

ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ՀԱՆՐԱՊԵՏՈՒԹՅԱՆ
ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԶԳԱՅԻՆ ԱԿԱԴԵՄԻԱ
ԿԵՆԴՐԱԼԱԲՈՒԹՅԱՆ ԵՎ ՀԻՂՐՈՒԿՈՒՄՆԵՐԻ ԳԻՏԱԿԱՆ ԿԵՆՏՐՈՆ

ԿԱՐԵՆ ԳԵՎՈՐԳԻ ՃԵՆՏԵՐԵԾՅԱՆ

ԶՈՈԲԵՆՏՈՍԻ ԿԱՌՈՒՅՎԱԾՔԱ-ՖՈՒՆԿՑԻՈՆԱԼ ԿԱԶՄԱԿԵՐՊՈՒՄԸ
ԽՈՇՈՐ ՔԱՂՅՐԱՀԱՄ ԲԱՐՁՐԱԼԵՌՆԱՅԻՆ ՋՐԱՄԲԱՐԻ ՏՐՈՖԻԿ
ԿԱՐԳԱՎԻՃԱԿԻ ՏԱՐԱՌԴՂՎԱԾ ՓՈՓՈԽՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ
ՊԱՅՄԱՆՆԵՐՈՒՄ (Սևանա լճի օրինակով, Հայաստան)

Գ.00.08 - «Կենդանաբանություն, մակարածաբանություն, էկոլոգիա»
մասնագիտությամբ կենսաբանական գիտությունների դոկտորի գիտական
աստիճանի հայցման ատենախոսության
ՍԵՂՄԱԳԻՐ

Երևան – 2019

НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК РЕСПУБЛИКИ АРМЕНИЯ
НАУЧНЫЙ ЦЕНТР ЗООЛОГИИ И ГИДРОЭКОЛОГИИ

КАРЕН ГЕВОРКОВИЧ ДЖЕНДЕРЕДЖЯН

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ЗООБЕНТОСА В
УСЛОВИЯХ РАЗНОНАПРАВЛЕННЫХ ИЗМЕНЕНИЙ ТРОФИЧЕСКОГО
СТАТУСА КРУПНОГО ПРЭСНОГО ВЫСОКОГОРНОГО ВОДОЕМА
(на примере озера Севан, Армения)

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук
по специальности 03.00.08 – «Зоология, паразитология, экология»

Ереван – 2019

Ատենախոսության թեման հաստատվել է ՀՀ ԳԱԱ կենդանաբանության և
հիդրոէկոլոգիայի գիտական կենտրոնում

Պաշտոնական ընդդիմախոսներ՝

կենսաբանական գիտությունների դոկտոր, պրոֆեսոր Ս. Խ. Պիպոյան
կենսաբանական գիտությունների դոկտոր, դոցենտ Ս. Ս. Առաքելյան
կենսաբանական գիտությունների դոկտոր, դոցենտ Դ. Մ. Բեզմատերնիխ
Առաջատար կազմակերպություն՝ Ռուսաստանի գիտությունների ակադեմիայի
Ի. Դ. Պապանինի անվան ներքին ջրերի կենսաբանության ինստիտուտ

Պաշտպանությունը կայանալու է 2019 թ. հոկտեմբերի 1-ին, ժամը 15:00-ին
ՀՀ ԲՈՎ-ի 036 Կենդանաբանություն մասնագիտական խորհրդում
Հասցե՝ ք. Երևան, 0014, Պարույր Սևակի փ. 7, ՀՀ ԳԱԱ կենդանաբանության և
հիդրոէկոլոգիայի գիտական կենտրոն, E-mail: zoohec@sci.am

Ատենախոսությանը կարելի է ծանոթանալ ՀՀ ԳԱԱ կենդանաբանության և
հիդրոէկոլոգիայի գիտական կենտրոնի գրադարանում, իսկ սեղմագրին՝ նաև
www.sczhe.sci.am կայքում

Սեղմագիրն առաքված է 2019 թ. օգոստոսի 12-ին

036 մասնագիտական խորհրդի գիտական քարտուղար,
կենսաբանական գիտությունների թեկնածու՝



Հ. Գ. Խաչատրյան

Тема диссертации утверждена в Научном центре зоологии и гидроэкологии НАН РА

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор С. Х. Пипоян
доктор биологических наук, доцент М. С. Аракелян
доктор биологических наук, доцент Д. М. Безматерных

Ведущая организация: Институт биологии внутренних вод имени И. Д. Папанина
Российской академии наук.

Защита диссертации состоится 1-го октября 2019 г. в 15:00 часов на заседании
специализированного совета 036 по зоологии ВАК РА.

Адрес: 0014, г. Ереван, ул. Паруйра Севака 7, Научный центр зоологии и
гидроэкологии НАН РА, E-mail: zoohec@sci.am.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Научного центра зоологии и
гидроэкологии НАН РА, а с авторефератом также и на сайте www.sczhe.sci.am.

Автореферат диссертации разослан 12-го августа 2019 г.

Ученый секретарь специализированного совета 036,
кандидат биологических наук



А. Г. Хачатрян

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. Увеличение пропусков воды из озера Севан для удовлетворения ирригационных и энергетических нужд привело к сдвигам функциональных параметров в экосистеме водоема, вследствие чего озеро подверглось эвтрофированию, ухудшилось качество воды.

Проблема оз. Севан является приоритетной природоохранной задачей Республики Армения (РА). Разработаны и приняты законы РА «Об озере Севан» (ՀՀ օրենք «Սևանա լճի մասին», 2001) и «Об утверждении годовых и комплексных программ мероприятий восстановления, сохранения, воспроизводства и использования экосистемы озера Севан» (ՀՀ օրենք «Սևանա լճի էկոհամակարգի վերականգնման, պահպանման, վերարտադրման և օգտագործման միջոցառումների տարեկան ու համալիր ծրագրերը հաստատելու մասին», 2001). С целью разработки предложений по сохранению, восстановлению и использованию водных животных и растительных ресурсов оз. Севан и его бассейна распоряжением Президента РА создана Комиссия по проблемам озера Севан (ՀՀ Նախագահի 2008.12.25 ՆԳ-234-Ն կարգադրությամբ «Սևանա լճի հիմնահարցերի հանձնաժողով ստեղծելու մասին»). Правительство Республики Армения ежегодно выделяет определенные суммы для оценки промысловых запасов рыб и рака, изучения состояния притоков озера Севан, очистки затопляемых прибрежных территорий от лесонасаждений.

И все же принятые меры недостаточны для решения проблемы озера Севан. Последствия многолетнего понижения уровня озера вызвали глубокие нарушения функциональных блоков и связей в экосистеме, дисбаланс продукционно-деструктивных взаимоотношений, что привело к видовой сукцессии во всех звеньях трофической цепи и к интенсификации биопродукционных процессов (Павлов, 2010).

Эвтрофикация водных экосистем под воздействием антропогенного фактора является одной из главных проблем гидробиологии. Понимание закономерностей, определяющих продуктивность водных экосистем, открывает путь к прогнозированию направленных изменений под влиянием тех или иных воздействий, что позволит рассчитать оптимальные варианты эксплуатации природных ресурсов водоема без необратимых нарушений естественного режима (Винберг, 1977).

Важной составляющей пресных гидроэкосистем является сообщество зообентоса. В литературе накопился немалый материал по экологии видовых популяций донных животных и зообентоса в целом. Однако нет работ, выполненных в условиях многолетних разнонаправленных изменений трофического статуса водоема. Данная работа является обобщением исследований зообентоса озера Севан (Армения) – самого большого высокогорного пресноводного водоема регионов Кавказа, Западной и Центральной Азии. Материал, собранный разными авторами, охватывает следующие этапы стратегии использования вод озера:

- допусковой (1928-1932 гг.),
- начальной сработки уровня озера (1933-1948 гг.),
- интенсивного использования вековых запасов вод (1949-1962 гг.),
- принятия мер по смягчению отрицательных последствий (1963-1990 гг.),
- интенсивного использования вод в связи с блокадой страны (1991-2002 гг.),
- осуществления поднятия уровня воды до отметки, обеспечивающей восстановление функциональных параметров экосистемы озера (2003-2018 гг.).

Цель настоящей работы – на примере оз. Севан показать изменения структурно-функциональной организации зообентоса в условиях разнонаправленных изменений трофического статуса и морфометрии крупного пресного высокогорного водоема.

Поставленная цель определила **конкретные задачи**:

- провести фаунистико-экологический обзор зообентоса оз. Севан;
- выявить характер изменений в распределении зообентоса в связи с изменениями трофического статуса озера;
- оценить роль зообентоса в потоке энергии водоема;
- оценить роль зообентоса в питании рыб;
- дать прогноз состояния зообентосного сообщества озера Севан;
- оценить ретроспективно величины первичной продукции водоема (ВППВ).

Научная новизна исследований заключается в том, что впервые на большом материале, охватывающем 90 лет, проведено комплексное исследование зообентоса:

- составлен наиболее полный список видов донных животных оз. Севан и обобщены сведения по жизненным циклам и продукции массовых видов;
- выявлены особенности распределения донных животных по грунтам и глубинам, прослежены многолетние изменения в связи с изменениями уровня воды и трофии водоема;
- показана зависимость количественных показателей зообентоса от ВППВ;
- установлены соотношения между продукциями зообентоса и зоопланктона и уловами рыб;
- прогнозировано состояние бентосного сообщества оз. Севан при различных сценариях изменений трофического статуса водоема и климата;
- на основании установленных зависимостей количественных показателей зообентоса от ВППВ, проведена ретроспективная оценка ВППВ за последние десятилетия.

Теоретическая значимость. Вывод об относительном постоянстве и независимости от уровня трофии водоема скорости продуцирования и интенсивности потока энергии в расчете на единицу биомассы зообентоса представляется важным для дальнейшего развития теории биологической продуктивности крупного пресноводного высокогорного водоема.

Практическая значимость. Выявленные закономерности могут быть использованы для обоснования мер по предотвращению эвтрофирования водоемов и прогнозированию развития водных экосистем под антропогенным воздействием.

На основании выявленных закономерностей возможно с достаточной точностью прогнозировать состояние пищевых запасов севанских рыб, и, тем самым, содействовать научному обоснованию их запасов и квот уловов.

Материалы диссертационной работы использованы при оценке кормовой базы рыб, при планировании и проведении рыбохозяйственных мероприятий в озере.

Основные положения, выносимые на защиту:

- несмотря на подверженность абсолютных величин биопродукционных показателей донных животных (биомасса, продукция, скорость дыхания и рацион) большим (на один и два порядка) колебаниям, соотношения между ними остаются относительно постоянными;
- изменения абсолютных значений суммарного потока энергии, проходящего через консументов первого порядка (мирный зообентос) отражают изменения в количестве органического вещества, доступного бентосным животным;
- изменения соотношений компонентов мирного зообентоса – детритофагов, фитофагов и фильтраторов отражают изменения в соотношениях доступного бентосным животным органического вещества соответствующего происхождения;
- знание ВППВ позволяет прогнозировать ожидаемые величины биомассы и продукции зообентоса на несколько лет вперед, а знание величин биомассы и продукции зообентоса позволяет ретроспективно оценить ВППВ.

Апробация работы. Материалы и результаты исследований представлены на V (Юрмала, Литва, 1984) и VI (Саласпилс, Латвия, 1987) всесоюзных симпозиумах по олигохетам, IV республиканской конференции молодых зоологов Армении (Ереван, 1987), всесоюзном совещании «Вид в ареале. Биология, экология и продуктивность водных беспозвоночных» (Борок, Российская Федерация, 1988), VIII всесоюзном совещании «История озер. Рациональное использование и охрана озерных водоемов» (Минск, Белоруссия, 1989), V (Таллин, Эстония, 1991) и VI (Стремстад, Швеция, 1994) международных симпозиумах по олигохетам, семинарах «Экологические проблемы озера Севан» (Ереван, 1993) и «Озеро Севан. Проблема и стратегия действий» (Ереван, 1996), республиканских научных конференциях по зоологии (Ереван, 1998), «Вопросы охраны природы» (Ереван, 1998) и посвященной 75-летию кафедры зоологии Ереванского госуниверситета (Ереван, 1998), II Международной конференции по ветландам и развитию (Дакар, Сенегал, 1998), III совещании международной группы по охране торфяных болот (Лагов, Польша, 2000), симпозиуме «Встреча тысячелетия по ветландам» (Квебек, Канада, 2000), рабочих совещаниях «Охрана Кавказских ветландов» (Кобулет, Грузия, 2000) и «Водные проблемы и рациональное использование природных ресурсов» (Одесса, Украина, 2000), международном симпозиуме «Горные живые воды» (Эвьен, Франция, 2001), международных рабочих совещаниях «Биоразнообразие и динамика экосистем Северной Евразии: информационные технологии и моделирование» (Новосибирск, Российская Федерация, 2001) и «Роль ветландов в биосферных заповедниках» (Микулов, Чехия, 2002), III всемирном водном форуме (Шига, Япония, 2003), I региональной сессии по Европе Всемирного форума по биоразнообразию (Кишинев, Молдова, 2003), рабочем совещании для Европы, Центральной Азии и Америки «Обмен опытом и уроки в области управления бассейнами озер» (Берлингтон, Вермонт, США, 2003), X всемирной конференции по озерам (Чикаго, Иллинойс, США, 2003), международном семинаре «Современные проблемы охраны и рационального использования водно-болотных угодий и их разнообразия в новых независимых государствах Европы» (Севан, 2003), международной конференции «Трофические связи в водных сообществах и экосистемах» (Борок, 2003), международном семинаре о роли экосистем в водоснабжении (Женева, Швейцария, 2004), конференции TRANSCAT по интегрированному управлению водными ресурсами в трансграничных водоразделах (Венеция, Италия, 2004), XIV заседании Научно-технической экспертной комиссии Рамсарской конвенции (Глан, Швейцария, 2008), конференции FAO-NACEE по аквакультуре в странах Кавказского региона (Ереван, 2009), семинаре «Синергизм между восстановлением рек и управлением реками с акцентами на Natura 2000 и Рамсарской конвенции» (Лелистад, Нидерланды, 2009), рабочих совещаниях «Трансграничное управление водными ресурсами на Кавказе» (Тбилиси, Грузия, 2009) и «Управление по изменению климата – разработка стратегии для особо охраняемых территорий» (Вильм, Германия, 2010), всемирном форуме «Ветландам для будущего» (Рамсар, Иран, 2011), международной встрече «Спасение высыхающих озер» (Бурдур, Турция, 2013), III международной научной конференции «Биологическое разнообразие и проблемы охраны фауны» (Ереван, 2017), на заседаниях ученого совета Института гидроэкологии и ихтиологии (1984-1996), а также ученого совета Центра зоологии и гидроэкологии (2017-2019) НАН РА.

Структура и объем диссертации. Диссертация занимает 303 страницы и состоит из введения, 7 глав, заключения, выводов, списка литературы и приложений. Основной текст изложен на 197 страницах, включая 20 таблиц и 26 рисунков. Список цитированной литературы содержит 495 названий. В приложениях представлено 23 таблицы и 7 рисунков.

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 24 работы.

Глава 1. ХАРАКТЕРИСТИКА ОЗЕРА СЕВАН

Площадь бассейна оз. Севан равна 4891 км². Озеро состоит из относительно мелководного Большого Севана и более глубоководного Малого Севана.

В связи с вмешательством человека водный баланс озера претерпевал большие изменения. В 1928-1933 гг. баланс был близок к нулю, в 1949-1962 гг. озеро ежегодно теряло свыше 1.2 км³ воды, в 1970-2001 гг. потери воды уменьшились в среднем на порядок, а в 2002-2018 гг. баланс в целом стал положительным. Если в 1933 г. уровень воды находился на уровне 1916.20 м н. у. м. при площади зеркала 1416 км² и объеме воды 58.5 км³, то к 2002 г. понизился до минимальных 1896.32 м н. у. м., 1236 км² и 32.9 км³, а на 1 января 2019 г. составил 1900.38 м н. у. м., 1278,13 км² и 38.13 км³, соответственно.

После спуска вод оз. Севан величина среднегодовой температуры (9°С) воды сохранилась, но возросла ее амплитуда: летом температура поверхностного слоя воды повысилась на 2°С, зимой понизилась на 1°С. Это привело к тому, что, если в 1833-1949 гг. сплошные ледоставы наблюдались в среднем раз в 5-15 лет, то в 1969-1986 гг. они происходили раз в 1-3 года. За последние же 25 лет сплошные ледоставы наблюдались лишь 6 раз, что, очевидно, связано с общим потеплением климата.

До спуска воды оз. Севан обладали высокой прозрачностью: в среднем за год свыше 12 м при максимуме 22 м. В 1978-1991 гг. среднегодовая прозрачность воды понизилась до 2.5-4.5 м при максимуме 8 м. В 2005-2016 гг. максимальная прозрачность колебалась в пределах 5-15 м с тенденцией к повышению.

В 1947-1948 гг. для озера было характерно круглогодичное присутствие кислорода в придонных слоях воды. С 1970 гг. стали обычными сезонные ареальные анаэробные условия продолжительностью до 2-4 месяцев.

Изменения произошли в распределении грунтов. Почти вся площадь каменистого дна и галечника, занимавшие значительную часть прибрежного дна, оказались выше современного уровня. Сократились площади, покрытые макрофитами.

До понижения уровня качественный состав фитопланктона оз. Севан был беден и отличался от планктона всех известных типов озер. Происшедшие по мере понижения уровня воды качественные изменения привели к «цветению» воды, что свидетельствовало об изменениях условий в сторону эвтрофикации (табл. 1).

Таблица 1.

Величины первичной продукции планктона озера Севан* (кДж М⁻² год⁻¹)

Годы	Продукция	Годы	Продукция	Годы	Продукция	Годы	Продукция
1939	2400	1968	10700	1978	23870	1985	8220
1947	3500	1969	10400	1979	12790	1986	13260
1959	4610	1972	8900	1980	16640	1987	10660
1961	9700	1974	20100	1981	13350	1988	13310
1962	12500	1975	16300	1982	12480	1989	11390
1966	23300	1976	29590	1983	8680	1990	12570
1967	12900	1977	31090	1984	12480	1991	14670

*По данным: М. Е. Гамбарян, 1968; А. Paparov, 1990; А. Симонян, 1991.

Всего в оз. Севан обнаружено 64 вида планктонных животных. В 1936-1972 гг. было 11 пелагических видов. В 1972-1979 гг. их число увеличилось до 15, а биомасса возросла в 3 раза. В 1980-1985 гг. биомасса зоопланктона снизилась до величин 1936-

1972 гг. В 2005-2009 гг. наблюдалось увеличение биомассы зоопланктона по сравнению с 1980-1985 гг. в 3.5 раза (табл. 2).

Таблица 2.

Среднегодовые биомасса (В) и продукция (Р) зоопланктона* оз. Севан (кДж М⁻²).

Годы	В	Р	Годы	В	Р	Годы	В	Р
1937	40.7	674	1972	36.2	895	1983	25.9	413
1947	47.2	960	1974	51.1	1108	1984	21.0	556
1957	29.6	478	1975	85.0	947	1985	32.6	629
1961	36.5	680	1976	114.1	2504	1986	40.3	571
1962	32.2	695	1977	43.3	775	1987	42.5	861
1965	38.5	753	1978	100.1	1216	1988	31.3	388
1966	49.6	868	1979	60.0	1063	1989	16.0	243
1967	26.4	566	1980	58.6	1212	1990	48.0	652
1968	32.8	675	1981	40.3	629	1991	62.2	826
1969	31.1	554	1982	39.2	520	2005-2009	65.0	1170

*По данным: А. Симонян, 1991; А. В. Крылов и др., 2010.

Важной составляющей зообентоса является мейобентос. В 1986-1993 гг. среднегодовая биомасса мейобентоса изменялась в пределах 1.2-1.8 Г М⁻² сырой массы. По численности доминировали нематоды, по биомассе – копепоидные стадии циклопов (Акопян, 1993).

В количественном развитии макрозообентоса оз. Севан (табл. 3) представляется возможным выделить 5 периодов: малопродуктивный (1928-1948 гг., среднегодовая биомасса равна 3-4 Г М⁻²), повышения продуктивности (1955-1971 гг., 7-13 Г М⁻²), высокопродуктивный (1976-1979 гг., 31-37 Г М⁻²), снижения продуктивности (1980-2009 гг., 8-23 Г М⁻²), и вторичный малопродуктивный (2010-2017 гг., 3-6 Г М⁻²).

