

Горизонтальное и вертикальное распределение фитопланктона высокогорного озера Севан (Армения) в период летнего цветения воды цианопрокариотами

Е. Г. САХАРОВА¹, А. В. КРЫЛОВ¹, Р. З. САБИТОВА¹, А. И. ЦВЕТКОВ¹, Л. Р. ГАМБАРЯН²,
А. С. МАМЯН², Б. К. ГАБРИЕЛЯН², А. О. АЙРАПЕТЯН², Т. Г. ХАЧИКЯН²

¹Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742, Ярославская область, Борок
E-mail: katya.sah@mail.ru

²Институт гидроэкологии и ихтиологии НАН РА
0014, Ереван, ул. П. Севака, 7

Статья поступила 23.05.2019

После доработки 18.07.2019

Принята к печати 22.07.2019

АННОТАЦИЯ

Исследование горизонтального и вертикального распределения фитопланктона оз. Севан проведено в середине июля 2018 г. в период его максимального “цветения” цианопрокариотами. Летняя биомасса водорослей в пелагиали озера соответствовала величинам, характерным для мезотрофных вод. Развитие цианопрокариот в оз. Севан имело горизонтальную и вертикальную неоднородность и было связано с глубиной, морфометрией частей озера, распределением течений, прозрачностью, температурой и биомассой *Cladocera*. На участках, где наблюдалось “цветение” воды, отмечалось снижение удельного числа видов фитопланктона и прозрачности воды. Увеличению средней биомассы фитопланктона по сравнению с 2013–2017 гг. способствовали следующие факторы: 1) повышение температуры воды, 2) ослабление пресса зоопланктона в связи с исчезновением *Daphnia magna*, 3) увеличение фосфорной нагрузки за счет увеличения экскреции максимально представленными в составе зоопланктона *D. longispina* и *Diarphanosoma lacustris*.

Ключевые слова: фитопланктон, цианопрокариоты, оз. Севан, вертикальное и горизонтальное распределение.

Озеро Севан (Армения) – крупнейший водоем Кавказа, располагается на высоте ~1900 м над уровнем моря. Площадь озера ~1262 км², средняя глубина 44,3 м, максимальная – 98,7 м [Чилингарян, Мнацаканян, 2010; Интегральная оценка..., 2011]. Водоем состоит из двух частей – Большого и Малого Севана, различающихся по времени образования,

происхождению и морфометрии. Для сохранения качества воды и биологических ресурсов оз. Севан и прилегающих территорий был создан Севанский национальный парк. Водоем включен в список особо охраняемых объектов международной конвенцией “Рамсар”. Активное хозяйственное использование озера ведется с 1930-х годов. С тех пор оз. Севан прошло

период снижения уровня (~20 м), а с 2002 г. началось активное его повышение [Чилингарян, Мнацаканян, 2010]. Такие колебания уровня воды не могли не сказаться на динамике качественного и количественного состава гидробионтов, трофическом состоянии водоема. В начальный период повышения уровня воды в озере отмечено увеличение биомассы и видового богатства зоопланктона, снижение рыбных запасов, что повлекло значительные изменения количественных характеристик фито- и бактериопланктона [Герасимов и др., 2010; Krylov et al., 2013]. Уменьшение браконьерской нагрузки способствует увеличению ихтиомассы, что вызывает структурные перестройки в зоопланктоне и снижение его биомассы [Krylov et al., 2016, 2018]. Учитывая то, что ослабление “контроля сверху” и увеличение биогенной нагрузки за счет затопления суши периодически приводят к увеличению интенсивности “цветения” оз. Севан цианопрокариотами [Овсеян и др., 2010; Овсеян,

Хачикян, 2016], изучение автотрофного звена в условиях повышения уровня воды приобретает особую актуальность.

Цель работы – изучить распределение фитопланктона оз. Севан в период массового “цветения” озера цианопрокариотами.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Интегральные пробы фитопланктона собирали от поверхности до дна через каждые 1–5 м батометром Молчанова (объем 4 л) в середине июля 2018 г. на двух разрезах в Малом (МС) и Большом (БС) Севане и одном полуразрезе в БС, а также на зарастающем макрофитами (1) и открытом (2) участках мелководного залива МС, образованного в период повышения уровня воды (рис. 1). Для изучения вертикального распределения фитопланктона на трех глубоководных станциях (I-5, II-13 и 20) пробы собирали на разных горизонтах столба воды через каждые 5–10 м. Для

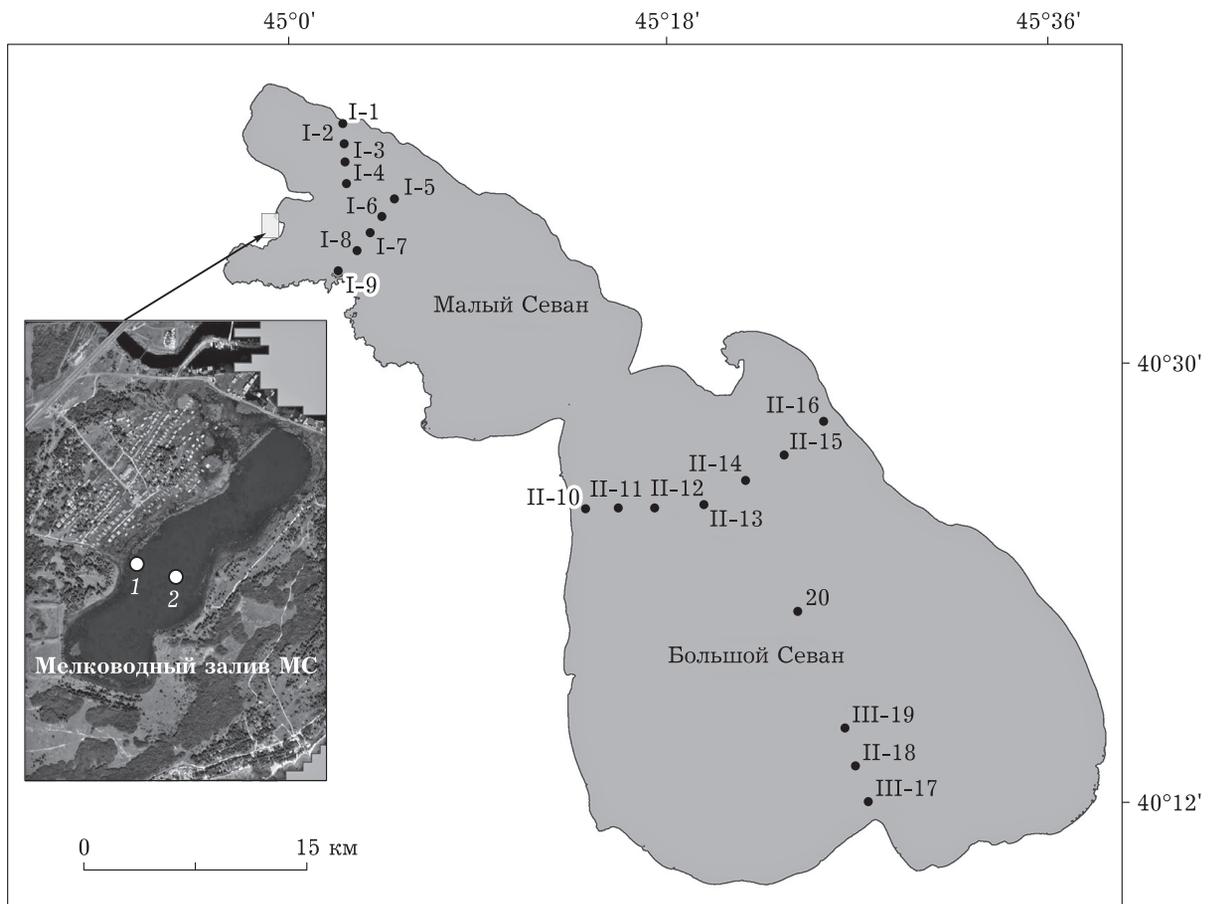


Рис. 1. Схема расположения станций в оз. Севан в 2018 г.

