

ЗООПЛАНКТОН, ЗООБЕНТОС,
ЗООПЕРИФИТОН

УДК 574.583(285.2):591

МЕЖГОДОВЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ
И СТРУКТУРЫ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЛИТОРАЛЬНОЙ ЗОНЫ
И ПЕЛАГИАЛИ оз. СЕВАН (АРМЕНИЯ) ПРИ КОЛЕБАНИЯХ
МЕТЕОРОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ И БИОМАССЫ РЫБ.
I. ЛЕТНИЙ ЗООПЛАНКТОН

© 2019 г. А. В. Крылов^{1, *}, А. О. Айрапетян², А. И. Цветков¹, Ю. В. Герасимов¹,
М. И. Малин¹, Б. К. Габриелян²

¹Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., 152742 Россия

²Институт гидроэкологии и ихтиологии Национальной академии наук Республики Армения,
ул. Паруйра Севака, 7, Ереван, 0014 Армения

*e-mail: krylov@ibiw.yaroslavl.ru

Поступила в редакцию 25.05.2018 г.

После доработки 12.11.2018 г.

Принята к публикации 24.12.2018 г.

На основе анализа межгодовых изменений летнего зоопланктона литоральной зоны и пелагиали оз. Севан показана связь его количественных характеристик с уровнем режимом, количеством атмосферных осадков, среднемесячной с апреля по июль температурой воздуха и ихтиомассой. Колебания уровня воды положительно коррелируют с количеством атмосферных осадков. При повышении уровня выявлен эффект “разбавления”, косвенно свидетельствующий, что количество накопленных биогенных веществ в водоеме превышает таковое, поступающих с водосбора. Положительное влияние на большинство показателей зоопланктона оказывало повышение среднемесячной температуры воздуха в период с апреля по июль, а также увеличение биомассы серебряного караса на фоне снижения биомассы сига. Наиболее богатое сообщество зоопланктона формировалось в условиях сочетания низкой биомассы сига, высокой температуры воздуха и минимального подъема уровня воды. Однако ведущий фактор, определяющий состояние зоопланктона оз. Севан, — контроль со стороны планктофагов. Об этом свидетельствует значительное сокращение количественных показателей планктонных беспозвоночных за счет ракообразных при повышении биомассы сига и снижении биомассы серебряного караса в годы с разными температурным и уровнем режимами.

Ключевые слова: озеро Севан, зоопланктон, уровень воды, температура воздуха, атмосферные осадки, ихтиомасса

DOI: 10.1134/S0320965219040089

ВВЕДЕНИЕ

В последние полтора десятилетия зафиксирована значительная трансформация экосистемы высокогорного оз. Севан (Армения) [13, 14]. В первую очередь она связана с плановым повышением уровня воды, а также колебаниями плотности рыб [13, 14]. Глубокие изменения наблюдались в зоопланктоне — появились и достигли массового развития два новых для озера вида ветвистоусых ракообразных *Diaphanosoma lacustris* Kořinek (с 2005 г.) [16] и *Daphnia (Stenodaphnia) magna* Straus (с 2011 г.) [13]. Они оказали существенное влияние на структуру планктонных бактерий, водорослей, простейших, зоопланктона и экологическое состояние водоема [13]. Прове-

денные ранее исследования позволили высказать гипотезу, что при увеличении плотности рыб за счет сига *Coregonus lavaretus* Linnaeus в планктонном сообществе сократится количество и биомасса зоопланктона из-за Cladocera, которые играют ведущую роль в биологическом самоочищении вод, регенерации биогенных веществ и как кормовые объекты рыб, в частности сига.

Есть еще один важный аспект. Как правило, поиск возможных причин изменений структуры сообществ сводится к анализу влияния весьма ограниченного количества факторов, либо фактора, априори играющего ключевую роль. Но даже при наличии такого фактора необходимо оценивать влияние прочих. В частности, основной пресс на зоопланктон оз. Севан со стороны рыб-

ного населения наиболее ярко выражен в пелагиали, месте обитания сига, в районе которого преобладают планктонные беспозвоночные [13]. В литоральной зоне, где доминируют серебряный карась (*Carassius auratus gibelio* Bloch.) и амурский чебачок (*Pseudorasbora parva* (Temminck et Schlegel)), влияние рыб может быть выражено слабее и ведущее значение могут иметь другие факторы. Среди них большую роль для сообществ гидробионтов играет поступление органических и биогенных веществ с водосбора, связанное с количеством атмосферных осадков [2, 4, 5] и температурный режим. Без их учета невозможен точный прогноз состояния экосистемы водоема при разных сценариях изменений природных и антропогенных факторов.

Цель работы — выявить факторы, влияющие на межгодовые изменения структуры летнего зоопланктона литоральной зоны и пелагиали оз. Севан в условиях колебаний плотности рыбного населения и метеорологических условий.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Зоопланктон собирали на 30–40 станциях литоральной зоны (глубина 0.5–10 м) и пелагиали (>15 м) Большого и Малого Севана в июле 2007, 2013, 2014, 2016 и 2017 гг. На глубинах ≤1 м пробы отбирали ведром, процеживая 40–50 л воды через сеть с ячейей 64 мкм, в остальных случаях — сетью Джели с ячейей 64 мкм, протягивая ее от дна до поверхности. Пробы фиксировали 4%-ным формалином, камеральную обработку проводили по стандартной методике [9], биомассу рассчитывали с учетом размеров организмов [1]. Для анализа изменений метеорологических условий использовали данные в открытом доступе (<http://armstatbank.am>). Прозрачность воды определяли диском Секки, ихтиомассу — эхолокационным методом [13]. Статистический анализ включал проверку нормальности распределения по критерию Колмогорова–Смирнова, достоверность различий оценивали с помощью однофакторного дисперсионного анализа ($p < 0.05$, ANOVA), для определения связей характеристик беспозвоночных с факторами среды использовали коэффициент корреляции Пирсона ($p < 0.05$).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Максимальная температура воздуха в июле отмечена в 2014 и 2017 гг., минимальная — в 2007 г., в среднем за период с апреля по июль — максимальная в 2014, минимальная — в 2007 г. (табл. 1). В 2007 г. зарегистрировано наибольшее отклонение от нормы в сторону уменьшения температуры, в 2014 г. — в сторону увеличения. Максимальная сумма осадков в июле была в 2007 г., минимальная — в 2017 г., в период с апреля по июль —