Представитель мегабентоса длиннопалый рак, впервые отмеченный в оз. Севан в 1970-ых гг., к началу 1990-х приобрел важное промысловое значение.

К настоящему времени в оз. Севан отмечено 9 видов рыб (Лёвин, Рубенян, 2010; Варданян и др., 2011; Չիրախյան, 2013), в том числе 3 эндемичных, 1 акклиматизированный и 5 инвазивных. Эндемиками являются ишхан, севанский усач и севанская храмуля. Популяции эндемичных видов рыб оз. Севан находятся в угнетенном состоянии, они занесены в Красную книгу Армении (2010). Сиг был акклиматизирован в 1920-х годах, а с 1970-х является основой рыболовного промысла. Серебряный карась проник в озеро случайно в 1970-ых гг. и до последнего времени являлся наиболее многочисленным видом. Кроме того, в озере отмечены армянская быстрянка, амурский чебачок, чешуйчатый карп и радужная форель.

Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В основу настоящего исследования положены собственные сборы животных бентоса с 1984 по 1991 и за 2004 гг. Всего автором собрано и обработано 3996 проб, в том числе 3695 – по количественным показателям и 301 – по качественным.

В ходе работы были обработаны архивные материалы Института гидроэкологии и ихтиологии НЦЗГ НАН РА за 1948, 1961, 1966, 1971 (сборы А. Маркосяна), 1978 и 1980-1983 (сборы И. С. Островского и Г. Манукян), 2005-2018 гг. (сборы С. Акопян), а также все доступные литературные сведения по донным животным оз. Севан.

Таблица 3.

Среднегодовая биомасса ($\Gamma \text{ M}^{-2}$ сырой массы) различных систематических групп донных животных и зообентоса в целом по оз. Севан*.

Годы	Олигохеты	Пиявки	Брюхоногие моллюски	Двусторчатые моллюски	Бокоплавы	Поленки	Ручейники	Хирономиды	Зообентос в целом
1928	1.64	0.41	0.03	0.12	0.62	0.01	0.05	0.38	3.26
1938	2.05	0.51	0.12	0.31	0.56	0.01	0.03	0.46	4.05
1948	1.98	0.30	0.06	0.20	0.69	0.01	0.02	0.66	3.92
1955	4.13	0.33	0.13	0.25	0.67	0.01	0.02	1.16	6.60
1962	2.04	0.35	0.46	1.23	0.78	0.03	0.04	1.71	6.64
1966	2.63	0.50	0.45	1.09	0.60	0.06	0.03	3.10	8.46
1971	3.19	0.30	0.48	1.44	0.78	0.06	0.01	7.20	13.46
1976	7.04	0.28	0.35	0.85	0.45	0.04	0.00	21.90	30.91
1978	12.57	0.19	0.41	1.11	0.24	0.01	0.00	22.42	36.95
1979	12.05	0.21	0.36	1.11	0.19	0.01	0.00	18.80	32.73
1980	10.54	0.15	0.29	1.02	0.10	0.01	0.00	10.68	22.79
1981	9.77	0.09	0.26	0.82	0.10	0.01	0.00	6.20	17.25
1982	9.57	0.04	0.33	0.74	0.08	0.01	0.00	5.14	15.91
1983	10.53	0.03	0.31	0.72	0.04	0.00	0.00	5.50	17.13
1984	11.84	0.03	0.35	0.71	0.04	0.00	0.01	5.60	18.58
1985	10.57	0.03	0.29	0.48	0.07	0.00	0.01	7.66	19.11
1986	9.14	0.03	0.15	0.26	0.09	0.00	0.01	4.29	13.97
1987	8.38	0.02	0.08	0.18	0.04	0.00	0.00	2.53	11.23
1988	8.96	0.01	0.10	0.20	0.01	0.00	0.00	2.80	12.08
1989	7.43	0.01	0.05	0.10	0.03	0.00	0.00	2.21	9.83
1990	7.51	0.01	0.07	0.14	0.09	0.00	0.00	2.07	9.89
1991	7.54	0.01	0.08	0.13	0.06	0.00	0.00	3.03	10.85
2004	5.52	0.01	0.06	0.10	0.06	0.00	0.00	1.71	7.46
2005-2009	6.91	0.01	0.04	0.01	0.23	0.00	0.00	3.05	10.25
2010-2014	2.45	0.02	0.17	0.02	0.40	0.02	0.00	1.70	4.78
2015	1.77	0.03	0.01	1.13	0.23	0.01	0.00	2.77	5.94
2016	1.38	0.09	0.15	1.07	0.63	0.01	0.00	2.26	5.59
2017	0.77	0.14	0.22	0.44	0.73	0.02	0.01	1.08	3.40

*По данным: Л.В. Арнольди, 1929; Г. М. Фридман, 1950; А. К. Маркосян, 1959; С. Г. Николаев, 1985; И. С. Островский, 1985; К. Г. Джендереджян, 2002; К. Jenderedjian, S. Hakobyan, 2016, 2018; Джендереджян, К. Г., С. А. Акопян, 2017

Для отбора проб использовались дночерпатели Петерсена. При этом, в 1928-1971 гг. с каждой глубины одну пробу составлял 1 дночерпатель с площадью захвата 0.1 M^2 , а в 1976-2017 гг. – 2 дночерпателя с площадью захвата 0.025 M^2 . Отбор проб производился с глубин 2, 4, 7, 10, 15, 20, 25, 30, 40, 50, 60, 70 (до 1962 г.) и 80 (до 1948 г.) метров (рис. 1). В некоторые годы на малых глубинах пробы отбирались с большей частотой – 2, 3, 5, 7, 10, 13 и 16 м. В зависимости от поставленной задачи

частота сборов варьировала от одного раза в год до пяти раз в месяц. Пробы промывали сквозь сеть № 23 и фиксировали 4% или 8% формалином. В лаборатории животных выбирали из грунта и разбивали по систематическим группам. В каждой группе подсчитывали количество экземпляров и, предварительно обсушив, взвешивали на торсионных весах с точностью 0.5 мг, а при индивидуальных взвешиваниях – 0.05 мг.

Так как расположение полуразрезов по озеру относительно равномерно, для каждой глубины рассчитывали среднеарифметическую величину численности и биомассы донных животных отдельно для Большого Севана и Малого Севана с учетом распределения площадей между соответствующими изобатами по И. К. Кирееву (1933) с поправкой на уровень воды в исследуемый период.

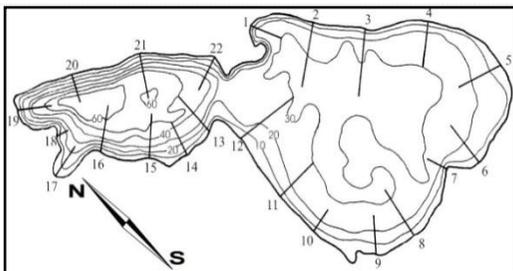


Рисунок 1. Карта изобат оз. Севан с расположением полуразрезов, на которых отбирались пробы.

Для анализа количественных изменений и качественной структуры зообентоса площадь дна озера достаточно условно была поделена на три зоны, называемые в дальнейшем литораль (до 8 м), сублитораль (от 8 до 27 м) и профундаль (свыше 27 м).

В основе расчетов потоков энергии лежали основные балансовые равенства:

$$A=P+R \quad (1) \quad \text{и} \quad C=A/u \quad (2)$$

где A – количество ассимилированной пищи, P – продукция, R – траты на обмен, C – рацион, u – усвояемость пищи, равная 0.8 для «хищных» и 0.6 для «мирных» форм.

Расчет продукции проводился модифицированным методом когорты Хайнса (Hynes, Coleman, 1968; Jenderedjian, 1994b), где продукция когорты (P_c) равна:

$$P_c = \sum_{j+1}^j (N_j - N_{j+1}) \times (W_j \times W_{j+1})^{0.5}, \quad (3)$$

где: j – размерная группа, N_j , N_{j+1} и W_j , W_{j+1} – количество и средние массы тела размерных групп j и $j+1$. При $N_{j+1}=0$ и $W_{j+1}=W_{\max}$, когорта кончает существование с гибелью последней, самой крупной особи.

Величины трат на обмен были рассчитаны по уравнениям интенсивности потребления кислорода (Винберг, Беляцкая, 1959; Сущеня, 1972; Камлюк, 1974; Алимов и др., 1977; Тодераш, 1979; Алимов, 1981; Finogenova, Lobasheva, 1987):

для олигохет и пиявок – $Q=0.105W^{0.75}$, (4)

для брюхоногих моллюсков – $Q=0.120W^{0.75}$, (5)

для двустворчатых моллюсков – $Q=0.089W^{0.75}$, (6)

для бокоплавов – $Q=0.180W^{0.75}$, (7)

для нимф поденок и личинок ручейников – $Q=0.105W^{0.75}$, (8)

для личинок хирономид – $Q=0.298W^{0.75}$, (9)

где Q – интенсивность дыхания в мл O_2 час⁻¹ экз. при 20°C, W – сырая масса в мг. Для расчетов был взят оксикалорийный коэффициент 20.36 Дж мл⁻¹ O_2 . Температурные поправки для приведения значений обмена к температурам, отличным от 20°C, определялись по Q_{10} , равным 2.25 для олигохет и бокоплавов, 2.50 для пиявок и личинок насекомых, 3.20 для моллюсков (Винберг, 1956; Сущеня, 1972; Алимов, 1975, 1981; Каширская и др., 1980; Ивлева, 1981). В расчетах были использованы

данные по динамике температуры придонных слоев воды в различных районах оз. Севан, любезно предоставленные Севанской гидрометеорологической обсерваторией.

Энергетическая ценность олигохет была принята равной 4,7, пиявок – 4,2, брюхоногих моллюсков – 1,7, двустворчатых моллюсков – 1,3, бокоплавов – 3,8, нимф поденок – 3,8, личинок ручейников – 4,2, личинок хирономид – 2,5 Дж мг⁻¹ сырой массы (Винберг, 1950; Биргер и др., 1967; Остапеня, 1968; Шерстюк, 1971; Кितिцына, 1978; Манукян, 1993).

Статистическую обработку полученных зависимостей проводили согласно рекомендациям А. А. Умнова (1976).

Глава 3. ФАУНИСТИКО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ОБЗОР БЕНТОСА ОЗЕРА СЕВАН

Данная глава является первым обобщением имеющихся в литературе сведений по фауне макрозообентоса оз. Севан и экологии отдельных видов.

Бентосная фауна оз. Севан и его прибрежных участков состоит в основном из космополитов, палеарктических и голарктических видов. Эндемизма на видовом уровне, очевидно, нет. До настоящего времени описан всего 171 вид животных (без учета гнуса), относящихся к макробентосу, из них непосредственно в озере найдено 100 видов. Наибольшее количество видов отмечено у хирономид (61, в том числе 32 непосредственно в озере) и олигохет (26). С учетом животных мейо- (59) и мегабентоса (1) число видов многоклеточных донных животных в озере равно 160 (прил. 1), что характерно для субальпийских озер.

Продолжительность жизни подавляющего большинства видов донных животных колебалась от нескольких месяцев до нескольких лет и зависела от температурного режима и содержания кислорода в придонном слое воды.

В зависимости от условий среды продолжительность жизни одного и того же вида может отличаться на порядок. Так, рассчитанная продолжительность жизни олигохеты *Potamothenis alatus paravanicus* в литорали оз. Севан равна 1,1-1,5 годам, в сублиторали – 2-4 годам, в профундали Большого Севана – 7-9 годам, в профундали Малого Севана – 6-15 (20) годам и более.

Характерная особенность донной фауны оз. Севан – доминирование немногих видов в каждой систематической группе. Так, на долю *P. a. paravanicus* в 1980-ых гг. приходилось 98% от суммарной биомассы олигохет. *Herpobdella octoculata* в 1950-ых гг. составляла 83% (Мешкова, 1957), а в 1980-ых – 54-78% от суммарной биомассы пиявок (Акопян, 1987). *Gammarus lacustris* является единственным массовым видом среди бокоплавов (Маркосян, 1948; Манукян, 1993), *Coenagrion vernale* – среди стрекоз, а *Caenis luctuosa* – среди поденок (Акопян, Островский, 1984). В остальных систематических группах к массовым можно отнести не более 2-6 видов.

Глава 4. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЗООБЕНТОСА В ОЗЕРЕ СЕВАН

Понижение уровня воды, возрастание антропогенного загрязнения и, как следствие, повышение уровня трофии водоема не могли не отразиться на условиях среды обитания донных животных. В связи с этим особое внимание было обращено сравнению пространственно-временной структуры зообентоса на разных этапах развития экосистемы озера, выявлению факторов, определяющих распределение и количественное развитие как отдельных систематических групп животных, так и зообентоса в целом.

Пространственное распределение зообентоса в оз. Севан изучалось по данным весенних съемок 1982-1991 гг.

Малощетинковые черви (*Oligochaeta*) встречались на всех типах грунтов. Наибольшие их биомассы наблюдались в черных и бурых илах, наименьшие – на

чистых песках и кристаллическом дне. Больше всего было олигохет в центральной части и вдоль северо-восточного побережья Большого Севана, в Цовагюхской бухте и в приустьевом участке р. Гаварагет.

Пиявки (*Hirudinea*) встречались преимущественно на чистых и заиленных песках в зоне макрофитов и редко на бурых илах. Максимальные биомассы пиявок были отмечены вдоль северного и юго-западного побережья Малого Севана и в Арташской бухте.

Брюхоногие моллюски (*Gastropoda*) встречались на песках и на макрофитах (представители сем. *Limnaeidae*) и на заиленных песках (*Valvata piscinalis*). Максимальные биомассы брюхоногих моллюсков были отмечены в Большом Севане вдоль западного побережья вплоть до мыса Цовинар, в приустьевом участке р. Масрик и в Арташской бухте.

Двустворчатые моллюски (*Bivalvia*) встречались преимущественно на песках разной степени заиления и реже на бурых илах. Максимальные биомассы двустворчатых моллюсков были отмечены вдоль западного и южного побережья Большого Севана, в Шоржинской, Арташской и Цовагюхской бухтах.

Бокоплавы (*Amphipoda*) встречались на всех типах грунтов, за исключением черных илов. Наибольшие их биомассы наблюдались в зарослях хары и спиригиры и на кристаллическом дне, наименьшие – на илах. Максимальные биомассы бокоплавов были отмечены вдоль северного и юго-западного берегов Малого Севана и у северо-восточного побережья.

Личинки стрекоз (*Odonata*) в дночерпательных пробах непосредственно в озере встречались единично, чаще всего – в хорошо защищенных от ветра бухтах.

Нимфы поденок (*Ephemeroptera*) встречались на камнях и песках, предпочитая незаиленные грунты. Максимальные биомассы были отмечены в Арташской бухте.

Личинки ручейников (*Trichoptera*) встречались на чистых песках и твердом известняковом плитняке. Обычны они были и среди зарослей хары. Максимальные биомассы ручейников были отмечены в Арташской бухте и у Чаячых островков, где находятся гнездовые колонии армянской чайки (*Larus armenicus*).

Личинки хирономид (*Chironomidae*) встречались на всех типах грунтов. Наибольшие их биомассы наблюдались в бурых илах, наименьшие – в черных илах и на кристаллическом дне. Максимальные биомассы были отмечены в Шоржинской, Арташской, Цовинарской и Цовагюхской бухтах, вдоль юго-западного побережья Малого Севана и северо-восточного побережья Большого Севана.

Изменения распределения донных животных во времени. До начала 1970-ых гг. представители большинства систематических групп животных проникали на значительные глубины: личинки ручейников до 24 м, брюхоногие моллюски до 48 м, нимфы поденок до 58 м, пиявки до 60 м, двустворчатые моллюски до 70 м, а олигохеты, личинки хирономид и бокоплавы – до максимальных глубин. С середины 1970-ых нижняя граница обитания ручейников ограничилась 14 м в Малом и 7 м в Большом Севане, брюхоногих моллюсков – 26 и 25 м, двустворчатых моллюсков – 30 и 23 м, поденок – 26 и 15 м, пиявок – 25 и 15 м, бокоплавов – 41 и 23 м, хирономид – 43 и 27 м, и только олигохеты продолжали встречаться до максимальных глубин.

С возрастанием глубины число видов зообентоса сокращалось, причем сильнее в послеспусковой период (рис. 2).

Сопоставление данных распределения разных периодов по глубинам и субстратам показало, что уменьшение видового разнообразия зообентоса на глубинах 10-30 м происходило в основном за счет выпадения видов, связанных с водной растительностью как средой обитания и/или источника пищи. Это брюхоногие моллюски, паразитирующая на моллюсках олигохета *Chaetogaster limnaei*, пиявки, личинки ручейников (*Agripnetes crassicornis*) и хирономид (*Nanocladius bicolor*,

Paratanytarsus inopterus). Сократилась глубина обитания и у псаммофилов – нимфы поденки *Caenis luctuosa* и личинки ручейника *Ecnomus tenellus*.

Очевидно, что основной причиной резкого обеднения видового состава на глубинах свыше 30-40 м явился сезонный дефицит кислорода, возникший в профундали озера в 1970-ых гг. (Гезальян, Хорлашко, 1979; Гезальян, 1983). Подтверждением этому явилось то, что из обнаруженных в 1978-2009 гг. на глубинах от 50 м и ниже 6 видов беспозвоночных животных, 3 вида веслоногих ракообразных (*Cyclops strennus*, *C. vicinus* и *Eucyclops serrulatus*) встречались здесь на стадии диапаузы (Alekseev, Jenderedjian, 1996), нематоды *Tripyla glomerans* и *Monhystra paludicola* были отмечены лишь по одному разу (Акопян, 1996б) и только олигохета *P. a. paravanicus*, известная исключительной устойчивостью к длительному недостатку кислорода была здесь обильна (Джендереджян, 1989в).

Особенности распределения бентосных животных в Малом Севане и в Большом Севане (рис. 3) определялись морфологическими различиями между ними. Береговая линия Большого Севана менее изрезана, чем Малого, в связи с чем более мелководный Большой Севан более подвержен влиянию волн. По этой причине в Большом Севане песчаные грунты занимают относительно большую площадь, а донная растительность на малых глубинах менее развита, чем в Малом.

В 1982-1991 гг. в литорали доминировали хирономиды и олигохеты, при этом в литорали Малого Севана субдоминировали связанные с макрофитами бокоплавы, в Большом – предпочитающие песчаные грунты моллюски. В сублиторали Малого Севана доминировали хирономиды и субдоминировали олигохеты, а в Большом – наоборот. В профундали Большого Севана зообентос практически на 100% состоял из олигохет. В профундали Малого Севана при полном доминировании олигохет единично отмечались личинки хирономид и бокоплав.

К 2004-2017 гг. средняя биомасса зообентоса в литорали Малого Севана снизилась в три раза по сравнению с 1982-1991 гг. и оказалась в три раза ниже, чем в Большом. В литорали Малого Севана доминирующая роль перешла к брюхоногим моллюскам и бокоплавам, а хирономиды и олигохеты стали субдоминирующими группами. В литорали Большого Севана хирономиды и олигохеты сохранили доминирующую роль, а на второй план вышли бокоплав, очевидно, за счет расширения площадей макрофитов. В сублиторали Малого Севана биомасса зообентоса снизилась более чем в 4 раза, в Большом – в 2 раза, без существенных качественных изменений в структуре. В профундали Малого и Большого Севана наряду с существенным снижением биомассы представляется важным массовое проникновение в профундаль после 50-летнего перерыва хирономид, бокоплавов и двусторчатых моллюсков.

Приведенные изменения обусловлены комплексом факторов: снижение ВППВ, увеличение прозрачности воды и соответствующее расширение зоны макрофитов, улучшение кислородных условий в придонных слоях воды в профундали, изменения

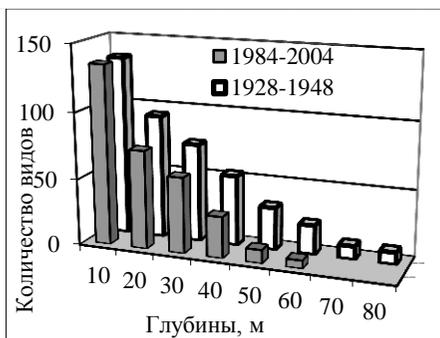


Рисунок 2. Распределение количества видов бентосных животных по глубинам до (1928-1948 гг.) и после (1982-2004 гг.) понижения уровня водоема.

