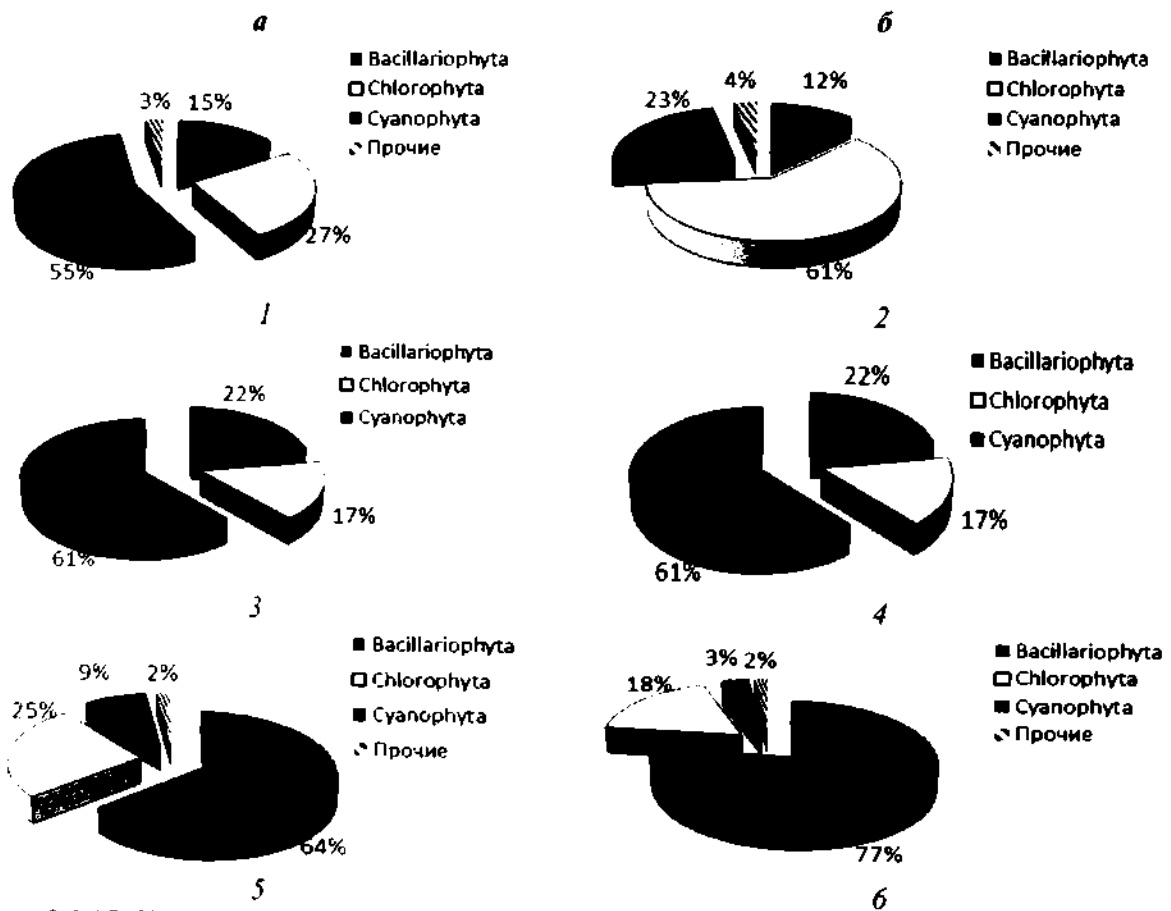


Рис. 2.1.15. Количественное соотношение (в столбце *a* — по численности, в столбце *b* — по биомассе) групп фитопланктона в Большом Севане (1–4) (усредненные данные со станций 22 и 24) и в Малом Севане (5–6) в разные сезоны 2013 г. 1, 2 — лето; 3–6 — осень.

В июле в Большом Севане доминантный комплекс несколько отличался от зарегистрированного в Малом (рис. 2.1.17): ведущую роль играла группа синезеленых водорослей, а из отдельных видов — *Aphanothece clathrata* (25 и 24% в общей численности и биомассе) и *Microcystis aeruginosa* (18 и 17.3%). Субдоминантной группой были зеленые водоросли. Характерно единичное обнаружение зеленых протококковых рода *Ankyra* (*A. anchora* и *A. ocellata*) летом 2013 и 2014 гг., в то время как в июне 2012 г. эти виды вносили наибольший вклад в количественные показатели сообщества.

Осенью численность фитопланктона увеличилась в 1.5–1.8 раза, но биомасса не претерпела существенных изменений. В обеих частях озера преобладали диатомовые водоросли, но в Малом Севане их доля была намного больше (соответственно 86 и 85%), чем в Большом (63 и 60%).

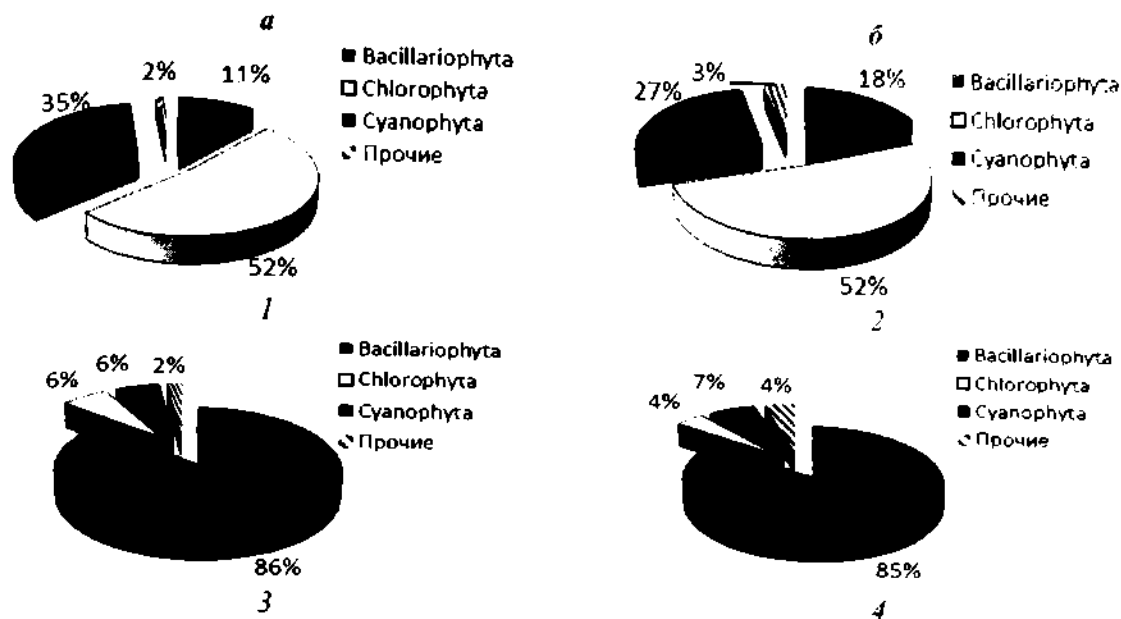


Рис. 2.1.16. Количественное соотношение (в столбце а — по численности, в столбце б — по биомассе) групп фитопланктона в Малом Севане в разные сезоны 2014 г. 1, 2 — лето; 3, 4 — осень.

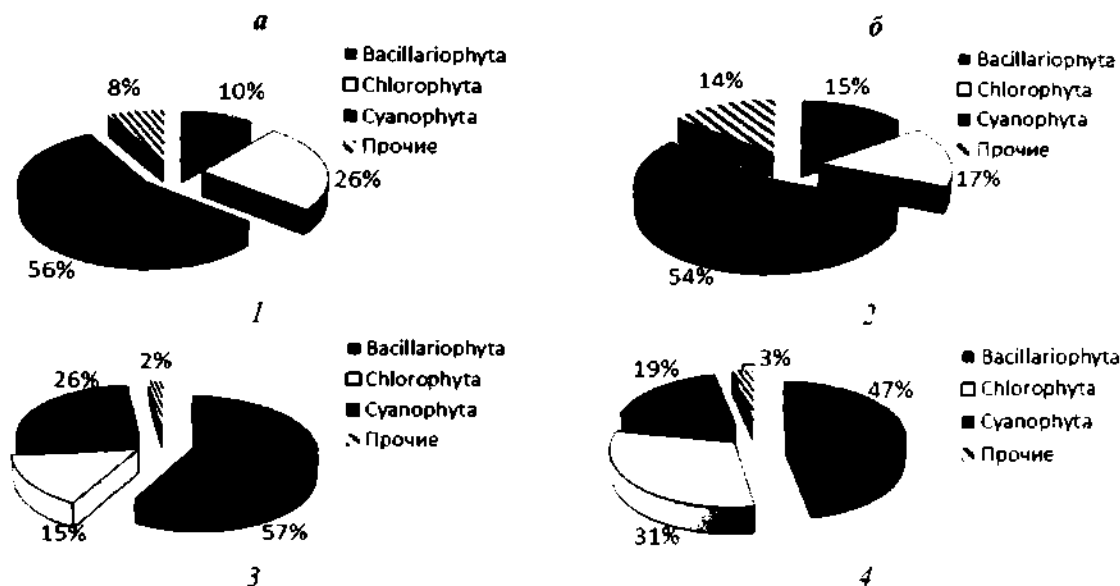


Рис. 2.1.17. Количественное соотношение (в столбце а — по численности, в столбце б — по биомассе) групп фитопланктона в Большом Севане (усредненные данные со станций 22 и 24) в разные сезоны 2014 г. 1, 2 — лето; 3, 4 — осень.

Доминантный вид *Cyclotella kuetzingiana* в Малом Севане составлял 65% общей численности и 44% — биомассы. В Большом Севане доля этого вида в общей численности и биомассе составляла соответственно 52 и 34%. Субдоминантным видом выступала диатомовая *Melosira granulata*. Следует отметить незначительное развитие прошлогоднего доминанта осеннего сезона по численности —

*Arphanizomenon flos-aquae*, который в 2014 г. лишь эпизодически встречался только в придонном горизонте.

Таким образом, с одной стороны наблюдалось сохранение позиций основных компонентов доминантного комплекса сообщества с некоторыми сдвигами доминантной и субдоминантной групп, а с другой — из года в год наблюдается замещение доминантов на уровне отделов водорослей.

Среднегодовые количественные показатели фитопланктона в 2014 г. соответствуют показателям олиготрофных озер (Трифенова, 1990; Снитко, 2005). Столь низкую биомассу ( $0.39 \text{ г/м}^3$ ) с одной стороны можно объяснить происходящими в экосистеме серьезными изменениями, особенно в ее биотическом компоненте, с другой стороны — недостаточностью первичного материала. Так, в среднегодовом показателе количества фитопланктона за последние годы отсутствовали данные за весенний сезон. Обычно данный период соответствует первому сезонному пику развития фитопланктона и отсутствие весенних данных может существенно влиять на величину среднегодовых значений. В пользу недостаточности собранного материала говорит также обнаружение небольшого количества видов водорослей. Однако стабильным остается характерное для современного периода превалирование группы диатомовых водорослей по количеству видов. Также нельзя с уверенностью констатировать отсутствие тех или иных видов, имевших важное значение в разные периоды исследования озера, т.к. не известно, исчезли ли они из состава сообщества, находятся в угнетенном состоянии или частота отбора проб не совпала с периодом их вегетации.

Однако сравнительный анализ данных, полученных в июле и октябре 2005–2009 и 2010–2014 гг. свидетельствует о наличии четко выраженной тенденции сокращения количественных характеристик фитопланктона оз. Севан. Так, в июле 2010–2014 гг. его средняя численность в Малом Севане составляла 216.1 тыс. кл./л, биомасса —  $0.60 \text{ г/м}^3$ , что было меньше, чем в 2005–2009 гг. в 4.1 и 4.3 раза соответственно; в Большом Севане средняя численность была 277.3 тыс. кл./л, биомасса —  $0.63 \text{ г/м}^3$ , что было меньше, чем в предыдущий период изучения соответственно в 2.9 и 3.4 раза. В октябре 2010–2014 гг. средняя численность фитопланктона в Малом Севане была 287.6 тыс. кл./л, биомасса —  $0.91 \text{ г/м}^3$ , в Большом Севане — 176.5 тыс. кл./л и  $0.34 \text{ г/м}^3$ , что меньше, чем в 2005–2009 гг. соответственно в 2.74 и 2.7 раза и в 10.2 и 16.4 раза.

Как уже отмечалось выше, однозначно указать причины этого явления мы не можем. Это может быть объяснено переходом водоема на более низкий трофический уровень. Однако не только о сохранении, но и о повышении трофического статуса оз. Севан свидетельствуют такие данные, как тенденция увеличения количества фосфатов в пелагиали, сокращение количества *Soropoda* и увеличение плотности и биомассы *Cladocera* (Айрапетян и др., 2014; Крылов и др., 2013). При этом необходимо учесть, что ветвистоусые ракообразные играют важную роль в регенерации фосфора в воде (скорость его экскреции может составлять в среднем ~50% скорости потребления (Peters, 1975)). Кроме того, в теле дафний азота и фосфора содержится больше, чем в диатомовых водорослях и цианобактериях (Мануйлова, 1964) и эти биогены после отмирания дафний должны стимулировать количественный прирост водорослей. Скорее всего, сокращению численности и биомассы фитопланктона способствует массовое развитие рачков-фильтраторов, которые выедают водоросли, отдавая предпочтение представителям зеленых и диатомовых, что объясняет также время от времени наблюдающееся увеличение доли потенциально токсичных синезеленых водорослей.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Особенности развития фитопланктона оз. Севан в современный период говорят в пользу частых изменений и нестабильности протекающих в водоеме процессов. В сообществе продолжается качественное превалирование диатомовых водорослей, что стало присуще озеру на этапе повышения уровня воды. Наблюдаются межгодовые переходы количественного доминирования от одной группы водорослей к другой. В частности, в 2010 г. в озере доминировали зеленые водоросли, субдоминантную позицию в Малом Севане занимали диатомовые, в Большом — синезеленые; в 2011 г. доминирование перешло к диатомовым, на втором месте были зеленые водоросли; в 2012 г. преобладали зеленые водоросли, субдоминантное положение занимали синезеленые; в 2013–2014 гг. в Малом Севане вновь господствовали диатомовые водоросли, однако в Большом Севане по численности лидирующую позицию заняли синезеленые, по биомассе — зеленые. Следовательно, в изменяющихся условиях обитания в сообществе водорослей не устанавливается определенного превосходства того или иного отдела, что было присуще предыдущим периодам: в частности, начиная с олиготрофного периода до второй половины 1980-х гг. превалировали диатомовые, а в дальнейшем — до этапа повторного понижения уровня воды — зеленые.

Происходят также частые изменения доминантов как на видовом уровне, так и на уровне таксонов более высокого ранга. В частности, отмечено временное увеличение роли зеленой водоросли *Binuclearia lauterbornii* в осеннем планктоне 2010 г., в дальнейшем она потеряла свою позицию и в последние годы обнаруживалась редко. В эти годы доминантными видами осеннего планктона были синезеленые *Microcystis aeruginosa*, *Anabaena flos-aquae*, диатомовые *Cyclotella* spp., *Fragilaria* spp., синезеленый *Aphanothece clathrata*, в 2013 г. — *Aphanizomenon flos-aquae*, *Dictyosphaerium pulchellum*, *Navicula* spp. и в 2014 г. — *Cyclotella kuetzingiana*. На уровне отделов фитопланктона осенью в 2010 г. доминировали зеленые водоросли, в 2011 г. в Малом Севане доминирование перешло к синезеленым, а в Большом — к диатомовым, в 2012 г. в обеих частях озера ведущей группой были синезеленые, которые в следующем году преобладали только в Большом Севане, в то время как в Малом превалировали диатомовые, а в 2014 г. в обеих частях озера наибольшей была доля диатомовых. Аналогичная картина частых переходов доминирования в осеннем планктоне наблюдалась и в 2005–2009 гг. (Овсепян, 2013).

Характерно выпадение из сообщества ряда видов, имевших важное значение в тот или иной период, в частности, представителей рода *Oocystis*, *Crucigenia quadrata* начиная с 2012 г., выпадение нового для пелагиали озера вида *Scenedesmus obtusus*, который был компонентом доминантного комплекса сообщества в 2006 г. и т.д. Наблюдается также непредсказуемое увеличение значения некоторых представителей фитопланктона: например, вспышка развития *Ankyra anchora* и *A. ocellata* летом 2012 г. и дальнейшее уменьшение их значения, увеличение доли бентических форм *Navicula* осенью 2013 г. в Малом Севане и т.д.

Из зарегистрированных 132 видов только 31 вид являлся постоянным компонентом планктона, однако в жизни сообщества лишь незначительная их часть играла весомую роль. По географическому распространению преобладающим были космополитные, по местообитанию — планктонно-бентосных, а по сапробности — β-мезосапробные виды. Все это говорит в пользу динамично изменяющихся условий в экосистеме, когда преимущество получают виды с широким экологическим диапазоном и промежуточные формы.



Развитие водорослей в Малом и Большом Севане имело свои различия. В двух частях озера доминантный комплекс иногда был неоднородным не только на видовом уровне, но и на уровне отделов водорослей. Две части озера отличались также по количественному развитию в идентичные сезоны. В частности, в 2010 г. по количественным показателям в разные сезоны фитопланктон Малого Севана уступал Большому, в то время как летом 2011–2012 гг., а также осенью 2013 г. и в 2014 г. в целом наблюдалась обратная картина. Ранее сравнительно высокие количественные показатели в основном отмечались в более мелководном Большом Севане (Стройкина, 1952; Мешкова, 1962; Парпаров, 1979; Казарян, 1979; Овсепян, 2013), изредка — в Малом (Никулина, Мнацаканян, 1984). Кроме того, в Большом Севане развитие видов-индикаторов эвтрофирования *Anabaena flos-aquae* и *Aphanizomenon flos-aquae* отмечено больше, чем в Малом: первый из них вызывал бурное “цветение” воды в 1960-е гг. (Легович, 1979), а также близ Чаячего острова и бухтах на этапе повышения уровня воды озера (Овсепян и др, 2010). “Цветение” воды вторым видом наблюдалось в середине 1970-х гг. (Парпаров, 1979), нами также отмечено в 2006 г. (Овсепян и др. 2010; Овсепян, 2013). Таким образом, при благоприятных условиях может иметь место повторение картины высокопродуктивных 1960–1970-х гг.

По величинам среднегодовой биомассы фитопланктона (Трифорова, 1990; Снитко, 2005) в 2010 и 2013 гг. озеро характеризовалось как мезотрофный водоем, а 2011, 2012 и 2014 гг. — олиготрофный. Однако снижение численности и биомассы водорослей после 2010 г. в большей степени определялось не изменением трофического статуса, а контролем со стороны планктонных ветвистоусых ракообразных. В отдельные сезоны увеличение биомассы связано со значительным развитием бентических форм рода *Navicula*. Это, наряду с высоким родовым коэффициентом ряда бентических форм может свидетельствовать о начавшейся бентификации или контуризации оз. Севан.

### 2.1.3. ФИТОПЛАНКТОН ПРИТОКОВ ОЗЕРА СЕВАН\*

Площадь водосборного бассейна оз. Севан, которая составляет 1240 км<sup>2</sup>, имеет довольно обширную сеть рек. В озеро впадает около 30 водотоков, начало берет один — р. Раздан. Активизация антропогенной деятельности на водосборе, особенно в 70-е гг. прошлого столетия, является одной из причин эвтрофирования оз. Севан за счет поступления в водоем аллохтонного органического вещества.

Деятельность на водосборе всегда прямо или косвенно влияет на эвтрофирование озер. Оценка экологического статуса водосбора оз. Севан по состоянию гидробионтов, в частности, по количественным и качественным показателям автотрофного звена, является одним из условий управления процессами эвтрофикации озер. В настоящей работе сделана попытка количественно выразить уровень загрязнения водосбора и связать последний с качеством вод данных водотоков, оцененных по состоянию фитопланктона.

В вегетационные периоды 2008–2011 гг. проводились ежемесячные исследования фитопланктона основных притоков оз. Севан (Хачикян, 2013). Дальнейшие исследования фитопланктона были проведены в летние сезоны 2012–2014 гг.

Отбор проб был проведен на трех участках (1 — верхнее течение, вблизи истока; 2 — среднее течение; 3 — нижнее течение (устье)) рек Личк, Дззнагет, Гаварагет, Макенис, Варденик, Аргичи и Масрик. Сбор, консервирование и обработка водорослей проводились по стандартной методике (Абакумов, 1983). Для выяснения видовой принадлежности водорослей использовались различные определители (Макиновска, 2013; Гамбарян, 2014; Heinz, Streble, 2001; Царенко, 1990; Прошкина-Лавренко, 1968; Киселев, 1953). Количественный анализ проб проводили в камере Нажотта ( $V = 0.1$  мл.) при 3-х кратном ее заполнении. Биомассу вычисляли на основании индивидуальных объемов клеток каждого вида фитопланктона в пробе. Удельная масса водорослей принималась за 1. Биомасса  $i$ -го вида просчитывалась по формуле:  $B_i = N_i \times V_i$ , где  $B_i$  — биомасса  $i$ -ого вида;  $N_i$  — его численность;  $V_i$  — средний объем клетки. Качество воды рек оценивалось по шкале сапробности Пантле-Букк (Pantle, Buck, 1955) в модификации Сладечека (Sladecsek, 1973). Параллельно измеряли температуру (°C) и скорость течения (м/с) воды.

Исследовались наиболее значимые для оз. Севан притоки, два из которых впадают в Малый Севан — Дззнагет и Гаварагет, остальные в Большой Севан — Личк, Макенис, Варденик, Аргичи и Масрик (табл. 2.1.6). Гидрология бассейна оз. Севан выражается особенностями гидрографии рек, характеристикой стока, водного режима и питания рек, весеннего половодья, стока взвешенных наносов, термического и ледового режима рек и водным балансом бассейна (Оганесян, 1994).

Фитопланктон основных притоков оз. Севан до 1990 г. был изучен слабо (Оганесян, 1994). В период 1990–1991 гг. был исследован видовой состав и количественные изменения фитопланктона основных притоков, где было выявлено 125 видов планктонных водорослей. В тот период в фитопланктоне рек по качественным и количественным показателям превалировала группа диатомовых водорослей. Боль-

\* Л. Р. Гамбарян, А. С. Мамян

Институт гидроэкологии и ихтиологии НЦЗГЭ НАН РА, ул. Паруйра Севака, 7, 0014 г. Ереван, Армения.  
e-mail: lus-ham@yandex.ru, a. mamyan@mail.ru

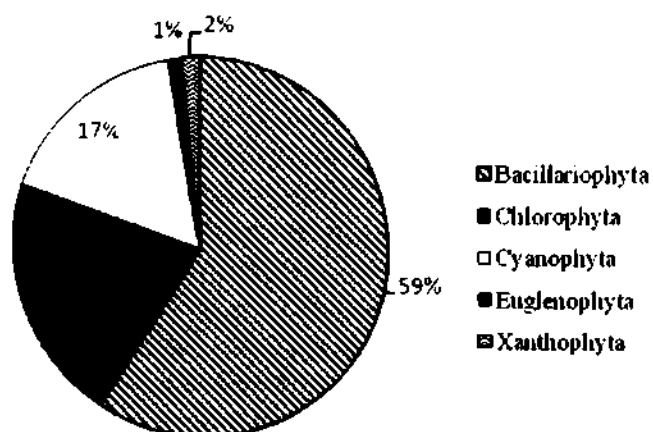
шим разнообразием по сравнению с синезелеными водорослями, отличалась группа зеленых водорослей (Худоян, 1994).

**Таблица 2.1.6.** Морфометрическая, физико-географическая и некоторые гидрологические показатели основных притоков оз. Севан (Чилингарян и др., 2002)

Река	Характеристика водосборного бассейна			Длина, км	Средний уклон русла, ‰	Среднегодовой расход воды, м³/с	Объем годового стока, млн. м³
	Площадь, км²	Средняя высота, м	Средний уклон, ‰				
Гаварагет	480	2430	133	50	29	3.8	120
Дззнагет	90.5	2220	211	22	34	1.11	35.0
Масрик	685	2310	158	69	27	3.97	125
Макенис	123	2650	174	26,3	54	1.22	38.5
Аргичи	384	2470	144	51	14	5.18	163
Варденис	116	2760	287	28	50	1.87	55.8
Личк	33.0	2060	87	8.0	37	2.21	69.7

Детальный характер изучения фитопланктона основных притоков оз. Севан относится к периоду с 2008–2011 гг. В результате исследований в фитопланктоне выявлено 184 таксона водорослей рангом ниже рода, принадлежащих 5 отделам, 8 классам и 16 порядкам. По экологической приуроченности преобладали бентосные виды, а по географической — виды-космополиты.

Основу видового богатства составляли диатомовые водоросли (Bacillariophyta), представленные 109 видами, 86% среди которых принадлежали классу Pennatorphyceae. В группе зеленых водорослей (Chlorophyta) было зарегистрировано 39 видов, синезеленых (Cyanophyta) — 31 вид, желтозеленых (Xanthophyta) — 3 вида, эвгленовых (Euglenophyta) — 2 вида (рис. 2.1.18). Около 59% обнаруженных в фитопланктоне рек водорослей — индикаторы органического загрязнения, 50% — индикаторы β-мезосапробных условий.



**Рис. 2.1.18.** Доля (%) основных групп фитопланктона притоков оз. Севан в 2008–2011 гг.

В целом, видовой состав фитопланктона рек практически не изменился относительно данных, полученных в 1990–1991 гг. Однако следует отметить, что в составе фитопланктона наблюдалось увеличение числа видов водорослей, в частности, синезеленых. Минимальное число видов водорослей зарегистрировано в 2008 г. (86 видов), максимальное — в 2011 г. (131 вид). Наибольшим видовым богатством водорослей отличались реки Масрик (117), Макенис (102), Личк (93) и Аргичи (92) (табл. 2.1.7).

# ОЗЕРО СЕВАН

**Таблица 2.1.7.** Число видов фитопланктонных водорослей обнаруженных в основных притоках озера Севан (2008–2011 гг.)

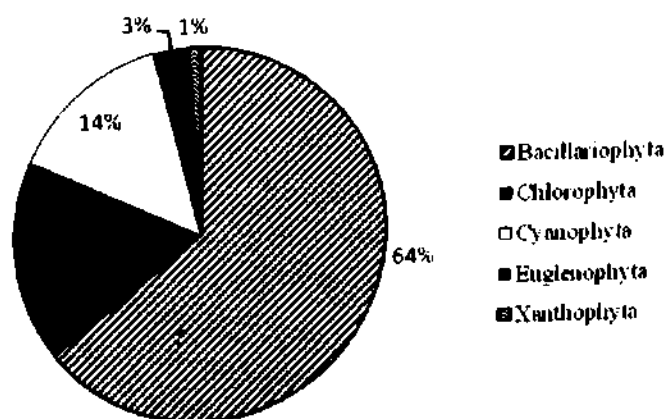
Таксон	Масрик	Макенис	Арпа	Варденик	Аргчи	Личк	Гаварагет	Дзкнагет
Bacillariophyta	82	75	44	44	62	65	54	52
Chlorophyta	22	13	6	12	17	12	9	15
Cyanophyta	12	13	10	7	12	16	8	11
Euglenophyta	–	1	–	–	1	–	–	1
Xanthophyta	1	–	–	–	–	–	–	2
Общее	117	102	60	63	92	93	71	81

Фитопланктон исследованных рек имел невысокую степень сходства, наиболее специфично были представлены водоросли тоннеля Арпа – Севан (табл. 2.1.8).

**Таблица 2.1.8.** Индекс видового сходства Жаккара для водорослевого состава фитопланктона основных притоков оз. Севан

Река	Масрик	Макенис	Арпа	Варденик	Аргчи	Личк	Гаварагет	Дзкнагет
Масрик	–	33	29	29	33	33.3	32	31
Макенис	33	–	28	28	27	33	28	30
Арпа	29	28	–	30	24	29	27	26
Варденик	29	28	30	–	31	29	27	25
Аргчи	33	27	24	31	–	33	28	28
Личк	33	33	29	29	33	–	30	30
Гаварагет	32	28	27	27	28	30	–	33
Дзкнагет	31	30	26	25	28	30	33	–

В летние сезоны 2012–2014 гг. в составе фитопланктона выявлено 98 видов водорослей, из которых 63 — диатомовые, 17 — зеленые, 14 — синезеленые, 1 — желтозеленые, 3 — эвгленовые (рис. 2.1.19).



**Рис. 2.1.19.** Доля (%) основных групп фитопланктона притоков оз. Севан в 2012–2014 гг.

Наибольшим богатством видов отличался род *Navicula* — 15, род *Cymbella* включал 5 видов, а *Melosira*, *Pinnularia*, *Gomphonema* и *Fragilaria* — по 3. Наиболее часто в составе планктона встречались *Navicula gracilis*, *N. distans*, *Diatoma vulgare*.

*D. hiemale*, *Ceratonies arcus*. Среди зеленых водорослей максимальным богатством отличался род *Scenedesmus*, в составе которого отмечено 5 видов, среди которых наиболее часто встречались *S. quadricauda*, *S. acutus* и *Ankistrodesmus falcatus*. В группе синезеленых водорослей сравнительно высоким разнообразием отличались роды *Oscillatoria* (10), *Phormidium* (4), *Anabaena* (7) и *Spirulina* (4), преобладали *Spirulina platensis*, *S. abbreviate*, *Microcystis aeruginosa*, а вид *Aphanothece clathrata* являлся постоянным представителем планктона.

Среди выявленных видов водорослей превалировали индикаторы  $\beta$ -мезосапробных условий — 41.5%, в то время как индикаторы олиго- $\beta$ -мезосапробных вод составляли 24.5%, олигосапробных — 9.4%, ксеносапробных — 5.6%,  $\beta$ - $\alpha$ -мезосапробных — 3.7%.

Следовательно, всего за время наших исследований в составе фитопланктона обследованных рек обнаружено 198 видов планктонных водорослей (табл. 2.1.9, 2.1.10), среди которых 56% — диатомовых, 17% — синезеленых, 22% — зеленых, 2% — желтозеленых и 3% — эвгленовых. Преобладание группы диатомовых водорослей — закономерность для реопланктона многих исследованных рек Армении (Степанян, 2009; Даниелян, 2009; Мамян, 2013).

Таблица 2.1.9. Видовой состав притоков оз. Севан в 2008–2014 гг.\*

Таксон	Река**							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Bacillariophyta								
1 <i>Achnanthes clevei</i> Grun. var. <i>clevei</i>	–	+	–	–	+	+	–	–
2 <i>A. minutissima</i> Kütz.	–	+	+	–	–	+	–	+
3 <i>A. taeniata</i> Grun.	+	+	+	+	+	+	+	–
4 <i>Amphora affinis</i> Grun.	–	–	–	–	–	+	–	–
5 <i>A. ovalis</i> Kütz. var. <i>ovalis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
6 <i>Anomoeoneis sphaerophora</i> (Kütz.)	–	+	–	–	–	–	–	–
7 <i>Asterionella formosa</i> Hass.	+	+	+	+	+	+	+	+
8 <i>Caloneis amphishbeana</i> (Bory) Cl. var. <i>amphishbeana</i>	+	+	–	–	+	+	–	–
9 <i>Ceratoneis arcus</i> Kütz.	+	+	+	+	+	+	+	+
10 <i>Cocconeis placentula</i> Ehr.	+	+	+	+	+	+	+	+
11 <i>C. pediculus</i> Ehr.	+	+	–	–	–	+	+	+
12 <i>Cymatepleura elliptica</i> (Bréb.) W. Sm.	+	+	–	–	–	+	+	+
13 <i>C. solea</i> (Bréb.) W. Sm.	+	–	–	–	–	+	+	–
14 <i>Cymbella affinis</i> Kütz.	+	–	–	–	+	–	–	–
15 <i>C. cistula</i> (Hempr.) Grun.	–	+	+	+	+	–	–	–
16 <i>C. cuspidate</i> Kütz.	+	–	–	–	+	–	–	–
17 <i>C. helvetica</i> Kütz.	+	+	–	–	+	+	–	–
18 <i>C. lanceolata</i> (Ehr.) V.H.	+	+	–	–	–	–	+	+
19 <i>C. microcephala</i> Grun.	+	+	+	+	–	+	–	–
20 <i>C. prostrata</i> (Berk.) Cl.	+	+	+	+	+	+	+	–
21 <i>C. tumida</i> (Bréb.) V.H.	–	+	–	–	–	–	–	–
22 <i>C. ventricosa</i> Kütz.	+	+	+	+	+	+	+	+
23 <i>Cymbella</i> sp.	+	–	–	–	+	–	–	+
24 <i>Cyclotella comta</i> (Ehr.) Kütz.	+	+	+	+	+	+	–	+
25 <i>C. kuetzingiana</i> Thw	+	+	+	+	+	+	–	+
26 <i>C. radiosa</i> (Grun.) Lemm.	+	–	–	–	+	–	–	–
27 <i>C. stelligera</i> Cl. et Grun.	+	–	–	–	+	–	–	–
28 <i>Denticula elegans</i> Kütz.	–	–	–	–	–	–	+	–
30 <i>D. elongatum</i> Ag.	–	–	–	–	–	–	+	–

Таблица 2.1.9. (продолжение)

Таксон	Река							
	1	2	3	4	5	6	7	8
31 <i>Diatoma hiemale</i> (Lyngb.) Heib.	+	+	+	+	+	+	+	+
32 <i>D. vulgare</i> Bory var. <i>vulgare</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
33 <i>Diatomella balfouriana</i> Grev.	+	+	-	+	+	-	+	-
34 <i>Didymosphenia geminata</i> (Lyngb.) M. Schmidt	+	+	-	+	+	-	+	-
35 <i>Diploneis ovalis</i> (Hilse) Cleve	-	-	-	-	+	-	-	+
36 <i>Epithemia sorex</i> Kütz. var. <i>sorex</i>	-	+	-	-	+	+	-	-
37 <i>E. turgida</i> (Ehr.) Kütz. var. <i>turgida</i>	+	-	-	-	-	-	+	-
38 <i>E. zebra</i> (Ehr.) Kütz.	-	-	-	-	-	-	-	+
39 <i>Fragilaria capucina</i> Desm.	+	+	+	+	+	+	+	+
40 <i>F. construens</i> (Ehr.) Grun	+	+	+	+	+	+	+	+
41 <i>F. crotonensis</i> Kitt.	+	+	+	+	+	+	+	+
42 <i>F. oceanica</i> Cl.	+	-	-	-	-	-	-	-
43 <i>F. fragilaria</i> sp.	+	-	-	-	-	-	-	-
44 <i>Gomphonema acuminatum</i> Ehr. var. <i>acuminatum</i>	-	-	-	+	+	+	-	-
45 <i>G. angustatum</i> Grun.	+	+	-	+	+	+	+	+
46 <i>G. constrictum</i> Ehr. var. <i>constrictum</i>	+	-	-	+	-	+	-	-
47 <i>G. olivaceum</i> (Lyngb.) Kütz.	+	+	-	-	-	+	+	+
48 <i>G. parvulum</i> (Kütz.) Grun. var. <i>parvulum</i>	+	-	-	-	-	+	-	-
49 <i>G. quadripunctatum</i> (Østr.) Wisle	-	-	-	-	-	-	+	-
50 <i>Gyrosigma acuminatum</i> Rbh.	-	-	-	-	-	-	+	-
51 <i>Hantzschia amphioxys</i> (Ehr.) Grun.	+	+	+	-	-	+	+	+
52 <i>Melosira granulata</i> (Ehr.) Ralfs.	+	+	+	+	+	+	-	+
53 <i>M. islandica</i> O. Müll.	+	+	-	-	+	+	-	-
54 <i>M. italica</i> Ehr. Kütz.	+	+	-	-	+	+	-	-
55 <i>M. moniliformis</i> (O. Müll.) Ag.	+	-	-	-	-	-	+	-
56 <i>M. varians</i> Ag.	+	+	+	-	-	+	-	+
57 <i>Meridion circulare</i> (Grev.) Ag.	+	+	+	+	+	+	+	+
58 <i>Navicula anglica</i> Ralfs.	-	-	+	-	-	-	+	-
59 <i>N. ablonga</i> Kütz.	+	-	-	-	-	-	-	-
60 <i>N. amphibola</i> Cl.	+	+	-	-	-	+	-	-
61 <i>N. atomus</i> (Nag.) Grun.	+	-	+	-	-	+	+	-
62 <i>N. bacilloformis</i> Grun.	-	-	-	-	+	+	-	+
63 <i>N. cryptocephala</i> Kütz.	+	+	+	+	+	+	+	+
64 <i>N. dicephala</i> (Ehr.) W. Sm.	+	+	-	+	+	+	-	-
65 <i>N. directa</i> W. Sm.	-	-	-	-	+	-	+	+
66 <i>N. gracilis</i> Ehr.	+	+	-	+	-	-	+	+
67 <i>N. lanceolata</i> (Ag.) Kütz.	-	+	-	+	-	-	-	-
68 <i>N. hungarica</i> Grun. var. <i>hungarica</i>	+	+	-	-	-	+	-	-
69 <i>N. menisculus</i> Schum. var. <i>menisculus</i>	+	+	-	+	+	+	+	-
70 <i>N. pupula</i> Kütz. var. <i>pupula</i>	+	-	-	-	-	-	+	+
71 <i>N. radiosa</i> Kütz.	+	-	-	-	-	-	+	+
72 <i>N. rhynchocephala</i> Kütz.	+	+	-	-	+	+	+	+
73 <i>N. rotaeana</i> Grun.	-	-	-	+	+	+	-	-
74 <i>N. salinarum</i> Grun.	+	+	+	+	+	+	+	+
75 <i>Navicula</i> sp.	+	-	+	-	+	-	-	+
76 <i>N. tuscula</i> (Ehr.) Grun.	-	+	-	-	-	-	-	-
77 <i>Neidium affine</i> Ehr.	+	-	-	-	-	-	-	-
78 <i>N. productum</i> (W. Smith) Cleve	-	-	-	-	-	+	-	-
79 <i>Nitzschia. amphibian</i> Grun. var. <i>amphibian</i>	-	-	-	-	-	-	-	-

Таблица 2.1.9. (продолжение)

Таксон	Река							
	1	2	3	4	5	6	7	8
80	<i>N. angustata</i> Kütz.	+	-	-	+	-	-	-
81	<i>N. dissipata</i> (Kütz.) Grun.	+	+	+	+	+	+	+
82	<i>N. fonticola</i> Grun. var. <i>fonticola</i>	+	+	-	-	-	+	+
83	<i>N. hantzschiana</i> Rabenh.	+	-	-	-	+	+	-
84	<i>N. kuetzingiana</i> Hilse	+	+	-	+	+	+	+
85	<i>N. linearis</i> W. Sm. var. <i>linearis</i>	+	-	+	+	-	+	+
86	<i>N. microcephala</i> Grun.	+	+	+	-	-	+	-
87	<i>N. palea</i> (Kütz.) W. Sm. var. <i>palea</i>	+	+	+	-	+	+	-
88	<i>N. subtilis</i> (Kütz.) Grun.	-	+	+	-	+	+	-
89	<i>Nitzschia</i> sp.	+	+	+	+	+	+	+
90	<i>Pinnularia gibba</i> Ehr.	-	-	-	+	-	-	-
91	<i>P. fasciata</i> (Lagerst.)	+	+	+	+	+	+	+
92	<i>P. leptosoma</i> (Grunow) Cleve	+	+	-	-	+	-	+
93	<i>P. major</i> (Kütz.) Rbh.	+	-	+	+	+	-	-
94	<i>P. mesolepta</i> (Ehr.) W. Sm. var. <i>mesolepta</i>	+	+	+	-	-	+	-
95	<i>P. microstauron</i> (Ehr.) Cl.	+	+	-	-	-	+	+
96	<i>P. nobilis</i> Ehr.	+	-	-	-	-	-	-
97	<i>P. subcapitata</i> (Grunow) Cleve	+	-	-	-	-	-	-
98	<i>P. subcapitata</i> Greg. var. <i>hilseane</i>	+	-	+	+	+	-	-
99	<i>P. viridis</i> (Nitzsch) Ehr. var. <i>viridis</i>	-	+	-	+	+	-	-
100	<i>Pinnularia</i> sp.	+	+	+	-	+	-	+
101	<i>Rhoicosphenia curvata</i> (Kütz.) Grun.	+	+	+	+	+	+	+
102	<i>Surirella angustata</i> Kütz. var. <i>angustata</i>	+	+	-	+	-	-	-
103	<i>S. elegans</i> Ehr.	-	-	-	-	+	-	-
104	<i>S. ovata</i> Kütz.	+	+	+	-	+	+	+
105	<i>S. robusta</i> Ehr. var. <i>splendida</i> (Ehr.) V.H.	+	+	+	-	-	+	+
106	<i>Synedra acus</i> Kütz.	-	+	-	-	-	+	-
107	<i>S. ulna</i> (Nitzsch.) Ehr.	+	+	-	+	-	-	-
108	<i>Stauroneis anceps</i> Ehr.	+	+	+	+	+	+	+
109	<i>Stephanodiscus astraea</i> (Ehr.) Grun.	+	+	+	+	+	+	-
110	<i>S. hantzschii</i> Grun.	+	+	-	+	-	+	+
111	<i>Tabellaria fenestrata</i> (Lyngb.) Kütz.	+	-	+	-	-	-	-
Cyanophyta								
1	<i>Aphanothece clathrata</i> Wet. G.S. West	+	+	+	+	+	+	+
2	<i>A. stagnina</i> B.-Peters et Eitl	-	+	+	-	-	+	+
3	<i>Anabaena flos-aquae</i> (Lingb.) Bréb.	-	-	-	-	-	+	-
4	<i>A. cylindrica</i> Lemm.	-	-	-	+	+	-	-
5	<i>A. mendotae</i> Treleasi	-	-	-	-	-	+	-
6	<i>A. spiroidis</i> Lemm. var. <i>crassa</i>	-	-	-	+	+	-	-
7	<i>A. constricta</i> (Szaf) Geitl.	-	-	-	-	-	+	-
8	<i>Anabaena</i> sp.	-	-	-	-	-	-	+
9	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> Ralfs.	+	-	+	-	+	-	+
10	<i>Merismopedia elegans</i> G.M. Smith var. <i>major</i>	-	-	-	-	-	-	+
11	<i>Microcystis aeruginosa</i> (Kütz.) Elenk.	+	+	+	+	+	+	+
12	<i>M. wessenbergii</i> (Kom.) Kom.	-	-	+	-	-	-	-
13	<i>Nodularia spumigena</i> Mert	-	-	-	-	+	-	+
14	<i>Nostoc verrucosum</i> Vauch. ex Bornet & Flahault	-	-	+	-	-	-	-
15	<i>Oscillatoria brevis</i> (Kütz.) Gom.	+	-	-	-	-	-	-
16	<i>Os. geminata</i> Meneghini ex Comont	+	+	-	-	-	+	-



Таблица 2.1.9. (продолжение)

Таксон		Река							
		1	2	3	4	5	6	7	8
17	<i>Os. formosa</i> Bory	+	+	-	-	-	+	-	-
18	<i>Os. lacustris</i> (Klebahn) Geitler	-	+	-	-	-	-	-	-
19	<i>Os. limosa</i> Ag.	+	+	+	+	+	+	+	-
20	<i>Os. limnetica</i> Lemm	+	-	+	-	+	+	+	-
21	<i>Os. putrida</i> Schmidle	-	-	-	-	-	+	+	-
22	<i>Os. redeckei</i> Van Goor	-	-	-	-	-	+	-	-
23	<i>Os. tenius</i> Ag.	-	+	-	-	-	+	-	-
24	<i>Oscillatoria</i> sp.	-	-	-	-	-	+	-	-
25	<i>Phormidium foveolarum</i> Gom.	+	+	-	+	+	+	-	-
26	<i>Ph. imundatum</i> Kütz.	-	-	-	+	-	+	-	+
27	<i>Ph. papyraceum</i> (C. Agardh) Kützing ex Gomont	+	-	-	-	+	+	-	+
28	<i>Ph. retzii</i> (C. Agardh) Kützing ex Gomont	+	+	+	+	+	+	-	+
29	<i>Pleurocapsa minor</i> Hansg.	-	-	-	-	+	-	-	-
30	<i>Spirulina abbreviata</i> Lemm.	-	+	-	-	-	-	-	-
31	<i>S. major</i> Kütz.	-	-	-	-	-	-	-	+
32	<i>S. platensis</i> (Gomont) Geitler	-	+	-	-	-	-	+	+
33	<i>Spirulina</i> sp.	+	+	-	-	+	+	-	+
Chlorophyta									
1	<i>Achtinastrum</i> sp.	-	+	-	+	-	-	-	-
2	<i>Ankistrodesmus falcatus</i> (Ralfs)	+	+	+	+	+	+	+	+
3	<i>A. fusiformis</i> Corda ex Korshikov	-	-	-	-	-	-	-	+
4	<i>A. spiralis</i> (Turn.) Lemm	+	-	+	+	+	+	+	+
5	<i>Binuclearia lauterbornii</i> Schmidle	-	+	-	-	-	-	-	-
6	<i>Botryococcus braunii</i> Kütz.	+	+	-	-	-	-	-	+
7	<i>Characium</i> sp.	-	-	-	-	-	+	-	-
8	<i>Chlorella kutzingii</i> Bréb.	-	-	-	-	+	-	-	-
9	<i>Ch. vulgaris</i> Beijer	+	+	-	-	-	-	-	+
10	<i>Closterium acutum</i> Bréb.	+	+	-	-	-	-	-	+
11	<i>C. exiquum</i> W. et G. West	+	+	+	+	+	+	-	+
12	<i>C. moniliferum</i> (Bory) Ehr.	-	-	-	-	+	-	-	-
13	<i>C. venus</i> Kütz.	-	+	+	+	+	+	+	+
14	<i>Coelastrum microporum</i> Nageli	+	+	+	-	-	-	-	+
15	<i>Dictyosphaerium pulchellum</i> Wood	-	-	-	-	-	+	-	-
16	<i>Microspora</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	+
17	<i>Monoraphidium arcuatum</i> (Korsch.) Hind	+	+	-	+	+	-	+	-
18	<i>Oocystis borgei</i> Snow	+	+	-	-	+	+	+	-
19	<i>O. parva</i> W. et G.S. West	+	-	+	+	+	+	+	+
20	<i>O. lacustris</i> Chodat	+	+	-	-	-	-	-	-
21	<i>Oocystis</i> sp.	+	+	-	-	-	-	-	-
22	<i>Pandorina morum</i> (Müll) (Bory)	-	-	-	-	+	-	-	-
23	<i>Pediastrum boryanum</i> (Turp.) Menegh.	+	-	-	-	-	-	+	+
24	<i>P. kawraiskyi</i> Schmidle	+	-	-	-	-	-	-	-
25	<i>P. selenaea</i> (Kütz.) Kütz.	-	+	-	-	-	-	+	+
26	<i>Scenedesmus acuminatus</i> (Lagerh.) Chod var. <i>acuminatus</i>	+	-	-	-	+	+	-	-
27	<i>S. acutus</i> Meyen	+	-	-	-	+	-	-	-
28	<i>S. armatus</i> Chod. var. <i>armatus</i>	-	-	-	-	+	-	-	-
29	<i>S. dispar</i> Bréb.	-	-	+	-	-	-	-	-
30	<i>S. falcatus</i> Chod.	-	-	-	-	-	-	+	-
31	<i>S. longispina</i> (R. Chod.)	-	-	-	-	-	-	-	-

Таблица 2.1.9. (продолжение)

Таксон		Река							
		1	2	3	4	5	6	7	8
32	<i>S. muticum</i> Ralfs.	-	-	+	-	-	-	-	-
33	<i>S. obliquus</i> (Turp.) Kütz.	+	-	-	-	+	+	-	+
34	<i>S. obtusus</i> Meyen	-	-	-	-	-	+	-	-
36	<i>S. quadricuada</i> (Turp.) Bréb.	-	+	-	-	+	-	+	+
35	<i>S. tenuispina</i> Chod.	-	-	-	-	+	-	-	-
37	<i>Scenedesmus</i> sp.	-	-	-	-	-	+	-	-
38	<i>Staurostrum chaetoceros</i> (Schroed.) Smith	-	+	-	-	-	-	-	-
39	<i>Tetraedron incus</i> (Teiling) G.M. Smith	-	-	-	-	+	-	-	-
40	<i>T. minimum</i> (A. Br.) Hansg.	+	-	-	-	-	+	+	+
41	<i>Trebouxia humicola</i> (Treboux) G.S. West	-	+	-	-	-	-	-	-
42	<i>Ulothrix subtilissima</i> Rabenhorst	-	-	-	-	-	-	+	-
43	<i>Ul. variabilis</i> Kütz.	-	-	-	+	-	-	-	-
44	<i>Ulothrix</i> sp.	-	-	-	-	-	-	+	-
Xanthophyta									
1	<i>Botrydium</i> sp.	+	-	-	-	-	-	-	-
2	<i>Characiopsis longipes</i> (Rabenh.)	-	-	-	-	+	-	-	-
3	<i>Tribonema monocloron</i> Pasch. & Geitl.	-	-	-	-	-	-	-	+
4	<i>Tribonema</i> sp.	-	-	+	-	-	-	-	-
Euglenophyta									
1	<i>Euglena acus</i> Ehr. var. <i>acus</i>	-	-	-	+	-	-	-	-
2	<i>Euglena</i> sp.	-	-	-	-	+	-	-	-
3	<i>Phacus longicauda</i> Swir. var. <i>major</i>	+	-	-	-	-	-	-	-
4	<i>Trachelomonas volvocina</i> Ehr.	-	-	-	-	-	-	-	+
5	<i>T. oblonga</i> Lemm.	-	-	-	+	-	-	-	-
6	<i>Trachelomonas</i> sp.	-	+	-	-	+	-	-	-

\* Основа списка по: Хачикян, 2013; \*\*1 — Масрик, 2 — Макенис, 3 — Арпа-Севан, 4 — Варденик, 5 — Аргичи, 6 — Лячк, 7 — Гаварагет, 8 — Дзкнагет.

Таблица 2.1.10. Качественный состав доминирующих групп фитопланктона основных притоков оз. Севан в 2008–2014 гг.

Отдел	Класс	Порядок	Семейство	Род	Вид
Bacillariophyta	2	5	12	32	111
Chlorophyta	2	5	14	19	44
Cyanophyta	3	4	8	11	33
Euglenophyta	2	2	2	3	6
Xanthophyta	2	3	3	3	4
Общее количество	11	19	38	68	198

В фитопланктоне рек наиболее часто встречались виды родов *Navicula* (*N. distans*, *N. gracilis*, *N. cryptocephala*), *Nitzschia* (*N. dissipata*, *N. kuetzingiana*), *Ceratoneis arcus*, *Fragilaria* (*F. capucina*, *F. construens*), *Cocconeis* (*C. placentula*), *Diatoma* (*D. vulgare*, *D. hiemale*), *Rhoicosphenia curvata*, *Amphora ovalis*, *Cymbella prostrata* и *Pinnularia viridis*.

Среди отмеченных видов 47.1% принадлежало  $\beta$ -мезосапробным видам, на втором месте были  $\alpha$ -мезосапробные (17.8%),  $\beta$ -мезо- и  $\alpha$ -мезосапробные виды составляли соответственно 6.5 и 5.6%.

**Аргичи.** Река берет свое начало с северных склонов Гндасара на высоте около 2600 м. Длина реки составляет 51 км, площадь водосборного бассейна — 384 км<sup>2</sup>, среднегодовой расход воды — 5.18 м<sup>3</sup>/с, сток воды — 163 млн. м<sup>3</sup>. Питание в

основном тальми водами (55%) и подземное (36%), половодье наступает в апреле – июне. Зимой покрывается льдом, воды реки используются для орошения и энергетики (Природа Армении, 2006).

Всего в составе фитопланктона реки обнаружено 36 видов, среди которых 6 — синезеленых, 1 — зеленый, диатомовых — 29 (табл. 2.1.9).

В 2012 г. максимальное число видов зарегистрировано в устье реки (табл. 2.1.11). Средняя численность фитопланктона составила 421000 кл./л, биомасса — 2.3 г/м<sup>3</sup>, максимальные величины также отмечены в устье (табл. 2.1.11), где наблюдались высокие показатели температуры (табл. 2.1.12).

**Таблица 2.1.11.** Число видов (*s*), общая численность (*N*, тыс. кл./л), биомасса (*B*, г/м<sup>3</sup>) и доля (%) таксономических групп водорослей в общей численности и биомассе фитопланктона р. Аргичи летом 2012–2014 гг.

Показатель	2012			2013			2014		
	1*	2	3	1	2	3	1	2	3
<i>s</i>	12	21	26	16	–	26	19	28	12
Bacillariophyta	10	16	22	14	–	23	14	25	10
Chlorophyta	–	1	–	1	–	1	2	1	–
Cyanophyta	2	4	4	1	–	1	3	2	2
Euglenophyta	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Xanthophyta	–	–	–	–	–	1	–	–	–
<i>N</i>	230	502	532	470	–	2464	584	1038	158
Bacillariophyta (%)	180(78)	366(73)	453(85)	438(93)	–	2328(94)	490(84)	992(96)	118(75)
Chlorophyta (%)	50(22)	20(4)	79(15)	8(2)	–	112(4.6)	40(7)	20(2)	–
Cyanophyta (%)	–	116(23)	–	24(5)	–	16(0.7)	54(9)	26(2)	40(25)
Euglenophyta (%)	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Xanthophyta (%)	–	–	–	–	–	8(0.3)	–	–	–
<i>B</i>	1.14	2.28	3.4	3.5	–	9.6	2	3.9	0.47
Bacillariophyta (%)	1(88)	1.77(78)	3.25(96)	3.46(98)	–	8.9(93)	1.8(90)	3.8(97.4)	0.42(90)
Chlorophyta (%)	–	0.11(5)	–	0.02(1)	–	0.5(5)	0.05(3)	0.045(1.15)	–
Cyanophyta (%)	0.14(12)	0.4(17)	0.15(4)	0.04(1)	–	0.03(0.3)	0.14(7)	0.05(1.3)	0.05(10)
Euglenophyta (%)	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Xanthophyta (%)	–	–	–	–	–	0.16(1.6)	–	–	–

\* Здесь и далее: 1 — верхнее течение; 2 — среднее течение; 3 — нижнее течение (устье реки).

Основной вклад в количественные и качественные характеристики вносили диатомовые водоросли, максимальные показатели которых зарегистрированы в устье реки (табл. 2.1.11). В планктоне отмечены синезеленые водоросли родов *Spirulina* и *Microcystis*, но не обнаружено представителей зеленых водорослей.

В 2013 г. определено 30 видов водорослей, максимальное их количество также регистрировалось в устьевой области реки, где преобладали диатомовые (табл. 2.1.11). Средние показатели фитопланктона по численности были 1467000 кл./л, по биомассе — 6.55 г/м<sup>3</sup>, максимальные величины, как и в предыдущем году, наблюдались в устье реки (табл. 2.1.11), где отмечена наибольшая температура воды (табл. 2.1.12). Доминантной группой были диатомовые водоросли за счет представителей родов *Nitzschia*, *Fragilaria*, *Diatoma* и *Melosira*. В устье реки максимального обилия достигали виды рода *Scenedesmus* из группы зеленых, а также представитель синезеленых водорослей — *Phormidium* sp.

В 2014 г. в составе фитопланктона отмечено 37 видов водорослей, среди которых 31 — диатомовых, 3 — зеленых и 3 — синезеленых, наибольшее количество видов наблюдалось в среднем течении реки (табл. 2.1.11). Средняя численность фи-

топланктона составила 363000 кл./л, биомасса — 2.12 г/м<sup>3</sup> при наибольших показателях на участке среднего течения водотока (табл. 2.1.11). Доминировали *Navicula gracilis*, *N. cryptocephala*, *N. distans*. Из синезеленых водорослей были отмечены виды *Microcystis aeruginosa*, *Aphanothece clathrata*, из зеленых — *Ankistrodesmus falcaus* и *Scenedesmus quadricauda*.

Таблица 2.1.12. Температура (T, °C) и скорость течения (V, м/с) воды притоков оз. Севан в летние сезоны 2012–2014 гг.

Год	Участок	Аргичи		Личк		Масрик		Варденик		Макенис		Гаварагет		Дзкнагет	
		T	V	T	V	T	V	T	V	T	V	T	V	T	V
2012	1	16	0.2	6	–	16	0.8	12	0.3	15	0.3	13	0.5	13	0.2
	2	21	0.3	12	0.2	20	0.5	18	0.3	8.5	0.5	15	–	14	0.4
	3	20	0.5	–	–	17.5	0.6	–	–	10	0.3	15	–	18.5	0.2
2013	1	18	0.4	7	–	10	0.7	16	0.6	19	0.5	18	0.5	14	0.3
	2	18.5	0.3	14	0.5	15	0.3	17	0.5	14	0.3	16	0.3	17	0.4
	3	19	0.4	–	–	14	0.6	–	–	14	0.5	10	0.4	18	0.2
2014	1	20	0.1	7.5	–	20	0.7	19	0.5	20	0.3	13	0.1	22	0.4
	2	19	0.3	14	0.4	21	0.3	15	0.8	10	0.2	18	0.4	27	0.4
	3	20	0.5	–	–	18	0.5	–	–	12	0.4	15	0.5	18	0.2

В исследованный период индекс сапробности варьировал в пределах 1.49–2.06, что по эколого-санитарной классификации вод соответствует порядку “вполне чистая – достаточно чистая” (табл. 2.1.13).

Таблица 2.1.13. Оценка качества воды основных притоков оз. Севан летом 2012–2014 гг. по индексу сапробности (по: Баринаова, 2006)

Год	Участок	Аргичи	Личк	Масрик	Варденик	Макенис	Гаварагет	Дзкнагет
2012	1	1.69/3a	1.9/3a	1.65/3a	1.41/2b	1.7/3a	1.5 /2b	1.64/3a
	2	1.68/3a	1.8/3a	1.91/3a	1.8/3a	1.65/3a	1.7 /3a	1.52/2b
	3	1.64/3a	1.79/3a	1.56/2b	1.8/3a	1.82/3a	1.67/3a	1.83/3a
2013	1	1.49/2b	1.4/2b	1.64/3a	–	1.4/2b	1.46/2b	1.6/3a
	2	–	–	1.87/3a	1.61/3a	1.69/3a	1.69/3a	1.47/2b
	3	1.75/3a	1.72/3a	1.83/3a	1.89/3a	1.75/3a	–	1.92/3a
2014	1	2.06/3b	1.85/3a	2.02/3b	1.55/2b	1.58/2b	1.5 /2b	1.55/2b
	2	1.75/3a	–	1.73/3a	1.67/3a	2/3a	1.65/3a	2.06/3b
	3	1.87/3a	1.84/3a	1.84/3a	1.6/3a	1.6 /3a	1.82/3a	1.63/3a

В период 2012–2014 гг. наблюдалось увеличение индекса сапробности, максимальные показатели которого зарегистрированы в 2014 г. в верхнем течении реки. Это, по всей вероятности, обусловлено загрязнением воды вследствие активной хозяйственной деятельности населения (сельское хозяйство, животноводство).

**Личк.** Название реки происходит от названия деревни, где расположен исток. Длина реки составляет 8 км, площадь водосбора — 33 км<sup>2</sup>, среднегодовой расход воды — 2.21 м<sup>3</sup>/с, сток — 69.7 млн. м<sup>3</sup> (Природа Армении, 2006).

В 2012 г. в составе фитопланктона отмечено 36 видов водорослей: 27 — диатомовых, 4 — зеленых, 4 — синезеленых и 1 — желтозеленых (табл. 2.1.9). Максимальное количество видов зарегистрировано в устьевой области реки (табл. 2.1.14). Средняя численность фитопланктона составила 416000 кл./л, а биомасса — 2.1 г/м<sup>3</sup>, максимальные величины отмечены в устье, минимальные — в среднем течении (табл. 2.1.14). Преобладали диатомовые водоросли (табл. 2.1.14), среди доминирующих видов отмечены *Melosira varians*, *Navicula hungarica*, *Fragilaria capucina*, *Dia-*

*toma vulgare*, *Stauroneis anceps*. Из группы синезеленых водорослей следует отметить виды *Spirulina* sp. и *Microcystis aeruginosa*, которые являются индикаторами  $\beta$ -мезосапробных условий.

**Таблица 2.1.14.** Число видов (*s*), общая численность (*N*, тыс. кл./л), биомасса (*B*, г/м<sup>3</sup>) и доля (%) таксономических групп водорослей в общей численности и биомассе фитопланктона р. Личк летом 2012–2014 гг.

Показатель	2012			2013			2014		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
<i>s</i>	10	8	28	2	–	15	12	–	29
Bacillariophyta	8	5	19	2	–	11	11	–	22
Chlorophyta	–	–	4	–	–	1	–	–	4
Cyanophyta	2	3	4	–	–	3	1	–	3
Euglenophyta	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Xanthophyta	–	–	1	–	–	–	–	–	–
<i>N</i>	186	120	944	16	–	572	200	–	1284
Bacillariophyta (%)	150(81)	96(80)	654(69)	16(100)	–	472(82.5)	76(38)	–	1226(95)
Chlorophyta (%)	–	–	82(9)	–	–	80(14)	4(2)	–	34(3)
Cyanophyta (%)	36(19)	24(20)	200(21)	–	–	20(4)	120(60)	–	24(2)
Euglenophyta (%)	–	–	8(1)	–	–	–	–	–	–
Xanthophyta (%)	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>B</i>	1	0.5	4.7	0.1	–	2.41	0.81	–	6.1
Bacillariophyta (%)	0.9(90)	0.4(80)	4(85)	0.1(100)	–	2.03(84.2)	0.4(49)	–	5.8(95)
Chlorophyta (%)	–	–	0.3(6.4)	–	–	0.35(15)	0.05(6.1)	–	0.09(2)
Cyanophyta (%)	0.1(10)	0.1(20)	0.2(4.2)	–	–	0.03(0.1)	0.36(44)	–	0.2(3)
Euglenophyta (%)	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Xanthophyta (%)	–	–	0.2(4.2)	–	–	–	–	–	–

В 2013 г. в составе фитопланктона отмечено 17 видов водорослей: 14 — диатомовых, 1 — зеленых и 2 — синезеленых. Максимальное количество видов зарегистрировано в устье реки (табл. 2.1.14). Средняя численность составила 294000 кл./л, биомасса — 1.26 г/м<sup>3</sup>. Максимальные количественные показатели отмечены в устье реки, минимальные — в истоке. Основу численности и биомассы сообщества представляли диатомовые водоросли (табл. 2.1.14). Доминировали *Diatoma hiemale* и *Fragilaria capucina*. Значительный вклад в количественные характеристики фитопланктона вносила также группа зеленых водорослей, доминировали виды рода *Scenedesmus*. Довольно низким количеством отличались представители родов *Aphanothece* и *Phormidium* из группы синезеленых водорослей. По сравнению с показателями 2012 г. наблюдалось уменьшение численности и биомассы фитопланктона (табл. 2.1.14), а также снижение индекса сапробности (табл. 2.1.13).

В 2014 г. в составе фитопланктона отмечено 32 вида водорослей: 25 — диатомовых, 4 — зеленых и 3 — синезеленых. Наибольшее количество видов наблюдалось в устье реки (табл. 2.1.14). Средняя численность и биомасса фитопланктона были 742000 кл./л и 3.46 г/м<sup>3</sup>, максимальные величины зарегистрированы в устье, минимальные — в среднем течении (табл. 2.1.14). Основу численности и биомассы составляли диатомовые водоросли (табл. 2.1.14), доминировала *Fragilaria crotonensis*, высокими количественными характеристиками отличались также *Diatoma vulgare*, *Pinnularia major*, *Fragilaria capucina* и *Navicula gracilis*, увеличилась численность и биомасса синезеленых водорослей, среди которых особо выделялся потенциально токсичный вид *Phormidium foveolarum*, численность которого составила

432000 кл./л, биомасса — 0.34 г/м<sup>3</sup>. Субдоминантами из группы синезеленых выступили *Anabaena constricta*, *Aphanothece clathrata*. В группе зеленых водорослей наибольшего развития достигали *Oocystys lacustris*, *Scenedesmus quadricauda* и *Ankistrodesmus falcatus*. Однако по величине индекса сапробности вода реки соответствовала категории “вполне чистая – достаточно чистая” (табл. 2.1.13).

**Масрик.** Река является самым многоводным притоком оз. Севан, берет начало с высоты 2880 м Варденисских склонов. Длина реки составляет 45 км, площадь водосбора — 685 км<sup>2</sup>. Питание реки смешанное: талые воды, подземные течения, в нижнем течении река протекает по искусственному каналу, который был проведен по дну оз. Гилли (Природа Армении, 2006).

В 2012 г. в составе фитопланктона отмечен 31 вид водорослей: 26 — диатомовых, 3 — зеленых, 2 — синезеленых, максимальное количество зарегистрировано в среднем течении реки (табл. 2.1.15).

**Таблица 2.1.15.** Число видов (*s*), общая численность (*N*, тыс. кл./л), биомасса (*B*, г/м<sup>3</sup>) и доля (%) таксономических групп водорослей в общей численности и биомассе фитопланктона р. Масрик летом 2012–2014 гг.

Показатель	2012			2013			2014		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
<i>s</i>	12	17	16	11	10	—	23	37	24
Bacillariophyta	10	14	12	10	9	—	17	28	19
Chlorophyta	—	2	2	1	—	—	3	4	1
Сyanophyta	2	1	2	—	1	—	3	4	4
Euglenophyta	—	—	—	—	—	—	—	1	—
Xanthophyta	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>N</i>	156	496	209	192	168	—	378	530	522
Bacillariophyta (%)	124(80)	366(74)	162(78)	168(88)	104(62)	—	270(71)	364(68)	430(82)
Chlorophyta (%)	—	120(24)	12(6)	—	—	—	14(4)	66(12)	6(1)
Сyanophyta (%)	32(20)	10(2)	35(16)	24(12)	64(38)	—	94(25)	110(20)	86(17)
Euglenophyta (%)	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Xanthophyta (%)	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>B</i>	1	2.43	1.5	2.15	0.6	—	1.86	2.52	2.58
Bacillariophyta (%)	0.9(90)	1.9(78)	1.3(87)	2.1(98)	—	—	1.5(81)	2.2(87)	2.37(92)
Chlorophyta (%)	—	0.5(21)	0.11(7)	—	0.45(75)	—	0.16(8)	0.3(12)	0.03(1)
Сyanophyta (%)	0.1(10)	0.03(1)	0.1(6)	0.05(2)	0.14(25)	—	0.2(11)	0.02(1)	0.18(7)
Euglenophyta (%)	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Xanthophyta (%)	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Средняя численность и биомасса водорослей составили 287667 кл./л и 1.2 г/м<sup>3</sup> соответственно, максимальные величины отмечены в среднем течении реки, минимальные — в устье (табл. 2.1.15). Основу численности и биомассы составляли диатомовые водоросли. В группе зеленых водорослей доминировал вид *Scenedesmus acuminatus*. Очевидно, что развитию зеленых водорослей могли способствовать высокая температура и медленная скорость течения воды (табл. 2.1.12).

В 2013 г. в составе фитопланктона отмечено 13 видов водорослей: 12 — диатомовых, 1 — синезеленых. Максимум видов был обнаружен в истоке реки (табл. 2.1.15). Средняя численность фитопланктона была 180000 кл./л, биомасса — 1.8 г/м<sup>3</sup> при наибольших величинах в истоке и наименьших — в среднем течении (табл. 2.1.15). Доминировали диатомовые водоросли, субдоминантами выступали синезеленые. Среди видов, достигавших максимального обилия, отмечены *Navicula distans*, *Nitzschia kuetzingiana*, *Diatoma hiemale* и *D. vulgare*. В устье реки довольно

высоким было количество синезеленых водорослей за счет *Spirulina platensis* (80000 кл./л и 0.2 г/м<sup>3</sup>).

В 2014 г. в составе фитопланктона обнаружено 44 вида водорослей: 32 — диатомовых, 6 — зеленых, 5 — синезеленых, 1 — эвгленовых. Наибольшее число видов отмечено в среднем течении реки (табл. 2.1.15). Средняя численность и биомасса фитопланктона составили соответственно 476000 кл./л и 2.76 г/м<sup>3</sup>, максимальные величины наблюдались на участке среднего течения реки, где зарегистрирована наибольшая температура воды (табл. 2.1.12), минимальные — в истоке реки (табл. 2.1.15). В среднем течении преобладали синезеленые водоросли, численность которых была 164000 кл./л, биомасса — 0.3 г/м<sup>3</sup>, доминировали *Aphanothece clathrata*, *Phormidium retzii*, *Merismopedia* sp., а также диатомовые — *Navicula placentula*, *Stephanodiscus* sp., *Ceratoneis arcus*, *Nitzschia dissipata*, *Diatoma vulgare*, зеленые *Scenedesmus acutus*, *Ankistradesmus falcatus*, *Oocystis lacustris*, *O. parva*.

За период изучения величины индекса сапробности увеличивались в верхнем и нижнем течении реки, а в среднем течении оставались более низкими, однако все они соответствовали категории “вполне чистая — достаточно чистая” (табл. 2.1.13).

**Варденик.** Река берет свое начало с Варденисского хребта на высоте 3215 м. Длина реки составляет 28 км, площадь водосборного бассейна — 116 км<sup>2</sup>, среднегодовой расход воды — 1.87 м<sup>3</sup>/с, сток — 55.8 млн.м<sup>3</sup>. Питание снеговое, зимой покрывается льдом, половодье наступает весной. Воды реки используются для орошения (Природа Армении, 2006).

В 2012 г. в составе фитопланктона отмечено 29 видов водорослей: 23 — диатомовых, 5 — синезеленых и 1 — зеленых, наибольшее количество видов зарегистрировано в среднем течении реки (табл. 2.1.16).

**Таблица 2.1.16.** Число видов (*s*), общая численность (*N*, тыс. кл./л), биомасса (*B*, г/м<sup>3</sup>) и доля (%) таксономических групп водорослей в общей численности и биомассе фитопланктона р. Варденик летом 2012–2014 гг.

Показатель	2012			2013			2014		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
<i>s</i>	18	23	—	10	—	7	19	14	19
Bacillariophyta	18	17	—	9	—	6	13	12	11
Chlorophyta	—	1	—	—	—	—	2	—	2
Cyanophyta	—	5	—	1	—	1	4	2	5
Euglenophyta	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Xanthophyta	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>N</i>	636	2049	—	480	—	88	828	980	3064
Bacillariophyta (%)	636(100)	1109(54)	—	296(62)	—	64(73)	650(79)	932(95)	916(30)
Chlorophyta (%)	—	8(0.4)	—	—	—	—	26(3)	—	44(2)
Cyanophyta (%)	—	932(45.4)	—	184(38)	—	24(27)	152(18)	48(5)	2088(68)
Euglenophyta (%)	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Xanthophyta (%)	—	—	—	—	—	—	30(3.6)	—	—
<i>B</i>	4.4	10.45	—	1.9	—	0.33	5.2	4.2	11.33
Bacillariophyta (%)	4.4(100)	6.75(65)	—	1.45(76)	—	0.28(85)	4.7(90)	4(95)	6.03(53)
Chlorophyta (%)	—	0.2(2)	—	—	—	—	0.1(2)	—	0.7(6)
Cyanophyta (%)	—	3.5(33)	—	0.45(24)	—	0.05(15)	0.4(8)	0.1(2.3)	4.6(41)
Euglenophyta (%)	—	—	—	—	—	—	—	0.1(2.3)	—
Xanthophyta (%)	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Средняя численность и биомасса фитопланктона составили 1342500 кл./л и 7.4 г/м<sup>3</sup> соответственно, максимальные показатели зарегистрированы в устье реки, минимальные — в истоке (табл. 2.1.16). Доминировали диатомовые водоросли

(табл. 2.1.16), однако в планктоне отмечены также потенциально токсичные виды синезеленых водорослей — *Phormidium retzii* и *Microcystis aeruginosa*, наибольшей представленности данные виды достигали в среднем течении реки.

В 2013 г. в составе фитопланктона отмечено 13 видов водорослей: 12 — диатомовых и 1 — синезеленых, наибольшее число обнаружено в истоке реки (табл. 2.1.16). Средние численность и биомасса составляли 284000 кл./л и 1.12 г/м<sup>3</sup> соответственно, максимальные величины наблюдались в истоке реки, где преобладали диатомовые водоросли при доминировании *Ceratoneis arcus*. На остальных участках основу фитопланктона составляли диатомовые водоросли: *Melosira varians* и *Achnanthes minutissima*.

Летом 2014 г. в составе фитопланктона отмечен 31 вид водорослей: 19 — диатомовых, 7 — синезеленых, 4 — зеленых, 1 — эвгленовых. Максимальное число видов наблюдалось в истоке реки (табл. 2.1.16). Средние численность и биомасса были наибольшими за весь период изучения — 1624000 кл./л и 6.9 г/м<sup>3</sup>. Основу численности и биомассы составляли группы диатомовых и синезеленых водорослей (табл. 2.1.16). Максимальные количественные характеристики зарегистрированы в устьевой области реки, минимальные — в истоке (табл. 2.1.16). В июле доминирующей группой являлись диатомовые водоросли, а в августе преобладали синезеленые. Доминировали среди диатомовых *Nitzschia palea*, *Navicula radiosa*, *Pinnularia viridis*, среди синезеленых — *Spirulina abbreviata*, *Phormidium foveolarum*, *Oscillatoria amphibia*, *Microcystis aeruginosa*, среди зеленых — *Coelastrum microporum*, *Dictyosphaerium pulchellum* и *Scenedesmus acutus*.

По индексу сапробности воды соответствовали категории “чистая — достаточно чистая” (табл. 2.1.13).

**Макенис.** Река берет свое начало с северных склонов Варденисского хребта на высоте 3325 м. Длина водотока — 26.3 км, площадь водосбора — 123 км<sup>2</sup> (Природа Армении, 2006).

В 2012 г. в составе фитопланктона отмечено 25 видов водорослей: 20 — диатомовых, 4 — синезеленых и 1 — зеленых. Максимальное количество видов зарегистрировано в устье реки (табл. 2.1.17). Средние показатели численности и биомассы фитопланктона реки составили 36000 кл./л и 1.15 г/м<sup>3</sup> соответственно при наибольших величинах в истоке (табл. 2.1.17), где отмечены минимальная скорость течения воды и максимальная температура (табл. 2.1.12). Доминировали диатомовые водоросли.

В 2013 г. в составе фитопланктона обнаружено 17 видов водорослей: 16 — диатомовых и 1 — синезеленых. Наибольшее число видов наблюдалось в истоке реки (табл. 2.1.17). Средние численность и биомасса фитопланктона составили 284000 кл./л и 1.1 г/м<sup>3</sup> соответственно, максимальные величины регистрировались в истоке реки, минимальные — в устье (табл. 2.1.17). Основу численности и биомассы составляли диатомовые водоросли, доминировали *Fragilaria capucina* и *Diatoma hiemale*. Отмечено низкое количественное и качественное развитие зеленых и синезеленых водорослей (табл. 2.1.17).

В 2014 г. в составе фитопланктона отмечено 24 вида водорослей: 16 — диатомовых, 6 — синезеленых и 2 — зеленых. Наибольшее количество видов наблюдалось в истоке реки (табл. 2.1.17). Наблюдалось резкое увеличение количественных показателей фитопланктона: средняя численность составляла 4224000 кл./л, биомасса — 11.27 г/м<sup>3</sup>. Максимальные величины зарегистрированы в истоке реки (табл. 2.1.17), где доминировала синезеленая *Spirulina abbreviata* (98% от общей численности и 95% от общей биомассы), что можно назвать “цветением” (исходя из ко-



личественных показателей: 23096000 кл./л и 57.7 г/м<sup>3</sup>), хотя нужно сказать, что визуальных признаков “цветения” не наблюдалось. Следует отметить, что *S. abbreviate* в исследованиях предыдущих лет была обнаружена лишь в тоннеле Арпа – Севан. Причиной для массового развития фитопланктона могло явиться достаточное количество органики в результате развитого выше по течению животноводства, повышенная температура воды и слабое течение (табл. 2.1.12). В группе диатомовых доминировали *Fragilaria crotonensis*, *Navicula gracilis*, *Ceratoneis arcus* и *Cocconeis placentula*, в группе зеленых — *Oocystis lacustris* и *Trebouxia humicola*.

**Таблица 2.1.17.** Число видов (*s*), общая численность (*N*, тыс. кл./л), биомасса (*B*, г/м<sup>3</sup>) и доля (%) таксономических групп водорослей в общей численности и биомассе фитопланктона р. Макенис летом 2012–2014 гг.

Показатель	2012			2013			2014		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
<i>s</i>	4	3	24	10	—	7	21	8	19
Bacillariophyta	3	2	19	9	—	6	13	6	16
Chlorophyta	—	—	1	—	—	—	2	—	—
Cyanophyta	1	1	4	1	—	1	6	2	3
Euglenophyta	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Xanthophyta	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>N</i>	48	—	24	480	—	88	12231	54	388
Bacillariophyta (%)	36(75)	—	8(33)	296(62)	—	64(73)	425(3.4)	38(70)	310(80)
Chlorophyta (%)	—	—	—	—	—	—	10(0.1)	—	—
Cyanophyta (%)	12(25)	—	16(67)	184(38)	—	24(27)	11796(96)	16(30)	78(20)
Euglenophyta (%)	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Xanthophyta (%)	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>B</i>	0.2	0.1	3.15	1.9	—	0.33	31.8	0.34	1.65
Bacillariophyta (%)	0.14(70)	0.05(50)	2.9(92)	1.48(78)	—	0.28(85)	2.23(7)	0.25(74)	1.41(85)
Chlorophyta (%)	—	—	0.05(2)	—	—	—	0.04(0.1)	—	—
Cyanophyta (%)	0.06(30)	0.05(50)	0.2(6)	0.41(22)	—	0.05(15)	29.5(92.8)	0.09(26)	0.24(15)
Euglenophyta (%)	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Xanthophyta (%)	—	—	—	—	—	—	—	—	—

По величине индекса сапробности воды реки соответствовали категории “вполне чистая – достаточно чистая” (табл. 2.1.13).

**Гаварагет.** Река берет начало с Гегамских хребтов на высоте 3050 м, ее длина — 50 км, площадь водосборного бассейна — 480 км<sup>2</sup>, среднегодовой расход воды — 3.82 м<sup>3</sup>/с, сток — 120.6 млн.м<sup>3</sup>. В зимний период покрывается льдом, питание подземными водами (83%), период половодья наступает в апреле – июне. Воды реки используются для орошения (Природа Армении, 2006).

В 2012 г. в составе фитопланктона отмечено 25 видов водорослей: 21 — диатомовых, 1 — зеленых, 3 — синезеленых и 1 — желтозеленых. Максимальное количество видов зарегистрировано в среднем течении реки (табл. 2.1.18). Средняя численность и биомасса составляли 278000 кл./л и 2.6 г/м<sup>3</sup> соответственно, наибольшие величины зарегистрированы в среднем течении реки (табл. 2.1.18). Доминировали *Cymbella prostrata*, *Navicula gracilis*, *N. dicephala* и *Diatoma vulgare* из группы диатомовых водорослей.

В 2013 г. в составе фитопланктона отмечено 27 видов водорослей: 24 — диатомовых, 2 — синезеленых и 1 — зеленых. Максимум видов наблюдался в истоке реки (табл. 2.1.18). Средние численность и биомасса фитопланктона были 628000 кл./л и 4.2 г/м<sup>3</sup>, наибольшие величины зарегистрированы в истоке реки (табл. 2.1.18). Преобладала группа диатомовых водорослей. Среди диатомовых

водорослей доминировали *Fragilaria capucina*, *Amphora ovalis*, *Ceratoneis arcus* и *Cymbella prostrata*, синезеленых — *Aphanothece clathrata* и *Microcystys aeruginosa*. Зеленые водоросли имели низкие количественные показатели, отмечен один вид — *Staurastrum dispar*.

**Таблица 2.1.18.** Число видов (*s*), общая численность (*N*, тыс. кл./л), биомасса (*B*, г/м<sup>3</sup>) и доля (%) таксономических групп водорослей в общей численности и биомассе фитопланктона р. Гаварагет летом 2012–2014 гг.

Показатель	2012			2013			2014		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
<i>s</i>	12	22	16	21	18	–	11	17	13
Bacillariophyta	9	18	13	10	16	–	10	14	11
Chlorophyta	1	1	2	1	–	–	–	1	–
Cyanophyta	2	3	1	–	2	–	1	2	2
Euglenophyta	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Xanthophyta	–	1	–	–	–	–	–	–	–
<i>N</i>	196	422	216	888	368	–	138	456	176
Bacillariophyta (%)	172(88)	308(73)	172(80)	880(99)	288(78)	–	116(84)	396(87)	124(70)
Chlorophyta (%)	4(2)	110(26)	4(2)	8(1)	–	–	20(14)	40(9)	52(30)
Cyanophyta (%)	20(10)	4(1)	40(18)	–	80(22)	–	2(2)	20(4)	–
Euglenophyta (%)	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Xanthophyta (%)	–	4(1)	–	–	–	–	–	–	–
<i>B</i>	2.25	2.32	1.3	6.75	1.6	–	1.83	2.4	0.8
Bacillariophyta (%)	2.18(97)	1.45(62)	1.2(92)	6.39(95)	1.42(89)	–	1.82(99)	2.2(92)	0.7(88)
Chlorophyta (%)	0.02(1)	0.02(1)	0.003(0.2)	0.36(5)	–	–	0.006(0.05)	0.14(6)	–
Cyanophyta (%)	0.05(2)	0.5(22)	0.1(7.6)	–	0.18(11)	–	0.006(0.05)	0.06(2)	0.1(12)
Euglenophyta (%)	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Xanthophyta (%)	–	0.35(15)	–	–	–	–	–	–	–

В 2014 г. в составе фитопланктона отмечен 31 вид водорослей: 26 — диатомовых, 3 — синезеленых и 2 — зеленых. Наибольшее количество видов зарегистрировано в среднем течении реки (табл. 2.1.18). Средняя численность фитопланктона была 256000 кл./л, биомасса — 1.36 г/м<sup>3</sup>, наибольшие величины отмечены в среднем течении (табл. 2.1.18), где наблюдалась максимальная температура воды (табл. 2.1.12). Основу сообществ составляли диатомовые водоросли, доминировали *Diatoma vulgare*, *Pinnularia viridis*, *Cocconeis placentula* и *Rhoicosphenia curvata*. Группа зеленых водорослей не имела большого вклада в количественные и качественные показатели сообщества, отмечены *Scenedesmus quadricauda* и *Ankistrodesmus falcatus*. В группе синезеленых водорослей выявлены виды *Microcystys aeruginosa* и *Aphanothece clathrata*.

В исследованный период индекс сапробности характеризовал воды реки как “вполне чистая – достаточно чистая” (табл. 2.1.13).

**Дззнагет.** Река берет начало с северо-восточной части Памбакского хребта на высоте 2310 м. Длина реки составляет 22 км, площадь водосборного бассейна — 90.5 км<sup>2</sup>, среднегодовой расход воды — 1.11 м<sup>3</sup>/с, максимальный — 46.4 м<sup>3</sup>/с, общий сток — 35 млн. м<sup>3</sup>. Русло реки имеет V-образную форму. Питание в основном снеговое (82%), половодье наступает весной, тогда и формируется около 75% объемов годового стока. Воды реки используются для орошения (Природа Армении, 2006).

В 2012 г. в составе фитопланктона отмечено 30 видов водорослей: 26 — диатомовых, 2 — синезеленых и 4 — зеленых. Максимальное количество видов наблюдалось в истоке реки (табл. 2.1.19).

Средние численность и биомасса были 503000 кл./л и 2.6 г/м<sup>3</sup> соответственно при максимальных величинах в истоке реки, минимальных — в устье (табл. 2.1.19).

Доминировали диатомовые водоросли — *Navicula radiosa*, *N. hungarica* и *Diatoma vulgare*.

**Таблица 2.1.19.** Число видов (*s*), общая численность (*N*, тыс. кл./л), биомасса (*B*, г/м<sup>3</sup>) и доля (%) таксономических групп водорослей в общей численности и биомассе фитопланктона р. Дзкнагет летом 2012–2014 гг.

Показатель	2012			2013			2014		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
<i>s</i>	24	21	19	13	14	18	14	7	14
Bacillariophyta	19	19	16	10	10	13	11	6	11
Chlorophyta	2	1	—	—	—	—	—	—	—
Cyanophyta	2	2	2	3	3	4	3	1	3
Euglenophyta	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Xanthophyta	1	—	1	—	—	1	—	—	—
<i>N</i>	570	452	300	432	304	800	122	60	148
Bacillariophyta (%)	474(83)	384(85)	248(83)	240(56)	248(82)	652(82)	108(89)	40(67)	122(82)
Chlorophyta (%)	16(3)	8(2)	—	—	—	—	—	—	—
Cyanophyta (%)	72(13)	60(13)	48(16)	192(44)	56(18)	148(18)	14(11)	20(33)	26(18)
Euglenophyta (%)	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Xanthophyta (%)	8(1)	—	4(1)	—	—	—	—	—	—
<i>B</i>	3.65	2.5	1.6	1.88	1.83	3.25	0.7	0.25	0.7
Bacillariophyta (%)	2.9(79)	2.2(88)	1.3(81)	1.15(61)	1.68(92)	2.85(87)	0.66(94)	0.2(80)	0.65(93)
Chlorophyta (%)	0.05(1)	0.2(8)	—	—	—	—	—	—	—
Cyanophyta (%)	0.3(8)	0.1(4)	0.1(6)	0.73(39)	0.15(8)	0.4(12)	0.04(6)	0.05(20)	0.05(7)
Euglenophyta (%)	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Xanthophyta (%)	0.45(12)	—	0.2(13)	—	—	—	—	—	—

В 2013 г. в составе фитопланктона отмечено 23 вида водорослей: 19 — диатомовых, 5 — синезеленых, максимум видов отмечен в устье (табл. 2.1.19). Средние численность и биомасса были 512000 кл./л и 2.32 г/м<sup>3</sup> соответственно, максимальные наблюдались в устье реки, а минимальные — в среднем течении (табл. 2.1.19). Основу численности и биомассы составляли диатомовые водоросли (табл. 2.1.19), доминировали *Ceratoneis arcus*, *Fragilaria capucina* и *Melosira varians*. Высокие показатели наблюдались и в группе синезеленых водорослей (в среднем 125000 кл./л и 0.33 г/м<sup>3</sup>), среди которых преобладали представители родов *Aphanothece*, *Microcystis* и *Phormidium*, доминировал потенциально токсичный *Ph. papyraceum*.

В 2014 г. в составе фитопланктона зарегистрировано 23 вида водорослей: 19 — диатомовых и 4 — зеленых. Наибольшее число видов обнаружено в истоке и в устье реки (табл. 2.1.19). Наблюдались минимальные за время изучения количественные показатели фитопланктона, средние величины которых составили 110000 кл./л и 0.56 г/м<sup>3</sup>. Наибольшие значения были в устьевом районе реки, где преобладали диатомовые водоросли (табл. 2.1.19) и отмечена наибольшая температура воды (табл. 2.1.12). Доминировали *Melosira islandica* и *Meridion circulare*.

Величины индекса сапробности характеризовали воды реки как “вполне чистая — достаточно чистая” (табл. 2.1.13).

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Данные анализа многолетних исследований притоков оз. Севан свидетельствуют, что в составе фитопланктона обследованных рек обнаружено 198 видов планктонных водорослей. Как и в большинстве рек Армении, наибольшим разнообразием отличалась группа диатомовых водорослей за счет представителей родов *Navicula*, *Nitzschia*, *Fragilaria*, *Cocconeis* и *Diatoma*.

Индекс сапробности находился в пределах 1.4–2.06, что соответствует категориям: а-олигосапробной – б-β-мезосапробной зоне самоочищения, II–III классы качества воды, “чистая – удовлетворительной чистоты”. Наиболее высокое качество воды, как среды обитания водорослей в реках, было отмечено в 2008 г., в 2009–2011 гг. наблюдалось увеличение индекса в устьевых участках рек. Относительно данных, полученных в 1990–1991 гг. (Хачикян, 2013) ухудшения качества воды в реках Масрик, Макенис, Арпа и Гаварагет не наблюдалось, по остальным рекам данные для сравнения отсутствуют.

Согласно оценке качества вод, по основным критериям Водной Рамочной Директивы ЕС, “отличное” качество наблюдалось в истоках рек Варденик (2012, 2014 гг.), Масрик (2012 г.), Дзкнагет и Гаварагет (2012–2014 гг.), Аргичи (2013 г.), Личк (2013 г.), Макенис (2013 и 2014 гг.), в среднем течении р. Дзкнагет (2012 и 2013 гг.); в среднем течении рек Дзкнагет и Макенис (2014 г.), а также в истоках рек Аргичи и Масрик качество воды соответствовало категории “удовлетворительная”; в остальных реках качество воды соответствовало статусу “хорошее” (табл. 2.1.20).

**Таблица 2.1.20.** Оценка качества воды согласно принципам ВРД (Водная Рамочная Директива, 2000/60 ЕС)

Год	Участок	Аргичи	Личк	Масрик	Варденик	Макенис	Гаварагет	Дзкнагет
2012	1							
	2							
	3							
2013	1				—			
	2	—	—					
	3						—	
2014	1							
	2		—					
	3							
Качество воды		Отличное		Хорошее		Удовлетворительное		Нет данных
Цветовая характеристика								—

Особо следует отметить, что в многолетнем аспекте наблюдалась тенденция повышения количественных и качественных показателей. Тревожным является факт увеличения в составе фитопланктона численности, биомассы и доли в общей численности и биомассе синезеленых водорослей, среди которых есть потенциально токсичные виды. Увеличение количества видов-индикаторов эвтрофных вод в притоках оз. Севан свидетельствует об ухудшении их экологического состояния и, следовательно, о риске повышения степени антропогенной нагрузки на водоем.

## 2.2. БАКТЕРИОПЛАНКТОН ОЗЕРА СЕВАН\*

Условия в горных озерах, в первую очередь, низкая температура и низкая концентрация органических веществ и биогенных элементов, делают их экстремальными для населяющих их гидробионтов. Поэтому большинство горных озер — это относительно простые экосистемы с низким видовым разнообразием и доминированием микробных трофических сетей. Главными компонентами последних являются гетеротрофные бактерии, играющие ключевые роли в круговоротах элементов и потоках энергии (Straskraba et al., 2008).

Микробиологические исследования оз. Севан были начаты в середине прошлого века (Гамбарян, 1968; Тифенбах, 1982) и возобновлены примерно после 20-летнего перерыва в 2005 г. (Косолапов и др., 2007, 2010).

Целью данной работы было продолжение изучения пространственно-временной динамики гетеротрофного бактериопланктона в период подъема уровня воды в оз. Севан.

Исследования проводили в июле и октябре в 2013 и 2014 гг. Интегральные пробы получали, смешивая воду, отобранную с различных горизонтов через каждые 1–5 м с помощью плексигласового 4-литрового батометра, на разрезе в Малом Севане, на разрезе и полуразрезе в Большом Севане (рис. 2, Введение). Кроме того, изучали вертикальное распределение бактериопланктона на одной станции в Малом Севане (ст. 4, гл. 64 м) и на двух станциях в Большом Севане (ст. 22, гл. 33 м и ст. 24, гл. 34 м).

Пробы воды для микроскопического анализа фиксировали формалином до конечной концентрации 2% и хранили в темноте при 4°C. Численность и размеры бактериопланктона и его размерно-морфологических групп (одиночных, агрегированных и нитевидных бактерий) определяли методом эпифлуоресцентной микроскопии с использованием флуорохрома 4',6-диамидино-2-фенилиндола (ДАФИ) (Porter, Feig, 1980). Препараты просматривали под микроскопом Olympus BX51 (Япония) с системой анализа изображений при увеличении 1000 раз и освещении ультрафиолетовыми лучами. 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, мкм<sup>3</sup>,  $W$  — диаметр, мкм, и  $L$  — длина, мкм (Grambeck 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, мкм<sup>3</sup> (Norland, 1993).

### 2.2.1. ГОРИЗОНТАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ БАКТЕРИОПЛАНКТОНА

В июле 2013 г. численность бактериопланктона изменялась по акватории озера в пределах  $(5.7\text{--}20.5) \times 10^6$  кл./мл (в среднем  $11.9 \times 10^6$  кл./мл, коэффициент вариации ( $C_v$ ) оказался равным 35.9%) (табл. 2.2.1). Максимальное значение этого показателя было зарегистрировано в литорали Большого Севана, минимальное — в пелагиали Малого Севана, где был наибольший средний объем бактериальных клеток ( $0.103$  мкм<sup>3</sup>). Биомасса колебалась от 93.1 до 296 мг С/м<sup>3</sup>, составляя в среднем

\* Д. Б. Косолапов

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

163 мг С/м<sup>3</sup> ( $C_V = 31.5\%$ ). Этот показатель достигал максимума в литорали Большого Севана, где была наивысшей численность бактериопланктона.

Таблица 2.2.1. Распределение бактериопланктона по акватории озера в июле 2013 и 2014 гг.

Таблица 2.2.1. Распределение бактериальной нагрузки

Станция*	Гл., м	N, 10 <sup>6</sup> кл./мл		V, мкм <sup>3</sup>		B, мг С/м <sup>3</sup>	
		2013	2014	2013	2014	2013	2014
Малый Севан							
P1-1	2	7.97	9.43	0.054	0.077	118.0	178.1
P1-2	7	16.26	6.44	0.046	0.069	213.0	112.7
P1-3	15	13.00	9.54	0.033	0.104	132.6	225.2
P1-4	30	7.50	5.66	0.087	0.043	155.3	70.1
4	64	12.72	9.69	0.052	0.076	180.6	176.2
P1-6	30	5.73	7.82	0.103	0.063	134.2	127.4
P1-7	15	6.24	7.54	0.064	0.039	104.3	88.2
P1-8	7	15.20	10.64	0.052	0.052	215.8	151.1
P1-9	2	13.67	11.47	0.041	0.043	164.0	143.3
НО	2	—	11.07	—	0.078	—	211.5
Большой Севан							
P2-1	2	12.80	20.54	0.044	0.083	162.6	412.8
P2-2	7	15.36	12.29	0.048	0.051	208.8	173.3
P2-3	15	11.04	6.48	0.048	0.080	149.0	126.4
22	33	12.71	12.38	0.052	0.070	177.0	205.8
P2-5	15	7.93	9.03	0.043	0.078	99.2	171.6
P2-6	7	6.05	11.90	0.058	0.085	93.1	241.6
P2-7	2	20.53	8.68	0.053	0.053	295.6	125.0
ПР-1	2	—	7.11	—	0.134	—	201.2
ПР-2	7	17.36	8.05	0.044	0.076	220.4	151.3
ПР-3	15	16.30	9.50	0.040	0.065	192.3	159.7
ПР-4	30	7.62	21.90	0.048	0.108	102.8	530.0
24	34	11.57	11.47	0.045	0.065	140.4	193.5

Примечание. Здесь и далее прочерки означают отсутствие данных. N — численность, V — средний объем клетки, B — биомасса. \* P1–P2 — номера разрезов; станции пронумерованы в направлении от ЮЗ к СВ берега; НО — “Новое озеро”.

В октябре 2013 г. количество бактерий было примерно таким же, как в июле: в среднем  $11.6 \times 10^6$  кл./мл (диапазон колебаний: от  $5.81 \times 10^6$  до  $18.9 \times 10^6$  кл./мл,  $C_V = 36.2\%$ ) (табл. 2.2.2). Размеры бактерий значительно увеличились: средний объем их клеток в октябре ( $0.107$  мкм<sup>3</sup>) оказался в 2 раза больше, чем в июле ( $0.053$  мкм<sup>3</sup>). Поэтому осенью существенно возросла биомасса бактериопланктона, составившая в среднем  $237$  мг С/м<sup>3</sup> ( $C_V = 50.4\%$ ). В этот период максимальных значений численность и биомасса бактериопланктона достигали в литоральной зоне Большого Севана.

В июле 2014 г. количественные показатели бактериопланктона были примерно такие же, как год назад (табл. 2.2.1). Средние значения его численности и биомассы составили  $10.4 \times 10^6$  кл./мл ( $C_V = 38.7\%$ ) и  $190$  мг С/м<sup>3</sup> ( $C_V = 53.9\%$ ). Максимальные значения этих параметров ( $21.9 \times 10^6$  кл./мл и  $530$  мг С/м<sup>3</sup>) обнаружены в пелагиали Большого Севана.

В октябре 2014 г. численность бактериопланктона по сравнению с июлем уменьшилась и составила в среднем  $8.16 \times 10^6$  кл./мл, а биомасса, как и в предыдущий год, за счет увеличения размеров клеток возросла (в среднем  $310$  мг С/м<sup>3</sup>).

Температурный и кислородный режимы играют главную роль в распределении органических веществ, соединений биогенных элементов и гидробионтов, в т.ч. бакте-

# ОЗЕРО СЕВАН

рий в водной толще оз. Севан. Постоянное ветровое перемешивание озера способствует выравниванию их распределения. Озеро состоит из двух частей, отличающихся по времени образования и морфометрии — Большого и Малого Севана, соединенных проливом. Малый Севан характеризуется большей глубиной (до 80 м) и изрезанными берегами. В этой части сосредоточен больший объем воды озера. В Большом Севане берега менее изрезаны, глубина в настоящее время не превышает 35 м.

Таблица 2.2.2. Распределение бактериопланктона по акватории озера в октябре 2013 и 2014 гг.

Станция	Гл., м	N, 10 <sup>6</sup> кл./мл		V, мкм <sup>3</sup>		B, мг C/м <sup>3</sup>	
		2013	2014	2013	2014	2013	2014
Малый Севан							
P1-1	2	12.92	10.45	0.073	0.293	235.1	517.1
P1-2	7	9.03	9.74	0.059	0.190	141.8	353.5
P1-3	15	17.52	9.35	0.054	0.272	259.3	438.3
P1-4	30	7.30	7.07	0.072	0.255	132.2	317.4
4	64	5.82	7.46	0.151	0.213	198.5	306.8
P1-6	30	—	7.54	—	0.164	—	245.8
P1-7	15	9.74	9.03	0.069	0.219	170.4	363.1
P1-8	7	8.33	7.93	0.068	0.198	144.9	296.7
P1-9	2	7.27	7.54	0.091	0.221	154.7	305.4
НО	2	—	7.75	—	0.313	—	402.4
Большой Севан							
P2-1	2	6.68	9.50	0.047	0.157	89.4	301.2
P2-2	7	13.90	6.24	0.133	0.216	390.6	248.5
P2-3	15	11.51	7.70	0.049	0.263	156.5	352.5
22	33	13.09	8.60	0.125	0.196	331.7	327.9
P2-5	15	14.49	7.66	0.050	0.206	202.9	294.1
P2-6	7	18.85	6.28	0.136	0.177	539.1	216.8
P2-7	2	17.59	8.72	0.064	0.114	290.3	219.7
ПР-1	2	6.36	7.97	0.077	0.119	120.9	207.3
ПР-2	7	14.84	7.74	0.091	0.151	317.7	237.5
ПР-3	15	—	8.95	—	0.164	—	292.8
ПР-4	30	14.22	8.95	0.132	0.236	396.6	380.5
24	34	—	7.36	—	0.122	—	194.4

В среднем за 2013–2014 гг. количество бактериопланктона в Большом Севане было выше, а объем клеток меньше, чем в Малом Севане:  $11.5 \times 10^6$  кл./мл и  $9.8 \times 10^6$  кл./мл и 0.097 мкм<sup>3</sup> и 0.105 мкм<sup>3</sup> соответственно. Биомасса в Большом Севане оказалась выше по сравнению с таковой в Малом Севане: в среднем 238 и 210 мг С/м<sup>3</sup> соответственно.

В Малом Севане численность и биомасса бактериопланктона на участках литорали с глубинами ~ 7 м ( $10.5 \times 10^6$  кл./мл и 204 мг С/м<sup>3</sup>) и на “недавно затопленных” в результате подъема уровня воды участках литорали с глубинами ~ 2 м ( $10.1 \times 10^6$  кл./мл и 227 мг С/м<sup>3</sup>) была выше, чем в пелагиали ( $8.82 \times 10^6$  кл./мл и 201 мг С/м<sup>3</sup>) (табл. 2.2.3–2.2.5). В “Новом озере” — полуотшнурованном водоеме, образовавшемся в результате подъема уровня, численность бактерий (в среднем  $9.41 \times 10^6$  кл./мл) незначительно отличалась от таковой в Малом Севане, но размеры (0.196 мкм<sup>3</sup>) и биомасса (307 мг С/м<sup>3</sup>) были существенно выше. Количество бактериопланктона в литорали и пелагиали Большого Севана было примерно одинаковым и выше такового на соответствующих участках в Малом Севане. Размеры и биомасса

бактерий в среднем ( $0.083 \text{ мкм}^3$  и  $221 \text{ мг С/м}^3$ ) оказались наименьшими на участках литорали с глубинами  $\sim 2 \text{ м}$ .

Таблица 2.2.3. Численность бактериопланктона ( $N$ ,  $10^6 \text{ кл./мл}$ ) на различных участках озера

Дата	МС				БС		
	2 м	7 м	$\geq 15 \text{ м}$	НО	2 м	7 м	$\geq 15 \text{ м}$
23–28.07.13	10.82	15.73	9.04	–	16.66	12.92	11.19
10–13.10.13	10.10	8.68	10.10	–	10.21	15.87	13.33
23–25.07.14	10.45	8.54	8.05	11.07	12.11	10.75	11.80
22–24.10.14	8.99	8.84	8.09	7.75	8.73	6.75	8.20

Примечание. Здесь и далее: МС — Малый Севан, БС — Большой Севан, НО — “Новое озеро”. 2 м — “недавно затопленные” участки литорали; 7 м — ранее существовавшие участки литорали;  $\geq 15 \text{ м}$  — пелагиаль.

Таблица 2.2.4. Средний объем клеток бактериопланктона ( $V$ ,  $\text{мкм}^3$ ) на различных участках озера

Дата	МС				БС		
	2 м	7 м	$\geq 15 \text{ м}$	НО	2 м	7 м	$\geq 15 \text{ м}$
23–28.07.13	0.048	0.049	0.068	–	0.049	0.050	0.046
10–13.10.13	0.082	0.064	0.087	–	0.063	0.120	0.089
23–25.07.14	0.060	0.061	0.065	0.078	0.090	0.071	0.078
22–24.10.14	0.257	0.194	0.225	0.313	0.130	0.181	0.198

Таблица 2.2.5. Биомасса бактериопланктона ( $B$ ,  $\text{мг С/м}^3$ ) на различных участках озера

Дата	МС				БС		
	2 м	7 м	$\geq 15 \text{ м}$	НО	2 м	7 м	$\geq 15 \text{ м}$
23–28.07.13	141	215	141	–	229	174	143
10–13.10.13	195	143	190	–	167	416	272
23–25.07.14	161	132	137	212	246	189	231
22–24.10.14	411	325	334	402	243	234	307

## 2.2.2. ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ БАКТЕРИОПЛАНКТОНА

Летом в оз. Севан наблюдается стратификация, и слой температурного скачка является местом активных биохимических процессов, где концентрируются взвешенные вещества и организмы планктона. Осенью термоклин постепенно опускается в придонные слои и к зиме исчезает. Вертикальное распределение температуры, численности и биомассы бактериопланктона в июле в 2013 и 2014 гг. показано на рис. 2.2.1–2.2.3.

В июле 2013 г. в Большом Севане на ст. 22 слой температурного скачка располагался глубже и был более выражен, чем в 2014 г. (рис. 2.2.1). Характер вертикального распределения бактериопланктона также различался. В 2013 г. выделялись три пика численности и биомассы бактерий: в подповерхностном горизонте, над термоклином и у дна. В 2014 г. максимальные значения этих параметров регистрировались в зоне термоклина.

Летом в Большом Севане наблюдается подъем к поверхности озера холодных вод гипolimниона, вызванный, в основном, циклонической циркуляцией вод. В этой зоне низкотемпературного купола (ст. 24) пики численности и биомассы бактерий в июле 2013 г. регистрировались в поверхностном слое и над термоклином на глубине  $\sim 5 \text{ м}$ , в 2014 г. увеличение численности наблюдалось также на глубине 5 м и у дна, биомассы — в поверхностном и придонном горизонтах (рис. 2.2.2).



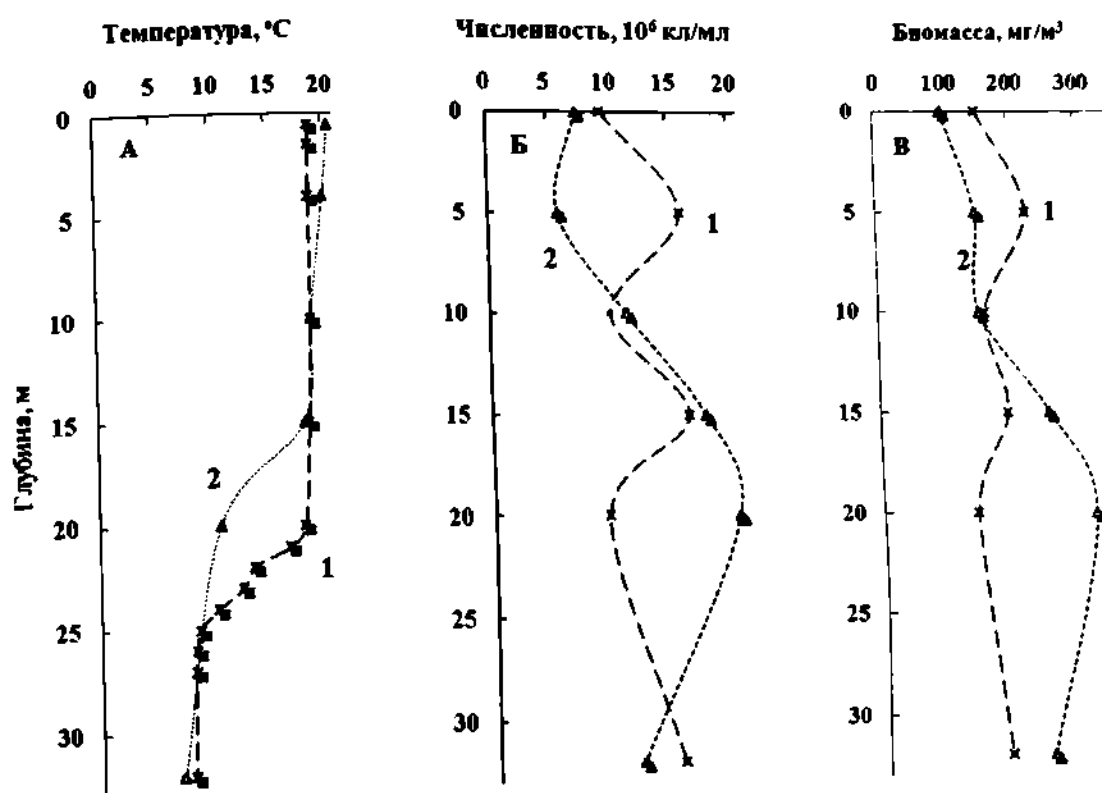


Рис 2.2.1. Вертикальное распределение температуры (А), численности (Б) и биомассы (В) бактериопланктона в Большом Севане (ст. 22, гл. 33 м) летом: 27.07.2013 (1) и 23.07.2014 (2).

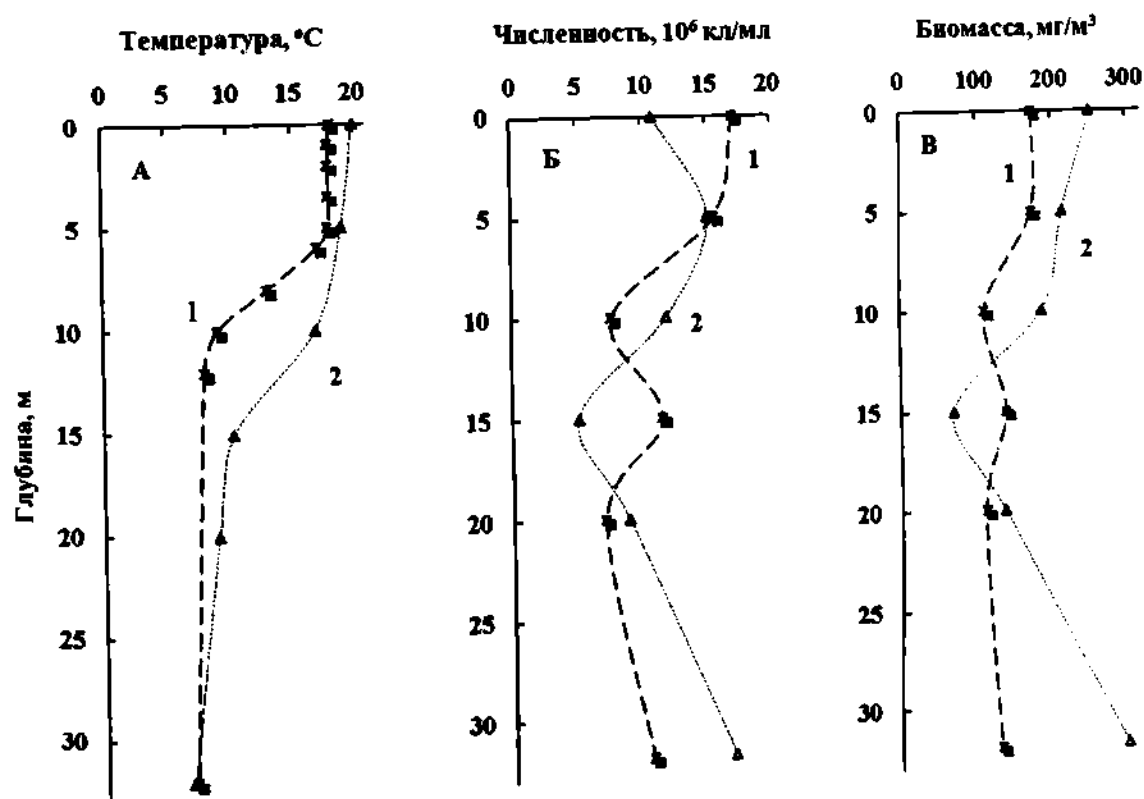


Рис 2.2.2. Вертикальное распределение температуры (А), численности (Б) и биомассы (В) бактериопланктона в зоне температурного купола в Большом Севане (ст. 24, гл. 34 м) летом: 27.07.2013 (1) и 24.07.2014 (2).

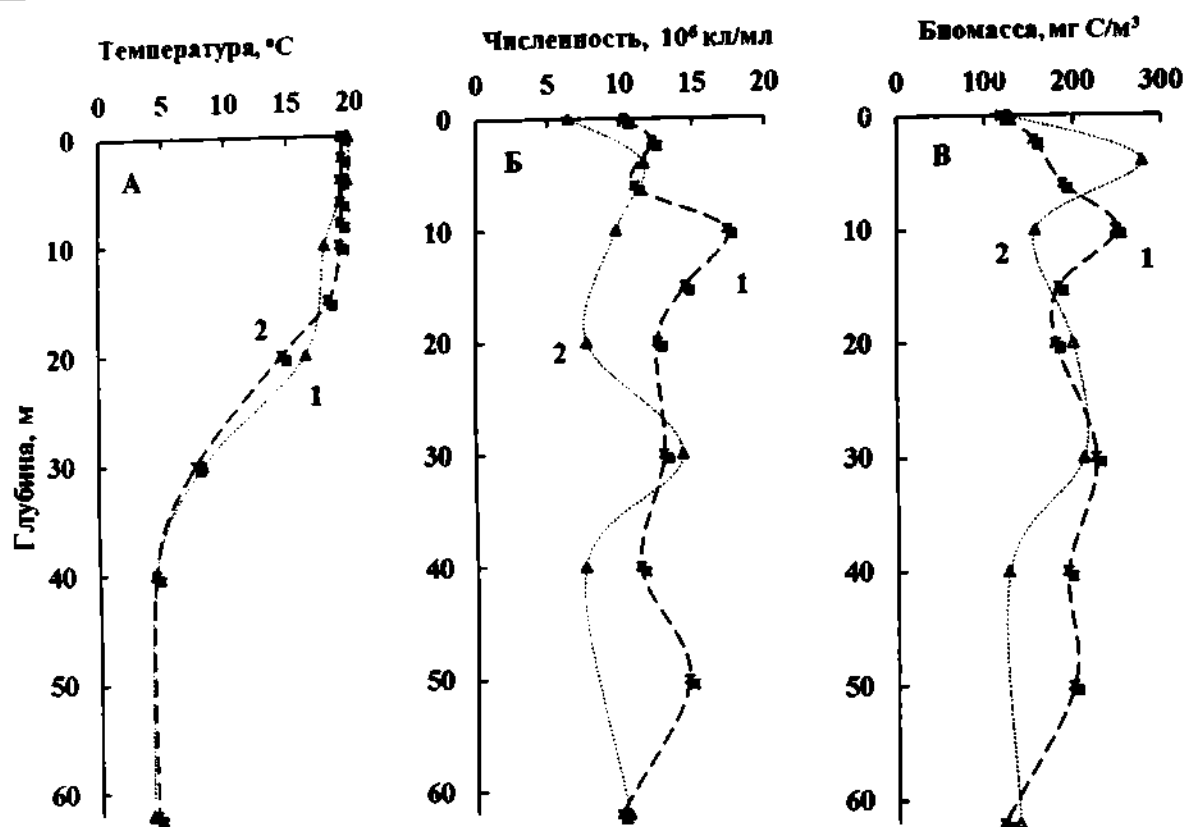


Рис 2.2.3. Вертикальное распределение температуры (А), численности (Б) и биомассы (В) бактериопланктона в Малом Севане (ст. 4, гл. 64 м) летом: 25.07.2013 (1) и 25.07.2014 (2).

В пелагиали Малого Севана (ст. 4) в июле максимальные значения численности и биомассы бактериопланктона отмечались на глубине около 10 м в 2013 г. или в подповерхностном слое и под термоклинном на глубине около 30 м в 2014 г. (рис. 2.2.3).

В октябре температура поверхностных слоев воды уменьшилась по сравнению с июлем и составляла в среднем 13.6 и 19.5°C соответственно, термоклин был выражен менее четко, а распределение бактерий было более равномерным (рис. 2.2.4–2.2.6). Наблюдались межгодовые различия в характере их распределения, обусловленные, в т.ч. тем, что исследования в октябре 2014 г. проводили примерно на 10 дней позже, чем в 2013 г.

В октябре 2013 г. в Большом Севане на ст. 22 высокие значения численности и биомассы регистрировались в поверхностном горизонте водной толщи и на глубине 15–20 м (рис. 2.2.4). В 2014 г. количественные показатели развития бактерий постепенно увеличивались ко дну.

Осенью в зоне температурного купола (ст. 24) вертикальное распределение бактериопланктона изучали только в 2014 г. (рис. 2.2.5). В этот период его численность в столбе воды колебалась незначительно. Заметное уменьшение биомассы регистрировалось на глубине 15 м. Интересно отметить, что летом минимальные значения бактериальной численности и биомассы также отмечались в этом слое.

В Малом Севане (ст. 4) осенью 2013 г. пик численности регистрировался в поверхностном горизонте и на глубине 20 м. Поверхностный пик биомассы был еще более заметен (рис. 2.2.6). В 2014 г. небольшое увеличение этих параметров наблюдалось в поверхностном слое и на глубинах около 20 и 50 м.

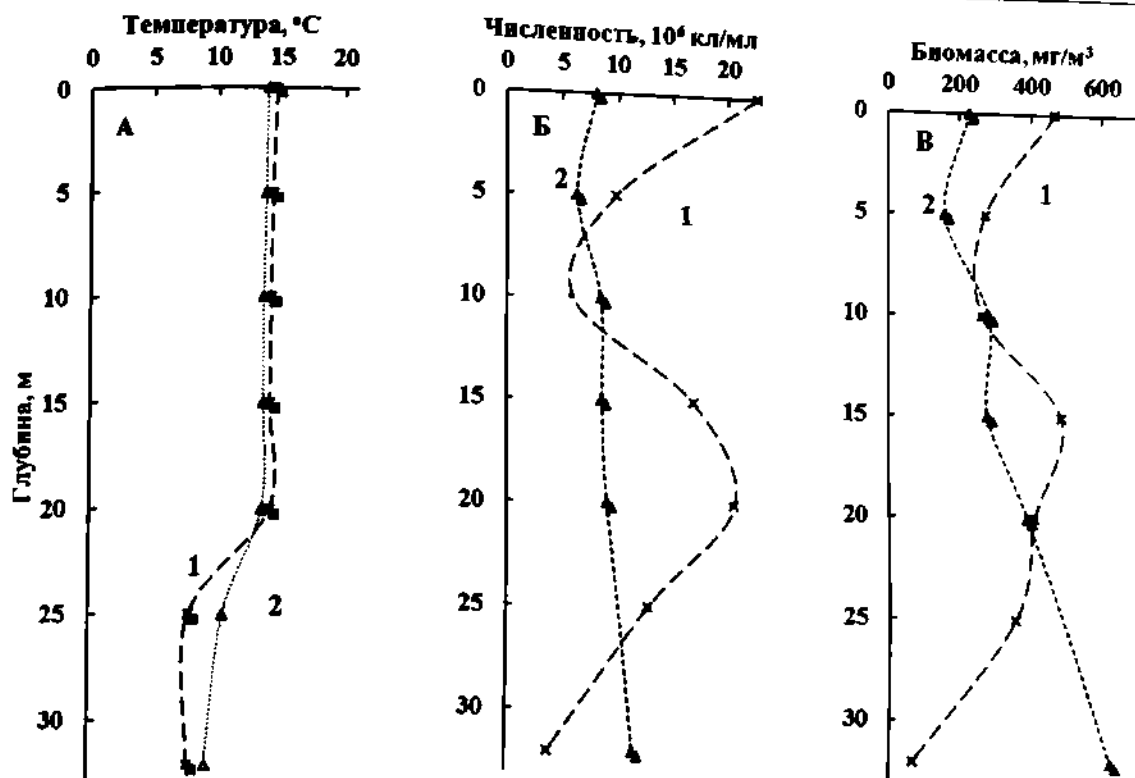


Рис 2.2.4. Вертикальное распределение температуры (А), численности (Б) и биомассы (В) бактериопланктона в Большом Севане (ст. 22) осенью: 11.10.2013 (1) и 22.10.2014 (2).

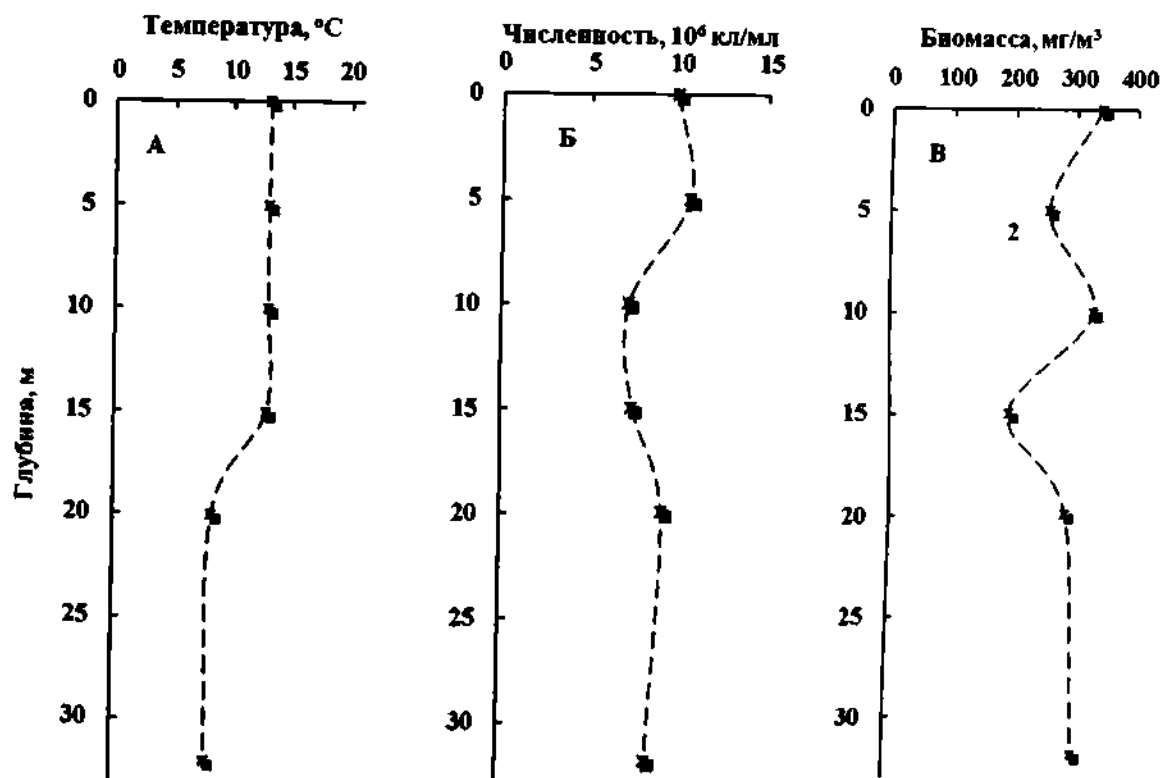


Рис 2.2.5. Вертикальное распределение температуры (А), численности (Б) и биомассы (В) бактериопланктона в зоне температурного купола в Большом Севане (ст. 24) 22.10.2014.

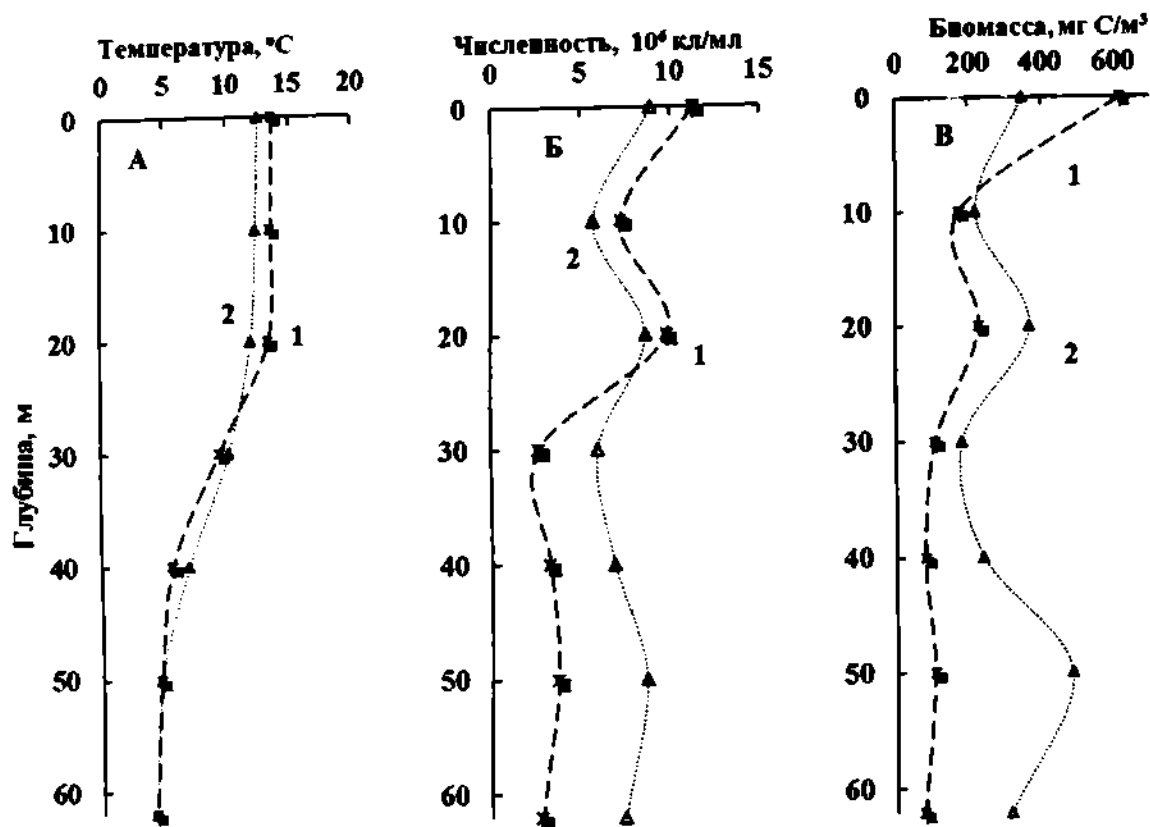


Рис 2.2.6. Вертикальное распределение температуры (А), численности (Б) и биомассы (В) бактериопланктона в Малом Севане (ст. 4) осенью: 14.10.2013 (1) и 23.10.2014 (2).

Итак, в вертикальном распределении гетеротрофного бактериопланктона в летне-осенний период наблюдалось один или несколько пиков, обычно приуроченных к слою температурного скачка, подповерхностным и придонным горизонтам. Осенью высокие значения бактериальной численности и биомассы регистрировались также в поверхностном слое. Не всегда максимумы численности и биомассы совпадали, поскольку иногда высокой численности соответствовали небольшие размеры клеток. Вертикальное распределение бактерий в первую очередь определяется характером перемешивания водных масс, температурным и кислородным режимами, и связанных с ними распределением органических субстратов, соединений биогенных элементов, фитопланктона, зоопланктона и протистов. В поверхностных слоях воды горных озер на развитие микроорганизмов негативное влияние оказывает ультрафиолетовая радиация, хотя разные компоненты микробных пищевых сетей обладают различной чувствительностью к ее воздействию (Sommaruga et al., 1999).

### 2.2.3. РАЗМЕРНО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА БАКТЕРИОПЛАНКТОНА

Основным компонентом бактериопланктона оз. Севан являлись мелкие одиночные клетки, вносящие основной вклад в формирование его численности и биомассы. Летом их доля в общей бактериальной биомассе составляла 69.9–99.6% (в среднем 95.9%) (табл. 2.2.6). Осенью в водной толще озера наблюдались скопления крупных палочковидных и нитевидных (длиной  $> 10$  мкм) бактерий. В этот период бактериопланктон озера был представлен двумя основными размерно-морфологическими группами: крупными палочками и нитями, и мелкими кокками и коккобациллами.

**Таблица 2.2.6. Вклад одиночных, агрегированных и нитевидных бактерий в формирование общей биомассы бактериопланктона (B, мг C/м³)**

Станция	Доля в общей биомассе, %											
	Одиночных						Агрегированных					
										Нитей		
	Лето 2013	Осень 2013	Лето 2014	Осень 2014	Лето 2013	Осень 2013	Лето 2014	Осень 2014	Лето 2013	Осень 2013	Лето 2014	Осень 2014
<b>Малый Севан</b>												
P1-1	98.15	93.36	98.69	78.63	1.85	6.21	0.58	19.84	0.00	0.43	0.69	1.53
P1-2	97.19	74.27	96.01	97.76	2.81	25.28	3.05	1.42	0.00	0.45	0.92	0.82
P1-3	98.78	94.05	96.40	98.44	1.22	4.89	2.69	1.00	0.00	1.06	0.93	0.55
P1-4	98.75	94.62	91.13	86.93	0.79	4.97	7.34	10.99	0.46	0.41	1.48	2.10
4	95.34	91.24	97.92	78.14	4.53	8.24	1.29	19.24	0.14	0.52	0.81	2.61
P1-6	98.88	-	99.54	84.82	1.12	-	0.46	12.78	0.00	-	0.00	2.38
P1-7	86.86	97.83	96.81	90.31	13.14	1.81	2.85	7.62	0.00	0.36	0.34	2.07
P1-8	84.38	96.72	98.80	87.09	15.62	2.11	0.76	10.48	0.00	1.17	0.43	2.43
P1-9	97.03	95.74	99.48	90.32	2.66	3.65	0.11	7.10	0.32	0.61	0.41	2.58
НО	-	-	85.20	94.05	-	-	10.94	3.33	-	-	3.84	2.60
<b>Большой Севан</b>												
P2-1	97.48	80.91	99.08	92.68	2.52	18.49	0.57	5.61	0.00	0.60	0.35	1.68
P2-2	98.00	97.56	97.75	81.69	2.00	2.08	1.82	15.87	0.00	0.36	0.42	2.45
P2-3	88.06	87.50	95.28	89.33	11.94	11.99	3.56	7.89	0.00	0.51	1.19	2.76
22	96.33	92.31	97.70	82.67	3.43	6.56	1.70	14.90	0.24	1.13	0.60	2.43
P2-5	98.30	97.64	97.96	75.19	1.70	1.39	1.35	22.47	0.00	0.97	0.66	2.36
P2-6	97.83	99.11	96.04	85.72	2.17	0.60	3.58	12.08	0.00	0.29	0.41	2.22
P2-7	99.21	95.70	91.46	82.30	0.79	3.74	7.53	15.39	0.00	0.56	1.04	2.30
ПР-1	-	95.56	89.58	64.55	-	3.59	9.36	32.23	0.00	0.85	1.10	3.22
ПР-2	99.39	95.27	92.44	91.71	0.61	3.88	7.37	6.25	0.00	0.85	0.18	2.95
ПР-3	99.48	-	98.53	83.33	0.52	-	0.77	12.44	0.26	-	0.76	4.24
ПР-4	91.34	93.46	99.47	82.99	8.40	5.81	0.26	13.16	0.12	0.73	0.27	3.85
24	93.10	-	95.56	87.08	6.79	-	3.88	11.02	-	-	0.57	1.89

В результате осенью по сравнению с летом существенно возрастали размеры бактериальных клеток, средний объем которых в июле 2013 и 2014 гг. составлял 0.051 и 0.072 мкм<sup>3</sup>, а в октябре — 0.107 и 0.201 мкм<sup>3</sup>. Разница в объемах бактериальных клеток отражает различия в таксономическом составе и в физиологическом состоянии бактериальных сообществ.

