

ИССЛЕДОВАНИЕ ЗООПЛАНКТОНА оз. СЕВАН КАК ПОКАЗАТЕЛЯ УСТОЙЧИВОСТИ ЭКОСИСТЕМЫ В УСЛОВИЯХ ГЛОБАЛЬНОГО ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА

© 2024 г. В. В. Вежновец^{a,*}, А. В. Кураев^b, Э. Х. Гукасян^c, Б. К. Габриелян^c

^aНаучно-практический центр Национальной академии наук Беларуси по биоресурсам,
Минск, Республика Беларусь

^bЛаборатория космических геофизических и океанографических исследований,
Университет Тулузы, Тулуза, Франция

^cНаучный центр зоологии и гидроэкологии Национальной академии наук Республики Армении,
Ереван, Армения

*e-mail: vezhn47@mail.ru

Поступила в редакцию 02.03.2023 г.

После доработки 14.07.2023 г.

Принята к публикации 28.07.2023 г.

Исследовано состояние сообщества зоопланктона оз. Севан в современных климатических условиях при относительно стабильном уровне воды. Таксономический состав бедный, но сохраняет черты, характерные для этого озера еще до начала искусственного понижения уровня воды (1938 г.), до использования вод на энергетические и ирригационные цели. Озеро по показателям развития зоопланктона относится к мезотрофным, но в отдельные годы наблюдаются низкая прозрачность и высокие значения биомассы зоопланктона, характерные для эвтрофных водоемов, из-за повышения уровня воды и возможного роста температуры воды в условиях изменения климата.

Ключевые слова: оз. Севан, зоопланктон, численность, биомасса, изменение климата

DOI: 10.31857/S0320965224010043, **EDN:** zajisk

ВВЕДЕНИЕ

Для зоопланктонного сообщества оз. Севан имеются ряды постоянных и периодических наблюдений, начиная с 1937 г. (Мешкова, 1952). Воды этого водоема в 1938 г. начали использовать для орошения и выработки электричества, что привело к понижению уровня воды (Крылов и др., 2016). В результате использования вод озера на работу Севано-Разданского каскада ГЭС и ирригационного комплекса к 1981 г. уровень воды был снижен на 19.2 м, что привело к перестройкам в экосистеме озера, эвтрофированию, “цветению” и снижению рыбопродуктивности. Возникшие проблемы из-за снижения уровня решались путем ограничения работы энергетико-ирригационного комплекса и переброской вод р. Арпа, это позволило стабилизировать уровень (1981–2001 гг.). Далее, с целью реабилитации водоема, с 2002 г. начали плановое повышение уровня воды на рекомендованные 6 м, которое к 2011 г. достигло ~3.5 м благодаря регулированию попусков в энергетических целях и поступлению вод р. Арпа через тоннель Арпа-Севан (Озеро..., 2016). В последние 10 лет запланированного повыше-

ния уровня не наблюдают, происходят только межгодовые колебания за счет разных по водности лет. Кроме того, текущее десятилетие характеризуется низким уровнем водности, повышенной температурой, что не позволяет сохранить положительный баланс и обеспечить дальнейшее повышение уровня. Многолетние изменения уровня воды не могли не сказаться на всей экосистеме водоема и привели к значительным изменениям и в зоопланктоне. Наиболее детально это сообщество изучала в 1937–1969 гг. Т.М. Мешкова (1975). Позднее, в 2004–2009 и 2011–2014 гг., исследования проведены сотрудниками Института биологии внутренних вод РАН и Научного центра зоологии и гидроэкологии НАН Армении (Крылов и др., 2016). Последние данные этими исследователями коллективами получены после его повышения в период колебания уровня воды (2014–2019 гг.), который продолжается и в настоящее время. В современных условиях наблюдается рост трофности, фиксируемый по степени развития фитопланктона и сопровождаемый “цветениями” в летнее и осеннее время (Научные..., 2022). Наблюдаемое ускорение эвтрофирования в на-

стоящее время, кроме колебания уровня, может быть обусловлено влиянием изменения климата и связанным с ним потеплением (Крылов и др., 2021), на что впервые обратили внимание в 2018 г.

Цель работы — определить состояние сообщества зоопланктона оз. Севан в современных климатических условиях при относительно стабильном уровне воды.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для работы послужили сборы зоопланктона, проведенные 18 июля 2022 г. на пяти станциях в северной части Малого Севана, между берегом и глубоководной частью с глубинами от 78 до 5 м (табл. 1). Нумерация станций в таблице — в хронологическом порядке. Начало работ приурочено к станции с максимальной глубиной.

Глубину измеряли прибором YSI CastAway, температуру — RBR-TD, содержание кислорода — TODO (с оптическим датчиком кислорода). Все датчики работали с частотой 2 Гц (два измерения в секунду).

Для сбора зоопланктона использовали замыкающуюся планктонную сеть Джели с диаметром

входного отверстия 25 см, в фильтрующем конусе — сито с ячейей 62 мкм. На всех станциях облов проводили фракционно от поверхности до дна через 5 м глубины. Для фиксации проб использовали 40%-ный формалин, доводя его конечную концентрацию до 4%.

Материал просматривали под бинокулярным микроскопом в камере Богорова с уточнением морфологических особенностей животных с помощью микроскопа LeikaMD 1000. Для таксономической идентификации животных использовали работы (Кутикова, 1970; Монченко, 1974; Определитель..., 2010) и др.

Численность представлена в экз./м³ в облавливаемых горизонтах, для столба воды каждой станции вычисляли арифметическую среднюю. Массу тела у ракообразных рассчитывали по полученным данным длины тела с использованием зависимостей массы тела от длины (Балушкина, Винберг, 1979), для коловраток — по геометрическому подобию (Мешкова, 1952).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Прозрачность озера по белому диску Секки была 3.0 м, что значительно ниже показателя 2013 г. — 11.8 ± 0.7 м (Крылов и др., 2021), а также до начала снижения уровня, когда он летом достигал ~14 м (Экология..., 2010), и озеро характеризовалось как олиготрофный водоем. Меньшие величины прозрачности (2.1 ± 0.8 м) зафиксированы лишь однажды (в июле 2018 г.) (Крылов и др., 2021), что близко к полученным нами данным.

В наблюдаемый период температура у поверхности воды достигала 19.2°C, у дна — 4.3°C, термоклин располагался на глубинах 14–19 м, где температура резко снижалась с 16 до 8°C (рис. 1а). Температурный режим не отличался от многолетних данных для этого времени года.

