

КРАТКИЕ
СООБЩЕНИЯ

УДК 574.583(285.2):591

МЕЖГОДОВЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ВЕСЕННЕГО ЗООПЛАНКТОНА
ПЕЛАГИАЛИ оз. СЕВАН (АРМЕНИЯ) В ХОДЕ
ПОВЫШЕНИЯ ИХТИОМАССЫ

© 2021 г. А. В. Крылов^{а,*}, А. О. Айрапетян^б, А. А. Овсепян^б, Р. З. Сабитова^а, Б. К. Габриелян^б

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

^бИнститут гидроэкологии и ихтиологии Национальной академии наук Республики Армения, Ереван, Армения

*e-mail: krylov@ibiw.ru

Поступила в редакцию 11.06.2019 г.

После доработки 22.09.2019 г.

Принята к публикации 10.12.2019 г.

Показано, что весной на фоне повышения ихтиомассы оз. Севан за счет планктофага *Coregonus lavaretus* L. сократилось число видов, численность и биомасса зоопланктона, количественные характеристики *Daphnia (Stenodaphnia) magna* Straus, величина индекса Шеннона. Уменьшение количества ветвистоусых-фильтраторов привело к снижению прозрачности воды и увеличению доли Rotifera в общей численности и биомассе зоопланктона.

Ключевые слова: высокогорное озеро, зоопланктон, ихтиомасса, *Daphnia (Stenodaphnia) magna* Straus

DOI: 10.31857/S032096522101006X

С начала XXI в. в высокогорном (~1900 м над уровнем моря) большом (площадь ~1262 км²) оз. Севан (Армения, между 40°18'38.16" с.ш., 45°20'57.12" в.д.) повышается уровень воды, что, наряду со значительными колебаниями биомассы сига (*Coregonus lavaretus* L.), определяет качественный и количественный состав зоопланктона, играющего важную роль в формировании структуры экосистемы и ее функционировании (Озеро..., 2016). Особая роль в период 2011–2014 гг. принадлежала Cladosega, которые на фоне значительного снижения ихтиомассы достигли максимальных за всю историю изучения водоёма количественных показателей. Увеличение плотности и биомассы рыб за счет *C. lavaretus*, наблюдающееся с 2013 г., привело к тому, что в июле и октябре 2018 г. в составе планктона не отмечена *Daphnia (Stenodaphnia) magna* Straus (Крылов и др., 2020). Указывалось, что этот вид ракообразных попадал в озеро весной и ранее, но быстро выедался рыбами (Озеро..., 2016). Однако до 2016 г. изучение планктона водоема проводили лишь летом и осенью, в результате чего современная информация о состоянии весеннего комплекса организмов отсутствует.

Очевидно, что изменения количественных показателей и структуры весеннего зоопланктона

Сокращения: ЗП – зоопланктон, ФП – фитопланктон.

оз. Севан при увеличении биомассы рыб стали предметом изучения авторов очень своевременно.

ЗП собирали в мае 2016–2018 гг. на 15–20 станциях пелагиали (>15 м) Большого и Малого Севана от дна до поверхности сетью Джели с ячейей 64 мкм, а также батометром Молчанова объемом 4 л через каждые 1–5 м. Пробы фиксировали 4%-ным формалином, камеральную обработку проводили по стандартной методике (Методика..., 1975), биомассу рассчитывали с учетом размеров организмов (Балушкина, Винберг, 1979). Сбор ФП осуществляли батометром Молчанова от поверхности до дна через каждые 1–5 м, консервирование и камеральную обработку проводили по стандартной методике (Методика..., 1975). Рыбное население озера оценивали гидроакустическим методом (Озеро..., 2016). Прозрачность воды измеряли диском Секки.

Статистический анализ показал нормальное распределение данных, достоверность различий средних величин оценивали с помощью однофакторного дисперсионного анализа ($p < 0.05$, ANOVA), множественные сравнения групповых средних – с помощью критерия наименьшей значимой разности (LSD-test), для определения корреляции использовали коэффициент Пирсона ($p < 0.05$).