2007 и 2014 гг. соответственно (табл. 1). В эти годы отмечены также наибольшие отклонения от нормы соответственно в сторону увеличения и уменьшения количества осадков. Уровень воды за период изучения увеличился на 2.2 м (табл. 2), причем в 2007 г. и 2016 г. по сравнению с предыдущим годом он повысился на 0.18 и 0.27 м соответственно, в 2014 г. — всего на 0.07 м, а в 2013 г. и 2017 г. уменьшился на 0.03 и 0.04 м. В июле 2007 г. прозрачность воды была в среднем 6.0 ± 0.3 м, в 2013 г. она увеличилась до 10.6 ± 0.5 м, в 2014 г. — до 13.1 ± 0.8 м, однако в 2016 г. и 2017 г. снизилась до 9.2 ± 0.4 и 9.5 ± 0.5 м соответственно.

Минимальная ихтиомасса в озере отмечена в 2007 г., когда доли сига и серебряного карася различались незначительно (табл. 2). В 2013 и 2014 гг. биомасса рыб стала больше в среднем в 2.3 раза, однако ее основу составлял карась (~75%) [13]. Биомасса сига (основного потребителя зоопланктона) в это время оставалась почти без изменений, а в 2016 и 2017 гг. увеличилась в среднем в 3.9 раза и превысила биомассу карася в 7.9 раза.

Литоральная зона. Среднее количество видов зоопланктеров в пробе было максимальным в июле 2013 г. и значимо превышало таковое величины в 2007, 2016 и 2017 гг. за счет Rotifera и Cladocera, количество видов Copepoda и Cladocera в 2007 г. было достоверно ниже, чем в последующие годы (табл. 3). Наибольшая численность и биомасса зоопланктона, включая все таксономические группы, зарегистрированы в июле 2014 г., причем максимальные различия наблюдались при сравнении с 2007 и 2017 гг., минимальные — с 2013 г. (табл. 3). Основу численности составляли Copepoda, доля которых в течение периода изучения возрастала, лишь в 2007 г. преобладали Rotifera (табл. 3). Максимальная доля Cladocera в общей численности и биомассе отмечена в 2013, 2014 и 2016 гг. В 2007 и 2017 гг. основу биомассы составляли Copepoda, максимальная доля Rotifera была в 2007 и 2014 гг. (в 2014 г. она была относительно высокой, но не максимальной). Различия в количественной представленности зоопланктона в большей степени определялась тремя видами Cladocera — *Daphnia (Daphnia) longispina* Leydig., *D. (Stenodaphnia) magna* и *Diaphanosoma lacustris*. Их максимальные численность и биомасса зарегистрированы в 2014 г., наиболее значимо они превышали таковые 2007 и 2017 гг. (табл. 4). Максимальные величины индекса Шеннона были в 2016 и 2017 гг. (табл. 3).

Пелагиаль. Минимальное среднее число видов зоопланктона в пробе отмечено в 2007 г. за счет сравнительно малого количества таксонов веслоногих и ветвистоусых ракообразных (табл. 5). Достоверных межгодовых различий в общей численности зоопланктона не обнаружено, хотя в 2016 и 2017 г. она была в среднем в 6.2 раза мень-

Таблица 1. Среднемесячная температура воздуха и сумма осадков в период исследования

Месяц	2007 г.		2013 г.		2014 г.		2016 г.		2017 г.	
Температура воздуха, °С										
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
I	-7.9	-1.1	-5.1	1.7	-5.2	1.6	-5.6	1.2	-6.5	0.3
II	-5.5	0.3	-2.4	3.4	-4.4	1.4	-0.9	4.9	-7.2	-1.4
III	-1.9	-0.5	0.8	2.2	2.1	3.5	1.7	3.1	-0.7	0.7
IV	1.2	-3.7	6.4	1.5	6.5	1.6	6.6	1.7	4.4	-0.5
V	10.9	1.3	10.3	0.7	11.9	2.3	10.3	0.7	9.6	0
VI	14.6	1.2	14.1	0.7	14.8	1.4	14.1	0.7	14	0.6
VII	16.7	-0.4	16.9	-0.2	18.1	1.0	17.2	0.1	18.1	1.0
Средняя за IV–VII	10.9	-0.4	11.9	0.7	12.8	1.6	12.1	0.8	11.5	0.3
Атмосферные осадки, мм										
	1*	2	1*	2	1*	2	1*	2	1*	2
I	36.5	1.5	56.9	21.9	40.2	5.2	75.3	40.3	12.0	23.0*
II	24.4	-16.6	37.2	-3.8	8.1	-32.9	32.4	-8.6	6.5	-34.5
III	60.1	8.1	54.7	2.7	54.4	2.4	50.0	-2.0	26.0	-26.0
IV	114.2	43.2	48.7	-22.3	49.6	-21.4	38.9	-32.1	44.0	-27.0
V	52.3	-35.7	102.4	14.4	90.8	2.8	80.0	-8.0	181.0	93.0
VI	68.5	-2.5	59.6	-11.4	65.6	-5.4	90.8	19.8	58.0	-13.0
VII	70.9	26.9	44.2	0.2	43.9	-0.1	69.8	25.8	43.0	-1.0
Сумма за IV–VII	305.9	31.9	254.9	-19.1	249.9	-24.1	279.5	5.5	326.0	52.0

Примечание. 1 – среднемесячная температура воздуха; 1* – сумма осадков, 2 – отклонение от среднемноголетней нормы.