Насыщение кислородом убывало от 90–95% и выше в верхнем слое до 55–60% у дна в глубоководной части (рис. 1б). Следует отметить, что в зоне температурного скачка наблюдали небольшое снижение содержания кислорода по сравнению с нижележащими горизонтами. Наличие этого металимниального минимума часто встречалось нами в мезотрофных и эвтрофных озерах Беларуси (Вежновец, Журавлев, 2022). Также его отмечали и другие исследователи (Boyd, 1972). Здесь кислород интенсивно потребляется отмирающим фитопланктоном, что и создает промежуточный минимум кислорода, после которого следуют слои, более насыщенные кислородом и постепенным снижением его концентрации с глубиной.

Наблюдаемое снижение по глубине было приурочено в данном случае к верхней части мета-

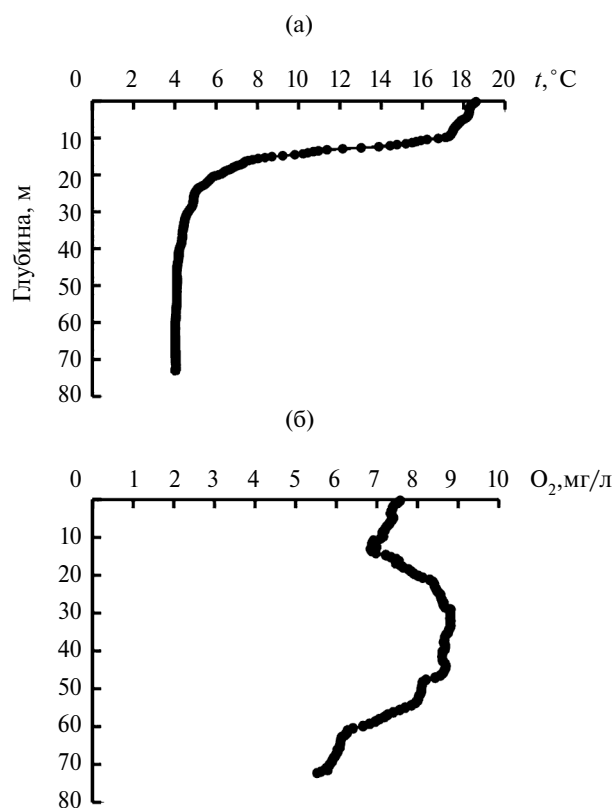


Рис. 1. Вертикальное изменение температуры (а) и концентрации кислорода (б) в Малом Севане в июле 2022 г.

лимниона. Согласно последним исследованиям, металимниальный минимум не был отмечен в 2018 г. при низкой прозрачности воды (Крылов и др., 2021).

Видовой состав. Число встреченных видов было невелико. На всех станциях найдено десять видов коловраток и восемь видов ракообразных, из которых шесть относятся к веслоногим, два — к ветвистоусым (табл. 2). Изменения в видовом составе на разных глубинах происходят, в основном, за счет коловраток. Большее видовое богатство наблюдается на глубоководных станциях, что согласуется с исследованиями, проведенными в 2007 г., где также с увеличением глубины возрастало число видов коловраток (Экология..., 2010).

Таблица 1. Координаты, глубина станций и время отбора проб в оз. Севан (Малый Севан)

Станция	с.ш.	в.д.	Глубина, м	Время, ч:мин
1	40.60261°	45.06107°	78	09:50
2	40.60952°	45.04580°	40	11:30
3	40.60876°	45.04702°	20	11:40
4	40.60832°	45.04653°	10	11:48
5	40.60679°	45.04839°	5	12:08

Из 10 видов встреченных коловраток *Ascomorpha ecaudis*, *Cephalodella catellina* и *Collotheca* sp. указываются впервые. Состав коловраток представлен, в основном, пелагическими видами и только несколько относятся к прибрежным (*Cephalodella catellina*, *Trichotria pocillum* и *Euchlanis dilatata*). Если первые два вида встречаются спорадически на разных глубинах, то *E. dilatata* найден на четырех из пяти станций, что считается особенностью обитания этого вида в оз. Севан. Из коловраток постоянно на всех глубинах и станциях встречались *Keratella quadrata* и *Polyarthra* sp. (возможно, двух видов — *P. dolichoptera* Idelson, 1925 и *P. vulgaris* Carlin, 1943). На третьем месте по встречаемости — *Filinia longiseta*, приуроченная к более глубоким слоям воды и не встречающаяся на мелководных станциях.

В работах А.В. Крылова и др. (2016) для обоих плесов и побережья за периоды 2005–2009 и 2011–2014 гг. указан достаточно обширный список коловраток из 43 видов. Однако, если учитывать только пелагический планктон Малого Севана, то количество видов коловраток в первый период летом достигало шести, во второй — девяти, т.е. сопоставимо с полученными нами данными. По сравнению с предыдущими исследованиями, из обычных пелагических видов не найдены *Asplanchna girodi* Guerne и *Hexarthra mira* (Hudson).

Аспланхну отмечали в озере только в начале текущего столетия, ранее она не встречалась (Мешкова, 1975), поэтому причина исчезновения этого крупного вида из планктона непонятна. Гексартра была постоянно в планктоне, начиная с 30-х годов прошлого столетия. Указывается, что ранее ее появление в планктоне было приурочено ко второй половине августа, а исчезновение фиксировали в ноябре (Мешкова, 1975), однако в XXI в. ее регистрировали и в июле (Крылов и др., 2016). Возможно, во время нашего исследования она перешла на прежний характер воспроизводства и поэтому не была обнаружена.

Следует отметить отсутствие в планктоне *Brachionus quadridentatus* Skorikov, который летом 2007 г. входил в доминантный комплекс литорали и присутствовал в пелагическом и литоральном планктоне Малого Севана в 2011–2014 гг. (Озеро..., 2016). Несмотря на снижение прозрачности воды до трех метров в период наших наблюдений, которое свидетельствует об идущих процессах интенсивного эвтрофирования, этот характерный для эвтрофных вод вид не получил ожидаемого развития, что требует дальнейшего изучения.

Вторая наиболее представленная группа — веслоногие ракообразные (Copepoda), в их состав вошло шесть видов: два вида Calanoida и четыре — Cyclopoida. В сводке 2016 г. для этого времени года указано восемь видов, часть из них относится к прибрежной фауне, для июля 2018 г. отмечено шесть видов пелагических копепоид (Крылов и др., 2021).

Из ранее зарегистрированных трех пелагических видов каланоидных копепоид нами не обнаружен *Arctodiaptomus spinosus* (Daday), которого ранее отмечала Т.М. Мешкова (1952, 1975) как круглогодичную форму с интенсивным размножением в июне. Позже этот вид определили как “периодически исчезающий” из планктона (Крылов и др., 2015), в последующей работе (Крылов и др., 2016) его уже не указывали для летнего пелагического планктона 2007, 2012 и 2013 гг.

