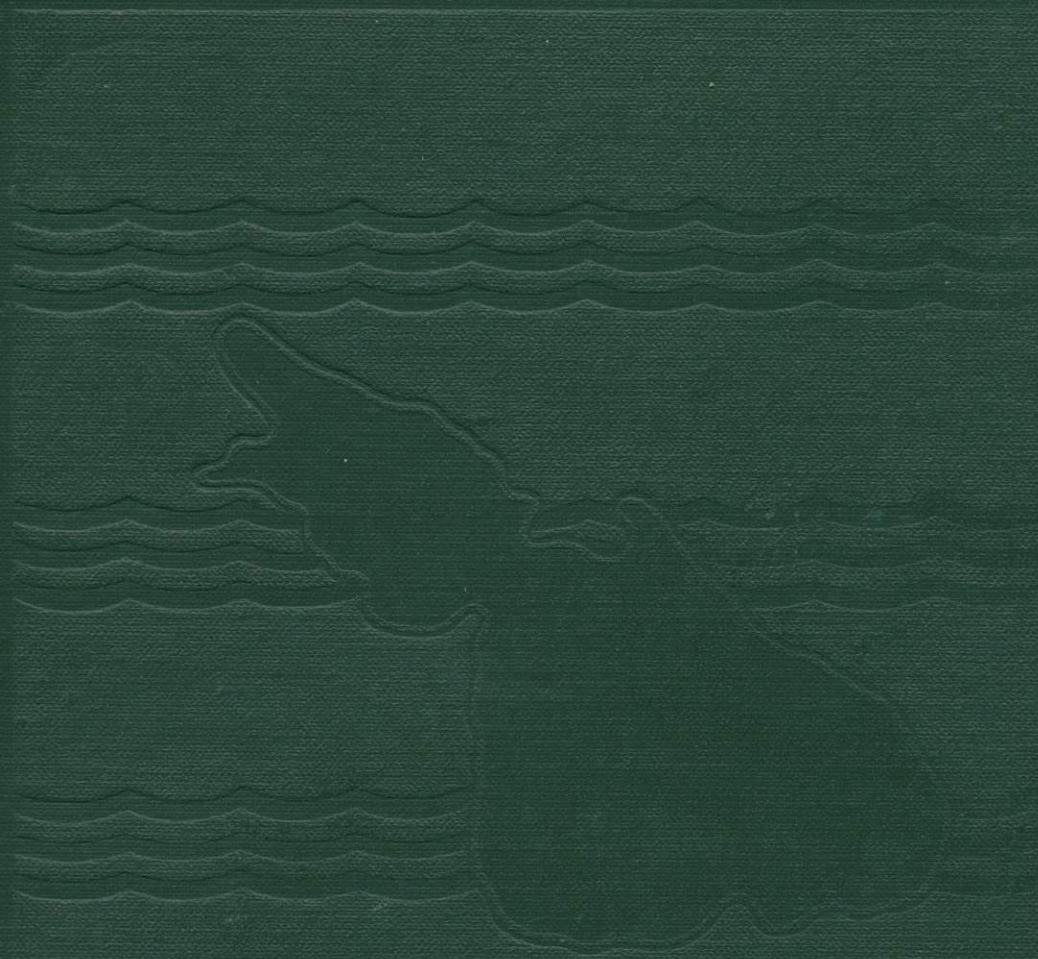


ЭКОЛОГИЯ
ГИДРОБИОНТОВ
озера
Севан



Глубокоуважаемому
Ассистенту
с Секретариату
Управления
Благосостояния
Р. Огальески

10.04.1979г.
г. Севилья



ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԳԵՄԻԱ
ՍԵՎԱՆԻ ԶՐԱԿԵՆՍԱՐԱՆԱԿԱՆ ԿԱՅԱՆ

ԱՇԽԱՏՈՒԹՅՈՐՆԵՐ

ՀԱՏՈՐ XVII

Ս Ե Վ Ա Ն Ա Լ Ճ Ի
Հ Ի Դ Ր Ո Ւ Բ Ի Ո Ն Տ Ն Ե Ր Ի Է Կ Ո Լ Ո Գ Ի Ա Ն

АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР
СЕВАНСКАЯ ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКАЯ СТАНЦИЯ

ТРУДЫ

ТОМ XVII

ЭКОЛОГИЯ ГИДРОБИОНТОВ
ОЗЕРА СЕВАН

ИЗДАТЕЛЬСТВО АН АРМЯНСКОЙ ССР
ЕРЕВАН 1979



12528

В сборнике приведены некоторые результаты систематических комплексных исследований экосистемы озера Севан, выполненных в течение 1974—1976 гг. с целью возможно более полного изучения процесса эвтрофикации озера.

Описаны глубокие изменения в абиотической сфере. Приведены количественные показатели, свидетельствующие об увеличении продуктивности фито- и зоопланктона и зообентоса.

Ответственный редактор
кандидат биологических наук
Р. О. ОГАНЕСЯН

Книгу рекомендовал к печати
кандидат биологических наук
А. И. СМОЛЕИ

М. Г. Гёзаян

О температурном режиме озера Севан в связи со спуском его уровня

В настоящее время имеется обширный материал по термике оз. Севан и выявлено много закономерностей, характерных для этого высокогорного водоема (Марков, 1911; Фортунатов и Инясевский, 1927; Давыдов, 1934; Айнбунд, 1959, 1961, 1964; Маркосян, 1970 и др.). Однако в условиях стабилизации уровня озера после его спуска на 18,5 м возникла необходимость детального исследования температурного режима водоема.

Измерения температуры проводились в основном на 36 станциях (см. в Приложении к сборнику). Результаты измерений см. в Приложении настоящей статьи.

Для удобства рассмотрим термический годовой цикл по отдельным периодам (Зайков, 1955; Россолимо, 1957), по которым оз. Севан сходно с другими водоемами (Россолимо, 1953; Тихомиров, 1968, 1973).

Период весеннего прогревания. Гидрологическая весна начинается с того момента, когда теплоприход за сутки устойчиво преобладает над теплоотдачей и продолжается до прогревания водных масс до 4° . В условиях оз. Севан этот период начинается в среднем с первой половины марта, а в Большом Севане наступает несколько раньше. Этому соответствует температура толщи воды в Большом Севане около $0,6^{\circ}$, а в Малом Севане—около $1,3^{\circ}$. В это время теплозапас озера доходит до своего минимума. Анализ имеющихся данных показывает, что за последние 15 лет момент наступления минимальной температуры в оз. Севан приходится почти на одну и то же время. Это, очевидно, следует объяснить тем, что в последние годы ледяной покров значительно задерживает потерю тепла, объем водных масс озера сократился всего на 13,1% (Малого Севана на 9,2%, а Большого Севана—на 14,8%, по таблицам И. А. Киреева, 1933).

После освобождения озера ото льда обратная температурная стратификация быстро устраняется и температура толщи воды за короткое время поднимается до 4° . Иногда этот процесс протекает очень быстро, особенно когда ледостав задерживается и в водной толще за подледный период накапливается большой теплозапас. При интенсивном ветровом действии прогревание протекает почти гомотермально.

Водные массы прибрежных районов в обеих частях озера прогреваются сравнительно быстрее и задолго до перехода в центральных районах 4-х градусной границы в периферических областях уже наблюдается прямая стратификация.

Период весеннего прогревания в озере Севан длится недолго. При этом в Малом Севане температура наибольшей плотности наблюдается во второй декаде мая, тогда как в Большом уже в первых числах мая температура заметно выше этого порога. Следует оговориться, что в разных областях береговой зоны водные массыгреваются неодинаково, особенно в приустьевых районах. Этот фактор играет важную роль в распределении температуры, так как реки в условиях Севанского бассейна в это время года особенно полноводны (максимальный расход воды в основной реке Масрик в 1976 г. составлял в апреле 5,8, в мае 8,1, в июне 8,4 м³/с при среднегодовом расходе 3,6 м³/с,

в реке Варденик — в апреле 4,8, в мае 21,4, в июне 18,0 м³/с при среднегодовом расходе 2,7 м³/с, в реке Аргичи — в апреле 48,5, в мае 59,0, в июне 36,1 м³/с при среднегодовом расходе 7,3 м³/с, в реке Гаварагет в апреле 13,0, в мае 19,0, в июне 11,5 м³/с при среднегодовом расходе 3,6 м³/с. Кроме того, на термический режим северо-западного района Большого Севана (ст. 12) влияет впадающая в Малый Севан р. Гаварагет. Быстрее всего прогреваются восточные — северо-восточные районы Большого Севана (ст. 27, 31, 35, 36).

Период летнего прогревания. Гидрологическое лето на оз. Севан наступает сравнительно рано. В Малом Севане этот период начинается во второй половине мая, а в Большом Севане — в конце апреля и в первых числах мая. Выше 4° раньше всего прогреваются водные массы Лчашенской бухты (район ст. 2) и почти всего Большого Севана. Это опережение составляет 10—15 дней. Для сравнения скажем, что на Ладожском озере период летнего прогревания наступает в первой половине июля (Тихомиров, 1968).

В конце мая наблюдается резкое разграничение водных масс разной плотности (рис. 1). В поверхностных слоях вертикальные температурные градиенты достигают 2° на метр. Слой температурного скачка находится в верхней 10-метровой зоне. В прибрежных районах водные массы придонных слоев прогреваются до 12,7° (ст. 15, 28 мая 1975 г.).