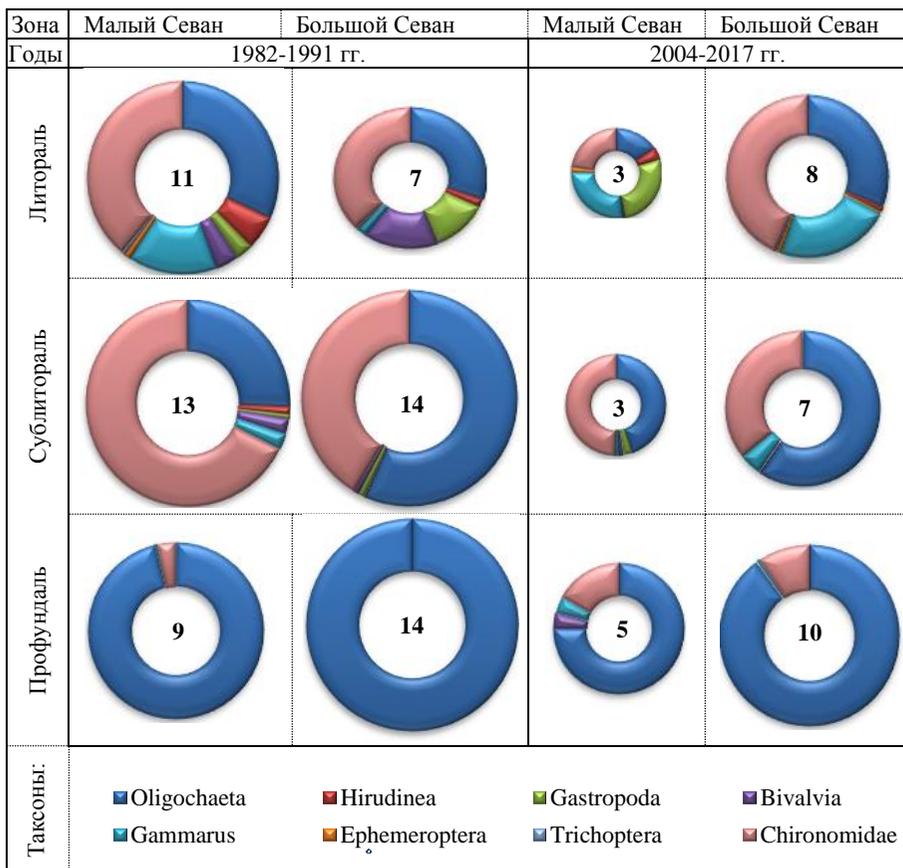


Рисунок 3. Распределение биомассы зообентоса по глубинным зонам в Малом Севане и в Большом Севане (средние за 1982-1991 и 2004-2017 гг.). Цифры в кружках – суммарная биомасса зообентоса в Г М⁻².

в прессе хищников (рыбы). «Традиционно» большие величины биомасс (и продукции) в Большом Севане обусловлены как большим притоком органического вещества аллохтонного происхождения (в Большой Севан впадает 80% воды, вносимых реками), так и мелководностью и большей прогреваемостью воды.

Изменения в структуре зообентоса озера Севан во времени показаны на рис. 4. В 1928-1948 гг. при среднегодовой биомассе 3-4 Г М⁻² зообентосное сообщество отличалось высоким разнообразием практически на всех глубинных зонах. В литорали доминировали бокоплавы, а субдоминантными группами были пиявки, хирономиды и брюхоногие моллюски. В сублиторали продолжали доминировать бокоплавы, а субдоминировали пиявки, олигохеты и хирономиды. В профундали доминировали олигохеты, а субдоминировали хирономиды, при достаточно высокой доле пиявок, моллюсков и бокоплавов.

Сходная структура при биомассе 7-13 Г М⁻² сохранялась в 1955-1971 г.

Серьезные качественные сдвиги произошли в 1976-1979 гг., совпавшие во времени с максимальными за весь исследуемый период среднегодовыми биомассами зообентоса (31-37 Г М⁻²). В литорали и сублиторали явно стали доминировать

хинономиды, а в профундали - олигохеты; доля остальных систематических групп снизилась в разы, а в профундали они практически перестали встречаться.

Подобные пропорции сохранялись до 2009 г. при постепенном снижении биомассы зообентоса от 16-23 Г М⁻² в 1980-1985 гг., до 10-14 Г М⁻² в 1986-1991 гг. и до 7-10 Г М⁻² в 2004-2009 гг.

Серьезные качественные сдвиги произошли в 2010-2017 гг., при этом биомасса (3-6 Г М⁻²) и структура зообентоса вновь стали напоминать допусковой период.

В целом по оз. Севан среднегодовая суммарная биомасса зообентоса в годы наблюдений изменялась в пределах от 3 до 37 Г М⁻², а кривая изменений годовой величины суммарной энергетической биомассы зообентоса была сходна с годовыми величинами продукций зоопланктона и ВППВ в соотношении, близком к 1:10:100.

Следует отметить, что несмотря на изменения в характере распределения и в количественном развитии, во все годы основу биомассы олигохет составлял *P. a. paravanicus*, пиявок – *H. octoculata*, брюхоногих моллюсков в литорали – прудовик (*Limnaea stagnalis*), глубже – затворка (*V. piscinalis*), двустворчатых моллюсков – в литорали *Euglesa nitida* и *E. cingulata*, глубже – *E. casertana*, бокоплавов – *Gammarus lacustris*, поденков – *Caenis luctuosa*, ручейников – *Ecnomus tenellus*, хинономид – в литорали *Glyptochironomus barbipes*, *Paratanytarsus inopterus* и *Cladotanytarsus atridorsum*, глубже – *Procladius culiciformes*, *Chironomus plumosus* и *Ch. markosjani*.

Нельзя не обратить внимания на схожесть характера изменений суммарной энергетической биомассы зообентоса, величин продукции зоопланктона и ВППВ (рис. 5). И. С. Островский (1984а) установил зависимость биомасс личинок хинономид, олигохет, моллюсков и зообентоса в целом от первичной продукции планктона в оз. Севан для периода с 1938 по 1983 гг. ($n=10$). Сходные расчеты были сделаны нами для 1928-1991 гг. ($n=22$). Поскольку величина продукции фитобентоса в отдельные периоды времени была соизмерима с величиной продукции фитопланктона, биомассы животных бентоса сопоставлялись с ВППВ, равной сумме продукции фитопланктона и фитобентоса. При этом за годовую продукцию фитобентоса принималась максимальная биомасса макрофитов, энергетическая ценность которых была принята равной 2.1 кДж Г⁻¹ сырой массы. Величины первичной продукции планктона для тех лет, когда непосредственные измерения отсутствовали, рассчитывались исходя из данных по биомассе и значениям Р/В коэффициентов фитопланктона. В случае отсутствия данных по фитопланктону, брались ВППВ, рассчитанные по количественным показателям зоопланктона.

Так как продолжительность жизни животных колеблется от нескольких месяцев до нескольких лет, следовало ожидать, что изменения ВППВ не могли сразу отразиться на величине биомасс отдельных видов. Для этого среднегодовая биомасса отдельных групп животных и зообентоса в целом в литорали, сублиторали и профундали и по озеру в целом сопоставлялась с суммарной ВППВ за те же (-0) и предшествующие один (-1), два (-2), и т. д. (-n) годы.

Рассчитанные коэффициенты корреляций уравнений зависимости (r) показали, что для наибольшего соответствия биомассы олигохет с ВППВ в литорали необходимо 2-3 года ($r=0.78$; продолжительность жизни доминирующего *P. a. paravanicus* – 1.5 года), в сублиторали – 2-4 года ($r=0.82$; продолжительность жизни *P. a. paravanicus* – 2 года), в профундали – 7-10 лет ($r=0.85$; продолжительность жизни *P. a. paravanicus* – от 7 до 20 лет). В целом по озеру биомасса олигохет приходит в наибольшее соответствие с ВППВ в течение 7-9 лет ($r=0.83$), что связано с тем, что во все годы наблюдений подавляющая часть биомассы олигохет была сосредоточена в профундальной зоне.

Зависимость биомассы брюхоногих моллюсков от ВППВ достоверно проявлялась до начала ($r=0.77$), а у двустворчатых моллюсков – до середины 1980-ых гг. ($r=0.84$).

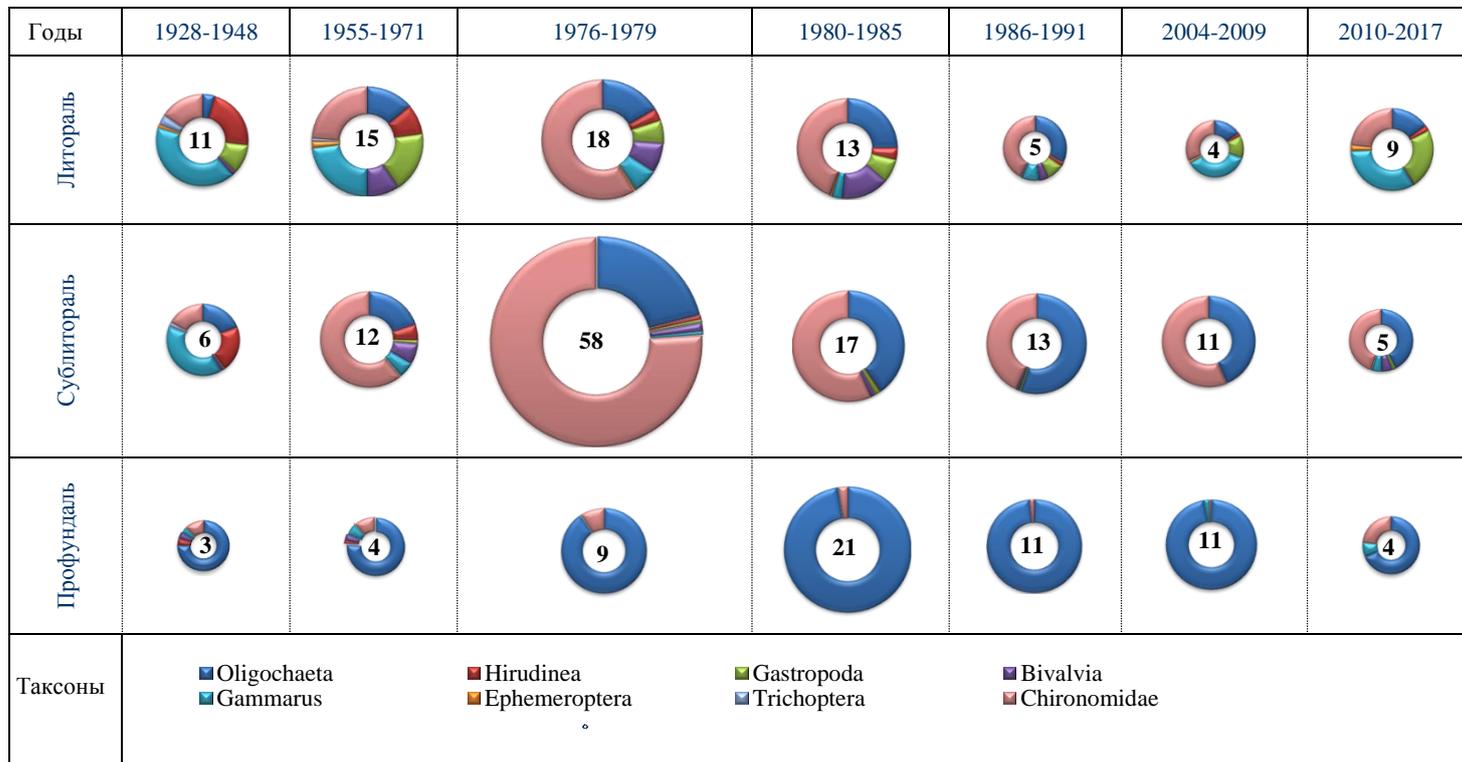


Рисунок 4. Распределение отдельных систематических групп и зообентоса в целом по глубинным зонам оз. Севан в разные годы. Цифры в кружках – суммарная биомасса зообентоса в Г М⁻².

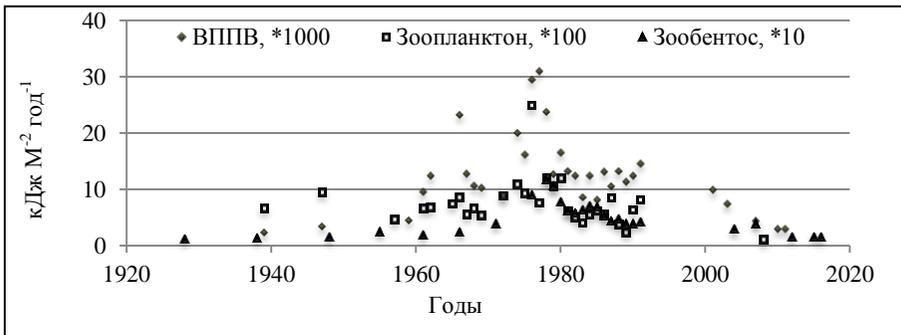


Рисунок 5. Многолетние изменения ВППВ, продукции зоопланктона и биомассы зообентоса.

В последующие годы биомассы моллюсков оказывались существенно меньшими по сравнению с ожидаемыми, возможно, в связи с возросшим выеданием рыбами.

Отрицательной оказалась связь с ВППВ у величин биомассы бокоплавов ($r=-0.77$). Обуславливается это тем, что возрастание трофности водоема сопровождалось одновременным уменьшением площадей наиболее для них благоприятных местообитаний – зарослей хары и мха и плотного каменистого дна.

Биомасса личинок хиронomid приходила в наибольшее соответствие с ВППВ в течение 2 лет ($r=0.90$). В зависимости от вида у хиронomid в течение года сменяется от одной до трех генераций.

Не выявлено зависимости биомасс пиявок, нимф поденок и личинок ручейников от ВППВ. Очевидно, их количественное развитие лимитируют иные факторы.

Суммарная биомасса зообентоса в литорали приходила в наибольшее соответствие с ВППВ в течение 1-2 лет ($r=0.91$), в сублиторали – 2 лет ($r=0.86$) и в профундали – 7-9 лет, ($r=0.86$). В целом же по озеру для этого требовалось 2-4 года ($r=0.86$).

Глава 5. ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ БАЛАНС ЗООБЕНТОСА ОЗЕРА СЕВАН

При изучении продуктивности озер необходим анализ трансформации энергии от первого, автотрофного уровня (фитопланктон и фитобентос) через промежуточные звенья (зоопланктон и зообентос) до конечного (рыбная продукция).

В данной работе предпринята попытка оценить энергетический баланс зообентоса оз. Севан в разные годы и оценить его роль в пищевой цепи водоема. Для расчетов были проанализированы сведения по продуцированию, скорости роста и размерно-возрастному составу массовых видов бентосных животных в озере Севан. Годовые Р/В коэффициенты массовых видов бентосных животных оз. Севан, использованных в балансовых расчетах, сведены в прил. 2.

Абсолютные величины **энергетических потоков через отдельные систематические группы животных бентоса**, а именно – биомасса (В), продукция (Р), траты на обмен (R), ассимилированная энергия пищи (А) были подвержены большим колебаниям. Очевидно, что если биомасса той или иной группы животных зависит от ВППВ, то и величины других продукционных показателей также будут зависеть от ВППВ. Из многочисленных рассчитанных уравнений ограничимся зависимостями валовых показателей В, Р, R и А зообентосного сообщества в целом от ВППВ (PP) в кДж М^{-2} при $n=22$:

$$\ln B = -3.456 + 0.784 \ln PP_{-2\dots-4} \quad r^2 = 0.79 \quad (10)$$

$$\ln P = -4.338 + 0.930 \ln PP_{-2\dots-4} \quad r^2 = 0.80 \quad (11)$$

$$\ln R = -2.324 + 0.798 \ln PP_{2...4} \quad r^2 = 0.77 \quad (12)$$

$$\ln A = -2.292 + 0.834 \ln PP_{2...4} \quad r^2 = 0.78 \quad (13)$$

Рассмотрим влияние изменения условий среды на биомассы отдельных систематических групп животных и зообентоса в целом, и на важнейшие относительные показатели энергетического баланса – коэффициенты скорости продуцирования (P/B) и эффективности использования ассимилированной энергии пищи на рост (P/A или K_2) (табл. 4).

Таблица 4

Экстремумы и средние величины биомассы зообентоса (кДж M^{-2}) и коэффициенты энергетических потоков* через разные систематические группы донных животных оз. Севан за 1928-2017 гг.

Группа животных	B_{\min}	B_{\max}	$B_{\text{ave}} \pm B_{\text{avedev}}$	$\frac{B_{\text{avedev}}}{B_{\text{ave}}}$	P/B	P/A (K_2)
Oligochaeta	3.62	55.65	30.20±18.07	60%	0.9±0.1	0.32±0.01
Hirudinea	0.04	2.14	0.62±0.68	109%	3.0±0.2	0.31±0.01
Bivalvia	0.02	0.78	0.36±0.25	71%	1.5±0.0	0.24±0.01
Gastropoda	0.01	1.87	0.74±0.58	78%	1.6±0.1	0.25±0.02
Amphipoda	0.04	2.96	1.17±1.06	91%	1.6±0.1	0.16±0.00
Ephemeroptera	0.00	0.23	0.05±0.06	137%	3.9±0.2	0.22±0.01
Trichoptera	0.00	0.21	0.04±0.06	161%	3.8±0.2	0.29±0.01
Chironomidae	0.95	56.05	13.22±15.20	115%	3.9±0.3	0.33±0.00
Весь зообентос	10.75	119.02	46.39±29.11	63%	-	-

*где A – количество ассимилированной пищи, B – биомасса (B_{\min} – наименьшая, B_{\max} – наибольшая, B_{ave} – средняя, B_{avedev} – стандартное отклонение средней), P – продукция

Из табл. 4 видно, что изменения в наименьшей степени коснулись олигохет, при соотношении экстремумов биомасс B_{\min}/B_{\max} , равным 15 и стандартного отклонения к средней биомассе, равной 60%. Далее в порядке возрастания следовали брюхоногие и двусторчатые моллюски, бокоплавы, пиявки, хирономиды, поденки и ручейники. Вместе с тем, соотношения стандартного отклонения к средней величине коэффициентов энергетического баланса (P/B и P/A) не превышали 10%. Данное обстоятельство позволяет использовать эти коэффициенты для экспресс оценки энергетических потоков через отдельные группы животных без наличия данных по их размерно-возрастному составу и скорости роста.

При составлении **энергетического баланса зообентосного сообщества** было принято, что зообентос состоит из двух звеньев пищевой цепи. Нижнее звено, так называемый «мирный» зообентос, был подразделен на фитофагов, детритофагов и фильтраторов. Сделано это было для того, чтобы оценить источники происхождения органического вещества и их соотношение в питании донных животных. Верхнее звено включает в себя «хищников», часть рациона которых может состоять и из других хищников, то есть существует третье звено пищевой цепи. Вместе с тем роль третьего звена настолько мала, что в принятых расчетах им можно вполне пренебречь.

При выделении пищевых цепей наибольшую трудность доставляют виды, имеющие смешанный характер питания, особенно так называемые «факультативные хищники». Завышение роли хищников приведет к занижению продукции сообщества и наоборот. Поэтому важно правильно разделить сообщество по способу питания.

Из олигохет оз. Севан все виды сем. Tubificidae, Enchytraeidae и Lumbriculidae являются детритофагами. Преимущественно детритофагом является и наида *U. uncinata*. Наидиды р. *Chaetogaster* - или хищники или паразиты, а представители р.

Nais питаются водорослями. Представители р. *Chaetogaster* в оз. Севан относительно редки, поэтому все олигохеты, за исключением наидид, были отнесены к детритофагам, а виды сем. Naididae – к фитофагам.

По данным А. М. Мешковой (1957), у *H. octocolata* в кишечниках встречались личинки хирономид (72%), бокоплавов (23%), олигохеты (13%), пиявки (5%), прочие (5%); пищевым объектом *H. stagnalis* являются личинки хирономид и олигохеты, а *G. Complanata* – прудовики. Они во все годы наблюдений составляли 99% гирудофауны оз. Севан (Акопян, 1987), в связи с чем пиявки были отнесены к хищникам.

Пищей брюхоногих моллюсков служат водоросли, высшие растения, ил, бактерии. Прудовики и катушки предпочитают нитчатку, эпифитные водоросли, затворки – бактерии и детрит (Жадин, 1952). Поэтому представители Limnaeidae и Planorbidae были отнесены к фитофагам, а затворка *V. piscinalis* – к детритофагам.