Агрегированные бактерии занимали от 0.4 до 32.2% общей биомассы бактериопланктона. Осенью их доля была существенно выше. Особенно это проявилось в октябре 2014 г., когда вклад агрегированных, в основном образующих микроколони, бактерий в формирование общей биомассы составлял в среднем 13.4% (достигал 32.2% в литорали озера вблизи впадения р. Арпа (ст. ПР-1)), а летом — только 2.8%. В 2013 г. разница между сезонами была менее существенной: 6.8 и 4.5% соответственно.

Нитевидные формы были минорным компонентом сообщества озера: их вклад в формирование общей бактериальной биомассы не превышал 5.3%. Летом они встречались не на всех участках, а осенью были распространены по всей акватории. В 2014 г. их было больше по сравнению с 2013 г. В июле 2014 г. они составляли в среднем 0.74%, в октябре — 2.33%. Летом и осенью 2013 г. этот показатель оказался равным 0.12 и 0.73% соответственно. Наибольшего развития нити достигали обычно в глубине водной толщи в пелагиали озера и в “Новом озере” (в июле 2014 г.).

Как было показано ранее, образование крупных и нитевидных бактерий является защитным механизмом сообщества в ответ на возрастание активности бактериотрофных протистов (гетеротрофных и миксотрофных флагеллат и мелких инфузорий) (Simek et al., 2003). Уменьшение размеров клеток тоже служит защитной реакцией. Однако агрегированные и нитевидные бактерии могут непосредственно использоваться в пищу грубыми фильтраторами планктона. Кроме того, у нитевидных бактерий высокое отношение площади поверхности к объему клеток, что важно для эффективного потребления органических субстратов и биогенных элементов.

Нитевидные гетеротрофные бактерии в горных озерах могут формировать очень высокую биомассу (Straskrabova et al., 1999, 2008; Wille et al., 1999). Они являются постоянным компонентом гетеротрофного бактериопланктона ультраолиготрофных озер с кислой реакцией среды и слабым развитием многоклеточного зоопланктона (Vrba, 2003). При исследовании большого количества озер, расположенных в различных горных системах Европы, нитевидные формы бактерий были обнаружены только в некоторых из них. Однако в этих озерах они составляли значительную часть (от 21 до 77%) биомассы бактериопланктона (Straskrabova et al., 2008). В этих же озерах регистрировались высокие значения среднего объема бактериальных клеток, которые достигали 1.457 мкм<sup>3</sup>.

#### 2.2.4. МЕЖГОДОВЫЕ КОЛЕБАНИЯ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ БАКТЕРИОПЛАНКТОНА

По сравнению с исследованиями, проведенными в 2005–2009 гг., в 2013–2014 гг. численность и биомасса бактериопланктона в оз. Севан существенно увеличились (табл. 2.2.7). В последние годы в озере зарегистрированы очень высокие значения этих параметров, характерные для эвтрофных и гипертрофных водоемов (Копылов, Косолапов, 2007). Наибольшей численности (в среднем  $12.1 \times 10^6$  кл./мл) бактериопланктон достигал в июле 2013 г., биомассы — в октябре 2014 г. (в среднем 311 мг/м<sup>3</sup>).

Таблица 2.2.7. Межгодовая динамика численности ( $N$ ) и биомассы ( $B$ ) бактериопланктона

Год	Месяц	$N$ , $10^6$ кл./мл				$B$ , мг С/м <sup>3</sup>			
		Среднее	Макс	Мин	С <sub>в</sub> , %	Среднее	Макс	Мин	С <sub>в</sub> , %
2005	Октябрь	3.37	5.86	1.92	34.1	64.4	93.8	64.4	32.2
2007	Июль	6.01	9.82	3.14	26.1	156.3	283.0	97.0	26.6
2009	Октябрь	5.95	9.80	2.38	24.7	162.7	266.5	66.2	26.1
2013	Июль	12.14	20.53	5.73	31.1	165.9	295.6	93.1	27.7
	Октябрь	10.77	22.53	2.63	51.2	248.5	618.7	65.7	60.5
2014	Июль	10.69	21.90	5.07	39.6	190.2	530.0	68.9	48.2
	Октябрь	8.22	11.39	5.71	15.9	311.3	622.9	159.9	30.7

Подъем уровня воды в Севане, начатый в 2002 г., к 2012 г. составил 1900 м над уровнем моря, что на 3.82 м выше абсолютного минимума. С 2012 г. уровень озера почти не изменялся (см. таблицу во Введении). В последние годы количество сига продолжало сокращаться, иногда на короткое время возрастая. Такие существенные изменения не могли не вызвать перестройку сообществ гидробионтов. Прежде всего увеличилось количество и изменилась структура зоопланктона, в котором стали доминировать ветвистоусые фильтраторы, такие как *Daphnia magna* и "*Diaphanosoma brachyurum*" (см. раздел 2.4). Вследствие этого усилилось воздействие беспозвоночных, причем как прямое, так и опосредованное, на фитопланктон, протистов и бактерий.

### 2.2.5. СРАВНЕНИЕ СЕВАНА С ДРУГИМИ ГОРНЫМИ ОЗЕРАМИ

Горные озера являются объектом интенсивного изучения из-за их повсеместного распространения и целого ряда уникальных особенностей. В Европе насчитывается более 20000 горных, т.е. расположенных выше зоны распространения лесов, озер. В конце 1990-х – начале 2000-х гг. их изучению были посвящены две крупные европейские программы (European Project MOLAR — Mountain Lakes Research Program, и EU Project EMERGE — European Mountain Lake Ecosystems: Regionalisation, dia Gnostics and socio-economic Evaluation)), в которой участвовали гидробиологи и гидрохимики из разных стран, в т.ч. Чехии, Италии, Испании, Австрии, Швейцарии, Финляндии, Болгарии (Straskrbova et al., 2008). К сожалению, эти исследования не затронули водоемы крупнейшего горного массива Европы — Кавказа.

Большинство горных озер имеют сравнительно небольшую площадь водосбора, низкое содержание биогенных элементов и органических веществ и относятся к олиго- или ультраолиготрофным водоемам. Это в совокупности с низкой температурой, повышенной солнечной радиацией и резкими колебаниями физико-химических параметров позволяют считать их экстремальными местообитаниями. Населяющие их микробные сообщества имеют специфические физиологические свойства и гибкие жизненные стратегии, позволяющие им выживать в экстремальных условиях. В олиготрофных горных озерах развитие гетеротрофного бактериопланктона обычно контролируется "снизу" запасами субстратов и биогенных элементов. Важную роль играют таксоны водорослей, способные к миксотрофному питанию, которые замещают гетеротрофных нанофлагеллат и инфузорий в трофических сетях и становятся главными потребителями бактерий (Bertoni et al., 2002; Callieri et al., 2002).

Оз. Йори 3 (Jori Lake III), расположенное в Швейцарских Альпах на высоте 2512 м н.у.м., характеризовалось низкой численностью бактериопланктона. В период стратификации озера с июля по сентябрь она изменялась в пределах (0.7–1.7) ×

$10^6$  кл./мл, объем бактерий — в пределах  $0.028\text{--}0.033$  мкм<sup>3</sup>. Бактериальная биомасса в верхнем 8-м слое водной толщи составляла в среднем  $12 \pm 2.3$  мкг С/л. Максимальных значений эти показатели достигали в слое термоклина на глубине 4–6 м. Удельная скорость роста и продукция бактериопланктона также были низкими:  $0.002\text{--}0.006$  ч<sup>-1</sup> и  $0.01\text{--}0.03$  мкг С/(л × ч) соответственно. Доминирующими потребителями бактерий в озере были миксотрофные водоросли типа *Dinobryon cylindricum* var. *alpinum* и автотрофные нанофлагеллаты (Hinder et al., 1999).

В маленьком неглубоком озере в Австрийских Альпах (2417 м н.у.м.), характеризующемся крайне низкими концентрациями растворимых органических веществ и биогенных элементов, количество бактериопланктона было низким. В летний период этот параметр находился в пределах  $(2.5\text{--}5.5) \times 10^5$  (в среднем  $3.73 \times 10^5$ ) кл./мл и испытывал незначительные пространственно-временные колебания. Отмечалось лишь его небольшое возрастание к осени. Биомасса бактериопланктона варьировала в пределах  $5.4\text{--}15.3$  мкг С/л ( $35\text{--}63$  мг С м<sup>-2</sup>). По численности в сообществе доминировали мелкие палочковидные бактерии со средним объемом клетки около  $0.05$  мкм<sup>3</sup>, но за счет развития нитевидных форм, составлявших в верхних слоях воды 16–65% общей биомассы, средний объем клеток бактериопланктона увеличивался до  $0.27$  мкм<sup>3</sup> (Wille et al., 1999).

В горных озерах, расположенных в субарктической зоне на севере Швеции на высоте 1045–1140 м н.у.м., среднелетние значения численности бактериопланктона находились в пределах  $(0.4\text{--}0.7) \times 10^6$  кл./мл, объемы клеток — в пределах  $0.066\text{--}0.071$  мкм<sup>3</sup>, биомассы — в пределах  $9.2\text{--}15.1$  мкг С/л, продукции — в пределах  $0.4\text{--}1.1$  (разброс  $0.2\text{--}3.9$ ) мкг С/(л × сут). Выявлена тенденция уменьшения этих параметров с увеличением высоты. Летом в горных озерах рост бактериопланктона лимитируется низкими концентрациями РОВ. В этих озерах продукции фитопланктона недостаточно для поддержания бактериальной продукции, поэтому значительная часть последней поддерживается органическими веществами, поступающими с водосбора и из донных отложений (т.е. продукцией бентоса). Весной поступление больших количеств аллохтонного РОВ вызывает увеличение продукции бактериопланктона, которая в этот период лимитироваться фосфором (Karlsson et al., 2001).

В олиготрофном оз. Долното, расположенном на высоте 2095 м н.у.м. в горном массиве Рила (Болгария), численность бактериопланктона испытывала существенные межгодовые колебания. В 2007 г. она была значительно выше, чем в 2006 г.: в среднем  $9.4 \times 10^6$  и  $1.8 \times 10^6$  кл./мл соответственно, и в 2007 г. достигала максимум в июле ( $12.2 \times 10^6$  кл./мл), а в 2006 г. — в сентябре. Вертикальное распределение бактерий зависело от температуры, рН и концентрации фосфатов. Обычно их наибольшее количество регистрировалось в подповерхностном горизонте водной толщи озера (Boteva et al., 2009).

В рамках выполнения европейских программ были исследованы планктонные трофические сети большого количества (более 300) озер, расположенных в 10 горных системах (Straskrabova et al., 2008). В результате было установлено, что количество бактериопланктона в этих водных экосистемах  $((0.02\text{--}2.7) \times 10^6$  кл./мл) обычно соответствует значениям этого показателя в равнинных олиготрофных озерах в вегетационный сезон или его значениям, регистрируемым в равнинных мезо- и эвтрофных озерах зимой. Только в двух горных озерах были обнаружены высокие численности бактерий  $((19.0\text{--}25.2) \times 10^6$  кл./мл), близкие к значениям этого параметра, зарегистрированными нами в оз. Севан. Биомасса бактерий в горных озерах часто достигала  $40\text{--}50$  мг С/м<sup>3</sup>, а в озерах, где развивались нитевидные бактерии, — до  $100\text{--}$



150 и даже  $> 250 \text{ мг С/м}^3$ . В одном из озер в Альпах была обнаружена очень высокая биомасса бактерий ( $1162 \text{ мг С/м}^3$ ) при их очень низкой численности ( $0.4 \cdot 10^6 \text{ кл./мл}$ ).

Доля бактерий в общей биомассе планктона горных озер была сопоставима с таковой фитопланктона и, как и в других водных экосистемах, возрастала с уменьшением уровня трофии. Вклад главных групп (бактерий, фитопланктона и зоопланктона) в формирование биомассы планктона в значительной степени зависел от сезона. Во время таяния льда в конце зимы – начале весны в горных озерах регистрируются высокие количества бактерий и протистов. Во время весеннего перемешивания численность гетеротрофных микроорганизмов и миксотрофного фитопланктона обычно достигает максимума и затем уменьшается из-за сокращения запасов биогенных элементов и увеличения количества консументов. Все эти процессы зависят от температуры, высоты над уровнем моря, солнечной радиации, концентрации биогенных элементов, субстратов и других факторов, поэтому не было выявлено синхронных изменений развития различных групп гидробионтов в горных озерах, даже расположенных в одном регионе. В т.ч. не было установлено устойчивого характера сезонной динамики или пространственного распространения бактериопланктона. Многомерный статистический анализ установил, что 12.8% вариаций количества бактерий в горных озерах объяснялись развитием зоопланктона, в основном, дафний.

Севан отличается от большинства изученных горных озер, расположенных в труднодоступных для человека местах и поэтому испытывающих незначительное антропогенное воздействие. Их загрязнение происходит в основном с атмосферными осадками (Yuhana, Hanselmann, 2006). В отличие от них, Севан постоянно испытывает мощные антропогенные воздействия, резко меняющие условия существования и структурно-функциональную организацию сообществ гидробионтов. В прошлом веке в озере был понижен на 19 м уровень воды, что привело к повышению его трофического статуса. В 21-го веке начался постепенный подъем уровня, вызвавший затопление участков суши. По берегам озера ведется строительство, часто бесконтрольное, гостиниц, дач и других строений, преимущественно не имеющих очистных сооружений. Часть из них при повышении уровня воды оказалась затопленной. Интродуцированный в прошлом веке сиг, доминировавший на высшем уровне трофической сети озера, теперь почти полностью исчез из-за браконьерского перевылова. В результате произошло увеличение количества и разнообразия зоопланктона, в составе которого массовое развитие получили ветвистоусые ракообразные, в частности *Daphnia magna*. Для тонких фильтраторов, к которым относятся Cladocera, характерен широкий спектр питания. Они используют в пищу организмы, размерный диапазон которых охватывает несколько трофических уровней: гетеротрофный и автотрофный пикопланктон, гетеротрофных флаголлат, инфузорий, нано- и микрофитопланктон, микрозоопланктон (Монаков, 1998; Pace et al., 1990; Zollner et al., 2003). Консументы оказывают положительное и отрицательное прямое и опосредованное влияние на количество бактерий, которое изменяется по сезонам и в пространстве. Все эти динамично взаимодействующие друг с другом факторы привели к увеличению численности и биомассы бактериопланктона в оз. Севан в 2013–2014 гг.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В 2013–2014 гг. в оз. Севан обнаружена высокая численность и биомасса бактериопланктона, что отличает его от большинства других горных озер. Эти показатели существенно выросли по сравнению с 2005–2009 гг. и в настоящее время соот-

ветствуют таковым в эвтрофных водоемах. По-видимому, высокое количество бактерий связано с резким сокращением запасов сига, которое, наряду с повышением уровня воды, вызвало увеличение количественных характеристик и изменение структуры зоопланктона, что привело к резкому уменьшению численности гетеротрофных и миксотрофных протистов — основных бактериотрофных организмов во многих водных экосистемах, а также с продолжением антропогенного загрязнения озера. Характер вертикального распределения бактериопланктона различался в разные годы наблюдений, что наблюдается и в других горных озерах. Пики его численности и биомассы обычно были приурочены к слою температурного скачка, подповерхностным и придонным горизонтам, а осенью — и к поверхностным. Большая часть бактериопланктона представлена мелкими одиночными клетками. Осенью происходило резкое возрастание количества крупных палочковидных бактерий, как одиночных, так и образующих скопления, и нитевидных форм, составлявших в этот период значительную часть бактериальной биомассы.

## 2.3. ГЕТЕРОТРОФНЫЕ ЖГУТИКОНОСЦЫ ОЗЕРА СЕВАН\*

Гетеротрофные жгутиконосцы встречаются практически во всех биотопах пресноводных экосистем, играя значительную роль в их структуре и функционировании (Жуков, 1989). Для ряда горных водоемов показано, что они относятся к главным компонентам планктонного микробного сообщества, составляя до 44% биомассы (Callieri, Heinimaa 1997).

Первые исследования планктонных гетеротрофных жгутиконосцев в оз. Севан начались в 2005 г. (Косолапова, 2010, 2012). Во время второго этапа работ изучение гетеротрофных нанофлагеллят проводили в июле и октябре 2013–2014 гг. на разрезах I в Малом Севане, а также на разрезе II и полуразрезе в Большом Севане (рис. 2, Введение). Интегральные пробы получали, смешивая воду, отобранную с различных горизонтов через каждые 1–5 м с помощью плексигласового 4-литрового батометра. Воду для количественного учета гетеротрофных жгутиконосцев сразу после отбора проб фиксировали глутаральдегидом до конечной концентрации 1%, хранили (не более 1 мес.) в темноте при 4°C. Для определения и подсчета численности и биомассы флагеллят использовалась стандартная методика (Жуков, 1975; Vørs, 1992).

### 2.3.1. ВИДОВАЯ СТРУКТУРА СООБЩЕСТВА ГЕТЕРОТРОФНЫХ ЖГУТИКОНОСЦЕВ

За период весь период исследований в 2005–2014 гг. в оз. Севан обнаружено 53 вида и формы бесцветных гетеротрофных жгутиконосцев (ГНФ) из 9 таксонов и группы неопределенного систематического положения (табл. 2.3.1).

Таблица 2.3.1. Видовой состав гетеротрофных жгутиконосцев в литорали (Л) и в пелагиали (П) в Малом (МС) и в Большом (БС) Севане

Виды	2005–2008				2013–2014					
	МС		БС		МС			БС		
	Л	П	Л	П	Л	П	НО	Л	П	
<b>Choanoflagellida Kent, 1880</b>										
<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	+	-	+	+	-	-	-	-	-	
<b>Bicosoecida Grasse and Deflandre, 1952</b>										
<i>Cafeteria</i> sp.	-	+	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Bicosoeca conica</i> Lemmermann, 1914	-	-	-	-	-	+	+	-	-	
<i>B. cylindrica</i> (Lackey) Bourrelly, 1951	-	-	+	+	-	-	-	-	-	
<i>B. exilis</i> Penard, 1921	-	-	-	+	-	-	+	-	-	
<i>B. lacustris</i> Skuja, 1948	-	-	-	-	-	+	-	+	+	
<b>Chrysomonadida Engler, 1898</b>										
<i>Paraphysomonas imperforata</i> Lucas, 1967	+	+	+	+	-	+	+	+	+	
<i>P. vestita</i> (Stokes) De Saedeleer, 1929	+	+	+	+	-	+	+	-	-	
<i>Paraphysomonas</i> sp.	-	-	+	+	-	-	-	-	-	
<i>Spumella neglecta</i> Skuja, 1956	-	-	+	+	-	+	+	+	+	

\* Н. Г. Косолапова

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

Таблица 2.3.1. (продолжение)

Виды	2005–2008				2013–2014				
	МС		БС		МС		БС		
	Л	П	Л	П	Л	П	Л	П	Л
<i>S. (Monas) sociabilis</i> Meyer, 1897	+	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Spumella</i> sp. 1	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Spumella</i> sp. 2	+	+	+	+	–	+	+	+	+
<i>Spumella</i> sp. 3	+	–	+	+	–	+	+	+	+
<i>Stokesiella</i> sp.	–	–	–	–	–	–	+	–	–
<b>Kinetoplastida Honigberg, 1963</b>									
<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	–	+	+	–	–	–	–	–	–
<b>Euglenida Bütschli, 1884</b>									
<i>Entosiphon sulcatum</i> (Duj.) Stein, 1878	–	–	+	–	–	–	+	–	–
<i>Petalomonas minuta</i> Hollande, 1942	–	–	–	–	–	–	+	+	–
<i>P. pusilla</i> Skuja, 1948	+	–	–	–	–	–	–	–	–
<b>Cryptomonadida Senn, 1900</b>									
<i>Goniomonas truncata</i> (Fresenius) Stein, 1887	+	+	–	+	–	–	+	+	–
<b>Cercomonadida Vickerman, 1983 emend. Mylnikov et Karpov, 2004</b>									
<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>C. minimus</i> Mylnikov, 1989	–	–	–	–	–	–	+	–	–
<i>Cercomonas</i> sp.1	+	+	+	+	–	–	–	+	–
<i>Cercomonas</i> sp.2	–	+	–	–	–	–	–	–	–
<i>Cyathobodo</i> sp	–	–	–	–	–	–	+	–	–
<i>Bodomorpha minima</i> (Hollande, 1942), Mylnikov, 2000	+	+	+	+	–	–	–	–	–
<i>B. reniformis</i> (Zhukov, 1978) Mylnikov et Karpov, 2004	+	–	–	+	–	–	+	–	–
<i>Bodomorpha</i> sp	–	–	+	–	–	–	–	–	–
<i>Protaspis gemmifera</i> Larsen and Patterson, 1990	+	–	+	+	–	–	–	–	–
<i>P. simplex</i> Vørs, 1992	+	–	–	–	–	–	+	+	–
<b>Colpodellida Cavalier-Smith, 1993</b>									
<i>Colpodella angusta</i> (Duj.) Simpson et Patterson, 1996	+	+	+	+	–	–	–	–	–
<b>Apusomonadida Karpov and Mylnikov, 1989</b>									
<i>Amastigomonas caudata</i> Zhukov, 1975	–	–	–	+	–	–	+	–	–
<i>A. debrynei</i> De Saedeleer, 1931	+	–	–	–	–	–	–	+	–
<b>Protista incertae sedis</b>									
<i>Ancyromonas sigmoides</i> Kent, 1880	+	–	+	+	–	–	+	+	–
<i>Aulacomonas hyalina</i> Skuja, 1956	+	+	+	+	–	–	+	–	–
<i>Colponema loxodex</i> Stein, 1878	–	–	+	–	–	–	+	–	–
<i>Katablepharis</i> sp.	+	+	+	+	–	–	–	–	–
Всего	30	25	31	33	3	12	28	16	12

Примечание. "+" — присутствие вида, "–" — отсутствие вида.

В 2013–2014 гг. в планктоне обнаружен 31 вид бесцветных жгутиконосцев (табл. 2.3.1). Максимальное их количество (28) зарегистрировано в образованном полуотшнурованном мелководном участке “Новое озеро”, минимальное — в литоральной зоне Малого Севана (3 вида); в литоральной зоне Большого Севана отмечено 16 видов ГНФ, а в пелагиали обоих участков озера — по 12 видов. Относительно прошлых лет исследований (2005–2008 гг.), когда было идентифицировано 47 видов флагаеллят, произошло упрощение и обеднение фауны жгутиконосцев и в литоральной зоне, и в пелагиали оз. Севан. Особенно ярко это было выражено в литоральной зоне Малого Севана, где в 2005–2008 гг. было определено 30 видов жгутиконосцев, а в 2013–2014 гг. всего 3. Наиболее значительные изменения наблюдались в составе отр. *Cercomonadida*, основу которых составляют ползающие и тяготеющие к субстрату организмы (Жуков, 1993), при повышении уровня воды меньше попадающие в планктонных пробах. Практически на всех участках встречалась *Spumella* sp.1 — представитель отр. *Chrysomonadida*. В “Новом озере” отмечено 3 вида — *Stokesiella* sp., *Cercomonas minimus* и *Cyathobodo* sp., которые ранее не обнаруживались в оз. Севан.

В литоральной зоне Малого и Большого Севана наблюдались различия видовой структуры ГНФ (рис. 2.3.1 а). Летом в Малом Севане отмечены представители всего двух таксонов, в Большом Севане — четырех с преобладанием хризомонадид. В “Новом озере” видовая структура флагаеллят была представлена более разнообразно, хотя и здесь преобладали хризомонадида. В пелагиали обеих частей озера в июле различия в видовой структуре имели те же различия, что и в литоральной зоне, т.е. в Большом Севане фауна флагаеллят была представлена более разнообразно, чем в Малом (рис. 2.3.1 б).

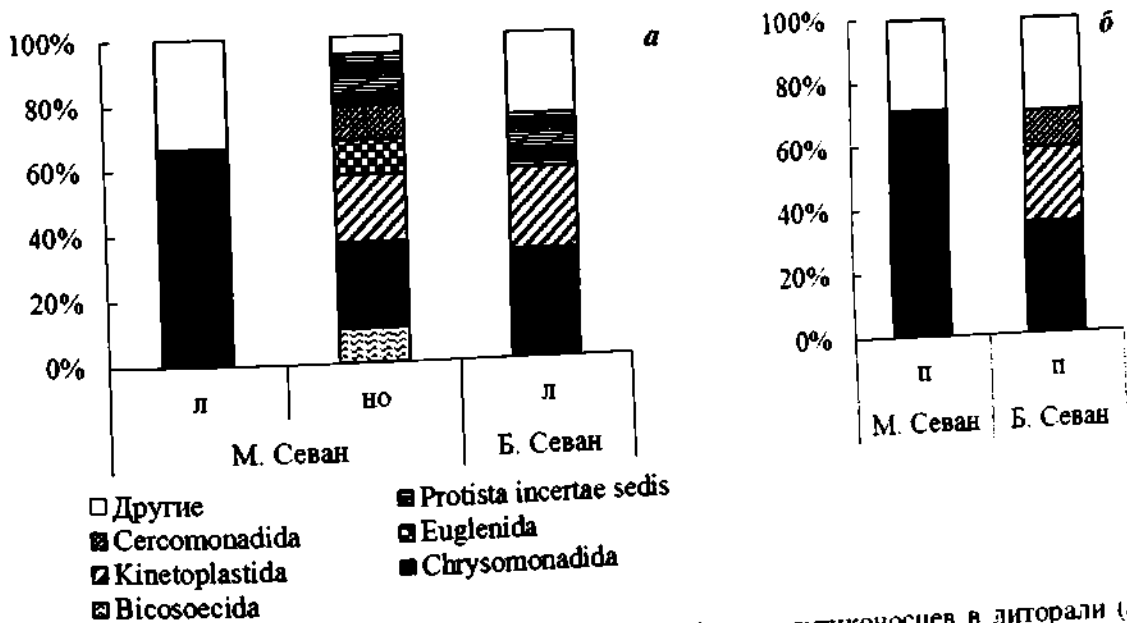


Рис. 2.3.1. Видовая структура сообщества гетеротрофных жгутиконосцев в литорали (а) и пелагиали (б) Малого и Большого Севана летом в 2013–2014 гг. (Здесь и далее в “другие” входят таксоны, представленные одним видом).

В октябре также наблюдались различия видовой структуры сообществ ГНФ в литоральной зоне обеих частей озера: в Малом Севане преобладали представители кинетопластид, а в Большом фауна флагаеллят представлена одним таксоном — хризомонадидами (рис. 2.3.2 а). В “Новом озере”, как и летом, сообщество жгутиконос-

цев имело наибольшее разнообразие по сравнению с биотопами, находящимися непосредственно в Севане. В пелагиали наибольшим богатством отличалось сообщество Малого Севана.

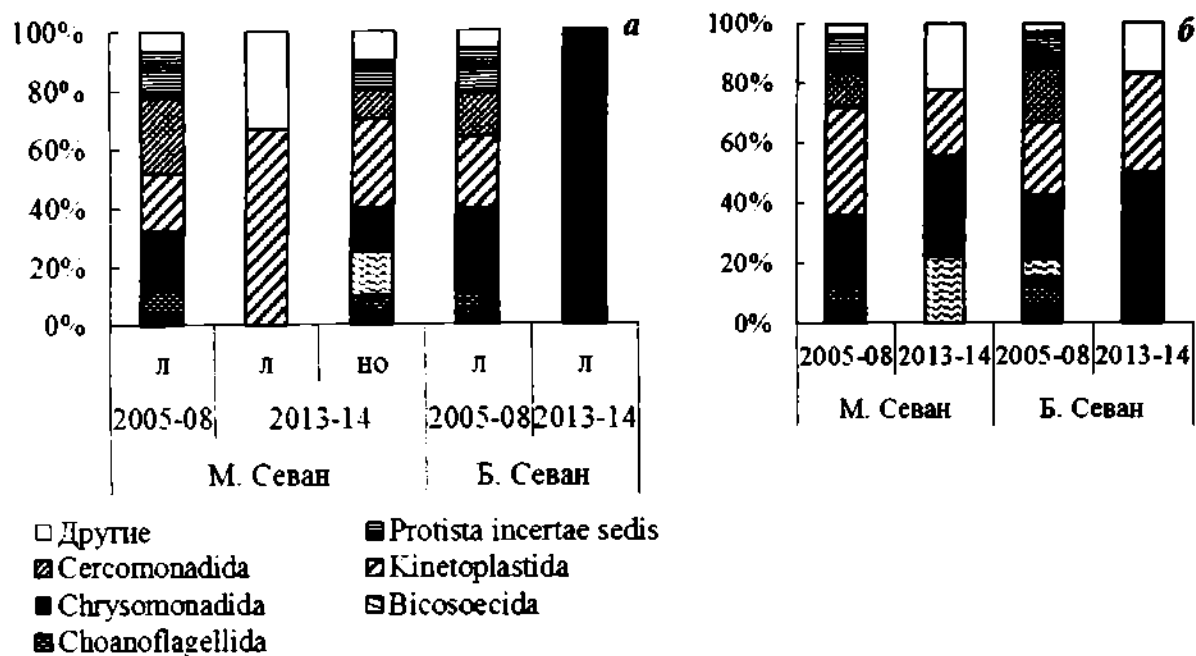


Рис. 3.2.2. Видовая структура сообщества гетеротрофных жгутиконосцев в литорали (а) и пелагиали (б) в Малом и Большом Севане в октябре.

Кластерный анализ видового состава флагеллят, выявленного за весь период изучения, позволил выделить две группы сообществ (рис. 2.3.3).

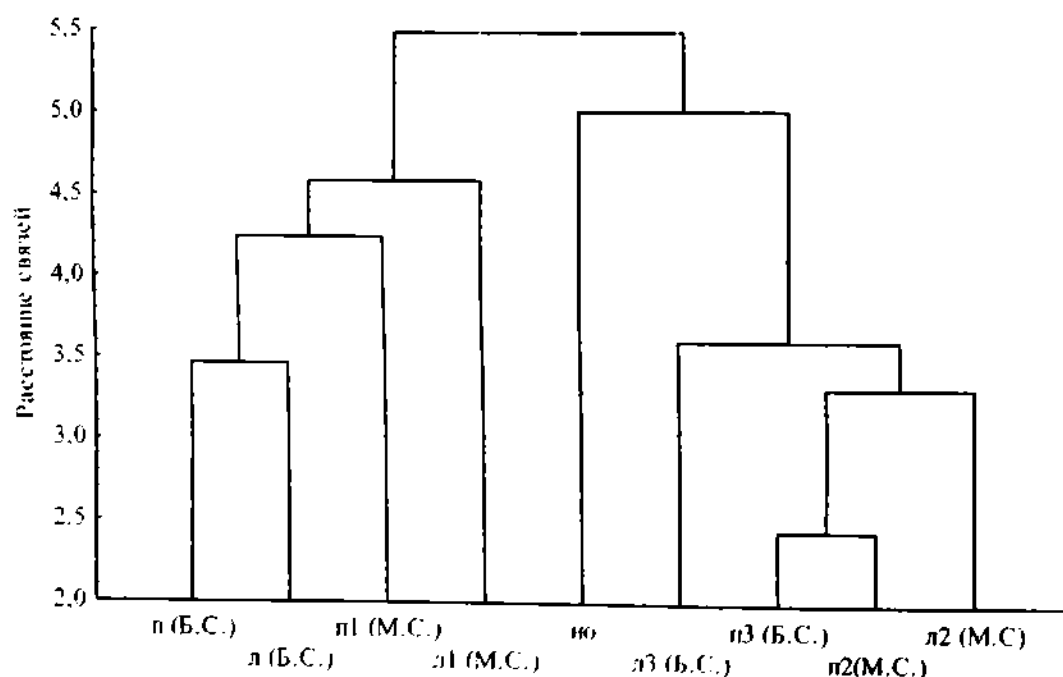


Рис. 2.3.3. Дендрограмма биоценологического сходства сообществ гетеротрофных жгутиконосцев оз. Севан (метод полной связи, Евклидовы расстояния). По оси абсцисс — нумерация биотопов: Л, Л1 и Л1 и Л1 — литоральная зона и пелагиаль Малого и Большого Севана соответственно в 2005–2008 гг.; Л2 и Л2, Л3 и Л3 — литоральная зона и пелагиаль Малого и Большого Севана соответственно в 2013–2014 гг.

В первую группу вошли участки литоральной зоны и пелагиали, исследованные в 2005–2008 гг., причем наибольшее биоценотическое сходство наблюдалось между сообществом жгутиконосцев в литоральной зоне и пелагиали Большого Севана. Вторая кластерная группа объединила биотопы, изученные в 2013–2014 гг. Наибольшее сходство здесь отмечено между пелагиалью Малого и Большого Севана. Фауна “Нового озера” хотя и отличалась от прибрежных и глубоководных участков Малого и Большого Севана, но была ближе к более поздним годам исследований, что объясняется временем его образования — в 2011 г.

### 2.3.2. КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ГЕТЕРОТРОФНЫХ ЖГУТИКОНОСЦЕВ В ЛИТОРАЛЬНОЙ ЗОНЕ

Максимальное число видов жгутиконосцев в июле и октябре 2013 г. отмечено в “Новом озере” (17 и 15 видов соответственно) (рис. 2.3.4 а, б), минимальное — на мелководных участках Малого Севана. В литоральной зоне Большого Севана в осенний период обнаружено значительное сокращение числа видов, по сравнению с данными, полученными летом.

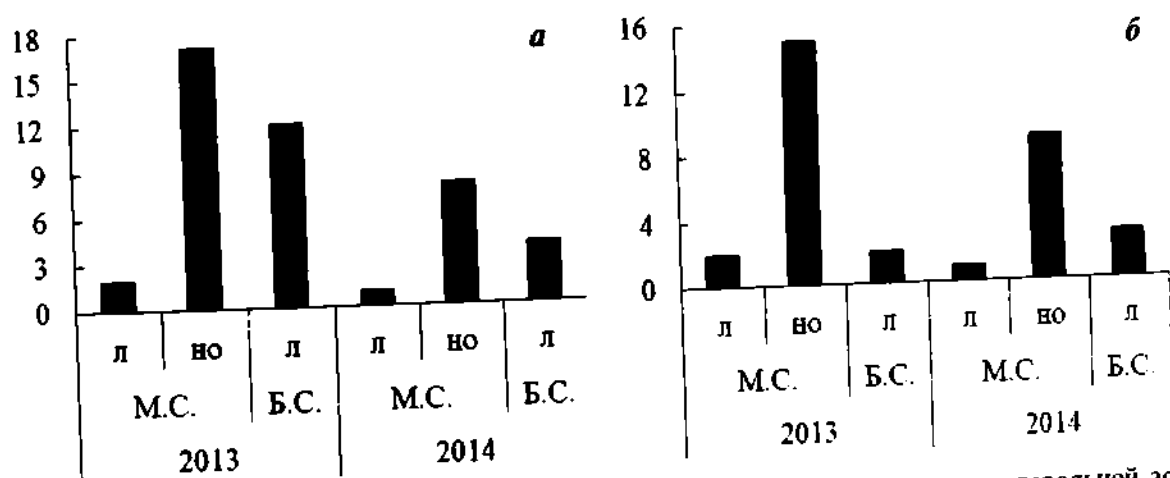


Рис. 2.3.4. Число видов гетеротрофных жгутиконосцев, обнаруженных в литоральной зоне (Л) Малого и Большого Севана, в “Новом озере” (НО) в июле (а) и в октябре (б).

В летний и осенний периоды 2014 г. больше всего видов также идентифицировано в “Новом озере”, однако по сравнению с 2013 г. разнообразие ГНФ здесь уменьшилось почти в 2 раза.

В июле численность жгутиконосцев в литоральной зоне Малого Севана в 2013–2014 гг. была примерно одинаковой, а биомасса чуть выше в 2013 г., хотя значения этих показателей были ниже, чем наблюдалось в июле 2007 г. (рис. 2.4.5 а). В “Новом озере” количественные показатели ГНФ также характеризовались невысокими значениями, однако были несколько выше, чем в литоральной зоне водоема.

В литоральной зоне Большого Севана в июле численность флагоелл в 2014 г. незначительно превышала таковую в 2013 г., а биомасса была примерно одинаковой и на уровне величин, отмеченных в 2007 г. (рис. 2.3.5 б).

Уровень количественного развития гетеротрофных флагоелл в литоральной зоне Большого Севана в июле был выше, чем в Малом Севане: в 2013 г. в ~2 раза по численности и в 1.4 раза — по биомассе, в 2014 г. — в 3 и 2.7 раза соответственно.

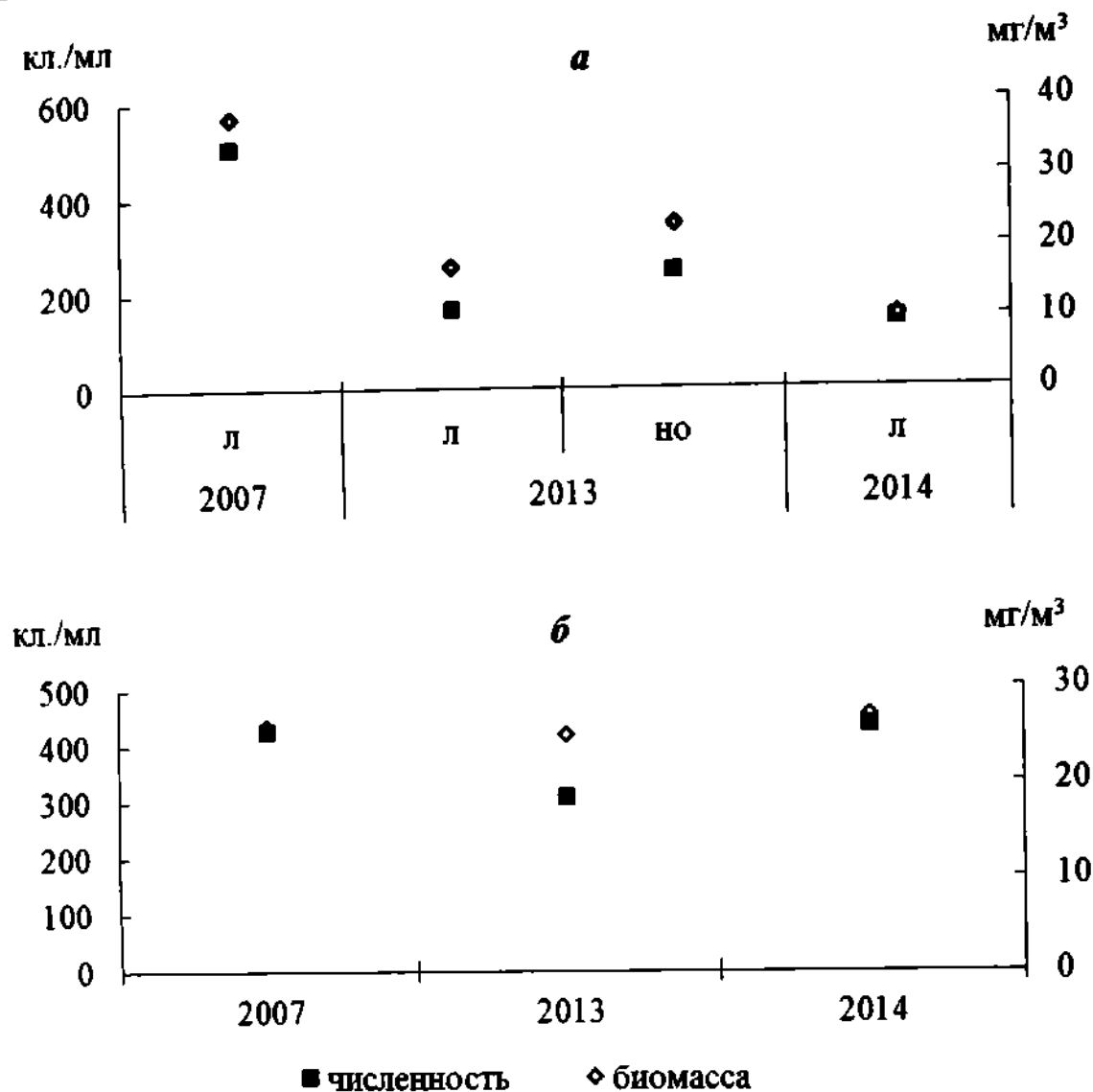


Рис. 2.3.5. Численность (кл./мл) и биомасса (мг/м³) гетеротрофных жгутиконосцев в литоральной зоне Малого (а) и Большого Севана (б) в июле.

В октябре в литоральной зоне Малого Севана отмечены значительные межгодовые колебания численности и биомассы флагеллят (рис. 2.3.6 а). В частности, в 2014 г. численность была меньше, чем в 2013 г., в 4 раза, а биомасса — в 6 раз. При этом количественные показатели осенью 2013 г. были соизмеримы с таковыми в более ранний период исследований (2005–2008 гг.). В “Новом озере” в 2014 г. численность жгутиконосцев сокращалась в 13 раз, биомасса — в 48 раз.

В Большом Севане осенью также наблюдалось резкое уменьшение численности и биомассы ГНФ. Так, в 2013 г. численность простейших была в 2 раза меньше, чем в 2005–2008 гг., а в 2014 г. — в 3 раза по сравнению с 2013 г. и в 6 раз относительно более раннего периода изучения (рис. 2.3.6 б). Минимальная биомасса также регистрировалась в 2014 г. и была ниже в ~2 раза, чем в 2013 г., и в 3 раза, чем осенью 2005–2008 гг.

В октябре 2013 и 2014 гг. значения численности и биомассы в литоральной зоне Большого Севана были ниже, чем в Малом.



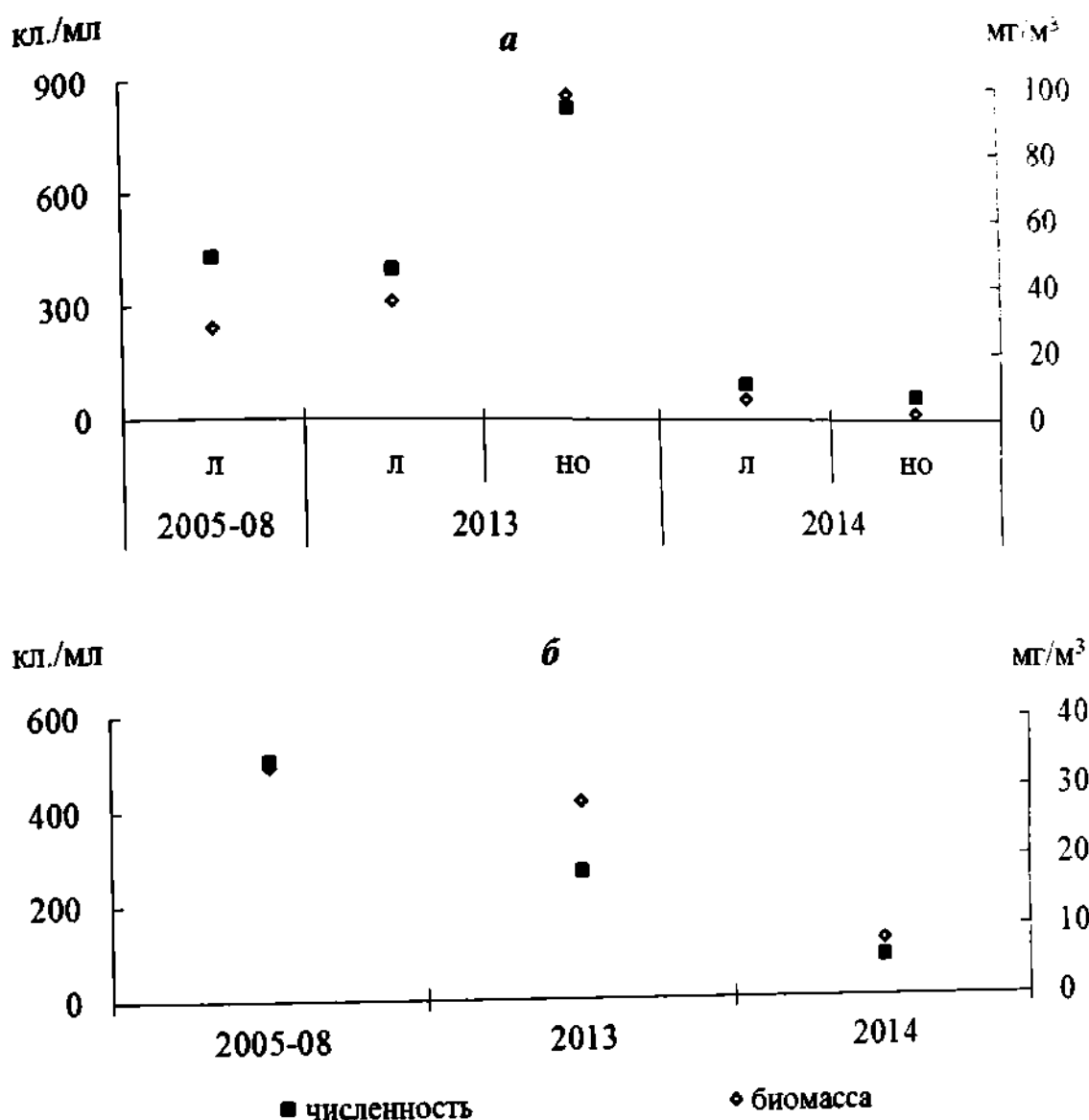


Рис. 2.3.6. Численность (клет./мл) и биомасса (мг/м³) гетеротрофных жгутиконосцев в литоральной зоне Малого (а) и Большого (б) Севана в октябре.

### 2.3.3. КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ГЕТЕРОТРОФНЫХ ЖГУТИКОНОСЦЕВ В ПЕЛАГИАЛИ

В июле максимальное число видов жгутиконосцев отмечено в пелагиали Большого Севана в 2013 г. (17 видов), минимальное — в 2014 г. в пелагиали Малого и Большого Севана (по 4 вида) (рис. 2.3.7 а). В октябре 2013 г. наблюдалось значительное снижение видового разнообразия в Большом Севане по сравнению с таковым в июле. В октябре 2014 г. в Малом Севане отмечено некоторое увеличение числа видов ГНФ относительно данных, полученных в июле.

В пелагиали Малого Севана в июле 2014 г. численность флагеллят была в 3 раза выше, чем в 2013 г., и соизмерима с данными, полученными в июле 2007 г. (рис. 2.3.8 а). Биомасса ГНФ в июле 2014 г. была больше, чем регистрировалась в 2013 и в 2007 гг. в 5 и в 2.5 раза соответственно.

В Большом Севане численность и биомасса флагеллят летом 2014 г. превышали количественные показатели 2013 г. в 5.7 и в 4 раза соответственно (рис. 2.3.8 б).

По сравнению с 2007 г. численность и биомасса простейших в 2014 г. изменялась незначительно, а в 2013 г. они были ниже в 6.9 и 2.8 раз соответственно.

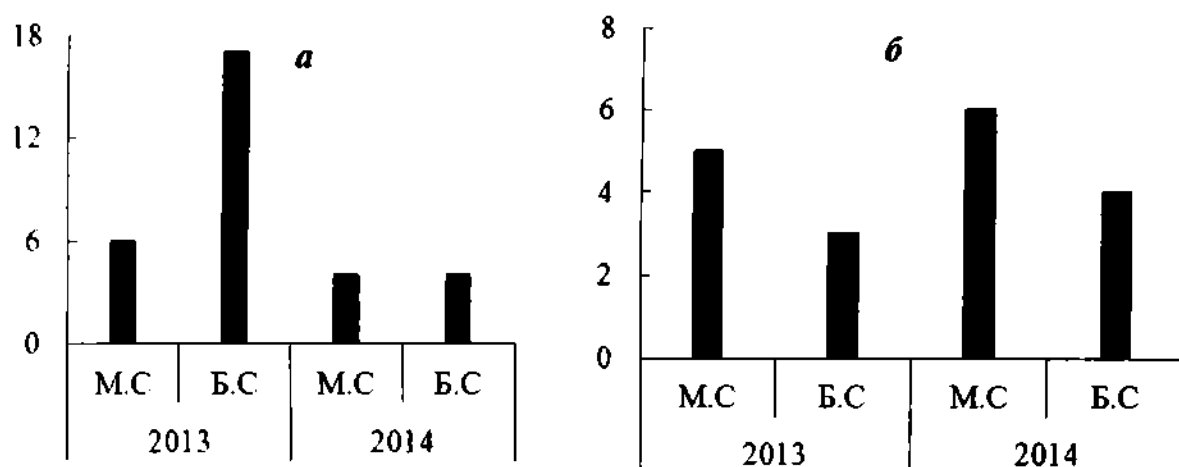


Рис. 2.3.7. Число видов гетеротрофных жгутиконосцев, обнаруженных в пелагиали Малого и Большого Севана в июле (а) и в октябре (б).

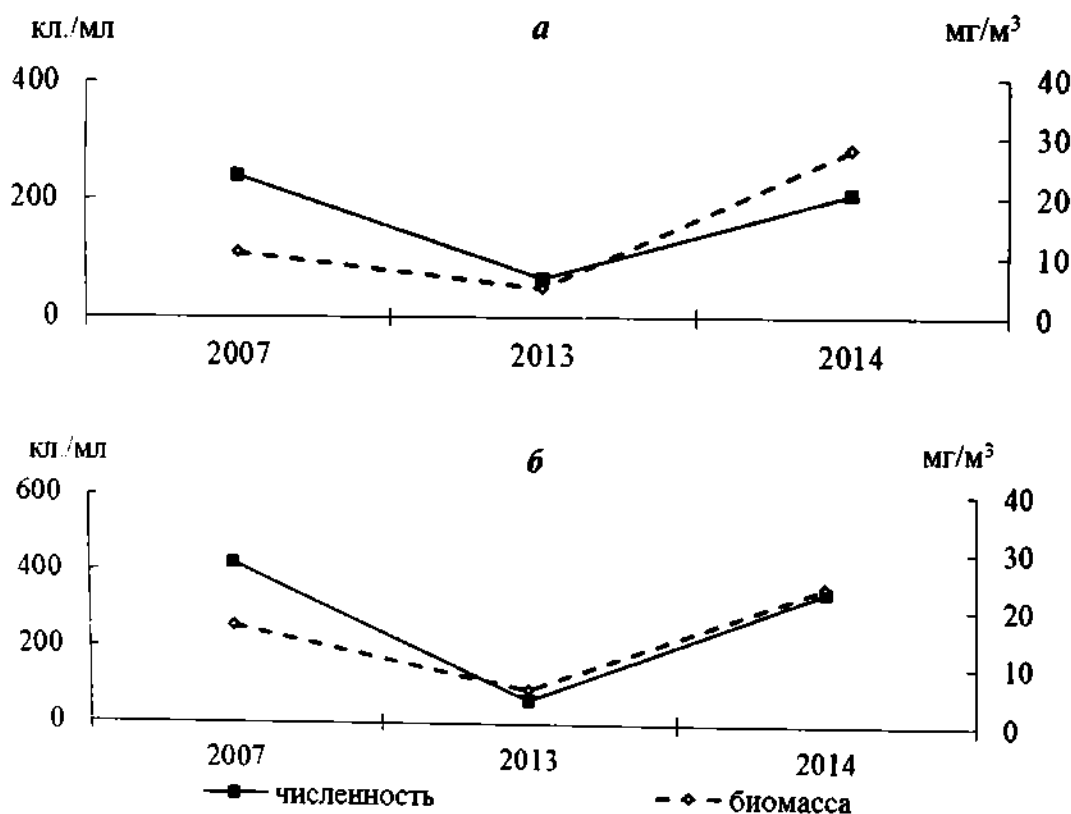


Рис. 2.3.8. Численность (кл./мл) и биомасса (мг/м³) гетеротрофных жгутиконосцев в пелагиали Малого (а) и Большого (б) Севана в июле.

В июле 2013 г. количественные показатели ГНФ в Малом и Большом Севане отличались незначительно, а в 2014 г. в пелагиали Большого Севана численность жгутиконосцев была выше, чем в Малом Севане в 1.7 раза, хотя биомассы были практически одинаковыми.

В октябре 2013 г. в пелагиали Малого и Большого Севана численность и биомасса флагеллят были выше, чем в 2014 г. (рис. 2.3.9 а, б). При этом количественные показатели уменьшились относительно данных, полученных в 2005–2008 гг. Здесь

также, как и в июле, численность ГНФ в Большом Севане в 2013 г. превышала численность в Малом в 1.6 раза, а биомасса — в 2.6 раза. В 2014 г. плотность жгутиконосцев в пелагиали Малого и Большого Севана не различалась, однако биомасса в Большом Севане была больше в 2.6 раза, чем в Малом.

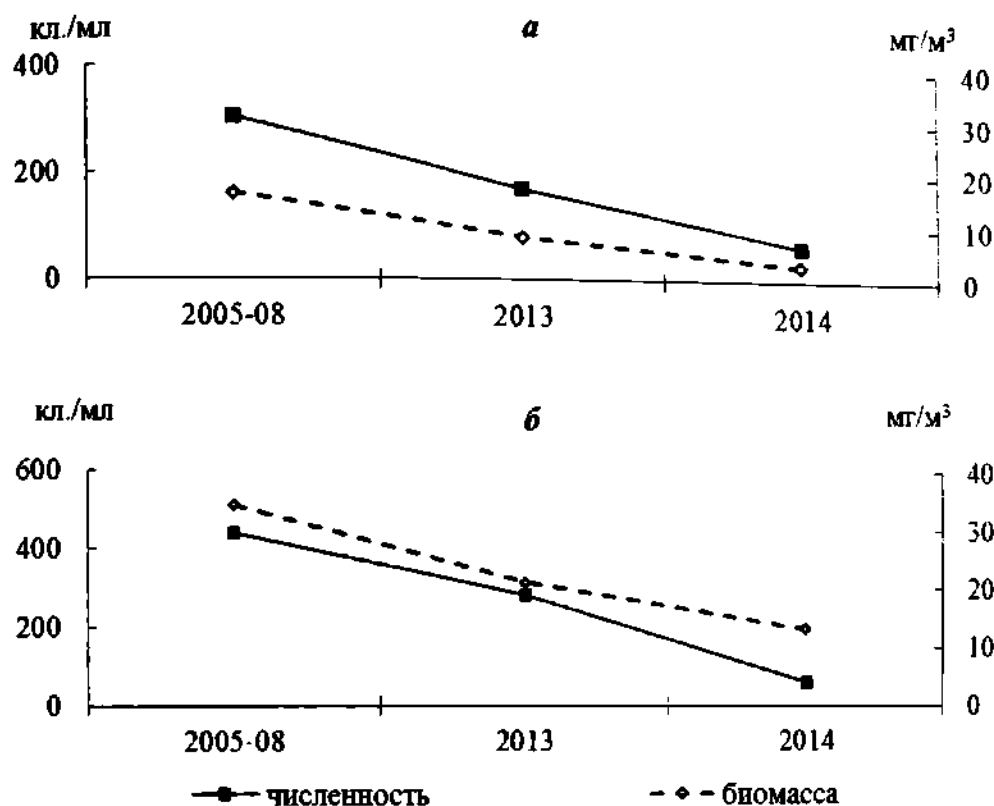


Рис. 2.3.9. Численность (кл./мл) и биомасса (мг/м³) гетеротрофных жгутиконосцев в пелагиали Малого (а) и Большого (б) Севана в октябре.

#### 2.3.4. ГОРИЗОНТАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ГЕТЕРОТРОФНЫХ ЖГУТИКОНОСЦЕВ

Горизонтальное распределение гетеротрофных жгутиконосцев изучали на двух разрезах, расположенных в Малом и Большом Севане, а также на полуреже в Большом Севане в 2013 и в 2014 гг. в июле и в октябре.

В июле 2013 г. на разрезе I в Малом Севане численность ГНФ колебалась от 0 до 181 кл./мл (в среднем  $108.6 \pm 64$  кл./мл), биомасса — от 0 до 21 мг/м³ (в среднем  $10 \pm 6$  мг/м³) (рис. 2.3.10 а). Максимальные значения численности и биомассы зарегистрированы на участках глубиной 7 м с ЮЗ и СВ стороны разреза. На участках глубиной 15 м жгутиконосцы не обнаружены.

В октябре 2013 г. на этом разрезе величины численности и биомассы ГНФ изменялись в пределах 0–534 кл./мл (в среднем  $324 \pm 191$  кл./мл) и 0–57 мг/м³ (в среднем  $26 \pm 22$  мг/м³) соответственно. Наибольшая численность отмечена на участке глубиной 2 м, а биомасса — на участке глубиной 7 м с ЮЗ стороны разреза. С СВ стороны максимальная численность была на участке глубиной 30 м. Однако биомасса при этом была невысокая, т.к. здесь преобладали мелкие формы клеток флагеллят. На участке глубиной 2 м с СВ стороны разреза жгутиконосцы не обнаружены.

Средние значения численности и биомассы на разрезе I в октябре были выше, чем в июле в 3 и 2.6 раз соответственно.

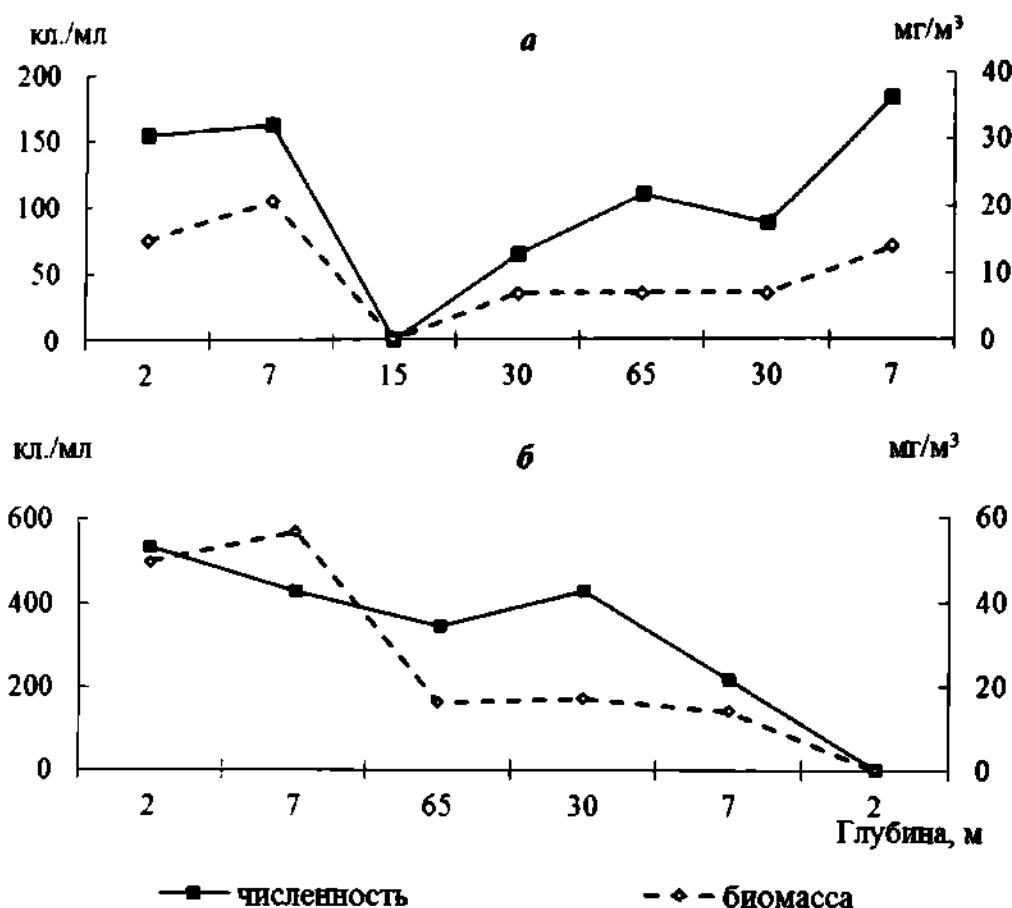


Рис. 2.3.10. Численность (кл./мл) и биомасса (мг/м³) гетеротрофных жгутиконосцев на разрезе I в Малом Севане в июле (а) и в октябре (б) 2013 г. Здесь далее: направление разреза слева направо от ЮЗ берега к СВ.

В пределах разреза II в Большом Севане летом 2013 г. численность и биомасса ГНФ варьировали от 0 до 1079 кл./мл (в среднем  $249 \pm 372$  кл./мл) и от 0 до 88 мг/м³ (в среднем  $20 \pm 30$  мг/м³) соответственно (рис. 2.3.11 а). Максимальные величины зафиксированы на участке глубиной 2 м с СВ стороны разреза. Однако на аналогичном участке с ЮЗ стороны жгутиконосцы не обнаружены.

В октябре 2013 г. на разрезе II численность и биомасса ГНФ изменялись в пределах 0–854 кл./мл (в среднем  $353 \pm 269$  кл./мл) и 0–108 мг/м³ (в среднем  $37 \pm 38$  мг/м³) соответственно (рис. 2.3.11 б). Максимальные количественные показатели жгутиконосцев отмечены на участке глубиной 2 м с СВ стороны разреза. На участке глубиной 15 м с ЮЗ стороны жгутиконосцы не обнаружены. В среднем численность и биомасса на этом разрезе были выше в октябре, чем в июле.

На исследованных участках, расположенных на полуразрезе в Большом Севане, в июле 2013 г. жгутиконосцы зафиксированы только на глубине 7 м, а в октябре — на 30 м (рис. 2.3.12 а, б). Количественные показатели ГНФ летом и осенью были примерно на одном уровне.

В июле 2014 г. на разрезе I численность и биомасса ГНФ изменялась в пределах от 0 до 435 кл./мл (в среднем  $178 \pm 172$  кл./мл) и от 0 до 74 мг/м³ (в среднем  $20 \pm 25$  мг/м³) соответственно (рис. 2.3.13 а). Максимальная численность отмечена на участке глубиной 65 м.

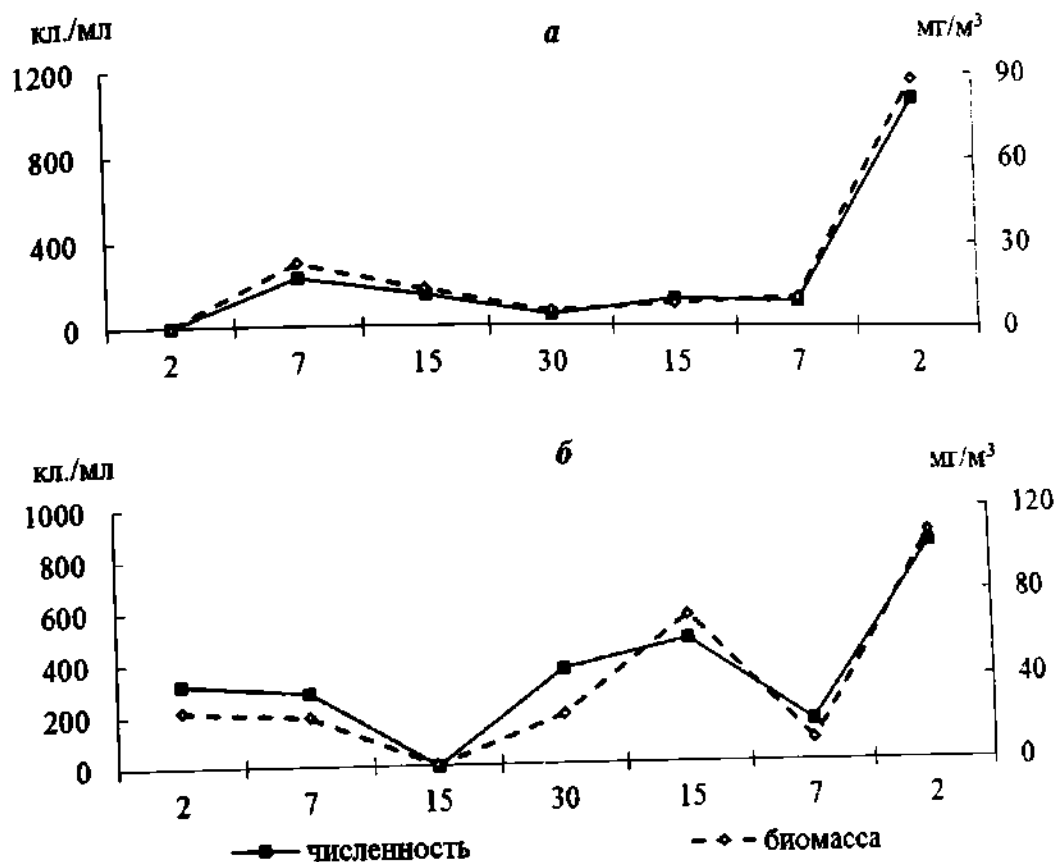


Рис. 2.3.11. Численность (кл./мл) и биомасса (мг/м³) гетеротрофных жгутиконосцев на разрезе II в Большом Севане в июле (а) и в октябре (б) 2013 г.

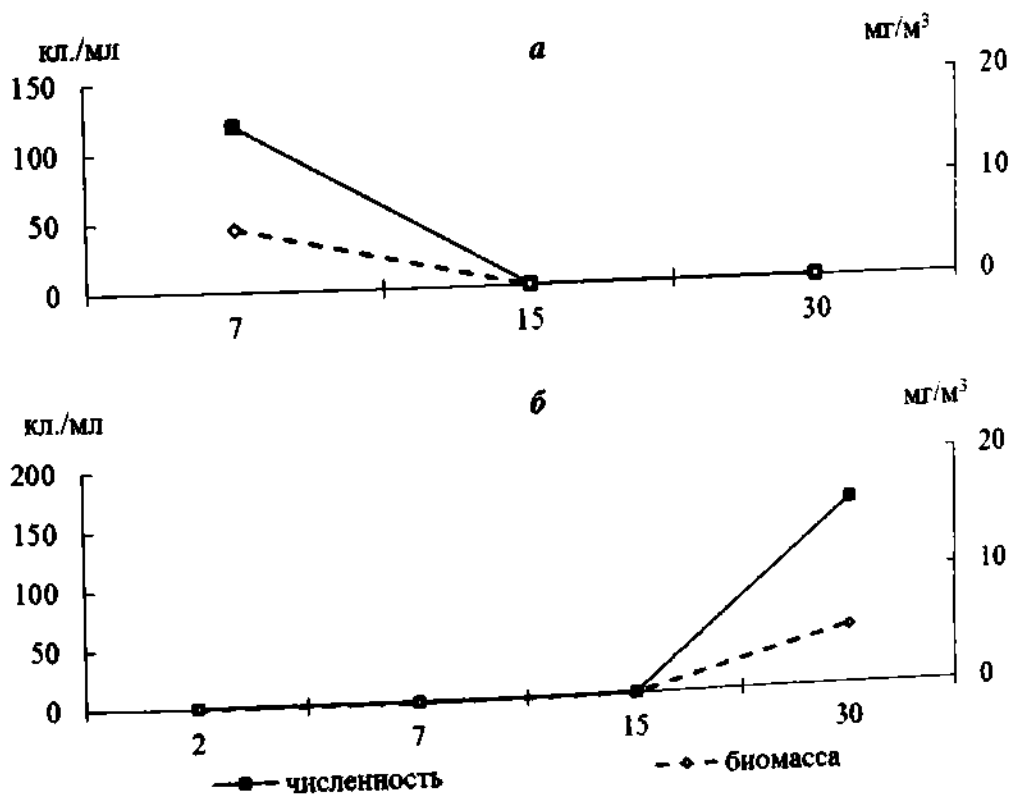


Рис. 2.3.12. Численность (кл./мл) и биомасса (мг/м³) гетеротрофных жгутиконосцев на полуразрезе в Большом Севане в июле (а) и в октябре (б) 2013 г.

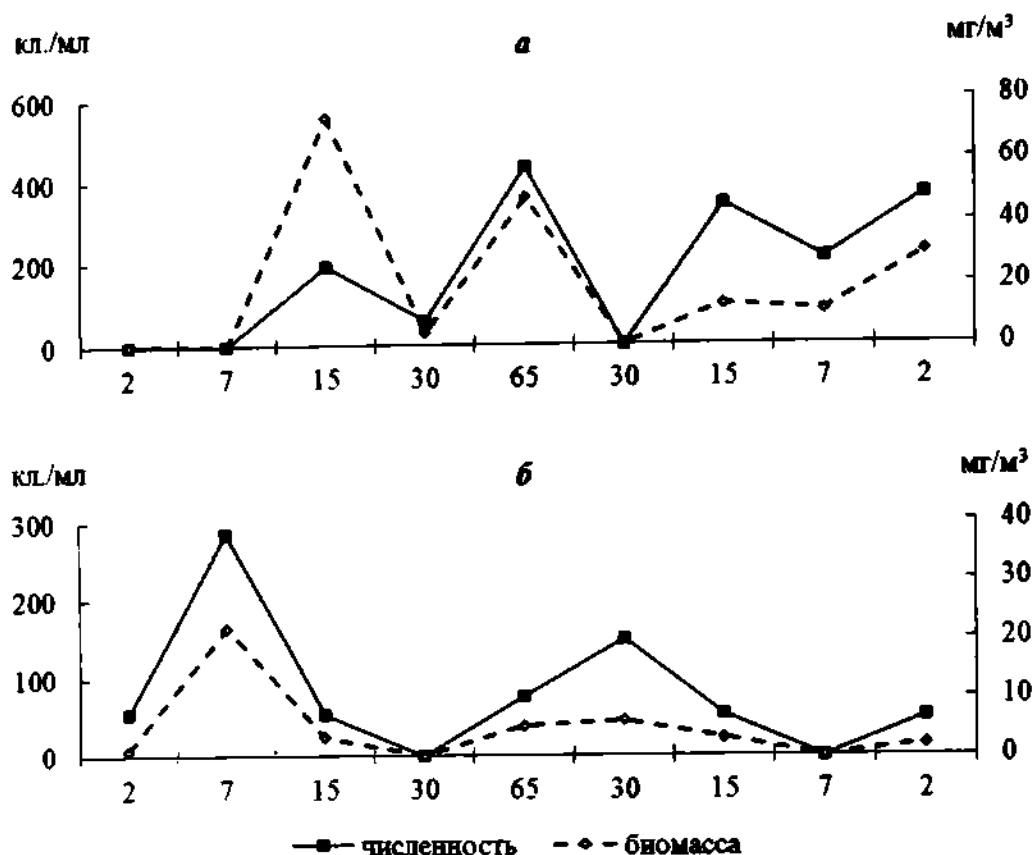


Рис. 2.3.13. Численность (кл./мл) и биомасса (мг/м³) гетеротрофных жгутиконосцев на разрезе I в Малом Севане в июле (а) и в октябре (б) 2014 г.

Жгутиконосцы не обнаружены в литоральной зоне на участках глубиной 2 и 7 м с ЮЗ стороны разреза, однако с СВ стороны на этих глубинах флагелляты были, причем, их численность приближалась к максимальной для этого разреза. Наибольшая биомасса зафиксирована на участке глубиной 15 м с ЮЗ стороны.

В октябре 2014 г. численность и биомасса ГНФ в пределах разреза I варьировали от 0 до 275 кл./мл (в среднем  $79 \pm 88$  кл./мл) и от 0 до 22 мг/м³ (в среднем  $4 \pm 6$  мг/м³) соответственно (рис. 2.3.13 б). Наибольшие величины отмечены на участке глубиной 7 м с ЮЗ стороны, а с СВ стороны на этой глубине жгутиконосцы не обнаружены. Средние количественные показатели ГНФ на разрезе в июле были выше, чем в октябре.

В пределах разреза II в Большом Севане в июле 2014 г. численность жгутиконосцев изменялась от 151 до 961 кл./мл (в среднем  $444 \pm 295$  кл./мл), биомасса — от 10 до 70 мг/м³ (в среднем  $30 \pm 21$  мг/м³) (рис. 2.3.14 а). Максимальные значения количественных показателей сообщества ГНФ отмечены с ЮЗ стороны на участке глубиной 2 м, минимальные — с СВ стороны на участке глубиной 15 м.

В октябре 2014 г. на этом разрезе численность и биомасса ГНФ варьировали от 0 до 214 кл./мл (в среднем  $102 \pm 85$  кл./мл) и от 0 до 24 мг/м³ (в среднем  $8 \pm 8$  мг/м³) соответственно (рис. 2.3.14 б). Наибольшая численность регистрировалась на участке глубиной 2 м с СВ стороны разреза, а биомасса — на участке глубиной 7 м. В литоральной зоне на глубине 2 м с ЮЗ стороны и на 15 м с СВ стороны разреза жгутиконосцы не обнаружены. Средние численность и биомасса ГНФ в октябре были в 4 раза меньше, чем в июле.

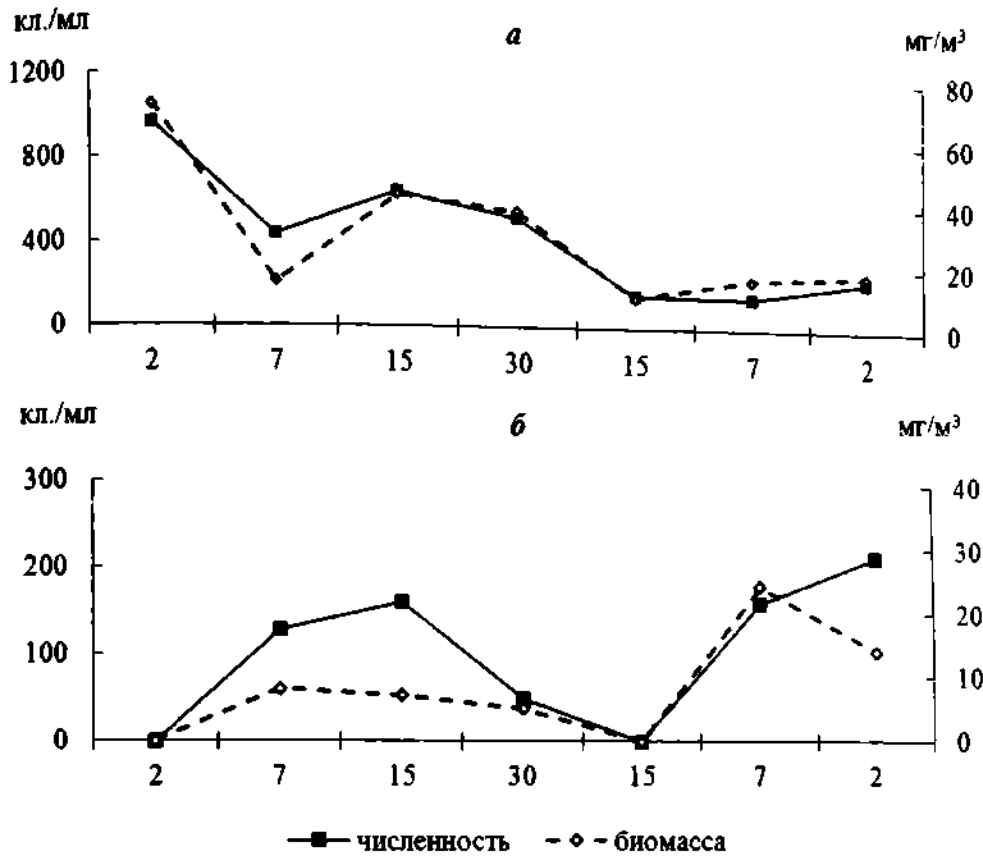


Рис. 2.3.14. Численность (кл./мл) и биомасса (мг/м³) гетеротрофных жгутиконосцев на разрезе II в Большом Севане в июле (а) и в октябре (б) 2014 г.

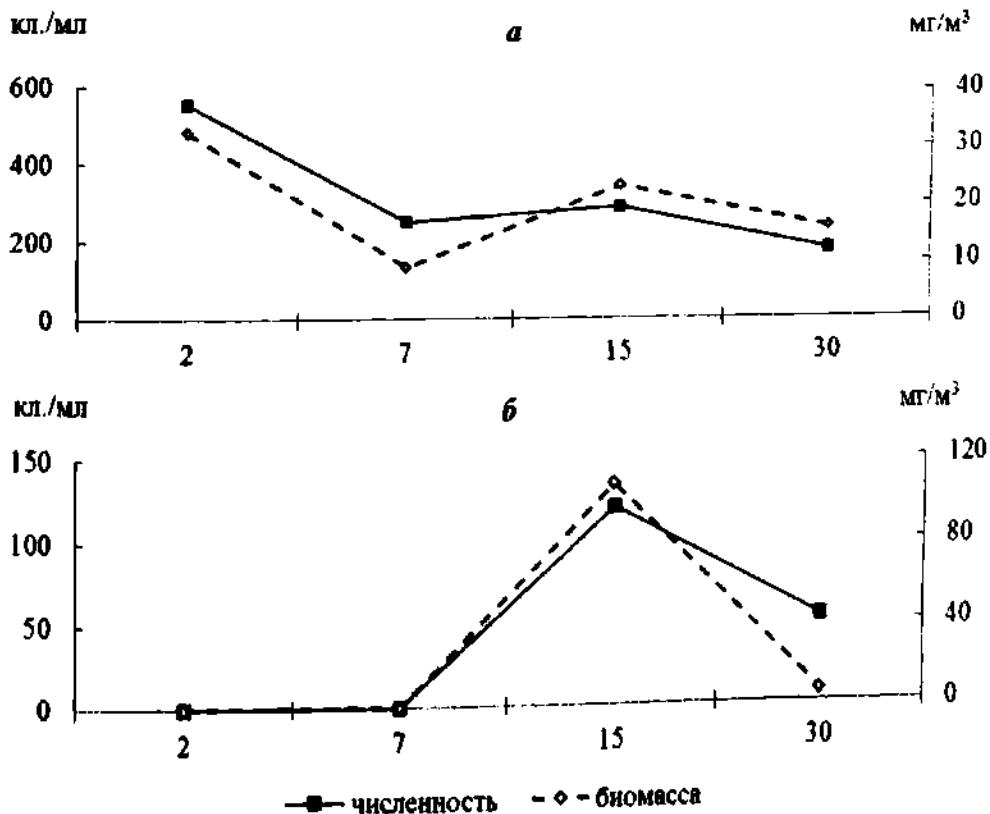


Рис. 2.3.15. Численность (кл./мл) и биомасса (мг/м³) гетеротрофных жгутиконосцев на полуразрезе в Большом Севане в июле (а) и в октябре (б) 2014 г.

На станциях, находящихся на полуразрезе в Большом Севане, в 2014 г. также наблюдались различия в распределении жгутиконосцев. В пределах полуразреза численность и биомасса в июле изменялись от 180 до 554 кл./мл (в среднем  $319 \pm 163$  кл./мл) и от 9 до 32 мг/м<sup>3</sup> (в среднем  $20 \pm 9$  мг/м<sup>3</sup>) соответственно, в октябре — от 0 до 121 (в среднем  $44 \pm 57$  кл./мл) и от 0 до 108 мг/м<sup>3</sup> (в среднем  $28 \pm 53$  мг/м<sup>3</sup>) соответственно.

В июле на участке глубиной 2 м зарегистрированы максимальные значения численности и биомассы флагеллят, а в октябре здесь жгутиконосцы не обнаружены, а максимум наблюдался на участке глубиной 15 м (рис. 2.3.15 а, б). Средняя численность ГНФ в июле была выше в 7 раз, чем в октябре, а среднее значение биомассы в октябре незначительно превышало таковое в июле.

### 2.3.5. ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ГЕТЕРОТРОФНЫХ ЖГУТИКОНОСЦЕВ

Характер вертикального распределения гетеротрофных жгутиконосцев изучали на трех глубоководных участках: в Малом Севане (ст. 4, гл. 62 м) и два — в Большом Севане (станции 22 и 24, гл. 30 м).

На глубоководном участке озера в Малом Севане в июле и октябре максимальные значения численности гетеротрофных жгутиконосцев наблюдалось на глубине 30 м, однако в июле численность на этой глубине была в 2 раза выше, чем таковая в октябре (рис. 2.3.16 а, б). Минимальные значения численности регистрировались у дна (летом на глубине 50 м, а осенью — на 60 м). Наибольшая биомасса в июле и октябре отмечена в поверхностных пробах.

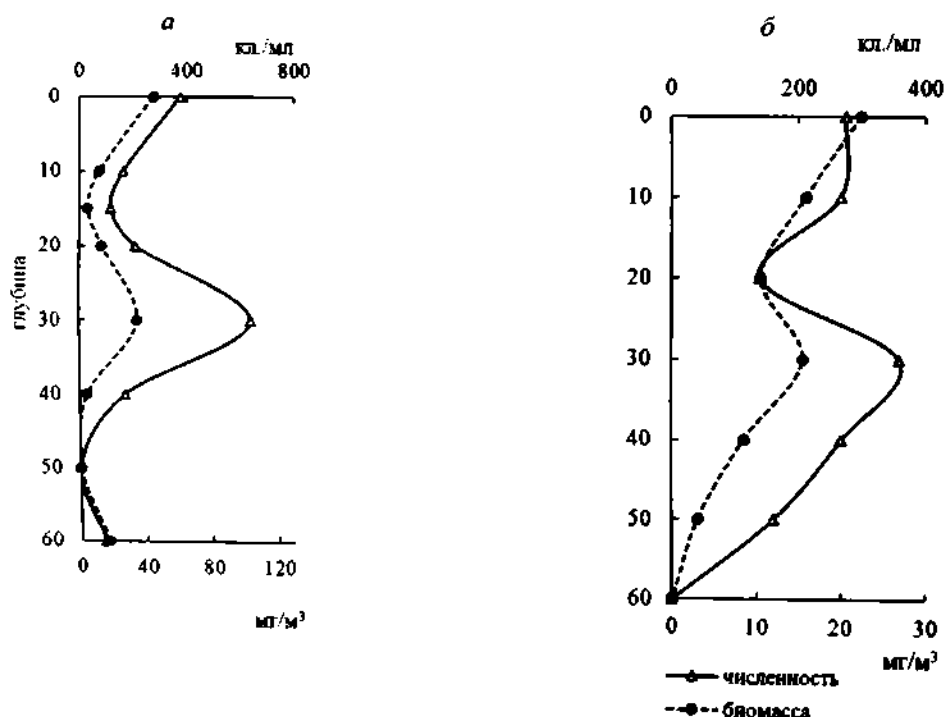


Рис. 2.3.16. Вертикальное распределение численности и биомассы гетеротрофных жгутиконосцев в летний (а) и осенний (б) периоды на глубоководном участке Малого Севана.

Амплитуды колебания численности и биомассы в летний и в осенний периоды на этом участке оз. Севан имели сходный характер. В поверхностном слое воды и до 10 м численность флагеллят была примерно одинаковой, с 10 до 20 м происходило



снижение численности, затем увеличение обилия флагеллят до максимума на 30 м и далее — до дна — постепенное снижение.

На глубоководных участках Большого Севана наблюдались различия в вертикальном распределении численности и биомассы флагеллят. Так, на ст. 22 максимальная численность и биомасса в июле отмечены на глубине 20 м, а в октябре — у дна, минимальные величины летом были на глубине 10 м, а осенью — на 10 и 20 м (рис. 2.3.17 а, б). На этом участке наблюдалось сходство в распределении флагеллят летом и осенью от поверхности до 15-метровой глубины — уменьшение численности и биомассы от поверхности до 10 м, затем увеличение количественных показателей на 15 м.

На ст. 24 вертикальное распределение жгутиконосцев имело отличный характер: здесь максимальные численность и биомасса в июле и в октябре наблюдались в поверхностном слое воды (рис. 2.3.18 а, б). Жгутиконосцы летом не обнаружены на глубине 10 м, а осенью — на 15 и 20 м.

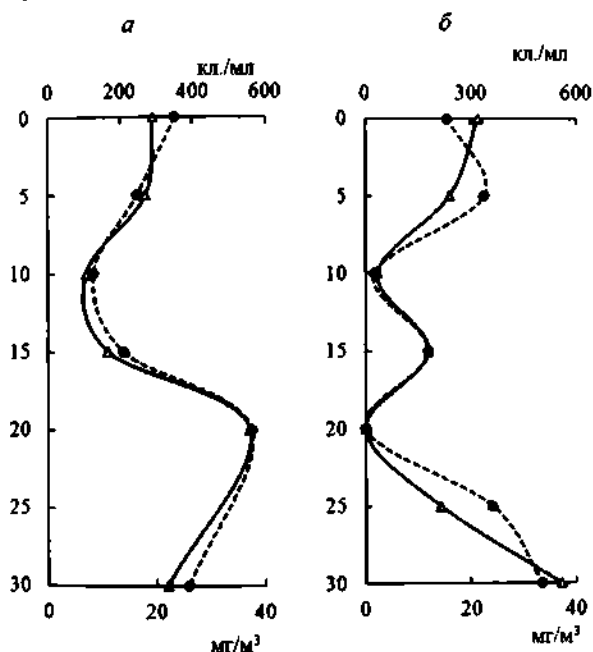


Рис. 2.3.17. Вертикальное распределение численности и биомассы гетеротрофных жгутиконосцев в летний (а) и осенний (б) периоды на глубоководном участке Большого Севана (ст. 22).

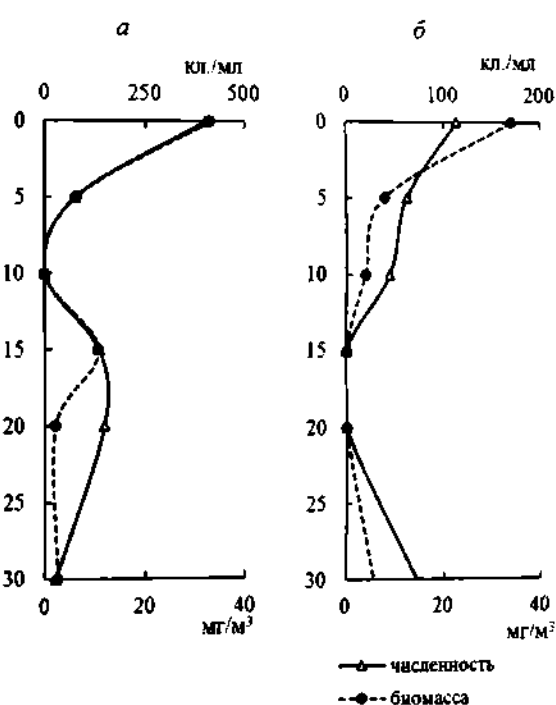


Рис. 2.3.18. Вертикальное распределение численности и биомассы гетеротрофных жгутиконосцев в летний (а) и осенний (б) периоды на глубоководном участке Большого Севана (ст. 24).

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

За весь период совместных Российско-Армянских исследований оз. Севан (2005–2014 гг.) обнаружено 53 вида и формы бесцветных гетеротрофных жгутиконосцев из 9 крупных таксонов и группы неопределенного систематического положения. В 2013–2014 гг. отмечен 31 вид ГНФ, причем максимальное их количество зарегистрировано в образованном в 2011 г. полуотшнурованном мелководном участке “Новое озеро”. Число видов в литоральной зоне и пелагиали Большого Севана было выше, чем на аналогичных участках Малого Севана.

В видовой структуре сообщества ГНФ 2013–2014 гг. отмечено упрощение и обеднение фауны жгутиконосцев относительно более раннего периода исследований в 2005–2008 гг.

Протисты характеризуются относительно низким уровнем количественного развития и неравномерностью пространственного и сезонного распределения по акватории озера. В июле 2014 г. численность и биомасса ГНФ в Малом и Большом Севане были выше, чем в 2013 г., и соизмеримы с данными, полученными в 2007 г. В октябре 2013 г. и в Малом, и в Большом Севане количественные показатели ГНФ превышали таковые в 2014 г., но были значительно ниже, чем в 2005–2008 гг.

Летом 2013 и 2014 гг. численность и биомасса жгутиконосцев в литоральной зоне Большого Севана были выше, чем в Малом, а в октябре, напротив, количественные характеристики ГНФ в литоральной зоне Малого Севана превышали таковые в Большом. В “Новом озере” в 2014 г. численность жгутиконосцев уменьшилась в 13 раз, а биомасса в 48 раз по сравнению с данными, полученными в 2013 г.

В июле и октябре 2014 г. в пелагиали Большого Севана численность жгутиконосцев была больше, чем в пелагиали Малого. В 2013 г. обе части Севана практически не различались по количественным характеристикам ГНФ.

В целом, по сравнению с данными, полученными в начальный период исследований, наблюдалось снижение числа видов, численности и биомассы гетеротрофных жгутиконосцев в акватории Малого и Большого Севана.

Не выявлено каких-либо закономерностей горизонтального и вертикального распределения жгутиконосцев. Развитие ГНФ в водоемах зависит от многих условий. В первую очередь от наличия бактерий — основной пищи, во вторую — от инфузорий и метазойного зоопланктона, осуществляющих контроль “сверху” (Sanders, 1998). Очевидно, что в 2013–2014 гг. наибольшую роль играл контроль гетеротрофных жгутиконосцев со стороны ветвистоусых ракообразных и конкурентные отношения с ними.

В целом, в 2013–2014 гг. уровень количественного развития гетеротрофных жгутиконосцев оз. Севан был сравним с таковым в олиготрофных горных озерах (Wille et al., 1999).

## 2.4. ЗООПЛАНКТОН\*

Систематическое изучение зоопланктона оз. Севан имеет богатую историю, начало которой положено с момента создания Севанской гидробиологической станции АН Армении в 1923 г. (Мешкова, 1975; Симонян, 1991). Новый этап исследований относится к 2005 г. и связан с деятельностью совместной Российско-Армянской биологической экспедиции. Начало работы экспедиции пришлось на первые годы планового повышения уровня воды водоема. Результаты исследований показали, что по сравнению с 30–80 гг. XX-го столетия увеличилось видовое богатство зоопланктона, на глубоководных участках зарегистрировано повышение численности и биомассы планктонных беспозвоночных, а в литоральной зоне, напротив, наблюдалось сокращение численности и биомассы зоопланктона (Крылов и др., 2007 а, 2010).

В основу настоящего раздела положены данные, полученные в 2011–2014 гг. на акватории Малого (МС) и Большого (БС) Севана. Основные сборы проводили в июле и октябре на участках с глубинами  $\leq 2$  и  $\leq 7$  (4 и 10) м, которые представляли литоральную зону (в первом случае — затопленные в 2010–2011 гг. участки суши), и на участках с глубинами  $\geq 15$  м, которые отнесены нами к зоне пелагиали. Схема основных станций сборов первичных материалов представлена на рис. 2 (см. Введение). На глубинах  $\geq 4$  м (12–26 станций) интегральные пробы зоопланктона собирали от поверхности до дна через каждые 1–5 м батометром объемом 4 л, на глубинах до 2 м — ведром. Воду процеживали через планктонную сеть с размером ячеи 64 мкм (газ № 77), фиксировали 4%-ным формалином. Камеральную обработку проводили по стандартной методике (Методика изучения ..., 1975), биомассу рассчитывали, учитывая размеры организмов (Балушкина, Винберг, 1979).

### 2.4.1. ВИДОВОЕ БОГАТСТВО ЗООПЛАНКТОНА ОЗЕРА СЕВАН

В период исследований 2011–2014 гг. в составе зоопланктона оз. Севан обнаружено 64 вида беспозвоночных, среди которых 35 — Rotifera, 9 — Copepoda, 20 — Cladocera (табл. 2.4.1, 2.4.2). Необходимо обратить внимание, что ранее — в 2005 г. — было отмечено появление в составе зоопланктона *Diaphanosoma brachyurum* Lievin, однако определение Н.М. Коровчинского показало, что это, возможно, *D. lacustris* Kofinec, 1981 emend. Koroovchinsky, 1987. До окончательного выяснения ее видовой принадлежности и в настоящей книге мы будем писать "*D. brachyurum*".

Таблица 2.4.1. Видовой состав зоопланктона акватории Малого (МС) и Большого Севана (БС)

Таксон	2005–2009						2011–2014							
	МС			БС			МС				БС			
	2 <sup>1</sup>	7 <sup>2</sup>	П <sup>3</sup>	2	7	П	2	7	НО <sup>4</sup>	П	2	7	П	
ROTIFERA														
1. <i>Asplanchna girodi</i> Guerne	л	л	л	л	л	л	л	л	л	–	л	л	л	л
2. <i>Brachionus angularis</i> Gosse	–	–	–	л	–	л	–	–	–	–	–	–	–	–
3. <i>B. bidentata</i> Anderson*	–	–	–	–	–	–	–	–	о	–	–	–	–	–
4. <i>B. quadridentatus</i> Scoricov	о	–	–	л	–	–	–	л	о	л	–	–	–	–
5. <i>B. calyciflorus</i> Pallas	–	–	–	л	–	–	–	–	–	–	л	–	–	–
6. <i>B. leydigii</i> Cohn*	–	–	–	–	–	–	–	–	о	–	–	–	–	–

\*<sup>1</sup>А. В. Крылов, <sup>2</sup>А. О. Айрапетян, <sup>3</sup>А. А. Никогосян, <sup>4</sup>С. Э. Болотов

<sup>1</sup>Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, 152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, krylov@ibiw.yaroslavl.ru

<sup>2</sup>Институт гидроэкологии и иктиологии НЦЗГЭ НАН РА, ул. Паруйра Севака, 7, 0014 г. Ереван, Армения, armmino@yandex.com

Таблица 2.4.1. (продолжение)

Таксон	2005–2009						2011–2014						
	МС			БС			МС			БС			
	2 <sup>1</sup>	7 <sup>2</sup>	П <sup>3</sup>	2	7	П	2	7	НО <sup>4</sup>	П	2	7	П
7. <i>Cephalodella gibba</i> (Ehrenberg)*	–	–	–	–	–	–	Л	–	–	–	Л	–	–
8. <i>C. tenuior</i> Gosse	–	–	–	Л	–	–	–	–	–	–	–	–	–
9. <i>Conochilus hippocrepis</i> (Schränk)	–	–	–	–	–	О	–	–	–	ЛО	О	О	О
10. <i>C. unicornis</i> Rousselet	–	О	О	О	О	О	О	О	–	ЛО	О	О	ЛО
11. <i>Euchlanis deflexa</i> Gosse	О	–	–	О	–	–	О	О	–	–	О	–	Л
12. <i>Eu. dilatata</i> Ehrenberg	ЛО	ЛО	О	ЛО	О	О	ЛО	ЛО	ЛО	–	ЛО	ЛО	О
13. <i>Eu. lyra</i> Hudson*	–	–	–	–	–	–	–	О	–	–	О	–	–
14. <i>Eu. oropha</i> Gosse*	–	–	–	–	–	–	–	–	О	–	–	–	–
15. <i>Eu. meneta</i> Myers*	–	–	–	–	–	–	–	–	Л	–	–	–	–
16. <i>Filinia terminalis</i> (Plate)	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	–	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО
17. <i>Hexarthra mira</i> (Hudson)	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	Л	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО
18. <i>Keratella cochlearis</i> (Gosse)	–	–	–	–	–	–	–	О	–	О	–	Л	–
19. <i>K. quadrata</i> (Müller)	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО
20. <i>Lecane (Monostyla) bulla</i> Gosse*	–	–	–	–	–	–	ЛО	ЛО	ЛО	Л	–	–	–
21. <i>L. (M.) cornuta</i> (Müller)*	–	–	–	–	–	–	–	ЛО	–	–	О	–	–
22. <i>L. (M.) quadridentata</i> (Ehrenberg)*	–	–	–	–	–	–	О	–	–	–	–	–	–
23. <i>L. luna</i> (Müller)*	–	–	–	–	–	–	О	ЛО	ЛО	–	ЛО	–	–
24. <i>L. lunaris</i> (Ehrenberg)*	–	–	–	–	–	–	–	ЛО	–	–	–	–	–
25. <i>Lepadella rhomboides</i> (Gosse)*	–	–	–	–	–	–	–	–	О	–	–	–	–
26. <i>Lophocharis salpina</i> (Ehrenberg)*	–	–	–	–	–	–	–	–	ЛО	–	–	–	–
27. <i>Notholca caudata</i> Carlin	–	–	О	–	–	О	–	–	–	–	–	–	–
28. <i>Notommata aurita</i> (Müller)*	–	–	–	–	–	–	О	–	–	–	О	–	–
29. <i>Mytilina mucronata</i> (Müller)*	–	–	–	–	–	–	ЛО	ЛО	–	Л	–	–	–
30. <i>Scardium longicaudum</i> (Müller)*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	О	–	–
31. <i>Synchaeta pectinata</i> Ehrb.	О	О	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	–	ЛО	ЛО	ЛО	Л	–	ЛО
32. <i>S. grandis</i> Zacharias*	–	–	–	–	–	–	О	О	Л	–	О	–	–
33. <i>S. stylata</i> Wierzejski	–	–	–	Л	–	–	–	–	–	–	–	–	–
34. <i>Synchaeta</i> sp.	О	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
35. <i>Testudinella emarginula</i> (Stenroos)*	–	–	–	–	–	–	–	–	О	–	–	–	–
36. <i>Trichocerca (T.) capucina</i> (Wierzejski et Zacharias)	Л	–	–	Л	–	Л	–	–	–	–	–	–	–
37. <i>T. longiseta</i> (Schränk)*	–	–	–	–	–	–	О	–	–	–	О	–	–
38. <i>T. stylata</i> (Gosse)*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	О	–
39. <i>Trichotria truncata</i> (Whitelegge)*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	О	–	–
40. <i>T. pocillum</i> Müller	–	–	–	–	–	–	Л	ЛО	ЛО	О	ЛО	Л	Л
41. <i>Testudinella patina</i> (Herm.)	О	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
42. <i>Polyarthra dolichoptera</i> Idelson	–	–	О	–	–	О	–	–	–	О	–	–	ЛО
43. <i>P. vulgaris</i> Carlin	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО

## CRUSTACEA

## COPEPODA

1. <i>Acanthodiaptomus denticornis</i> (Wierzejski)	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	–	ЛО	ЛО	ЛО
2. <i>Arctodiaptomus bacilifer</i> (Koelbel)	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	–	ЛО	ЛО	ЛО
3. <i>A. spinosus</i> (Daday)	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	–	ЛО	ЛО	ЛО
4. <i>Cyclops abyssorum sevanii</i> Meshkova*	–	–	–	–	–	–	О	ЛО	–	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО
5. <i>C. strenuus</i> (Fischer)	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	О	ЛО	ЛО	ЛО
6. <i>C. vicinus</i> Uljanin	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО
7. <i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer)	О	–	–	–	–	–	О	О	ЛО	–	–	Л	О
8. <i>Megacyclops gigas</i> (Claus)	–	–	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	–	О	–	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО

Таблица 2.4.1. (продолжение)

Таксон	2005–2009						2011–2014						
	МС			БС			МС			БС			
	2 <sup>1</sup>	7 <sup>2</sup>	П <sup>3</sup>	2	7	П	2	7	НО <sup>4</sup>	П	2	7	П
9. <i>Paracyclops fimbriatus</i> (Fischer)*	–	–	–	–	–	–	–	–	О	–	–	–	–
10. <i>Thermocyclops crassus</i> (Fischer)*	–	–	–	–	–	–	Л	–	–	Л	Л	Л	Л
CLADOCERA													
1. <i>Alona affinis</i> (Leydig)*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	О	–
2. <i>A. quadrangularis</i> (Fischer)	О	–	–	О	О	–	О	О	О	О	О	О	–
3. <i>A. rectangula</i> Sars	–	–	–	–	–	–	–	О	–	–	О	–	–
4. <i>Alonella nana</i> (Baird)	–	–	–	О	–	–	–	–	–	–	–	–	–
5. <i>A. excisa</i> (Fisher)*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	О	О	–	–
6. <i>Bosmina longirostris</i> (O.F. Müller)	–	–	–	–	–	О	–	–	–	–	–	–	–
7. <i>Ceriodaphnia megops</i> Sars*	–	–	–	–	–	–	–	–	О	–	–	–	–
8. <i>C. reticulata</i> (Jurine)*	–	–	–	–	–	–	–	–	Л	–	–	–	–
9. <i>Chydorus ovalis</i> Kurz*	–	–	–	–	–	–	–	–	О	–	О	О	–
10. <i>Ch. sphaericus</i> (O.F. Müller)	ЛО	О	О	О	–	–	ЛО	ЛО	О	О	ЛО	ЛО	ЛО
11. <i>Daphnia (Daphnia) hyalina</i> Leydig.	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	–	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО
12. <i>D. (Ctenodaphnia) magna</i> Straus*	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	–	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО
13. <i>Diaphanosoma brachyurum</i> Lievin ? <i>Diaphanosoma lacustris</i> Kofinec, 1981 emend. Korovchinsky, 1987 ?	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО	ЛО
14. <i>Disparalona rostrata</i> (Koch)*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	О	–	–
15. <i>Graptoleberis testudinaria</i> (Fischer)	О	–	–	О	–	–	–	–	–	–	О	–	–
16. <i>Ilyocryptus agilis</i> Kurz*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	О	–	–
17. <i>Leydigia acanthocercoides</i> Fisher*	–	–	–	–	–	–	–	–	О	–	–	–	–
18. <i>Macrothrix daday</i> Behning*	–	–	–	–	–	–	–	–	О	–	–	–	–
19. <i>M. laticornis</i> (Fischer)*	–	–	–	–	–	–	О	–	–	–	–	–	–
20. <i>Monospilus dispar</i> Sars*	–	–	–	–	–	–	–	–	О	–	–	–	–
21. <i>Scapholeberis mucronata</i> (O.F. Müller)*	–	–	–	–	–	–	–	–	О	–	–	–	–
22. <i>Simocephalus vetulus</i> (O.F. Müller)	О	–	–	–	–	–	О	О	–	–	–	–	–
23. <i>Pleuroxus aduncus</i> (Jurine)	–	–	–	О	–	–	О	О	–	–	–	О	–
24. <i>P. trigonellus</i> (O.F. Müller)*	–	–	–	–	–	–	О	О	–	–	–	–	–

Примечание. Здесь и далее: <sup>1</sup> — литоральная зона с глубинами около 2 м; <sup>2</sup> — литоральная зона с глубинами около 7 м; <sup>3</sup> — пелагиаль, глубина > 15 м; <sup>4</sup> — образовавшийся в результате подьема уровня полуотшнурованный водоем "Новое Озеро". \* — вид, впервые отмеченный в 2011–2014 гг.; Л — вид, отмеченный летом (июль); О — вид, отмеченный осенью (октябрь).

Это намного выше, чем было отмечено в 2005–2009 гг. (табл. 2.4.1, 2.4.2). В наибольшей степени увеличилось число видов Rotifera (на 20) и Cladocera (на 14) (табл. 2.4.1). Жизнь большинства этих видов так или иначе связана с субстратом и, очевидно, их появление определялось затоплением прибрежных участков. Однако среди всех впервые отмеченных видов наибольшую встречаемость на всей акватории и в течение всего периода изучения имела *Daphnia (Ctenodaphnia) magna* (фото 9). Этот вид ракообразных повсеместно распространен, отмечен во всей Голарктике, включая Гренландию, имеются находки в Южной Африке, но в высокогорных районах встречается реже, хотя указан для водоемов Альп и Памира (2000, 2200 и 4000 м соответственно). Эти рачки живут в самых разнообразных водоемах, отдавая предпочтение более мелким, эвтрофным и временным, а в больших озерах и водохранилищах дафния большая обитает на хорошо прогреваемых прибрежных участках. В оз. Севан *D. magna* ранее не отмечалась, хотя в первой поло-

вине XX-го века указывалась для его бассейна: она была обнаружена в озерке около с. Шоржа (Бенинг, 1941) и в остаточном водоеме в районе с. Артаниш (Мешкова, 1968). По всей видимости, она и раньше попадала в водоем: по сообщению Т.Г. Рубенян (Институт гидроэкологии и ихтиологии НАН РА), единичные экземпляры *D. magna* регистрировались в желудках сигов из оз. Севан. Следовательно, можно предположить, что в прежние времена дафнии, попадавшие в водоем из прибрежных водоемов, быстро выедались рыбами и не имели возможности массово развиваться. Это подтверждает анализ остатков беспозвоночных в донных отложениях водоема, который показал присутствие только *D. (Daphnia) hyalina* (Smirnov, 1999).

Таблица 2.4.2. Видовое богатство зоопланктона Малого (МС) и Большого Севана (БС) в первый и второй периоды исследований Российско-Армянской биологической экспедиции

Таксон	2005–2009						2011–2014						
	MC			BC			MC				BC		
	2	7	Π	2	7	Π	2	7	HO	Π	2	7	Π
Rotifera	11	7	8	12	8	8	15	16	12	14	18	18	13
	14			17			31				23		
	20						35						
Copepoda	5	4	5	5	5	5	7	9	3	8	8	9	9
	6			5			9				9		
	6						9						
Cladocera	6	3	3	7	3	3	8	7	9	6	10	9	4
	6			8			15				13		
	9						20						
Bcero	22	14	16	24	16	16	30	32	24	28	36	36	26
	26			30			55				46		
	35						64						

В МС и БС число видов возрастало практически одинаково, а представленная в табл. 2.4.2 разница объясняется тем, что в МС образовался полуотшнурованный мелководный участок ("Новое озеро"), который примыкает к территории комплекса коттеджей "Лаванда Сити" (40°33'45" с.ш., 44°59'55" в.д.) и занимает площадь ~ 36 тыс. м<sup>2</sup>. Здесь сформировалась специфичная фауна планктонных беспозвоночных, обогатившая список видов планктонных беспозвоночных водоема на 6 видов Rotifera, 1 — Copepoda и 5 — Cladocera (табл. 2.4.1).

Непосредственно в акватории озера в наибольшей степени число видов увеличивалось на участках глубиной 7 м, т.е. на участках, которые в предыдущий период изучения имели глубины 2–3 м (табл. 2.4.1).

В июле 2013 и 2014 гг. наименьшее число видов обнаруживалось на мелководье литоральной зоны (глубины ~ 2 м), а также в полуотшнурованном мелководном "Новом озере" (табл. 2.4.3).

Таблица 2.4.3. Видовое богатство летнего зоопланктона МС и БС на разных глубинах

Таксон	2013							2014						
	МС				БС			МС				БС		
	2	7	НО	П	2	7	П	2	7	НО	П	2	7	П
Rotifera	4	4	6	5	8	5	8	4	7	8	7	5	7	7
Copepoda	4	7	1	7	6	8	6	4	5	2	6	5	6	6
Cladocera	3	3	2	3	4	3	5	1	4	4	3	5	5	4
Всего	11	14	9	15	18	16	19	9	16	14	16	15	18	17

Ряд наблюдений осенью (в октябре) более продолжительный и позволяет выявить межгодовые изменения количества видов зоопланктеров на разных глубинах. В 2011 г. наибольшее число видов регистрировалось на мелководье литоральной зоны (~ 2 м), а в 2012–2014 гг. — в пелагиали (табл. 2.4.4). Очевидно, это связано с режимом поднятия уровня воды. Так, в 2010 и в 2011 гг. уровень был поднят на 47 и 22.5 см соответственно, а позже незначительно снижался (2012 и 2014 гг.) или поднимался, но всего лишь на 6 см (2013 г.) (см. введение). Это дает основание полагать, что переработка затопленных прибрежных почв происходит очень быстро, как это наблюдалось и в 2005–2009 гг. (Косолапова, 2010; Крылов и др., 2010). Аналогичная картина характерна и для “Нового озера”, где в первый год его формирования было зарегистрировано максимальное число видов, которое позже значительно сократилось (табл. 2.4.4).

**Таблица 2.4.4.** Видовое богатство осеннего зоопланктона Малого (МС) и Большого Севана (БС) на разных глубинах

Таксон	2011						2012						2013						2014								
	MC			BC			MC			BC			MC			BC			MC			BC					
	2	7	П	2	7	П	2	7	HO	П	2	7	П	2	7	HO	П	2	7	П	2	7	П				
Rotifera	6	2	4	10	7	5	4	2	12	2	3	3	6	3	3	9	6	4	2	4	3	1	3	5	4	3	5
Copepoda	2	3	3	3	2	3	2	3	1	4	2	3	4	3	5	2	6	2	5	5	3	3	3	5	2	4	6
Cladocera	5	4	3	5	4	4	2	2	8	3	5	6	4	3	3	2	3	5	5	3	2	3	2	4	4	3	4
Всего	13	9	10	18	13	12	8	7	21	9	10	12	14	9	11	13	15	11	12	12	8	7	8	14	10	10	15

**Таблица 2.4.5.** Величины коэффициента трофности на разных участках акватории и в разные периоды изучения

Водоем	2005–2009 гг.	2011–2014 гг.
Малый Севан	1.43	1.25
Большой Севан	2.40	1.37
Севан (вся акватория)	2.35	1.74
“Новое озеро”	—	3.27

Величина коэффициента трофности (Мяэметс, 1980), рассчитанного на основе анализа видового состава зоопланктона, характеризовала оз. Севан как эвтрофный водоем, точно так же, как и отдельно акватории

МС и БС (табл. 2.4.5). Мелководный полуотшнурованный водоем “Новое озеро” имел максимальное значение коэффициента трофности. По сравнению с первым этапом совместных исследований в 2005–2009 гг., величины коэффициента снизились, хотя характеризовали тот же трофический статус водоема.

## 2.4.2. КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ЗООПЛАНКТОНА ЛИТОРАЛЬНОЙ ЗОНЫ И ПЕЛАГИАЛИ

### ЛИТОРАЛЬНАЯ ЗОНА

В летний сезон (в июле) первичный материал был собран лишь в 2013 и 2014 гг., для сравнения использованы данные, полученные в июле 2007 г.

В литоральной зоне МС в 2013 г. по сравнению с данными 2007 г. сокращалось общее удельное число видов и удельное число видов Rotifera, но увеличилось количество видов Crustacea (рис. 2.4.1 а). Наиболее ярко это проявлялось на участках глубиной 7 м. Максимальное число видов, основу которых составляли коловратки, зарегистрировано в полуотшнурованном мелководном “Новом озере”. В 2014 г. среднее число видов коловраток повысилось, при этом и количество таксонов ракообразных осталось высоким (за исключением ветвистоусых ракообразных на участках с глубинами ~ 2 м), благодаря чему общее удельное разнообразие было выше,

чем в 2007 и 2013 гг. В “Новом озере” незначительно сократилось число видов коловраток, но увеличилось — ветвистоусых ракообразных.

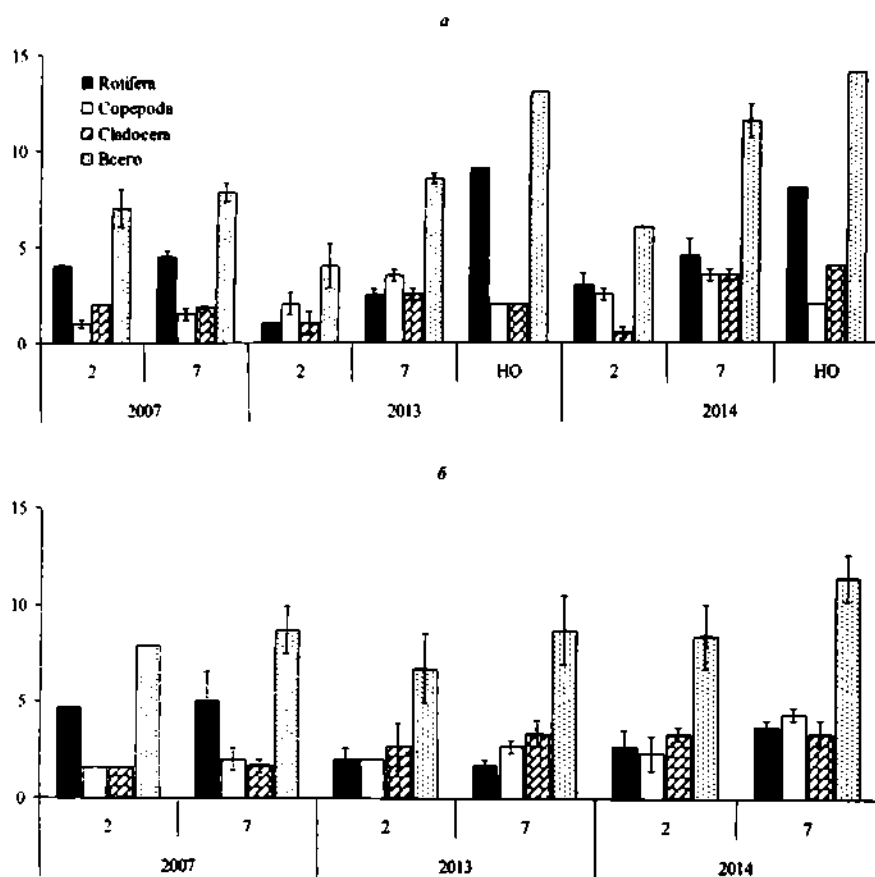


Рис. 2.4.1. Удельное число видов ( $M \pm m$ ) зоопланктеров в литоральной зоне МС (а) и БС (б) в июле. Здесь и далее: по оси абсцисс: 2 — участки с глубинами ~ 2 м, 7 — ~ 7 м, НО — “Новое озеро”.

В литоральной зоне БС наблюдались аналогичные изменения: в июле 2013 г. относительно данных 2007 г. сокращалось или оставалось практически неизменным общее удельное число видов зоопланктеров, уменьшилось количество видов коловраток, но повысилось ракообразных; в 2014 г. общее число видов увеличилось за счет всех таксономических групп беспозвоночных планктона (рис. 2.4.1 б).

В целом, на участках с глубинами ~ 2 м в зоопланктоне литоральной зоны МС общее удельное число видов, число видов коловраток и ветвистоусых ракообразных было меньше, чем на аналогичных участках БС, а на глубинах ~ 7 м различия были незначительными.

Численность зоопланктона литоральной зоны на участках глубиной ~ 7 м была выше, чем в прибрежье (рис. 2.4.2 а), лишь в 2014 г. в акватории БС наибольшая плотность регистрировалась на станциях глубиной ~ 2 м (рис. 2.4.2 б). В 2013 и 2014 гг. в обеих частях озера численность зоопланктона была достоверно выше, чем в 2007 г. (рис. 2.4.2 а), что происходило на фоне снижения доли коловраток и увеличения доли веслоногих ракообразных (рис. 2.4.3 а). Кроме того, в 2013 г. в общей численности значительно возрастала доля ветвистоусых рачков. Плотность зоопланктона в “Новом озере” была практически такой же, как на участках глубинами ~ 2 м (рис. 2.4.2 а), но здесь зарегистрирована наибольшая доля коловраток (рис. 2.4.3 а).



В целом, на участках глубиной ~ 2 м численность зоопланктона в МС была меньше, чем в БС как в 2007 г. (в среднем в 12.6 раза), так и в 2013 (в 5.0 раза), и 2014 (в 11.1 раза) гг. При этом в МС в общей численности была больше доля коловраток, а в 2014 г. меньше доля ветвистоусых ракообразных, чем это наблюдалось на аналогичных участках в БС. На участках глубиной ~ 7 м в 2007 и 2013 гг. численность зоопланктона в МС была незначительно ниже, чем в БС, а в 2014 г. — выше; как и на меньших глубинах, в общей численности зоопланктона МС была больше доля Rotifera и незначительно меньше доля Cladocera.

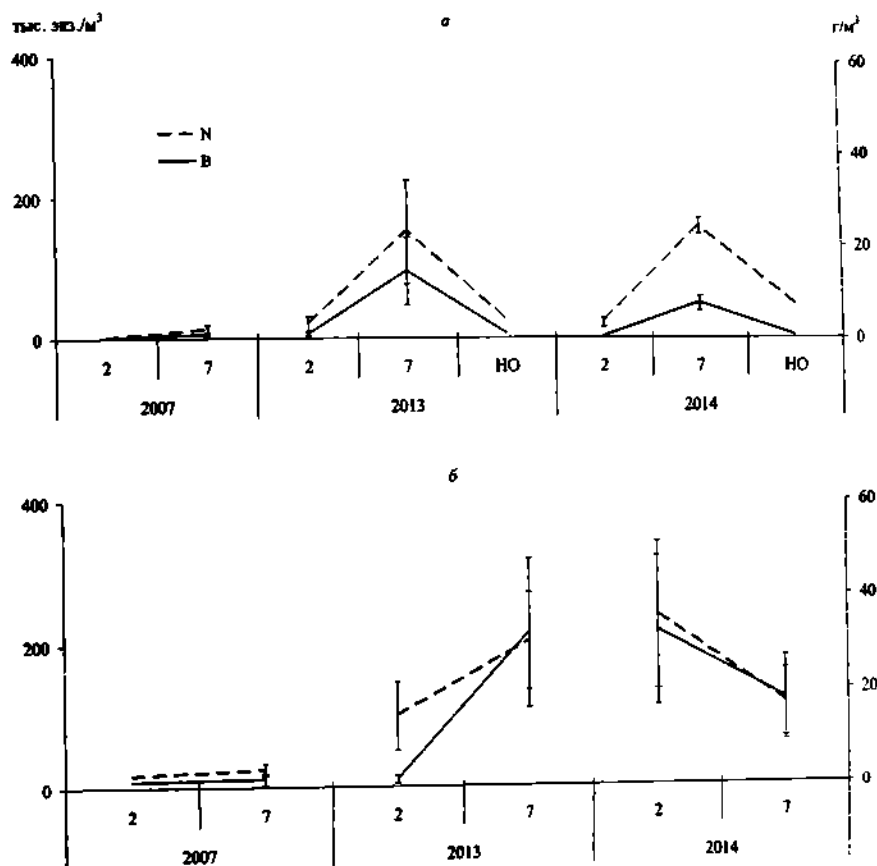


Рис. 2.4.2. Численность (тыс. экз./м³) и биомасса (г/м³) ( $M \pm m$ ) зоопланктона в литоральной зоне Малого (а) и Большого (б) Севана в июле.

Среди доминирующих по численности организмов на участках глубиной ~ 2 м в МС в 2013 г. отмечены *Euchlanis dilatata*, ювенильные Calanoida, *Acanthodiaptomus denticornis*; в 2014 г. — *Asplanchna girodi*, ювенильные Calanoida и Cyclopoida; в 2007 г. среди доминантов регистрировали *Euchlanis dilatata*, *Keratella quadrata*, *Brachionus quadridentatus*, ювенильные Cyclopoida. На участках глубиной ~ 7 м в 2013 г. доминировали ювенильные Calanoida и *Daphnia hyalina*, в 2014 г. — *Asplanchna girodi* и науплиусы веслоногих ракообразных, а в 2007 г. — *Keratella quadrata* и ювенильные Cyclopoida. В БС на участках глубиной ~ 2 м в 2013 г. массового развития достигали ювенильные Calanoida и Cyclopoida, *Asplanchna girodi* и *Daphnia hyalina*, в 2014 г. к перечисленным видам добавлялись *Acanthodiaptomus denticornis* и *Euchlanis dilatata*, а в 2007 г. преобладали *Keratella quadrata*, *Brachionus quadridentatus* и ювенильные Cyclopoida. В “Новом озере” в 2013 г. по численности доминировали *Brachionus quadridentatus*, *Asplanchna girodi*, *Synchaeta pectinata*, науплиусы Cyclopoida и “*Diaphanosoma brachyurum*”, в 2014 г. — *Asplanchna girodi*.

*Hexarthra mira*, науплиусы Cyclopoida и "*Diaphanosoma brachyurum*". На глубинах ~ 7 м БС в 2013 г. по численности доминировали ювенильные Calanoida и Cyclopoida, *Hexarthra mira* и *Daphnia hyalina*; в 2014 г. — науплиусы и копеподиты веслоногих ракообразных, *Daphnia hyalina*, "*Diaphanosoma brachyurum*" и *Keratella quadrata*; в 2007 г. — *Keratella quadrata*, *Brachionus angularis*, *Br. quadridentatus*, ювенильные Cyclopoida.

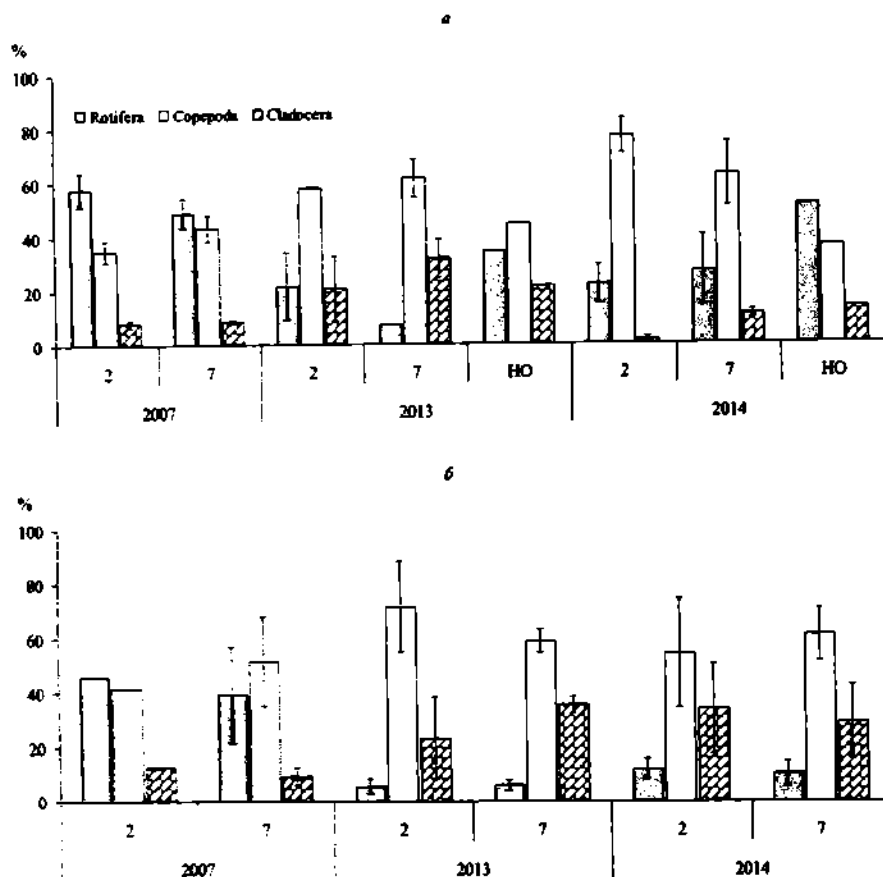


Рис. 2.4.3. Доля ( $M \pm m$ ) таксономических групп беспозвоночных в общей численности зоопланктона литоральной зоны Малого (а) и Большого (б) Севана в июле.

Наибольшая биомасса зоопланктона в литоральной зоне в июле регистрировалась на участках глубиной ~ 7 м (рис. 2.4.2), лишь в акватории БС в 2014 г. — в прибрежье (~ 2 м) (рис. 2.4.2 б). В МС и БС в 2013 и 2014 гг. биомасса зоопланктона была значимо выше, чем в 2007 г. (рис. 2.4.2 а). В МС в оба года настоящих исследований на участках глубиной ~ 7 м в общей биомассе возрастала доля Cladocera, сокращалось относительное обилие Copepoda, а в 2013 г. — и Rotifera; на участках глубиной ~ 2 м в 2013 г. увеличивалась доля веслоногих ракообразных, в 2014 г. — коловраток (рис. 2.4.4 а). В БС в 2013 г. на участках глубиной ~ 7 м значительно повышалась доля ветвистоусых ракообразных, сокращалась доля веслоногих ракообразных и коловраток; в 2014 г. наиболее яркие изменения соотношения таксономических групп по биомассе наблюдались на участках глубиной ~ 2 м за счет увеличения доли Cladocera (рис. 2.4.4 б).

Биомасса зоопланктона в литоральной зоне МС всегда была меньше, чем в БС. Наиболее ярко это проявлялось на участках глубиной ~ 2 м, где в МС была выше доля коловраток, а в течение времени изучения увеличивалась доля веслоногих ракообраз-

ных и уменьшалась доля ветвистоусых, благодаря чему относительное обилие *Copepoda* в 2013 и 2014 гг. оказалось больше, а *Cladocera* — меньше, чем в БС.

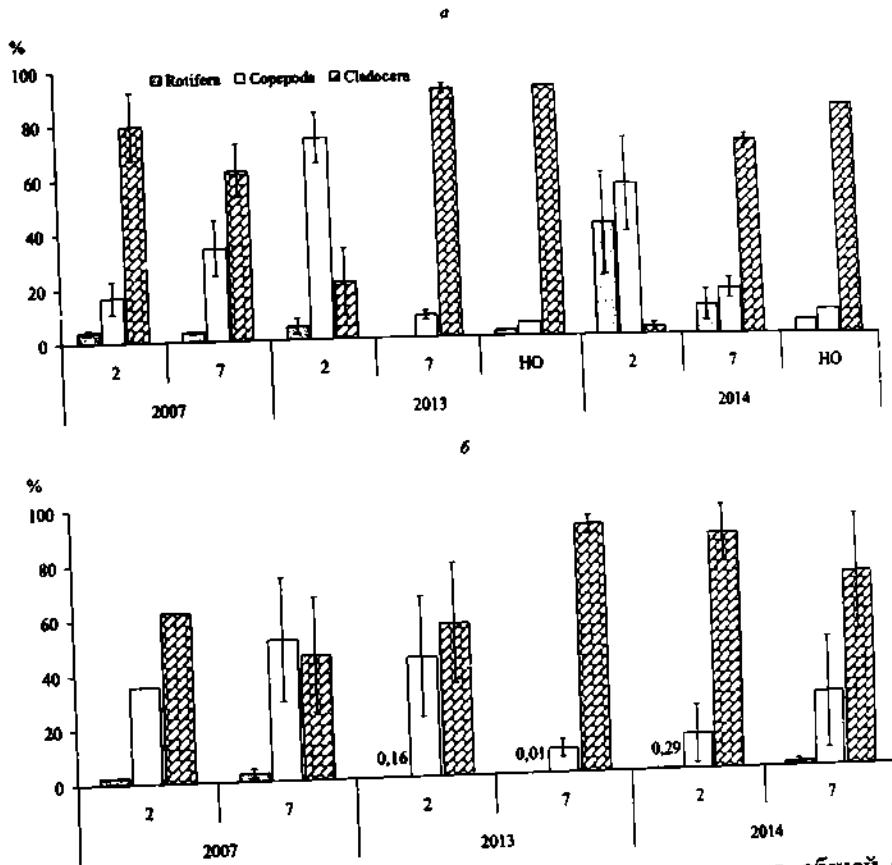


Рис. 2.4.4. Доля ( $M \pm m$ ) таксономических групп беспозвоночных в общей биомассе зоопланктона литоральной зоны Малого (а) и Большого (б) Севана в июле.

Среди организмов, доминирующих по биомассе в зоопланктоне литоральной зоны МС на участках глубиной ~ 2 м в 2013 г., отмечены копепоиды *Calanoida*, *Acanthodiaptomus denticornis*, *Daphnia hyalina*, в 2014 г. — копепоиды *Calanoida*, *Acanthodiaptomus denticornis* и *Asplanchna girodi*, в то время, как в 2007 г. — науплиусы *Cyclopoida* и *Daphnia hyalina*. На участках глубиной ~ 7 м в МС основу биомассы зоопланктона в 2013 г. составляли *D. magna*, *D. hyalina* и копепоиды *Cyclopoida*, в 2014 г. — *D. magna* и *D. hyalina*, а в 2007 г. — копепоиды *Calanoida*, *Acanthodiaptomus denticornis* и *Daphnia hyalina*. В “Новом озере” в 2013 и 2014 гг. основа биомассы была представлена ветвистоусыми ракообразными (рис. 2.4.4 а) за счет доминирования “*Diaphanosoma brachyurum*”, кроме которой в состав доминантов входила *Asplanchna girodi*. В БС на участках глубиной ~ 2 м в 2013 и 2014 гг. доминировали *Daphnia magna* и *D. hyalina*, а в 2007 г. — *D. hyalina* и науплиусы *Copepoda*; на участках глубиной ~ 7 м основу биомассы в 2013 г. составляли *Daphnia magna* и *D. hyalina*, кроме которых в 2014 г. отмечены также “*Diaphanosoma brachyurum*”. *Arctodiaptomus bacilifer* и *Acanthodiaptomus denticornis*, в то время как в 2007 г. — *Daphnia hyalina* и копепоиды *Copepoda*.