Слой температурного скачка со временем опускается ко дну и к концу августа в Большом Севане достигает дна (рис. 2). Лишь в небольшом центральном районе Большого Севана (менее трети общей площади) еще сохраняется область с выраженным гипolimнионом (ст. 17, 18, 22, 23, 24, 25, 28, 29 и 30). В районе указанных станций температура придонных слоев воды в это время колеблется в пределах 5,5—8,5°, в то время как в соседних районах она значительно выше, превышая на некоторых мелководных станциях 18°. Водные массы придонных слоев прибрежной зоны Большого Севана между изобатами 10—15 м (ст. 12, 13, 35, 36) прогреваются до 16°—18°, в то время как в допусковой период на этих площадях существовал гипolimнион с температурой не выше 10°.

Несколько иная картина в Малом Севане. На сравнительно мелководных станциях 2, 8, 10 водные массы прогреваются до 15° вплоть до глубин 15—20 м, ниже этих глубин располагается слой температурного скачка, который уже в начале сентября достигает дна. В центральных районах Малого Севана до декабря сохраняется мощный гипolimнион, температура в котором не поднимается выше 8°.

В сентябре-октябре в оз. Севан мощность эпимлимниона достигает 30—35 м, в то время как в Ладожском озере в сентябре высота изотермального эпимлимниона составляет 20 м (Тихомиров, 1968), в Валдайском — 14 м, в Иссык-Куле — 15 м (Россолимо, 1953), в Глубоком — менее 10 м (Щербаков, 1967).

В летние месяцы развиваются большие горизонтальные температурные градиенты, которые более выражены в Большом Севане (рис. 2). Максимальные градиенты, достигающие 2° на км, наблюдаются на глубинах 10—20 м. Приведенные данные показывают, что по периферической зоне озера распределяется сравнительно однородная водная масса, которая по температуре значительно отличается от водных масс центральных районов.

Такое распределение температуры создает благоприятные условия для возникновения температурных куполов в центральных районах озера.

Для оз. Севан характерно образование температурного купола, который возникает в мае (рис. 3). Благодаря большой площади, температурный купол в Большом Севане выражен лучше и занимает

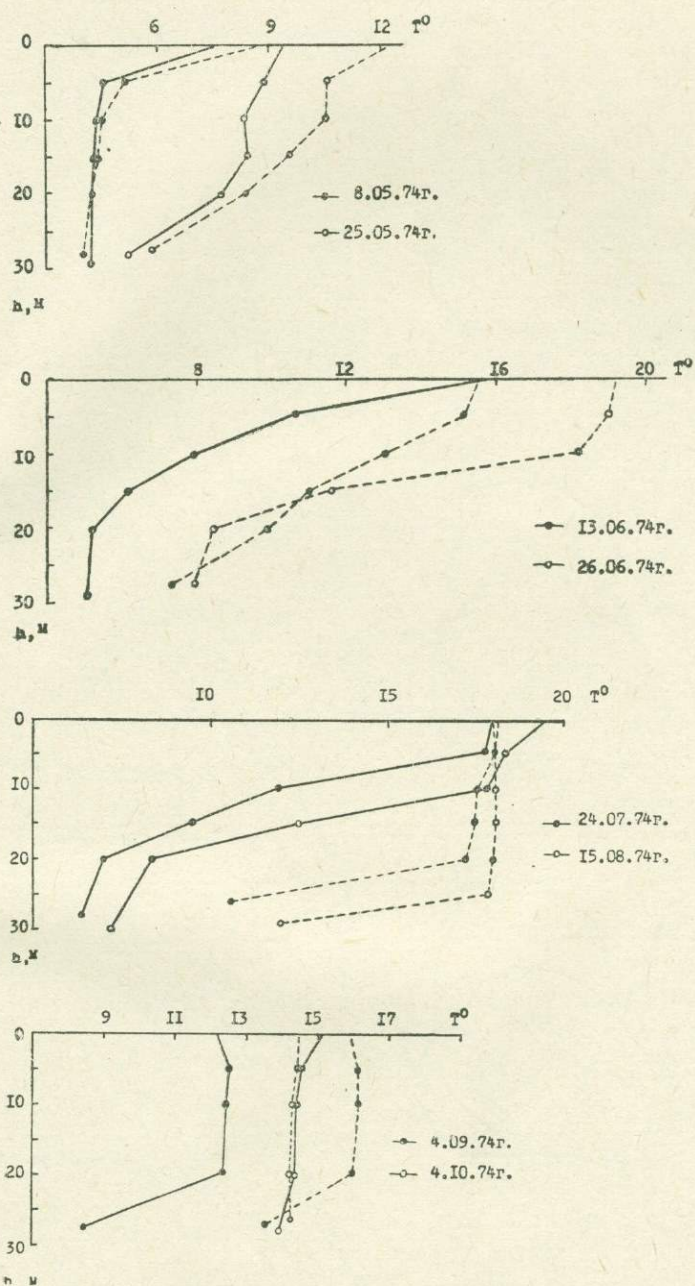


Рис. 1. Вертикальное распределение температуры в центральной (—, ст. 23) и прибрежной (----, ст. 27) частях Большого Севана в 1974 г.

14.05.1975г.