определения качественного и количественного состава фитопланктона пробы концентрировали путем прямой фильтрации под слабым давлением поочередно через мембранные фильтры с диаметром пор 5 и 1,2 мкм. Фитопланктон фиксировали раствором Люголя с добавлением формалина и ледяной уксусной кислоты [Методика..., 1975]. Идентификацию и подсчет клеток проводили с помощью светового микроскопа Carl Zeiss Primo Star, биомассу вычисляли счетно-объемным методом. Фитопланктон оценивали по общему и удельному числу видов (число видов в пробе), биомассе, соотношению таксономических групп, доминирующим видам. За доминирующие принимали таксоны, биомасса которых составляла $\geq 10\%$ от общей. Параллельно собирали зоопланктон, на мелководных участках (до 2 м) – ведром, процеживая через газ с размером ячеек 64 мкм 25–50 л воды, на остальных глубинах – сетью Джеди с ячейкой 64 мкм, протягивая ее от дна до поверхности, а также батометром Молчанова (объем 4 л) через каждые 1–5 м. Камеральную обработку проб зоопланктона проводили стандартным методом [Методика..., 1975], биомассу рассчитывали с учетом размеров организмов [Балушкина, Винберг, 1979].

Для определения связей биомассы фитопланктона, зеленых водорослей и цианопрокариот с некоторыми абиотическими и биотическими характеристиками озера использовали ранговый коэффициент корреляции Спирмена ($p < 0,05$). Проверку данных на нормальность распределения проводили по критерию Колмогорова – Смирнова. Исходя из полного списка водорослей на каждой станции проведен иерархический кластерный анализ. Группировка местообитаний по наличию или отсутствию видов осуществлялась методом Варда.

Гидрофизические характеристики воды (температура, содержание кислорода, электропроводность) измеряли многопараметрическим ручным портативным зондом YSI-ProPlus с дискретностью 1–2 м. Прозрачность воды определяли диском Секки.

Космические снимки Sentinel-2 получены с помощью сервиса USGS Earth Explorer (<https://earthexplorer.usgs.gov/>). Для всех отображенных снимков проводилась атмосферная коррекция при помощи модуля SCP программы Quantum GIS. В дальнейшем для анали-

за использовались каналы 3, 5, 7 (B3: 542,5–577,5 нм, разрешение 10 м; B5: 697,5–712,5 нм, разрешение 20 м; B7: 773,0–793,0 нм, разрешение 20 м) в комбинации 7–5–3. Эта комбинация дает изображение, близкое к естественным цветам, но в то же время позволяет четко отделять мелководья от прибрежной полосы, при этом вода выглядит от голубой до темно-синей. Цианопрокариоты имеют цвет от изумрудного до ультрамаринового, в зависимости от стадии развития.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Абиотические параметры. Прозрачность воды варьировала от 0,2 до 4 м, наименьшие величины зарегистрированы в МС на станциях I-7–I-9, а также в БС на глубинах 9 и 15 м полуразреза III и глубоководной ст. 20 (табл. 1). Температура воды на поверхности варьировала от 20,2 до 23,6 °С, у дна – от 7,5 до 22,4 °С, разница между поверхностными и придонными слоями возрастала с увеличением глубины. Электропроводность воды в поверхностном горизонте колебалась от 623 до 766 мСм/см, в придонном – от 522 до 784 мСм/см. Максимальные концентрации растворенного кислорода в поверхностном слое наблюдались в БС. Наибольшая разница в концентрации кислорода между поверхностным и придонным горизонтом отмечалась на полуразрезе III в БС (III-18).

Флористический состав фитопланктона озера. В составе фитопланктона оз. Севан в июле 2018 г. идентифицировано 80 таксонов рангом ниже рода, принадлежащих к 17 порядкам, 55 родам, 8 отделам. Наибольший вклад во флористическое разнообразие водорослей вносили зеленые (41 % общего числа видов), диатомовые (21 %) и цианопрокариоты (14 %).

Удельное богатство фитопланктона изменялось в пределах от 11 до 28 видов. Наибольшее число видов в пробе отмечено в глубоководной части водоема на станциях I-4 и II-12 с глубинами 15–30 м (28 и 27 видов соответственно) (рис. 2). Удельное число видов сокращалось с уменьшением глубины ($r = 0,50$; $p = 0,04$; $n = 17$). Исключение составил полуразрез III, где прослеживалась обратная тенденция. Выявлено, что число видов в пробе снижалось при росте биомассы цианопрокариот ($r = -0,52$; $p = 0,03$; $n = 17$).

Гидрофизические и гидрохимические характеристики исследованных участков оз. Севан в июле 2018 г.

Номер станции	Глубина, м	Прозрачность, м	Температура, °С	Электропроводность, мСм/см	O ₂ , мг/л
I-1	3	До дна	$\frac{21,2}{20,7}$	$\frac{766}{767}$	$\frac{9,13}{9,21}$
I-2	7	–	–	–	–
I-3	15	2,8	$\frac{21,3}{19,0}$	$\frac{767}{770}$	$\frac{9,46}{7,98}$
I-4	30	3,8	$\frac{20,9}{8,1}$	$\frac{766}{781}$	$\frac{10,24}{7,93}$
I-5	80	3,8	$\frac{21,2}{-}$	$\frac{767}{-}$	$\frac{9,15}{-}$
I-6	30	3	$\frac{21,3}{7,9}$	$\frac{623}{784}$	$\frac{9,74}{6,25}$
I-7	15	0,2	$\frac{22,3}{19,9}$	$\frac{760}{774}$	$\frac{10,51}{6,40}$
I-8	7	0,2	–	–	–
I-9	2	0,2	–	–	–
II-10	2	До дна	$\frac{22,7}{19,3}$	$\frac{732}{761}$	$\frac{9,31}{9,09}$
II-11	9	3	$\frac{23,6}{20,2}$	$\frac{742}{695}$	$\frac{10,64}{9,13}$
II-12	16	4	$\frac{20,2}{17,9}$	$\frac{694}{668}$	$\frac{9,23}{7,34}$
II-13	30	4	$\frac{21,0}{7,6}$	$\frac{708}{523}$	$\frac{10,88}{4,37}$
II-14	16	4	$\frac{21,0}{13,0}$	$\frac{702}{599}$	$\frac{9,96}{6,33}$
II-15	10	3	$\frac{20,4}{19,9}$	$\frac{693}{688}$	$\frac{10,05}{8,63}$
II-16	2	До дна	$\frac{20,8}{20,4}$	$\frac{685}{686}$	$\frac{11,57}{10,19}$
20	30	0,2	$\frac{22,2}{7,5}$	$\frac{708}{522}$	$\frac{10,00}{4,09}$
III-17	2	До дна	$\frac{23,1}{22,4}$	$\frac{719}{706}$	$\frac{11,36}{10,49}$
III-18	9	0,2	$\frac{22,8}{20,6}$	$\frac{728}{731}$	$\frac{9,42}{1,58}$
III-19	15	0,2	$\frac{22,5}{14,0}$	$\frac{709}{615}$	$\frac{10,55}{6,26}$

П р и м е ч а н и е. Над чертой – поверхностный слой, под чертой – придонный; прочерк – отсутствие данных.