Осенний зоопланктон литоральной зоны оз. Севан изучали в октябре 2011–2014 гг. В МС на участках с глубинами ~ 2 м удельное число видов зоопланктеров в 2011 г. оставалось на уровне 2005–2009 гг., в 2012 г. сократилось количество видов *Cladocera*, в 2013 г. — *Rotifera* и *Cladocera*, а в 2014 г. отмечено максимальное число видов *Copepoda* (рис. 2.4.5 а). На станциях глубиной ~ 7 м в течение 2011–2014 гг.

по сравнению с данными, полученными в 2005–2009 гг., возросло число видов веслоногих и ветвистоусых ракообразных, а также общее число видов, но сократилось количество видов коловраток. В “Новом озере” в период с 2012 г. по 2014 г. число видов в зоопланктоне снижалось за счет Rotifera и Cladocera, но возрастало количество видов Copepoda.

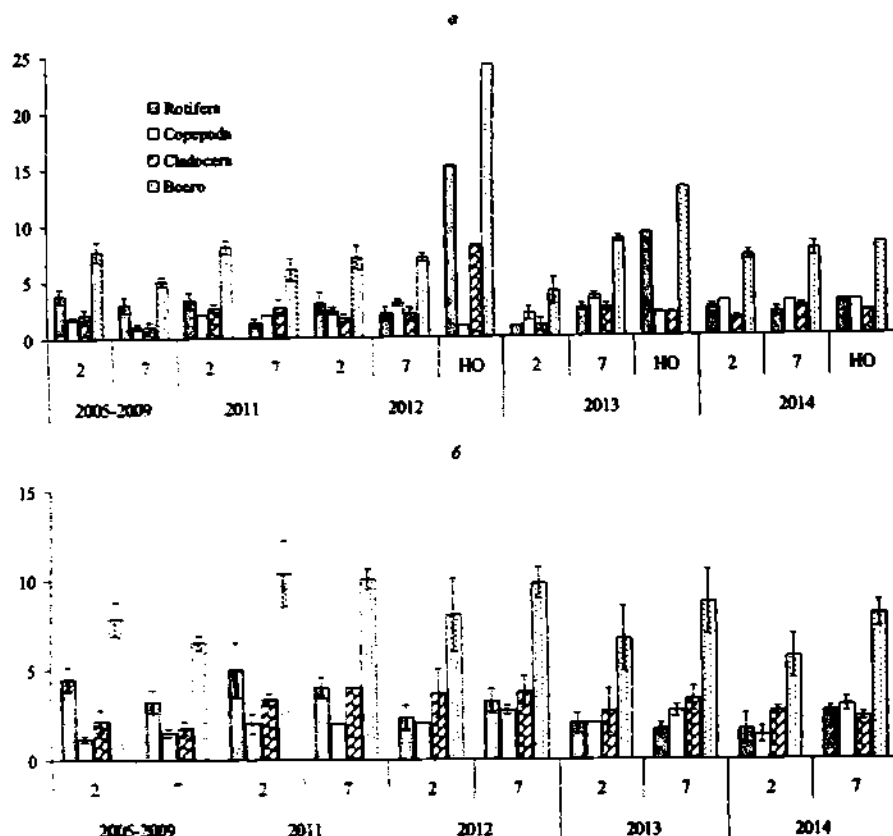


Рис. 2.4.5. Удельное число видов ( $M \pm m$ ) зоопланктеров в литоральной зоне Малого (а) и Большого (б) Севана в октябре.

В БС на участках глубиной ~ 2 м количество видов зоопланктеров в 2011 г. по сравнению с периодом 2005–2009 гг. значительно возросло за счет всех таксономических групп беспозвоночных, в последующие годы общее число видов в пробе сокращалось, но разнообразие веслоногих и ветвистоусых ракообразных было выше, чем в первый период изучения (рис. 2.4.5 б). На участках глубиной ~ 7 м в БС в течение 2011–2014 гг. удельное число видов сокращалось, но всегда было выше, чем в 2005–2009 гг. за счет Copepoda и Cladocera.

В целом в МС число видов планктонных беспозвоночных в пробе, как в 2005–2009 гг., было незначительно меньше, чем в БС.

Численность зоопланктона в МС на участках глубиной ~ 2 м была больше, чем в 2005–2009 гг. (рис. 2.4.6 а), исключение наблюдалось лишь в 2012 г. при минимальной плотности ракообразных. Основу численности составляли веслоногие ракообразные, в период с 2011 по 2014 г. сократилась доля коловраток, а в 2011 и 2012 гг. увеличилась доля ветвистоусых ракообразных (рис. 2.4.7 а). В 2005–2009 гг. доминировали *Keratella quadrata*, *Euchlanis dilatata*, *Asplanchna girodi* и науплиусы веслоногих ракообразных, 2011–2014 гг. — ювенильные *Calanoida*, *Conochilus unicornis*, *Synchaeta pectinata*, *Acanthodiaptomus denticornis*, “*Diaphanosoma brachyurum*”. На участках глубиной ~ 7 м численность зоопланктона в МС была значительно выше, чем в 2005–2009 гг., достигая максимума в 2013 г. Основу численности

составляли ракообразные, среди которых в 2011 г. преобладали Cladocera, в 2013 и 2014 гг. — Copepoda, а в 2012 г. — Cladocera и Rotifera. Среди доминирующих видов в 2005–2009 гг. здесь отмечены науплиусы Copepoda, *Keratella quadrata*, *Diaphanosoma brachyurum*, в 2011–2014 гг. — науплиусы Copepoda, *Acanthodiaptomus denticornis*, "*Diaphanosoma brachyurum*" и *Daphnia magna*. В "Новом озере" максимальная численность регистрировалась в 2013 г., минимальная — в 2014 г., а ее основу составляли Copepoda.

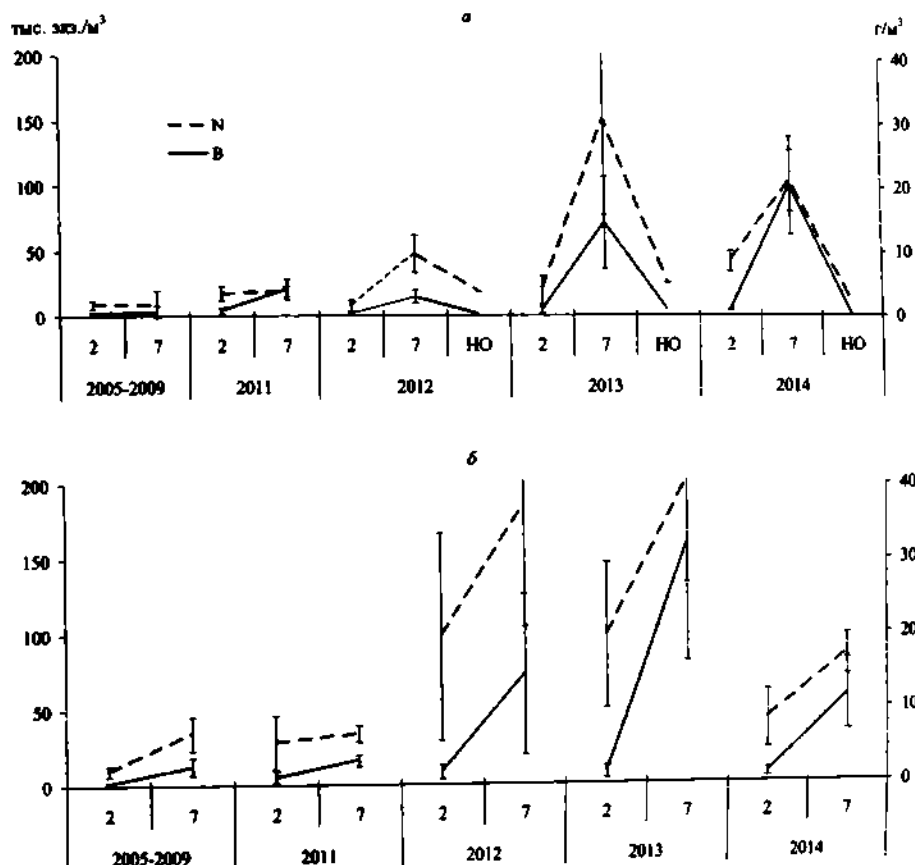


Рис. 2.4.6. Численность (тыс. экз./м³) и биомасса (г/м³) ( $M \pm m$ ) зоопланктона в литоральной зоне Малого (а) и Большого (б) Севана в октябре.

В БС на участках глубиной ~ 2 м ежегодно в период 2011–2014 гг. численность зоопланктона была выше, чем в предыдущий период изучения (рис. 2.4.6 б), снижалась доля коловраток и увеличивалась — веслоногих и, в меньшей степени, ветвистоусых ракообразных (рис. 2.4.7 б). Доминировали ювенильные Calanoida, *Conochilus unicornis*, *Synchaeta pectinata*, *Keratella quadrata*, "*Diaphanosoma brachyurum*", а в 2005–2009 гг. — ювенильные Calanoida, *Keratella quadrata*, *Euchlanis dilatata* и *Asplanchna girodi*. На участках глубиной ~ 7 м плотность планктонных беспозвоночных относительно данных, полученных в 2005–2009 гг., возрастала за счет увеличения доли коловраток (2012 г.), веслоногих и ветвистоусых ракообразных (2013 и 2014 гг.). Доминировали *Conochilus unicornis*, *Synchaeta pectinata*, "*Diaphanosoma brachyurum*", *Acanthodiaptomus denticornis*, ювенильные Calanoida, в 2005–2009 гг. — ювенильные Calanoida, "*Diaphanosoma brachyurum*" и *Acanthodiaptomus denticornis*.

Наибольшая биомасса зоопланктона в литоральной зоне МС всегда регистрировалась на участках глубиной ~ 7 м (рис. 2.4.6 а). На участках глубиной ~ 2 м в 2011–2014 гг. по сравнению с периодом 2005–2009 гг. наблюдалось увеличение

биомассы зоопланктона (за исключением результатов 2012 г.), сокращение доли коловраток, а в отдельные годы — увеличение доли веслоногих (2011, 2013) и ветвистоусых (2011, 2012, 2014) ракообразных (рис. 2.4.8 а). Доминировали здесь в 2011–2014 гг. *Daphnia magna*, "*Diaphanosoma brachyurum*", *Acanthodiaptomus denticornis*, в 2005–2009 гг. — "*Diaphanosoma brachyurum*" и *Acanthodiaptomus denticornis*.

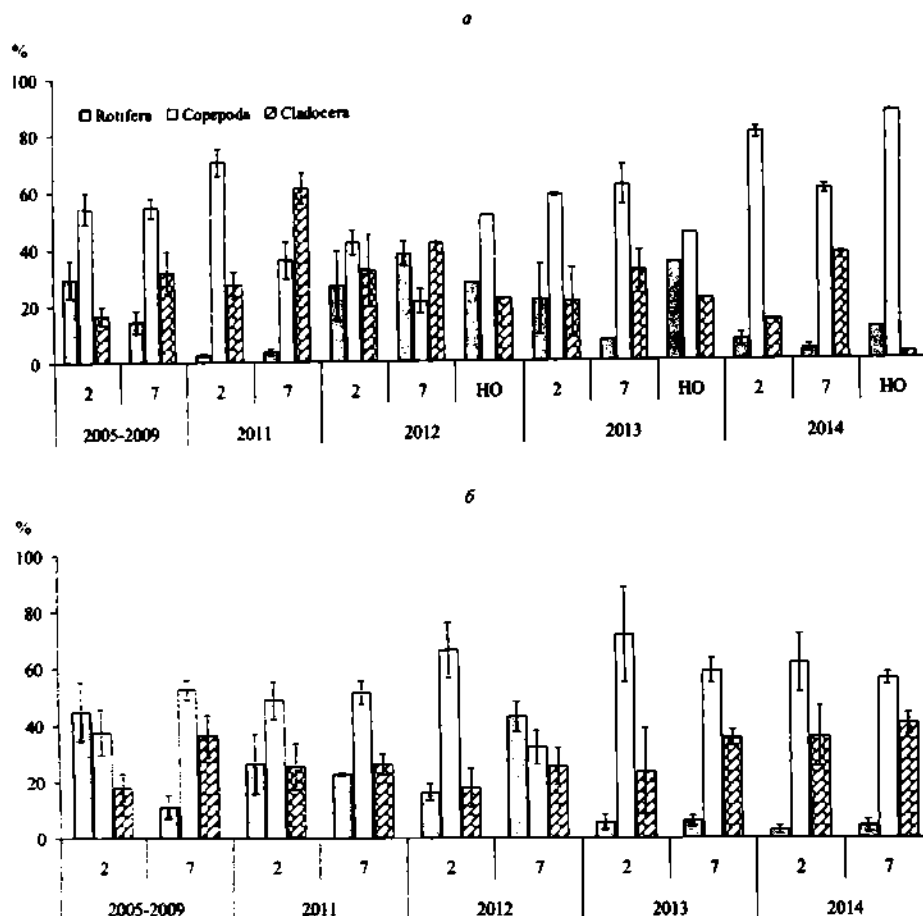


Рис. 2.4.7. Доля ( $M \pm m$ ) таксономических групп беспозвоночных в общей численности зоопланктона литоральной зоны Малого (а) и Большого (б) Севана в октябре.

На участках глубиной ~ 7 м увеличение биомассы зоопланктона в 2011–2014 гг. было более значимым, наибольшие величины зарегистрированы в 2014 г. (рис. 2.4.6 а). При этом в общей биомассе сокращалась доля Copepoda и Rotifera, возрастала доля Cladocera (рис. 2.4.8 а). Доминировали те же виды, что и на участках глубиной ~ 2 м. В "Новом озере" вспышка биомассы отмечена в 2013 г., когда максимального обилия достигали ветвистоусые ракообразные, в 2014 г. преобладали веслоногие ракообразные.

В литоральной зоне БС максимальные биомассы также регистрировались на участках глубиной ~ 7 м, где, по сравнению с периодом 2005–2009 гг., их величины увеличивались в 1.3–12.9 раз (в среднем — в 6.2), а на участках глубиной ~ 2 м — в 3.1–5.0 раз (в среднем — в 4.1) (рис. 2.4.6 б). При этом в общей биомассе возрастала доля Cladocera, сокращалась — Rotifera и Copepoda (рис. 2.4.8 б). В 2011–2014 гг. доминировали *Daphnia magna*, *Acanthodiaptomus denticornis*, "*Diaphanosoma brachyurum*", в 2005–2009 гг. — ювенильные и взрослые особи *Acanthodiaptomus denticornis*, "*Diaphanosoma brachyurum*", *Synchaeta pectinata* и *Euchlanis dilatata*.

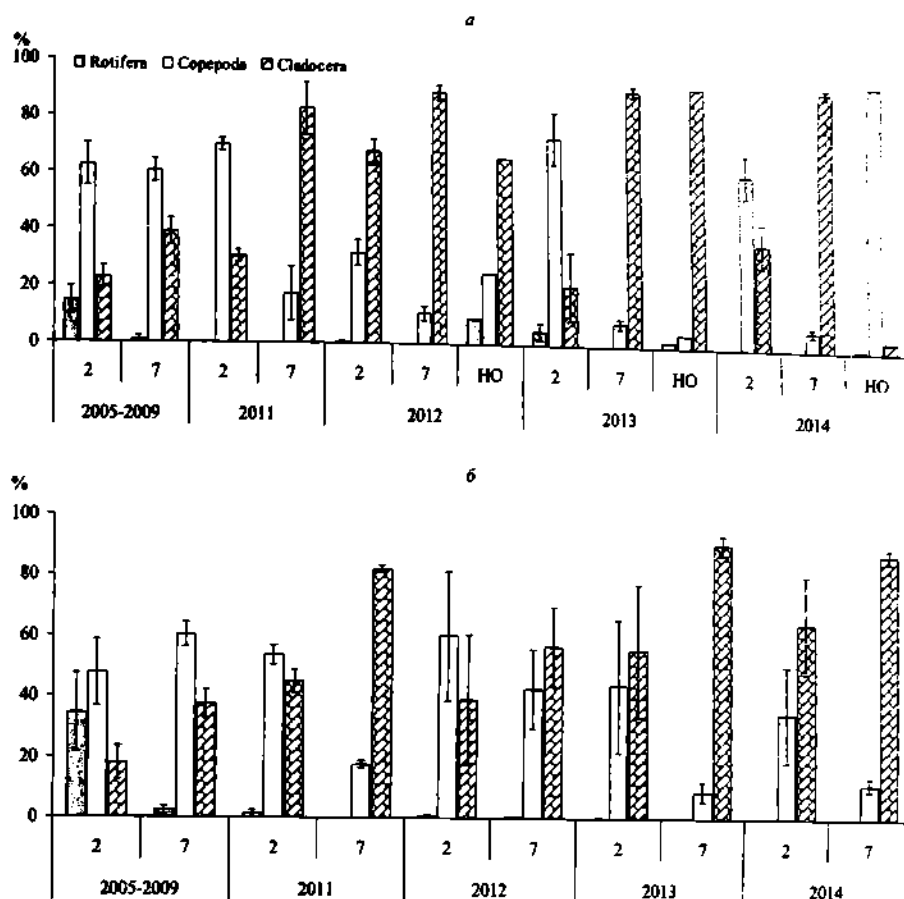


Рис. 2.4.8. Доля ( $M \pm m$ ) таксономических групп беспозвоночных в общей биомассе зоопланктона литоральной зоны Малого (а) и Большого (б) Севана в октябре.

Несмотря на указанные различия между участками литоральной зоны Малого и Большого Севана, определяющее значение, независимо от принадлежности к какой-либо части озера, в период повышения уровня воды имеет защищенность, профиль глубин, площадь и характер затопленной суши побережья. С целью изучения особенностей видового состава, численности, биомассы и соотношения таксономических групп зоопланктона в зависимости от перечисленных выше характеристик, на разнотипных участках литоральной зоны оз. Севан осенью 2012 г. были собраны пробы (Айрапетян и др., 2014 а). Затопленные участки представлены: I — песчано-гравийным комплексом, на котором ранее травянистые растения были развиты слабо, затоплено  $\leq 100$  м побережья (фотовкладка: фото 2); II — обширными по площади увлажненными пастбищными лугами с богатой травянисто-кустарниковой растительностью (большая часть деревьев была выпилена), затоплено  $> 500$  м (фотовкладка: фото 6); III — песчано-гравийные частично бетонированные участки в пределах затопленных жилых комплексов (затоплено  $\leq 100$  м побережья) (фотовкладка: фото 4); IV — защищенный полуостровом Артаниш зарастающий макрофитами участок; V — полностью защищенный дамбой с автомобильной дорогой участок вновь образованного мелководного водоема «Новое озеро», затопившего богатые растительностью увлажненные почвы и мелководный водоем, оставшийся после снижения уровня воды озера (фотовкладка: фото 5).

В октябре 2012 г. в зоопланктоне литоральной зоны озера выявлено 47 видов беспозвоночных, наибольшим разнообразием отличался защищенный дамбой мелководный участок (V), минимальным — участки литоральной зоны, расположенные

над обширной площадью затопленных растений на увлажненных пастбищных лугах в районе с. Цовинар (II) (табл. 2.4.6).

Таблица 2.4.6. Видовое богатство зоопланктона разнотипных участков литоральной зоны оз. Севан осенью 2012 г.

Таксон	I		II		III	IV	V
	2 м	7 м	2 м	7 м	2 м	2 м	2 м
Rotifera	8	7	3	3	10	10	17
Copepoda	4	5	2	4	3	4	1
Cladocera	4	7	5	2	3	6	8
Всего	16	19	10	9	16	20	26

Минимальное удельное число видов фиксировалось на открытых участках побережья глубиной  $\leq 2$  м, затопивших  $< 100$  м суши (табл. 2.4.7). Вероятно, это связано с неблагоприятными гидродинамическими условиями, которые определяются воздействием волн. На участках, где затопленная территория от-

личалась развитием наземной растительности и составляла  $> 500$  м, число видов возрастало за счет ветвистоусых ракообразных. Максимальное количество видов в одной пробе регистрировалось в защищенном дамбой мелководном участке.

Таблица 2.4.7. Средние величины удельного числа видов ( $S$ ), численности ( $N$ , тыс. экз./м<sup>3</sup>) и биомассы ( $B$ , г/м<sup>3</sup>) зоопланктона и доля (%) таксономических групп беспозвоночных на разнотипных участках литоральной зоны оз. Севан осенью 2012 г.

Участок	Глубина, м	S				Доля в общей N				Доля в общей B			
		Rot	Cop	Clad	Всего	Rot	Cop	Clad	Всего	Rot	Cop	Clad	Всего
I	$\leq 2$	3	2	2	7	23.1	49.5	27.4	16.4	0.4	43.2	56.4	0.483
II	$\leq 2$	3	2	5	10	12.5	75.6	11.9	232.7	1.3	60.1	38.5	3.369
III	$\leq 2$	6	2	3	10	6.2	81.9	11.8	6.2	0.6	71.3	28.0	0.084
IV	$\leq 2$	11	3	6	20	56.3	37.2	6.4	31.2	3.9	66.5	29.6	0.177
V	$\leq 2$	15	1	8	24	27.4	50.8	21.8	17.9	9.0	24.9	66.0	0.079
I	7–10	3	3	3	9	43.4	27.1	29.5	84.9	0.4	23.7	75.9	3.604
II	7–10	3	3	2	8	29.8	33.9	36.3	413.0	0.1	73.4	26.5	28.166

Примечание. Rot — Rotifera, Cop — Copepoda, Clad — Cladocera.

На глубинах  $\leq 2$  м максимальные численность и биомасса зоопланктона были на участках, отличающихся наибольшими площадями затопленного побережья (табл. 2.4.7). Очевидно, что разложение свежесозданной почвы и растений способствовали поступлению веществ, необходимых для развития кормовой базы зоопланктона. При этом, благодаря интенсивному водообмену из-за ветровых течений, здесь не наблюдалось развития видов-индикаторов загрязненных и высокотрофных вод, основу численности и биомассы составляли веслоногие ракообразные за счет *Calaniformes* (табл. 2.4.7) и отсутствовали какие-либо изменения состава доминирующих видов (табл. 2.4.8).

На остальных участках литоральной зоны глубиной  $\leq 2$  м численность и биомасса зоопланктона были меньше соответственно в 7.5–37.7 и 7.0–42.5 раз (табл. 2.4.7). Основу численности и биомассы на них также составляли веслоногие ракообразные, за исключением участков, где затоплено  $\leq 100$  м побережья, а также в защищенном дамбой мелководном участке, где основа биомассы представлена ветвистоусыми ракообразными. Кроме того, в защищенном дамбой мелководье зарегистрирована максимальная доля коловраток в общей численности, в том числе за счет видов-индикаторов высокой степени органической нагрузки — коловраток рода *Brachionus*, которые составляли в среднем 4.2% общей численности зоопланктона. Каких-либо различий в составе доминирующих видов на разных участках литоральной зоны не обнаружено, исключение наблюдалось лишь в защищенном дамбой



мелководном участке, где в составе доминантов были организмы, связанные с субстратом (табл. 2.4.8).

Таблица 2.4.8. Доминирующие виды планктонных беспозвоночных на различных участках литоральной зоны оз. Севан осенью 2012 г.

Уча- сток	Глу- бина, м	По численности	По биомассе
I	2	<i>Conochilus unicornis</i> , <i>Synchaeta pectinata</i> , ювенильные Calanoida, " <i>Diaphanosoma brachyurum</i> "	<i>Acanthodiaptomus denticornis</i> , " <i>Diaphanosoma brachyurum</i> "
II	2	Ювенильные Calanoida, " <i>Diaphanosoma brachyurum</i> "	Ювенильные Calanoida, " <i>Diaphanosoma brachyurum</i> "
III	2	ювенильные Calanoida, <i>Acanthodiaptomus denticornis</i>	<i>Acanthodiaptomus denticornis</i> , " <i>Diaphanosoma brachyurum</i> "
IV	2	<i>Conochilus unicornis</i> , ювенильные Calanoida	<i>Acanthodiaptomus denticornis</i> , " <i>Diaphanosoma brachyurum</i> "
V	2	Ювенильные Cyclopoida, <i>Chydorus sphaericus</i>	Ювенильные Cyclopoida, <i>Chydorus sphaericus</i> , <i>Scapholeberis mucronata</i>
I	7	<i>Conochilus unicornis</i> , <i>Keratella quadrata</i> , ювенильные Calanoida, " <i>Diaphanosoma brachyurum</i> "	<i>Acanthodiaptomus denticornis</i> , " <i>Diaphanosoma brachyurum</i> ", <i>Daphnia magna</i>
II	7	<i>Conochilus unicornis</i> , <i>Synchaeta pectinata</i> , ювенильные Calanoida, " <i>Diaphanosoma brachyurum</i> "	<i>Acanthodiaptomus denticornis</i> , " <i>Diaphanosoma brachyurum</i> ", <i>Daphnia magna</i>

С увеличением глубины до 7–10 м на участках, затопивших  $\leq 100$  м и  $> 500$  м, численность зоопланктона возрастала соответственно в 5.2 и 1.8 раз, биомасса — в 7.5 и 13.7 раз (табл. 2.4.7). Кроме того, в общей численности повышалась доля коловраток и сокращалась доля веслоногих ракообразных (табл. 2.4.7). В условиях затопления побережья менее чем на 100 м в общей численности увеличивалось относительное обилие ветвистоусых ракообразных и уменьшалось обилие веслоногих, а при затоплении обширных территорий суши, напротив, доля *Serphocera* возрастала, а доля *Cladocera* — сокращалась. В составе видов, доминирующих по биомассе, появлялась *Daphnia magna* (табл. 2.4.8).

Для описания изменений качественного и количественного состава зоопланктона литоральной зоны на участках глубиной ~ 2 м в течение летне-осеннего периода на открытом и защищенном ("Новое озеро") мелководьях МС, сформированных в результате повышения уровня воды, были проведены исследования в июне–октябре 2013 г. (Айрапетян и др., 2014 б).

В составе зоопланктона двух обследованных участков обнаружено 20 видов коловраток, 6 — веслоногих и 9 — ветвистоусых ракообразных. При этом в планктоне открытого мелководья отмечено 23 вида беспозвоночных, среди которых коловраток — 12, веслоногих ракообразных — 4, ветвистоусых — 7, в планктоне отшнурованного — 26, среди которых коловраток — 17, веслоногих ракообразных — 3, ветвистоусых — 6 (табл. 2.4.9).

Наибольшая величина коэффициента трофности, соответствующая гиперτροφным водам (5.7), зарегистрирована на защищенном полуотшнурованном участке, на открытом побережье значение коэффициента было ниже (3.3), что характерно для эвтрофных вод.

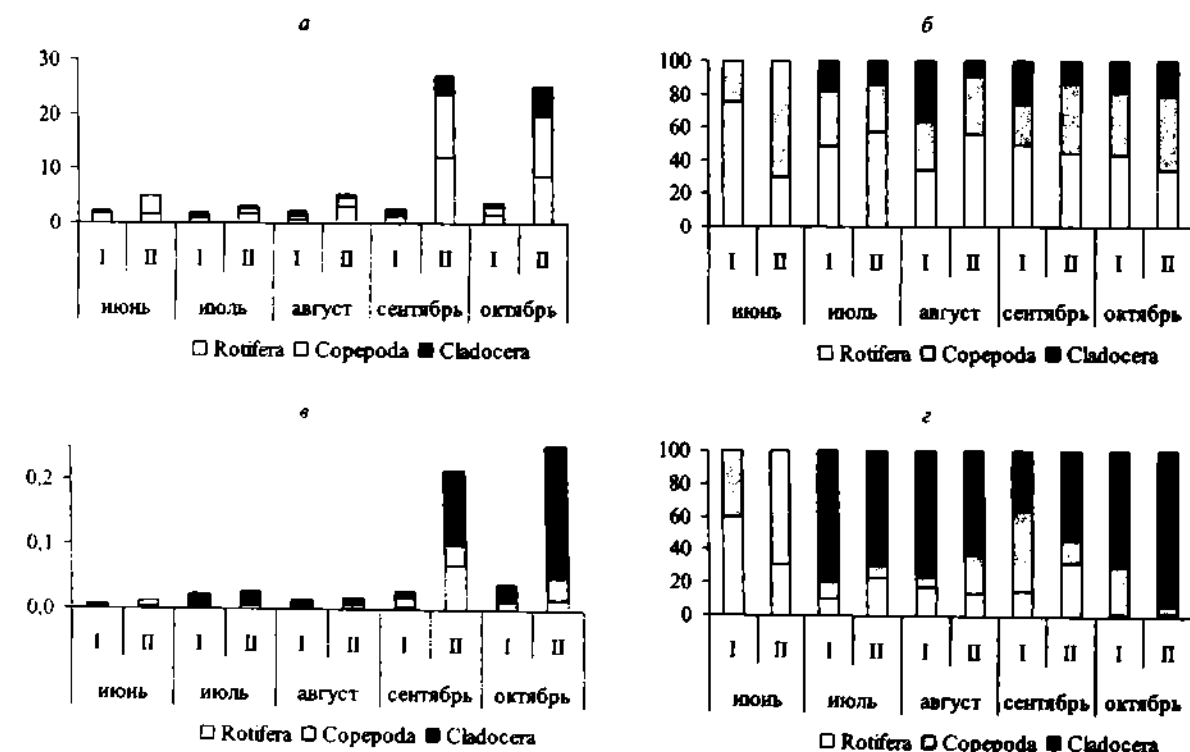
**Таблица 2.4.9.** Изменение числа видов зоопланктеров затопленного побережья оз. Севан (I) и полуотшнурованного озеровидного участка (II) в течение летне-осеннего периода

Таксоны	Июнь		Июль		Август		Сентябрь		Октябрь	
	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II
Rotifera	7	4	5	8	3	7	5	9	1	9
Copepoda	2	0	4	1	0	1	1	1	3	2
Cladocera	0	0	3	3	5	5	4	2	2	2
Всего	9	4	12	12	8	13	10	12	6	13

*Примечание.* Здесь, на рис. и в табл. 2.4.10: I — открытый участок побережья, II — полуотшнурованный защищенный озеровидный участок.

видов на обоих мелководьях было равным, но на участке I было больше Copepoda, а на участке II — Rotifera. В остальное время наиболее богатый состав видов за счет коловраток регистрировали в полуотшнурованном водоеме.

В каждую дату наблюдений по численности и биомассе превалировал зоопланктон полуотшнурованного мелководья (рис. 2.4.9). Плотность организмов здесь варьировала от 3.2 до 27 тыс. экз./м<sup>3</sup>, биомасса — от 0.013 до 0.74 г/м<sup>3</sup>, достигая максимальных значений в сентябре и октябре, когда наибольшего развития достигали ветвистоусые ракообразные.



**Рис. 2.4.9.** Численность (тыс. экз./м<sup>3</sup>) (а), доля (%) таксономических групп в общей численности (б), биомасса (г/м<sup>3</sup>) (в) и доля (%) таксономических групп в общей биомассе зоопланктона (г).

На открытом мелководье численность и биомасса зоопланктона колебались в меньшей степени — соответственно от 1.9 до 3.8 тыс. экз./м<sup>3</sup> и от 0.007 до 0.04 г/м<sup>3</sup> при максимуме в октябре за счет Cladocera (рис. 2.4.9). Более высокие величины ин-

дексов Шеннона отмечались в основном на защищенном участке, лишь в августе и сентябре — на открытом (табл. 2.4.10).

**Таблица 2.4.10.** Состав доминирующих по численности ( $N$ ) и биомассе ( $B$ ), величины индексов Шеннона, рассчитанных по численности ( $H_N$ , бит/экз.) и биомассе ( $H_B$ , бит/г)

Месяц	$N$	$H_N$	$N$	$H_N$	$B$	$H_B$	$B$	$H_B$
	I		II		I		II	
Июнь	<i>Euchlanis dilatata</i> , <i>E. meneta</i> , науплиусы Calanoida	2.25	<i>Brachionus quadridentatus</i> , <i>Euchlanis dilatata</i> , ювенильные особи Cyclopoida	2.29	<i>Arctodiaptomus bacilifer</i> , <i>Euchlanis dilatata</i> , <i>E. meneta</i> , науплиусы Calanoida	1.99	<i>Brachionus quadridentatus</i> , <i>Euchlanis dilatata</i> , ювенильные особи Cyclopoida	2.26
Июль	Науплиусы Calanoida и Cyclopoida, <i>Daphnia hyalina</i>	2.32	<i>Brachionus quadridentatus</i> , <i>Synchaeta pectinata</i> , <i>Asplanchna girodi</i> , науплиусы Cyclopoida, " <i>Diaphanosoma brachyurum</i> "	2.96	<i>Daphnia hyalina</i>	0.33	<i>Asplanchna girodi</i> , " <i>Diaphanosoma brachyurum</i> "	1.68
Август	<i>Euchlanis dilatata</i> , науплиусы Calanoida, <i>Chydorus sphaericus</i>	2.83	<i>Brachionus quadridentatus</i> , <i>Lecane luna</i> , <i>Hexarthra mira</i> , науплиусы Cyclopoida	2.77	<i>Euchlanis dilatata</i> , науплиусы Calanoida, <i>Chydorus sphaericus</i>	2.69	<i>Paracyclops fimbriatus</i> , " <i>Diaphanosoma brachyurum</i> "	2.70
Сентябрь	<i>Euchlanis dilatata</i> , науплиусы Calanoida, <i>Chydorus sphaericus</i>	3.24	<i>Asplanchna girodi</i> , <i>Lecane luna</i> , науплиусы Cyclopoida	2.84	<i>Cyclops strenuus</i> , <i>Alona affinis</i> , <i>Graptoleberis testudinaria</i>	2.97	<i>Asplanchna girodi</i> , <i>Alona rectangula</i> , <i>Ceriodaphnia megops</i>	2.40
Октябрь	Науплиусы и копепоиды Calanoida, <i>Acanthodiptomus denticornis</i> , " <i>Diaphanosoma brachyurum</i> "	2.46	<i>Brachionus quadridentatus</i> , <i>Keratella quad-rata</i> , науплиусы Cyclopoida, " <i>Diaphanosoma brachyurum</i> "	2.67	<i>Acanthodiptomus denticornis</i> , " <i>Diaphanosoma brachyurum</i> "	0.79	<i>Daphnia magna</i> , " <i>Diaphanosoma brachyurum</i> "	1.26

Изменения зоопланктона литоральной зоны оз. Севан происходят на протяжении всего периода наблюдений Российско-Армянской биологической экспедиции. Результаты изучения позволили выделить ряд факторов, оказывающих влияние на структурные показатели сообществ. Среди них наиболее заметное воздействие оказывают рыбы, наибольшие плотности которых регистрируются в литоральной зоне за счет массового развития карася (Интегральная оценка экологического ..., 2011). Плотность *Carassius auratus gibelio* (Bloch) подвержена значительным межгодовым колебаниям, которые связаны со степенью его заражения паразитом *Ligula intestinalis* (L.) (Герасимов и др., 2010). Но отсутствие четких данных о плотности рыбного населения на исследованных участках литоральной зоны озера не позволяет нам оценить их влияние на зоопланктон.

Однозначно можно заключить, что с 2011 г. большую роль в формировании структуры зоопланктона играет массовое развитие *Daphnia magna*. Ее появление связано с поднятием уровня воды в оз. Севан, в результате которого временные во-

доемы побережья оказались затопленным и образовались новые прогреваемые участки мелководий. А массовому развитию дафнии большой способствовал минимальный контроль со стороны рыб. Благодаря этому уже в 2011 г. по сравнению с периодом 2005–2010 гг. на открытых участках литоральной зоны в среднем в 2.3 раза возросла биомасса зоопланктона. Еще в большей степени биомасса увеличилась в 2012 г. (по сравнению с 2011 г. в среднем для всех участков в 2.5 раза). Наибольшее ее повышение наблюдалось на глубинах 7–10 м, а также в зонах, где были затоплены значительные площади побережья, которые ранее отличались богатыми почвами и развитием наземной растительности.

Затапливаемые участки побережья оз. Севан, как и прежде (Крылов и др., 2007 б, 2010), выступают в роли мест появления новых для водоема видов. Особая роль в этом принадлежит хорошо защищенным и мелководным участкам, формирование видового состава зоопланктона которых связано с влиянием затапливаемых водоемов. Важно отметить отсутствие в числе доминантов видов-индикаторов высокопродуктивных вод, что, очевидно, определяется грамотно спланированным и постепенным повышением уровня, относительно бедным почвенным покровом затапливаемых земель, а также высокой степенью водообмена благодаря ветровым течениям.

Результаты проведенной работы однозначно указывают на необходимость мониторинга литоральной зоны оз. Севан в период повышения уровня воды. При организации сетки станций нужно учитывать ряд важнейших моментов. Наиболее распространено мнение, что литоральная зона водоемов — это прибрежные участки, характеризующиеся мелководностью и воздействием волнения (Константинов, 1979). Но наиболее справедливо рассматривать ее как зону от уреза воды вглубь водоема, в пределах которой солнечный свет достигает дна (Зилов, 2009), либо как зону до границы трофогенного слоя. Анализ литературы показывает, что в большинстве случаев литоральная зона глубоководных водоемов распространяется в среднем на 8–15 м. Однако исследования чаще всего проводятся на ограниченных глубинах. Например, в одних работах сбор первичных материалов проводился на минимальных глубинах — 0.30–0.75 м (Литоральная зона ..., 2011), в других выбор станций зависел от распространения зарослей макрофитов (Зарубина и др., 2005), а при изучении зоопланктона оз. Севан в большей степени изучались максимальные для литоральной зоны глубины (Мешкова, 1975; Никогосян и др., 1979; Симонян, 1991). Не вызывает сомнения, что при таком подходе полная характеристика зоопланктона литоральной зоны невозможна и требуется выделение нескольких участков. Среди них назовем основные: 1) испытывающие максимальное и минимальное воздействие волнобоя; 2) имеющие разную степень зарастания; 3) расположенные на границе с пелагиалью; 4) открытые и защищенные. В условиях оз. Севан помимо учета глубин и защищенности литоральной зоны, необходимо обратить внимание на площади затапливаемого побережья, состав его почв и развитие наземной растительности, а также на видовой состав и плотность рыбного населения.

Результаты изучения изменений зоопланктона в летне-осенний период 2012 г. указывают, что наиболее качественно и количественно богатый зоопланктон развивался в условиях защищенного затопленного мелководья, как это характерно для абсолютного большинства водных объектов (Зимбалева, 1981; Литоральная зона ..., 2011; Мордухай-Болтовской и др., 1958; Столбунова, 2005). Очевидно, что этому способствовал ряд факторов, среди которых ведущее значение имел более стабильный гидродинамический режим и зарастание макрофитами. Кроме того, развитие зоопланктона затопленного защищенного мелководья оз. Севан определялось

также более высокой органической нагрузкой, вызванной процессами разложения почв, которые ранее характеризовались хорошо развитой травянистой и кустарниковой растительностью. Об органической нагрузке на этом участке свидетельствует преобладание в видовом составе коловраток, среди которых были обнаружены индикаторы высокотрофных и сапробных вод — представители рода *Brachionus*, *Keratella quadrata*, *Hexarthra mira*, часть из которых входила в состав доминантов (табл. 2.4.10), а также большая величина коэффициента трофности, характеризующая гипертрофные условия. Значительное увеличение численности и биомассы зоопланктона осенью могло быть вызвано отмиранием водных растений, а также поступлением дополнительной органики с листовым опадом с кустарников и деревьев, произрастающих вблизи уреза воды.

На исследованном участке открытого мелководья качественный и количественный состав зоопланктона в большей степени определялся влиянием сообществ глубоководных участков, в результате чего в отдельные даты наблюдений здесь отмечались *Acanthodiptomus denticornis*, *Arctodiptomus bacilifer* и *Daphnia hyalina*, но периодическое воздействие волн препятствовало их обильному развитию. Определенное влияние на состав зоопланктона оказывало и развитие беспозвоночных в зарослях макрофитов, благодаря чему здесь встречались коловратки рода *Euchlanis*.

Необходимо сказать, что на открытых участках литоральной зоны оз. Севан наблюдаются разные сочетания условий существования (различия по степени зарастания, протяженности мелководий, погодным условиям и развитию рыб). В связи с этим зоопланктон на разных участках отличается большим размахом численности и биомассы. Так, в июле на участках открытого мелководья в МС и БС численность планктонных беспозвоночных варьировала от 11 до 360 тыс. экз./м<sup>3</sup>, биомасса — от 0.9 до 53.7 г/м<sup>3</sup>, а в октябре — от 0.7 до 97 тыс. экз./м<sup>3</sup> и от 0.0006 до 2.5 г/м<sup>3</sup>.

Таким образом, развитие зоопланктона на мелководьях, формирующихся в результате повышения уровня воды оз. Севан, определяется типологией участков. Наиболее проблемные зоны, характеризующиеся развитием видов-индикаторов эвтрофных вод, возникают в защищенных участках, затопивших сушу с богатой наземной растительностью. Однако, как и в 2005–2009 гг., затопленные почвы относительно быстро трансформировались и через 1–2 года в составе зоопланктона большинства участков отсутствовали виды-индикаторы эвтрофирования, снижалось обилие коловраток, благодаря активному волнобою основу сообществ составляли веслоногие ракообразные.

На участках литоральной зоны оз. Севан с большими глубинами (7–10 м) зоопланктон имел ряд отличий от затопленных участков мелководий с глубинами 2 м. Так, в июле в МС на участках глубинами 7–10 м все количественные показатели развития зоопланктона были больше, чем на мелководье, лишь доля коловраток и веслоногих ракообразных в общей численности и биомассе снижались. Аналогичные изменения наблюдались и летом 2007 г., однако тогда на более глубоких участках были меньше число видов ветвистоусых ракообразных и их доля в общей биомассе сообществ. Кроме того, в июле 2013–2014 гг. часть изменений была выражена более ярко — числа видов, численности и биомассы Rotifera и Cladocera, доли ветвистоусых ракообразных в общей численности и биомассе, а часть — общая численность и биомасса, численность и биомасса веслоногих ракообразных — менее ярко. В БС все показатели развития зоопланктона с увеличением глубины литоральной зоны были больше, чем на мелководье, в то время, как в 2007 г. на этих участках зарегистри-

стрировано снижение доли коловраток в общей численности и ветвистоусых ракообразных в общей численности и биомассе.

Осенью 2011–2014 гг. на больших глубинах в литоральной зоне МС и БС относительно мелководных участков увеличивалось число видов всех таксономических групп зоопланктеров, в то время как в 2005–2009 гг. — снижалось. Кроме того, возрастала численность зоопланктона, причем в МС это было выражено в большей степени, чем в БС и чем наблюдалось в 2005–2009 гг., в то время как в БС в 2011–2014 гг. изменения численности были меньше, чем в предыдущий период изучения. Аналогично возрастала и биомасса зоопланктона, причем в 2011–2014 гг. это было выражено в более ярко, чем в 2005–2009 гг.

### ПЕЛАГИАЛЬ

В июле 2012–2014 гг. в пелагиали МС удельное число видов варьировало от 10 до 17, причем средние величины за счет веслоногих и ветвистоусых ракообразных были достоверно больше, чем в 2007 г. (рис. 2.4.10 а). Аналогичные изменения наблюдались в пелагиали БС (рис. 2.4.10 б).

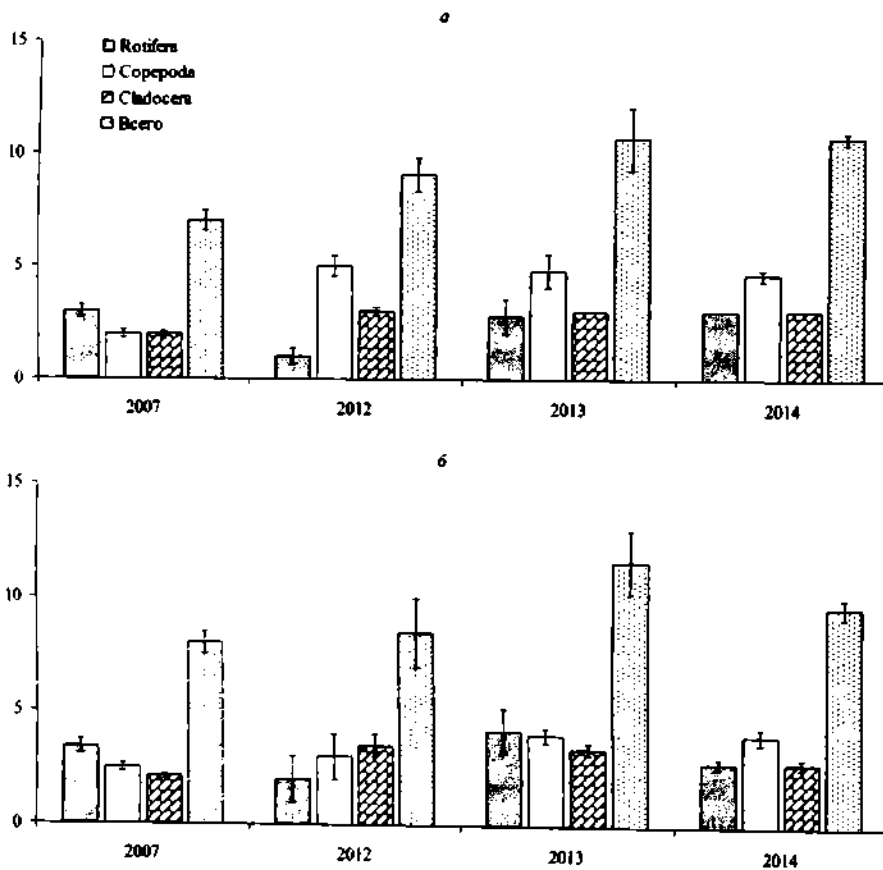


Рис. 2.4.10. Удельное число видов ( $M \pm m$ ) зоопланктеров в пелагиали Малого (а) и Большого (б) Севана в июле.

В МС в июле 2012–2014 гг. численность зоопланктона была значимо меньше, чем в 2007 г. (рис. 2.4.11 а). В общей численности в 2012 г. возрастала доля коловраток и снижалась доля ракообразных, в 2013 и 2014 гг. сокращалось относительное обилие Rotifera (рис. 2.4.12 а). В БС в наибольшей степени численность уменьшалась в 2012 г., а в 2013 и 2014 гг. достигала уровня, зарегистрированного в 2007 г. (рис. 2.4.11 б). В течение 2012–2014 гг. в общей численности зоопланктона сокращалась доля коловраток, увеличивалась доля веслоногих ракообразных (рис. 2.4.12 б).

По численности в МС и БС доминировали одни и те же организмы: *Keratella quadrata* (2012 г.), *Hexarthra mira* (2013 г.), науплиусы и копепоиды Calanoida (2012–2014 гг.) и Cyclopoida (2012–2014 гг.), *Cyclops strenuus* (2014 г.), *Daphnia hyalina* (2013–2014 гг.), *D. magna* (2012, 2014 гг.), "*Diaphanosoma brachyurum*" (2014 г.), в 2007 г. — *Keratella quadrata*, науплиусы Copepoda, копепоиды Calanoida, *Acanthodiaptomus denticornis* и *Daphnia hyalina*.

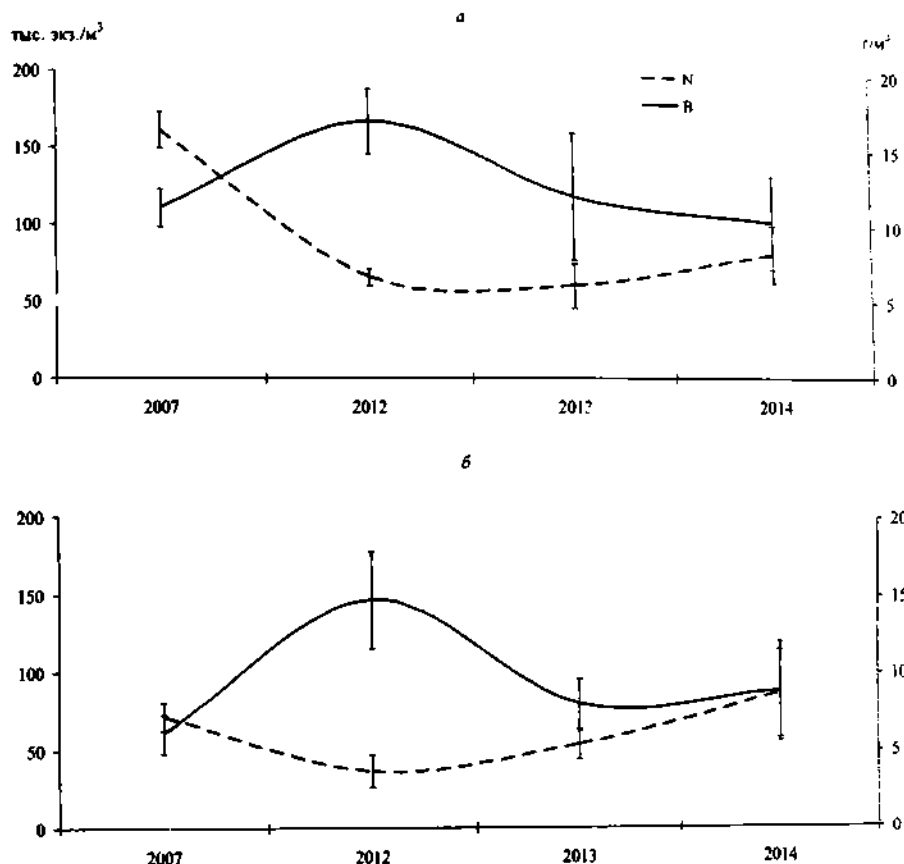


Рис. 2.4.11. Численность (тыс. экз./м³) и биомасса (г/м³) ( $M \pm m$ ) зоопланктона в пелагиали Малого (а) и Большого (б) Севана в июле.

Биомасса зоопланктона в МС и БС наибольших значений достигала в июле 2012 г., а затем была на уровне таковой в 2007 г. (рис. 2.4.11). Однако при этом в 2012–2014 гг. в общей биомассе была меньше доля веслоногих ракообразных и больше доля ветвистоусых (рис. 2.4.13). В 2012–2014 гг. по биомассе доминировали *Daphnia hyalina* (2013–2014 гг.), *D. magna* (2012–2014 гг.), *Cyclops strenuus* (2014 г.), *Acanthodiaptomus denticornis* (2014 г.), "*Diaphanosoma brachyurum*" (2014 г.), в 2007 г. — копепоиды Calanoida, *Acanthodiaptomus denticornis*, *Cyclops strenuus* и *Daphnia hyalina*.

Отдельного внимания требует анализ изменений количественных показателей Cladocera. Их общая численность в МС в 2012–2014 гг. была ниже, чем в 2007 г., в БС — в 2012 и 2013 гг. При этом наблюдалось снижение численности и доли в общей численности зоопланктона *Daphnia hyalina*, увеличение — "*Diaphanosoma brachyurum*" и появление *Daphnia magna*, которая в июле 2012 г. занимала доминирующее положение (рис. 2.4.14). За счет появления и массового развития *D. magna* в МС и БС в 2012–2014 гг. биомасса Cladocera была выше, чем в 2007 г. (рис. 2.4.15) и чем в течение всего предыдущего периода исследований (Мешкова, 1975; Никогосян, 1979; Симонян, 1991). Наибольшая биомасса ветвистоусых рачков и *D. magna* регистрировались в 2012 г., при этом значительно сокращалась представленность

*D. hyalina* и "*Diaphanosoma brachyurum*". В 2013–2014 гг. биомасса и доля *Daphnia magna* сокращались, но возрастали *D. hyalina* и "*Diaphanosoma brachyurum*".

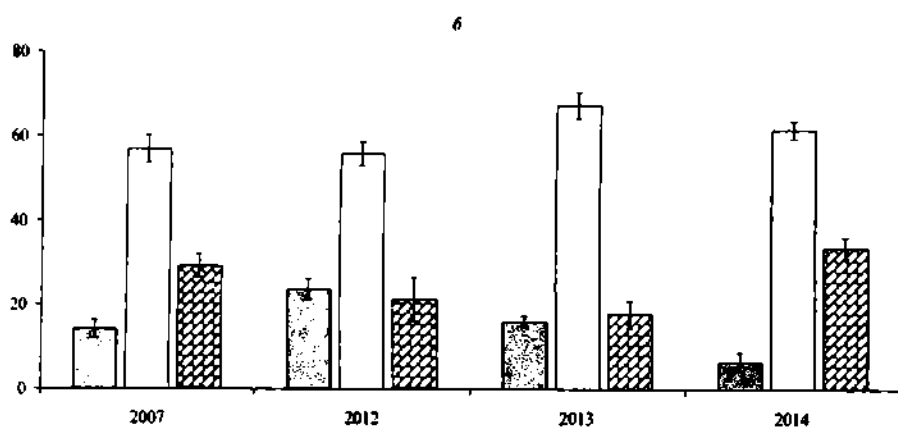
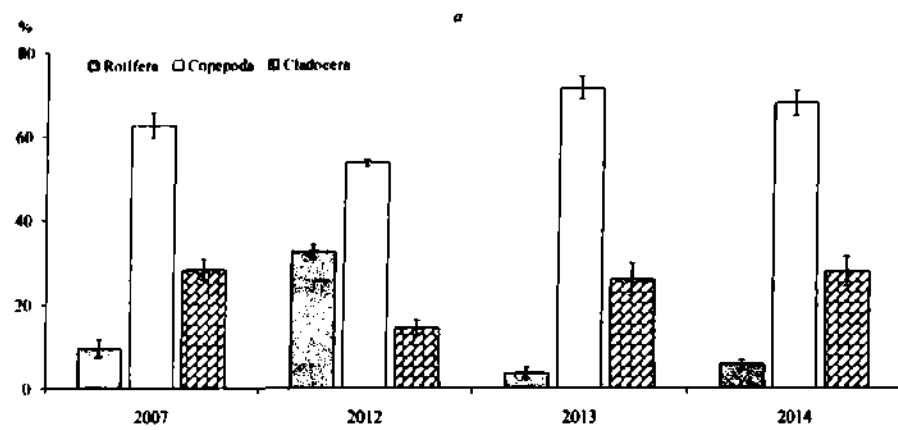


Рис. 2.4.12. Доля ( $M \pm m$ ) таксономических групп беспозвоночных в общей численности зоопланктона в пелагиали Малого (а) и Большого (б) Севана в июле.

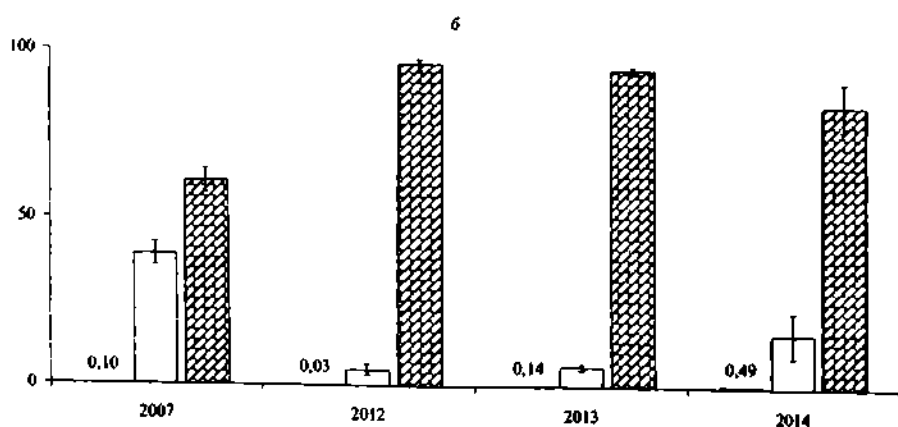
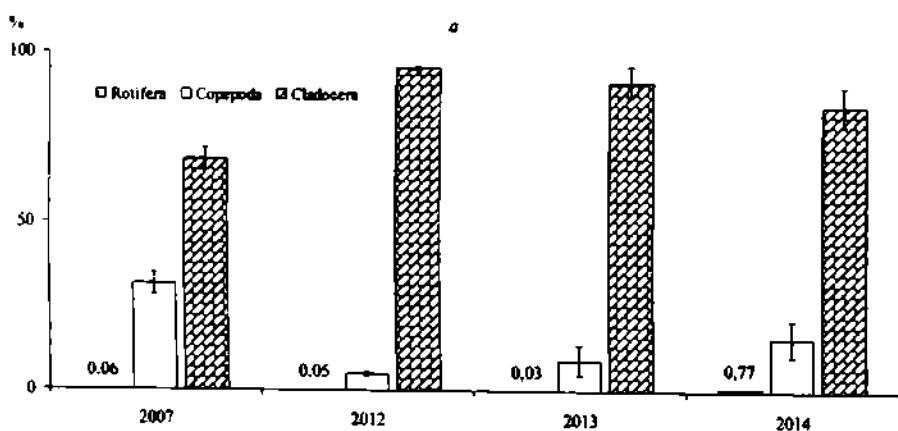


Рис. 2.4.13. Доля ( $M \pm m$ ) таксономических групп беспозвоночных в общей биомассе зоопланктона в пелагиали Малого (а) и Большого (б) Севана в июле.



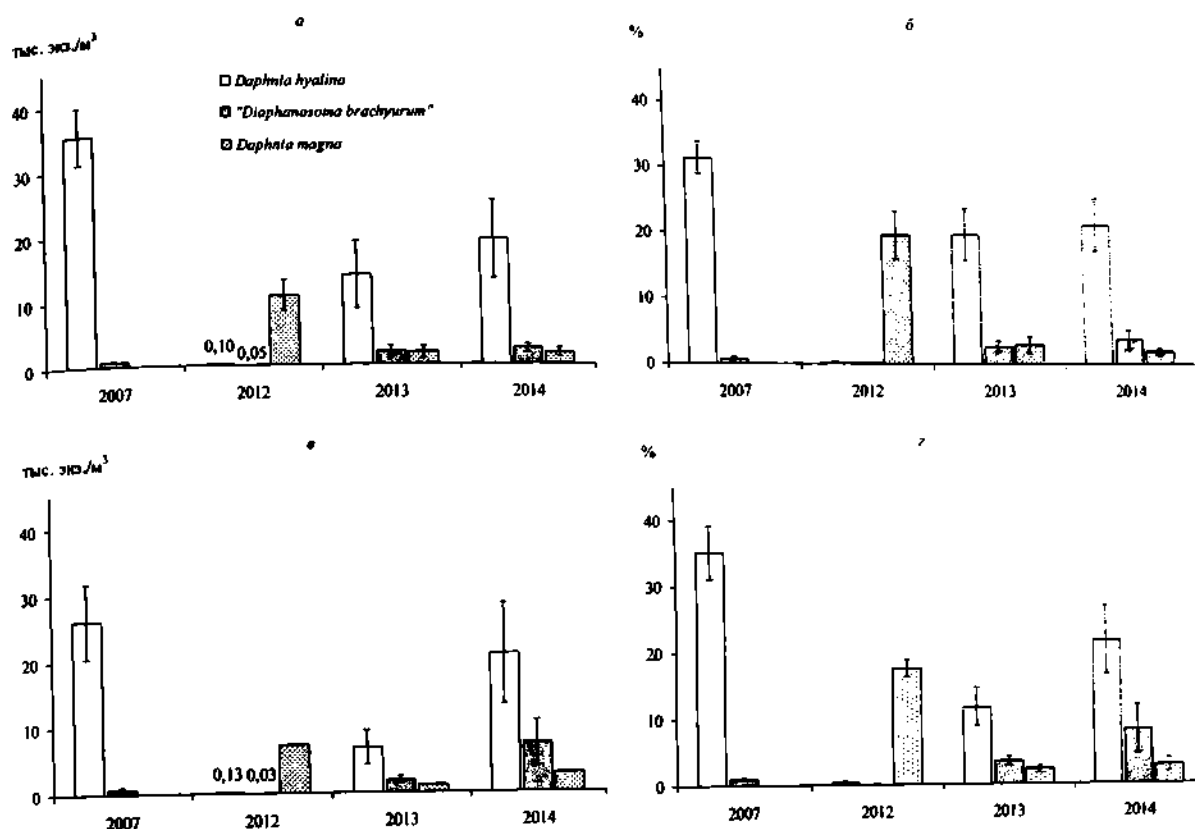


Рис. 2.4.14. Численность (тыс. экз./м³) и доля (%) в общей численности ( $M \pm m$ ) ведущих видов Cladocera в пелагиали Малого (а, б) и Большого (в, г) Севана в июле.

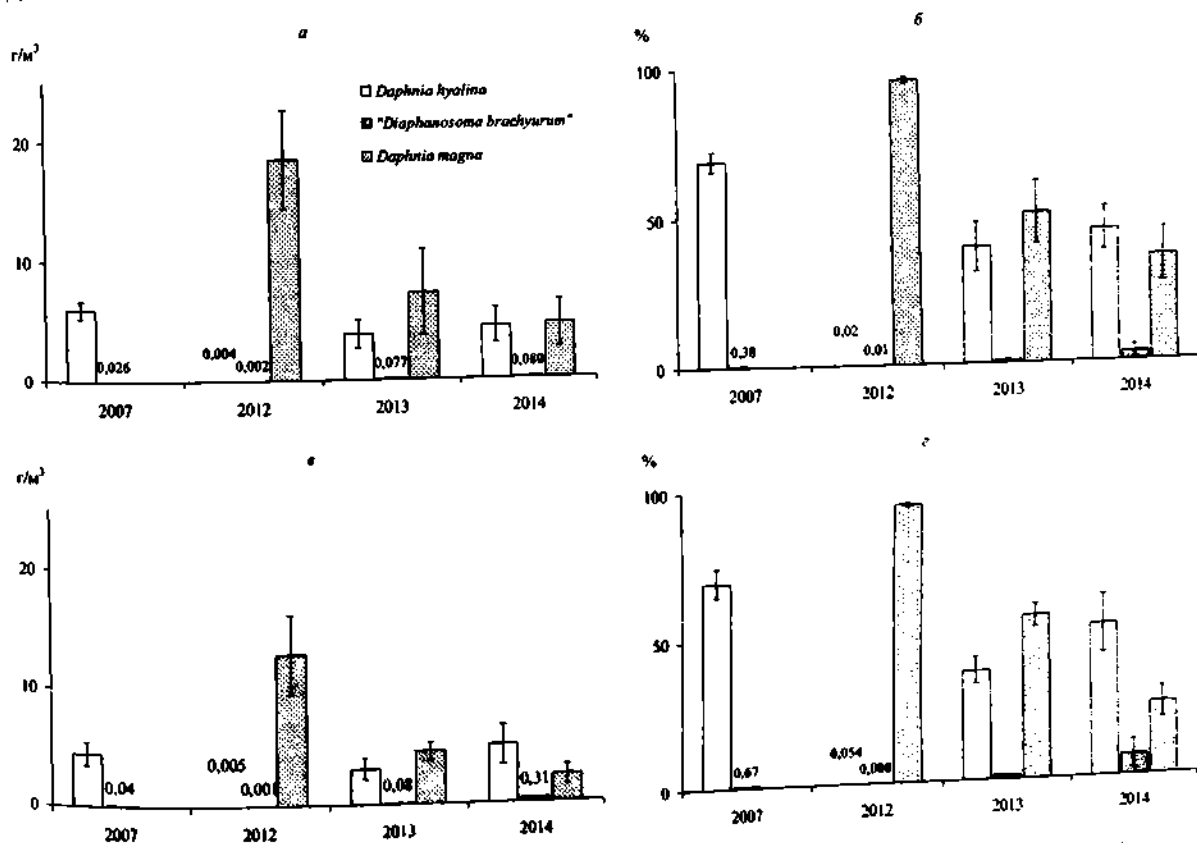


Рис. 2.4.15. Биомасса (г/м³) и доля (%) в общей биомассе ( $M \pm m$ ) ведущих видов Cladocera в пелагиали Малого (а, б) и Большого (в, г) Севана в июле.

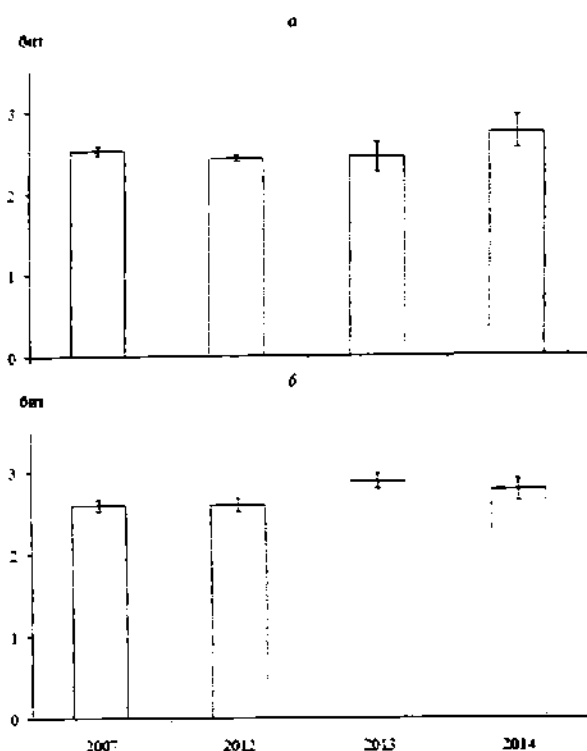


Рис. 2.4.16. Индекс Шеннона ( $M \pm m$ ) в пелагиали Малого (а) и Большого (б) Савана в июле.

выше, чем в 2005–2009 гг. (рис. 2.4.18). Причем в БС плотность планктонных беспозвоночных была незначительно (в среднем в 1.2 раза) больше, чем в МС. Наибольшие значения зарегистрированы в октябре 2012 г. По сравнению с предыдущим периодом исследований отмечено сокращение доли коловраток в общей численности: в МС — в среднем в 2.4 раза, в БС — в 2.0 раза; относительное обилие ракообразных оставалось на уровне данных, полученных в 2005–2009 гг. (рис. 2.4.19). Состав доминирующих организмов в МС и БС был сходным и включал *Keratella quadrata* (2011 г.), науплиусов *Copepoda* (2011–2014 гг.), копеподитов *Calanoida* (2011–2014 гг.), *Acanthodiaptomus denticornis* (2011–2014 гг.), "*Diaphanosoma brachyurum*" (2011–2014 гг.), *Daphnia magna* (2011–2014 гг.), а в период 2005–2009 гг. доминировали науплиусы *Copepoda*, *Acanthodiaptomus denticornis*, *Cyclops strenuus* и "*Diaphanosoma brachyurum*".

Аналогичным образом изменялась биомасса зоопланктона: в МС в период 2011–2014 гг. она была выше, чем в 2005–2009 гг., в среднем в 2.3 раза, в БС — в 4.6 раза, а наибольшие величины регистрировали в 2013 г. (рис. 2.4.18). Необходимо указать, что это максимальные за весь период исследований значения (Мешкова, 1975; Никогосян, 1979; Симонян, 1991). При этом, относительно данных, полученных в 2005–2009 гг., в общей биомассе снижалась доля коловраток (в МС в среднем в 15 раз, в БС — в 19.2) и веслоногих ракообразных (в МС в среднем в 3.7 раза, в БС — в 2.7), увеличивалась доля ветвистоусых ракообразных (в МС в среднем в 1.9 раза, в БС — в 2.2) (рис. 2.4.20). Доминировали *Daphnia magna* (2011–2014 гг.), "*Diaphanosoma brachyurum*" (2011–2014 гг.) и *Acanthodiaptomus denticornis* (2011–2014 гг.), в 2005–2009 гг. — "*Diaphanosoma brachyurum*" и *Acanthodiaptomus denticornis*.

Увеличение биомассы зоопланктона и доли ветвистоусых рачков произошло за счет *Daphnia magna*, численность, биомасса и доля в общей численности и биомассе которой были выше, чем *D. hyalina* (рис. 2.4.21, 2.4.22).

За счет доминирования отдельных видов *Cladocera* в 2012–2014 гг. отмечено уменьшение выравненности зоопланктона по биомассе, о чем свидетельствуют величины индекса Шеннона (рис. 2.4.16). В 2014 г. в МС и в 2013–2014 гг. в БС возрастали значения индексов Шеннона, рассчитанных по численности.

Осенью были проведены более подробные (2011–2014 гг.) исследования зоопланктона пелагиали МС и БС.

Общее удельное число видов оставалось практически неизменным по сравнению с периодом 2005–2009 гг., однако наблюдалось снижение количества видов *Rotifera* и увеличение — *Crustacea* (рис. 2.4.17).

В период 2011–2014 гг. численность зоопланктона в МС и БС ежегодно была в среднем в 2.5 раза

# ОЗЕРО СЕВАН

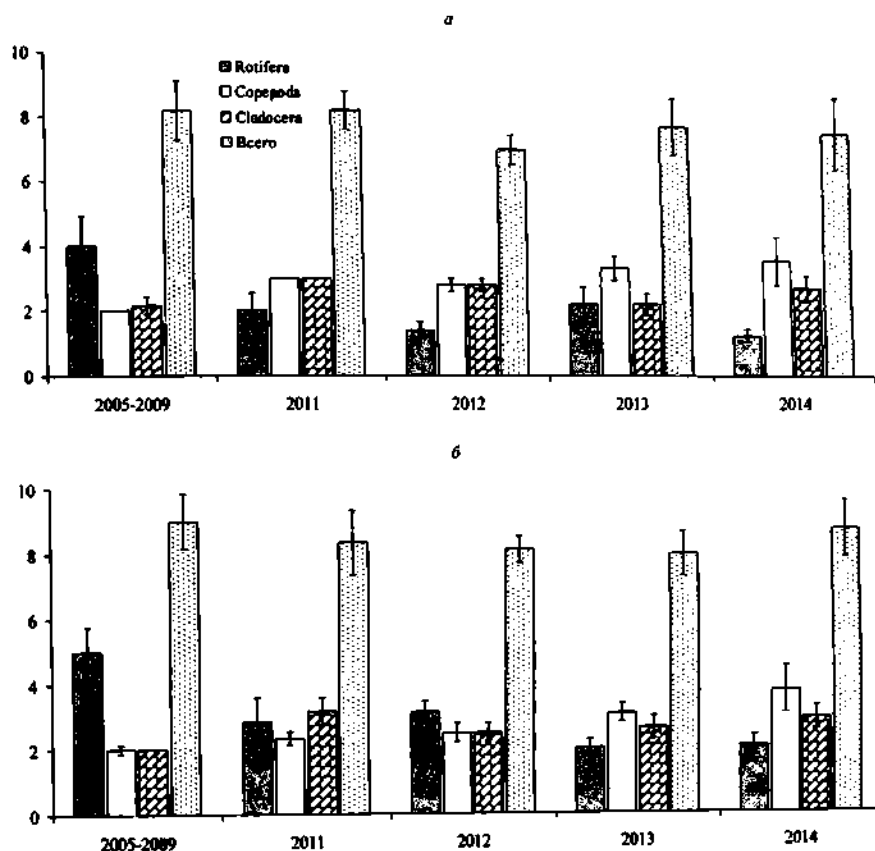


Рис. 2.4.17. Удельное число видов ( $M \pm m$ ) зоопланктона в пелагиали Малого (а) и Большого (б) Севана в октябре.

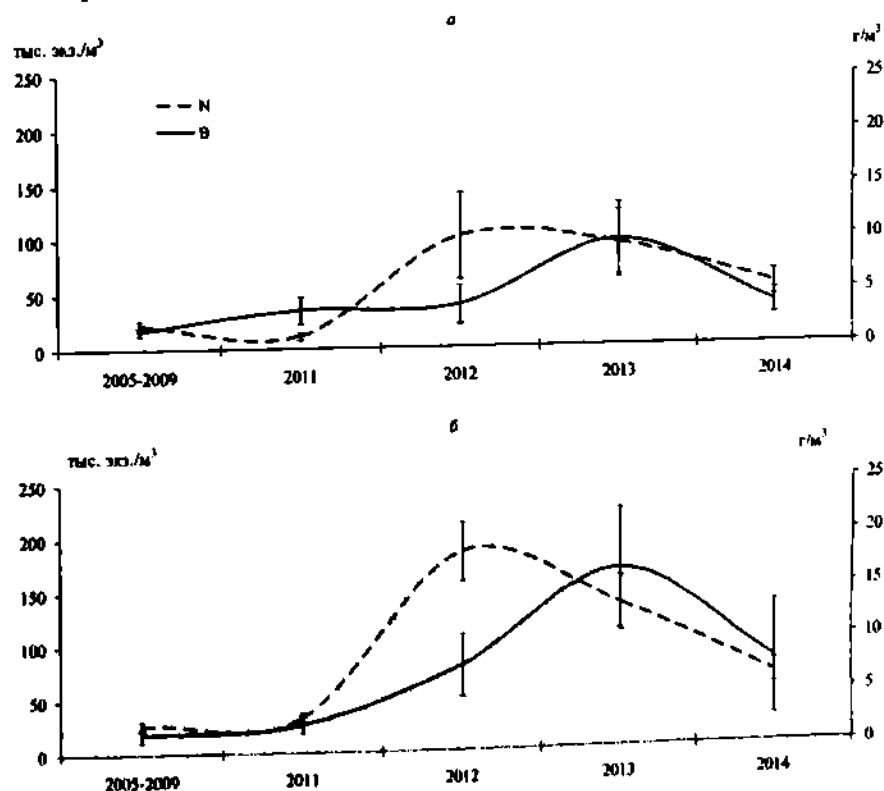


Рис. 2.4.18. Численность (тыс. экз./м<sup>3</sup>) и биомасса (г/м<sup>3</sup>) ( $M \pm m$ ) зоопланктона в пелагиали Малого (а) и Большого (б) Севана в октябре.

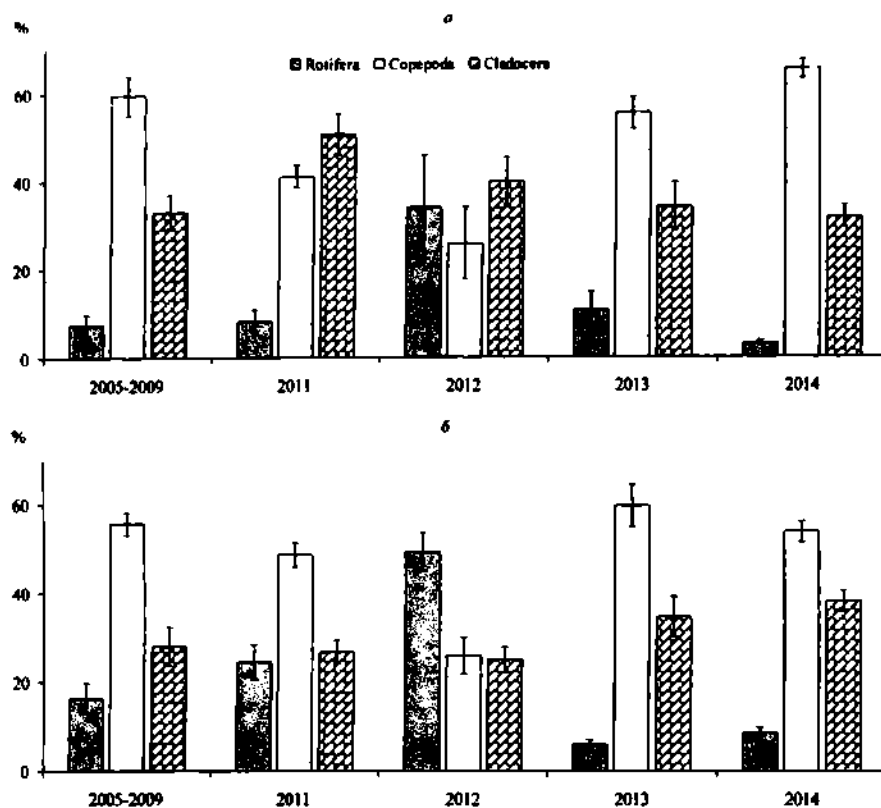


Рис. 2.4.19. Доля ( $M \pm m$ ) таксономических групп беспозвоночных в общей численности зоопланктона в пелагиали Малого (а) и Большого (б) Севана в октябре.

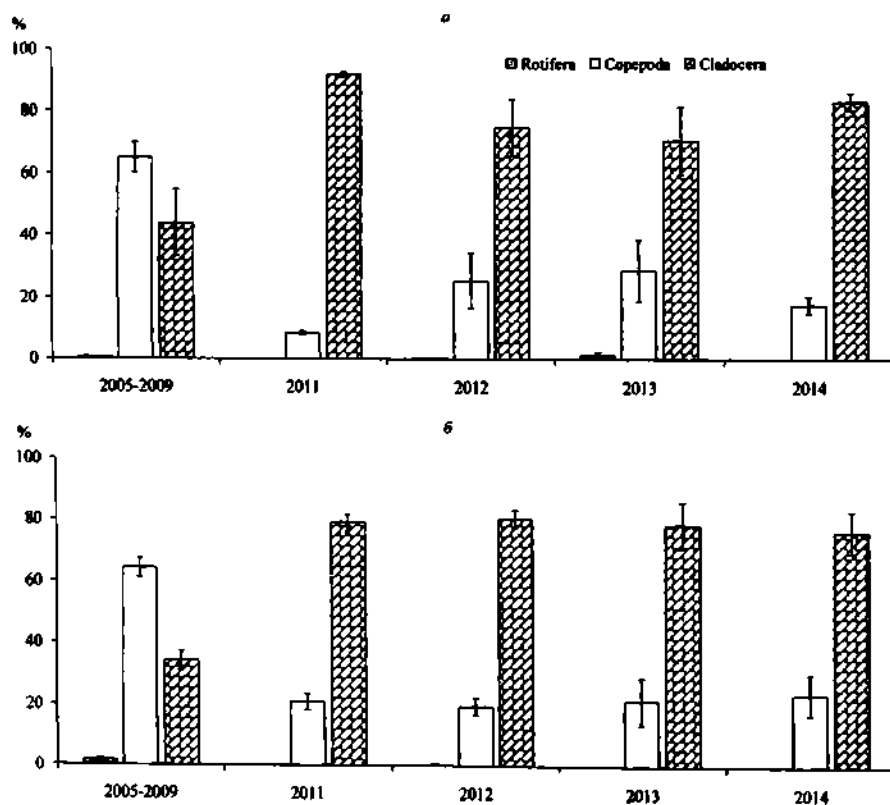


Рис. 2.4.20. Доля ( $M \pm m$ ) таксономических групп беспозвоночных в общей биомассе зоопланктона в пелагиали Малого (а) и Большого (б) Севана в октябре.

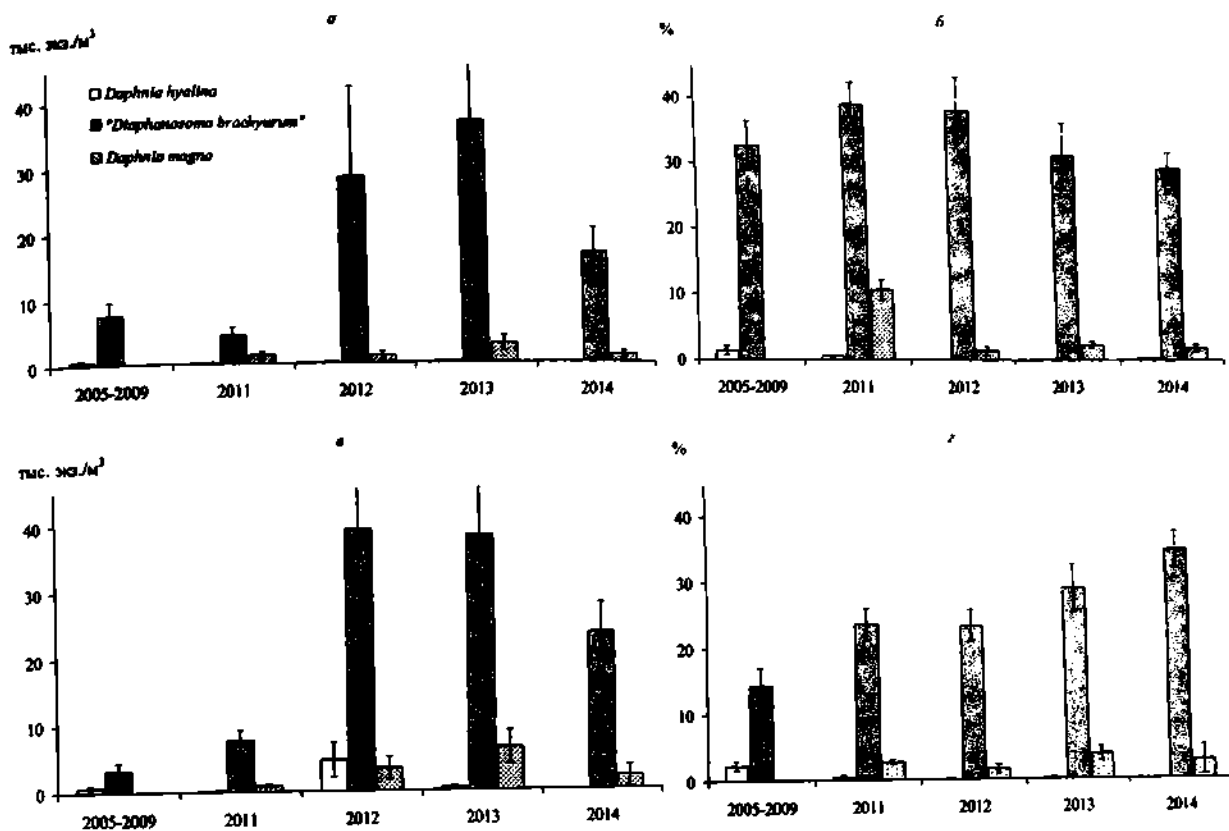


Рис. 2.4.21. Численность (тыс. экз./м³) и доля (%) в общей численности ( $M \pm m$ ) ведущих видов Cladocera в пелагиали Малого (а, б) и Большого (в, г) Севана в октябре.

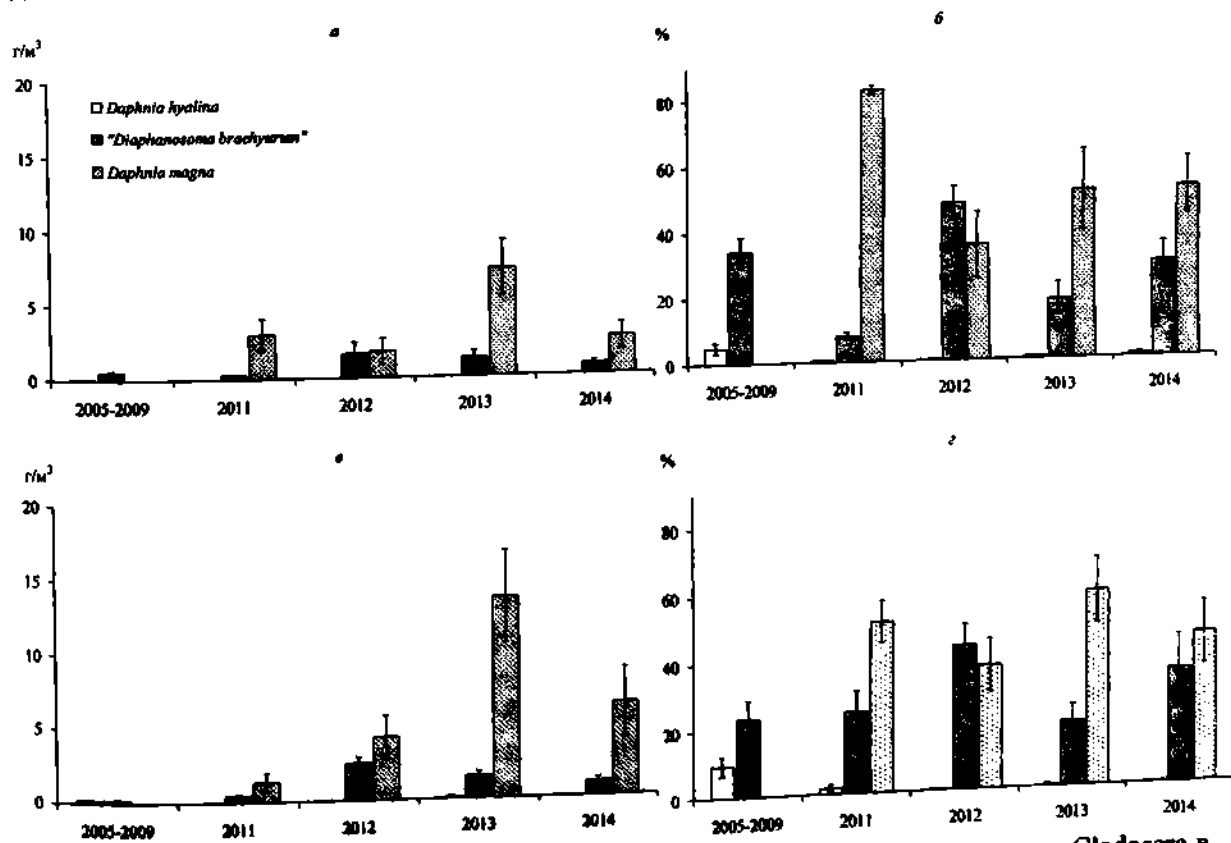


Рис. 2.4.22. Биомасса (г/м³) и доля (%) в общей биомассе ( $M \pm m$ ) ведущих видов Cladocera в пелагиали Малого (а, б) и Большого (в, г) Севана в октябре.

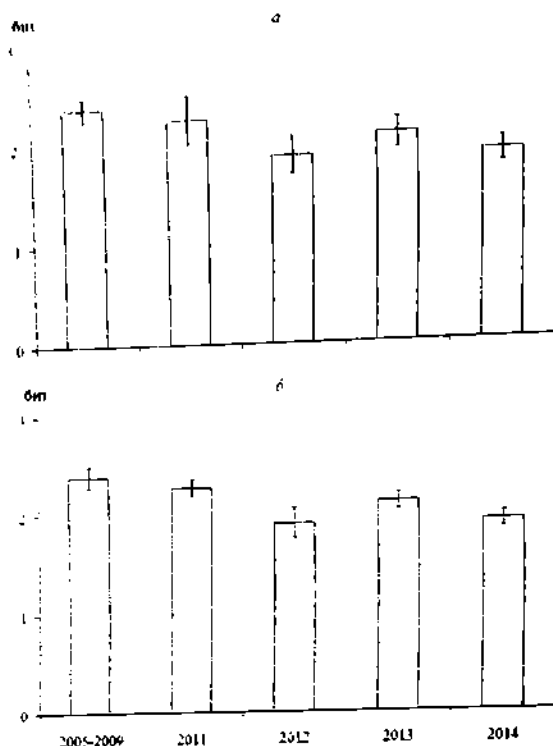


Рис. 2.4.23. Индекс Шеннона ( $M \pm m$ ) в пелагиали Малого (а) и Большого (б) Савана в октябре.

Точно также у *Daphnia magna* была выше биомасса и доля в общей биомассе, чем таковые "*Diaphanosoma brachyurum*". В 2011–2014 гг. по сравнению с 2005–2009 гг. снижались численность, биомасса и доля в общей численности и биомассе зоопланктона *Daphnia hyalina* (за исключением биомассы в БС в 2012 г.). Однако численность и биомасса "*Diaphanosoma brachyurum*", напротив, увеличивались (соответственно в МС в среднем в 2.9 и 1.9 раза, в БС — в 8.1 и в 7.8 раза), хотя ее доля в общей численности и биомассе практически не изменялись.

Преобладание *Daphnia magna* способствовало снижению величин индекса Шеннона, что в большей степени проявлялось в отношении значений, рассчитанных по биомассе (рис. 2.4.23).

### 2.4.3. ГОРИЗОНТАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЗООПЛАНКТОНА

Летом наиболее подробно горизонтальное распределение зоопланктона изучалось в июле 2013 и 2014 гг. Материал собирали на двух разрезах в МС и БС, одном поперечном разрезе в БС (рис. 2, введение). На разрезах профиль глубин со стороны юго-западного (ЮЗ) берега был более пологим: в МС средняя глубина от юго-западного берега до центра водоема составляла 45.3 м, от северо-восточного — 53.7 м, в БС — соответственно 24.9 и 28.4 м.

В июле 2013 г. прозрачность воды в МС варьировала от 11.5 до 12.0 м, в БС — от 9.0 до 11.5 м (табл. 2.4.11). Наибольшие значения температуры воды регистрировались на минимальных глубинах, а в пределах разрезов также необходимо отметить более низкие ее значения с северо-восточной (СВ) стороны.

В пределах разреза I в МС удельное число видов зоопланктона варьировало от 7 до 14 (рис. 2.4.24 а). Наибольшее их количество отмечено на участке с максимальной глубиной, наименьшее — на участке глубиной 7 м с ЮЗ стороны и 15 и 30 м — с СВ. Основные изменения количества видов происходили за счет коловраток и веслоногих ракообразных.

Численность зоопланктона колебалась от 11.8 до 155.7 тыс. экз./м<sup>3</sup>, биомасса — от 0.54 до 25.6 г/м<sup>3</sup> (рис. 2.4.24 б). С ЮЗ стороны численность и биомасса зоопланктона постепенно нарастали от станции с глубиной 2 м до 30 м (рис. 2.4.24 б). С СВ стороны максимальная биомасса зоопланктона зарегистрирована на участке глубиной 30 м, численность — 2 м, минимальные численность и биомасса — 7 м. Основу численности на всех станциях разреза составляли веслоногие ракообразные

(рис. 2.4.24 в), среди которых доминировали ювенильные *Calanoida* и *Cyclopoida*, а также *Acanthodiaptomus denticornis*. С ЮЗ стороны разреза доля ветвистоусых ракообразных колебалась от 27.7 до 37.7%, в то время как с СВ стороны была меньше и варьировала от 3.2 до 26.1%. Среди Cladocera по численности доминировала *Daphnia hyalina*, с СВ стороны с увеличением глубины наблюдалось повышение биомассы и доли в общей биомассе *D. magna*. Наибольшее обилие коловраток зарегистрировано на участках глубиной 2 м при максимуме с ЮЗ стороны, где доминировала *Euchlanis deflexa*, а также на самой глубокой станции, где преобладала *Polyarthra dolichoptera*.

Таблица 2.4.11. Глубина (м), прозрачность (м) и температура (°C) воды на исследованных участках оз. Севан в июле 2013–2014 гг.

Разрез	Глубина	Прозрачность		T	
		2013	2014	2013	2014
I*	2	До дна	До дна	20.4	20.5
	7	До дна	До дна	19.4	20.3
	15	11.8	11.5	19.9	20.4
	30	11.5	10.8	19.7	20.2
	65	11.6	14.0	19.4	19.9
	30	12.0	11.5	19.1	19.5
	15	12.0	14.8	19.1	19.5
	7	До дна	До дна	19.2	19.5
	2	До дна	До дна	20.4	19.7
II*	2	До дна	До дна	19.7	21.4
	7	До дна	До дна	19.4	21.1
	15	10.5	11.0	19.2	20.0
	30	11.0	13.7	18.8	20.0
	15	11.5	14.5	19.1	19.8
	7	До дна	До дна	19.1	20.0
	2	До дна	До дна	19.5	20.0
III	2	До дна	До дна	20.2	21.0
	7	До дна	До дна	19.8	20.9
	15	9.0	14.2	19.8	20.2
	30	9.5	15.0	19.2	20.0

\* — здесь и в табл. 2.4.12: сверху вниз направление разреза от юго-западного берега к северо-восточному.

По биомассе на всех станциях превалировали ветвистоусые ракообразные (рис. 2.4.24 г) за счет доминирования *Daphnia magna* и *D. hyalina*. Исключение наблюдалось на участках с глубинами 2 и 7 м с СВ стороны разреза, где первенствовали веслоногие ракообразные при доминировании *Acanthodiaptomus denticornis* и *Arctodiaptomus bacilifer* (2 м), а также науплиусов *Cyclopoida* и *Megacyclops gigas* (7 м), однако и здесь в состав доминантов входили *Daphnia magna* и *D. hyalina*.

В пределах разреза II в БС удельное число видов было больше, чем на разрезе I, оно варьировало от 10 до 17 при максимуме в наиболее глубокой части за счет коловраток (рис. 2.4.25 а). Более высокое число видов регистрировалось с ЮЗ стороны.

Численность зоопланктона колебалась от 27.2 до 89.7 тыс. экз./м<sup>3</sup>, биомасса — от 2.55 до 10.26 г/м<sup>3</sup> (рис. 2.4.25 б). Наибольшие численность и биомасса зоопланктона отмечены с СВ стороны на станциях с глубинами 15 и 2 м (рис. 2.4.25 б), где была наибольшей доля ветвистоусых ракообразных (рис. 2.4.25 в, г) за счет доминирования *Daphnia hyalina* и *D. magna*. В целом, основу численности составляли веслоногие ракообразные при доминировании ювенильных *Calanoida* и *Cyclopoida*. Среди коловраток с состав доминантов по численности входила *Hexarthra mira*. По

биомассе наибольшего обилия достигали ветвистоусые ракообразные при доминировании на большинстве участков *Daphnia magna* и *D. hyalina*.

На полуразрезе в БС количество видов зоопланктона варьировало от 10 до 13, причем наибольшее значение зарегистрировано в литоральной зоне на глубинах 7 и 2 м за счет веслоногих ракообразных и коловраток (рис. 2.4.26 а).

Численность зоопланктона колебалась от 46.9 до 209.4 тыс. экз./м<sup>3</sup>, биомасса — от 7.3 до 34.4 г/м<sup>3</sup>, причем максимальные показатели отмечены в литоральной зоне на глубине 2 м (рис. 2.4.26 б), где основу численности и биомассы, как и везде, составляли ветвистоусые ракообразные (рис. 2.4.26 в, г) за счет *Daphnia hyalina*. С увеличением глубины в общей численности возрастала доля веслоногих ракообразных и коловраток, в общей биомассе — доля веслоногих, среди которых доминировали ювенильные особи *Calanoida* и *Cyclopoida*. Кроме того, с увеличением глубины по продольному профилю полуразреза в общей биомассе повышалась доля *D. magna*.

В июле 2014 г. прозрачность воды на разрезе I в МС варьировала от 10.8 до 14.8 м, температура воды — от 19.5 до 20.5°C, причем наибольшая прозрачность и наименьшая температура воды регистрировались с СВ стороны разреза (табл. 2.4.11). В БС в пределах разреза II прозрачность воды составляла 11–14.5 м при наибольшей величине с СВ стороны, где были отмечены минимальные температуры воды. На полуразрезе прозрачность воды была 14.2–15.0 м, температура — 20.0–21.0°C. В целом необходимо отметить, что температура и прозрачность воды в июле 2014 г. были больше, чем в 2013 г.

На разрезе I удельное число видов зоопланктона варьировало от 6 до 13 (рис. 2.4.27 а). Наибольшее их количество зарегистрировано на участке глубиной 7 м с СВ стороны, где отмечено максимальное разнообразие *Rotifera*, наименьшее — на участках глубиной 2 м, где в минимальной степени были представлены *Cladocera*.

Численность зоопланктона варьировала от 11 до 181 тыс. экз./м<sup>3</sup>, биомасса — от 0.08 до 16.0 г/м<sup>3</sup> (рис. 2.4.27 б). Минимальные численность и биомасса регистрировались на станциях глубиной 2 м, максимальная плотность — 7 м, биомасса — 30 м, причем наибольшие величины были характерны сообществ, обитающих с СВ стороны. Основу численности на всех станциях разреза составляли веслоногие ракообразные (рис. 2.4.27 в), среди которых доминировали ювенильные *Cyclopoida* и *Calanoida*, кроме них в состав доминантов на всех участках входила *Daphnia hyalina*, за исключением станций глубинами 2 и 7 м, где с ЮЗ стороны доминировала *Asplanchna girodi*, а с СВ — только ювенильные *Copepoda*.

По биомассе на всех станциях преобладали ветвистоусые ракообразные (рис. 2.4.27 г) за счет доминирования *Daphnia magna* и *D. hyalina*. Только с ЮЗ стороны на участке глубиной 2 м доминировала *Asplanchna girodi*, на 7 м — уже вместе с дафниями, а на участке 2 м с СВ стороны разреза первенствовали веслоногие ракообразные при доминировании копеподитов и взрослых *Acanthodiptomus denticornis* и *Arctodiptomus bacilifer*.

На разрезе II удельное число видов колебалось от 9 до 13 при максимуме с ЮЗ стороны на участке глубиной 7 м (рис. 2.4.28 а).

Численность зоопланктона варьировала в широких пределах — от 23.8 до 360.9 тыс. экз./м<sup>3</sup>, биомасса — от 0.7 до 53.8 г/м<sup>3</sup> (рис. 2.4.28 б). Наибольшие численность и биомасса зоопланктона отмечены с ЮЗ стороны с максимумами на станциях глубиной 2 и 7 м. Здесь максимального обилия в общей биомассе достигали *Cladocera* (рис. 2.4.28 в, г) за счет доминирования *Daphnia magna* и "*Diaphanosoma brachyurum*", кроме которых массово развивался *Acanthodiptomus denticornis*.



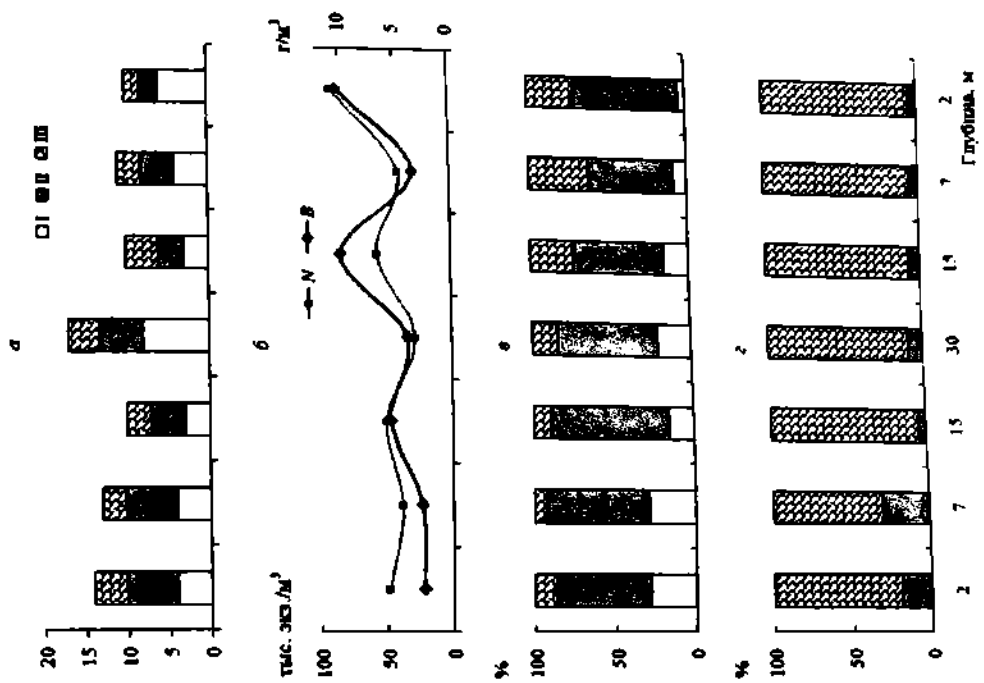


Рис. 2.4.25. Число видов (а), численность и биомасса (б), соотношения таксономических групп зоопланктона в общей численности (в) и биомассе (г) на разрезе II в июле 2013 г.

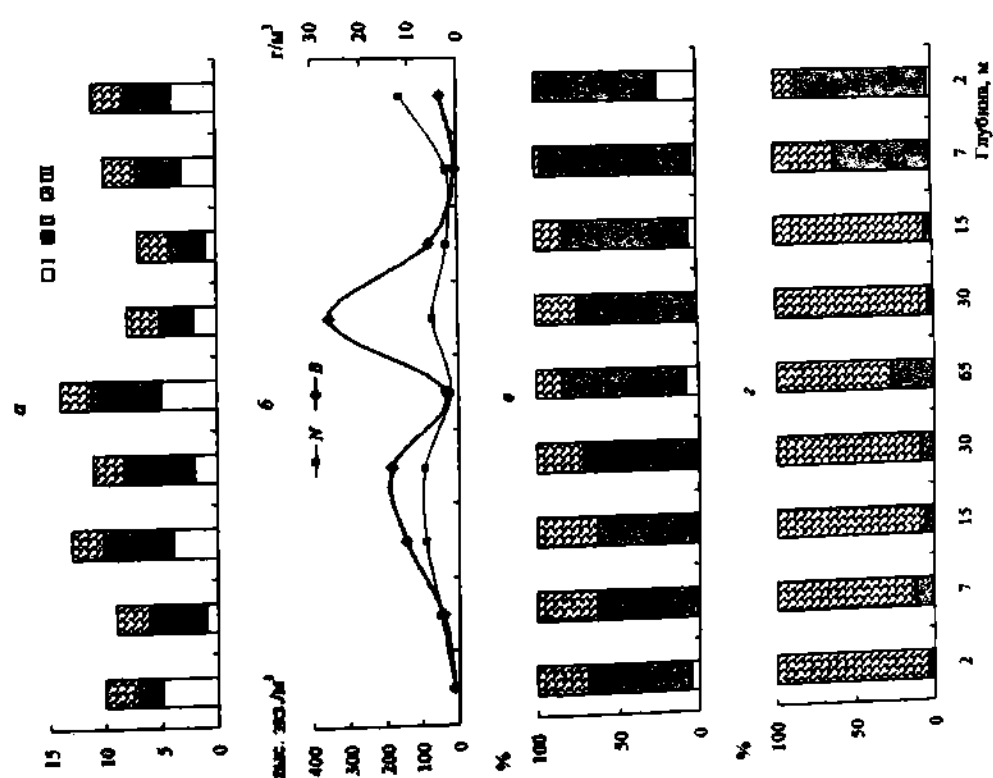


Рис. 2.4.24. Число видов (а), численность и биомасса (б), соотношения таксономических групп зоопланктона в общей численности (в) и биомассе (г) на разрезе I в июле 2013 г. Здесь и далее: I — Rotifera, II — Copepoda, III — Cladocera; слева направо — направление разреза от юго-западного берега к северо-восточному.

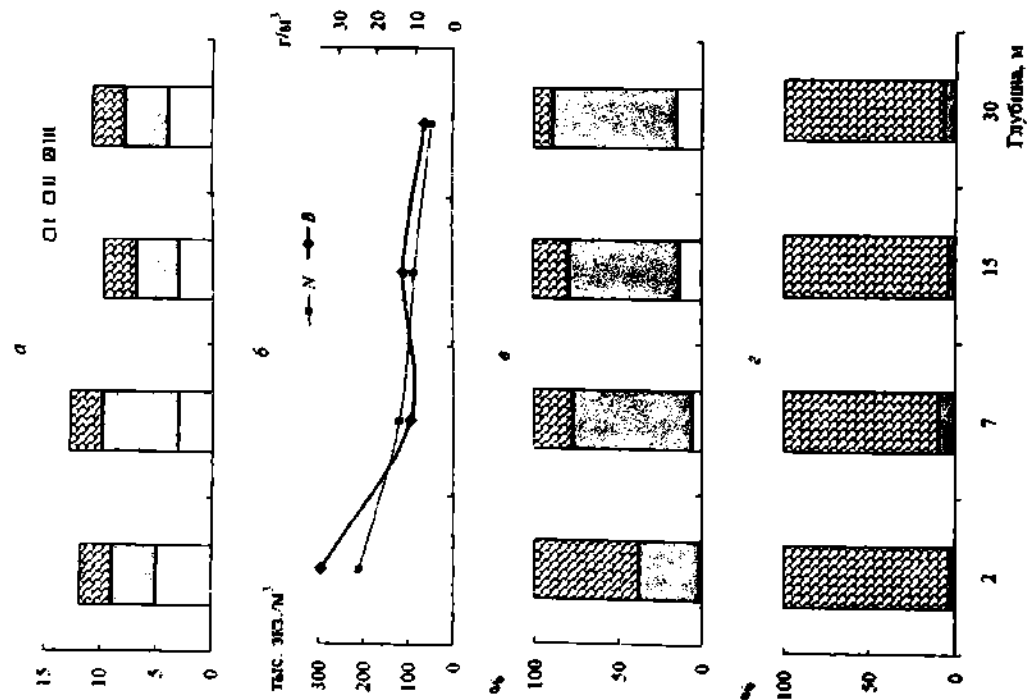


Рис. 2.4.26. Число видов (а), численность и биомасса (б), соотношение таксономических групп зоопланктона в общей численности (в) и биомассе (г) на полуразреже в июле 2013 г.

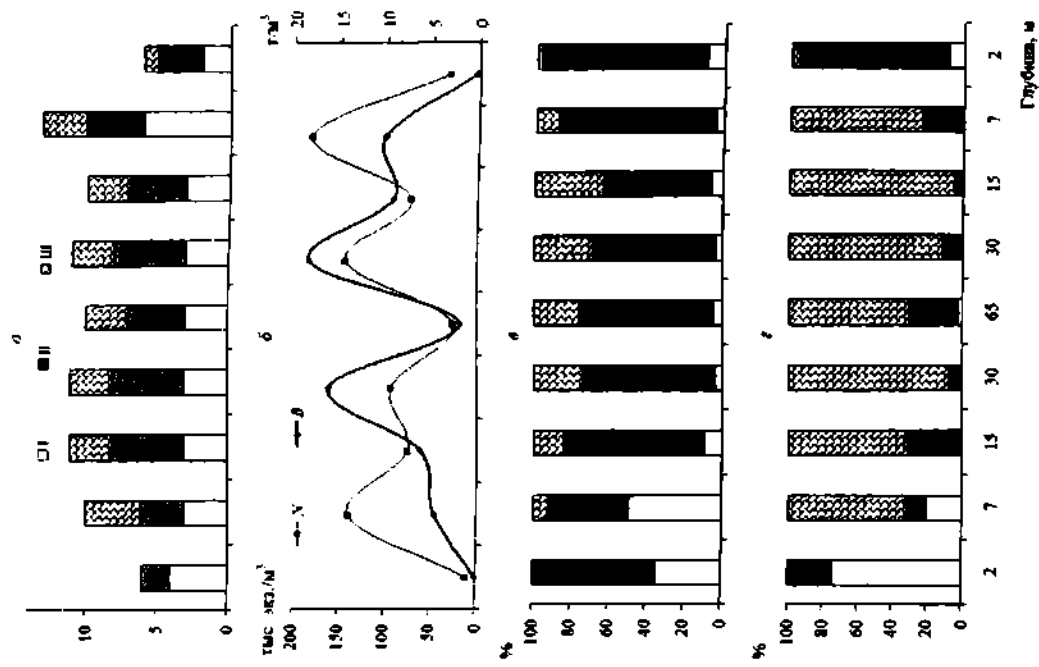


Рис. 2.4.27. Число видов (а), численность и биомасса (б), соотношение таксономических групп зоопланктона в общей численности (в) и биомассе (г) на разрезе I в июле 2014 г.

Основу численности составляли веслоногие ракообразные при доминировании ювенильных *Calanoida* и *Cyclopoida*, *A. denticornis*, кроме которых на участках глубиной 7–30 м преобладали "*Diaphanosoma brachyurum*" и *Daphnia hyalina*, лишь с СВ стороны на участке глубиной 7 м в числе доминантов была отмечена *Keratella quadrata*. Основу биомассы составляли ветвистоусые ракообразные при доминировании на большинстве участков *Daphnia magna* и *D. hyalina*, однако с СВ стороны значительно увеличивалась доля веслоногих ракообразных, среди которых наибольшего развития достигали *Acanthodiaptomus denticornis*.

В пределах полуразреза количество видов зоопланктона в пробе варьировало от 5 до 12, причем наибольшее значение зарегистрировано в литоральной зоне глубиной 7 м, наименьшее — 2 м (рис. 2.4.29 а).

Численность зоопланктона колебалась от 50.1 до 321.7 тыс. экз./м<sup>3</sup>, биомасса — от 6.1 до 41.9 г/м<sup>3</sup> при максимумах в литоральной зоне глубиной 2 м (рис. 2.4.29 б). Основу численности в литоральной зоне составляли ветвистоусые ракообразные (рис. 2.4.29 в) за счет *Daphnia hyalina*, кроме которых доминировали науплиусы *Sopropoda* и *Euchlanis dilatata*. С увеличением глубины возрастала доля веслоногих ракообразных при доминировании ювенильных *Calanoida* и *Cyclopoida*, а также *Daphnia hyalina*. Основу биомассы зоопланктона по всему профилю полуразреза составляли ветвистоусые ракообразные (рис. 2.4.29 г), среди которых на всех участках преобладали *D. hyalina*, а также *D. magna* (7–30 м). На участке глубиной 15 м отмечено некоторое увеличение доли веслоногих ракообразных за счет *Acanthodiaptomus denticornis*.

В октябре 2012 г. прозрачность воды варьировала от 5.7 до 10.5 м, наименьшие величины зарегистрированы в БС на полуразрезе на участках глубиной 7 и 15 м (табл. 2.4.12). Температура поверхностного слоя воды составляла от 17 до 18.2°C.

Таблица 2.4.12. Глубина (м), прозрачность (м) и температура (°C) воды на исследованных участках оз. Севан в октябре 2012–2014 гг.

Разрез	Глубина	Прозрачность			Т		
		2012	2013	2014	2012	2013	2014
I*	2	До дна	До дна	До дна	18.5	13.9	12.7
	7	До дна	До дна	До дна	17.7	13.5	12.8
	15	9.3	11.0	8.0	17.6	13.5	12.8
	30	9.2	11.0	8.0	17.7	13.7	12.8
	65	9.5	11.5	9.0	17.0	13.7	12.6
	30	8.0	11.2	10.0	—	13.6	13.1
	15	—	11.0	10.0	17.6	13.6	13.0
	7	До дна	До дна	До дна	17.6	13.7	13.0
	2	До дна	До дна	До дна	17.9	14.0	13.3
II*	2	До дна	До дна	До дна	18.4	14.8	13.1
	7	До дна	До дна	До дна	17.6	14.7	13.6
	15	8.5	9.5	8.0	17.5	14.8	13.9
	30	8.5	7.8	10.5	17.9	14.6	14.0
	15	8.0	9.5	10.5	18.2	14.2	13.9
	7	До дна	До дна	До дна	18.2	13.8	14.3
	2	До дна	До дна	До дна	18.6	13.9	13.8
ПР	2	До дна	До дна	До дна	17.4	15.0	13.7
	7	5.7	7.0	До дна	17.4	14.8	13.8
	15	9.0	7.8	9.8	17.2	14.8	13.7
	30	9.0	8.5	11.5	17.3	15.0	13.9

Сборы зоопланктона, проведенные в октябре 2012 г., показали, что в пределах разреза I в МС и полуразреза в БС число видов зоопланктеров изменялось незначительно — от 7 до 9 (рис. 2.4.30 а, 2.4.32 а). На разрезе II их количество варьировало в большей степени — от 8 до 13, максимальные величины отмечены на станциях глубиной 7 м (рис. 2.4.30 а, 2.4.31 а).

На станциях разреза I численность зоопланктона колебалась от 13 до 377.6 тыс. экз./м<sup>3</sup>, биомасса — от 0.5 до 9.1 г/м<sup>3</sup>, наибольшие величины отмечены на станции глубиной 15 м с ЮЗ стороны (рис. 2.4.30 б). По мере увеличения глубины в общей численности зоопланктона снижалась доля коловраток, их максимальная относительная численность зарегистрирована на участке с наибольшей численностью и биомассой зоопланктона (рис. 2.4.30 в). Среди доминирующих по численности видов отмечены *Conochilus unicornis*, *Synchaeta grandis*, "*Diaphanosoma brachyurum*" и науплиусы Calanoida. Основу биомассы от ЮЗ берега до глубины 65 м составляли ветвистоусые ракообразные (рис. 2.4.30 г) за счет доминирования "*D. brachyurum*" и *Daphnia magna*, к которым со стороны СВ берега добавлялся *Acanthodiaptomus denticornis*.

На разрезе II плотность и биомасса зоопланктона были выше и варьировали от 37.1 до 242.6 тыс. экз./м<sup>3</sup> и от 0.6 до 26.5 г/м<sup>3</sup> соответственно, а наибольшие величины, как и на разрезе I, зарегистрированы на участке глубиной 15 м с ЮЗ стороны озера (рис. 2.4.31 б). Основу численности здесь составляли коловратки, доля которых несколько сокращалась на максимальных глубинах (рис. 2.4.31 в). На всех участках по численности доминировали *Conochilus unicornis*, *Synchaeta grandis*, "*Diaphanosoma brachyurum*" и науплиусы Calanoida, лишь на участке глубиной 7 м с СВ стороны — *Conochilus unicornis*, *Keratella quadrata* и науплиусы Calanoida. По биомассе первенствовали ветвистоусые ракообразные (рис. 2.4.31 г), доминировали *Daphnia magna*, "*Diaphanosoma brachyurum*", а также *Acanthodiaptomus denticornis*.

В пределах полуразреза численность и биомасса зоопланктона достигали наибольших для озера значений — соответственно от 163 до 413 тыс. экз./м<sup>3</sup> и от 3.2 до 46.2 г/м<sup>3</sup> при максимумах в литоральной зоне (рис. 2.4.32 б). Основу численности на участках глубиной 15–25 м составляли коловратки, в литоральной зоне преобладали ракообразные (рис. 2.4.32 в). Среди видов, доминирующих по численности, отмечены *Conochilus unicornis*, "*Diaphanosoma brachyurum*" и науплиусы Calanoida. По биомассе господствовали ветвистоусые ракообразные (рис. 2.4.32 г) за счет доминирования *Daphnia magna*, "*Diaphanosoma brachyurum*", а также *Acanthodiaptomus denticornis*, лишь на участке глубиной 7 м преобладали веслоногие ракообразные, доминировали *A. denticornis* и "*Diaphanosoma brachyurum*".

В октябре 2013 г. по сравнению с аналогичным периодом 2012 г. на большинстве станций увеличилась прозрачность воды, а температура воды была ниже (табл. 2.4.12).

В пределах разреза I удельное число видов беспозвоночных планктона на разных глубинах варьировало от 2 до 12 (рис. 2.4.33 а). Наибольшее их количество зарегистрировано в наиболее глубоководной зоне, наименьшее — в литоральной зоне на глубине 2 м, особенно со стороны более пологой ЮЗ части озера.

Численность зоопланктона колебалась от 0.7 до 278.6 тыс. экз./м<sup>3</sup>, биомасса — от 0.0006 до 26.7 г/м<sup>3</sup> (рис. 2.4.33 б). С ЮЗ стороны численность и биомасса зоопланктона нарастали с глубины 2 до 15 м, снижались — на участках глубиной 30 и 65 м. С СВ стороны максимальные численность и биомасса зоопланктона отмечены на участках глубинами 7 и 15 м.

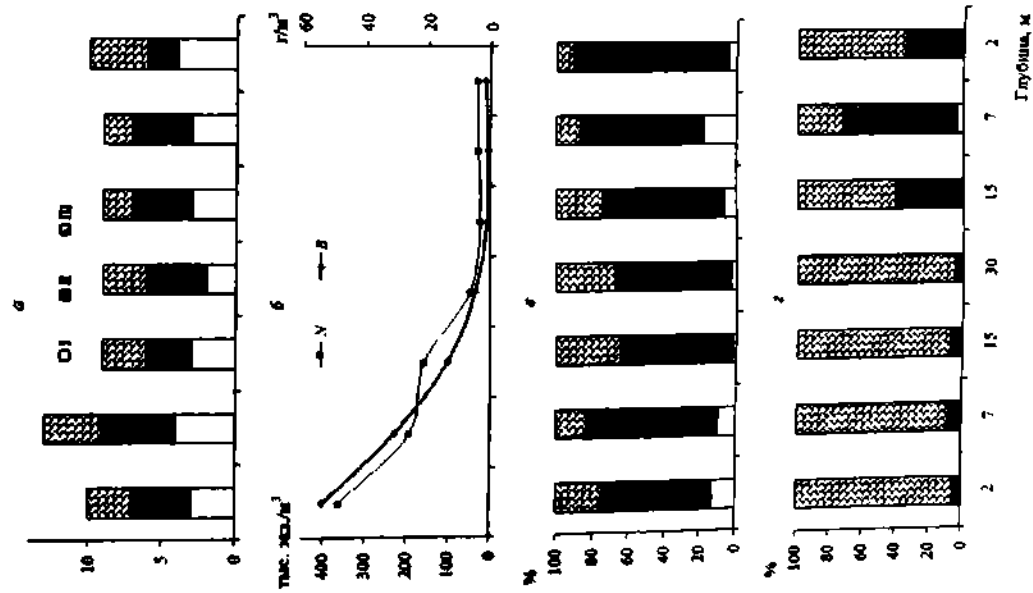


Рис. 2.4.28. Число видов (а), численность и биомасса (б), соотношение таксономических групп зоопланктона в общей численности (в) и биомассе (г) на разрезе II в июле 2014 г.

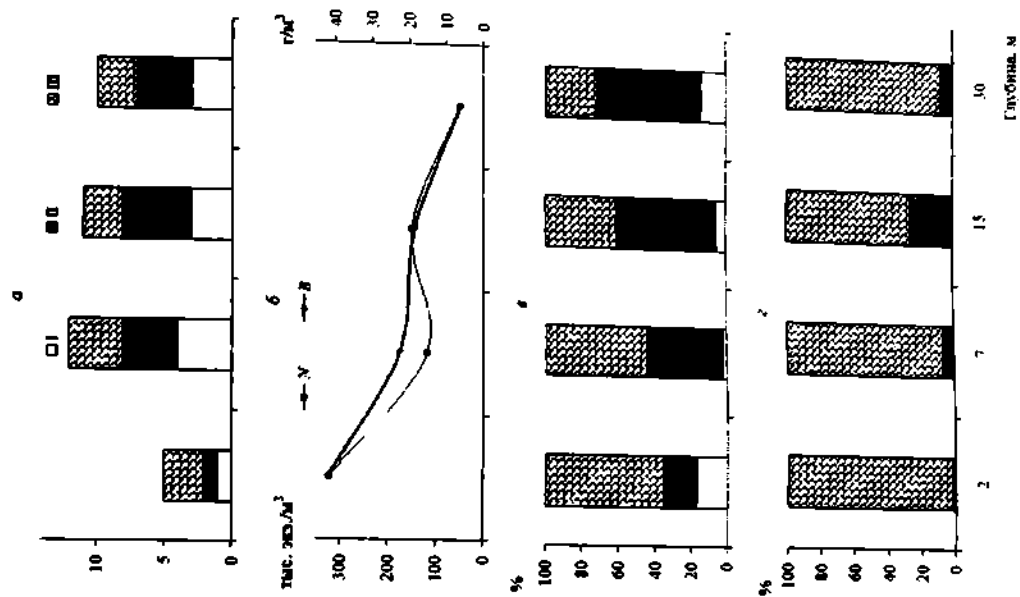


Рис. 2.4.29. Число видов (а), численность и биомасса (б), соотношение таксономических групп зоопланктона в общей численности (в) и биомассе (г) на полуразрезе в июле 2014 г.

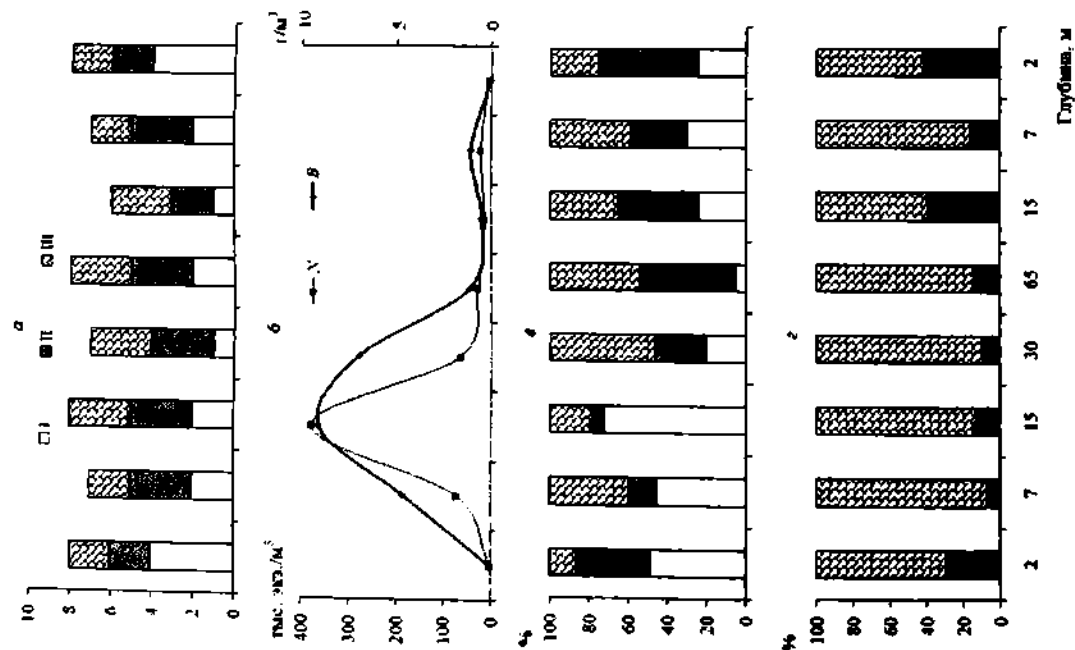


Рис. 2.4.30. Число видов (а), численность и биомасса (б), соотношение таксономических групп зоопланктона в общей численности (в) и биомассе (г) на разрезе I в октябре 2012 г.

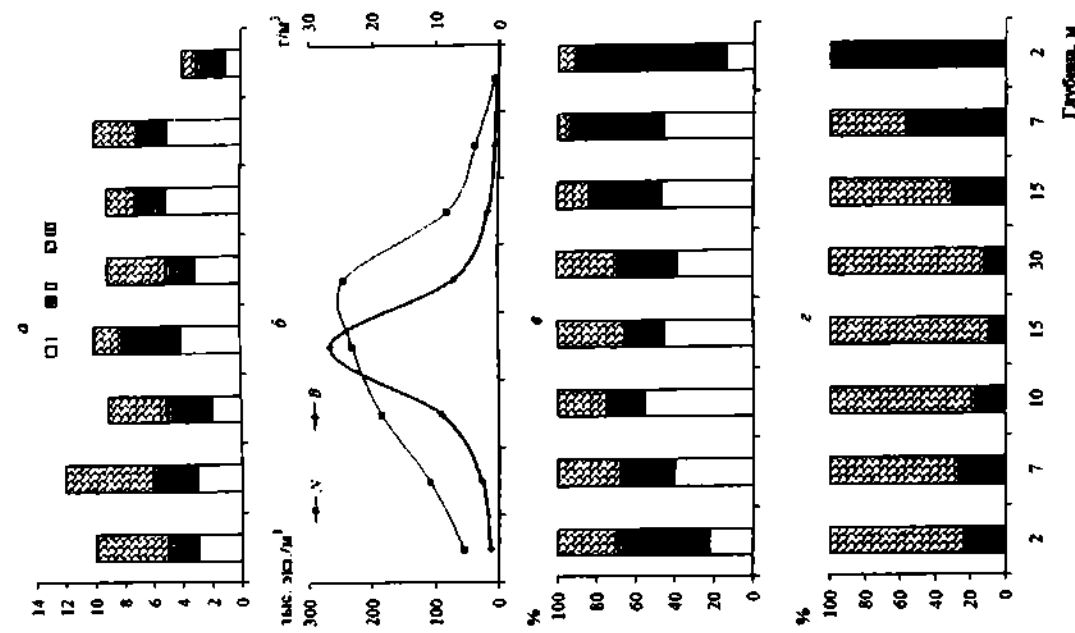


Рис. 2.4.31. Число видов (а), численность и биомасса (б), соотношение таксономических групп зоопланктона в общей численности (в) и биомассе (г) на разрезе II в октябре 2012 г.

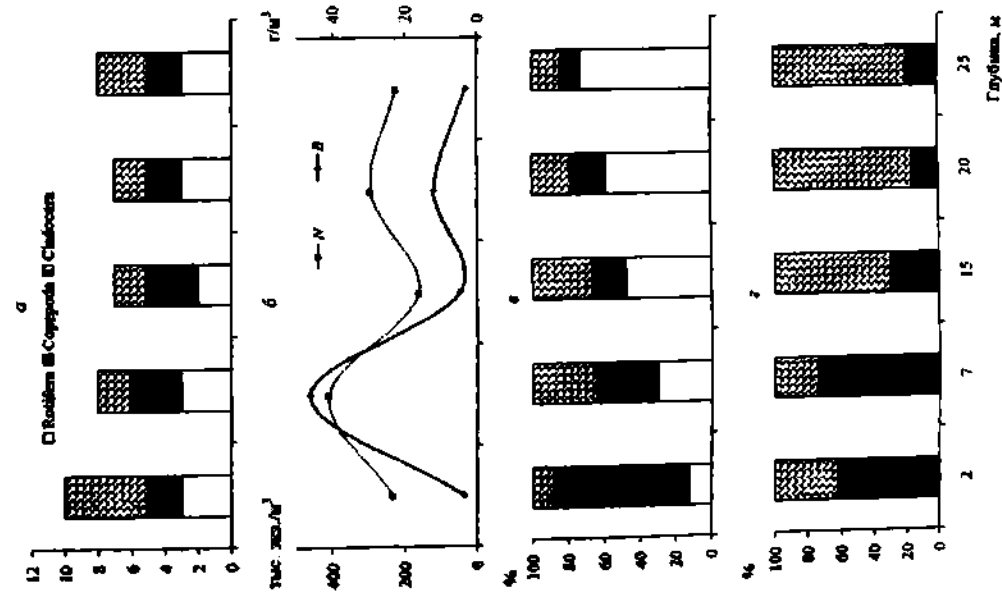


Рис. 2.4.32. Число видов (а), численность и биомасса (б), соотношение таксономических групп зоопланктеров в общей численности (в) и биомассе (г) на полуразрезе БС в октябре 2012 г.

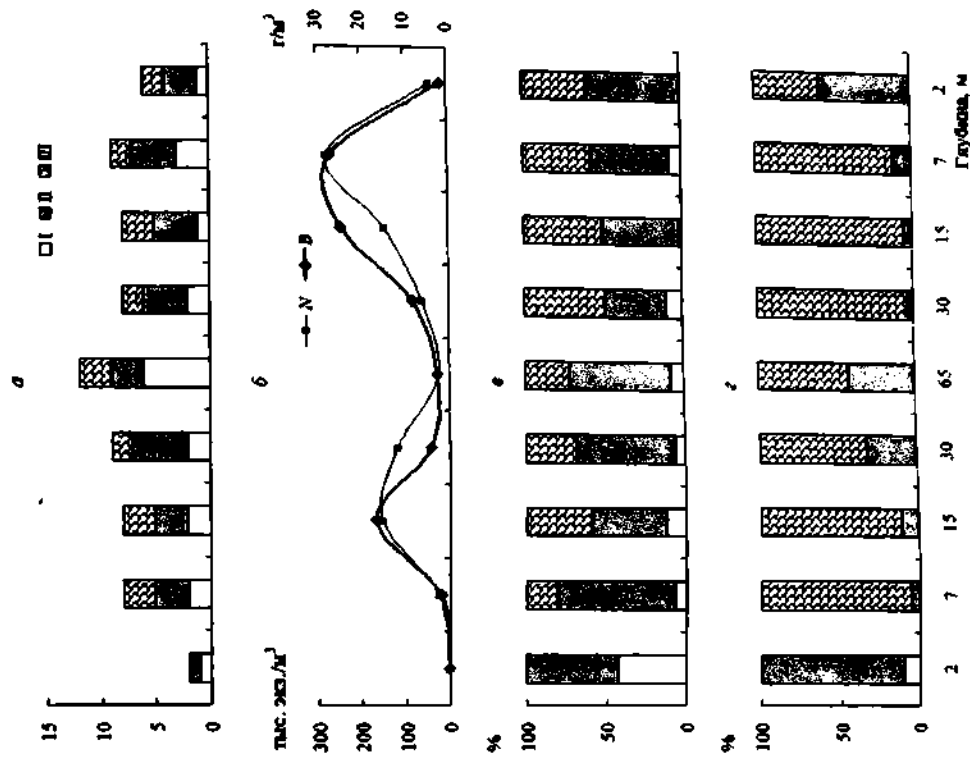


Рис. 2.4.33. Число видов (а), численность и биомасса (б), соотношение таксономических групп зоопланктеров в общей численности (в) и биомассе (г) на разрезе I в октябре 2013 г.

