

УДК 574.583(285.2):591+597–19

ОСОБЕННОСТИ ИЗМЕНЕНИЙ СТРУКТУРЫ ПЛАНКТОНА ПЕЛАГИАЛИ ГОРНОГО ОЗЕРА ПРИ УВЕЛИЧЕНИИ ПЛОТНОСТИ РЫБ ЛЕТОМ И ОСЕНЬЮ

© 2021 г. А. В. Крылов^{а, *}, А. О. Айрапетян^б, Д. Б. Косолапов^а, Е. Г. Сахарова^а,
Н. Г. Косолапова^а, Р. З. Сабитова^а, М. И. Малин^а, И. П. Малина^а,
Ю. В. Герасимов^а, А. А. Овсепян^б, Л. Р. Гамбарян^б, А. С. Мамян^б, С. Э. Болотов^а,
А. И. Цветков^а, С. А. Акопян^б, С. А. Поддубный^а, Б. К. Габриелян^б

^аИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
пос. Борок, Ярославской обл., 152742 Россия

^бИнститут гидроэкологии и ихтиологии НАН РА,
Ереван, 0014 Республика Армения

*e-mail: krylov@ibiw.ru

Поступила в редакцию 09.07.2019 г.

После доработки 10.11.2019 г.

Принята к публикации 30.01.2020 г.

Выявлено, что при увеличении плотности сига (*Coregonus lavaretus* L.) в высокогорном оз. Севан из состава зоопланктона исчез крупный вид отряда Cladocera – *Daphnia (Stenodaphnia) magna* Straus. Это вызвало повышение количественных характеристик гетеротрофных нанофлагеллят, в результате чего сократились численность и биомасса бактериопланктона. Одновременно отмечен ряд сезонных особенностей трансформации планктона. В частности, в июле наблюдалось увеличение численности и биомассы планктонных беспозвоночных, в том числе за счет представителей Cladocera – *D. longispina* O.F. Müller и *Diaphanosoma lacustris* Kořinek. Основная причина этого – изменения распределения сигов, спровоцированные увеличением их численности, обеднением кормовой базы при исчезновении крупной *D. magna* и высокой температурой воды. Это способствовало формированию максимальной плотности рыб на больших, чем обычно, глубинах, где оптимально сочетались температурные и трофические условия. Сглаживание заметного влияния рыб на зоопланктон могло быть связано и с повышением трофности озера, при котором выедание компенсируется более высокой плодовитостью беспозвоночных. Об увеличении трофности свидетельствует повышение биомассы фитопланктона, которое определяется возросшим количеством регенерируемого Cladocera фосфора на фоне высокой температуры воды. Это не только компенсировало выедание водорослей и цианобактерий, но и способствовало повышению их биомассы. В октябре пресс рыб на беспозвоночных в толще воды усилился в связи с увеличением их плотности и особенностями вертикального распределения из-за дефицита кислорода в придонных слоях. В этих условиях повысились число видов и доля Rotifera в общей численности и биомассе зоопланктона, сократились его численность и биомасса за счет ракообразных-фильтраторов *Diaphanosoma lacustris* и *Daphnia longispina*. Однако снижение их количества не привело к изменению биомассы и структуры фитопланктона, что связано с уменьшением поступления фосфора, экскретируемого Cladocera. Таким образом, реакция зоопланктона и контролируемых им групп организмов на увеличение плотности рыбного населения зависит от вертикального распределения планктофагов, определяемого температурой воды, концентрацией кислорода и количественными характеристиками кормовых объектов.

Ключевые слова: высокогорное озеро Севан (Армения), количественные характеристики, структура, зоо-, фито-, бактериопланктон, гетеротрофные нанофлагелляты, плотность рыб, температура воды, концентрация кислорода

DOI: 10.31857/S0044513420120053

Озеро Севан – высокогорный (~1900 м над ур. м.) и самый крупный (площадь ~1262 км²) водоем Кавказа, расположенный между 40°18'38.16" N, 45°20'57.12" E. В 1978 г. озеру присужден статус Национального парка в рамках “Рамсарской кон-

венции”. Экологическое состояние озера с 2002 г. определяется плановым повышением уровня воды, а также колебаниями плотности рыбного населения, основу которого составляют сиг (*Coregonus lavaretus* L.) и карась (*Carassius auratus gibelio*

(Bloch)) (Озеро Севан ..., 2016). Эти факторы способствовали трансформации зоопланктона, который играет ведущую роль в формировании структуры планктонного сообщества водоема. Особое значение имеют Cladocera, которые в Севане представлены нативным видом *Daphnia longispina* O.F. Müller, а также двумя видами-вселенцами – *Diaphanosoma lacustris* Kořinek (с 2005 г.) и *Daphnia (Stenodaphnia) magna* Straus (с 2011 г.) (Krylov et al., 2016, 2016a, 2018). Максимальных количественных характеристик ветвистоусые ракообразные достигли за счет *D. magna* в период значительного сокращения количества сигов в 2011 и 2012 гг. (Озеро Севан ..., 2016). Однако с 2013 г. началось постепенное увеличение плотности рыб, что в разряд актуальных ставит задачу исследований изменений беспозвоночных и других элементов планктона озера. Результаты изучения планктона оз. Севан при разной плотности рыб на фоне изменений ряда абиотических факторов среды могут стать основой для прогнозов состояния биологических сообществ водоемов в условиях колебаний количественных характеристик высшего трофического звена.

Цель работы – описание изменений видового состава, количественных показателей и структуры планктонных организмов пелагиали оз. Севан в летний и осенний сезоны при разной плотности рыб.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Первичный материал собран на 15–20 станциях пелагиали (>15 м) Большого (БС) и Малого Севана (МС) в июле и октябре 2013 и 2018 гг. Зоопланктон собирали сетью Джели с ячейей 64 мкм, протягивая ее от дна до поверхности, а также батометром Молчанова (объем 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). Экскрецию минерального фосфора Cladocera определяли по уравнениям зависимости от массы тела животных и температуры воды (Жукова, 1989). Интегральные сборы фитопланктона, бактериопланктона и гетеротрофных нанофлагеллят осуществляли батометром Молчанова от поверхности до дна через каждые 1–5 м. Консервирование и камеральную обработку проб фитопланктона проводили по стандартной методике (Методика ..., 1975). Для получения проб бактериопланктона и гетеротрофных нанофлагеллят воду сразу после отбора фиксировали 40%-ным формальдегидом до конечной концентрации 2% и хранили в темноте при 4°C. Методом эпифлуоресцентной микроскопии (микроскоп Olympus BX51 (Япония)) определяли численность и размеры микроорганизмов. Бактерий окрашивали флуорохромом

ДАФИ (Porter, Feig, 1980), гетеротрофных нанофлагеллят – примулином (Caron, 1983). Сырую биомассу микроорганизмов вычисляли путем умножения их численности на средний объем клеток. Пространственное распределение рыбного населения озера оценивали гидроакустическим методом (Simmonds, MacLennan, 2005; Parker-Stetter et al., 2009) эхолотом SIMRAD EK80 с двухчастотной антенной ES38-18/200-18С (расщепленный луч на частоте 38 кГц и одиночный луч на частоте 200 кГц, ширина диаграммы направленности 18° для обеих частот). Съемку проводили по заранее запланированным разрезам с НИС “Гидролог” на скорости 3 м/с, заглубление антенны составляло 1 м от поверхности воды. Распределение рыб анализировали методом эхосчета в диапазоне глубин от 2.5 м до дна. Отлавливали рыб фрагментарными сетями (Prchalová et al., 2009), изготовленными из шести панелей монофиламентной нейлоновой дели длиной 6 м и высотой 10 м. Панели имеют различный размер ячеей и соединены в следующем порядке: 35, 20, 40, 25, 45, 30 мм. Лов рыбы проводили в непосредственной близости свала глубин (удаление от берега 1.5 км, глубина озера в месте лова 28 м). Сети ставили на двух горизонтах: в диапазонах глубин 0–10 и 10–20 м. У выловленных сигов извлекали пищеварительный тракт и фиксировали 96% этанолом. Состав содержимого пищеварительных трактов определяли в лаборатории под бинокуляром. Прозрачность воды измеряли диском Секки, температуру воды и концентрацию кислорода на глубинах от 0 до 30 м с дискретностью 1–5 м – “YSI ProPlus”, температуру воды в слое более 30 м – термометром.