Таблица 2. Изменения уровня воды и ихтиомассы в оз. Севан

Год	Уровень воды, м	Разница уровня воды с предыдущим годом, м	Ихтиомасса, т		
			карась	сиг	общая
2007	1898.25	0.07	108	127	235
2013	1900.10	-0.03	394	122	516
2014	1900.17	0.07	425	135	560
2016	1900.46	0.27	98	450	548
2017	1900.42	-0.04	47	554	601

ше, чем в другие годы (табл. 5). Зарегистрированы статистически значимые различия плотности отдельных таксономических групп, причем, наименьшей их численностью отличались 2016 и 2017 гг. Основу численности во все годы составляли *Copepoda*, в 2014 г. максимального относительного обилия достигали *Rotifera* и *Copepoda*, доля последних была достоверно ниже в 2017 г. (табл. 5). В 2016 и 2017 гг. обнаружено статистически значимое сокращение общей биомассы. Основные изменения биомассы были зарегистрированы у *Cladocera*, биомасса которых достигала максимальных величин в 2013 и 2014 гг. (табл. 5). Это связано с представленностью *Daphnia magna*, в массе развивавшейся наряду с нативным видом *Cladocera* –

D. Longispina – благодаря чему биомасса *Cladocera* достоверно превышала значения 2007 г. (табл. 6). В 2016 и 2017 гг. наблюдалось значительное снижение биомассы трех основных видов *Cladocera*. Наибольшая биомасса *Rotifera* зарегистрирована в 2014 г., *Copepoda* – в 2007 г. Основу биомассы составляли *Cladocera*, причем в 2007 г. их доля была достоверно ниже, чем в 2013, 2014 и 2016 гг., а в 2016 и 2017 гг. ниже, чем в 2013 и 2014 гг. (табл. 5). Максимальная доля коловраток в общей биомассе наблюдалась в 2014 г., веслоногих ракообразных – в 2007, 2016 и 2017 гг. Наибольшая величина индекса Шеннона, достоверно превышающая значения в 2007, 2013 и 2017 гг., зарегистрирована в 2014 г., кро-

Таблица 3. Число видов (S), численность (N), индекс Шеннона, рассчитанный по численности (H_N , бит/экз.), и биомасса (B) зоопланктона в литоральной зоне оз. Севан

Группа	2007 ¹ г.	2013 ² г.	2014 ³ г.	2016 ⁴ г.	2017 ⁵ г.	F	p
S							
Rotifera	$2.6 \pm 0.6^{*,2}$	$3.9 \pm 0.4^{*,4,5}$	$3.4 \pm 0.4^{*,5}$	2.3 ± 0.5	1.6 ± 0.3	4.28	0.006
Copepoda	$1.4 \pm 0.2^{*,2-5}$	$4.4 \pm 0.5^{*,3}$	$3.2 \pm 0.4^{*,4,5}$	4.6 ± 0.4	4.6 ± 0.4	9.31	0.000
Cladocera	$1.0 \pm 0.3^{*,2-5}$	3.0 ± 0.1	2.8 ± 0.4	2.3 ± 0.2	2.3 ± 0.4	5.12	0.002
Всего	$5.0 \pm 0.7^{*,2-5}$	$11.3 \pm 0.5^{*,3-5}$	9.4 ± 0.9	9.1 ± 0.6	8.5 ± 0.6	10.02	0.000
N							
Rotifera	$\frac{1.1 \pm 0.5^{*,3}}{63.5 \pm 9.9^{*,2-5}}$	$\frac{7.9 \pm 3.6^{*,3}}{10.8 \pm 3.6}$	$\frac{21.5 \pm 8.1^{*,4,5}}{16.4 \pm 4.7}$	$\frac{1.8 \pm 0.6}{9.3 \pm 2.1}$	$\frac{0.9 \pm 0.3}{6.3 \pm 1.7}$	3.66	0.013
Copepoda	$\frac{4.6 \pm 4.4^{*,2,3}}{28.1 \pm 9.0^{*,2-5}}$	$\frac{47.3 \pm 10.9}{63.8 \pm 4.5}$	$\frac{75.3 \pm 22.2^{*,4,5}}{62.3 \pm 7.1}$	$\frac{14.0 \pm 3.7}{70.3 \pm 7.4}$	$\frac{10.7 \pm 3.5}{81.5 \pm 6.8}$	5.20	0.002
Cladocera	$\frac{1.0 \pm 0.8^{*,3}}{8.4 \pm 2.9}$	$\frac{23.9 \pm 12.2}{25.3 \pm 5.9}$	$\frac{44.9 \pm 21.0^{*,4,5}}{21.3 \pm 7.0}$	$\frac{3.7 \pm 1.2}{20.4 \pm 6.2}$	$\frac{1.6 \pm 1.0}{12.2 \pm 6.5}$	2.29	0.078
Общая	$6.6 \pm 5.6^{*,2,3}$	79.1 ± 20.2	$141.7 \pm 39.4^{*,4,5}$	19.6 ± 4.0	13.1 ± 3.7	6.17	0.001
H_N							
	$1.13 \pm 0.15^{*,4,5}$	$1.11 \pm 0.33^{*,3-5}$	1.81 ± 0.25	2.23 ± 0.19	2.02 ± 0.20	3.78	0.011
B							
Rotifera	$\frac{0.0011 \pm 0.0004}{14.1 \pm 4.5^{*,2,4,5}}$	$\frac{0.0182 \pm 0.0093}{0.5 \pm 0.3}$	$\frac{0.1389 \pm 0.0903^{*,5}}{10.9 \pm 7.3}$	$\frac{0.0016 \pm 0.0005}{0.1 \pm 0.0}$	$\frac{0.0006 \pm 0.0003}{0.1 \pm 0.0}$	1.69	0.172
Copepoda	$\frac{0.451 \pm 0.449}{54.5 \pm 12.2^{*,2}}$	$\frac{0.714 \pm 0.254}{22.4 \pm 8.7}$	$\frac{1.006 \pm 0.287}{26.5 \pm 9.2}$	$\frac{0.364 \pm 0.073}{28.8 \pm 10.0}$	$\frac{0.355 \pm 0.132}{50.5 \pm 11.9}$	1.13	0.357
Cladocera	$\frac{0.152 \pm 0.135^{*,3}}{31.4 \pm 15.0^{*,2,4}}$	$\frac{6.525 \pm 3.215}{77.1 \pm 9.0}$	$\frac{15.477 \pm 6.064^{*,4,5}}{62.6 \pm 12.0}$	$\frac{1.853 \pm 0.743}{71.2 \pm 10.0}$	$\frac{0.619 \pm 0.334}{49.5 \pm 11.9}$	3.22	0.023
Общая	$0.604 \pm 0.584^{*,3}$	7.257 ± 3.218	$16.622 \pm 6.195^{*,4,5}$	2.219 ± 0.778	0.974 ± 0.339	3.43	0.017