Основу численности на большинстве станций составляли Copepoda (рис. 2.4.33 в) за счет доминирования ювенильных и взрослых *Acanthodiaptomus denticornis*, а также "*Diaphanosoma brachyurum*" и *Conochilus unicornis*. Исключение наблюдалось на участке глубиной 2 м ЮЗ стороны, где максимального обилия достигали Rotifera, среди которых доминировал *Conochilus unicornis*. С СВ стороны несколько больше была доля Cladocera за счет "*Diaphanosoma brachyurum*". По биомассе на большей части станций преобладали ветвистоусые ракообразные (рис. 2.4.33 г) при доминировании *Daphnia magna* и "*Diaphanosoma brachyurum*". На участках глубиной 2 м, а также на максимальной глубине была выше доля веслоногих ракообразных за счет ювенильных и взрослых *Acanthodiaptomus denticornis*.

Удельное число видов на разрезе II варьировало от 6 до 12 при максимуме в ЮЗ части и на самом глубоководном участке (рис. 2.4.34 а).

Численность зоопланктона колебалась от 15.7 до 323.9 тыс. экз./м<sup>3</sup>, биомасса — от 0.30 до 61.8 г/м<sup>3</sup> (рис. 2.4.34 б). Наибольшие численность и биомасса зоопланктона отмечены с СВ стороны с максимумом на участке глубиной 7 м (рис. 2.4.34 б), минимальные величины — на глубоководном участке и на участке глубиной 2 м. Основу численности составляли Copepoda (рис. 2.4.34 в), доминировали ювенильные и взрослые *Acanthodiaptomus denticornis*. Исключение наблюдалось на станции глубиной 2 м с ЮЗ стороны, где по численности преобладали Cladocera за счет "*Diaphanosoma brachyurum*". Наибольшей доли в общей биомассе зоопланктона достигали Cladocera (рис. 2.4.34 г), доминировали *Daphnia magna* и "*Diaphanosoma brachyurum*", на станциях глубиной 2 и 30 м увеличивалась доля веслоногих ракообразных за счет ювенильных Calanoida и взрослых *Acanthodiaptomus denticornis*.

На полуразрезе удельное число видов варьировало от 4 до 8, причем минимальное их количество зарегистрировано на участке глубиной 2 м, на остальных станциях оставалось неизменным, но на станции глубиной 7 м отмечено максимальное разнообразие ветвистоусых ракообразных (рис. 2.4.35 а).

Численность зоопланктона варьировала от 74 до 196.3 тыс. экз./м<sup>3</sup>, биомасса — от 3 до 26.2 г/м<sup>3</sup> (рис. 2.4.35 б). Наименьшая численность зоопланктона регистрировалась на станции глубиной 30 м, на остальных участках плотность колебалась незначительно — от 178 до 196 тыс. экз./м<sup>3</sup>, однако на станции глубиной 2 м отмечена максимальная доля Copepoda и минимальная — Cladocera (рис. 2.4.35 в). Среди организмов, доминирующих по численности, отмечены науплиусы и копепоиды Calanoida, кроме которых на участке глубиной 2 м также доминировал *Acanthodiaptomus denticornis*, на остальных станциях — "*Diaphanosoma brachyurum*". Минимальные биомассы зоопланктона обнаружены на участках глубиной 2 и 30 м, а на глубинах 7 и 15 м она была выше в 4–8.8 раз. Основу биомассы на участках глубинами 7–30 м составляли Cladocera за счет доминирования *Daphnia magna* и "*Diaphanosoma brachyurum*", на глубине 2 м — Copepoda при доминировании *Acanthodiaptomus denticornis* и *Arctodiaptomus spinosus*, кроме которых была массово представлена "*Diaphanosoma brachyurum*" (рис. 2.4.35 г).

В октябре 2014 г. вода на всех исследованных участках характеризовалась минимальной температурой (табл. 2.4.12). Прозрачность была ниже, чем в 2013 г., но выше, чем в 2012 г., кроме того в пределах разрезов I и II отмечена более высокая прозрачность с СВ стороны озера.

В пределах разреза I удельное число видов варьировало от 6 до 10, причем, минимальное количество отмечено на глубинах 2–15 м с ЮЗ стороны, где обнаружено наименьшее разнообразие ветвистоусых ракообразных (рис. 2.4.36 а).



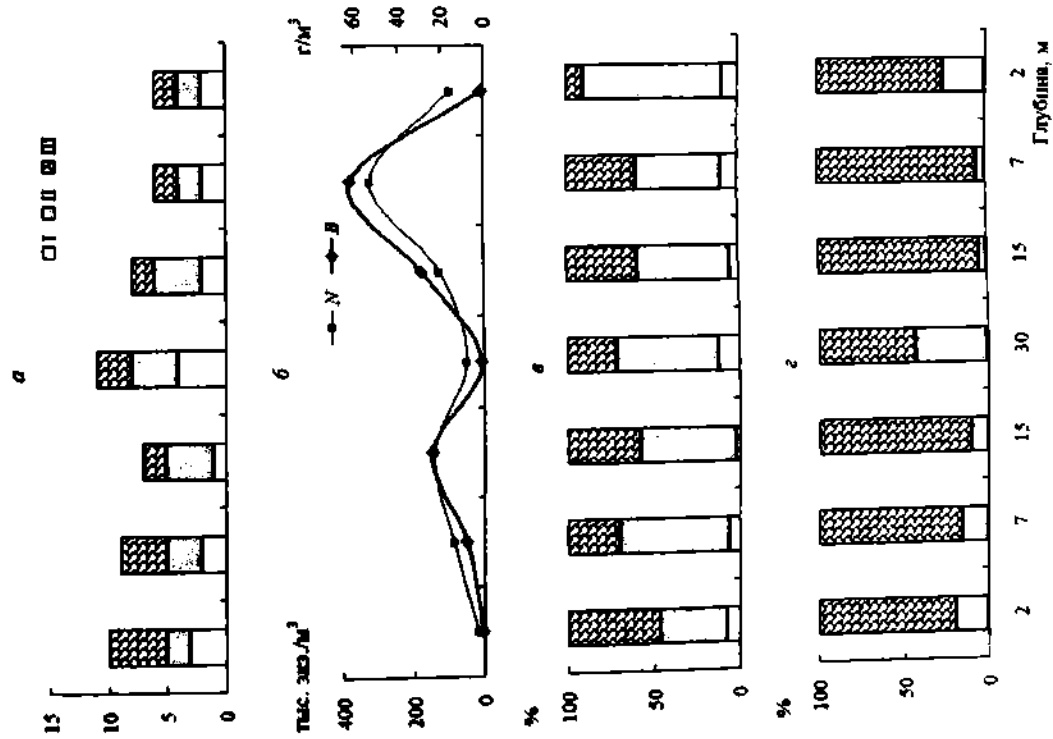


Рис. 2.4.34. Число видов (а), численность и биомасса (б), соотношение таксономических групп зоопланктона в общей численности (в) и биомассе (г) на разрезе II в октябре 2013 г.

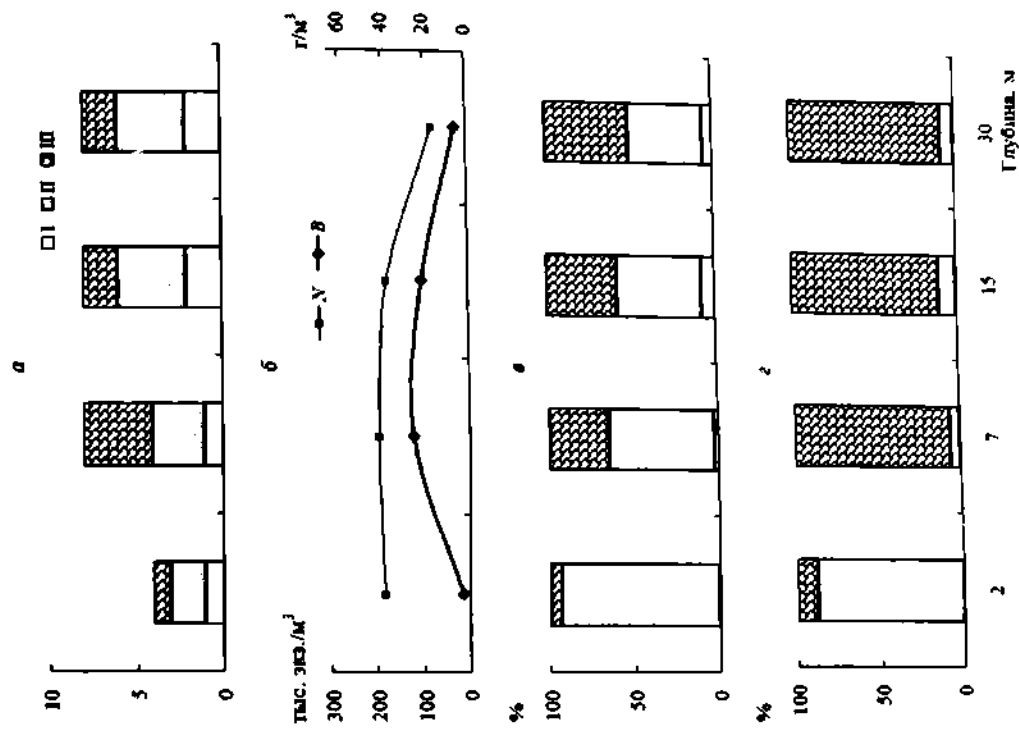


Рис. 2.4.35. Число видов (а), численность и биомасса (б), соотношение таксономических групп зоопланктона в общей численности (в) и биомассе (г) на полуразрезе ВС в октябре 2013 г.

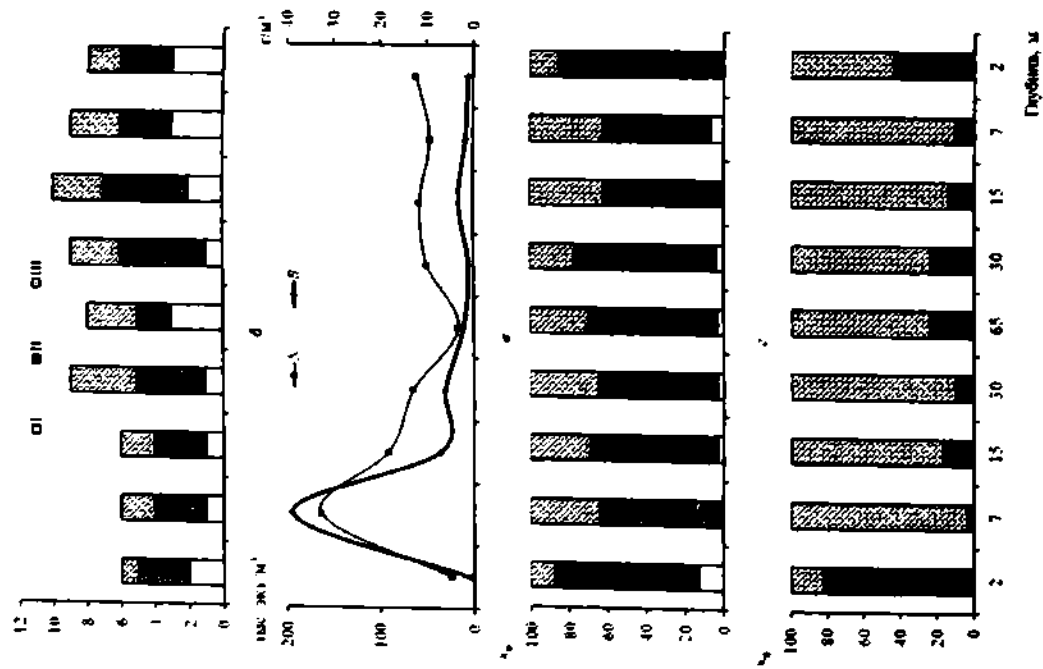


Рис. 2.4.36. Число видов (а), численность и биомасса (б), соотношение таксономических групп зоопланктона в общей численности (в) и биомассе (г) на разрезе I в октябре 2014 г.

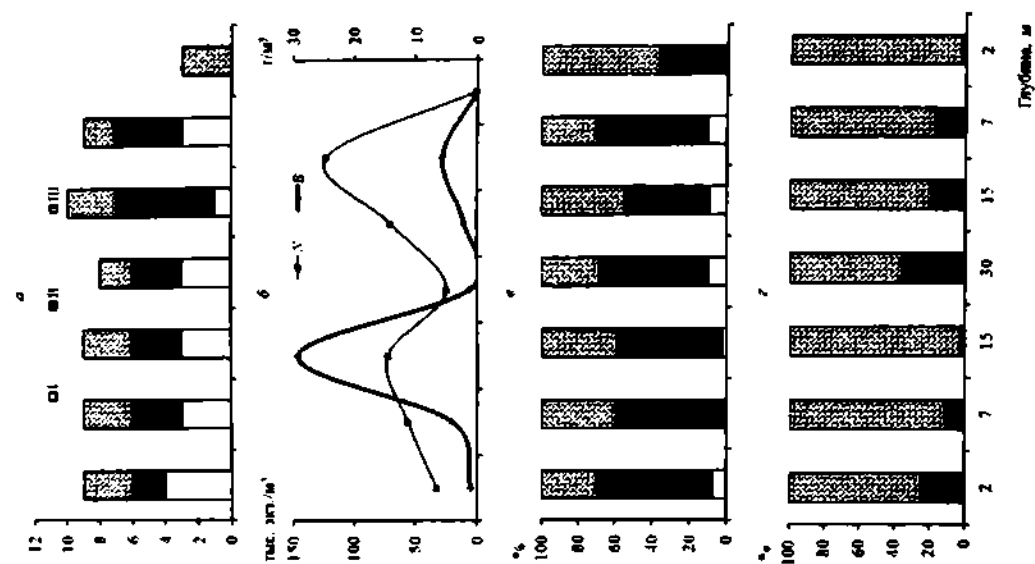


Рис. 2.4.37. Число видов (а), численность и биомасса (б), соотношение таксономических групп зоопланктона в общей численности (в) и биомассе (г) на разрезе II в октябре 2014 г.

Численность зоопланктона варьировала от 23 до 163 тыс. экз./м<sup>3</sup>, биомасса — от 0.7 до 38.8 г/м<sup>3</sup>, наименьшие величины были характерны для сообществ СВ стороны разреза (рис. 2.4.36 б). Основу численности на всех участках разреза составляли веслоногие ракообразные, на участках глубиной 2 м отмечена минимальная доля ветвистоусых ракообразных, а с ЮЗ стороны зафиксирована максимальная доля коловраток (рис. 2.4.36 в). По численности на всех станциях доминировали ювенильные *Calanoida* и "*Diaphanosoma brachyurum*", на участке глубиной 2 м с ЮЗ стороны кроме них также доминировали *Keratella quadrata*, *Acanthodiaptomus denticornis* и *Arctodiaptomus spinosus*. Основу биомассы составляли ветвистоусые ракообразные за счет *Daphnia magna* и "*Diaphanosoma brachyurum*", на участках глубиной 2 м их доля была минимальной, причем в наибольшей степени с ЮЗ стороны (рис. 2.4.36 г), где массового развития достигали *Acanthodiaptomus denticornis* и *Arctodiaptomus spinosus*.

В пределах разреза II удельное число видов зоопланктона варьировало незначительно — от 8 до 10, лишь на участке глубиной 2 м с СВ стороны было отмечено всего 3 вида (рис. 2.4.37 а).

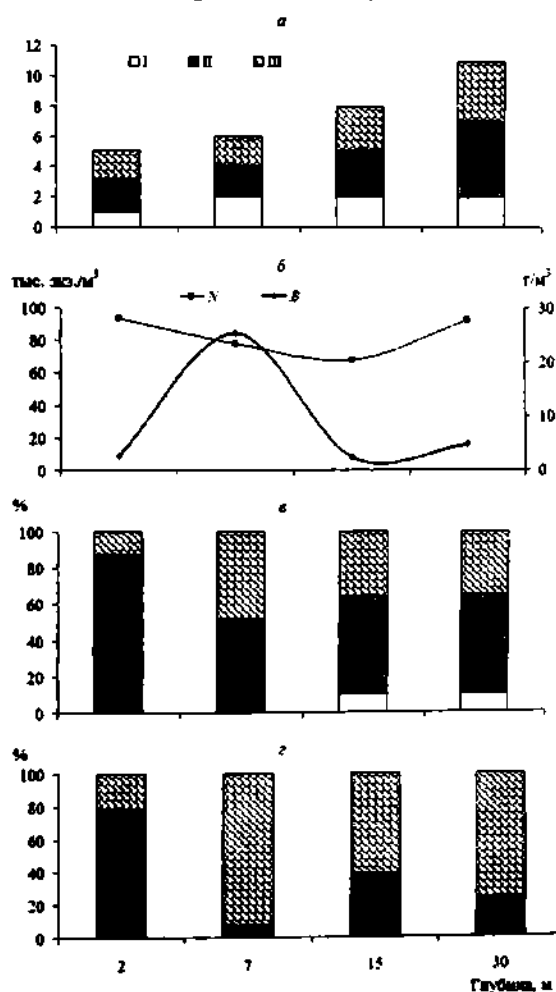


Рис. 2.4.38. Число видов (а), численность и биомасса (б), соотношение таксономических групп зоопланктона в общей численности (в) и биомассе (г) на полуразрезе БС в октябре 2014 г.

отмечена минимальная доля ветвистоусых ракообразных, хотя на протяжении всего полуразреза основу численности составляли веслоногие ракообразные (рис. 2.4.38 в).

Численность зоопланктона колебалась от 1.1 до 122.8 тыс. экз./м<sup>3</sup>, биомасса — от 0.1 до 29.2 г/м<sup>3</sup>, причем наибольшие численности были зарегистрированы на участках глубиной 7 и 15 м с СВ стороны разреза, а биомасса — на участке глубиной 15 м с ЮЗ стороны (рис. 2.4.37 б). Основу численности составляли веслоногие ракообразные (рис. 2.4.37 в) за счет доминирования ювенильных *Calanoida*, кроме которых в состав доминантов входили "*Diaphanosoma brachyurum*" (на всех участках), *Keratella quadrata* (7 м с СВ стороны) и *Daphnia magna* (15 м с ЮЗ стороны). Основу биомассы на всех участках составляли ветвистоусые ракообразные (рис. 2.4.37 г) за счет *D. magna* и "*Diaphanosoma brachyurum*", а также *Acanthodiaptomus denticornis* (2 м с ЮЗ стороны, 30, 15 и 7 м с СВ стороны).

В пределах полуразреза удельное число видов варьировало от 5 до 11, причем наблюдалось увеличение их количества от мелководья к глубоководному участку за счет веслоногих и ветвистоусых ракообразных (рис. 2.4.38 а).

Численность зоопланктона колебалась от 68 до 94 тыс. экз./м<sup>3</sup>, биомасса — от 2.3 до 25.3 г/м<sup>3</sup> (рис. 2.4.38 б). Наибольшая численность зарегистрирована на участках глубиной 2 и 30 м, где

Доминировали по численности науплиусы *Copepoda*, ювенильные и взрослые *Acanthodiaptomus denticornis*, "*Diaphanosoma brachyurum*". Максимальная биомасса обнаружена на участке глубиной 7 м, где наибольшего относительного обилия достигали ветвистоусые ракообразные, которые также составляли основу биомассы на участках глубиной 15 и 30 м за счет *Daphnia magna* и "*Diaphanosoma brachyurum*", в то время как на мелководье преобладали веслоногие ракообразные при доминировании *Acanthodiaptomus denticornis* и *Arctodiaptomus spinosus*, а также "*Diaphanosoma brachyurum*" (рис. 2.4.38 г).

#### 2.4.4. ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЗООПЛАНКТОНА

Вертикальное распределение зоопланктона изучали в июле 2013 г. и в октябре 2013 и 2014 гг. на стандартных станциях 4 (МС) и 22 (БС), а также на ст. 24 (БС).

В июле в МС температура слоя 0–10 м составляла 19.4–19.2°C, на глубине ~ 25 м температура снижалась с 14.6 до 7.8°C, а с 40 м и до дна она составляла 4.3°C. Наибольшее число видов зарегистрировано на глубине 10 м, где максимально были представлены ракообразные (рис. 2.4.39 а).

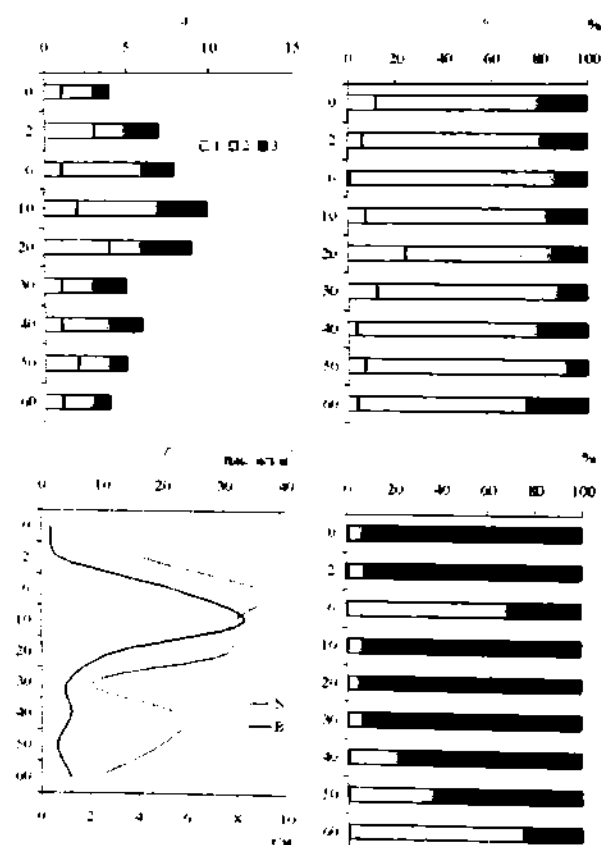


Рис. 2.4.39. Вертикальное распределение зоопланктона на ст. 4 в июле 2013 г.: число видов (а), численность (N, тыс. экз./м³) и биомасса (B, г/м³) (б), соотношение таксономических групп зоопланктеров в общей численности (в) и биомассе (г). Здесь и далее: 1 — Rotifera, 2 — Copepoda, 3 — Cladocera.

На этой глубине отмечена также максимальная биомасса зоопланктона, а численность — на 6 м (рис. 2.4.39 б). Основу численности на всех горизонтах составляли веслоногие ракообразные, биомассы — на большинстве глубин — ветвистоусые, за исключением 6 м и в придонных слоях, где преобладали *Copepoda* (рис. 2.4.39 в, г). По сравнению с данными, полученными в первый период совместных исследований (Крылов и др., 2010), в мета- и гипolimнии возросли биомасса и доля в общей биомассе ветвистоусых ракообразных. Это происходило это за счет *Daphnia magna*, которая отмечалась в слое 10–30 м при максимальных величинах на глубине 10 м, в то время как

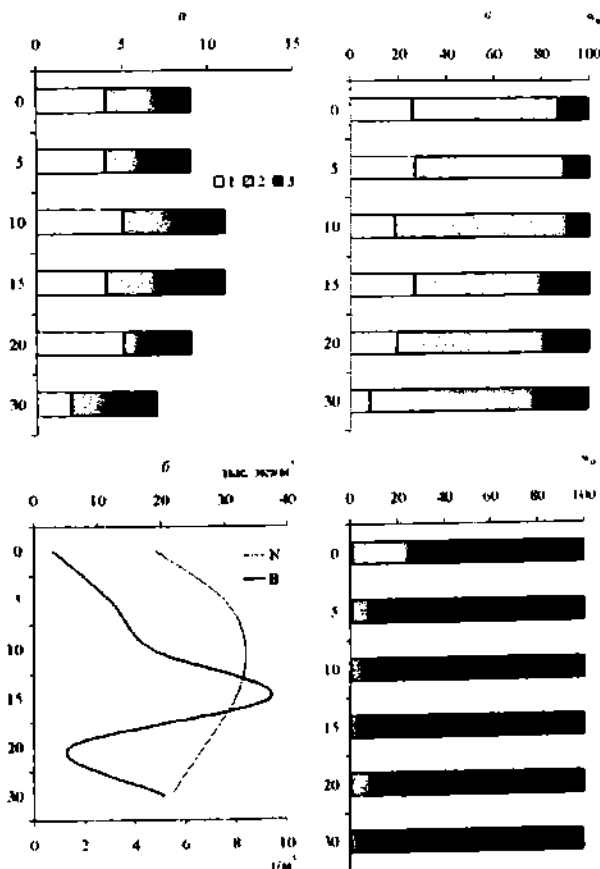
наибольшие биомассы и доли в общей биомассе *Daphnia hyalina* и "*Diaphanosoma brachyurum*" обнаруживались в слое 0–6 м (табл. 2.4.13).

**Таблица 2.4.13.** Вертикальное распределение биомассы (В, г/м<sup>3</sup>) и доли в общей биомассе (% от общей В%) ведущих видов Cladocera на ст. 4 в июле 2013 г.

Глубина, м	В, г/м <sup>3</sup>			% от общей В%		
	I	II	III	I	II	III
0	0.34	0.00	0.00	92.9	0.0	0.0
2	0.70	0.02	0.00	89.5	2.9	0.0
6	1.68	0.03	0.00	29.8	0.5	0.0
10	0.12	0.02	7.56	1.5	0.3	91.3
20	0.96	0.00	1.89	31.9	0.1	62.7
30	0.01	0.00	0.96	0.7	0.0	92.7
40	0.93	0.01	0.00	77.1	0.9	0.0
50	0.42	0.00	0.00	63.1	0.0	0.0
60	0.30	0.00	0.00	24.9	0.0	0.0

*Примечание.* Здесь и далее: I — *Daphnia hyalina*, II — "*Diaphanosoma brachyurum*", III — *Daphnia magna*.

В Большом Севане на ст. 22 температура воды от поверхности до 15 м варьировала от 18.4 до 18.8°C, а в слое 15–20 м снижалась с 17.9 до 8.0°C. Максимальное число видов регистрировалось на глубине 10 и 15 м (рис. 2.4.40 а).



**Рис. 2.4.40.** Вертикальное распределение зоопланктона на ст. 22 в июле 2013 г.: число видов (а), численность (N, тыс. экз./м<sup>3</sup>) и биомасса (В, г/м<sup>3</sup>) (б), соотношение таксономических групп зоопланктона в общей численности (а) и биомассе (б).

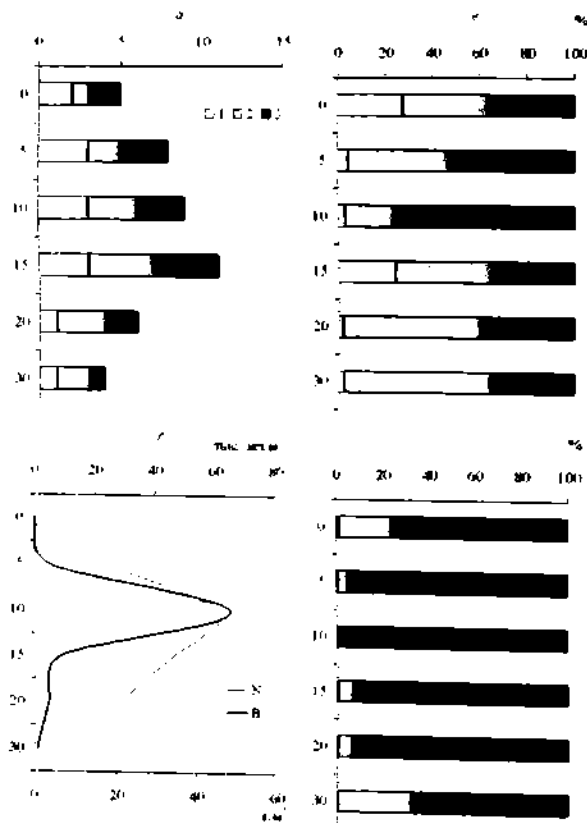
На глубине 10 м отмечена максимальная численность зоопланктона, на глубине 15 м — биомасса (рис. 2.4.40 б). Основу численности составляли веслоногие ракообразные (рис. 2.4.40 в), биомассы — ветвистоусые ракообразные (рис. 2.4.40 г), доля которых значительно увеличилась по сравнению с данными, полученными в июле

2007 г. (Крылов и др., 2010). Наибольшие биомассы имела *Daphnia magna*, которая занимала устойчивое доминирующее положение в слое 5–30 м; наименьшие биомассы и долю в общей численности принадлежали "*Diaphanosoma brachyurum*" (табл. 2.4.14).

**Таблица 2.4.14.** Вертикальное распределение биомассы (В, г/м<sup>3</sup>) и доли в общей биомассе (% от общей В%) ведущих видов Cladocera на ст. 22 в июле 2013 г.

Глубина, м	В, г/м <sup>3</sup>			% от общей В%		
	I	II	III	I	II	III
0	0.56	0.00	0.00	74.4	0.6	0.0
5	0.48	0.02	2.25	16.1	0.8	75.5
10	0.31	0.02	4.13	6.6	0.3	88.3
15	0.89	0.01	8.17	9.5	0.1	87.3
20	0.48	0.06	0.71	35.1	4.4	51.8
30	0.76	0.01	4.21	14.8	0.1	82.0

На ст. 24 температура воды в слое 0–5 м составляла 18.1–17.9°C, а на глубине 10 м резко снижалась до 9°C и в слое 15–30 м была 7.1°C. Наибольшее число видов отмечена на глубине 15 м (рис. 2.4.41 а).



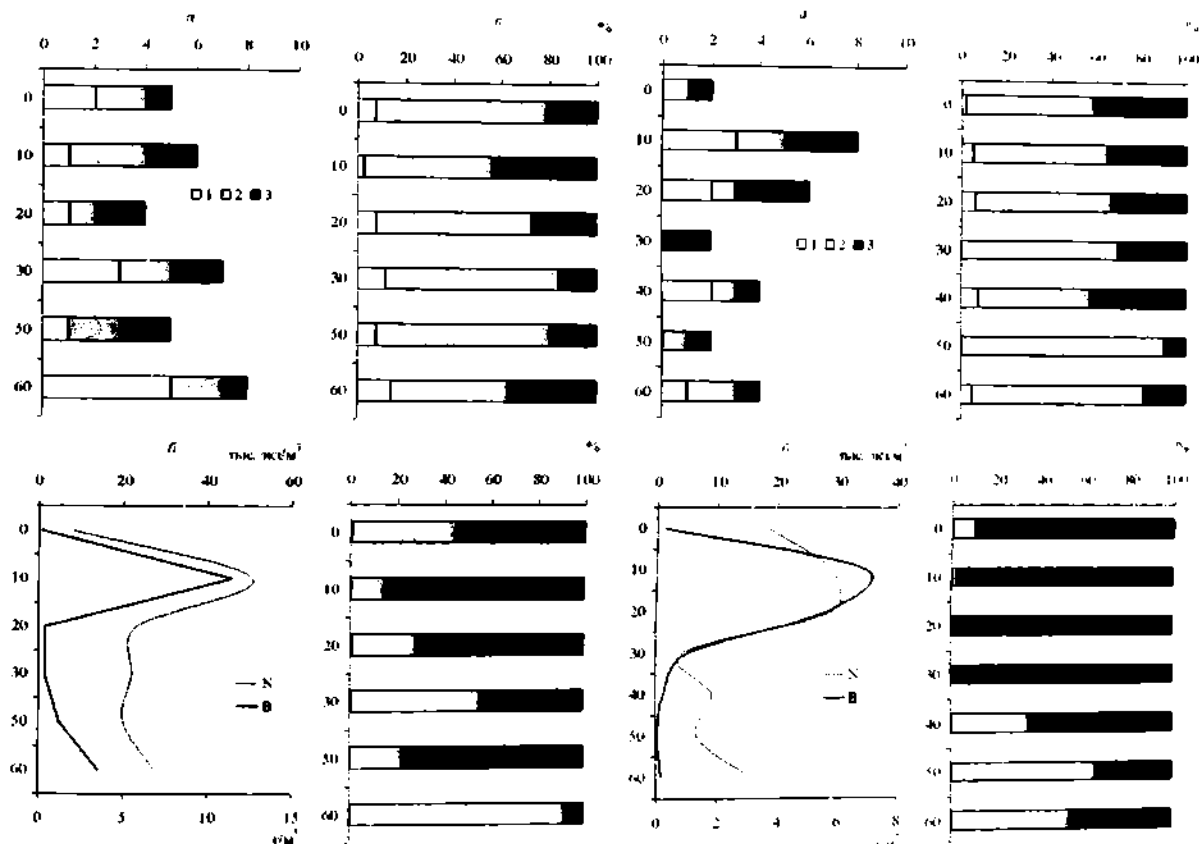
**Рис. 2.4.41.** Вертикальное распределение зоопланктона на ст. 24 в июле 2013 г.: число видов (а), численность (N, тыс. экз./м<sup>3</sup>) и биомасса (В, г/м<sup>3</sup>) (б), соотношение таксономических групп зоопланктонов в общей численности (в) и биомассе (г).

В слое температурного скачка наблюдалось значительное увеличение численности и биомассы зоопланктона (рис. 2.4.41 б), где наибольшей доли в общей численности и биомассе достигали ветвистоусые ракообразные (рис. 2.4.41 в, г). Максимальная биомасса *Daphnia magna* зарегистрирована на глубине 10 м, а выше и ниже была значительно меньше (табл. 2.4.15). Наибольшей доли в общей биомассе на всех горизонтах составляла *D. hyalina*, за исключением горизонта 10 м. Наименьшие величины биомасс и долю в общей биомассе среди ветвистоусых ракообразных, как и других участков, составляла "*Diaphanosoma brachyurum*".

**Таблица 2.4.15.** Вертикальное распределение биомассы ( $B$ , г/м<sup>3</sup>) и доли в общей биомассе (% от общей  $B$ %) ведущих видов *Cladocera* на ст. 24 в июле 2013 г.

Глубина, м	$B$ , г/м <sup>3</sup>			% от общей $B$ %,		
	I	II	III	I	II	III
0	0.07	0.00	0.003	72.7	3.3	0.0
5	2.73	0.08	0.60	76.4	2.1	16.7
10	6.07	0.00	42.30	12.5	0.0	87.0
15	3.80	0.01	2.06	60.1	0.2	32.7
20	2.14	0.00	0.92	65.3	0.0	28.1
30	0.45	0.00	0.00	67.9	0.0	0.0

В октябре 2013 г. в Малом Севане температура воды в слое эпилимниона составляла 13.4–13.9°C, на глубине ~ 25 м она снижалась до 9.5°C, и в слое от 40 м до дна была ~ 4.7–4.3°C. Аналогичные изменения температуры воды были характерны и для октября 2014 г. В 2013 г. максимальное число видов зарегистрировано в придонном слое (рис. 2.4.42 а), в 2014 г. — на глубине 10 м (рис. 2.4.43 а).



**Рис. 2.4.42.** Вертикальное распределение зоопланктона на ст. 4 в октябре 2013 г.: число видов (а), численность ( $N$ , тыс. экз./м<sup>3</sup>) и биомасса ( $B$ , г/м<sup>3</sup>) (б), соотношение таксономических групп зоопланктонов в общей численности (в) и биомассе (г).

**Рис. 2.4.43.** Вертикальное распределение зоопланктона на ст. 4 в октябре 2014 г.: число видов (а), численность ( $N$ , тыс. экз./м<sup>3</sup>) и биомасса ( $B$ , г/м<sup>3</sup>) (б), соотношение таксономических групп зоопланктонов в общей численности (в) и биомассе (г).

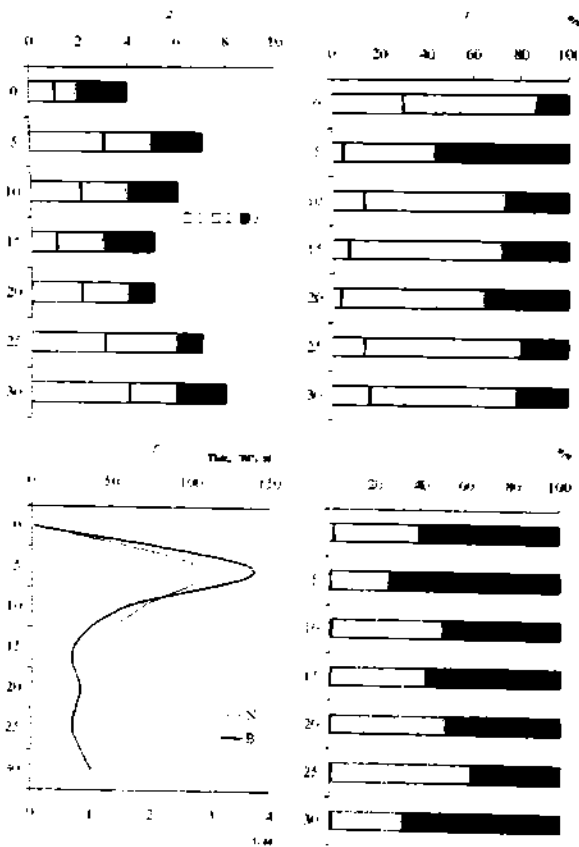
В оба года изучения наибольшие значения численности и биомассы обнаружены на глубине 10 м (рис. 2.4.42 б, 2.4.43 б). Основу численности и в 2013 и в 2014 гг. составляли веслоногие ракообразные (рис. 2.4.42 в, 2.4.43 в). По биомассе в 2013 г. в слое 0–20 м, а также на глубине 50 м преобладали ветвистоусые рачки, на 30 и 60 м — веслоногие (рис. 2.4.42 г); в 2014 г. *Copepoda* доминировали только в поверхностном

слое, на остальных горизонтах — ветвистоусые (рис. 2.4.43 з). Осенью значительно снижалась биомасса и доля в общей биомассе *Daphnia hyalina*, увеличивалась — “*Diaphanosoma brachyurum*”, хотя максимальные величины принадлежали *Daphnia magna* (табл. 2.4.16).

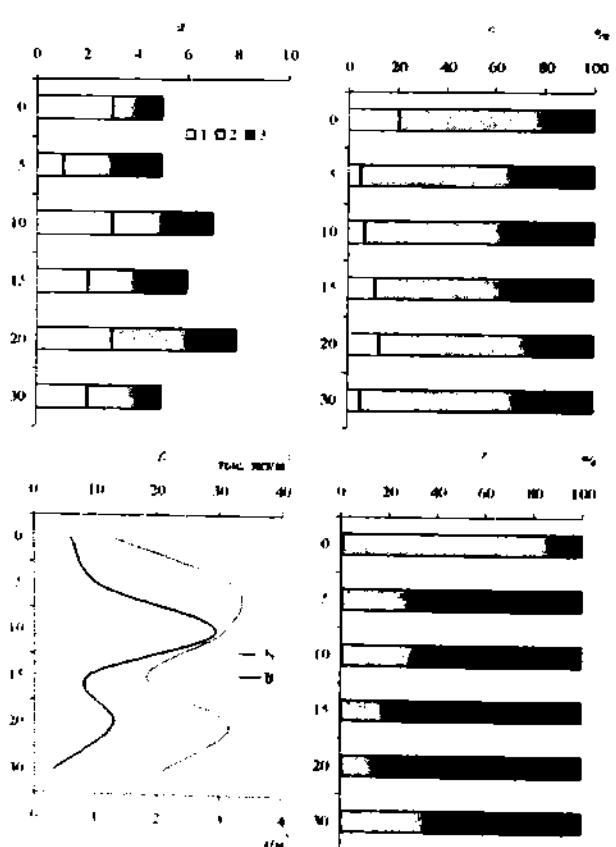
**Таблица 2.4.16.** Вертикальное распределение биомассы (В, г/м<sup>3</sup>) и доли в общей биомассе (% от общей В%) ведущих видов Cladocera на ст. 4 в октябре 2013 и 2014 гг.

Глубина, м	2013						2014					
	В, г/м <sup>3</sup>			% от общей В%			В, г/м <sup>3</sup>			% от общей В%		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III
0	0.00	0.08	0.00	0.0	55.8	0.0	0.00	0.23	0.00	0.0	89.5	0.0
10	0.00	0.81	9.00	0.0	7.1	78.8	0.25	0.31	6.25	3.6	4.4	90.0
20	0.00	0.18	0.10	0.0	47.0	25.2	0.09	0.32	5.21	1.6	5.6	91.1
30	0.07	0.09	0.00	18.8	25.7	0.0	0.00	0.04	0.00	0.0	4.0	95.2
40	—	—	—	—	—	—	0.00	0.17	0.00	0.0	65.3	0.0
50	0.00	0.89	0.07	0.0	72.4	5.4	0.00	0.02	0.00	0.0	35.2	0.0
60	0.00	0.31	0.00	0.0	8.7	0.0	0.00	0.09	0.00	0.0	46.6	0.0

В Большом Севане на ст. 22 в 2013 г. температура воды в слое 0–20 м была 14.6–14.1°C, а с 25 м и до дна — 7.8°C; в 2014 г. в слое 0–20 м температура составляла 13.9–13.5°C, на горизонте ~ 25 м снижалась до 9.2°C. Максимальное число видов было приурочено к придонному слою (2013 г.), а также глубине 20 м (2014 г.) (рис. 2.4.44 а, 2.4.45 а).



**Рис. 2.4.44.** Вертикальное распределение зоопланктона на ст. 22 в октябре 2013 г.: число видов (а), численность (N, тыс. экз./м<sup>3</sup>) и биомасса (В, г/м<sup>3</sup>) (б), соотношение таксономических групп зоопланктеров в общей численности (в) и биомассе (г).



**Рис. 2.4.45.** Вертикальное распределение зоопланктона на ст. 22 в октябре 2014 г.: число видов (а), численность (N, тыс. экз./м<sup>3</sup>) и биомасса (В, г/м<sup>3</sup>) (б), соотношение таксономических групп зоопланктеров в общей численности (в) и биомассе (г).

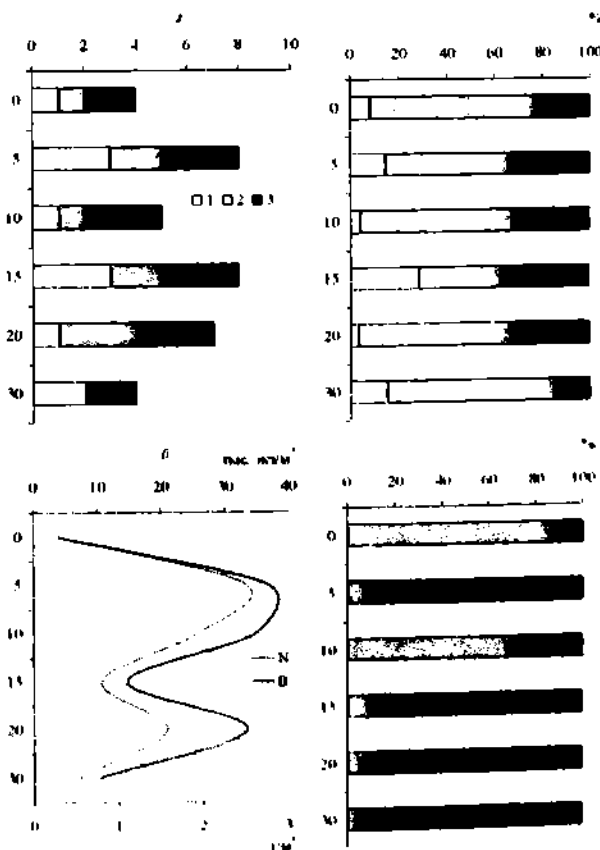


Максимальная численность и биомасса в 2013 г. наблюдалась на глубине 5 м (рис. 2.4.44 б), в 2014 г. — 10 м (рис. 2.4.45 б), где отмечалась наибольшая доля ветвистоусых ракообразных в общей численности зоопланктона (рис. 2.4.44 в, 2.4.45 в). Нужно сказать, что и здесь, как на ст. 22, на глубине 20 м отмечено повышение численности и биомассы зоопланктона. Основу биомассы в 2013 г. на глубинах 0, 5, 15 и 30 м составляли Cladocera, на 10 и 25 м — Copepoda (рис. 2.4.44 г); в 2014 г. веслоногие преобладали лишь в поверхностном слое (рис. 2.4.45 г). В 2013 и 2014 гг. на данном участке не обнаруживалась *Daphnia hyalina* и значительной была биомасса и доля в общей биомассе зоопланктона "*Diaphanosoma brachyurum*" (табл. 2.4.17).

**Таблица 2.4.17.** Вертикальное распределение биомассы (В, г/м<sup>3</sup>) и доли в общей биомассе (% от общей В%) ведущих видов Cladocera на ст. 22 в октябре 2013 и 2014 гг.

Глубина, м	2013						2014					
	В, г/м <sup>3</sup>			% от общей В%			В, г/м <sup>3</sup>			% от общей В%		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III
0	0.00	0.02	0.00	0.0	57.8	0.0	0.00	0.08	0.00	0.0	13.4	0.0
5	0.00	2.61	0.12	0.0	70.4	3.2	0.00	0.44	0.31	0.0	41.9	30.0
10	0.00	0.73	0.04	0.0	48.0	2.4	0.00	0.45	1.59	0.0	15.2	54.3
15	0.00	0.21	0.19	0.0	30.5	27.3	0.00	0.27	0.42	0.0	31.9	49.3
20	0.00	0.40	0.00	0.0	49.3	0.0	0.00	0.30	0.80	0.0	23.3	62.0
25	0.00	0.26	0.00	0.0	38.4	0.0	—	—	—	—	—	—
30	0.00	0.23	0.45	0.0	23.3	44.2	0.00	0.20	0.00	0.0	64.9	0.0

На ст. 24 в 2014 г. температура воды в слое 0–15 м составляла 13.1–12.9°C, на горизонте 20 м она снижалась до 8.3°C, а у дна была 8.0°C. Максимальное число видов регистрировалось на глубине 5 и 15 м, где в наибольшей степени были представлены коловратки (рис. 2.4.46 а).



**Рис. 2.4.46.** Вертикальное распределение зоопланктона на ст. 24 в октябре 2014 г.: число видов (а), численность (N, тыс. экз./м<sup>3</sup>) и биомасса (B, г/м<sup>3</sup>) (б), соотношение таксономических групп зоопланктона в общей численности (в) и биомассе (г).

Наблюдалось два пика численности и биомассы зоопланктона: на глубине 5 и 20 м (рис. 2.4.46 б). Основу численности формировали веслоногие ракообразные (рис. 2.4.46 в), по биомассе первенствовали ветвистоусые рачки, лишь в поверхностном слое и на глубине 10 м доминировали веслоногие (рис. 2.4.46 з). Максимальная биомасса *Daphnia hyalina* отмечена на глубине 20 м, "*Diaphanosoma brachyurum*" — 5 и 10 м, *Daphnia magna* — 5 и 20 м, при этом наибольшую долю в общей биомассе на всех горизонтах, за исключением поверхностного слоя, составляла *D. magna* (табл. 2.4.18).

Таблица 2.4.18. Вертикальное распределение биомассы (В, г/м³) и доли в общей биомассе (% от общей В%) ведущих видов Cladocera на ст. 24 в октябре 2014 г.

Глубина, м	В, г/м³			% от общей В%		
	I	II	III	I	II	III
0	0.02	0.02	0.00	7.3	6.7	0.0
5	0.03	0.36	2.17	1.2	13.2	78.6
10	0.09	0.31	0.42	3.5	11.7	16.0
15	0.05	0.13	0.83	4.2	11.4	75.8
20	0.14	0.22	1.99	5.5	8.8	79.2
30	0.00	0.02	0.71	0.0	2.6	92.8

В целом вертикальное распределение зоопланктона практически повторяло картину, которая наблюдалась в аналогичные сезоны в период низкого уровня воды (1976–1977 гг.) (Никогосян, 1985; Симонян, 1991) и в начале его повышения (2005–2010 гг.) (Крылов и др., 2010): наиболее количественно богатые скопления были характерны для нижней границы эпилимниона. Однако если ранее основу биомассы зоопланктона практически на всех горизонтах составляли Calanoida, Cyclopoida, *Daphnia hyalina* (1976–1977 гг. и в июле 2007 г.), а также "*Diaphanosoma brachyurum*" (октябрь 2005–2009 гг.), то 2011–2014 гг. основу биомассы на большинстве горизонтов (за исключением, чаще всего, поверхностного слоя) формировала *Daphnia magna*. Необходимо отметить, что среди двух других видов Cladocera, как и 2005–2009 гг. в июле преобладала *D. hyalina*, а в октябре — "*Diaphanosoma brachyurum*".

#### 2.4.5. ТОКСИКОЗЫ МАССОВЫХ ВИДОВ CLADOCERA\*

Выявление и оценка степени тяжести токсикозов дают дополнительные сведения, нужные для характеристики состояния экосистемы водоема. Один из показателей токсикоза Cladocera — отек раковинки, который в наше время в водах России стал обычным явлением. Вероятно, и в водах других стран он широко распространен, т.к. имеются сведения (Omair et al., 1999, 2001), дающие основание предполагать, что отеком раковинки страдают Cladocera в Великих озерах Сев. Америки.

Отек — это избыточное накопление жидкости во внеклеточных пространствах организма. Раковинка у Cladocera, кроме *Polyphemiformis* и, вероятно, *Moinidae* и *Penilia avirostris* Dana, 1849 (Sididae), состоит из двух слоев гиподермы, наружного и внутреннего. Отек раковинки заключается в их расслоении и в заполнении пространства, образовавшегося между ними, жидкостью. Расслаиваться может участок раковинки или она вся. Впервые отек раковинки описан, по-видимому, В.А. Сергеевой (1988) у *Bosmina longispina* (O.F. Müller, 1785) (Bosminidae). В Ладужском озере

\* А. В. Макрушин

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

и Финском заливе она обнаружила у этих рачков структуру, которую назвала "крупным образованием типа опухоли". Рисунок, который приводит В.А. Сергеева, убеждает, что это — отек раковинки. Позже особи с отежной раковинкой были описаны у нескольких видов *Cladocera* в озерах Ильмень, Ладожское, в Финском и Куршском заливах, в Рыбинском, Угличском, Горьковском, Чебоксарском и Нювчимском водохранилищах, в горных озерах Западного Саяна (Красноярский край), в озерах Вологодской и Ленинградской областей, в лужах тундры (Воркутинский район) (Макрушин, 2003; Макрушин и др., 2013, 2014 а, б).

Для обнаружения отека раковинки достаточно простого осмотра *Cladocera*. Если раковинка неотечна, то у *Daphniidae*, *Sididae*, *Holopedidae*, *Chydoridae* и *Bosminidae* она обхватывает тело рачка с боков, а между спинной стороной туловища и местом соединения створок раковинки есть пространство, служащее вместилищем яиц и зародышей. Если же раковинка отежная, то у *Sididae* (фотовкладка: фото 10 А, В) и *Holopedidae* она туловище с боков не обнимает, оно обнажается. У *Daphniidae* (фотовкладка: фото 11 А–Г), *Chydoridae* и *Bosminidae*, если раковинка отежная, то туловище рачка отогнуто вперед, а пространство выводковой сумки отсутствует или сильно уменьшено. При наличии большого отека субитанные яйца у *Cladocera*, вероятно, вываливаются во внешнюю среду. Отеки раковинки легко выявляются у *Leptodora kindtii* (Focke, 1844) (*Leptodoridae*), *Limnosida frontosa* Sars, 1862 (*Sididae*), *Holopedium gibberum* Zaddach, 1848 (*Holopedidae*). Иногда они хорошо видны у представителей родов *Bosmina* (*Bosminidae*) и *Chydorus* (*Chydoridae*) (Макрушин и др., 2014 а, б). Но у видов родов *Diaphanosoma* (*Sididae*) и некоторых видов рода *Daphnia* (*Daphniidae*) рассмотреть их обычно трудно.

В оз. Севан, как следует из представленных выше материалов, *Cladocera* заняли лидирующую позицию в составе зоопланктона. В связи с этим важно провести оценку их состояния не только по количественным показателям. Ниже приведены описания токсикозов основных видов ветвистоусых ракообразных оз. Севан, выполненные при осмотре нескольких десятков особей.

У части осмотренных экземпляров *Daphnia hyalina* выводковая сумка к вынашиванию яиц была неспособна, о чем свидетельствует их неестественная поза. Их туловище было отогнуто вперед (фотовкладка: фото 11 А–В), и (или) створки раковинки были распахнуты (фотовкладка: фото 11 Г). На фото 11 (см. фотовкладка) рачок лежит дорзальной стороной тела вниз, а туловище его, если бы смотреть на него сбоку, было бы отогнуто вперед, на рисунке же оно отогнуто вверх. Если у таких рачков происходит овуляция, то яйца вываливаются во внешнюю среду. Вероятная причина того, что поза у изображенных рачков неестественная — отеки раковинки. Но рассмотреть их не удалось по двум вероятным причинам. Отек раковинки — это пузырь на ней. Внешней его оболочкой является наружный листок гиподермы раковинки, а внутренней оболочкой, обращенной внутрь выводковой сумки, — наружный ее листок. Внутренний листок гиподермы раковинки у *D. hyalina* очень нежный и легко повреждается. Он на пузыре при сборе планктона, его фиксации или при осмотре проб, вероятно, рвется, и пузырь прекращает свое существование. Второй причиной этой неудачи могло быть то, что внутренний листок гиподермы раковинки прозрачный, что делало отеки трудно различимыми. У этого вида часто была отежная спинная сторона туловища, т.е. дно выводковой сумки. Отек на ней имел вид прозрачного пузыря (на фото 11 А–В он указан стрелками). Отек дна выводковой сумки тоже мог быть причиной того, что выводковая сумка была неспособна к вынашиванию зародышей.

У некоторых особей *Daphnia magna* поза также была неестественной, створки раковинки иногда были распахнуты (фотокладка: фото 11 Г), либо туловище, как у *D. hyalina*, было отогнуто вперед. У этих особей выводковая сумка к вынашиванию зародышей была непригодна. У этого вида реже, чем у *D. hyalina*, раковинка была повреждена. Поэтому отеки на раковинке рассмотреть удалось. Иногда они захватывали всю площадь одной из створок раковинки, но чаще были меньше. Маленький отек на фото 10 Г указан стрелкой. Среди *D. magna* также встречались особи, у которых отечной было дно выводковой сумки. Эти отеки имели форму заполненного прозрачной жидкостью пузыря (фотокладка: фото 10 Б, указан стрелкой).

У части особей *Diaphanosoma brachyurum* выводковая сумка была неспособна к вынашиванию зародышей, створки раковинки с боков у этих рачков туловище не обхватывали. Туловище у них было обнажено. Его обнажение происходило из-за того, что створки раковинки были приподняты над туловищем (фотокладка: фото 10 В) или из-за того, что они были распахнуты (фотокладка: фото 10 А). Неестественное положение створок раковинки дает основание предполагать, что они у них были отечны. Но обнаружению отеков мешало то, что раковинка у *D. brachyurum* прозрачная. Она у них очень нежная и поэтому у большинства особей была смята или повреждена, что тоже мешало обнаружению на ней отеков. Утверждать с уверенностью об отеке раковинки можно было лишь в тех случаях, когда раковинка расслоилась вся, но при условии, если она при этом была цела и не смята. У таких рачков раковинка имела форму шара (фотокладка: фото 10 В). Такую форму она принимала из-за того, что пространство между расслоившимися слоями гиподермы заполнялось жидкостью, и внутренний листок гиподермы из-за этого выпячивался из створок раковинки. На этом шаре иногда можно было рассмотреть указанную стрелкой бороздку (фотокладка: фото 10 В). Она до расслоения раковинки была краем ее створок. Эта бороздка делила шар на две половинки. Оболочкой передней его половинки был наружный слой гиподермы створок раковинки, оболочкой задней — внутренний.

Полученные данные свидетельствуют, что у некоторых особей массовых видов ветвистоусых ракообразных планктона оз. Севан имеются признаки токсикоза. Очевидно, что в дальнейшем необходимо проведение специальных исследований.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В 2011–2014 гг. в структуре зоопланктона оз. Севан произошли значительные изменения по сравнению с показателями, зарегистрированными в начальный период работы совместной Российско-Армянской экспедиции (2005–2009 гг.). В первую очередь это касается увеличения видового богатства: в 2011–2014 гг. в составе зоопланктона оз. Севан обнаружено 64 вида беспозвоночных (52 вида без учета видов в образовавшемся полуотшнурованном ветланде-спутнике “Новое озеро” в районе МС, где формировался специфичный видовой состав), в то время как в 2005–2009 гг. было зарегистрировано 35 видов (Крылов и др., 2010). Как и в 2005–2009 гг., в акватории БС число видов было незначительно больше, чем в МС. На акватории МС и БС в наибольшей степени количество видов увеличивалось на станциях глубиной около 7 м, т.е. на участках, которые в предыдущий период изучения имели глубины 2–3 м и отличались наибольшим видовым богатством (Крылов и др., 2010).

По коэффициенту трофности (Мягметс, 1980) оз. Севан в целом и отдельно акватории МС и БС соответствовали эвтрофным водам, как и в 2005–2009 гг., однако величины коэффициента снизились. Отдельно необходимо отметить, что структура зоопланктона на мелководьях, формирующихся в результате повышения уровня воды оз. Севан, определяется типологией участков. Наиболее проблемные зоны, харак-

теризующиеся развитием видов-индикаторов эвтрофных вод и высокими величинами коэффициента трофности, возникают в защищенных участках, затопивших сушу с богатой наземной растительностью (Айрапетян и др., 2014 а, б; Крылов и др., 2013). Однако, как и в 2005–2009 гг. (Косолапова, 2010; Крылов и др., 2010), затопленные почвы относительно быстро трансформировались и через 1–2 года из состава зоопланктона большинства участков исчезали виды-индикаторы эвтрофирования, снижалось обилие Rotifera, основу сообществ составляли Copepoda.

По сравнению с первым этапом исследований на всех участках водоема регистрировалось изменение количественных показателей зоопланктона. В июле везде сокращалось число видов коловраток; на участках глубиной 7 м и в пелагиали увеличилась численность зоопланктона (МС в среднем в 15.8 и 12.1 раз соответственно, в БС — в 10.2 и 6.5); на участках глубиной 2 м плотность зоопланктона сократилась в 2.3 раза в МС и в 1.2 раза в БС. Аналогичные изменения касались и биомассы: на станциях глубиной 2, 7 м и в пелагиали она повышалась в 1.2, 43.8 и 13.5 раз в МС соответственно, в 1.7, 14.6 и 15.8 раз — в БС. В осеннем зоопланктоне уменьшилось удельное число видов коловраток (в 1.5–2.3 раза на разных глубинах в МС и в 1.1–2.0 раза — в БС), увеличилась численность (в 3.0, 2.5 и 9.2 раза на участках с глубинами 2, 7 м и в пелагиали, и соответственно в 3.9, 7.0 и 3.7 раз — в БС) и биомасса (соответственно в 3.1, 1.5 и 26.6 раза — в МС и 5.1, 4.1 и 6.2 раза — в БС). При этом в общей биомассе сократилась доля коловраток (в МС в 1.4 раза на участке глубиной 2 м, в 10.7 — 7 м, 11.6 — в пелагиали; в БС — в 9.3, 60.6 и 18.2 раза соответственно), а также доля веслоногих ракообразных на участках глубиной 2 м и в пелагиали (соответственно в 3.3 и 5.6 раз в МС и в 3.0 и 3.1 раза в БС), но увеличилась доля ветвистых ракообразных (в МС на участках глубиной 2, 7 м и в пелагиали в 1.8, 1.7 и 2.3 раза соответственно, в БС — в 2.3, 2.9 и 2.1 раза). Столь значительные изменения количественных характеристик зоопланктона, равно как соотношения таксономических групп зоопланктеров, связано с массовым развитием *Daphnia magna*, жизнедеятельность которой — мощный средообразующий фактор, влияние которого, наряду с межгодовыми особенностями, мы рассмотрим в заключительной главе настоящей книги.

В первый период совместных Российско-Армянских исследований было отмечено, что наибольшие количественные характеристики зоопланктона регистрировались, как правило, в пелагиали водоема. Так, летом в литоральной зоне наибольшая численность и биомасса отмечались на участках глубиной 7 м, но в МС они были меньше, чем в пелагиали в 12.6 и 13.8 раза соответственно, в БС — в 2.9 и 3.8 раза. В июле 2013–2014 гг. в МС максимальная средняя численность отмечена на участках глубиной 7 м, и она была в 2.3 раза больше, чем в пелагиали, где регистрировалась несколько бóльшая (в 1.2 раза) биомасса. В пелагиали БС численность и биомасса зоопланктона были больше в 2.7 и 2.4 раза соответственно, чем в литоральной зоне. В октябре 2005–2009 гг. численность и биомасса зоопланктона в пелагиали МС были больше, чем в литоральной зоне в 2.5 и 4.3 раза, в БС — в 1.2 раза, а в 2011–2014 гг. средняя численность и биомасса зоопланктона на участках глубиной 7 м были выше, чем в пелагиали соответственно в 1.2 и 2.0 раза в МС и в 1.2 и 1.8 раза в БС.

Очевидно, что различия зоопланктона двух участков оз. Севан, как и межгодовая динамика количественных показателей сообществ, обусловлены комплексом факторов, среди которых ведущую роль играют трофические условия, а также контроль со стороны рыб. Анализ влияния этих факторов и возможная средообразующая деятельность доминирующих видов планктонных ракообразных будут рассмотрены в заключительной главе настоящей книги (см. главу 5).

#### 2.4.6. ЗООПЛАНКТОН ОСНОВНЫХ ПРИТОКОВ ОЗЕРА СЕВАН\*

Исследования зоопланктонного сообщества которого начались с 1930-х гг. прошлого столетия (Мешкова, 1953, 1962, 1975; Симонян, 1991), однако зоопланктон основных притоков, впадающих в озеро, почти не был изучен. Первые исследования некоторых притоков были проведены в 2006 г. в рамках совместной Российско-Армянской биологической экспедиции (Крылов и др., 2007).

Зоопланктон был обследован на 7 основных притоках озера (табл. 2.1.6) в августе 2010, 2012, 2013 гг. Первичный материал собирали на участках верхнего и нижнего течений. Пробы отбирались ведром, с помощью которого процеживали 30–70 л воды через планктонную сеть с размером ячеи 0.064 мм. Пробы фиксировали 4%-ным формалином, камеральную обработку проводили по общепринятой методике (Методика ..., 1975, Киселев, 1980).

В течение наших исследований было обнаружено 25 таксонов планктонных беспозвоночных (Rotifera — 11, Copepoda — 7, Cladocera — 7). Исследованные реки отличались по составу таксонов, но представители рода *Euchlanis* были самыми распространенными, они были обнаружены во всех реках (табл. 2.4.19).

Река **Дзкнагет** отличалась бедностью зоопланктона: в течение наших исследований здесь были зарегистрированы минимальные количественные показатели (табл. 2.4.20). В 2010 г. организмы в исследуемых участках отсутствовали, не считая редкие экземпляры бделлоидных коловраток. В 2012 г. только в нижнем течении отмечены экземпляры копеподитных стадий веслоногих ракообразных (табл. 2.4.19). В 2013 г. в верхнем течении реки были зарегистрированы науплиусы веслоногих, а в нижнем течении отмечено сравнительно большое разнообразие видов (табл. 2.4.19), среди которых по численности доминировали копеподиты веслоногих ракообразных (31% от общей численности), а по биомассе — *Eucyclops serrulatus* (41% от общей).

Река **Гаварагет** тоже одна из тех рек, где зоопланктон представлен малым количеством организмов. В 2010 г. в верхнем течении реки были зарегистрированы редкие экземпляры коловратки *Euchlanis dilatata* (табл. 2.4.19). Сравнительно большое количество организмов было зарегистрировано в 2013 г. в верхнем течении реки, основу которых составили коловратки за счет *Eu. dilatata* (50% в общей численности и 54% в общей биомассе).

Река **Личк** — самая короткая река, нижнее течение которого отличалось сравнительно высокими количественными и качественными показателями развития зоопланктона. В 2010 г. в верхнем течении реки была зарегистрирована лишь *Euchlanis dilatata* (табл. 2.4.19), а в нижнем течении отмечено максимальное количество видов (табл. 2.4.19). Доминировала *Euchlanis dilatata* (64% в общей численности и 92% в общей биомассе). В 2012 г. в нижнем течении реки численность и биомасса были выше, чем в 2010 г. По численности доминировали науплиусы веслоногих (50% от общей), а по биомассе — представители рода *Simocephalus* (78% от общей). 2013 г. был сравнительно благополучным для зоопланктона реки, поскольку здесь были зарегистрированы максимальные величины численности и сравнительно богатый видовой состав (табл. 2.4.19). В верхнем течении реки были зарегистрированы науплиусы и взрослые особи вида *Eucyclops serrulatus*.

\* А. О. Айрапетян

Институт гидроэкологии и ихтиологии, Научного центра зоологии и гидроэкологии НАН РА, Армения, г. Ереван, 0014, ул. П.Севака, 7, armmino@yandex.ru

**Таблица 2.4.19.** Беспозвоночные, обнаруженные в притоках оз. Севан в августе 2010 (1), 2012 (2), 2013 (3) гг.

[illegible]

\* Здесь и далее: I — верхнее течение; II — нижнее течение.

**Таблица 2.4.20.** Общая численность (в числителе, тыс. экз./м<sup>3</sup>) и биомасса (в знаменателе, г/м<sup>3</sup>) зоопланктона притоков оз. Севан

Дззнагет		Гаварагет		Личк		Аргичи		Варденис		Макенис		Масрик	
I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II
2010 г.													
0	0	0.03	0	0.13	0.47	0.78	0.23	0.17	0.48	0.1	0.8	0	0.23
0	0	0.001	0	0.01	0.1	0.49	0.01	0.001	0.13	0.01	0.1	0	0.01
2012 г.													
0	0.025	0	0	0	0.5	8.7	0.58	0	0	0	0.01	0	0.03
0	0.0003	0	0	0	0.2	147	0.02	0	0	0	0.0002	0	0.0003
2013 г.													
0.03	0.26	0.28	0	0.3	2.3	0.32	5.14	0	0	0.4	0.4	0	0.97
0.0001	0.01	0.004	0	0.01	0.1	0.01	0.09	0	0	0.002	0.01	0	0.02

По всей вероятности, последнее можно объяснить тем, что этот вид является эвритермным и выживает при температуре от 4 до 30°C (<https://hydrobiologist.wordpress.com/tag/acanthocyclops-vernalis/>), а в истоке реки температура была в пределах 5–7°C. В нижнем течении реки, благодаря благоприятным факторам среды (отсутствие течения, наличие зарослей макрофитов) было зарегистрировано 8 видов планктонных беспозвоночных, среди которых доминировали ветвистоусые ракообразные: по численности — *Chydorus sphaericus* (48.5% от общей), по биомассе — *Simocephalus vetulus* (49.7% от общей). Нужно отметить, что эта станция специфична тем, что здесь находится зона контакта речных и озерных вод.

В р. Аргичи в 2010 г. были зарегистрированы максимальные количественные характеристики зоопланктона по сравнению с остальными водотоками (табл. 2.4.20). В верхнем течении реки доминировал *Eucyclops serrulatus* (77% от общей численности и 98.8% от общей биомассы). В нижнем течении реки основу численности составил вид *Chydorus sphaericus* (43% от общей), а по биомассе — *Ch. sphaericus* и коловратка *Euchlanis dilatata* имели одинаковые доли (34% от общей).

В 2012 г. высокие значения численности и биомассы были зарегистрированы в верхнем течении реки (табл. 2.4.20), доминировали копеподиты веслоногих ракообразных (55% от общей численности и 86% от общей биомассы). В нижнем течении показатели были более низкими, а основу численности и биомассы составили коловратки *Euchlanis dilatata* (87% от общей численности и 95% от общей биомассы).

В 2013 г. в верхнем течении наблюдалось резкое сокращение количественных показателей (табл. 2.4.20), основу численности и биомассы составила *Alona rectangula* (37% от общей численности и 39% от общей биомассы). В нижнем течении были отмечены максимальные значения численности и биомассы за весь период исследований. Основу численности и биомассы здесь составляли *Euchlanis lyra* (68% от общей численности и 70% от общей биомассы).

На участке верхнего течения р. Варденис в 2010 г. по численности доминировали коловратки рода *Lecane* (80% от общей), а по биомассе — *Euchlanis dilatata* (58% от общей). В 2012 и 2013 гг. в реке были отмечены лишь единичные экземпляры бделлоидных коловраток. Последнее, по всей вероятности, связано с постройкой ГЭС в верхнем течении реки, строительство которой началось в 2010 г. (фотовкладка: фото 14).

В верхнем течении р. Макенис максимальная численность была зарегистрирована в 2013 г. (табл. 2.4.20), когда преобладала *Euchlanis dilatata* (86% от общей численности и 62% от общей биомассы). В нижнем течении реки числен-



ность и биомасса были максимальными в 2010 г., когда доминировал *Brachionus calyciflorus* (81.5 % от общей численности и 98% от общей биомассы).

В верхнем течении р. Масрик на протяжении всего периода исследований зоопланктон не был отмечен, лишь редкие экземпляры бделлоидных коловраток. В нижнем течении реки на протяжении 3-х лет отмечено увеличение численности и биомассы зоопланктона (табл. 2.4.20). В 2010 г. доминировала *Euchlanis dilatata* (43% от общей численности и 62% от общей биомассы), в 2012 г. зоопланктон был представлен только копеподитами веслоногих ракообразных, а в 2013 г. доминировала *Eu. lyra* (55% от общей численности и 50% от общей биомассы).

Таким образом, сравнительно высокое видовое богатство в период наших исследований было характерно для верхнего течения р. Аргичи и для нижнего течения р. Личк (табл. 2.4.19). Очевидно, что связано это с минимальной скоростью течения (< 0.1 м/с), а иногда даже его отсутствием, а также обилием макрофитов, что создавало наиболее благоприятные условия для развития зоопланктона. Здесь преобладали планктонные ракообразные (> 80%), в отличие от остальных станций, где основу численности и биомассы составляли коловратки (> 85%).

Минимальные количественные и качественные показатели были зарегистрированы на реках Дзкнагет и Варденис (табл. 2.4.19, 2.4.20). В верхнем течении р. Масрик и в нижнем течении р. Гаварагет организмы не зарегистрированы, присутствовали лишь единичные экземпляры представителей класса Bdelloidea Hudson, 1884 и отряда Harpacticoida G.O. Sars, 1903. Это может объясняться максимальными скоростями течения (0.18–0.2 м/с).

Таблица 2.4.21. Температура воды на исследуемых участках рек

Река	2010		2012		2013	
	I	II	I	II	I	II
Дзкнагет	12	16	13	18	14	18
Гаварагет	14	8	13	9	18	12
Личк	5	10	6	12	7	14
Аргичи	12	8	17	15.5	18	20
Варденис	10	10	16.5	17.5	16	17
Макенис	11	12	15	10	22	15
Масрик	9	11	11	15	12.5	16.5

На всех исследуемых станциях с 2010 по 2013 гг. наблюдалось увеличение количественных показателей развития зоопланктона, что может быть связано с увеличением температуры воды (табл. 2.4.21).

Таким образом,

в исследованных реках выявлено 25 таксонов планктонных беспозвоночных, большинство из которых эврибионты с высокой экологической толерантностью, индикаторы β-мезосапробных условий. Проведенные исследования показали, что зоопланктон изученных малых рек, несмотря на относительно бедную качественную и количественную представленность, чутко реагирует на изменения факторов среды, что свойственно и зоопланктону равнинных малых рек (Крылов, 2005). В данном случае решающее значение имели изменения температуры и скорости течения воды.

## ГЛАВА 3. БЕНТОС

### 3.1. МАКРОЗООБЕНТОС

#### 3.1.1. МАКРОЗООБЕНТОС ЛИТОРАЛЬНОЙ ЗОНЫ И ЗАТОПЛЕННЫХ УЧАСТКОВ ПОБЕРЕЖЬЯ ОЗЕРА СЕВАН\*

Озеро Севан вместе с частью водосборного бассейна является охраняемой природной территорией (Национальный парк “Севан”). Севан включен в список водно-болотных угодий международного значения международной Конвенции о водно-болотных угодьях, имеющих международное значение (Рамсар, 1971). После искусственного понижения уровня воды озера на 20 м в 1933–2002 гг. экосистема озера серьезно нарушилась, что привело к почти полному исчезновению прибрежных водно-болотных угодий. Восстановительные меры в течение последнего времени подняли уровень озера почти на 4 м (с 1896.32 м н.у.м. в 2002 г. до 1900.13 м н.у.м. к концу 2015 г.), в результате чего произошло затопление участков суши вдоль берега озера, появились новые и увеличились площади уже существующих прибрежных водно-болотных угодий. Многие из водоемов-спутников слились с озером, вследствие чего в озеро проникли новые виды животных (Крылов и др., 2013 а; Варданян, 2014). В сложившихся условиях не исключается продолжение процесса проникновения в озеро инвазивных видов. В этой связи мониторинг состояния литоральной зоны озера Севан и его водоемов-спутников крайне необходим.

С июня по сентябрь 2013 и 2014 гг. в рамках Российско-Армянского проекта “Планктонная трофическая сеть оз. Севан в условиях повышения уровня воды” было начато комплексное исследование биоценозов некоторых участков Малого Севана (МС) и водоема-спутника “Новое озеро”. Сбор проб макрозообентоса в “Новом озере” и на затопленных участках оз. Севан проводился с 1.5–2 м глубины, а также на близлежащих к “Новому озеру” контрольных участках литорали (глубины 2, 5, 7 м и в районе причала), сублиторали (20 м) (табл. 3.1.1). Пробы отбирали дночерпателем Петерсена с площадью захвата грунта 0.025 м<sup>2</sup> (по два подъема на каждой станции). В неглубоких местах бентос собирался скребком. Пробу промывали через сеть с размером ячеи 0.33 мм и фиксировали 4%-м формалином. Сбор и обработка материала проводились по общепринятой методике (Методика ..., 1975; AQEM, 2002). Были рассчитаны количественные показатели зообентоса, а также индекс видового разнообразия Шеннона-Винера ( $H_n$ ) и индекс сходства Чекановского-Серенсена. Исследования проводились одновременно с исследованиями зообентосного сообщества на шести стандартных полуразрезах МС и Большого Севана (БС).

Повышение уровня озера привело к тому, что небольшая старица, расположенная вблизи гостиничного комплекса “Лаванда Сити”, увеличилась в размерах и слилась с оз. Севан (фотовкладка: фото 8). Позже был построен вал и восстановлена дорога, проходящая вдоль берега озера. Таким образом, образовалось водно-болотное угодье “Новое озеро”, отделенное земляным валом от затопленных участков оз. Севан.

Всего за период исследований в пробах, взятых с 6 станций МС, расположенных недалеко от истока р. Раздан, и 2-х станций водоема-спутника “Новое озеро” был обнаружен 31 вид донных беспозвоночных. Девятнадцать таксономических

\* С. А. Акопян

Научный Центр Зоологии и Гидроэкологии, Институт гидроэкологии и ихтиологии, ул. П. Севака, 7, г. Ереван 0014, Армения, e-mail: susannahakob@gmail.ru

групп и наибольшее значение индекса видового разнообразия ( $H_N 2.40 \pm 0.14$ ) наблюдалось на тех участках берега, где затопленные здания и заборы образуют барьер для волн, и где формируются заросли макрофитов. Здесь, благодаря высокой численности сравнительно крупных моллюсков (*Lymnea stagnalis*), биомасса и численность зообентоса летом достигала соответственно значения  $140 \text{ г/м}^2$  и  $0.8 \text{ тыс. экз./м}^2$  в 2013 г. и  $410 \text{ г/м}^2$  и  $4.7 \text{ тыс. экз./м}^2$  в 2014 г. (рис. 3.1.1), что указывает на отличные кормовые условия для рыб.

Таблица 3.1.1. Краткая характеристика станций отбора проб

№	Название, координаты	Краткая характеристика
1	МС 2 м 40°33'00 с.ш. 044°59'39.9 в.д.	Малый Севан, недалеко от истока р. Раздан. Грунт – песок. Прозрачность “до дна”.
2	МС 5 м, 7 м 40°33'00.6 с.ш. 044°59'38.7 в.д.	Малый Севан, недалеко от истока р. Раздан. Грунт — заиленный песок. Прозрачность “до дна”.
3	МС 20 м 40° 32'–50.7 с.ш. 045°00'–15.8 в.д.	Малый Севан, недалеко от полуострова. Грунт — заиленный песок. В сентябре грунт имел запах сероводорода. Прозрачность 10.2 м в июне, 6 м — в августе и 7 м — в сентябре.
4	Причал, 8 м 40°33'–07.7 с.ш. 044°59'–19.9 в.д.	Район в нескольких метрах от истока р. Раздан. Густые заросли макрофитов.
5	Затопленный участок МС 40° 32'–59.6 с.ш. 044°59'–27.4 в.д.	Территория затопленного гостиничного комплекса близ истока р. Раздан. От “Нового озера” отделяет дорога, проложенная на искусственно созданном земляном валу. Дно покрыто зарослями макрофитов, крупными камнями, землей.
6	“Новое озеро”-1 40°32'–52.4 с.ш. 044°59'–29.8 в.д.	Участок водоема со стороны леса. Дно покрыто зарослями макрофитов и грубым растительным детритом.
7	“Новое озеро”-2 40°33'–003 с.ш. 044°59'–24.7 в.д.	Участок водоема со стороны дороги. Дно покрыто зарослями макрофитов и толстым слоем ила.

Следует отметить, что *Lymnea stagnalis* до середины прошлого столетия обитал на всех типах грунтов. Данный вид достигал высокого количественного развития в зоне литорали, однако в единичных количествах встречался до глубины 42 м (Фридман, 1950). В 1970-х и 1980-х гг. встречался чаще всего в заливах и бухтах от уреза воды до глубины 9 м. После 1990-х гг. обыкновенный прудовик встречался только в районе уреза воды и водоемах-спутниках. В пробах 2014 г. на затопленном участке попадались также сравнительно крупные брюхоногие моллюски *Planorbis planorbis*, биомасса и численность которых в июле составляла соответственно  $14.4 \text{ г/м}^2$  и  $0.2 \text{ тыс. экз./м}^2$ .

В летние месяцы 2013 и 2014 гг. в состав зообентоса затопленного участка входило большое количество крупных хищных беспозвоночных. Так, среди зарослей макрофитов встречались личинки стрекоз (*Enallagma cyathigerum*), водных клопов (*Sigara* sp.), жуки семейств Dytiscidae и Hydrophilidae, а также многочисленные (до  $800 \text{ экз./м}^2$ ) пиявки вида *Helobdella stagnalis* (табл. 3.1.2). В дночерпательные пробы часто попадали, прятавшиеся среди зарослей макрофитов, особи инвазивного вида рыб — чебачка. Олигохеты на данном участке были представлены видами сем. Tubificidae, а также в небольших количествах представителями сем. Naididae. Обилие

хирономид и тубифицид свидетельствует о большом количестве легкоразлагающегося органического вещества в донных отложениях. В открытых прибрежных зонах на песчаном субстрате число видов в пробе не превышало 4-х, а максимальная биомасса и численность зообентоса достигала соответственно лишь 0.8 г/м<sup>2</sup> и 0.7 тыс. экз./м<sup>2</sup> в 2013 г. и 1.6 г/м<sup>2</sup> и 0.5 тыс. экз./м<sup>2</sup> в 2014 г.

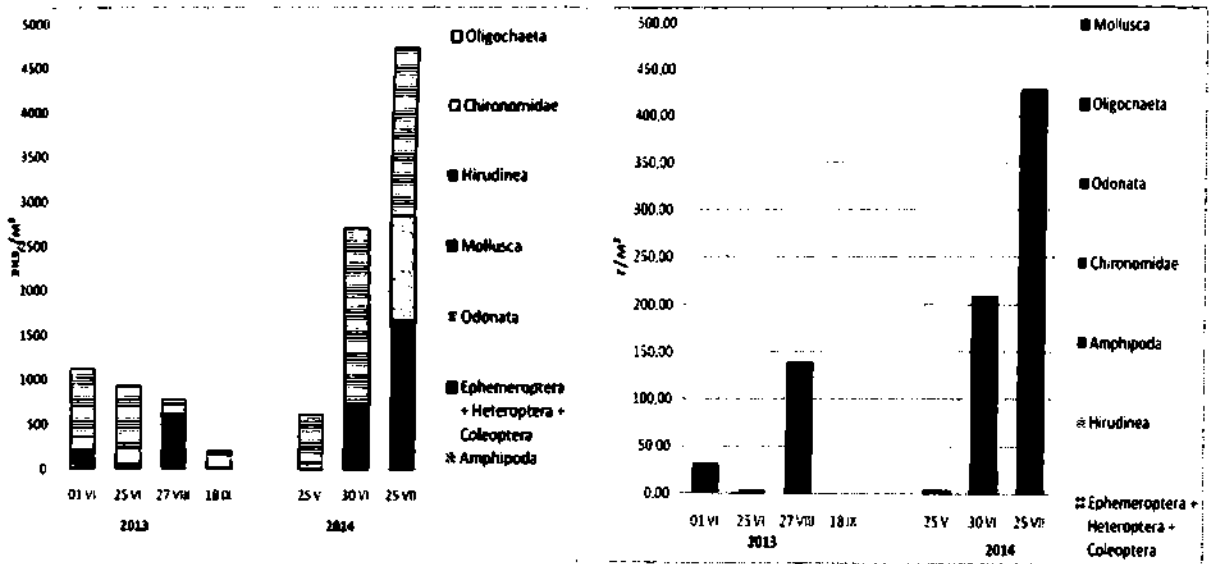


Рис. 3.1.1. Динамика численности (экз./м<sup>2</sup>) и биомассы (г/м<sup>2</sup>) зообентоса затопленного участка в 2013–2014 гг.

Таблица 3.1.2. Численность (N, экз./м<sup>2</sup>) и биомасса (B, г/м<sup>2</sup>) зообентоса затопленного участка в 2013 и 2014 гг.

Таксономическая группа	Июнь–август 2013	Сентябрь 2013	Май 2014	Июнь–июль 2014
Oligochaeta	<u>480.5</u> 0.32	<u>42.0</u> 0.04	<u>550.0</u> 0.95	<u>769.7</u> 8.29
Chironomidae	<u>148.6</u> 0.47	<u>150.0</u> 0.1	<u>50.0</u> 0.17	<u>16.0</u> 0.05
Gammarus	—	—	<u>16.7</u> 0.95	<u>5.1</u> 0.29
Hirudinea	<u>134.2</u> 0.72	—	—	<u>0.5</u> 0.001
Limnea	<u>84.3</u> 54.7	—	—	<u>169.8</u> 50.90
Planorbis	—	—	—	<u>45.7</u> 5.46
Heteroptera	<u>35.0</u> 0.10	—	—	<u>0.01</u> 0.001
Coleoptera	—	—	—	<u>0.01</u> 0.001
Ephemeroptera	<u>18.3</u> 0.06	<u>17.0</u> 0.6	—	—
Odonata	<u>4.7</u> 0.22	—	—	—
Всего	<u>905.7</u> 56.58	<u>209.0</u> 0.74	<u>616.7</u> 3.38	<u>1006.7</u> 64.99

# ОЗЕРО СЕВАН

В водно-болотном угодье “Нового озера” индекс видового разнообразия зообентоса также был достаточно высок ( $2.30 \pm 0.19$ ), а максимальная биомасса и численность зообентоса в июне 2013 г. регистрировалась на ст. 2 “Нового озера” —  $7.7 \text{ г/м}^2$  и 2.5 тыс. экз./м<sup>2</sup> соответственно (рис. 3.1.2).

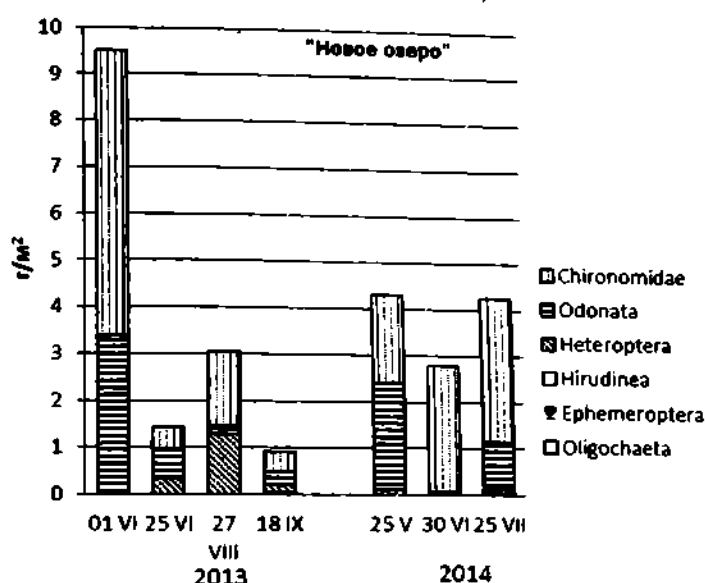


Рис. 3.1.2. Динамика биомассы (г/м<sup>2</sup>) зообентоса “Нового озера” в 2013–2014 гг.

Бентосное сообщество “Нового озера” типично для заросших макрофитами водно-болотных угодий. В “Новом озере” было обнаружено много клопов (*Sigara* sp., *Ilyocoris cimicoides*), личинок стрекоз (*Enallagma cyathigerum*, *Ischnura* sp.) и хирономид (9 видов). В пробах зообентоса исследованных участков “Нового озера” не были обнаружены моллюски, изобилующие на затопленном участке. Незначительной также была биомасса и численность олигохет (табл. 3.1.3).

Таблица 3.1.3. Численность (в числителе, экз./м<sup>2</sup>) и биомасса (в знаменателе, г/м<sup>2</sup>) зообентоса на ст. 2 “Нового озера” в 2013 и 2014 гг.

Таксономическая группа	Июнь–август 2013	Сентябрь 2013	Май 2014	Июнь–июль 2014
Oligochaeta	— —	— —	— —	<u>1.8</u> 0.02
Chironomidae	<u>832.4</u> 1.67	<u>667.0</u> 0.43	<u>567.0</u> 1.93	<u>230.4</u> 1.41
Ephemeroptera	<u>1.8</u> 0.01	— —	<u>13.0</u> 0.01	<u>3.9</u> 0.003
Odonata	<u>39.7</u> 0.84	<u>8.0</u> 0.28	<u>21.0</u> 2.27	<u>6.4</u> 0.69
Heteroptera	<u>42.4</u> 0.64	<u>125</u> 0.17	<u>8.0</u> 0.1	<u>2.4</u> 0.03
Hirudinea	— —	<u>8.0</u> 0.04	— —	— —
Всего	<u>916.3</u> 3.16	<u>808.0</u> 0.92	<u>609.0</u> 4.31	<u>245.0</u> 2.15

Зообентос на станции у причала характерен для заросших водоемов со стоячей водой: 83% от общей численности зообентоса (1.9 тыс. экз./м<sup>2</sup>) составляли тубифициды, 15% — хирономиды. На водной растительности в небольших количествах

встречались нимфы стрекоз (табл. 3.1.4). Средняя биомасса зообентоса на этой станции летом составляла 5.4 г/м<sup>2</sup>.

Таблица 3.1.4. Видовой состав макрозообентоса затопленного участка и контрольных станций оз. Севан и "Нового озера"

Виды	5	6, 7	Контрольные участки МС				
			3	1	2, 5 м	2, 7 м	4
<i>Lymnaea stagnalis</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	-	-	-	-	-
<i>Lymnaea lagotis</i> (Schränk, 1803)	+	-	-	-	-	-	-
<i>Planorbis planorbis</i> (Linnaeus 1758)	+	-	-	-	-	-	-
<i>Helobdella stagnalis</i> Linnaeus, 1758	+	+	-	-	-	-	-
<i>Tubifex tubifex</i> Müller, 1774	+	+	+	-	+	+	+
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> Claparède, 1862	+	-	-	+	-	-	-
<i>Cladotanytarsus</i> sp.	-	+	-	-	+	-	-
<i>Chironomus plumosus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	-	-	-	-
<i>Chironomus</i> sp.	+	+	-	-	-	-	+
<i>Chironomus tentans</i> Fabricius, 1805	-	+	-	-	-	-	-
<i>Cricotopus</i> sp.	+	+	-	-	-	-	-
<i>Cryptochironomus</i> sp.	-	+	-	-	-	-	-
<i>Harnischia burganadzeae</i> Tshernovskij, 1949	+	-	-	-	-	-	-
<i>Eukiefferiella</i> sp.	+	-	-	-	-	-	-
<i>Psectrocladius</i> sp.	+	+	-	-	-	-	+
<i>Procladius</i> sp.	-	-	+	-	-	-	-
<i>Micropsectra radialis</i> Goetghebuer, 1939	+	+	-	-	-	-	-
<i>Glyptotendipes</i> sp.	+	+	-	-	-	-	-
<i>Paratanytarsus</i> sp.	-	+	-	-	-	-	-
<i>Stictochironomus sticticus</i> (Fabricius, 1781)	+	+	-	-	+	-	-
<i>Cladopelma</i> sp.	-	-	-	-	+	-	-
<i>Polypedilum</i> sp.	-	+	-	-	-	-	-
Orthoclaadiinae spp.	-	+	-	-	-	-	-
<i>Caenis luctuosa</i> Burmeister, 1838	+	-	-	-	-	-	-
<i>Cleon</i> sp.	-	+	-	-	-	-	-
<i>Baetis</i> gr. <i>rhodani</i>	+	+	-	-	-	-	-
<i>Sigara</i> sp.	+	+	-	-	-	-	-
<i>Ilyocoris cimicoides</i> sp.	-	+	-	-	-	-	-
<i>Enallagma cyathigerum</i> (Charpentier, 1840)	+	+	-	-	-	-	+
<i>Ischnura</i> sp.	-	+	-	-	-	-	-
<i>Coenagrion pulchellum</i> Vander Linden, 1825	-	+	-	-	-	-	-
Число видов:	19	23	3	1	4	1	4

Примечание. Здесь и в табл. 3.1.5: "+" — вид присутствует; "-" — вид отсутствует.

На озерных контрольных станциях вблизи полуострова зообентос был представлен лишь олигохетами и хирономидами. Общая численность зообентоса на ст. МС 20 м в летние месяцы 2013 г. составила 0.27 тыс. экз./м<sup>2</sup>, биомасса — 0.65 г/м<sup>2</sup>. Количественные показатели зообентоса в 2014 г. на этой станции были намного выше (4.5 тыс. экз./м<sup>2</sup> и 14.4 г/м<sup>2</sup>). При этом от 40 до 59% от общей численности зообентоса составляли хищные хирономиды рода *Procladius*. До понижения уровня озера данный вид был доминирующим среди хирономид (Шаронов, 1951), в 1970-х и 1980-х гг. встречался на илах в диапазоне глубин 10–20 м (Островский, 1984), а в настоящее время встречается на глубинах до 40 м и глубже (Щербина, 2010 б, 2014).



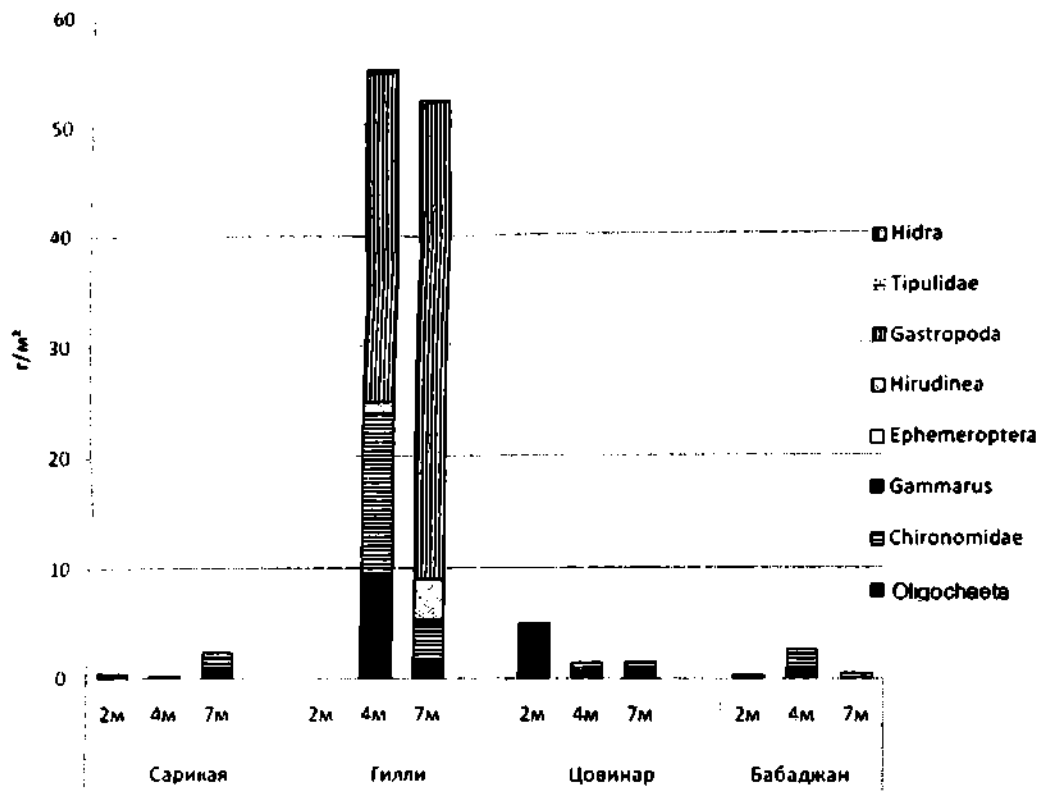


Рис. 3.1.4. Биомасса (г/м²) зообентоса литорали на четырех полуразрезах Большого Севана в июле 2011 г.

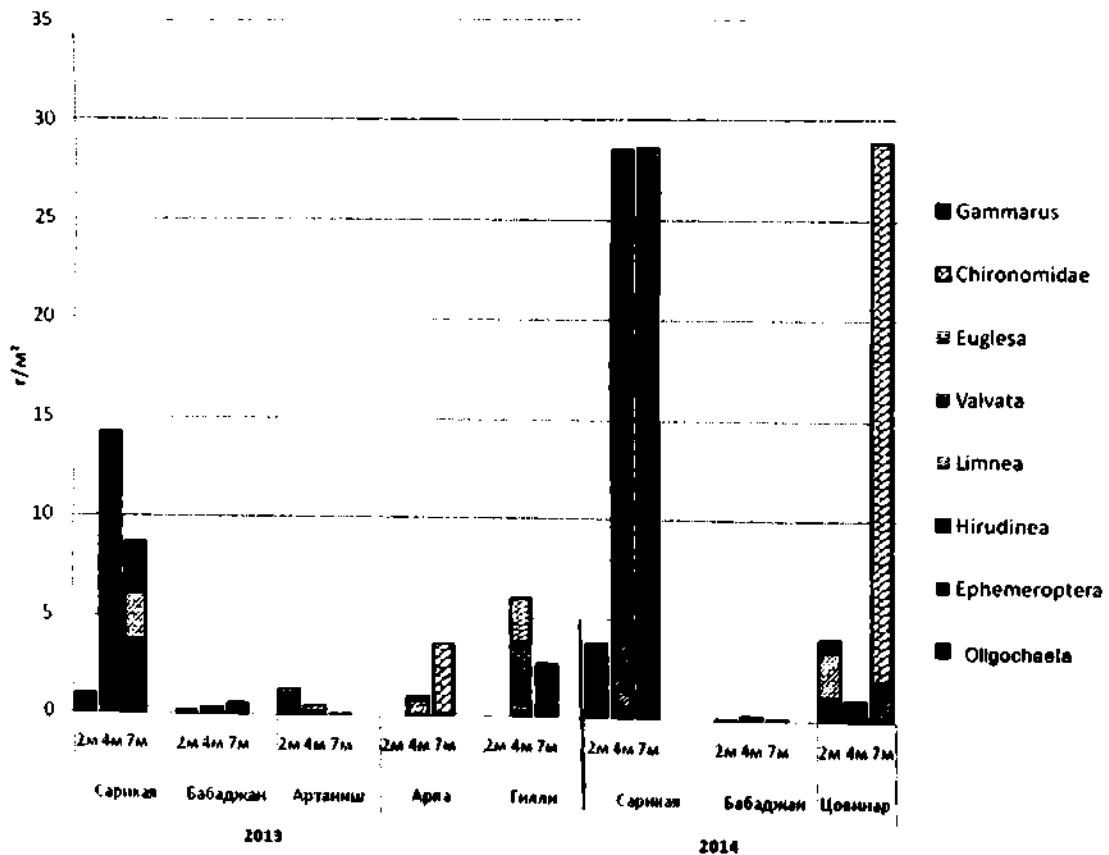


Рис. 3.1.5. Биомасса (г/м²) зообентоса литорали Большого Севана на пяти полуразрезах в июле 2013 г. и трех полуразрезах в июле 2014 г.



Следует отметить, что в пробах зообентоса оз. Севан стали встречаться виды, которые отсутствовали в озере с 80–90-х гг. прошлого века (табл. 3.1.5): пиявки *Helobdella stagnalis* и *Herpobdella octoculata* и брюхоногие моллюски — *Valvata piscinalis*. Гораздо чаще стали отмечаться гидры (*Hydra circumcincta*), которые в массовых количествах были обнаружены в зарослях хары литорали полуразрезов Шоржа и Гилли. В целом, в рамках работы Российско-Армянской экспедиции за период с 2005 по 2014 гг. был обнаружен 51 вид из 11 систематических групп разного ранга (табл. 3.1.5): гидроидные — 1, малощетинковые черви — 4, пиявки — 2, двустворчатые моллюски — 6, бокоплавы — 1, поденки — 3, ручейники — 3, жесткокрылые — 1, полужесткокрылые — 1, хирономиды — 28, стрекозы — 1.

Таблица 3.1.5. Видовой состав макрозообентоса на разных глубинах оз. Севан в 2005–2014 гг.

Таксоны		Литораль (0–8 м)	Суб- литораль (8–27 м)	Профун- даль (> 27 м)
Hydrozoa	<i>Hydra circumcincta</i> Schulze, 1914	+	+	–
Oligochaeta	<i>Potamothenis alatus paravanicus</i> Poddubnaya et Pataridze	+	+	+
	<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> (Claparede)	+	+	+
	<i>Tubifex tubifex</i> Müller, 1774	–	–	–
	<i>Uncinaxis uncinata</i> (Oersted)	+	–	–
Hirudinea	<i>Helobdella stagnalis</i> Linnaeus, 1758	+	–	–
	<i>Herpobdella octoculata</i> (Linnaeus, 1758)	+	–	–
Amphipoda	<i>Gammarus lacustris</i> Sars	+	+	–
Odonata	<i>Enallagma cyathigerum</i> Charpentier, 1840	+	–	–
Ephemeroptera	<i>Caenis horaria</i> (Linnaeus)*	+	–	–
	<i>C. luctuosa</i> Burmeister, 1838	+	–	–
	<i>Baetis</i> gr. <i>rhodani</i>	+	–	–
Chironomidae	<i>Procladius choreus</i> (Meigen, 1804)*	+	+	+
	<i>P. culiciformis</i> (Linnaeus, 1767)*	+	+	+
	<i>Acricotopus lucens</i> (Zetterstedt, 1850)	+	–	–
	<i>Cricotopus sylvestris</i> (Fabricius, 1794)	+	–	–
	<i>Orthocladius oblidens</i> (Walker)*	+	–	–
	<i>Psectrocladius barbimanus</i> Edwards	+	–	–
	<i>P. septentrionalis</i> Tshernovskij, 1949*	+	–	–
	<i>P. simulans</i> Johannsen, 1937*	+	–	–
	<i>P. sordidellus</i> (Zetterstedt)*	+	–	–
	<i>Chironomus markosjani</i> Shilova	+	+	+
	<i>Ch. pilicornis</i> (Fabricius, 1787)*	–	+	–
	<i>Ch. plumosus</i> (Linnaeus)	+	+	–
	<i>Cladopelma armeniacus</i> Tshernovskij, 1949	+	+	–
	<i>Cl. edwardsi</i> Kruseman, 1933	+	–	–
	<i>Cryptochironomus redekei</i> (Kruseman)	+	–	–
	<i>C. psittacinus</i> (Meigen)	–	–	–
	<i>C. rostratus</i> Kieffer	+	–	–
	<i>Glyptotendipes barbipes</i> (Staeger, 1839)	+	–	–
	<i>Harnischia burganae</i> Tshernovskij, 1949*	+	–	–
	<i>Microchironomus tener</i> (Kieffer, 1918)*	–	+	–
	<i>Polypedilum acutum</i> Kieffer, 1915*	+	–	–
	<i>P. bicrenatum</i> Kieffer, 1921*	+	+	–
	<i>P. scalaenum</i> (Schränk, 1803)	+	+	–
	<i>Stictochironomus sticticus</i> (Fabricius, 1781)*	+	–	+

Таблица 3.1.5. (окончание)

Таксоны		Литораль (0–8 м)	Суб- литораль (8–27 м)	Профун- даль (> 27 м)
Chironomidae	<i>Cladotanytarsus atridorsum</i> Kieffer, 1924*	+	–	–
	<i>C. pallidus</i> Kieffer, 1922*	–	–	–
	<i>Paratanytarsus inopertus</i> (Walker, 1856)	+	–	–
	<i>Tanytarsus gracilentus</i> (Holmgren, 1883)*	+	+	+
	<i>T. sevanicus</i> Tshernovskij, 1949	+	+	+
Trichoptera	<i>Psychomyia pusilla shelkovnikovi</i> (Martynov, 1925)	+	–	–
	<i>Ecnomus tenellus</i> (Rambur)	+	–	–
	<i>Oxyethira costalis</i> (Curtis, 1834)*	–	+	–
Heteroptera	<i>Sigara</i> sp.	+	–	–
Coleoptera	<i>Elmis aenea</i> (Müller, 1806)	+	–	–
Mollusca	<i>Euglesa casertana</i> (Poli)	–	+	–
	<i>Eu. subtruncata</i> (Malm)	–	–	+
	<i>Valvata piscinalis</i> (Müller, 1774)	+	–	–
	<i>Lymnaea stagnalis</i> (Linnaeus, 1758)	+	–	–
	<i>L. lagotis</i> (Schränk, 1803)	+	–	–
	<i>Planorbis planorbis</i> (Linnaeus, 1758)	+	–	–
Число видов:		44	16	9

\* Виды, впервые отмеченные в оз. Севан Г.Х. Щербиной (2010 б, 2014).

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Продолжение повышения уровня воды оз. Севан в 2010–2014 гг. привело к формированию различных биотопов на затопленных участках берега. В зависимости от наличия или отсутствия искусственной (стены и ограды затопленных гостиничных комплексов) или естественной (строение берега) защиты от прилива, на затопленных участках формируются фито- или псаммофильные сообщества макрозообентоса. Однако сходство фитофильных сообществ макрозообентоса затопленного участка берега оз. Севан и “Нового озера” не полное (индекс сходства Чекановского-Серенсена составил 0.62), несмотря на то, что сравниваемые участки разделяет лишь узкая полоса суши.

За последние 5 лет отмечено увеличение количественных показателей зообентоса в литорали оз. Севан, что является результатом продолжающегося процесса формирования зоны макрофитов. Особенно активно этот процесс протекает в районах устьев рек, приносящих биогенные элементы.

Список видов, входящих в состав макрозообентоса оз. Севан пополнился видами, обнаруженными в зоне литорали.

При условии продолжающегося повышения уровня воды озера и увеличения прозрачности воды возможно восстановление допускового уровня обильного развития макрофитов вглубь озера до глубин 15–19 м. Это приведет к увеличению доли ценных, с точки зрения кормовой базы рыб, фитофильных макробеспозвоночных в общей биомассе зообентоса.

### 3.1.2. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МАКРОЗООБЕНТОСА В РАЗНЫХ ЗОНАХ ОЗЕРА СЕВАН\*

Зообентос — одно из самых показательных сообществ гидробионтов для оценки экологического состояния водоемов. Основные структурные характеристики сообществ донных макробеспозвоночных служат хорошим, а в ряде случаев единственным гидробиологическим показателем загрязнения грунта и придонного слоя воды (Абакумов, 1977; Абакумов, Черногаева, 2001). При оценке экологического состояния водоемов и его изменений под воздействием природных и антропогенных факторов наибольшее внимание должно уделяться чувствительным таксонам зообентоса — видам-индикаторам и биотическим индексам (Семенченко, 2004). При этом наиболее надежные и значимые результаты экологических исследований водоемов могут быть получены при тщательном изучении видового состава и знании экологии обнаруженных видов. На видовой состав и обилие макробеспозвоночных в различных пресных водоемах оказывают влияние многие факторы, но наиболее значимы из них содержание кислорода, трофические условия и глубина. В озерах со стабильным уровневый режимом и широкой литоральной зоной наибольшее видовое разнообразие и количественные показатели макрозообентоса отмечены в прибрежье, наименьшие — в профундали (Щербина, 2009).

Мониторинговые исследования экосистемы оз. Севан, в том числе и донных сообществ, начаты в конце XIX в. (цит. по: Фридман, 1950). Ранее (Акопян, Джендереджян, 2010) в оз. Севан было выделено 6 периодов: 1928–1948 гг. — малопродуктивный с биомассой  $\sim 4$  г/м<sup>2</sup>, что по классификации ГосНИОРХ (Пидгайко и др., 1968) соответствует средnekормному водоему; 1955–1971 гг. — высокопродуктивный со средней биомассой  $\sim 11$  г/м<sup>2</sup>, что соответствует высококормному водоему; 1976–1980 гг. — высокопродуктивный со средней биомассой  $\sim 31$  г/м<sup>2</sup>, что соответствует весьма высококормному водоему. В последующие 30 лет биомасса постепенно понижалась от  $\sim 18$  г/м<sup>2</sup> в 1981–1985 гг. до  $\sim 10$  г/м<sup>2</sup> в 2004–2009 гг., что соответствовало высококормному водоему. Причем, период с 1948 по 1976–1980 гг. основу биомассы макрозообентоса оз. Севан составляли хирономиды, а последующие 30 лет биомасса уменьшилась почти в 2 раза и доминирующей группой стали олигохеты (59–77%), доля хирономид не превышала 27% (Акопян, Джендереджян, 2010; Акопян и др., 2007).

В настоящем разделе будет представлен список фауны макрозообентоса оз. Севан в октябре 2006, 2007 и 2010 гг. и выявлено горизонтальное распределение донных макробеспозвоночных.

Макрозообентос собран в оз. Севан на шести полуразрезах в период повышения уровня воды в водоеме (рис. 3.1.6), по три в Большом Севане (Сари-Кая (Норатус), Бабаджан (Цапатах) и Цовинар) и Малом Севане (Модельный (Чкаловка), Гюней (Голубой Севан) и Шоржа) на глубинах от 4 до 62 м. Весь исследованный участок разделен на зоны: литораль с глубинами до 10 м, сублитораль — 12–20 м и профундаль —  $>20$  м. Пробы отбирали дночерпателем Петерсена (площадь захвата грунта 0.025 м<sup>2</sup>) по два подъема на каждой станции. Грунт промывали через мельничный газ с размером ячеек 200 мкм. Животных из проб выбирали живыми и фиксировали 8%-ным формалином и 70%-ным спиртом. Камеральную обработку со-

\* Г. Х. Щербина

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

бранного материала проводили по общепринятой методике (Методика изучения ..., 1975) с некоторыми дополнениями (Щербина, 1993). В 2006 г. собрано и обработано 10 проб макрозообентоса в 2007 и 2010 гг. — 17 и 33 пробы соответственно. Для идентификации личинок хирономид собирали имаго. В 2006 г. сбор комаров проводили энтомологическим сачком, в 2007 и 2010 — сачком и привлечением на свет. Имаго фиксировали в жидкости Удеманса и обрабатывали согласно существующей методике (Шилова, 1976).

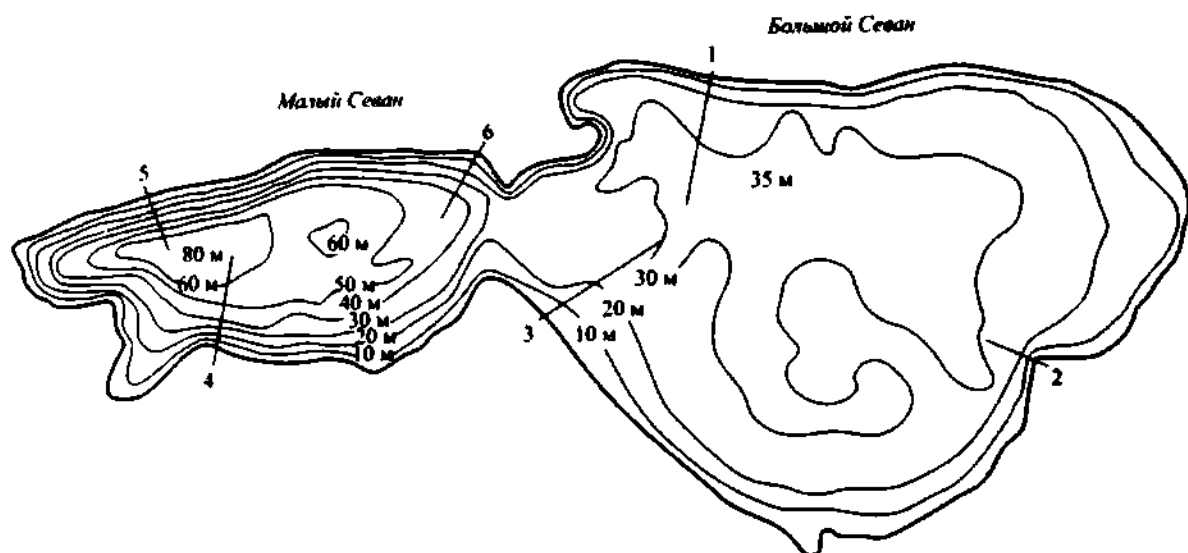


Рис. 3.1.6. Расположение стандартных полуразрезов оз. Севан: 1 — Бабаджан, 2 — Цовинар, 3 — Сари\_Кая, 4 — Модельный, 5 — Гюней, 6 — Шоржа.

При определении кормности водоема использовали классификацию, разработанную в ГосНИОРХе (Пидгайко и др., 1968), согласно которой водоемы с биомассой  $< 3 \text{ г/м}^2$  относятся к малокормным, 3–5 — среднекормным, 5–8 — выше среднекормным, 8–15 — высококормным и  $> 15 \text{ г/м}^2$  — весьма высококормным. Идентификацию макробеспозвоночных проводили по определителям (Черновский, 1949; Панкратова, 1970, 1977, 1983; Шилова, 1976; Определитель пресноводных ..., 1977; Wiederholm, 1983, 1986). При расчете средневзвешенной биомассы макрозообентоса в Малом и Большом Севане использовали величины площади глубин озера, приведенные в работе (Современное состояние ..., 1979). Состояние макрозообентоса оценивали по количеству видов, биомассе, численности, доле основных таксономических групп по биомассе и численности, величине индекса видового разнообразия Шеннона, рассчитанного по численности и биомассе.

В составе макрозообентоса оз. Севан в октябре 2006, 2007 и 2010 гг. обнаружено 38 видов, из них наиболее разнообразно представлены личинки и куколки хирономид (27 видов, или 71%). Близкие значения доли хирономид от общего видового состава (67%) были получены и для высокогорных озер Монголии (Щербина, Аюшсурен, 2007). В 2006 г. отмечено 10 видов донных макробеспозвоночных, в 2007 и 2010 гг. — 27 и 32 вида соответственно (табл. 3.1.6). Минимальное число обнаруженных видов в 2006 г. связано с отбором небольшого числа проб — 10, в то время как в 2007 и 2010 гг. их число составляло 17 и 33 соответственно. Максимальное видовое богатство (33 вида) зарегистрировано в литорали оз. Севан, в сублиторали и профундали — 12 и 15 видов соответственно. Из 38 видов донных макробеспозвоночных оз. Севан 14 видов (~ 37%) зарегистрировано в озере впервые.

Наибольшее число новых видов (11) выявлено среди хирономид, что является следствием развития современной систематики этой группы (наличием определителей по водным стадиям их развития) и одновременным изучением фауны хирономид оз. Севан по сборам имаго.

Таблица 3.1.6. Видовой состав и частота встречаемости (%) донных макробеспозвоночных в различных зонах оз. Севан в разные годы

Вид	2006 г.			2007 г.			2010 г.		
	Л	С	П	Л	С	П	Л	С	П
Тип Coelenterata									
Класс Hydrozoa									
<i>Hydra circumcincta</i> Schulze	—	—	—	—	—	14	—	—	—
Тип Mollusca									
<i>Euglesa casertana</i> (Poli)	—	100	33	—	—	14	—	30	40
<i>Pseudeupera subtruncata</i> (Malm)	—	—	—	—	—	43	—	—	—
Тип Annelides									
Класс Oligochaeta									
* <i>Uncinatis uncinata</i> (Oersted)	—	—	—	25	—	—	38	—	—
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> (Claparede)	—	—	—	13	50	14	54	10	10
<i>Potamothenis alatus paravanicus</i> Poddubnaya et Pataridze	100	100	67	100	100	100	92	90	90
<i>Rhyacodrilus pectinatus</i> Svetlov	—	—	—	—	—	—	8	—	10
<i>Tubifex tubifex</i> (Müller)	—	—	—	—	—	—	15	—	—
Тип Arthropoda									
Класс Insecta									
Отр. Ephemeroptera									
* <i>Caenis horaria</i> (Linneus)	67	—	—	50	—	—	46	—	—
Отр. Trichoptera									
* <i>Oxyethira costalis</i> Curtis	—	—	—	—	50	—	—	—	—
<i>Ecnomus tenellus</i> (Rambur)	—	—	—	—	—	—	8	—	—
Отр. Diptera									
Сем. Chironomidae									
* <i>Procladius choreus</i> Meigen	100	100	—	13	50	29	31	70	10
* <i>P. culiciformis</i> (Meigen)	—	—	—	13	50	29	77	60	30
<i>Acricotopus lucens</i> (Zetterstedt)	—	—	—	—	—	—	8	—	—
<i>Cricotopus sylvestris</i> (Fabricius)	—	—	—	25	—	—	—	—	—
<i>Orthocladius oblidens</i> (Walker)	—	—	—	—	—	—	8	—	—
<i>Psectrocladius barbimanus</i> Edwards	33	—	—	—	—	—	31	—	—
* <i>P. septentrionalis</i> Tshernovskij	—	—	—	—	—	—	8	—	—
* <i>P. simulans</i> Johannsen	—	—	—	—	—	—	8	—	—
<i>Chironomus markosjani</i> Shilova	—	100	67	13	—	29	15	50	70
* <i>Ch. pilicornis</i> Fabricius	—	—	—	—	—	—	—	10	—
<i>Ch. plumosus</i> Linneus	33	—	—	13	50	—	—	10	—
<i>Cladopelma armeniacus</i> Tshernovskij	—	—	—	38	—	14	54	—	—
<i>C. edwardsi</i> Kruseman	—	—	—	10	—	—	—	—	—
<i>Cryptochironomus redekei</i> Kruseman	—	—	—	40	—	—	15	—	—
<i>C. rostratus</i> Kieffer	—	—	—	13	—	—	15	—	—
<i>Glyptotendipes barbipes</i> Staeger	—	—	—	—	—	—	15	—	—
* <i>Harnischia burganae</i> Tshernovskij	—	—	—	13	—	—	—	—	—
* <i>Microchironomus tener</i> (Kieffer)	—	—	—	—	—	—	8	—	—
<i>Polypedilum acutum</i> Kieffer	—	—	—	25	—	—	23	—	—
<i>P. bicrenatum</i> Kieffer	67	—	—	25	—	—	31	—	—

Таблица 3.1.6. (продолжение)

Таксон	2006			2007 г.			2010 г.		
	Л	С	П	Л	С	П	Л	С	П
* <i>P. scalaenum</i> Schrank	—	—	—	75	—	14	15	—	—
* <i>Stictochironomus sticticus</i> (Fabricius)	—	—	—	38	—	—	15	—	10
<i>Cladotanytarsus atridorsum</i> Kieffer	67	—	—	63	—	—	15	—	—
* <i>C. pallidus</i> Kieffer	—	—	—	—	—	—	15	—	—
<i>Paratanytarsus inopertus</i> Walker	—	—	—	25	—	—	15	—	—
* <i>Tanytarsus gracilentus</i> (Holmgren)	—	—	—	—	—	14	8	20	10
<i>T. sevanicus</i> Tshernovskij	33	100	—	38	—	29	62	20	20
Всего видов	9	5	3	22	6	12	29	10	10

Примечание. Здесь и в табл. 3.1.7: Л — литораль, С — сублитораль, П — профундаль; “\*” — виды, новые для фауны макрозообентоса оз. Севан.

Большинство видов (21) обнаружены только в литорали водоема, во всех зонах отмечено лишь 7 видов: *Potamothenix alatus paravanicus*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Procladius choreus*, *P. culiciformis*, *Chironomus markosjani*, *Tanytarsus sevanicus* и *T. gracilentus* (табл. 3.1.6). Все перечисленные выше виды доминируют в различных зонах оз. Севан как по частоте встречаемости, так и по количественному развитию.

Наибольшая частота встречаемости (90–100%) отмечена у олигохеты *Potamothenix alatus paravanicus*. Среди хирономид в различных зонах оз. Севан часто (50–77%) встречались *Procladius choreus*, *P. culiciformis*, *Chironomus markosjani*, *Ch. plumosus*, *Cladopelma armeniacus*, *Polypedilum scalaenum*, *Cladotanytarsus atridorsum* и *Tanytarsus sevanicus* (табл. 3.1.6). Среди других макробеспозвоночных в литорали озера по частоте встречаемости лидировали поденка *Caenis horaria* (46–50%) и олигохета *Limnodrilus hoffmeisteri* (54%).

В 2010 г. наибольшее число видов в составе макрозообентоса было в литорали Большого (29) и Малого Севана (20). Максимальное значение индекса видового разнообразия Шеннона отмечено в литорали водоема, где оно в 1.5–2 раза выше, чем в сублиторали и профундали (табл. 3.1.7). Это связано с тем, что по мере увеличения глубины и толщины иловых отложений возрастает роль доминирующих видов, на долю которых приходится от 60 до 100% общей биомассы макрозообентоса. По сравнению с концом 30–40-х гг. прошлого века (Фридман, 1950; Шаронов, 1951) доминирующие в составе макрозообентоса озера виды оставались прежними.

В 2010 г. биомасса макрозообентоса в литорали Большого и Малого Севана различалась незначительно, в то время как в сублиторали Большого Севана она была почти на порядок выше, чем в Малом Севане. В Большом Севане биомасса макрозообентоса профундали несколько превышала таковую в Малом Севане за счет более высокой доли хирономид (табл. 3.1.7). Следует отметить, что в 2006 г. средняя биомасса макрозообентоса в Малом Севане была в 2 раза меньше, чем в Большом, в 2008 и 2009 гг. — в 2.2 и 2.8 раза соответственно (Акопян, Джэндереджян, 2010). В 2010 г. аналогичные различия по биомассе существенно возросли и составили 6.5 раза. Это связано с существенным ростом биомассы хирономид, в то время как таковая олигохет несколько снизилась (табл. 3.1.8).

При расчете средней по озеру биомассы основных групп макрозообентоса в различных зонах оз. Севан осенью 2010 г. выявлено, что в сублиторали доли олигохет и хирономид примерно равны, в то время как в профундали преобладали хирономиды (> 60% общей биомассы) (табл. 3.1.7). Средневзвешенная биомасса макро-

# ОЗЕРО СЕВАН

зообентоса в озере достигала 15.37 г/м<sup>2</sup>, ее основу составили хирономиды (8.83 г/м<sup>2</sup> или 57.4%) и олигохеты (6.19 г/м<sup>2</sup>, или 40.3%).

**Таблица 3.1.7.** Число видов (*S*), индекс Шеннона (*H*) и средние значения биомассы и численности макрозообентоса в различных зонах оз. Севан в октябре 2010 г.

Показатель	Большой Севан			Малый Севан			Средняя по озеру		
	Л	С	П	Л	С	П	Л	С	П
<i>S</i>	29	6	6	20	6	5	29	10	10
<i>H</i> , бит/экз.	1.73	1.00	0.73	1.79	0.85	0.81	1.76	0.93	0.77
<i>H</i> , бит/мг	1.82	1.10	0.65	1.55	0.57	0.48	1.67	0.84	0.57
Биомасса, г/м <sup>2</sup>									
Олигохеты	<u>1.32</u> 44.3	<u>9.97</u> 47.1	<u>5.87</u> 34.0	<u>1.90</u> 80.5	<u>2.60</u> 92.2	<u>7.40</u> 51.6	<u>1.43</u> 50.2	<u>8.77</u> 48.2	<u>6.30</u> 38.3
Хирономиды	<u>0.63</u> 21.3	<u>10.60</u> 50.0	<u>11.21</u> 64.8	<u>0.43</u> 18.2	<u>0.14</u> 5.0	<u>6.65</u> 46.3	<u>0.59</u> 20.7	<u>8.90</u> 48.9	<u>9.92</u> 60.3
Моллюски	0	<u>0.61</u> 2.9	<u>0.21</u> 1.2	0	0	<u>0.30</u> 2.1	0	<u>0.51</u> 2.8	<u>0.24</u> 1.4
Прочие	<u>1.02</u> 34.4	0	0	<u>0.03</u> 1.3	<u>0.08</u> 2.8	0	<u>0.83</u> 29.1	<u>0.01</u> 0.1	0
Общая	2.98	21.18	17.29	2.36	2.82	14.36	2.85	18.19	16.46
Численность, экз./м <sup>2</sup>									
Олигохеты	<u>1000</u> 23.9	<u>3720</u> 73.0	<u>2052</u> 57.8	<u>851</u> 59.2	<u>548</u> 84.6	<u>1788</u> 71.0	<u>972</u> 26.5	<u>3205</u> 73.3	<u>1977</u> 60.7
Хирономиды	<u>657</u> 15.8	<u>1220</u> 23.9	<u>1420</u> 40.0	<u>563</u> 39.2	<u>92</u> 14.2	<u>656</u> 26.0	<u>639</u> 17.5	<u>1037</u> 23.7	<u>1203</u> 37.0
Моллюски	0	<u>156</u> 3.1	<u>76</u> 2.2	0	0	<u>76</u> 3.0	0	<u>131</u> 3.0	<u>76</u> 2.3
Прочие	<u>2520</u> 60.3	0	0	<u>23</u> 1.6	<u>8</u> 1.2	0	<u>2053</u> 56.0	<u>1</u> 0.0	0
Общая	4177	5096	3548	1437	648	2520	3664	4374	3256

Примечание. Здесь и в табл. 3.1.8: над чертой биомасса и численность, под чертой — % от общей.

**Таблица 3.1.8.** Средневзвешенные значения биомассы (г/м<sup>2</sup>) основных групп макрозообентоса оз. Севан в разные периоды

Группа	1948*	1971*	1976–1980*	1981–1985*	1986–1991*	2004–2009*	2010**
Олигохеты	<u>1.98</u> 47.9	<u>3.19</u> 23.4	<u>10.55</u> 34.1	<u>10.46</u> 59.4	<u>8.16</u> 72.1	<u>7.67</u> 77.8	<u>6.19</u> 40.3
Хирономиды	<u>0.66</u> 16.0	<u>7.20</u> 52.7	<u>18.45</u> 59.7	<u>4.62</u> 26.2	<u>2.82</u> 24.9	<u>2.13</u> 21.6	<u>8.83</u> 57.4
Моллюски	<u>0.26</u> 6.3	<u>1.92</u> 14.1	<u>1.38</u> 4.5	<u>1.00</u> 5.7	<u>0.26</u> 2.3	<u>0.04</u> 0.4	<u>0.26</u> 1.7
Бокоплав	<u>0.69</u> 16.7	<u>0.78</u> 5.7	<u>0.24</u> 0.8	<u>0.07</u> 0.4	<u>0.05</u> 0.5	<u>0.01</u> 0.1	<u>0</u> 0
Прочие	<u>0.54</u> 13.1	<u>0.57</u> 4.1	<u>0.29</u> 0.9	<u>1.47</u> 8.3	<u>0.02</u> 0.2	<u>0.01</u> 0.1	<u>0.09</u> 0.6
Весь зообентос	4.13	13.66	30.91	17.62	11.31	9.86	15.37

\* Данные работы (Акопян, Джэндереджян, 2010). \*\* Собственные данные.

Сравнительный анализ численности основных групп макрозообентоса показал, что только в литорали Большого Севана преобладала группа прочие (60.3%), основу которой составляла поденка *Caenis horaria*. В остальных зонах Большого и Малого

Севана доминировали олигохеты (59.2–84.6% численности макробеспозвоночных) (табл. 3.1.2). На долю личинок хирономид приходилось от 14.2 до 40%. Средневзвешенная численность макрозообентоса оз. Севан в октябре 2010 г. равнялась 3471 экз./м<sup>2</sup> и ее основу (~ 92%) слагали олигохеты (2067 экз./м<sup>2</sup>, или 59.6%) и хирономиды (1121 экз./м<sup>2</sup>, или 32.3%).

Основу биомассы макрозообентоса сублиторали и профундали озера составляли олигохета *Potamotheix alatus paravanicus* и хирономида *Chironomus markosjani*. Средневзвешенная биомасса макрозообентоса в октябре 2010 г. была 15.37 г/м<sup>2</sup>, ее основу (~ 98%) представляли хирономиды и олигохеты, что характеризовало озеро, по классификации А.И. Григалиса (1985), как хирономидно-олигохетный водоем. Сравнительный анализ структуры биомассы макрозообентоса оз. Севан за различные периоды (табл. 3.1.3) показал, что в 70-х гг. прошлого века по биомассе доминировали личинки и куколки хирономид (~ 53–60%). С начала 80-х гг. и до 2009 г. на первое место вышли олигохеты, а доля хирономид снизилась до 22–26% (Акопян, Джендереджян, 2010). По сравнению с периодом 2004–2009 гг. средневзвешенная биомасса в оз. Севан в 2010 г. возросла более чем в 1.5 раза. Существенный рост средней биомассы хирономид в > 4 раза и рост их относительной доли осенью 2010 г., по-видимому, вызван высокой урожайностью основных видов рода *Chironomus* — *Ch. markosjani* и *Ch. plumosus*, которая во многом зависела от благоприятных погодных условий в период массового вылета имаго и отложения ими кладок (Шилова, 1976). Косвенным подтверждением данного предположения может служить структура биомассы макрозообентоса в литорали и профундали оз. Севан в 2007 и 2010 гг. (рис. 3.1.7). Размерная структура биомассы в литорали водоема по годам существенно не различалась. В оба года преобладали две группы макробеспозвоночных — олигохеты и хирономиды. В профундали озера в 2007 г. доминировали олигохеты, их биомасса в 6 раз превышала таковую хирономид. В 2010 г. на первое место вышли хирономиды, биомасса которых была в 1.5 раза больше, чем олигохет, и в 3.5 раза больше, чем хирономид в аналогичный период 2007 г. Второе косвенное подтверждение — структура биомассы макрозообентоса на одной и той же станции полуразреза Сари\_Кая в разные годы (рис. 3.1.7). В 2006 г. макрозообентос на 100% был представлен хирономидами. В 2007 г. доминировали олигохеты (~ 81%), доли хирономид и прочих групп были ничтожны. В 2010 г. ~ 84% биомассы макрозообентоса приходилось на личинок и куколок хирономид, доля олигохет снизилась до 15%.

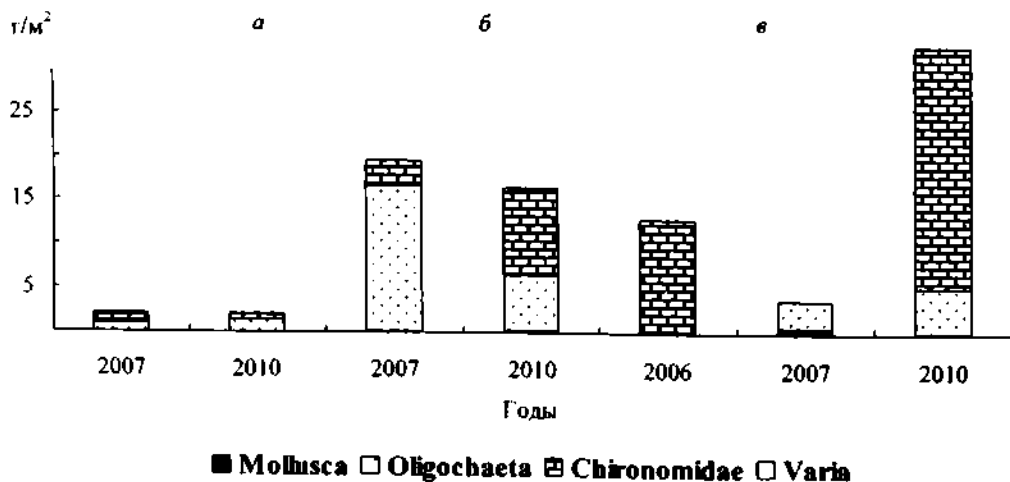


Рис. 3.1.7. Структура биомассы макрозообентоса в литорали (а), профундали (б) и на полуразрезе Сари-Кая на глубине 25 м (в) оз. Севан в разные годы.