Относительно двух наиболее встречаемых видов циклопов *Cyclops strenuus* (Fischer) и *Cyclops abyssorum* Sars, внесенных в список отдельными видами, до сих пор нет единого мнения об их видовом статусе (Мешкова, 1947; Алексеев, 1988). Этот вопрос может быть предметом специального исследования. При сходных морфологических признаках, разделение было сделано по длине тела взрослых особей. Однако наиболее верное определение таксономического статуса этих циклопов даст использование в будущем сочетания морфологических и генетических методов.

Из циклопов не найден *Cyclops vicinis* Uljanin, не указанный Т.М. Мешковой, но широко представленный на всех станциях в сборах 2005–2009

Таблица 2. Встречаемость видов и форм зоопланктона на станциях и горизонтах Малого Севана

Вид	Глубина, м				
	Ст. 1 (n = 16)	Ст. 2 (n = 11)	Ст. 3 (n = 16)	Ст. 4 (n = 9)	Ст. 5 (n = 8)
Rotifera	(8)	(4)	(9)	(3)	(2)
<i>Ascomorpha ecaudis</i> Perty, 1850*	—	—	5–15	—	—
<i>Cephalodella catellina</i> (Müller, 1786)*	—	—	5–15	—	—
<i>Collotheca</i> sp.*	10–15	—	5–10	—	—
<i>Conochilus hippocrepis</i> (Schränk, 1803)	10–15	—	5–10	—	—
<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrenberg, 1832	5–10	0–5	0–5	0–5	—
<i>Filinia longiseta</i> (Ehrenberg, 1834)	15–78	15–40	15–20	—	—
<i>Keratella quadrata</i> (Müller, 1786)	0–78	0–40	0–20	0–10	0–5
<i>Polyarthra</i> sp.	0–40	0–40	0–20	5–10	0–5
<i>Synchaeta pectinata</i> Ehrenberg, 1832	0–10	—	0–5	—	—
<i>Trichotria pocillum</i> (Müller, 1776)	55–60	—	—	—	—
Copepoda	(6)	(5)	(5)	(4)	(4)
<i>Acanthodiaptomus denticornis</i> (Wierzejski, 1887)	20–35; 40–78	0–25; 30–35	0–20	0–10	0–5
<i>Arctodiaptomus bacillifer</i> (Koelbel, 1885)	0–10; 45–50; 55–60	0–5; 10–15; 30–40	0–20	0–5	0–5
<i>Diaptomus nauplii</i>	0–78	0–40	0–20	0–10	0–5
<i>Diaptomus copepodit</i>	0–78	0–40	0–20	0–10	0–5
<i>Cyclops abyssorum</i> Sars, 1863	5–35; 50–60; 65–78	0–30	0–20	0–10	0–5
<i>C. strenuus</i> (Fischer, 1851)	0–78	0–40	0–20	0–10	0–5
<i>Diacyclops bicuspidatus</i> (Claus, 1857)*	40–45	—	10–15	—	—
<i>Megacyclops gigas</i> (Claus, 1857)	10–15	20–30	—	—	—
<i>Cyclops nauplii</i>	0–78	0–40	0–20	0–10	0–5
<i>Cyclops copepodit</i>	0–78	0–40	0–20	0–10	0–5
Cladocera	(2)	(2)	(2)	(2)	(2)
<i>Daphnia longispina</i> O.F. Müller, 1785	0–78	0–40	0–20	0–10	0–5
<i>Diaphanosoma lacustris</i> Korinek, 1981	0–10; 20–25	0–15	0–10	0–10	0–5

Примечание. В скобках дано число видов (n) в группе, “—” отсутствие вида, * — впервые для оз. Севан.

и 2011–2014 гг. Этот вид схож с двумя другими видами рода *Cyclops*, но отличается вооружением плавательных ног (Монченко, 1974). Морфологический анализ похожих экземпляров не дал подтверждения его наличия в это время года и в этом водоеме. В летний сезон в пелагиали и литорали Малого Севана в 2011–2014 гг. впервые отмечен и *Thermocyclops crassus* (Fischer). Вид обычен для пелагиали равнинных мезотрофных и эвтрофных озер средней полосы Европы (Вежновец, 2005).

Возможно, его появление в планктоне было временным.

При регистрации редких организмов найден ранее не указанный для оз. Севан циклоп *Diacyclops bicuspidatus* (Claus), принадлежащий прибрежной фауне, однако яйценозные самки были встречены нами на ст. 1 на глубинах 40–45 м и на ст. 3 — на глубинах 10–15 м. Найденные размножающиеся особи свидетельствуют, что этот вид — постоянный компонент фауны этого водоема.

Самый крупный из циклопов *Megacyclops gigas* (Claus) редок, найдено лишь три экземпляра яйценосных самок на самых глубоководных станциях, но относительно неглубоко: в слоях 10–15 и 20–30 м (табл. 2).

Наиболее бедный видовой состав зарегистрирован в группе ветвистоусых ракообразных, где выявлено только два вида: *Daphnia longispina*, занимающая всю толщу воды, и *Diaphanosoma lacustris*, встречающаяся, в основном, в эпилимнионе. *Daphnia magna* Straus, феномен вселения которой широко обсуждался (Крылов и др., 2016), нами не обнаружена. Нахождение ее в пелагическом планктоне было отмечено в 2011 г. после повышения уровня воды, но уже в 2018 г. она исчезла из состава зоопланктона обеих частей озера (Крылов и др., 2021).

Таким образом, видовой состав зоопланктона в основном сохраняет черты, характерные для этого водоема в течение длительного времени, что свидетельствует об устойчивости экосистемы озера. Найденные новые виды не относятся к ярко выраженным индикаторам экологического состояния и широко встречаются в озерах. Однако отсутствие в планктоне видов-индикаторов повышенной трофности при наблюдаемых низких, фактически минимальных для этого озера величинах прозрачности требует дальнейших исследований.

Особенность пелагического зоопланктона Малого Севана — относительно высокая встречаемость прибрежных видов, что указывает на обмен фауной пелагических и прибрежных участков изученной акватории. Подтверждением этого предположения может быть специфичность развития здесь фитопланктона. Указывается, что “северо-восточная часть Малого Севана, являясь сравнительно глубокой и слабо населенной в прибрежной зоне, возможно, находится под

воздействием определенных подводных течений, которые могут переносить органическое вещество на данный участок” (Научные..., 2022).