Статистическую обработку данных, после проверки нормальности распределения по критерию Колмогорова–Смирнова, проводили с помощью однофакторного дисперсионного анализа ($p < 0.05$, ANOVA), множественные сравнения групповых средних – критерия наименьшей значимой разности (LSD-test), для определения корреляционных связей использован коэффициент Пирсона ($p < 0.05$).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Июль. В 2018 г. снизилась прозрачность воды, а ее температура оказалась выше, чем в 2013 г.: в МС до глубины 30 м – на 1.1–2.0°C, в БС – на 1.2–3.3°C (табл. 1, рис. 1а, 1б). Измерения содержания растворенного в воде кислорода, проведенные лишь в БС, показали, что его концентрация во всем столбе воды была больше 4 мг/л (рис. 1в).

В 2018 г. относительно данных 2013 г. возросли биомасса фитопланктона, численность и биомасса гетеротрофных нанофлагеллят, снижалась численность и биомасса бактериопланктона (табл. 1). В 2013 г. основу биомассы фитопланктона составляли Chlorophyta (58.4% в МС и 51.5%

Таблица 1. Средние ($m \pm SD$) температура и прозрачность воды, численность (N) и биомасса (B) фито- (ФП), бактериопланктона (БП) и гетеротрофных нанофлагеллят (ГНФ) Малого (МС) и Большого (БС) Севана в июле и октябре 2013 и 2018 гг.

Показатель		Июль				Октябрь			
		МС		БС		МС		БС	
		2013 ^a	2018 ^b	2013 ^c	2018 ^d	2013 ^e	2018 ^f	2013 ^g	2018 ^h
Температура воды, °C		19.4 ± 0.2* ^b	21.4 ± 0.2* ^d	19.5 ± 0.1* ^d	22.1 ± 0.3	13.6 ± 0.1* ^{f, g}	15.7 ± 0.6	14.7 ± 0.2* ^h	16.5 ± 0.2
Прозрачность воды, м		11.8 ± 0.7* ^b	2.1 ± 0.8	10.5 ± 0.6* ^d	2.3 ± 0.6	11.2 ± 0.1* ^f	8.6 ± 0.3	8.6 ± 0.4	8.0 ± 0.3
ФП	B , г/м ³	0.49 ± 0.12* ^b	2.38 ± 0.59	0.33 ± 0.15* ^d	2.23 ± 0.26	0.87 ± 0.1	0.92 ± 0.2	1.05 ± 0.3	1.12 ± 0.3
БП	N , 10 ³ кл./мл	8999.8 ± 1563.8* ^b	4669.1 ± 1564.8	11118.7 ± 1608.7* ^d	4138.7 ± 501.8	10203.1 ± 2545.7* ^f	2901.9 ± 412.1	13326.4 ± 678.0* ^h	3584.6 ± 247.3
	B , мг/м ³	546.7 ± 55.6* ^b	235.6 ± 29.59	505.8 ± 65.8* ^d	258.0 ± 39.4	797.7 ± 120.4* ^f	284.1 ± 28.6	1168.6 ± 313.6* ^h	277.7 ± 22.2
ГНФ	N , кл./мл	88.6 ± 29.5* ^b	724.6 ± 170.4	64.7 ± 30.4* ^d	692.6 ± 152.6	193.5 ± 112.9* ^f	567.6 ± 40.3	271.9 ± 55.7* ^h	585.7 ± 93.5
	B , мг/м ³	6.9 ± 2.2* ^b	42.3 ± 14.6	5.2 ± 2.5* ^d	32.7 ± 10.9	8.8 ± 5.1* ^{f, g}	27.7 ± 5.9	25.6 ± 5.1* ^h	29.0 ± 6.6

Примечания. Здесь и в табл. 2, 3: * – достоверные различия по LSD-test ($p < 0.05$).
Лучше здесь и в других таблицах МС БС – полностью.

в БС), в 2018 г. – Cyanophyta (52.9 и 50.8%), сократилась доля Bacillariophyta (с 15.3 до 0.5% и с 12.4 до 0.7%). В бактериопланктоне по численности преобладали одиночные клетки < 2 мкм: в МС в 2013 г. – 97.7%, в БС – 97.6%, в 2018 г. – соответственно 98.3 и 96.9%. Основа биомассы также представлена клетками < 2 мкм, однако в 2013 г. в МС их доля была 92.9%, в БС – 93.0%, а в 2018 г.

она снизилась до соответственно 82.6 и 75.5% за счет увеличения доли клеток > 2 мкм.

В 2013 и 2018 гг. в зоопланктоне БС была выше численность Rotifera, в 2013 г. – меньше Cladocera (табл. 2). Основу численности в 2013 г. составляли Copepoda, в 2018 г. ярко выраженного преобладания той или иной группы беспозвоночных не наблюдалось. Доминировали по численности в

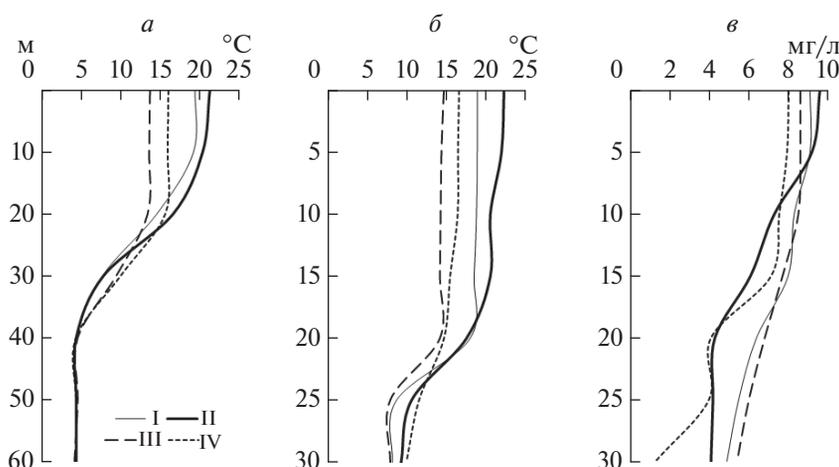


Рис. 1. Вертикальное распределение температуры в Малом (а) и Большом (б) Севане и растворенного в воде кислорода (в): I – июль 2013 г., II – июль 2018 г., III – октябрь 2013 г., IV – октябрь 2018 г.

2013 г. *Hexarthra mira* (Hudson), науплиусы и копепоиды Calanoida и Cyclopoida, *Cyclops strenuus* (Fischer), *Daphnia longispina*, в 2018 г. — *Euchlanis dilatata* Ehrenberg, *Daphnia longispina*, *Diaphanosoma lacustris* и науплиусы Calanoida, в MC также копепоиды Calanoida, в BC — *Keratella quadrata* (Müller) и *Filinia terminalis* (Plate). В 2018 г. по сравнению с 2013 г. увеличился индекс Шеннона, рассчитанный по численности, а также возросла общая численность зоопланктона за счет Rotifera и Cladocera.

Основу биомассы зоопланктона составляли Cladocera (табл. 2). В 2013 г. по биомассе доминировали *Daphnia magna* и *D. longispina*, в 2018 г. — *D. longispina*, только в MC — также *Diaphanosoma lacustris*, *Cyclops strenuus* и *Acanthodiptomus denticornis* (Wierzejski), в BC — *Cyclops abyssorum*. В 2018 г. относительно данных 2013 г. возросла биомасса Rotifera и Soropoda, а также доля Cladocera в общей биомассе зоопланктона (табл. 2). Кроме этого, в 2018 г. из состава сообщества исчезла *Daphnia magna*, но увеличилась численность и биомасса *D. longispina*, *Diaphanosoma lacustris* и количество экскретируемого ими фосфора (табл. 3).