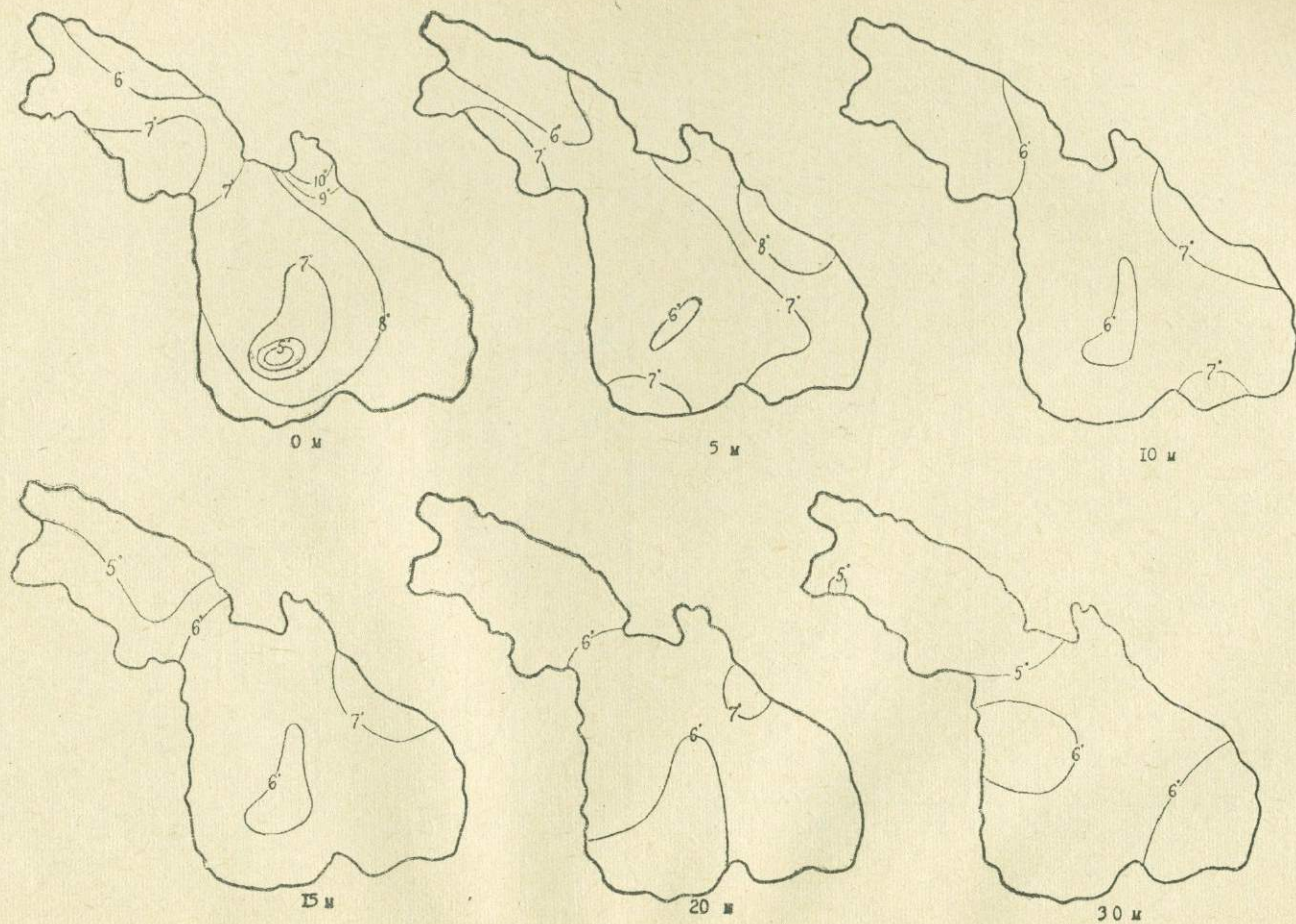
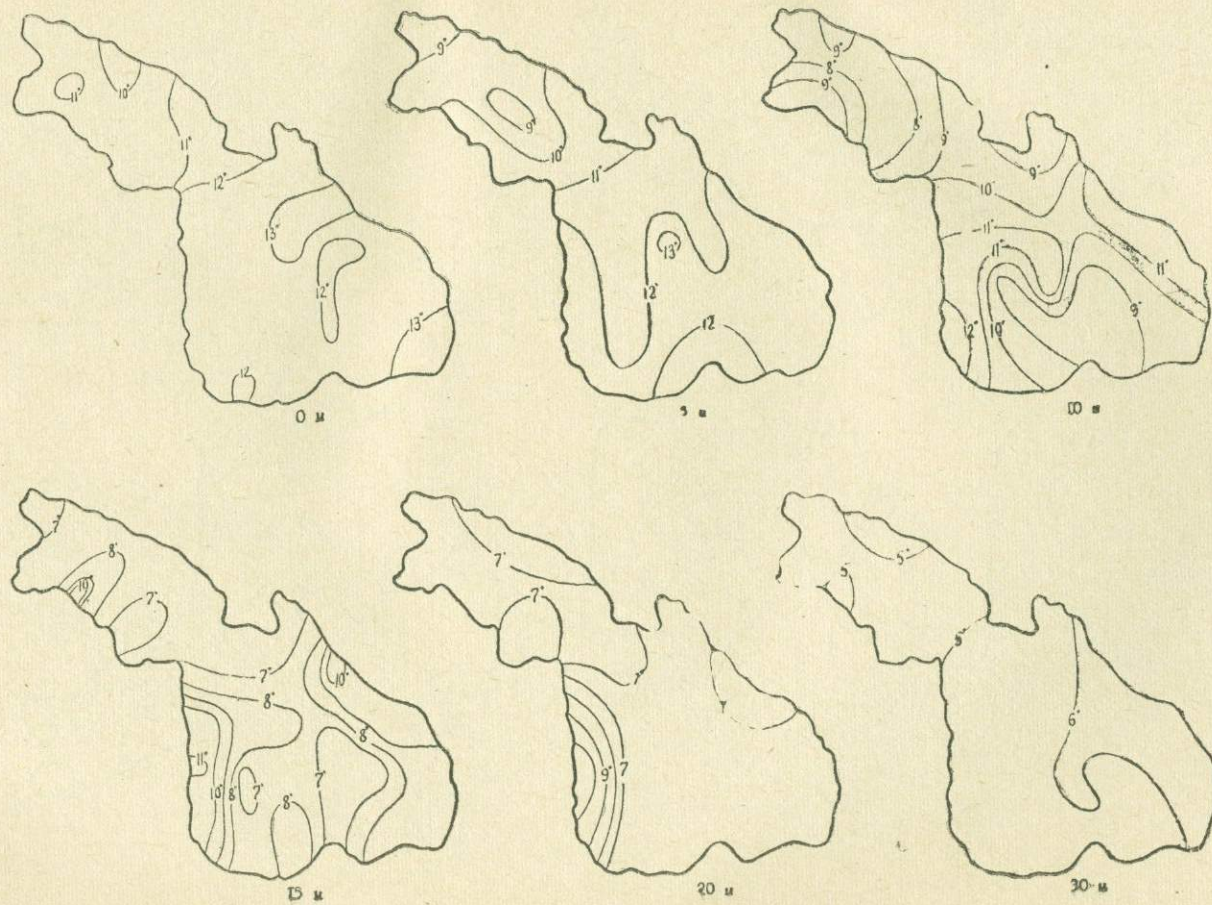
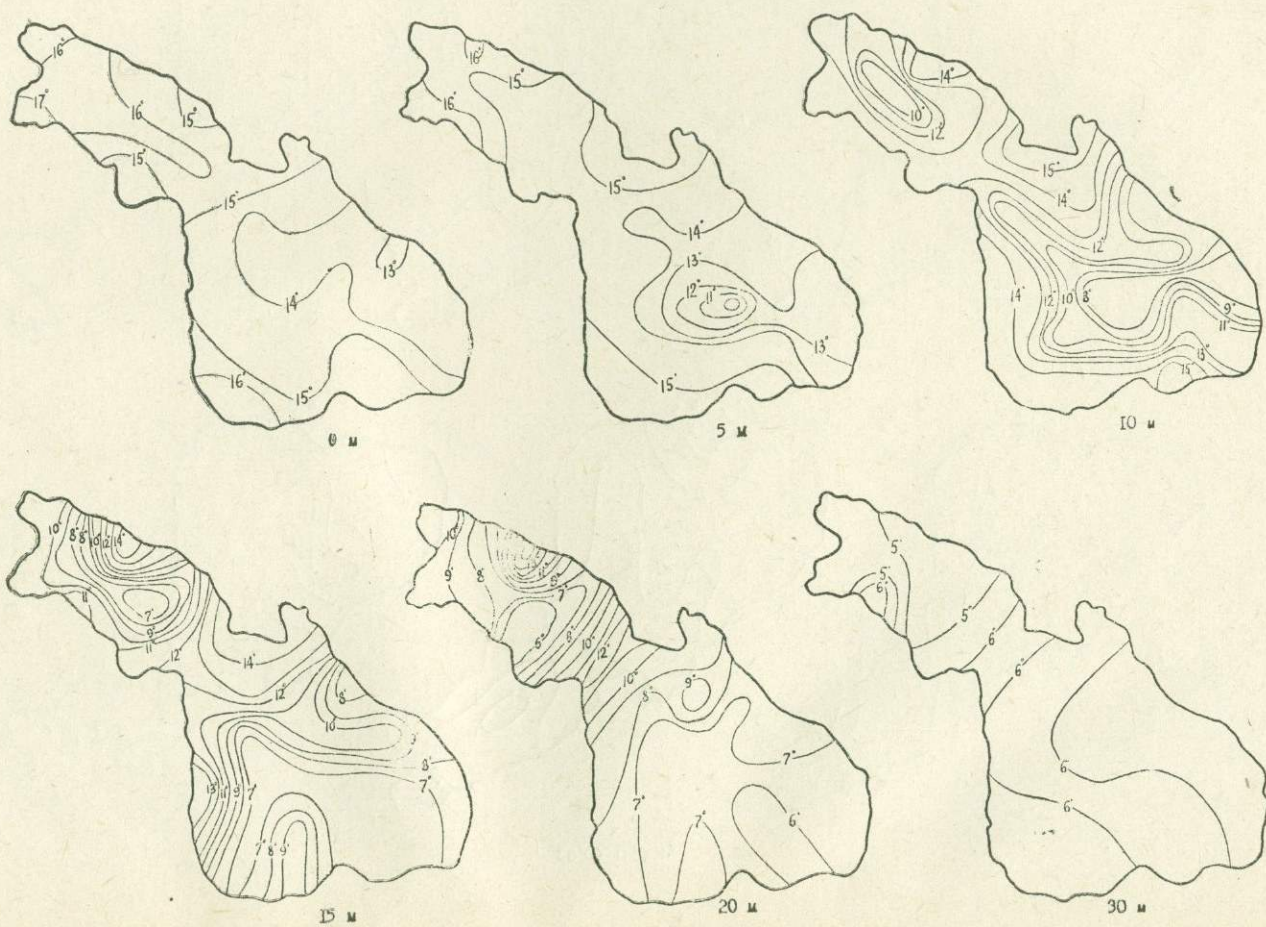


Рис. 2. Горизонтальное распределение температуры в оз. Севан на различных глубинах в 1975 г.

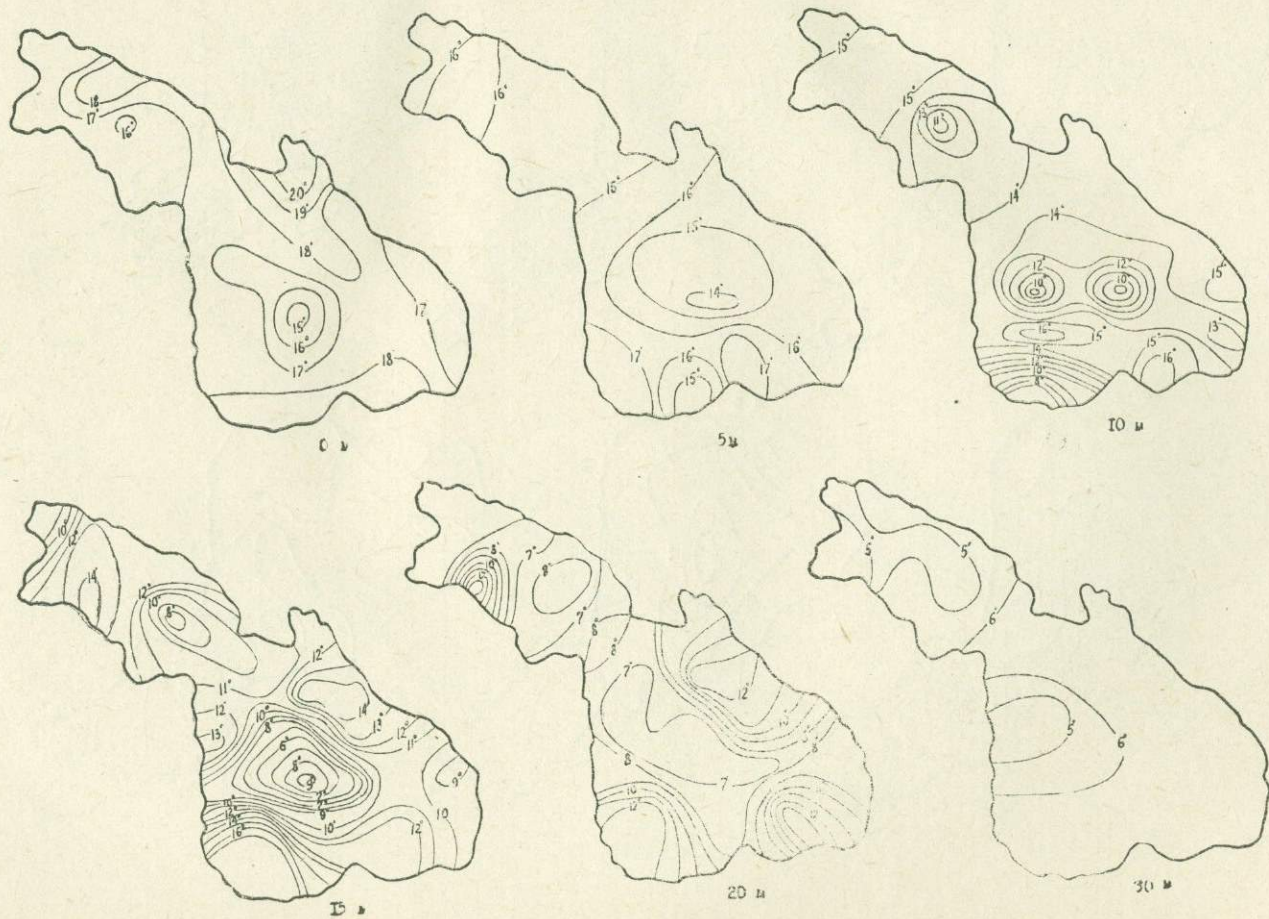
28.05.1975 г.