Количественное развитие. Численность. Численность зоопланктона, рассчитанная по средним значениям в горизонтах облова для всех пяти станций, была 44.3 тыс. экз./м³. Изученные глубины различались по средним значениям численности в столбе воды (рис. 2). Минимальная численность (27.0 тыс. экз./м³) зарегистрирована на ст. 1 с наибольшей глубиной, максимальная (118.3 тыс. экз./м³) — на ст. 2 с глубиной ~40 м. Если вычислить среднюю из этих показателей на всех пяти станциях, то она оказывается больше приведенной выше величины в 1.5 раза — 67.2 тыс. экз./м³. Обе рассчитанные величины численности укладываются в межгодовой размах колебаний для этого озера. Согласно ранее проведенным исследованиям (Крылов и др., 2016), для июля 2013 г. общая численность была 60.0 ± 14.4 тыс. экз./м³. Необходимо отметить, что в 2018 г. численность зоопланктона значительно выросла до 132.8 ± 41.0 тыс. экз./м³, что выделяет этот год в ряду наблюдений (Крылов и др., 2021). Такое повышение численности и биомассы А.В. Крылов и соавт. (2021) считают необычным и предполагают, что определенную роль в этом могла сыграть более высокая температура воды, которая в тот год наблюдений в июле достигала 21.4°C.

По численности в зоопланктоне доминировали веслоногие ракообразные — 67.6% общей численности, на втором месте были ветвистоусые раки — 19.7, на коловраток приходилось лишь 12.7 (табл. 3). Такое соотношение численности основных групп зоопланктона при преобладании веслоногих ракообразных сохраняется продолжительное время и в разные периоды изменения уровня воды, что свидетельствует о высокой степени устойчивости экосистемы озера.

Считается, что повышение доли коловраток служит показателем роста трофности (Крюкова, 1989; Андроникова, 1996). Полученные нами данные близки к таковым лета 2007 г., когда относительная численность коловраток была $13.4 \pm 8.2\%$ (Экология..., 2010). В период “псевдоолиготрофикации” (2013 г.) доля коловраток снизилась до 3.4% (Крылов и др., 2016), но в 2018 г., когда не было выраженного преобладания той или иной группы беспозвоночных (Крылов и др., 2021), доля коловраток выросла до 31.2%. Вероятно, такой рост можно объяснить высокой температурой воды этого года и активизацией процессов продуцирования.

По средним величинам относительной численности в доминирующий комплекс (>5%) на всех станциях вошли: один вид коловраток — *Keratella quadrata*, циклопы и диаптомусы на-

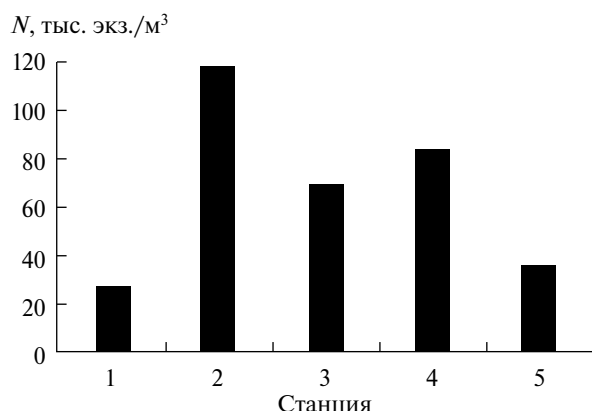


Рис. 2. Средняя численность зоопланктона (N , тыс. экз./м³) в столбе воды на станциях Малого Севана.

уплиальных и копепоидных стадий и *Daphnia longispina*. Из коловраток еще *Filinia longiseta* входила в доминантный комплекс на первых двух самых глубоких станциях, но из-за отсутствия ее на мелководье в итоге достигла лишь 2.6% численности зоопланктона. В целом, доминантный комплекс был бедным и содержал четыре вида и формы. Лидировали по численности диаптомида науплиальных и копепоидных стадий (37.5% общей численности), затем шли циклопы разных стадий развития (25.5), далее *Daphnia longispina* (18.6) и замыкала доминирующую группу *Keratella quadrata* (8.4).

В относительной численности ракообразных закономерных изменений с глубиной не отмечено, лишь доля коловраток на глубоководных станциях была несколько выше. В целом зоопланктон озера сохраняет копепоидный характер, что характерно для мезотрофных водоемов (Крючкова, 1989).

Вертикальное распределение может служить характеристикой не только сообщества зооплан-

ктона, но и экосистемы озера в целом. Установлено, что разные по трофности озера отличаются степенью концентрации зоопланктона и его приуроченностью к определенным горизонтам (Вежновец, Журавлев, 2022).

В вертикальном распределении по усредненным данным для пяти станций выявлено два пика — в слое 5–10 м и 25–30 м. Эти максимумы, как и все распределение, определялись многочисленными особями доминирующих видов и разновозрастных стадий развития копепоид (рис. 3).

Из достаточно хорошо представленных видов коловраток вертикальные профили построены для *Keratella quadrata* (рис. 4а) и *Filinia longiseta* (рис. 4б). Профили этих видов в Малом Севане значительно различались. Максимум плотности *Keratella quadrata* располагался в эпилимнионе, в горизонте 5–10 м, у *Filinia longiseta* максимальные значения численности были смещены в начало гипolimниона, до глубины 15 м животные не встречались. В вертикальном пространстве эти

Таблица 3. Относительная численность (% в столбе воды) основных групп и отдельных видов на разных станциях Малого Севана

Вид	Ст. 1	Ст. 2	Ст. 3	Ст. 4	Ст. 5	Среднее
Rotifera	12.020	15.853	17.162	8.479	9.929	12.688
<i>Ascomorpha ecaudis</i>	0.000	0.000	0.003	0.000	0.000	0.001
<i>Cephalodella catellina</i>	0.000	0.000	0.003	0.000	0.000	0.001
<i>Collotheca</i> sp.	0.047	0.000	0.145	0.000	0.000	0.038
<i>Conochilus hippocrepis</i>	0.000	0.000	0.015	0.000	0.000	0.003
<i>Euchlanis dilatata</i>	0.019	0.043	0.001	0.242	0.000	0.061
<i>Filinia longiseta</i>	5.640	7.024	0.581	0.000	0.000	2.649
<i>Keratella quadrata</i>	5.109	6.230	12.637	7.994	9.929	8.380
<i>Polyarthra</i> sp.	1.062	2.556	3.631	0.242	0.000	1.498
<i>Synchaeta pectinata</i>	0.141	0.000	0.145	0.000	0.000	0.057
<i>Trichotria pocillum</i>	0.001	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Copepoda	70.154	67.671	63.374	62.452	74.468	67.624
<i>Acanthodiaptomus denticornis</i>	0.217	0.112	0.055	0.145	0.177	0.141
<i>Arctodiaptomus bacillifer</i>	0.048	0.099	0.363	0.048	0.532	0.218
Diaptomus nauplii	17.598	23.028	14.235	6.056	12.766	14.737
Diaptomus copepodit	11.050	10.139	14.816	38.275	39.716	22.799
<i>Cyclops abyssorum</i>	1.200	1.375	1.453	3.149	1.418	1.719
<i>C. strenuus</i>	2.667	2.500	1.801	1.453	4.255	2.535
<i>Diacyclops bicuspidatus</i>	0.076	0.000	0.001	0.000	0.000	0.016
<i>Megacyclops gigas</i>	0.001	0.001	0.000	0.000	0.000	0.000
Cyclops nauplii	28.093	20.278	17.721	6.541	7.092	15.945
Cyclops copepodit	9.203	10.139	12.928	6.783	8.511	9.513
Cladocera	17.779	16.476	19.464	29.070	15.603	19.678
<i>Daphnia longispina</i>	16.877	16.003	19.029	28.343	12.766	18.604
<i>Diaphanosoma lacustris</i>	0.902	0.473	0.436	0.727	2.837	1.075

Примечание. Жирным шрифтом выделены доминирующие виды и формы.