В двух участках озера различалась плотность распределения рыб: наибольшая величина отмечена в BC — 40.6 (2013 г.) и 428.0 (2018 г.) экз./млн м³, в то время как в MC она была соответственно 7.7 и 84.2 экз./млн м³. В 2013 г. подавляющая часть рыбного населения (56.1% в MC и 64.0% в BC) концентрировалась в слое воды 10–15 м (рис. 2а, 2б). При этом в MC максимальные плотности рыб (35.7%) отмечены на глубине 14–15 м (температура воды 18.3°C), в BC отмечены на глубине 10–11 м (25.6, температура воды 18.7°C) (рис. 1а; 2а, 2б). В 2018 г. рыбное население было сосредоточено в более глубоких слоях воды: в MC — от 15 до 21 м (85.3%), в BC отмечены на глубинах 6–21 м (88.6%) (рис. 2а, 2б). Максимальные значения плотности рыб в MC отмечались на горизонте 18–19 м (32.8%, температура воды 17.7°C), в BC отмечены на глубине 18–19 м (19.3%, температура воды 7.6–9.0°C) (рис. 1б; 2а, 2б). Концентрацию рыб в 2018 г. на этих глубинах подтверждает и анализ их горизонтального распределения: наибольшие скопления и в MC, и в BC наблюдались на свале в районе 20 м (рис. 3б, 3г).

В 2013 г. основа питания у 100% сигов представлена *Daphnia magna* — до 95% от общего состава организмов, обнаруженных в желудочно-кишечном тракте, среди которых также были цианобактерии и нитчатые диатомовые водоросли рода *Melosira*, у ряда особей встречались *Cyclops abyssorum*, единичные имаго хирономид (Orthocladiinae). В 2018 г. лишь 42% особей сигов питалось исключительно планктонными организмами, 37% — бентосными, а у 21% особей в желудочно-кишечном тракте отмечались обе группы животных. Планктонные организмы в пищевом комке сигов в 2018 г. были представлены *Cyclops* sp.

и *Daphnia* sp., донные организмы — личинками хирономид, стрекоз и поденок, моллюсками рода *Pisidium*, но в основном — амфиподами (представители семейства Gammaridae). Амфиподы к 2018 г. в MC отмечались до глубины 50 м, где их численность составляла 120 экз./м², на глубине 30 м она была выше — до 560 экз./м², а в BC на глубине 25 м плотность достигала 60 экз./м². В 2013 г. представители семейства Gammaridae были представлены лишь до глубины 15 м, где их средняя численность составляла 60 экз./м².

Октябрь. В 2018 г. температура была выше, чем в 2013 г.: в MC в столбе воды 0–30 м — на 0.5–2.3°C, в BC от поверхности до дна — на 0.5–3.6°C (табл. 1, рис. 1а, 1б). Кроме того, в 2018 г. обнаружено снижение прозрачности воды и дефицит растворенного в воде кислорода в слое ниже 20 м (рис. 1в).

В оба года исследований различий биомассы фитопланктона между MC и BC не обнаружено, отсутствовали они и между 2013 и 2018 гг. (табл. 1). Основу биомассы фитопланктона составляли диатомовые водоросли (от 75.2 до 86.7%). Между двумя участками озера также отсутствовали различия количественных характеристик бактерий (табл. 1), однако в 2018 г. в обоих участках водоема обнаружено значительное сокращение их численности и биомассы относительно данных 2013 г. Кроме того, в 2018 г. численность и биомасса гетеротрофных нанофлагеллят были больше, чем в 2013 г.

Различий удельного числа видов зоопланктонов между участками водоема не выявлено (табл. 2). В 2018 г. по сравнению с 2013 г. в обеих частях озера возросло число видов Rotifera, уменьшилось — Soropoda, а в BC — также Cladocera.

В 2013 г. численность зоопланктона в MC и BC не различалась, а в 2018 г. в BC были меньше плотность Soropoda и их доля в общей численности (табл. 2). Основу численности в 2013 г. составляли Soropoda, в 2018 г. — Cladocera. В 2013 г. по численности доминировали науплиусы Soropoda, копепоиды Calanoida, *Acanthodiptomus denticornis*, *Diaphanosoma lacustris*, *Daphnia magna*, в 2018 г. — *Euchlanis dilatata*, *Daphnia longispina*, *Diaphanosoma lacustris* и науплиусы Calanoida, в MC — также копепоиды Calanoida, в BC — *Keratella quadrata*, *Filinia terminalis* и *Cyclops abyssorum*. В 2018 г. относительно данных 2013 г. в обеих частях озера в общей численности зоопланктона возросла доля Rotifera, снизились численность общая, численность Soropoda и Cladocera, доля веслоногих ракообразных в общей численности, повысилась величина индекса Шеннона (табл. 2).

Биомасса зоопланктона в двух частях озера не различалась, лишь биомасса Soropoda в 2018 г. была больше в MC (табл. 2). В 2013 г. в обеих частях озера по биомассе доминировали *Daphnia magna*, *Diaphanosoma lacustris* и *Acanthodiptomus denticornis*, в 2018 г. — *Daphnia longispina*, в MC —

Таблица 2. Средние ($m \pm SD$) число видов (S), численность (N^1), биомасса (B^2) и индекс Шеннона (H) зоопланктона пелагиали Малого (МС) и Большого (БС) Севана в июле и октябре 2013 и 2018 гг.

Показатель	Июль				Октябрь			
	МС		БС		МС		БС	
	2013 ^a	2018 ^b	2013 ^c	2018 ^d	2013 ^e	2018 ^f	2013 ^g	2018 ^h
<i>S</i>								
Rotifera	2.8 ± 0.7	4.6 ± 0.9	4.2 ± 1.0	4.8 ± 0.6	1.8 ± 0.3 ^{*f}	4.4 ± 1.5	2.3 ± 0.6 ^{*h}	6.0 ± 0.8
Copepoda	4.8 ± 0.7	6.0 ± 1.1	4.0 ± 0.3	5.2 ± 0.8	4.0 ± 0.4 ^{*b}	2.7 ± 0.2	4.0 ± 0.0 ^{*h}	2.0 ± 0.2
Cladocera	3.0 ± 0.0 ^{*b}	2.2 ± 0.2	3.4 ± 0.2 ^{*d}	2.0 ± 0.0	2.8 ± 0.3	2.5 ± 0.2 ^{*h}	2.4 ± 0.3 ^{*h}	1.1 ± 0.1
Всего	10.6 ± 1.4	12.8 ± 1.7	11.6 ± 1.4	12.0 ± 0.7	8.6 ± 0.3	9.6 ± 1.7	8.7 ± 0.9	9.1 ± 0.9
<i>N</i>								
Rotifera	1.3 ± 0.2 ^{*b,c}	31.8 ± 7.2 ^{*d}	8.0 ± 0.9 ^{*d}	66.2 ± 11.9	7.5 ± 3.8	11.7 ± 6.1	4.3 ± 0.8 ^{*h}	7.1 ± 1.1
	3.4 ± 1.4 ^{*b,c}	31.2 ± 10.6	15.8 ± 1.3 ^{*d}	37.4 ± 8.4	7.0 ± 2.1 ^{*f}	22.2 ± 7.8	6.0 ± 2.2 ^{*h}	32.3 ± 4.4
Copepoda	41.4 ± 9.0	45.4 ± 15.1	35.4 ± 6.3	55.2 ± 10.1	57.8 ± 14.2 ^{*f}	10.8 ± 1.3 ^{*h}	52.3 ± 12.9 ^{*h}	4.6 ± 0.7
	71.1 ± 2.8 ^b	33.9 ± 6.5	66.7 ± 3.2 ^{*d}	28.1 ± 3.3	55.3 ± 4.5 ^{*f}	35.0 ± 5.9 ^{*h}	53.5 ± 3.2 ^{*h}	22.5 ± 3.6
Cladocera	17.4 ± 5.8 ^{*b,c}	55.5 ± 22.6	9.8 ± 2.9 ^{*d}	71.9 ± 23.4	45.6 ± 14.6 ^{*f}	15.7 ± 4.0	41.5 ± 9.3 ^{*h}	11.4 ± 2.7
	25.5 ± 3.9	34.9 ± 7.2	17.5 ± 3.1	34.5 ± 6.9	37.7 ± 5.1	42.8 ± 4.0	40.5 ± 4.5	45.3 ± 4.3
Общая	60.0 ± 14.4 ^{*b}	132.8 ± 41.0	53.2 ± 9.5 ^{*d}	193.2 ± 24.2	111.0 ± 29.5 ^{*f}	38.2 ± 11.0	98.1 ± 21.6 ^{*h}	23.1 ± 3.2
<i>B</i>								
Rotifera	0.001 ± 0.0001 ^{*b,c}	0.056 ± 0.013	0.009 ± 0.002 ^{*d}	0.073 ± 0.008	0.002 ± 0.0007	0.006 ± 0.003	0.0015 ± 0.0003	0.005 ± 0.001
	0.03 ± 0.02 ^{*c}	1.1 ± 0.6	0.14 ± 0.03	1.0 ± 0.4	0.055 ± 0.033 ^{*f}	0.8 ± 0.3	0.108 ± 0.099 ^{*h}	5.9 ± 3.2
Copepoda	0.64 ± 0.13 ^{*b}	2.93 ± 0.87	0.41 ± 0.09 ^{*d}	2.44 ± 0.81	1.32 ± 0.17 ^{*f}	0.261 ± 0.049 ^{*h}	1.15 ± 0.46	0.095 ± 0.031
	9.1 ± 4.4 ^{*b}	26.5 ± 4.7	5.9 ± 0.9 ^{*d}	18.0 ± 2.9	22.5 ± 8.8 ^{*f}	45.2 ± 3.2	16.2 ± 8.9	29.0 ± 6.8
Cladocera	11.2 ± 4.1	9.26 ± 3.34	7.5 ± 1.5	12.69 ± 5.39	10.74 ± 5.12 ^{*f}	0.333 ± 0.089	13.93 ± 6.51 ^{*h}	0.296 ± 0.113
	90.8 ± 4.4 ^{*b}	72.4 ± 4.5	94.0 ± 0.9 ^{*d}	81.0 ± 3.0	77.4 ± 8.8 ^{*f}	54.1 ± 3.1	83.7 ± 9.0 ^{*h}	65.1 ± 7.5
Общая	11.9 ± 4.1	12.23 ± 4.19	7.96 ± 1.57	15.21 ± 6.10	12.06 ± 5.21 ^{*f}	0.600 ± 0.139	15.08 ± 6.88 ^{*h}	0.396 ± 0.114
<i>H</i> , бит/экз.	1.02 ± 0.19 ^{*b}	2.67 ± 0.25	1.35 ± 0.07 ^{*d}	3.12 ± 0.15	2.23 ± 0.05 ^{*f}	2.70 ± 0.3	2.25 ± 0.1 ^{*h}	3.10 ± 0.2