Двустворчатые моллюски питаются как живыми организмами, так и продуктами их разрушения, засасываемыми ими внутрь раковины вододвижущим аппаратом (Алимов, 1981). Очевидно, что они были отнесены к фильтраторам.

В состав пищи бокоплавов оз. Севан входят как живые растения и животные, так и продукты их разложения. Питание *G. lacustris* сильно варьирует как по местообитанию, так и по сезону года (Стройкина, 1957). В связи с этим было принято допущение, что в зоне зарослей пища бокоплавов на 50% состоит из растений, на 40% из детрита и на 10% из животных, а вне зоны зарослей растения замещаются детритом, т. е. рацион на 90% состоит из детрита и на 10% из животных.

Поденки были отнесены к фитофагам, так как единственный массовый вид оз. Севан *C. luctuosa* питается преимущественно обрастаниями.

Большинство свободноживущих личинок ручейников являются хищниками, в то время как личинки видов, обитающих в чехликах, как правило, растительноядны (Мамаев, 1972). Исходя из этого, все свободноживущие личинки ручейников были отнесены к хищникам, а обитающие в чехликах – к фитофагам.

Среди личинок хирономид к фитофагам были отнесены формы, обитающие в толще войлочного слоя обрастаний и в растениях, к детритофагам – обитателей илов, за исключением родов *Procladius* и *Cricotopus*, питающихся личинками хирономид, олигохетами и животными мейобентоса (Белявская, Константинов, 1956; Извекова, 1973; Dusoge, 1980). Видов родов *Procladius* и *Cricotopus* были отнесены к хищникам.

Таким образом, к детритофагам были отнесены: олигохеты (за исключением видов р. *Nais*), брюхоногий моллюск *V. piscinalis*, 40% бокоплавов, обитающих в зоне зарослей и 90% бокоплавов, обитающих глубже растительной зоны, а также личинки хирономид, обитающих на илах, за исключением видов родов *Procladius* и *Cricotopus*.

В состав растительноядных были включены олигохеты р. *Nais*, брюхоногие моллюски (за исключением *V. piscinalis*), 50% бокоплавов, обитающих в зоне зарослей, нимфы поденок, обитающие в чехликах личинки ручейников, а также личинки хирономид, живущие в обрастаниях и в растениях.

К фильтраторам были отнесены двустворчатые моллюски.

В состав хищников были включены пиявки, 10% бокоплавов, свободноживущие личинки ручейников и хирономид родов *Procladius* и *Cricotopus*.

В табл. 5 приведены трофические структуры зообентоса оз. Севан в разные годы. Обращают внимание резкие качественные изменения, происшедшие между 1971 и 1976 гг. и совпавшие во времени со скачкообразным ростом ВППВ. За этот промежуток времени доля детритофагов возросла с $78 \pm 6\%$ до $97 \pm 2\%$ за счет уменьшения доли хищников в 6 раз, фитофагов – в 20 раз и фильтраторов в – 8 раз. В 3 раза возрос энергетический эквивалент биомассы зообентоса. Таким образом, в выделенные периоды времени зообентос оз. Севан существенно различался как количественно, так и по качеству и трофической структуре. Реверсивные изменения в

трофической структуре зообентоса наблюдались в 2010-2017 гг. при малых значениях биомассы, близких к таковым в допусковой период (1928-1948 гг.).

Расчет энергетического баланса зообентосного сообщества был произведен отдельно для литорали, сублиторали, профундали и для оз. Севан в целом (табл. 6).

Несмотря на сильные межгодовые колебания, средняя за 1928-1971 и 1976-1991 гг. валовая продукция зообентоса ($P_{\text{X}}+P_{\text{M}}$) в литорали была почти одинаковой, 166 и 165 кДж M^{-2} . В 1928-1971 гг. продукция хищников составляла $27\pm 7\%$ от валовой продукции зообентоса, а в 1976-1991 гг. – всего $8\pm 3\%$. В 1928-1971 гг. наблюдались напряженные отношения между первичными («мирный» $M=D+P+F$) и вторичными («хищный») консументами. Хищники не могли покрывать свои потребности только лишь за счет продукции макрозообентоса, так как $S_{\text{X}} > P_{\text{X}}+P_{\text{M}}$. Очевидно, что большую роль в их питании играли как животные мейобентоса, так и простейшие и придонный зоопланктон. Исследования В. В. Жарикова (1985), С. А. Акоюн (1996) и В. Р. Алексеева (Alexeev, et al., 1992; Alexeev, Jenderedjian, 1996) убедительно показали, что простейшие, мейобентос и придонный зоопланктон с избытком могут покрыть недостающую часть рациона хищного бентоса. С учетом того, что зообентос выедается и рыбами, есть основания полагать что мейо- и микробентос играют весьма важную роль в рационе хищников. В 1976-1991 гг. валовая продукция зообентоса в 3 раза превышала рацион хищников, а скорость продуцирования (P/V) имел тенденцию к возрастанию за счет замещения длинноцикловых видов короткоцикловыми.

В сублиторали валовая продукция зообентоса в 1928-1971 гг. была равна 95 кДж M^{-2} при продукции хищников, составляющих $24\pm 5\%$. В 1976-1991 гг. валовая продукция зообентоса возросла до 207 кДж M^{-2} , при продукции хищников $8\pm 3\%$ от валовой. Обращает внимание полуторакратное повышение скорости продуцирования хищников, чему причиной явилось значительное замещение длинноцикловых пиявок хищными личинками короткоцикловых хирономид. Причиной некоторого снижения скорости продуцирования детритофагов при увеличении эффективности использования ассимилированной энергии пищи на рост является возрастание доли длинноцикловых олигохет.

В профундали валовая продукция зообентоса в 1928-1971 гг. была 10 кДж M^{-2} , а продукция хищников составляла $17\pm 3\%$ от валовой продукции зообентоса. В 1976-1991 гг. валовая продукция зообентоса возросла до 18 кДж M^{-2} , при снижении P/V в 1.7, а коэффициента K_2 в 1.3 раза, что связано с возникшими ежегодными сезонными явлениями дефицита кислорода в придонном слое воды.

В целом по озеру в 1928-1971 гг. валовая продукция зообентоса была равна 43, а «чистая» (за вычетом трети рациона хищников) - 30 кДж M^{-2} ; в 1976-1991 гг. – 117 и 105 кДж M^{-2} , соответственно. Валовая продукция зообентоса в целом по озеру была оценена в 2004-2009 гг. в 50-68 кДж M^{-2} , а в 2010-2017 гг. – в 20-31 кДж M^{-2} .

Расчет уравнений зависимости энергетических параметров макрозообентоса от величин первичной продукции водоема показал, что у отдельных систематических групп животных корреляция наиболее высока у величин

Таблица 5.

Доля донных животных, различных по способу питания, в процентах от биомассы (кДж M^{-2}) макрозообентоса.

Годы	Хищники, %	Детритофаги, %	Фитофаги, %	Филлаторы, %	Биомасса зообентоса
1928-1971	12.4 +3.8	77.8 +5.5	6.4 +2.3	3.5 +2.5	23 +9
1976-2009	2.2 +1.3	96.6 +1.8	0.4 +0.2	0.4 +0.5	63 +25
2010-2017	7.3 +2.6	81.4 +7.1	5.8 +3.7	5.5 +3.9	16 +3

Таблица 6.

Показатели величин энергетического баланса* макрозообентосного сообщества в оз. Севан (средние за выделенные годы)

Годы	B	P	R	A	C	P/B	K ₂	B	P	R	A	C	P/B	K ₂	
Литораль								Сублитораль							
1928-1971 (I)	X	12	45	98	143	179	3.7	0.31	7	23	59	82	103	3.3	0.28
		+31	+8	+19	+27	+33	+0.2	+0.02	+2	+6	+15	+21	+26	+0.5	+0.00
	Д	26	89	171	261	435	3.4	0.33	24	66	140	206	344	2.6	0.30
		+12	+47	+73	+119	+199	+0.4	+0.03	+13	+39	+72	+111	+185	+0.6	+0.03
	Р	10	20	91	111	186	1.9	0.18	3	4	21	26	42	1.5	0.16
	+2	+5	+23	+28	+47	+0.2	+0.00	+2	+2	+12	+15	+25	+0.1	+0.01	
Ф	7	12	31	43	71	1.6	0.28	1	2	5	7	11	1.7	0.25	
	+2	+9	+23	+31	+52	+0.1	+0.01	+1	+1	+4	+6	+9	+0.1	+0.01	
М	43	121	294	415	692	2.7	0.28	27	72	166	238	397	2.5	0.28	
	+19	+57	+117	+174	+290	+0.3	+0.03	+13	+39	+69	+108	+180	+0.6	+0.04	
1976-1991 (II)	X	3	13	30	43	54	4.0	0.30	3	16	41	57	71	4.9	0.28
		+2	+10	+22	+32	+40	+0.2	+0.01	+2	+11	+29	+41	+51	+0.2	+0.00
	Д	36	140	220	361	601	3.7	0.39	80	190	356	546	909	2.3	0.35
		+23	+96	+151	+247	+412	+0.2	+0.00	+33	+98	+188	+286	+621	+0.3	+0.00
	Р	2	4	17	21	35	2.2	0.19	0.2	0.3	1	2	3	1.6	0.17
	+1	+3	+12	+14	+24	+0.2	+0.01	+0.2	+0.3	+1	+1	+2	+0.1	+0.01	
Ф	4	8	19	27	45	1.8	0.29	1	1	5	7	10	1.6	0.22	
	+3	+5	+11	+16	+27	+0.1	+0.01	+1	+1	+3	+4	+6	+0.1	+0.01	
М	42	152	257	409	681	3.5	0.37	81	191	362	553	922	2.2	0.35	
	+27	+115	+172	+275	+459	+0.2	+0.01	+35	+99	+191	+290	+483	+0.2	+0.00	
Профундаль								Озеро в целом							
1928-1971 (I)	X	1	2	5	7	8	2.4	0.26	3	9	22	31	39	3.2	0.29
		+0.3	+1	+2	+3	+3	+0.3	+0.00	+1	+3	+9	+12	+15	+0.4	+0.01
	Д	14	8	24	33	55	0.62	0.26	18	29	65	94	157	1.5	0.30
		+4	+2	+8	+10	+17	+0.07	+0.01	+7	+17	+33	+51	+84	+0.6	+0.02
	Р	0	0	0	0	0	-	-	1	3	11	14	23	2.3	0.22
	+0.2	+0.4	+2	+2	+3	+0.1	+0.01	+0.2	+0.4	+2	+2	+3	+0.1	+0.01	
Ф	0.2	0.2	1	1	2	1.3	0.20	1	1	4	5	9	1.5	0.25	
	+0.1	+0.2	+1	+1	+1	+0.1	+0.01	+1	+1	+3	+4	+8	+0.1	+0.02	
М	14	9	25	34	57	0.61	0.25	20	34	80	114	189	1.5	0.28	
	+3	+2	+7	+8	+14	+0.07	+0.01	+7	+18	+37	+55	+92	+0.5	+0.03	
1976-1991 (II)	X	0.01	0.04	0.1	0.2	0.2	2.0	0.23	2	8	21	29	36	4.8	0.28
		+1	+6	+15	+21	+26	+0.2	+0.00	+1	+6	+15	+21	+26	+0.2	+0.00
	Д	53	18	76	94	157	0.35	0.20	64	107	202	320	533	1.5	0.33
		+10	+3	+14	+16	+20	+0.03	+0.03	+17	+52	+103	+148	+247	+0.3	+0.01
	Р	0	0	0	0	0	-	-	0.2	1	2	3	5	2.6	0.23
	+0.1	+0.3	+1	+1	+2	+0.3	+0.02	+0.1	+0.3	+1	+1	+2	+0.3	+0.02	
Ф	0	0	0	0	0	-	-	1	1	4	5	8	1.7	0.25	
	+0.4	+1	+2	+3	+5	+0.1	+0.01	+0.4	+1	+2	+3	+5	+0.1	+0.01	
М	53	18	76	94	157	0.35	0.20	65	109	219	328	546	1.5	0.33	
	+10	+3	+14	+16	+20	+0.03	+0.03	+17	+53	+99	+151	+251	+0.4	+0.01	

*Биомасса (B), продукция (P), траты на обмен (R), ассимилированная пища (A) и рацион (C) даны в кДж М⁻². Буквами в столбце обозначены: X – «хищники», Д – детритофаги, Р – растительоядные, Ф – фильтраторы, М – «мирные» животные, где М=Д+Р+Ф.

энергетических показателей личинок хирономид, которые приходят в наибольшее соответствие с ВППВ за предшествующие 2 года (PP₂, r²=0.81±0.01, n=22).

Несколько ниже корреляция у олигохет, которые приходят в наибольшее соответствие с ВППВ за предшествующие 7-9 лет (PP_{7-9} , $r^2=0.67\pm 0.01$, $n=22$). Для брюхоногих и двусторчатых моллюсков прослежена положительная (PP_{-5} , $r^2=0.61\pm 0.01$, $n=11$ и $PP_{-0\pm 1}$, $r^2=0.71\pm 0.01$, $n=15$, соответственно), а для бокоплавов – отрицательная ($PP_{-3\pm 4}$, $r^2=0.57\pm 0.02$, $n=12$) корреляция с начала наблюдений и до 1980-х годов; для всего ряда наблюдений (1928-1991 гг.) достоверной корреляции не обнаружено. Не обнаружено связи с ВППВ у пиявок, нимф поденок и личинок ручейников. Возможно, это связано с непропорционально высоким прессом рыб в определенные периоды времени (см. ниже анализ **изменений значений доступной для рыб продукции зообентоса в озере Севан**).

У трофических групп животных достоверная корреляция для всего ряда наблюдений (1928-1991 гг.) была обнаружена у детритофагов ($PP_{-2\pm 4}$, $r^2=0.72\pm 0.08$, $n=22$), «мирного» ($PP_{-2\pm 4}$, $r^2=0.76\pm 0.05$, $n=22$) и валового зообентоса ($PP_{-2\pm 4}$, $r^2=0.71\pm 0.06$, $n=22$). Не было выявлено связи у фильтраторов, фитофагов и хищников.

Знание кормовой базы является необходимой предпосылкой для прогнозирования промысловых запасов рыб. Очевидно, что далеко не вся продукция зообентоса поедается рыбами. Во-первых, значительная ее часть выедается собственно зообентосными хищниками. Во-вторых, обширные площади дна водоема (профундаль, нижняя сублитораль) постоянно или временно недоступны рыбам в связи с неблагоприятными кислородными условиями. В-третьих, рыбы питаются избирательно, предпочитая определенные группы животных. В связи с этим представляется важным оценить какая часть продукции зообентоса (и зоопланктона) выводится из экосистемы оз. Севан в виде уловов рыб, иными словами «вклад» зообентоса (и зоопланктона) в образование биомассы уловов рыб. Сравнительный анализ **изменений значений доступной для рыб продукции зообентоса в озере Севан** был проведен для:

(1) 1928-1971 и 1976-1991 гг. – как качественно разных периодов, так как именно в промежуток между 1971 и 1976 гг. произошли резкие изменения в трофической структуре зообентоса;

(2) 1978-1985 гг. на основании ежегодных данных, так как в эти годы были получены наиболее полные данные по оз. Севан, в том числе по продукции практически всех массовых видов животных бентоса и планктона.

При расчетах были сделаны следующие упрощения и допущения:

1) Рацион хищного зообентоса состоит на 1/3 из животных макробентоса и на 2/3 из животных мейобентоса и микробентоса.

2) В литорали и в сублиторали во все годы рыбам была доступна вся продукция зообентоса; в профундали в 1928-1971 гг. рыбам была доступна половина продукции зообентоса, а в 1976-1991 гг. она была недоступна в связи с неблагоприятными кислородными условиями в придонном слое воды.

3) Продукция зообентоса, доступная рыбам (P_p), равна сумме продукций мирного (P_m) и хищного (P_x) зообентоса, за вычетом 1/3 рациона хищников (C_x):

$$P_p = P_m + P_x - C_x / 3 \quad (14)$$

4) Энергетическая ценность зообентоса принята равной 3.8 (пересчет по М. Дадибяну, 1955), зоопланктона – 2.1 (Симонян, 1991) кДж г⁻¹ сырой массы.

5) Улов рыб равен сумме учтенного и неучтенного (браконьерство, хищения) лова. В расчетах использованы коэффициенты неучтенного лова ишхана за 1940-ые – 1970-ые гг. (Владимиров, 1946; Дадибян, 1957; Смолей, Южакова, 1979) и сига за 1979-1991 гг. (Габриелян, 2010), экстраполированные на другие виды.

6) Энергетическая ценность лососевых рыб (ишхан, сиг) была принята равной 6.0, а карповых (храмуля, усач, карась) – 3.7 кДж г⁻¹ сырой массы (Усов, 2007).

7) В рационе рыб зообентос составляет по весу 90% у ишхана и усача, 30% у карася, 10% у сига и 5% у храмули; зоопланктон – 90% у сига, 40% у карася и 10% у ишхана; детрит, растения и прочее – 95% у храмули, 30% у карася и 10% у усача.

Как видно из табл. 7, рассчитанные по формуле (14) на основании данных табл. 6 «чистая» продукция зообентоса, доступная рыбам, за 1928-1971 гг. в среднем за год была равна 39 ± 22 , а в 1976-1991 гг. – 100 ± 48 кДж M^{-2} , что в пересчете на все озеро составило 56 и 125 $Dж \times 10^{12}$. За этот же период уловы рыб возросли с 10 до 30 $Dж \times 10^{12}$. Вместе с тем «вклад» зообентоса в образование биомассы уловов рыб уменьшился с 42 до 10% за счет снижения в уловах доли бентофагов (ишхан, усач) с 42 до 0.2% и повышения доли выраженного планктонофага – сига с 27 до 89%.

Таблица 7.

Средневзвешенные величины доступной рыбам продукции зообентоса ($P_{\text{зообентос}}$), уловов рыб и «вклад» основных источников питания в образование биомассы уловов рыб в оз. Севан за 1928-1971 и 1976-1991 гг.

Годы	$P_{\text{зообентос}}$, $Dж \times 10^{12}$	Виды рыб	Уловы рыб		«Вклад» основных источников питания в образование биомассы уловов рыб, $Dж \times 10^{12}$		
			Центнеры	$Dж \times 10^{12}$	Зообентос	Зоопланктон	Детрит, растения
1928-1971	56 ± 31	<i>Ишхан</i>	4955±1566	4.210	3.789	0.421	0
		<i>Сиг</i>	3243±4031	2.760	0.276	2.484	0
		<i>Храмуля</i>	6031±1419	3.160	0.158	0	3.002
		<i>Усач</i>	155±76	0.076	0.068	0	0.008
		<i>Карась</i>	0	0	0	0	0
		Все рыбы	14384±2424	10.206	4.291	2.905	3.010
1976-1991	125 ± 60	<i>Ишхан</i>	89±118	0.067	0.060	0.007	0
		<i>Сиг</i>	35956±11861	26.967	2.697	24.270	0
		<i>Храмуля</i>	5928±1329	2.742	0.137	0	2.605
		<i>Усач</i>	0	0	0	0	0
		<i>Карась</i>	290±425	0.134	0.040	0.054	0.040
		Все рыбы	42266±11215	29.910	2,934	24.331	2.645

В 1978-1985 гг. «вклад» зообентоса и зоопланктона в образование биомассы уловов рыб был довольно постоянен, соответственно 17±0.2% и 74±1.8% (еще 9±1.5% приходился на детрит и растения) (табл. 8). За этот же период соотношение уловов рыб к суммарной продукции зообентоса и зоопланктона возросла с 2-4% в 1978-1980 гг. до 13-15% в 1981-1984 гг. и только к 1985 г. снизилась до 7%. Следует отметить, что высокие соотношения уловов рыб к сумме продукций зообентоса и зоопланктона совпали во времени с минимальными величинами упитанности севанских рыб и массовой гибели сига из-за недостатка корма (Южакова, Снетков, 1983; Пивазян, Смолей, 1984; Южакова и др., 1984; Габриелян и др., 1987; Пивазян, 1990).

Глава 6. ПРОГНОЗ СОСТОЯНИЯ БЕНТОСНОГО СООБЩЕСТВА ОЗЕРА СЕВАН

Закон Республики Армения «Об утверждении годовых и комплексных программ мероприятий восстановления, сохранения, воспроизводства и использования экосистемы озера Севан» предусматривает обеспечение поднятия уровня воды озера к 2029 г. как минимум на 6 м «как необходимую предпосылку восстановления прежних количественных и качественных показателей воды и профилактики

Таблица 8.