Примечание. Здесь и в табл. 4–6 над чертой – численность (тыс. экз./м³) или биомасса (г/м³), под чертой – доля (%) в общей численности или в общей биомассе. Полужирным шрифтом выделены достоверные различия. F – критерий Фишера и p – уровень достоверности.

* Достоверные различия с данными, полученными в год, указанный в надстрочном индексе.

ме того, в 2016 и 2017 гг. она была значимо выше, чем в 2007 и 2013 гг.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные результаты показали значительные межгодовые колебания в структуре и количественных характеристиках зоопланктона. Опосредованное и прямое влияние на них оказывало множество факторов, однако авторы смогли проанализировать воздействие только некоторых из них: уровня воды, температуры воздуха, количества атмосферных осадков и рыб.

Изменения уровня воды коррелировало с количеством атмосферных осадков ($r = 0.79$). Для литоральной зоны определена корреляционная связь уровня воды с рядом показателей зоопланктона: общим количеством видов ($r = -0.39$) и коловра-

ток ($r = -0.57$), численностью Rotifera ($r = -0.34$) и Copepoda ($r = -0.46$), общей численностью и биомассой ($r = -0.47$ и -0.34 соответственно) зоопланктона, численностью и биомассой *Diaphanosoma lacustris* ($r = -0.36$ и -0.36), а также величиной индекса Шеннона ($r = 0.43$). Для пелагиали корреляционные связи уровня воды обнаружены с большим числом показателей зоопланктона: количеством видов Rotifera ($r = -0.33$) и Cladocera ($r = -0.65$), численностью и биомассой Rotifera ($r = -0.47$ и -0.36 соответственно), Cladocera ($r = -0.56$ и -0.65), *Daphnia longispina* ($r = -0.56$ и -0.66), *Diaphanosoma lacustris* ($r = -0.44$ и -0.42), *Daphnia magna* ($r = -0.31$ и -0.48), всего зоопланктона ($r = -0.65$ и -0.64), численностью Copepoda ($r = -0.67$) и индексом Шеннона ($r = 0.51$).

Следовательно, при повышении уровня воды, определенную роль в котором играло увеличение

Таблица 4. Численность (*N*) и биомасса (*B*) основных видов Cladocera в литоральной зоне оз. Севан

Вид	2007 ¹ г.	2013 ² г.	2014 ³ г.	2016 ⁴ г.	2017 ⁵ г.	<i>F</i>	<i>p</i>
	<i>N</i> , экз./м ³						
<i>Daphnia longispina</i>	878.5 ± 774.7 5.6 ± 3.3	21578.7 ± 12370.9 21.7 ± 6.3	35866.6 ± 20537.8 14.7 ± 6.4	2849.9 ± 1064.3 16.5 ± 6.2	1010.1 ± 1008.6 5.4 ± 5.4	1.56 1.44	0.204 0.239
<i>Diaphanosoma lacustris</i>	$64.3 \pm 64.3^{*,3}$ $0.2 \pm 0.2^{*,3}$	$1986.1 \pm 663.5^{*,3}$ 3.1 ± 0.8	$6320.9 \pm 2448.9^{*,4,5}$ $5.3 \pm 2.0^{*,4,5}$	0.0 ± 0.0 0.0 ± 0.0	23.1 ± 14.5 0.2 ± 0.1	4.34 4.30	0.006 0.006
<i>Daphnia magna</i>	0.0 ± 0.0 0.0 ± 0.0	$260.4 \pm 92.9^{*,3}$ $0.4 \pm 0.1^{*,4,5}$	$2415.8 \pm 1286.3^{*,5}$ $1.1 \pm 0.5^{*,4}$	818.1 ± 417.4 3.5 ± 1.7	326.2 ± 134.7 2.6 ± 0.8	2.06 3.34	0.106 0.020
	<i>B</i> , г/м ³						
<i>D. longispina</i>	0.1494 ± 0.1317 28.0 ± 15.6	$5.2779 \pm 3.2152^{*,5}$ 47.1 ± 12.4	$8.5389 \pm 4.4373^{*,5}$ 30.4 ± 9.5	0.7720 ± 0.3270 33.2 ± 13.8	0.2929 ± 0.2925 9.9 ± 9.8	1.70 1.27	0.171 0.299
<i>D. lacustris</i>	$0.0029 \pm 0.0029^{*,3}$ $0.1 \pm 0.1^{*,3}$	0.1006 ± 0.0358 2.1 ± 0.7	$0.2352 \pm 0.1024^{*,4,5}$ $4.1 \pm 2.5^{*,4,5}$	0.0000 ± 0.0000 0.0 ± 0.0	0.0013 ± 0.0008 0.2 ± 0.2	3.33 1.84	0.020 0.141
<i>D. magna</i>	0.0000 ± 0.0000 0.0 ± 0.0	$1.1465 \pm 0.4604^{*,3}$ 27.8 ± 9.0	$6.7013 \pm 3.1709^{*,4,5}$ 28.1 ± 8.8	1.0788 ± 0.6499 30.1 ± 12.3	0.3862 ± 0.1664 31.6 ± 10.7	2.65 1.73	0.049 0.164