В мелководном заливе МС обнаружено 67 таксонов рангом ниже рода, относящихся к 40 родам, 13 порядкам и 7 отделам. Наибольшее число таксонов принадлежало отделу зеленых водорослей (43 % их общего числа). В открытом участке мелководного залива МС отмечено 55 видов фитопланктона, в заросшем макрофитами участке – 48, что значительно выше, чем в основной акватории МС и БС.

При кластеризации флористического состава фитопланктона выделено три группы стан-

ций: 1) мелководного залива МС; 2) БС над глубинами > 2 м; 3) МС и участков над глубинами ≤ 2 м БС (рис. 3). Наибольшим количеством таксонов отличалась первая группа станций (67 таксонов рангом ниже рода), среди которых 29 приходилось на зеленые, по 10 – на диатомовые водоросли и цианопрокариоты. Характерным отличием от остальных групп станций являлось высокое разнообразие рода *Scenedesmus* и присутствие видов из рода *Cosmarium*. Кроме того, здесь отмечено более высокое разноо-

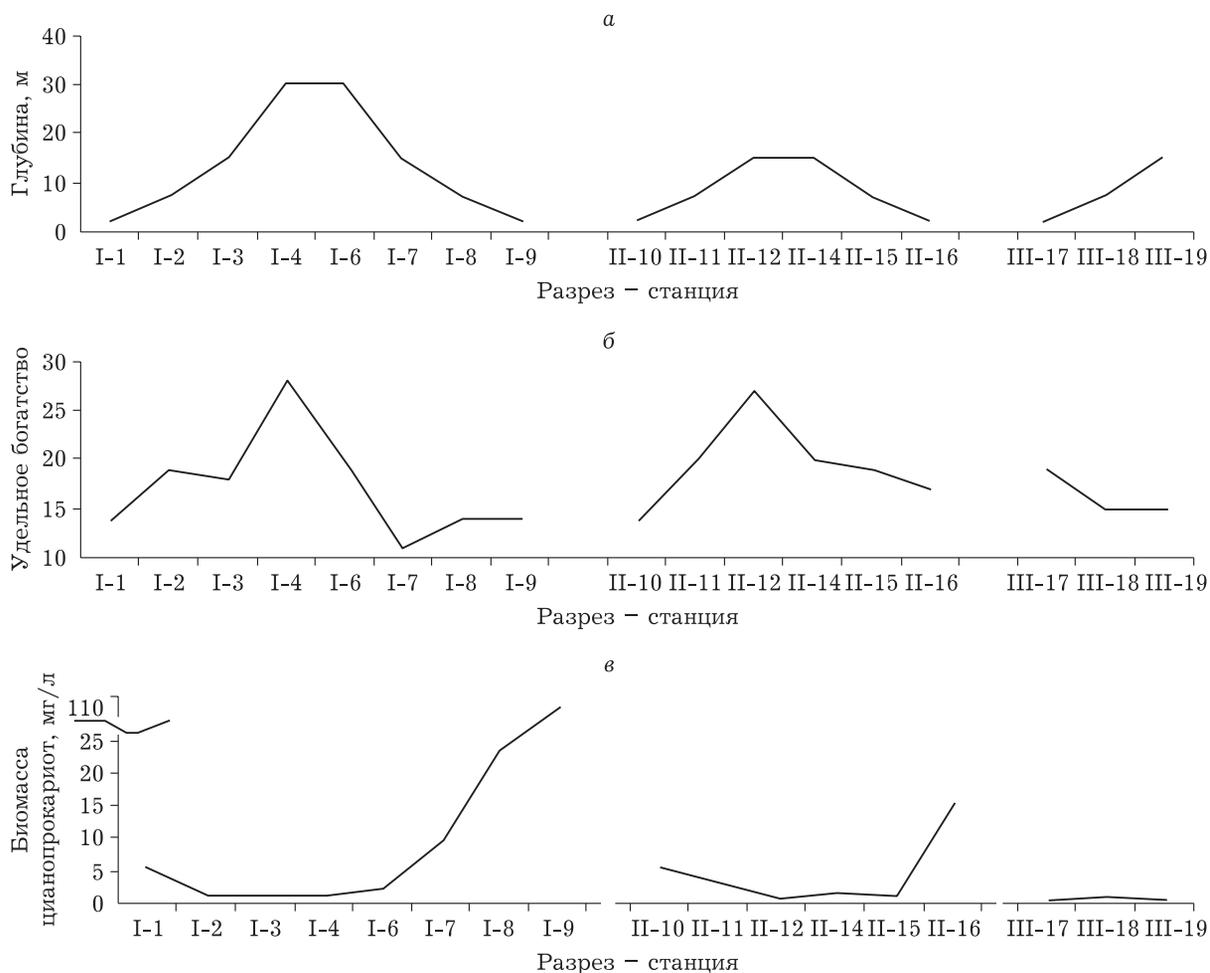


Рис. 2. Глубина (а), распределение удельного богатства фитопланктона (б) и биомассы цианопрокариот (в) на изучаемых станциях

бразие цианопрокариот, среди которых обнаружены виды, которые не встречались в основной акватории Севана: *Aphanocapsa delicatissima* West & G. S. West, *Merismopedia tenuissima* Lemmermann, *M. punctata* Meyen, *Anabaena* sp., *Planktothrix agardhii* (Gomont) Anagnostidis & Komárek, *Oscillatoria tenuis* C. Agardh ex Gomont. Вторая группа станций характеризовалась наименьшим количеством таксонов (37 таксонов рангом ниже рода), наибольшим разнообразием отличался отдел зеленых водорослей (18), однако наблюдалось наименьшее количество диатомовых водорослей и отсутствовали динофлагелляты. В третью группу станций (61 таксон рангом ниже рода) вошло наибольшее разнообразие зеленых водорослей (24), но одновременно обнаружено максимальное разнообразие диатомовых водорослей из родов *Epithemia*, *Gomphonema*, *Navicula*, *Nitzschia* и *Rhoicosphenia*.

Биомасса фитопланктона. Наибольшая биомасса фитопланктона наблюдалась в МС на мелководной станции I-9 с глубиной 2 м (110,46 мг/л). По мере увеличения глубины на разрезе I регистрировалось снижение биомассы фитопланктона (рис. 4, а), и на самой глубоководной ст. I-5 (62 м) она сократилась более чем в 70 раз.