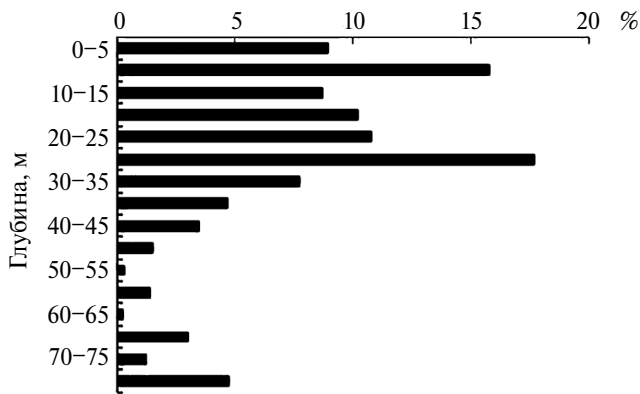


Рис. 3. Вертикальное распределение зоопланктона (% численности в столбе воды) в Малом Севане.

виды разделялись; по характеру распределения керателлу можно отнести к теплолюбивым видам, филинию — к холодолюбивым, что согласуется с литературными данными (Вежновец, 2021).

Несмотря на некоторые различия в профилях распределения, циклопы *Cyclops strenuus* и *C. abyssorum* в Малом Севане занимали глубины до 30 м, на больших глубинах встречались единично (рис. 4в, 4г). Распределение ветвистоусых ракообразных представлено на рис. 4д, 4е. Кладоцера *Diaphanosoma lacustris* была сосредоточена в верхнем пятиметровом слое воды (62.7%) со снижением численности в нижележащих горизонтах и полным отсутствием в планктоне начиная с глубины 25 м. В отличие от предыдущего вида, *Daphnia longispina* была максимально представлена (27.5%) в слое 5–10 м и встречалась во всех слоях воды до максимальной глубины.

Исходя из профилей общего распределения и отдельных видов, большинство встреченных видов и форм заселяют верхние слои воды и зону металимниона, за исключением коловратки *Filinia longiseta*. По полученным данным, вертикальное распределение численности зоопланктона соответствует мезотрофным озерам с максимальной концентрацией животных $\leq 20\%$ (Вежновец, Журавлев, 2022).

Биомасса. Для расчета биомассы ракообразных использовали собственные данные по их линейным размерам (табл. 4). Полученные нами данные по длине тела для *Acanthodiaptomus denticornis* фактически совпадают с приведенными Т.М. Мешковой (1952). У другого вида диаптомусов *Arctodiaptomus bacilifer* длина тела самок и самцов в наших сборах несколько меньше. Для *Cyclops abyssorum* литературные сведения не приводятся, а для другого вида циклопов *C. strenuus* в цитируемой работе, на наш взгляд, слишком большая разница между самками и самцами — 1.88 и 1.07 мм, соответственно. Если сравнивать самок, то животные в наших сборах мельче (1.65 и 1.88 мм).

В популяциях ветвистоусых ракообразных во время отбора проб наблюдали партеногенетическое размножение, присутствовали только самки. Единственный экземпляр самца *Daphnia longispina* был встречен на глубине 65–70 м. При достаточно большой выборке средняя длина самок *Daphnia longispina* была значительно ниже (1.15 мм) приводимой ранее для этого озера (1.72 мм) (табл. 4).

Снижение длины тела у некоторых видов ракообразных может быть обусловлено многими факторами, для планктонных животных это эвтрофирование или повышение температуры (Андроникова, 1996; Крючкова, 1989).

В целом биомасса почти повторяет изменения численности на разных станциях отбора проб (рис. 5). Сходное распределение с максимальными значениями на средних глубинах было во время работы совместной армянско-российской экспедиции в 2005–2009 гг. (Экология..., 2010). Минимальные значения (2.4 г/м^3) зарегистрированы на ст. 1 с максимальной глубиной. На ст. 2 наблюдали увеличение биомассы в 4 раза до максимальных значений 9.8 г/м^3 . Остальные более мелководные станции различались между собой в меньшей степени с некоторым снижением биомассы в прибрежье. Снижение численности и биомассы в прибрежье может быть связано со слабо выраженной литоральной зоной, отсутствием здесь растительности, а также с нестабильностью прибрежных вод и возможным наличием прибрежных течений. Так, вдоль берега были зафиксированы зоны подъема воды со скоростями $5 \times 10^{-3} \text{ см/с}$ (Экология..., 2010). Средняя для всех глубин величина биомассы зоопланктона достаточно высокая 7.2 г/м^3 , что характеризует водоем как эвтрофный (Андроникова, 1996) или пограничный между мезо- и эвтрофным состоянием (Китаев, 2007).

Согласно Т.М. Мешковой (1952), в Малом Севане среднее значение биомассы в 1937–1938 гг. для июля–августа достигало 0.47 г/м^3 , для июля 1947–1948 гг. — 0.84 г/м^3 . За весь период снижения уровня (1937–1969 гг.) средняя биомасса зоопланктона оставалась в пределах $0.32\text{--}0.70 \text{ г/м}^3$ (Мешкова, 1975), что характерно для олиготрофных вод (Андроникова, 1996). В период повышения уровня воды летом 2007 г. величина биомассы для пелагиали была уже $5.99 \pm 2.67 \text{ г/м}^3$ (Экология..., 2010). В дальнейшем (2011–2014 гг.) биомасса в Малом Севане увеличилась в 2.3 раза, в основном за счет развития *Daphnia magna* (Крылов и др., 2016). Для исследуемого участка Малого Севана в июне 2013 г. приводятся очень широкие пределы изменения биомассы: от 0.5 до 25.6 г/м^3 с максимумом на глубине 30 м и средней величиной $11.9 \pm 4.1 \text{ г/м}^3$. Необходимо отметить, что в “теплом” 2018 г. уже при отсутствии крупной дафнии средняя величина биомассы была еще