атмосферных осадков, количественные характеристики зоопланктона снижались, хотя, по данным работ [2, 4, 5, 8], в ряде других водоемов численность и биомасса планктонных организмов, напротив, возрастали. Показано [4, 5], что направление изменения зоопланктона связано с соотношением биогенных элементов в самом водоеме и поступившими с водосбора: при меньшем количестве первых по сравнению со вторыми между уровнем воды в озерах и количественными характеристиками сообществ отмечается прямая положительная корреляция. В ранее проведенных исследованиях отмечен значительный вынос фосфора и азота с различных почв водосбора оз. Севан при увеличении количества осадков, что связано с применением удобрений в сельском хозяйстве [12]. Однако ситуация в настоящее время неизвестна. Поскольку в современных экономических реалиях масштабное применение удобрений сократилось, соответственно количество поступающих с водосбора биогенных элементов могло уменьшиться и значительно уступать количеству накопленных биогенных веществ в озере. Также затопляемые участки суши в большинстве своем характеризуются бедностью почв и наземной растительности [13]. Все это при повышении уровня воды на фоне увеличения количества атмосферных осадков привело и в литоральной зоне, и в пелагиали оз. Севан к эффекту “разбавления”, отмеченному для ряда озер Казахстана [4] или участков водохранилищ [3, 6, 7, 10, 11]. При этом возросла выравненность сообщества, что

наиболее ярко проявилось в литоральной зоне (табл. 3, 5).

К числу важнейших факторов среды относится температурный режим. К сожалению, при проведении исследований на большинстве водоемов измерения температуры воды ограничены моментом сбора проб, что вряд ли объективно отражает температурный режим водоема в текущий год. В связи с этим целесообразно анализировать изменения температуры воздуха. Для литоральной зоны выявлена положительная корреляция численности и биомассы зоопланктона ($r = 0.52$ и 0.45), Rotifera ($r = 0.47$ и 0.35), Cladocera ($r = 0.36$ и 0.44), *Diaphanosoma lacustris* ($r = 0.50$ и 0.44) и *Daphnia magna* ($r = 0.38$ и 0.44), численности Coeperoda ($r = 0.47$), а также отрицательная корреляция числа видов веслоногих ракообразных ($r = -0.41$) с величиной средней температуры воздуха с апреля по июль. В пелагиали с температурой воздуха коррелировали число видов Cladocera ($r = 0.36$), численность и биомасса всего зоопланктона ($r = 0.57$ и 0.38), веслоногих ($r = 0.54$ и 0.41) и ветвистоусых ($r = 0.59$ и 0.35) ракообразных, *Daphnia longispina* ($r = 0.59$ и 0.53), *Diaphanosoma lacustris* ($r = 0.48$ и 0.47), биомасса коловраток ($r = 0.56$), численность *Daphnia magna* ($r = 0.33$), а также индекс Шеннона ($r = 0.40$).

Значимым биотическим фактором, оказывающим влияние на структуру и количественные характеристики зоопланктона, выступал “контроль сверху”, в частности, влияние рыб. С общей ихтиомассой в литоральной зоне озера коррелиро-

Таблица 5. Число видов (S), численность (N), индекс Шеннона, рассчитанный по численности (H_N , бит/экз.) и биомасса (B) зоопланктона в пелагиали оз. Севан