На мелководном участке I-1 (3 м) также наблюдалась высокая масса клеток фитопланктона, однако она была всего в 4,5 раза выше, чем на ст. I-5. В БС на разрезе II тенденция снижения биомассы водорослей по мере увеличения глубины повторялась (рис. 4, б): их наименьшие значения отмечены на ст. II-13 с глубиной 32 м (1,87 мг/л), а на глубине 2 м (станции II-10 и II-16) были больше в 3 и 9 раз соответственно. На полуразрезе III, напротив, с увеличением глубины повышалась биомасса (рис. 4, в), однако мас-

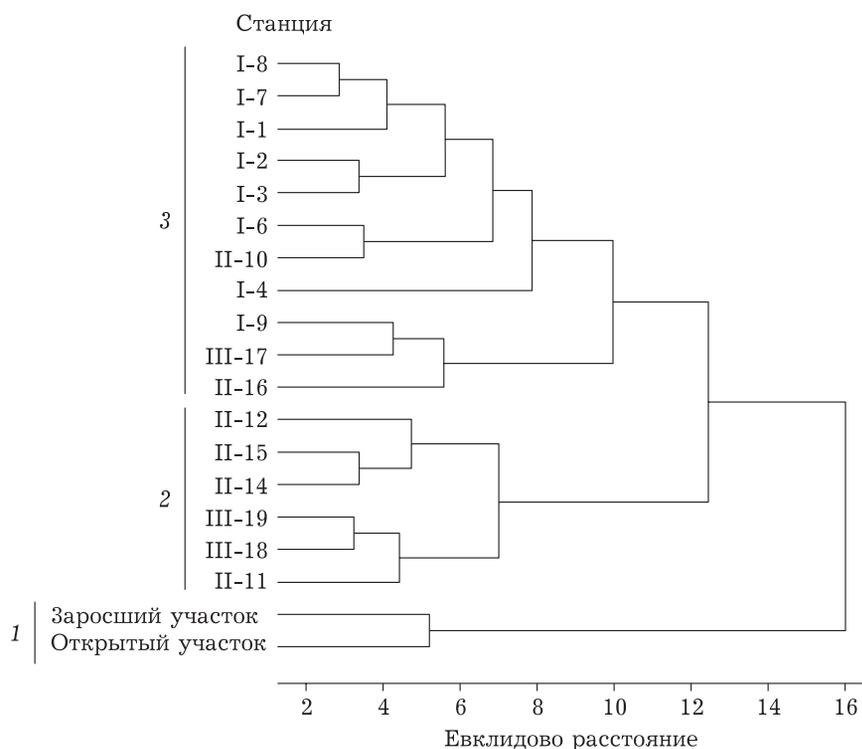


Рис. 3. Дендрограмма флористического сходства фитопланктона оз. Севан и мелководного залива МС (его заросшей высшей водной растительностью и открытой части)

са клеток фитопланктона была незначительно больше относительно данных на разрезах I и II (в 2 раза). В целом в озере была отмечена отрицательная достоверная корреляция между биомассой фитопланктона и глубиной ($r = -0,48$; $p = 0,04$; $n = 19$).

Основу биомассы фитопланктона озера составляли цианопрокариоты (см. рис. 4, а-в).

Их биомасса снижалась по мере увеличения глубины, о чем свидетельствует достоверная корреляционная связь ($r = -0,45$; $p = 0,05$; $n = 19$, см. рис. 2). Доля цианопрокариот в общей биомассе варьировала от 30 до 99 %, абсолютное лидерство принадлежало *Anabaena lemmermannii* P. G. Richter, на долю других видов приходилось менее 1 % биомассы. Зеле-

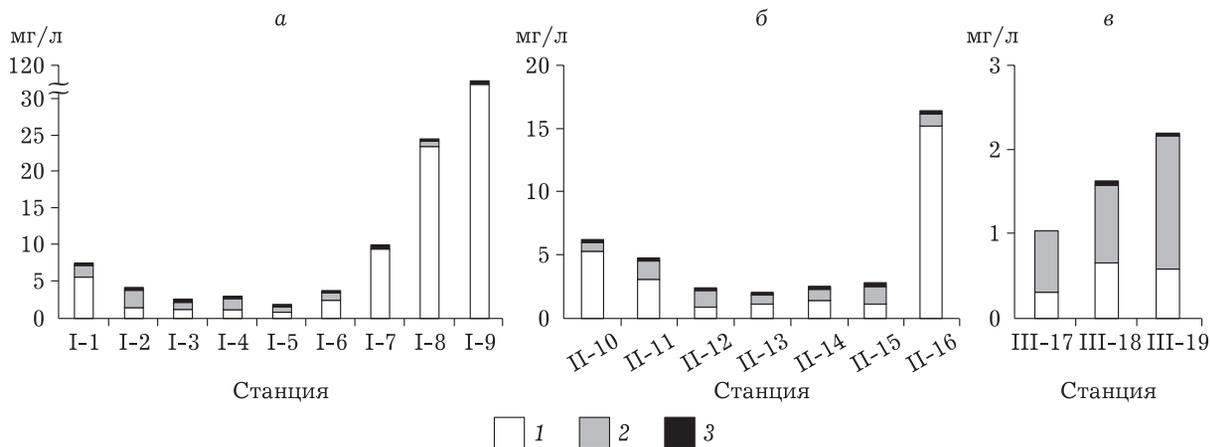


Рис. 4. Горизонтальное распределение биомассы фитопланктона на станциях разреза I (а), II (б) и полуразреза III (в).

1 – цианопрокариоты, 2 – зеленые, 3 – прочие (диатомовые, динофитовые, криптофитовые, золотистые, эвгленовые)

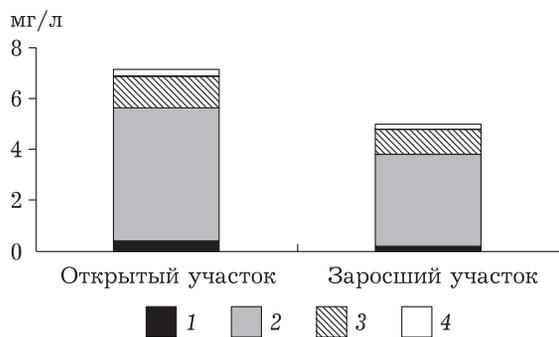


Рис. 5. Биомасса фитопланктона мелководного залива Малого Севана

1 – цианопрокариоты, 2 – динофитовые, 3 – зеленые, 4 – другие (криптофитовые, желто-зеленые, диатомовые, эвгленовые) водоросли

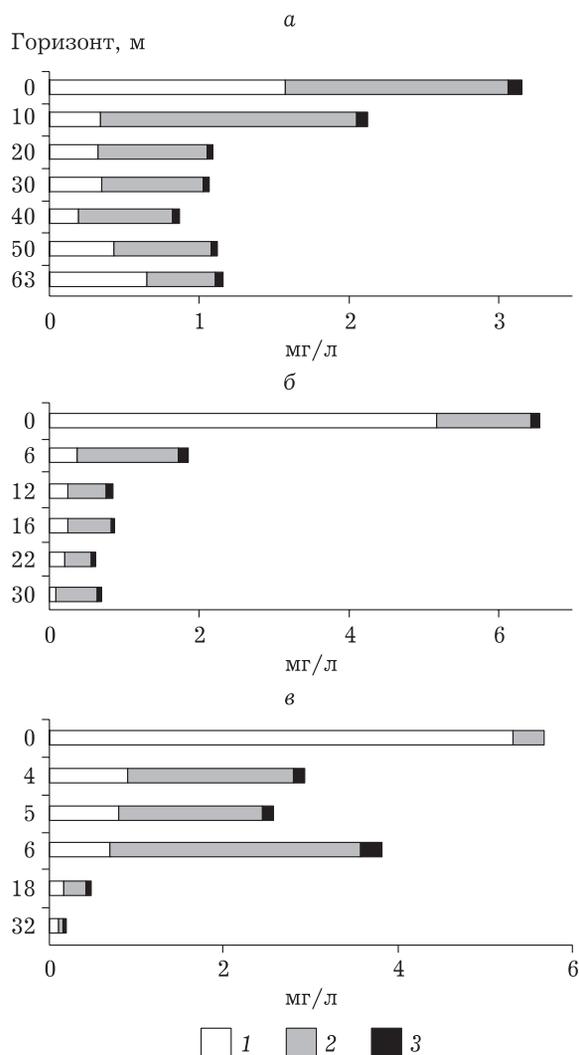


Рис. 6. Вертикальное распределение биомассы фитопланктона на станциях I-5 (а), II-13 (б) и 20 (в)