Таким образом, от урожайности хирономид во многом зависит суммарная биомасса макрозообентоса в оз. Севан. Причем, минимальная средняя для полуразреза водоема биомасса макрозообентоса осенью 2010 г. наблюдалась там, где доминировали олигохеты, максимальная — где доля хирономид была равна или больше, чем доля олигохет (рис. 3.1.8).

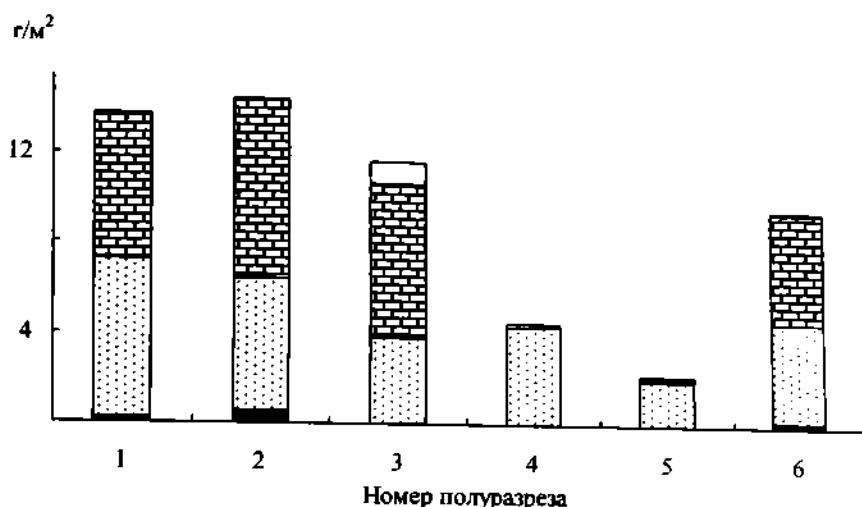


Рис. 3.1.8. Средняя биомасса макрозообентоса на различных полуразрезах оз. Севан осенью 2010 г. Номера разрезов, как на рис. 3.1.6, остальные обозначения, как на рис. 3.1.7.

Существенный рост средней биомассы хирономид в 2010 г. мог быть также вызван резким сокращением в озере численности сига (Герасимов и др., 2010), который считается основным потребителем личинок и куколок хирономид рода *Chironomus*. Это подтверждают результаты изучения питания сигов, пойманных в озере 6 октября 2010 г. В их желудках обнаружено 306–501 экз. личинок возраста IV *Ch. markosjani* и 25–78 экз. личинок возраста IV *Ch. plumosus*, 4–6 экз. личинок возраста IV рода *Procladius* и 21–42 экз. моллюсков рода *Euglesa*.

Во время экспедиции по Севану в период с 4 по 7 октября 2006 г. в Малом Севане было просмотрено содержимое желудков 10 сигов, в которых обнаружены только амфиподы *Gammarus lacustris* численностью от 50 до 269 экз. В Большом Севане питание сига просмотрено из трех различных районов. В первом районе 11 желудков сига были наполнены исключительно организмами зоопланктона. На втором участке Большого Севана пища сига (10 экз. рыб) состояла только из личинок мотыля *Chironomus markosjani* и *Ch. plumosus* численностью от 67 до 248 экз. в каждом. На третьем участке Большого Севана 10 исследованных желудков сигов были наполнены моллюсками из сем. *Pisidiidae*, численностью от 40 до 246 экз. в каждом. Лабораторная обработка моллюсков показала, что их основу составляла *Euglesa casertana*.

Таким образом, в различных районах Севана сиг питался относительно стабильной пищей, но говорить о монодоминантности питания сига преждевременно. Не исключено, что рыбы, исследованные на одном и том же участке в течение сезона, могут потреблять, в зависимости от наличия кормовых объектов, различную пищу.

По классификации ГосНИОРХа (Пидгайко и др., 1968), литораль оз. Севан в 2010 г. по биомассе макрозообентоса отнесена к малокормному участку, сублитораль и профундаль водоема — к весьма высококормным.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в результате изучения макрозообентоса в различных зонах оз. Севан осенью 2006, 2007 и 2010 гг. обнаружено 38 видов, из них 14 зарегистриро-

ваны в озере впервые. Наиболее разнообразно представлены личинки и куколки хирономид (27 видов). В прибрежной зоне озера доминировали личинки и куколки хирономид *Cladotanytarsus atridorsum*, *Stictochironomus sticticus*, *Polypedilum scalaenum* и поденка *Caenis horaria*, в сублиторали и профундали озера — олигохета *Potamothrix alatus paravanicus* и хирономида *Chironomus markosjani*. В 2010 г. (впервые за последние 30 лет) в сублиторали и профундали оз. Севан по биомассе доминировали хирономиды, доля которых ранее составляла ~ 22–26%. Смена доминирующих групп в составе макрозообентоса водоема связана с урожайностью представителей рода *Chironomus* и резким снижением численности сига — основного потребителя личинок и куколок мотыля. В отличие от озер Северо-Запада Европейской части России с широкой литоралью, в которых продуктивность профундали минимальна, в высокогорном оз. Севан наибольшая биомасса макрозообентоса отмечена в сублиторали и профундали водоема, где она в 6 раз выше, чем в литорали.

### 3.1.3. ЭКОЛОГО-ФАУНИСТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ДОННЫХ МАКРОБЕСПОЗВОНОЧНЫХ ОЗЕРА СЕВАН\*

Впервые эколого-фаунистический обзор донных макробеспозвоночных оз. Севан опубликован в работе Г.М. Фридман (1950) по материалам, собранным в 1937–1939 гг. Автором указано для макрозообентоса озера 80 видов и форм макробеспозвоночных, из которых 29 видов (> 50%) приходилось на моллюсков. Вторыми по значимости были личинки хирономид — 17 видов и форм. В период с февраля 1947 по март 1948 гг. И.П. Шаронов (1951) изучал распределение, размножение, развитие и биомассу 17 видов и форм личинок хирономид оз. Севан. В дальнейшем подробных исследований видового состава и экологии макробеспозвоночных в водоеме не проводилось.

Ниже приводится эколого-фаунистический обзор видов макробеспозвоночных оз. Севан, обнаруженных в 2006, 2007 и 2010 гг. по данным количественных проб макрозообентоса и содержимого желудков севанского сига.

#### Класс HYDROZOA

##### 1. *Hydra circumcincta* Schulze, 1914

Обнаружен на полуразреze Сари-Кая на глубине 25 м на черном иле численностью 40 экз./м<sup>2</sup>. Встречаемость в профундали 14%.

Вид известен из России и оз. Севан (Фридман, 1950; Наумов, 1960).

#### Класс BIVALVIA

##### 2. *Euglesa casertana* (Poli, 1791)

Встречаются в сублиторали (30–100%) и профундали (33–40%) водоема численностью 50–160 экз./м<sup>2</sup>. В 2007 г. в желудках 10 особей сига обнаружено от 48 до 265 экз. *E. casertana*. В 2010 г. число потребленных сигом моллюсков колебалось от 21 до 142 экз./особь.

В странах СНГ широко распространен (Жадин, 1962). На Кавказе и оз. Севан известен как *Pisidium casertanum* Poli (Фридман, 1950; Жадин, 1962).

##### 3. *Pseudeupera subtruncata* (Malm, 1855)

Обнаружены в 2007 г. в профундали озера, встречаемость 43%, численность — 20–140 экз./м<sup>2</sup>. В 2007 г. в желудках 10 особей сига обнаружено от 8 до 167 экз. моллюска.

В странах СНГ широко распространен (Жадин, 1962). На Кавказе и оз. Севан известен как *Pisidium subtruncatum* Malm (Фридман, 1950; Жадин, 1962).

#### Класс OLIGOCHAETA

##### 4. *Uncinaiis uncinata* (Oersted, 1842)

Обнаружен в литорали водоема, встречаемость в разные годы — 25–38%, численность — 20–160 экз./м<sup>2</sup>.

В странах СНГ широко распространен (Чекановская, 1962). На Кавказе известен из оз. Севан (Чекановская, 1962; Определитель ..., 1977).

##### 5. *Limnodrilus hoffmeisteri* Claparede, 1862

Отмечены во всех зонах оз. Севан, где их встречаемость колебалась от 10% в профундали до 54% в литорали, численность от 160 экз./м<sup>2</sup> в профундали и до 1400 экз./м<sup>2</sup> в литорали водоема.

В странах СНГ и на Кавказе широко распространен (Чекановская, 1962; Определитель ..., 1977).

\* Г. Х. Щербина  
Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, 152742 Ярославская обл., Некоузский р-н,  
пос. Борок, gregory@ibiw.yaroslavl.ru

6. *Potamothrix alatus paravanicus* Poddubnaya et Pataridze, 1990

Обнаружен во всех зонах озера, встречаемость в разные годы в профундали составила 67–100%, в сублиторали и литорали — 90–100 и 100% соответственно. Самый массовый среди олигохет вид в оз. Севане. Наибольшая численность (6660 экз./м<sup>2</sup>) отмечена в 2010 г. на полуразрезе Бабаджан на глубине 20 м.

Ранее указан в оз. Севан как *Hyodrilus hammoniensis* Mich. forma typica (Фридман, 1950).

7. *Rhyacodrilus pectinatus* Svetlov, 1925

Вид обнаружен в 2010 г. в литорали (на песках) и профундали (на кристаллах) водоема. Встречаемость — 8–10%, численность — 20–160 экз./м<sup>2</sup>.

Известен только из оз. Севан (Фридман, 1950).

8. *Tubifex tubifex* (Müller, 1773)

Единичные особи отмечены в 2010 г. в литорали водоема на слабо заиленных песках, встречаемость — 15%.

В странах СНГ и на Кавказе широко распространен (Чекановская, 1962; Определитель ..., 1977).

Класс CRUSTACEA

9. *Gammarus lacustris* Sars, 1863

В октябре 2006 г. в 10 обследованных желудках сига, обнаружено от 57 до 359 экз. *G. lacustris*. Ранее в оз. Севан часто встречался в бентосных пробах (Фридман, 1950). За исследуемый нами период в количественных пробах не встречался.

В странах СНГ широко распространен (Определитель ..., 1977).

Класс INSECTA

Отр. EPHEMEROPTERA

10. *Caenis horaria* Linnaeus, 1758

В массе обнаружены в литорали водоема на песчано-илистом грунте, где их встречаемость 46–67%. Максимальная численность (5740 экз./м<sup>2</sup>) отмечена на полуразрезе Сари-Кая на глубине 4 м.

В странах СНГ широко распространен (Определитель ..., 1999). Для фауны оз. Севан указывается впервые.

Отр. TRICHOPTERA

11. *Oxyethira costalis* (Curtis, 1834)

Единичные особи обнаружены в сублиторали водоема в 2007 г. на глубине 15 м, встречаемость — 50%.

В странах СНГ широко распространен (Определитель ..., 1977). Для фауны оз. Севан указывается впервые.

12. *Ecnomus tenellus* (Rambur, 1842)

Единичные особи обнаружены в 2010 г. в озере на глубине 7 м, встречаемость — 8%.

В странах СНГ широко распространен (Определитель ..., 1977).

Отр. DIPTERA

Сем. CHIRONOMIDAE

13. *Procladius choreus* (Meigen, 1804)

Личинки встречены во всех зонах водоема. Наибольшая встречаемость (50–100%) в сублиторали водоема, минимальная — в профундали (10–29%). Максимальная численность (1020 экз./м<sup>2</sup>) зарегистрирована в 2010 г. на глубине 20 м на полуразрезе Цовинар. Личинки входят в состав пищи севанского сига, у которого в желудках обнаружено от 4 до 12 экз. личинок IV-го возраста.

В странах СНГ широко распространен (Панкратова, 1977; Щербина, 2010 а). Для фауны оз. Севан указывается впервые.

**14. *Procladius culiciformis* (Linnaeus, 1767)**

Распространение как у предыдущего вида. Наибольшая встречаемость (50–70%) в сублиторали озера, минимальная (29–30%) — в профундали. Наибольшая численность (560 экз./м<sup>2</sup>) отмечена в 2007 г. на глубине 25 м на полуразрезе Шоржа. Личинки входят в состав пищи севанского сига, но в небольших количествах.

В странах СНГ широко распространен (Панкратова, 1977; Щербина, 2010 а). Для фауны оз. Севан указывается впервые.

**15. *Acricotopus lucens* (Zetterstedt, 1850)**

Единичные особи обнаружены в литорали водоема в 2010 г. на глубине 4 м на песке с известняком, встречаемость — 8%.

В странах СНГ широко распространен (Панкратова, 1970). В оз. Севан известен по имаго (Шилова, Зеленцов, 1988).

**16. *Cricotopus sylvestris* (Fabricius, 1794)**

Единичные личинки найдены в 2007 г. в литорали на глубине 2–4 м, встречаемость — 25%, численность — 20–40 экз./м<sup>2</sup>.

В странах СНГ широко распространен (Панкратова, 1970). В оз. Севан известен по имаго (Шилова, Зеленцов, 1988).

**17. *Orthocladius oblidens* (Walker, 1856)**

Личинки обнаружены на глубине 4 м, встречаемость — 15%, численность — 60–100 экз./м<sup>2</sup>. В трех желудках сегов, собранных Т.Г. Рубенян в 2005 г., найдено от 10 до 91 куколок данного вида и 10–13 личинок IV-го возраста.

В России известен из Восточной Сибири и Кольского полуострова (Панкратова, 1970). Для фауны оз. Севан указывается впервые.

**18. *Psectrocladius barbimanus* Edwards, 1929**

Единичные личинки найдены в 2007 и 2010 гг. на глубине 2–4 м, встречаемость — 31–33%, численность — 20–760 экз./м<sup>2</sup>.

В странах СНГ широко распространен (Панкратова, 1970).

**19. *Psectrocladius septentrionalis* Tshernovskij, 1949**

Единичные личинки найдены в 2010 г. на глубине 4 м, встречаемость — 8%, численность — 20–40 экз./м<sup>2</sup>.

В России известен из севера европейской части (Панкратова, 1970). Для фауны оз. Севан указывается впервые.

**20. *Psectrocladius simulans* Johannsen, 1937**

Единичные личинки найдены в 2010 г. на глубине 2–4 м, встречаемость — 25%, численность — 120 экз./м<sup>2</sup>.

В России известен из севера европейской части, бассейна Верхней Волги и Восточной Сибири (Панкратова, 1970; Шилова, Зеленцов, 2003; Щербина, 2010 а). Для фауны оз. Севан указывается впервые.

**21. *Psectrocladius sordidellus* (Zetterstedt, 1838)**

Три куколки обнаружены в желудке сига, пойманного в 2005 г. в Малом Севане.

В России известен из Кольского полуострова, Ленинградской и Калининградской областей и бассейна Верхней Волги (Панкратова, 1970; Шилова, Зеленцов, 2003; Щербина, 2010 а). Для фауны оз. Севан указывается впервые.

**22. *Chironomus markosjani* Shilova, 1983**

Личинки обнаружены во всех зонах водоема. Наибольшая встречаемость (67–70%) отмечена в профундали водоема, минимальная (13–15%) — в литорали. Самый

массовый вид среди хирономид оз. Севан. Максимальная численность (1400–3680 экз./м<sup>2</sup>) популяции отмечена в 2010 г. на трех полуразрезах Большого Севана на глубине 25 м. Личинки *Ch. markosjani* являются основным кормовым объектом севанского сига. В 2007 г. из 11 обследованных желудков сига, численность потребленных *Ch. markosjani* колебалась от 184 до 1264 экз. личинок IV-го возраста и 21–77 экз. личинок III-го возраста. В октябре 2010 г. число потребленных личинок несколько меньше (306–501 экз. личинок IV-го возраста), но они составляли основу пищи сига в этот период.

Вид описан А.И. Шиловой (1983) из оз. Севан.

**23. *Chironomus pilicornis* (Fabricius, 1787)**

Личинки обнаружены на черном иле на глубине 15 м, встречаемость — 10%, численность — 40 экз./м<sup>2</sup>

Известен из северо-запада России и бассейна Верхней Волги (Панкратова, 1983; Шилова, Зеленцов, 2003). Для фауны оз. Севан указывается впервые.

**24. *Chironomus plumosus* (Linnaeus, 1758)**

Личинки обнаружены в литорали (33%) и сублиторали (10–50%) озера на глубине 2–15 м на слабо заиленном песке и черных илах, численность 20–160 экз./м<sup>2</sup>. В 2005 г. в желудках севанского сига обнаружены имаго и куколки мотыля, в 2010 г. число потребленных личинок IV-го возраста составило 25–78 экз./особь.

В странах СНГ широко распространен (Панкратова, 1983; Шилова, 1976).

**25. *Cladopelma armeniacus* Tshernovskij, 1949**

Личинки обнаружены на глубине 2–10 м, встречаемость — 38–54 %, численность — 20–380 экз./м<sup>2</sup>. В конце 30-х и 40-х гг. прошлого столетия *C. armeniacus* был одним из самых многочисленных в озере видов (Фридман, 1950; Шаронов, 1951).

Вид описан А.А. Черновским из оз. Севан (Черновский, 1949). Личинки, куколки и имаго известны из озер Монголии (Щербина, Аюушсурэн, 2007; Щербина, Зеленцов, 2008).

**26. *Cladopelma edwardsi* Kruseman, 1933**

Личинки обнаружены в 2007 г. на глубине 4 м, встречаемость — 10%, численность — 20–60 экз./м<sup>2</sup>.

В оз. Севан известен по имаго (Шилова, Зеленцов, 1988).

**27. *Cryptochironomus redekei* (Kruseman, 1933)**

Личинки найдены на глубине 2–4 м, встречаемость — 15–40%, численность — 20–160 экз./м<sup>2</sup>. В желудке севанского сига, пойманного в 2006 г., обнаружено 19 куколок *C. redekei*.

В странах СНГ широко распространен (Панкратова, 1983; Щербина, 2010 а). В оз. Севан известен по имаго как массовый вид (Шилова, Зеленцов, 1988).

**28. *Cryptochironomus rostratus* Kieffer, 1921**

Личинки обнаружены на глубине 4–7 м, встречаемость — 13–15%, численность — 40–180 экз./м<sup>2</sup>. В желудке севанского сига, пойманного в 2006 г. отмечено 12 личинок IV-го возраста и 275 куколок *C. rostratus*.

В России известен из Ленинградской и Псковской областей (Панкратова, 1983) и бассейна Верхней Волги (Шилова, Зеленцов, 2003). В оз. Севан известен по имаго (Шилова, Зеленцов, 1988).

**29. *Glyptotendipes barbipes* (Staeger, 1839)**

Личинки обнаружены на глубине 4 м, встречаемость — 15%, численность — 40 экз./м<sup>2</sup>.

В России известен из Ярославской и Московской областей (Панкратова, 1983). В оз. Севан известен по имаго как массовый вид (Шилова, Зеленцов, 1988).

**30. *Harnischia burganadzeae* Tshernovskij, 1949**

Единичные личинки обнаружены на полуразрезе Модельный на глубине 4 м численностью 40 экз./м<sup>2</sup>.

В бывшем СССР известен из Кавказа и Средней Азии (Панкратова, 1983). Для фауны оз. Севан указывается впервые.

**31. *Microchironomus tener* (Kieffer, 1918)**

Одна личинка обнаружена на полуразрезе Цовинар на глубине 10 м.

В странах СНГ широко распространен (Панкратова, 1983). Для фауны оз. Севан указывается впервые.

**32. *Polypedilum acutum* Kieffer, 1915**

Личинки и куколки обнаружены на глубине 2–4 м, встречаемость — 23–25%, численность — 20–200 экз./м<sup>2</sup>.

Для фауны стран СНГ и оз. Севан указывается впервые.

**33. *Polypedilum bicrenatum* Kieffer, 1921**

Личинки и куколки обнаружены на глубине 2–7 м, встречаемость — 25–67%, численность — 20–150 экз./м<sup>2</sup>.

В странах СНГ широко распространен (Шилова, 1976; Панкратова, 1983). Для фауны оз. Севан указывается впервые.

**34. *Polypedilum scalaenum* (Schrank, 1803)**

Личинки обнаружены на глубине 2–7 м и 25 м. В литорали встречаемость — 15–75%, численность — 20–60 экз./м<sup>2</sup>, в профундали — 14% и 20 экз./м<sup>2</sup> соответственно.

В странах СНГ широко распространен (Шилова, 1976; Панкратова, 1983).

**35. *Stictochironomus sticticus* (Fabricius, 1781)**

Личинки обнаружены на глубине 2–7 и 30 м. В литорали встречаемость — 15–38%, численность — 20–1280 экз./м<sup>2</sup>, в профундали — 10% и 20 экз./м<sup>2</sup> соответственно.

В бассейне Верхней Волги встречается редко (Шилова, Зеленцов, 2003). Для фауны оз. Севан указывается впервые.

**36. *Cladotanytarsus atridorsum* Kieffer, 1924**

Личинки обнаружены на глубине 2–7 м, встречаемость — 17–67%. Максимальная численность (2040 экз./м<sup>2</sup>) отмечена в Малом Севане на глубине 2 м.

В бывшем СССР широко распространен (Шилова, 1976; Панкратова, 1983; Щербина, 2010 а). Для фауны оз. Севан указывается впервые.

**37. *Cladotanytarsus pallidus* Kieffer, 1922**

Личинки обнаружены в 2010 г. на глубине 4–7 м, встречаемость — 15%, численность — 20–240 экз./м<sup>2</sup>.

В бывшем СССР известен из бассейна Верхней Волги (Шилова, 1976; Панкратова, 1983; Щербина, 2010 а). Для фауны оз. Севан указывается впервые.

**38. *Paratanytarsus inopertus* (Walker, 1856)**

Личинки обнаружены в 2007 и 2010 г. на глубине 4–7 м, встречаемость — 15–25%, численность — 100–160 экз./м<sup>2</sup>. В конце 30-х гг. прошлого столетия личинки и куколки данного вида были обнаружены на глубинах от 1 до 30 м и являлись самыми массовыми среди хирономид. В конце 1940-х гг. личинки обнаружены на тех же глубинах, но по численности они уступали личинкам *Procladius culiciformis*, *Polypedilum scalaenum* и *Tanytarsus sevanicus* (Шаронов, 1951).

Известен из Кавказа и оз. Севан (Фридман, 1950; Панкратова, 1983).

**39. *Tanytarsus gracilentus* (Holmgren, 1883)**

Личинки обнаружены во всех зонах Малого Севана, встречаемость — 8–20%, численность — 20–60 экз./м<sup>2</sup>.

Для фауны стран СНГ и оз. Севан указывается впервые.

**40. *Tanytarsus sevanicus* Tshetnovskij, 1949**

Личинки обнаружены во всех зонах озера. Встречаемость в разные годы в литорали — 33–62%, сублиторали — 20–100% и профундали — 20–29%. Численность личинок колебалась от 20 до 540 экз./м<sup>2</sup>, что значительно ниже чем в конце 30–40-х гг. прошлого столетия (Фридман, 1950; Шаронов, 1951).

Вид описан А.А. Черновским из оз. Севан (Черновский, 1949).

Таким образом, за период исследований (2006, 2007 и 2010 гг.) в фауне макрозообентоса оз. Севан обнаружено 40 видов донных беспозвоночных, из которых наиболее разнообразны хирономиды и олигохеты — 28 и 5 видов соответственно. Классы Hydrozoa и Crustacea представлены одним видом, класс Bivalvia — двумя, класс Insecta представлен тремя отрядами — Ephemeroptera (1 вид), Trichoptera (2 вида) и Diptera, который представлен одним сем. Chironomidae (28 видов).

Семнадцать видов макробеспозвоночных (~ 43% от общего числа видов) отмечены в фауне оз. Севан впервые. Относительно высокая доля новых для фауны макрозообентоса озера видов объясняется более тщательным изучением водных стадий развития (личинок и куколок) сем. Chironomidae. Из 17 новых для фауны макрозообентоса оз. Севан видов, 15 приходится на представителей данного семейства. Установлению видовой принадлежности хирономид способствовал и одновременный сбор их имаго, по которым ведется определение представителей семейства до вида. Следует отметить, что в конце 30-х и 40-х гг. прошлого столетия в составе макрозообентоса оз. Севан доминировали  $\beta$ -мезосапробные представители сем. Chironomidae — *Paratanytarsus inopertus*, *Polypedilum scalaenum* и *Tanytarsus sevanicus*. В настоящее время преобладают  $\alpha$ -мезосапробные представители хирономид — *Chironomus markosjani* и *Procladius culiciformis*, что свидетельствует о повышении трофического статуса донных отложений и придонного слоя воды озера.



### 3.1.4. КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ И КАЧЕСТВЕННЫЙ СОСТАВ МАКРОЗООБЕНТОСА КАК ПОКАЗАТЕЛИ ИЗМЕНЕНИЙ ВЕЛИЧИН ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ОЗЕРА СЕВАН\*

Для отбора проб использовался дночерпатель Петерсена с площадью захвата  $0.025 \text{ м}^2$ , одна проба — 2 дночерпателя. Пробы отбирались с глубин 2, 4, 7, 10, 15, 20, 25, 30, 40, 50 и 60 м два (2006, 2008, 2012 и 2014 гг.), три (2005, 2007, 2009, 2010 и 2013 гг.) и четыре (2011 г.) раза в год на станциях 2 — Бабаджан, 7 — Цовинар, 12 — Сари-Кая, 16 — Модельный и 20 — Гюней и реке — на станциях 5 — Гилли, 14 — Айриванк и 22 — Шоржа (рис. 3.1.3). Всего было собрано и обработано 625 проб. Из 27 выездов 9 были проведены весной, 7 — летом и 11 — осенью.

Отобранные пробы тут же на судне промывали через сеть с газом № 23 и фиксировали 4%-ным формалином. В лаборатории животных выбирали из грунта и разбивали по систематическим группам. В каждой группе подсчитывали количество экземпляров и, предварительно обсушив их на фильтровальной бумаге, взвешивали на торсионных весах с точностью 0.5 мг.

Поскольку расположение полуразрезов по озеру относительно равномерно, для каждой глубины рассчитывали среднеарифметическую величину численности и биомассы донных животных отдельно для Большого Севана (БС) и для Малого Севана (МС). Биомассу по оз. Севан в целом рассчитывали с учетом распределения площадей между соответствующими изобатами по И.К. Кирееву (1933) с поправкой на уровень воды в исследуемый период. При этом данные, полученные для определенной глубины, экстраполировались на определенный диапазон глубин: 2 м —  $0 \div 3$  м; 4 м —  $3 \div 6$  м; 7 м —  $6 \div 8$  м; 10 м —  $8 \div 12$  м; 15 м —  $12 \div 17$  м; 20 м —  $17 \div 22$ ; 25 м —  $22 \div 27$  м; 30 м —  $27 \div 35$  м; 40 м —  $35 \div 45$  м; 50 м —  $45 \div 55$  м; 60 м — 55 м и глубже.

Для детального анализа изменений количественного развития и качественной структуры зообентоса площадь дна озера в достаточной степени условно была поделена на три глубинные зоны, называемые в дальнейшем литораль (до 8 м), сублитораль (от 8 до 27 м) и профундаль ( $> 27$  м). Литораль покрывает 9% площади дна БС и 6% МС (8% — в среднем по озеру), сублитораль — 55 и 18% (48% — в среднем по озеру), профундаль — 36 и 76% (44% — в среднем по озеру) соответственно. Приведенное выше зонирование дна соответствовало 1976–1986 гг., когда нижняя граница произрастания макрофитов проходила по изобате 8 м, а на глубинах свыше 27 м ежегодно в течение от 1 до 4 месяцев ощущался острый дефицит кислорода.

При оценке энергетической ценности донных животных энергетическая ценность олигохет была принята равной 4.7, пиявок — 4.2, брюхоногих моллюсков — 1.7, двусторчатых моллюсков — 1.3, бокоплавов — 3.8, нимф поденок — 3.8, личинок ручейников — 4.2, личинок хирономид — 2.5 Дж  $\text{мг}^{-1}$  сырого веса (Винберг,

\* <sup>1</sup>К. Г. Джендереджян, <sup>2</sup>С. А. Акопян

<sup>1</sup>Проект «Создание экологических корридоров на Южном Кавказе», ул. Прошяна 11, Ереван 0019. Армения, e-mail: karen\_jender@yahoo.com

<sup>2</sup>Научный Центр Зоологии и Гидроэкологии, Институт гидроэкологии и ихтиологии, ул. П. Севака, 7, Ереван 0014, Армения, e-mail: susannahakob@gmail.com

1950; Биргер и др., 1967; Остапеня, 1968; Шерстюк, 1971; Китицына, 1978; Манукян, 1993).

При разделении бентосных животных по способу питания с определенной степенью условности к детритофагам были отнесены: олигохеты, брюхоногий моллюск *Valvata piscinalis*, 40% бокоплавов, обитающих в зоне макрофитов и 90% бокоплавов, обитающих вне зоны макрофитов, а также личинки хирономид за исключением рода *Procladius*. К фитофагам были отнесены брюхоногие моллюски за исключением *Valvata piscinalis*, 50% бокоплавов, обитающих в зоне зарослей, нимфы поденок и личинки ручейников, к фильтраторам — двустворчатые моллюски, в состав хищников были включены пиявки, 10% бокоплавов, и личинки хирономид рода *Procladius*.

**История изучения вопроса.** Исследования зообентоса оз. Севан имеют более чем вековую историю, а изменения его количественных характеристик и трофической структуры прослеживаются на протяжении вот уже 87 лет. Первые количественные данные были получены Л.В. Арнольди (1929) в 1928 г. Позднее количественную представленность отдельных систематических групп животных и зообентоса в целом изучали Г.М. Фридман (1948, 1950), А.К. Маркосян (1948, 1959, 1965, 1966, 1974), А.М. Мешкова (1957, 1958, 1962), С.Г. Николаев (1979, 1980 а, б, 1981, 1985), И.С. Островский (1981, 1983 а, б, 1984 а, б, 1985, 1986), С.А. Акопян (1984 /в соавторстве с И.С. Островским/; 1987; 2007 /в соавторстве с Г.Х. Щербина и М.Р. Даллакян/; 2010 /в соавторстве с К.Г. Джендереджяном), К.Г. Джендереджяном (1987, 1989, 1991, 1993, 2002, 2003, Jenderedjian, 1994 b, 1996, 2005; 2012 /в соавторстве с S. Nakobyan и M.A. Stapanian/), Э.Х. Гукасян (1990 а, б, 1993), Г.М. Манукян (1993). Рассчитанные вышеуказанными авторами или на основании их сборов годовые величины биомасс зообентоса сведены в табл. 3.1.9.

Изучение первичной продукции планктона (ППП) впервые было предпринято в 1958–1959 гг. М.Е. Гамбаряном (1968). В 1976–1989 гг. определения годовых величин ППП проводились ежегодно А.С. Парпаровым (1979 а, б, 1981; Paparov, 1990), а в 1990–1991 гг. — О.И. Тифенбах (неопубликованные данные). Годовые величины ППП были оценены и А.А. Симоняном (1988, 1991) на основании рассчитанных им же уравнений зависимости продукционных показателей зоопланктона от величин ППП. В табл. 3.1.10 сведены рассчитанные годовые величины ППП.

В целом по оз. Севан за исследуемый промежуток времени биомасса зообентоса изменялась более чем на порядок (табл. 3.1.9) и нельзя не обратить внимания на схожесть характера изменений энергетической биомассы зообентоса, величин продукции зоопланктона и первичной продукции водоема (рис. 3.1.9).

Зависимость биомассы зообентоса от ППП в оз. Севан впервые была показана И.С. Островским (1984 а) для периода с 1938 по 1983 гг. ( $n = 10$ ). Автор установил связь биомассы хирономид, олигохет, моллюсков и зообентоса в целом с величинами первичной продукции планктона за те же или предшествующие годы. Подобные расчеты были сделаны и нами (Jenderedjian, 1996; Jenderedjian et al., 2012) для периода с 1928 по 1991 гг. ( $n = 22$ ), на основании которых были получены уравнения зависимости биопродукционных показателей (биомасса, продукция, траты на обмен, количество ассимилированной пищи, рацион) олигохет, хирономид, детритофагов, “мирных” животных (детритофаги + фильтраторы + растительноядные) и зообентоса в целом (“мирные” + хищники) от первичной продукции водоема (ППП + максимальная биомасса макрофитов). Показатели уравнений

зависимости энергетической биомассы различных систематических и трофических групп зообентоса от величины первичной продукции планктона за 1928–1991 гг. приведены в табл. 3.1.11.

Таблица 3.1.9. Среднегодовые биомассы ( $\text{г м}^{-2}$  сырого веса) различных систематических групп донных животных и макрозообентоса в целом по оз. Севан\*

Годы	Олигохеты	Пиявки	Брюхоногие моллюски	Двустворчатые моллюски	Бокоплавы	Поденки	Ручейники	Хирономиды	Зообентос в целом
1928	1.64	0.41	0.03	0.12	0.62	0.01	0.05	0.38	3.26
1938	2.05	0.51	0.12	0.31	0.56	0.01	0.03	0.46	4.05
1948	1.98	0.30	0.06	0.20	0.69	0.01	0.02	0.66	3.92
1955	4.13	0.33	0.13	0.25	0.67	0.01	0.02	1.16	6.60
1962	2.04	0.35	0.46	1.23	0.78	0.03	0.04	1.71	6.64
1966	2.63	0.50	0.45	1.09	0.60	0.06	0.03	3.10	8.46
1971	3.19	0.30	0.48	1.44	0.78	0.06	0.01	7.20	13.46
1976	7.04	0.28	0.35	0.85	0.45	0.04	<0.005	21.90	30.91
1978	12.57	0.19	0.41	1.11	0.24	0.01	<0.005	22.42	36.95
1979	12.05	0.21	0.36	1.11	0.19	0.01	<0.005	18.80	32.73
1980	10.54	0.15	0.29	1.02	0.10	0.01	<0.005	10.68	22.79
1981	9.77	0.09	0.26	0.82	0.10	0.01	<0.005	6.20	17.25
1982	9.57	0.04	0.33	0.74	0.08	0.01	<0.005	5.14	15.91
1983	10.53	0.03	0.31	0.72	0.04	<0.005	<0.005	5.50	17.13
1984	11.84	0.03	0.35	0.71	0.04	<0.005	0.01	5.60	18.58
1985	10.57	0.03	0.29	0.48	0.07	<0.005	0.01	7.66	19.11
1986	9.14	0.03	0.15	0.26	0.09	<0.005	0.01	4.29	13.97
1987	8.38	0.02	0.08	0.18	0.04	<0.005	<0.005	2.53	11.23
1988	8.96	0.01	0.10	0.20	0.01	<0.005	<0.005	2.80	12.08
1989	7.43	0.01	0.05	0.10	0.03	<0.005	<0.005	2.21	9.83
1990	7.51	0.01	0.07	0.14	0.09	<0.005	<0.005	2.07	9.89
1991	7.54	0.01	0.08	0.13	0.06	<0.005	<0.005	3.03	10.85
2004	5.55	0.01	0.06	0.10	0.06	<0.005	<0.005	1.71	7.50

\*По данным: 1928 г. (Арнольди, 1929), 1938 г. (Фридман, 1950), 1955 г. (Маркосян, 1959), 1976 г. (Николаев, 1985), 1978 и 1980 гг. (Островский, 1985), 1984–1991, 2004 гг. (собственные сборы автора), 1948, 1961, 1966, 1971, 1979, 1981–1983 (расчеты авторов по архивным материалам).

Уже на стадии расчетов стало очевидным, что имеющийся в наличии материал не позволит в достаточной степени точности оценить годовые величины количественного развития зообентоса, в связи с чем материал сгруппирован на два временных промежутка — 2005–2009 и 2010–2014 гг. (табл. 3.1.12). Из приведенных данных видно, что общая биомасса зообентоса в 2005–2009 гг. была равна 10, а в 2010–2014 гг. —  $5 \text{ г м}^{-2}$ , то есть уменьшилась в 2 раза. За это же время в литорали биомасса зообентоса увеличилась с 4 до  $9 \text{ г м}^{-2}$ , а в сублиторали и в профундали сократилась с 11 до  $4\text{--}5 \text{ г м}^{-2}$ . Во все годы максимальные величины биомасс олигохет наблюдались в профундали, личинок хирономид — в сублиторали, а остальных систематических групп — в литорали.

Таблица 3.1.10. Величины первичной продукции планктона озера Севан в  $\text{кДж м}^{-2} \text{год}^{-1}$ 

Годы	Продукция	Годы	Продукция	Годы	Продукция	Годы	Продукция
1939	2400	1968	10700	1978	23870	1985	8220
1947	3500	1969	10400	1979	12790	1986	13260
1959	4610	1972	8900	1980	16640	1987	10660
1961	9700	1974	20100	1981	13350	1988	13310
1962	12500	1975	16300	1982	12480	1989	11390
1966	23300	1976	29590	1983	8680	1990	12570
1967	12900	1977	31090	1984	12480	1991	14670

\* Величины ППП за 1959 (Гамбарян, 1968), 1976–1989 (Paiparov, 1990), 1990 и 1991 гг. (неопубликованные данные О.И. Тифенбах) измерены кислородным методом, за 1968–1975 и 1995 гг. (Симонян, 1988, 1991, неопубликованные данные) рассчитаны по энергетическим показателям зоопланктонного сообщества, за 1939, 1947 и 1961–1967 гг. рассчитаны по сезонной динамике биомассы фитопланктона (Н.А. Легович, по: Мешкова, 1975) и соответствующим величинам Р/В коэффициентов (Парпаров, 1979 б).

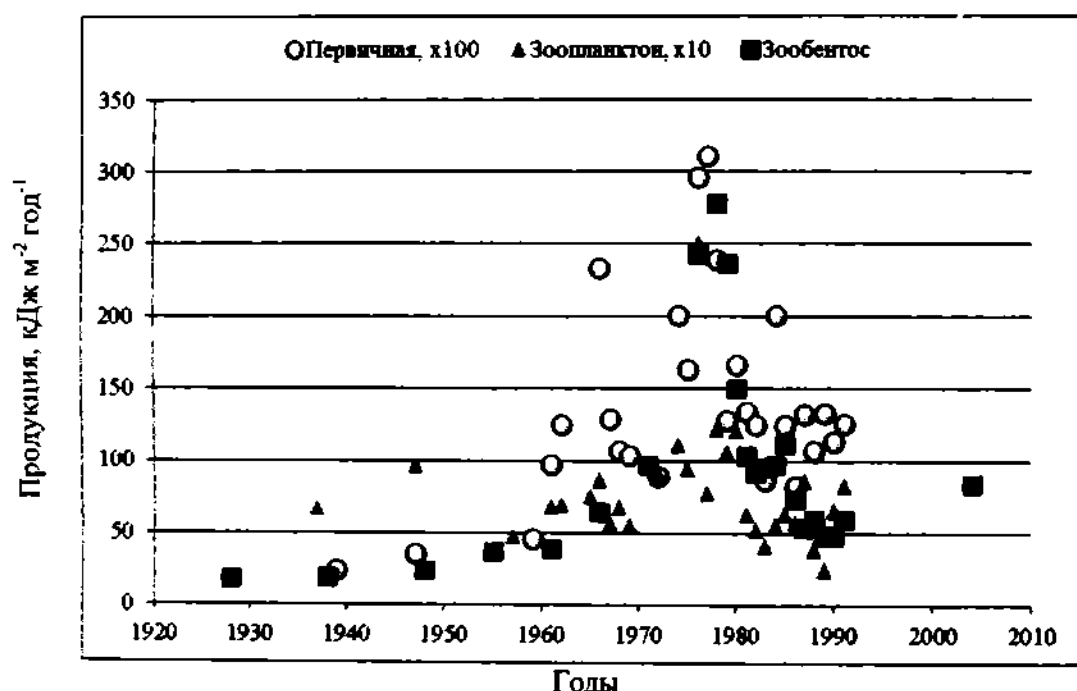


Рис. 3.1.9. Многолетние изменения величин первичной продукции водоема (ППП + максимальная биомасса макрофитов), продукции зоопланктона и биомассы зообентоса.

В литорали возрастание биомассы зообентоса произошло за счет увеличения биомасс всех таксономических групп животных от 2 до 5 раз. Здесь доминировали бокоплавцы и личинки хирономид, а в 2010–2014 гг. и брюхоногие моллюски. Это свидетельствует о значительном расширении площадей, покрытых макрофитами, что подтверждается и прямыми наблюдениями.

В сублиторали доминировали личинки хирономид и олигохеты. На долю остальных систематических групп животных приходилось 0.3% биомассы зообентоса в 2005–2009 гг. и 1.5% в 2010–2014 гг., при этом абсолютная их биомасса возросла в 2 раза, тогда как биомасса олигохет снизилась в 2, а хирономид — почти в 3 раза. Очевидно, возрастание биомасс таких ценных кормовых объектов для рыб как бокоплавцы, пиявки, моллюски, нимфы поденок и личинки ручейников являются следствием уменьшения потребления их рыбами и косвенным свидетельством снижения численности рыб в озере. Снижение биомасс олигохет и

личинки хирономид, ведущих роющий образ жизни и поэтому более труднодоступных для рыб, произошло, очевидно, за счет снижения питательной ценности их основного корма — детрита.

Таблица 3.1.11. Параметры уравнений ( $Y = a \cdot X^b$ ,  $n = 22$ ,  $r^2$  — квадрат коэффициента корреляции) зависимости величин биомассы олигохет ( $B_{OL}$ ), хирономид ( $B_{CH}$ ), детритофагов ( $B_{DET}$ ), “мирных” животных ( $B_{PEA}$ ) и зообентоса в целом ( $B_{TOT}$ ) от величин первичной продукции ( $PP_{-0, -1, ..., -10}$  за тот же и предшествующие 1 ... 10 лет), выраженные в энергетическом эквиваленте (Дж  $m^{-2}$ ). Два правых столбца показывают ожидаемые значения показателей первичной продукции

Зоны озера	$Y$	$X$	$a$	$b$	$r^2$	2005–2009 гг.	2010–2014 гг.
Литораль	Нет достоверной связи				< 0.5	–	–
Сублитораль	$B_{DET}$	$PP_{-2}$	0.004	0.995	0.812	9381100	4032282
	$B_{PEA}$	$PP_{-2}$	0.043	0.864	0.786	6856594	2620872
	$B_{TOT}$	$PP_{-2}$	0.414	0.731	0.730	6093180	1909872
Профундаль	$B_{DET}$	$PP_{-7}$	0.234	0.738	0.739	16471123	3804675
		$PP_{-8}$	0.214	0.744	0.753	16243409	3796678
		$PP_{-9}$	0.260	0.732	0.742	16344305	3730305
		$PP_{-7}$	0.234	0.738	0.739	16471123	3805902
	$B_{PEA}$	$PP_{-8}$	0.214	0.744	0.753	16243409	3797893
		$PP_{-9}$	0.260	0.732	0.742	16344305	3731518
		$PP_{-7}$	0.390	0.707	0.739	16637973	3945074
		$PP_{-8}$	0.360	0.713	0.753	16184098	3884213
	$B_{TOT}$	$PP_{-9}$	0.441	0.700	0.740	16484010	3852717
	$B_{OL}$	$PP_{-7}$	0.281	0.716	0.678	11770242	2767704
		$PP_{-8}$	0.285	0.716	0.680	11540165	2713602
		$PP_{-9}$	0.338	0.705	0.672	11677130	2684487
Все озеро	$B_{CH}$	$PP_{-2}$	$2 \cdot 10^{-6}$	1.383	0.808	3828785	2507865
		$PP_{-2}$	0.039	0.856	0.768	10287649	3491903
		$PP_{-3}$	0.046	0.847	0.745	10050403	3372433
	$B_{DET}$	$PP_{-4}$	0.080	0.813	0.711	9986337	3201350
		$PP_{-2}$	0.089	0.809	0.782	9544599	3300044
		$PP_{-3}$	0.107	0.797	0.753	9648939	3283197
	$B_{PEA}$	$PP_{-4}$	0.184	0.754	0.716	11763916	3764171
		$PP_{-2}$	0.215	0.758	0.787	9271121	3068159
		$PP_{-3}$	0.276	0.743	0.749	9157936	2963791
	$B_{TOT}$	$PP_{-4}$	0.472	0.710	0.709	9060637	2782508

Весьма существенные изменения произошли в профундали. Здесь биомасса олигохет снизилась в 3.5 раза при 14-кратном увеличении биомассы личинок хирономид и 2-кратном — бокоплавов. Если в 2005–2009 гг. биомасса зообентоса на 97% составляла из олигохет, на 1% из личинок хирономид и на 2% из бокоплавов, то в 2010–2014 гг. доля олигохет снизилась до 68%, а доли личинок хирономид и бокоплавов возросли до 23 и 8% соответственно. Следует отметить, что в зоне профундали впервые с 1976 г. были отмечены двустворчатые моллюски.

Указанные изменения являются косвенным свидетельством целого ряда важных изменений, происшедших в этой глубинной зоне озера, главным из которых является улучшение кислородных условий в придонных слоях воды. Известно, что обширные площади профундали на протяжении 40 лет были заселены почти только лишь одной олигохетой *Potamothenis alatus paravanicus*, представителем рода с исключительно высокой резистентностью к дефициту кислорода

(Jonasson, Thorhauge, 1972, 1976; Jenderedjian, 1994 a). Исключением являлись единичные нематоды видов *Tripyla glomerans* и *Monhystra paludicola*, а также диапаузирующие копепоидные стадии циклопов (Гагарин, Акопян, 1991, 1992; Акопян, 1996 а, б, 2010).

Таблица 3.1.12. Биомасса (г м<sup>-2</sup>) отдельных систематических групп зообентоса в оз. Севан

Глубины (м) и глубинные зоны	Олигохеты	Пиявки	Брюхоногие моллюски	Двусторчатые моллюски	Бокоплавы	Поденки	Ручейники	Звонцы	Зообентос в целом
Средняя за 2005–2009 гг.									
2	0.467	0.084	0.189	0.014	1.590	0.035	0.001	0.753	3.132
4	0.490	0.098	0.498	0.001	1.996	0.099	0.006	0.996	4.182
7	0.860	0.063	0.755	0.024	1.093	0.004	0.009	1.915	4.721
10	1.353	0.001	0.024	0.005	0.110	0	0.009	0.767	2.267
15	1.716	0	0	0.094	0	0	0.009	8.801	10.620
20	3.412	0	0	0.004	0	0	0	12.384	15.800
25	7.437	0	0	0.004	0	0	0	4.479	11.920
30	14.367	0	0	0	0.337	0	0	0.083	14.786
40	0.914	0	0	0	0	0	0	0.150	1.064
50	3.516	0	0	0	0	0	0	0.006	3.522
60	2.093	0	0	0	0	0	0	0	2.093
Литораль	<u>0.638</u>	<u>0.079</u>	<u>0.514</u>	<u>0.014</u>	<u>1.497</u>	<u>0.040</u>	<u>0.006</u>	<u>1.310</u>	<u>4.097</u>
	15.58%	1.92%	12.54%	0.35%	36.53%	0.98%	0.14%	31.96%	100%
Сублитораль	<u>4.750</u>	<u>0</u>	<u>0.002</u>	<u>0.019</u>	<u>0.011</u>	<u>0</u>	<u>0.002</u>	<u>6.132</u>	<u>10.916</u>
	43.52%	0%	0.02%	0.17%	0.10%	0%	0.02%	56.18%	100%
Профундаль	<u>10.357</u>	<u>0</u>	<u>0</u>	<u>0</u>	<u>0.221</u>	<u>0</u>	<u>0</u>	<u>0.074</u>	<u>10.653</u>
	97.22%	0%	0%	0%	2.08%	0%	0%	0.70%	100%
В целом по озеру	<u>6.907</u>	<u>0.006</u>	<u>0.043</u>	<u>0.010</u>	<u>0.225</u>	<u>0.003</u>	<u>0.002</u>	<u>3.052</u>	<u>10.247</u>
	67.40%	0.06%	0.42%	0.10%	2.19%	0.03%	0.02%	29.78%	100%
Средняя за 2010–2014 гг.									
2	0.703	0.152	0.755	0.024	3.291	0.635	0.005	2.107	7.671
4	1.984	0.203	1.990	0.001	3.483	0.029	0.006	2.468	10.163
7	1.334	0.251	3.018	0.094	2.165	0.011	0.015	1.714	8.602
10	1.137	0.003	0.095	0.018	0.247	0	0.015	0.896	2.411
15	1.400	0	0	0.055	0.001	0	0.015	1.874	3.346
20	2.096	0	0	0.023	0.000	0	0	1.773	3.892
25	2.673	0	0	0.023	0.000	0	0	2.912	5.607
30	4.453	0	0	0.003	0.577	0	0	1.538	6.572
40	0.489	0	0	0	0	0	0	0.179	0.668
50	0.513	0	0	0	0	0	0	0.117	0.630
60	0.266	0	0	0	0	0	0	0	0.266
Литораль	<u>1.331</u>	<u>0.208</u>	<u>2.056</u>	<u>0.047</u>	<u>2.873</u>	<u>0.201</u>	<u>0.009</u>	<u>2.044</u>	<u>8.770</u>
	15.18%	2.37%	23.44%	0.54%	32.76%	2.29%	0.10%	23.31%	100%
Сублитораль	<u>2.181</u>	<u>0</u>	<u>0.009</u>	<u>0.028</u>	<u>0.025</u>	<u>0</u>	<u>0.004</u>	<u>2.298</u>	<u>4.545</u>
	47.99%	0%	0.20%	0.62%	0.55%	0%	0.09%	50.56%	100%
Профундаль	<u>2.942</u>	<u>0</u>	<u>0</u>	<u>0.003</u>	<u>0.360</u>	<u>0</u>	<u>0</u>	<u>0.999</u>	<u>4.304</u>
	68.36%	0%	0%	0.07%	8.36%	0%	0%	23.21%	100%
В целом по озеру	<u>2.450</u>	<u>0.017</u>	<u>0.171</u>	<u>0.018</u>	<u>0.404</u>	<u>0.016</u>	<u>0.003</u>	<u>1.700</u>	<u>4.780</u>
	51.25%	0.35%	3.57%	0.39%	8.46%	0.34%	0.05%	35.58%	100%

В связи с постоянно низкими температурами ( $2-5-8^{\circ}\text{C}$ ) и продолжительными периодами дефицита кислорода (2–4 месяца в МС и 1–2 месяца в БС) (Гезальян, Хорлашко, 1979; Гезальян, 1983; Paparova, 1990) продукция *Potamothenis alatus paravanicus* в профундали чрезвычайно низка. Его годовой Р/В-коэффициент в 1976–1991 гг. колебался в пределах всего 0.24–0.40 (Jenderedjian, 1994 b, 1996), что, тем не менее, позволяло ему поддерживать весьма высокие биомассы (свыше  $10-20 \text{ г м}^{-2}$ ) в условиях обилия пищи и отсутствия конкурентов и хищников. Среди личинок хирономид на больших глубинах значительная часть (30–50% от численности) принадлежала к роду *Procladius*. До понижения уровня озера прокладиус являлся доминирующим среди хирономид видом и обитал в самых разнообразных биотопах до максимальных глубин (Фридман, 1950). Личинки прокладиуса являются хищниками и питаются олигохетами, личинками хирономид и животными мейобентоса (Белявская, Константинов, 1956; Извекова, 1973; Silva et al., 2008) и их роль в уменьшении биомассы олигохет вполне реальна, как, впрочем, и роль бокоплавов (Стройкина, 1957).

Уменьшение биомассы олигохет произошло, очевидно, также за счет снижения питательной ценности детрита. В целом же по оз. Севан при 2-кратном снижении биомассы зообентоса, биомассы олигохет и хирономид снизились в 3 и в 2 раза, а доля олигохето-хирономидного комплекса сократилась с 97 до 87%. Биомассы же остальных групп животных увеличились в 2–5 раз, а их суммарная доля возросла с 3 до 13%.

Сравнение качественного состава зообентоса оз. Севан (табл. 3.1.9, 3.1.12) в разные периоды времени выявляет интересную деталь: в 1928–1971 гг. при колебаниях биомассы зообентоса в пределах  $3-13$  (в среднем  $7 \pm 2$ )  $\text{г м}^{-2}$ , его состав был достаточно однороден: олигохето-хирономидный комплекс составлял  $68 \pm 6\%$ , а остальные систематические группы животных —  $32 \pm 6\%$  (при экстремумах 21 и 43%). Резкие качественные изменения произошли между 1971 и 1976 гг. В 1976–1991 гг. при колебаниях биомассы зообентоса в пределах  $10-37$  (в среднем  $19 \pm 7$ )  $\text{г м}^{-2}$  олигохето-хирономидный комплекс составлял  $95 \pm 2\%$ , а остальные группы животных —  $5 \pm 2\%$  (при экстремумах 2 и 8%), что вполне соответствует качественному составу зообентоса за 2004 и 2005–2009 гг., когда при биомассе бентоса 8 и  $10 \text{ г м}^{-2}$  они были равны 97 и 3% соответственно. Промежуточное положение занимает качественная структура зообентоса в последующие 2010–2014 гг. (олигохето-хирономидный комплекс 87%, остальные группы животных 13% при биомассе зообентоса  $5 \text{ г м}^{-2}$ ). Очевидно, что подобное соотношение уже возникало в оз. Севан между 1971 и 1976 гг., скорее всего при гораздо более высоких биомассах зообентоса.

Авторы (Jenderedjian et al., 2012) уже обращали внимание на качественные изменения, произошедшие в трофической структуре зообентоса оз. Севан в промежутке между 1971 и 1976 гг. (табл. 3.1.13) и совпавшие во времени с резким возрастанием величин первичной продукции водоема (табл. 3.1.10). По сравнению с 1928–1971 гг., в 1976–1991 гг. доля детритофагов возросла с 78 до 97% за счет уменьшения доли хищников, фитофагов и фильтраторов; в 3 раза возрос энергетический эквивалент биомассы зообентоса.

Таким образом, в выделенные периоды времени зообентос оз. Севан сильно различался как количественно, так и по качественному составу и трофической структуре. Интересно, что последующее трехкратное снижение биомассы зообентоса в период времени с 1978 по 2005–2009 гг. не сопровождалось сколь-нибудь существенными изменениями в его качественном составе и трофической структуре.

**Таблица 3.1.13.** Доля донных животных, различных по способу питания, в процентах от суммарной энергетической биомассы зообентоса (кДж м<sup>-2</sup>) в целом по оз. Севан (по: Jenderedjian et al., 2012)

Годы	Хищники	Детритофаги	Фитофаги	Фильтраторы	Биомасса зообентоса
1928–1971	12.4±3.8	77.8±5.5	6.4±2.3	3.5±2.5	22.7±9.7
1976–1991	2.2±1.4	96.5±1.9	0.3±0.2	1.0±0.5	67.1±24.0

соответствие с величинами ППП не сразу, а через 1, 4 и 2 года соответственно. Более того, популяции одного вида с различной продолжительностью жизни по-разному реагируют на изменения величин ППП. Для приведения биомассы *Potamothena alatus paravanicus* в наибольшее соответствие с величиной первичной продукции водоема в литорали оз. Севан требуется 2–3 года при продолжительности жизни 1 год, в сублиторали — 2–4 года при продолжительности жизни 2 года, в профундали — 7–10 лет при продолжительности жизни 7–20 лет (Джэндереджян, 1989 б; Jenderedjian, 1994 а).

Вышеприведенное наталкивает на мысль, что в 2010–2014 гг. наряду со снижением биомассы зообентосное сообщество стало претерпевать качественные изменения, обратные тому, что произошли между 1971 и 1976 гг. Как в первом, так и во втором случае, количественные изменения в определенный момент привели к изменениям в качественной структуре зообентоса. Очевидно, что подобные изменения происходили под воздействием изменений ППП.

К сожалению, промеры величин ППП после 1991 г. отсутствуют, очень мало данных по качественному и количественному развитию фитопланктона, нет данных по продукции зоопланктона. В связи с этим была проведена ретроспективная оценка величин первичной продукции водоема по уравнениям зависимости величин биомассы некоторых систематических и трофических групп зообентоса от величин первичной продукции (табл. 3.1.11). Для этого были рассчитаны энергетические эквиваленты биомассы компонентов зообентоса как по систематическим (табл. 3.1.14), так и по трофическим группам (табл. 3.1.15), что само по себе выявило интересные детали. В частности, из табл. 3.1.15 видно, что доля растительноядных животных возросла на порядок, а фильтраторов — в 5 раз.

Рассчитанные на основании биомасс олигохет величины первичной продукции водоема снизились с 11.7 до 2.7 мДж м<sup>-2</sup> за период с 1995 по 2005 гг., рассчитанные на основании биомасс хирономид — снизились с 3.8 до 2.5 мДж м<sup>-2</sup> за период с 2002 по 2012 гг., а рассчитанные на основании биомасс различных трофических групп (детритофаги, “мирные” животные, зообентос в целом) — снизились с 16.4 до 3.0 мДж м<sup>-2</sup> за период с 1995 по 2012 гг. (рис. 3.1.10). В среднем же за период с 1995 по 2012 гг. величина первичной продукции водоема снизилась почти в 5 раз — с 14 до 3 мДж м<sup>-2</sup>.

Полученные данные достаточно убедительно указывают на смещение трофности оз. Севан в сторону олиготрофии, что подтверждается также увеличением прозрачности воды. Так, в 1978–1991 гг. прозрачность воды редко превыша-

Известно, что изменения среды могут отражаться на популяциях и сообществах не сразу, а через определенное, порой довольно продолжительное время (Одум, 1975). И.С. Островский (1984 а) установил, что в условиях оз. Севан биомассы личинок хирономид, олигохет и зообентоса в целом приходят в наибольшее



# ОЗЕРО СЕВАН

ла 6 м и в среднем за год составляла 2.5–4.5 м (Гезалян, 1984; собственные промеры). В 2006 г. прозрачность воды колебалась в пределах от 2 до 5 м, в 2007 — от 5 до 10 м, в 2008 г. — от 2 до 7 м, в 2009 и 2010 гг. — от 3.5 до 7 м, в 2011 г. — от 5 до 13 м, в 2012 и 2013 г. — от 7 до 13 м, а в 2014 г. — от 6 до 15 м.

**Таблица 3.1.14.** Биомасса (в числителе Дж м<sup>-2</sup>) и доля (%) в общей биомассе отдельных таксономических групп зообентоса в оз. Севан, выраженная в энергетическом эквиваленте

Глубинные зоны	Олигохеты	Пиявки	Брюхоногие моллюски	Двустворчатые моллюски	Бокоплавы	Поденки	Ручейники	Звонцы	Зообентос в целом
Средняя за 2005–2009 гг.									
Литораль	<u>2999</u> 22.44%	<u>332</u> 2.48%	<u>874</u> 6.54%	<u>18</u> 0.14%	<u>5689</u> 42.57%	<u>152</u> 1.14%	<u>25</u> 0.19%	<u>3275</u> 24.51%	<u>13363</u> 100.00%
Сублитораль	<u>22325</u> 59.17%	<u>0</u> 0%	<u>3</u> 0.01%	<u>25</u> 0.07%	<u>42</u> 0.11%	<u>0</u> 0%	<u>8</u> 0.02%	<u>15330</u> 40.63	<u>37733</u> 100.00%
Профундаль	<u>48678</u> 97.9% <sup>4</sup>	<u>0</u> 0%	<u>0</u> 0%	<u>0</u> 0%	<u>840</u> 1.69%	<u>0</u> 0%	<u>0</u> 0%	<u>185</u> 0.37	<u>49703</u> 100.00%
В целом по озеру	<u>32463</u> 79.03%	<u>25</u> 0.06%	<u>73</u> 0.18%	<u>13</u> 0.03%	<u>855</u> 2.08%	<u>11</u> 0.03%	<u>8</u> 0.02%	<u>7630</u> 18.57%	<u>41079</u> 100.00%
Средняя за 2010–2014 гг.									
Литораль	<u>6256</u> 22.74%	<u>874</u> 3.18%	<u>3495</u> 12.70%	<u>61</u> 0.22%	<u>10917</u> 39.68%	<u>764</u> 2.78%	<u>38</u> 0.14%	<u>5110</u> 18.57%	<u>27515</u> 100.00%
Сублитораль	<u>10251</u> 63.44%	<u>0</u> 0%	<u>15</u> 0.09%	<u>36</u> 0.23%	<u>95</u> 0.59%	<u>0</u> 0%	<u>17</u> 0.10%	<u>5745</u> 35.55%	<u>16159</u> 100.00%
Профундаль	<u>13827</u> 78.14%	<u>0</u> 0%	<u>0</u> 0%	<u>4</u> 0.02%	<u>1368</u> 7.73%	<u>0</u> 0%	<u>0</u> 0%	<u>2498</u> 14.11%	<u>17697</u> 100.00%
В целом по озеру	<u>11515</u> 64.84%	<u>71</u> 0.40%	<u>291</u> 1.64%	<u>23</u> 0.13%	<u>1535</u> 8.64%	<u>61</u> 0.34%	<u>13</u> 0.07%	<u>4250</u> 23.93%	<u>17759</u> 100.00%

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные данные указывают как на конкретные изменения, происшедшие в зообентосном сообществе, так и на определенные тенденции в экосистеме оз. Севан в целом. За прошедшее десятилетие (2005–2014 гг.) изменения количественного развития зообентоса сопровождались серьезными изменениями в его качественной структуре. В частности, на фоне двукратного снижения биомассы по озеру в целом изменились соотношение различных систематических групп и трофической структуры сообщества.

Однако в зоне литорали биомасса зообентоса возросла в 2 раза и на порядок в сообществе увеличилась доля фитофагов, что свидетельствует о значительном расширении площади распространения макрофитов, в том числе и вглубь водоема.

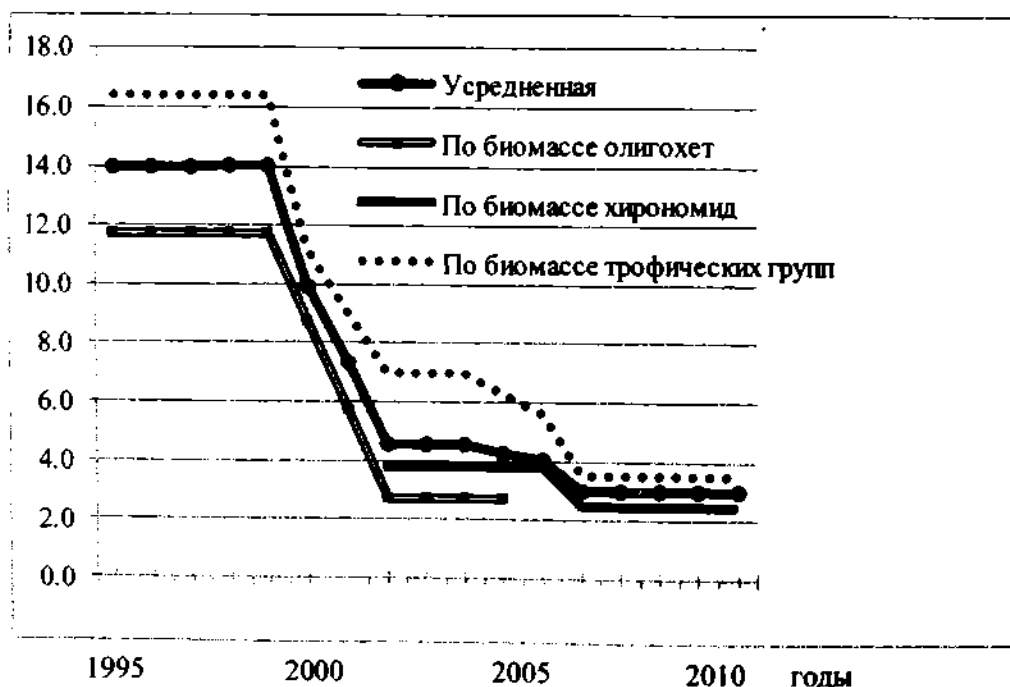
В сублиторали биомасса зообентоса снизилась в 2 раза за счет детритофагов, очевидно в связи со снижением поступления на дно органического вещества, т.е. по причине снижения ППП. Одновременно здесь наблюдалось двукратное возрастание биомассы донных беспозвоночных — преференциальных кормовых объектов рыб (бокоплавы, пиявки, поденки, ручейники, моллюски).

В профундали биомасса зообентоса сократилась почти в 3 раза, как по причине снижения ППП, так и в связи с 18-кратным возрастанием пресса хищников

(см. табл. 3.1.15), что стало возможным в связи с проникновением на большие глубины хищных личинок хирономид рода *Procladius*, до этого лишенных подобной возможности в связи с неблагоприятными кислородными условиями.

**Таблица 3.1.15.** Биомасса (в числителе Дж м<sup>-2</sup>) и доля (%) в общей биомассе трофических групп зообентоса в оз. Севан

Глубинные зоны	Хищники	Детритофаги	Фитофаги	Фильтраторы	Мирные	Зообентос в целом
Средняя за 2005–2009 гг.						
Литораль	<u>901</u> 6.74%	<u>9555</u> 71.50%	<u>2890</u> 21.62%	<u>18</u> 0.14%	<u>12463</u> 93.26%	<u>13363</u> 100%
Сублитораль	<u>3070</u> 8.14%	<u>34630</u> 91.78%	<u>0</u> 0%	<u>25</u> 0.07%	<u>34663</u> 91.86%	<u>37733</u> 100%
Профундаль	<u>139</u> 0.28%	<u>49563</u> 99.72%	<u>0</u> 0%	<u>0</u> 0%	<u>49563</u> 99.72%	<u>49703</u> 100%
В целом по озеру	<u>1593</u> 3.88%	<u>39229</u> 95.52%	<u>234</u> 0.57%	<u>13</u> 0.03%	<u>39477</u> 96.12%	<u>41070</u> 100%
Средняя за 2010–2014 гг.						
Литораль	<u>1965</u> 7.14%	<u>13641</u> 49.58%	<u>11847</u> 43.06%	<u>61</u> 0.22%	<u>25549</u> 92.86%	<u>27515</u> 100%
Сублитораль	<u>1058</u> 6.55%	<u>14948</u> 92.50%	<u>117</u> 0.72%	<u>36</u> 0.23%	<u>15101</u> 93.45%	<u>16159</u> 100%
Профундаль	<u>886</u> 5.01%	<u>16807</u> 94.97%	<u>0</u> 0%	<u>4</u> 0.02%	<u>16811</u> 94.99%	<u>17697</u> 100%
В целом по озеру	<u>1055</u> 5.94%	<u>15667</u> 88.21%	<u>1015</u> 5.72%	<u>24</u> 0.14%	<u>16706</u> 94.06%	<u>17762</u> 100%



**Рис. 3.1.10.** Годовые величины первичной продукции оз. Севан (мДж м<sup>-2</sup>), ретроспективно рассчитанные на основании количественных показателей зообентоса за 2005–2014 гг.

Таким образом, изменения качественного состава и количественных характеристик зообентоса указывают на значительное (почти в 5 раз) сокращение величины первичной продукции водоема, улучшение кислородных условий в придонных слоях воды, расширение площадей, покрытых макрофитами и снижение пресса рыб. Об этом свидетельствуют также увеличение прозрачности воды и смена в составе зоопланктона мелких видов более крупными (Կիկլոպուշի, Հալոբրաշի, 2012; Կիկլոպուշի, 2013; Крылов и др., 2013 а, б, 2015).

С большой долей вероятности можно предположить, что положительные сдвиги в трофическом статусе водоема в первую очередь являются последствием поднятия уровня воды в оз. Севан на 3.82 см по сравнению с абсолютным минимумом (1896.32 м над уровнем моря на 1 января 2002 г.). Нынешний уровень оз. Севан (1900.13 м над уровнем моря по состоянию на 1 января 2015 г.) соответствует 1963 г. Особо значительные изменения в оз. Севан стали происходить, начиная со следующего 1964 г.: в озере стали доминировать синезеленые водоросли за счет представителей родов *Anabaena* и *Aphanesomenon* (Казарян, Навасардян, 1979), возникло так называемое "цветение" воды, что свидетельствовало о кардинальных изменениях условий существования в сторону эвтрофикации (Легович, 1979).

Как известно, на основании многолетних комплексных исследований, проведенных Севанской Гидробиологической Станцией (ныне Институт Гидробиологии и Ихтиологии) была обоснована, а в 2001 г. закреплена в Законе Республики Армения "Об утверждении годовых и комплексных программ мероприятий восстановления, сохранения, воспроизводства и использования экосистемы озера Севан" необходимость поднятия уровня оз. Севан "... как минимум на 6 м для восстановления количественных и качественных показателей воды в озере, как необходимое условие для профилактики эвтрофикации ..." и "... ограничить максимальный годовой сток воды из озера Севан 170 млн. м<sup>3</sup>". Настоящее исследование в очередной раз подтверждает правильность научного обоснования и принятия данного важного решения.

К сожалению, темпы подъема уровня воды оз. Севан в последние годы замедлились. Ссылаясь на неблагоприятные климатические условия и снижение уровня подземных вод, Правительство и Парламент Республики Армения все чаще использует предусмотренную вышеуказанным Законом "... в исключительных случаях" возможность увеличения стока воды из озера (до 360 млн. м<sup>3</sup> в 2008 г., до 320 млн. м<sup>3</sup> в 2012 г., и до 270 млн. м<sup>3</sup> в 2014 г.) в результате чего уровень воды в оз. Севан в 2012 и 2014 гг. опустился соответственно на 3 и 4 см. Очевидно, что при продолжении снижения, при прекращении и даже замедлении поднятия уровня воды, наблюдаемое уменьшение трофического статуса водоема исчезнет и оз. Севан может испытать новый этап эвтрофирования со всеми вытекающими отрицательными последствиями.

### 3.1.5. ОЦЕНКА ВОЗДЕЙСТВИЯ МАЛЫХ ГИДРОЭЛЕКТРАСТАНЦИЙ НА СООБЩЕСТВА МАКРОЗООБЕНТОСА РЕК БАСЕЙНА ОЗЕРА СЕВАН\*

Одним из наиболее эффективных направлений развития альтернативной энергетики является использование энергии небольших водотоков с помощью малых гидроэлектростанций (МГЭС). Это объясняется значительным потенциалом таких водотоков при сравнительной простоте их использования и является наиболее экономичным и безопасным способом получения электроэнергии. Несмотря на ряд преимуществ МГЭС, в ходе их строительства изменяется русло реки, окружающий ландшафт, нарушаются места обитания эндемичных видов рыб (Михайлов, 1989). Водозабор, необходимый для работы МГЭС, влияет на их гидрологические, физико-химические и гидробиологические показатели (Jesus et al., 2004; Environmental Health ..., 2002). Подобная ситуация сложилась и в бассейне оз. Севан, где реки подвергаются непосредственному воздействию построенных и строящихся на них МГЭС.

Как в бассейне Севана, так и во всей республике изучено исключительно экономическое значение эксплуатации этих гидротехнических сооружений, без учета возможного негативного воздействия на окружающую среду, в частности — на водные экосистемы. Следовательно, мониторинговое исследование экологического воздействия МГЭС на водотоки бассейна Севана — это проблема чрезвычайной экологической важности.

Целью исследования было выяснить влияние малых гидроэлектростанций на развитие водных организмов и дать оценку качества воды в условиях воздействия малых ГЭС на реках Аргичи, Варденис и Карцахбюр.

Гидрологические (скорость течения и расходы вод рек, уровень воды) и гидробиологические (видовое богатство, численность и биомасса макрозообентоса) исследования были выполнены на участках, расположенных выше и ниже МГЭС, в октябре–декабре 2013 г. и в январе–феврале и мае 2014 г. Глубину и скорость течения измеряли на русловых участках рек. Пробы макрозообентоса были обработаны принятыми в гидробиологии методами. Образцы проб макрозообентоса были взяты выше и ниже МГЭС специальной количественной рамкой (*surber sampler*) с площадью 0.1 м<sup>2</sup>. На каждой станции отбирали по 5–7 проб (Жадин, 1956; Лучшаева, 1983; Методические рекомендации ..., 1983; Методика сбора и обработки ..., 2001; Методические рекомендации ..., 2003; Manual for the application ..., 2002). Идентификация животных проводилась по определителям различных групп пресноводных беспозвоночных (Определитель ..., 1977, 1994–2004). Степень загрязнения воды рек Аргичи, Карцахбюр и Варденис определялась с помощью биотического индекса (Extended Biotic Index), который отражает соотношение таксонов чувствительных / не чувствительных к органическому загрязнению (Семенченко, 2004). Кроме того, был рассчитан индекс видового разнообразия Шеннона донной фауны.

**Аргичи** — самая длинная и полноводная река бассейна оз. Севан: ее длина 51 км, площадь водосборного бассейна — 384 км<sup>2</sup>, среднегодовой сток — 5.6 м<sup>3</sup>/с. Река берет начало с двух родников, начинающихся со склонов горы Гидасар на высоте 2660 м. Река течет на север, и от деревни Верхний Геташен впадает в оз. Севан. Водные запасы реки используются для орошения (Мнацаканян, 2007) и энергетики

\* Т. В. Бошян, Г. А. Геворгян, С. А. Акопян

Научный Центр Зоологии и Гидроэкологии, Институт гидроэкологии и ихтиологии, ул. П. Севака, 7, Ереван 0014, Армения, e-mail: tatevik-b87@mail.ru

(фотовкладка: фото 12). Дно реки состоит из отложений: песка, гальки и гравия. В период исследований степень зарастания водотока на различных участках составляла до 50%. Гидрологические показатели представлены в таблице 3.1.16.

Таблица 3.1.16. Гидрологические характеристики\* исследованных участков р. Аргичи

Год	Месяц	Выше МГЭС				Ниже МГЭС			
		V	T	R	H	V	T	R	H
2013	Октябрь	0.53	6.0	3.17	33	0.67	7.0	2.18	25
	Ноябрь	0.52	3.8	2.98	32	0.65	5.0	1.69	20
	Ноябрь	—	—	—	—	0.34	0.2	0.41	12
2014	Январь	—	—	—	—	0.33	0.1	0.36	11
	Февраль	—	—	—	—	0.34	0.2	0.44	13
	Май	0.7	10.0	15.4	88	1.08	12.0	11.34	70

\* Здесь и в табл. 3.1.18 и 3.1.19: V — скорость течения (м/с); T — температура воды (°C); R — расход воды (м³/с); H — глубина (см).

В составе макрозообентоса исследованных участков реки за период изучения выявлено 17 видов. Состав бентосных беспозвоночных выше МГЭС включал тубифицид — 1 вид, пиявок — 3 вида, хирономид — 2 вида, поденок — 3 вида, ручейников — 3 вида, веснянок — 1 вид. Во все сезоны доминировал *Gammarus lacustris* (G.O. Sars, 1864), только в мае — представители Tubificidae.

Ниже МГЭС видовое богатство снижалось (рис. 3.1.11): было зарегистрировано 3 вида поденок, 3 вида пиявок, 2 вида двукрылых, остальные таксоны (бокоплавы, ручейники, жесткокрылые и т.д.) были представлены лишь одним видом. На протяжении всего периода изучения доминировали Tubificidae, что обусловлено преобладанием илистого грунта, и только в мае доминировали представители Chironomidae (род *Orthocladius*).

Осенью 2013 г. (октябрь, ноябрь) в р. Аргичи количественные показатели макрозообентоса уменьшились на участке ниже МГЭС (рис. 3.1.11–3.1.13). В октябре биомасса макрозообентоса выше МГЭС была почти в 8 раз больше, а в ноябре, после начала эксплуатации станции, биомасса беспозвоночных снизилась в 14 раз. Число видов в эти же месяцы сокращалось с 16 до 8 (октябрь) и с 13 до 8 (ноябрь) (рис. 3.1.11). Однако величины индекса Шеннона практически не изменялись (рис. 3.1.14). Зарегистрировано ухудшение качества воды на участке ниже МГЭС (табл. 3.1.17).

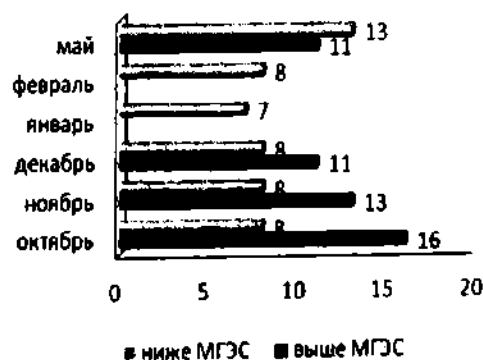


Рис. 3.1.11. Изменения числа видов макрозообентоса р. Аргичи выше и ниже МГЭС.

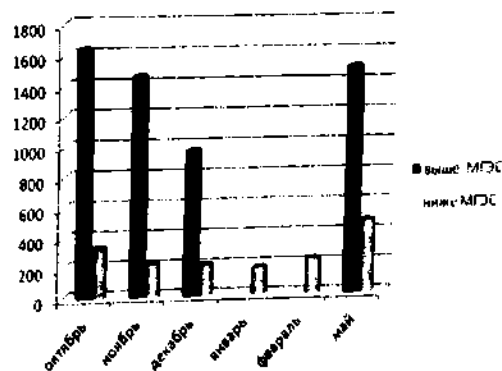


Рис. 3.1.12. Численность (экз./м²) макрозообентоса р. Аргичи выше и ниже МГЭС.

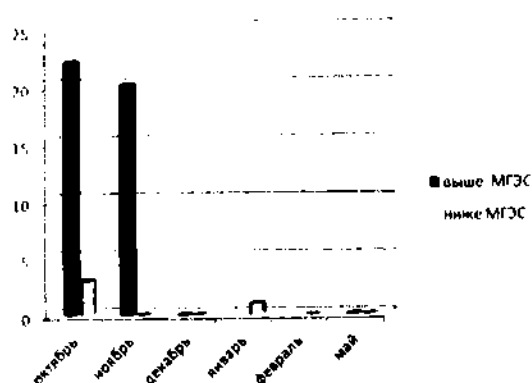


Рис. 3.1.13. Биомасса (г/м²) макрозообентоса р. Аргичи выше и ниже МГЭС.

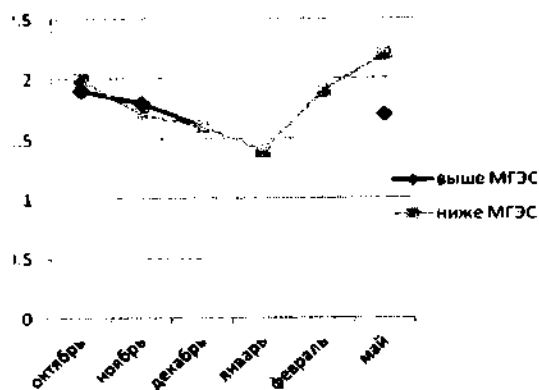


Рис. 3.1.14. Изменения индекса Шеннона (бит) макрозообентоса р. Аргичи выше и ниже МГЭС.

Таблица 3.1.17. Изменения индекса EBI (Extended Biotic Index)

Дата		Карчахбюр		Аргичи		Варденис	
		Выше МГЭС	Ниже МГЭС	Выше МГЭС	Ниже МГЭС	Выше МГЭС	Ниже МГЭС
2013	Октябрь	—	—	—	—	—	—
	Ноябрь	—	—	—	—	—	—
	Декабрь	—	—	—	—	—	—
2014	Январь	—	—	—	—	—	—
	Февраль	—	—	—	—	—	—
	Май	—	—	—	—	—	—

— высокое качество
  — хорошее качество
  — не высокое качество;
  — низкое качество

Зимой 2014 г. участок реки выше МГЭС, благодаря невысокому уровню воды и медленному течению, был покрыт льдом, и сборы не проводились. Ниже МГЭС были обнаружены макробеспозвоночные типичные для илистых биотопов: тубифициды, хирономиды (*Orthocladinae*, *Chironominae*). Вода здесь характеризовалась низким качеством (табл. 3.1.17).

Весной (май) 2014 г. на участке ниже МГЭС уровень воды в р. Аргичи снизился, а скорость течения воды увеличилась (табл. 3.1.16) за счет работы рыбопропускного сооружения. Ниже МГЭС наблюдалось сокращение численности макрозообентоса в 3 раза (рис. 3.1.12), но зарегистрировано увеличение его биомассы почти в 4 раза (рис. 3.1.13), количества видов с 11 до 14 (рис. 3.1.11) и индекса Шеннона (рис. 3.1.14). Качество воды в двух участках не отличалось по индексу EBI (табл. 3.1.17).

Река **Карчахбюр** берет начало с северной части вулканического хребта Варденис на высоте 3325 м. Длина реки 26.3 км, площадь водосбора — 123 км². Питание в основном подземное (72%), половодье с апреля по май. Водные запасы реки используются для орошения (Мнацаканян, 2007) и для энергетики (фотовкладка: фото 13). Выше МГЭС участок реки характеризовался галечным, илистым и песчаным грунтом, степень зарастания составляла в среднем 5% (табл. 3.1.18). На участке ниже МГЭС ввиду того, что река здесь протекает по равнинной местности, снижалась скорость течения воды, увеличивалась ее температура. Дно реки в этом участке состоит из отложений: гравий, гальки песка и ила, степень зарастания возрастала до 60%.

Таблица 3.1.18. Гидрологические характеристики исследованных участков р. Карцахбюр

Год	Месяц	Выше ГЭС				Ниже ГЭС			
		V	T	R	H	V	T	R	H
2013	Октябрь	0.75	8.0	1.25	37	0.50	10.0	0.75	25
	Ноябрь	0.73	6.5	1.08	33	0.43	9.0	0.59	23
	Декабрь	0.69	2.0	0.93	30	0.38	4.5	0.46	20
2014	Январь	0.62	0.9	0.89	32	0.37	2.8	0.49	22
	Февраль	0.66	1.8	0.98	33	0.43	5.9	0.65	25
	Май	1.03	9.5	1.94	40	0.83	11.0	1.49	30

В составе макрозообентоса исследованных участков реки за период изучения обнаружено 38 видов. Участок реки выше МГЭС характеризовался богатым видовым составом. Высокая скорость течения воды, очевидно, способствовала обогащению кислородом, что создавало благоприятные условия для развития донных беспозвоночных, чувствительных к загрязнению — Plecoptera, Trichoptera, Ephemeroptera (Безмзтерных, 2007). В состав бентосных сообществ входили двукрылые — 9 видов, ручейники — 6, веснянки — 4, поденки — 4, жесткокрылые — 3 вида, брюхоногие моллюски — 2, полужесткокрылые — 1, двусторчатые моллюски — 1. В октябре доминировал *Caenis* sp., в ноябре и в зимние месяцы — *Orthocladius* sp., а в мае — *Baetis* s. str.

Ниже МГЭС видовое богатство снижалось: были зарегистрированы двукрылые — 4 вида, олигохеты — 3 вида, поденки — 2 вида, бокоплавы — 1 вид, двусторчатые моллюски — 1. В течение всего периода исследований отмечалось увеличение численности (рис. 3.1.15) и биомассы (рис. 3.1.16) донных макробеспозвоночных, сокращение числа видов (рис. 3.1.17).

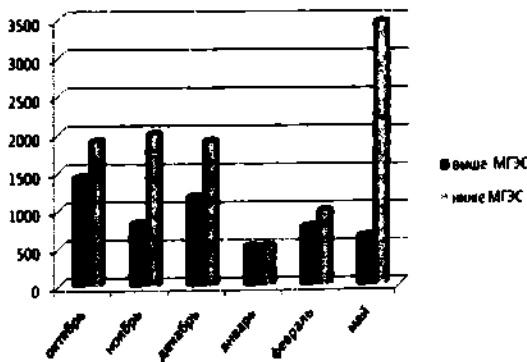


Рис. 3.1.15. Численность (экз./м²) макрозообентоса р. Карцахбюр выше и ниже МГЭС.

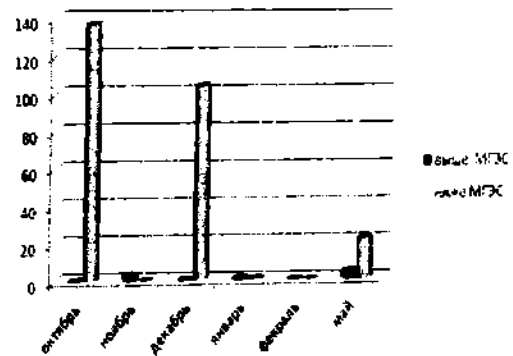


Рис. 3.1.16. Биомасса (г/м²) макрозообентоса р. Карцахбюр выше и ниже МГЭС.

Основу численности и биомассы зообентоса на станциях ниже ГЭС составляли бокоплавы (*Gammarus pulex* (Linnaeus, 1758)), основными местообитаниями которых являются заросли макрофитов. Только в январе и в феврале доминировал *Baetis* sp. Кроме того, ниже МГЭС отмечено снижение величин индекса Шеннона (рис. 3.1.18).

Очевидно, что изменения условий местообитания донных беспозвоночных (грунтов, скорости течения, температуры) способствовало ухудшению качества среды гидробионтов, о чем свидетельствует индекс EBI: во все месяцы качество воды снижалось, только в мае оно оставалось неизменным (табл. 3.1.17), что связано с увеличением числа видов.

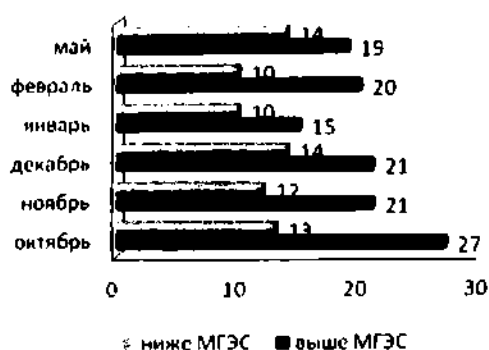


Рис. 3.1.17. Изменения числа видов макрозообентоса р. Карцахбюр выше и ниже МГЭС.

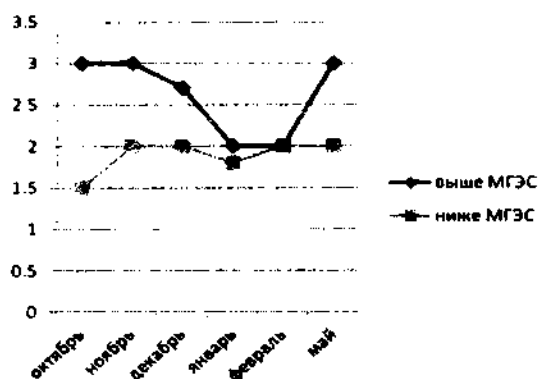


Рис. 3.1.18. Изменения индекса Шеннона (бит) макрозообентоса р. Карцахбюр выше и ниже МГЭС.

Варденис берет начало с северных склонов вулканического хребта Варденис на высоте 3215 м. Длина реки 28 км, площадь водосборного бассейна — 116 км<sup>2</sup>, средний многолетний сток — 1.83 м<sup>3</sup>/с. Водные запасы реки используются для орошения и для энергетики (фотовкладка: фото 14). Субстрат состоит из валунов, гравия, песка и ила, степень зарастания доходит до 5%. Участок реки выше МГЭС характеризовался высокой скоростью течения, глубина варьировала от 30 до 60 см, температура воды — от 0.2 до 10°C (табл. 3.1.19). В связи с зарегулированием стока участок реки ниже МГЭС на расстоянии нескольких километров был практически без воды. В связи с этим исследования макрозообентоса были проведены лишь на участке выше МГЭС.

Таблица 3.1.19. Гидрологические характеристики исследованных участков р. Варденис

Год	Месяц	Выше ГЭС				Ниже ГЭС			
		V	T	R	H	V	T	R	H
2013	Октябрь	1.12	6.0	2.16	35	—	—	—	—
	Ноябрь	1.04	4.0	1.94	34	—	—	—	—
	Декабрь	0.91	0.3	1.6	32	—	—	—	—
2014	Январь	0.8	0.2	1.32	30	—	—	—	—
	Февраль	0.83	0.7	1.46	32	—	—	—	—
	Май	1.53	10.0	6.43	60	—	—	—	—

Всего в составе макрозообентоса исследованного участка реки выявлено 34 вида беспозвоночных. В период исследования численность донных беспозвоночных колебалась от 311 до 2616 экз./м<sup>2</sup>, биомасса — от 0.4 до 5.3 г/м<sup>2</sup>, количество видов — от 17 до 28, величина индекса Шеннона — от 2.4 до 3.4 бит/экз. На протяжении всего периода исследований доминировали личинки ручейника *Micrasema bifoliatum* (Martynov, 1925), только в феврале — личинки *Orthocladius* sp. По индексу EBI во все месяцы регистрировалось высокое качество воды, что, возможно, связано с естественным течением реки и отсутствием источников загрязнения.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные результаты показали, что состояние сообществ донных беспозвоночных на участках рек, расположенных ниже МГЭС, определяется характером сброса воды. При увеличении скорости течения и изменении грунтов, как это отмечено на р. Аргичи, наблюдается снижение численности, биомассы и числа видов макрозообентоса, что приводит к ухудшению качества воды. При снижении скоро-



сти течения воды, увеличении степени зарастания участка реки ниже МГЭС. что было характерно для участка на р. Карцахбюр, наблюдалось сокращение числа видов и повышение численности и биомассы макробеспозвоночных. При этом значения индекса EBI свидетельствовали о снижении качества среды обитания донных макробеспозвоночных, исключение наблюдается лишь в начале вегетационного периода, когда индекс EBI выше и ниже МГЭС не отличался. Влияние МГЭС может приводить к полной деградации участка реки ниже плотины, как это наблюдалось на р. Варденис, где на протяжении нескольких километров в реке отсутствовала вода.

## 3.2. МЕГАЗООБЕНТОС

### 3.2.1. ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИОННЫХ ПАРАМЕТРОВ ДЛИННОПАЛОГО РАКА *PONTASTACUS LEPTODACTYLUS* ESCHSCHOLTZ, 1823 В УСЛОВИЯХ ПОВЫШЕНИЯ УРОВНЯ ВОДЫ\*

Длиннопалый рак *Pontastacus leptodactylus* Eschscholtz, 1823 проник в оз. Севан в 1980-х гг. Изучение популяции рака началось в середине 1990-х гг. (Оганесян, 1998), но регулярные исследования стали проводиться с 2004 г. (Гукасян и др., 2007, 2010). В связи с повышением уровня воды с целью улучшения экологического состояния озера увеличилась также полезная площадь для длиннопалого рака (около 5000 га). Расширение границы распространения макрофитов привело к образованию дополнительного источника корма и убежищ для молоди многих гидробионтов, включая рака. Новые условия вызвали изменения биологических и популяционных параметров рака. Антропогенный фактор, в свою очередь, повлиял на размерно-возрастную структуру популяции рака, способствуя ее омоложению.

Анализ уловов, проведенных в разные годы в один и тот же период (июнь-июль) в том же районе озера показал постепенное снижение доли крупных раков (рис. 3.2.1) (Гукасян и др., 2007, 2010).

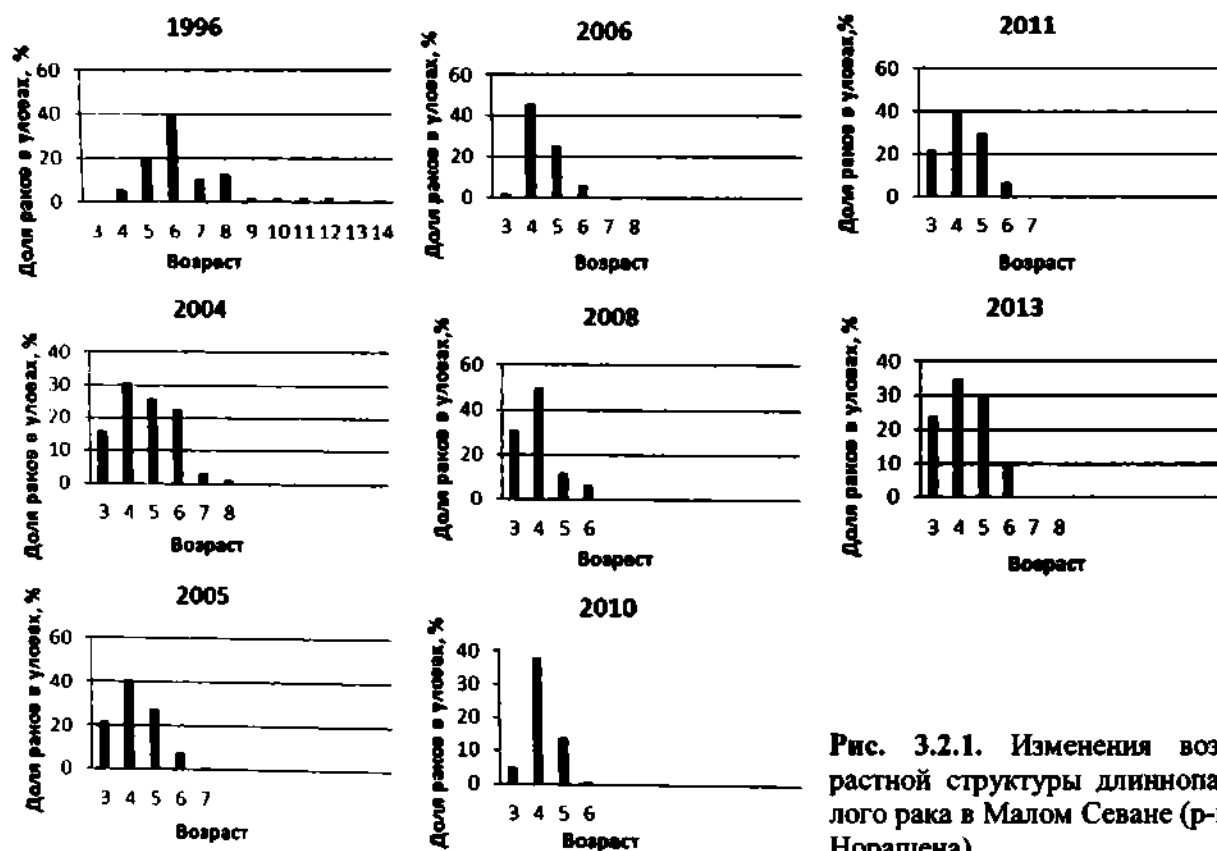


Рис. 3.2.1. Изменения возрастной структуры длиннопалого рака в Малом Севане (р-н Норашена).

\*Е. Х. Гукасян, Н. С. Бадалян, А. М. Хосровян, А. А. Алексанян

Институт гидроэкологии и иктиологии Научного центра Зоологии и гидроэкологии НАН РА, Армения, 0014, г. Ереван, ул. Паруйра Севака, 7, e-mail: e\_ghukasyan@yahoo.com

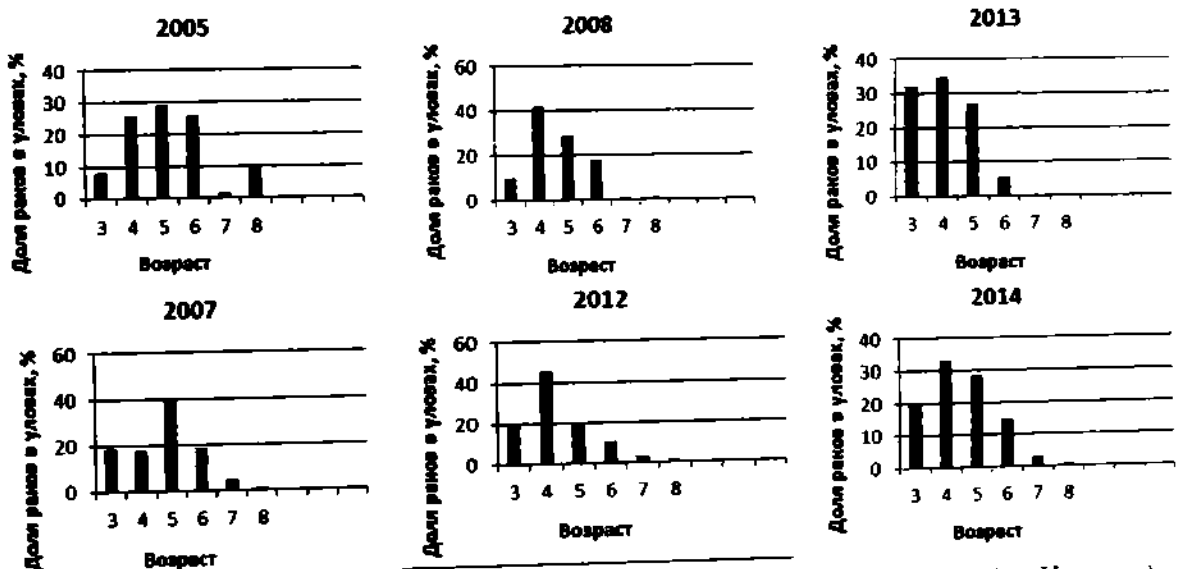
Уравнение зависимости между длиной тела и возрастом у длиннопалого рака было выявлено Н. Бадаляном (2012):  $Y = 6.1503 \ln(x) + 0.5724$  ( $R^2 = 0.99$ ). Средняя длина тела и пределы ее колебаний представлены в таблице 3.2.1.

**Таблица 3.2.1.** Средняя длина тела длиннопалого рака и пределы ее колебаний в оз. Севан

Возраст	Средняя длина тела рака
1	4.1
2	7.5
3	9.1
4	10.4
5	11.5
6	12.7
7	13.5
8	14.0
9	14.5

Если в 1996 г. в Малом Севане доминирующей группой были раки возрастом 6 лет (40%) (с длиной тела 12.1–13.3 см) (рис. 3.2.1, табл. 3.2.1), то с 2004 г. в уловах доминировали раки возрастом 4 года (с длиной тела 9.9–10.9 см).

Аналогичная картина наблюдалась в Большом Севане (рис. 3.2.2). В уловах 2005–2007 гг. преобладали раки возрастом 5 лет, а начиная с 2008 г. — 4 года и в небольших количествах также особи старших возрастов. Редко встречались раки с максимальной длиной равной 19.5 см.



**Рис. 3.2.2.** Изменения возрастной структуры длиннопалого рака в Большом Севане (р-н Норатуза).

Сокращение размерно-возрастного ряда в период 2004–2014 гг., по сравнению с 1990-ми гг., связано с воздействием селективного промысла, что свидетельствует о постоянной антропогенной нагрузке на популяцию рака.

Размер пополнения длиннопалого рака может определяться многими факторами, например, соотношением полов популяции, количеством размножающихся самок, плодовитостью, а также выживаемостью оплодотворенных яиц и потомства. Значения средней плодовитости рака в оз. Севан возросли в течение 2004–2007 гг. с 174 до 316 тыс. экз., в 2008 г. резко упали, и с 2008 по 2014 гг. вновь несколько повысились (Гукасян и др., 2011, рис. 3.2.3).

Средний размер оплодотворенных яиц и минимальный размер размножающихся самок почти не изменились. Соотношение полов слегка сдвинулось в сторону преобладания самок.

Анализ исследований, проведенных в 2014 г., показал, что отход оплодотворенных яиц различных возрастных групп колебался в пределах 74–79% и с увеличением линейного роста раков процент отхода икры увеличивался.

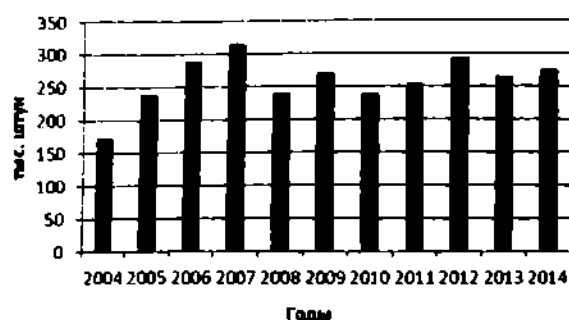


Рис. 3.2.3. Межгодовые изменения средней плодовитости длиннопалого рака оз. Севан.

Исследования популяции рака в озере показали, что с 2013 г. его запасы увеличиваются, что, по всей вероятности, связано с расширением ареала распространения, улучшением условий обитания, ростом плодовитости и наличием урожайных поколений рака. Согласно полученным данным, оз. Севан продолжает относиться к озерам средней биопродуктивности рака (Нефедов, 1974).

## ГЛАВА 4. РЫБЫ

### 4.1. СИГ (*Coregonus lavaretus* Linnaeus, 1758)\*

Из-за отсутствия промысловой статистики реальная оценка современного состояния популяции севанского сига возможна только на основании прямых ежегодных гидроакустических наблюдений. Для этих целей, начиная с 2005 по 2014 гг., проводились совместные исследования с участием сотрудников Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук и Института гидроэкологии и ихтиологии Научного центра зоологии и гидроэкологии Государственной некоммерческой организации Национальной академии наук Республики Армения.

Поскольку официальный лов сига на озере давно закрыт, а промысловая база за это время пришла в негодность, организация контрольного лова связана с большими трудностями. Последний массовый биоанализ сига проводился в 2005 г., когда состоялся последний в современной истории озера контрольный лов с использованием кошелькового невода (Герасимов и др., 2010). В последующие годы для анализа использовалась рыба из браконьерских уловов или купленная у частных торговцев.

Современное состояние популяции сига оз. Севан можно охарактеризовать, как крайне депрессивное, поскольку с момента максимального развития и до настоящего времени ее численность и биомасса сократились более чем в 1000 раз. Наибольших значений эти показатели достигали в конце 1980-х гг., когда ихтиомасса популяции колебалась в пределах 27.7–30.6 тыс. т. Впоследствии наблюдалось ее резкое снижение (Gabrielyan, Khosrovyan, 2004), обусловленное возрастанием интенсивности нелегального лова сига, который в 1980-е гг. превышал государственный промысел в 2–3 раза, в начале 1990-х гг. — в 4–5 раз, а в середине 1990-х гг. — в 12 раз (Габриелян, 2010). В последующие годы ситуация продолжала ухудшаться и в 2011 г. была зарегистрирована минимальная за все время существования севанской популяции сига ихтиомасса, которая по гидроакустическим данным не превышала 20 т (рис. 4.1.1) (Крылов и др., 2013 а).

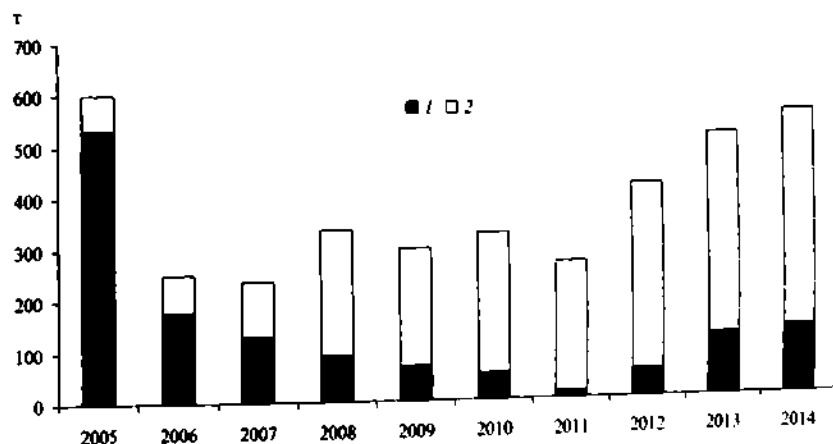


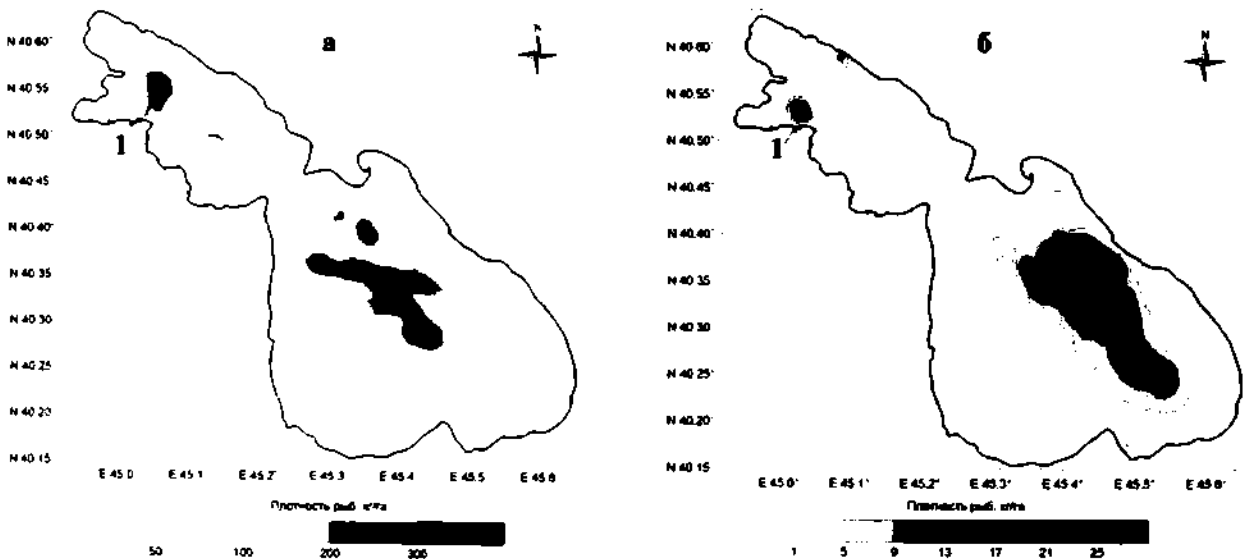
Рис. 4.1.1. Динамика ихтиомассы (по данным гидроакустических исследований) сига (1) и карася (2) в оз. Севан в период с 2005 по 2014 гг.

\* <sup>1</sup>Ю. В. Герасимов, <sup>2</sup>Э. С. Борисенко, <sup>1</sup>М. И. Малин, <sup>2</sup>А. Р. Рубенян, <sup>2</sup>Т. В. Варданин, <sup>2</sup>Н. Э. Барсегян, <sup>1</sup>Н. Н. Жгарева, <sup>1</sup>М. И. Базаров, <sup>2</sup>Б. К. Габриелян

<sup>1</sup>Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, 152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, [gu@ibw.yaroslavl.ru](mailto:gu@ibw.yaroslavl.ru)

<sup>2</sup>Институт гидроэкологии и ихтиологии НЦЗГЭ НАН РА, ул. Паруйра Севака, 7, 0014 г. Ереван, Армения, [gabrielb@sci.am](mailto:gabrielb@sci.am)

Столь быстрое снижение численности популяции сига в оз. Севан подтверждается и сравнением уловов кошелькового невода, которые сопровождались гидроакустическими съемками в 1983 и 2005 гг. В 1983 г. исследования с использованием эхолотов были проведены сотрудниками Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН Л.К. Малининым и А.Г. Поддубным. Контрольные ловы кошельковым неводом показали, что при полном сходстве по конструкции и размерам (длина — 600 м, высота — 80 м) неводов, использованных в 1983 и 2005 гг., средний улов на усилие отличался в десятки раз. В 1983 г. при общей ихтиомассе 10788 т, зарегистрированной с использованием гидроакустики, средний улов за одно притонение составил 400 кг. При этом плотность скопления, в котором осуществлялся замет невода в 1983 г., составляла 357 кг/га (рис. 4.1.2 а) и оно сильно не выделялось своей плотностью на общем фоне, т.к. на ближайших участках акватории ихтиомасса сига составляла около 200 кг/га. В 2005 г. при общей ихтиомассе в 532 т (т.е. в 20 раз меньше, чем в 1983 г.), выявленной в ходе гидроакустического обследования, средний улов за одно притонение кошелькового невода составил только 16 кг (в 25 раз меньше) (Герасимов и др., 2010). В 2005 г. лов осуществлялся в пределах скопления плотностью 15 кг/га (рис. 4.1.2 б) (в 24 раз меньше), при этом на остальной прилегающей акватории, в отличие от 1983 г., рыба (по данным гидроакустики) практически отсутствовала.



**Рис. 4.1.2.** Диаграмма пространственного распределения сига в оз. Севан в 1983 (а) и 2005 (б) гг. (по данным гидроакустической съемки). 1 — место лова кошельковым неводом в 1983 (а) и 2005 (б) гг. Снизу приведена шкала плотности рыб — максимальная плотность в 1983 г. — около 300 кг/га, в 2005 г. — около 25 кг/га (Герасимов и др., 2010).

Высокий уровень промысловой нагрузки на сига оз. Севан подтверждается и быстрым темпом омоложения популяции. В 1950–60-е гг. в промысловых уловах севанского сига встречались восьмилетки, самки длиной более 45 см составляли около 14% от улова, а самцы — 4%. Но, уже к концу 1970-х гг. под влиянием высокой промысловой нагрузки (Южакова, Снетков, 1983) исчезли особи в возрасте 7+ и 8+, значительно снизилась доля шестилеток. В 1980-е гг. возрастной состав сегов уже был представлен четырьмя — пятью возрастными группами при доминировании трехлеток — 80.6%. В улове 2005 г. встречались особи длиной от 17.0 см до 49 см и массой от 45 до 1500 г (Герасимов и др., 2006). Доминировали особи длиной 31–

33 см (рис. 4.1.3) и возрастом 1+ (98%), некоторые из них готовы были нереститься в текущем году. Следовательно, к 2005 г. сильное промысловое воздействие привело к значительному омоложению нерестовой части популяции, основу которой составляли двух- и трехлетки.

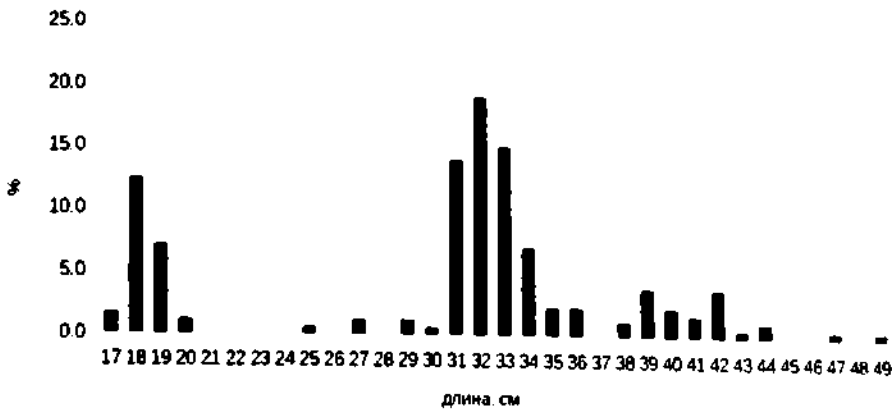


Рис. 4.1.3. Размерный состав сига в улове кошельковым неводом в оз. Севан, октябрь 2005 г.

Изучение динамики численности севанского сига прямым методом с использованием гидроакустики показал, что катастрофическое снижение его численности на современном этапе привело и к определенным изменениям в поведении и пространственном распределении рыб. В 1983 г. скопление сига в Малом Севане занимало диапазон глубин от 20 до 45 м (рис. 4.1.4 а), а в Большом Севане — от дна до 15 м (рис. 4.1.4 б). В этот период вертикальное распределение плотных скоплений сига зависело от содержания кислорода в придонном слое воды и градиента температуры. 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 (Гезалян, 1983). Верхняя граница определяется вертикальным градиентом температур. Сиг — stenotherмный холодноводный вид — в дневное время в Малом Севане диапазон температур в зоне обитания сегов составлял 4–9°C, в Большом Севане — 5–7°C, т.е. в дневное время основная масса сегов концентрировалась в сравнительно узком диапазоне температур ( $\pm 2^\circ\text{C}$ ). 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). В 2005 г. при снижении плотности скоплений сига в 17 раз, его небольшие стаи в оз. Севан днем и вечером стали придерживаться узкого температурного диапазона глубин 20–23 м (рис. 4.1.5), небольшое количество рыб встречалось у самого дна. В Большом Севане на большей части акватории диапазон глубин был сходным — от 20 м и глубже, но в отличие от Малого Севана сего чаще встречались у дна (рис. 4.1.6).

Ночные вертикальные миграции сига в верхние более теплые слои воды в 2000-е гг. не были отмечены. Очевидно, подобное явление в 1980-е гг. было следствием острой пищевой конкуренции при высокой численности популяции, из-за которой для питания часть особей вынужденно поднималась в слои с более высокой температурой воды. В 2000-е гг. при более чем 50-кратном снижении численности сига, приведшего к снижению или полному отсутствию конкуренции, рыбы перестали “выплывать” из зоны предпочитаемых температурных условий. Подобное распределение (глубже 20 м) в летне-осенний период сохраняется до тех пор, пока температура поверхностных слоев воды не опустится ниже  $10^\circ\text{C}$ .

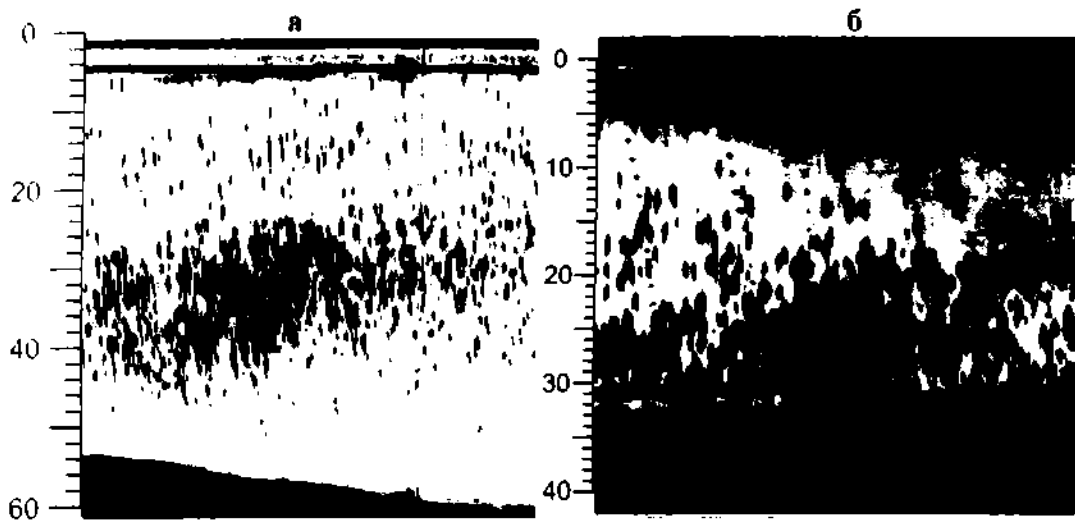


Рис. 4.1.4. Вертикальное распределение сига в Малом (а) и Большом (в) Севане, эхограмма 1983 г. (съёмку проводил Л.К. Малинин). Вертикальная шкала слева — глубины (м).

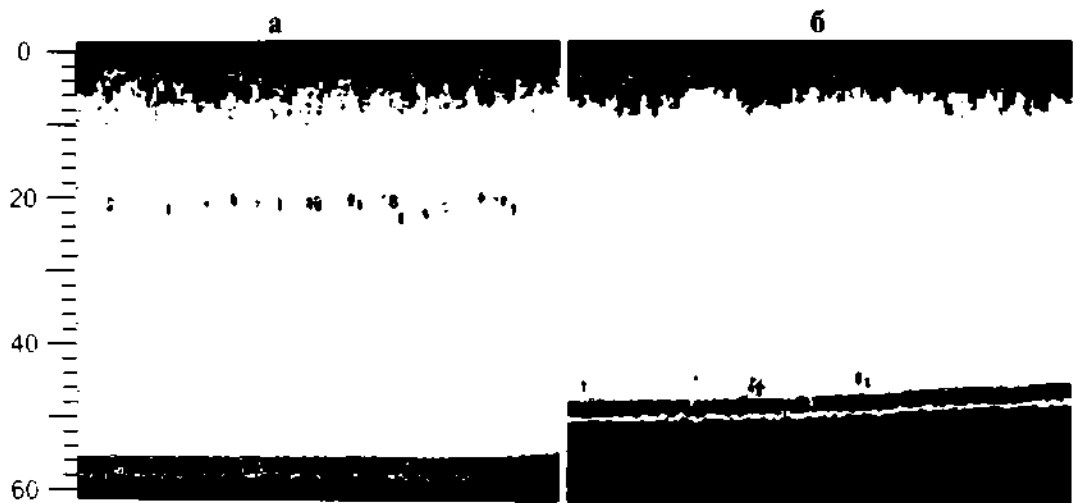


Рис. 4.1.5. Малый Севан, эхограмма 2005 г. а) рыбы в слое от 19 до 22 м, при общей глубине 58 м; б) рыбы у дна на глубине 41–44 м. Вертикальная шкала слева — глубины (м).

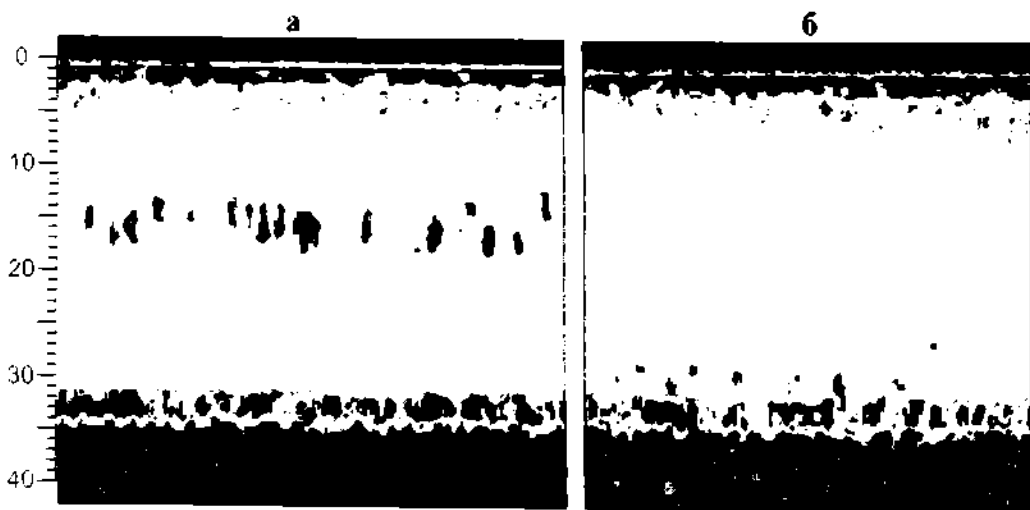


Рис. 4.1.6. Большой Севан, эхограмма 2005 г. а) рыбы в слое от 13 до 18 м, при общей глубине 31 м; б) рыбы у дна на глубине 30 м. Вертикальная шкала слева — глубины (м).



Единственным исключением, подтверждающим правило, было распределение сига в Большом Севане в районе “температурного купола” (Маркосян, 1970), т.е. в зоне подъема холодных вод. При пересечении “купола” на судне с эхолотом видно, что при прохождении границы зоны подъема холодных вод распределение сига меняется (фотокладка: фото 15). Стаи рыб с 20–25 м (фотокладка: фото 15 А) вслед за подъемом холодных вод перемещаются ближе к поверхности воды (фотокладка: фото 15 Б). В центре “купола” стаи сига обнаруживаются уже на глубине 10 м (фотокладка: фото 15 В). При прохождении центра купола глубина нахождения скоплений сига начинает увеличиваться (фотокладка: фото 15 Г и Д) и при выходе за пределы купола стаи сига опять регистрируются на горизонтах ниже 20 м (фотокладка: фото 15 И).

После 2005 г., когда ихтиомасса сига продолжала снижаться (рис. 4.1.1), его вертикальное распределение практически не изменилось. Редкие скопления и одиночные особи сига, регистрируемые эхолотом в летне-осенний период в Большом и Малом Севане, продолжали избирать водный горизонт ниже 20 м (фотокладка: фото 16).

Необходимость столь подробного описания динамики вертикального распределения севанского сига обусловлена невозможностью организации контрольного лова, который позволил бы определить видовую структуру рыбных скоплений, регистрируемых эхолотом при гидроакустической съемке. Различия в термоизбирательности сига и карповых, обитающих в оз. Севан, и связанная с этим разница в вертикальном распределении, позволяет косвенным способом установить долю каждого вида в общей ихтиомассе, определяемой с использованием гидроакустических методов.

В 1983 г. гидроакустическая съемка проводилась на участках озера с глубинами более 5–7 м. Контрольные обловы кошельковым неводом, проведенные в то время в Севане, показали, что сиг в уловах составлял не менее 98% от всей биомассы пелагических рыб. Форель и храмуля встречались здесь единично, поскольку они придерживались в основном литоральной и сублиторальной зон. Таким образом, в 1983 г. можно было с высокой степенью вероятности утверждать, что приводимые данные о распределении рыб относятся, прежде всего, к распределению сига.

Во время съемок в 2000-е гг. такой уверенности уже не было, поскольку в этот период происходило нарастание численности крупного карася в пелагической зоне озера и с каждым последующим годом его количество в пелагиали росло. Но при этом общая ихтиомасса в пелагической части озера стабилизировалась на величине  $285 \pm 42$  т (рис. 4.1.1), поскольку на фоне увеличения в пелагиали численности карася, доля сига непрерывно снижалась (рис. 4.1.1, 4.1.7, табл. 4.1.1).

Современное распределение карася по акватории озера неравномерно. Наиболее обилен карась в прибрежье озера, где он образует плотные скопления от уреза воды и до изобаты 10–15 м (фотокладка: фото 17). Относительно меньшая численность карася наблюдается в пелагиали открытой части озера в толще воды от поверхности до глубины 20 м (фотокладка: фото 18). При определении численности сига исключительно гидроакустическим методом, именно пелагический карась создает основную проблему.

Таблица. 4.1.1. Доля (%) сига в общей биомассе рыб в пелагиали оз. Севан по результатам гидроакустических исследований в 2005–2014 гг.

Год	%
2005	88.7
2006	71.2
2007	54.0
2008	27.2
2009	23.2
2010	15.6
2011	4.5
2012	12.9
2013	23.6
2014	24.1

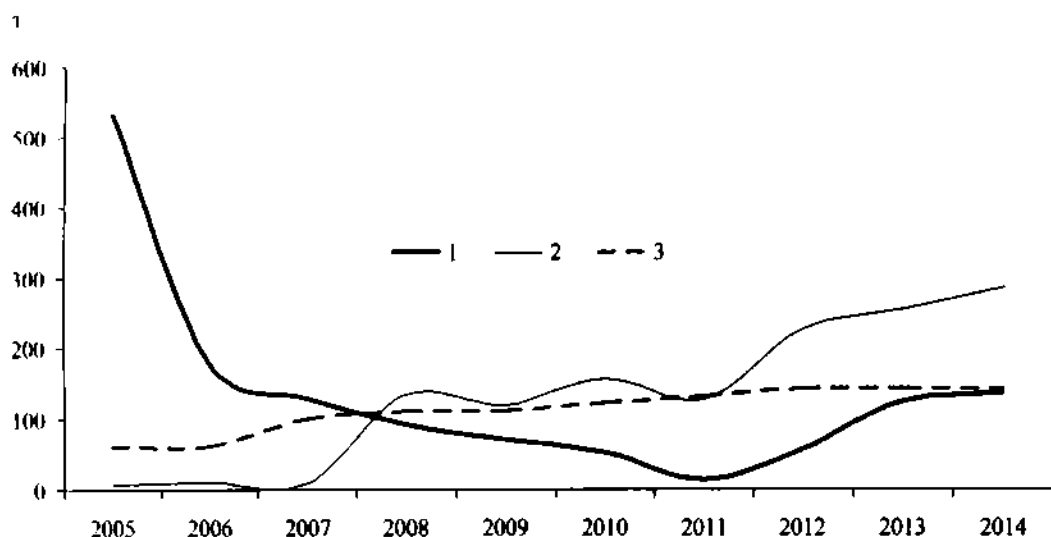


Рис. 4.1.7. Динамика ихтиомассы (по данным гидроакустических исследований) сига (1), карася прибрежного (2) и пелагического карася (3) в оз. Севан в период с 2005 по 2014 гг.

То, что сиг придерживается глубин более 20 м (фотовкладка: фото 18), достаточно условно, поскольку такое распределение соответствует в основном нагульному (летне-осеннему) периоду, когда температура воды в слое от 0 до 20 м выше 10°C. В этот период схема пространственного распределения рыб, например, в Большом Севане, состоит из трех зон — местообитаний прибрежного карася, пелагического карася и сига (рис. 4.1.8).

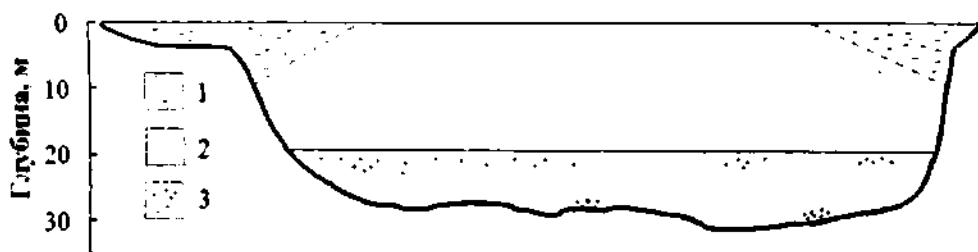


Рис. 4.1.8. Схема пространственного распределения рыб в Большом Севане. 1 — прибрежный карась; 2 — пелагический карась; 3 — сиг. Сплошная горизонтальная линия по 20-метровой изобате — граница между зонами обитания пелагического карася и сига.

Граница между летними местообитаниями карася и сига реальна и относительно устойчива, поскольку обусловлена предпочитаемыми ими температурными условиями. Тогда как граница между местообитаниями прибрежного и пелагического карасей условна (показана пунктиром).

Зимой и до прогрева воды в весенне-летний период пространственное распределение кардинально меняется — весь карась в условиях низких температур подходит к берегу, а по всей толще в пелагиали распределяется сиг, который, в отличие от карася, активно питается и в зимний период.

Гидроакустическая съемка на оз. Севан в период с 2005 по 2014 гг., проводимая в летне-осенний период, и определение численности рыб отдельно в каждой из указанных на схеме зон (рис. 4.1.8), позволило исследовать динамику численности обеих форм карася и сига (рис. 4.1.7).

Хорошей иллюстрацией смены доминирующего вида в пелагиали Севана с сига на карася является изменение видового состава рыб в браконьерских сетных уло-

вах, 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 (фотовкладка: фото 19 а). В 2007 г. количество карася в уловах увеличилось в среднем до 30–40%. В 2008 и 2009 гг. в браконьерских лодках открыто лежал уже только карась и храмуля (фотовкладка: фото 19 б).

О количестве сига в озере можно было судить и по его реализации на местном рынке. С 2005 г., по мере снижения численности сига в озере, его цена на рынке увеличилась ежегодно, а в 2010–2011 гг. сиг практически полностью исчез из продажи. Именно в этот период в озере регистрировалось его минимальное количество (рис. 4.1.1, 4.1.7). На это указывает и размерный состав рыб в пелагиали, выявленный по данным гидроакустики в октябре 2011 г. Осенью сеголетки севанского сига достигают размера 17 см и более (рис. 4.1.3). По данным гидроакустической съемки рыбы больше 16 см, отмеченные на глубине ниже 20 м, составляли только 4.5% от общей численности пелагических скоплений (рис. 4.1.9).

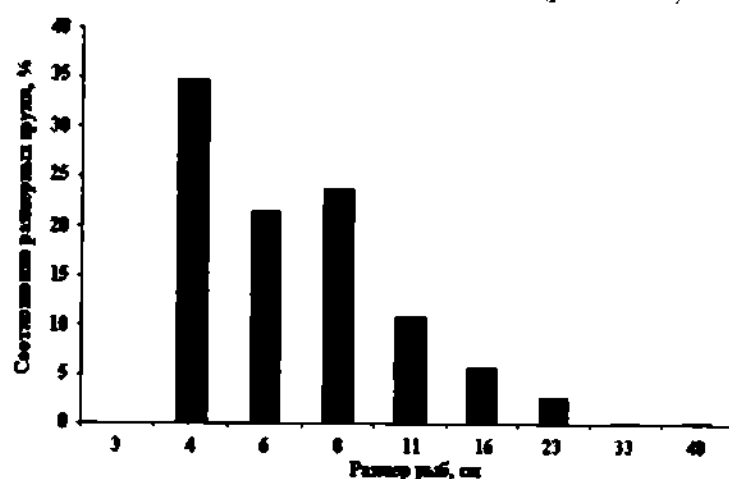


Рис. 4.1.9. Размерный состав рыб в пелагиали оз. Севан по данным гидроакустики, октябрь 2011 г.

Переломный момент в динамике биомассы сига наступил в 2012 г. (рис. 4.1.1, 4.1.7). Результаты гидроакустической съемки летом 2013 г. показали, что в 2011 г. в оз. Севан произошел массовый нерест сига, результатом которого стало появление урожайного поколения. Основу скоплений сига в озере составили особи со средними размерами 27–28 см. Судя по размерным характеристикам, это были сиги в возрасте 1+ нереста 2011 г. Осенью, по данным гидроакустической съемки, размерный состав скоплений приобрел бимодальную форму, основу скоплений по численности составляли особи размером 16–17 см — сеголетки от нереста 2012 г. Вторыми по численности были особи размером 30–32 см — рыбы в возрасте 1+ нереста 2011 г.