Группа	2007 ¹ г.	2013 ² г.	2014 ³ г.	2016 ⁴ г.	2017 ⁵ г.	F	p
S							
Rotifera	2.7 ± 0.2	$3.5 \pm 0.6^{*,4}$	2.9 ± 0.1	2.2 ± 0.2	3.0 ± 0.4	2.14	0.0885
Сорепода	$2.3 \pm 0.1^{*,2-5}$	4.4 ± 0.4	$4.3 \pm 0.2^{*,4}$	5.0 ± 0.2	4.9 ± 0.3	28.11	0.0000
Cladocera	$1.8 \pm 0.1^{*,2-4}$	$3.2 \pm 0.1^{*,4,5}$	$2.9 \pm 0.1^{*,4,5}$	$2.3 \pm 0.1^{*,5}$	1.9 ± 0.2	19.74	0.0000
Всего	$6.8 \pm 0.4^{*,2-5}$	$11.1 \pm 0.9^{*,4}$	10.1 ± 0.3	9.5 ± 0.3	9.8 ± 0.4	12.98	0.0000
N							
Rotifera	$\frac{10.2 \pm 1.6^{*,2-5}}{13.7 \pm 2.0}$	$\frac{4.6 \pm 1.2}{9.6 \pm 2.2}$	$\frac{4.2 \pm 0.8}{5.9 \pm 1.1^{*,4}}$	$\frac{2.0 \pm 0.4}{15.4 \pm 2.4}$	$\frac{1.5 \pm 0.5}{12.0 \pm 3.7}$	6.33	0.0003
Сорепода	$\frac{45.6 \pm 7.2^{*,4,5}}{57.3 \pm 2.6^{*,2,4,5}}$	$\frac{38.4 \pm 5.3^{*,4}}{68.9 \pm 2.1^{*,5}}$	$\frac{52.8 \pm 9.7^{*,4,5}}{64.0 \pm 2.0^{*,5}}$	$\frac{9.8 \pm 2.2}{66.7 \pm 2.8^{*,5}}$	$\frac{10.6 \pm 1.8}{81.2 \pm 3.9}$	7.14	0.0001
Cladocera	$\frac{23.7 \pm 4.3^{*,2,4,5}}{29.0 \pm 2.5^{*,4,5}}$	$\frac{13.6 \pm 3.3^{*,4}}{21.5 \pm 2.7^{*,3,5}}$	$\frac{27.0 \pm 6.5^{*,4,5}}{30.1 \pm 2.2^{*,4,5}}$	$\frac{2.5 \pm 0.5}{17.9 \pm 2.8^{*,5}}$	$\frac{0.9 \pm 0.3}{6.8 \pm 1.6}$	5.57	0.0008
Общая	79.4 ± 11.3	56.6 ± 8.2	84.0 ± 16.1	14.3 ± 2.6	13.0 ± 2.0	10.44	0.0000
H_N							
	$1.55 \pm 0.08^{*,2-5}$	$1.18 \pm 0.11^{*,3-5}$	$2.75 \pm 0.07^{*,5}$	2.54 ± 0.09	2.32 ± 0.06	58.79	0.0000
B							
Rotifera	$\frac{0.005 \pm 0.001^{*,3}}{0.1 \pm 0.02^{*,3}}$	$\frac{0.005 \pm 0.002^{*,3}}{0.1 \pm 0.03^{*,3}}$	$\frac{0.023 \pm 0.007^{*,4,5}}{0.6 \pm 0.3^{*,4,5}}$	$\frac{0.002 \pm 0.0003}{0.2 \pm 0.1}$	$\frac{0.001 \pm 0.0003}{0.1 \pm 0.0}$	7.94	0.0000
Сорепода	$\frac{2.505 \pm 0.583^{*,2-5}}{38.3 \pm 3.2^{*,2-4}}$	$\frac{0.528 \pm 0.085}{7.5 \pm 2.2^{*,4,5}}$	$\frac{1.196 \pm 0.428}{15.9 \pm 4.0^{*,5}}$	$\frac{0.447 \pm 0.105}{25.0 \pm 4.1}$	$\frac{0.353 \pm 0.082}{29.6 \pm 6.2}$	7.43	0.0001
Cladocera	$\frac{3.967 \pm 0.733^{*,2-5}}{61.6 \pm 3.2^{*,2-4}}$	$\frac{9.383 \pm 2.153^{*,4,5}}{92.4 \pm 2.2^{*,4,5}}$	$\frac{8.300 \pm 1.828^{*,4,5}}{83.5 \pm 4.2^{*,5}}$	$\frac{1.853 \pm 0.423}{74.9 \pm 4.2}$	$\frac{1.049 \pm 0.383}{70.3 \pm 6.2}$	7.57	0.0001
Общая	$6.477 \pm 1.218^{*,4,5}$	$9.916 \pm 2.190^{*,4,5}$	$9.520 \pm 2.095^{*,4,5}$	2.301 ± 0.473	1.402 ± 0.429	5.82	0.0006
						7.31	0.0001
						5.19	0.0013

Примечание. Обозначения как в табл. 3.

вали только число видов ($r = 0.52$) и индекс Шеннона ($r = 0.33$). С биомассой карася обнаружены положительные связи численности ($r = 0.58$) и биомассы ($r = 0.45$) зоопланктона, Cladocera ($r = 0.41$ и 0.44 соответственно), *D. longispina* ($r = 0.36$ и 0.37) и *Diaphanosoma lacustris* ($r = 0.47$ и 0.46), численности Сорепода ($r = 0.56$) и биомассы *Daphnia magna* ($r = 0.33$). С биомассой сига получены отрицательные коэффициенты корреляции численности зоопланктона ($r = -0.39$), веслоногих ракообразных ($r = -0.37$), численности и биомассы *Diaphanosoma lacustris* ($r = -0.32$, -0.32), а также положительный коэффициент с индексом

Шеннона ($r = 0.40$). В пелагиали с увеличением общей ихтиомассы изменялось большее число показателей: повышалось число видов зоопланктона ($r = 0.60$), Сорепода ($r = 0.79$), Cladocera ($r = 0.37$) и индекс Шеннона ($r = 0.52$), но сокращались численность зоопланктона ($r = -0.45$) и ветвистых ракообразных ($r = -0.37$), биомасса *Daphnia magna* ($r = -0.37$), численность и биомасса Сорепода ($r = -0.42$ и -0.54) и *D. longispina* ($r = -0.47$ и -0.33). При этом число показателей зоопланктона, коррелирующих с биомассой карася, было меньше, чем в литоральной зоне: число видов зоопланктона ($r = 0.41$) и Cladocera ($r = 0.70$),

Таблица 6. Численность (*N*) и биомасса (*B*) основных видов Cladocera в пелагиали оз. Севан