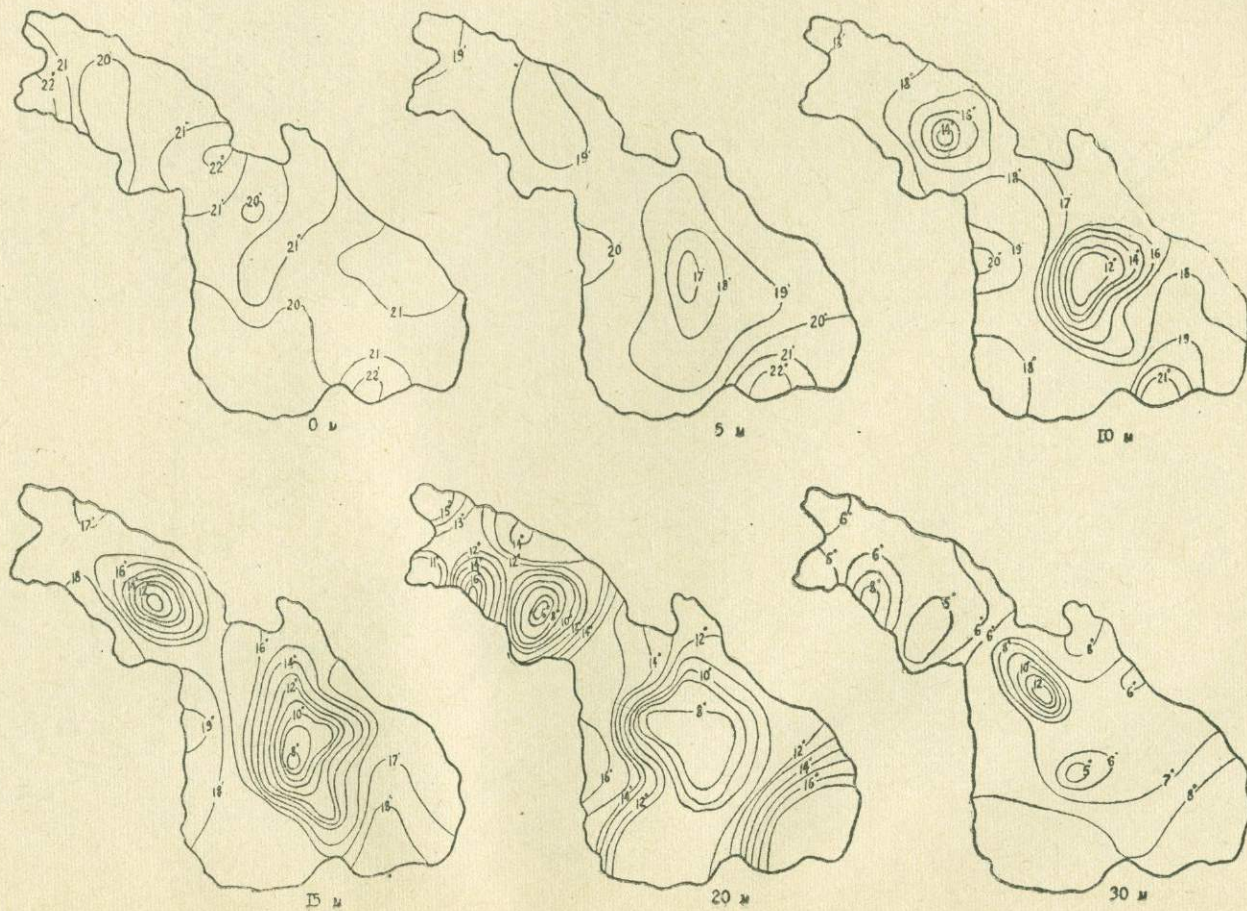
12.06.1975г.



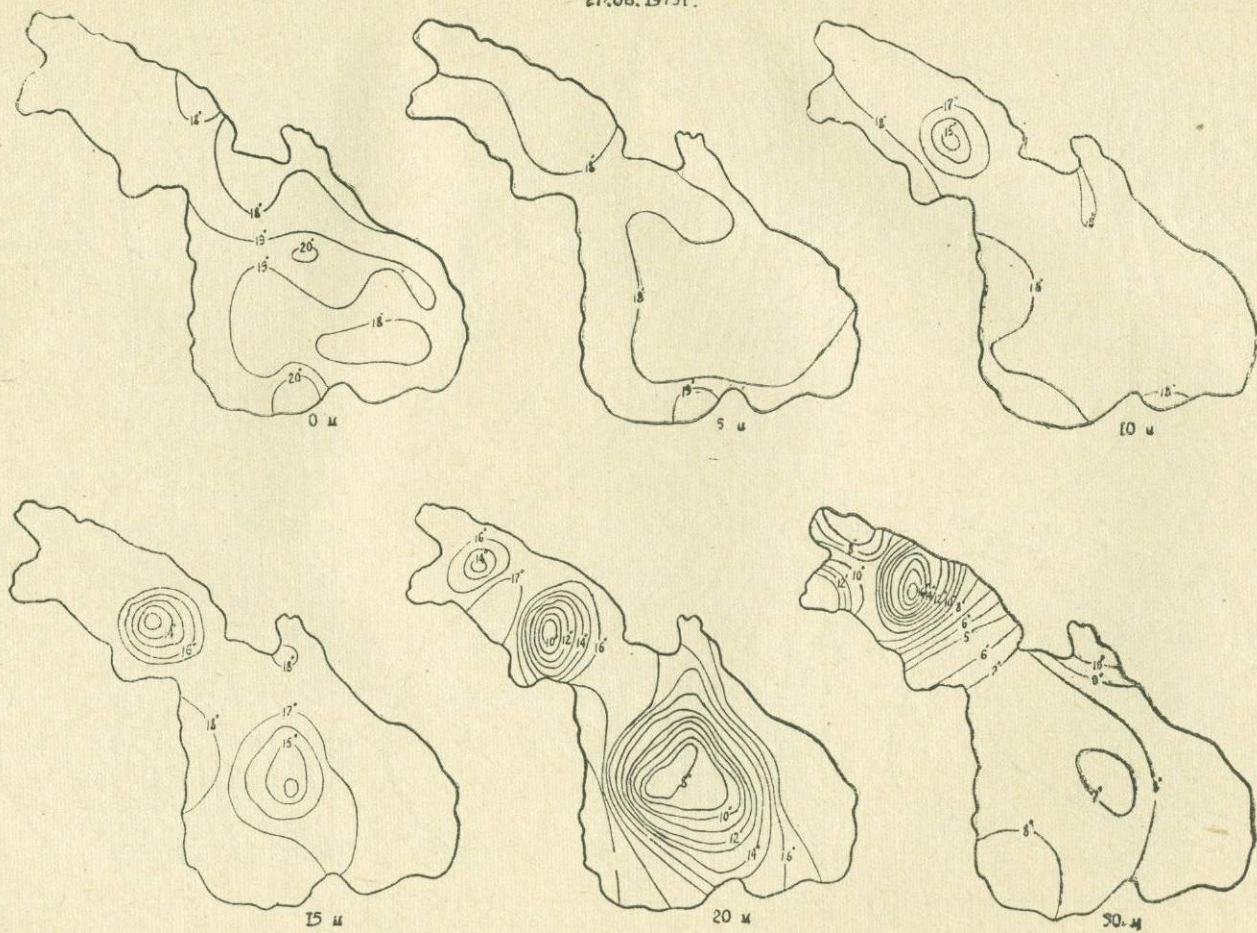
25.06.1975 г. F



26.07.1975г.



27.08.1975г.