Успешному массовому нересту сига в 2011 г. способствовало сочетанное действие нескольких благоприятных факторов. Первый и очевидно основной — снижение рентабельности браконьерского промысла вследствие очень низкой численности и биомассы рыб в 2010–2011 гг. (рис. 4.1.1, 2.1.7). В результате рыбаки перестали промысливать сига. Часть из них уехала на заработки, другие занялись промыслом рака. Поэтому в центральных частях Малого и Большого Севана в 2010–2011 гг. лодки практически отсутствовали. Их основное сосредоточение наблюдалось вдоль берегов в местах наибольшей концентрации раков и карася (фотовкладка: фото 20). Это подтверждается динамикой количества лодок с рыбаками (рис. 4.1.10), осуществляющих нелегальный вылов сига в утреннее время в период с 2005 по 2011 гг. (фотовкладка: фото 21).

Второй — это увеличение прозрачности воды в озере (рис. 5.2), что привело к снижению седиментационных процессов в озере. В результате этого отложенная икра, которая инкубируется на донном субстрате в течение нескольких месяцев, в меньшей степени покрывается оседающей органической взвесью, что способствует благоприятному кислородному режиму при ее развитии и, соответственно, более высокому проценту выживания (Рубенян, 1984).

Третий — низкая численность сига, который является основным потребителем собственной икры, что так же приводит к высокой выживаемости икры. Этому способствовала и низкая доля малотычиноквого сига в современной популяции севанского сига (см. ниже). Именно малотычиноквые сиги в конце нагула, питаясь в основном бентосными организмами, потребляют и собственную икру. У многотычиноквого сига в это время наблюдается возрастание потребления зоопланктона, значение которого в питании тем выше, чем больше у рыб жаберных тычинок (Пивазян, 1984), т.е. они в этот период покидают нерестилища, переходя для питания в пелагиаль озера.

Четвертый — структурные перестройки в планктоне оз. Севан приведшие к значительному улучшению кормовой базы севанского сига (см. раздел 2.4.2), что способствовало высокой выживаемости выклюнувшейся молоди.

Эта совокупность благоприятных факторов, сложившаяся в 2010–2011 гг. и способствовала высокой эффективности нереста сига обусловившей, наблюдаемую вспышку его численности. В результате отсутствия браконьерских орудий лова, остатки популяции сига беспрепятственно прошли на нерестилища и дали урожайное потомство, способствовавшее увеличению численности популяции в 2013–2014 гг.

В 2012 г. для обработки результатов гидроакустической съемки была использована программа для таксономического анализа рыб, позволяющая разделять рыб, составляющих обнаруженное эхолотом скопление, по семействам (рис. 4.1.11).

Данные о таксономическом составе скоплений рыб в пелагиали оз. Севан практически совпали с данными по вертикальному распределению рыб (рис. 4.1.12). Участки, где при таксономическом анализе были обнаружены сиговые, совпали с участками, на которых были зарегистрированы скопления, находящиеся на глубине ниже 20 м (рис. 4.1.10, 4.1.12). Особенно точное совпадение наблюдается в Малом Севане. В свою очередь, эти участки совпадают с зарегистрированными в 1980-е гг. местами нереста сига (Рубенян, 1984) (рис. 4.1.13). У юго-западного берега (участок 4) нерестилища располагались на каменистом грунте на глубине 17–20 м. У северо-восточного берега (участки 1–3) сиг нерестился на каменистых грунтах с известковыми образованиями в виде кристаллов, которые располагались на глубинах от 15 до 30 м. В Большом Севане совпадения наблюдаются только у южного берега (районы 6 и 7), где нерестилища были обнаружены на песчано-илистом грунте с большим количеством органических примесей на глубине 5–8 м, и вдоль западного берега (участок 5) на глубине 7–10 м на галечнике с песком. В Большом Севане на нерестилищах с меньшими глубинами интенсивное заиление приводило к гибели икры (Рубенян, 1984). Очевидно, что при

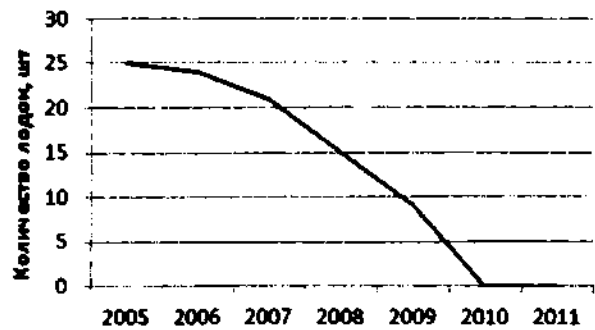


Рис. 4.1.10. Динамика количества лодок с рыбаками, осуществляющих нелегальный вылов сига в утреннее время (с 8.00 до 9.00) в Центральной части акватории Большого Севана. Ежедневные визуальные наблюдения.

столь низкой численности популяции, дефицит нерестилищ отсутствует, и нерест сига проходит на участках с наиболее благоприятными условиями.

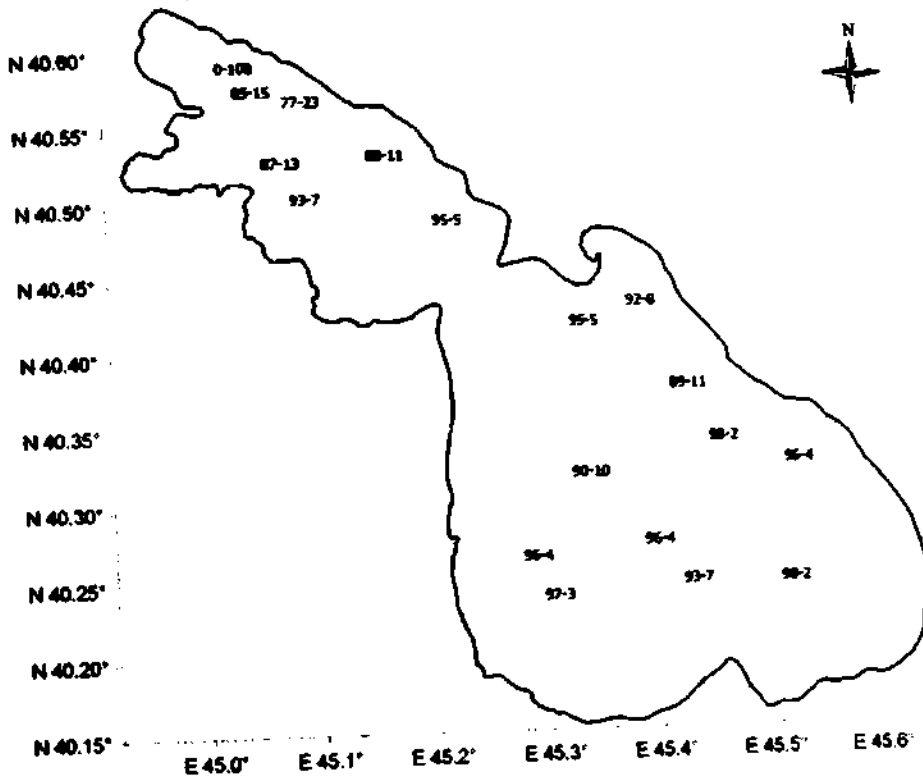


Рис. 4.1.11. Соотношение численности карповых и сиговых на различных участках акватории оз. Севан по результатам обработки гидроакустических данных программой для распознавания семейств в 2013 г.

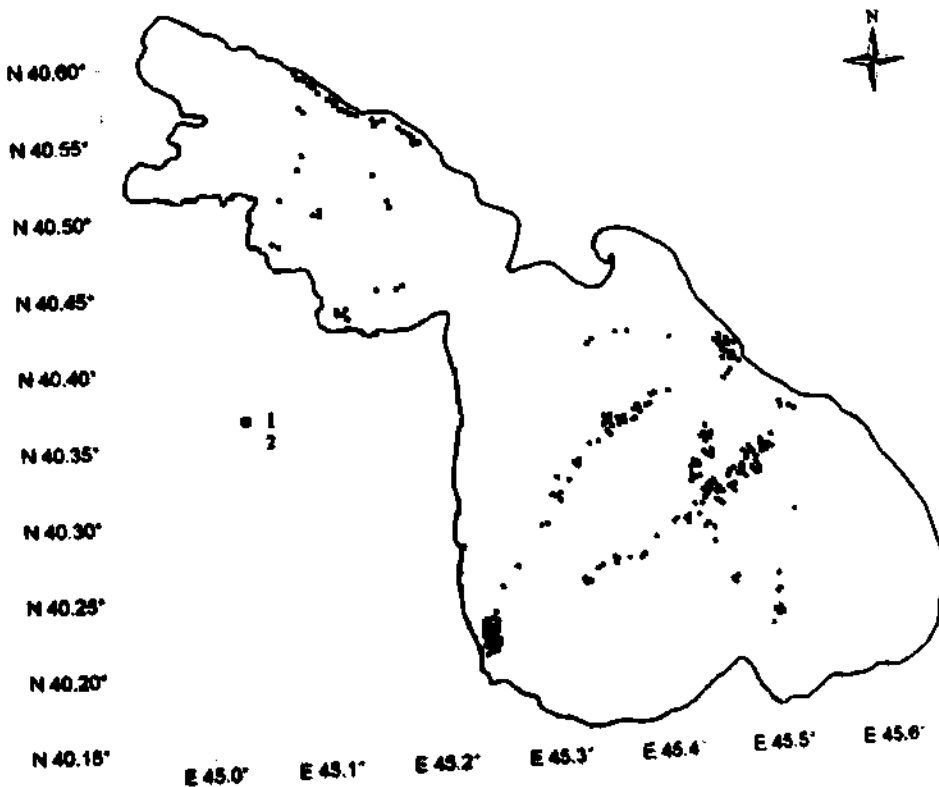
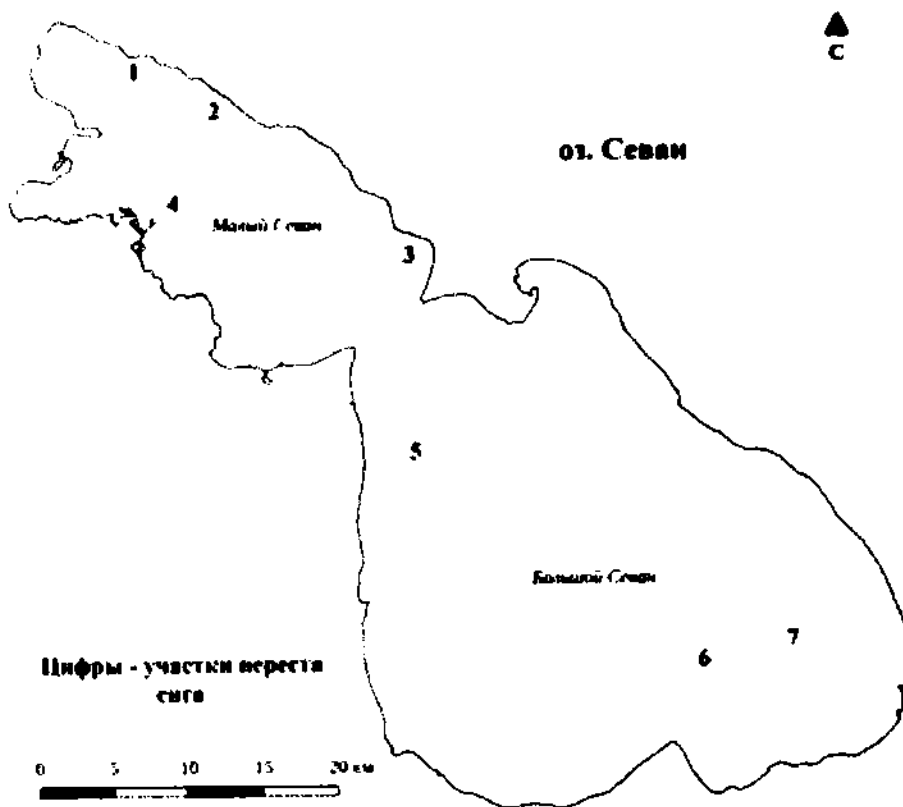


Рис. 4.1.12. Вертикальное распределение рыб на различных участках акватории оз. Севан по данным гидроакустики. 1 — рыбы на глубине от 5 до 20 м, 2 — рыбы на глубине более 20 м.



**Рис. 4.1.13.** Места нереста сига (участки обозначены цифрами, описание в тексте).

Судя по данным гидроакустических съемок, проведенных в осенний период с 2012 по 2014 гг., в оз. Севан наблюдается увеличение численности сига. При этом его доля в 2012 г. составила более 12% от общей ихтиомассы в пелагиали озера, в 2013–2014 гг. — около 24% (табл. 4.1.1). Одновременно увеличилась и общая ихтиомасса, которая почти достигла уровня 2005 г. Но произошло это в основном за счет увеличения доли караса (рис. 4.1.1, 4.1.7).

Это подтверждается и анализом размерного состава регистрируемых эхолотом рыбных скоплений. Осенью сеголетки севанского сига достигают размера 17 см и более (рис. 4.1.3). По данным осенней гидроакустической съемки в 2012 г., рыбы такого размера имели гораздо более низкую суммарную ихтиомассу, чем рыбы длиной менее 16 см, основу которых составлял карась (рис. 4.1.14).

Еще более заметная разница наблюдалась при сравнении численности рыб длиной свыше 16 см и рыб менее 16 см (рис. 4.1.15). В 2013 г. рыбы длиной менее 16 см образовывали скопления плотностью более 1600 экз./га в южных частях Малого и Большого Севана. Максимальные плотности скоплений рыб свыше 16 см не превышали 400 экз./га. Кроме того, наиболее плотные скопления крупных рыб располагались в непосредственной близости от берега, т.е. их основу составлял не сиг, а крупный карась и храмуля. Плотность редких скоплений рыб с размерами более 16 см на глубинах ниже 20 м в 2012 г. не превышала 40 кг/га, а их численность — 200 экз./га.

В 2014 г. для проведения анализа на рынке г. Севан были свободно приобретены разновозрастные сига. Самые крупные рыбы, обнаруженные в уловах браконьеров, не превышали 37 см (длина по Смиуту), сига были представлены особями в возрасте 2+ и 3+. Все особи были половозрелые. В 2000-е гг. около 5–8% самок начали созреть при длине 27–28 см и возрасте 1+, а основная часть — около 80% — в возрасте 2+. У четырехлегков практически не встречаются впервые нерестующие особи.

# ОЗЕРО СЕВАН

До 70–80% самцов созревает в возрасте 1+, а в возрасте 2+ — практически все. Соотношение самцов и самок 1:1.

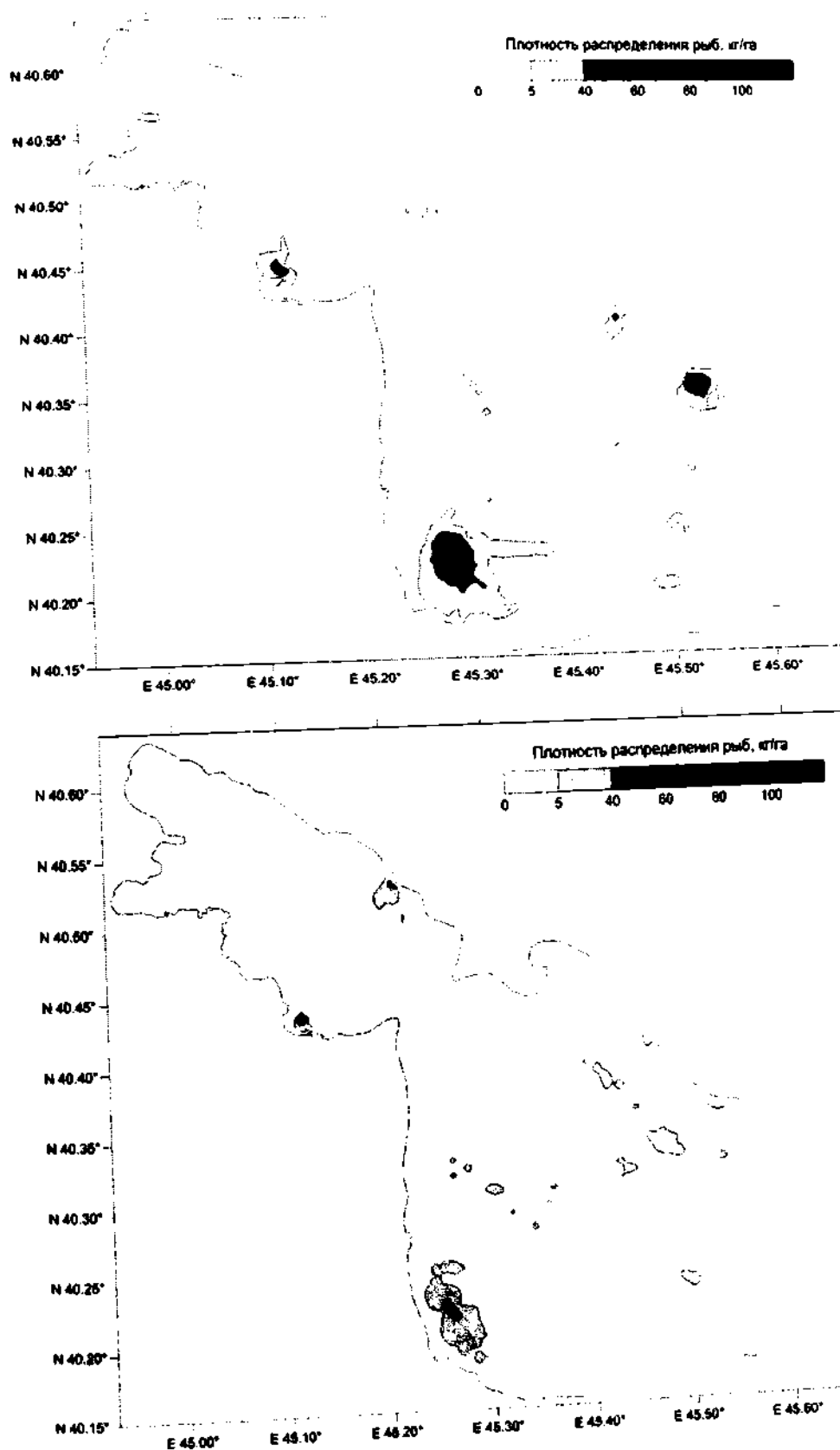
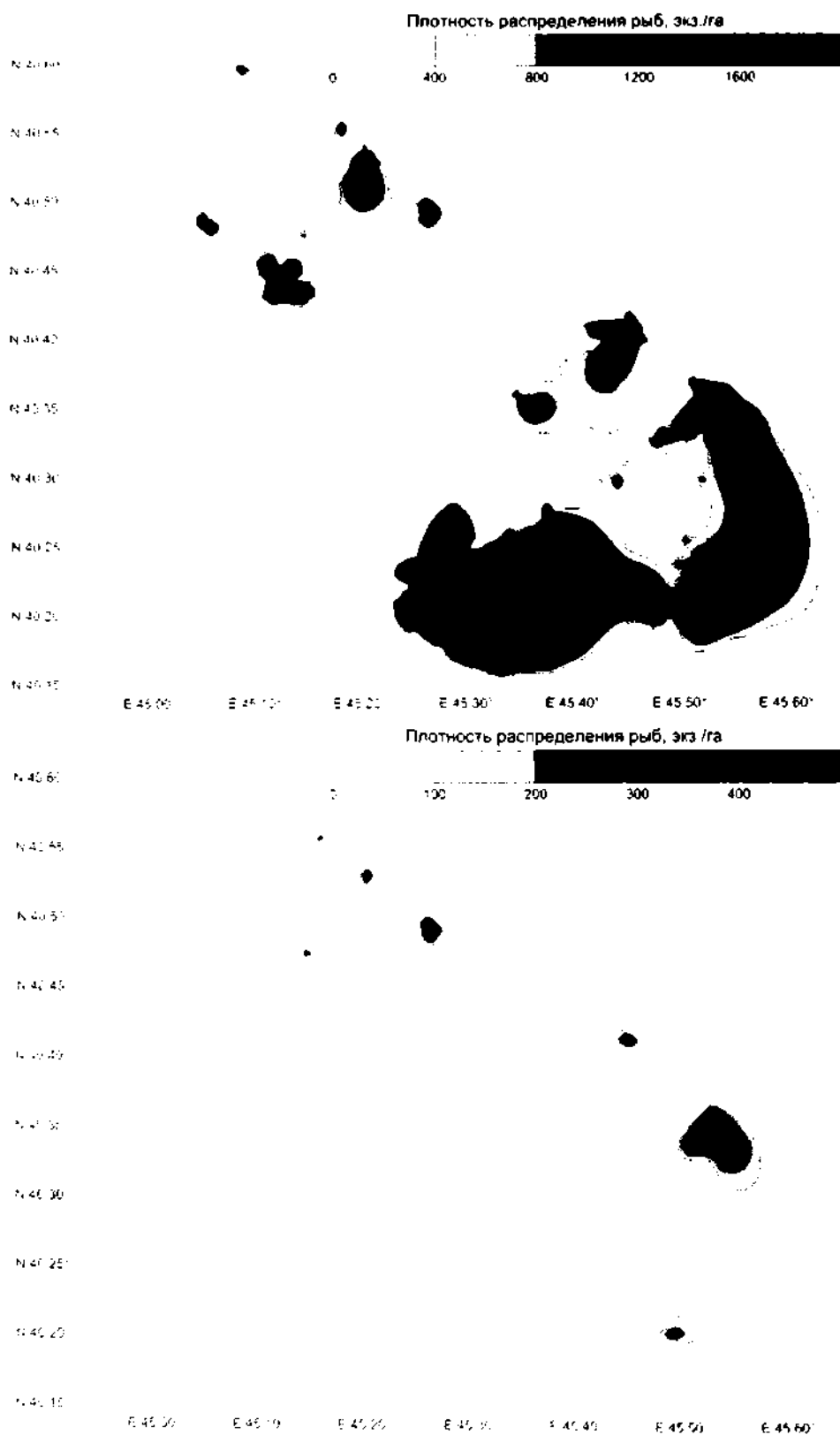


Рис. 4.1.14. Распределение рыб (биомасса) в оз. Севан в 2012 г. Сверху — распределение рыб длиной от 4 до 16 см, снизу — распределение рыб длиной свыше 16 см. Частота 50 кг/г (широкий луч).



**Рис. 4.1.15.** Распределение плотности рыб (численность) в оз. Севан в 2013 г. Сверху — распределение рыб длиной от 4 до 16 см, снизу — распределение рыб длиной свыше 16 см. Частота 50 кГц (широкий луч).

С момента вселения 1924 по 1927 гг. в течение длительного времени оба вида, различающиеся по числу тычинок, сосуществовали в озере при преобладании сига лудоги, но при этом постепенно нарастало количество промежуточных гибридных особей (Маилян, 1957) (рис. 4.1.16).



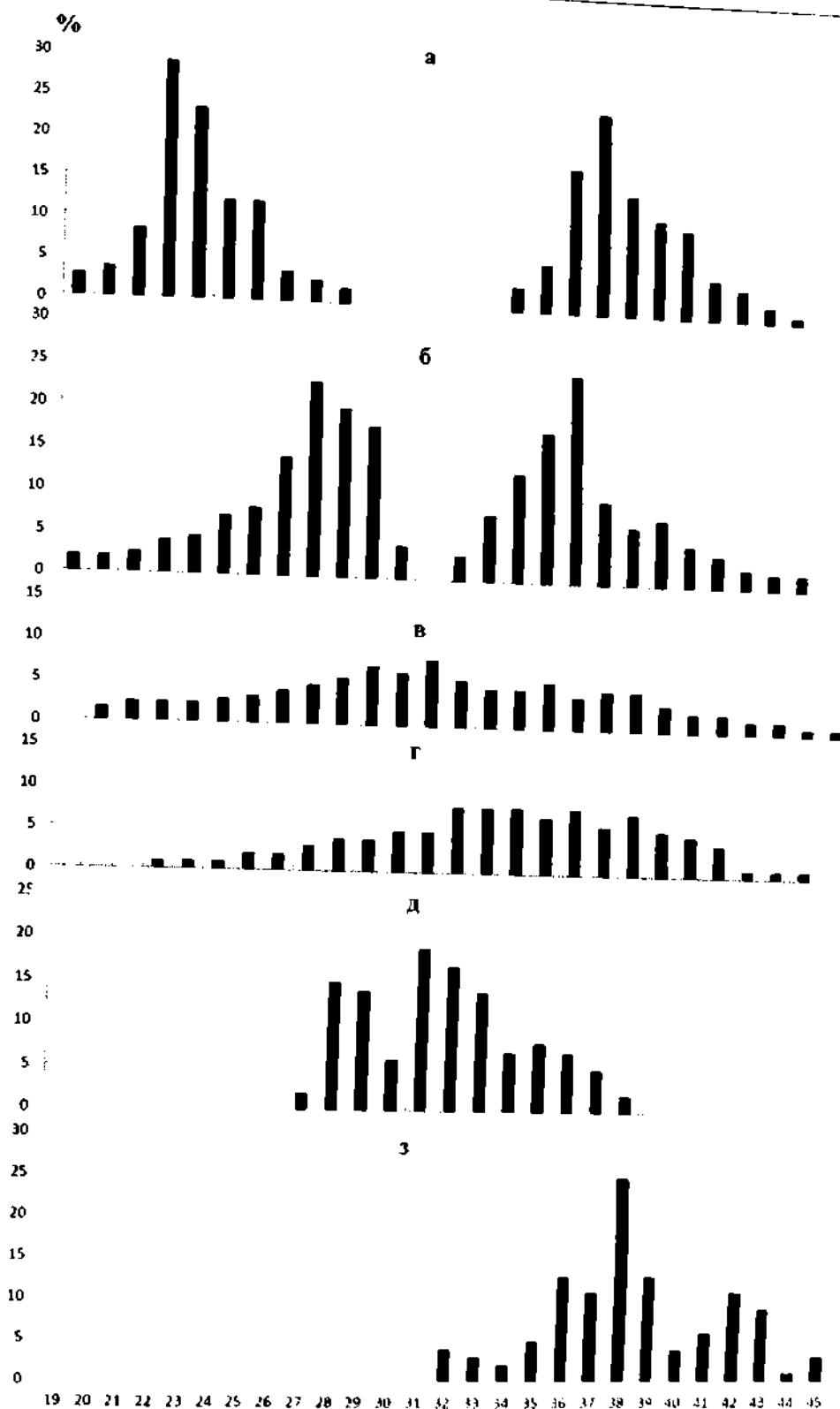


Рис. 4.1.16. Соотношение жаберных тычинок: а) у исходных родительских форм сига-лудогы (слева) и Чудского сига (справа); б) в смешанной популяции севанских сигов в 1950-е гг.; в) в 1967-1971 гг.; г) в 1975-1976 гг.; д) в 1998-2000 гг.; з) в 2015 г.

Начиная с 1960-х гг. в популяции севанского сига стали доминировать особи с промежуточным числом жаберных тычинок и в дальнейшем — вплоть до начала 2000-х гг. — их среднее число колебалось между 31 и 34 (Маляян, 1954, 1957; Ша-

пошникова, 1971; Решетников, 1980; Пипоян и др., 2012), т.е. количество тычинок которое у исходных родительских форм не наблюдалось (рис. 4.1.16).

К 2015 г. количество тычинок увеличилось в среднем до 38.6, а малотычинковые особи в уловах отсутствовали (рис. 4.1.16, фотовкладка: фото 22) (Варданян, Барсегян, 2016). Имея в виду тот факт, что число жаберных тычинок передается по наследству от родителей к потомству (Решетников, 1980), можно предполагать, что в настоящее время в оз. Севан в воспроизводстве сигов в основном участвуют многотычинковые особи. Преимущество, которое при размножении получила многотычинковая часть популяции севанского сига, обусловлено обильным развитием зоопланктона (Крылов и др., 2013 а, б, 2015, 2016 а, б; см. раздел 2.4.2).

По характеру питания сига-лудоги и чудского сига в материнских водоемах первого можно было отнести к бентофагам, а второго — к планктофагам. Сиг-лудога в оз. Севан не полностью перешел на питание планктоном. Весной в питании лудоги преобладали бокоплавы (58.3% по массе от съеденной пищи), летом — моллюски (45%) (Маилян, 1957). Чудской сиг в условиях Севана от питания снетками переключился не только на бентос, но и на зоопланктон.

В 1975–1976 гг. в открытой части озера на глубинах 30–60 м в первые месяцы нагула сига питались исключительно зоопланктоном — циклопами (93.8–100%). В последний месяц нагула, в июне, питание сигов носило смешанный характер, с преобладанием донных организмов (55.6%). По нашим данным в 2015 г. с мая по июнь и в ноябре сига в пелагиали озера питались исключительно зоопланктоном (100%) (Варданян, Барсегян, 2016). Исследование питания этих сигов показало, что основу содержимого их желудочно-кишечного тракта составляла *Daphnia magna* (97%), достигшая в озере высокого обилия (см. раздел 2.4.2), и ее эфиппиумы (3%). У одной особи был найден *Cyclops abyssorum*, у 20% особей были отмечены единичные имаго хирономид (Orthocladinae). У этих же рыб были обнаружены синезеленые и нитчатые диатомовые водоросли *Melosira*. Все это указывает на исключительно планктонное питание обследованных рыб. Организмы бентоса не обнаружены ни в одном желудочно-кишечном тракте.

Индексы наполнения желудков севанских сигов в пелагиали в 1975–1976 гг. колебались в течение года в небольших пределах — от 12.7 до 36.2%, а в 2015 г. с мая по июнь 34.8–47.8%, а в ноябре — 19.55% (Варданян, Барсегян, 2016).

Проведенный анализ динамики коэффициента соотношения длины и массы тела показал, что рыбы одинакового размера в 2013–2015 гг. имели большую массу тела, чем в 1950-е и 60-е гг. (рис. 4.1.17). Это, очевидно, связано с улучшением кормовой базы сигов, особенно многотычинковых планктофагов.

Вертикальное распределение сигов подтверждает исключительно планктонное питание сигов в настоящий период. Даже в придонных слоях сига придерживаются горизонтов, где наблюдаются скопления *Daphnia magna* (фотовкладка: фото 18).

Ежегодно, начиная с 2011 г., появляющиеся урожайные поколения сига, тем не менее, не приводят к резкому увеличению численности его популяции. Так, биомасса сига в 2014 г. практически не увеличилась относительно величины 2013 г. Основную причину мы видим в резком повышении интенсивности браконьерства. Гидроакустическая съемка проводится ежегодно в осенний период. При этом эхолотом регистрируется численность сига непосредственно перед нерестом, т.е. его остаток после активного браконьерского промысла. Следовательно, определяемая численность характеризует величину маточного стада сига непосредственно перед началом нереста. Но следует учесть, что в этом остатке значительную долю составляют особи

в возрасте 0+, которые в меньшей степени подвержены облову из-за относительно небольших размеров, и 1+, вступившие в промысел в текущем году. Из них только сиви в возрасте 1+ содержат определенную долю половозрелых рыб, причем, половозрелых самок из них только 5–8%.

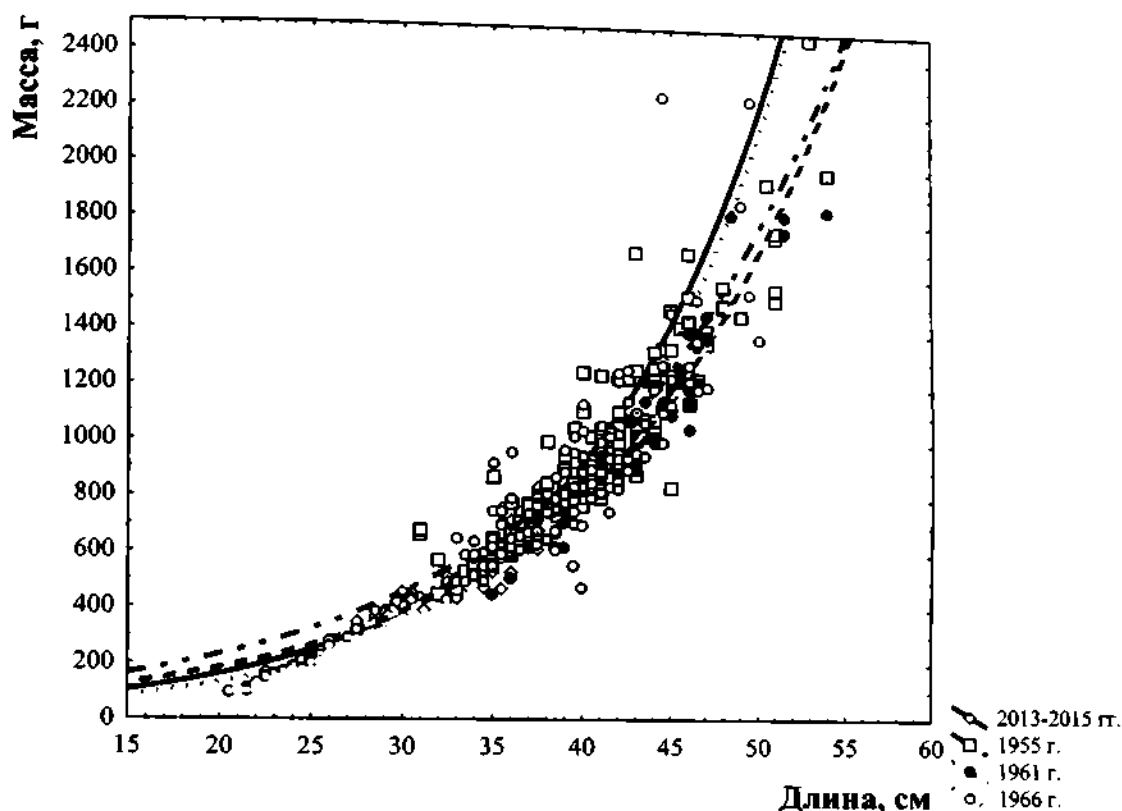


Рис. 4.1.17. Соотношение длины и массы тела сивов оз. Севан в 1955, 1961, 1966 и 2013–2015 гг.

Увеличение численности популяции севанского сига в 2012 г. сразу же привело к его появлению на рынке. При этом браконьерский лов активизировался в летний период 2012 г. и его основу составляли неполовозрелые сеголетки, т.е. особи выклюнувшейся весной этого года из икры, отложенной осенью 2011 г. А уже в 2014 г. (по неофициальным данным) браконьерами в общей сложности было выловлено до 80 т разновозрастного сига. Скорее всего, интенсивность браконьерского изъятия сига в дальнейшем будет только нарастать, поскольку организация любого промысла имеет некоторую инерционность, т.к. необходимо время на восстановление промысловой базы: приобретение сетей, плавсредств и увеличение количества рыбаков. Велика вероятность того, что в дальнейшем под влиянием интенсивного браконьерства при отсутствии какой-либо охраны численность этого осеннего преднерестового остатка будет снижаться, и в первую очередь за счет крупных половозрелых особей, которые наиболее привлекательны для браконьеров. Это опять приведет к снижению воспроизводительной способности популяции и, как следствие, очередному снижению ее численности.

Следовательно, говорить о перспективе восстановления популяции севанского сига пока нет оснований. Основным фактором, лимитирующим численность сига в озере, по-прежнему остается браконьерство. Остальные упомянутые благоприятные факторы, сложившиеся в озере, работают только при условии достаточной численности маточного стада.

## 4.2. СЕРЕБРЯНЫЙ КАРАСЬ (*Carassius auratus gibelio* Bloch., 1783)\*

Появление серебряного карася в водоемах Армении связано с эксплуатацией карповых рыбоводных хозяйств Арагатской равнины, куда в 1960-е гг. этот вид попал вместе с посадочным материалом растительноядных рыб. Затем по разветвленной сети каналов и притоков р. Аракс карась расселился почти по всей Армении. В начале 1980-х гг. серебряный карась был случайно интродуцирован в оз. Севан (Оганесян, Смолей, 1985; Оганесян и др., 1985; Габриелян, 1993; Рубенян, 1993). По всем морфологическим показателям он наиболее близок к карасю масисского рыбоводного хозяйства, что позволяет предполагать, что именно из него серебряный карась попал в оз. Севан (Пипоян, 1993).

Если в 1981–1983 гг. в Севане отмечались поимки единичных особей, то в середине 1980-х гг. карась уже попадался в виде прилова к основным промысловым видам, при этом улов составлял до 1.5 т в год. В конце 1980-х гг. уловы выросли до 8 т, в 1990-е гг. — до 50 т, а уже к 2005 г. годовой объем вылова карася составлял более 200 т, занимая второе место после сига (Рубенян, 1993). Во второй половине 2000-х гг. нарастание численности карася в озере продолжалось (рис. 4.2.1). Начиная с 2006 г. общая ихтиомасса в пелагической части озера стабилизировалась на величине  $285 \pm 42$  т (рис. 4.1.3). При этом треть ее составлял карась (табл. 4.2.1). Следует учесть, что это значение ихтиомассы определено для пелагической части озера до изобаты 10 м. Более мелководные участки обследовать не удавалось из-за большого количества сетей и раколов, которые препятствовали прохождению судна с эхолотом. Хотя биомасса и скорость увеличения численности у прибрежного карася значительно выше, чем у пелагического (рис. 4.2.1).

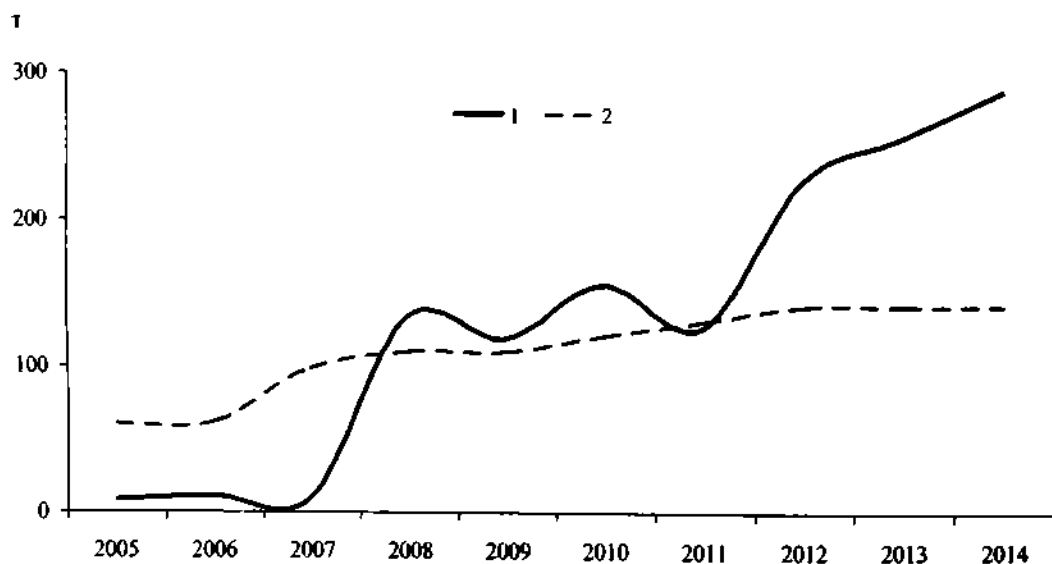


Рис. 4.2.1. Динамика биомассы (по данным гидроакустических исследований) прибрежного (1) и пелагического (2) карася в оз. Севан в период с 2005 по 2014 гг.

\* Ю. В. Герасимов, <sup>2</sup>Н. Э. Барсегян, <sup>2</sup>Т. В. Варданян, <sup>1</sup>М. И. Малин, <sup>1</sup>М. И. Базаров, <sup>2</sup>Б. К. Габриелян

<sup>1</sup>Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, 152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, [gu@ibiw.yaroslavl.ru](mailto:gu@ibiw.yaroslavl.ru)

<sup>2</sup>Институт гидроэкологии и ихтиологии НЦЗГЭ НАН РА, ул. Паруйра Севака, 7, 0014 г. Ереван, Армения, [gabrielb@sci.am](mailto:gabrielb@sci.am)

Резкое увеличение биомассы прибрежного карася, зарегистрированное при проведении гидроакустической съемки в 2008 г. (рис. 4.2.1), обусловлено тем, что, начиная с этого года, удавалось проводить относительно подробную съемку мелководий с глубинами менее 10 м, где плотность прибрежного карася наиболее высокая. Тем не менее значительный недоучет численности прибрежного карася имеет место и в эти годы, поскольку осадка судна и технические возможности применяемого эхолота не позволяют обследовать мелководья с глубинами менее 3–4 м.

Начиная с 2012 г. наблюдалось увеличение численности сига на фоне продолжающегося нарастания численности карася, общая ихтиомасса, регистрируемая эхолотом, превышала 500 т. При этом доля карася составляла более 70%. В настоящее время серебряный карась — самый многочисленный промысловый вид рыб оз. Севан.

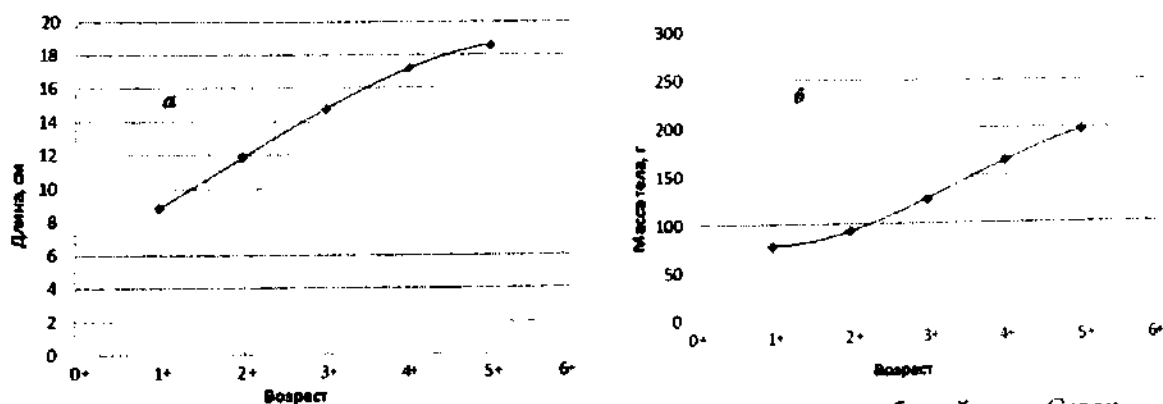
После подъема уровня озера, приведшего к образованию обширных мелководий, распределение карася по акватории озера стало еще более неравномерным. На этих отмелях образовались максимальные по плотности скопления карася. Значительно увеличилась его численность и в прибрежье озера от уреза воды и до изобаты 10–15 м (фотовкладка: фото 17). Значительно меньше карася регистрируется в пелагиали открытой части озера в толще воды от поверхности до глубины 20 м (фотовкладка: фото 18).

**Размерная структура.** В промысловых уловах закидными неводами в мае–июне 1986–1989 гг. встречались караси длиной 10–27 см, доминирующей группой были особи с размерами от 13.0 до 19.4 см и массой от 111 до 332 г.

В настоящее время серебряный карась встречается повсеместно, как в устьях рек, впадающих в Севан, так и в самом озере. Основные запасы карася сосредоточены в озере. Длина тела проанализированных рыб колеблется в пределах 3.4–23.5 см, при массе тела 1–249 г (рис. 4.2.2).

**Таблица 4.2.1.** Динамика доли (%) карася в общей ихтиомассе в пелагиали оз. Севан по результатам гидроакустических исследований в 2005–2014 гг.

Год	%
2005	14.9
2006	29.6
2007	38.0
2008	75.1
2009	75.2
2010	84.4
2011	95.5
2012	87.1
2013	76.4
2014	75.9



**Рис. 4.2.2.** Линейный (а) и весовой темпы роста серебряного карася из бассейна оз. Севан.

Анализ линейного и весового роста карася показал, что в 2000-х гг. по сравнению с 1980-ми гг., средние размеры и средние значения массы карася снизились. Стали меньше и максимальные размеры особей в уловах (табл. 4.2.2).

Таблица 4.2.2. Средние размеры и масса карася в разные годы

Годы	Предельные размеры в улове, см	Средние значения и их колебания	
		длина, см / масса, г	
1980-е	10.0–27.0	18.9 / 14.4–19.4	303 / 161–332
2000-е	10.0–21.0	14.7 / 12.1–15.3	120 / 31–344

**Рост.** С использованием так называемого “чешуйного индекса” (Гончаренко, 2000, 2001), который отражает отношение максимальной длины чешуйной пластины (расстояние от ее переднего края, закрепленного в теле, до свободного края) к ее наибольшей ширине и соответствует отношению длины тела рыбы ( $l$ ) к ее максимальной высоте ( $h$ ), в бассейне оз. Севан были выделены две формы карася — высокотелые и низкотелые.

Оказалось, что у высокотелых карасей (Гончаренко, 2000, 2001), независимо от пола и возраста, величина чешуйного индекса всегда больше единицы и составляет в среднем 1.06 (от 1.03 до 1.08), в то время как у низкотелых рыб значение этого показателя было меньше единицы и составляло в среднем 0.90 (от 0.85 до 0.94), что было отмечено и для карася севанской популяции (табл. 4.2.3).

Таблица 4.2.3. Чешуйный индекс различных экологических форм карася серебряного в бассейне оз. Севан

Возраст, лет	Быстрорастущая форма ( $n = 39$ )		Тугорослая форма ( $n = 72$ )		$P = 0.05$	
	$n$	$M \pm m$	$n$	$M \pm m$	$t_{st}$	$t_p$
1	3	$1.08 \pm 0.10$	13	$0.85 \pm 0.02$	2.15	4.42
2	1	$1.03 \pm 0.04$	11	$0.88 \pm 0.02$	2.11	2.28
3	6	$1.06 \pm 0.03$	10	$0.91 \pm 0.02$	2.15	5.40
4	19	$1.05 \pm 0.01$	24	$0.94 \pm 0.01$	2.02	7.20
5	9	$1.05 \pm 0.02$	8	$0.91 \pm 0.01$	2.13	6.88
Среднее значение	38	$1.06 \pm 0.01$	66	$0.90 \pm 0.01$	1.98	12.07

Факт наличия в оз. Севан карася двух форм установлен недавно, поэтому исчерпывающих и достоверных данных об отличиях в их экологии нет (Барсегян, 2014). Известно, что отношение наибольшей высоты тела к длине ( $l$ ) у высокотелой формы севанского карася составляет 0.47–0.50, у низкотелой — 0.39–0.41. Отношение длины головы к длине тела ( $l = 16$  см) у высокотелого карася ниже, чем у низкотелого (0.24 и 0.30).

Практически “чистый” высокотелый карась (без примеси низкотелого) встречается в центральной части Большого Севана, где он попадает в браконьерские сети, выставленные для лова сига (фотовкладка: фото 23). В 2005 г., когда сетные уловы сига еще оставались относительно высокими, их анализ показал наличие в прилове большого количества карася с размерами ( $l$ ) от 18.5 до 20.2 см (фотовкладка: фото 24). В Большом Севане в ставных сетях в 2005 г. прилов карася составлял от 5 до 10% от улова. Уловы кошельковым неводом, проведенные в октябре 2005 г., показали, что основу уловов в пелагиали озера по-прежнему составлял сиг, но довольно значительная доля приходилась на карася, о котором при съемках в 1983 г. не упоминалось.

**Возрастная структура.** Первый экземпляр серебряного карася в оз. Севан был выловлен в апреле 1982 г. между устьями рек Цаккар и Личк (рис. 4.2.3, участок 8). Возраст рыбы был 3 года, стадия зрелости гонад — IV. В октябре этого же года в Лчашенском заливе (рис. 4.2.3, участок 4) ставными сетями было выловлено 14 эк-

## ОЗЕРО СЕВАН

земляков карася, все самки на III-й стадии зрелости гонад, возраст — от 1+ до 3+ (рис. 4.2.4). В 1983 г., в период нерестовой миграции храмули (июнь–июль), в реках Масрик и Гаварагет (рис. 4.2.3, участки 14 и 15) были выловлены соответственно 29 и 14 экземпляров серебряного карася в возрасте 2–4 года на IV–V-й стадиях зрелости гонад. Максимальный зафиксированный возраст серебряного карася в начале 1980-х гг. составил 5 лет.

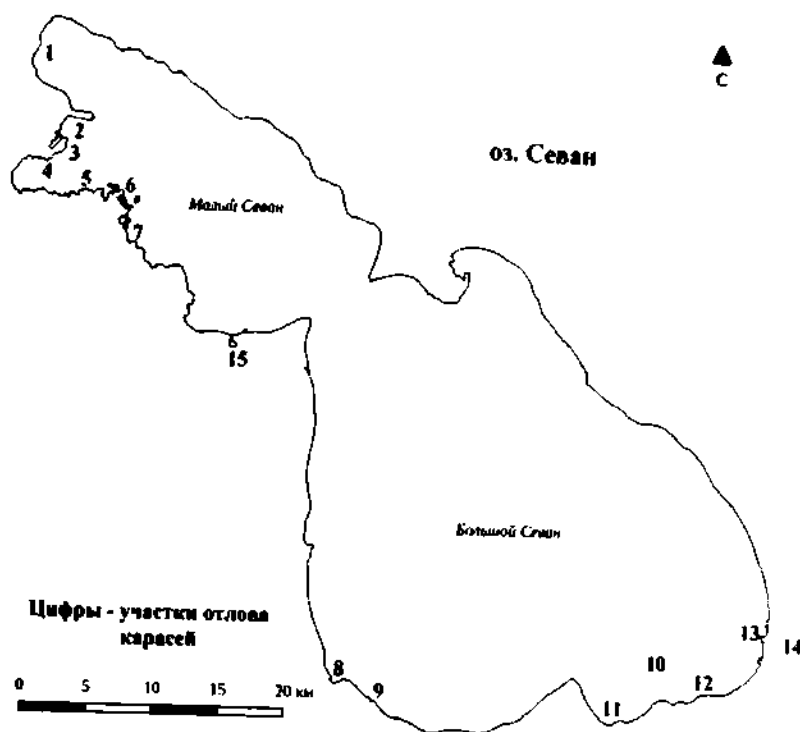


Рис. 4.2.3. Участки (обозначены цифрами) отлова карасей в оз. Севан для научно-исследовательских целей.

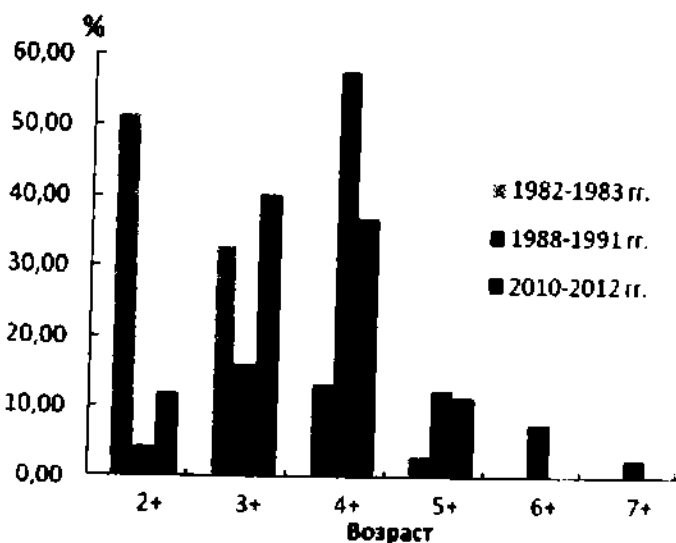


Рис. 4.2.4. Возрастные групп серебряного карася оз. Севан в уловах (%) в разные годы (Барсегян, 2014).

В 1987 г. в низовьях р. Масрик (рис. 4.2.3, участок 14) максимальный возраст уже был 7 лет (0.8%), а основная масса в уловах была представлена четырехлетками (70%). В последующих 1988–1989 гг. количество семилеток увеличилось в 8.3 раза. К началу 1990-х гг. уже встречались восьмилетки. Средний возраст половозрелых карасей в уловах в первой половине 1980-х гг. составлял уже 2.7, а к началу 1990-х он увеличился до 4.1.

Но, вначале 2010-х гг. максимальный зафиксированный возраст карася по сравнению с 1990-ми гг. снизился (рис. 4.2.4). Самки и самцы в нерестовом стаде были представлены особями в возрасте от 2 до 5 лет. Наибольшую долю в уловах имели особи в возрасте 4 лет. Средний возраст половозрелых карасей в уловах в настоящее время составляет 3.4 г. (рис. 4.2.4).

**Морфометрия.** С момента вселения в оз. Севан у карася менялись пластические признаки. В период с 1986 по 2012 гг. относительно длины тела происходило уменьшение длины рыла, ширины лба, наибольшей высоты тела, длины хвостового стебля, длины основания спинного плавника, длины основания анального плавника и высоты анального плавника, а такие признаки, как диаметр глаза и длина головы — достоверно увеличились.

Интенсивно этот процесс проходил с 2001 г. по 2012 гг., когда повышался уровень воды озера. За этот период достоверно уменьшились следующие показатели: длина рыла, наибольшая и наименьшая высота тела, антедорсальное расстояние, длина основания спинного и анального плавников, длина грудного плавника, пекто-вентральное и вентроанальное расстояния (Барсегян, 2014).

**Половая структура.** Своеобразие динамики соотношения полов у *Carassius auratus gibelio* является одной из наиболее ярких особенностей этого вида. Высокая биологическая пластичность позволяет серебряному карасю существовать как в популяциях с равным соотношением полов, так и в популяциях с абсолютным доминированием самок. Соотношение полов является важным показателем, свидетельствующим о преобладающем типе размножения, гинохроническом или гиногенетическом (Апаликова, 2008).

По данным С.Х. Пипоян (1993) водоемы Араратской равнины населяла двуполовая форма серебряного карася, где самцы составляли 23.0% от общего числа изученных рыб. В первые годы после проникновения карася в оз. Севан (1982–1983 гг.) доля самцов в популяции была совершенно иная, чем в Араратской равнине, и не превышала 0.2–0.3% (рис. 4.2.5) (Смолей и др., 1987; Симонян, Рубенян, 2011).

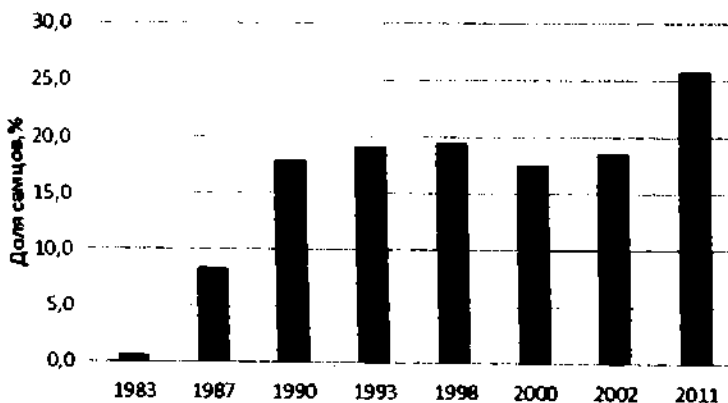


Рис. 4.2.5. Доля самцов серебряного карася в уловах в бассейне оз. Севан по годам.

Постепенно в Севане доля самцов в популяции карася увеличивалась (рис. 4.2.6). В 1989–1990 гг. половозрелые самцы составляли от 3% в прибрежных зонах Мартунинского района (рис. 4.2.3, участок 9) до 10.5% в р. Карцахпюр (рис. 4.2.3, участок 12) — в среднем 4.4% от общего числа рыб в улове (Пипоян, 1993). В 2010–2012 гг. доля самцов в оз. Севан колебалась в пределах от 10 до 50%, в 2010 г. составляла в среднем 28%, в 2011 г. — 26%, в 2012 г. — 20% (рис. 4.2.5). Отношение самок и самцов в популяции было в среднем 2.9:1 (Габриеля и др., 2013; Барсегян, 2014).



Наибольшая доля самцов отмечалась на затопленных в результате повышения уровня территориях, в бухтах и приустьевых участках притоков (Симонян, Рубенян, 2011; Габриелян и др., 2013). Так, на затопленной территории у западного берега Малого Севана (рис. 4.2.3, участок 7) самцы и самки находились в соотношении 1:1 (табл. 4.2.4). В устье р. Дзкнагет (рис. 4.2.3, участок 1) в июне 2011 г. в уловах встречались одни самцы. В канале р. Раздан (рис. 4.2.3, участок 2) количество самцов незначительно уступало доле самок.

Таблица 4.2.4. Соотношение полов среди половозрелых особей *Carassius auratus gibelio* в оз. Севан 2010–2011 гг.

Пункт выборки	Участок	Соотношение
Затопленная территория у с. Цовазард	7	1:1
Литораль у с. Чкаловка	5	1:2.3
Литораль района Гилли	13	1:9
Литораль у г. Севан	3	1:3.3
Канал р. Раздан	2	1:1.7
Река Дзкангет (в июне)	1	1:0

В результате исследований в 2010–2012 гг. было установлено, что в популяции карася серебряного оз. Севан самцы выявлены во всех возрастных группах до 4+ (рис. 4.2.6), только среди пятилетних особей самцы встречаются единично.

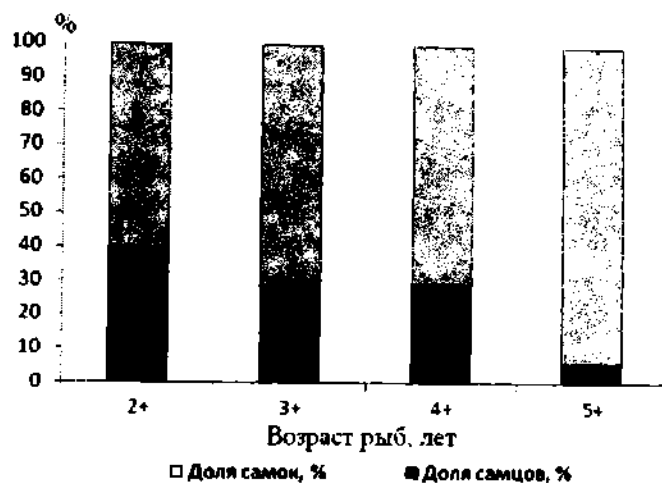


Рис. 4.2.6. Доля (%) самцов и самок в разных возрастных группах серебряного карася из уловов в бассейне оз. Севан в 2010–2012 гг.

**Нерест.** В бассейне оз. Севан серебряный карась достигает половой зрелости в возрасте 2+ ... 3+, при длине тела 14–15 см и массе 85–95 г. В возрасте 3 лет караси почти полностью (96–98%), становятся половозрелыми. Среди самцов в возрасте 2-х лет половозрелые особи были представлены лишь единичными экземплярами. Рыбы в возрасте 3-х лет и старше были представлены только половозрелыми особями.

Нерест гиногенетических самок карася, особенно до повышения уровня озера, проходил одновременно и в тех же местах, что и у других карповых рыб озера — храмули и усача. Следовательно, “партнерами” однополых самок могли являться самцы этих видов, кроме того, собственные самцы в местах, где их численность была высокой. В условиях оз. Севан серебряному карасю свойственно порционное размножение, при котором, в зависимости от возраста, выметывается 2–3 порции. Абсолютная плодовитость карася 1980-е гг. колебалась от 14.8 до 168.9 тыс. икринок, составляя в среднем 74.5 тыс.

В оз. Севан основная масса серебряного карася нерестится с конца мая. Нерест проходит в прибрежных, хорошо прогреваемых, участках мелководных заливов при

температуре воды не ниже 13–14°C. Карась — фитофил и нерестится на высшей водной растительности. При этом он практически не совершает нерестовых миграций и часто не прекращает питаться во время нереста, как большинство видов рыб.

Другая немногочисленная часть популяции серебряного карася оз. Севан, нагул которой проходит в приустьевых участках притоков озера, нерестится с конца апреля. Для нереста он совершает анадромную миграцию в реки Личк (рис. 4.2.3, участок 9), Цаккар (рис. 4.2.3, участок 8), Масрик (рис. 4.2.3, участок 14), Аргичи (рис. 4.2.3, участок 9) и отчасти Гаварагет (рис. 4.2.3, участок 15). Температура в период нерестовой миграции колеблется в пределах 12–15°C. Особи серебряного карася поднимаются по реке вверх на 2–3 км, редко до 6 км (р. Масрик). Вследствие таких нерестовых миграций образовались жилые популяции серебряного карася в пойменных озерах р. Личк (рис. 4.2.3, участок 8), Норашенских озерах (рис. 4.2.3, участок 6) и торфяных озерах р. Масрик (рис. 4.2.3, участок 14).

После откладки первой порции икры производители серебряного карася постепенно скатываются из притоков в оз. Севан. Вторая порция икры этими же особями откладывается уже непосредственно в мелководных участках водоема в июне–июле. Интенсивность нерестового хода серебряного карася из озера в притоки обусловлена разницей температур в нерестовой реке и озере. В период весеннего прогрева температура воды притоков выше, чем в озере, что является основной причиной привлечения серебряного карася из холодной озерной воды в более теплые воды притоков. В летний период температура воды притоков ниже, чем в мелководной прибрежной зоне озера, из-за чего вторая и последующие порции икры серебряный карась откладывает на озерных нерестилищах (Аракелян, 2002).

В 2000-е гг. в оз. Севан количество икринок у карася колебалось от 3500 до 75000, в среднем составляя 32000 икринок (табл. 4.2.5) (Барсегян, 2014). Количество икринок в яичниках первой порции в среднем составляет 44%, во второй порции — 11%, а в третьей — 45%.

Таблица 4.2.5. Абсолютная и относительная плодовитость серебряного карася оз. Севан по размерным группам (тыс. шт.) в 2012 г.

Длина тела, см	ИАП		ОП <sub>1</sub>		ОП <sub>2</sub>		n
	$M \pm m$	lim	$M \pm m$	lim	$M \pm m$	lim	
До 12.0	7.04±0.94	3.57-10.00	0.32±0.05	0.11-0.63	0.44±0.08	0.15-0.91	9
12.0-14.0	25.9±1.56	22.50-30.00	0.34±0.04	0.25-0.42	0.46±0.07	0.30-0.58	4
14.0-16.0	40.05±3.75	12.50-75.00	0.34±0.03	0.12-0.63	0.45±0.04	0.15-0.78	18
16.0-18.0	50.49±5.43	34.29-70.00	0.37±0.04	0.25-0.50	0.52±0.06	0.34-0.71	6
До 18.0	32.19±3.27	3.57-75.00	0.34±0.02	0.11-0.63	0.46±0.03	0.15-0.91	37

Сравнение средних значений показателей плодовитости карася из популяции оз. Севан в 1987 и 2012 гг. (табл. 4.2.6) показало, что в 2012 г. показатель ИАП снизился, а ОП стала больше. Снижение показателей ИАП связано, в основном, с изменением размерно-возрастного состава популяции, что указывает на снижение плодовитости севанского карася в исследуемый период.

**Питание.** 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 (рис. 4.2.3, участки 12, 13) карась питается, в основном, личинками хирономид (52%) и детритом (46%), при этом интенсивность

питания, судя по индексам наполнения кишечника, в 3 раза выше, чем в районе Аргичи (рис. 4.3.3, участок 9) — 42%. Караси, нагуливающиеся в Цовагюхской бухте (рис. 4.2.3, участок 1), питались исключительно зоопланктоном.

**Таблица 4.2.6.** Абсолютная и относительная плодовитость серебряного карася оз. Севан по возрастным группам (тыс. шт.) в 2012 и 1987 гг.

Возраст	ИАП				ОП			
	<i>M±m</i>	lim	<i>M±m</i>	lim	<i>M±m</i>	lim	<i>M±m</i>	lim
	2012 г.		1987 г.		2012 г.		1987 г.	
	(Барсегян, 2013)		(Пипоян, 1993)		(Барсегян, 2013)		(Пипоян, 1993)	
4	36.2±2.7	12.5-63.3	33.2±1.7	14.8-74.3	0.32±0.02	0.12-0.57	0.07±0.01	0.02-0.15
5	48.1±3.2	25.0-75.0	63.0±12.3	26.5-113.1	0.38±0.02	0.24-0.63	0.10±0.02	0.04-0.19
6	-	-	82.0±6.1	27.1-127.0	0.32±0.02	0.12-0.57	0.12±0.02	0.04-0.18
7	-	-	119.6±24.7	34.9-168.9	0.38±0.02	0.24-0.63	0.15±0.08	0.04-0.21

Анализ содержимого пищеварительного тракта мальков серебряного карася длиной 4.4–7.5 см и массой 1–8 мг показал, что питание их носит смешанный характер (зоопланктон, фитопланктон, зообентос) с преобладанием зоопланктона. Из зоопланктона потреблялись только коловратки (Rotifera). Состав пищи мальков карася из разных участков бассейна оз. Севан состоит из представителей различных таксономических групп. Так, если в литоральной зоне озера близ с. Цовазард (рис. 4.2.3, участок 7) и в канале р. Раздан (рис. 4.2.3, участок 2) основу пищи мальков составляли веслоногие ракообразные, то на затопленных участках близ с. Цовазард карась в основном питался фитопланктоном (Барсегян, 2012). По мере роста спектр питания карася становится более широким, однако он различается на разных участках озера. Особи размером 5.5–15 см питались фито- и зоопланктоном, в пищевом коме половозрелых особей были найдены также куколки хирономид. Особи размером 5.5–11 см питались в основном зоопланктоном, а в пище особей размером 11–15 см обнаружено высокое содержание фитопланктона (табл. 4.2.7).

**Таблица 4.2.7.** Компоненты пищи разных размерных групп карася (Барсегян, Оганесян, 2011)

Длина рыб	Зоопланктон			Фитопланктон	Chironomidae	Детрит
	Rotifera	Cladocera	Copepoda			
До 5.5 см	+	–	–	+	–	+
5.5–11 см	++	+++	+++	+	–	++
11–15 см	++	+	+	+++	+	++

*Примечание.* “–” данный компонент отсутствует, “+” находится в малом количестве, “++” находится в среднем количестве, “+++” находится в большом количестве.

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.

**Паразитофауна.** Значительную роль в регулировании численности карася на современном этапе играет армянская чайка — *Larus armeniacus* Buturlin. Кроме того, что карась является одним из объектов питания этой рыбоядной птицы, она вместе с карасем участвует и в цикле развития паразита *Ligula intestinalis* L. В оз. Севан цестодой *L. intestinalis*, в основном, были заражены мальки храмули размером 20–60 мм, питающиеся веслоногими рачками (*Cyclops strenuus*) (Экология озера Севан ..., 2010), в которых находится процеркоидная стадия паразита. После спуска

озера степень заражения лигулой молоди храмули повысилась до 85% (Минасян, Бегоян, 1971). 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 (Экология озера Севан ..., 2010). Карась попал в озеро в 1983 г., однако в качестве хозяина *Ligula 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 отмечалась 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.

Чаще всего плероцеркоиды *L. intestinalis* обнаруживаются у рыб с длиной тела от 5.5 до 12 см. Поскольку караси такого размера наиболее интенсивно потребляют зоопланктон, в том числе и промежуточного хозяина паразита — *Cyclops strenuus*. Экстенсивность инвазии карася достигала 26.2% при интенсивности инвазии 6.5 экз. (при колебаниях от 1 до 33 экз.) (Барсегян, Оганесян, 2011; Барсегян, 2013). У значительной части (до 40%) зараженных особей кишечный тракт пустой, а масса лигул доходила до 50% массы рыбы, что сказывается на их экстерьере (фотовкладка: фото 25, 26), а у некоторых особей происходит разрыв брюшной полости (фотовкладка: фото 27). У рыб старших возрастных групп с уменьшением потребления планктона и переходом на питание фитопланктоном, снижается экстенсивность и интенсивность инвазии.

В последние годы произошло увеличение численности и трансформация половой структуры карася в крупных промысловых пресноводных водоемах Понто-Каспийского региона. В этих водоемах серебряный карась за 10–15 лет резко увеличил численность и стал в большинстве водоемов одним из основных промысловых объектов. Наряду с ростом численности, во многих популяциях серебряного карася отмечались быстрые изменения половой структуры, связанные с устойчивым увеличением в них относительного количества самцов — от практически полного их отсутствия до состояния, когда доля самцов составляет не менее 25% (Вехов, 2013).

В начальный период освоения карасем оз. Севан, его самцы составляли 0.2–0.3% от численности самок. В течение 1980-х гг. их доля увеличилась незначительно (до 4% в 1990 г.). В настоящее время самцы составляют в среднем около 30%, а на затопленных при подъеме уровня участках до 50% от общего количества выловленных особей. Возможно, что основная причина, которая привела к трансформации половой структуры карася в оз. Севан, заключается в дефиците самцов других видов рыб, которые могут выступать в качестве половых партнеров гиногенетических самок серебряного карася. Подобная зависимость от других видов оценивается как сдерживающий фактор, т.к. сроки нереста и особенности нерестового поведения самцов других видов не полностью совпадают с нерестовым поведением карася, что снижает эффективность гиногенетического способа размножения (Абраменко, 2003; Вехов, 2007, 2013).

В первые годы в оз. Севан численность эндемичных видов карповых была относительно высокой. Совпадение времени и мест их нереста с карасем (табл. 4.2.8) обеспечивали высокую эффективность гиногенетического способа размножения, что позволяло поддерживать численность популяции на каком-то определенном уровне.

В последние десятилетия в результате влияния ряда факторов, в основном антропогенного характера, численность эндемичных видов карповых стала резко со-

крашаться. Кроме того, повышение уровня воды привело к значительному перераспределению мест нереста карповых оз. Севан. Карась, являясь типичным фитофилом, стал нереститься на образовавшихся в результате подъема уровня мелководьях, заросших макрофитами (табл. 4.2.8). Малочисленные усач и храмуля, будучи литофилами, продолжали нереститься на незарастающей каменистой литорали. Все это резко снизило эффективность гиногенетического способа размножения. Из-за образовавшегося на нерестилищах дефицита самцов других видов в популяции карася появилась потребность в большом количестве собственных самцов.

Таблица 4.2.8. Условия нереста карповых оз. Севан

Вид	Температура нереста °С		Дата начала	Продолжительность	Субстрат
	Начало	Массовый			
Храмуля	12–13	15	Начало – июня	Два месяца	Песчано-галечный грунт
Усач	13–15 (озеро), 14–17 (реки)	17–19	Середина июня	Середина июня – начало августа	Песчано-галечный грунт
Карась	13–14 (озеро) 12–15 (реки)	–	Конец мая	–	Растительность

Изменение численности и трансформация половой структуры карася оз. Севан совпали по времени с такими же процессами по всей Евразии. Причины, которые совместно привели к этому в глобальном масштабе, пока не ясны.

В оз. Севан ситуация кажется несколько более простой, поскольку основное ее отличие от других водоемов в том, что впервые карась попал в озеро в результате непреднамеренной интродукции из рыбоводных прудов Араратской равнины. С другой стороны, отсутствует определенность в истории проникновения карася в водоемы Араратской равнины. По данным С.Х. Пипояна с соавт. (1989), эти водоемы в основном населяла двуполовая форма серебряного карася, где самцы составляли 23.0% от общего числа изученных рыб, но для разных водоемов Араратской равнины данный показатель варьировал от 3.6 до 31.2% (Пипоян, 1993). Кареологический анализ показал, что в оз. Севан обитают однополо-диплоидная и диплоидно-бисексуальная формы карася (Рухкян, Григорян, 1999).

Исходя из современных данных о динамике половой структуры в различных популяциях карася, в оз. Севан возможны разные механизмы этого явления. Например, недостаток половых партнеров во время нерестового сезона мог вызвать процесс переопределения пола у половозрелых гиногенетических самок серебряного карася. С другой стороны, изменения половой структуры могут быть вызваны и балансом однополой и двуполой форм при их симпатрическом обитании в водоеме, когда одна или другая форма карася получает преимущество при изменении ситуации в водоеме.

Крайне низкое изначальное количество самцов и продолжительный период увеличения их доли в популяции указывает на вероятность того, что изменения половой структуры могло произойти в результате переопределения пола у гиногенетических самок. Сложность в том, что диплоидный гиногенез для серебряного карася пока не доказан (Вехов, 2007), а исследованные диплоидные формы серебряного карася, как правило, размножаются бисексуально (Васильев, 1985; Черфас, 1987).

Определенные сомнения вызывает и то, что процесс роста численности самцов в однополых диплоидных популяциях должен проходить значительно сложнее, чем в однополых триплоидных, что связано с хромосомным механизмом определения

пола. Возможность воспроизводства самцов в скрещиваниях самок ХХ с превращенными самцами ХХ очень невелика (Вехов, 2007). Тем более что до сих пор для популяции карася оз. Севан не было получено подтверждения существования подобного механизма. Например, в водоемах Казахстана среди однополых популяций были обнаружены популяции с относительно большой долей самцов, одновременно отмечалась большая доля разнообразных гермафродитов, на основании чего было сделано заключение, что самцы в них возникли путем переопределения пола самок (Горюнова, 1960).

Поэтому более вероятной причиной трансформации половой структуры в оз. Севан выглядит резкое, вследствие какой-то причины, увеличение численности двуполой формы при ее симпатрическом обитании в водоеме с гиногенетической формой. Из-за этого повышалась и доля самцов в популяции. Эффективность воспроизводства двуполой формы в условиях дефицита самцов других видов значительно выше, чем однополый. Кроме того, при наличии самцов своего вида вторично повышается эффективность размножения и однополого карася, поскольку сроки и места нереста карасей обеих форм совпадают (Васильева, Васильев, 2000). Все это в конечном итоге приводит к увеличению общей численности вида в водоеме.

В связи с этим определенный интерес вызывает наличие в популяции карася оз. Севан двух форм: быстрорастущей и тугорослой (высокотелой и низкотелой). Обе формы нерестятся в одно время и на одних нерестилищах, но они отличаются по экстерьеру и размерно-массовым показателям. Наличие подобных форм в различных популяциях карася отмечается рядом авторов (Правдин, 1939; Дрягин, 1950; Горюнова, 1960; Харитонов, 1963; Головинская и др., 1965; Кукуралдзе, Марияш, 1975; Абраменко и др., 1997; Гончаренко, 2001). Одним из наиболее показательных внешних признаков этих форм считается отношение наибольшей высоты тела к его длине от конца рыла до конца чешуйчатого покрова (Горюнова, 1960; Харитонов, 1963; Кукуралдзе, Марияш, 1975). Высокотелый серебряный карась отличается от низкотелого более высоким темпом роста и рядом других признаков: количеством жаберных тычинок, длиной головы и т.д. (Правдин, 1939; Дрягин, 1950; Харитонов, 1963).

Ряд авторов считает, что эти признаки (темп роста и экстерьер) являются и признаками типа размножения этих форм карася. Так, по мнению А.И. Горюновой (1960) быстрорастущие караси однополы, а самцы есть только в группе медленно-растущих. По данным К.А. Головинской с соавт. (1965) у двуполой формы проявляется тенденция к отставанию в росте наряду с более высокой выживаемостью и ранним половым созреванием самок. По данным М.И. Абраменко с соавт. (1997) там, где однополые и двуполые геноформы серебряного карася сосуществовали совместно, первые были представлены быстрорастущими особями, а вторые — тугорослыми. В Килийской дельте Дуная быстрорастущие караси были представлены только самками, а у тугорослого карася самцы составляли 25% от выловленных особей (Кукуралдзе, Марияш, 1975). При этом отмечалось, что тугорослые особи были более короткоцикловыми, поскольку их стадо состояло из 4 возрастных групп, а у быстрорастущей формы из 6–7.

Е.Д. Васильев (1985) прямо указывает, что гиногенетический карась имеет морфологические отличия от карася бисексуальной формы. В частности, однополый карась отличается меньшими средними значениями длин хвостового стебля, основания анального плавника и рыла, а также большим количеством чешуй в боковой линии и жаберных тычинок на первой жаберной дуге.

Факт наличия в оз. Севан карася двух форм установлен недавно, поэтому исчерпывающих и достоверных данных об отличиях в их морфологии, типе размножения и экологии пока нет. Все, что известно — это отношение наибольшей высоты тела к длине ( $l$ ): у севанской высокотелой формы оно составляет 0.47–0.50, у низкотелой — 0.39–0.41, а отношение длины головы к длине тела при одинаковых размерах особей ( $l = 16.0$  см) у высокотелого карася 0.24, у низкотелого — 0.30. Это согласуется с данными Н.Н. Харитоновой (1963), в которых отношение наибольшей высоты тела к его длине ( $l$ ) у высокотелой формы составляло 0.40–0.46, у низкотелой — 0.32–0.38, а отношение длины головы к длине тела при одинаковых размерах особей ( $l = 16.0$  см) у высокотелого карася составляло 0.24, у низкотелого — 0.27.

Морфологические признаки карася оз. Севан измерялись безотносительно вышеописанных форм, но при этом была выявлена интересная тенденция в динамике средних значений признаков, которые выше упоминались как признаки, характеризующие тип размножения. Так, за период с 1986 по 2012 гг. относительно длины тела ( $l$ ) произошло достоверное уменьшение длины рыла, длины хвостового стебля, длины основания анального плавника, а длина головы, наоборот, достоверно увеличилась. Значения некоторых признаков достоверно изменились в период с 2001 по 2012 гг., когда происходило повышение уровня воды в оз. Севан: уменьшились длина рыла, наибольшая высота тела и длина основания анального плавника.

Все это указывает на то, что в популяции карася оз. Севан возрастает доля тугорослого (низкотелого) карася очевидно бисексуальной формы, поскольку средние популяционные параметры указанных морфологических признаков имеют тенденцию изменяться в сторону значений характерных для этой формы. Дополнительным подтверждением этого является существенное омоложение популяции карася: из уловов исчезли рыбы старших возрастов (6–8 лет) и сейчас карась представлен 4 возрастными группами. Сравнительный анализ линейного роста и массы карася показал, что в 2000-х гг. по сравнению с 1980-ми гг. средние размеры и средние значения массы карася снизились. Стали меньше и максимальные размеры особей в уловах. Соответственно снизились и средние значения популяционной плодовитости карася. Сдвиг этих параметров в меньшую сторону также указывает на возрастание в популяции доли тугорослой формы карася, которая уступает быстрорастущей по этим показателям (Харитонов, 1963; Головинская и др., 1965; Кукурадзе, Марияш, 1975).

Кроме указанных различий, у высокотелого и низкотелого карасей имеются отличия и в жаберном аппарате (Харитонов, 1963; Васильев, 1985). У высокотелого карася жаберных тычинок в 1.2 раза больше, чем у низкотелого. По-видимому, жаберный аппарат у высокотелого серебряного карася более приспособлен к отцеживанию планктонных организмов, чем у низкотелого (Харитонов, 1963). Эта морфологическая особенность высокотелых карасей позволяет им эффективно осваивать запасы планктонных организмов в пелагиали оз. Севан, где они нагуливаются вместе с сигом, при этом избегают пищевой конкуренции со стороны многочисленных тугорослых особей, нагуливающих на прибрежных мелководных местообитаниях. Этим очевидно обусловлена их частая встречаемость в жаберных сетях, предназначенных для лова сига и в настоящее время. Так, в октябре 2013 г. в сети, поставленные на глубине 20 м, были выловлены 15 экз. высокотелого карася в возрасте от 3+ до 6+,  $L$  от 18 до 23.5 см ( $l$  от 16 до 20.5 см), среди которых был только один самец в возрасте 3+ ( $L = 19$ ;  $l = 17$  см). Этим подтверждается симбиотическое существование этих форм, а также то, что гиногенетическая быстрорастущая форма карася в озере

продолжает существовать, несмотря на нарастание численности обоеполого и низкотелого карася.

Возможно, что именно подъем уровня озера оказался одной из причин резкого увеличения численности обоеполого карася, обеспечив ему обширные нагульные и нерестовые местообитания. На залитых мелководьях в значительном количестве развились фито- и зоопланктон, фито- и зооперифитон и эпибентосные кормовые организмы, которые составили основу питания неполовозрелой и тугорослой части популяции карася. Образовавшаяся в результате пространственная дифференциация быстрорастущей и тугорослой форм позволила снизить пищевую конкуренцию между ними. Все это способствовало резкому увеличению общей численности карася в оз. Севан.

**Современное состояние популяции карася.** При вселении карася в оз. Севан из-за отсутствия развитой литоральной зоны наиболее обильным объектом питания был пелагический планктон, поэтому гиногенетические особи — более эффективные планктофаги, чем обоеполый карась — имели преимущество. Устойчивому состоянию гиногенетической части популяции карася способствует то, что в последние годы наблюдается резкое снижение численности сига, единственного пищевого конкурента карася в пелагической зоне озера. В результате этого сформировалась современная картина распределения зоопланктона в озере. Так с осени 2005 г. были отмечено, что в пелагиали наблюдается более высокая численность и биомасса зоопланктона, чем в литорали (Крылов и др., 2008, 2010), 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 в настоящее время отсутствует массовый потребитель планктона, кроме относительно малочисленного гиногенетического (быстрорастущего) “пелагического” карася, а в прибрежье планктон потребляется многочисленным обоеполым (тугорослым) “литоральным” карасем.

В начале 2000-х гг. началось повышение уровня озера, которое привело к увеличению площади мелководий и их последующему зарастанию макрофитами. В результате появилась перспектива значительного увеличения численности и прибрежной части популяции карася оз. Севан, что подтверждается резким увеличением его уловов к концу первого десятилетия 2000-х гг.

Из естественных факторов до последнего времени наиболее значительную роль в регулировании численности карася играл паразит *Ligula intestinalis*. Сильно инвазированные этим паразитом молодые особи погибают или вылавливаются ихтиофагами, не достигая половой зрелости. Основным естественным потребителем карася в озере является армянская чайка — *Larus armeniacus*, участвующая вместе с карасем и в цикле развития этого паразита. Кроме того, потребляют карася большой и малый бакланы (*Phalacrocorax carbo* L. и *P. pygmaeus pygmaeus* (Pallas)), а также лягушка (*Rana ichchani*) (фотокладка: фото 28).

Ранее мы уже писали (Экология озера Севан ..., 2010), что на современном этапе в условиях беспрецедентного браконьерства многочисленная популяция карася в ряду негативных факторов стоит далеко не на первом месте. Отрицательное воздействие многочисленной популяции карася на практически полностью уничтоженное уникальное рыбное население Севана, состоявшее в прошлом в основном из рыб-эндемиков, вряд ли является определяющим.

Наоборот, в настоящее время карась является в определенном смысле буферным видом. Благодаря ему сохраняется численность популяции армянской чайки,



поскольку другой массовый кормовой вид для этой рыбоядной птицы сейчас отсутствует. Карася используют для приманки в раколовках при промысле речных раков. Если учесть, что в настоящее время ежегодный официальный вылов рака в озере составляет 200 т, и эта цифра считается существенно заниженной (Gabrieljan, Novhanissian, 1998), можно представить, сколько карася идет на приманку. Отсутствие карася, очевидно, привело бы в этом случае к окончательному уничтожению последних еще сохранившихся в озере эндемичных популяций храмули и усача.

В 2011 г. в канале р. Раздан (рис. 4.2.3, участок 2) и в нижнем течении р. Дзкнагет (рис. 4.2.3, участок 1) был впервые обнаружен амурский чебачок (*Pseudorasbora parva* Temminck & Schlegel) (Варданян и др., 2011; Варданян, Барсегян, 2012) (фотовкладка: фото 29), который в перспективе может оказать значительную конкуренцию карасю и этим повлиять на динамику его численности. Этот вид является более агрессивным пищевым конкурентом, потребителем чужой икры и ранней молоди, сам же активно охраняет собственную икру от ее потенциальных потребителей.

Этот вид, и недавно обнаруженная в озере армянская быстрянка (*Alburnoides bipunctatus armeniensis* Dadikyan) (Барсегян, Варданян, 2011) (фотовкладка: фото 30), на наш взгляд, экологически более опасны, чем карась. Последствия их вселения трудно предсказать, поскольку они могут конкурировать с карасем за кормовые ресурсы, потреблять его икру и раннюю молодь карася. Этим они способны оказать заметное негативное воздействие на популяцию карася, являясь при этом менее ценными с хозяйственной точки зрения, чем карась, но потенциально более опасными для эндемичных видов.

В современных условиях совместное воздействие нескольких негативных факторов, которыми является интенсивный промысловый отлов, массовые инвазии паразита *L. intestinalis* и воздействие вышеупомянутых вселенцев могут приводить к значительным флуктуациям численности карася. Особенно это касается "литоральной" части популяции севанского карася.

### 4.3. ФОРЕЛИ

#### 4.3.1. СЕВАНСКАЯ ФОРЕЛЬ (*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 *S. gegarkuni* Kessler, 1877, боджак *S. danilewskii* Guliel'mi, 1888 и летний ишхан *S. ischchan aestivalis* Fortunatov, 1926 (фотовкладка: фото 31). Согласно молекулярно-генетическим данным, ишхан, наряду с каспийским лососем и ручьевой форелью Закавказья, входит в состав "дунайской" филогенетической группы *S. trutta* complex (Осинов, Берначе, 1996). По мнению А.Г. Осинова (1990), А.Г. Осинова и Л. Берначе (1996), окончательное обособление севанской форели произошло в позднее или послеледниковое время. Расхождение форм по месту и срокам нереста сопровождало процесс симпатрического видообразования форелей в Севане, некоторые формы, видимо, были репродуктивно изолированы. Расы севанской форели отличаются друг от друга не только морфологическими особенностями, но временем и экологией размножения, темпом роста, средними размерами и долей в уловах.

Зимний ишхан, гегаркуни и боджак были представлены двумя биотипами —  $\alpha$  и  $\beta$  (Форунатов, 1927; Дадибян, 1986). Биотипы внутри каждой формы различались по месту (географическому расположению и глубине нерестилищ) и срокам нереста. Биотипы гегаркуни различались между собой морфологически (Дадибян, 1986). Биотип  $\beta$  гегаркуни (ябани) достигал массы 16 кг и более.

Понижение уровня Севана привело к обнажению прибрежной полосы литоральной зоны озера, грунты которой слагались в основном из гальки, гравия и песка, и являлись нерестовым субстратом для форелей. Сокращение площади нерестилищ форелей привело к нарушению условий их естественного воспроизводства (табл. 4.3.1) (Смолей и др., 1985).

Таблица 4.3.1. Темп сработки уровня озера (м) и осушения озерных нерестилищ севанских форелей (%) (Смолей и др., 1985)

Годы	Понижение уровня, м	Зимний ишхан	Летний ишхан	Боджак
1938–1940	0.5	—	—	2
1941–1944	1.8	64	62	30
1945–1948	3.0	3	38	19
1949–1952	6.6	14	—	15
1953–1956	10.4	7	—	24
1957–1960	13.5	1	—	6
1961–1964	16.5	2	—	4
1965–1968	17.4	1	—	—
1969–1972	18.1	1	—	—
1973–1976	18.6	1	—	—
1977–1980	18.9	—	—	—

Зимний ишхан — форель с генеративно-озерным нерестом — размножался в озере с конца октября по март, основные его нерестилища располагались в северо-западной части водоема на глубинах от 0.5 до 4 м и по юго-восточному берегу на

\* <sup>1</sup>Ю. В. Герасимов, <sup>2</sup>Н. Э. Барсегян, <sup>3</sup>Т. В. Варданян, <sup>4</sup>М. Р. Даллакян, <sup>5</sup>Б. К. Габриелян

<sup>1</sup>Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанова РАН, 152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок. [gu@ibiw.yaroslavl.ru](mailto:gu@ibiw.yaroslavl.ru)

<sup>2</sup>Институт гидроэкологии и ихтиологии НЦЗГЭ НАН РА, ул. Паруйра Севака, 7, 0014 г. Ереван, Армения. [gabrielb@ysci.am](mailto:gabrielb@ysci.am)

глубинах от 0.5 до 20 м (Павлов, 1947). Большая часть этих нерестилищ (около 90%) обсохла уже к 1955 г.

Запасы боджака, второй расы севанской форели с озерным нерестом, также пополнялись только за счет естественного размножения. В отличие от форелей других рас, боджак не строил гнезд, а разбрасывал икру среди крупной гальки и гравия. Массовый нерест боджака продолжался с 20 октября по 15–20 ноября, разгар икрометания отмечался при температуре 10°C на глубинах 0.2–15 м (Павлов, 1947). Основные нерестилища этой форели оказались на суше уже к 1963 г. (табл. 4.3.1).

Гегаркуни была генеративно-речной форелью. До спуска озера нерест гегаркуни в речках длился с сентября по февраль при температуре от 5.6 до 7.4°C. После спуска уровня подход гегаркуни на нерест стал менее продолжительным и происходит в основном с октября по декабрь.

Летний ишхан до спуска озера нерестился в притоках и озере. При этом уже тогда началось его искусственное воспроизводство на рыбзаводах. Нерест летнего ишхана происходил с апреля по июль при температуре воды 9–11°C. Основные озерные нерестилища этой формы форели располагались на глубинах до 3.5 м и обсохли уже к 1948 г., т.е. раньше, чем у других форм севанских форелей. С этого времени естественный нерест этой формы проходил только в притоках озера. Если в 1936–1940 гг. в речках вылавливалась 38% всего нерестового летнего ишхана, то в 1957–1963 гг. — 68%, т.е. подавляющая часть летнего ишхана стала заходить для нереста в речки (Смолей, 1979). Но, если до спуска озера он заходил в речки в июле, то после стал заходить в речки раньше (Смолей и др., 1985).

Кроме того, за годы понижения уровня озера речки существенно удлинились, в них начали происходить русловые процессы гидрохимический и гидробиологический режимы оказались нарушенными (Докладная записка Севанской гидробиологической станции АН АрмССР Совмина СССР "О физико-химических и биологических изменениях в экосистеме оз. Севан", 1977 г.) (Смолей и др., 1985). В перспективе эффективность речного нереста форелей в таких условиях и так должна была постепенно ухудшиться, но этот процесс заметно ускорился за счет резкого возрастания интенсивности лова нерестовых особей непосредственно на подходах к устьям рек (Смолей и др., 1985).

В дальнейшем это сказалось и на эффективности искусственного воспроизводства этих форм форелей. Исключительно высокая интенсивность браконьерства привела к сокращению числа заходящих в речки производителей, где они отлавливались для отбора икры, используемой для рыбоводных целей (Смолей и др., 1985). В результате, после 1975 г. возник острый дефицит икры на рыбоводных хозяйствах. В течение 1976–1982 гг. у летнего ишхана сбор икры уменьшился с 12.0 до 1.0 млн. шт., а у гегаркуни — с 62.0 до 8.8 млн. шт. (Смолей и др., 1985).

К 1980-ым гг. в связи с отсутствием нерестилищ и интенсивным браконьерством полностью исчезли зимний ишхан и боджак. Сохранившиеся формы севанской форели — гегаркуни и летний ишхан — существовали лишь за счет искусственного разведения (Смолей, 1968). В 2010 г. севанская форель была включена в Красную книгу Армении как исчезающий вид (I категория). В настоящее время под эгидой Министерства охраны природы Республики Армения в рамках специальной программы каждый год в оз. Севан выпускают молодь гегаркуни и летнего ишхана, которую получают на рыбоводных хозяйствах Арагатской долины.

Переход исключительно на искусственное воспроизводство севанских форелей имел свои негативные последствия для их популяций. По мнению В.И. Владимирова (1940), искусственное разведение уже в 1930-е гг. стало причиной значительных изменений в экологии нереста зимнего ишхана и гегаркуни. Это особенно

важно, поскольку именно различия в экологии нереста являлись и являются основой существования различных форм севанской форели.

Изменения выразились в том, что у части популяции зимнего ишхана за очень короткий промежуток времени коренным образом сместились предпочтения нерестовых биотопов: озерные нерестилища сменились на речные. Все это привело к гибридизации между зимним ишханом и гегаркуни, доказательством чего стало увеличение частоты встречаемости рыб, обладающих промежуточными морфологическими признаками между этими формами.

Типичный зимний ишхан имел булавовидные или толстые и короткие жаберные тычинки, в то время как у гегаркуни они длинные, тонкие и острые. Жаберные тычинки “промежуточных” рыб были короткие и острые. Нижняя челюсть у зимнего ишхана короткая: обычно верхняя челюсть выдается над ней, тогда как у гегаркуни она длинная — заходит за верхнюю. У “промежуточных” рыб нижняя челюсть кончается наравне с верхней. Эти промежуточные рыбы, по всей вероятности, являлись гибридами зимнего ишхана с гегаркуни (Владимиров, 1942).

Изменения, произошедшие и происходящие в озере и притоках, как и искусственное воспроизводство, продолжают негативно воздействовать уже на восстанавливаемую популяцию севанской форели, приводя не только к изменениям морфометрических признаков, но и к разного рода изменениям в экологии.

Независимо от естественного или искусственного происхождения, в 1930–50-е гг. молодь на начальных этапах жизни находилась в притоках озера. По данным В.И. Владимирова (1940) и М.Г. Дадикяна (1975), молодь гегаркуни в речках держалась не больше года, а молодь летнего ишхана — не больше полугода. При этом в орудиях лова попадалась только молодь в возрасте 0+, ни одной рыбы в возрасте 1+ обнаружено не было. Если не считать механического сноса во время бурных паводков, нормальный скат молоди происходил по достижении рыб 8–10 см длины. Часть молоди могла скатываться и до достижения указанных выше размеров (Дадикян, 1986). Через 12 месяцев, как правило, скат мальков из притоков в озеро полностью завершался.

По более поздним данным (Пивазян, 1979), продолжительность речного периода молоди увеличилась от 6 до 19 месяцев, т.е. в 1970-е гг. молодь форели в притоках озера стала задерживаться на 7–10 месяцев дольше, чем в 1930–50-е гг. Возможно, это стало последствием снижения контроля над принадлежностью половых продуктов определенной форме форели на рыбзаводах в условиях дефицита икры, что привело к появлению гибридных особей. В настоящее время молодь форели в этих же притоках успевает стать половозрелой (стадия зрелости половых продуктов III–IV) и, весьма возможно, что массовый скат этих рыб в озеро уже не происходит или происходит частично (Варданян, Барсегян, 2015). Это явление может быть обусловлено тем, что во время выпуска мальков ишхана с рыбоводных заводов вместе с ним в озеро и его притоки может попадать молодь других форм форелей, например, ручьевой форели, которая является типично речной рыбой.

По внешним признакам эти гибриды похожи и на ручьевую, и на севанскую форель. Об этом свидетельствуют их морфологические признаки. Наиболее важными диагностическими признаками у рас севанской форелей по мнению М.А. Фортунатова (1927) являются меристические, по которым не выражен половой диморфизм — число жаберных тычинок и чешуй в боковой линии. С 1923 г. средние значения числа чешуй в боковой линии у рас ишхана варьировали незначительно. Однако в период исследований 2012–2014 гг. отмечено увеличение значений этого признака. То же отмечено и для числа жаберных тычинок. Кроме выше упомянутых признаков, изменилось также число лучей в спинном и анальном плавниках (табл. 4.3.2) (Варданян, Барсегян, 2015).

**Таблица 4.3.2. Морфологические параметры различных рас севанской форели бассейна оз. Севан (Варданян, Барсегян, 2015)**

Формы севанской форели	Год	I.l.		D	A	Число жаберных тычинок		Автор
		lim	M±m			lim	M±m	
Речная форма	1936–1938	106–115	110.80±0.24	IV–V 8–10	III–V 7–8	17–22	19.68±0.18	Владимиров, 1944
	1927	104–117	110.78±0.24	III 9	III 8–9	15–22	19.65±0.11	Фортунатов, 1927
Гегаркуни	1963–1964	103–113	107.44±0.24	–	–	19–23	21.70±0.11	Дорофеева, 1968
	1979–1981	96–128	110.93±0.68	–	–	16–24	20.94±0.14	Савванитова и др., 1989
Летний ишхан	1927	105–117	111.09±0.22	III 9	III 8–9	16–21	18.60±0.09	Фортунатов, 1927
	1963–1964	105–115 (118)	109.40±0.46	–	–	18–24	20.06±0.20	Дорофеева, 1968
	1979–1981	105–127 (130)	115.15±0.45	–	–	16–24	20.39±0.12	Савванитова и др., 1989
Зимний ишхан	1927	108–119 (122)	113.00±0.24	III (IV) 8–9 (10)	III 8–9	16–20(22)	18.33±0.10	Фортунатов, 1927
	1963–1964	104–118	110.00±0.33	–	–	18–24	20.72±0.15	Дорофеева, 1968
	1979–1981	–	–	–	–	–	–	Савванитова и др., 1989
Боджак	1927	105–118	111.78±0.31	III 9	II–III 8–9	15–20	17.57±0.10	Фортунатов, 1927
	1963–1964	103–118	108.59±0.35	–	–	18–24	18.38±0.12	Дорофеева, 1968
	1979–1981	(100) 102–120	110.35±0.30	–	–	17–23	19.30±0.09	Савванитова и др., 1989
Севанская форель	2012–2014	105–135 (140)	116.25±3.16	III–IV 7–10 (12)	III–IV 7–10	18–25	21.29±0.99	Наши данные

Изменения морфологических и экологических параметров севанской форели продолжают и в настоящее время. Причиной этих изменений, по всей вероятности, является отсутствие должного контроля за генетической чистотой производителей, используемых для получения посадочного материала с целью выпуска в оз. Севан. Проведенный морфологический и экологический анализ показывает, что на современном этапе популяция ишхана в оз. Севан представляет собой динамичную, полиморфную группировку, полученную от посадочного материала с неизвестной генетической принадлежностью.

Формированию уникального эндемичного “пучка” симпатрических форм оз. Севан, начавшемуся, по мнению ряда авторов (Осинов, 1990; Осинов, Берначе, 1996), в поздне- или послеледниковое время, способствовало уникальное разнообразие условий и нерестовых биотопов Севана. В результате расхождение форм по месту и срокам нереста привело к их репродуктивной изоляции и инициировало процесс симпатрического видообразования севанских форелей. Все формы освоили нерестовые биотопы, значительно отличающиеся практически по всем количественным и качественным признакам, и приобрели определенные адаптации, способствующие обитанию в специфической для каждой формы нише.

Изменения, которые произошли в озере в результате понижения его уровня, привели к резким изменениям условий обитания и воспроизводства существующих форм. Например, изменился такой важный показатель, как температурный режим воды, ее среднемесячные значения в период гидрологических весны и лета увеличились на 0.5–2.0°C, а в период гидрологической осени и зимы — на 0.3–0.8°C (Экология озера Севан ..., 2010). Уже в 1930–40-е гг. стали наблюдаться отклонения в репродуктивном поведении, что стало причиной появления гибридных особей (Владимиров, 1942). В дальнейшем у форелей, которые продолжали существовать в озере только за счет искусственного разведения, поменялись сроки и места размножения, изменились характер роста, продолжительность жизни, возраст наступления половой зрелости, соотношение полов в популяциях, пищевой спектр, распределение в водоеме (Саввантова и др., 1989).

В последние десятилетия после прекращения искусственного разведения под воздействием всей совокупности факторов, в том числе и в результате браконьерства, дикие формы севанской форели практически прекратили свое существование (Экология озера Севан ..., 2010). Летний ишхан и гегаркуни просуществовали дольше остальных форм благодаря тому, что были генеративно-речными и смогли после осушения озерных нерестилищ сохранить естественное воспроизводство за счет нерестилищ в притоках озера, а свою идентичность — за счет репродуктивной изоляции, обусловленной различиями во времени нереста: летний ишхан в начале лета, а гегаркуни — с октября по декабрь.

При современном уровне озера для вселяемой форели так же остаются доступными только речные нерестилища. Но сильное генетическое загрязнение посадочного материала может способствовать снижению уровня репродуктивной изоляции и способствовать развитию некой гибридной формы под брендом “севанская форель”. Следовательно, эффективность искусственного воспроизводства севанских форелей двух указанных форм в значительной степени определяется уровнем генетической идентичности посадочного материала. Для предотвращения дальнейшего генетического загрязнения восстанавливаемой популяции севанской форели — летнего ишхана и гегаркуни — необходимо наладить более действенный контроль качества производителей, используемых для получения посадочного материала.

С другой стороны, условия, существующие в последние годы, благоприятствуют натурализации вселяемой в озеро форели. Так, у особей обеих форм, которые в настоящее время встречаются в озере (в период с мая по ноябрь в 2011–2014 гг. было отловлено и проанализировано 41 особь гегаркуни и 19 особей летнего ишхана), отмечено увеличение линейного темпа роста и роста массы. Современные показатели роста значительно превосходят те, что наблюдались в 1930–70-е гг. (Barseghyan et al., 2014) (рис. 4.3.1).

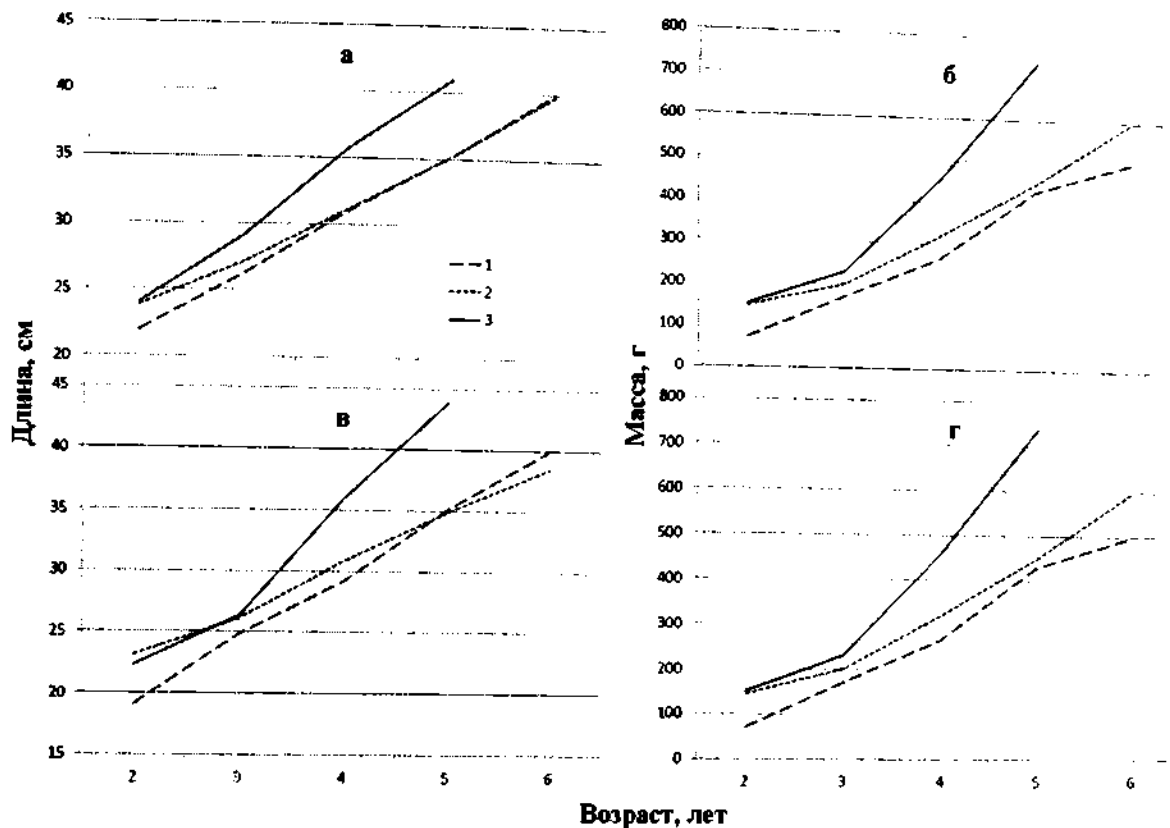


Рис. 4.3.1. Рост длины и массы летнего ишхана (а, б) и гегаркуни (в, г) в оз. Севан в разные периоды. 1 — 1936–38 гг.; 2 — 1966–70 гг.; 3 — 2011–14 гг.

Этому способствует практически полное отсутствие внутри- и межвидовой пищевой конкуренции вследствие крайне низкой численности самой форели и ее основных конкурентов — бентофагов-эндемиков — усач (фотовкладка: фото 32) и храмуля (фотовкладка: фото 33), и планктофага — сига. Повышение уровня воды, произошедшее в последние годы, увеличило площади мелководий, что способствовало пространственному разделению акватории между форелью и самым массовым видом в озере на современном этапе — карасем.

В результате происходящих в последние годы изменений экосистемы озера, значительно улучшились количественные и особенно качественные условия нагула форелей. Так, в период 2004–2009 гг. средняя биомасса бентических макробеспозвоночных составляла 8–14 г/м<sup>2</sup> (Экология озера ..., 2010). При этом доминировали личинки хирономид и олигохеты, которые ведут в основном роющий образ жизни и, вследствие этого, малодоступны для форели. На долю эпибентосных организмов (бокоплав, пиявки, поденки, ручейники, моллюски), обитающих на поверхности субстрата и, соответственно, более доступных для форели, приходилось только 0.3% общей биомассы зообентоса. В 2010–2014 гг. в литорали наблюдалось возрастание

биомассы зообентоса за счет увеличения биомасс всех таксономических групп животных в 2–5 раз (см. раздел 3.1.4). Здесь доминировали бокоплавы, личинки хирономид и брюхоногие моллюски. В сублиторали общая биомасса бентоса за счет олигохет и хирономид снизилась почти в 2 раза, но при этом в 2 раза возросла биомасса таких организмов, как бокоплавы, пиявки, моллюски, нимфы поденок и личинки ручейников, которые всегда предпочитались форелью. В профундали биомасса бокоплавов повысилась в 2 раза, а их доля в общей биомассе увеличилась с 2 до 8%. Также следует отметить, что в профундали впервые с 1976 г. были отмечены двусторчатые моллюски, которые активно потребляются форелью.

Следует сказать, что повсеместно возросла биомасса бокоплавов, а для севанских форелей бокоплавы являются излюбленной пищей, которых они предпочитают даже тогда, когда другие группы организмов преобладают в бентосе по биомассе (Пивазян, 1984). Так, первые сведения о составе пищи севанских форелей *Salmo ischchan* были приведены у К.Ф. Кесслера (1877, 1878), который установил, что главным компонентом их пищи являются гаммарусы, а остальные элементы донной фауны озера в питании форелей играют второстепенную роль.

Положительные изменения произошли и в зоопланктоне озера, которые привели к значительному улучшению кормовой базы севанских форелей в пелагиали. Особенно это связано с массовым развитием *Daphnia magna* (см. раздел 2.4.2). Форели при питании планктоном, скорее, относятся не к фильтраторам, а хватателям, поэтому такой крупный планктонный организм, которым является *D. magna*, позволяет форели питаться с большей эффективностью.

Все эти изменения, касающиеся бентоса и планктона, являются благоприятными для обоих сохранившихся и вселяемых в озеро форм форели, поскольку по данным С.А. Пивазяна (1984), летний бахтак — типичный бентофаг, в то время как гегаркуни характеризуется смешанным спектром питания с преобладанием зоопланктона.

Пищевой спектр летнего ишхана в течение года состоит в основном из трех компонентов зообентоса — хирономид, бокоплавов и моллюсков. В весенне-летний нагульный период в литорали основной пищей этих рыб являются бокоплавы и моллюски. В остальное время года питание летнего ишхана в открытой части озера на глубинах довольно однообразно с преобладанием в пищевом комке хирономид и моллюсков.

Пищевой спектр гегаркуни на прибрежных корковых участках озера в апреле — июне в основном состоит из бокоплавов, хирономид, водяных клопов и пиявок. В пелагиали гегаркуни поедает главным образом зоопланктон (циклопов и дафний), личинок, куколок и имаго хирономид, отдавая предпочтение в различные сезоны года одному из указанных кормовых объектов в зависимости от его биомассы и степени доступности.

К.Ф. Кесслер (1877, 1878) утверждал, что крупные форели потребляют мелкие виды рыб, а также собственную молодь. Поедание форелями мальков храмули отмечали М.Г. Дадикян (1955) и А.И. Смолей (1968). С.А. Пивазян (1984) обнаружил в желудках гегаркуни мальков севанского сига. По-видимому, мальки, нагуливаясь на тех же участках озера, что и форели, становились жертвами крупных рыб. По мнению С.А. Пивазяна (1984), это стало возможно вследствие увеличения численности сига в озере.

Недавно в бассейне оз. Севан был обнаружен амурский чебачок (*Pseudorasbora parva*) (Варданян и др., 2011; Варданян, Барсегян, 2012) и армянская быстрянка (*Alburnoides bipunctatus armeniensis*) (Барсегян, Варданян, 2011). Эти два



# ОЗЕРО СЕВАН

мелких вида могут стать перспективными объектами питания севанских форелей. Подтверждением этого является то, что в притоке озера — р. Аргичи — основной пищей форели летом 2014 г. являлись мальки быстрянки и усача (табл. 4.3.3).

**Таблица 4.3.3.** Пищевые компоненты, показатели длины и массы тела форели в притоках оз. Севан (Барсегян, Варданян, 2015)

Реки	Гаварагет	Цаккар	Аргичи	Личк	Масрик,	Карцахпюр	Варденис
Длина, см	14.6–21.8	13.8–14.3	14.7–19.0	8.8–29.4	8.3–19.3	8.0–22.3	8.4–20.4
Масса, г	55–158	37–43	44–86	6–256	9–92	7–117	8–100
Пищевые компоненты							
Simuliidae	+++	+	+	+	+++	+	+
Trichoptera	++	+	+	–	++	+	+
Gammaridae	+++	–	++	++	+++	+++	–
Ephemeroptera	++	+++	–	+	+	+++	+++
Chironomidae	++	+	–	+++	+	+	+
Tipulidae	+	–	–	–	–	–	+
Diptera	–	–	–	–	++	+	–
Odonata	–	–	–	–	+	+	+
Hirudinea	–	–	–	–	+	–	–
Coleoptera	–	–	–	+	+	–	–
Gastropoda	–	–	–	–	–	–	+
Heteroptera	–	–	–	–	–	+	–
Зоопланктон	–	–	–	+	–	–	–
Молодь рыб	–	–	+++	–	+	–	–
Asilidae	–	–	–	+	+	–	–
Воздушные насекомые	–	–	–	+	++	–	+++
Кол-во компонентов	6	4	4	8	12	8	8

Благоприятным фактором для вселяемой в озеро форели является и отсутствие массовых пищевых конкурентов, поскольку численность сига и карповых эндемиков в озере крайне мала. Наиболее напряженные трофические отношения у форели могут наблюдаться в притоках озера (рис. 4.3.2), где в настоящее время находятся ее основные нерестовые и выростные биотопы.

Ранее питание молоди форели из рек Гаварагет, Карцахпюр (Макенис) и Масрик (рис. 4.3.2) было исследовано С.А. Пивазяном (1984). В питании форели автором были отмечены бокоплавы, личинки хирономид, мошек, поденок, личинки и имаго жуков, пиявки и ряд других донных животных, а также молодь усача и икра форели. Состав пищи молоди в отдельных речках заметно отличался, что в первую очередь связано с характером кормовой базы.

В настоящее время произошли существенные изменения в гидрологическом и гидрохимическом режиме озера и его притоков: изменилась морфология русел и берегов, произошло загрязнение водотоков бытовыми и промышленными сточными водами, снизился их сток в результате чрезмерного забора воды на орошение. Все это повлекло за собой заметные изменения в качественном составе и количественном развитии зообентоса в притоках Севана (Асатрян, Даллакян, 2012; Даллакян, Асатрян, 2012; Boshyan, Nakobyan, 2013).

В 1970-е гг. в питании молоди гегаркуни (длина 4–6 см) в р. Гаварагет до момента ее ската в озеро доминировали личинки хирономид. По мере роста молоди ее пищевой спектр становится более широким, в нем увеличивалась роль бокоплавов,

жуков, пиявок (Пивазян, 1984). В настоящее время основной пищей форели в р. Гаварагет являются личинки мошек и бокоплавов (Gammaridae) (табл. 4.3.3). Из второстепенных кормовых организмов немаловажное значение в питании форели в р. Гаварагет имеют личинки ручейников, поденок (Ephemeroptera) и хирономид (Chironomidae) (Барсегян, Варданян, 2015).

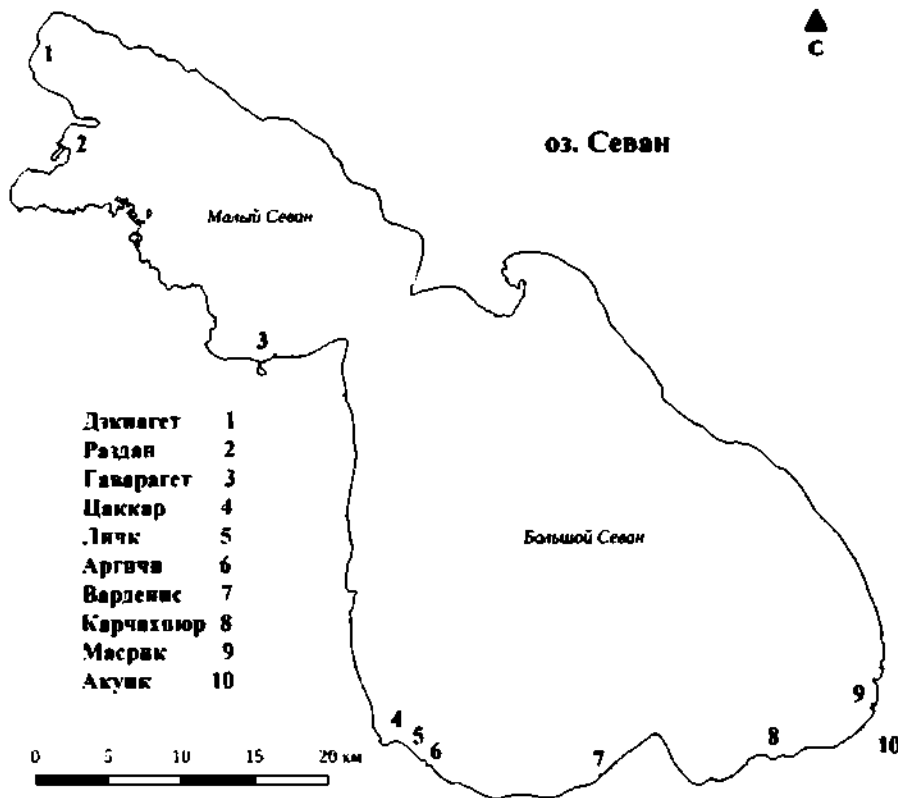


Рис. 4.3.2. Притоки оз. Севан, в которых отбирался материал для исследования питания форели. Цифрами обозначено местоположение их устьевых участков.

В р. Масрик основным кормовым объектом молоди форели длиной до 10–12 см являлись бокоплавов, в небольших количествах встречались личинки поденок, хирономид и пиявки (Пивазян, 1984). У более крупных рыб спектр питания расширялся, при этом роль бокоплавов снижалась. В разные месяцы доминировали разные объекты питания: в апреле — икра летнего ишхана, нерест которого протекал в реке в весенне-летнее время; в мае — личинки двукрылых и имаго жуков; в июне — пиявки; в июле — личинки и имаго жуков.

В современный период в р. Масрик основным пищевым компонентом молоди форели являются личинки мошек и бокоплавов (табл. 4.3.3) (Барсегян, Варданян, 2015). Из второстепенных кормовых организмов немаловажное значение в питании имеют воздушные насекомые, личинки ручейников и двукрылых (Diptera) — “крыски” *Eristalis tenax* (последние являются характерными представителями фауны загрязненных вод). По данным В.Л. Асатрян (2014), в 2008–2013 гг. (на основе анализа гидрохимических данных) самыми загрязненными из основных притоков оз. Севан являются реки Гаварагет и Масрик. В желудках некоторых форелей были обнаружены также личинки хирономид, поденок и стрекозы (Odonata), молодь уса-ча, пиявки (Hirudinea), личинки и имаго жуков (Coleoptera).

У молоди форели в р. Карчахпюр основная роль в питании принадлежала мелким личинкам поденок (Пивазян, 1984). В дальнейшем, по мере роста мальков, про-

исходило расширение спектра их питания — возрастала роль личинок хирономид и бокоплавов.

В настоящее время в р. Карцахпюр молодь форели питается в основном личинками поденок и бокоплавами (Барсегян, Вардanian, 2015). Второстепенным кормовым компонентом являются личинки мошек, ручейников, стрекоз и хирономид, а также представители полужестокрылых и двукрылых.

Современные исследования, проведенные в других притоках оз. Севан, показали довольно сходные результаты. В р. Аргичи основу пищи форели составляли мальки быстринок и усача. Вторым по значимости пищевым компонентом были бокоплавы. Из других представителей зообентоса в пище форели встречались личинки мошек (Simuliidae) и ручейников (Trichoptera). Основная пища форели в р. Личк — личинки хирономид, вторые по значимости — бокоплавы. Из других представителей зообентоса в пище рыб встречались личинки поденок и мошек, личинки и имаго жуков, и в небольших количествах воздушные насекомые и зоопланктон. Так как в притоках оз. Севан зоопланктон представлен в незначительных количествах, присутствие его в пище ишхана р. Личк объясняется тем, что на этой реке имеются небольшие участки с медленным течением и несколько мелких пойменных озер со сравнительно высоким содержанием зоопланктона (Айрапетян, 2014). В питании молоди форели р. Цаккар в мае 2013 г. доминирующую роль занимали личинки поденок. Кроме них в пищевом комке присутствовали личинки мошек, ручейников и хирономид. Основной пищей молоди форели в р. Варденис выступали личинки поденок и воздушные насекомые. Вторые по значимости были брюхоногие моллюски (Gastropoda), личинки мошек, ручейников, стрекоз, долгоножек и хирономид.

Исследования видового состава рыбного населения, проведенные в наиболее крупных притоках озера — Гаварагет, Аргичи, Карцахпюр, Масрик, Дзкнагет, Личк и Варденис (рис. 4.3.2) показали наличие севанской форели *S. ischchan* во всех указанных реках, кроме р. Дзкнагет. Всего в них кроме севанской форели было обнаружено еще 6 видов рыб, относящихся к 2 семействам (табл. 4.3.4).

**Таблица 4.3.4.** Видовой состав рыб притоков оз. Севан и их основные экологические характеристики

Виды рыб	Образ жизни	Тип питания	Нерестовый субстрат
Семейство лососевые — Salmonidae			
Севанская форель — <i>Salmo ischchan</i> , Kessler 1877	Рео-лимно-фил	Бенто-ихтиофаг	Литофил
Ручьевая форель — <i>Salmo trutta fario</i> , Linnaeus 1758	Реофил	Бентофаг	Литофил
Семейство карповые — Cyprinidae			
Усач — <i>Barbus goktschaicus</i> Kessler 1877	Рео-лимно-фил	Бентофаг	Литофил
Храмуля — <i>Capoeta capoeta</i> Gldenstdt, 1773	Рео-лимно-фил	Детрито-перефитонофаг	Литофил
Серебряный карась — <i>Carassius auratus gibelio</i> Bloch., 1783	Рео-лимно-фил	Эврифаг	Фитофил
Армянская быстринка — <i>Alburnoides bipunctatus armeniensis</i> Dadikyan 1972	Рео-лимно-фил	Бентофаг	Литофил
Амурский чебачок — <i>Pseudorasbora parva</i> Temminck et Schlegel, 1846	Лимнофил	Бентофаг	Фито-литофил

Севанская форель, ручьевая форель, храмуля и усач являются эндемиками бассейна оз. Севан, а серебряный карась, армянская быстрянка и амурский чебачок — вселенцами. Причем, армянская быстрянка и амурский чебачок, появившись в отдельных притоках Севана в последние несколько лет, в настоящее время быстро распространяются по всему бассейну озера. Так, армянская быстрянка уже составляет основу рыбного населения рек Дзкнагет, Аргичи и Варденис (рис. 4.3.2).

Быстрянка распространена почти во всех водоемах Армении (до 2200 м н.у.м.), обитает и в озерах Арпи, Айгерлич, Ехегнутских озерах и др. (Дадибян, 1986), но до недавнего времени отсутствовала в бассейне 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. Дзкнагет, в котором впервые в бассейне Севана и обнаружена быстрянка (Лёвин, Рубенян, 2007). В 2008 г., по наблюдениям авторов (Лёвин, Рубенян 2010), быстрянка встречалась уже в самом озере в приустьевой зоне р. Дзкнагет (рис. 4.3.2). Тогда же эти авторы предсказали возможность ее дальнейшей экспансии в оз. Севан. Это подтвердилось — в 2010 г. быстрянка встречалась уже и в самом озере, а в 2011–2012 гг. в реках Аргичи, Гаварагет, Варденис, Цаккар, в каналах Арпа и Раздан (Барсегян, Варданян, 2011; Варданян, Барсегян, 2012 б; Варданян, 2013).

Амурский чебачок впервые приведен для водоемов Армении Пипояном и Тиграняном (1998). В бассейне оз. Севан он впервые был обнаружен в канале р. Раздан 2011 г. (Варданян и др., 2011). При обследовании притоков оз. Севан небольшая популяция амурского чебачка пока была обнаружена лишь в нижнем течении р. Дзкнагет (Варданян, Барсегян, 2012 а).

В р. Аргичи было обнаружено 6 видов рыб: ручьевая форель, севанская форель, усач, храмуля, серебряный карась, армянская быстрянка. Севанская форель была наименее встречаемым в уловах видом (табл. 4.3.5).

Таблица 4.3.5. Соотношение видов в уловах в р. Аргичи

Вид	Соотношение видов в уловах, %
Ручьевая форель	0.7
Усач	39.0
Храмуля	17.5
Серебряный карась	4.1
Армянская быстрянка	38.0
Севанская форель	0.7

Севанская форель встречалась только в нижнем течении р. Аргичи, где кроме нее в уловах присутствовали: усач, храмуля, серебряный карась и впервые обнаруженный в 2011 г. новый для этой реки вид — армянская быстрянка (Варданян, Барсегян, 2012 б; Варданян, 2013).

Наиболее многочисленными видами были усач и армянская быстрянка, которые потенциально могли оказаться пищевыми конкурентами севанской форели.

В нижнем течении р. Аргичи основным компонентом в питании быстрянки был фитопланктон (Варданян, Барсегян, 2012). Из донных беспозвоночных в желудках быстрянки (длина — 4.0–8.9 см, масса тела — 1.2–15.0 г) в июле и августе доминировали личинки ручейников (88.2%), кроме них встречались личинки жуков (10.4%) и водяных клещей (1.4%). В сентябре встречались воздушные насекомые (0.8%), личинок ручейников (50.8%), хирономид (32.9%), поденок (9.5%), мошек (2.9%), жуков (1.2%) и бокоплав (1.9 %). Наиболее предпочитаемой пищей из донных беспозвоночных быстрянок в р. Аргичи являлись личинки ручейников (индекс элективности питания (Ивлев, 1055)  $E = 0.8$ ).

Пищевой спектр севанского усача (длина — 3.1–12.0 см, масса тела — 0.7–33.0 г) в нижнем течении р. Аргичи состоял из следующих представителей бентоса: с июля по сентябрь основу пищи усача составляли личинки хирономид и мошек. В пище усачей в июле преобладали личинки мошек, а в августе и сентябре — личинки хирономид. У некоторых особей усача, как и у быстрянки пищеварительный тракт был наполнен фитопланктоном. В августе наиболее предпочитаемой пищей из донных беспозвоночных усачей являлись личинки хирономид ( $E = 0.4$ ), а в сентябре — личинки ручейников ( $E = 0.7$ ).

На этом же участке реки основным компонентом питания севанских форелей (длина — 14.7–19.0 см, масса тела — 44–86 г) в июле были только личинки мошек ( $E = 0.3$ ), а в августе — бокоплавы (93.8%) ( $E = 0.8$ ) и личинки ручейников (6.2%) ( $E = 0.6$ ). Следовательно, судя по качественному составу пищи указанных видов, ни армянская быстрянка, ни усач не конкурируют за пищу. Кроме того, мальки быстрянок служат пищей севанской форели. Все это указывает на то, что в нижнем течении р. Аргичи на современном этапе складываются благоприятные условия для нагула.

В р. Варденис было обнаружено 5 видов рыб: ручьевая форель, севанская форель, усач, храмуля, армянская быстрянка. Севанская форель была наименее встречаемым в уловах видом (табл. 4.3.6).

В результате исследований в 2012 г. были зафиксированы изменения в видовом составе ихтиофауны р. Варденис. Впервые был обнаружен новый для р. Варденис вид — быстрянка (Варданян, Барсегян, 2012 б; Варданян, 2013).

Таблица 4.3.6. Соотношение видов в уловах в р. Варденис

Вид	Соотношение видов в уловах, %
Ручьевая форель	7.4
Усач	26.7
Храмуля	1.1
Армянская быстрянка	63.7
Севанская форель	1.1

Севанская форель встречалась только в нижнем течении реки, где кроме нее в уловах присутствовали усач, храмуля и впервые обнаруженный в 2012 г. новый для этой реки вид — армянская быстрянка (Варданян, Барсегян, 2012 б; Варданян, 2013). Как и в р. Аргичи, в р. Варденис наиболее многочисленными видами были усач и армянская быстрянка, которые потенциально могли оказаться пищевыми конкурентами севанской форели.

В сентябре в нижнем течении р. Варденис армянская быстрянка (длина — 2.3–9.0 см, масса тела — 0.2–16.0 г) питалась в основном личинками ручейников (38.7%), долгоножек (28.3%) и хирономид (17.2%), кроме них встречались воздушные насекомые (3.7%), брюхоногие моллюски (2.5%), пиявки (6.7%), водяные клещи (0.4%) и водяные жуки (0.4%). Предпочитаемой пищей быстрянок в р. Варденис являлись личинки долгоножек ( $E = 0.9$ ) и ручейников ( $E = 0.8$ ).

В пищевом спектре усача (длина — 2.7–10.0 см, масса тела — 0.4–21.2 г) чаще всего встречались личинки мошек и хирономид. В июле усачи потребляли личинок мошек (70.2%), ручейников (10.8%), хирономид (2.6%) и поденок (16.4%); в сентябре — личинок ручейников (27.2%), хирономид (53.3%) и поденок (18.2%). В июле наиболее предпочитаемой пищей усачей в р. Варденис были личинки мошек ( $E = 1.0$ ) и ручейников ( $E = 0.9$ ), а в сентябре — личинки хирономид ( $E = 0.7$ ).

В нижнем течении р. Варденис осенью было выловлено два экземпляра севанской форели (длина — 16.5 и 20.3 см, масса тела — 48.0 и 80.8 г). В пищевом комке меньшей особи были только личинок ручейников, а у более крупной — личинки

мошек, ручейников, поденок, хирономид и брюхоногие моллюски, но доминировали личинки ручейников. В отличие от р. Аргичи, в р. Варденис сходство в питании между севанской форелью и доминирующими в реке видами было больше, но при такой низкой численности севанской форели оценить вероятность конкуренции между этими видами невозможно.

В р. Карчахпюр кроме севанской форели были обнаружены 2 вида рыб: ручьевая форель и серебряный карась. Севанская форель встречалась только в нижнем течении вместе с серебряным карасем. В р. Масрик были отловлены севанская форель, ручьевая форель, усач, храмуля и армянская быстрянка, а в р. Гаварагет — ручьевая форель, севанская форель, усач, серебряный карась и армянская быстрянка. В р. Гаварагет серебряный карась встречался только в приустьевых участках в период нереста, а остальные представители ихтиофауны были обнаружены в среднем течении реки.

Таким образом, по сравнению с предыдущим периодом, в настоящее время качественный состав пищи молоди форели в притоках оз. Севан не претерпел коренных изменений. Их питание, как и прежде, состоит в основном из бокоплавов, личинок хирономид, поденок и ручейников (табл. 4.3.3). Наиболее значительное отличие заключается в возрастании роли личинок мошек и в первую очередь в реках Гаварагет, Масрик и Аргичи. В реках Цаккар, Качахпюр и Варденис увеличилась роль личинок поденок, а в р. Личк — личинок хирономид и бокоплавов.

Судя по качественному составу пищи севанской форели и других видов, населяющих притоки оз. Севан, конкуренция между ними при нарастании численности форели вполне реальна. Ее ослабление возможно за счет того, что форель в большинстве притоков предпочитает бокоплавов, кроме того, в перспективе, при увеличении численности форели, ее хищничество может значительно снизить плотность потенциальных конкурентов на кормовых биотопах.

По сравнению с прошлыми годами (1960–70-е гг.) произошло увеличение интенсивности питания и массы молоди форели во всех исследованных реках (табл. 4.3.7).

**Таблица 4.3.7.** Значения интенсивности питания, соотношений длины и массы молоди севанской форели *Salmo ischchan* в отдельных реках в разные годы исследования (Барсегян, Варданян, 2015)

Реки	Коэффициент соотношений длины и массы (по Фультону)			Интенсивность питания, ‰		
	1960 г. (Дадикян, 1975)	1971–1972 (Пивазян, 1979)	2012–2014 (Барсегян, Варданян, 2015)	1960 (Дадикян, 1975)	1971–1972 (Пивазян, 1979)	2012–2014 (Барсегян, Варданян, 2015)
Гаварагет	1.16	1.24	1.92	–	120	143
Цаккар	–	–	1.45	–	–	282
Личк	–	–	1.18	–	–	268
Аргичи	–	–	1.32	–	–	239
Карчахпюр	1.13	1.18	1.23	–	186	205
Варденис	–	–	1.25	–	–	251
Масрик, Акунк	1.27	1.27	1.39	–	113	226
Среднее	1.17	1.23	1.39	148	140	231

Это свидетельствует о благоприятных условиях для ее обитания в притоках оз. Севан. Увеличение массы было отмечено у севанской форели и в самом озере, что связано, с одной стороны, со снижением пищевой конкуренции, а с другой — с увеличением обилия кормовых организмов планктона и бентоса (Barseghyan et al., 2014).