1 – цианопрокариоты, 2 – зеленые, 3 – другие (диатомовые, динофитовые, криптофитовые, золотистые, эвгленовые)

ные водоросли составляли значительную долю в общей биомассе фитопланктона (0–72%). Среди них в число доминантов входила крупноклеточная водоросль *Oonephris obesa* (West & G. S. West) Fott (0–72%), остальные представители данного отдела занимали не более 1% в общей биомассе. Вклад других отделов фитопланктона (диатомовых, динофитовых, криптофитовых, золотистых, эвгленовых) не превышал 2% общей биомассы водорослей.

На открытом участке мелководного залива МС биомасса водорослей (7,21 мг/л) была выше, чем на заросшем высшей водной растительностью (4,97 мг/л) (рис. 5), что сравнимо с величинами биомассы фитопланктона на аналогичных глубинах в основной акватории. Преобладали по биомассе динофлагелляты (73–74% от общей), доминировали виды из рода *Glenodinium*. От 17 до 19% общей биомассы составляли зеленые водоросли за счет доминирования *Tetraëdron minimum* (A. Braun) Hansgirg (12–13% общей биомассы). На долю цианопрокариот приходилось 4–5% суммарной биомассы водорослей. Доминирующая в основной акватории оз. Севан *A. lemmermannii* отсутствовала на изучаемом участке.

Максимальная биомасса фитопланктона на глубоководных станциях наблюдалась в поверхностном слое воды, причем в БС она была в 2 раза выше, чем в МС (рис. 6). К придонному горизонту биомасса водорослей снижалась в 3–33 раза. Наибольшая разница в биомассе фитопланктона между поверхностным и придонным горизонтами наблюдалась в БС (снижение в 10–33 раза). Основу биомассы фитопланктона на всех горизонтах глубоководных участков составляли цианопрокариоты и зеленые водоросли. В поверхностном слое преобладали цианопрокариоты (50–94% общей биомассы) за счет *A. lemmermannii*. По мере увеличения глубины их биомасса снижалась и повышалась таковая зеленых водорослей за счет доминирования *O. obesa*. На долю других отделов (диатомовых, динофитовых, криптофитовых, золотистых, эвгленовых) суммарно приходилось не более 6% общей биомассы фитопланктона.

Зависимость распределения фитопланктона озера от абиотических и биотических параметров. В МС прозрачность воды поло-

Коэффициенты корреляции Спирмена между биомассой фитопланктона (зеленых водорослей и цианопрокариот) и некоторыми абиотическими и биотическими показателями в Большом и Малом Севане

Показатель	Малый Севан		Большой Севан	
	Биомасса зеленых водорослей	Биомасса цианопрокариот	Биомасса зеленых водорослей	Биомасса цианопрокариот
Температура	-0,37 ($p = 0,42, n = 6$)	0,89 ($p = 0,02, n = 6$)	-0,35 ($p = 0,33, n = 10$)	-0,18 ($p = 0,63, n = 10$)
Кислород	-0,09 ($p = 0,80, n = 6$)	0,54 ($p = 0,24, n = 6$)	-0,01 ($p = 0,99, n = 10$)	0,33 ($p = 0,35, n = 10$)
Электропроводность	0,20 ($p = 0,66, n = 6$)	-0,77 ($p = 0,10, n = 6$)	-0,25 ($p = 0,49, n = 10$)	-0,20 ($p = 0,58, n = 10$)
Прозрачность	0,82 ($p = 0,02, n = 8$)	-0,89 ($p = 0,01, n = 8$)	0,06 ($p = 0,86, n = 10$)	0,25 ($p = 0,49, n = 10$)
Биомасса <i>Copepoda</i>	-0,33 ($p = 0,39, n = 8$)	0,10 ($p = 0,84, n = 8$)	0,53 ($p = 0,12, n = 10$)	-0,52 ($p = 0,13, n = 10$)
Биомасса <i>Cladocera</i>	-0,71 ($p = 0,05, n = 8$)	0,76 ($p = 0,04, n = 8$)	0,04 ($p = 0,91, n = 10$)	-0,66 ($p = 0,04, n = 10$)

Примечание. Жирным шрифтом выделены достоверные корреляции ($p < 0,05$); p – уровень значимости, n – количество наблюдений.

жительно коррелировала с биомассой зеленых водорослей и отрицательно – с общей биомассой фитопланктона и цианопрокариот (табл. 2).

Отмечена достоверная положительная корреляция между температурой воды и биомассой цианопрокариот в МС. К числу ключевых факторов, определяющих развитие фитопланктона, относится контроль со стороны планктонных беспозвоночных. В период исследований биомасса зоопланктона отличалась высокими величинами – в МС она составляла $18,2 \pm 6,1$ г/м³, в БС – $16,4 \pm 5,6$ г/м³, ее основу составляли *Cladocera* – соответственно 80,7 и 78,6 %. Цианопрокариоты в двух частях озера по-разному связаны с биомассой *Cladocera*: в МС – положительно, в БС – отрицательно. Кроме того, в МС с биомассой *Cladocera* отрицательно коррелировала биомасса зеленых водорослей, в БС – общая биомасса фитопланктона.

ОБСУЖДЕНИЕ

Развитие фитопланктона в июле 2018 г. обуславливалось “цветением” озера цианопрокариотами *A. lemmermannii*. Массовое развитие этого вида в водоеме впервые зарегистрировано в 1964–1965 гг. при понижении уровня воды на 17 м [Легович, 1979]. С тех пор вид

постоянно встречался в составе летнего фитопланктона [Овсепян и др., 2010]. Распределение *A. lemmermannii* по акватории озера в июле 2018 г. было неравномерным: максимальное “цветение” наблюдалось на мелководьях (рис. 4, 7).