Вид	2007 ¹ г.	2013 ² г.	2014 ³ г.	2016 ⁴ г.	2017 ⁵ г.	<i>F</i>	<i>p</i>
<i>N</i>							
<i>Daphnia longispina</i>	23216.0 ± 4308.0 28.25 ± 2.46	10206.2 ± 2922.7 15.80 ± 2.67	19855.9 ± 4561.2 21.69 ± 3.06	1720.8 ± 415.3 12.04 ± 2.42	0.3 ± 0.2 0.00 ± 0.00	5.49 15.18	0.0009 0.0000
<i>Diaphanosoma lacustris</i>	$477.0 \pm 110.4^{*,3}$ $0.76 \pm 0.36^{*,3}$	$1928.3 \pm 482.3^{*,3}$ 3.10 ± 0.54	$4827.5 \pm 1874.9^{*,4,5}$ $6.02 \pm 2.02^{*,4,5}$	0.0 ± 0.0 0.00 ± 0.00	50.2 ± 36.1 0.43 ± 0.24	6.65 8.33	0.0002 0.0000
<i>Daphnia magna</i>	0.0 ± 0.0 0.00 ± 0.00	$1434.7 \pm 462.5^{*,3}$ $2.59 \pm 0.64^{*,4,5}$	$2285.5 \pm 898.7^{*,5}$ $2.39 \pm 0.51^{*,5}$	748.8 ± 189.3 5.58 ± 1.63	856.2 ± 275.5 6.39 ± 1.52	4.39 5.87	0.0038 0.0005
<i>B</i>							
<i>Daphnia longispina</i>	3.9418 ± 0.7319 61.18 ± 3.19	3.4378 ± 0.7232 $38.34 \pm 4.49^{*,5}$	$4.6903 \pm 1.0543^{*,5}$ 48.40 ± 5.91	0.4269 ± 0.1023 24.33 ± 5.45	0.0002 ± 0.0001 0.02 ± 0.02	5.59 25.55	0.0008 0.0000
<i>Diaphanosoma lacustris</i>	$0.0218 \pm 0.0052^{*,3}$ $0.39 \pm 0.14^{*,3}$	0.0767 ± 0.0229 0.91 ± 0.23	$0.1951 \pm 0.0795^{*,4,5}$ $4.94 \pm 2.64^{*,4,5}$	0.0000 ± 0.0000 0.00 ± 0.00	0.0028 ± 0.0024 0.11 ± 0.06	5.79 3.57	0.0006 0.0120
<i>Daphnia magna</i>	0.0000 ± 0.0000 0.00 ± 0.00	$5.8680 \pm 1.7961^{*,3}$ 53.15 ± 5.37	$3.4147 \pm 1.0708^{*,4,5}$ 30.17 ± 5.22	1.4253 ± 0.4192 50.51 ± 6.25	1.0457 ± 0.3806 70.16 ± 6.15	7.29 30.29	0.0001 0.0000

Примечание. Обозначения, как в табл. 4.

численность и биомасса Cladocera ($r = 0.29$ и 0.59 соответственно), *Diaphanosoma lacustris* ($r = 0.52$ и 0.49), *Daphnia magna* ($r = 0.33$ и 0.44), численность Соперода ($r = 0.27$) и биомасса *D. longispina* ($r = 0.39$). С биомассой сига, напротив, количество коррелирующих параметров планктонных беспозвоночных было больше, чем в литоральной зоне: число видов Соперода ($r = 0.53$), индекс Шеннона ($r = 0.49$), число видов, численность и биомасса Cladocera ($r = -0.31$, -0.54 и -0.51 соответственно), численность и биомасса зоопланктона ($r = -0.57$ и -0.54), Соперода ($r = -0.56$ и -0.36), *D. longispina* ($r = -0.53$ и -0.59), *Diaphanosoma lacustris* ($r = -0.34$ и -0.33) и *Daphnia magna* ($r = -0.30$ и -0.45).

Несмотря на преобладание зоопланктона, в пищевом комке серебряного карася на ряде участков [13], по-видимому, основа его питания в литоральной зоне – личинки хирономид и детрит [13, 15]. В результате этого, при увеличении биомассы карася на фоне сокращения таковой сига, нагрузка на зоопланктон со стороны рыбного населения снижалась, благодаря чему возрастали количественные показатели беспозвоночных. И, напротив, при увеличении биомассы сига, в питании которого преобладает зоопланктон [13], контроль планктонных беспозвоночных сверху возрастал, и наблюдалось сокращение его количественных показателей. Это особенно ярко проявлялось в пелагиали, где преобладают сига. При увеличении

биомассы сига и общей ихтиомассы возрастало количество видов зоопланктона (за исключением Cladocera в пелагиали) и величин индекса Шеннона, т.е. подтверждает заключение о том, что выедание крупных или мелких массовых форм способствует снижению степени доминирования одного вида и сосуществованию большего числа таксонов [16–18].

Таким образом, весь комплекс рассматриваемых факторов оказывал влияние на количественные показатели зоопланктона, включая ведущие формы ветвистоусых ракообразных. В частности, сочетание низкой биомассы сига, максимальной температуры воздуха в период с апреля по июль и минимального подъема уровня воды создавало условия для развития наиболее богатого и выровненного сообщества зоопланктона в июле 2014 г. Однако ведущий фактор для зоопланктона оз. Севан – биомасса сига. Об этом свидетельствует ситуация в 2017 и 2016 гг., когда на фоне превышения среднесезонной нормы температуры воздуха, а также при разной величине изменения уровня воды, но при значительном увеличении биомассы сига наблюдалось сокращение количественных характеристик зоопланктона, включая фильтраторов, что повлекло снижение прозрачности воды. Направления изменений зоопланктона при влиянии исследуемых факторов в литоральной зоне и в пелагиали были сход-

ными, различалось лишь количество зависимых параметров: в литоральной зоне общая ихтиомасса, биомасса сигов и уровень воды оказывали влияние на меньшее количество характеристик зоопланктона. Очевидно, это связано с особенностями распределения видов рыб, а также с отсутствием при анализе решающее влияние на литоральные биоценозы, например волновое воздействие, степень зарастания макрофитами, характер грунтов и т.д.