#### 4.3.2. РУЧЬЕВАЯ ФОРЕЛЬ “АЛАБАЛАХ” (*Salmo trutta fario* L., 1758)\*

Ручьевая форель, жилая форма кумжи (фотовкладка: фото 34). Ранее была широко распространенным и обильным видом, обитающим, преимущественно, в верхних и средних участках течения рек (Владимиров, 1948). Позднее их численность значительно снизилась в результате браконьерства, загрязнения рек и чрезмерного водозабора. Ручьевая форель Армении из притока Севана — р. Гедак-булах (ныне р. Карчахпюр) — была исследована В.И. Владимировым (1948). Он выделил ее в отдельную форму алабалах. По мнению автора, эта форель отлична от севанской форели и не выходит в озеро. В верховьях двух других притоков Севана — реки Дзыгнагет и Варденик — ручьевая форель отмечалась еще в 1960–1970 гг. В настоящее время она обнаружена и в других притоках озера — реках Аргичи и Масрик, где встречается выше водопадов (А.Р. Рубенян, неопубликованные данные).

Результаты исследования кариотида алабалаха (Дадикян, 1971; Рухкян, 1989) также показали, что эта форель представляет собой реликтовую форму ручьевой форели, что подтверждает мнение В.И. Владимирова (1944).

В 2011 г. были исследованы 6 экз. ручьевой форели (5 ♂ V стадия и 1 juv), отловленных в верхнем течении р. Карчахпюр. Длина тела проанализированных рыб колебалась в пределах 10.4–16 см, масса — 12–53 г. Пищевой спектр исследованных рыб в основном был представлен зообентосом. В пищевом комке ручьевой форели были обнаружены гаммарусы (*Gammarus*), личинки мошек (*Simuliidae*), личинки веснянок (*Plecoptera*), личинки ручейников (*Trichoptera*), личинки хирономид (*Chironomidae*), а также воздушные насекомые и изоподы (*Isopoda*). Интенсивность питания колебалась в пределах 42–133%, а индекс наполнения желудков — 6–71%.

Несмотря на то, что в донной фауне истока р. Карчахпюр по биомассе и численности доминировали личинки поденок, биомасса которых составляла 44% от общей, ручьевые форели в возрасте 1+ потребляли исключительно личинок хирономид, а особи в возрасте 2+ и 3+ предпочитали бокоплавов (табл. 4.3.8).

Таблица 4.3.8. Элективность питания ручьевой форели

Объекты питания	Возраст					
	2+			3+		
	$p_i$ , %	$g_i$ , %	$E_i$	$p_i$ , %	$g_i$ , %	$E_i$
Личинки ручейников ( <i>Trichoptera</i> )	21.2	1.5	-0.87	21.2	7.7	-0.47
Личинки хирономид ( <i>Chironomidae</i> )	3.8	89.4	0.92	3.8	53.8	0.87
Гаммарусы ( <i>Gammaridae</i> )	0.0	4.6	1.0	0.0	15.4	1.00
Личинки веснянок ( <i>Plecoptera</i> )	75.0	3.0	-0.92	75.0	23.1	-0.53

Примечание.  $E_i$  — показатель элективности питания (Ивлев, 1977);  $g_i$  — доля отдельных ингредиентов пищи в рационе рыб (%);  $p_i$  — их доля в кормовой среде (%).

\* <sup>1</sup>Ю. В. Герасимов, <sup>2</sup>Н. Э. Барсегян, <sup>3</sup>Т. В. Варданян, <sup>4</sup>М. Р. Даллакян, <sup>5</sup>Б. К. Габриелян  
<sup>1</sup>Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, 152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, [gu@ibiw.yaroslavl.ru](mailto:gu@ibiw.yaroslavl.ru)  
<sup>2</sup>Институт гидроэкологии и ихтиологии НЦЗГЭ НАН РА, ул. Паруйра Севака, 7, 0014 г. Ереван, Армения, [gabrielb@sci.am](mailto:gabrielb@sci.am)

Предпочтение бокоплавов ручьевой форелью подтверждается тем, что у нее наблюдается заражение кишечным паразитом *Echinorhynchus baeri* Kostylew, 1982, промежуточным хозяином которого являются различные бокоплавы (Определитель ..., 1987). Экстенсивность инвазии (ЭИ) составляла 66.7%, интенсивность инвазии (ИИ) — 5.5, а индекс обилия (ИО) — 3.7. У зараженных особей наблюдалось снижение интенсивности питания.

Исследования видового состава рыбного населения, проведенные в наиболее крупных притоках озера — Гаварагет, Аргичи, Карчахбюр, Масрик, Дзкнагет, Личк и Варденис (рис. 4.3.2) показали наличие ручьевой форели *Salmo trutta fario* во всех указанных реках, кроме р. Личк. Всего в них было обнаружено 7 видов рыб, относящихся к 2 семействам (табл. 4.3.4).

В р. Дзкнагет было обнаружено 6 видов рыб: ручьевая форель, усач, храмуля, серебряный карась, армянская быстрянка и амурский чебачок. Последний в бассейне оз. Севан был впервые обнаружен в канале р. Раздан 2011 г. (Варданян и др., 2011). В это же время при обследовании притоков оз. Севан небольшая популяция амурского чебачка была найдена в нижнем течении р. Дзкнагет (Варданян, Барсегян, 2012 а). В верхнем течении реки были обнаружены ручьевая форель, усач и армянская быстрянка. Другие виды выше по реке не поднимаются из-за водопада. Самым малочисленным видом в уловах является ручьевая форель (табл. 4.3.9).

В р. Аргичи было обнаружено 6 видов рыб: ручьевая форель, севанская форель, усач, храмуля, серебряный карась, армянская быстрянка. Ручьевая форель встречалась только в течении реки вместе с усачем и храмулей. Самым малочисленным видом в уловах является ручьевая форель (табл. 4.3.5).

Таблица 4.3.9. Соотношение видов в уловах в р. Дзкнагет

Вид	Соотношение видов в уловах, %
Ручьевая форель	0.3
Усач	25.8
Храмуля	3.4
Серебряный карась	3.1
Армянская быстрянка	65.5
Амурский чебачок	1.9

В р. Варденис было обнаружено 5 видов рыб: ручьевая форель, севанская форель, усач, храмуля, армянская быстрянка. Ручьевая форель встречается только в верхнем и среднем течении реки, где является единственным видом. Остальные виды встречаются только в нижнем течении реки. В р. Карцахбюр было обнаружено 3 вида рыб: ручьевая форель, севанская форель, серебряный карась. В верхнем и среднем течении реки встречаются только особи ручьевой форели, а в нижнем течении — севанская форель и серебряный карась. В р. Масрик выявлено 5 видов рыб: севанская форель, ручьевая форель, усач, храмуля, армянская быстрянка. В р. Гаварагет также обнаружено 5 видов рыб: ручьевая форель, севанская форель, усач, серебряный карась, армянская быстрянка.

В целом, у ручьевой форели отмечено значительное сходство в питании только с молодь ишхана. Но, судя по проведенным исследованиям, молодь севанской форели и ручьевая форель практически не пересекаются, т.к. первая встречается в нижнем течении рек, а последняя предпочитает верхние участки. Это же касается и остальных видов рыб, которые в исследованных притоках предпочитают участки среднего и нижнего течения.

Следовательно, наибольшую опасность для алабалаха представляет браконьерство, которое очень быстро может привести к полному уничтожению этой реликтовой формы.



Кроме того, в настоящее время есть факты нахождения в озере и его притоках гибридов, которые вместе с вселяемыми мальками ишхана попадают туда с рыбоводных заводов. По внешним признакам они похожи и на ручьевую и на севанскую форель. Скот этих рыб в озеро, скорее всего не происходит, они остаются в притоках, где и достигают половой зрелости, это указывает на то, что они наследовали не только морфологические, но и поведенческие признаки ручьевой форели. Следовательно, эти гибриды могут проникать в верхние участки притоков для нереста, что увеличивает вероятность их гибридизации с существующей там дикой ручьевой форелью и, как следствие, к генетическому загрязнению существующих нативных популяций алабалаха.

Сравнительный анализ данных морфологических промеров, проведенных в 1930-е гг. и в 2011 г., показал, что в настоящее время изменились только некоторые пластические признаки. Например, достоверные отличия (при  $p < 0.05$ ) получены для наименьшей высоты тела, постдорсального расстояния, высоты спинного плавника, высоты анального плавника (в % от длины тела), длины рыла, длины верхнечелюстной кости, длины нижней челюсти, высоты головы через затылок, ширины лба (в % от длины головы) (табл. 4.3.10).

**Таблица 4.3.10.** Показатели пластических признаков и показатели достоверности различий ( $t_p$ ) самцов ручьевой форели (по данным 1936–1938 гг. и 2011 г.)

Признаки	2011 г.			1936–1938 гг.			$t_p = 2.042$ , для ( $P = 0.05$ )
	$M \pm m$	$\sigma$	lim	$M \pm m$	$\sigma$	lim	
ac	14.0	–	12.2–15.8	18.8	–	14.8–28.9	–
Относительно длины тела, %%							
ad	90.50±0.79	1.58	88.61–92.47	90.84±0.12	0.74	89.3–93.0	0.84
od	69.80±1.74	3.47	65.19–71.23	–	–	–	–
c	22.30±0.23	0.45	21.23–24.05	22.55±0.18	1.18	20.7–25.0	0.47
hc	14.20±0.21	0.42	13.70–14.56	–	–	–	–
H	20.30±0.74	1.48	19.86–22.22	20.91±0.16	1.50	18.0–23.8	1.21
h	8.75±0.25	0.50	8.22–9.49	8.98±0.09	0.60	7.8–10.5	2.94
aD	41.30±0.42	0.84	40.16–42.14	40.91±0.18	1.12	37.5–42.8	0.75
pD	37.30±0.52	1.04	35.71–37.70	32.65±0.21	1.34	29.9–36.0	2.65
fd	16.80±0.90	1.79	14.38–18.03	–	–	–	–
aA	61.50±2.74	5.48	50.00–65.07	–	–	–	–
aV	47.30±0.65	1.30	46.58–48.36	–	–	–	–
ID	10.75±0.25	0.50	10.27–12.03	10.75±0.14	0.92	8.6–12.9	0.00
hD	16.50±0.71	1.41	13.29–17.21	13.24±0.22	1.39	10.7–16.1	4.94
IA	8.50±0.36	0.71	7.41–10.76	8.73±0.11	0.72	7.1–10.0	0.67
hA	13.50±0.36	0.71	12.86–14.75	12.19±0.19	1.20	10.0–14.8	2.39
IP	17.50±0.79	1.58	15.75–18.03	17.21±0.20	1.30	14.3–20.8	0.49
IV	12.50±0.36	0.71	11.64–13.29	12.82±0.13	0.80	11.2–14.2	0.85
P-V	28.10±0.67	1.34	27.14–29.75	28.69±0.17	1.11	26.7–30.7	1.09
V-A	17.50±0.50	1.00	15.19–18.49	–	–	–	–
Относительно длины головы, %%							
г	27.3±0.82	1.64	25.81–28.95	29.62±0.27	1.73	26.8–35.3	2.60
о	18.1±0.84	1.67	15.79–19.35	19.19±0.25	1.58	15.5–22.8	1.44
ро	53.7±0.42	0.84	52.63–54.84	53.96±0.20	1.27	51.3–56.7	0.45
aa <sub>5</sub>	74.55±0.34	0.67	73.68–75.00	–	–	–	–
aa <sub>6</sub>	50.1±0.84	1.67	48.39–52.63	39.33±0.39	2.50	33.3–46.0	9.37
k <sub>1</sub> l <sub>1</sub>	62.7±1.34	2.68	57.14–65.63	57.77±0.45	2.86	51.0–63.2	3.66
hc	62.5±1.00	2.00	60.53–64.52	68.81±0.66	4.10	60.0–77.8	3.39
io	36.1±0.76	1.52	34.38–38.71	31.31±0.34	2.20	28.2–36.2	4.73

Есть указания на то, что различия во внешних промерах, проведенных разными операторами, могут достигать различий, сравнимых по величине с теми, которые в ихтиологических работах рассматриваются как межпопуляционные (Мина и др., 2005), т.е. различия при подобных сравнениях могут являться ошибкой измерений, а не следствием изменчивости признаков. Тем не менее, полученные относительно небольшие различия в морфологических признаках речной форели по данным 1930-х гг. и 2011 г., очевидно, говорят о том, что в верхних течениях притоков сохранились нативные популяции алабалаха.

Для предотвращения дальнейшего генетического загрязнения восстанавливаемой популяции севанской форели — летнего ишхана и гегаркуни, и возможного загрязнения сохранившихся популяций алабалаха, необходимо наладить более действенный контроль качества производителей, используемых для получения посадочного материала.

Для сохранения этой реликтовой формы форели необходимо организовывать ее охрану в верхних течениях притоков. Учитывая массу негативных факторов и, особенно, браконьерство, необходимо приложить усилия для создания маточного стада этой формы на участвующих в восстановлении севанских форелей рыбоводных хозяйствах.

Еще одной проблемой, которая снижает эффективность искусственного восстановления популяции севанских форелей, является низкая адаптационная способность выпускаемой молодежи. Сохранившиеся в искусственных условиях две формы севанской форели — гегаркуни и летний ишхан — в результате длительного культивирования в условиях рыбзаводов подверглись “одомашниванию”, т.е. отбору по признакам необходимым для выживания в искусственных условиях, и в значительной мере потеряли адаптивные свойства и признаки, необходимые для жизнедеятельности в естественных условиях оз. Севан. Это снижает выживаемость посадочного материала в естественной среде озера при его попадании туда непосредственно из емкостей рыбоводных заводов.

В связи с этим, очевидно, следует рассмотреть вопрос о возвращении к опыту 1940–50-х гг., когда часть икры летнего ишхана и гегаркуни, собранной для инкубации, закладывалась в искусственные гнезда, расположенные непосредственно в нерестовых реках (Габриелян, 2010).

Следует учитывать и высокий уровень браконьерства, который в значительной мере минимизирует эффект от искусственного воспроизводства севанских форелей. Даже при отсутствии специализированного лова форель вылавливается в качестве прилова при промысле карася и незаконной добыче сига.

Для сохранения реликтовой формы речной форели необходимо организовывать ее охрану в верхних течениях притоков. Учитывая массу негативных факторов и, особенно, браконьерство, необходимо приложить усилия для создания маточного стада этой формы форели на участвующих в восстановлении севанских форелей рыбоводных хозяйствах.

При существовании всех указанных проблем, ежегодный выпуск молодежи, который осуществляется в течение нескольких последних лет, так и не привел к более или менее значительному росту численности форели в озере и его притоках.

## ГЛАВА 5. ИЗМЕНЕНИЯ ЭКОСИСТЕМЫ ОЗЕРА СЕВАН И ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ ОСНОВНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ ЕГО БИОТЫ В ПЕРИОД ПОВЫШЕНИЯ УРОВНЯ ВОДЫ\*

Представленные выше материалы (главы 1–4) показали, что в период 2010–2014 гг. экосистема оз. Севан претерпела значительные изменения как по сравнению с ситуацией во время работ на первом этапе исследований совместной Российско-Армянской экспедиции (2005–2009 гг.), так и за всю историю изучения водоема.

По нашему мнению, одно из ярких и важных проявлений трансформации экосистемы — изменения зоопланктона. Они были спровоцированы, в первую очередь, увеличением уровня воды, в ходе которого затопливались разнотипные участки побережья (фотовкладка: фото 2–6), в том числе временные и постоянные водоемы, а также образовывались новые мелководные и хорошо прогреваемые биотопы (фотовкладка: фото 7). Это способствовало попаданию и натурализации новых для оз. Севан видов планктонных беспозвоночных, местообитания которых обычно связаны с мелководьями и временными водоемами. В результате, в толще воды зарегистрировано значительное увеличение видового богатства зоопланктона — до 64 видов, в то время как за время первого этапа совместных Российско-Армянской исследований в 2005–2009 гг. было отмечено 35 (Крылов и др., 2010), а в 1947–1961 гг. — 11 (Мешкова, 1975), в 1972–1985 гг. — 15 (Симонян, 1991). Однако особое значение для структуры и функционирования сообществ и всей экосистемы в целом имеют не единично встречающиеся виды, а виды, занимающие доминирующее положение. С 2011 г. в оз. Севан таким видом стала *Daphnia* (*Ctenodaphnia*) *magna* (Герасимов, Крылов, 2012; Крылов и др., 2013 а, б), попавшая в водоем и достигшая в пелагиали высокой численности и биомассы в период максимального снижения количества рыб-планктофагов (рис. 4.1.1, 5.1). Благодаря ее массовому развитию (фотовкладка: фото 9) на всех участках оз. Севан в 2011–2014 гг. количественные показатели зоопланктона достигли наибольших за период наблюдений (с 1930-х гг.) значений (см. раздел 2.4). В частности, по сравнению с данными, полученными в 2005–2009 гг., в летний сезон численность и биомасса увеличились в среднем в 11.1 и 15.1 раз соответственно, в осенний — в 4.9 и в 10.1 раз. Кроме того, сократилось удельное число видов коловраток, доля Rotifera и Copepoda в общей биомассе, возросла биомасса Cladocera.

Столь значительные изменения зоопланктона способны определить современное экологическое состояние оз. Севан. Известно, что крупные представители рода *Daphnia* играют настолько важную роль в формировании сообществ гидробионтов, что их справедливо относят к числу “ключевых видов” (“*keystone species*” по: Paine, 1969) (Lampert, 2011). Среодообразующий эффект жизнедеятельности дафний наблюдается при достижении ими определенного уровня количественного развития (Vutis, 2000). Это характерно для ключевых видов, роль которых зависит от физических факторов среды обитания, взаимодействующих видов (Power et al., 1996) и обилия вида,

\* <sup>1</sup>А. В. Крылов, <sup>2</sup>А. О. Айрапетян, <sup>1</sup>С. Э. Болотов, <sup>2</sup>С. А. Акопян, <sup>1</sup>Д. Б. Косалапов.

<sup>1</sup>Ю. В. Герасимов, <sup>1</sup>М. И. Малин, <sup>1</sup>А. В. Романенко, <sup>2</sup>Б. К. Габриелян  
<sup>1</sup>Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, 152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, krylov@ibiw.yaroslavl.ru

<sup>2</sup>Институт гидроэкологии и ихтиологии НЦЗГЭ НАН РА, ул. Паруйра Севака, 7, 0014 г. Ереван, Армения, armmino@yandex.com

то есть существует популяционный уровень, ниже которого средообразующий эффект не проявляется (Kotliar, 2000). И к настоящему времени плотность и биомасса *D. magna* достигли в оз. Севан величин, при которых возможна модификация среды.

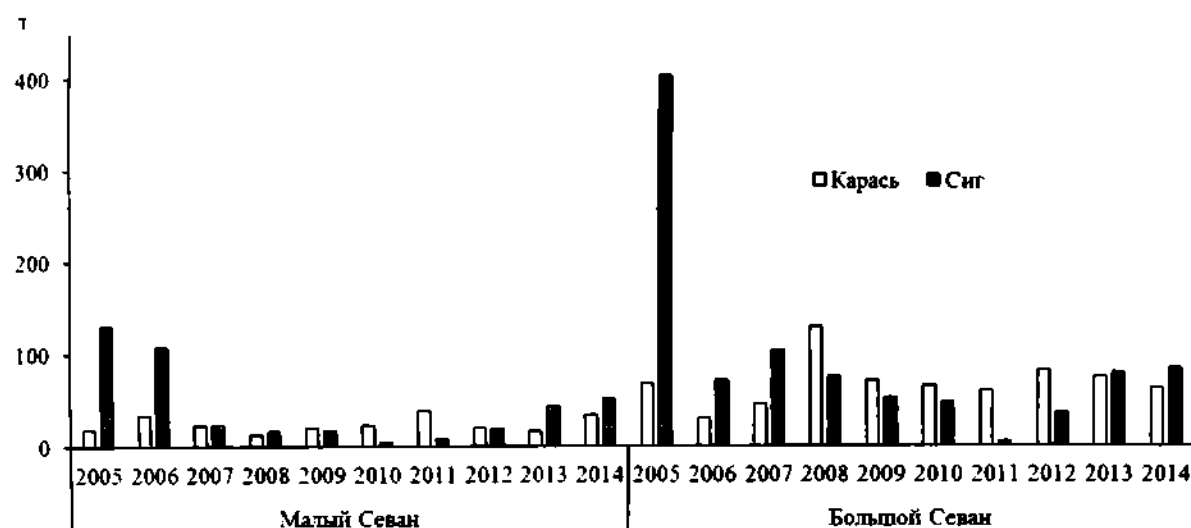


Рис. 5.1. Динамика биомассы карася и сига в Малом и Большом Севане.

Тонкие взаимоотношения между различными компонентами трофической сети, приводящие к модификации среды, легли в основу методов биоманипуляции (Shapiro et al., 1975; Shapiro, Wright, 1984) и экотехнологии (Benndorf, 1987). Наиболее ярко изменения состояния водной среды и основных сообществ гидробионтов продемонстрированы при трансформации рыбного населения в ходе экспериментальных исследований в изолятах (Фенева и др., 2007, 2010, 2011; Hrbaček, 1962; Peters, 1975; Feniova et al., 2013 и др.) и при биоманипуляциях в малых водоемах, из которых рыб удаляли с помощью токсических веществ или при искусственном нарушении соотношения “мирных” и хищных видов (Гладышев и др., 2006; Gliwicz, 1975; Shapiro et al., 1975; Shapiro, Wright, 1984). Для больших водоемов также известны случаи изменений структурно-функциональной организации биоты и их экологического состояния при трансформации рыбного населения. Так, во втором по площади пресном озере мира — в оз. Виктория — при исчезновении эндемичных видов рыб в результате интродукции нильского окуня (*Lates niloticus* L.) на фоне усиления антропогенной нагрузки и понижения уровня воды в составе фитопланктона стали доминировать синезеленые водоросли, участились периоды дефицита кислорода, наблюдается осаждение избытка органического вещества на дно, т.е. большинство показателей свидетельствует об экологической катастрофе (Gorphen, 2015).

Насколько данные, полученные разными исследователями в ходе экспериментальных работ в мезокосмах, на малых водоемах, а также при изучении некоторых больших озер, справедливы для более широкого круга разнотипных экосистем, в частности, крупного высокогорного водоема? Для ответа на этот вопрос рассмотрим особенности структуры основных элементов биоты оз. Севан в период 2010–2014 гг. в условиях средообразующей деятельности планктонных ветвистоусых ракообразных, а также изменения последних при разном уровне контроля “сверху” и “снизу”.

Как и при обезрыблении небольшого водоема в Швеции, и увеличении в нем количества крупных ракообразных (Stenson et al., 1978), в оз. Севан при сокращении обилия рыб-планктофагов (см. раздел 4.1) и преобладании ракообразных-

фильтраторов за счет нового для озера вида — *Daphnia magna* (см. раздел 2.4), по сравнению с периодом относительной стабилизации уровня воды (1982–1985 гг. (Оганесян, 1994)) и периодом начала его повышения (2005–2009 гг.), значительно увеличилась прозрачность воды. Так, в июле 2007 г. в Малом Севане она составляла в среднем  $6.5 \pm 0.2$  м (от 4.5 до 9.0 м), в Большом —  $5.5 \pm 0.3$  м (от 4.0 до 8.0 м), а в 2013 г. увеличилась до  $10.9 \pm 0.4$  м (от 8.5 до 13.0 м) в Малом и до  $10.3 \pm 0.5$  м (от 7.5 до 13.0 м) в Большом, в 2014 г. — до  $12.5 \pm 0.8$  м (от 9.5 до 14.5 м) и  $13.7 \pm 0.7$  м (от 8.5 до 14.0 м) соответственно. Аналогичная картина характерна и для осени (октябрь): в период 2005–2009 гг. в Малом Севане прозрачность воды была  $5.1 \pm 0.5$  м (от 3.5 до 8.5 м), в Большом —  $4.6 \pm 0.4$  м (от 2.5 до 8.0 м), а в 2011–2014 гг. —  $10.4 \pm 0.4$  м (от 7.5 до 13.0 м) и  $9.0 \pm 0.4$  м (от 7.5 до 13.5 м) соответственно. В целом, по сравнению с 1982–1985 гг. в Малом Севане прозрачность воды увеличилась в среднем в 2.1 раза, в Большом — в 1.8 раза, а по сравнению с 2005–2009 гг. — в 2 раза (рис. 5.2).

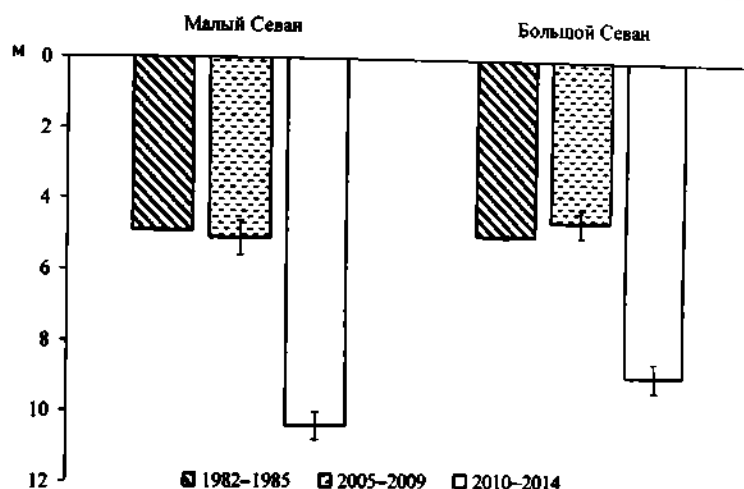


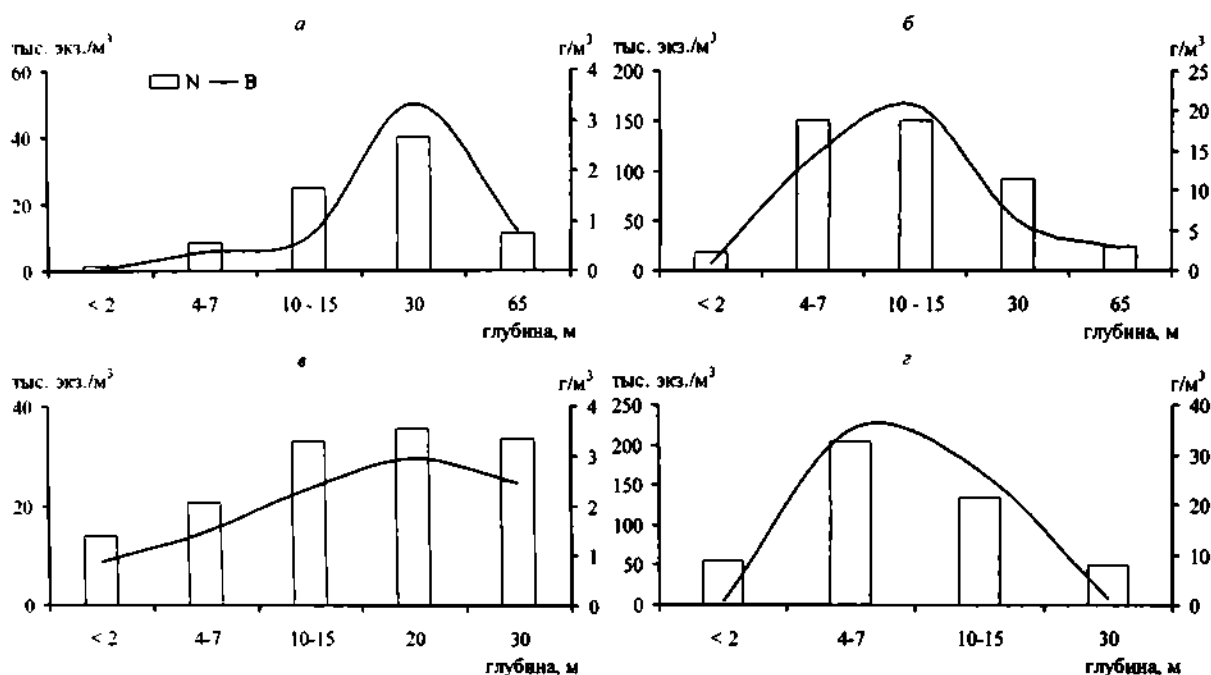
Рис. 5.2. Прозрачность воды оз. Севан в разные периоды изучения.

Значительные изменения произошли в развитии макрофитов. В результате повышения уровня воды были затоплены значительные участки побережья. Формирование макрофитов на этих участках во многом определяется их мелководностью, защищенностью от волнового воздействия, богатством залитых почв и степенью их разложения. Наиболее благоприятные условия для развития макрофитов оказались на защищенных, но одновременно имеющих тесную связь с акваторией оз. Севан участках, на которых прошли процессы разложения почв и сформировался свой грунтовый комплекс. В целом, макрофиты защищенных затопленных участков характеризовались относительно высоким видовым богатством, степенью зарастания, первичной продуктивностью и сырой биомассой растений.

На прочих участках литоральной зоны оз. Севан, которые связаны с основной акваторией, но сформированы на затопленных бедных каменисто-песчаных почвах побережья, где ранее не наблюдалось обильного развития наземной растительности, биомасса и качественный состав макрофитов были значительно меньше, чем на обширных защищенных затопленных участках.

Важно отметить увеличение глубины распространения зарослей макрофитов до 10–13 м, в то время как в предыдущий период изучения (2005–2009 гг.) они встречались лишь до глубины 7 м. По всей вероятности, связано это с увеличением прозрачности воды, которая в 2005–2009 гг. на этих участках была в среднем в 1.5 раза меньше. Известно, что для зоопланктона заросли макрофитов могут выполнять определенную защитную функцию при реакции избегания от сигналов хищников (Burks,

Lodge, 2002; Burks et al., 2002; Lampert, 2011). Результаты экспериментальной работы (Lauridsen, Lodge, 1996) показали, что *Daphnia magna* при добавлении кайромонов рыб совершала вертикальные и горизонтальные миграции, активно двигаясь в зону зарослей. Это позволяет предположить, что в оз. Севан увеличение глубины распространения зарослей макрофитов могло играть определенную роль в особенностях горизонтального распределения зоопланктона, что особенно ярко проявлялось в октябре 2013 и 2014 гг., когда отмечалась максимальная плотность рыбного населения. Именно в этот период наибольшее количество зоопланктона в целом, ветвистоусых ракообразных и *D. magna* в частности, регистрировались на участках с глубинами 4–7 и 10–15 м, в то время как в 2005–2009 гг. — с глубинами 20 и 30 м (рис. 5.3) (см. раздел 2.4.3).



**Рис. 5.3.** Горизонтальное распределение численности (N, тыс. экз./м³) и биомассы (B, г/м³) зоопланктона в Малом (усредненные по одному разрезу данные за октябрь 2007–2008 (а) и октябрь 2013–2014 (б) гг.) и Большом (усредненные по одному разрезу данные за октябрь 2007–2008 (в) и октябрь 2013–2014 (г) гг.) Севане.

Изменения площади и глубины распространения макрофитов вызывали также трансформацию сообществ донных макробеспозвоночных в литоральной зоне, где наблюдалось увеличение биомассы зообентоса (в среднем в 2 раза) в основном за счет значительного повышения обилия фитофагов (см. раздел 3.1.1).

Анализ таксономической структуры фитопланктона литоральной зоны озера показал, что наиболее оптимальные условия оказались здесь для группы зеленых водорослей. Среди затопленных участков в наибольшей степени выделялось практически обособленное от основной акватории “Новое озеро”, где отмечены самые высокие количественные показатели и разнообразие водорослей, характеризующие высокоэвтрофные условия. Промежуточное положение занимал фитопланктон затопленного полузащищенного и максимально связанного с акваторией водоема участка. На открытых участках затопленного побережья качественный состав и количественная представленность фитопланктона были бедными, что, по всей видимости, связано с влиянием значительного волнового перемешивания и особенностями распределения рыб-альгофагов, в частности, высокой концентрацией карася, молодь которого активно потребляла и планктонные водоросли (Барсегян и др., 2012).

Значительные изменения фитопланктона отмечены и в пелагиали водоема. Впервые, здесь стали ярко проявляться межгодовые различия количественной представленности разных групп водорослей. Так, в Малом Севане в отдельные годы могли преобладать зеленые водоросли, в Большом — синезеленые (см. раздел 2.1.2). В среднем за 2011–2014 гг. в пелагиали озера по сравнению с начальным периодом повышения уровня воды (2005–2009 гг.) в общей численности летнего (июль) фитопланктона увеличилась доля диатомовых водорослей (в 4.2 раза), сократилась доля синезеленых водорослей (в 2 раза), а относительное обилие зеленых оставалось практически без изменений (рис. 5.4 а); в общей биомассе также возрастала доля диатомовых (в 4.4 раза) и незначительно (в 1.1. раза) возрастала доля зеленых (рис. 5.4 б). В октябре 2011–2014 гг. увеличилась доля синезеленых водорослей в общей численности (в 4.7 раза) (рис. 5.4 а) и биомассе (в 2.3 раза) (рис. 5.4 б) фитопланктона, при этом доля других групп уменьшилась.

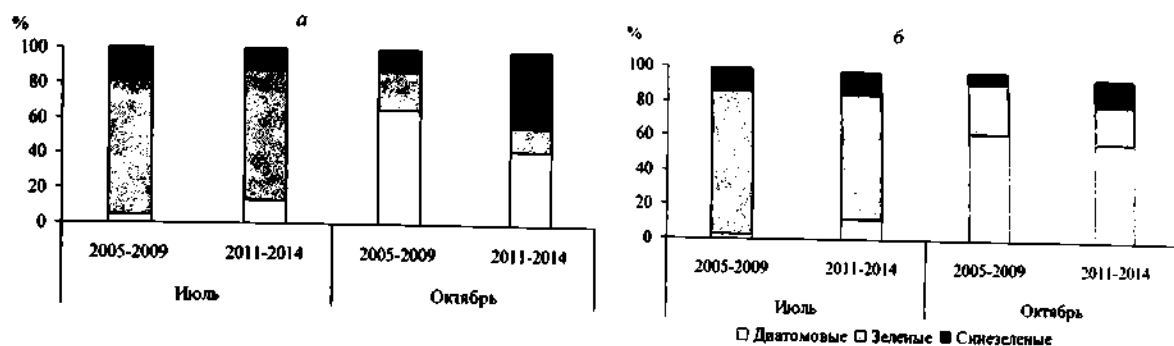


Рис. 5.4. Доля таксономических групп водорослей в общей численности (а) и биомассе (б) фитопланктона пелагиали оз. Севан в разные периоды повышения уровня воды.

Происходили частые изменения состава доминирующих видов. Так, лишь осенью 2010 г. отмечено массовое развитие зеленой водоросли *Bimuclearia lauterbornii*, но в дальнейшем она потеряла свою лидирующую позицию и обнаруживалась редко. В осеннем планктоне доминирующее положение часто занимали синезеленые — *Microcystis aeruginosa*, *Anabaena flos-aquae*, *Aphanothece clathrata*, *Dictyosphaerium pulchellum*, а также диатомовые — *Cyclotella* spp., *Fragilaria* spp., *Navicula* spp. Наблюдалось также непредсказуемое увеличение количества некоторых представителей фитопланктона, например, вспышка развития *Ankyra anchora* и *A. ocellata* летом 2012 г. Одновременно отмечено выпадение из состава сообщества или значительное сокращение количества ряда видов, в тот или иной период занимавших ведущие позиции в составе фитопланктона. В частности, это касается видов *Crucigenia quadrata*, *Coelastrium microporum* и *Scenedesmus obtusus*, чья количественная представленность значительно сокращалась с 2012 г. Аналогичные изменения коснулись и представителей рода *Oocystis*, которые в течение предыдущих периодов были не только постоянными компонентами сообщества, вносили весомый вклад в общую численность и биомассу фитопланктона, но и отличались высоким разнообразием (Овсепян и др., 2010). Данные экспериментальных работ (Weers, Zaret, 1975), в ходе которых при добавлении рачков-фильтраторов в микрокосмах резко снижалось количество водорослей рода *Oocystis*, позволяют говорить о том, что наблюдающиеся изменения могут быть связаны со значительным увеличением деятельности планктонных Cladocera.

Результаты анализа количественных характеристик фитопланктона также указывают на большую роль ракообразных-фильтраторов в формировании численности и биомассы водорослей в 2011–2014 гг. Так, в июле, по сравнению с данными, полу-

честными в начальный период повышения уровня воды (2005–2009 гг.), средняя численность фитопланктона в пелагиали озера сократилась в среднем в 4.3 раза (рис. 5.5 а), биомасса – в 5.1 раза (рис. 5.5 б). Причем, это было характерно как для акватории Малого, так и Большого Севана, о чем свидетельствует уменьшение биомассы фитопланктона и его доли в суммарной биомассе с планктонными бактериями и гетеротрофными нанофлагеллятами (рис. 5.6 а, б).

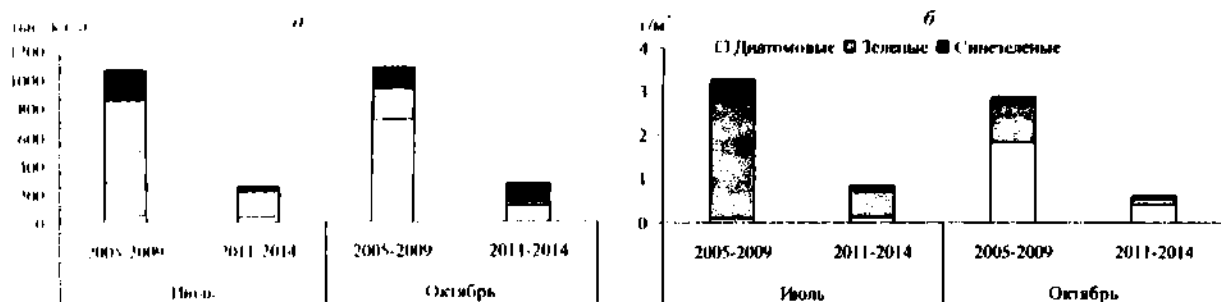


Рис. 5.5. Средняя численность (а) и биомасса (б) фитопланктона пелагиали оз. Севан в период повышения уровня воды.

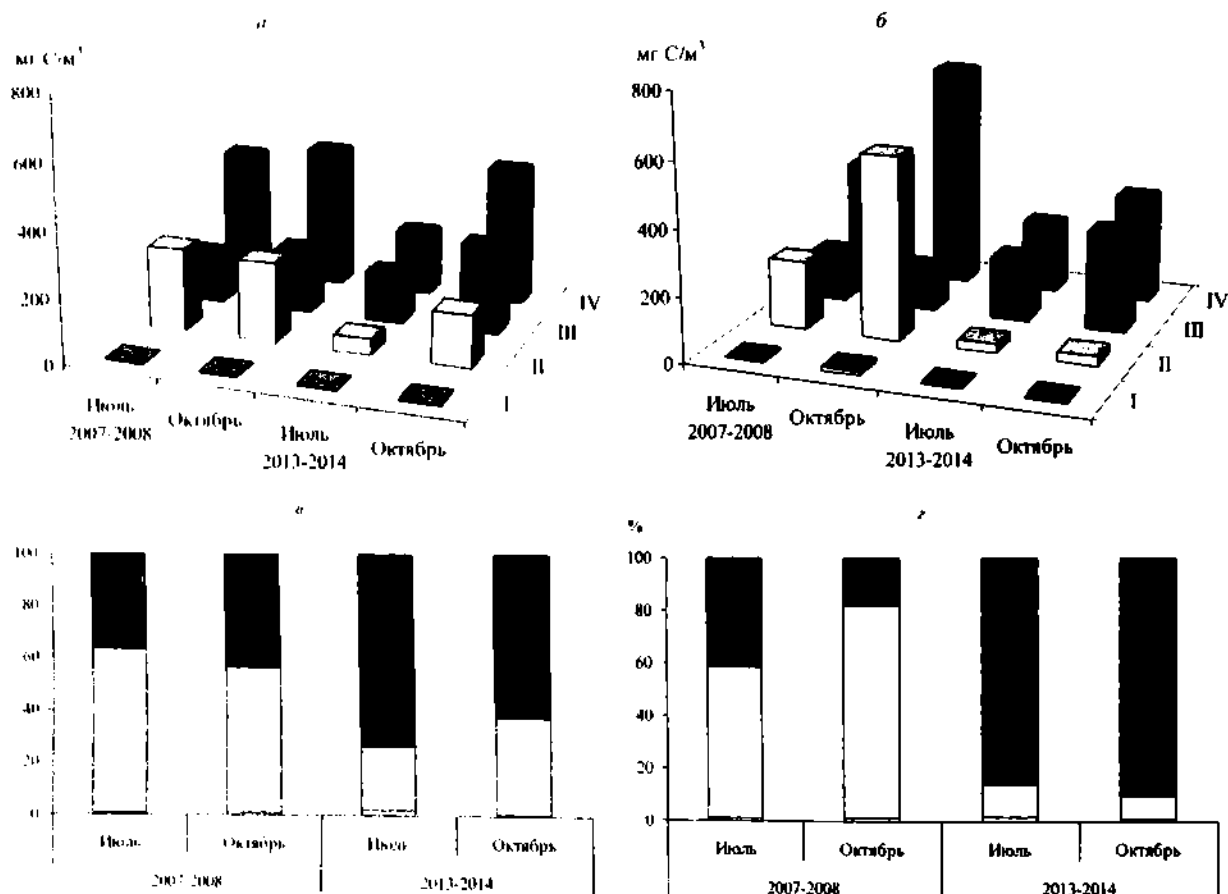


Рис. 5.6. Биомасса планктонных гетеротрофных нанофлагеллят (I), фито- (II), бактериопланктона (III), и их общая биомасса (IV) в пелагиали Малого (а) и Большого (б) Севана, доля (%) гетеротрофных нанофлагеллят, фито- и бактериопланктона в их суммарной биомассе в пелагиали Малого (в) и Большого (г) Севана. Биомассы переведены в единицы углерода ( $\text{мг C/m}^3$ ) с использованием предложенных коэффициентов (Минеева, 2004; Borsheim, Bratbak, 1987; Norland, 1993).



Обращает на себя внимание тот факт, что при этом суммарная биомасса зоопланктона практически не изменялась в Малом Севане (рис. 5.7 а) или незначительно увеличивалась в Большом (рис. 5.7 б), но заметно возрастала биомасса ветвистоусых ракообразных на фоне сокращения таковой веслоногих ракообразных.

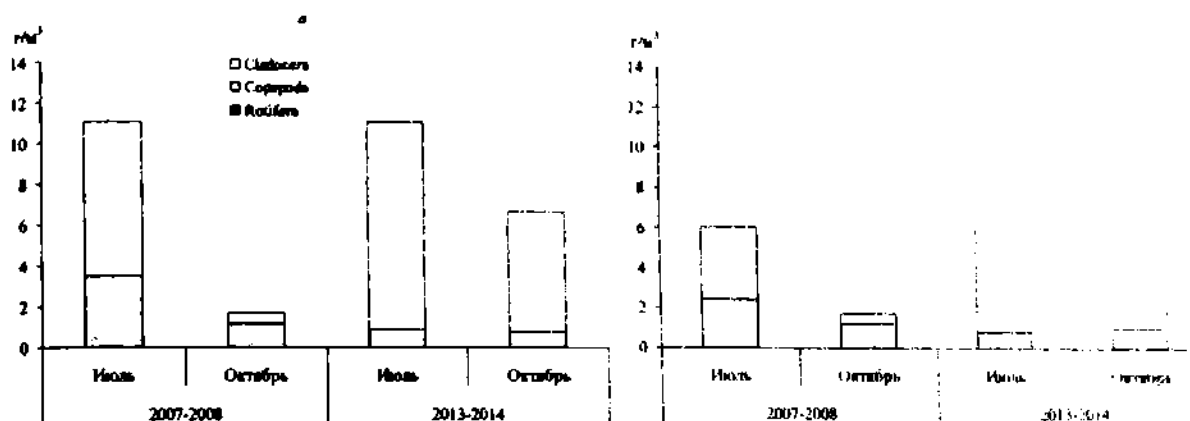


Рис. 5.7. Биомасса зоопланктона в пелагиали Малого (а) и Большого (б) Севана.

В октябре 2011–2014 гг. средняя численность фитопланктона в оз. Севан оказалась в 4.1 раза меньше, чем 2005–2009 гг. (рис. 5.5 а), биомасса — в 4.6 раза (рис. 5.5 б) за счет сокращения обилия всех основных таксономических групп водорослей — диатомовых, зеленых и синезеленых. Это отмечалось как в Малом, так и в Большом Севане (рис. 5.6 а, б) на фоне увеличения биомассы ветвистоусых ракообразных (рис. 5.7).

О значительном уменьшении (~ в 5 раз) величин первичной продукции озера свидетельствуют также изменения качественного состава и количественных характеристик зообентоса. Расчетные величины первичной продукции озера в 2011–2014 гг. были сопоставимы с таковыми в 1939–1959 гг., когда оз. Севан, несмотря на значительные темпы снижения уровня воды, продолжало сохранять статус олиготрофного водоема (см. раздел 3.1.3). Однако, очевидно, что в 2011–2014 гг. величины первичной продукции определялись не трофическим статусом водоема, а преобладанием процесса выедания водорослей. Аналогичная ситуация наблюдалась при биоманипуляциях, в ходе которых возрастало количество хищных рыб и сокращалось количество планктонных (Hrbáček et al., 1961; Brooks, Dodson, 1965) или рыбы отсутствовали вовсе (Andersson et al., 1978). Снижение обилия или отсутствие планктонных рыб в этих случаях также способствовало росту численности ветвистоусых рачков-фильтраторов, которые активно потребляли водоросли, в результате чего увеличивалась прозрачность воды, уменьшались величины первичной продукции и т.д.

Ветвистоусые ракообразные играют роль ключевого “хищника” и для компонентов микробной сети (Акимов, 1988; Jurgens, 1994; Jurgens, Matz, 2002; Lampert, 2011). В спектр их питания попадают большие бактерии, цилиаты и нанофлагеллаты, и в результате, если кладоцер в изобилии, то они выедаются. В оз. Севан в отдельные периоды также регистрировалось значительное снижение количества планктонных микроорганизмов. Так, осенью 2012 г., когда в планктоне отмечалась максимальная биомасса, высокая численность и относительное обилие “*Diaphanosoma brachyurum*” (рис. 2.4.21, 2.4.22), которая принадлежит к числу тонких фильтраторов, способных эффективно фильтровать бактерий (Монаков, 1998), численность микроорганизмов была меньше, чем в 2005–2009 гг. в среднем в 2.8 раза, биомасса — в 3.3 раза (Крылов

ченными в начальный период повышения уровня воды (2005–2009 гг.), средняя численность фитопланктона в пелагиали озера сократилась в среднем в 4.3 раза (рис. 5.5 а), биомасса — в 5.1 раза (рис. 5.5 б). Причем, это было характерно как для акватории Малого, так и Большого Севана, о чем свидетельствует уменьшение биомассы фитопланктона и его доли в суммарной биомассе с планктонными бактериями и гетеротрофными нанофлагеллятами (рис. 5.6 а, б).

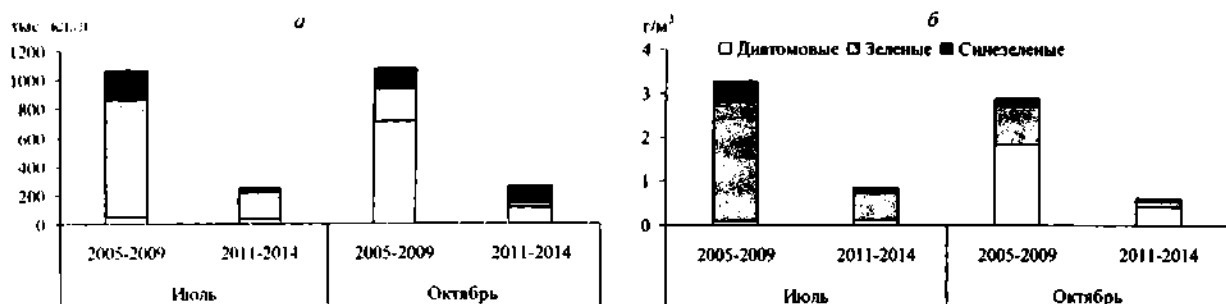


Рис. 5.5. Средняя численность (а) и биомасса (б) фитопланктона пелагиали оз. Севан в период повышения уровня воды.

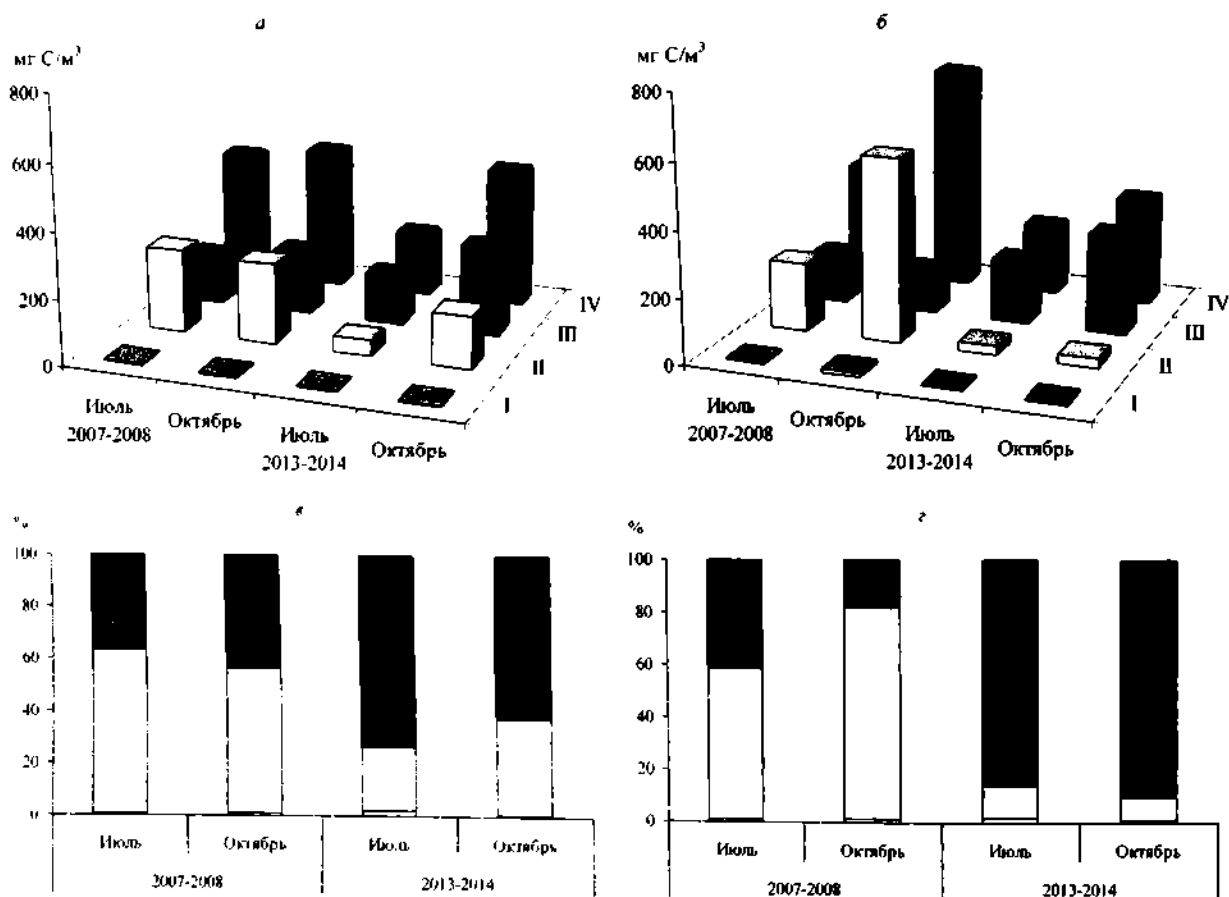


Рис. 5.6. Биомасса планктонных гетеротрофных нанофлагеллят (I), фито- (II), бактериопланктона (III), и их общая биомасса (IV) в пелагиали Малого (а) и Большого (б) Севана, доля (%) гетеротрофных нанофлагеллят, фито- и бактериопланктона в их суммарной биомассе в пелагиали Малого (в) и Большого (г) Севана. Биомассы переведены в единицы углерода (мг С/м³) с использованием предложенных коэффициентов (Минеева, 2004; Borsheim, Bratbak, 1987; Norland, 1993).

Обращает на себя внимание тот факт, что при этом суммарная биомасса зоопланктона практически не изменялась в Малом Севане (рис. 5.7 а) или незначительно увеличивалась в Большом (рис. 5.7 б), но заметно возрастала биомасса ветвистоусых ракообразных на фоне сокращения таковой веслоногих ракообразных.

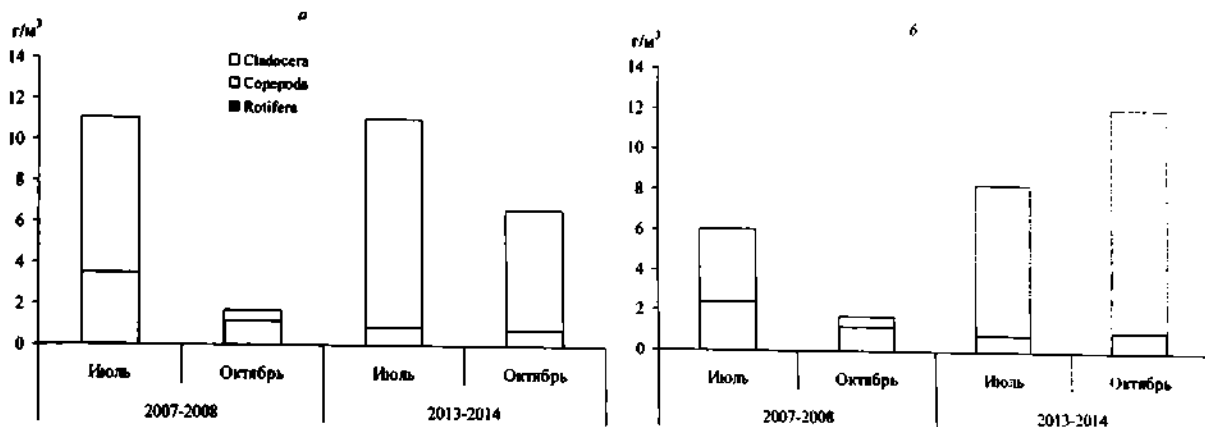


Рис. 5.7. Биомасса зоопланктона в пелагиали Малого (а) и Большого (б) Севана.

В октябре 2011–2014 гг. средняя численность фитопланктона в оз. Севан оказалась в 4.1 раза меньше, чем 2005–2009 гг. (рис. 5.5 а), биомасса — в 4.6 раза (рис. 5.5 б) за счет сокращения обилия всех основных таксономических групп водорослей — диатомовых, зеленых и синезеленых. Это отмечалось как в Малом, так и в Большом Севане (рис. 5.6 а, б) на фоне увеличения биомассы ветвистоусых ракообразных (рис. 5.7).

О значительном уменьшении (~ в 5 раз) величин первичной продукции озера свидетельствуют также изменения качественного состава и количественных характеристик зообентоса. Расчетные величины первичной продукции озера в 2011–2014 гг. были сопоставимы с таковыми в 1939–1959 гг., когда оз. Севан, несмотря на значительные темпы снижения уровня воды, продолжало сохранять статус олиготрофного водоема (см. раздел 3.1.3). Однако, очевидно, что в 2011–2014 гг. величины первичной продукции определялись не трофическим статусом водоема, а преобладанием процесса выедания водорослей. Аналогичная ситуация наблюдалась при биоманипуляциях, в ходе которых возрастало количество хищных рыб и сокращалось количество планктонных (Hrbáček et al., 1961; Brooks, Dodson, 1965) или рыбы отсутствовали вовсе (Andersson et al., 1978). Снижение обилия или отсутствие планктонных рыб в этих случаях также способствовало росту численности ветвистоусых рачков-фильтраторов, которые активно потребляли водоросли, в результате чего увеличивалась прозрачность воды, уменьшались величины первичной продукции и т.д.

Ветвистоусые ракообразные играют роль ключевого “хищника” и для компонентов микробной сети (Акимов, 1988; Jurgens, 1994; Jurgens, Matz, 2002; Lampert, 2011). В спектр их питания попадают большие бактерии, цилиаты и нанофлагеллаты, и в результате, если клadoцер в изобилии, то они выедаются. В оз. Севан в отдельные периоды также регистрировалось значительное снижение количества планктонных микроорганизмов. Так, осенью 2012 г., когда в планктоне отмечалась максимальная биомасса, высокая численность и относительное обилие “*Diaphanosoma brachyurum*” (рис. 2.4.21, 2.4.22), которая принадлежит к числу тонких фильтраторов, способных эффективно фильтровать бактерий (Монаков, 1998), численность микроорганизмов была меньше, чем в 2005–2009 гг. в среднем в 2.8 раза, биомасса — в 3.3 раза (Крылов

и др., 2013 б). Но в 2013–2014 гг. биомасса бактерий была больше, чем 2005–2009 гг., в среднем в 2.1 раза (рис. 5.6). Однако во все годы минимальным количеством отличались бактерии, ассоциированные с детритными частицами и в виде микроколоний (см. раздел 2.2) (Крылов и др., 2013 б), которые в первую очередь потребляются фильтраторами (Копылов, Косолапов, 2011).

Помимо прямого выедания некоторых групп бактерий, ветвистоусые ракообразные (Sanders, Porter, 1990) могли оказывать и опосредованное влияние на их количественные характеристики, контролируя основных потребителей — гетеротрофных нанофлагеллят (Копылов, Косолапов, 2011). Особенно ярко это проявлялось в октябре, когда в 2013–2014 гг. в Малом Севане биомасса жгутиконосцев была в 1.7 раза меньше, чем в 2007–2008 гг., в Большом — в 3 раза (рис. 5.6). Отсутствие существенных изменений количества гетеротрофных нанофлагеллят в июле, по всей видимости, связано с минимальными различиями количественного развития зоопланктона летом 2007–2008 и 2013–2014 гг. (рис. 5.7), что определялось практически одинаковой биомассой сига в эти годы (рис. 5.1) и, следовательно, контролем сверху.

Изменения коснулись не только внутренних группировок гидробионтов, но и контурных. В литоральной зоне биомасса макрозообентоса возросла в среднем в 2 раза (рис. 5.8) за счет увеличения биомасс всех трофических групп. При этом в 5 раз увеличилась биомасса и на порядок возросла доля фитофагов, что, как указывалось выше, свидетельствует о значительном расширении площади распространения макрофитов.

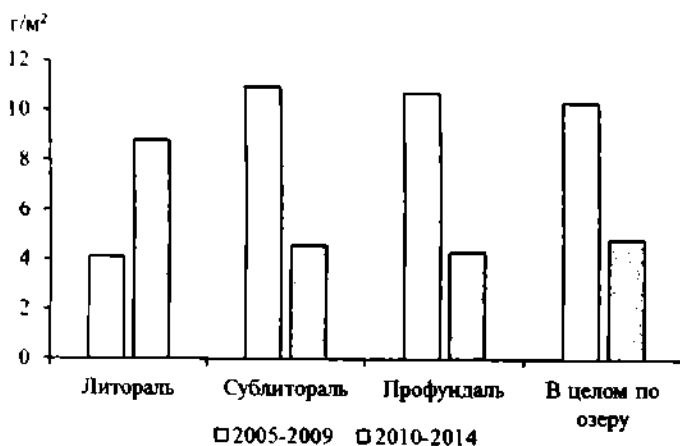


Рис. 5.8. Изменение биомассы макрозообентоса различных зон оз. Севан.

В сублиторали отмечено повышение биомассы преференциальных кормовых объектов рыб (бокоплавы, пиявки, поденки, ручейники, моллюски), хотя общая биомасса зообентоса снизилась в 2 раза за счет детритофагов, что, очевидно, связано со снижением поступления на дно органического вещества (рис. 5.8). В числе причин снижения его поступления могла выступать жизнедеятельность крупных ветвистоусых ракообразных, активная фильтрация которых, как известно (Kofínek et al., 1987; Nymí, 1989), эффективно перемещает частицы в водной толще и снижает интенсивность оседания пищи, необходимой для животных, ведущих придонный образ жизни. Это же могло быть одной из причин сокращения биомассы макрозообентоса в профундали практически в 3 раза (рис. 5.8). При этом, безусловно, большую роль играло значительное (в 18 раз) увеличение пресса хищников, связанного с проникновением на большие глубины хищных личинок хирономид рода *Procladius*, чему ранее препятствовали неблагоприятные кислородные условия. В целом же по озеру отмечено снижение биомассы макрозообентоса в среднем в 2 раза, при этом, за счет

сокращения биомассы детритофагов, возросла доля хищников, фильтраторов и фитофагов соответственно в 1.5, 5 и в 10 раз.

Изучение популяции длиннопалого рака показало, что благодаря расширению площадей занятых им участков озера и улучшению условий обитания, способствующих росту плодовитости и наличию урожайных поколений, с 2013 г. его запасы увеличиваются.

Гидроакустические съемки показали изменения рыбного населения водоема, в частности, наметившуюся тенденцию увеличения численности сига в 2013–2014 гг. (см. раздел 4.1). Этому способствовал ряд факторов, среди которых большую роль сыграли структурные перестройки в зоопланктоне озера, приведшие к значительному обогащению кормовой базы севанского сига (см. раздел 2.4.2). Улучшение условий питания способствовало преобладанию воспроизводства многотычинковых особей сигов-планктофагов, анализ динамики коэффициента соотношения длины и массы тела которых показал, что рыбы одинакового размера в 2013–2014 гг. имели большую массу тела, чем в 1950–60-е гг. (см. раздел 4.1). Кроме того, благодаря увеличению количества планктонных фильтраторов значительно возросла прозрачность воды в озере (рис. 5.2), что привело к снижению седиментационных процессов. В результате этого, отложенная икра в меньшей степени стала покрываться органической взвесью, что обеспечивает наиболее благоприятный кислородный режим для ее развития и более высокий процент воспроизводства.

Описанные выше особенности структуры основных компонентов внутренних и контурных группировок гидробионтов оз. Севан в период 2010–2014 гг. свидетельствуют о значительных изменениях экосистемы по сравнению с начальным периодом совместных исследований, несмотря на то, что уровень был поднят всего на 56.5 см, в то время как в 2005–2009 гг. — на 157 см. И, очевидно, что большую роль в этом сыграли ветвистоусые ракообразные, достигшие максимального количественного развития. При этом количество самих Cladocera зависит от влияния многих факторов, среди которых ведущую роль играют кормовая база и контроль со стороны рыбного населения. На основе анализа межсезонных (лето (июль) и осень (октябрь)<sup>1</sup>) и межгодовых изменений количественных характеристик и структуры зоопланктона и планктонных Cladocera, а также количества рыб и состояния кормовой базы, попытаемся продемонстрировать возможные взаимосвязи, определяющие формирование сообществ гидробионтов, а также экологическое состояние водоема.

Но перед этим рассмотрим еще одно из возможных последствий жизнедеятельности ветвистоусых ракообразных, достигающих высокого количественного обилия — изменение динамики фосфора в водоеме. Содержание фосфора в организмах принимали равным 1.04% их сухой массы (Жукова, 1989), а экскрецию минерального фосфора рассчитывали по уравнениям зависимости от массы тела животных и температуры воды (Жукова, 1989):  $eP_{Cladocera} = 12456.0 \times W^{-0.230} \times e^{0.039T}$ , где  $W$  — масса, мкг;  $T$  — средняя температура воды.

Известно, что в теле *Daphnia magna* содержится много фосфора, больше, чем в диатомовых водорослях и цианобактериях (Мануйлова, 1964). Полученные данные свидетельствуют, что благодаря *D. magna* в период 2011–2014 гг., по сравнению с 2005–2009 гг., в пелагиали Малого Севана возросло содержание фосфора, ассимилированного в биомассе ветвистоусых ракообразных: в июле в среднем в 2 раза, в октябре — в 7.8 раза (рис. 5.9 а). В летний сезон наибольшее содержание ассимилиро-

<sup>1</sup> К сожалению, лишь в эти месяцы были проведены наиболее подробные комплексные сборы первичных материалов.

ванного фосфора было зафиксировано в 2012 г., в осенний — в 2013 г. Аналогичная картина наблюдалась и в акватории Большого Севана, где в 2011–2014 гг., по сравнению с данными за 2005–2009 гг., содержание ассимилированного в биомассе ветвистоусых ракообразных фосфора увеличилось в июле в среднем в 2.1 раза, в октябре — в 22.7 раза, а максимальные величины регистрировались в июле 2012 г. и в октябре 2013 г. (рис. 5.9 б).

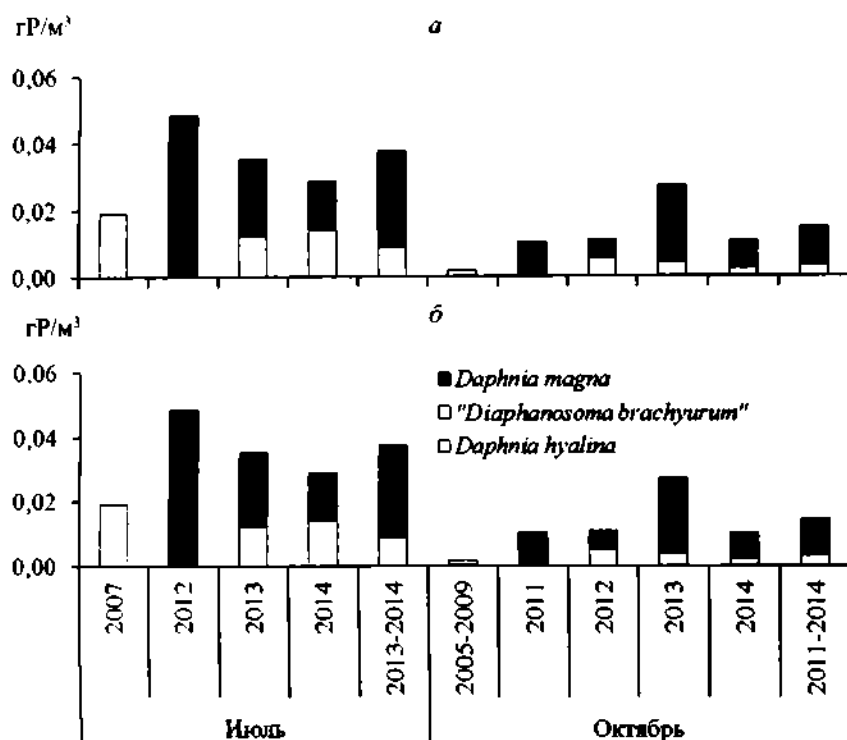


Рис. 5.9. Среднее содержание фосфора, ассимилированного в биомассе ветвистоусых ракообразных в пелагиали Малого (а) и Большого (б) Севана.

В 2011–2014 гг. изменялась также скорость экскреции минерального фосфора ветвистоусыми ракообразными. В июле в Малом Севане она уменьшалась в среднем в 2.3 раза, в Большом — в 1.7 раза (рис. 5.10). С чем это может быть связано? В летнем планктоне оз. Севан до вселения *Daphnia magna* среди ветвистоусых ракообразных обитал и доминировал один вид крупных (по: Фенева, Зилитинкевич, 2012) Cladocera — *D. hyalina* (Крылов и др., 2010), которая составляла основную долю в общей скорости ассимиляции фосфора (рис. 5.10).

После вселения и массового развития *Daphnia magna* численность *D. hyalina* в Малом Севане сократилась в среднем в 3.2 раза, в Большом — в 2.8 раза, биомасса — в 2.2 и 1.7 раза соответственно (табл. 5.1). При этом количественные характеристики “мелкого” (по: Фенева, Зилитинкевич, 2012) вида — *Diaphanosoma brachyurum* — увеличивались: в Малом Севане численность в 1.9 раза, биомасса — в 2 раза, в Большом Севане — в 4 и 3.1 раза соответственно. Известно (Ferrante, 1976), что наибольшая скорость экскреции фосфора характерна для мелких видов. Однако *D. brachyurum* даже в сумме с *Daphnia hyalina* не достигали уровня их количественной представленности, которая наблюдалась в 2005–2009 гг. В результате сокращения их количества, а также низкой скорости ассимиляции фосфора *D. magna*, общая скорость экскреции снижалась (рис. 5.10). Именно поэтому ее минимальные значения наблюдалась в июле 2012 г., когда была зарегистрирована наибольшая численность и биомасса дафнии большой (рис. 2.4.14, 2.4.15).

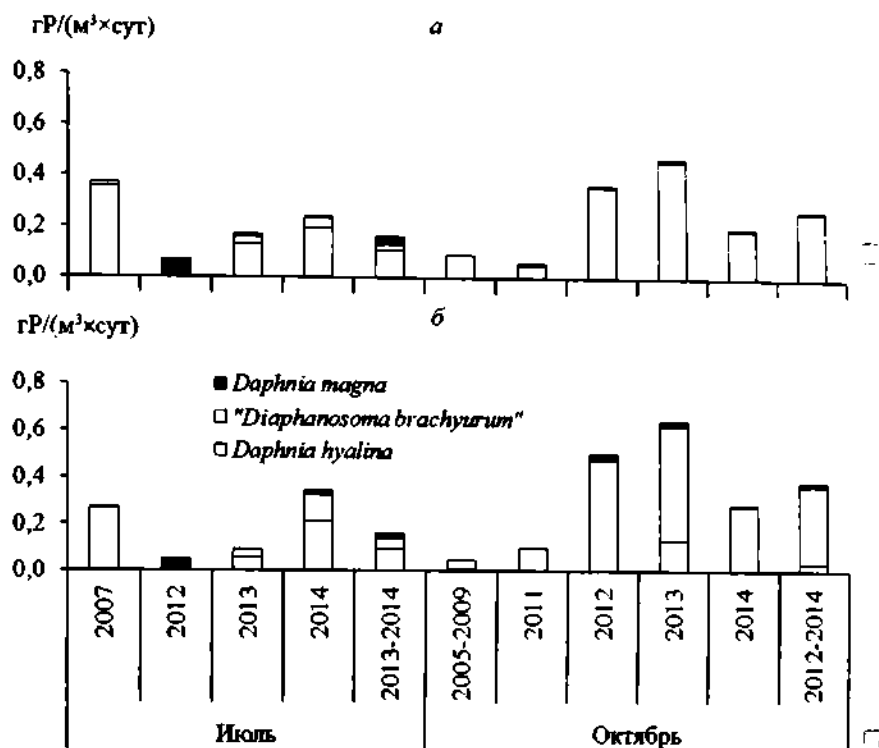


Рис. 5.10. Средняя скорость экскреции минерального фосфора ветвистоусыми рачками в пелагиали Малого (а) и Большого (б) Севана.

Таблица 5.1. Численность ( $N$ , тыс. экз./м³) и биомасса ( $B$ , г/м³) основных видов Cladocera оз. Севан

Месяц	Июль				Октябрь			
Годы	2007		2012–2014		2005–2009	20011–2014		
Показатель	$N$	$B$	$N$	$B$	$N$	$B$	$N$	$B$
Малый Севан								
<i>Daphnia hyalina</i>	35.2±10.1	5.99±1.23	10.9±7.2	2.77±1.3	0.4±0.2	0.07±0.02	0.1±0.08	0.02±0.01
" <i>Diaphanosoma brachyurum</i> "	0.8±0.2	0.03±0.01	1.5±0.4	0.05±0.01	7.4±2.1	0.52±0.13	21.5±4.3	0.97±0.2
<i>Daphnia magna</i>	0.0	0.00	4.7	9.11	0.0	0.00	1.6	3.64
Большой Севан								
<i>Daphnia hyalina</i>	26.1±8.4	4.43±1.1	9.2±4.8	2.65±0.9	0.7±0.4	0.17±0.05	1.3±0.3	0.03±0.01
" <i>Diaphanosoma brachyurum</i> "	0.8±0.3	0.04±0.01	3.1±0.6	0.13±0.04	3.3±0.8	0.17±0.04	27.12±3.2	1.34±0.3
<i>Daphnia magna</i>	0.00	0.00	3.7	6.48	0.0	0.00	3.16	6.38

Увеличение скорости экскреции за счет *D. hyalina* отмечено в июле 2013 и 2014 гг. (рис. 5.10), т.е. в годы максимального количества рыб-планктофагов в водоеме (рис. 4.1.1, 5.1) (Крылов и др., 2016 а). В этих условиях, относительно данных, полученных в годы, когда отмечалась минимальная численность и биомасса сига (2011 и 2012 гг.), сокращались численность и биомасса крупной и ярко окрашенной *D. magna* и увеличивались количественные характеристики более прозрачных и мелких *D. hyalina* и "*Diaphanosoma brachyurum*" (рис. 2.4.14, 2.4.15) (Крылов и др., 2016 а), имеющих максимальную скорость экскреции фосфора.

Осенью (в октябре) 2005–2009 гг. скорость регенерации фосфора была ниже, чем летом (в июле), а в 2011–2014 гг. — выше (рис. 5.10). Есть основания предположить, что это могло быть связано с изменением трофического статуса водоема. Из-

вестно (Садчиков, 2007), что участие планктонных животных в регенерации фосфора и обеспечении им первичных продуцентов наиболее заметно в олиготрофных глубоководных озерах, где основная часть органических веществ минерализуется в водной толще. В более продуктивных водоемах роль планктонных беспозвоночных менее значима, а в малых высокопродуктивных неглубоких озерах минимальна, т.к. в них ведущее значение имеют процессы в донных отложениях. Также известно, что в низкотрофных водоемах роль животных в регенерации фосфора меняется в течение вегетационного периода. Так, в Ладожском озере весной, когда животных еще мало, а первичная продукция высока за счет накопленных в зимний период биогенных элементов, зоопланктон обеспечивал 1–8% потребностей фитопланктона в фосфоре; летом, при высоких биомассах зоопланктона, эта величина возрастала до 12–36%; осенью, при низких скоростях фотосинтеза и еще больших биомассах рачков, минерализованный ими фосфор мог даже накапливаться в среде (Садчиков, 2007). Сходная динамика была отмечена и в заливе Наррагансетт (Martin, 1968), где экспериментально показано, что массовые виды ракообразных путем регенерации могут удовлетворить потребности водорослей в фосфоре весной на 17%, а осенью — на 200%.

Ряд признаков свидетельствует об олиготрофизации оз. Севан в период 2010–2014 гг. (увеличение прозрачности воды, снижение количественных характеристик фитопланктона, уровня первичной продукции, разнообразия и количества коловраток и пр.) и, следовательно, о возможном повышении роли планктонных фильтраторов в обеспеченности водорослей и бактерий фосфором. В результате, в октябре 2011–2014 гг. по сравнению с данными, полученными в 2005–2009 гг., наблюдалось увеличение скорости экскреции фосфора: в Малом Севане в среднем в 3.1 раза, в Большом — в 8.1. Основную роль в его экскретировании играла "*Diaphanosoma brachyurum*", численность и биомасса которой в октябре 2011–2014 гг. в Малом Севане были больше, чем в 2005–2009 гг., соответственно в 2.9 и 1.9 раз, в Большом Севане — в 8.2 и 7.8 раз (табл. 5.1).

Ниже, при описании сезонных различий реакции планктонных беспозвоночных и, в частности, ветвистоусых ракообразных, на увеличение численности рыб, постараемся выявить и возможную роль регенерации фосфора.

Как показали гидроакустические исследования, в 2013 и 2014 гг., по сравнению с минимальными значениями в 2011 и 2012 гг., значительно увеличилась биомасса рыб в пелагиали Малого и Большого Севана (рис. 4.1.1, 5.1). При этом возрастали количество и доля сигов (табл. 4.1.1, рис. 4.1.1), которые в основном питаются *Daphnia magna* (см. раздел 4.1).

Данные о структуре и количественных показателях летнего (июль) зоопланктона свидетельствуют, что в периоды увеличения количества рыб в оз. Севан достоверно снижалась его общая биомасса и биомасса Cladocera (рис. 2.4.11), в общей численности и биомассе возрастала доля Copepoda (рис. 2.4.12), повышались удельное число видов (рис. 2.4.10), величины индекса Шеннона (рис. 2.4.16), увеличивались численность и биомасса *D. hyalina* и "*Diaphanosoma brachyurum*", а аналогичные показатели *Daphnia magna* — снижались (рис. 2.4.14, 2.4.15) (Крылов и др., 2016 а). Это полностью согласуется с данными, полученными в малых водоемах и в мезокосмах, где при сокращении плотности планктонных рыб уменьшалось количество "мелкого" и увеличивалось количество "крупного" зоопланктона (Brooks, Dodson, 1965; Gliwicz, 2003), а при повышении контроля сверху — сокращалось количество крупных видов ветвистоусых ракообразных, что создавало условия для сосуществования большего числа видов вследствие ослабления межвидовой и внутривидовой конку-



ренции (Фенева и др., 2007; Hrbaček et al., 1961; Shurin, 2000; Declerck, De Meester, 2003; Gliwicz, 2003).

Осенью (в октябре) часть изменений зоопланктона, как по сравнению с периодом низкого количества рыб, так и высокого их обилия в июле, были нетипичными (Крылов и др., 2016 б) и отчасти противоречили литературным данным (Гиляров, 1987; Hrbaček et al., 1961; Hrbaček, 1962; Brooks, Dodson, 1965; Shapiro, Wright, 1984). И в первую очередь необходимо ответить на вопрос: почему, несмотря на повышение обилия рыб в озере осенью 2013 и 2014 гг., общая численность и биомасса зоопланктона, как и численность и биомасса ветвистоусых ракообразных за счет *Daphnia magna*, были больше (2013 г.) или оставались на уровне (2014 г.) величин, зафиксированных при минимальном количестве планктофагов (2011 и 2012 гг.) (рис. 2.4.18, 2.4.21, 2.4.22)? Рассмотрим несколько предположений о возможных причинах специфических изменений зоопланктона при повышении плотности рыб в октябре.

Известно, что во второй половине лета и осенью в питании сигов возрастает доля донных беспозвоночных (Смолей и др., 1985; Габриелян, 2010; Герасимов и др., 2010), благодаря чему наблюдается сезонное вертикальное перераспределение рыб в толще воды. Если в июле 2013 г. в Малом Севане наиболее часто рыб отмечали на глубине  $19.2 \pm 0.9$  м, в Большом Севане — на  $15.7 \pm 0.3$  м, то в октябре соответственно на глубине  $25.4 \pm 0.9$  и  $21.9 \pm 0.2$  м. Однако наибольшую общую биомассу зоопланктона и биомассу Cladocera в Малом Севане в июле и октябре регистрировали на глубине 10 м, в Большом Севане — в июле на глубине 10 и 15 м, в октябре — 5 и 10 м (рис. 2.4.39–2.4.42, 2.4.44, табл. 2.4.13–2.4.17). Следовательно, сезонное перераспределение рыб в озере не могло повлиять на изменение биомассы Cladocera.

Увеличение биомассы зоопланктона пелагиали оз. Севан в октябре 2013 г. по сравнению с данными, полученными в июле, могло быть связано с горизонтальным перераспределением основного стада сигов. Известно, что половозрелые особи сигов, начиная с октября, совершают преднерестовые миграции в прибрежную зону (Габриелян, 2010; Герасимов и др., 2010). Это должно снижать пресс со стороны хищников в пелагиали озера и способствовать быстрому наращиванию численности крупных Cladocera, как наблюдалось в мелководных озерах после изъятия рыб (Lampert, 2011). Но в октябре 2013 г. не зарегистрировано увеличения обилия рыб в литоральной зоне озера, как и в июле в Малом Севане они концентрировались на участках с глубинами 35–70 м, в Большом — 25–35 м (рис. 5.11, 5.12). Аналогичная картина распределения наблюдалась и осенью 2014 г. (рис. 5.11 б, 5.12 б).

Нужно сказать, что именно на участках с этими глубинами отмечалась наименьшая биомасса Cladocera (рис. 2.4.33–2.4.37) и доля *Daphnia magna* в общей биомассе зоопланктона, что может свидетельствовать о выедании их рыбами. Но аналогичная картина распределения биомассы Cladocera зарегистрирована нами и при минимальной плотности рыб — в октябре 2012 г. (рис. 2.4.30–2.4.32), более того, в Большом Севане на участках с глубинами 25–35 м биомасса ветвистоусых ракообразных в 2013 г. была больше.

Повышение биомассы зоопланктона за счет ветвистоусых ракообразных при увеличении плотности рыб в октябре 2013 г. также могло быть связано с межсезонными и межгодовыми изменениями трофических условий в озере. В лимнических системах значение контроля сверху зависит от их статуса (Алимов, 2001): при увеличении уровня трофии водоемов изменения рыбного населения отражаются на зоопланктоне в меньшей степени, чем в менее трофных условиях. Об увеличении кормности оз. Севан в октябре 2013 г. свидетельствует повышение численности и био-

массы бактерио- и фитопланктона по сравнению с данными, полученными в октябре 2012 г. и в июле 2013 г. (Крылов и др., 2016 б). Увеличение их количественной представленности могло быть спровоцировано повышением концентрации фосфора в воде за счет его экскреции *Cladocera*: в октябре 2013 г. количество фосфора, ассимилированного в биомассе ветвистоусых рачков, и скорость его экскреции ими были значительно выше, чем осенью 2012 г. и летом 2013 г. (рис. 5.10).

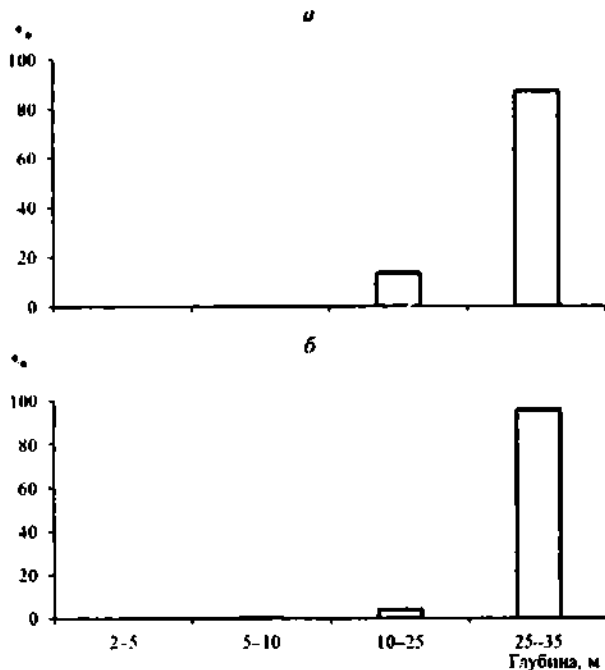
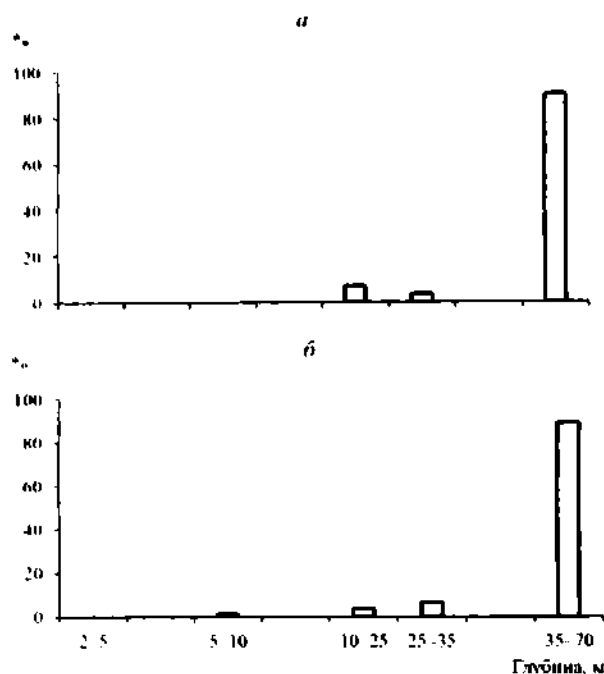


Рис. 5.11. Горизонтальное распределение рыб (% от общей численности) в Малом Севане в июле 2013 г. (а) и октябре (б) 2013 и 2014 гг. Рис. 5.12. Горизонтальное распределение рыб (% от общей численности) в Большом Севане в июле 2013 г. (а) и октябре (б) 2013 и 2014 гг.

Как показали исследования И.Ю. Феневой с соавт. (2007), в условиях увеличения кормовой базы и при имитации влияния хищника количество *Daphnia magna* существенно не изменяется, т.е. потери ее биомассы восстанавливаются быстрее, чем без контроля сверху. Усиление репродуктивных функций при элиминации части особей хищником, скорее всего, происходит в силу ослабления пищевой конкуренции (Фенева и др., 2007).

Также известно, что эффективность контроля крупного зоопланктона со стороны рыб наиболее выражена в озерах с высокой температурой воды, а при ее низких значениях ослабляется (Liboriussen et al., 2005). Аналогичные закономерности обнаружены и при изучении эффективности выедания зоопланктона рыбами в разные сезоны вегетационного периода (Mehner et al., 1998). Следовательно, осеннее снижение температуры воды в 2013 ( $14.2 \pm 0.12^\circ\text{C}$ ) и 2014 ( $13.4 \pm 0.13^\circ\text{C}$ ) гг. могло сглаживать реакцию зоопланктона (в первую очередь — *Cladocera*) на пресс рыб, в то время как при более высокой температуре воды в июле 2013 г. ( $19.4 \pm 0.1^\circ\text{C}$ ) и 2014 г. ( $20.2 \pm 0.1^\circ\text{C}$ ) наблюдали четкий отклик сообщества.

Кроме того, показано, что в поликультуре при увеличении количества пищи и снижении температуры воды крупные виды *Daphnia* (*D. magna* и *D. pulex* Leydig.) получали преимущество по сравнению с мелкими видами (*Ceriodaphnia quadrangula* (O.F. Müller)) (Фенева и др., 2011; Feniova et al., 2013). Именно такую ситуацию мы наблюдали в оз. Севан в октябре 2013 г., когда пищевая обеспеченность ветвистоусых была больше (Крылов и др., 2016 б), а температура воды достоверно меньше,

чем в октябре 2011 и 2012 гг. (соответственно  $16.8 \pm 0.15^\circ\text{C}$  и  $17.7 \pm 0.11^\circ\text{C}$ ). В результате всего этого в октябре 2013 г. крупная *Daphnia magna* получила преимущество перед *D. hyalina* и "*Diaphanosoma brachyurum*" (рис. 2.4.21, 2.4.22).

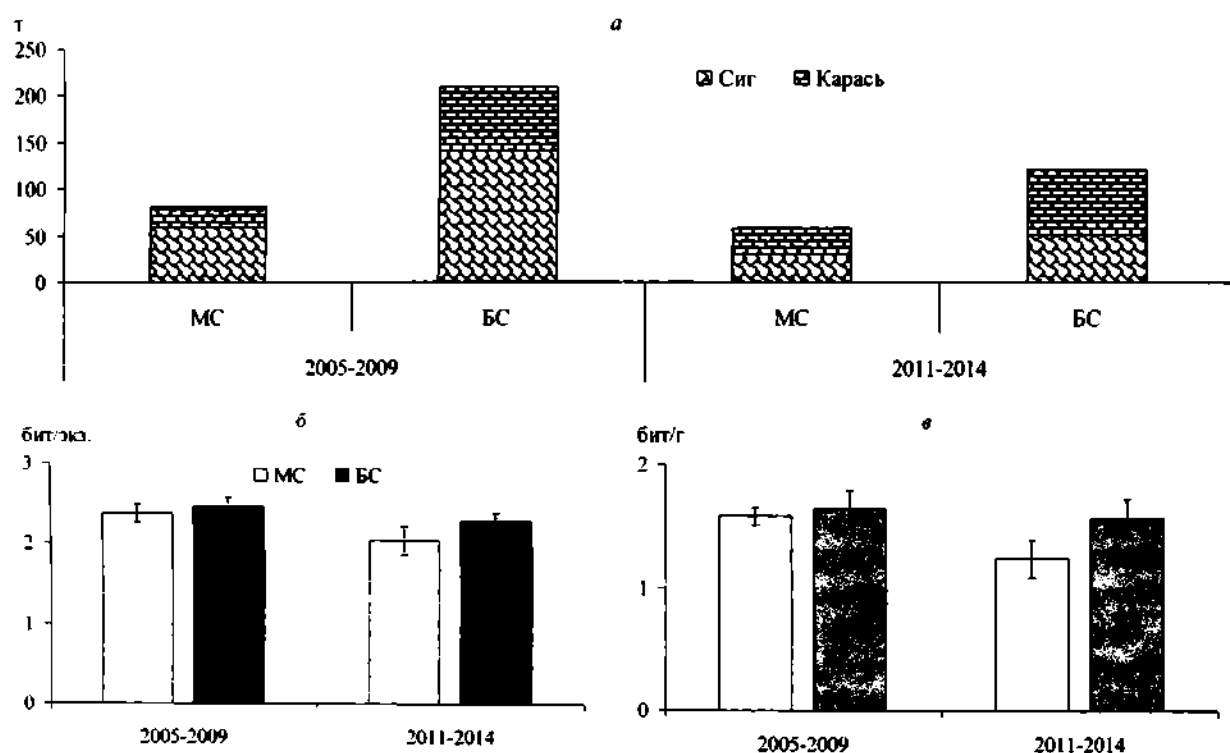
Однако вполне закономерен вопрос: почему в октябре 2014 г. не отмечено такой высокой численности и биомассы *Daphnia magna* (рис. 2.4.21, 2.4.22), хотя в это время также наблюдалась относительно высокая ихтиомасса (рис. 4.1.1, 5.1), а температура воды была еще ниже, чем в 2013 г.? Основную причину мы видим в том, что в это время кормовая база ракообразных была значительно беднее, т.е. создавались условия, при которых более мелкие виды первенствуют (Фенева и др., 2011; Feniova et al., 2013). Однако и их — "*Diaphanosoma brachyurum*" и *Daphnia hyalina* — численность и биомасса были меньше, чем в аналогичный сезон 2013 г. (рис. 2.4.21, 2.4.22), отчего скорость экскреции фосфора была значительно ниже (рис. 5.10). В результате было меньше не только количество фитопланктона (так, в октябре 2013 г. его биомасса была 0.9, а в 2014 г. —  $0.45 \text{ г/м}^3$ ), но и качество. Известно, что такие крупные виды как *D. magna* более требовательны к содержанию фосфора в корме, чем это характерно для мелких видов Cladocera, и их развитие может быть ограничено не только количеством пищи, но количеством минеральных элементов в ней (Sterner, Hessen, 1994; Urabe et al., 1997; Boersma, 2000; Boersma, Kreutzer, 2002; Elser, 2002; McCarthy et al., 2006; Frost et al., 2010). Следовательно, высокая скорость экскреции фосфора мелкими видами ветвистоусых рачков, в частности "*Diaphanosoma brachyurum*", и, как следствие, возможное изменение содержания минеральных элементов в фито- и бактериопланктоне, может объяснить высокое обилие *D. magna* в пелагиали Севана в 2011–2014 гг. даже на фоне снижения численности и биомассы водорослей.

Таким образом, направление межгодовых изменений зоопланктона большого глубоководного озера при увеличении плотности рыб может определяться сезонными и межгодовыми вариациями температуры воды, а также количественными и качественными характеристиками их кормовых объектов. Определенную роль в изменении численности, биомассы и качественного состава пищи ракообразных-фильтраторов — фито- и бактериопланктона — может играть количество фосфора, экскретируемого Cladocera.

Заканчивая блок о взаимоотношениях рыбы и планктонных беспозвоночных в оз. Севан, необходимо сказать, что при большом обилии рыб изменялись также другие характеристики сообщества зоопланктона. На протяжении всего периода совместных исследований наибольшим обилием рыб отличался Большой Севан (рис. 5.1). Например, в октябре 2012 г. в Большом Севане ихтиомасса была в 11.4 раза больше, чем в Малом. В это время средняя индивидуальная масса зоопланктеров в Большом Севане составляла  $0.047 \pm 0.010 \text{ мг}$ , а в Малом была больше —  $0.067 \pm 0.013 \text{ мг}$  (Крылов и др., 2013 а). При этом достоверно изменялась и средняя индивидуальная масса "*Diaphanosoma brachyurum*" (в Большом Севане она была  $0.055 \pm 0.002$ , в Малом —  $0.061 \pm 0.002 \text{ мг}$ ), и *Daphnia magna* (соответственно  $1.16 \pm 0.16$  и  $1.73 \pm 0.37 \text{ мг}$ ). Кроме того, в Большом Севане значимо возрастала биомасса веслоногих ракообразных (коэффициент корреляции Пирсона  $r = 0.90$ ,  $P = 0.05$ ,  $n = 16$ ) и уменьшалась биомасса ветвистоусых ( $r = -0.91$ ).

При пространственных и межгодовых различиях обилия рыб интересные изменения происходили и с выравненностью сообществ зоопланктона. Известно, что рыбы характеризуются двумя типами поведения относительно жертвы: с одной стороны, они выбирают наиболее заметные пищевые объекты, с другой, способны пе-

реключаться на более многочисленные независимо от их размера (Murdoch, 1969; Murdoch et al., 1975; Gliwicz, 2002). При этом в любом случае, выедание и крупных, и многочисленных организмов должно благоприятствовать снижению степени доминирования одного вида по биомассе и/или по численности, то есть повышению выравненности сообщества. Скорее всего, именно больший контроль сверху в Большом Севане (рис. 5.13 а) способствовал увеличению здесь значений индексов Шеннона, рассчитанных как по численности (рис. 5.13 б), так и по биомассе (рис. 5.13 в) зоопланктона пелагиали по сравнению с данными, полученными в Малом Севане. Эта причина могла также определять и различия величин индексов в первый и второй периоды исследований: и в Малом, и в Большом Севане при снижении ихтиомассы в 2011–2014 гг. (рис. 5.13 а) наблюдалось уменьшение величин индекса Шеннона зоопланктона по сравнению с таковыми в 2005–2009 гг. (рис. 5.13 б, в).



**Рис. 5.13.** Ихтиомасса в Малом (МС) и Большом (БС) Севане (а), величины индекса Шеннона, рассчитанные по численности (б) и биомассе зоопланктона (в) в 2005–2009 и 2011–2014 гг.

Учитывая, что большая часть приведенных в книге данных свидетельствует о значительной роли *Daphnia magna* в формировании биологического режима оз. Севан в 2011–2014 гг., отдельного рассмотрения требует вопрос о том, что же в целом определило ее появление и массовое развитие в водоеме?

Как мы отмечали выше (см. раздел 2.4), в планктоне оз. Севан *Daphnia magna* ранее не отмечалась, о чем свидетельствуют обобщающие работы Т.М. Мешковой (1975) и А.А. Симоняна (1990), а также анализ остатков беспозвоночных в донных отложениях водоема (Smirnov, 1999). При увеличении уровня воды и затоплении прибрежных временных и постоянных водоемов *D. magna* могла попасть в озеро, что отмечалось и ранее, когда весной после таяния снегов ее единичные экземпляры регистрировались в желудках сегов (устное сообщение Т.Г. Рубенян (Институт гидроэкологии и ихтиологии НАН РА)). Но время ее присутствия в планктоне было ограничено, что связано с влиянием рыб, которые, как известно, активно выедают наиболее крупных беспозвоночных (Гиляров, 1987; Hrbáček, 1962; Brooks, Dodson,

1965). В 2010 и 2011 гг., когда в оз. Севан появилась и массово развивалась *D. magna*, отмечено значительное повышение уровня воды — +47 и +44 см соответственно (см. таблицу во введении), а данные гидроакустических съемок свидетельствовали о заметном сокращении численности и биомассы основного планктофага — сига (рис. 4.1.1, 5.1). Все это дает основания предполагать, что успешной натурализации *D. magna* в оз. Севан способствовало сочетание комплекса факторов — увеличение уровня воды и, как следствие, затопление прибрежных водоемов, а также значительное сокращение количества рыб-планктофагов.

Однако существует еще одна важная причина начала ее успешного вселения — уровень кормности водоема. Как было показано Ю.Е. Романовским и И.Ю. Феневой (Romanovsky, Feniova, 1985), крупным видам легче натурализоваться в водоемах с более высокой продуктивностью. Это подтвердили и результаты наблюдений в природе, которые продемонстрировали вселение такого крупного вида как *Daphnia pulex* в ходе повышения трофического статуса одного из озер в США (Vanni, 1986). Имеются свидетельства (Spraak et al., 2012) и о заселении *D. galeata* альпийских озер при увеличении их трофности, где также увеличивались плодовитость, размер тела и скорости роста молоди аборигенных *D. longispina*. Аналогично и в оз. Севан: *D. magna* появилась и массово развивалась в периоды, характеризующиеся обилием первичных продуцентов. Так, ее вселение произошло, скорее всего, в конце вегетационного периода 2010 г., который отличался высокими среднегодовыми величинами численности и биомассы фитопланктона, а также осенней вспышкой зеленых водорослей (см. раздел 2.1.2). В начале ее массового развития — в 2011 г. — также отмечена ярко выраженная весенняя вспышка численности и биомассы фитопланктона, его высокие количественные показатели летом и отсутствие резкого сокращения в октябре (см. раздел 2.1.2). Дальнейшие межгодовые и межсезонные изменения численности и биомассы *D. magna* в оз. Севан, как показано выше, определялись плотностью планктофагов, количеством и качеством пищевых объектов, а также температурой воды.

Таким образом, успешному вселению *Daphnia magna* в оз. Севан способствовало оптимальное сочетание комплекса факторов: повышение уровня воды, сокращение рыбного населения и богатая кормовая база.

Интересно выяснить, почему этот вид дафний отсутствовал в акватории ветланда-спутника “Новое озеро” (см. раздел 2.4.1, 2.4.2)? Как мы не раз указывали, И.Ю. Феневой с соавт. (Фенева, Будаев, 2006; Фенева и др., 2010, 2011; Фенева, Зилитинкевич, 2012; Romanovsky, Feniova, 1985; Feniova et al., 2013) экспериментально удалось показать, что при повышении уровня воспроизводства пищи наблюдается переход конкурентного преимущества от мелких видов к крупным. “Новое озеро” по количественным характеристикам фито- и бактериопланктона характеризовалось как высокормный водоем (см. разделы 2.1.1 и 2.2.1) и вполне логично было бы ожидать здесь значительного обилия крупной *Daphnia magna*. Однако среди планктонных ветвистоусых ракообразных в ветланде доминировали мелкие виды: “*Diaphanosoma brachyurum*”, *Chydorus sphaericus*, *Scapholeberis mucronata* и *Ceriodaphnia megops* (см. раздел 2.4.2). В чем возможная причина?

Скорее всего, ведущую роль играет не просто повышение уровня воспроизводства пищи, но и ее состав. Так, объясняя трансформацию структуры планктонных ракообразных в оз. Миколайское (Польша), Гливич (Gliwicz, 1977) большое внимание уделял роли потребляемых видов водорослей, скорости фильтрации ракообразных и ширине щели между створками карапакса. Было показано, что в этом водоеме весной и осенью, когда мало крупных водорослей, мешающих фильтрации, преобладали крупные Cladocera (*Daphnia longispina*, *D. cucullata* и *Bosmina coregoni*). Летом — в

период наибольшего развития синезеленых — обеспеченность пищей у этих видов снижалась, т.к. крупные *Cyanoophyta* вызывают автоматическую защитную реакцию сужения щели между створками карапакса, что приводит к снижению интенсивности фильтрации и потребления пищевых частиц и, в свою очередь, влияет на плодовитость и численность рачков. В это время основу сообщества составляли мелкие рачки (*Diaphanosoma brachyurum* и *Chydorus sphaericus*), на скорость фильтрации которых, благодаря небольшой ширине щели между створками карапакса, крупные водоросли практически не влияли, они, как более тонкие фильтраторы, использовали в пищу мелкие водоросли и бактерии. В “Новом озере” численность и биомасса фитопланктона были до 100 раз больше, чем в литоральной зоне и пелагиали оз. Севан, при этом отмечалось и “цветение” воды крупными колониями водорослей (например, *Botryococcus braunii*, *Dictyosphaerium ehrenbergianum*, *D. pulchellum* и *Oocystis* spp.), высокое обилие синезеленых (см. раздел 2.1.1). Все это дает основание говорить о том, что появлению и массовому развитию *Daphnia magna* в ветланде-спутнике “Новое озеро” препятствуют высокотрофные условия, при которых велика плотность фитопланктона, наблюдается “цветение” крупными водорослями.

Помимо этого, важен ответ на вопрос о том, почему на фоне появления и массового развития *Daphnia magna* в 2011–2014 гг. количество *D. hyalina* становилось меньше, а “*Diaphanosoma brachyurum*” больше, чем это наблюдалось в 2005–2009 гг. (табл. 5.1)? *Daphnia magna* и *D. hyalina* — фильтраторы, спектры питания которых значительно перекрываются (Монаков, 1998). И в условиях прямой конкуренции за пищевой ресурс крупная *D. magna*, суточное потребление пищи которой может достигать 600% от массы тела (Ивлева, 1969), как правило, преобладает над более мелкой *D. hyalina*, о чем свидетельствуют многочисленные литературные данные (Фенева, Будаев, 2006; Фенева и др., 2010, 2011; Фенева, Зилитинкевич, 2012; Romanovsky, Feniova, 1985; Feniova et al., 2013). Успешность *D. magna* в конкуренции может быть обусловлена высоким максимальным уровнем фильтрации, ее большим экраном фильтра, в результате чего она способна собирать больше еды даже при низких концентрациях частиц (Lampert, Brendelberger, 1996).

Возьмем на себя смелость предположить еще один возможный механизм “угнетения” *Daphnia hyalina* при массовом развитии *D. magna*. Для этого обратим внимание на топические связи, т.е. на связи между двумя видовыми популяциями, входящими в состав одного биоценоза, когда “... отдельные особи одного из партнеров или вся его популяция в целом видоизменяет физические и химические условия среды в сторону, благоприятную или неблагоприятную для другого партнера...” (Беклемишев, 1951, с. 6). Роль топических связей, в числе которых и химические коммуникации, в водных биоценозах слабо изучена, но, как неоднократно указывалось, они имеют важное и до конца не осознанное значение в их структурно-функциональной организации (Новиков, Харламова, 2000; Задереев, 2002; Bargmann, 2006; Chemical ..., 2010). Исследование Бёрнс (Burns, 2000) показали, что продукты жизнедеятельности крупных видов дафний при плотности посадки более 85 экз./л вызывали задержку первой кладки, скорости роста, а также уменьшение размеров мелких (< 1.8 мм) видов данного рода. И вполне возможно, что при больших скоплениях *D. magna*, продукты ее жизнедеятельности способны угнетающе воздействовать на репродукцию и рост *D. hyalina*.

Спектр питания “*Diaphanosoma brachyurum*” — тонкого фильтратора, способного питаться бактериями (Монаков, 1998), перекрывается с *Daphnia magna* в меньшей степени, что дает им возможность сосуществования при периодической смене лидирующего положения: в периоды значительного сокращения количества фито-

планктона в результате выедания, численность *D. magna* может снижаться, но возрастать плотность "*Diaphanosoma brachyurum*", которые, в большей степени потребляя бактериопланктон, экскретируют фосфор, что стимулирует развитие фитопланктона. Благодаря которому вновь повышается количество *Daphnia magna*, более требовательной, как мы уже указывали выше, к содержанию фосфора в объектах питания. Об активном потреблении диафаносомой бактерий свидетельствует и тот факт, что при наибольших ее количественных показателях в октябре 2012 г. значительно сокращалась численность и биомасса бактериопланктона (Крылов и др., 2013 б). Следовательно, относительно стабильное состояние бактериопланктона поддерживало высокий уровень обилия "*Diaphanosoma brachyurum*", особенно осенью.

Необходимо указать на то, что численность и биомасса "*Diaphanosoma brachyurum*" осенью (в октябре) были выше, чем летом (в июле) (в Малом Севане в 14.7 и 18.3, в Большом — в 8.8 и 10.4 раз соответственно), в то время как сокращались аналогичные показатели *Daphnia hyalina* (в Малом Севане в 117.5 и 122.1, в Большом — в 7.1 и 76.7 раза соответственно) и *D. magna* (в Малом Севане в 3.0 и 2.5 раза соответственно, в Большом незначительно (в 1.2 раза) снижалась только численность) (табл. 5.1). При этом, высокое обилие "*Diaphanosoma brachyurum*" осенью наблюдалось и до вселения *Daphnia magna* (Крылов и др., 2010): в Малом Севане в октябре ее численность была в 9.5 раз больше, чем в июле, биомасса — в 19.8 раз, в Большом Севане — в 4.3 и 4.1 раза соответственно (табл. 5.1). Численность и биомасса *D. hyalina*, напротив, снижались: в Малом Севане в 83.3 и 80.3 раза, в Большом — в 39.1 и 26.1 раза соответственно.

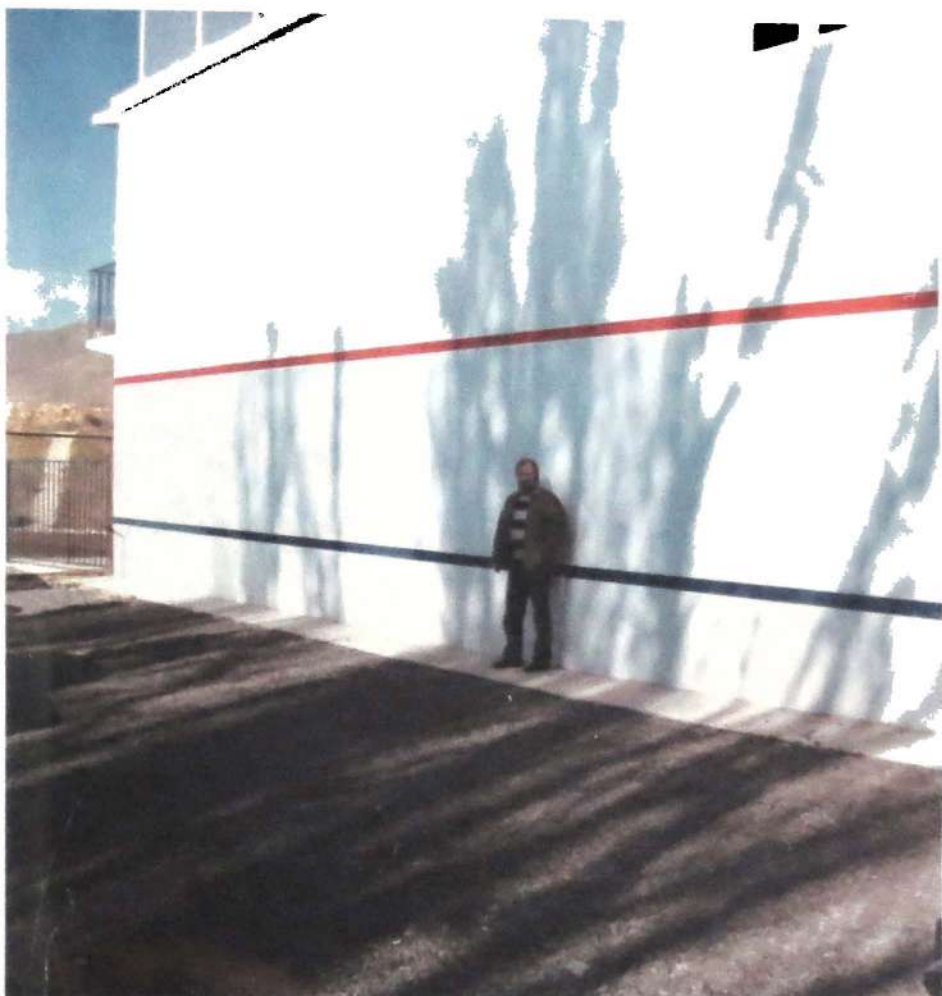
Смена доминантов происходила на фоне закономерного снижения температуры воды осенью. При этом осенью (на примере данных 2007–2008 гг.) биомасса фитопланктона в Малом Севане практически не отличалась от величин, зарегистрированных летом, а в Большом Севане количество планктонных водорослей было выше (рис. 5.6). Биомасса бактерий осенью в Малом Севане были несколько больше, чем летом, а в Большом — незначительно меньше (рис. 5.6). Кроме того, в октябре увеличивалась и биомасса гетеротрофных нанофлагеллят (рис. 5.6). В 2013–2014 гг. произошли некоторые изменения: биомасса водорослей в Малом Севане в октябре была больше, чем в июле, а в Большом — практически не отличалась; биомасса бактерий в октябре всегда была больше, чем в июле; биомасса гетеротрофных нанофлагеллят осенью в Малом Севане оказались меньше, чем летом, а в Большом существенных отличий не зарегистрировано (рис. 5.6). Все это свидетельствует о том, что в условиях снижения температуры воды, но независимо от количественных характеристик основных объектов питания зоопланктона — планктонных водорослей, бактерий и гетеротрофных нанофлагеллят — в оз. Севан преимущество получала мелкая "*Diaphanosoma brachyurum*". Это противоречит результатам экспериментальных исследований (Feniova et al., 2013), которые показали, что оптимум развития крупных видов располагается в области более низких температур и более высоких концентраций пищевых ресурсов, тогда как мелких, напротив, в области высоких температур и низких концентраций пищевых ресурсов. По всей видимости, для окончательного понимания требуется детальный анализ не просто кормовой базы беспозвоночных, а соотношения в ней всех элементов автотрофного и гетеротрофного звеньев, а также их качественного состава (в частности, содержания и соотношения минеральных элементов, полиненасыщенных жирных кислот и т.д.).

Однако, очевидно, в любом случае смена доминирующих видов ветвистоусых ракообразных обеспечивается асимметрией каналов передачи вещества и энергии. По мнению Найла Руни с соавт. (Rooney et al., 2006), асимметрия — основной принцип

устройства трофических сетей природных экосистем. Она проявляется в том, что вещество (а с ним и энергия) в большинстве экосистем передаются от нижнего трофического уровня к верхнему, по крайней мере, двумя потоками ("каналами"). Так, в основании трофических связей в озерах стоят детрит и фитопланктон. С одной стороны, взвешенное неживое органическое вещество используется бактериями, которые, в свою очередь, потребляются преимущественно некоторыми видами *Cladocera* (в частности, "*Diaphanosoma brachyurum*"); с другой стороны, органическое вещество создает фитопланктон, и оно активно используется преимущественно другими видами ветвистоусых ракообразных (в частности, *Daphnia magna*). Следовательно, в пределах одного трофического уровня могут быть разные потребители автотрофного и гетеротрофного звеньев (точнее, в их рационе может быть разным соотношение этих звеньев). И, очевидно, смена доминирующих видов *Cladocera* происходит в зависимости преобладания того или иного "канала". В составе рыбного населения, находящегося на верхнем трофическом уровне, есть виды, "объединяющие" как один, так и другой "каналы". Таким образом, наличие этих двух "каналов" обеспечивает относительно стабильное (до известных пределов) функционирование экосистемы водоема, независимо от сезонных и межгодовых вариаций абиотических и биотических факторов и преобладания того или иного потока передачи вещества и энергии.

В заключение, в очередной раз скажем, что наиболее яркие изменения экологического состояния оз. Севан в период 2011–2014 гг. произошли за счет *Daphnia magna*. Ее попаданию и массовому развитию способствовало оптимальное сочетание комплекса факторов: повышение уровня воды, сокращение численности рыб, в частности, сига, и благоприятная кормовая база. За счет высокого обилия *D. magna* биомасса зоопланктона достигла рекордных за все историю изучения водоема величин. Крупные дафнии признаны важным компонентом в развитии понятий "трофических каскадов" в пресных водах (Carpenter et al., 1985; Lampert, 2011). Их изучение позволило традиционное представление "контроля восходящего" (больше питательных веществ → больше фитопланктона → больше зоопланктона → больше планктоноядной рыбы → больше хищной рыбы) заменить понятием "нисходящего контроля" (больше хищной рыбы → меньше планктоноядной рыбы → больше зоопланктона → меньше фитопланктона → неиспользованные питательные вещества) (Lampert, 2011). И в оз. Севан, благодаря фильтрационной деятельности планктонных ветвистоусых ракообразных и, в частности, *D. magna*, выступающей в роли ключевого вида (вида-средообразователя), в 2–3 раза увеличилась прозрачность воды, регулируется количество фитопланктона и компонентов микробной сети, изменилась глубина распространения макрофитов и горизонтальное распределение внутренних и контурных сообществ гидробионтов. Сезонная и межгодовая динамика планктонных *Cladocera* и, соответственно, остальных элементов биоты озера, определяется в основном уровнем кормовой базы (в частности, преобладанием того или иного "канала" передачи вещества и энергии), а также резкими колебаниями количества рыб-планктофагов. При этом реакция зоопланктона на увеличение плотности рыб зависит от сезонных и межгодовых вариаций температуры воды и уровня развития кормовой базы. Определенную роль в изменении численности и биомассы основных кормовых объектов планктонных беспозвоночных — фито- и бактериопланктона — может играть количество фосфора, экскретируемого ветвистоусыми ракообразными, в первую очередь, более мелкими "*Diaphanosoma brachyurum*" и *Daphnia hyalina*.





**Фото 1.** Отметки планируемого уровня воды оз. Севан



**Фото 2.** Открытое мелководье на участке, где затоплено < 100 м песчано-гравийного комплекса суши

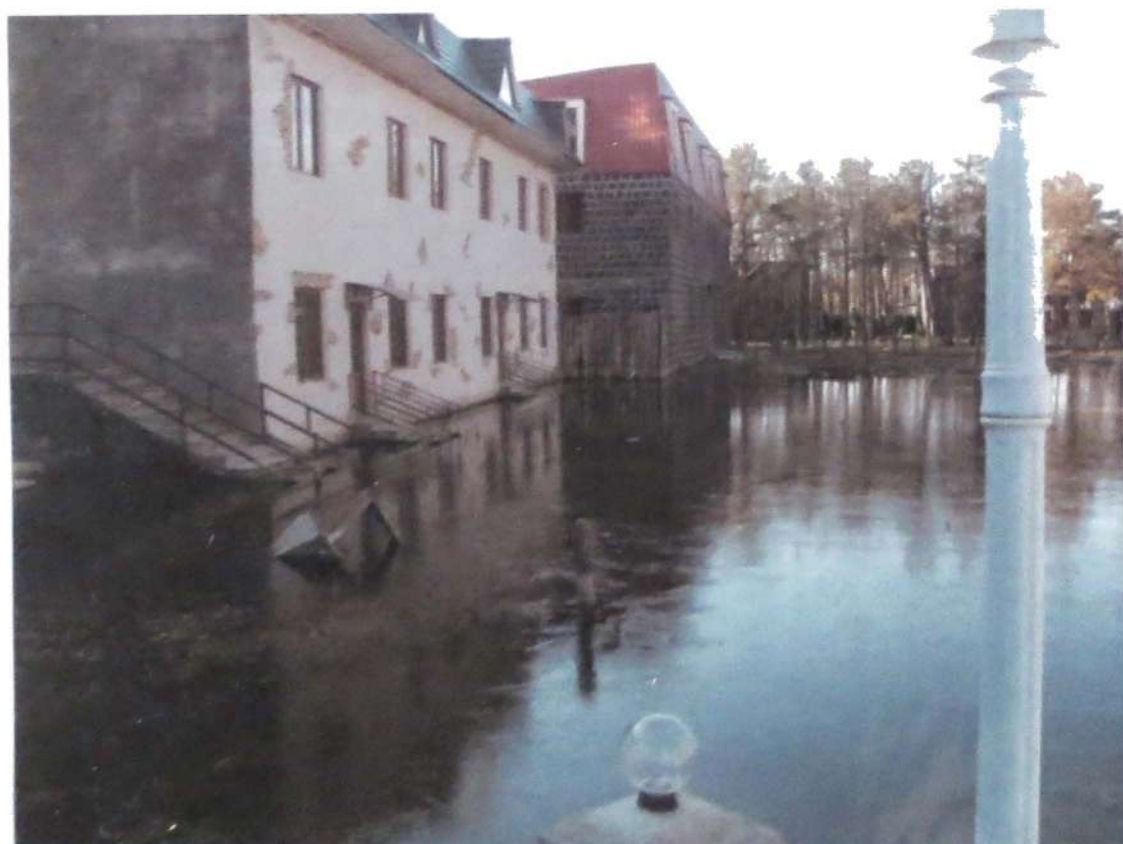


Фото 3. Затопленная территория гостиницы "Miami Beach"





**Фото 4. Затопленные строения**

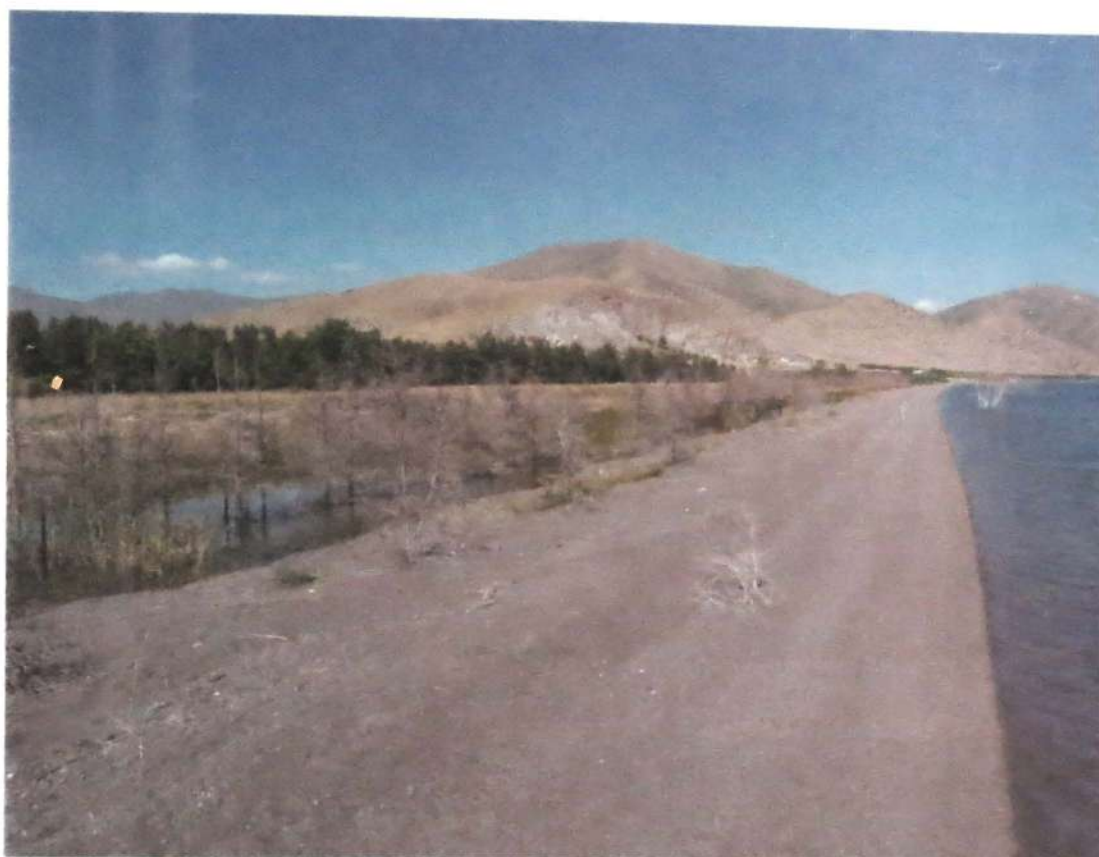


**Фото 5.** Образовавшийся полутотнурованный мелко-водный участок ("Новое озеро") на территории затопленного комплекса коттеджей "Лаванда Сити"



**Фото 6.** Бурное развитие макрофитов на участке Большого Севана, где затоплено более 500 м увлажненной и богатой растительностью суши





**Фото 7.** Образованный в результате повышения уровня воды отшнурованный водоем

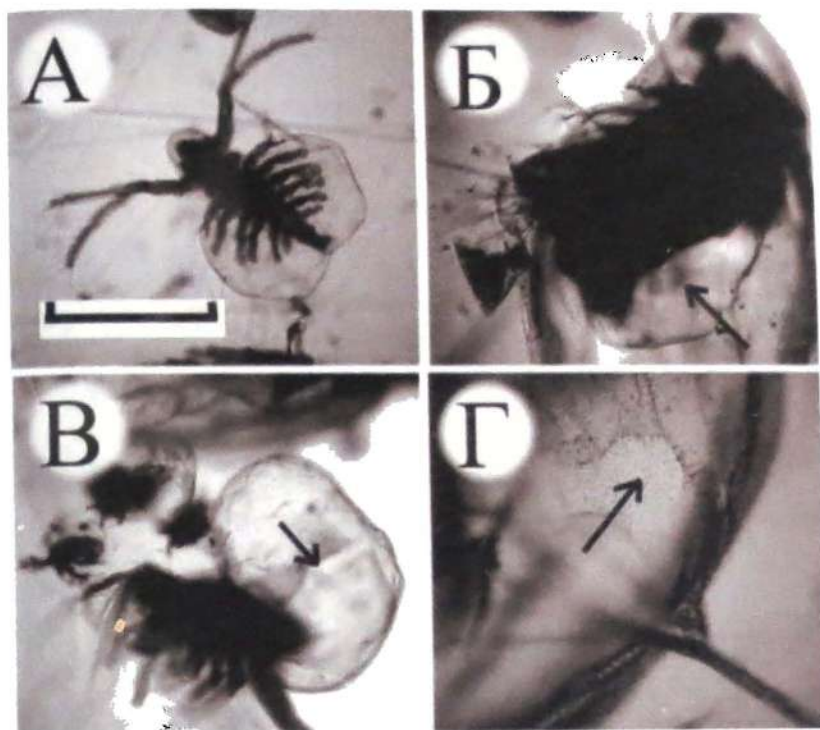


**Фото 8.** Затопленные участки Малого Севана и “Новое озеро” (1 — затопленный участок, станции 2 и 3 “Нового озера”, 4 — причал)

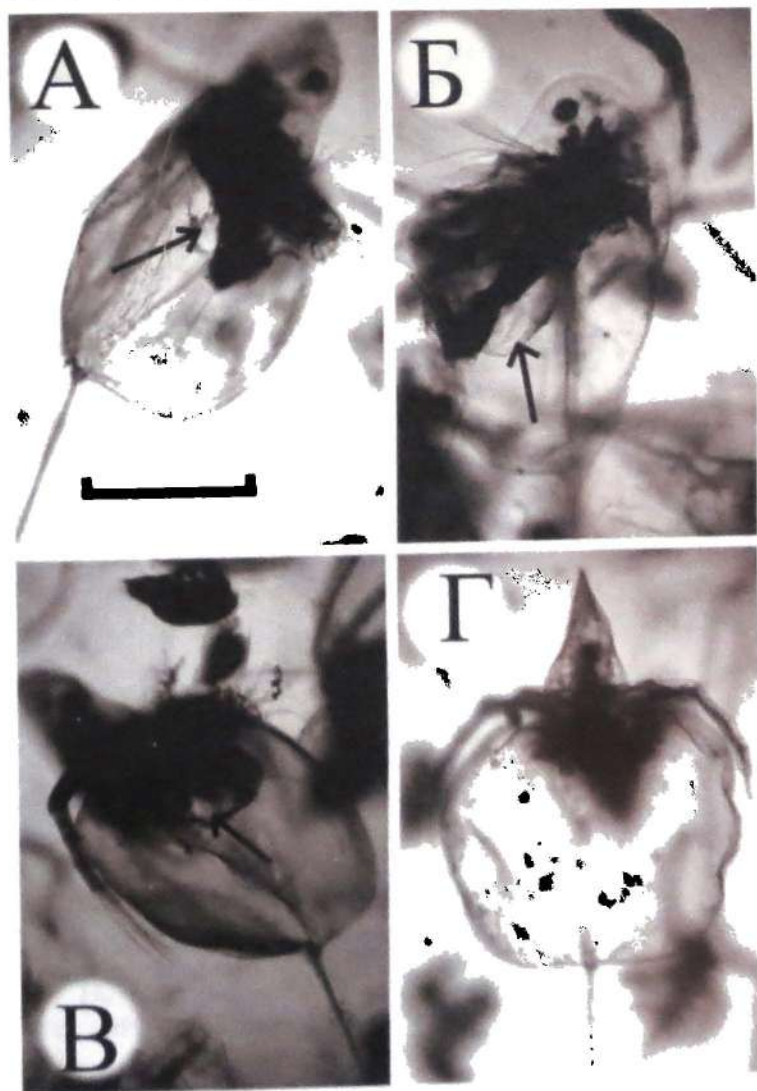


**Фото 9.** “Облака” *Daphnia (Stenodaphnia) magna* Straus, обнаруженной в Севане в 2011 г.





**Фото 10.** Cladocera оз. Севан с отеочной выводковой сумкой. А — *Diaphanosoma brachyurum*, створки раковинки которой распахнуты; Б — *Daphnia magna*, стрелкой указан отек дна выводковой сумки; В — *Diaphanosoma brachyurum*, вся площадь раковинки которой расслоилась и раковинка приняла шарообразную форму; Г — задняя часть распахнувшейся раковинки *Daphnia magna*, стрелкой указан отек, образовавшийся в результате расслоения небольшой части раковинки. Масштаб: 500 мкм



**Фото 11.** *Daphnia hyalina* с отеочной выводковой сумкой. А-В — стрелкой указан отек дна выводковой сумки; Г — *D. magna* с распахнутыми створками раковинки. Масштаб: 5000 мкм



**Фото 12.** МГЭС  
на р. Аргичи

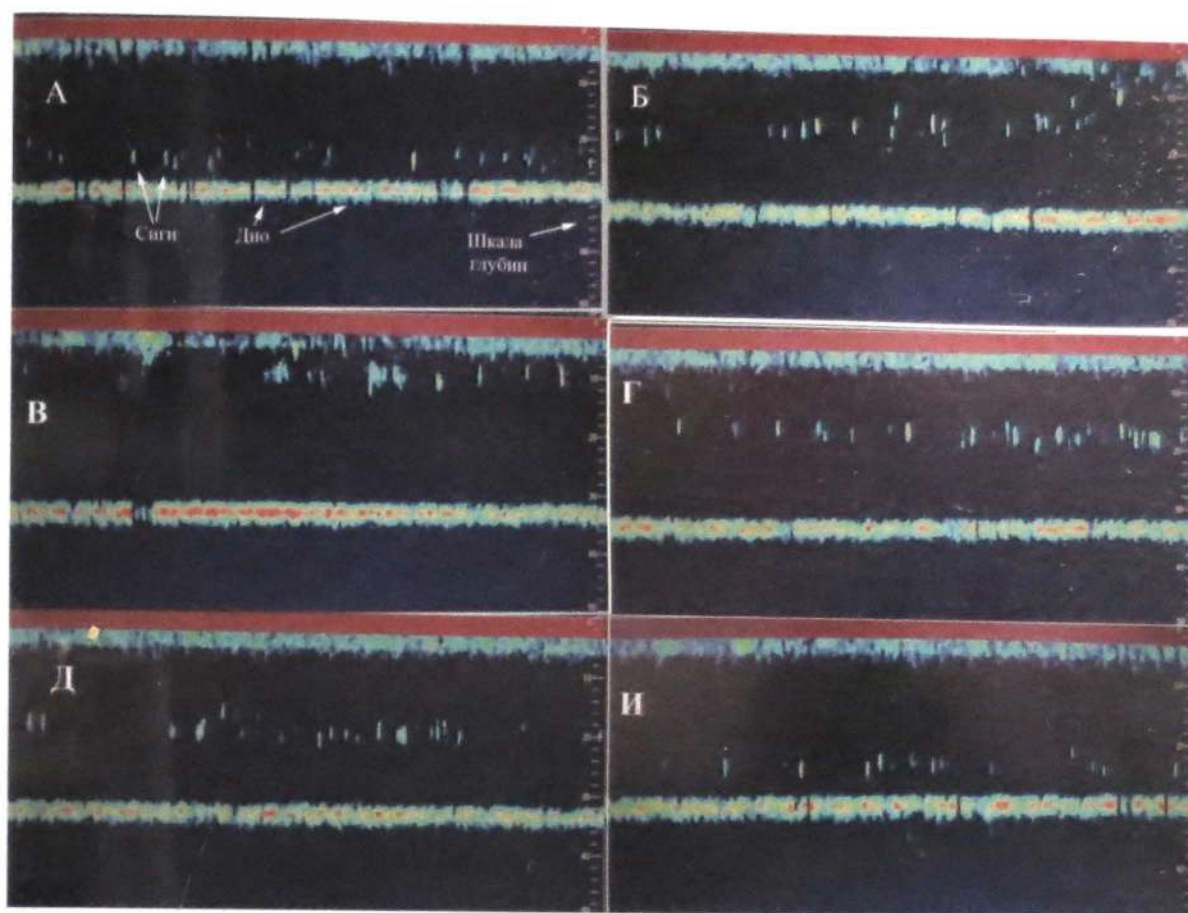


**Фото 13.** МГЭС  
на р. Карчахбюр

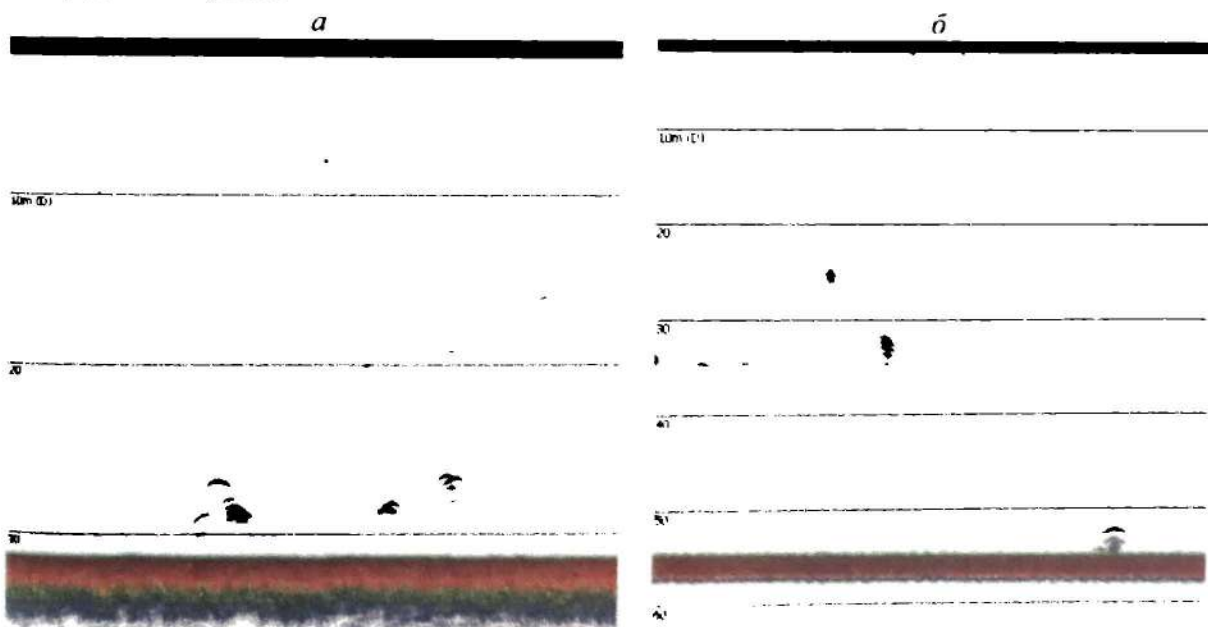


**Фото 14.** МГЭС  
на р. Варденис

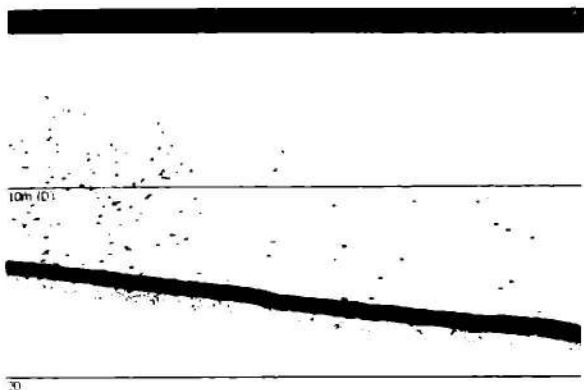




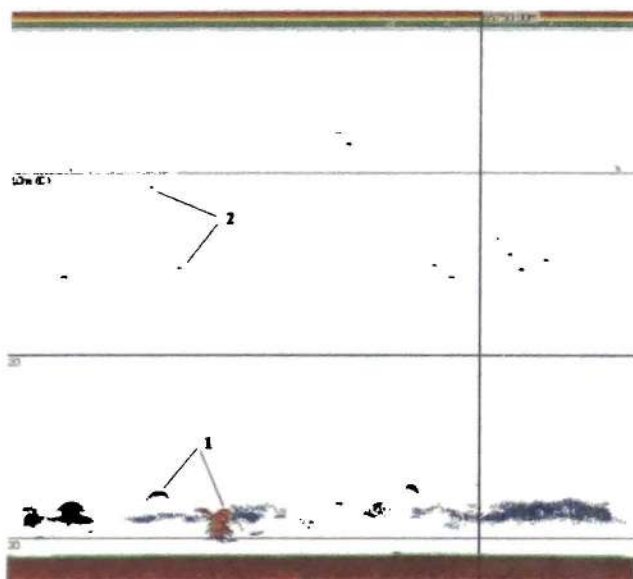
**Фото 15.** Вертикальное распределение сигов в районе “температурного купола” в Большом Севане. А — на подходе к куполу; Б — на границе купола; В — в куполе; Г и Д — на выходе из купола; И — вертикальное распределение на остальной акватории за пределами купола



**Фото 16.** Вертикальное распределение сига в оз. Севан в 2012 г. (фрагменты эхограмм). а) стаи сига между изобатами 20 и 30 м в Большом Севане; б) стаи и одиночные особи глубже 20 м в Малом Севане



**Фото 17.** Вертикальное распределение карася в оз. Севан в 2012 г. (фрагмент эхограммы)



**Фото 18.** Вертикальное распределение рыб в оз. Севан в 2012 г. 1 — крупный сиг в скоплениях планктона, 2 — карась (фрагмент эхограммы)

*а*



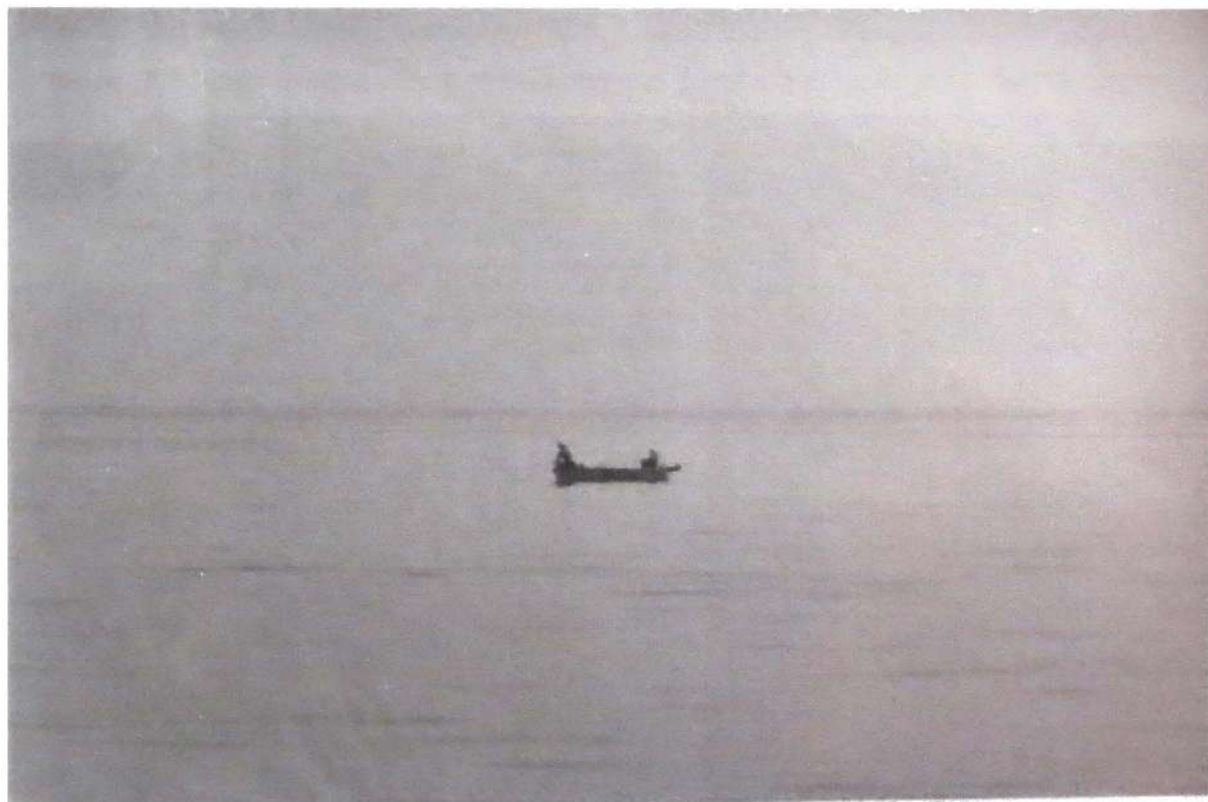
*б*



**Фото 19.** Браконьерский улов (дно моторной лодки) в Большом Севане в период 2005–2006 гг. (*а*) и в 2008–2009 гг. (*б*)



**Фото 20.** Лов карася и раков в акватории оз. Севан



**Фото 21.** Подсчет лодок с рыбаками, ведущих браконьерский лов в акватории Севана





**Фото 22. Жаберные тычинки ( $n = 38$ ) севанского сига (2015 г.)**



**Фото 23. Слева — караси (отмечены стрелками) с сигами в браконьерском улове, справа — караси, выбранные из браконьерских сиговых уловов. Центральная часть Большого Севана, 2005–2007 гг.**



**Фото 24.** Высокотелая форма карася из сетных уловов. Центральная часть Большого Севана, 2005 г.



**Фото 25.** Карась длиной тела 8 см, зараженный *Ligula intestinalis*. Вид сбоку и сверху



**Фото 26.** Скопление рыб у берега на глубине 2 м. Все особи в поле зрения с раздутой брюшной полостью — караси длиной тела ~ 10 см. Все рыбы с “нормальным” экстерьером — амурские чебачки (*Pseudorasbora parva*)





**Фото 27.** Серебряный карась с паразитом *Ligula intestinalis*, пойманный в Малом Севане. Фото: Н.Э. Барсегян, 22 сентября 2011 г.