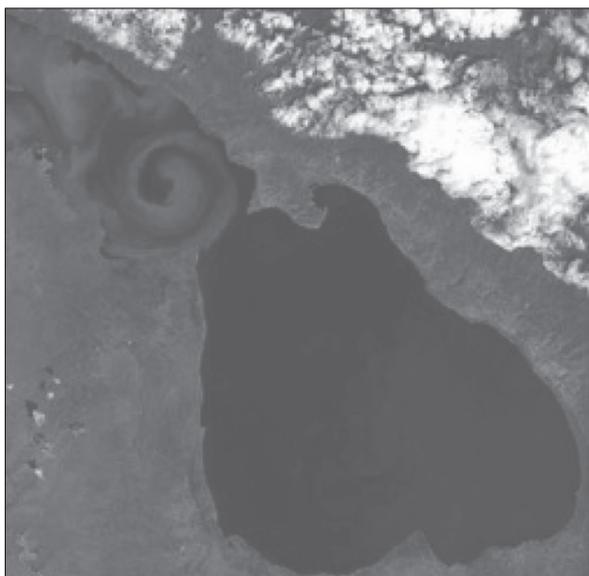
Известно, что распределение и количественные показатели фитопланктона определяются топологией водоема и его температурным режимом [Abakumov, Izrailsky, 2012]. Для БС характерны более обширная литоральная зона [Чилингарян, Мнацаканян, 2010; Интегральная оценка..., 2011] и более высокие температуры воды в летний сезон, о чем свидетельствуют полученные данные: в литоральной зоне БС в поверхностном слое она составляла в среднем $22,2 \pm 1,2$ °С, в пелагиали – $21,7 \pm 1,2$ °С, в то время как в МС – $21,2 \pm 0,1$ °С и $21,4 \pm 0,5$ °С соответственно. Цианопрокариоты предпочитают хорошо прогреваемые воды, что подтверждают положительно значимые корреляции между биомассой цианопрокариот и температурой воды, полученные в ряде водоемов [Козицкая, 1991; Корнева и др., 2014]. Однако наши наблюдения показали, что более высоким трофическим статусом в июле 2018 г. характеризовался МС, хотя ранее сравнительно высокие количественные показатели фитопланктона отмечались в более мелководном БС [Лего-



01.07.2018



11.07.2018



26.07.2018

Рис. 7. “Цветение” оз. Севан в июле 2018 г. по данным дистанционного зондирования в разные даты съемок

вич, 1979; Овсепян, Гамбарян, 2013; Овсепян, Хачикян, 2016]. По всей видимости, это связано с рядом особенностей. Во-первых, с неравномерным распределением цианопрокариот по акватории озера, определяемым течениями. Так, наибольшая биомасса *A. lemmermannii* отмечалась в юго-западной части литоральной зоны МС, для которой характерна наибольшая поверхностная скорость течения вод, поступающих через пролив, вдоль берегов которого происходит основной водообмен между двумя частями озера, а скорости течения здесь в 1,5–2 раза выше, чем

в его срединной части [Филатов, 1991]. Очевидно, это обуславливало и сходство состава водорослей МС и мелководья БС (см. рис. 3), сообщества которых, в отличие от глубоководной зоны БС, характеризовались большим богатством видов, в том числе зеленых и диатомовых водорослей, а также миксотрофов – динофитовых и эвгленовых водорослей. Кроме того, в наиболее быстро прогреваемых водах БС пик “цветения”, скорее всего, приходился на период, предшествующий отбору проб, а в более глубоководном МС активное развитие цианопрокариот продолжалось. В наших исследованиях в середине июля 2018 г. средняя биомасса водорослей в МС составляла 18,23 мг/л, а в БС – 4,05 мг/л, средняя биомасса цианобактерий: в МС – 17,04 мг/л, в БС – 2,93 мг/л. Об этом также свидетельствуют данные анализа космических снимков (см. рис. 7). Так, на снимке за 01.07.2018 мы наблюдаем начинающееся активное “цветение” озера цианопрокариотами в мелководной юго-восточной части БС (район р. Масрик). Далее оно развивается, достигнув своего максимума к 11.07.2018, когда был очередной пролет спутника над исследуемой территорией. В юго-восточной части и в прибрежье юго-западной части БС хорошо заметны процессы

начинающегося отмирания цианопрокариот, их пик “цветения” смещается к средней и северо-западной частям БС. В МС активное цветение заметно в районе о. Чаячий и по границе циклонического и антициклонического течений. К концу месяца (26.07.2018) можно наблюдать практически полное отсутствие цветения в БС и обширные площади цианопрокариот в МС.

Активное развитие цианопрокариот отрицательно сказывается на видовом богатстве планктонных водорослей [Корнева, 1993]. Как правило, литоральные участки отличаются наибольшим числом видов водорослей [Sakharova, Korneva, 2018; Покровская и др., 1983], чему способствуют высокая изменчивость факторов среды и биогенное обогащение прибрежий [Sakharova, Korneva, 2018]. Однако цианобактерии имеют конкурентное преимущество в потреблении биогенных веществ, а также создают световое лимитирование для других видов фитопланктона [Paerl, Huisman, 2009]. Такая ситуация сложилась в оз. Севан в июле 2018 г., когда массовое развитие цианопрокариот способствовало снижению удельного числа видов водорослей, о чем свидетельствует отрицательная корреляция между биомассой цианопрокариот и числом видов в пробе. Кроме того, активное развитие цианопрокариот снижает прозрачность воды [Paerl, Huisman, 2008], что также наблюдалось в оз. Севан, подтверждением чего стала достоверная отрицательная корреляция биомассы цианопрокариот с прозрачностью воды в МС (см. табл. 2).

Важную роль в развитии летнего фитопланктона играет изменение уровня воды. Его повышение вызывает появление хорошо прогреваемых обширных территорий, заросших высшей водной растительностью, а также рост концентрации биогенных веществ [Sakharova, Korneva, 2018]. Высокая изменчивость факторов среды и активное биогенное обогащение литоральной зоны приводят к высокому биоразнообразию этих участков, они являются источниками видового богатства водоема в целом [Pollock et al., 1998; Hanley, Barnard, 1999; Naiman et al., 2005]. В связи с этим особую значимость приобретает изучение затопленных прибрежий оз. Севан. Повышение уровня воды оз. Севан способствовало образованию обширного мелководного и зарастающего высшими водными растениями

залива, который характеризуется замедленным водообменом с озером [Айрапетян и др., 2014]. В заливе сформировалось особое сообщество планктонных водорослей, о чем свидетельствует кластеризация фитопланктона по видовому составу (см. рис. 3), а также особенности соотношения основных таксономических групп в биомассе фитопланктона. Сравнительно больших величин в мелководном заливе МС достигало видовое и удельное богатство фитопланктона. Кроме того, в составе доминирующих видов отмечены динофитовые водоросли, которые способны к миксотрофному питанию и массовое развитие которых свойственно водоемам с повышенным содержанием органических веществ [Sládečeková, Sládeček, 1993; Sakharova, Korneva, 2017]. Разница в биомассе открытого и заросшего макрофитами участков залива может быть связана с деятельностью высших растений, имеющих конкурентное преимущество в потреблении биогенных веществ [Покровская и др., 1983]. Этим обуславливается высокая буферная функция заросших мелководий, нивелирующих высокое поступление биогенных веществ в водоем [Schlosser, Karr, 1981; Decamps et al., 2004].

Несмотря на то что по значениям средневегетационной биомассы водорослей озеро соответствовало мезотрофным водоемам [Овсепян и др., 2010; Овсепян, Хачикян, 2016], вертикальное распределение фитопланктона в июле отличалось от такового в других глубоководных стратифицированных мезотрофных озерах [Экосистема озера Плезеево, 1989; Трифонова, 1990]. В связи с активным “цветением” воды и низкой прозрачностью наибольшая биомасса водорослей наблюдалась в поверхностном слое, что характерно для эвтрофных водоемов [Трифопова, 1990]. В мета- и гипolimнионе возрастала роль крупноклеточных зеленых водорослей *Oonophris obesa*.