Доступная рыбам продукция зообентоса и зоопланктона и уловы рыб в оз. Севан.

Годы	Продукция, Дж×10 ¹²			Уловы рыб, Дж×10 ¹²	«Вклад» в образование биомассы уловов рыб в %%			Уловы рыб в %% от суммы продукций зообентоса и зоопланктона
	Зоо-бентос	Зоо-планктон	Сумма		Зоо-бентос	Зоо-планктон	Детрит и проч.	
1978	245	1026	1271	35.3	18	71	11	2
1979	207	1128	1335	38.6	17	73	10	3
1980	126	1084	1210	50.6	17	73	10	4
1981	87	233	320	51.0	17	75	9	15
1982	82	153	235	35.4	17	73	10	14
1983	80	179	259	39.5	17	73	10	14
1984	80	294	374	52.9	17	78	5	13
1985	95	426	521	39.9	17	76	7	7

эвтрофикации», что приведет к устойчивому увеличению термостабильности озера, улучшению кислородного режима придонных слоев воды, ограничению поступления биогенных элементов из донных отложений и существенному ограничению влияния водосборного бассейна (Оганесян и др., 1985; Даниелян и др., 2011).

Зообентос является одним из узловых звеньев круговорота вещества и трансформации энергии в озерах. Практическая ценность прогноза состояния бентосного сообщества заключается в том, что знание степени обеспеченности кормовой базой является необходимым условием экологического прогнозирования запасов и рационального планирования их уловов.

Экологический прогноз может быть основан на одном из двух методологических подходов: во-первых, на создании динамической модели исследуемой системы и анализе ее поведения во времени, а во-вторых, на статистической обработке временных рядов наблюдений и экстраполяции этих рядов в будущее (Михайловский, 1983). Очевидно, что имея в наличии уникальный временной ряд наблюдений, в основе нашей методологии будет лежать второй подход.

В условиях оз. Севан распределение зообентоса обуславливается качеством грунтов, кислородным режимом придонных слоев воды и наличием макрофитов (Глава 4), а основным фактором, влияющим на количественное развитие бентоса является ВППВ (Глава 5). Следует также иметь в виду, что скорость продуцирования животных и величины потоков энергии напрямую зависят от температуры среды, что было показано на примере популяций олигохеты *P. a. paravanicus*, обитающей во всех глубинных зонах водоема (Jenderedjian, 1989, 1994a, 1994b, 1996).

В свете вышеизложенного была сделана попытка прогноза состояния зообентоса в условиях стабилизации уровня оз. Севан на отметке 1903.5 м над уровнем моря. При этом было принято допущение, что сами по себе изменения в морфометрии водоема не отразятся на температурном режиме придонных слоев воды. Ниже рассмотрим 4 возможных сценария.

Сценарий 1 отражает допусковые условия. ВППВ принята равной 3 мДж М⁻² год⁻¹. Прозрачность воды достаточно высока (12 м в среднем за год), благодаря чему макрофиты занимают большую часть дна водоема на глубинах от 4-6 до 15-19 м, их максимальная биомасса равна 600,000-900,000 тонн, а область распространения составляет около 10% от всей площади водоема. В связи с малыми концентрациями органики кислород в придонных слоях воды присутствует в течение всего года.

Сценарий 2 отражает условия, возникшие в оз. Севан в 1960-х и 1980-1991-х гг. ВППВ принята равной 10 мДж М⁻² год⁻¹. Прозрачность воды находится на уровне 6 м

в среднем за год. В открытой части озера заросли макрофитов ограничены глубинами от 4-6 до 10-13 м, их максимальная биомасса равна 100,000-150,000 тонн, а область распространения составляет около 2% от всей площади водоема. Сезонный дефицит кислорода (содержание $O_2 < 2 \text{ мг л}^{-1}$) ограничен профундалью Малого Севана и наблюдается в течение 2 месяцев.

Сценарий 3 отражает условия сильного загрязнения антропогенного происхождения, возникшие в 1970-х гг. ВППВ принята равной $30 \text{ мДж М}^{-2} \text{ год}^{-1}$. Наблюдается массовое «цветение» воды, в связи с чем прозрачность воды равна в среднем 3 м за год. В открытой части озера заросли макрофитов ограничены глубинами от 4-6 до 7-8 м, при максимальной биомассе 30,000-60,000 тонн. В профундали концентрации растворенного кислорода в придонной воде близки к нулю в течение 4 месяцев в Малом и 2 месяцев в Большом Севане.

Сценарий 4 отдает дань прогнозу по изменению климата, согласно которому в оз. Севан ожидается увеличение среднегодовой температуры на 2°C к 2070 г. и 4°C к 2100 г. (4th National Communication of Armenia under the UNFCCC, in print). Принимая во внимание, что среднегодовая температуры воды возросла с 9.1°C в 1930-1970 гг. (Гезальян, 1979) на 0.3°C в 2000 гг. (Поддубный, 2010), был сделан прогноз и для 2030 г. при увеличении среднегодовой температуры воды на 0.5°C . Расчеты сделаны для олиготрофного, мезотрофного и эвтрофного статусов водоема. Так как повышение температуры воздуха не может не отразиться на кислородных условиях, допущено, что при одинаковом трофическом статусе продолжительность дефицита кислорода в придонном слое воды с увеличением температуры воды на 2°C увеличится на месяц.

Расчеты биомассы и продукции отдельных групп животных бентоса при различных сценариях проведены на основании уравнений в табл. 9. Так как биомассы пиявок, нимф поделок и личинок ручейников не зависят от ВППВ, их величины были условно приняты равными среднеарифметической за 1928-1955 гг. для **Сценария 1** ($n=4$), за 1961-1971 и 1980-2004 гг. для **Сценариев 2 и 4** ($n=15$) и 1976-1979 гг. для **Сценария 3** ($n=3$).

Напомним, что биомасса и продукция различных групп животных приходят в соответствие с ВППВ не одновременно, а в течение различных сроков (от 1 до 7-9 лет) (Глава 4), то есть соответствующие условия должны быть более или менее постоянными в течение как минимум десятилетия. На практике приведенные уравнения целесообразно использовать для прогнозирования биомасс и продукций отдельных групп животных (при наличии данных по ВППВ), и для ретроспективной оценки ВППВ (при наличии данных по биомассам животных бентоса, в первую очередь, олигохет и личинок хирономид). При этом в обоих случаях «шаг» прогноза будет определяться временем, в течение которого эти величины приходят в наибольшее соответствие друг с другом.

Одним из последствий глобального потепления климата будет увеличение продукционных показателей зообентоса в среднем на 9-10% при повышении температуры на 0.5°C , до 45-50% при повышении температуры на 2°C и на 90-100% при повышении температуры на 4°C , при условии, что другие параметры внешней среды и качественный состав зообентоса не претерпят изменений. Вместе с тем, изменение трофического статуса водоема от олиготрофного к эвтрофному приводит к 9-кратному возрастанию величины валовой продукции зообентоса (рис. 6).

Таким образом, эффективнейшей мерой по смягчению и адаптации возможных отрицательных последствий изменения климата на экосистему оз. Севан будет безусловное ограничение притока в озеро органического вещества аллохтонного происхождения, равно как и строгий запрет на использование в акватории озера каких-либо веществ, богатых органическим фосфором и азотом.

Таблица 9.

Параметры уравнений связи ($Y=a \times X^b$, где n – число пар, r – коэффициент корреляции) биомассы (В) и продукции (Р) животных бентоса от ВППВ в Дж M^{-2} за тот же и предшествующие 1...9 лет (PP_{0-1...9}). Три правых столбца – ожидаемые значения соответствующих показателей при ВППВ равным 3, 10 и 30 мДж M^{-2} .

	Y	X	n	a	b	r ²	3	10	30
Oligochaeta	B _{oli}	PP _{.7-9}	22	0,301	0,712	0,677	12342	29096	63636
1928-1991 гг.	P _{oli}			0,117	0,761	0,636	9891	24733	57084
Hirudinea	B _{hir}	PP _{.3}	22	-	-	0,064	нет связи		
Gastropoda	B _{gas}	PP _{.5}	11	0,0002	0,838	0,597	56	154	385
1928-1980 гг.	P _{gas}			0,0003	0,848	0,595	91	253	642
1928-1991 гг.	B _{gas}	PP _{.5}	22	-	-	0,205	нет достоверной связи		
Bivalvia	B _{biv}	PP ₀₌₁	15	0,0025	0,782	0,701	284	726	1712
1928-1984 гг.	P _{biv}			0,001	0,895	0,722	402	1144	2952
1928-1991 гг.	B _{biv}	PP _{.1}	22	-	-	0,273	нет достоверной связи		
Amphipoda	B _{gam}	PP _{.3-4}	12	3×10^7	-0,615	0,593	2961	1409	716
1928-1981 гг.	P _{gam}			2×10^7	-0,545	0,550	8410	2178	1194
1928-1991 гг.	B _{gam}	PP _{.3}	22	-	-	0,316	нет достоверной связи		
Ephemeroptera	B _{eph}	PP _{.3}	22	-	-	0,006	нет связи		
Trichoptera	B _{tri}	PP _{.1}	22	-	-	0,121	нет связи		
Chironomidae	B _{chi}	PP _{.2}	22	2×10^{-6}	1,383	0,808	1815	9595	43842
1928-1991 гг.	P _{chi}			2×10^{-5}	1,332	0,800	8483	42173	182203

Следует напомнить, что возрастание валовой продукции зообентоса в связи с увеличением ВППВ происходит за счет детритофагов, в первую очередь личинок хирономид (в 20 раз) и олигохет (в 5 раз). Вместе с этим, за недостатком данных, нами не учитывается возможность замещения холодолюбивых видов и групп животных более теплолюбивыми.

Данные расчеты имеют и практический интерес для прогноза кормовой базы рыб. При этом следует иметь в виду, что рыбы не имеют доступа к участкам дна с дефицитом кислорода.

Глава 7. ЗООБЕНТОС КАК ИНДИКАТОР ВЕЛИЧИН ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ВОДОЕМА

К сожалению, промеры ВППВ в оз. Севан после 1991 г. не проводились, мало данных по качественному и количественному развитию фитопланктона, нет данных по продукции зоопланктона. В связи с этим была проведена ретроспективная оценка ВППВ по уравнениям зависимости величин биомассы некоторых систематических и трофических групп зообентоса от ВППВ. Данные бентосных проб за 2004-2017 гг. позволили ретроспективно оценить уровень трофности оз. Севан за предшествующие два десятилетия. Для этого были рассчитаны энергетические эквиваленты биомассы компонентов зообентоса как по систематическим, так и по трофическим группам. В виду малой выборки, материал за 2005-2014 гг. был сгруппирован в два временных промежутка – 2005-2009 и 2010-2014 гг. В табл. 10 представлены энергетические эквиваленты биомасс различных систематических и трофических групп зообентоса, в том числе используемых для ретроспективного определения ВППВ оз. Севан (выделены *полужирным курсивом*). Как видно из табл. 10, энергетический эквивалент биомассы зообентоса за это время уменьшился с 31-41 кДж M^{-2} в 2004-

2009 г. до 11-18 кДж М⁻² в 2010-2017 гг. при снижении массы зообентоса с 7-10 до 3-6 Г М⁻² (табл. 3).

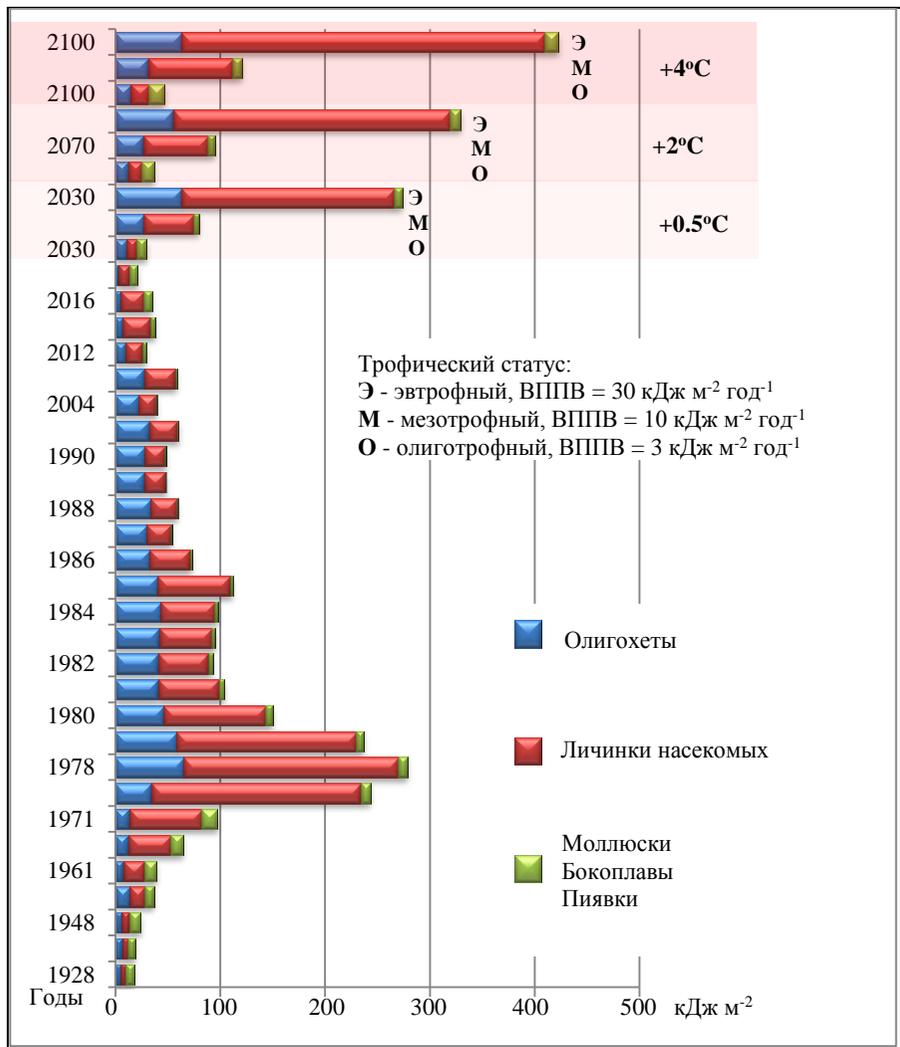


Рисунок 6. Фактические (1928-2017) и прогнозируемые значения валовой продукции зообентоса при повышении температуры на 0.5°C в 2030 г., 2°C в 2070 г. и на 4°C в 2100 г. и различных трофических условиях в озере Севан.

Рассчитанные на основании биомасс олигохет, личинок хирономид, детритофагов, «мирных» животных и зообентоса в целом годовые ВППВ для оз. Севан приведены на рис. 7, откуда видно, что за период 1995-2015 гг. рассчитанная ВППВ снизилась с 10-14 в 1995-2004 гг. до 3-4 МДж М⁻². Напомним, что А. Симонян (1991) оценил рассчитанные на основании показателей зоопланктона ВППВ за допусковой период в 2-4 МДж М⁻² (табл. 1).

Таблица 10.

Энергетические эквиваленты биомасс (в Дж М⁻²) различных систематических и трофических групп донных животных.

Группы животных	Годы					
	2004	2005- -2009	2010- -2014	2015	2016	2017
Систематические группы						
Олигохеты	25940	32455	11515	8310	6483	3619
Пиявки	42	25	71	126	378	588
Брюхоногие моллюски	102	73	291	17	255	374
Двустворчатые моллюски	130	13	26	1469	1391	572
Бокоплавы	228	855	1535	874	2394	2774
Поденки	5	11	61	38	38	76
Ручейники	3	8	13	9	3	42
Звонцы	4270	7630	4250	6925	5650	2700
Трофические группы						
«Хищники»	492	1593	1055	906	1182	1177
Детритофаги	29954	39218	15606	14906	12733	7452
Фитофаги	144	245	1076	487	1286	1538
Фильтраторы	130	14	25	1469	1391	572
«Мирные»	30229	39477	16706	16862	15410	9568
Зообентос в целом	30721	41070	17762	17768	16592	10745

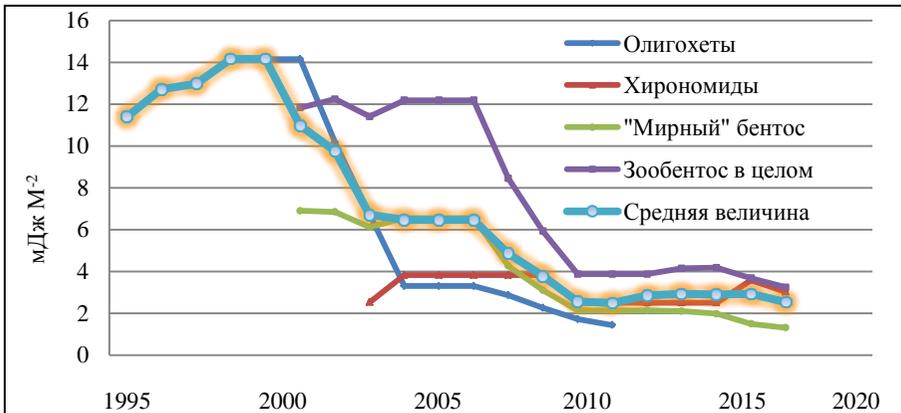


Рисунок 7. Годовые ВППВ оз.Севан, ретроспективно рассчитанные на основании количественных показателей биомасс компонентов зообентоса за 2004-2017 гг.

Таким образом, изменения происшедшие в количественном и качественном развитии зообентоса за 2004-2017 гг. (значительное сокращение ВППВ, улучшение кислородных условий в придонных слоях воды, расширение площадей, покрытых макрофитами), достаточно убедительно указывают на смещение трофности оз. Севан в сторону олиготрофии. Об этом свидетельствуют также увеличение прозрачности воды с 2-6 м в 1978-2006 гг. до 5-15 м в 2011-2017 гг. и смена в составе зоопланктона мелких видов более крупными (Նիկողոսյան, Հակոբյան, 2012; Նիկողոսյան, 2013; Крылов и др., 2013).

Есть основания полагать, что положительные сдвиги в трофическом статусе водоема в первую очередь являются следствием поднятия уровня воды в оз. Севан. Уровень оз. Севан на 1 января 2018 г. (1900.41 м н. у. м.) соответствует 1963 году. Значительные изменения в трофии водоема стали происходить, начиная с 1964 года, когда в озере стали доминировать цианобактерии родов *Anabaena* и *Aphanesomenon* (Казарян, Навасардян, 1979) и впервые возникло «цветение» воды (Легович, 1979).

Как известно, на основании многолетних комплексных исследований, проведенных Севанской гидробиологической станцией (ныне Институт гидробиологии и ихтиологии), была обоснована, а в 2001 г. закреплена в законе РА «Об утверждении годовых и комплексных программ мероприятий восстановления, сохранения, воспроизводства и использования экосистемы озера Севан» необходимость поднятия уровня оз. Севан «как минимум на 6 м для восстановления количественных и качественных показателей воды в озере, как необходимое условие для профилактики эвтрофикации» и «ограничить максимальный годовой сток воды из озера Севан 170 млн. м³». Следует, однако, иметь в виду, что при разработке научного обоснования Закона не был принят во внимание прогноз изменения климата, в частности, возрастание температуры воды оз. Севан на 2°C к 2070 г. и на 4°C к 2100 г. (4th National Communication of Armenia under the UNFCCC, in print).

К сожалению, темпы подъема уровня воды оз. Севан в последние годы замедлились. Аргументируя неблагоприятными климатическими условиями и снижением уровня подземных вод в Араратской равнине, Правительство и Парламент Республики Армения все чаще используют предусмотренную Законом возможность «в исключительных случаях увеличить сток воды из озера» (360 млн. м³ в 2008 г., 320 млн. м³ в 2012 г., по 270 млн. м³ в 2014 и 2017 гг. и 240 млн. м³ в 2014), что не может не сказаться отрицательно на положительных сдвигах в экосистеме оз. Севан.

Первый тревожный сигнал поступил в июне 2018 года, когда впервые за 40 лет произошло массовое «цветение» воды сине-зелеными водорослями в связи с беспрецедентно высокой температурой воды. «Цветение» повторилось и в 2019 г. ...