**Фото 28.** Затопленные участки Малого Севана. Во рту у лягушки двухлетний серебряный карась. Фото Н.Э. Барсегян, 21 июля 2013 г.



**Фото 29.** Самка (сверху) и самец (снизу) амурского чебачка — *Pseudorasbora parva* (Temminck et Schlegel, 1846) из Малого Севана. Фото Н.Э. Барсегян, 22 сентября 2011 г.



**Фото 30.** Армянская быстрянка (*Alburnoides bipunctatus armeniensis*). Малый Севан. Фото Н.Э. Барсегян, 22 сентября 2011 г.



**Фото 31.** Севанская форель, ишхан — *Salmo ischchan* Kessler, 1877 из нижнего течения р. Варденис. Фото Т.В. Варданян, 17 июня 2015 г.



**Фото 32.** Усач из нижнего течения р. Дзкнагет. Фото Т.В. Варданян, 15 августа 2014 г.





**Фото 33.** Храмуля из среднего течения р. Аргичи. Фото Т.В. Варданян, 13 августа 2013 г.



**Фото 34.** Форма ручье-  
вой форели, алабалах — *Salmo trutta* Linnaeus, 1758 из верхнего течения р. Карцахпюр. Фото Т.В. Варданян, 8 июля 2014 г.



Сбор ихтиологического материала на притоках оз. Севан (Н.Э. Барсегян, Т.В. Варданян)





Сбор макрофитов (Э.В. Епремян), макробеспозвоночных (С.А. Акопян) и зоопланктона (А.О. Айрапетян) на участке "Нового озера"



Сбор проб зоопланктона (А.О. Айрапетян) в прибрежье "Нового озера"

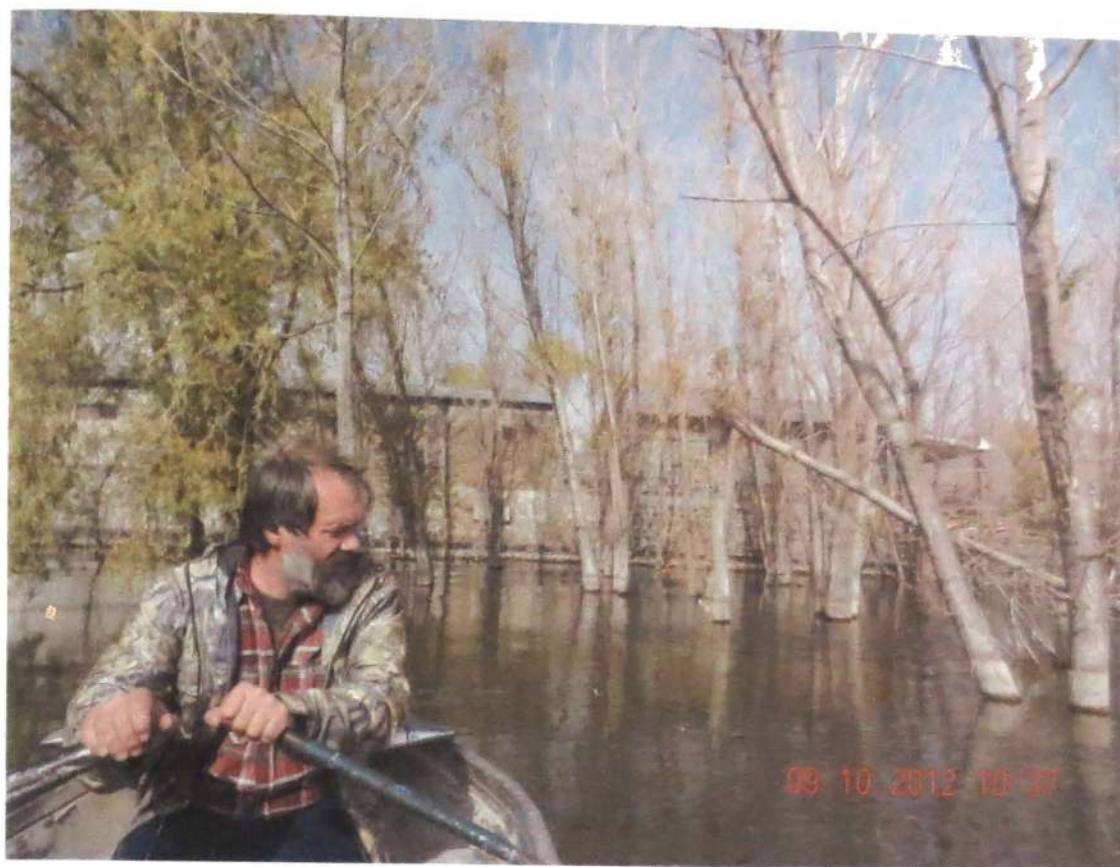


Отбор проб макрозообентоса на судне (С.А. Акопян)



Сбор проб зоопланктона на судне (Э.В. Епремян, А.О. Айрапетян)





Обследование затопленных мелководий (Ю.В. Герасимов)



Подготовка микробиологических проб (Д.Б. Косолапов, С.А. Акопян)



Просмотр проб протозоопланктона (Ж. Мкртчян, В.В. Жариков)



Отбор планктонных проб





Установка датчика эхолота на судно



Запись данных эхолотационной съемки



**Капитан экспедиционного судна "Гидролог" В.М. Акопян**



**Механик экспедиционного судна "Гидролог" В.А. Маркарян**





Помощник капитана экспедиционного судна "Гидролог" *М.В. Акопян*



Пресс-конференция, посвященная выходу первой совместной Российско-Армянской монографии "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. В центре, слева направо: заместитель директора Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, д.б.н., профессор *Юрий Викторович Герасимов*, директор Научного центра зоологии и гидроэкологии НАН РА, д.б.н., профессор *Бардух Карленович Габриелян*, директор Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, д.г.н. *Сергей Артурович Поддубный*. Декабрь 2010 г.



**Севанский полуостров (фото сверху, 2013 г.), который до снижения уровня воды был островом (фото внизу, 1937 г.)**



## ЗАКЛЮЧЕНИЕ\*

На основании результатов многолетних комплексных исследований, проведенных Севанской Гидробиологической Станцией АН АрмССР (ныне Институт Гидроэкологии и Ихтиологии НЦЗГЭ НАН РА), была обоснована, а в 2001 г. закреплена в Законе Республики Армения необходимость поднятия уровня оз. Севан "... как минимум на 6 м до отметки 1903.5 м н.у.м. для восстановления количественных и качественных показателей воды в озере, как необходимое условие для профилактики эвтрофикации ...". С этой целью законодательно ограничен максимальный годовой сток воды из озера до 170 млн. м<sup>3</sup>.

Большинство результатов настоящего исследования, проведенного в 2010–2014 гг., в очередной раз подтверждают правильность научного обоснования и принятия данного важного решения. Но требуется более глубокое понимание изменений, наблюдающихся на современном этапе. Часть характеристик экосистемы оз. Севан указывает на начавшееся деэвтрофирование, однако не все так однозначно. В частности, важнейший показатель этого процесса — снижение обилия первичных продуцентов — обусловлен, скорее всего, фильтрационной деятельностью ветвистых ракообразных. Большую роль в этом играет новый для озера вид *Cladocera* — *Daphnia* (*Ctenodaphnia*) *magna*, успешному вселению которого в Севан способствовало оптимальное сочетание комплекса факторов — повышение уровня воды, сокращение плотности рыбного населения и высокий уровень кормовой базы. Безусловно, активная фильтрация водной толщи способствует улучшению абиотических (например, прозрачности воды) и биотических (например, сокращение количества фитопланктона, перестройка бентосных сообществ) характеристик водоема. Но без должного контроля сверху крупные массово развивающиеся дафнии представляют собой скрытую опасность, так как в их теле содержание биогенных веществ превышает таковое во многих организмах, в том числе в диатомовых водорослях и цианобактериях. Следовательно, при их отмирании и разложении в воду может поступать большое количество фосфора и азота, что, как известно, приводит к эвтрофированию. Кроме того, большую скорость экскреции фосфора имеет обитающая в водоеме с 2005 г. "*Diaphanosoma brachyurum*", количество которой в 2010–2014 гг. возросло. И уже на современном этапе на повышение трофности оз. Севан указывает увеличение биомассы компонентов гетеротрофного планктона и снижение суммарной биомассы всех компонентов "микробной петли" (Biddanda et al., 2001; Cotner, Biddanda, 2002), что, очевидно, связано с развитием метазойного планктона, увеличение биомассы которого также является характерной реакцией на повышение трофического статуса (Андроникова, 1996).

Все это свидетельствует о том, что в оз. Севан мы наблюдаем яркое проявление "нисходящего контроля": меньше планктонной рыбы → больше зоопланктона → меньше фитопланктона → неиспользованные питательные вещества (Lampert, 2011). И, безусловно, дальнейшие изменения экосистемы водоема будут во многом определяться грамотным экологическим подходом к охране и использованию его биологи-

\* <sup>1</sup>А. В. Крылов, <sup>2</sup>Б. К. Габриелян, <sup>1</sup>Ю. В. Герасимов

<sup>1</sup>Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, 152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, krylov@ibiw.yaroslavl.ru

<sup>2</sup>Институт гидроэкологии и ихтиологии НЦЗГЭ НАН РА, ул. Паруйра Севака, 7, 0014 г. Ереван, Армения, gabrielb@sci.am

ческих ресурсов. В первую очередь это касается рыбного населения, в частности, основного планктофага и ценного объекта промысла — сига. К сожалению, в настоящее время нет веских оснований говорить об однозначной перспективе восстановления его популяции, так как ее изменения, по-прежнему, регулируются уровнем неконтролируемого промысла. Наблюдающиеся вспышки плотности сига (2013–2014 гг.), связанные с оптимальным сочетанием температурных условий, состояния кормовой базы, снижения уровня браконьерской нагрузки и ситуации на нерестилищах, могут иметь кратковременный характер и не приводить к устойчивому состоянию популяции при активизации промысла.

Можно предположить, что при сохранении низкой ихтиомассы трофический статус озера повысится. Это может произойти на фоне увеличения прозрачности воды и при включении в круговорот азота и фосфора биотического происхождения, в результате чего водоем приобретет иные черты эвтрофирования, связанные с контуризацией, т.е. смещением продукционно-деструкционных процессов к контурным группировкам — увеличению степени зарастания макрофитами, развитию обрастаний и пелофильной донной фауны (Техно-экосистема ... 2010; Протасов, 2011, 2013). Признаки контуризации озерной экосистемы наблюдались уже во время настоящих исследований, о чем свидетельствует увеличение глубины распространения и площадей зарослей макрофитов (см. главу 1), повышение обилия макрозообентоса в литоральной зоне, проникновение донных беспозвоночных на большие глубины в профундали (см. раздел 3.1.4), высокий родовой коэффициент ряда бентических форм водорослей, отмечаемое в отдельные периоды повышение в составе фитопланктона биомассы бентических форм рода *Navicula* (см. раздел 2.1.2).

В целом, данные, полученные в период 2010–2014 гг., позволяют заключить, что на этом этапе экологическое состояние оз. Севан характеризовалось признаками и свойствами, типичными для крупных водоемов мезозоя — псевдоолиготрофных. Отличительной чертой их организации были быстрая оборачиваемость органического вещества и низкая сапробность при высокой продуктивности за счет развития планктонных хаборид (Жерихин, 2003). Их роль в оз. Севан выполняет вселившаяся и достигшая массового развития *Daphnia magna*.

Назовем несколько приоритетных задач природоохранных мероприятий и дальнейших исследований оз. Севан. Весьма важно сохранение режима поднятия уровня воды. Во-первых, необходимо его доведение до запланированных 6 м — до уровня 1903.5 м н.у.м. К сожалению, темпы подъема в последние годы замедлились. Ссылаясь на неблагоприятные климатические условия и снижение уровня подземных вод, Правительство и Парламент Республики Армения все чаще использует предусмотренную Законом "... в исключительных случаях ..." возможность увеличения стока воды из озера (до 360 млн. м<sup>3</sup> в 2008 г., до 320 млн. м<sup>3</sup> в 2012 г. и до 270 млн. м<sup>3</sup> в 2014 г.). В результате уровень воды в оз. Севан в 2012 и 2014 гг. снизился соответственно на 3 и 4 см, что в дальнейшем может отрицательно сказаться на зарегистрированных положительных сдвигах в экосистеме водоема. Безусловно, нужно проявить должную принципиальность в поисках альтернативного решения данных проблем без нанесения ущерба оз. Севан. Во-вторых, ежегодный подъем уровня должен быть так же, как и прежде, грамотно выдержан, что исключит возможность резкого затопления больших площадей суши и возможного отрицательного влияния от разложения почвы и наземной растительности. В-третьих, необходим строгий контроль эксплуатации биологических ресурсов водоема, в частности, сига.

Важнейшей задачей остаются комплексные исследования, которые должны осуществляться на стандартных станциях разрезов в акватории Малого и Большого Севана, сеть которых включает разнотипные (открытые и защищенные, слабо и сильно зарастающие, свежезатопленные) участки литоральной зоны, а также сублитораль и пелагиаль. Сборы первичного материала должны проводиться как можно чаще, однако в силу целого ряда причин (в первую очередь, экономических) могут быть ограничены, но не менее чем по одному разу в периоды гидрологической весны, лета, осени и зимы. Но в любом случае следует обозначить один стандартный полуразрез в Малом Севане, который будет включать сеть станций, охватывающую "Новое озеро", литоральную зону в местах над затопленными разнотипными участками суши и в условиях разной степени зарастания макрофитами, а также сублитораль и пелагиаль. При этом комплексные сборы здесь необходимо проводить в течение вегетационного периода с периодичностью не реже одного раза в две недели. К числу приоритетных задач относится и привлечение специалистов, оценивающих первичную продукцию, а также гидрохимический режим водоема. Особого внимания требует анализ динамики биогенных и органических веществ, что позволит с большей долей уверенности говорить об изменении трофического статуса и экологического состояния оз. Севан. Необходимо также продумать организацию станций постоянного наблюдения за температурой воды в озере. И, безусловно, остается задача мониторинга верхних, средних и нижних участков течения притоков, а также их устьевых областей и примыкающих участков Севана.



## SUMMARY

Based on the results of comprehensive multi-year studies implemented in the Sevan Hydrobiological Station of NAS RA (currently named as Institute of Hydroecology and Ichthyology of SCZHE of NAS RA), necessity to raise Lake Sevan water level "... by at least 6 m up to the point of 1903.5 m above sea level for the restoration of the quantitative and qualitative parameters of the lake water as a necessary condition for eutrophication prevention ..." was grounded and enshrined in the Law of the Republic of Armenia in 2011. For this reason, the annual water let out from the lake is legally limited by up to 170 mln m<sup>3</sup>.

Most of the results of the investigation carried out in 2010–2014 once again confirm the rightness of the scientific grounding and adoption of the aforementioned important decision. Nevertheless, it's necessary to more deeply understand changes occurring in the current stage. Some of the characteristics of Lake Sevan ecosystem indicate about de-eutrophication process started in the lake, however, everything isn't so simple. In particular, the most important indicator of this process is the reduced abundance of primary producers, which is most likely conditioned by the filtration activity of cladocerans. An important role in this plays the new lake species *Daphnia* (*Ctenodaphnia*) *magna*, the appearance of which in Lake Sevan has been conditioned by the optimal combination of some factors — water level rise, fish population reduction and the high level of food supply. Certainly, the active filtration of water column promotes the improvement of the reservoir's abiotic (for example, water transparency) and biotic (for example, phytoplankton quantity reduction, reconstruction of benthic communities) properties. Nevertheless, without necessary top-down control, large-sized *Daphnia* having mass development presents a hidden threat, since the content of biogenic substances in their body exceeds the concentration of biogenic substances existing in many organisms, including diatomic algae and cyanobacteria. Therefore, in case of their death and decay, the high contents of phosphorus and nitrogen enter into water, which, as known, leads to eutrophication. Beside that, the species *Diaphanosoma brachyurum* inhabited in the reservoir since 2005, the quantity of which increased during 2010–2014, has the ability of phosphorus excretion at high speed. In the current stage, an increase in the biomass of heterotrophic plankton components and a decrease in the sum of all the components of "microbial loop" also indicate about an increase in the trophic degree of Lake Sevan (Biddanda et al., 2001; Cotner, Biddanda, 2002), which is obviously related to the development of metazoan plankton, the increased biomass of which is also considered as a characteristic response to an increase in trophic status (Andronikova, 1996).

All of this indicates that we see a vivid manifestation of "top-down control" in Lake Sevan: less plankton-feeding fish → more zooplankton → less phytoplankton → unused nutrients (Lampert, 2011). And, of course, further changes in the reservoir ecosystem will be largely determined by an ecologically competent approach to the protection and use of its biological resources. Firstly, this refers to fish population, particularly main planktophage and the valuable object of fishery — whitefish. Unfortunately, there is currently no serious bases to talk about the unambiguous perspective of its population recovery, as its changes are still regulated by uncontrolled fishery level. Due to the optimal combination of temperature conditions, food supply status, the reduced degree of poaching load and the status of spawn-

ing areas, explosions in whitefish density (2013–2014) may have short-term nature and quickly stop in case of the activation of fishery.

In general, the data obtained in the period of 2010–2014 allow to conclude, that the ecological state of Lake Sevan in this stage was characterized by such signs and properties, which are typical for the large pseudo-oligotrophic reservoirs of the Mesozoic Era. The distinctive features of their formation were the quick turnover of organic matter and low saprobity in case of high productivity due to the development of planktonic chaoborids (Zherikhin, 2003). Their function in Lake Sevan was implemented by the recently inhabited species *Daphnia magna* having mass development.

Let's call some primary issues. It's very important to maintain the regime of the water level rise. Firstly, it's necessary to raise the water level by 6 m as planned. Unfortunately, the rates of the water level rise in recent years have slowed down. Referring to unfavorable climatic conditions and a decrease in the groundwater level, the Government and Parliament of the Republic of Armenia very frequently use the opportunity to increase water let out from the lake "... in exceptional cases ..." (up to 360 mln m<sup>3</sup> in 2008, up to 320 mln m<sup>3</sup> in 2012 and up to 270 mln m<sup>3</sup> in 2014) as prescribed by the law. As a result, the Lake Sevan water in 2012 and 2014 rose by 3 and 4 cm respectively, which in the future may negatively affect the positive changes registered in the reservoir ecosystem. Certainly, in searching the alternative solution of the present problems, it's necessary to demonstrate proper principles without damaging Lake Sevan. Secondly, the annual water level rise must also be properly seasoned as before, which excludes the possibility of the sharp submerging of large land areas and possible negative impact caused by the degradation of soil and ground vegetation.

The most important issues still remains comprehensive studies to be implemented in the sections of the standard stations in the water of Big Sevan and Small Sevan, the network of which includes the different sections (open and protected, weakly and heavily overgrown, freshly submerged) of littoral zone, as well as sublittoral and pelagial. Moreover, this collection of the primary material for some reasons (firstly, economic) may be performed at least once during the periods of hydrological spring, summer, fall and winter. But at the same time, it's necessary to designate a standard half-section in Small Sevan, which will include the network of stations covering "New lake", littoral zone in the different sections of submerged land and the areas overgrown by macrophytes of different growth rates, as well as sublittoral and pelagial. Herewith, here, comprehensive sample collection during the vegetation period should be done not less than once every two weeks. One of primary issues is the involvement of professionals to be able to assess the primary production, as well as the hydrochemical regime of the reservoir, with particular attention to the analysis of the dynamics of biogenic and organic matters, which will allow to more surely talk about the trophic and ecological status of Lake Sevan. Besides that, it's necessary to think about the creation of a station for the permanent observation of the lake water temperature. And, of course, the monitoring of the upper, middle and lower sections as well as mouth areas of the tributaries and their adjoining areas in Lake Sevan remains an issue.

## ԱՄՓՈՓՈՒՄ

Հիմնվելով ՀՀ ԳԱԱ Սևանի ջրակենսաբանական կայանում (ներկայումս ՀՀ ԳԱԱ ԿՀԷԳԿ հիդրոէկոլոգիայի և ձկնաբանության ինստիտուտ) իրականացված բազմամյա համալիր հետազոտությունների արդյունքների վրա, հիմնավորվել է Սևանա լճի մակարդակի բարձրացման անհրաժեշտությունը «..... նվազագույնը 6 մ-ով՝ մինչև ծովի մակարդկից 1903.5 մ բարձրություն, լճի ջրի քանակական և որակական ցուցանիշների վերականգման համար, որպես էվտրոֆացման կանխարգելման անհրաժեշտ պայման.....» և 2001թ-ին ամրագրվել Հայաստանի Հանրապետության օրենքով: Այս նպատակով լճից տարեկան ջրբացթողումն օրենքով սահմանափակված է՝ առավելագույնը 170 մլն. մ<sup>3</sup>:

2010–2014թթ. ժամանակահատվածում իրականացված հետազոտության արդյունքները հերթական անգամ հաստատում են վերը նշված որոշման գիտական հիմնավորման ճշտությունը: Սակայն անհրաժեշտ է ավելի խորն ըմբռնել ժամանակակից փուլում տեղի ունեցող փոփոխությունները: Սևանա լճի էկոհամակարգի առանձնահատկությունների մի մասը վկայում են լճում սկիզբ առած ապաէվտրոֆացման գործընթացի մասին, սակայն ամեն ինչ այնքան էլ միանշանակ չէ: Այդ պրոցեսի կարևորագույն ցուցանիշը՝ առաջնային պրոդուցենտների քանակի նվազումը, ամենայն հավանականությամբ պայմանավորված է ճյուղաբեղավոր խեցգետնակերպերի (Cladocera) ֆիլտրացիոն գործունեությամբ: Դրանում մեծ դեր է խաղում լճի համար նոր տեսակ՝ *Daphnia* (*Ctenodaphnia*) *magna*-ն, որի ի հայտ գալը Սևանա լճում պայմանավորվել է մի շարք գործոնների օպտիմալ համադրությամբ՝ ջրի մակարդակի բարձրացում, ձկնային հանրայթի կրճատում և կերային բազայի առատություն: Անշուշտ, ջրի շերտի ակտիվ ֆիլտրումը նպաստում է լճի ոչ կենսածին (օրինակ՝ ջրի թափանցելիություն) և կենսածին (օրինակ՝ ֆիտոպլանկտոնի քանակի կրճատում, հատակային համակեցությունների վերակառուցում) հատկությունների բարելավմանը: Սակայն, առանց անհրաժեշտ «վերից-վար վերահսկման» (ձկնային հանրայթի կոդմից), խոշոր, զանգվածային զարգացում ունեցող դաֆնիաները թաքնված վտանգ են ներկայացնում, քանի որ նրանց մարմնում կենսածին նյութերի պարունակությունը գերազանցում է բազմաթիվ օրգանիզմներում՝ այդ թվում դիատոմային ջրիմուռներում և ցիանոբակտերիաներում կուտակված կենսածին նյութերի պարունակությանը: Հետևաբար, դրանց վախճանի և քայքայման դեպքում ջուր են ներթափանցում ֆոսֆորի և ազոտի մեծ քանակներ, որը, ինչպես հայտնի է, բերում է էվտրոֆացման: Բացի այդ, ֆոսֆորի մեծ արագությամբ արտազատման հատկությամբ է օժտված 2005թ-ից լճում բնակվող *Diaphanosoma brachyurum* տեսակը, որի քանակը 2010–2014թթ. ավելացել է: Ժամանակակից փուլում Սևանա լճի տրոֆայության բարձրացման մասին է վկայում նաև հետերոտրոֆ պլանկտոնի բաղադրիչների կենսազանգվածի աճը և «մանրէների հանգույցի»

բոլոր բաղադրամասերի գումարի նվազումը (Biddanda et al., 2001; Corner Biddanda, 2002), ինչն ակնհայտորեն կապված է մետազոյան պլանկտոնի զարգացման հետ, որի կենսազանգվածի ավելացումը նույնպես տրոֆիկ վիճակի բարձրացման բնորոշ արձագանք է (Андроникова, 1996):

Այս ամենը վկայում է այն մասին, որ Սևանա լճում վառ արտահայտված է «վերից վար վերահսկման» գործընթացը. ավելի քիչ պլանկտոնով սվող ձկներ → ավելի շատ զոռալանկտոն → ավելի քիչ ֆիտոպլանկտոն → չօգտագործված սննդանյութեր (Lampert, 2011): Հետևաբար, լճի էկոհամակարգի հետագա փոփոխությունները հնարավոր է ապահովել դրա կենսաբանական պաշարների պահպանման ու օգտագործման էկոլոգիապես գրագետ մոտեցմամբ: Առաջին հերթին դա վերաբերվում է ձկնային հանքույթին, մասնավորապես, հիմնական պլանկտոֆագ և արդյունագործական տեսակետից արժեքավոր ձկնատեսակ հանդիսացող սիգին: Ցավոք, ներկայումս չկան ծանրակշիռ հիմքեր խոսելու վերջինիս պոպուլյացիայի վերականգման հեռանկարի մասին, քանի որ դրա փոփոխությունները դեռևս կարգավորվում են անվերահսկելի ձկնորսության մակարդակով: Ջերմաստիճանային պայմանների, կերային բազայի վիճակի, որսագողության նվազման և ձվադրավայրերի վիճակի օպտիմալ համադրությամբ պայմանավորված սիգի խտության ավելացման պոթենցիալները (2013–2014թթ.) կարող են կրել կարճաժամկետ բնույթ և արագ դադարել ձկնորսական գործունեության ակտիվացման դեպքում:

Ընդհանուր առմամբ 2010–2014թթ. ժամանակահատվածում ստացված տվյալները թույլ են տալիս եզրակացնել, որ այս փուլում Սևանա լճի էկոլոգիական վիճակը բնութագրվել է այնպիսի հատկանիշներով, որոնք տիպիկ են մեզոզոյի խոշոր փակոցային գոտիների ջրամբարներին: Դրանց կազմավորման առանձնահատուկ գծերն են եղել օրգանական նյութի արագ շրջապտույտը և բարձր արդյունավետության դեպքում ցածր սապրոբայնությունը՝ ի հաշիվ պլանկտոնային խաբորիդների զարգացման (Жерихин, 2003): Վերջիններիս դերը Սևանա լճում կատարել է վերջերս բնակություն հաստատած և զանգվածային զարգացման հասած *Daphnia magna* – ն:

Նշենք մի քանի առաջնային խնդիրներ: Շատ կարևոր խնդիր է լճի ջրի մակարդակի բարձրացման ռեժիմի պահպանումը: Նախ անհրաժեշտ է լճի ջրի մակարդակի բարձրացումը հասցնել նախատեսված 6մ-ին: Ցավոք, բարձրացման տեմպերը վերջին տարիներին դանդաղել են: Անդրադառնալով անբարենպաստ կլիմայական պայմաններին և գրունտային ջրերի մակարդակի նվազմանը, Հայաստանի Հանրապետության կառավարությունը և ազգային ժողովն առավել հաճախ են օգտագործում օրենքով նախատեսված «.....բացառիկ դեպքերում.....» լճից ջրբացթողումների ավելացման հնարավորությունը (2008թ-ին մինչև 360 մլն.մ³, 2012թ-ին մինչև 320 մլն.մ³ և 2014թ-ին մինչև 270 մլն.մ³): Արդյունքում Սևանա լճի ջրի մակարդակը 2012 և 2014 թթ. նվազել է համապատասխանաբար 3 և 4 սմ, ինչը հետագայում կարող է բացասաբար ազդել լճի էկոհամակարգում գրանցված դրական փոփոխությունների վրա: Անշուշտ, տվյալ խնդիրների այլընտրանքային լուծման որոնումների մեջ

անհրաժեշտ է ցուցաբերել պատշաճ սկզբունքայնություն: Ինչպես նաև լճի մակարդակի ամենամյա բարձրացումը պետք է լինի այնպիսին, ինչպես նախկինում՝ կայուն, ինչը կբացառի ցամաքային մեծ տարածքների կտրուկ ջրածածկումն ու հողի և ցամաքային բուսականության քայքայման հնարավոր բացասական ազդեցությունը:

Դեռևս կարևորագույն խնդիր է հանդիսանում նաև համալիր հետազոտությունների իրականացումը Մեծ Սևանի և Փոքր Սևանի մշտական կայաններում, որոնց ցանցը ներառում է լիթորալ, ինչպես նաև սուբլիթորալ և պելագիալ գոտիների տարաբնույթ (բաց և պաշտպանված, թույլ և խիստ բուսածածկ, նոր ջրածածկված) հատվածներ: Ավելին՝ առաջնային նյութի այդ նմուշառումները մի շարք պատճառերով (նախ և առաջ տնտեսական) կարող են անցկացվել առնվազն մեկական անգամ՝ հիդրոլոգիական գարնան, ամռան, աշնան և ձմռան ընթացքում: Բայց, միևնույն ժամանակ, Փոքր Սևանում անհրաժեշտ է ընտրել մեկ մշտական կիսակտրվածք, որը կներառի ջրածածկ տարածքում ձևավորված «Նոր լիճը», մակրոֆիտներով տարբեր աստիճանի բուսածածկված ու տարատեսակ ջրածածկ հատվածներ ընդգրկող լիթորալ գոտին, ինչպես նաև սուբլիթորալ և պելագիալ ընդգրկող կայանների ցանց: Հարկ է նաև նշել, որ այստեղ համալիր նմուշառումներ անհրաժեշտ է իրականացնել վեգետացիոն ժամանակահատվածի ընթացքում առնվազն երկու շաբաթը մեկ պարբերականությամբ: Առաջնային խնդիրների թվին են են դասվում նաև այնպիսի մասնագետների ներգրավումը, ովքեր կիրականացնեն լճի առաջնային արդյունավետության, ինչպես նաև հիդրոքիմիական ռեժիմի գնահատում՝ հատուկ ուշադրություն դարձնելով կենսածին տարրերի և օրգանական նյութի դինամիկայի վերլուծությանը, ինչը հնարավորություն կտա ավելի վստահ խոսել Մեանա լճի տրոֆիկ և էկոլոգիական վիճակի մասին: Բացի այդ, անհրաժեշտ է մտածել լճում ջրի ջերմաստիճանի մշտադիտարկման կայան ստեղծելու ուղղությամբ: Կարևոր խնդիր է մնում նաև վտակների վերին, միջին և ստորին հոսանքների, ինչպես նաև դրանց գետաբերանային և Սևանա լճի դրանց հարող հատվածների մոնիտորինգը:



## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абакумов В.А. Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений. Л.: Гидрометеиздат, 1983. С. 78–86.
- Абраменко М.И. Распространение и цитогенетические особенности триплоидных самцов серебряного карася из Азовского бассейна // Онтогенез. 2004. Т. 35, № 5. С. 375–386.
- Абраменко М.И., Кравченко О.В., Великоиваненко А.Е. Генетическая структура популяций в диплоидно-триплоидном комплексе серебряного карася *Carassius auratus gibelio* Bloch в бассейне нижнего Дона // Вопросы ихтиологии. 1997. Т. 37, № 1. С. 62–71.
- Айрапетян А.А. Краткая характеристика зоопланктона основных притоков озера Севан (Армения) // Экосистемы малых рек: Биоразнообразие, экология, охрана. Борок, 2014. Т. 2. С. 11–13.
- Айрапетян А.О., Акопян С.А., Крылов А.В. Зоопланктон литоральной зоны озера Севан (Армения) // Вода: химия и экология. 2014 а. № 2. С. 69–77.
- Айрапетян А.О., Крылов А.В., Габриелян Б.К. Зоопланктон двух типов мелководий озера Севан, образованных при повышении уровня воды // Биол. журн. Армении. 2014 б. Вып. 66, № 1. Р. 12–17.
- Акимов В.А. Биопродуктивность выростных прудов при интродукции культуры дафний // Вопросы интенсификации прудового рыбоводства: Сб. науч. тр. ВНИИПРХ. М., 1988. Вып. 53. С. 110–119.
- Акопян С.А. Распределение массовых видов пиявок в озере Севан // IV конф. молодых зоологов Армении. Ереван, 1987. С. 10–11.
- Акопян С.А. Изменение видового состава нематод в связи с качеством воды озера Севан // Совр. пробл. гигиены окруж. среды и охраны здоровья населения. Тез. докл. Респ. конф. Ереван, 1996 а. С. 6.
- Акопян С.А. Мейобентос озера Севан. Автореф. дисс... канд. биол. наук. Ереван, 1996 б. 24 с.
- Акопян С.А. Мейобентос озера Севан // Экология озера Севан в период повышения его уровня. Результаты исследований Российско-Армянской биологической экспедиции по гидро-экологическому обследованию озера Севан (Армения) (2005–2009 гг.). Махачкала: Наука ДНЦ, 2010. С. 201–205.
- Акопян С.А., Джэндережджян К.Г. Макрозообентос озера Севан // Экология озера Севан в период повышения его уровня. Махачкала: Наука ДНЦ, 2010. С. 206–214.
- Акопян С.А., Островский И.С. Экология и продукция поденок в озере Севан // Лимнология горных водоемов. Тез. докл. Всес. совещ. Ереван, 1984. С. 3–4.
- Акопян С.А., Щербина Г.Х., Даллакян М.Р. Современное состояние структуры макрозообентоса озера Севан // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, вода качество. Мат. III Междунар. научн. конф. 17–22 сентября 2007 г., Минск–Нарочь. Минск: Изд-во БГУ, 2007. С. 196–197.
- Алимов А.Ф. Элементы функционирования водных экосистем. С-Пб.: Наука, 2001. 147 с.
- Андроникова И.Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. СПб.: Наука, 1996. 189 с.
- Аналикова О.В. Филогенетический анализ двух форм серебряного карася *Carassius auratus gibelio* Bloch на основе изменчивости митохондриальной ДНК. Автореф. дисс... канд. биол. наук. Владивосток, 2008. 24 с.
- Аракелян А.А. Некоторые особенности биологии серебряного карася (*Carassius auratus gibelio*) оз. Севан // Мат. III-й Республ. молодежн. научн. конф. Ереван, 2002. С. 60–63.
- Арнольди Л.В. Материалы по изучению донной продуктивности оз. Севан // Тр. Севанск. озерной ст. 1929. Т. 2, вып. 1. С. 1–96.
- Асатрян В.Л. Интегральная оценка современного экологического состояния основных рек, впадающих в озеро Севан: Автореф. дисс. канд. биол. наук. Ереван, 2014. 25 с.
- Асатрян В.Л., Даллакян М.Р. Оценка экологического состояния рек Личк и Гаварагет // Малые реки: Экологическое состояние и перспективы развития: Мат. докл. II Всерос. научн. конф. с междунар. участием. Чебоксары, 2012. С. 149–153.

- Бадалян Н.С. Характеристика длиннопалого рака (*Pontastacus leptodactylus* Eschscholtz, 1823) озера Севан в условиях повышения его уровня: Автореф. дисс... канд. биол. наук. Ереван, 2012. С. 25.
- Баданикина Е.Б., Винберг Г.Г. Зависимость между массой и длиной тела у планктонных животных // Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука, 1979. С. 169–172.
- Барникова С.С., Медведева Л.А. Атлас водорослей-индикаторов сапробности (Российский Дальний Восток). Владивосток: Дальнаука, 1996. 365 с.
- Барсегян А.М., Гамбарян П.П., Армагян Н.А. Опыт математической классификации флоры и растительности водоемов Армении // Уч. Зап. Ереванск. Гос. ун-та. 1971. № 3.
- Барсегян Н.Э. Плодовитость серебряного карася оз. Севан // Экологическая безопасность и природопользование: наука, инновации, управление: Мат. Всерос. научно-практ. конф. Махачкала, 2013. С. 110–115.
- Барсегян Н.Э. Исследование зараженности серебряного карася (*Carassius auratus gibelio*, Bloch., 1983) оз. Севан *Ligula intestinalis* (Linne, 1758) // Биоразнообразие и экологические проблемы сохранения дикой природы: Сб. статей Междунар. научн. конф. молодых ученых, посвященной 70-летию НАН Армении. Ереван, 2013. С. 42–45.
- Барсегян Н.Э. Экология серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (Bloch 1783) в условиях повышения уровня озера Севан: Автореф. дисс... канд. биол. наук. Ереван, 2014. 21 с.
- Барсегян Н.Э., Варданян Т.В. Биологическая характеристика нового вида для озера Севан - армянской быстрянки (*Alburnoides bipunctatus armeniensis* (Osteichthyes, Cyprinidae) // Биол. журн. Армении. 2011. № 2 (63). С. 87–89.
- Барсегян Н.Э., Мамян А.С., Варданян Т.В., Гамбарян Л.Р. Фитопланктон – как компонент пищи молоди серебряного карася (*Carassius auratus gibelio*, Bloch., 1783) оз. Севан // Известия аграрной науки. 2012. Т. 10, № 2. С. 123–126.
- Барсегян Н.Э., Оганесян Р.Л. Исследование зараженности серебряного карася (*Carassius auratus gibelio*) оз. Севан *Ligula intestinalis* (Cestoda: Ligulidae) в зависимости от спектра питания и размерно-возрастной структуры популяции // Мат. Междунар. научн. конф. Биологическое разнообразие и проблемы охраны фауны Кавказа. Ереван, 2011. С. 69–72.
- Барсегян Н.Э., Варданян Т.В. Питание Севанской форели (*Salmo ischchan* Kessler, 1877) в речной период их жизни в современных условиях // Научные труды государственного природного заповедника “Присурский” // Мат. IV Междунар. научно-практич. конф. “Роль особо охраняемых природных территорий в сохранении биоразнообразия”. Чебоксары, 2015. Т. 30. Вып. 1. С. 29–33.
- Безматерных Д.М. Зообентос как индикатор экологического состояния водных экосистем Западной Сибири. Новосибирск, 2007. 87 с.
- Беклемишев В.Н. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Бюлл. Моск. об-ва исп. природы. Отд. Биол. 1951. Т. LVI (5). С. 3–30.
- Белявская Л.И., Константинов А.С. Питание личинок *Procladius choreus* (Meig.) (Chironomidae, Diptera) и ущерб, наносимый ими кормовой базе рыб // Вопр. ихтиологии. 1956. Т. 7. С. 193–203.
- Брюзгин В.Л. Методы изучения роста рыб по чешуе, костям и отолитам. Киев: Наукова Думка, 1969. 187 с.
- Быховская-Павловская И.Е. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука, 1985. 121 с.
- Варданян Т.В. Биологические и экологические особенности новых интродуцированных видов рыб озера Севан в условиях повышения уровня воды озера: Автореф. дисс... канд. биол. наук. Ереван, 2013. 21 с.
- Варданян Т.В., Барсегян Н.Э. Структура рыбного населения реки Дззнагет // Малые реки: Экологическое состояние и перспективы развития. Мат. докладов II Всерос. научн. конф. с междунар. участием. Чебоксары: Изд-во “Перфектум”, 2012. С. 74–77.
- Варданян Т.В., Барсегян Н.Э. Биологическая характеристика и распространение армянской быстрянки (*Alburnoides bipunctatus armeniensis* (Osteichthyes, Cyprinidae)) в бассейне оз. Севан // Биол. журн. Армении. 2012. Т. 64, № 4. С. 11–15.

- Варданян Т.В., Барсегян Н.Э. Причины изменений морфоэкологических параметров севанской форели // Биол. журн. Армении. 2015. Т. 67, № 3. С. 80–84.
- Варданян Т.В., Барсегян Н.Э. Многолетние изменения количества жаберных тычинок севанского сига в связи с различным типом питания // IV Всероссийская конференция молодых ученых (с международным участием) "Биоразнообразие: глобальные и региональные процессы". Улан-Удэ, 23–27 июня, 2016 (в печати).
- Варданян Т.В., Барсегян Н.Э., Габриелян Б.К. Проникновение амурского чебачка *Pseudorasbora Parva* (Temminck et Schlegel, 1846) в бассейн озера Севан // Мат. Междунар. научн. конф. Биологическое разнообразие и проблемы охраны фауны Кавказа. Ереван, 2011. С. 92–95.
- Васильев В.П. Эволюционная кариология рыб. М.: Наука, 1985. 300 с.
- Васильева Е.Д., Васильев В.П. К проблеме происхождения и таксономического статуса триплоидной формы серебряного карася *Carassius auratus* (Cyprinidae) // Вopr. ихтиологии. 2000. Т. 40, № 5. С. 581–592.
- Васильева И.И. Анализ видового состава и динамики развития водорослей водоемов Якутии. Препринт. Якутск, 1989. 49 с.
- Вехов Д.А. К вопросу о механизмах трансформации половой структуры популяций серебряного карася // Состояние, охрана, воспроизводство и устойчивое использование биологических ресурсов внутренних водоемов: Мат. Междунар. научно-практич. конф. Волгоград, 2007. С. 50–57.
- Вехов Д.А. Некоторые проблемные вопросы биологии серебряного карася *Carassius auratus* *lato* // Научно-технический бюллетень лаборатории ихтиологии ИНЭНКО. 2013. Вып. 19. С. 5–38.
- Владимиров В.И. К изучению биологии молоди и размножения форели-гегаркуни (*Salmo ischchan gegarkuni*, Kessl. Biotypus α Fort.) // Тр. СГБС. 1940. Т. 6. С. 87–118.
- Владимиров В.И. Речная форма севанской форели – *Salmo ischchan gegarkuni* Kessler *morpho alabalach nova* // Известия АН Арм. ССР. Естественные науки. 1944. № 3. С. 61–72.
- Владимиров В.И. Ручьевая форель Армении и ее отношение к другим представителям рода *Salmo* // Тр. СГБС. 1948. Т. 10. С. 87–178.
- Владимиров В.И. Об изменениях в экологии нереста у севанских форелей // Изв. Арм. фил. АН СССР. 1942. № 3–4 (17–18). С. 157–165.
- Владимирова К.С. Фитопланктон оз. Севан // Тр. Севанск. гидробиол. ст. 1947. Т. 9. С. 69–109.
- 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. Рыбы озера Севан. Ереван: Гитутюн, 2010. 252 с.
- Габриелян Б.К., Ризевский В.К., Зубей А.В., Барсегян Н.Э., Варданян Т.В. Половая структура популяции серебряного карася, интродуцированного в водоемы различных природно-климатических зон // Биол. журн. Армении. 2013. Вып. 1 (65). С. 19–25.
- Гагарин В.Г., Акопян С.А. К фауне нематод озера Севан // Инф. бюлл. Ин-та Биологии внутренних вод. № 90. Л.: Наука, 1991. С. 25–28.
- Гагарин В.Г., Акопян С.А. Экологический обзор свободноживущих нематод озера Севан // Инф. бюл. Ин-та Биологии внутренних вод. № 92. Л.: Наука, 1992. С. 36–38.
- Гамбарян М.Е. Микробиологические исследования озера Севан. Ереван: Изд-во АН АССР. 1968. 166 с.
- Гамбарян Л.Р. Сукцессия фитопланктона в период повторного понижения уровня озера Севан: Автореф. дисс... канд. биол. наук. Ереван, 2001. 28 с.
- Гамбарян Л., Шахазизян И. Краткий определитель родов пресноводных водорослей. Ереван: Изд-во ЕГУ, 2014. 61 с.
- Гамбарян М.Е. Микробиологические исследования озера Севан. Ереван, 1968. 165 с.
- Гамбарян П.П. Распределение макрофитов озера Севан // Экология гидробионтов озера Севан. Тр. Севанск. Гидробиол. ст. 1979. Т. XVII. С. 123–129.
- Гезалян М.Г. Дефицит кислорода в озере Севан // Тр. Севанск. гидробиол. ст. 1983. Т. 18. С. 95–109.

- Гезалин М.Г. О проникновении естественного света в толщу озера Севан (по данным 1978 г.) // Лимнология горных водоемов. Тез. докл. Всес. совещ. Ереван, 1984. С. 59–60.
- Гезалин М.Г., Хорлашко Л.И. О кислородном режиме озера Севан (по данным 1974–1976 гг.) // Тр. Севанск. гидробиол. ст. 1979. Т. 17. С. 24–37.
- 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.
- Герасимов Ю.В., Габриелян Б.К., Малин М.И., Рубенян А.Р. Многолетняя динамика запасов рыб озера Севан и их современное состояние // 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. С. 249–278.
- Герасимов Ю.В., Крылов А.В. Влияние рыб на зоопланктон озера Севан (Армения) // Актуальные проблемы планктонологии: Тез. докл. Калининград, 2012. С. 90–91.
- Гецен М.В. Водоросли в экосистемах Крайнего Севера. Л.: Наука, 1985. 165 с.
- Гиляров А.М. Динамика численности пресноводных планктонных ракообразных. М.: Наука, 1987. 191 с.
- Гладышев М.И., Чупров С.М., Колмаков В.И. и др. Биоманипуляция “top-down” в небольшом сибирском водохранилище без дафний // Сибирский экол. журнал. 2006. Т. 13, № 1. С. 31–41.
- Головинская К.А., Ромашов Д.Д., Черфас Н.Б. Однополые и двуполые формы серебряного карася (*Carassius auratus gibelio* Bloch) // Вопросы ихтиологии. 1965. Т. 5, вып. 4(37). С. 614–629.
- Гончаренко Н.И. Новый методический подход к изучению экологических форм рыб // Вестник зоологии. 2000. 34(3). С. 61–62.
- Гончаренко Н.И. Особенности половой структуры популяций карася серебряного в низовье Дуная // Вестник зоологии. 2001. 35(2). С. 89–92.
- Горюнова А. И. О Размножении серебряного карася // Вопросы ихтиологии. 1960. Вып. 15. С. 106–110.
- Григалис А.И. Биопродуктивность и закономерности формирования зообентоса озер ледникового происхождения Балтийской гряды: Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. Киев, 1985. 58 с.
- Гукасян Э.Х. Воспроизводство массовых видов двустворчатых моллюсков озера Севан // Биол. журн. Армении. 1990 а. Т. 43, № 10–11. С. 950–952.
- Гукасян Э.Х. Экология доминирующих видов двустворчатых моллюсков озера Севан. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Минск: 1990 б. 20 с.
- Гукасян Э.Х. Структурная и функциональная характеристика двустворчатых моллюсков при различных уровнях трофии озера Севан // Экологические проблемы озера Севан. Ереван, 1993. С. 64–65.
- Гукасян Э.Х., Габриелян Б.К., Бадалян Н.С. Динамика популяции и некоторые биологические параметры речного рака, интродуцированного в озеро Севан // Тр. Южного научн. центра РАН // Биоразнообразие и трансформация горных экосистем Кавказа. Т. III. Ростов-на-Дону: Издательство ЮНЦ РАН, 2007. С. 114–118.
- Гукасян Э.Х., Бадалян Н.С., Саакян Д.Л. Экологические особенности длиннопалого рака в озере Севан и динамика его промысловых запасов // 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. С. 224–228.
- Гукасян Э.Х., Бадалян Н.С., Габриелян Б.К., Даллакян М.Р., Саакян Д.Л. Особенности воспроизводства длиннопалого рака озера Севан // Биологическое разнообразие и проблемы охраны фауны Кавказа: Мат. Междунар. науч. конф. Ереван, 2011. С. 105–108.
- Давтян А.А. Оценка воздействий затопленных лесонасаждений на процессы эвтрофирования озера Севан // Известия аграрной науки. 2010. Т. 8, № 1. С. 31–34.
- Дадикян М.Г. Материалы по биологии молоди ишхана в речной период жизни // Биол. журн. Армении. 1975. Т. 28, № 12. С. 12–20.
- Дадикян М.Г. Питание Севанских форелей // Тр. Севанской гидробиол. ст. 1955. Т. 14. С. 5–76.

- Дадикян М.Г. О причинах дивергации ишхана *Salmo ischchan* Kessler // Вопр. ихтиол. 1971. Т. II, вып. 4. С. 555–564.
- Дадикян М.Г. Рыбы Армении. Ереван: Изд-во АН Арм. ССР, 1986. 245 с.
- Даллакян М.Р., Асатрян В.Л. Оценка качества воды устьев основных рек, впадающих в Малый Севан // Актуальные проблемы химии и биологии: Мат. Междунар. молодежной конференции. Пушино, 2012. С. 128–128.
- Даниелян А.А. Экологическая оценка и перспективы устойчивого развития реки Дебед и ее водосборного бассейна: Автореф. дисс... канд. биол. наук. 2009. 137 с.
- Джэндереджян К.Г. Продукция *Potamothrix hammoniensis* в профундали Малого Севана // IV конф. молодых зоологов Армении. Ереван, 1987. С. 26–27.
- Джэндереджян К.Г. Особенности биологии и продукция олигохет в озере Севан: Автореф. дисс... канд. биол. наук. Л., 1989. 24 с.
- Джэндереджян К.Г. Состояние зообентоса озера Севан в период стабилизации его уровня // IV съезд Всесоюз. гидробиол. об-ва: Тез. докл. Т. 1. Мурманск, 1991. С. 125–126.
- Джэндереджян К.Г. Изменение показателей биотического баланса зообентоса озера Севан в условиях меняющейся морфометрии и трофии водоема // Экологические проблемы озера Севан. Ереван, 1993. С. 63–64.
- Джэндереджян К.Г. Энергетический баланс зообентосного сообщества оз. Севан // Экологический журнал Армении. 2002. № 1. С. 51–61.
- Джэндереджян К. Закономерности функционирования зообентоса озера Севан в условиях разнонаправленных изменений трофии водоема // Трофические связи в водных сообществах и экосистемах: Мат. Междунар. конф., 28–31 октября 2003 г. Борок, 2003. С. 29–30.
- Дорофеева Е.А. Изменчивость некоторых систематических признаков в эволюции севанских форелей (*Salmo ischchan* Kessler) // Вопр. ихтиологии. 1968. Т. 8, вып. 1 (48). С. 45–53.
- Дрягин П.А. Способы повышения рыбопродуктивности карасевых озер // Рыбное хозяйство. 1950. Вып. 5. С. 43–47.
- Ермолаев В.И. Фитопланктон р. Пясины (Западный Таймыр) // Новые данные о фитогеографии Сибири. Новосибирск: Наука Сиб. отд-е, 1981. С. 16–29.
- Ермолаев В.И., Ремизайло П.А., Габышев В.А. Водоросли планктона водоемов бассейна озера Таймыр // Сибирский экологический журнал. 2003. Т. X. С. 381–387.
- Жадин В.И. Моллюски пресных вод СССР. Вып. 46. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 376 с.
- Жадин В.И. Методика изучения донной фауны водоемов и экологии донных беспозвоночных // Жизнь пресных вод СССР. Т. IV, ч. 1. М.-Л.: Изд. АН СССР, 1956. С. 279–382.
- Жерихин В.В. Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике. Москва: Тов-во научн. изданий КМК, 2003. 542 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.
- Жукова Т.В. Режим фосфора, его роль в биотическом круговороте и эвтрофировании (на примере озер Нарочанской группы) // Гидробиол. журн. 1989. Т. 25, № 4. С. 24–28.
- Задерева Е.С. Химические взаимодействия среди планктонных ракообразных // Журнал общей биологии. 2002. № 2. С. 149–157.
- Зарубина Е.Ю., Яныгина Л.В., Бурмистрова О.С., Митрофанова Е.Ю., Ким Г.В., Котовщиков А.В., Крылова Е.Н., Ковешников М.И. Литоральные биоценозы как один из факторов устойчивости экосистемы Телецкого озера // Ползуновский вестник. 2005. № 4. С. 201–207.
- Зилов Е.А. Гидробиология и водная экология (организация, функционирование и загрязнение водных экосистем). Иркутск: Изд-во Иркут. гос. ун-та, 2009. 147 с.
- Зимбалева Л.Н. Фитофильные беспозвоночные равнинных рек и водохранилищ. Киев: Наукова думка, 1981. 216 с.

- Зиновьев Е.А., Мандрица С.А. Методы исследования пресноводных рыб. Пермь: Пермский ун-т, 2003. 113 с.
- Иклев В.С. Экспериментальная экология питания рыб. М.: Пищепромиздат, 1955.
- Иклев В.С. Экспериментальная экология питания рыб. Киев, 1977.
- Извекова Э.И. Поведение и характер питания *Procladius ferrugineus* Kieff. (Diptera, Chironomidae) // Информ. бюл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. № 17. Л.: Наука, 1973. С. 44–48.
- Интегральная оценка экологического состояния озера Севан. Ереван: Ассоциация “За УЧР”, 2011. 100 с.
- Казарян А.Г. Материалы к изучению фитопланктона оз. Севан // Экология гидробионтов озера Севан. 1979. № 17. С. 75–87.
- Казарян А.Г., Навасардян Е.А. Материалы к изучению фитопланктона озера Севан // Тр. Севанск. гидробиол. ст. 1979. Т. 17. С. 75–87.
- Кесслер К.Ф. Путешествие по Закавказскому краю в 1875 г. с зоологической целью // Тр. СПб. о-ва естествоисп. 1878. Т. 8. С. 1–200.
- Кесслер К.Ф. Рыбы, водящиеся и встречающиеся в Арало-Каспийско-Понтийской области // Труды Арало-Каспийской экспедиции. 1877. Вып. 4. С. 153–154.
- Киреев И.К. Гидрографические работы на оз. Севан // Мат. по исслед. оз. Севан и его бассейна. Т. 5. Тбилиси, 1933. С. 65–87.
- Киселев И.А. Планктон морей и континентальных водоемов. Т. 2. Л.: Наука, 1980. 440 с.
- Киселев И.А., Зинова А.Д., Курсанов Л.И. Определитель низших растений. Водоросли. Т. 2. М.: Сов. Наука, 1953. 312 с.
- Константинов А.С. Общая гидробиология. М.: Высшая школа, 1979. 480 с.
- Копылов А.И., Косолапов Д.Б. Микробиологические индикаторы эвтрофирования пресных вод // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем: Мат. Междунар. конф. (Санкт-Петербург, 23–27 октября 2006 г.). СПб.: Изд-во “Лемма”, 2007. С. 176–181.
- Копылов А.И., Косолапов Д.Б. Микробная “петля” в планктонных сообществах морских и пресноводных экосистем. Ижевск: КнигоГрад, 2011. 332 с.
- Коровчинский Н.М. Ветвистоусые ракообразные отряда Stenopoda мировой фауны. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2004. 410 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 // Биология внутр. вод. 2007. № 3. С. 21–31.
- Косолапов Д.Б., Романенко А.В., Копылов А.И., Минасян А.М., Варданян Г.С. Количественное распределение бактериопланктона в озере Севан // Экология озера Севан в период повышения его уровня. Махачкала: “Наука ДНЦ”, 2010. С. 105–114.
- Косолапова Н.Г. Гетеротрофные жгутиконосцы озера Севан // 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. С. 124–133.
- Косолапова Н.Г. Особенности количественного распределения планктонных гетеротрофных жгутиконосцев в высокогорном оз. Севан (Армения) // Биология внутр. вод. 2012. № 3. С. 1–8.
- Крылов А.В. Зоопланктон равнинных малых рек. М.: Наука, 2005. 262 с.
- Крылов А.В., Акопян С.А., Никогосян А.А. Современный видовой состав зоопланктона озера Севан в осенний период // Биология внутр. вод. 2007 а. № 4. С. 48–54.
- Крылов А.В., Акопян С.А., Айрапетян А.О. Зоопланктон притоков и литорали озера Севан в 2006 г. // Известия аграрной науки. 2007 б. Т. 5, № 1. С. 71–74.
- Крылов А.В., Акопян С.А., Никогосян А.А., Айрапетян А.О. Зоопланктон озера Севан и его притоков // 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. С. 168–200.

- Крылов А.В., Герасимов Ю.В., Габриелян Б.К., Борисенко Э.С., Акопян С.А., Никогосян А.А., Малин М.И., Овсепян А.А. Зоопланктон озера Севан в период продолжающегося повышения уровня воды и снижения плотности рыб // Биология внутр. вод. 2013 а. № 3. С. 37–45.
- Крылов А.В., Романенко А.В., Овсепян А.А., Никогосян А.А., Айрапетян А.О., Герасимов Ю.В., Малин М.И. Планктон пелагиали оз. Севан (Армения) при низкой плотности рыб и увеличении уровня воды // Изв. Самарск. науч. центра РАН. 2013 б. Т. 15, № 3–7. С. 2250–2257.
- Крылов А.В., Романенко А.В., Герасимов Ю.В., Борисенко Э.С., Айрапетян А.А., Овсепян А.А., Габриелян Б.К. Распределение планктона и рыб озера Севан (Армения) // Биология внутр. вод. 2015. № 1. С. 60–70.
- Крылов А.В., Айрапетян А.О., Герасимов Ю.В., Малин М.И. Изменения структурных показателей летнего зоопланктона пелагиали озера Севан при увеличении численности и биомассы рыб // Биология внутр. вод. 2016 а. № 1. С. 80–85.
- Крылов А.В., Айрапетян А.О., Болотов С.Э., Герасимов Ю.В., Малин М.И., Косолапов Д.Б., Овсепян А.А. Изменение осеннего зоопланктона пелагиали озера Севан (Армения) при увеличении численности рыб // Биология внутр. вод. 2016 б. № 2. С. 37–44.
- Кукурядзе А.М., Марияш Л.Ф. Материалы к экологии серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (Bloch) низовья Дуная // Вопросы ихтиологии. 1975. Т. 15, вып. 3(92). С. 456–462.
- Левин Б.А., Рубенян А.Р. Первые сведения о проявлении армянской быстрянки *Alburnoides bipunctatus armeniensis* (Osteichthyes, Cyprinidae) в бассейне озера Севан // Биология внутр. вод. 2007. № 3. С. 81–83.
- Легович Н.А. О “цветении” воды оз. Севан // Экология гидробионтов озера Севан. 1979. № 17. С. 51–74.
- Литоральная зона Ладожского озера. СПб.: Нестор-История, 2011. 416 с.
- Лучшева А.А. Практическая гидрометрия. Л.: Гидрометеиздат, 1983. 424 с.
- Маилян Р.А. Систематика севанских сегов // Изв.АН АрмССР. Сер.биол. и с-х. науки. 1954. Т. 17, № 9. С. 37–49.
- Маилян Р.А. Сиги озера Севан // Тр. Севанской гидробиол. ст. 1957. Т. 15. С. 137–195.
- Маковинска Я. Руководство по количественному и качественному мониторингу фитопланктона пресноводных водоемов. Ереван, 2013. 103 с.
- Макрушин А.В. Библиографический указатель по теме “Биологический анализ качества вод” с приложением списка видов-индикаторов. Л., 1974. 60 с.
- Макрушин А.В. О нарушении размножения *Leptodora kindti* (Cladocera, Crustacea) в Волге // Гидробиологический журнал. 2003. Т. 39, № 1. С. 116–119.
- Макрушин А.В., Голубков С.М., Асанова Т.А., Заботкина Е.А., Макарецва Е.С., Кузьмина О.Ю. Проявление глобального экологического кризиса на организменном уровне (на примере ветвистоусых ракообразных и двустворчатых моллюсков Unionidae) // Тр. Зоологического института РАН. Приложение № 3. 2013. С. 33–40.
- Макрушин А.В., Семенова А.С., Дубовская О.П., Фефилова Е.Б., Родионова Н.В., Лазарева В.И. Влияние загрязнения на планктонных Cladocera (Crustacea) // Астраханский вестник экологического образования. 2014 а. № 3 (29). С. 38–45.
- Макрушин А.В., Семенова А.С., Дубовская О.П., Фефилова Е.Б., Лазарева В.И. Географическое распространение отека раковинки у Cladocera (Crustacea) // Вода: химия и экология. 2014 б. № 10. С. 69–73.
- Мамян А.С. Влияние антропогенного фактора на фитопланктонное сообщество рек Памбак и Тандзут: Автореф. дисс... канд. биол. наук. Ереван, 2013. 22 с.
- Мануйлова Е.Ф. Ветвистоусые рачки фауны СССР. М., Л.: Наука, 1964. 327 с.
- Манукян Г.М. Биология гаммарид и их роль в зооценозе озера Севан и его притоков: Автореф. дисс... канд. биол. наук. Ереван, 1993. 27 с.
- Маркосян А.К. Биология гаммарусов оз. Севан // Тр. Севанск. гидробиол. ст. 1948. Т. 10. С. 40–74.
- Маркосян А.К. Продуктивность бентоса озера Севан // Тр. VI совещ. по пробл. биол. внутр. вод. Л., 1959. С. 139–145.

- Маркосян А.К. О некоторых последствиях снижения уровня озера Севан // Изв. АН Арм. ССР, биол. науки. 1965. Т. 18, № 5. С. 3–8.
- Маркосян А.К. Некоторые итоги влияния спуска озера Севан на его режим // Экология водных организмов. М., 1966. С. 119–123.
- Маркосян А.К. Об изменениях в термическом и кислородном режиме оз. Севан и влиянии этих изменений на некоторые биологические процессы // Биол. журн. Армении. 1970. Т. XXIII, № 11. С. 104–111.
- Маркосян А.К. Популяция *Gammarus lacustris* Sars (Crustacea, Amphipoda) в озере Севан в период понижения его уровня // Биол. журн. Армении. 1974. Т. 27, № 1. С. 28–36.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М.: Наука, 1974. 254 с.
- Методика сбора и обработки зообентоса водоемов и оценка их экологического состояния по биологическим показателям. Вып. 1. Пермь, 2001. 49 с.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зообентос и его продукция / Ред. Г.Г. Винберг, Г.М. Лаврентьева. Л.: ГосНИОРХ, ЗИН АН СССР, 1983. 51 с.
- Методические рекомендации по сбору и определению зообентоса при гидробиологических исследованиях водотоков Дальнего Востока России: Методическое пособие. М.: Изд-во ВНИРО, 2003. 95 с.
- Мешкова А.М. Пиявки озера Севан // Тр. Севанск. гидробиол. ст. 1957. Т. 15. С. 48–87.
- Мешкова А.М. К изучению пиявок Армении // Изв. АН Армянской ССР. 1958. Т. 11, № 5. С. 81–86.
- Мешкова А.М. Некоторые данные о моллюсках озера Севан в период его спуска // Тр. Севанской гидробиол. ст. 1962. Т. 16. С. 89–96.
- Мешкова Т.М. Экспериментальные наблюдения за питанием мальков севанских форелей // Известия АН АрмССР. 1946. № 3. С. 17–28.
- Мешкова Т.М. Зоопланктон озера Севан // Тр. СГБС. 1953. Т. 13. С. 6–171.
- 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.
- Мина М.В. Микроэволюция рыб. М.: Наука, 1986. 207 с.
- Мина М.В., Лёвин Б.А., Мироновский А.Н. О возможностях использования в морфометрических исследованиях рыб оценок признаков, полученных разными операторами // Вopr. ихтиологии. 2005. Т. 45, № 3. С. 327–341.
- Минеева Н.М. Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ. М.: Наука, 2004. 156 с.
- Михайлов Л.П. Малая гидроэнергетика. М.: Энергоатомиздат, 1989. 184 с.
- Мнацаканян А.Т. Изменения видового состава и биомассы фитопланктона оз. Севан // Лимнология горных водоемов. Ереван, 1984. С. 172–173.
- Мнацаканян Б.П. Бассейн озера Севан (Природа, климат и воды). Ереван, 2007. 82 с. (на арм. языке).
- Моисеев П.А., Азизова Н.А., Куранова И.И. Ихтиология. М.: "Легкая и пищевая промышленность", 1981.
- Монаков А.В. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: ИПЭЭ РАН, 1998. 319 с.
- Мордохай-Болтовской Ф.Д., Мордохай-Болтовская Э.Д., Яновская Г.Я. Фауна прибрежной зоны Рыбинского водохранилища // Тр. биол. ст. "Борок". М.-Л., 1958. Вып. 3. С. 142–194.
- Мязметс А.Х. Изменения зоопланктона // Антропогенное воздействие на малые озера. Л.: Наука, 1980. С. 54–64.
- Наумов Д.В. Гидроиды и гидромедузы морских, солоноватоводных и пресноводных бассейнов СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 626 с.
- Нефедов В.Н. Методы учета и плотности популяции речных раков в водоемах Волго-Ахтубинской поймы // Тр. Волг.гр. отд. ГОСНИОРХ. 1974. Т. 9. 259 с.



- 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.
- Николаев С.Г. Районирование бентали озера Севан // Журн. общей биологии. 1979. Т. 40, № 1. С. 143–151.
- Николаев С.Г. Продукция севанского *Gammarus lacustris* Sars (Amphipoda, Gammaridae) // Гидробиол. журн. 1980 а. Т. 16, № 4. С. 51–56.
- Николаев С.Г. Экология и продукция *Herpobdella octoculata* и *Helobdella stagnalis* (Hirudinea) озера Севан // Зоол. журн. 1980 б. Т. 59, № 9. С. 1421–1425.
- Николаев С.Г. Жизненный цикл и продукция *Chironomus plumosus* (Chironomidae, Diptera) озера Севан // Зоол. журн. 1981. Т. 60, № 5. С. 711–717.
- Николаев С.Г. Структура донных сообществ озера Севан в годы резкого повышения трофии озера и ее изменения по сравнению с олиготрофным периодом: Автореф. дисс... канд. биол. наук. М., 1985. 24 с.
- Никольский Г.В. Экология рыб. М.: Высшая школа, 1974. 366 с.
- Никулина В.Н., Мнацаканян А.Т. Фитопланктон озера Севан в 1979–1981 гг. // Экспериментальные и полевые исследования гидробионтов оз. Севан. Ереван, 1984. С. 18–43.
- Новиков М.А., Харламова М.Н. Трансбиотические факторы в водной среде (обзор) // Журнал общей биологии. 2000. Т. 61, № 1. С. 22–46.
- Овсепян А.А., Гамбарян Л.Р., Оганесян Р.О., Гусев. Е.С. Планктонные водоросли озера Севан // 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. С. 90–104.
- Овсепян А.А., Гамбарян Л.Р. Некоторые сведения о развитии фитопланктонного сообщества озера Севан // Тр. Братск. Гос. универ. Братск, 2013. Т. 2. С. 193–195.
- Оганесян Р.О. Озеро Севан вчера, сегодня... Ереван: Изд-во НАН РА "Гитутюн", 1994. 478 с.
- Оганесян Р.О., Парпаров А.С., Симолян А.А., Смолей А.И., Гезалян М.Г. Особенности прогнозирования ресурсов озера Севан // Проблемы исследования крупных озер. Л.: Наука, 1985. С. 220–224.
- Оганесян Р.О., Смолей А.И. Карась в озере Севан // Биол. журн. Армении. 1985. 38 (8). С. 725–726.
- Оганесян Р.Р. Экологические особенности речного рака озера Севан. Дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. Ереван, 1998.
- Одум Ю. Основы экологии. М., 1975. 706 с.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 1. Зоопланктон. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2010. 495 с.
- Определитель паразитов пресноводных рыб СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 776 с.
- Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР / Под. ред. О.Н. Бауера. Т. 3 Л.: Наука, 1987. 584 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР. Л.: Гидрометеиздат, 1977. 510 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 1. Низшие беспозвоночные. С.-Пб.: Зоол. ин-т РАН, 1994. 394 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 2. Ракообразные. С.-Пб.: Зоол. Ин-т РАН, 1995. 627 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 3. Паукообразные. Низшие насекомые / под общ. ред. С.Я. Цалолыхина. С.-Пб.: ЗИН РАН, 1997. 439 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 4. Высшие насекомые. Двукрылые / под общ. ред. С.Я. Цалолыхина. СПб.: ЗИН РАН, 1999. 998 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 5. Высшие насекомые / под общ. ред. С.Я. Цалолыхина. С.-Пб.: ЗИН РАН, 2001. 836 с.

- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 6. Моллюски. Полихеты. Немертины / под общ. ред. С.Я. Цалолихина. С-Пб.: Наука, 2004. 528 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., Бернате 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. Эколого-продукционная характеристика *Valvata piscinalis* (Ectobranchia, Valvatidae) в озере Севан // Зоол. журн. 1981. Т. 60, № 6. С. 825–834.
- Островский И.С. Продукция массовых видов зообентоса и их роль в экосистеме озера Севан: Автореф. дисс... канд. биол. наук. Л., 1983 а. 24 с.
- Островский И.С. Рост и развитие личинок *Chironomus plumosus* L. (Chironomidae, Diptera) в озере Севан // Экология. 1983 б. № 1. С. 62–69.
- Островский И.С. Зависимость биомассы зообентоса от величин первичной продукции озера Севан // Лимнология горных водоемов: Тез. докл. Всес. совещ. Ереван, 1984 а. С. 216–218.
- Островский И.С. Эколого-продукционная характеристика популяции *Procladius* sp. (Diptera, Chironomidae) в озере Севан // Тр. Севанск. гидробиол. ст. 1984 б. Т. 19. С. 120–137.
- Островский И.С. Зообентос озера Севан и его динамика // Тр. Севанск. гидробиол. ст. 1985. Т. 20. С. 132–187.
- Островский И.С. Рост и продукция *Chironomus markosjani* в озере Севан // Эволюция, видообразование и систематика Chironomidae / под ред. Н.Н. Кузнецова и А.Г. Истоминой. Новосибирск, 1986. С. 126–130.
- Панкратова В.Я. Личинки и куколки комаров подсем. Orthocladiinae фауны СССР (Diptera, Chironomidae). Л.: Наука, 1970. 344 с.
- Панкратова В.Я. Личинки и куколки комаров подсем. Podonominae и Tanypodinae фауны СССР (Diptera, Chironomidae). Л.: Наука, 1977. 152 с.
- Панкратова В.Я. Личинки и куколки комаров подсемейства Chironomidae фауны СССР (Diptera, Chironomidae). Л.: Наука, 1983. 295 с.
- Парпаров А.С. Первичная продукция и содержание хлорофилла “а” в фитопланктоне оз. Севан // Экология гидробионтов озера Севан. № 17. Ереван, 1979 а. С. 89–99.
- Парпаров А.С. Первичная продукция планктона озера Севан: Автореф. дисс... канд. биол. наук. Минск, 1979 б. 23 с.
- Парпаров А.С. Некоторые итоги изучения первичной продукции озера Севан // Тр. Севанск. гидробиол. ст. 1983. Т. 18. С. 14–50.
- Пивазян С.А. К изучению биологии молоди севанской форели в речной период ее жизни // Тр. Севанской гидробиол. станции. Ереван, 1979. Т. 17. С. 162–171.
- Пивазян С.А. Питание и пищевые взаимоотношения форелей и сига озера Севан // Тр. Севанской гидробиол. ст. 1984. Т. 19. С. 151–253.
- Пидгайко М.П., Александров Б.М., Иоффе Ц.И., Максимова Л.П., Петров В.В., Саватеева Е.Б., Салазкин А.А. Краткая биолого-продукционная характеристика водоемов Северо-Запада // Изв. ГосНИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. 1968. Т. 68. С. 205–228.
- Пипоян С.Х. Исследование морфологических и биологических особенностей серебряного карася в различных водоемах Армении: Дисс. на соиск. степ. канд. биол. наук. Ереван, 1993. 185 с.
- Пипоян С.Х., Маилян Р.А. Соотношение полов и половой диморфизм у серебряного карася *Carassius auratus gibelio* Bloch // Биол. журн. Армении. 1989. Т. 42. № 8. С. 776–778.
- Пипоян С.Х., Киракосян Л.А., Туниев С.Б. Особенности изменчивости морфометрических признаков сига *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758) (Actinopterygii: Coregonidae) оз. Севан // Тр. Зоологического института РАН. 2012. Т. 316, № 3. С. 254–265.
- Поддубный А.Г., Малинин Л.К. Миграции рыб во внутренних водоемах. М.: Агропромиздат, 1988. 224 с.
- Подушка С.Б. О причинах вспышки численности серебряного карася // Научно-технический бюллетень лаборатории ихтиологии ИНЭНКО. 2004. № 8. С. 5–15.

- Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: "Пищевая промышленность", 1966. 376 с.
- Протасов А.А. Жизнь в гидросфере. Очерки по общей гидробиологии. Киев: Академперіодика, 2011. 704 с.
- Протасов А.А. Концептуальные модели процессов контуризации в водных экосистемах // Гидробиол. журнал. 2013. Т. 49, № 5. С. 3–22.
- Прошкина-Лавренко А.И., Макарова И.В. Водоросли планктона Каспийского моря. Л.: Наука, 1986. 205 с.
- Пугачев О.Н. Паразиты пресноводных рыб Северной Азии (фауна, экология паразитарных сообществ, зоогеография): Автореф... докт. дисс. С.-Пб., 1999. 50 с.
- Решетников Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 301 с.
- 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 караса оз. Севан // Экологические проблемы озера Севан. Ереван, 1993. С. 67–68.
- Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 263 с.
- Рухян Р.Г. Кариология и происхождения форелей Закавказья. Ереван: Изд-во АН Армянской ССР, 1989. С. 49–57
- Рухян Р.Г., Григорян К.А. Диплоидный гиногенез у серебряного караса (*Carassius auratus gibelio* (Bloch)) оз. Севан // Биол. журн. Армении. 1999. № 2 (52). С. 145–147.
- Савваитова К.А., Дорофеева Е.А., Маркарян В.Г., Смолей А.И. Форели озера Севан. Тр. Зоологического института АН СССР. Л., 1989. Т. 204. 180 с.
- Садчиков А.П. Планктология. Курс лекций. Часть 1. Трофические и метаболические взаимоотношения. М.: МАКС Пресс, 2007. 240 с.
- Семенченко В.П. Принципы и системы биоиндикации текущих вод. Минск: Изд. Орех, 2004. 125 с.
- Сергеева В.А. Состояние и распределение зоопланктона в очагах загрязнения Ладожского бассейна // Влияние загрязнения на экосистему Ладожского озера. Сб. научн. трудов ГосНИОРХ. 1988. Вып. 285. С. 114–128.
- Сидоров Г.П., Решетников Ю.С. Лососеобразные рыбы водоемов европейского Северо-Востока. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2014. С. 56–70.
- Симонян А.А. Закономерности функционирования зоопланктона в условиях меняющейся трофности водоема (на примере оз. Севан): Автореф. дисс... докт. биол. наук. Л., 1988. 43 с.
- Симонян А.А. Зоопланктон озера Севан. Ереван: Изд-во АН Армении, 1991. 299 с.
- Симонян А.К., Рубенян А.Р. Многолетняя динамика соотношения полов серебряного караса в бассейне оз. Севан // Биол. журн. Армении. 2011. Вып. 1 (63). С. 10–13.
- Смолей А.И. Биология и запасы севанских форелей в условиях понижения уровня оз. Севан: Автореф. канд. дис. Ереван, 1968. 21 с.
- Смолей А.И., Пивазян С.А., Южакова Г.Г. Состояние рыбных запасов в период понижения уровня озера Севан и перспективы их использования // Лимнологические и ихтиологические исследования озера Севан. Тр. Севанской гидробиол. ст. Т. XX. Ереван: Изд-во АН Армянской ССР, 1985. С. 199–244.
- Снитко Л.В. Динамика массовых видов фитопланктона озера Большой Кисегач (Южный Урал) // Изв. Челяб. науч. Центра. 2006. Вып. 3 (33). С. 68–72.
- Стирина Е.В. Особенности половой структуры популяций серебряного караса водоемов Ульяновской области // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2011. № 2 (76). С. 66–70.
- Степанян Л.Г. Гидробиологические и гидрохимические исследования Ереванского участка гидроэкосистемы реки Раздан: Автореф. дисс... канд. биол. наук. Ереван, 2009. 22 с.
- Столбунова В.Н. Зоопланктоценозы прибрежных мелководий водохранилищ Верхней Волги // Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные. Рыбинск: Изд-во ОАО "Рыбинский дом печати", 2005. С. 357–373.

- Стройкина В.Г. Фитопланктон пелагиали озера Севан // Тр. Севанск. гидробиол. ст. 1952. Т. 18. С. 171–212.
- Стройкина В.Г. Питание гаммарусов в озере Севан // Тр. Севанск. гидробиол. ст. 1957. Т. 15. С. 89–107.
- Судницына Д.Н. Экология водорослей Псковской области. Учебное пособие. Псков, 2005. 892 с.
- Техно-экосистема АЭС. Гидробиология, абиотические факторы, экологические оценки / Ред. А.А. Протасов. Киев: Институт гидробиологии НАН Украины, 2010. 234 с.
- Тифенбах О.И. Численность бактерий и продукция их биомассы в воде озера Севан // Микробиология. 1982. Т. 51, №. 4. С. 664–668.
- Тихий М.И. Материалы о питании молоди форелей севанского озера // Тр. Севанской гидробиол. станции. 1940. Т. 5. С. 9–21.
- Толмачев А.И. Введение в географию растений. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1974. 244 с.
- Трифонов И.С. Экология и сукцессия озерного фитопланктона. Л.: Наука, 1990. 183 с.
- Фенева И.Ю., Будаев С.В. Оценка возможности внедрения и выживания ветвистоусых ракообразных в условиях конкуренции в мезотрофном озере Глубоком // Экология. 2006. № 3. С. 221–226.
- Фенева И.Ю., Разлуцкий В.И., Палаш А.Л. Экспериментальное изучение влияния хищничества и конкуренции на видовую структуру сообществ ветвистоусых ракообразных // Биология внутр. вод. 2007. № 3. С. 41–47.
- Фенева И.Ю., Палаш А.Л., С.В. Будаев. Влияние обилия пищи и биотических отношений на успех вселения крупных и мелких видов ветвистоусых ракообразных в экспериментальных условиях // Зоологический журн. 2010. Т. 89, № 4. С. 416–423.
- Фенева И.Ю., Разлуцкий В.И., Палаш А.Л. Влияние температуры на исход конкуренции между видами ветвистоусых ракообразных в экспериментальных условиях // Биология внутр. вод. 2011. № 1. С. 71–78.
- Фенева И.Ю., Зилитинкевич Н.С. Зависимость демографических параметров и исхода конкуренции у ветвистоусых ракообразных от температуры // Экология. 2012. № 2. С. 112–117.
- Фортунатов М.А. Форели Севанского озера conspecies *Salmo ischchan* Kessler // Тр. Севан. озерной ст. 1927. Т. 1, вып. 2. 131 с.
- Фридман Г.М. Бентос прибрежной зоны озера Севан // Тр. Севанск. гидробиол. ст. 1948. Т. 10. С. 7–39.
- Фридман Г.М. Донная фауна озера Севан // Тр. Севанск. гидробиол. ст. 1950. Т. 11. С. 7–92.
- Харитонов Н.Н. О формах серебряного карася *Carassius auratus gibelio* Bloch // Вопросы ихтиологии. 1963. Т. 3, вып. 2 (27). С. 402–406.
- Хачикян Т.Г. Современная характеристика фитопланктона рек водосборного бассейна озера Севан: Дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. Ереван, 2013. 145 с.
- Худоян А.А. Фитопланктон основных притоков озера Севан: Дисс. на соиск. учен. ст. канд. биол. наук. Ереван, 1994.
- Царенко П.М. Краткий определитель хлорококковых водорослей Украинской ССР. Киев: "Наукова думка", 1990. 208 с.
- Цибульский В.Р., Валеева Э.И. и др. Природная среда Ямала. Т. 1. Тюмень: Институт проблем освоения севера СО РАН, 1995. 168 с.
- Чекановская О.В. Водные малошетинковые черви фауны СССР. М.-Л.: АН СССР, 1962. 411 с.
- Черновский А.А. Определитель личинок комаров семейства Tendipedidae. М.: Изд-во АН СССР, 1949. 187 с.
- Черфас Н.Б. Гиногенез у рыб // Генетика и селекция рыб. Л.: Наука, 1987. С. 309–335.
- Чилингарян Л.А., Мнацаканян Б.П. Физико-географическая характеристика и климатические условия водосборного бассейна // 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. С. 7–13.

- Чилингарян Л.А., Мнацаканян Б.П., Агабабян К.А., Токмаджян Г.В. Гидрография рек и озер Армении. Спец. выпуск. Ереван, 2002. С. 196–204.
- Чугунова Н.И. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Изд-во АН СССР, 1959.
- 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 (биология и биомасса) // Тр. Севанск. гидробиол. ст. 1951. Т. 12. С. 35–91.
- Шилова А.И. Хирономиды Рыбинского водохранилища. Л: Наука, 1976. 252 с.
- Шилова А.И. Новый вид рода *Chironomus* (Diptera, Chironomidae) из озера Севан // Зоол. журн. 1983. Т. 62, вып. 2. С. 245–250.
- Шилова А.И., Зеленцов Н.И. К фауне хирономид оз. Севан (Diptera, Chironomidae) // Биология внутренних вод: Информ. бюл. СПб., 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.
- Щербина Г.Х. Изменение видового состава и структурно-функциональных характеристик макрозообентоса водных экосистем Северо-Запада России под влиянием природных и антропогенных факторов. Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. С-Пб., 2009. 49 с.
- Щербина Г.Х. Таксономический состав и сапробиологическая значимость донных макробеспозвоночных различных пресноводных экосистем Северо-Запада России // Экология и морфология беспозвоночных континентальных вод. Махачкала: Изд-во "Наука ДНЦ", 2010 а. С. 426–466.
- Щербина Г.Х. Хирономиды (Diptera, Chironomidae) озера Севан // 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 б. С. 215–223.
- Щербина Г.Х. Эколого-фаунистический обзор макробеспозвоночных оз. Севан // Вода: химия и экология. 2014. № 4. С. 78–83.
- Щербина Г.Х., Аюшсуре 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.
- Экология озера Севан в период повышения его уровня. Результаты и исследований Российско-Армянской биологической экспедиции по гидробиологическому обследованию озера Севан (Армения) (2005–2009). Махачкала: Наука ДНЦ, 2010. 347 с.
- Южакова Г.Г., Сметков 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.
- Andersson G., Berggren H., Ckonbergi G., Gelin C. Effects of planktivorous and benthivorous fish on organisms and water chemistry in eutrophic lakes // Hydrobiologia. 1978. V. 59. P. 9–15.
- Bargmann C.I. Comparative chemosensation from receptors to ecology // Nature. 2006. Vol. 444. P. 295–301.
- Barseghyan N.E., Gabrielyan B.K., Badalyan N.S. The feeding of Gegharkuni (*Salmo ischchan gegarkuni*) and Summer ishkhan (*Salmo ischchan aestivalis*) fish in lake Sevan // Biolog. Journ. Armenia. 2011. 4 (63). P. 12–16.
- Barseghyan N.E., Vardanyan T. V., Asatryan V. L., Dallakyan M. R., Badalyan N.S., Gabrielyan B.K. The size-age structure changes of Sevan trout during the period of water level rise // Proceedings of the international conference "Biological diversity and conservation problems of the fauna of the Caucasus – 2", Yerevan, 2014. P. 69–72.
- Bell R.T. Estimating production of heterotrophic bacterioplankton via incorporation of tritiated thymidine // Handbook of methods in aquatic microbial ecology / Eds Kemp P.F., Sherr B.F., Sherr E.B., Cole J.J. Boca Raton: Lewis Publ., 1993. P. 495–503.
- Benndorf J. Food web manipulation without nutrient control - a useful strategy in lake restoration // Schweiz. Z. Hydrol. 1987. V. 49. P. 237–248.

- Bertoni R., Callieri C., Corno G. The mixotrophic flagellates as key organisms from DOC to *Daphnia* in an oligotrophic alpine lake // Verh. Internat. Verein. Limnol. 2002. 28. P. 392–395.
- Biddanda B.A., Ogdahl M.L., Corner J.B. Dominance of bacterial metabolism in oligotrophic relative to eutrophic waters // Limnol. Oceanogr. 2001. V. 46. P. 58–67.
- Boshyan T.V., Hakobyan S.H. The macrozoobentos of the Argichi river as an indicator of its ecological state // Proceedings of international conference of young scientists, dedicated to the 70th Anniversary of the National Academy of Sciences of Republic of Armenia "Biodiversity and wildlife conservation ecological issues". Armenia- Tsaghkadzor, 2013. P. 64–67.
- Boersma M. The nutritional quality of P-limited algae for *Daphnia* // Limnol., Oceanogr. 2000. V. 45(5). P. 1157–1161.
- Boersma M., Kreutzer C. Life at the edge: is food quality really of minor importance at low quantities? // Ecology. 2002. V. 83 (9). P. 2552–2561.
- Borsheim K.Y., Bratbak G. Cell volume to carbon conversion factors for a bacterivorous *Monas* sp. enriched from seawater // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1987. V. 36. P. 171–175.
- Boteva S., Kenarova A., Traykov I., Bogoev V. Vertical distribution of bacterioplankton in Dolnoto Lake – Seven Rila Lakes // Biotechnol. Biotechnol. Eq. 2009. V. 23. P. 365–368.
- Brooks J.L., Dodson S.I. Predation, body size, and composition of plankton // Science. 1965. V. 150. P. 28–35.
- Burks R.L., Lodge D.M. Cued in: advances and opportunities in freshwater chemical ecology // Journal of Chemical Ecology. 2002. V. 28. P. 1901–1917.
- Burks R.L., Lodge D.M., Jeppesen E., Lauridsen T.L. Diel horizontal migration of zooplankton: costs and benefits of inhabiting the littoral // Freshwater Biology. 2002. V. 47. P. 343–365.
- Burns C.W. Crowding-induced changes in growth, reproduction and morphology of *Daphnia* // Freshwater Biol. 2000. V. 43, N 1. P. 19–29.
- Callieri C., Heinimaa S. Microbial loop in the large subalpine lakes // Mem. Ist. ital. Idrobiol. 1997. V. 56. P. 143–156.
- 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.
- Carpenter S.R., Kitchell J.A., Hodgson J.R. Cascading trophic interactions and lake productivity // Bioscience. 1985. V. 35. P. 634–639.
- Chemical Communication in Crustaceans / Thomas Breithaupt; Martin Thiel (Eds.). New York: Springer, 2010. 565 p.
- Corner J.B., Biddanda B.A. Small players, large role: microbial influence on biogeochemical processes in pelagic aquatic ecosystems // Ecosystems. 2002. V. 5. P. 105–121.
- Declerck S., De Meester L. Impact of fish predation on coexisting *Daphnia* taxa: a partial test of the temporal hybrid superiority hypothesis // Hydrobiologia. 2003. Vol. 500. P. 83–94.
- DeMott W.R., Ulati R.D.G., Siewertsen K. Effects of phosphorus-deficient diets on the carbon and phosphorus balance of *Daphnia magna* // Limnol. Oceanogr. 1998. V. 43. P. 1147–1161.
- Elser J.J. Biological stoichiometry from genes to ecosystems: ideas, plans, and realities // Int. Comp. Biol. 2002. V. 42. P. 1226–1226.
- Environmental and Health Impact of Electricity Generation — A Comparison of the Environmental Impact of Hydropower with Those of Other Generation Technologies. Paris, France: The International Energy Agency (IEA), 2002. 328 p.
- Feniova I.Yu., Palash A.L., Razlutskiy V.I., Dzialowski A.R. Effects of temperature and resource abundance on small- and large-bodied cladocerans: Community stability and species replacement // Open Journal of Ecology. 2013. V. 3. N 2. P. 164–171.
- Ferrante J.G. The role of zooplankton in the intrabiocoenotic phosphorus cycle and factors affecting phosphorus excretion in a lake // Hydrobiologia. 1976. V. 49. N 3. P. 203–214.
- Frost P.C., Ebert D., Larson J.H., Marcus M.A., Wagner N.D., Zalewski A. Transgenerational effects of poor elemental food quality on *Daphnia magna* // Oecologia. 2010. V. 162. P. 865–872.
- Gabrielyan B.K., Khosrovyan A.M. Stock and Fishery Dynamics of *Coregonus lavaretus* changing ecological conditions of Lake Sevan, Armenia EIFAC // Journal of Ecohydrology & Hydrobiology. 2004. N 4. P. 229–235.

- Gliwicz Z.M. Effect of zooplankton grazing on photosynthetic activity and composition of phytoplankton // Verh. Int. Ver. Theoret. Angew. Limnol. Bd. 19, Part 2. Stuttgart, 1975. P. 1490–1497.
- Gliwicz Z.M. Food size selection and seasonal succession of filter feeding zooplankton in eutrophic lake // Ekol. pol. 1977. V. 25, N 2. P. 179–225.
- Gliwicz Z.M. On the different nature of top-down and bottom-up effects in pelagic food webs // Freshwater Biology. 2002. V. 47. P. 2296–2312.
- Gliwicz Z.M. Between hazards of starvation and risk of predation. Oldendorf/Luhe: International Ecology Institute, 2003. 379 p.
- Gophen M. Ecological Devastation in Lake Victoria: Part B: Plankton and Fish Communities // Open Journal of Ecology. 2015. V. 5. P. 315–325.
- Hinder B., Baur I., Hanselmann K., Schanz F. Microbial food web in an oligotrophic high mountain lake (Jori Lake III, Switzerland) // J. Limnol. 1999. V. 58. N 2. P. 162–168.
- Hrbáček J. Species composition and the amount of zooplankton in relation to the fish stock // Rozpr. Cesk. Akad. 1962. Ved 72 (10). 116 p.
- Hrbáček J., Dvorakova M., Korinek V., Prochazkova L. Demonstration of the effect of the fish stock on the species composition of zooplankton and the intensity of metabolism of the whole plankton assemblage // Verh. Int. Ver. Theoret. Angew. Limnol. 1961. V. 14. P. 192–195.
- Hovsepian A.A., Khachikyan T.G., Hambaryan L.R., Martirosyan A.E. Qualitative structural features of phytoplankton community in the Lake Sevan and its catchment basin // Annals of Agrarian science. 2013. Vol. 11, N 1. P. 80–85.
- Hovsepian A.A., Khachikyan T.G., Hambaryan L.R. Influence of Lake Sevan catchment basin phytoplankton community structure on the same of the lake // AASSA Regional Workshop proceedings „Sustainable management of water resources and conservation of mountain lake ecosystems of Asian countries”, Yerevan, Armenia, 25–29 June 2014. P. 102–112.
- <https://hydrobiologist.wordpress.com/tag/acanthocyclops-vernalis/>
- Jenderedjian K. Population dynamics of *Potamothenis alatus paravanicus* Poddubnaya and Pataridze (Tubificidae) in different areas of Lake Sevan // Hydrobiologia. 1994 a. V. 278. P. 281–286.
- 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 b. V. 278. P. 287–290.
- Jenderedjian K. Energy budget of Oligochaeta and its relationship with the primary production of Lake Sevan, Armenia // Hydrobiologia. 1996. V. 334. P. 133–140.
- Jenderedjian K. Mechanisms of qualitative and quantitative development of zooplankton and zoobenthos in two major lakes in Armenia. NEF Newsletter No14, March 2005. P. 15–16.
- Jenderedjian K., Hakobyan S., Stapanian M.A. Trends in benthic macroinvertebrate community biomass and energy budgets in Lake Sevan, 1928–2004 // Environmental Monitoring and Assessment. November 2012. Vol. 184, Issue 11. P. 6647–6671.
- Jesus T., Formigo N., Santos P., Tavares G.R. Impact evaluation of the Vila Vicosa small hydroelectric power plant (Portugal) on the water quality and on the dynamics of the benthic macroinvertebrate communities of the Ardena river // Limnetica. 2004. 23(3–4). P. 241–256.
- Jonasson P.M., Thorhauge F. Life cycle of *Potamothenis hammoniensis* (Tubificidae) in the profundal of an eutrophic lake // Oikos. 1972. V. 23, N 2. P. 151–158.
- Jonasson P.M., Thorhauge F. Population dynamics of *Potamothenis hammoniensis* in the profundal of Lake Esrom with special reference to environmental and competitive factors // Oikos. 1976. V. 27, N 2. P. 193–203.
- Jurgens K. Impact of *Daphnia* on planktonic microbial food webs – review // Mar Microb Food Webs. 1994. V. 8. P. 295–324.
- Jurgens K., Matz C. Predation as a shaping force for the phenotypic and genotypic composition of planktonic bacteria // Antoni van Leeuwenhoek. 2002. V. 81. P. 413–434.
- Karlsson J., Jonsson A., Jansson M. Bacterioplankton production in lakes along an altitude gradient in the subarctic north of Sweden // Microb. Ecol. 2001. V. 42. P. 372–382.
- Kořinek V., Fott J., Fuksa J., Lellák J., Pražáková M. Carp ponds of central Europe // Managed aquatic ecosystems / Michael R.G. (ed.). Amsterdam: Elsevier Sci. Publ., 1987. P. 29–62.

- Kotliar N.B. Application of the new keystone-species concept to prairie dogs: how well does it work? // *Conservation Biology*. 2000. Vol. 14. N 6. P. 1715–1721.
- 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.
- Lampert W. *Daphnia: development of a model organism in ecology and evolution*. Oldendorf/Luhe: International Ecology Institute, 2011. 263 p.
- Lampert W., Brendelberger H. Strategies of phenotypic low-food adaptation in *Daphnia*: Filter screens, mesh sizes, and appendage beat rates // *Limnol. Oceanogr.* 1996. V. 41(2). P. 216–223.
- Lauridsen T.L., Lodge D.M. Avoidance by *Daphnia magna* of fish and macrophytes: chemical cues and predator-mediated use of macrophyte habitat // *Limnol., Oceanogr.* 1996. V. 41. P. 794–798.
- Liboriussen L., Landkildehus F., Meerhoff M., Bramm M.E., Søndergaard M., Christoffersen K., Richardson K., Søndergaard M., Lauridsen T.L., Jeppesen E. Global warming: Design of a fowthrough shallow lake mesocosm climate experiment // *Limnol., Oceanogr. Methods*. 2005. V. 3. P. 1–9.
- Limnofauna Europaea. Stuttgart; N.Y.; Amsterdam: Gustav Fischer Verlag; Swets & Zeitlinger B.V. 1978. 532 p.
- Manual for the application of the AQEM system. A comprehensive method to assess European streams using benthic macro invertebrates, developed for the purpose of the water framework directive. 2002. 202 p.
- Murdoch W.W. Switching in general predators: experiments on predator specificity and stability of prey populations // *Ecological Monographs*. 1969. V. 39. P. 335–354.
- Murdoch W.W., Avery S., Smyth M.E.B. Switching in predatory fish // *Ecology*. 1975. V. 56. P. 1094–1105.
- Martin J.H. Phytoplankton-zooplankton relationships in Narragansett Bay. III. Seasonal changes in zooplankton excretion rates in relation to phytoplankton abundance // *Limnol. Oceanogr.* 1968. V. 13. P. 63–71.
- McCarthy V., Donohue I., Irvine K. Field evidence for stoichiometric relationships between zooplankton and N and P availability in a shallow calcareous lake // *Freshwater Biology*. 2006. V. 51. P. 1589–1604.
- Mehner T., Hülsmann S., Worischka S., Plewa M., Benndorf J. Is the midsummer decline of *Daphnia* really induced by age-0 fish predation? Comparison of fish consumption and *Daphnia* mortality and life history parameters in a biomanipulated reservoir // *Journal of Plankton Research*. 1998. V. 20. P. 1797–1811.
- Mnacakanyan B.P. Lake Sevan basin (nature, climate and water). Yerevan. Pub. "Asoghik", 2007. 189 p.
- Murayma Y., Hijikata M., Kojima K., Nakakuki M., Noda M., Kajishima T. The appearance of diploid-triploid and diploid-triploid-tetraploid mosaic individuals in polyploid fish, gimbuna (*Carassius auratus langsdorffii*) // *Experientia*. 1986. V. 42. P. 187–188.
- Norland S. The relationship between biomass and volume of bacteria // *Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology*. Boca Raton, Ann Arbor: Lewis Publishers, 1993. P. 303–308.
- Norland S. The relationship between biomass and volume of bacteria // *Handbook of methods in aquatic microbial ecology* / Eds Kemp P.F., Sherr B.F., Sherr E.B., Cole J.J. Boca Raton: Lewis Publ., 1993. P. 303–308.
- Nummi P. Simulated effects of the beaver on vegetation, invertebrates and ducks // *Ann. Zool. Fennici*, 1989. V. 26. P. 43–52.
- Omair M., Naylor B., Jude D.J., Quddus J., Beals T.F., Vanderploeg H.A. Histology of Herniations through the Body Wall and Cuticle of Zooplankton from the Laurentian Great Lakes // *Journal of Invertebrate Pathology*. 2001. V. 77. P. 108–113.
- Omair M., Vanderploeg H.A., Jude D.J., Fahnenstiel G.L. First observations of tumor-like abnormalities (exophytic lesions) on Lake Michigan Zooplankton // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1999. V. 56. P. 1711–1715.
- Onipchenko V.G. Alpine vegetation of the Teberda reserve, the Northwestern Caucasus. Zürich, 2002. 168 p.



- Pace M.L., McManus G.B., Findlay S.E.G. Plankton community structure determines the fate of bacterial production in a temperate lake // *Limnol. Oceanogr.* 1990. V. 35. P. 795–808.
- Pain R.T. A note on trophic complexity and community stability // *Amer. Natur.* 1969. Vol. 103. P. 91–93.
- Pantle R., Buck H. Die biologische Überwachung der Gewässer und die Darstellung der Ergebnisse. Gas- und Wasserfach, 1955. V. 96(18). 604 p.
- Parparov A. Some characteristics of the community of autotrophs of Lake Sevan in connection with its eutrophication // *Hydrobiologia.* 1990. V. 191. P. 15–21.
- Peters R.H. Orthophosphate turnover in central European lakes // *Memorie dell'Istituto Italiano di Idrobiologia.* 1975. V. 32. P. 297–311.
- Physical geography of Armenian SSR. Yerevan. Pub. NAS of Arm.SSR, 1971. P. 360–378.
- Porter K.G., Feig Y.S. The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora // *Limnol. Oceanogr.* 1980. V. 25. N 5. P. 943–948.
- Power M.E., Tilman D., Estes J.A., Menge B.A., Bond W.J., Scott Mills L., Dayly G., Castilla J.C., Lubcenko J., Paine R. Challenges in quest for keystones // *BioScience.* 1996. Vol. 45. N 8. P. 609–620.
- Romashovsky Yu.E., Feniova I.Yu. Competition among Cladocera: effect of different levels of food supply // *Oikos.* 1985. V. 44. P. 243–252.
- Rooney N., McCann K., Gellner G., Moore J.C. Structural asymmetry and the stability of diverse food webs // *Nature.* 2006. V. 442. P. 265–269.
- Sanders R.W. Trophic strategies among heterotrophic flagellates // *The Biology of Free – living Heterotrophic flagellates.* Oxford. 1991. P. 21–38.
- Sanders R.W., Porter K.G. Bacterivorous flagellates as food resources for the freshwater crustacean zooplankton *Daphnia ambigua* // *Limnol. Oceanogr.* 1990. V. 35. N 2. P. 188–191.
- Shapiro J., Lammara V., Lynch M. Biomanipulation: an ecosystem approach to lake restoration // *Biomanipulation: an ecosystem approach to lake restoration.* Limnology Research Centre, University of Minnesota, 1975. V. 143. P. 1–32.
- Shapiro J., Wright D.I. Lake restoration by biomanipulation // *Freshwater Biol.* 1984. V. 14. P. 371–383.
- Shurin J.B. Dispersal limitation, invasion resistance, and the structure of pond zooplankton communities // *Ecology.* 2000. Vol. 81, N 11. P. 3074–3086.
- Simek K., Hornak K., Masin M. et al. Comparing the effect of resource enrichment and grazing on a bacterioplankton community of a meso-eutrophic reservoir // *Aquat. Microb. Ecol.* 2003. V. 31. P. 123–135.
- Silva F.L., Sonia S.R., Bochini G.L., Moreira D.C. Functional feeding habits of Chironomidae larvae (Insecta, Diptera) in a lotic system from Midwestern region of São Paulo State, Brazil // *American Journal of Aquatic Sciences.* 2008. 3(2). P. 135–141.
- Sladeczek V. System of water quality from the biological point of view // *Arch. Hydrobiol. Beiheft Ergebnisse Limnol.* 1973. N 7. P. 1–218.
- Smirnov N.N. The complex of crustacean remains in sediments of Lake Sevan, Armenia // *Arthropoda Selecta.* 1999. Vol. 8(1). P. 73–77.
- 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.
- Spaak P., Fox J., Hairston N.G. Modes and mechanisms of a *Daphnia* invasion // *Proc. R. Soc. B.* 2012. V. 279. P. 2936–2944.
- Stenson J., Bohlin T., Henrikson L., Nilsson B.-I., Nyman H.G., Oscarson H.G., Larsson P. Effects of fish removal from a small lake // *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 1978. V. 20. P. 794–801.
- Sterner R.W., Hessen D.O. Algal nutrient limitation and the nutrition of aquatic herbivores // *Annual Review of Ecology and Systematic.* 1994. V. 25. P. 1–29.
- Straskrabova V., Callieri C., Carrillo P. et al. Investigations on pelagic food webs in mountain lakes – aims and methods // *J. Limnol.* 1999. V. 58. N 2. P. 77–87.

- Straskrabova V., Bertoni R., Blazo M. et al. Structure of pelagic microbial assemblages in European mountain lakes during ice-free season // *Advanc. Limnol.* 2009. V. 62. P. 19–53.
- Streble H., Krauter D. Das Leben im Wassertropfen. Stuttgart: Kosmos, 2001. 415 p.
- Streble H., Krauter D. Das Leben im Wassertropfen. Prague, 2002. 415 p.
- Urabe J., Clasen J., Sterner R.W. Phosphorus limitation of *Daphnia* growth: Is it real // *Limnol., Oceanogr.* 1997. V. 42. N 6. P. 1436–1443.
- Vanni M.J. Competition in zooplankton communities: Suppression of small species by *Daphnia pulex* // *Limnol., Oceanogr.* 1986. V. 31. P. 1039–1056.
- Vrba J., Nedoma J., Kohout L. et al. Massive occurrence of heterotrophic filaments in acidified lakes: seasonal dynamics and composition // *FEMS Microb. Ecol.* 2003. V. 46. P. 281–294.
- Vors N. Heterotrophic amoebae, flagellates and Heliozoa from the Tvärminne Area, Gulf of Finland, in 1988–1990 // *Ophelia*. 1992. V. 36. N 1. P. 1–109.
- Weers E.T., Zaret T.M. Grazing effects on nannoplankton in Gatun Lake, Panama // *Verh. Int. Ver. Theoret. Angew. Limnol.* 1975. Bd. 19. P. 1480–1483.
- Wiederholm T. Chironomidae of the Holarctic region // *Keys and diagnoses. Part. 1: Larvae.* Entomol. Scand. 1983. Suppl. 19. 451 p.
- Wiederholm T. Chironomidae of the Holarctic region // *Keys and diagnoses. Part. 2: Pupae.* Entomol. Scand. 1986. Suppl. 28. 482 p.
- Wille A., Sonntag B., Sattler B., Psenner R. Abundance, biomass and size-structure of the microbial assemblage in the high mountain lake Gossenköllesee (Tirol, Austria) during ice-free period // *J. Limnol.* 1999. V. 58. N 2. P. 117–126.
- Zollner E., Santer B., Boersma M. et al. Cascading predation effects of *Daphnia* and copepods on microbial food web components // *Freshwater Biol.* 2003. V. 48. P. 2174–2193.
- Yuhana M., Hanselmann K. Current microbiological aspects in high mountain lake research // *Biotropia*. 2006. V. 13. N 1. P. 56–67.
- Նիկողոսյան Ա.Ա., Հակոբյան Ս. Հ. Փոփոխություններ Մևանա լճի զոոպլանկտոնում ջրի մակարդակի բարձրացման պայմաններում // Հայաստանի կենսաբ. Հանդես. 2012. 3(64). է. 54–59.
- Նիկողոսյան Ա.Ա. Չոռպլանկտոնի կենսազանգվածի դինամիկան Մևանա լճում ջրի մակարդակի բարձրացման պայմաններում // Հայաստանի կենսաբ. Հանդես. 2013. 4(65). է. 53–57.

# СОДЕРЖАНИЕ

<b>ВВЕДЕНИЕ</b> (А.В. Крылов, К.Г. Джендереджян) .....	9
<b>ГЛАВА 1. МАКРОФИТЫ ОЗЕРА СЕВАН</b> (Э.В. Епремян) .....	14
<b>ГЛАВА 2. ПЛАНКТОН</b> .....	19
<b>2.1. ФИТОПЛАНКТОН</b> .....	19
2.1.1. Фитопланктон литоральной зоны и затопленных участков побережья озера Севан (А.А. Овсепян, Т.Г. Хачикян) .....	19
2.1.2. Фитопланктон пелагиали озера Севан (А.А. Овсепян, Т.Г. Хачикян) .....	39
2.1.3. Фитопланктон притоков озера Севан (Л.Р. Гамбарян, А.С. Мамян) .....	61
<b>2.2. БАКТЕРИОПЛАНКТОН ОЗЕРА СЕВАН</b> (Д.Б. Косолапов) .....	79
2.2.1. Горизонтальное распределение бактериопланктона .....	79
2.2.2. Вертикальное распределение бактериопланктона .....	82
2.2.3. Размерно-морфологическая структура бактериопланктона .....	86
2.2.4. Межгодовые колебания количественных показателей бактериопланктона .....	88
2.2.5. Сравнение Севана с другими горными озерами .....	89
<b>2.3. ГЕТЕРОТРОФНЫЕ ЖГУТИКОНОСЦЫ ОЗЕРА СЕВАН</b> (Н.Г. Косолапова) .....	93
2.3.1. Видовая структура сообщества гетеротрофных жгутиконосцев .....	93
2.3.2. Количественные характеристики гетеротрофных жгутиконосцев в литоральной зоне .....	97
2.3.3. Количественные характеристики гетеротрофных жгутиконосцев в пелагиали .....	99
2.3.4. Горизонтальное распределение гетеротрофных жгутиконосцев .....	101
2.3.5. Вертикальное распределение гетеротрофных жгутиконосцев .....	106
<b>2.4. ЗООПЛАНКТОН</b> .....	109
2.4.1. Видовое богатство зоопланктона озера Севан (А.В. Крылов, А.О. Айрапетян, А.А. Никогосян, С.Э. Болотов) .....	109
2.4.2. Количественные характеристики зоопланктона литоральной зоны и пелагиали озера Севан (А.В. Крылов, А.О. Айрапетян, А.А. Никогосян, С.Э. Болотов) .....	113
2.4.3. Горизонтальное распределение зоопланктона озера Севан (А.В. Крылов, А.О. Айрапетян, А.А. Никогосян, С.Э. Болотов) .....	136
2.4.4. Вертикальное распределение зоопланктона озера Севан (А.В. Крылов, А.О. Айрапетян, А.А. Никогосян, С.Э. Болотов) .....	150
2.4.5. Токсикозы массовых видов <i>Cladocera</i> озера Севан (А.В. Макрушин) .....	156
2.4.6. Зоопланктон притоков озера Севан (А.О. Айрапетян) .....	160

<b>ГЛАВА 3. БЕНТОС</b> .....	<b>164</b>
<b>3.1. МАКРОЗООБЕНТОС</b> .....	<b>164</b>
3.1.1. Макрозообентос литоральной зоны и затопленных участков побережья озера Севан (С.А. Акопян) .....	164
3.1.2. Распределение макрозообентоса в разных зонах озера Севан (Г.Х. Щербина) .....	173
3.1.3. Эколого-фаунистический обзор донных макробеспозвоночных озера Севан (Г.Х. Щербина) .....	181
3.1.4. Количественные характеристики и качественный состав макрозообентоса как показатели изменений величин первичной продукции озера Севан (К.Г. Джэндережджян, С.А. Акопян) .....	187
3.1.5. Оценка воздействия малых гидроэлектростанций на сообщества макрозообентоса рек бассейна озера Севан (Т.В. Бошян, Г.А. Геворгян, С.А. Акопян) .....	198
<b>3.2. МЕГАЗООБЕНТОС</b> .....	<b>204</b>
3.2.1. Динамика популяционных параметров длиннопалого рака <i>Pontastacus leptodactylus</i> Eschscholtz, 1823 в условиях повышения уровня воды (Е.Х. Гужасян, Н.С. Бадалян, А.М. Хосровян, А.А. Александян) .....	204
<b>ГЛАВА 4. РЫБЫ</b> .....	<b>207</b>
4.1. СИГ ( <i>COREGONUS LAVARETUS</i> LINNAEUS, 1758) (Ю.В. Герасимов, Э.С. Борисенко, М.И. Малин, А.Р. Рубенян, Т.В. Варданян, Н.Э. Барсегян, Н.Н. Жгарева, М.И. Базаров, Б.К. Габриелян) .....	207
4.2. СЕРЕБРЯНЫЙ КАРАСЬ ( <i>CARASSIUS AURATUS GIBELIO</i> BLOCH., 1783) (Ю.В. Герасимов, Н.Э. Барсегян, Т.В. Варданян, М.И. Малин, М.И. Базаров, Б.К. Габриелян) .....	222
4.3. ФОРЕЛЯ .....	236
4.3.1. Севанская форель ( <i>Salmo ischchan</i> Kessler, 1877) (Ю.В. Герасимов, Н.Э. Барсегян, Т.В. Варданян, М.Р. Даллакян, Б.К. Габриелян) .....	236
4.3.2. Ручьевая форель “алабах” ( <i>Salmo trutta fario</i> L., 1758) (Ю.В. Герасимов, Н.Э. Барсегян, Т.В. Варданян, М.Р. Даллакян, Б.К. Габриелян) .....	249
<b>ГЛАВА 5. ИЗМЕНЕНИЯ ЭКОСИСТЕМЫ ОЗЕРА СЕВАН И ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ ОСНОВНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ ЕГО БИОТЫ В ПЕРИОД ПОВЫШЕНИЯ УРОВНЯ ВОДЫ</b> (А.В. Крылов, А.О. Айрапетян, С.Э. Болотов, С.А. Акопян, Д.Б. Косолапов, Ю.В. Герасимов, М.И. Малин, А.В. Романенко, Б.К. Габриелян) .....	253
<b>ФОТОВКЛАДКА</b> .....	<b>273</b>
<b>ЗАКЛЮЧЕНИЕ</b> (А.В. Крылов, Ю.В. Герасимов, Б.К. Габриелян) .....	<b>297</b>
<b>SUMMARY</b> .....	<b>300</b>
<b>ՇՄՓՓՈՒՄ</b> .....	<b>302</b>
<b>СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ</b> .....	<b>305</b>

# CONTENT

<b>INTRODUCTION</b> ( <i>A.V. Krylov, K.G. Jenderedjian</i> ) .....	9
<b>CHAPTER 1. MACROPHYTES OF LAKE SEVAN</b> ( <i>H.V. Epremyan</i> ) .....	14
<b>CHAPTER 2. PLANKTON</b> .....	19
<b>2.1. PHYTOPLANKTON</b> .....	19
<b>2.1.1. Phytoplankton of littoral zone and submerged areas of Lake Sevan coast</b> ( <i>A.A. Hovsepyan, T.G. Khachikyan</i> ) .....	19
<b>2.1.2. Phytoplankton of pelagic zone of Lake Sevan</b> ( <i>A.A. Hovsepyan, T.G. Khachikyan</i> ) .....	39
<b>2.1.3. Phytoplankton of tributaries of Lake Sevan</b> ( <i>L.R. Hambaryan, A.S. Mamyan</i> ) .....	61
<b>2.2. BACTERIOPLANKTON OF LAKE SEVAN</b> ( <i>D.B. Kosolapov</i> ) .....	79
<b>2.2.1. Horizontal distribution of bacterioplankton</b> .....	79
<b>2.2.2. Vertical distribution of bacterioplankton</b> .....	82
<b>2.2.3. Size and morphological structure of bacterioplankton</b> .....	86
<b>2.2.4. Interannual fluctuations of quantitative parameters of bacterioplankton</b> .....	88
<b>2.2.5. Comparison of Lake Sevan with other mountain lakes</b> .....	89
<b>2.3. HETEROTROPHIC FLAGELLATES OF LAKE SEVAN</b> ( <i>N.G. Kosolapova</i> ) .....	93
<b>2.3.1. Species structure of heterotrophic flagellates community</b> .....	93
<b>2.3.2. Quantitative characteristics of heterotrophic flagellates in littoral zone</b> .....	97
<b>2.3.3. Quantitative characteristics of heterotrophic flagellates in pelagic zone</b> .....	99
<b>2.3.4. Horizontal distribution of heterotrophic flagellates</b> .....	101
<b>2.3.5. Vertical distribution of heterotrophic flagellates</b> .....	106
<b>2.4. ZOOPLANKTON</b> .....	109
<b>2.4.1. Species richness of zooplankton of Lake Sevan</b> ( <i>A.V. Krylov, A.H. Hayrapetyan, A.A. Nikoghosyan, S.E. Bolotov</i> ) .....	109
<b>2.4.2. Quantitative characteristics of zooplankton in the littoral zone and pelagic zone of Lake Sevan</b> ( <i>A.V. Krylov, A.H. Hayrapetyan, A.A. Nikoghosyan, S.E. Bolotov</i> ) .....	113
<b>2.4.3. Horizontal distribution of zooplankton of Lake Sevan</b> ( <i>A.V. Krylov, A.H. Hayrapetyan, A.A. Nikoghosyan, S.E. Bolotov</i> ) .....	136
<b>2.4.4. Vertical distribution of zooplankton of Lake Sevan</b> ( <i>A.V. Krylov, A.H. Hayrapetyan, A.A. Nikoghosyan, S.E. Bolotov</i> ) .....	150
<b>2.4.5. Toxicosis of mass species of Cladocera in Lake Sevan</b> ( <i>A.V. Makrushin</i> ) .....	156
<b>2.4.6. Zooplankton of tributaries of Lake Sevan</b> ( <i>A.H. Hayrapetyan</i> ) .....	160

<b>CHAPTER 3. BENTHOS</b> .....	<b>164</b>
<b>3.1. MACROZOOBENTHOS</b> .....	<b>164</b>
<b>3.1.1. Macrozoobenthos of littoral zone and submerged areas of Lake Sevan coast</b> <i>(S.H. Hakobyan)</i> .....	<b>164</b>
<b>3.1.2. Distribution of macrozoobenthos in different zones of Lake Sevan</b> <i>(G.Kh. Sherbina)</i> .....	<b>173</b>
<b>3.1.3. Ecological and faunistic review of benthic macroinvertebrates of Lake Sevan</b> <i>(G.Kh. Sherbina)</i> .....	<b>181</b>
<b>3.1.4. Quantitative characteristics and qualitative composition of macrozoobenthos as the indicators of changes of the primary production values in Lake Sevan</b> <i>(K.G. Jenderedjian, S.H. Hakobyan)</i> .....	<b>187</b>
<b>3.1.5. Assessment of the impact of small hydropower plants on the macrozoobenthos communities of the rivers of Lake Sevan basin</b> <i>(T.V. Boshyan, G.A. Gevorgyan, S.H. Hakobyan)</i> .....	<b>198</b>
<b>3.2. MEGAZOOBENTHOS</b> .....	<b>204</b>
<b>3.2.1. Dynamics of population parameters of long - clawed crayfish <i>Pontastacus leptodactylus</i> Eschscholtz, 1823 under the conditions of water level rise</b> <i>(E.Kh. Ghukasyan, N.S. Badalyan, A.M. Khosrovyan, H.A. Aleksanyan)</i> .....	<b>204</b>
<b>CHAPTER 4. FISH</b> .....	<b>207</b>
<b>4.1. WHITEFISH (<i>COREGONUS LAVARETUS</i> LINNAEUS, 1758)</b> <i>(Yu.V. Gerasimov, E.S. Borisenko, M.I. Malin, A.R. Rubenyan, N.N. Zhigareva, M.I. Bazarov, B.K. Gabrielyan)</i> .....	<b>207</b>
<b>4.2. CRUCIAN CARP (<i>CARASSIUS AURATUS GIBELIO</i> BLOCH., 1783)</b> <i>(Yu.V. Gerasimov, N.E. Barseghyan, T.V. Vardanyan, M.I. Malin, M.I. Bazarov, B.K. Gabrielyan)</i> .....	<b>222</b>
<b>4.3. TROUT</b> .....	<b>236</b>
<b>4.3.1. Sevan trout (<i>Salmo ischchan</i> Kessler, 1877)</b> <i>(Yu.V. Gerasimov, N.E. Barseghyan, T.V. Vardanyan, M.R. Dallakyan, B.K. Gabrielyan)</i> .....	<b>236</b>
<b>4.3.2. Brown trout “alabakh” (<i>Salmo trutta fario</i> L., 1758)</b> <i>(Yu.V. Gerasimov, N.E. Barseghyan, T.V. Vardanyan, M.R. Dallakyan, B.K. Gabrielyan)</i> .....	<b>249</b>
<b>CHAPTER 5. CHANGES OF LAKE SEVAN ECOSYSTEM AND THE FEATURES OF STRUCTURE OF THE MAIN ELEMENTS OF ITS BIOTA DURING THE PERIOD OF WATER LEVEL RISE</b> <i>(A.V. Krylov, A.H. Hayrapetyan, S.E. Bolotov, S.H. Hakobyan, D.B. Kosolapov, Yu.V. Gerasimov, M.I. Malin, A.V. Romanenko, B.K. Gabrielyan)</i> .....	<b>253</b>
<b>PHOTOS</b> .....	<b>273</b>
<b>ЗАКЛЮЧЕНИЕ</b> <i>(A.B. Крылов, Ю.В. Герасимов, Б.К. Габриелян)</i> .....	<b>297</b>
<b>SUMMARY</b> <i>(A.V. Krylov, Yu.V. Gerasimov, B.K. Gabrielyan)</i> .....	<b>300</b>
<b>ԱՄՓՈՓՈՒՄ</b> <i>(Ա.Վ. Կրիլով, Յու.Վ. Գերասիմով, Բ.Կ. Գաբրիելյան)</i> .....	<b>302</b>
<b>REFERENCES</b> .....	<b>305</b>

Крылов А.В., Айрапетян А.О., Акопян С.А., Алексанян А.А., Бадалян Н.С., Базаров М.И., Барсегян Н.Э., Болотов С.Э., Борисенко Э.С., Бошян Т.В., Варданян Т.В., Габриелян Б.К., Гамбарян Л.Р., Геворгян Г.А., Герасимов Ю.В., Гукасян Е.Х., Даллакян М.Р., Джендереджян К.Г., Епремян Э.В., Жгарева Н.Н., Косолапов Д.Б., Косолапова Н.Г., Макрушин А.В., Малин М.И., Мамян А.С., Никогосян А.А., Овсепян А.А., Романенко А.В., Рубснян А.Р., Хачикян Т.Г., Хосровян А.М., Щербина Г.Х.

# **ОЗЕРО СЕВАН**

## **ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ В ПЕРИОД ИЗМЕНЕНИЯ УРОВНЯ ВОДЫ**

Подписано в печать 04.07.16. Формат 70×108 1/16.  
Усл. печ. л. 58. Заказ № 16175. Тираж 300 экз.

Отпечатано в типографии ООО "Филигрань"  
150049, г. Ярославль, ул. Свободы, 91.  
pechataet@bk.ru