Как указывалось выше, биомасса фитопланктона в озере соответствовала величинам, характерным для мезотрофных вод [Китаев, 2007], однако в июле 2018 г. наблюдалось существенное увеличение биомассы фитопланктона в озере по сравнению с 2013–2017 гг. [Овсепян и др., 2010; Овсепян, Хачикян, 2016] (табл. 3). По всей видимости, это связано с повышением температуры воды

Т а б л и ц а 3
Средняя биомасса фитопланктона в пелагиали
и среднесуточная температура воздуха в июле
в оз. Севан в разные годы

Год	Биомасса фитопланктона, мг/л	Температура воздуха, °С
2013	0,33 ± 0,12	17,0
2014	0,36 ± 0,21	18,0
2016	0,58 ± 0,16	17,5
2017	0,50 ± 0,11	19,2
2018	3,04 ± 2,47	20,7

в озере, о чем косвенно подтверждают данные по среднесуточной температуре воздуха в июле (см. табл. 3).

Помимо перечисленных факторов, большую роль в развитии фитопланктона играет и “контроль сверху”, о чем свидетельствуют достоверные отрицательные корреляции между *Cladocera* и биомассой доминирующих отделов фитопланктона (зеленых и цианопрокариот). Положительная связь *Cladocera* с цианопрокариотами в МС, скорее всего, обусловлена более высокой концентрацией последних в этой части озера. Образуя более крупные скопления, они не доступны для потребления планктонными беспозвоночными.

Увеличение плотности рыбного населения, отмечаемое в последние годы в озере, способствовало сокращению численности и биомассы зоопланктона [Герасимов и др., 2016; Krylov et al., 2016]. Однако в 2018 г. наблюдалось увеличение общей численности и биомассы планктонных беспозвоночных за счет *Cladocera*, что также могло сказаться и на состоянии фитопланктона. В первую очередь это связано с выпадением из состава планктонных беспозвоночных *Daphnia magna* Straus, 1820, которая составляла основу зоопланктона в 2011–2014 гг. и играла ключевую роль в структурной организации планктона оз. Севан [Krylov et al., 2016, 2018]. В связи с этим в 2018 г. отмечалось ослабление пресса со стороны зоопланктона на фитопланктон, что могло быть одной из причин существенного увеличения биомассы водорослей. Одновременно с исчезновением *D. magna* увеличились численность и биомасса более мелких видов – *D. longispina* O. F. Mueller, 1776 и *Diaphanosoma lacustris* Kořinek, 1981: по сравнению с пе-

риодом до появления *Daphnia magna* численность первого вида возросла в среднем в 1,4 раза, биомасса – в 1,8 раза, второго вида – в 36,6 и 38,6 раза соответственно, а по сравнению с периодом массового развития *D. magna* – соответственно в 3,3 и 2,5 раза, в 6,8 и 9,1 раза. Известно, что виды *Cladocera*, характеризующиеся меньшими размерами, отличаются наибольшей скоростью экскреции фосфора [Ferrante, 1976]. Повышение экскреции фосфора в 2018 г. ($0,77 \pm 0,18$ гP/(м³·сут)) до величин, превышающих значения и в период до вселения *Daphnia magna* в озеро ($0,33 \pm 0,09$ гP/(м³·сут)), и в период ее массового развития ($0,13 \pm 0,03$ гP/(м³·сут)) за счет *D. longispina* и *Diaphanosoma lacustris*, также могло способствовать повышению биомассы фитопланктона в июле 2018 г. “Цветение” водоемов цианопрокариотами при увеличении фосфорной нагрузки, в том числе за счет экскреции зоопланктоном, описано в ряде работ [Vollenweider, 1971; Сиренко, Гавриленко, 1978].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Биомасса фитопланктона оз. Севан в июле 2018 г. соответствовала величинам, характерным для мезотрофных вод. Развитие цианопрокариот в оз. Севан имело горизонтальную и вертикальную неоднородность и было связано с глубиной, распределением течений, температурой, а также биомассой *Cladocera*. На участках, где наблюдалось “цветение” воды, отмечено снижение удельного числа видов фитопланктона и прозрачности воды.

Увеличению средней биомассы фитопланктона по сравнению с 2013–2017 гг. способствовали следующие факторы: 1) повышение температуры воды, 2) ослабление пресса зоопланктона в связи с исчезновением *Daphnia magna*, 3) возрастание фосфорной нагрузки за счет увеличения вклада в биомассу зоопланктона *D. longispina* и *Diaphanosoma lacustris*.

Авторы выражают искреннюю признательность экипажу экспедиционного судна “Гидролог” за помощь в сборе материала. Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 18-54-05003 Арм_а) и в рамках государственного задания (темы № ААА-А-18-118012690096-1, АААА-А18-118012690106-7 и АААА-А18-118012690104-3).