Примечания. ¹ в числителе – тыс. экз./м³, в знаменателе – доля (%) в общей численности зоопланктона; ² в числителе – г/м³, в знаменателе – доля (%) в общей биомассе зоопланктона.

Таблица 3. Средние ($m \pm SD$) численность (N , тыс. экз./м³), биомасса (B , г/м³) и скорость экскреции минерального фосфора (P , гP/(м³ сут)) *Daphnia longispina* (I), *Diaphanosoma lacustris* (II) и *Daphnia magna* (III) в пелагиали Малого (МС) и Большого (БС) Севана в июле и октябре 2013 и 2018 гг.

Показатель	Вид	Июль				Октябрь			
		МС		БС		МС		БС	
		2013 ^a	2018 ^b	2013 ^c	2018 ^d	2013 ^e	2018 ^f	2013 ^g	2018 ^h
N	I	13.6 ± ± 5.1* ^b	31.4 ± ± 12.3	6.8 ± ± 2.5* ^d	58.5 ± ± 16.5	0.2 ± ± 0.1	0.3 ± ± 0.1* ^h	0	0.005 ± ± 0.004
	II	2.0 ± ± 0.9* ^b	24.1 ± ± 11.5	1.9 ± ± 0.4* ^d	13.4 ± ± 8.1	42.3 ± ± 13.3* ^f	15.2 ± ± 4.1	34.6 ± ± 6.5* ^h	11.4 ± ± 2.7
	III	1.8 ± ± 0.9	0	1.1 ± ± 0.2	0	3.1 ± ± 1.4	0	6.9 ± ± 3.5	0
B	I	3.9 ± ± 1.2	7.9 ± ± 3.1	3.0 ± ± 0.9* ^d	12.0 ± ± 4.9	0.067 ± ± 0.063* ^f	0.020 ± ± 0.013	0	0.0001 ± ± 0.0001
	II	0.08 ± ± 0.04* ^b	1.3 ± ± 0.5	0.08 ± ± 0.02	0.7 ± ± 0.6	1.52 ± ± 0.44* ^f	0.312 ± ± 0.097	1.51 ± ± 0.31* ^h	0.296 ± ± 0.113
	III	7.3 ± ± 3.6	0	4.5 ± ± 0.7	0	9.16 ± ± 4.87	0	12.42 ± ± 6.28	0
P	I	0.131 ± ± 0.051* ^b	0.337 ± ± 0.132	0.060 ± ± 0.024* ^d	0.677 ± ± 0.174	0.0013 ± ± 0.001	0.004 ± ± 0.002* ^h	0	0.00008 ± ± 0.00007
	II	0.030 ± ± 0.013* ^b	0.382 ± ± 0.193	0.028 ± ± 0.006* ^d	0.224 ± ± 0.119	0.540 ± ± 0.185* ^f	0.233 ± ± 0.062	0.416 ± ± 0.076* ^h	0.188 ± ± 0.037
	III	0.009 ± ± 0.005	0	0.006 ± ± 0.001	0	0.014 ± ± 0.006	0	0.034 ± ± 0.018	0
	Общее	0.170 ± ± 0.060* ^b	0.720 ± ± 0.312	0.094 ± ± 0.028* ^d	0.901 ± ± 0.274	0.556 ± ± 0.191* ^f	0.237 ± ± 0.061	0.451 ± ± 0.089* ^h	0.188 ± ± 0.037

также *Diaphanosoma lacustris* и *Acanthodiptomus denticornis*, в БС – *Cyclops abyssorum*. В 2018 г. по сравнению с данными 2013 г. значительно сократилась биомасса зоопланктона за счет ракообразных, увеличились доли Rotifera и Copepoda в общей биомассе, снизилась доля Cladocera. Кроме того, в 2018 г. в обеих частях озера из состава зоопланктона исчезла *Daphnia magna*, снизилась экскреция фосфора Cladocera за счет *Diaphanosoma lacustris* (табл. 3).

Плотность рыб в БС (2013 г. – 92.9 экз./млн м³, 2018 г. – 323.2 экз./млн м³) была больше, чем в МС (соответственно 21.7 и 212.5 экз./млн м³). В МС в 2013 г. основные скопления рыб регистрировались в слоях от 60 до 66 м (27.8%), от 25 до 30 м (25.4%) и от 10 до 15 м (21.5%), в 2018 г. – от 25 до 30 м (53.3%) (рис. 2б, 2г), при этом в наибольшей степени концентрировались, а затем распределялись равномерно с отметки ~1.5 км от берега (рис. 4б). В БС в 2013 г. наибольшая плотность отмечена в слое 24–30 м (53.0%), в 2018 г. – в слоях 20–25 м (39.8%) и 7–10 м (30.6%) (рис. 2б, 2г), при этом основные скопления регистрирова-

лись в ~4 км от берега на глубинах около 25 м (рис. 4г).

Основа питания у 90% сигов в октябре 2013 г. была представлена *Daphnia magna*, в 2018 г. лишь 28% особей сигов питалось исключительно планктонными организмами (Calanoida), 44% – бентосными (в основном представители семейства Gammaridae), у 28% особей желудочно-кишечные тракты оказались пустыми.