ВЫВОДЫ

1. В оз. Севан обнаружен 100 видов животных, относящихся к макробентосу. Еще 71 вид найден в прибрежных водоемах (без учета гноса). Бентофауна состоит в основном из космополитов, палеарктических и голарктических видов. Изменения морфометрии и трофии озера не оказали заметного влияния на видовой состав.
2. Главным фактором, определяющим количественные изменения зообентоса оз. Севан являлись изменения ВППВ. В 1928-2017 гг. биомасса зообентоса изменялась на порядок (от 3.3 до 37 Г М⁻²), а ее кривая была сходна с годовыми величинами ВППВ в соотношении, близком к 1:100.
3. Чем больше продолжительность жизни животных, тем больше времени требуется для приведения их биомассы в соответствие с ВППВ. На примере олигохеты *P. a. paravanicus* показано, что в литорали при продолжительности жизни от 1 до 1.5 года для этого необходимо 2-3 года, в сублиторали при продолжительности жизни от 2 до 4 лет – 2-4 года, а в профундали при продолжительности жизни от 6 до 15 и более лет – 7-10 лет.
4. Абсолютные величины биопродукционных показателей: биомасса (В), продукция (Р), траты на обмен (R), ассимилированная пища (А) и рацион (С) отдельных групп животных бентоса подвержены большим колебаниям. В отличие от абсолютных величин, их соотношения (Р/В, Р/А) оставались относительно постоянными (девиация средней до 10%).

5. До начала 1970-х гг. особенностью трофической структуры зообентоса оз. Севан была высокая доля хищников (12%), фитофагов (6%) и фильтраторов (4%). Изменения произошли между 1971 и 1976 гг. По сравнению с 1928-1971 гг. в 1976-2009 гг. доля детритофагов возросла с 78 до 96% за счет уменьшения доли хищников, фитофагов и фильтраторов. В 2010-2017 гг. наблюдались реверсивные изменения: доля детритофагов снизилась до 81%, доля хищников увеличилась до 7%, фитофагов и фильтраторов – до 6%.
6. Доступная рыбам годовая продукция зообентоса в оз. Севан в 1976-1991 гг. была в 2 раза выше, чем в 1928-1971 гг., а уловы рыб – в 3 раза. Вместе с тем потребление зообентоса рыбами уменьшилась на 1/3, а потребление зоопланктона увеличилось в 8 раз. Произошло это за счет выпадения из уловов бентофагов ишхана и усача и полного доминирования планктонофага сига.
7. Согласно прогнозам, при повышении ВППВ с 3 до 10 и 30 мДж м⁻², энергетическая биомасса зообентоса увеличится с 18 до 42 и 100 кДж М⁻², а валовая продукция с 24 до 34 и 187 кДж М⁻².
8. Рассчитанная ретроспективно на основании показателей биомасс зообентоса за 2004-2017 гг., ВППВ в период с 1995 по 2015 гг. снизилась с 10-14 до 3-4 мДж м⁻², что указывает на смещение трофности оз. Севан в сторону олиготрофии. Об этом свидетельствуют также увеличение прозрачности воды и смена в составе зоопланктона мелких видов более крупными.
9. Важным последствием глобального потепления климата на 0.5°C, 2°C и 4°C будет увеличение скорости продуцирования зообентоса на 9-10%, 45-50% и 90-100%, соответственно.

ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

10. При оценке кормовых запасов рыб предлагается использовать отличающийся высоким постоянством коэффициент Р/В (отношение продукции к биомассе). На практике это важно при недостатке данных, необходимых для расчета скорости роста объектов питания рыб.
11. Правительству и Национальному Собранию Республики Армения предлагается особенно критически отнестись к каждому решению «в исключительных случаях увеличить сток воды из озера», так как это, безусловно, отрицательно скажется на положительных сдвигах в экосистеме оз. Севан.
12. В законе РА «Об утверждении годовых и комплексных программ мероприятий восстановления, сохранения, воспроизводства и использования экосистемы озера Севан» следует пересмотреть величины поднятия уровня оз. Севан «как минимум на 6 м для восстановления количественных и качественных показателей воды в озере, как необходимое условие для профилактики эвтрофикации» в сторону повышения и «ограничить максимальный годовой сток воды из озера Севан 170 млн. м³» в сторону понижения в свете прогноза изменения климата, в частности, возрастания температуры воды оз. Севан и уменьшения количества осадков в бассейне озера.

Приложение 1.

Видовой состав и распределение бентосных животных в оз. Севан по субстратам и глубинам. В скобках приведены максимальные глубины обитания в допускные годы. Буква “п” означает присутствие вида на данном субстрате, буква “М” означает наибольшее количественное развитие.

Виды	Субстраты									Диапазоны глубин, м
	Речные наносы	Камни и обрастания	Пески и макрофиты	Чистые пески	Илистые пески	Окисленные илы	Восстановленные илы	Кристаллическое дно		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Мейобентос										
Cnidaria									0.5-26 (42)	
<i>Hydra oligactis</i>		п	М	п					0.5-7 (14)	
<i>Hydra circumcincta</i>		М	п		п			п	2-26 (42)	
Turbellaria									1-1.5, 10-26 (80)	
<i>Macrostomum viride</i>			М						1-1.5	
<i>Stenostomum leucops</i>			М						1-1.5	
<i>Otometostoma auditivum</i>					п	М			10-26 (80)	
Nematoda									0.5-61 (80)	
<i>Tripyla glomerans</i>				п	п	М	п		2-60 (80)	
<i>Tobrilus glacilis</i>		п	М	п	п	п			1-35	
<i>Tobrilus helveticus</i>			М						2	
<i>Brevitobrilus stefanskii</i>	М								5	
<i>Semitobrilus pellucidus</i>			М						4	
<i>Ironus tenuicaudatus</i>							М		20	
<i>Dorylaimus stagnalis</i>			М						2-2.5	
<i>Eudorylaimus carteri</i>	М								0.5	
<i>Mononchus sp.</i>	М								2-4	
<i>Daptonema dubium</i>	п	п	М	п	п	п			2-40	
<i>Monhystera paludicola</i>	п	п	М	п	п	п		п	2-61 (80)	
<i>Eumonhystera filiformis</i>	п	п	М						2-9	
<i>Hofmaenneria brachystoma</i>		п	п	п	М	п			2-30	
<i>Ethmolaimus pratensis</i>		п	М	п	п				2-20	
<i>Punctodora ratzeburgensis</i>		М	п	п	п	п			2-30	
<i>Chromadorita leucarti</i>		М	п	п	п	п			2-30	
<i>Chromadorina bioculata</i>		М	п						2-5	
<i>Aphanolaimus aquaticus</i>		п	М	п	п				1-20	
<i>Paraplectonema pedunculatum</i>		п	п	М	п	п			2-25	
<i>Plectus cirratus</i>				М					4	
<i>Diplogaster rivallis</i>							М		40	
<i>Mononchoides sp.</i>	М								2-4	
<i>Hirschmanniella gracilis</i>			М						2	
Tardigrada									2-40	
<i>Pseudobiotus megalonyx</i>			М			п	п		2-40	

Приложение 1 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Ostracoda									0.5-40 (70)
<i>Cyclocypris ovum</i>		М	п						0.5-14
<i>Cypria lacustris</i>			М						1-13
<i>Candona candida</i>					М				21-33
<i>Candona neglecta</i>		п	п	п	п	М			5-40 (70)
<i>Candona caucasica</i>		п	п	п	М	п		п	1-40 (61)
<i>Candona dorsobiconcava</i>						М			31 (40)
<i>Cytherissa lacustris</i>						М			11-31
<i>Cyprideis littoralis</i>		М	п						5-15
<i>Limnocythere inopintya</i>		Р	М	п	п				6-31
Cladocera									4-32
<i>Macrothrix hirsuticornis</i>					п	М	п		10-32
<i>Ilyocryptus sordidus</i>	п	п	п	п	п	М	п	п	5-30
<i>Monospilus dispar</i>			п	п	М	п			4-25
<i>Leydigia acanthocercoides</i>				п	М	п			10-25
<i>Alona quadrangularis</i>		п	п	п	М	п			7-30
Cyclopoida									2-61 (80)
<i>Cyclops strennus</i>		п	п	п	п	п	М	п	4-61 (80)
<i>Cyclops vicinus</i>		п	п	п	п	п	М	п	4-61 (80)
<i>Eucyclops serrulatus</i>		п	М	п	п	п	Р	п	2-61 (80)
Harpacticoida									0.1-30
<i>Nitocrella hibernica</i>	п	п	п	п	М				0.1-30
<i>Canthocamptus staphylinus</i>		М	п	п	п	п			2-20
Hydracarina									0.5-24
<i>Porolohmannella violacea</i>			М						13
<i>Porohalacarius sp.</i>			М						13
<i>Sperchon plumifer</i>		М							0.5-1
<i>Lebertia sp. 1</i>			М						3
<i>Lebertia sp. 2</i>		п	М						0.5-2.5
<i>Arrhenurus cuspidator</i>			М						0.5-1
<i>Hydrachna scutata</i>			М						0.5-1
<i>Hygrobates calliger</i>		п	М						0.5-13
<i>Unionicola crassipes</i>			М		п	п			1-24
<i>Piona carnea</i>		М							4
<i>Hygrozetes lacustris</i>		М	п						1-14.5
Макробентос									
Oligochaeta									0.2-61 (80)
<i>Aeolosoma hemprichi</i>			М						0.5
<i>Stylaria lacustris</i>	п	п	М						2-4
<i>Nais pseudobtusa</i>	п		М						2-4
<i>Nais barbata</i>			М						0.5-2
<i>Nais communis</i>			М						2
<i>Nais elinguis</i>	п	п	п			п	п	М	2-7, 20-40
<i>Nais variabilis</i>		п	М						0.2-4
<i>Nais pardalis</i>			М						3
<i>Uncinails uncinata</i>			п	М	п	п		п	0.3-30

Приложение 1 (продолжение).

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Amphichaeta leydigi</i>			п	п	М	п		п	2-30 (59)
<i>Chaetogaster diaphanus</i>			М						0.5-1
<i>Chaetogaster diastrophus</i>		п	М						0.5-2(7)
<i>Chaetogaster langi</i>		п	М						0.5-1
<i>Chaetogaster limnaei</i>			М						3-9 (18)
<i>Pristina rosea</i>	М	п	п						0.3-7
<i>Rhyacodrilus coccineus</i>	п	п	М	п	п	п	п	п	0.5-40 (62)
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	М		п		п	п	п	п	0.2-30
<i>Limnodrilus claparedeanus</i>	п	п	п	п	М	п	п	п	2-40
<i>Potamothrix alatus paravanicus</i>	п	п	п	п	п	п	М		0.2-61 (80)
<i>Tubifex tubifex</i>	М		п	п	п	п	п	п	0.3-40
<i>Aulodrilus pigueti</i>			п		М	п			3-30
<i>Enchytraeidae gen. sp. 1</i>	п		М						2-3.5
<i>Enchytraeidae gen. sp. 2</i>	М								0.3
<i>Lumbriculus variegatus</i>	М								0.3-7
<i>Trichodrilus sp.</i>						п		М	26-40 (59)
<i>Lumbriculidae gen. sp.</i>					М	п			7-25
Hirudinea									0.1-25 (60)
<i>Proteolepsis tessulata</i>		М							0.2
<i>Hemiclepsis marginata</i>		М							0.1
<i>Glossiphonia complanata</i>	п	п	М	п	п	п			0-20 (35)
<i>Glossiphonia heteroclita</i>			М						0-3 (15)
<i>Helobdella stagnalis</i>	п	п	М	п	п	п			0-25 (60)
<i>Haemopsis sanguisuga</i>		М							0-0.5
<i>Herpobdella octoculata</i>	п	п	М	п	п	п			0-20 (40)
<i>Dina lineata</i>	п	п	М	п					0-2 (13)
Gastropoda									0.5-25 (48)
<i>Lymnaea stagnalis</i>		п	М	п	п	п			0.5-9 (42)
<i>Galba truncatula</i>	<i>Мелкие водоемы бассейна на глуб. до 0.1 м</i>								
<i>Radix pereger</i>	<i>Прибрежье озера на глуб. до 0.5 м</i>								
<i>Radix auricularia</i>	<i>Равнинные части некоторых притоков озера</i>								
<i>Radix ovata</i>	п	п	М	п	п	п			2-7 (48)
<i>Radix lagotis</i>	п	п	М	п	п	п			0-10 (48)
<i>Anisus contortus</i>	<i>Прибрежные болота</i>								
<i>Costatella (Physa, Physella) acuta</i>			М		п	п			2-20
<i>Planorbis carinatus</i>			п	М					0-4.5
<i>Planorbis planorbis</i>		п	М		п				1.5-9 (31)
<i>Gyraulus albus</i>			М		п				0.5-12 (29)
<i>Gyraulus acronicus</i>	<i>Мелководье озера и мелкие водоемы</i>								
<i>Gyraulus ehrenbergi</i>		М	п						0.5-4 (13)
<i>Gyraulus gredleri</i>		М							0.5
<i>Armiger crista</i>					М				12.5-21
<i>Valvata piscinalis</i>			п		М	п			7-25 (48)
Bivalvia									2-30 (52)
<i>Sphaerium corneum</i>	<i>Родники в окрестностях озера</i>								
<i>Euglesa cingulata</i> (син. <i>E. liljeborgi</i>)			п		М	п			2-25 (52)

Приложение 1 (продолжение).

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Euglesa nitida</i>	п	п	п		М	п			2-25 (29)
<i>Euglesa casertana</i>					М	М			3-26 (50)
<i>Euglesa personata</i>						М			25-30 (52)
<i>Euglesa tetragona</i> (син. <i>E. millium</i>)			п		М				8-16
<i>Euglesa ferroensis</i> (син. <i>E. subtruncata</i>)					М				5.5-15 (29)
* <i>Euglesa fedderseni</i>					М				4-15
*Н. Н. Акрамовский(1976) не приводит вид <i>E. fedderseni</i> в своей монографии «Фауна АрмянскойССР. Моллюски (Mollusca)»									
Amphipoda									0-39 (80)
<i>Gammarus lacustris</i>	п	М	п	п	п	п	п		0-39 (80)
<i>Gammarus pulex</i>	п	М							0-4
Odonata									0.3-8
<i>Calopteryx splendens</i>	<i>Личинки в истоке р. Раздан</i>								
<i>Lestes barbarus</i>	<i>Имаго в прибрежной зоне озера</i>								
<i>Lestes dryas</i>	<i>Имаго в прибрежной зоне озера</i>								
<i>Lestessponsa</i>	<i>Имаго в прибрежной зоне озера</i>								
<i>Ischnura elegans pontica</i>	<i>Имаго в прибрежной зоне озера</i>								
<i>Ischnura pumilio</i>	<i>Имаго в прибрежной зоне озера</i>								
<i>Enallagma cyathigerum</i>	<i>Имаго в прибрежной зоне озера</i>								
<i>Coenagrion puella</i>		М							0.3-8
<i>Coenagrion lunulatum</i>	<i>Имаго в прибрежной зоне озера</i>								
<i>Coenagrion pulchellum</i>	<i>Имаго в прибрежной зоне озера</i>								
<i>Anax imperator</i>	<i>Имаго в прибрежной зоне озера</i>								
<i>Libellula depressa</i>	<i>Имаго в прибрежной зоне озера</i>								
<i>Libellula quadrimaculata</i>	<i>Имаго в прибрежной зоне озера</i>								
<i>Orthetrum brunneum</i>	<i>Имаго в прибрежной зоне озера</i>								
<i>Sympetrum flaveolum</i>	<i>Имаго в прибрежной зоне озера</i>								
<i>Sympetrum fonscolombii</i>	<i>Имаго в прибрежной зоне озера</i>								
<i>Sympetrum meridionale</i>	<i>Имаго в прибрежной зоне озера</i>								
<i>Sympetrum pedemontanum</i>	<i>Имаго в прибрежной зоне озера</i>								
<i>Sympetrum striolatum</i>	<i>Имаго в прибрежной зоне озера</i>								
<i>Sympetrum vulgatum decoloratum</i>	<i>Имаго в прибрежной зоне озера</i>								
Ephemeroptera									0.2-26 (58)
<i>Baetis sp.</i>	п	п	М	п	п	п		п	0.5-26 (58)
<i>Caenis luctuosa luctuosa</i>		М							0.2-1
Trichoptera									0.2-14 (24)
<i>Ecnomus tenellus</i>		М							0.5-3 (22)
<i>Hydropsyche acuta</i>	<i>Притоки оз. Севан, за исключением родников</i>								
<i>Hydropsyche consanguinea</i>	<i>Личинки в родниковых речках</i>								
<i>Hydropsyche pellucidula</i>		М							0.3
<i>Hydroptila sp.</i>		М							0.3
<i>Rhyacophila nubila</i>	<i>Обильны в притоках оз. Севан</i>								
<i>Rhyacophila fasciata</i>	<i>Распространены в притоках оз. Севан</i>								
<i>Agarpetus caucasicus</i>	<i>Куколки на камнях и дне родниковых речек</i>								
<i>Philopotamus tenuis</i>	<i>Родниковые реки с медленным течением</i>								
<i>Psychomyia shelkovnikovii</i>		М							0.2-4 (8)
<i>Plectrocnemia lattissima</i>	<i>Массовая форма в реках у выхода ро</i>								

Приложение 1 (продолжение).

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Agrypnetes crassicornis</i>		п	М	п	п				0.5-14 (24)
<i>Silo proximus</i>	<i>Нижнее течение рек с дождевым питанием</i>								
<i>Drusus caucasicus</i>	<i>В реках и родниках под крупными камнями</i>								
<i>Halesus digitatus</i>	<i>В реках с поверхностным стоком</i>								
<i>Dinarthrum tchaldyrense</i>	<i>У выхода родников на влажном мхе</i>								
<i>Apatania subtilis</i>	<i>Почти все реки и родники бассейна Севана</i>								
<i>Potamorites sp.</i>			М						5
<i>Triaenodes reuteri</i>				М		п			3-9 (11)
<i>Sericostoma grusiense</i>	<i>В прибрежной зоне притоков оз. Севан</i>								
<i>Homilia sewangiensis</i>	<i>Лет имаго над поверхностью рек</i>								
<i>Micrasema bifoliatum</i>	<i>Личинки в реках с родниковым течением</i>								
Hemiptera									0.3-11
<i>Sigara striata</i>			М						0.3
<i>Sigara carinata</i>		М	п						0.5-1
<i>Sigara concinna</i>			М						5.5-11
<i>Sigara sp.</i>			М						3-4
<i>Pyocoris cimicoides</i>	<i>Заросли макрофитов в затопленной зоне</i>								
Chironomidae									0.5-43 (80)
<i>Macropelopia nebulosa</i>	<i>Имаго на озере, личинки в ручье у озера</i>								
<i>Procladius choreus</i>			п			М			15-20
<i>Procladius culiciformis</i>	п	п	п	п	п	М	п	п	4-43 (80)
<i>Thienemannimyia vitellina</i>	<i>Имаго на берегу ручья у озера</i>								
<i>Diamesa pseudostylata</i>	<i>Куколки и личинки в ручье у озера</i>								
<i>Prodiamesa olivacea</i>	<i>Куколки и личинки в ручье у озера</i>								
<i>Acricotopus lucens</i>				М					4
<i>Brillia modesta</i>	<i>Имаго в бухте на озере</i>								
<i>Brillia modesta</i>	<i>Имаго на озере</i>								
<i>Chaetocladius perennis</i>	<i>Имаго на озере</i>								
<i>Corynoneura sp.</i>			М						1-6
<i>Cricotopus bicinctus</i>	<i>Имаго в бухте на озере</i>								
<i>Cricotopus intersectus</i>	<i>Имаго в бухте на озере</i>								
<i>Cricotopus ornatus</i>		М	п						0.5-2
<i>Cricotopus silvestris</i>	п	п	М	п					1-16
<i>Cricotopus trifasciatus</i>	<i>Имаго в центральной части озера</i>								
<i>Eukiefferiella calvescens</i>	<i>Имаго на берегу ручья у озера</i>								
<i>Heleniella ornatocollis</i>	<i>Имаго на берегу ручья у озера</i>								
<i>Limnophyes minimus</i>	<i>Имаго в бухте и на озере</i>								
<i>Metriocnemus hygropetricus</i>	<i>Имаго в бухте</i>								
<i>Metriocnemus tristellus</i>	<i>Имаго в бухте и на озере</i>								
<i>Nanocladius bicolor</i>			М						1-7 (22)
<i>Orthocladius sp.</i>	<i>Имаго на озере</i>								
<i>Orthocladius olivaceus</i>	п	М							4-5 (15)
<i>Orthocladius oblidens</i>		М							4
<i>Paraphaenocladus impensus</i>	<i>Имаго на озере</i>								
<i>Psectrocladius barbimanus</i>		п	п		М	п			1-30 (40)
<i>Psectrocladius ventricosus</i>	<i>Имаго на озере</i>								

Приложение 1 (продолжение).