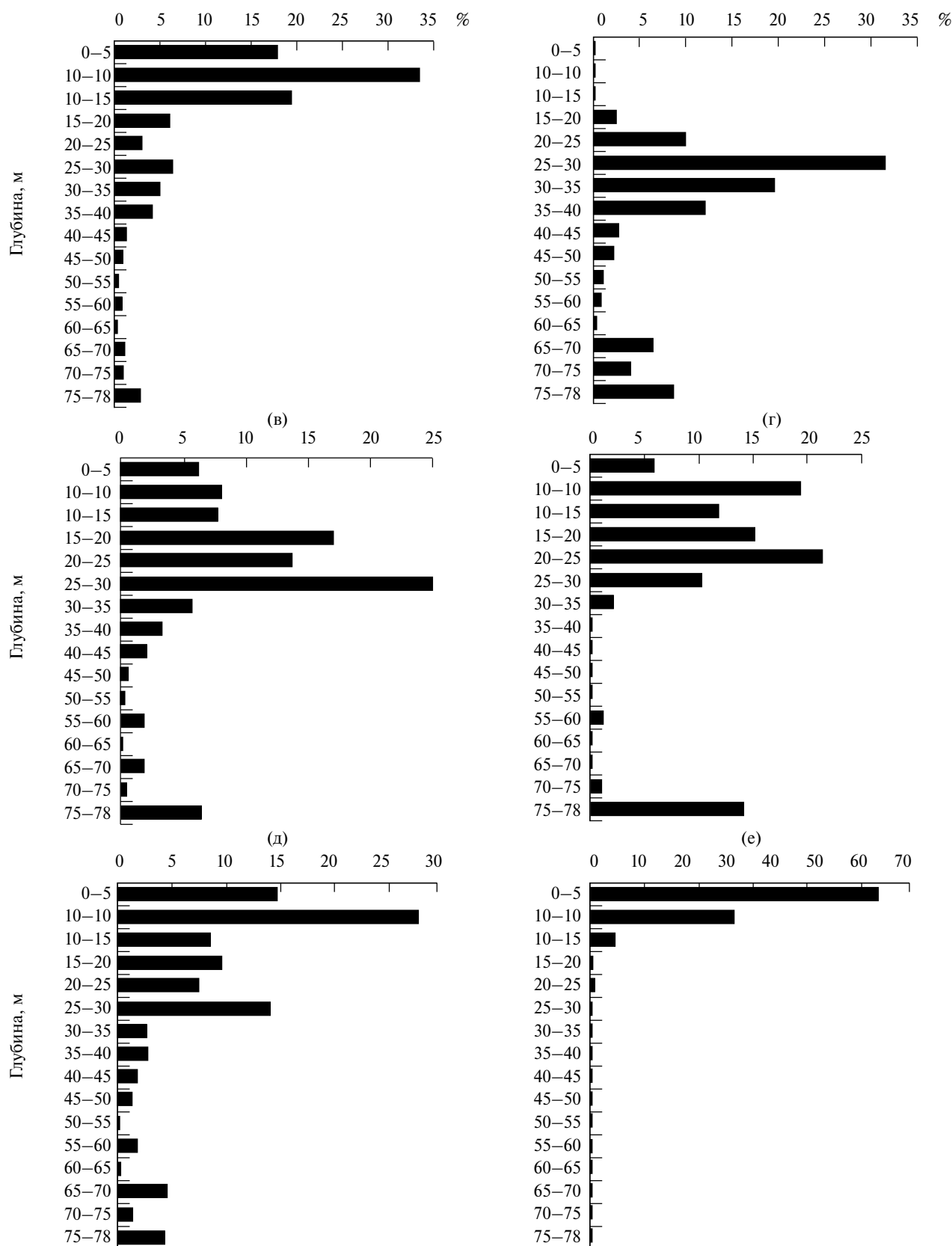


Рис. 4. Вертикальное распределение численности в столбе воды (%) *Keratella quadrata* (а), *Filinia longiseta* (б), *Cyclops strenuus* (в), *C. abyssorum* (г) *Daphnia longispina* (д) и *Diaphanosoma lacustris* (е).

выше и достигала 12.23 ± 4.19 г/м³. Рост биомассы и, соответственно, трофии в 2018 г. может быть не только за счет поступления аллохтонной органики после искусственного повышения уровня воды, но и под влиянием климата и повышения температуры воды, что показано (Крылов и др., 2021) по зависимости развития фитопланктона от поверхностной температуры.

Таким образом, значения биомассы, начиная с 2007 г., растут и в настоящее время характеризуют озеро как пограничное между мезотрофным и эвтрофным состоянием (Андроникова, 1996). Некоторое снижение биомассы при отсутствии видов-индикаторов повышенной трофии в настоящее время указывает на относительную стабилизацию процессов переработки экзогенной органики после искусственного повышения уровня воды.

В 2022 г. по относительной биомассе на всех станциях и горизонтах доминировали веслоногие ракообразные, их доля в планктоне достигала 73.1%, на втором месте были ветвистоусые раки — 26.8%, коловратки имели незначительную долю в общей биомассе — лишь 0.06% (табл. 5). Закономерных изменений биомассы с глубиной не наблюдали, только доля коловраток немного возрастала к самым глубоким станциям. Доминантный комплекс бедный, представлен только

тремя видами и формами: копепоидитными стадиями развития диапомусов — 57%, *Daphnia longispina* — 26, копепоидитными стадиями циклопов — 10, на долю всех остальных видов приходится ~8% общей биомассы.

Ничтожно малую долю коловраток в биомассе (0.3–0.6%) отмечали до начала спуска воды (Мешкова, 1975) и лишь небольшое повышение (до 2.2%) в последние годы спуска воды. Летом 2007 г. (повышение уровня воды) для пелагиали были характерны также небольшие значения относительной биомассы коловраток $0.1 \pm 0.1\%$ (Экология..., 2010). На фоне низких значений в последние годы максимальную относительную биомассу коловраток (1.1%) зарегистрировали в 2018 г. (Крылов и др., 2021).

В вертикальном распределении биомассы (рис. 6) максимум (13.5 г/м³) наблюдали на глубине 5–10 м. В отличие от хода численности, после этой глубины шло постепенное снижение биомассы с небольшим возрастанием (3.4 г/м³) в самых придонных горизонтах. Максимальные значения биомассы в эпилимнионе или начале металимниона обусловлены концентрацией здесь *Daphnia longispina* и копепоидитами диапомусов (рис. 7).