Максимальная температура и минимальная прозрачность воды, а также наибольшая биомас-

Таблица 1. Температура воды, ее прозрачность, биомасса ФП, количественные показатели и индекс Шеннона ЗП оз. Севан в мае 2016–2018 гг.

| Показатель | 2016 ^a г. | 2017 ^b г. | 2018 ^c г. |
|--|--------------------------------|------------------------------|----------------------|
| Температура воды, °С | 9.0 ± 0.4* ^b | 8.5 ± 0.3* ^c | 14.8 ± 0.4 |
| Прозрачность воды, м: | 5.3 ± 0.4* ^c | 5.0 ± 0.2 | 4.3 ± 0.3 |
| Биомасса ФП, г/м ³ : | | | |
| Vaccillariophyta | 0.073 ± 0.007* ^b | 0.125 ± 0.005* ^c | 0.085 ± 0.002 |
| Chlorophyta | 0.143 ± 0.006* ^b | 0.07 ± 0.004* ^c | 0.162 ± 0.016 |
| Cyanophyta | 0.107 ± 0.001* ^{b, c} | 0.046 ± 0.0004* ^c | 0.187 ± 0.006 |
| Прочие | 0.067 ± 0.009 | 0.029 ± 0.003 | 0.049 ± 0.014 |
| Общая | 0.39 ± 0.011* ^{b, c} | 0.27 ± 0.013* ^c | 0.483 ± 0.022 |
| Число видов ЗП: | | | |
| Rotifera | 2.8 ± 0.3* ^c | 3.0 ± 0.2* ^c | 3.9 ± 0.3 |
| Copepoda | 4.9 ± 0.2 | 4.7 ± 0.2 | 4.3 ± 0.3 |
| Cladocera | 2.0 ± 0.1* ^{b, c} | 0.8 ± 0.1 | 0.9 ± 0.1 |
| Всего | 9.7 ± 0.3* ^b | 8.5 ± 0.4 | 9.1 ± 0.5 |
| Численность ЗП, тыс. экз./м ³ : | | | |
| Rotifera | 9.06 ± 2.84* ^{b, c} | 17.22 ± 9.11* ^c | 3.15 ± 1.11 |
| Copepoda | 14.54 ± 3.44* ^c | 9.69 ± 5.28* ^c | 1.73 ± 0.76 |
| Cladocera | 1.58 ± 0.60* ^{b, c} | 0.22 ± 0.10 | 0.31 ± 0.30 |
| Общая | 25.18 ± 6.51* ^c | 27.12 ± 14.34* ^c | 5.20 ± 1.85 |
| <i>Daphnia longispina</i> | 0.12 ± 0.03 | 0.10 ± 0.10 | 0.31 ± 0.21 |
| <i>D. magna</i> | 1.46 ± 0.60* ^{b, c} | 0.12 ± 0.10 | 0.0012 ± 0.0007 |
| Биомасса ЗП, г/м ³ : | | | |
| Rotifera | 0.004 ± 0.001 | 0.009 ± 0.004* ^c | 0.003 ± 0.001 |
| Copepoda | 0.920 ± 0.261* ^c | 0.415 ± 0.216* ^c | 0.078 ± 0.036 |
| Cladocera | 0.910 ± 0.555* ^{b, c} | 0.085 ± 0.041* ^c | 0.016 ± 0.013 |
| Общая | 1.835 ± 0.744* ^{b, c} | 0.509 ± 0.222* ^c | 0.097 ± 0.050 |
| <i>Daphnia longispina</i> | 0.068 ± 0.038* ^{b, c} | 0.020 ± 0.008 | 0.015 ± 0.013 |
| <i>D. magna</i> | 0.842 ± 0.556* ^{b, c} | 0.065 ± 0.041* ^c | 0.0008 ± 0.0006 |
| Индекс Шеннона, бит/экз. | 2.63 ± 0.09* ^{b, c} | 2.30 ± 0.07 | 2.23 ± 0.19 |

Примечание. Даны средние значения ± ошибка. Индекс Шеннона рассчитан по численности ЗП, бит/экз.

*Статистически значимые различия.

са ФП были отмечены в 2018 г. (табл. 1). Основу биомассы ФП в 2016 г. составляли зеленые водоросли, в 2017 г. — диатомовые, в 2018 г. — цианобактерии. Доминантный комплекс в 2016 г. представляли *Tribonema affine* (Kützing) G.S. West и *Sphaerocystis schroeterii* Chod., в 2017 г. — *Stephanodiscus hantzschii* Grun., *Sphaerocystis schroeterii*, *Cyclotella kützingiana*, в 2018 г. — *Microcystis aeruginosa* (Kützing) Kützing, *Aphanothece clathrata* West & G.S. West, *Sphaerocystis schroeterii* и *Oocystis solitaria* Wittr.

В течение периода наблюдений в пелагиали озера наблюдался постепенный рост ихтиомассы,

за счет сигов, для которых характерно преимущественное питание ракообразными зоопланктона: в 2016 г. — 450 т, в 2017 г. — 554, в 2018 г. — 737 т.