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты исследований показали, что в отдельные годы наблюдались различия характеристик зоопланктона между участками озера: в МС, где плотность рыб была меньше, отмечено снижение численности и биомассы Rotifera, повышение – Crustacea (табл. 2). Однако наиболее яркие различия зоопланктона при разной плотности рыб выявились при сравнении данных 2013 и 2018 гг. При этом ряд изменений зоопланктона при увеличении количества рыб в 2018 г. были вполне закономерны (Гиляров, 1987; Садчиков, 2007; Bartell, Kitchell, 1978; Brooks, Dodson, 1965;

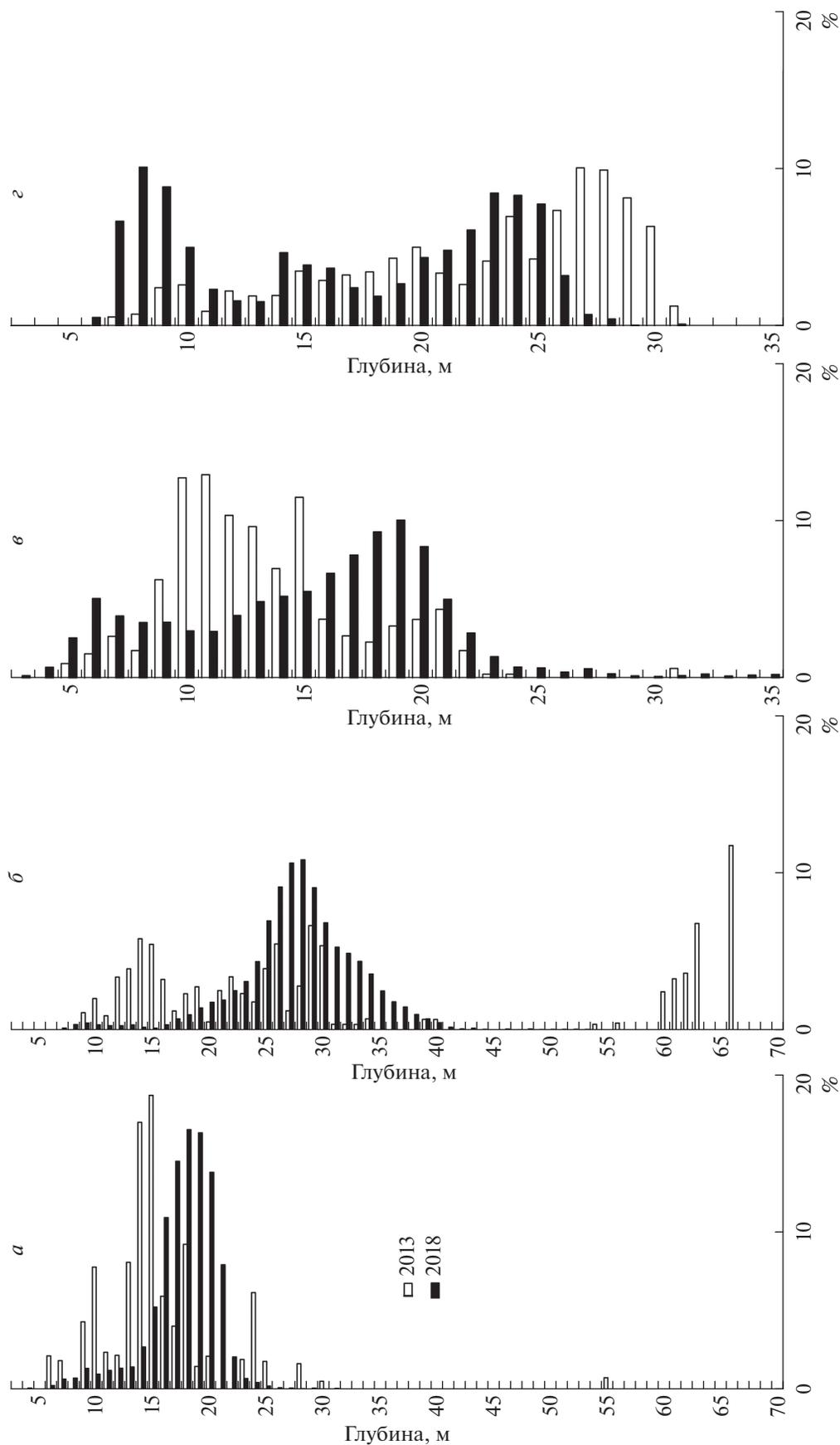


Рис. 2. Средняя доля рыб от их общей численности в столбе воды Малого (*а, б*) и Большого (*в, г*) Севана в июле 2013 (*а, в*) и октябре 2018 (*б, г*) гг.

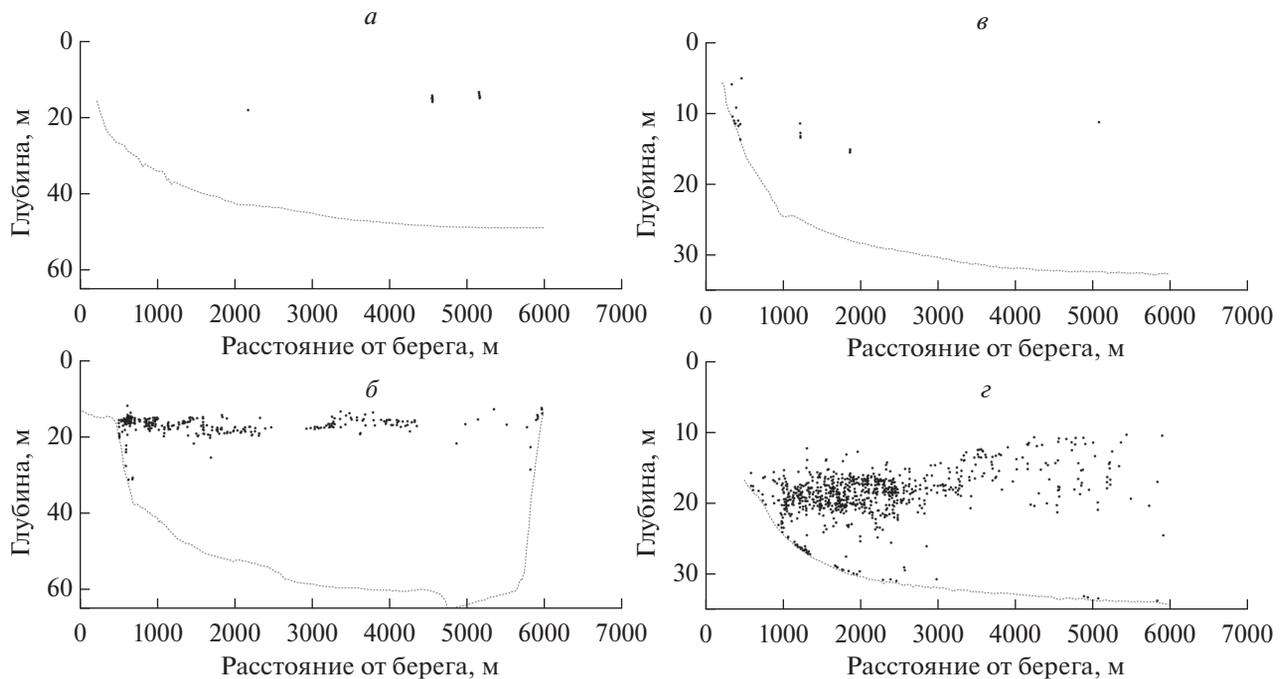


Рис. 3. Горизонтальное распределение рыб в Малом (а, б) и Большом (в, г) Севане в июле 2013 (а, в) и 2018 (б, г) гг.