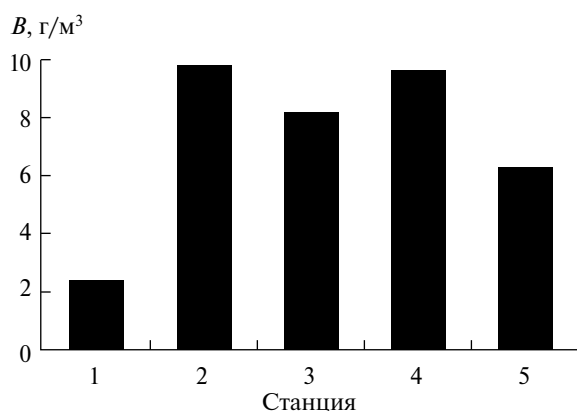


Рис. 5. Средняя биомасса (B , г/м³) в столбе воды на станциях Малого Севана.

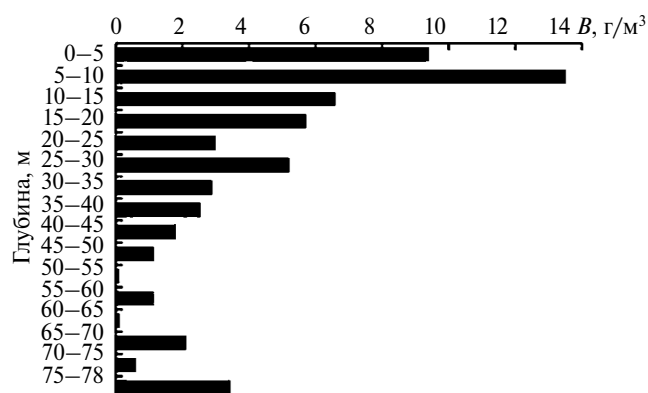


Рис. 6. Вертикальное распределение биомассы (B , г/м³) зоопланктона в Малом Севане.

Таблица 4. Средняя длина тела (L , мм) представителей зоопланктона в Малом Севане

Вид	Самки				Самцы			
	данные авторов		Мешкова, 1952		данные авторов		Мешкова, 1952	
	n	L , мм	n	L , мм	n	L , мм	n	L , мм
<i>Acanthodiptomus denticornis</i>	38	1.610	100	1.613	34	1.429	100	1.456
<i>Arctodiptomus bacilifer</i>	33	1.435	600	1.523	5	1.335	350	1.400
<i>Cyclops abyssorum</i>	42	1.385	—	—	36	1.142	—	—
<i>C. strenuus</i>	109	1.646	700	1.880	—	1.317	—	1.07
<i>Daphnia longispina</i>	523	1.148	1000	1.721	1	1.757	—	—

Примечание. n — количество измеренных особей, “—” — данные отсутствуют.

Таблица 5. Относительная биомасса (% в столбе воды) основных групп и отдельных видов на разных станциях Малого Севана

Вид	Ст. 1	Ст. 2	Ст. 3	Ст. 4	Ст. 5	Среднее
Rotifera	0.064	0.077	0.086	0.045	0.035	0.062
<i>Ascomorpha ecaudis</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Cephalodella catellina</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Collotheca</i> sp.	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Conochilus hippocrepis</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Euchlanis dilatata</i>	0.000	0.000	0.000	0.002	0.000	0.000
<i>Filinia longiseta</i>	0.014	0.019	0.001	0.000	0.000	0.007
<i>Keratella quadrata</i>	0.036	0.046	0.066	0.043	0.035	0.045
<i>Polyarthra</i> sp.	0.005	0.012	0.012	0.001	0.000	0.006
<i>Synchaeta pectinata</i>	0.009	0.000	0.007	0.000	0.000	0.003
<i>Trichotria pocillum</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Copepoda	70.149	70.464	75.208	62.243	87.512	73.115
<i>Acanthodiaptomus denticornis</i>	0.386	0.209	0.073	0.197	0.161	0.205
<i>Arctodiaptomus bacilifer</i>	0.071	0.155	0.404	0.055	0.405	0.218
<i>Diaptomus nauplii</i>	0.807	1.114	0.487	0.212	0.299	0.584
<i>Diaptomus copepodit</i>	50.656	49.046	58.672	50.070	76.529	56.995
<i>Cyclops abyssorum</i>	1.788	2.161	1.616	3.585	1.079	2.046
<i>C. strenuus</i>	4.829	4.778	2.435	2.011	3.935	3.598
<i>Diacyclops bicuspidatus</i>	0.096	0.000	0.001	0.000	0.000	0.019
<i>Megacyclops gigas</i>	0.002	0.003	0.000	0.000	0.000	0.001
<i>Cyclops nauplii</i>	0.966	0.736	0.455	0.172	0.125	0.491
<i>Cyclops copepodit</i>	10.547	12.261	11.063	5.940	4.981	8.959
Cladocera	29.788	29.459	24.706	37.711	12.452	26.823
<i>Daphnia longispina</i>	29.012	29.030	24.426	37.234	11.207	26.182
<i>Diaphanosoma lacustris</i>	0.776	0.429	0.280	0.477	1.245	0.641

Примечание. Относительная биомасса групп и доминантов выделена жирным шрифтом.

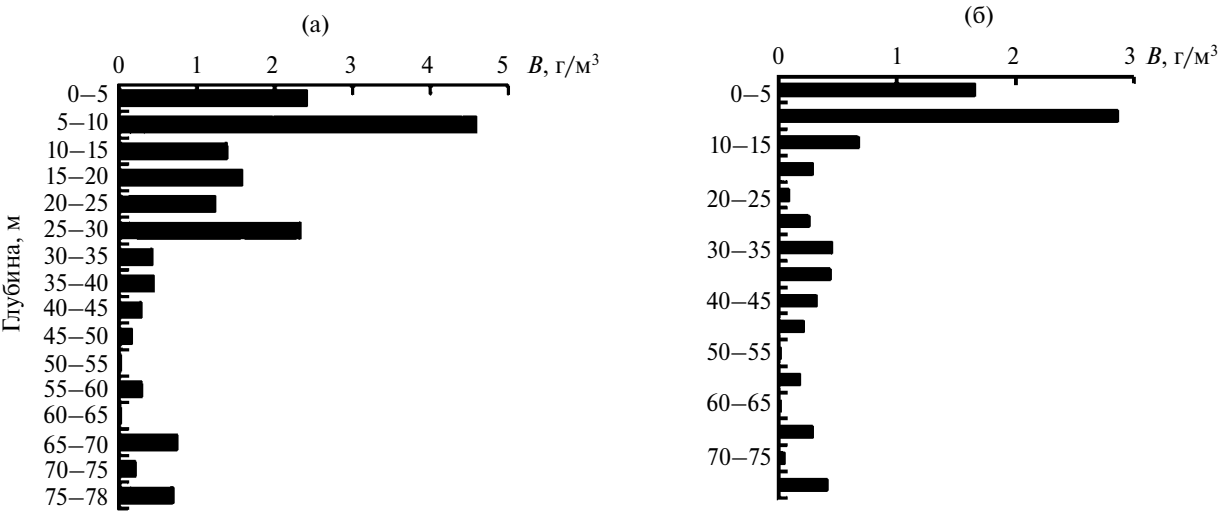


Рис. 7. Вертикальное распределение биомассы (B, г/м³) *Daphnia longispina* (а) и копеподитов диаптомусов (б) в Малом Севане.