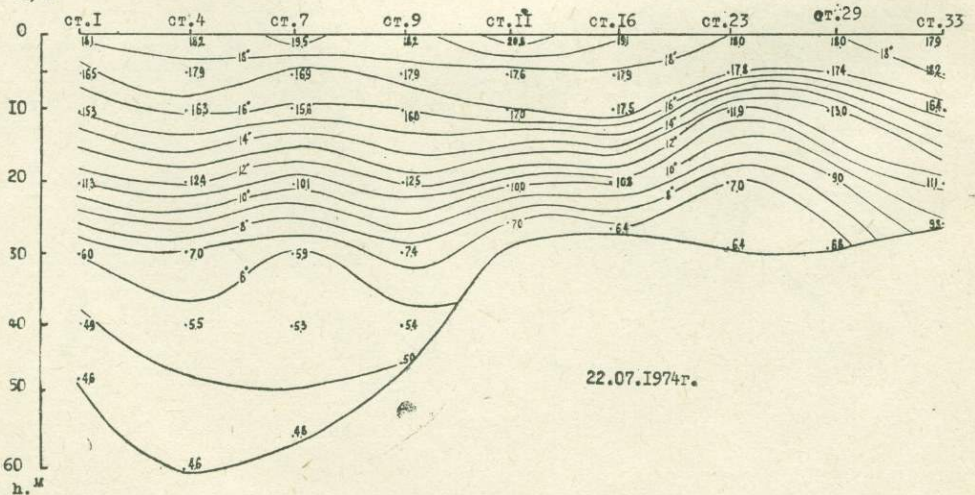
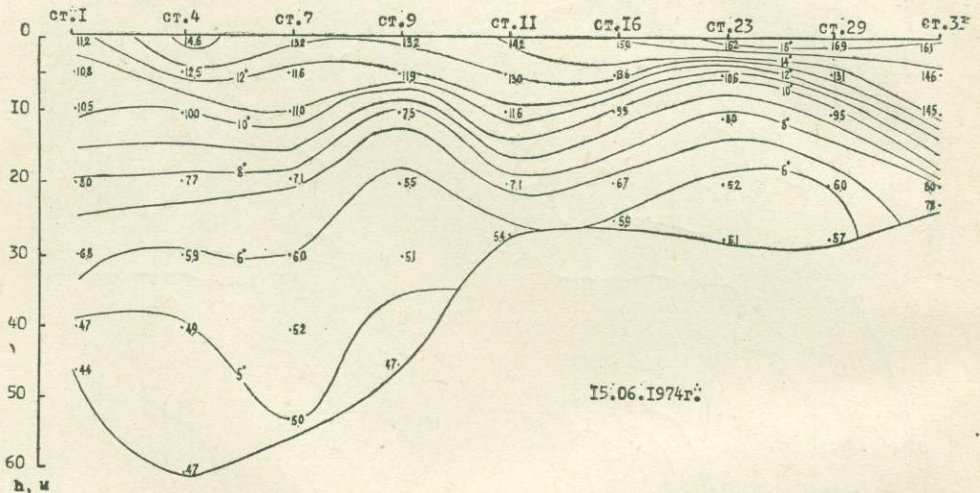
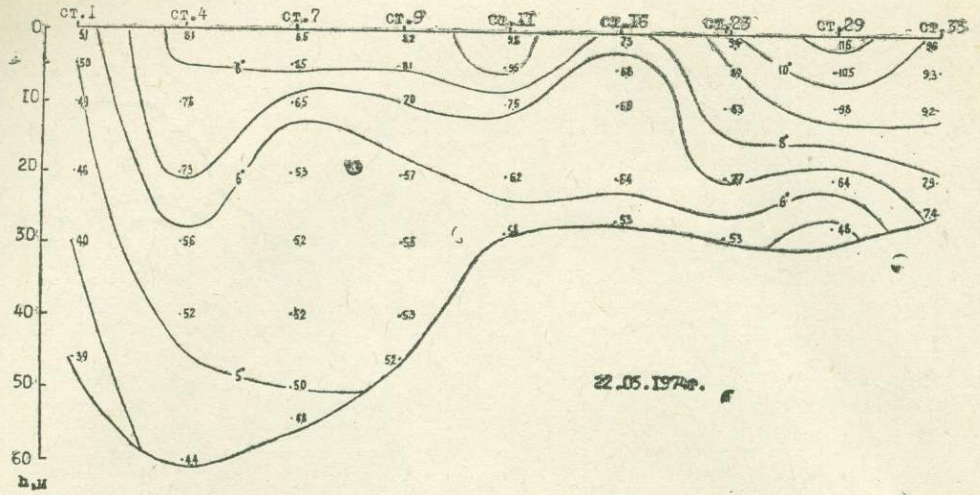


Рис. 3. Продольные температурные разрезы оз. Севан в 1974 г.

обширный район в центре акватории. Как видно из приведенных разрезов, а также из сведенных в табл. 1 данных, большая масса холодных вод поднимается к поверхности и со временем основание купола уменьшается. Анализ имеющихся данных показывает, что границы купола в мае-июне проходят приблизительно через станции 28, 22, 16, 18, 19, 25, 30, 33, 32. В дальнейшем, в сентябре-октябре, купол располагается примерно в пределах станций 23, 24, 28 и 29.

Таблица 1

Температура воды на различных глубинах
в районе купола в Большом Севане (1976 г.)

Глубины	10 м			15 м			20 м			25 м			
	Месяцы	VII	VIII	IX	VII	VIII	IX	VII	VIII	IX	VII	VIII	IX
Стан- ции	24	13,0	17,5	14,0	10,0	15,9	10,3	6,9	15,4	7,0	—	—	—
	25	14,7	—	17,5	13,9	9,6	17,5	9,4	6,0	14,4	6,6	6,6	—
	29	15,9	6,6	15,6	13,8	6,1	—	—	6,0	7,0	8,0	5,9	7,0

Существование температурного купола в оз. Севан впервые показал В. К. Давыдов (1934), который его возникновение объяснял бризовыми явлениями. Однако впоследствии М. М. Айнбунд (1959, 1961) непосредственными измерениями показал существование в Большом Севане и циклонических течений вдоль берега акватории, что, наряду с бризами, обуславливает возникновение температурного купола. Недавно на основании температурных данных теоретически было подтверждено существование циклонических течений (Торгомян, 1975 а, б). Дополнительным подтверждением существования круговых течений в Большом Севане, обуславливающих температурный купол в центральной части, явились наши немногочисленные данные по поверхностным течениям, полученные методом специальных почтовых карточек (Букин, 1974). Эти течения направлены с севера на юг по западному берегу, с запада на восток—по южному, с юго-востока на северо-запад по северо-восточному и с востока на запад по северной части Большого Севана.

Образование температурного купола в летние месяцы характерно для многих достаточно больших и глубоких водоемов (Хатчинсон, 1969). В ряде случаев в водоеме возникает два купола, как, например, в Ладожском озере (Тихомиров, 1968). В оз. Севан также возникает два купола. Более того, в отдельном Большом Севане образуется два купола, но такое положение неустойчиво и оно быстро устраняется. В основном в каждой части озера—в Малом и Большом Севане—остается по одному куполу. В акватории Большого Севана купол занимает значительную площадь (в июне—июле около 200 кв. км). В Малом Севане купол сохраняется до декабря, тогда как в Большом Севане он исчезает уже в октябре.

Максимальная температура на поверхности в июле и августе доходит до 22°.

Осенний период охлаждения. В августе, с достижением максимальной температуры толщи воды, в оз. Севан наступает гидрологическая осень, когда количество выделенного в атмосферу тепла за сутки превышает теплоприход. Как было уже сказано выше, за летние месяцы в озере развивается мощный изотермический эпилимнион с температурой около 14°, примерно на 6° выше, чем в Ладожском озере. В Большом Севане в октябре толщина эпилимниона достигает 25 м, а в Малом Севане—в ноябре-декабре 35 м. Осенью быстро-устре-

няются горизонтальные температурные градиенты и некоторая температурная разница сохраняется лишь в придонных слоях между районном купола и периферической зоной.

В Малом Севане осенняя гомотермия наступает при температуре около 5° в декабре, а в Большом Севане—при $11-12^{\circ}$ в октябре-ноябре. Сопоставление данных разных периодов (табл. 2) показывает, что в настоящее время осенняя гомотермия в Большом Севане наступает примерно на месяц раньше при температуре на $3-4^{\circ}$ выше по сравнению с допускоским периодом и с начальным периодом спуска. В Малом Севане понижение уровня не привело к большим изменениям в сроках наступления и температуре гомотермии.

Таблица 2

Температура и сроки наступления гомотермии в оз. Севан

Годы наблюдений	Малый Севан		Большой Севан	
	Температура	Срок	Температура	Срок
1938	—	—	7.0	15/XII
1952	5.6	30/XII	8.0	2/XII
1954	5.9	30/XII	9.0	1/XII
1955	6.2	10/XII	8.4	1/XII
1961	7.0	10/XII	10.5	20/XI
1962	7.0	20/XII	12.4	30/X
1963	6.0	10/XII	11.1	10/XI
1964	7.0	29/XI	10.9	10/XI
1965	6.5	29/XI	12.7	20/X
1974	5.2	21/XII	10.8	15/XI
1975	—	—	11.9	30/X
1976	—	—	11.5	5/XI

После устранения вертикальных температурных градиентов толща воды охлаждается гомотермально. Прибрежные районы охлаждаются быстрее, и позднее осенью возникает некоторый температурный горизонтальный градиент, обратный весеннему. (Разница температур воды центрального и прибрежного районов Большого Севана достигает $0,8^{\circ}$).

Спуск уровня оз. Севан привел к повышению осенней температуры придонных слоев водоема. Это обстоятельство имеет большое значение для гидробионтов оз. Севан, особенно в Большом Севане (табл. 3). В допускоской период температура воды в гипolimнионе в Большом Севане редко поднималась выше 8° , однако уже с 1965 г. в придонных слоях регистрируются температуры порядка 12° .