За период изучения количество видов Rotifera в пробе увеличилось, Cladocera — уменьшилось (табл. 1). Численность ЗП в 2018 г. была ниже, таковой в 2016 и 2017 гг. (табл. 1). В 2017 г. плотность *Daphnia magna* оказалась меньше, чем в 2016 г. в 6.7 раза, в 2018 г. — в 183 раза (табл. 1). За время исследования в общей численности ЗП возросла доля Rotifera (с 26.9% в 2016 г. до 69.6% в 2018 г.), но сократилась доля Copepoda (с 65.3 до 28.5%) и

Таблица 2. Доминирующие виды ЗП и их встречаемость на станциях пелагиали оз. Севан в мае 2016–2018 гг.

| Виды | Доля общего числа станций, % | | | | | |
|--|------------------------------|---------|---------|-------------|---------|---------|
| | по численности | | | по биомассе | | |
| | 2016 г. | 2017 г. | 2018 г. | 2016 г. | 2017 г. | 2018 г. |
| <i>Polyarthra dolichoptera</i> Idelson | 5.9 | – | – | – | – | – |
| <i>P. vulgaris</i> Carlin | 52.9 | 56.3 | – | – | – | – |
| <i>Filinia terminalis</i> (Plate) | – | 43.8 | 72.7 | – | – | – |
| <i>Keratella quadrata</i> (Müller) | 52.9 | 100.0 | 100.0 | – | 6.3 | 9.1 |
| <i>Asplanchna girodi</i> Guerne | – | – | – | – | – | 9.1 |
| <i>Arctodiaptomus bacilifer</i> (Koelbel) | 47.1 | 12.5 | – | 82.4 | 62.5 | 63.6 |
| <i>Acanthodiaptomus denticornis</i> (Wierzejski) | – | 25.0 | – | 47.1 | 81.3 | 81.8 |
| Копеподиты Calanoida | – | – | 18.2 | – | – | 9.1 |
| <i>Cyclops abyssorum sevani</i> Meshkova | – | 6.3 | – | – | 37.5 | 81.8 |
| <i>C. strenuus</i> (Fischer) | – | – | – | – | 18.8 | 36.4 |
| <i>Thermocyclops crassus</i> (Fischer) | 35.3 | – | – | 17.6 | – | 9.1 |
| Науплиусы Copepoda | 94.1 | 100.0 | 63.6 | – | 25.0 | – |
| <i>Daphnia longispina</i> | – | – | 9.1 | 23.5 | – | 18.2 |
| <i>D. magna</i> | 29.4 | 12.5 | – | 70.6 | 37.5 | – |

Примечание. “–” – вид отсутствует в составе доминантов на всех станциях.

Cladocera (с 7.7 до 1.9%). Среди доминирующих по численности организмов обнаружено 4 вида Rotifera, 4 – Copepoda и 2 – Cladocera, при этом к 2018 г. увеличилось число станций, где преобладали индикаторы высокотрофных вод (*Filina terminalis* и *Keratella quadrata*), сократилась доля станций, где доминировали Calanoida, из числа доминантов исчезла *Daphnia magna* (табл. 2). В течение изучения также снизилась величина индекса Шеннона (табл. 1).

Биомасса ЗП в 2017 г. была меньше, чем в 2016 г. в 3.6 раза, в 2018 г. – в 19.0 (табл. 1). Основу биомассы ежегодно составляли Copepoda, причем, с 2016 по 2018 гг. их доля возросла (с 63.6 до 84.2%), также увеличилась доля Rotifera (с 0.3 до 8.6%), но снизилась доля Cladocera (с 36.1 до 7.2%). Биомасса *D. magna* ежегодно сокращалась и в 2017 г. оказалась меньше, чем в 2016 г. в 10 раз, в 2018 г. – в 108 раз (табл. 1). В составе доминантов отмечено 2 вида Rotifera, 5 – Copepoda, 2 – Cladocera, к 2018 г. повысилась доля станций, где доминировали представители Cyclopoidea, из состава доминантов исчезла *D. magna* (табл. 2).

Как мы указывали выше, *D. magna*, зарегистрированная в бассейне оз. Севан в первой половине прошлого века (Бенинг, 1941; Мешкова, 1968), и ранее попадала в водоем, но быстро выедались рыбами, в результате чего не отмечалась в составе ЗП (Озеро..., 2016). В период максималь-

ного снижения ихтиомассы в 2011–2014 гг. попавшие в водоем экземпляры получили возможность развития, и вид вошел в состав доминирующего комплекса. Уменьшение браконьерской нагрузки из-за нерентабельности постановки сетей способствовало увеличению биомассы сигов, благодаря которым с 2016 по 2018 гг. в весеннем планктоне значительно сократились численность и биомасса Cladocera (соответственно $r = -0.33$ и -0.36), и в большей степени крупной и окрашенной *D. magna* ($r = -0.46$ и -0.53), которая исчезла из состава доминантов (табл. 1, 2). Это подтверждает значительную роль рыб-планктофагов в формировании видового состава Cladocera оз. Севан.