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Psectrocladius septentrionalis</i>			М						4
<i>Psectrocladius sordidellus</i>	<i>Куколки и личинки в желудках сигов</i>								
<i>Smittia sp.</i>	<i>Имаго в канале р. Раздан</i>								
<i>Smittia foliacea</i>	<i>Имаго на озере</i>								
<i>Chironomus tentans</i>			п		М	п	п		10-29 (41)
<i>Chironomus s.str. dorsalis</i>	<i>Куколки и личинки в ручье у озера</i>								
<i>Chironomus markosjani</i>					п	М	п		7-43 (51)
<i>Chironomus piger</i>	<i>Имаго в бассейне у озера</i>								
<i>Chironomus pilicornis</i>					М				15
<i>Chironomus plumosus</i>	п		п		М	п			0.5-33
<i>Cladopelma armenica</i>		п	п		п	М	п		5-33 (45)
<i>Cladopelma edwardsi</i>			М						4
<i>Cladopelma fridmanae</i>		п	М		п	п	п		4-30 (42)
<i>Cryptochironomus albofasciatus</i>	<i>Имаго на озере</i>								
<i>Cryptochironomus psittacinus</i>	<i>Куколки и личинки в желудках сигов</i>								
<i>Cryptochironomus redekei</i>	п	п	п	п	М	п	п		1-21 (61)
<i>Cryptochironomus rostratus</i>			п	п	М				2-7
<i>Cryptotedipes sp.</i>	<i>Имаго на озере, куколка в желудке сига</i>								
<i>Glyptochironomus barbipes</i>			п	п	М				1-7
<i>Harnishia burgandzeae</i>			М						4
<i>Microchironomus tener</i>					М				10
<i>Polypedilum s. str. acutum</i>		п			М				2
<i>Polypedilum apfelbecki</i>	<i>Имаго на озере</i>								
<i>Polypedilum bicrenatum</i>		М							2
<i>Polypedilum scalaenum</i>	п	п	п		М	п	п		1-22 (51)
<i>Stictochironomus sticticus</i>	п		п	п	М				2-7
<i>Xenochironomus xenolabis</i>			М						2-3 (22)
<i>Cladotanytarsus atridorsum</i>		п		М			п		4-25
<i>Lauterbornia coracina</i>	<i>Имаго на озере</i>								
<i>Paratanytarsus inopterus</i>		М	п		п				0.5-14 (22)
<i>Paratanytarsus natvigi</i>	<i>Имаго на озере</i>								
<i>Tanytarsus gracilentus</i>	<i>Имаго на озере</i>								
<i>Tanytarsus sevanicus</i>	п		п		М	п	п	п	14-43 (71)
Мегабентос									
Bivalvia									
<i>Anodonta piscinalis</i>	<i>Единичная находка в канале р. Раздан, 1998 г.</i>								
Decapoda									
<i>Astacus leptodactylus</i>	п	п	М	п	п	п		п	0-33

Приложение 2.

Годовые Р/Вкоэффициенты массовых видов бентосных животных в оз. Севан

Название вида	Годы	Глубина, м	Р/В	Источник*
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	1984-1985	2-7	1.5-2.2	(1)
<i>Potamothrix alatus paravanicus</i>	1984-1986	2-7	2.1-3.4	
		10-25	1.3-1.9	
		30, М.Севан	0.9-1.1	
	1984-1987	30, Б.Севан	0.2-0.4	
	1984-1986	40	0.4-0.5	
		50	0.2-0.3	
1984-1987	60	0.1-0.2		
1947-1948	40-80	0.4-0.6	(1) пересчет по содержанию O ₂	
<i>Tubifex tubifex</i>	1984-1985	2-7	1.6-2.2	(1)
<i>Glossiphonia complanata</i>	1952-1954	6-10	1.4	расчеты по (2)
<i>Helobdella stagnalis</i>			2.4	
<i>Herpobdella octoculata</i>			3.3	
<i>Valvata piscinalis</i>	1978	7-13	1.4	(3)
<i>Euglesa cingulata</i>	1978	2-20	1.3	расчеты по (4)
<i>Euglesa nitida</i>			2.5	
<i>Euglesa casertana</i>			1.1	
<i>Gammarus lacustris</i>	1937-1939	7-13	2.0	(5)
			1.4-1.5	(3)
	1980-1983	2-7	1.7-1.8	(6)
<i>Caenis luctuosa</i>	1979	2-4	4.2	(7) пересчет Р/В за сезон
<i>Procladius culiciformes</i>	1979-1980	10-20	6.5-7.5	(3)
<i>Cladotanytarsus atridorsum</i> <i>Paratanytarsus inopterus</i> <i>Tanytarsus sevanicus</i> <i>Cladopelma armeniaca</i> <i>Glyptochironomus barbipes</i>	1947-1948	30-40	3.6	расчеты по (8)
		4-25	10.5	
		1-14	9.5	
		14-25	5.2	
		20-30	3.8	
		2-5	5.0	
<i>Chironomus plumosus</i>	1979-1980	5-15	4.5-5.7	(3)
		20-30	3.0-3.8	
<i>Chironomus tentans</i>	1947-1948	5-10	4.2	расчеты по (8)
		10-30	4.0	
<i>Chironomus markosjani</i>	1979-1980	10-25	1.4-2.7	(3)
	1947-1948	30-40	3.3	расчеты по (8)
1-10		8.8		
<i>Polypedilum scalaenum</i>				

* По данным: (1) К. Jenderedjian 1994b; (2) А. М. Мешкова, 1957; (3) И. С. Островский, 1981, 1983а, 1983б, 1984б, 1986; (4) Э. Гукасян (1991); (5) А. Маркосян, 1948; (6) Г. Манукян, 1993; (7) С. А. Акопян, И. С. Островский (1984); (8) Л. В. Шаронов (1951).

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО МАТЕРИАЛАМ ДИССЕРТАЦИИ

1. **Джендереджян, К. Г.**, А. С. Унанян, 1987. Зависимость между массой и некоторыми линейными параметрами тубифицид на примере *Potamothrix hammoniensis* (Michaelson) // Водные малоцетинковые черви. Рига: с. 64-66.
2. **Джендереджян, К. Г.**, Т. Л. Поддубная, 1987. Видовой состав и распределение олигохет в озере Севан // Биол. журн. Армении, т. 40, № 1: с. 36-42.
3. **Джендереджян, К. Г.**, 1990а. Распределение *Potamothrix hammoniensis* в оз. Севан // Вид в ареале. Биология, экология и продуктивность водных беспозвоночных. Минск, Наука і тэхніка: с. 214-217.
4. **Джендереджян, К.**, 1990б. Сезонная динамика *Potamothrix hammoniensis* на модельном поперечном разрезе оз. Севан // Вид в ареале. Биология, экология и продуктивность водных беспозвоночных. Минск, Наука і тэхніка: с. 218-221.
5. **Jenderedjian, K.**, 1994a. Population dynamics of *Potamothrix alatus paravanicus* Poddubnaya and Pataridze (Tubificidae) in different areas of Lake Sevan // Hydrobiologia, v. 278: p. 281-286.
6. **Jenderedjian, K.**, 1994b. Influence of environmental factors on the production of *Potamothrix alatus paravanicus* Poddubnaya and Pataridze (Tubificidae) in different areas of Lake Sevan // Hydrobiologia, v. 278: p. 287-290.
7. **Jenderedjian, K.**, 1996. Energy budget of Oligochaeta and its relationship with the primary production of Lake Sevan, Armenia // Hydrobiologia, 334: p. 133-140.
8. Alekseev, V. R., **K. Jenderedjian**, B. Fiks, 2001. Role of summer diapause in success of invasion of a new invertebrate predator into plankton ecosystem of a large mountain lake // Proceedings of 9th International Conference on Conservation and Management of Lakes: Kyoto, Japan, 1-5 October 2001: pp. 217-220.
9. **Джендереджян, К.**, 2003. Закономерности функционирования зообентоса озера Севан в условиях разнонаправленных изменений трофии водоема // Трофические связи в водных сообществах и экосистемах. Материалы Международной конференции, 28-31 октября 2003 года. Борок: с. 29-30.
10. **Jenderedjian, K.**, 2005. Mechanisms of qualitative and quantitative development of zooplankton and zoobenthos in two major lakes in Armenia. NEF Newsletter №14, March 2005: p.15-16.
11. **Jenderedjian, K.**, 2005. Peatlands of Armenia // Stapfia 85, zugleich Kataloge der OÖ. Landesmuseum Neue Serie 35: p. 323-333.
12. **Jenderedjian, K.**, A. Babayan, K., S. Hakobyan, S. Muradyan, M. Voskanov, 2005. Lake Sevan Experience and Lessons Learned Brief. // Managing Lakes and their Basins for Sustainable Use: A Report for Lake Basin Managers and Stakeholders. International Lake Management Committee Foundations: Kusatsu, Japan: p. 347-362, http://www.worldlakes.org/uploads/21_Lake_Sevan_27February2006.pdf
13. **Jenderedjian, K.**, 2006. Transboundary management of Kura Basin wetlands as an important step towards waterbird conservation in the South Caucasus region // Waterbirds around the world. A global overview of the conservation, management and research of the world's waterbird flyways. Edinburgh, UK: The Stationery Office: p. 731-732.

14. **Jenderedjian, K.**, S. Hakobyan, A. Jenderedjian, 2007. Use of benthic invertebrates as indicators of pollution origin in aquacultural and urban areas // *Air, Water and Soil Quality Modelling for Risk and Impact Assessment*. Springer: p. 217-220.
15. **Jenderedjian, K.**, 2009. Armenia // Minaeva, T., A. Sirin, O. Bragg (eds.). *A quick scan of peatlands in Central and Eastern Europe*. Wetlands International, Wageningen. The Netherlands: p. 115-119.
16. Акопян, С. А., **К. Г. Джenderedjian**, 2010. Макрозообентос озера Севан // В книге «Экология озера Севан в период повышения его уровня». Махачкала, Наука ДНЦ: с. 206-214.
17. **Jenderedjian, K.**, S. Hakobyan, M. A. Stapanian, 2012. Trends in Benthic Macroinvertebrate Community Biomass and Energy Budgets in Lake Sevan, 1928-2004 // *Environmental Monitoring and Assessment*; 184(11): 6647-71. doi: 10.1007/s10661-011-2449-0. Epub 2011 Dec 27 Springer: 25 pp. (DOI) 10.1007/s10661-011-2449-0.
18. **Джenderedjian, К. Г.**, С. А. Акопян, 2016. Количественные характеристики и качественный состав макрозообентоса как показатели изменений величин первичной продукции озера Севан // В книге «Озеро Севан. Экологическое состояние в период изменения уровня воды». Ярославль, ООО «Филигрань»: с. 187-197.
19. Hakobyan, S. H., **K. G. Jenderedjian**, 2016. Current state of the zoobenthos community of Lake Sevan // *Electronic Journal of Natural Sciences, Ecology 2* (27): p. 18-22.
20. Акопян С. А., Э. В. Епремян, Г. Ф. Мелконян, **К. Г. Джenderedjian**, 2017. Оценка современного состояния затопленных прибрежных участков озера севан, образованных при повышении уровня воды // *Материалы III международной научной конференции «Биологическое разнообразие и проблемы охраны фауны»*, 27-29 сентября 2017 года, Ереван, Армения: с. 94-98.
21. **Джenderedjian, К. Г.**, С. А. Акопян, 2017. Взаимоотношения хищник (рыба) – жертва (зообентос и зоопланктон) в условиях изменений трофического статуса крупного пресного высокогорного водоема (на примере озера Севан, Армения) // *Биологический журнал Армении*, т. 69 (3): с. 26-32.
22. **Jenderedjian, K.**, 2017. Armenia // Hans Joosten; Franziska Tanneberger; Asbjørn Moen (eds.). *Mires and peatlands of Europe. Status, distribution and conservation*. Schweizerbart Science Publisher, Stuttgart, Germany: p. 250-256.
23. Tanneberger, F., C. Tegetmeyer, S. Busse, A. Barthelmes, S. Shumka, A. M. Mariné, **K. Jenderedjian**, H. Joosten, et al. 2017. The peatland map of Europe // *Mires and Peat*, Volume 19, Article 22: p. 1–17. DOI: 10.19189/Map.2016.OMB.264
24. **Jenderedjian, K.**, S. Hakobyan, 2018. The status of zoobenthos of Lake Sevan during the different strategies of water level management // *Electronic Journal of Natural Sciences, Ecology*, No 1(30): pp. 35-38.

ԶՈՈԲԵՆԹՈՍԻ ԿԱՌՈՒՑՎԱԾՔԱ-ՖՈՒՆԿՑԻՈՆԱԼ ԿԱԶՄԱԿԵՐՊՈՒՄԸ

ԽՈՇՈՐ ՔԱՂՅՐԱՀԱՄ ԲԱՐՁՐԱԼԵՌՆԱՅԻՆ ՋՐԱՄԲԱՐԻ ՏՐՈՖԻԿ

ԿԱՐԳԱՎԻՃԱԿԻ ՏԱՐԱՌԴՂՎԱԾ ՓՈՓՈԽՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ՊԱՅՄԱՆՆԵՐՈՒՄ

(Սևանա լճի օրինակով, Հայաստան)

ԱՄՓՈՓԱԳԻՐ

Սևանա լճի ջրի մակարդակը 1933-2002 թթ. ընթացքում արհեստականորեն իջեցվեց շուրջ 20 մ: Ջրի մակարդակի նվազումը հանգեցրեց լճի էկոհամակարգի կտրուկ փոփոխությունների. էվտրոֆիկացման, պրոֆունդալի ջրի հատակային շերտում թթվածնի սեզոնային անբավարարության, ջրային բուսականության մակերեսների կրճատման:

Սևանա լճի բնական պայմանների վերականգնումը Հայաստանի Հանրապետության բնապահպանական առաջնահերթություններից է: «Սևանա լճի էկոհամակարգի վերականգնման, պահպանման, վերարտադրման և օգտագործման միջոցառումների տարեկան ու համալիր ծրագրերը հաստատելու մասին» ՀՀ օրենքով նախատեսվում է «Սևանա լճի մակարդակի իջեցման կանխարգելումը և դրա մակարդակի առնվազն 6 մետրով բարձրացման ապահովումը՝ որպես լճի ջրի նախկին քանակական և որակական ցուցանիշերի վերականգնման և էվտրոֆիկացիայի կանխարգելման նախապայման»: 2019թ. հունվարի 1-ի դրությամբ լճի մակարդակը բարձրացել էր շուրջ 4 մ և գտնվում էր ծովի մակարդակից 1,900.38 մ բարձրության վրա:

Աշխատանքում գործածվել է սեփական և տարբեր հեղինակների կողմից 90 տարիների ընթացքում հավաքած նյութը, որը ներառել է հետևյալ ժամանակահատվածները.

- մինչև լճի մակարդակի իջեցման (1928-1932 թթ.),
- ջրի սկզբնական օգտագործման (1933-1948 թթ.),
- ջրի դարավոր պաշարների ինտենսիվ օգտագործման (1949-1962 թթ.),
- բացասական հետեւանքների մեղմացման միջոցառումների իրականացման (1963-1990 թթ.),
- երկրի շրջափակման պատճառով ջրի ինտենսիվ օգտագործման (1991-2002 թթ.),
- լճի էկոհամակարգի ֆունկցիոնալ պարամետրերի վերականգնումն ապահովող ջրի մակարդակի բարձրացման (2003-2018 թթ.):

Մույն աշխատանքի նպատակն է. բացահայտել հատակային կենդանիների համակեցության (գորբենթոսի) կառուցվածքա-ֆունկցիոնալ փոփոխությունները Սևանա լճի տրոֆիկ վիճակի տարառոտողված փոփոխությունների ներքո:

Նպատակի իրականացման համար առաջադրվել են հետևյալ **խնդիրները.**

- տալ գորբենթոսի էկոլոգա-կարգաբանական նկարագիրը.
- բացահայտել գորբենթոսի բաշխման փոփոխությունները՝ պայմանավորված լճի տրոֆիկ կարգավիճակի փոփոխություններով.
- գնահատել գորբենթոսի դերը լճի էներգիայի հոսքում.
- գնահատել գորբենթոսի դերը որպես ձկների սննդի աղբյուր.
- տալ Սևանա լճի հատակային ֆաունայի զարգացման կանխատեսում.

- գնահատել Սևանա Լճի Առաջնային Արգասիքի Արժեքները (ԼԱԱԱ):

Հետազոտության **գիտական նորություն** կայանում է նրանում, որ առաջին անգամ, 90-ամյա տվյալների հիման վրա, կատարվել է գորբենթոսի համապարփակ ուսումնասիրություն.

- կազմվել է Սևանա Լճի գորբենթոսի տեսակների առավել ամբողջական ցանկը, ամփոփվել է գերիշխող տեսակների կյանքի ցիկլերի և արգասիքի մասին տեղեկատվությունը,

- բացահայտվել են գորբենթոսի բաշխման առանձնահատկությունները, ինչպես նաև ջրի մակարդակի և ջրամբարի տրոֆիկ կարգավիճակի տատանումների ներքո փոփոխությունների օրինաչափությունները,

- ցույց է տրվել գորբենթոսի քանակական ցուցանիշների կախվածությունը ԼԱԱԱ-ից,

- բացահայտվել են գորբենթոսի և կենդանապլանկտոնի արգասիքի և ձկան որսի քանակների միջև հարաբերությունները,

- կանխատեսվել է բենթոսի համակեցության վիճակը Սևանա Լճի տրիֆիկ կարգավիճակի և կլիմայի փոփոխության տարբեր սցենարների ներքո,

- ՀԱԱԱ-ից գորբենթոսի քանակական ցուցանիշների կախվածության հիման վրա կատարվել է ՀԱԱԱ հետադարձ գնահատումը:

Սևանա լճում և հարակից լճակներում նկարագրված է մակրոգորբենթոսի 171 տեսակ, որոնցից 100-ը հայտնաբերվել էր անմիջապես լճում: Դրանք հիմնականում կոսմոպոլիտ, պալեարկտիկ և հոլարկտիկ տեսակներ են:

Հատակային կենդանիների կյանքի տևողությունը կախված է ջրի հատակային շերտի ջերմաստիճանից և թթվածնի պարունակությունից: *Potamothrix alatus paravanicus* սակավախոզան որդի օրինակով ցույց է տրվել, որ այդ տեսակի տարբեր պոպուլյացիաների կյանքի տևողությունը տատանվում է 1.5 տարուց լիթորալում մինչև 7-15 և ավելին տարի պրոֆունդալում:

Սևանա լճում հատակային կենդանիների տեղաբաշխումը որոշող գործոններն են հատակի կառուցվածքային կազմը, օրգանական նյութերի քանակությունը, մակրոֆիտների ներկայությունը և թթվածնային ռեժիմը:

Սակավախոզան որդերի և բզզան մոծակների թրթուրների ամենամեծ զանգվածները հայտնաբերվում են տիղմերում, փափկամարմիններինը՝ տղմակալված ավազների վրա, տզրուկների, միօրյակների և թավաթների թրթուրներինը՝ ավազի և խճի վրա, կողալողերինը՝ բուսականության վրա:

Կենթանաբենթոսի քանակական և որակական զարգացումը Սևանա լճում պայմանավորված է ԼԱԱԱ-ով և թթվածնի ռեժիմով:

Սևանա լճում հատակային կենդանիների տեսակների թիվը պակասում է ըստ խորության: 10-30 մ խորությանների վրա բենթոսի կազմից դուրս են մնում բուսականության հետ կապված տեսակները: 30 մ-ից ցածր խորությունների վրա տեսակային կազմի աղքատացման պատճառը թթվածնի պակասն է:

Դիտարկման տարիներին գորբենթոսի տարեկան կենսազանգվածը տատանվել է 3.3 և 37 Գ Մ⁻² սահմաններում, և նրա կորը նման է կենդանապլանկտոնի տարեկան արգասիքի արժեքներին և ԼԱԱԱ-ներին մոտ 1:10:100 հարաբերակցությամբ: Բզզան մոծակների թրթուրների, սակավախոզան