По сравнению с предыдущими исследованиями, максимальная величина биомассы в июле 2013 г. на глубоководной станции также была на глубине 10 м, но формировалась на 93.1% за счет вселившейся *Daphnia magna* при повышении уровня воды (Крылов и др., 2016). После относительной стабилизации уровня воды этот вид постепенно исчез из фауны озера.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Зоопланктон Малого Севана на современном этапе имеет черты мезотрофного озера, в численности и биомассе сохранилась высокая доля веслоногих ракообразных. В видовом составе в 2022 г. не отмечены виды, характерные для эвтрофных и загрязненных вод, которые были на этапах повышения уровня воды и “псевдоолиготрофикации” (2002–2013 гг.). Это свидетельствует о значительной устойчивости экосистемы озера к воздействиям при изменении уровня воды и в условиях глобального изменения климата.

В разные периоды наблюдений были выявлены значительные различия в количественном развитии зоопланктона, обусловленные изменением уровня воды. В последнее десятилетие при относительно стабильном уровне наблюдали постепенный рост общей численности и биомассы, что свидетельствует об увеличении степени трофии озера. При этом, в отдельные годы отмечены низкая прозрачность воды и высокие значения биомассы зоопланктона, что дает основания относить водоем уже к эвтрофным. Эти изменения могут провоцировать повышение температуры воды и интенсификация процессов продуцирования.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при финансовой поддержке Белорусского республиканского фонда фундаментальных исследований БРФФИ договоры Б21АРМ-006 и Б23МС-001; а также Государственного комитета науки Министерства образования, науки, культуры и спорта Республики Армения ГКН МОНКС РА международного конкурса 21SC-BRFFR-1F028, договор АБ -21-10.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев В.Р. 1988. Изменение видовой принадлежности севанского эндемичного циклопа (Crustacea, Cladocera) // Зоол. журн. Т. LXVII. № 12. С. 1910.
Андроникова И.Н. 1996. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. СПб.: Наука.

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.
Вежновец В.В. 2005. Ракообразные (Cladocera, Sclerodonta) в водных экосистемах Беларуси. Каталог. Определительные таблицы. Минск: Бел. наука.
Вежновец В.В. 2021. Особенности вертикальной структуры зоопланктона в стратифицированных озерах разной трофности // Изучение водных и наземных экосистем: история и современность: Тез. докл. Междунар. науч. конф., посвященной 150-летию Севастопольской биологической станции — Института биологии южных морей им. А. О. Ковалевского и 45-летию НИС “Профессор Водяницкий”, 13–18 сентября 2021 г., Севастополь, Российская Федерация. Севастополь: ИнБИОМ. С. 231.
Вежновец В.В., Журавлев М.Д. 2022. Вертикальная структура зоопланктона в стратифицированных озерах Беларуси с разной степенью трофии // Биология внутр. вод. № 6. С. 725. <https://doi.org/10.31857/S0320965222060195>.
Китаев С.П. 2007. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН.
Крылов А.В., Айрапетян А.О., Герасимов Ю.В., Малин М.И. 2016. Изменение структурных показателей летнего зоопланктона пелагиали озера Севан (Армения) при увеличении численности рыб // Биология внутр. вод. № 1. С. 80. <https://doi.org/10.7868/S0320965216010095>.
Крылов А.В., Айрапетян А.О., Косолапов Д.Б. и др. 2021. Особенности изменений структуры планктона пелагиали горного озера при увеличении плотности рыб летом и осенью 2021 г. // Зоол. журн. Т. 100. № 2. С. 147.
Крылов А.В., Романенко А.В., Герасимов Ю.В. и др. 2015. Распределение планктона и рыб озера Севан (Армения) при массовом развитии ветвистоусых ракообразных // Биология внутр. вод. № 1. С. 60. <https://doi.org/10.7868/S032096521501012X>.
Крючкова Н.М. 1989. Трофические взаимоотношения зоо- и фитопланктона. М.: Наука.
Кутикова Л.А. 1970. Коловратки фауны СССР. Л.: Наука.
Мешкова Т.М. 1947. Новый вариант циклопа из озера Севан *Cyclops strenuous sevani* var. n. // Изв. АН Армянской ССР. Естественные науки. № 10. С. 19.
Мешкова Т.М. 1952. Зоопланктон озера Севан (биология и продуктивность) // Тр. Севан. гидробиол. ст. Т. 13. С. 5.
Мешкова Т.М. 1975. Закономерности развития зоопланктона в озере Севан (в связи с понижением уровня озера). Ереван: Изд-во АН Армянской ССР.
Монченко В.И. 1974. Челюстноротые циклообразные. Циклопы (Cyclopidae) // Фауна Украины. Киев: Наук. думка. Т. 27. Вып. 3.

- Научные основы сохранения и восстановления природных ресурсов озера Севан. 2022. Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН.
- Озеро Севан. Экологическое состояние в период изменения уровня воды. 2016. Ярославль: Филигрань.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. 2010 г. Т. 1. Зоопланктон. М.: Тов-во науч. изданий КМК.
- 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.
- Boyd J.D. 1972. Metalimnetic Oxygen Minimum Lake Ontario // J. Great Lakes Res. V. 6(2). P. 95.

Zooplankton Study of Lake Sevan as an Indicator of Ecosystem Stability in the Context of Global Climate Change

V. V. Vezhnovets^{1,*}, A. V. Kuraev², E. Kh. Gukasyan³, B. K. Gabrielyan³

¹*Scientific and Practical Centre of the National Academy of Sciences of Belarus on Bioresources, Minsk, Republic of Belarus*
*e-mail: vezhn47@mail.ru

²*Laboratory of Space Geophysical and Oceanographic Studies, University of Toulouse, Toulouse, France*

³*Scientific Center of Zoology and Hydroecology National Academy of Sciences of Armenia, Yerevan, Armenia*

The state of the zooplankton community of Lake Sevan in present-day climatic conditions at a relatively stable water level has been studied. The taxonomic composition is poor, but retains the features, which are characteristic for this lake even before the beginning of the artificial lowering of water level (1938) in order to be used for energy and irrigation purposes. The lake belongs to mesotrophic in zooplankton development indicators, but in some years there is low transparency and the high values of zooplankton biomass, which is characteristic for eutrophic reservoirs. It is a consequence of an increase in water level and a possible increase in water temperature under climate change.

Keywords: Lake Sevan, zooplankton, abundance, biomass, climate change