В период максимальной представленности *D. magna* ее жизнедеятельность определяла ряд характеристик воды и планктонных организмов (Krylov et al., 2018). Сокращение количественных показателей дафнии привело и к их изменению. Так, в период с 2016 по 2018 г. в среднем на 1 м уменьшилась прозрачность воды. При снижении конкуренции с ракообразными-фильтраторами в общей численности и биомассе ЗП возросла доля Rotifera.

Необходимо отметить, что при увеличении ихтиомассы уменьшилась величина индекса Шеннона ЗП ($r = -0.45$) (табл. 1). Однако в летний и осенний сезоны обычно наблюдалась противоположная закономерность, которую мы связываем с

выеданием рыбами наиболее заметных и многочисленных пищевых объектов, что приводит к снижению степени доминирования одного вида (Озеро..., 2016; Крылов и др., 2020). По-видимому, направление изменений индекса Шеннона имеет сезонные особенности и зависит от ряда факторов среды. Так, весной, когда ЗП только формируется, степень доминирования одного вида минимальна, сообщество наиболее выравнено и выедание доступных ракообразных приводит к повышению степени доминирования мелких коловраток, увеличению встречаемости и массовому количественному развитию которых в 2018 г. способствовала также и высокая температура воды.

Весной в меньшей степени проявилось влияние ЗП на ФП, показатели которого в большей степени определялись температурой воды, о чем свидетельствуют коэффициенты корреляции с общей биомассой ФП ($r = 0.56$), биомассами диатомовых ($r = -0.41$), зеленых ($r = 0.58$) водорослей и цианобактерий ($r = 0.74$).

Выводы. Весной при повышении ихтиомассы в оз. Севан сократились число видов в пробе, индекс Шеннона, численность и биомасса зоопланктона, крупной и окрашенной *D. magna*, которая исчезла из доминирующего комплекса организмов. При уменьшении количества ветвистоусых-фильтраторов снизилась прозрачность воды, возросла доля Rotifera в общей численности и биомассе сообщества.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания (тема № АААА-А18-118012690106-7).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балушкина Е.Б., Винберг Г.Г.* 1979. Зависимость между массой и длиной тела у планктонных животных // Общие основы изучения водных экосистем. Ленинград: Наука. С. 169.
- Бенинг А.Л.* 1941. Кладоцера Кавказа. Тбилиси: Грузмедгиз.
- Крылов А.В., Айрапетян А.О., Косолапов Д.Б. и др.* 2020. Особенности изменений структуры планктона пелагиали горного озера при увеличении плотности рыб летом и осенью // Зоол. журн. Т. 99. № 12. (В печати).
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. 1975. Москва: Наука.
- Мешкова Т.М.* 1968. Зоопланктон озер, прудов и водохранилищ Армении. Ереван: Изд-во АН Армянской ССР.
- Озеро Севан. Экологическое состояние в период изменения уровня воды. 2016. Ярославль: Издательское бюро "Филигрань".
- Krylov A.V., Kosolapov D.B., Kosolapova N.G. et al.* 2018. The plankton community of Sevan lake (Armenia) after invasion of *Daphnia (Ctenodaphnia) magna* Straus, 1820 // Biology Bulletin. V. 45. № 5. P. 505.

Interannual Changes in the Spring Zoplankton of the Pelagic Zone of Lake Sevan (Armenia) in the Course of Increasing Fish Biomass

A.V. Krylov¹*, A. O. Hayrapetyan², A. A. Ovsepyan², R. Z. Sabitova¹, and B. K. Gabrielyan²

¹Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia

²Institute of Hydroecology and Ichthyology, National Academy of Sciences of Armenia, Yerevan, Armenia

*e-mail: krylov@ibiw.ru

It is shown that in spring an increasing fish biomass due to planktophage *Coregonus lavaretus* L. in Lake Sevan leads to a reduction in the number of species, abundance and biomass of spring zooplankton, quantitative characteristics of a large species of Cladocera, *Daphnia (Ctenodaphnia) magna* Straus, and a decrease in the Shannon index value. A decrease in the number of filter feeding cladocerans contributes to a decrease in water transparency and an increase in the proportion of Rotifera in the total abundance and biomass of the community.

Keywords: high-altitude lake, zooplankton, biomass of fish, *Daphnia (Ctenodaphnia) magna* Straus