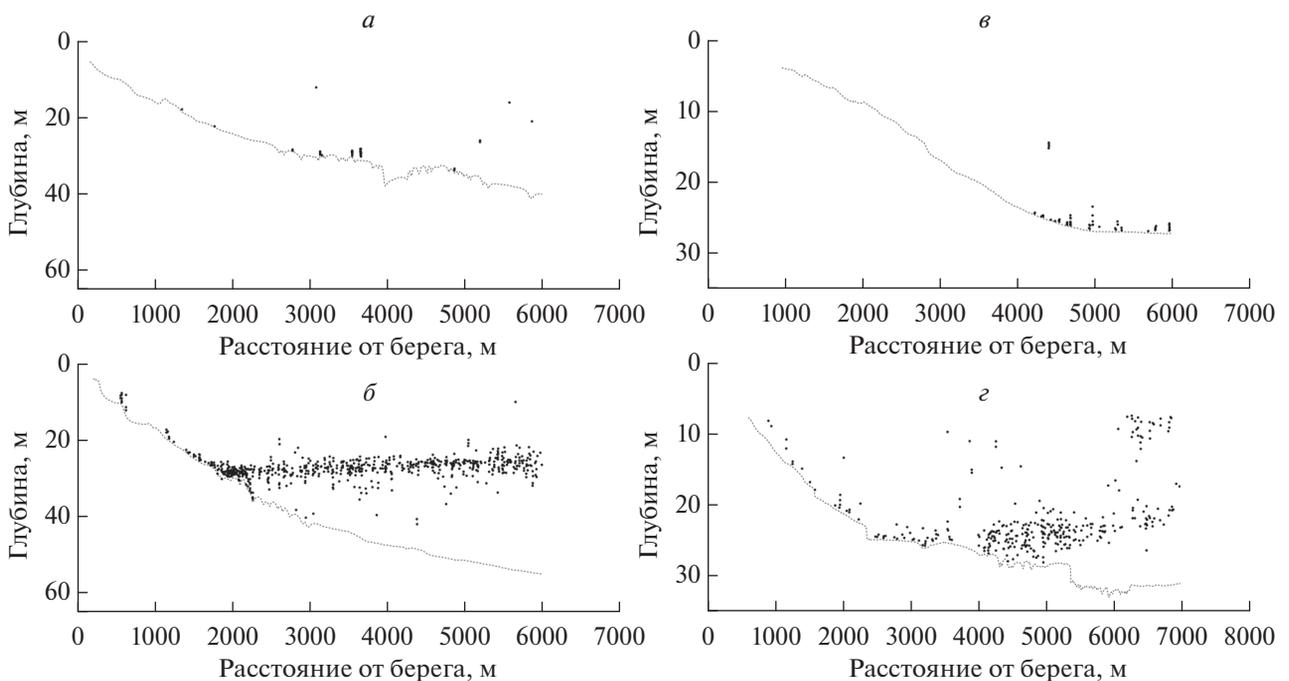


Рис. 4. Горизонтальное распределение рыб в Малом (а, б) и Большом (в, г) Севане в октябре 2013 (а, в) и 2018 (б, г) гг.

Нрбаček, 1962; Stenson et al., 1978). Во-первых, в это время из состава беспозвоночных исчезла *D. magna* – наиболее крупный и окрашенный вид Cladocera. Во-вторых, наблюдалась закономерность, которая ранее уже была отмечена в оз. Се-

ван (Озеро Севан ..., 2016): увеличение величины индекса Шеннона. На наш взгляд, механизм изменения величины индекса заложен в том, что рыбы, с одной стороны, выбирают наиболее заметные пищевые объекты, с другой, – способны

переключаться на более многочисленнее, независимо от их размера (Murdoch, 1969; Murdoch et al., 1975). При этом выедание и крупных и/или многочисленных организмов благоприятствует снижению степени доминирования одного вида по биомассе и/или по численности, в результате чего значение индекса Шеннона возрастает.

Однако часть изменений планктона оказалась весьма специфичной. Так, в июле 2018 г. по сравнению с 2013 г. в озере увеличилась численность и биомасса зоопланктона, в том числе *D. longispina* и *Diaphanosoma lacustris* (табл. 2, 3). Явное противоречие с подавляющим числом литературных данных, указывающих на то, что усиление пресса со стороны планктоноядных рыб приводит к сокращению численности и биомассы зоопланктона и, в частности, Cladocera (Гиляров, 1987; Садчиков, 2007; Bartell, Kitchell, 1978; Brooks, Dodson, 1965; Hrbáček, 1962; Stenson et al., 1978), ставит вопрос о причинах увеличения количественных показателей планктонных беспозвоночных в июле?

Анализ содержимого желудочно-кишечного тракта сигов в 2018 г. показал, что почти половина особей питались только донными формами (представители семейства Gammaridae), в то время как в 2013 г. 100% особей потребляли в основном *Daphnia magna*. Очевидно, что увеличение количества сигов с бентосным типом питания в 2018 г. связано со значительным возрастанием их численности и, соответственно, возросшей конкуренцией за планктонные организмы на фоне исчезновения крупной *D. magna*. В результате возросла плотность рыб в более глубоких слоях воды, особенно на свале глубин (около 20 м), где, очевидно, и происходит питание бентосными организмами.

Изменение вертикального распределения сигов в июле 2018 г. могло определяться также высокой температурой воды (табл. 1). Известно, что рыбы способны четко ориентироваться в температурных градиентах, различая разницу до 0.1°C и выбирать оптимальные их физиологическому состоянию температурные зоны (Steffel et al., 1976). Особое значение температура воды имеет для *Coregonus lavaretus* – одного из наиболее холодолюбивых видов рыб современной ихтиофауны (Kudersky, 1997), который в стратифицированных озерах выбирает гипolimнион, характеризующийся наиболее благоприятными температурными условиями. Однако даже такие холодолюбивые рыбы как *C. lavaretus* при дефиците пищи могут периодически перемещаться из слоев воды с оптимальными температурами в менее благоприятные, но богатые пищей (Brett, 1971; Смирнов, 2013). Так, в 2013 г., когда такой ценный объект питания сигов, как амфиподы, встречались лишь до глубины 15 м, а в толще воды была массово представлена крупная и доступная для сигов *Daphnia magna*, им было выгодно добывать ее в верхних слоях мета- и даже нижних слоях эпилимниона. В 2018 г., когда в наиболее прогретом

слое эпилимниона состав Cladocera в июле включал представителей относительно мелких и прозрачных видов, сигам стало более выгодно совершать миграции в гипolimнион, где основу его питания составили амфиподы, которые к этому времени встречались на глубинах до 50 м. Следовательно, в 2018 г. рыбы выбирали оптимальное сочетание температурных и трофических условий, которое складывалось на глубине около 20 м в непосредственной близости от дна на свале глубин.

Помимо этого, имеются сведения о том, что значение контроля сверху для зоопланктона зависит от трофического статуса водоема: в более кормных условиях влияние рыб отражается в меньшей степени, т.к. выедание компенсируется более высокой плодovitостью беспозвоночных (Алимов, 2001). Об улучшении кормовой базы зоопланктеров в июле 2018 г. свидетельствует увеличение биомассы фитопланктона по сравнению с 2013 г. (табл. 1).

Однако возрастание биомассы фитопланктона на фоне повышения численности и биомассы зоопланктона, в том числе *D. longispina* и *Diaphanosoma lacustris*, весьма необычно. Определенную роль в этом могла сыграть более высокая температура воды, о чем свидетельствуют коэффициенты корреляции биомассы зеленых водорослей ($r = 0.59$), цианобактерий ($r = 0.50$) и общей биомассы фитопланктона ($r = 0.68$).

Кроме того, повышение биомассы фитопланктона может определяться жизнедеятельностью зоопланктеров-фильтраторов за счет насыщения воды их метаболитами, которые являются питательными веществами для водорослей и цианобактерий (Жолткевич и др., 2013). Известно, что наибольшая скорость экскреции фосфора характерна для видов Cladocera, отличающихся меньшими размерами (Ferrante, 1976). В 2018 г. суммарная биомасса относительно мелкоразмерных *Daphnia longispina* и *Diaphanosoma lacustris* значительно превышала таковую в 2013 г., в результате чего возросло количество экскретируемого фосфора: в МС – в 4.2 раза, в БС – в 9.1. С его количеством положительно коррелировала общая биомасса фитопланктона ($r = 0.70$).

Следовательно, для фитопланктона оз. Севан фосфор, регенерируемый Cladocera, имеет большое значение и, наряду с высокой температурой воды, в июле 2018 г. стимулировал развитие водорослей и цианобактерий, компенсируя их выедание и способствуя повышению их биомассы.