Период осеннего охлаждения в условиях оз. Севан заканчивается в первой половине января, когда повсюду наблюдается 4 -градусная температура.

Период зимнего охлаждения. Гидрологическая зима в настоящее время в оз. Севан наступает в первой половине января с переходом водных масс температуры наибольшей плотности. После осеннего перемешивания водные массы отдельных частей озера охлаждаются почти гомотермально. Температурные градиенты (как вертикальные, так и горизонтальные) незначительны. Благодаря большой разнице температур между поверхностью воды и атмосферой уменьшение теплозапаса озера интенсивнее всего протекает в январе-феврале (температурная разница иногда доходит до 20°). К концу января в послед-



Таблица 3

Средняя температура (Т) придонных слоев воды в центральной части Большого Севана в разные годы спуска уровня

Годы	М е с я ц ы									
	Июнь		Июль		Август		Сентябрь		Октябрь	
	Дата	Т	Дата	Т	Дата	Т	Дата	Т	Дата	Т
1950	1	5,0	—	—	3	6,5	1	7,1	3	5,0
1954	—	—	30	6,4	—	—	—	—	2	7,1
1955	30	6,2	30	6,7	—	—	3	7,6	2	7,9
1961	20	6,2	30	7,3	20	8,8	10	9,5	15	11,1
1964	20	5,6	30	7,0	20	8,4	10	11,5	10	12,3
1965	20	7,8	30	8,3	20	9,1	10	12,0	10	12,8
1974	13	6,0	25	7,3	14	8,4	6	8,8	4	12,4
1975	12	6,0	27	7,4	28	7,8	—	—	—	—

ние годы озеро стало часто покрываться сплошным льдом. В береговых районах толщина льда к этому времени составляет более 20 см.

До спуска уровня озеро покрывалось сплошным льдом в среднем раз в 15—20 лет. В период с 1947 по 1970 гг. в связи с резким сокращением объема водных масс (около 43% от первоначального допускowego объема) сплошные ледоставы наблюдались раз в 3—4 года. Начиная с 1971 г., сплошные ледоставы стали почти ежегодным явлением. С этого времени только один раз не замерзал центральный район Малого Севана (в 1977 г.).

При сплошном ледоставе толщина льда в центральных районах достигает 30—35 см.

Подо льдом развивается обратная температурная стратификация. В поверхностных слоях воды температура близка к нулю, а в придонных слоях она колеблется в пределах 1,2—2,3°.

Гидрологическая зима в оз. Севан длится до первых чисел марта с достижением минимальных температур толщи воды.

Все вышеизложенное позволяет делать следующие основные выводы.

Понижение уровня усилило влияние метеорологических условий на распределение температуры в озере по сравнению с допускowym периодом.

Спуск уровня больше всего сказался на температурном режиме сравнительно мелководного Большого Севана.

Глубина залегания температурного скачка осталась почти неизменной (максимум 30—35 м в Малом Севане).

Температурный купол в Большом Севане, в отличие от допускowego периода, в настоящее время исчезает почти на месяц раньше — в октябре.

Вследствие спуска уровня озера гомотермия в Большом Севане наступает на месяц раньше (в октябре—ноябре) при температуре 11—12° против 7—9° в допускowym периоде.

Температура придонных слоев воды центральной части Большого Севана осенью поднимается до 14°, в то время как до понижения уровня озера она не превышала 8—9°.

Понижение уровня озера привело к снижению температуры зимой в Малом Севане ниже 2°, в Большом Севане—ниже 1°.

Спуск уровня озера сделал почти ежегодным явлением сплошные ледоставы.

Приложение

Температура воды в отдельных районах оз. Севан по глубинам

	Глубины (м)	Р а й о н ы							
		Малый Севан		ст. 11	Большой Севан				
		Ц	Б		Ц	Б ₁	Б ₂	Б ₃	Б ₄
6—8 мая 1974 года	0	8,2			8,9	7,4	8,0	7,4	7,9
	5	3,7	4,0	4,6	5,0	5,5	6,1	5,2	6,5
	10	3,5	3,9	4,3	4,5	5,2	4,1	4,6	6,1
	15	3,3	3,8		4,4			4,5	5,2
	20	3,5	3,8	3,8	4,4			4,4	
	25		3,8					4,2	
	30	3,5			4,2				
	60	3,4							
	60	3,3							
22—29 мая 1974 года	0	7,8	7,4	9,8	10,6	7,6	8,1	10,5	9,5
	5	7,7	7,4	9,4	8,7	7,3	7,6	9,5	9,1
	10	6,9	7,2	7,4	8,2	6,7	6,9	9,5	9,3
	15	6,1	6,7	6,4	7,7	6,6		8,6	9,0
	20	5,9	5,5	6,1	7,0	6,4		7,7	
	25	5,5	5,2	5,9	6,0	6,3		6,3	
	30	5,3	5,2	5,8	5,7			5,8	
	40	5,2							
	60	4,6							
	60	4,4							
11—15 июня 1974 года	0	12,6	14,0	14,2	15,6	15,3	14,7	15,2	16,6
	5	11,8	12,4	12,9	13,7	14,5	14,6	14,6	14,5
	10	10,3	11,2	11,6	10,8	12,5	14,4	12,4	13,3
	15	8,3	10,0	8,5	7,8	11,1		10,0	12,3
	20	7,4	7,7	7,1	6,5	7,1		8,3	
	25	6,6	6,3	6,7	6,0	6,5		7,0	
	30	5,8	5,3	5,3	5,7				
	40	4,9							
	60	4,6							
	60	4,4							
24—28 июня 1974 года	0	17,3	17,2	18,4	15,9	18,0	17,4	18,5	
	5	16,2	16,9	16,4	14,0	17,2	16,7	18,4	
	10	14,6	16,0	13,9	10,8	14,7	16,4	17,8	
	15	11,3	12,1	11,4	9,2			10,3	
	20	8,5	9,9	7,2	7,8			9,1	
	25	6,6	7,4	6,1	6,6			7,6	
	30	5,9	6,0	5,8	6,5				
	40	5,1							
	60	4,7							
	60	4,6							

Примечание: МЦ—район станций 1, 3, 4, 5, 6, 7, 9;

МБ—станции 2, 8, 10;

Ц—район станций 16, 17, 18, 19, 22, 23, 24, 25, 28, 29, 30, 32, 33;

Б₁—станции 12, 13, 14, 15;Б₂—станции 20, 26;Б₃—станции 21, 27, 31;Б₄—станции 34, 35, 36.

Приложение (продолжение)

	Глубины (м)	Р а й о н ы								
		Малый Севан		ст. 11	Большой Севан					
		Ц	Б		Ц ₁	Ц ₂	Б ₁	Б ₂	Б ₃	Б ₄
23—29 июля 1974 года	0	19,1	18,7	20,8	18,0	17,7	18,4	19,0	17,2	17,5
	5	17,4	17,5	17,5	17,5	17,3	18,4	18,7	17,3	18,0
	10	16,2	16,7	17,0	15,1	13,3	17,6	18,5	17,1	17,0
	15	13,9	16,2	15,7	11,6	11,0	16,7		17,1	15,8
	20	11,4	12,5	9,9	9,6	8,4	15,4		15,7	
	25	7,9	7,5	6,9	7,7	7,5	12,1		13,1	
	30	6,5	5,7		6,7	6,6			7,1	
	40	5,3								
	50	4,7								
60	4,7									
12—16 авг. 1974 года	0	19,8	20,0	20,2	17,2	18,1	19,9	19,2	19,1	19,8
	5	17,6	18,0	18,0	15,8	17,1	18,4	18,8	17,3	18,3
	10	16,4	17,6	17,1	15,0	16,3	17,7	18,3	17,2	17,7
	15	15,2	17,2	16,9	12,7	11,0	15,9		18,0	17,7
	20	12,8	13,0	15,3	10,7	8,8	12,8		16,1	
	25	8,5	7,9	11,2	8,2	7,3	9,9		15,8	
	30	6,6	5,9	9,0	7,6	7,2			10,7	
	40	5,4								
	50	5,0								
60	4,4									
3—9 сент. 1974 года	0	16,1	16,1	16,1	15,3	13,6	15,6	16,0	15,7	15,5
	5	16,1	16,3		14,9	13,6	15,6	15,7	15,8	15,5
	10	16,0	16,3	16,1	14,4	12,6	15,5	15,9	15,9	15,3
	15	15,9	16,3	16,1	12,4	9,8	14,9		16,0	15,2
	20	15,1	16,3	16,0	10,7	10,0	14,9		15,5	
	25	12,1	12,7	11,9	8,5	9,2	14,5		13,6	
	30	8,4	7,2	8,2	9,4	8,1			9,2	
	40	5,8								
	50	5,6								
60	4,9									
2—5 окт. 1974 года	0	15,1	15,3	15,9	15,0	14,8	15,4	15,1	14,9	15,0
	5	14,8	14,8	14,6	14,7	14,2	15,0	15,1	14,7	14,9
	10	14,4	14,7	14,6	14,6	14,2	15,1	11,7	14,6	14,7
	15	14,1	14,6		14,6	13,5	14,5		14,5	14,7
	20	13,6	14,5	13,9	14,3	11,8	14,0		14,4	
	25	12,9	14,8	12,5	13,1	8,6	13,9		14,2	
	30	9,2	10,9	8,5	12,5	10,6				
	40	6,4								
	50	5,2								
60	5,0									

Примечание: Ц₁—станции 16, 17, 18, 19, 22, 32, 33;Ц₂—станции 23, 24, 25, 28, 29, 30.Ц₃—станции 16, 17, 18, 19, 22, 25, 30, 32, 33;Ц₄—станции 23, 24, 28, 29.