Выводы. Уровень воды в оз. Севан положительно связан с количеством атмосферных осадков. При повышении уровня воды летом проявляется эффект “разбавления”, косвенно свидетельствующий, что в водоеме количество накопленных биогенных веществ превышает количество поступающих с водосбора. Повышение среднемесячной температуры воздуха, а также увеличение биомассы серебряного карася на фоне снижения биомассы сигов оказывает положительное влияние на большинство количественных показателей зоопланктона в июле. Максимальные количественные характеристики зоопланктона формируются в условиях сочетания низкой биомассы сигов, высокой температуры воздуха и минимального подъема уровня воды. Их значительное снижение за счет ракообразных при повышении биомассы сига и снижении биомассы серебряного карася в годы с разными температурным и уровнем режимами свидетельствует о ведущей роли планктофагов в формировании этих показателей зоопланктона в оз. Севан.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания (№ г/р АААА-А18-118012690106-7) при частичной поддержке РФФИ (проект № 18-54-05003 Арм_а).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Балушкина 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.
2. *Даценко Ю.С., Пуклаков В.В., Эдельштейн К.К.* Анализ влияния абиотических факторов на развитие фитопланктона в малопроточном стратифицированном водохранилище // Тр. Карельск. науч. центра РАН. 2017. № 10. С. 73–85.
3. *Дзюбан Н.А.* О формировании зоопланктона водохранилищ // Тр. VI совещания по проблемам биологии внутренних вод. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. С. 597–602.
4. *Круна Е.Г.* Зоопланктон лимнических и лотических экосистем Казахстана. Структура, закономерности формирования. Saarbrücken: Palmarium Acad. Publ., 2012. 392 с.
5. *Круна Е.Г., Цой В.Н., Лопарева Т.А. и др.* Многолетняя динамика гидробионтов озера Балхаш и ее связь с факторами среды // Вестн. АГТУ. Серия: Рыб. хоз-во. 2013. № 2. С. 85–96.
6. *Крылов А.В., Мэндсайхан Б., Аюушсурэн Ч., Цветков А.И.* Зоопланктон прибрежных участков разнотипных водохранилищ аридной зоны: влияние уровня режима и метеорологических условий // Трансформация экосистем. 2018. № 1. С. 66–85.
7. *Крылов А.В., Мэндсайхан Б., Аюушсурэн Ч., Цветков А.И.* Зоопланктон русловой зоны разнотипных водохранилищ аридной зоны: влияние уровня режима и метеорологических условий // Трансформация экосистем. 2019. № 2(1). С. 1–16.
8. *Лазарева В.И.* Структура и динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища. М.: Товарищество науч. изданий КМК, 2010. 183 с.
9. *Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов.* М.: Наука, 1975. 240 с.
10. *Монаков А.В.* Зоопланктон волжского устьевое участка Рыбинского водохранилища за период 1947–1954 гг. // Тр. Биол. ст. “Борок-3”. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. С. 214–225.
11. *Мордохай-Болтовской Ф.Д., Дзюбан Н.А.* Формирование фауны беспозвоночных крупных водохранилищ // Экология водных организмов. М.: Наука, 1966. С. 98–102.
12. *Налбандян М.А.* Экологическая оценка выноса биогенных элементов с различных почв водосборного бассейна Большого Севана. Автореф. дис. ... на соискание уч. степени канд. биол. наук. Эчмиадзин, 1993. 22 с.
13. *Озеро Севан. Экологическое состояние в период изменения уровня воды.* Ярославль: Филигрань, 2016. 328 с.
14. *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.
15. *Asatryan V.L., Barseghyan N.E., Vardanyan T.V. et al.* Analysis of biocenoses conditions formed in shallow areas of Maly Sevan (Armenia) during the period of water level rise // Inland Water Biol. 2016. V. 9. № 1. P. 1–7. <https://doi.org/10.1134/S199508291601003X>
16. *Gliwicz Z.M.* On the different nature of top-down and bottom-up effects in pelagic food webs // Freshwater Biol. 2002. V. 47. P. 2296–2312.
17. *Murdoch W.W.* Switching in general predators: experiments on predator specificity and stability of prey populations // Ecol. Monographs. 1969. V. 39. P. 335–354.
18. *Murdoch W.W., Avery S., Smyth M.E.B.* Switching in predatory fish // Ecology. 1975. V. 56. P. 1094–1105.

Interannual Changes in the Invertebrates in the Littoral and Pelagic Zones of Lake Sevan (Armenia) with Fluctuations in Meteorological Conditions and Fish Biomass. I. Summer Zooplankton

**A. V. Krylov^{a, *}, A. O. Hayrapetyan^b, A. I. Tsvetkov^a,
Yu. V. Gerasimov^a, M. I. Malin^a, and B. K. Gabrielyan^b**

*^aPapanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences,
Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, 152742 Russia*

*^bInstitute of Hydroecology and Ichthyology, Scientific Centre of Zoology and Hydroecology,
National Academy of Sciences of the Republic of Armenia, ul. Paruira Sevaka, 7, Yerevan, 0014 Armenia*

**e-mail: krylov@ibiw.yaroslavl.ru*

Based on the analysis of interannual changes in the summer zooplankton of the littoral and pelagic zones in Lake Sevan the relationship between the quantitative characteristics of the communities with the level regime, the amount of precipitation, the average monthly temperature from April to July and ichthyomass is shown. Fluctuations in the water level are positively correlated with the amount of precipitation. The effect of dilution is detected at increasing water level that indirectly indicates that the amount of accumulated nutrients in the lake exceeds that entering from the catchment area. The increase in the average monthly air temperature from April to July and increase in the biomass of Prussian carp at the background of the decreasing biomass of whitefishes positively affect most zooplankton parameters. The richest zooplankton community is formed under conditions of low biomass of whitefish, maximum air temperature, and minimum rise of water level. However, the control from planktophages is the leading factor determining the zooplankton state in Lake Sevan. This is evidenced by a significant reduction in quantitative characteristics of plankton invertebrates due to crustaceans with an increase in the biomass of whitefish and a decrease in the biomass of Prussian carp in years with different temperature and level regimes.

Keywords: Lake Sevan, zooplankton, water level, air temperature, atmospheric precipitation, ichthyomass