Одновременно, в июле 2018 г. наблюдалось сокращение численности и биомассы бактериопланктона. Исследования горных озер Европы показали, что только ~13% вариаций количественных характеристик бактерий объясняется прямым влиянием зоопланктона, в частности, дафний (Straškrábová et al., 2008). Часть исследователей считает, что дафнии не способны потреб-

лять микроорганизмы размером < 1 мкм (Pace et al., 1983; Sanders et al., 1989). Это, наряду с отсутствием стимулирующего эффекта от экскретуемого фосфора, который наблюдался и в Боденском озере (Gude, 1988) и в отдельные периоды в оз. Севан (Krylov et al., 2018), свидетельствует об опосредованном влиянии Cladocera на бактериопланктон. Известно, что крупные дафнии выедают основных потребителей бактерий – протистов (Degans et al., 2002; Hall et al., 1993), в частности, гетеротрофных нанофлагеллят. Это подтверждает и ряд наблюдений того, что количественные характеристики гетеротрофных нанофлагеллят в водоемах, в которых преобладают мелкие виды Cladocera, больше, чем там, где основу составляют крупные (Vaque, Pace, 1992; Krylov et al., 2018). Именно этим объясняется то, что в июле 2018 г. при исчезновении крупной *Daphnia magna* численность гетеротрофных нанофлагеллят в МС возросла в 8.2 раза, в БС – в 10.7, биомасса – в 6.1 и 6.3 раза соответственно. С увеличением численности и биомассы гетеротрофных нанофлагеллят снижалась численность ($r = -0.57$ и -0.55) и биомасса ($r = -0.71$ и -0.55) бактериопланктона. Кроме того, в июле 2018 г. увеличилась доля бактерий > 2 мкм, что, как известно, – защитная реакция бактериопланктона от его потребителей (Pernthaler, 2005).

При снижении температуры воды в октябре 2018 г. контроль со стороны рыб способствовал сокращению количественных характеристик зоопланктона, в том числе *Diaphanosoma lacustris*, *Daphnia longispina* и количества экскретуемого ими фосфора (табл. 2, 3). Об этом свидетельствуют коэффициенты корреляции общей численности и биомассы зоопланктона (соответственно $r = -0.78$, -0.65), Соперода ($r = -0.84$, -0.82) и Cladocera ($r = -0.71$, -0.63) с плотностью рыб.

Значительное выедание зоопланктона в октябре 2018 г. может быть связано не только с общим увеличением плотности рыб, но и с особенностями их распределения. Ранее указывалось, что осенью сиги предпочитают более глубокие слои воды (Смолей и др., 1985; Габриелян, 2010). Аналогичные данные получены в октябре 2013 г., когда относительно большая доля рыб отмечалась в придонных областях (рис. 2б, 2г). Однако в октябре 2018 г. они концентрировались в менее глубоких слоях, чем в 2013 г. Это мы связываем с низким содержанием кислорода в придонных слоях (рис. 1в). В результате этого скопления рыб отмечались на горизонтах, где оптимально сочетались температурные (рис. 1а, 1б) и кислородные (рис. 1в) условия.

Следовательно, дефицит кислорода в октябре 2018 г. в придонном слое (на глубинах более 25 м) мог сокращать возможности возросшего количества рыб по питанию донными беспозвоночными, благодаря чему планктонные ракообразные, основная часть которых концентрируется в эпи-

и металимнионе (Озеро Севан ..., 2016), значительно выедались.

С дефицитом кислорода могут быть связаны и межгодовые изменения разницы количества рыб в МС и БС. Наибольшие плотности и биомассы рыб регистрируются в БС, превышая значения в МС в среднем в 2–4.8 раза (Экология озера ..., 2010; Озеро Севан ..., 2016). В июле 2018 г. в БС плотность рыб также была больше (в 5 раз), в октябре 2013 г. – в 4.3 раза, но в октябре 2018 г. – лишь в 1.5 раза. Мы полагаем, что в годы, отличающиеся критически низким содержанием кислорода в придонных слоях, рыба мигрирует в МС, где объем глубоководного слоя с нормальными кислородными условиями больше, чем в БС. Однако данное предположение требует отдельных исследований.

Изменения зоопланктона в октябре 2018 г. определяли состояние других планктонных организмов. Так, увеличение количественных характеристик гетеротрофных нанофлагеллят закономерно было связано с уменьшением контроля сверху со стороны планктонных ракообразных (в первую очередь, *Daphnia magna*), о чем свидетельствуют корреляционные связи численности простейших с численностью и биомассой Соперода ($r = -0.62$ и -0.60) и Cladocera ($r = -0.45$ и -0.43), а также литературные данные (Vaque, Pace, 1992; Hall et al., 1993; Degans et al., 2002; Krylov et al., 2018). В свою очередь, увеличение количества гетеротрофных нанофлагеллят в октябре 2018 г. отрицательно отразилось на численности ($r = -0.56$) и биомассе ($r = -0.48$) бактериопланктона.

Значительное сокращение количественных характеристик ракообразных в октябре 2018 г., включая фильтраторов, позволяет ожидать снижение выедания ими фитопланктона и, как следствие, увеличение его биомассы. Однако биомасса фитопланктона и его структура в это время по сравнению с октябрём 2013 г. практически не изменялись (табл. 1). Особое внимание обращает на себя факт того, что это наблюдалось на фоне более высокой температуры воды. Очевидно, как мы отмечали и выше, и ранее (Озеро Севан ..., 2016; Krylov et al., 2016), большую роль в формировании биомассы фитопланктона играет фосфор, экскретуемый Cladocera, о чем свидетельствует коэффициент корреляции между его количеством и биомассой фитопланктона в октябре ($r = 0.58$). В результате, при снижении количества фосфора, регенерируемого Cladocera, в октябре 2018 г. биомасса фитопланктона оставалась на уровне 2013 г.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, изменения зоопланктона и контролируемых им групп организмов при увеличении плотности рыбного населения зависят от вертикального распределения планктофагов, определяемого температурой воды, concentra-