Приложение (продолжение)

	Глубины (м)	Р а й о н ы							
		Малый Севан		ст. 11	Большой Севан				
		Ц	Б		Ц	Б ₁	Б ₂	Б ₃	Б ₄
11—15 ноября 1974 года	0	10,6	10,7	10,9	10,8	10,6		10,9	10,5
	5		10,7	11,0	10,9	10,7		11,0	10,5
	10	10,6	10,7	10,9	10,9	10,5		11,0	10,5
	15	10,5	10,6	10,8	10,8	10,2		10,8	10,5
	20	10,6	10,3	10,8	10,8	10,1		10,7	
	25	10,5	8,3		10,6	10,0		10,7	
	30	9,4	8,3	10,2	10,6			10,6	
	40	5,7							
	50	5,5							
60	4,8								
21 дек. 1974 года	0	5,3	5,4	4,8	5,4	5,1	4,6	5,4	
	5	5,4	5,5	5,2	5,4	5,6	4,6	5,5	
	10	5,4	5,5	5,6	5,4	5,4		5,5	
	15		5,4						
	20	5,3	5,3	5,0	5,4			5,5	
	25			4,3	5,6				
	30	5,3	5,3		3,4			5,6	
	40								
	50	5,2							
60	5,0								
12—15 мая 1975 года	0	6,2	7,1	6,9	7,3	7,7	7,9	8,9	8,3
	5	5,5	6,9	6,6	6,4	6,5	6,8	7,9	7,3
	10	5,0	5,5	6,6	6,2	6,4	6,9	7,0	6,8
	15		4,9	6,5	6,2	6,2		6,9	6,3
	20	4,7	4,6	6,4	6,1	6,1		6,7	
	25			5,0	6,0	6,0		5,5	
	30	4,5	4,5	4,1	5,7			5,5	
	50	4,1							
	60	4,0							
26—30 мая 1975 года	0	10,4	11,2	11,1	12,4	12,5	12,3	12,7	12,8
	5	9,0	10,2	10,5	12,0	12,1	11,9	11,9	11,9
	10	7,9	8,5	9,4	9,7	11,4	10,5	10,3	10,6
	15	6,4	6,1		7,4	10,6		8,8	8,8
	20	5,7	6,6	5,7	6,3	10,2		7,0	
	25	5,1	4,5	5,0	5,1	8,5		6,0	
	30	4,8	3,7		4,9				
	40	4,4							
	50	4,2							
60	4,0								
9—13 июня 1975 года	0	16,2	15,4	16,0	14,3	14,9	15,8	14,0	14,3
	5	15,1	15,0	15,6	13,5	14,6	15,4	14,1	13,5
	10	11,6	13,3	14,9	10,6	13,1	14,8	11,9	9,5
	15	9,3	9,2	14,0	8,3	12,0		10,8	7,0
	20	8,5	6,9	12,3	6,6	8,5		7,8	
	25	6,0	5,7		5,9	6,3		6,2	
	30	5,3	4,8	6,5	6,1			6,4	
	40	4,6							
	50	4,5							
60	4,1								

Приложение (продолжение)

	Глубины (м)	Р а й о н ы							
		Малый Севан		ст. II	Большой Севан				
		МЦ	МБ		Ц	Б ₁	Б ₂	Б ₃	
11—14 ноября 1975 года	0	9,2	9,3	9,1	9,3	9,2	8,7	9,3	
	5	9,2	9,4	9,3	9,5	9,3	8,4		
	10	9,0	9,4	9,3	9,4	9,2		9,5	
	15	8,8	9,4	9,2	9,5				
	20	8,8	9,2	9,2	9,3			9,5	
	25	8,5	8,9	9,2	9,4			9,5	
	30	7,6	7,9		9,3				
	40	6,3							
	50	4,3							
	60	4,2							

ЛИТЕРАТУРА

- Айнбунд М. М. Некоторые вопросы термики оз. Севан. Труды III Всесоюзного гидрологического съезда. Т. IV, Л., ГИМИЗ, 1959, с. 244—251.
- Айнбунд М. М. К вопросу о термическом режиме озера Севан. В кн.: «Результаты комплексного исследования по Севанской проблеме». Ереван, Изд. АН Арм. ССР, 1961, с. 324—335.
- Айнбунд М. М. Составляющие теплового баланса и термический режим оз. Севан. Л., 1964.
- Букин В. М. Специальные почтовые карточки для сбора информации о поверхностных течениях в водоемах. «Метеорология и гидрология», № 2, 1974, с. 82—85.
- Давыдов В. К. Термика озера Севан. Материалы по исслед. оз. Севан и его бассейна, ч. II, вып. 1, 1934.
- Зайков Б. Д. Очерки по озероведению. Л., ГИМИЗ, 1955.
- Киреев И. А. Гидрографические работы на озере Севан. Материалы по исслед. оз. Севан и его бассейна. Л., 1933.
- Марков Е. С. Озеро Гокча. С.—П., 1911.
- Маркосян А. Г. Об изменениях в термическом и кислородном режиме озера Севан и о влиянии этих изменений на некоторые биологические процессы. Биол. журн. Армении, т. XXIII, № 11, 1970, с. 104—111.
- Россолимо Л. Л. Очерки по географии внутренних вод СССР, М., Учпедгиз, 1953.
- Россолимо Л. Л. Температурный режим озера Байкал. Труды Байкальск. лимнол. станции, т. XVI, 1957.
- Тихомиров А. И. Температурный режим и запасы тепла Ладожского озера. В кн.: «Тепловой режим Ладожского озера». Л., Изд. ЛГУ, 1968, с. 145—217.
- Тихомиров А. И. Температура воды, теплозапасы, тепловой баланс и термический режим Онежского озера. В кн.: «Тепловой режим Онежского озера». Л., «Наука», 1973, с. 202—323.
- Торгомян Г. М. Течения озера Севан. Изв. АН Арм. ССР, сер. техн. наук, т. XXVIII, № 3, 1975, с. 45—50, а.
- Торгомян Г. М. Численное моделирование течений во внутренних водоемах (на примере оз. Севан). Автореф. канд. дисс., М., 1975, б.
- Хатчинсон Д. Лимнология. М., «Прогресс», 1969.
- Фортунатов М. А. и Иняевский А. Н. К вопросу о вертикальном распределении температуры в Севанском озере. «Научные известия», № 2, 3, 1927, с. 1—25.
- Материалы наблюдений на озере Севан. Дополнение к гидрологическому ежегоднику, т. 3, вып. 5, 1961—1965 гг., Тбилиси, 1972.
- Кроме указанных работ использованы также неопубликованные материалы Севанской гидробиологической станции.

М. Г. Гёзаян, Л. И. Хорлашко

О кислородном режиме озера Севан (по данным 1974—1976 гг.)

В условиях стабилизации уровня оз. Севан после его спуска на 18,5 м изучение кислородного режима озера приобретает первостепенное значение. Подобные исследования помогут выявить закономерности процесса эвтрофикации, который наблюдается уже более 10 лет (Легович, 1968; Мешкова, 1976).

Кислородный режим озера Севан изучался рядом исследователей (Лятти, 1932 а, б; Владимирова, 1947; Слободчиков, 1955; Гамбарян, 1968; Маркосян, 1970). Были выявлены общие характерные для озера черты кислородного режима и ряд изменений, происшедших вследствие понижения уровня.

Однако до сих пор нет подробных данных по кислородному режиму озера, и мы ставили своей целью более детально исследовать распределение кислорода в водных массах в связи со спуском его уровня.

Методика. Определения содержания кислорода в воде озера проводились, как правило, на 36 станциях (распределение их см. в Приложении). Пробы воды для определений кислорода в 1976 г. брались только на постоянных станциях—2, 4, 9, 18, 22 и 30. Содержание кислорода определялось по Винклеру, пробы брались с глубин 0, 5, 10, 20, 30 м и из придонных слоев.

Результаты и обсуждение. Анализ данных по среднему содержанию кислорода (табл. 1) показывает, что водные массы в течение всего года богаты кислородом и только в летне-осенние месяцы его содержание существенно уменьшается, достигая минимума в Большом Севане в августе-сентябре—5,2—5,8 мг/л и в Малом Севане в октябре—4,6—5,8 мг/л. Важно отметить, что по данным Слободчикова Б. Я. (1955), в 1947 году минимум концентрации кислорода наблюдался в ноябре. В течение зимних месяцев и ранней весной водные массы обогащаются кислородом, содержание которого достигает максимума в апреле—мае (около 11 мг/л). Приведенные в табл. 1 данные показывают, что после освобождения озера от льда еще некоторое время вода остается ненасыщенной кислородом (в 1975 г. в центральном районе Малого Севана концентрация кислорода в апреле была меньше, чем в мае), хотя сразу после вскрытия озера имеет место интенсивное перемешивание водных масс, способствующее быстрому увеличению его содержания в воде. Это говорит о том, что имеет место интенсивное потребление кислорода, особенно в глубинных слоях. Такое положение является обычным для замерзающих водоемов (Мосевич, 1961).

Как видно из табл. 1, концентрация свободно растворенного кислорода по средним данным в оз. Севан изменяется в довольно широких пределах (в прибрежной зоне—6,23—11,08 мг/л, а в центральных частях—4,56—11,60 мг/л).