որդերի և փափկամարմինների կենսազանգվածները ցույց տվեցին դրական կախվածություն ԼԱԱՄ-ից: Բացասական կախվածությունուն է արձանագրվել կողալողերի կենսազանգվածի համար: ԼԱԱՄ-ների հետ որևէ կապ չունեցան միջրյակների և թավաթների թրթուրների ու տզրուկների կենսազանգվածները:

Որքան երկար է կենդանիների կյանքի տևողությունը, այդքան ավելի երկար ժամանակ է պահանջվում նրանց կենսազանգվածը ԼԱԱՄ-ների հետ համապատասխանեցնելու համար: *P. a. Paravanicus* տեսակի դեպքում դրա համար պահանջվում է 2-3 տարի լիթորալում, 2-4 տարի սուբլիթորալում և 7-10 տարի պրոֆունդալում (կյանքի միջին տևողությունը համապատասխանաբար 1.5, 2-4 և 7-15 տարի է):

Հատակային կենդանիների տարբեր խմբերի էներգիկական բացարձակ արժեքները կենսազանգվածը (B), արգասիքը (P), փոխանակման ծախսերը (R), մարսված սնունդը (A) և օգտագործած կերը (C), ենթարկվել են մեծ տատանումների՝ 1-ից մինչև 2 կարգ: Ի հակադրություն, նրանց գործակիցները (P/B, P/A) եղել են շատ ավելի կայուն միջինի շեղումը չէր գերազանցել 10%-ը:

Մինչև 1971 թ. Սևանա լճի գոտրենթոսի տրոֆիկ կառուցվածքի բնորոշ առանձնահատկությունն էր իր բազմազանությունը: Կտրուկ փոփոխություններ տեղի են ունեցել 1971-1976 թթ. ժամանակահատվածում: Ի համեմատ 1928-1971 թթ., 1976-2009 թթ. միջինում 3 անգամ աճեց կենսազանգվածը, դետրիտոֆագների մասնաբաժինը 78%-ից բարձրացավ մինչև 97%-ի ի հաշիվ գիշատիչների, բուսակերների և գտողների մասնաբաժինների կրճատման: Հակադարձ ընթացք տեղի ունեցավ 2010-2017 թթ., երբ գոտրենթոսի կենսազանգվածը նվազեց 3 անգամ, իսկ դետրիտոֆագների մասնաբաժինը նվազեց մինչև 81%:

Առաջին մակարդակի սպառողներով («խաղաղ» գոտրենթոս) անցնող էներգիայի հոսքի բացարձակ արժեքների փոփոխություններն արտահայտում են հասանելի օրգանական նյութի քանակի փոփոխությունները: Դետրիտոֆագների, բուսակերների և գտողների միջև հարաբերակցությունն արտացոլում է համապատասխան ծագման օրգանական նյութերի հարաբերակցությունները:

Էական կախվածություն ԼԱԱՄ-ներից ունեն դետրիտոֆագների, «խաղաղ» գոտրենթոսի (դետրիտոֆագներ + բուսակերներ + գտողներ) և ամբողջ գոտրենթոսի («խաղաղ» + գիշատիչներ) էներգետիկ ցուցանիշները: Նման կապ չեն ցուցաբերում առանձին գիշատիչները, բուսակերները և գտողները:

Ձկան համար հասանելի գոտրենթոսի միջին տարեկան արգասիքը 1928-1971 թթ. կազմում էր 56 ± 32 , իսկ 1976-1991 թթ.՝ 125 ± 60 Ջոուլ $\times 10^{12}$: Նույն ժամանակահատվածում ձկների տարեկան որսը ավելացել էր միջինով 3 անգամ: Այնուամենայնիվ, գոտրենթոսի «ներդրումը» ձկան կենսազանգվածի ձևավորման համար նվազել էր 42%-ից մինչև 10%՝ շնորհիվ ձկան կենսազանգվածում հիմնականում գոտրենթոսով սնվող իշխանի ու բեղուրի մասնաչափի կտրուկ նվազմանը և հիմնականում կենդանապլանկտոնով սնվող սիգի մասնաչափի մինչև 90% ավելացմանը:

1978-1985 թթ. գոտրենթոսի և գոռպլանկտոնի «ներդրումը» ձկան որսի կենսազանգվածի ձևավորման համար բավականին հաստատուն էր՝ կազմելով 17 և 74%, համապատասխանաբար (ևս 9% կազմում էին դետրիտը և ջրիմուռները՝ Սևանի կողակի սննդի հիմնական աղբյուրը): Ձկան կենսազանգվածի

ձևավորման համար գորբենթոսի և գոռալանկտոնի գումարային «ներդրման» մասնաչափի հարաբերակցությունը գորբենթոսի և կենդանապլանկտոնի գումարային արգասիքի նկատմամբ 1978-1980 թթ. կազմում էր 2-4%, 1981-1984 թթ. ավելացավ մինչև 13-15% և միայն 1985 թ. նվազեց մինչև 7%: Հատկանշական է, որ առավելագույն հարաբերությունները ժամանակային առումով համընկան Սևանի ձկների գիրության նվազագույն ցուցանիշների և սիզի զանգվածային անկման տարիների հետ:

Կողալողերի արգասիքի հաշվարկված արժեքները 1928-1971 թթ. շատ ավելի ցածր էին, քան ձկների կողմից օգտագործված սննդի հաշվարկված արժեքները: Անհամապատասխանության պատճառ է հանդիսանում Պետերսենի հատակքերիչի անկատարությունը, որը վատ է որսում շարժուն ու թեթև կենդանիներին: Այս հանգամանքը անհրաժեշտ է հաշվի առնել հետագա արդյունավետության գնահատման ուսումնասիրություններում:

Սևանա լճի պայմաններում ԼԱԱԱ-ի մեկ կարգով մեծանալը (3-ից մինչև 30 մՋ×մ² տարի⁻¹) կհանգեցնի 18-ից մինչև 100 մՋ×մ² գորբենթոսի կենսազանգվածի էներգետիկ համարժեքի աճին, իսկ արգասիքի՝ 24-ից մինչև 187 մՋ×մ²:

Ըստ հաշվարկների, կլիմայի տաքացման հետևանքով ջերմաստիճանի 0.5°C աճը պատճառ կլինի հատակային կենդանիների համախառն արգասիքի 10% աճի, ջերմաստիճանի 2°C աճը՝ 45% աճի, իսկ 2°C աճը՝ 90% աճի:

ԼԱԱԱ-ներից գորբենթոսի էներգիայի հաշվեկշռի տարբեր բաղադրիչների կախվածության հավասարումները թույլ են տալիս գնահատել նախորդ տարիների ԼԱԱԱ-ները: Սակավախոսքան որդերի, բզգան մոծակների թրթուրների, դետրիտոֆագների, «խաղաղ» և ամբողջ գորբենթոսի կենսազանգվածների 2004-2017թթ. տվյալների հիման վրա հաշվարկված ԼԱԱԱ-ը 1995-2017թթ. ընթացքում նվազել է 10-14-ից մինչև 3-4 մՋ×մ²):

Զորբենթոսի քանակական և որակական ցուցանիշների 2004-2017 թթ. ընթացքում տեղի ունեցած փոփոխությունները վկայում են Սևանա լճի տրոֆիկ կարգավիճակի դեպի օլիգոտրոֆություն փոփոխման միտման մասին: Դա են վկայում նաև ջրի թափանցիկության աճը 2-6 մ-ից մինչև 5-15 մ և գոռալանկտոնի մանր տեսակների փոխարինումը խոշոր տեսակներով:

Լճի տրոֆիկ վիճակի փոփոխման դրական միտումները գլխավորապես ջրի մակարդակի բարձրացման հետևանք են: Այս առումով ՀՀ կառավարությանը ու Ազգային ժողովին հատկապես կարևոր է հաշվի առնել դա «տնտեսական խիստ անհրաժեշտության, ինչպես նաև չնախատեսված արտակարգ իրավիճակների դեպքում Սևանա լճից ջրի բացթողման տարեկան առավելագույն չափաքանակի» ավելացման որոշում ընդունելիս դեպքում, քանի որ դա չի կարող բացասաբար չազդել Սևանա լճի էկոհամակարգի վրա:

Սևանա լճի էկոհամակարգի վրա կլիմայի փոփոխության հետևանքների մեղմման նպատակով առաջարկվում է՝

- Կանխարգելել «ալլոխտոն» (արտաքին ծագման՝ գյուղատնտեսական, տնտեսական, կոմունալ) օրգանական նյութի թափանցումը Սևանա լիճ:
- Արգելել ցանկացած գործունեություն, որը նախատեսում է օրգանական ֆոսֆորով և օրգանական ազոտով հարուստ նյութի օգտագործումը լճի ջրային տարածքում:

THE STRUCTURAL AND FUNCTIONAL SETUP OF ZOOBENTHOS
UNDER THE MULTIDIRECTIONAL CHANGES OF THE TROPHIC STATUS
OF A LARGE FRESHWATER HIGH MOUNTAIN LAKE
(on the example of Lake Sevan, Armenia)

SUMMARY

The water level of Lake Sevan was artificially lowered by 19.88 m from 1933-2002 (from 1916.20 to 1896.32 m a. s. l.). Lowered water levels, combined with increased eutrophication, were associated with seasonal anoxic conditions near the bottom. The extents of the macrophyte zone and of certain substrate types were severely reduced.

A top environmental priority of the Republic of Armenia is the “recovery” of natural environmental conditions in Lake Sevan. A mandate of Article 2 of the Law about Approval of Annual and Complex Measures on Conservation, Restoration, Reproduction, and Use of the Ecosystem of Lake Sevan is “to increase the water level of Lake Sevan at least 6 m by 2030”. By January 1st, 2018, the water level of the lake had risen 4.06 m to 1,900.38 m a.s.l.

The data collected by different authors over 90 years covers the following periods:

- natural water level (1928-1932);
- initial increase of water exploitation (1933-1948);
- intensive use of ages-old water reserves (1949-1962);
- taking measures to mitigate negative consequences of water level drop (1963-1990);
- intensive use of water in connection with the blockade of the country (1991-2002);
- the beginning of the water level rise to a mark ensuring the restoration of the functional parameters of the lake's ecosystem (2003-2017).

The purpose of this work is to show changes in the structural and functional organization of the zoobenthos in conditions of multidirectional changes in the trophic status and morphometry of a large fresh high-mountain reservoir on the example of Lake Sevan.

The specific objectives of this work are:

- to conduct a faunistic-ecological survey of the zoobenthos of Lake Sevan;
- to reveal the nature of changes in the distribution of zoobenthos due to changes in the trophic status of the lake;
- to evaluate the role of zoobenthos in the energy flow of the reservoir;
- to assess the role of zoobenthos in fish nutrition;
- to provide a forecast of the future state of the zoobenthos community of Lake Sevan;
- to estimate retrospectively the Values of the Primary Production of the Reservoir (VPPR).

The scientific novelty of the research is that for the first time a comprehensive study of zoobenthos has been carried out on a large dataset covering 90 years:

- the most complete list of species of benthic animals of Lake Sevan has been compiled, information on life cycles and production of mass species is summarized;
- the features of distribution of bottom animals on bottom grounds and depths are revealed, long-term changes are tracked in connection with changes in the water level and trophic status of the lake;
- the dependence of the quantitative indicators of zoobenthos on the VPPR are revealed;
- the proportions between zoobenthos and zooplankton productions and fish catches are estimated;
- the state of the benthic community of the Lake Sevan is predicted under various scenarios of changes in the trophic status of the reservoir and climate;

- Based on the established dependencies of the quantitative indicators of zoobenthos from the VPPR, a retrospective assessment of the VPPR over the past 20 years has been carried out.

Theoretical significance

The conclusion about the relative consistency and independence on the VPPR of the production rate and intensity of the energy flow per unit of zoobenthos biomass is important for the further development of the theory of biological productivity of large freshwater highland water bodies.

Practical significance

Identified patterns can be used to justify measures to prevent eutrophication of water bodies and predict the development of aquatic ecosystems under anthropogenic impacts.

The applied value of this work is that, based on the revealed regularities, it is possible to predict the state of food stocks of Lake Sevan fish with sufficient accuracy, and, consequently, to promote the scientific justification of their stocks and catch quotas.

Materials of the thesis were used in assessing the fodder of fish, when planning and carrying out fishery activities in the lake.

Basic provisions to be defended:

- despite the fact that the absolute values of bottom animals of biological productivity индекс(biomass, production, respiration rate and diet) are subject to large fluctuations (one to two orders of magnitude), their ratios (coefficients) remain relatively constant;
- changes in the absolute values of the total energy flux passing through the first-level consumers (“peaceful” zoobenthos) reflect changes in the amount of organic matter available to benthic animals;
- changes in the ratio of the components of the “peaceful” zoobenthos - detritophages, phytophages and filterers, reflect changes in the ratio of the organic matter of the relevant origin to benthic animals;
- knowledge of the VPPR allows predicting the expected values of biomass and zoobenthos production for several years in advance, and knowledge of biomass and zoobenthos production allows retrospectively to estimate the VPPR. A comprehensive investigation of zoobenthos community has revealed the following results and conclusions.

A total of 171 species of macrobenthic animals, mostly cosmopolitan Palearctic and Holarctic species, were described for Lake Sevan and small coastal waterbodies, of these 100 species were found directly in the lake.

The lifespan of benthic animals depends on the temperature and the oxygen content in the bottom layers of water. It has been found, for example, that oligochaeta *Potamothrix alatus paravanicus*, has a lifespan from 1.5 years in the littoral zone to 7-20 years in the profundal zone, depending on the temperature and the oxygen conditions.

The factors that determine the distribution of zoobenthos in Lake Sevan are the structural composition of the bottom substrates and the content of organic substances, the presence of macrophytes and the oxygen regime in the bottom layers of water. The highest biomass of oligochaetes and chironomid larvae occur in silt, mollusks – on the open silty sands, leeches, caddis larvae and mayfly nymphs – on sandy and stony substrates, and amphipods – in the thickets of macrophytes.

The main factors that determine the qualitative and quantitative changes in zoobenthos of Lake Sevan are the VPPR and the oxygen regime in bottom layers of water.

The number of species of benthic animals in Lake Sevan decreases with increasing depth. The decrease in species number at depths of 10-30 m is due to the loss of species associated with macrophytes and at >30 m is the deficit of oxygen. Only oligochaeta *P. a.*

paravanicus occurs in large numbers at maximum depths thanks to a unique resistance to continuous oxygen deficiency.

In spite of a decrease in the water level, there was relatively no change in the benthic communities in the lake until the 1970s. The littoral and sublittoral were dominated by amphipods and only the profundal was dominated by oligochaetes with chironomid larvae, mollusks and amphipods as subordinate groups. Later chironomids and oligochaetes prevailed in the littoral and sublittoral, and oligochaetes in the profundal.

During the years of observation, the average annual biomass of zoobenthos in Lake Sevan ranged between 3 and 37 g m⁻², and its trend was similar to the annual values of zooplankton production and the VPPR by a factor of 10 and 100, respectively. Chironomid larvae, oligochaetes and molluscs biomass were positively related to VPPR while a negative relationship was observed for the biomasses of amphipods. No association was found with VPPR and leeches, caddis larvae and mayfly nymph's biomass.

The longer the life span of an organism, the longer it takes for their biomass to reach a new dynamic equilibrium as a result of changes in VPPR. For example, the biomass of *P. a. paravanicus* after a shift in VPPR requires 2-3 years (life expectancy of 1.5 years) to reach equilibrium in the littoral, 2-4 years (life expectancy 2 years) in sublittoral, and 7-10 years (life expectancy 7-20 years) in profundal.

The absolute values of energy flow – the biomass (B), the production (P), expenditures for the respiration (R), the assimilated food (A), and the diet (C) of different groups of zoobenthos are subject to large fluctuations, by an order of one to two magnitudes. In contrast, their ratios (P/B, P/A) changed insignificantly.

Until 1971 a characteristic feature of the trophic structure of zoobenthos of Lake Sevan was its diversity. Drastic changes occurred between 1971 and 1976. In the time periods 1928-1971 and 1976-1991 the trophic structure was significantly different. On average, a 3-fold increase in biomass of zoobenthos occurred; the share of detritophages increased from 78 to 96% through a corresponding reduction in the share of predators by 6-fold, herbivores – 20-fold and filtrators – 8-fold.

Changes in the absolute values of the total energy flux passing through the consumers of the first level (so called “peaceful” zoobenthos) reflect changes in the quantity of organic matter, available for benthic animals. Changes in the ratios between the detritophages, herbivores and filtrators reflect the ratios of organic matter of corresponding origin.

Significant correlations of energy indices from the VPPR include detritophages, “peaceful” zoobenthos (detritophages + herbivores + filtrators) and total zoobenthos (“peaceful” + predators). Correlations were not found for predators, herbivores and filtrators.

The production of zoobenthos accessible to fish in 1928-1971 was 56±31 J×10¹² year⁻¹, and in 1976-1991 – 125±60 J×10¹² year⁻¹ on average. For the same periods the fish catches increased three times. Meanwhile, the “contribution” of zoobenthos to the biomass of fish catches decreased from 42% to 10% due to a decrease in the share of benthophag fish (ishkhan, barbel) in the catches from 42% to 0.2% and an increase in the share of the pronounced planktonophage whitefish from 27 to 89%.

In 1978-1985 the “contribution” of zoobenthos and zooplankton to the formation of fish catch biomass was fairly constant, 17 and 74%, respectively (another 9% was detritus). During the same period, the ratio of fish catches to the total production of zoobenthos and zooplankton increased from 2-4% in 1978-1980 up to 13-15% in 1981-1984 but reduced to 7% in 1985. The high ratios of fish catches to the sum of zoobenthos and zooplankton production coincided in time with the minimum values of the fatness of Sevan fishes and the mass mortality of whitefish due to lack of food.

Under the conditions of Lake Sevan an increase in VPPR of 10 times (from 3 to 30 mJ m⁻² year⁻¹), will result in an estimated increase of the biomass and production of oligochaeta

5 and 6 times, molluscs - 6 and 7 times and chironomid larvae 21 and 24 times, respectively; a decrease of the biomass and production of amphipods 3 and 4 times, and an increase of the biomass and production of the total zoobenthos is 7 and 11 times, respectively.

An important consequence of global warming and the increase in temperature of 1.5°C will be the increase of productivity of different groups of benthic animals from 30 to 60%.

Under VPPR's of 3, 10 and 30 mJ m⁻² year⁻¹ and unchanged temperature conditions, the annual production of zoobenthos available for fish community is expected to be 20, 30 and 70 kJ m⁻², respectively. Under the 1.5°C temperature increase the production of zoobenthos available for fish will increase by more than 25-30%.

Based on the data on biomasses of oligochaetes and chironomid larvae, detritophages, "peaceful" animals and the entire benthic community for the years 2005-2014, the estimated VPPR decreased during 1995-2017 from 10-14 to 3-4 mJ m⁻².

Thus, the changes that occurred in the quantitative and qualitative development of zoobenthos in 2004-2017 convincingly indicate a shift in the trophicity of Lake Sevan in the direction of oligotrophy: a significant reduction in the VPPR, improved oxygen conditions in the near-bottom water layers, and expansion of areas covered with macrophytes. This is also confirmed by an increase in the transparency of water from 2-6 m in 1978-2006 up to 5-15 m in 2010-2017, and the shift in the composition of zooplankton from smaller to larger species.

Positive tendencies in the trophic status of Lake Sevan are mainly the consequence of the water level raising. In this regard, the Government and the Parliament of the Republic of Armenia are called to be especially critical in considering the decisions "in exceptional cases, to increase the flow of water from the lake", as the latter will negatively affect the positive trends in the ecosystem of the lake.

In the Law of the Republic of Armenia "On Approval of Annual and Comprehensive Programs of Measures for the Restoration, Conservation, Reproduction and Use of the Lake Sevan Ecosystem", it is necessary to reconsider the magnitude of the elevation of the level of Lake Sevan "at least on 6 meters to restore quantitative and qualitative indicators of water in the lake, as a necessary pre-condition for the prevention of eutrophication" and the "limit the maximum annual flow of water from Lake Sevan to 170 million m³" in light of the predicted climate change, in particular, water temperature increase and decrease of precipitation rates in Sevan Basin.

The measures required for mitigation of the consequences of climate change on Lake Sevan ecosystem should include:

- prevention of discharges of organic material of agricultural, industrial and communal origin into Lake Sevan;

- prohibition of any activity that involves the use of organic phosphorus and organic nitrogen directly in the lake.