ЛИТЕРАТУРА

- Айрапетян А. О., Крылов А. В., Габриелян Б. К. Зоопланктон двух типов мелководий озера Севан, образованных при повышении уровня воды // Биол. журн. Армении. 2014. Вып. 66, № 1. P. 12–17.
- Балушкина Е. Б., Винберг Г. Г. Зависимость между массой и длиной тела у планктонных животных // Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1979. С. 169–172.
- Герасимов Ю. В., Габриелян Б. К., Малин М. И., Рубемян А. Р. Многолетняя динамика запасов рыб озера Севан и их современное состояние // Экология озера Севан в период повышения его уровня. Результаты исследований Российской-Армянской биологической экспедиции по гидроэкологическому обследованию озера Севан (Армения) (2005–2009 гг.). Махачкала: Наука ДНЦ, 2010. С. 249–278.
- Герасимов Ю. В., Борисенко Э. С., Малин М. И., Рубемян А. Р., Варданян Т. В., Барсемян Н. Э., Жгарева Н. Н., Базаров М. И., Габриелян Б. К. Рыбы // Озеро Севан. Экологическое состояние в период изменения уровня воды. Ярославль: Филигрань, 2016. С. 207–252.
- Интегральная оценка экологического состояния озера Севан (GEO – Lake Sevan) // Доклад Association "For SHD"/UNEPCom. Ереван, 2011. 42 с.
- Козицкая В. Н. Влияние температурного фактора на рост и размножение водорослей с различными типами пигментных систем // Гидробиол. журн. 1991. Т. 27, № 5. С. 62–71.
- Корнева Л. Г. Фитопланктон Рыбинского водохранилища: состав, особенности распределения, последствия эвтрофирования // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб.: Гидрометеоздат, 1993. С. 50–113.
- Корнева Л. Г., Соловьева В. В., Жаковская З. А., Русских Я. В., Чернова Е. Н. Фитопланктон и содержание цианотоксинов в Рыбинском, Горьковском и Чебоксарском водохранилищах в период аномально жаркого лета 2010 г. // Вода: химия и экология. 2014. № 8. С. 24–29.
- Китаев С. П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. 395 с.
- Легович Н. А. О "цветении" воды оз. Севан // Экология гидробионтов озера Севан. 1979. № 17. С. 51–74.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.
- Овсепян А. А., Гамбарян Л. Р. Некоторые сведения о развитии фитопланктонного сообщества озера Севан // Тр. Братск. гос. ун-та. Братск, 2013. Т. 2. С. 193–195.
- Овсепян А. А., Гамбарян Л. Р., Оганесян Р. О., Гусев Е. С. Планктонные водоросли озера Севан // Экология озера Севан в период повышения его уровня. Махачкала: Наука ДНЦ, 2010. С. 90–104.
- Овсепян А. А., Хачикян Т. Г. Фитопланктон пелагиали озера Севан // Озеро Севан. Экологическое состояние в период изменения уровня воды. Ярославль: Филигрань, 2016. С. 39–60.
- Покровская Т. Н., Миронова Н. Я., Шилькрот Г. С. Макрофитные озера и их эвтрофирование. М.: Наука, 1983. 152 с.
- Сиренко Л. А., Гавриленко М. Я. Цветение воды и эвтрофирование. Киев: Наук. думка, 1978. 231 с.
- Трифопова И. С. Экология и сукцессия озерного фитопланктона. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1990. 180 с.
- Филатов Н. Н. Гидродинамика озер. СПб.: Наука. С.-Петербург. отд-ние, 1991. 200 с.
- Чилингарян Л. А., Мнацаканян Б. А. Гидрология бассейна озера Севан // Экология озера Севан в период повышения его уровня. Махачкала: Наука ДНЦ, 2010. С. 28–40.
- Экосистема озера Плещеево. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1989. 264 с.
- Abakumov A. I., Izrailsky Y. G. Environment influence on the phytoplankton distribution in a basin // Mathem. Biol. Bioinform. 2012. Vol. 7 (1). P. 274–283. DOI: 10.17537/2012.7.274
- Decamps H., Pinay G., Naiman R., Petts G. E., McClain M. E., Hillbricht-Ilkowska A., Hanley T. A., Holmes R. M., Quinn J., Gibert J., Planty Tabacchi A., Schiemer F., Tabacchi E., Zalewski M. Riparian zones: where biogeochemistry meets biodiversity in management practice // Polish J. Ecol. 2004. Vol. 52 (1). P. 3–18.
- Ferrante J. G. The role of zooplankton in the intrabiocenotic phosphorus cycle and factors affecting phosphorus excretion in a lake // Hydrobiologia. 1976. Vol. 49 (3). P. 203–214.
- Hanley T. A., Barnard J. C. Spatial variation in population dynamics of Sitkamice in floodplain forests // J. Mammal. 1999. Vol. 80 (3). P. 866–879.
- Krylov A. V., Airapetyan A. O., Gerasimov Yu. V., Malin M. I. 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 Biol. 2016. Vol. 9 (1). P. 73–78. DOI: 10.1134/S 1995082916010090
- Krylov A. V., Gerasimov Yu. V., Gabrielyan B. K., Borisenko E. S., Hakobyan S. A., Nikogosyan A. A., Malin M. I., Ovsepyan A. A. Zooplankton in Lake Sevan during the Period of High Water Level and Low Fish Density // Inland Water Biol. 2013. Vol. 6 (3). P. 203–210. DOI: 10.1134/S 1995082913030085
- Krylov A. V., Kosolapov D. B., Kosolapova N. G., Gerasimov Y. V., Hovsepyan A. A. The plankton community of Sevan lake (Armenia) after invasion of *Daphnia (Ctenodaphnia) magna* Straus, 1820 // Biol. Bull. 2018. Vol. 45 (5). P. 505–511. DOI: 10.1134/S0002332918050089
- Naiman R. J., Bechtold J. S., Drake D., Latterell J. J., O'Keefe T. C., Balian E. A. Origins, patterns, and importance of heterogeneity in riparian systems // Ecosystem function in heterogeneous landscapes. N.Y.: Springer, 2005. P. 279–309.
- Paerl H. W., Huisman J. Blooms like it hot // Science. 2008. Vol. 320. P. 57–58. DOI: 10.1126/science.1155398
- Paerl H. W., Huisman J. Climate change: a catalyst for global expansion of harmful cyanobacterial blooms // Environ. Microbiol. Rep. 2009. Vol. 1 (1). P. 27–37. DOI: 10.1111/j.1758–2229.2008.00004.x
- Pollock M. M., Naiman R. J., Hanley T. A. Plant species richness in riparian wetlands – a test of biodiversity theory // Ecology. 1998. Vol. 79 (1). P. 94–105.
- Sakharova E. G., Korneva L. G. Phytoplankton communities of Volga Reach open shallows of Rybinsk Reservoir at the area affected by the vital activity products of grey heron (*Ardea cinerea* L.) // Contemporary Problems of Ecology. 2017. Vol. 10 (2). P. 140–146. DOI: 10.1134/S199542551702010X

- Sakharova E. G., Korneva L. G. Phytoplankton in the Littoral and Pelagial Zones of the Rybinsk Reservoir in Years with Different Temperature and Water-Level Regimes // *Inland Water Biol.* 2018. Vol. 11 (1). P. 6–12. DOI: 10.1134/S1995082918010157
- Schlösser I. J., Karr J. R. Water quality in agricultural watersheds: impact of riparian vegetation during base-flow // *Water Resour. Bull.* 1981. Vol. 17. P. 233–240.
- Sládečková A., Sládeček V. Bioindication within the aquatic environment // *Acta Universitatis Carolinae Environmentalica.* 1993. Vol. 7 (1-2). P. 3–69.
- Vollenweider R. A. Scientific fundamentals of the eutrophication of lakes and flowing waters with particular reference to nitrogen and phosphorus as factors in eutrophication. Paris, 1971. 159 p.

Horizontal and vertical distribution of phytoplankton in alpine Lake Sevan (Armenia) during the summer water blooms of Cyanoprokaryota

E. G. SAKHAROVA¹, A. V. KRYLOV¹, R. Z. SABITOVA¹, A. I. TSVETKOV¹, L. R. GAMBARYAN², A. S. MAMYAN², B. K. GABRIELYAN², A. O. HAYRAPETYAN², T. G. KHACHIKYAN²

¹*Papanin Institute for Biology of Inland Waters of RAS
152742, Yaroslavl region, Borok
E-mail: katya.sah@mail.ru*

²*Institute of Hydroecology and Ichthyology of Scientific Centre
of Zoology and Hydroecology NAS RA
0014, Yerevan, P. Sevak str., 7*

The study of the horizontal and vertical distribution of phytoplankton of Lake Sevan was conducted in mid-July 2018, during its maximum blooms of Cyanoprokaryota. The summer biomass of algae in the pelagic zone of the lake were compatible with values of mesotrophic waters. Cyanoprokaryota biomass in Lake Sevan had horizontal and vertical heterogeneity and was related to the depth, morphometry of the lake parts, distribution of currents, transparency, temperature and biomass of Cladocera. In areas where there was water blooms, there was a decrease in the specific number of phytoplankton species and water transparency. The following factors contributed to the increase the average phytoplankton biomass compared to 2013–2017: 1) increased water temperature, 2) weakening of zooplankton press due to the disappearance of *Daphnia magna*, 3) increased phosphorus load due to increased contribution of *D. longispina* and *Diaphanosoma lacustris* in the zooplankton biomass.

Key words: phytoplankton, cyanoprokaryota, Lake Sevan, vertical and horizontal distribution.