цией кислорода и количественными характеристиками кормовых объектов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при поддержке РФФИ (18-54-05003 Арм_а) и в рамках государственных заданий (№ АААА-А18-118012690106-7, АААА-А18-118012690096-1, АААА-А18-118012690102-9, АААА-А18-118012690098-5).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф., 2001. Элементы функционирования водных экосистем. СПб.: Наука. 147 с.
- Балушкина Е.Б., Винберг Г.Г., 1979. Зависимость между массой и длиной тела у планктонных животных // Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука. С. 169–172.
- Габриелян Б.К., 2010. Рыбы озера Севан. Ереван: Гитутюн. 252 с.
- Гиляров А.М., 1987. Динамика численности пресноводных планктонных ракообразных. М.: Наука. 191 с.
- Жолткевич Г.Н., Беспалов Ю.Г., Носов К.В., Мэр К., 2013. Проблема биобезопасности эвтрофицированных источников питьевого водоснабжения: модель факторов устойчивости зоопланктона // Концепт. № 6. ART 13125. URL: <http://e-koncept.ru/2013/13125.htm>
- Жукова Т.В., 1989. Режим фосфора, его роль в биотическом круговороте и эвтрофировании (на примере озера Нарочанской группы) // Гидробиологический журнал. Т. 25. № 4. С. 24–28.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов, 1975. М.: Наука. 240 с.
- Озеро Севан. Экологическое состояние в период изменения уровня воды, 2016. Ярославль: Издательское бюро "Филигрань". 328 с.
- Садчиков А.П., 2007. Планктология. Ч. 1: Трофические и метаболические взаимоотношения. М.: МАКС-Пресс. 240 с.
- Смирнов А.К., 2013. Влияние наличия пищи в зоне температурного оптимума на поведение молоди речного окуня *Perca fluviatilis* L. // Вестник АГТУ. Сер.: Рыбное хозяйство. № 1. С. 75–82.
- Смолей А.И., Пивазян С.А., Южакова Г.Г., 1985. Состояние рыбных запасов в период понижения уровня озера Севан и перспективы их использования // Лимнологические и ихтиологические исследования озера Севан. Труды Севанской гидробиологической станции. Т. XX. Ереван: Изд-во АН Армянской ССР. С. 199–244.
- Экология озера Севан в период повышения его уровня. Результаты исследований Российско-Армянской биологической экспедиции по гидроэкологическому обследованию озера Севан (Армения) (2005–2009 гг.). 2010. Махачкала: Наука ДНЦ. 348 с.
- Bartell S.M., Kitchell J.F., 1978. Seasonal impact of planktivity on phosphorus release by Lake Wingra zooplankton // Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie. V. 20. P. 466–474.
- Brett J.R., 1971. Energetic Responses of Salmon to Temperature. A Study of Some Thermal Relations in the Physiology and Freshwater Ecology of Sockeye Salmon (*Oncorhynchus nerka*) // American Zoologist. V. 11. P. 99–113.
- Brooks J.L., Dodson S.I., 1965. Predation, body size, and composition of plankton // Science. V. 150. P. 28–35.
- Caron D.A., 1983. Technique for enumeration of heterotrophic and phototrophic nanoplankton, using epifluorescence microscopy, and comparison with other procedures // Applied and Environmental Microbiology. V. 46. № 2. P. 491–498.
- Degans H., Zöllner E., Van der Gucht K., De Meester L., Jurgens K., 2002. Rapid Daphnia-mediated changes in microbial community structure: an experimental study // FEMS Microbiology Ecology. V. 42. № 1. P. 137–49.
- Ferrante J.G., 1976. The role of zooplankton in the intrabio-cenotic phosphorus cycle and factors affecting phosphorus excretion in a lake // Hydrobiologia. V. 49. № 3. P. 203–214.
- Gude H., 1988. Direct and indirect influences of crustacean zooplankton on bacterioplankton of Lake Constance // Hydrobiologia. V. 159. P. 63–73.
- Hall J.A., Barrett D.P., James M.R., 1993. The importance of phytoflagellate, heterotrophic flagellate and ciliate grazing on bacteria and picophytoplankton sized prey in a coastal marine environment // Journal of Plankton Research. V. 15. P. 1075–1086.
- Hrbaček J., 1962. Species composition and the amount of zooplankton in relation to the fish stock // Rozprawy Československé akademie věd. V. 72 (10). 116 p.
- Krylov A.V., Hayrapetyan A.O., Bolotov S.E. et al., 2016. Changes in Autumn Zooplankton in the Pelagic Zone of Lake Sevan (Armenia) during the Increase in Fish Abundance // Inland Water Biology. V. 9. № 2. P. 142–149.
- Krylov A.V., Hayrapetyan A.O., Gerasimov Yu.V., Malin M.I., 2016a. Changes in the Structural Parameters of the Summer Zooplankton in the Pelagic Zone of Lake Sevan (Armenia) during an Increase in Fish Abundance and Biomass // Inland Water Biology. V. 9. № 1. P. 73–78.
- Krylov A.V., Kosolapov D.B., Kosolapova N.G., Gerasimov Y.V., Hovsepyan A.A., 2018. The plankton community of Sevan lake (Armenia) after invasion of Daphnia (Ctenodaphnia) magna Straus, 1820 // Biology Bulletin. V. 45. № 5. С. 505–511.
- Kudersky L.A., 1997. Histoty of fish fauna in Lake Ladoga // Proceedings of the Second International Lake Ladoga Symposium, 1996. Joensuu. № 117. P. 284–288.
- Murdoch W.W., 1969. Switching in general predators: experiments on predator specificity and stability of prey populations // Ecological Monographs. V. 39. P. 335–354.
- Murdoch W.W., Avery S., Smyth M.E.B., 1975. Switching in predatory fish // Ecology. V. 56. P. 1094–1105.
- Pace M.L., Porter K.G., Feig Y.S., 1983. Species- and age-specific differences in bacterial resource utilization by two co-occurring cladocersans // Ecology. V. 64. P. 1145–1156.
- Parker-Stetter S.L., Rudstam L.G., Sullivan P.J., Warner D.M., 2009. Standard operating procedures for fisheries acoustic surveys in the Great Lakes. Great Lake Fish Comm Spec Pub 09-01. 170 p.

- Pernthaler J.*, 2005. Predation on prokaryotes in the water column and its ecological implications // *Nature Reviews Microbiology*. V. 3. P. 537–546.
- Porter K.G., Feig Y.S.*, 1980. The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora // *Limnology and Oceanography*. V. 25. № 5. P. 943–948.
- Prchalová M., Kubečka J., Říha M. et al.*, 2009. Size selectivity of standardized multimesh gillnets in sampling coarse European species // *Fisheries Research*. V. 96. P. 51–57.
- Sanders R.W., Porter K.G., Bennet S.J., De Biase A.E.*, 1989. Seasonal patterns of bacterivory by flagellates, ciliates, rotifers, and cladocerans in a freshwater planktonic community // *Limnology and Oceanography*. V. 34. № 4. P. 673–687.
- Simmonds J., MacLennan D.*, 2005. *Fisheries Acoustics: Theory and Practice*. Second edition, Blackwell Science. Fish and Aquatic Resources Series 10. 437 p.
- Steffel S., Dizon A.E., Magnuson J.J., Neill W.H.*, 1976. Temperature discrimination by captive free-swimming tuna, *Euthynnus affinis* // *Transactions of the American Fisheries Society*. V. 105. P. 588–591.
- Stenson J., Bohlin T., Henrikson L. et al.*, 1978. Effects of fish removal from a small lake // *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*. V. 20. P. 794–801.
- Straškrábová V., Bertoni R., Blažo M. et al.*, 2008. Structure of pelagic microbial assemblages in European mountain lakes during ice-free season // *Advances in Limnology*. V. 62. P. 19–53.
- Vaque D., Pace L.M.*, 1992. Grazing on bacteria by flagellates and cladocerans in lakes of contrasting food-web structure // *Journal of Plankton Research*. V. 14. P. 307–321.

FEATURES OF STRUCTURAL CHANGES IN THE PLANKTON COMMUNITY OF AN ALPINE LAKE WITH INCREASING FISH DENSITY IN SUMMER AND AUTUMN

A. V. Krylov^{1, *}, A. O. Hayrapetyan², D. B. Kosolapov¹, E. G. Sakharova¹, N. G. Kosolapova¹, R. Z. Sabitova¹, M. I. Malin¹, I. P. Malina¹, Yu. V. Gerasimov¹, A. A. Hovsepyan², L. R. Gambaryan², A. S. Mamyán², S. E. Bolotov¹, A. I. Tsvetkov¹, S. A. Hakobyan², S. A. Poddudny¹, B. K. Gabrielyan²

¹*Institute for the Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Yaroslavl Region, 152742 Russia*

²*Institute of Hydroecology and Ichthyology, Scientific Centre of Zoology and Hydroecology, National Academy of Sciences, Yerevan, 0014 Republic of Armenia, Armenia*

*e-mail: krylov@ibiw.ru

Daphnia (Ctenodaphnia) magna Straus, a large species of the order Cladocera, was revealed to have disappeared from the zooplankton composition with an increase in the density of whitefish, *Coregonus lavaretus* L., in Lake Sevan, Armenia. This caused an increase in the quantitative characteristics of heterotrophic nanoflagellates, as a result of which the abundance and biomass of bacterioplankton decreased. At the same time, several seasonal features of plankton transformation were noted. In particular, the abundance and biomass of planktonic invertebrates, including *D. longispina* O.F. Müller and *Diaphanosoma lacustris* Kořínek, both representatives of Cladocera, increased in July. The main reason for this were changes in the distribution of whitefish caused by an increase in their abundance, a depletion of food supply due to the disappearance of *D. magna*, and a high water temperature. This contributed to the formation of the maximum fish density at depths greater than usual, where the trophic and temperature conditions were combined optimally. Leveling a noticeable influence of fish on zooplankton could also be associated with an increase in the trophic status of the lake, when grazing was compensated for by a higher fecundity of invertebrates. An increase in the trophic status of the lake is evidenced by a rising phytoplankton biomass, which is determined by an increased amount of phosphorus regenerated by Cladocera against the background of a high water temperature. This not only compensated for the grazing of algae and cyanobacteria, but also contributed to an increase in their biomass. In October, the pressure of fish on invertebrates rose due to an increase in their density and the peculiarities of their vertical distribution due to oxygen deficiency in the bottom water layers. Under these conditions, the number of species and the share of Rotifera in the total abundance and biomass of zooplankton increased, while the total abundance and biomass of zooplankton decreased due to the filter-feeding crustaceans *D. lacustris* and *D. longispina*. However, a decreased abundance of the latter species failed to lead to changes in the biomass and structure of phytoplankton, which was associated with a decrease in the input of phosphorus excreted by Cladocera. Thus, the response of invertebrates and the groups of plankton organisms they control to an increased density of the fish population depends on the vertical distribution of planktophages, this being determined by water temperature, oxygen concentration, and the quantitative characteristics of food objects.

Keywords: alpine, Lake Sevan, Armenia, plankton structure, zooplankton, phytoplankton, heterotrophic nanoflagellates, bacteria, fish density, water temperature, oxygen concentration