Приведенные данные говорят также о том, что в период с августа по ноябрь 1975 г. толща воды была менее насыщенной молекулярным кислородом; следовательно, дефицит кислорода в ней больше по сравнению с тем же периодом 1974 г.

Среднее (по объему) содержание кислорода в толще воды оз. Севан

Таблица 1

Годы	Содержание	Районы	Месяц	апр.	май	июнь	июль	авг.	сент.	октябрь	ноябрь	дек.	
			Число		6—8 23—29	11—15 24—28	22—26	12—16	3—7	2—5	11—15 27—29	21—24	
1974	Абсолют., мг/л	БМ			10,59 10,12	9,22 8,28	8,37	7,90	8,13	7,54	7,26	8,34	
		ЦМ			10,49 9,57	9,26 8,42	7,55	6,95	7,14	5,76	6,41 5,98	7,10	
		ББ			10,32 9,41	8,47 7,41	7,82	7,83	8,17	7,19	8,03 8,19	9,39	
		ЦБ			10,37 9,62	8,37 7,94	7,11	6,96	5,76	6,20	7,41 8,31	9,37	
	Относит., %	БМ			101,2 104,3	102,3 97,9	102,4	98,6	100,9	90,8	83,9	83,3	
		ЦМ			100,5 99,0	96,5 91,0	83,5	80,1	82,2	66,2	70,1 62,6	70,6	
		ББ			101,6 99,3	95,1 88,8	99,2	100,9	100,8	86,6	89,6 87,8	93,5	
		ЦБ			101,6 101,7	91,6 88,5	85,6	86,8	68,4	73,3	82,7 90,5	93,5	
1975	Абсолют., мг/л		Число	14,29	12—14 26—30	9—13 23—27	22—29	25—29		2—8 20—24	11 24—28		
		БМ				10,86	9,72 8,91	7,95	6,80		6,45 7,42	8,72	
		ЦМ		10,14	11,06	10,34	9,71 8,92	7,98	5,92		4,56 6,20	6,89	7,48
		ББ		11,08	10,23	9,75	8,51 8,30	6,69	6,55		6,23 7,04	10,07	
	ЦБ		10,89	10,20	9,61	8,66 8,20	6,44	5,20		5,46 6,85	9,67		
	Отно- сит., %	БМ				112,8	109,4 100,5	99,7	85,8		71,9 81,6	91,1	
		ЦМ		93,4	108,5	104,5	100,4 94,4	89,5	69,7		69,2 68,5	65,2	76,1
		ББ		109,7	104,4	107,4	95,4 103,0	86,1	85,0		74,0 79,8	105,7	
ЦБ			106,6	105,6	103,2	95,4 93,1	80,0	68,2		62,4 76,8	102,6		

Примечание: 1. Буквы обозначают: БМ и ЦМ—прибрежный и центральный районы Малого Севана, ББ и ЦБ прибрежный и центральный районы Большого Севана; 2. Прибрежными в Малом Севане взяты станции 2, 8, 10; а в Большом Севане—12, 13, 14, 15, 20, 21, 26, 27, 31, 34, 35, 36; 3. Станция 11 не учтена; 4. Пробы в Малом Севане взяты 14 апреля, а в Большом Севане 29 апреля 1975 г.

Данные по содержанию кислорода в воде на различных глубинах озера (табл. 2 и 3) свидетельствуют о том, что в течение летних месяцев в придонных слоях водные массы Малого Севана содержат больше кислорода по сравнению с Большим Севаном. Это частично обусловлено более высокой температурой этих слоев в Большом Севане. На глубине 30 м в центральном районе Малого Севана в июле 1974 г. было $6,5^{\circ}$, в августе— $6,6^{\circ}$, а в центральном районе Большого Севана соответственно— $6,9^{\circ}$ и $8,3^{\circ}$. Кроме того, с верхнего 20—25-метрового слоя воды, где сосредоточена большая часть фито- и зоопланктона (по данным А. С. Парпарова и А. А. Никогосян, см. соответствующие статьи в настоящем сборнике), в Большом Севане оседает почти такое же количество неокисленных веществ на единицу площади, какое в Малом Севане. При окислении на пути оседания эти вещества в Малом Севане потребляют кислород 30—40-метровой толщи воды, а в Большом— всего 5—10-метрового слоя, где при этом меньше кислорода вследствие высокой температуры.

Анализ данных табл. 2 и 3 показывает, что водные массы придонных слоев как центральных, так и прибрежных районов озера в 1975 г. в период август—октябрь содержали меньше кислорода, чем в 1974 г. Об этом говорят также данные по колебаниям концентрации свободно растворенного кислорода (табл. 4). Эти данные одновременно показывают, что в придонных слоях воды содержание молекулярного кислорода с 10—11 мг/л (в апреле-мае) уменьшается до незначительных величин—ниже 0,2 мг/л (в августе и в осенние месяцы). В октябре 1976 г. в придонных слоях Большого Севана кислород полностью отсутствовал. Все это является свидетельством прогрессирующего ухудшения кислородного режима озера в последние годы.

Отметим, что раньше в придонных слоях не наблюдался такой дефицит кислорода, особенно в Большом Севане. По данным Лятти С. Б. (1932 а, б), Слободчикова Б. Я. (1955), Гамбаряна М. Е. (1968) и Маркосяна А. Г. (1970) минимальное количество кислорода в Большом Севане не опускалось ниже 2—3 мг/л. В верхних слоях воды высокая концентрация кислорода в период с июня по октябрь в основном обусловлена бурным развитием фитопланктона, «цветением». Это явление было более выражено в 1975 г. Гамбарян М. Е. (1968) отмечал, что в начале 60-х годов процессы фотосинтеза не играли особой роли в пополнении запасов свободно растворенного кислорода, мотивируя это тем, что количество кислорода в толще воды в летне-осенний период уменьшается. Однако Легович Н. А. (1968) уже указывает на важную роль «цветения» в обогащении водных масс Севана молекулярным кислородом. Данные табл. 5 и 6 свидетельствуют о том, что пересыщение водных масс молекулярным кислородом в верхних слоях (0—10 м и глубже) продолжается с весны до сентября (в Малом Севане даже до октября—в 1974 г.).

Интересно, что как в центральных частях, так и в прибрежных районах озера концентрация кислорода в июне—октябре с поверхности ко дну не убывает монотонно. Иногда, как показывают кривые вертикального распределения кислорода в толще воды (рис. 1—4), на поверхности оказывается несколько меньше кислорода, чем на глубине. Такая картина является довольно распространенной (Хатчинсон, 1968), что связано со многими причинами. Одной из них может являться то, что слой температурного скачка хорошо изолирует эпилимнион от гиполимниона. В металимнионе резко возрастает вязкость воды ко дну (Dussart, 1966). Это, с одной стороны, создает благоприятные условия для накопления непосредственно над металимнионом окисляющих веществ, а с другой—в условиях высокой прозрачности воды озера (достигающей в октябре до 13 м) в верхних

Среднее содержание кислорода в воде в Малом Севане в 1974 г. (мг/л)

Таблица 2

Районы	Глубины (м)	Месяц Число	май		июнь		июль	авг.	сент.	окт.	ноябрь		дек.
			6-8	28-29	11-12	24-26	22-24	12-13	3-4	2-3	11-12	29	21-22
			Б	0	10,72	10,11	8,95	8,30	8,42	8,81	8,15	8,33	8,36
	5	10,70	10,14	9,17	8,21	8,84	9,02	8,92	7,99	8,30		8,58	
	10	10,64	10,09	9,30	8,53	8,74	8,84	8,84	8,15	8,27		8,43	
	20	10,53	10,19	9,41	8,38	8,12	7,36	8,35	7,89	7,47		8,02	
	30	10,47	9,99	8,92	7,80	7,82	6,00	5,80	5,11	3,70		8,58	
Ц	0	10,61	9,72	9,33	8,30	8,35	8,87	8,46	8,22	8,33	8,29	9,26	
	5	10,53	9,93	9,47	8,42	8,44	9,05	8,78	8,39	8,31	8,44	8,18	
	10	10,61	9,74	9,62	8,63	8,46	8,28	8,66	8,05	8,19	8,33	8,07	
	20	10,52	9,65	9,37	8,77	7,37	7,59	8,48	7,51	8,21	7,13	7,93	
	30	10,47	9,74	9,39	8,68	7,83	7,24	7,14	6,13	6,89	6,06	7,94	
	60	10,47	9,11	8,80	7,80	6,38	4,48	4,73	1,69	2,73	2,75	4,44	

Среднее содержание кислорода в воде в Малом Севане в 1975 г. (мг/л)

Районы	Глубины (м)	Месяц Число	апр.	май		июнь		июль	авг.	октябрь		ноябрь	
			14	12	26-28	9-10	23-25	22-24	25-26	2-3	20-21	11	24
			Б	0			10,94	9,21	8,58	9,74	8,21	6,90	8,14
	5			11,14	9,17	8,60	9,32	8,22	6,75	7,93		9,00	
	10			11,37	9,56	8,61	8,08	7,34	6,78	7,84		9,04	
	20			10,62	10,19	9,33	7,08	6,10	6,70	7,79		8,99	
	30			10,23	9,82	9,03	7,28	5,25	4,94	5,07		6,12	
Ц	0		10,2	11,80	11,01	9,19	8,60	10,40	7,89	6,96	8,67	8,86	9,05
	5		10,17	11,52	11,18	9,33	9,63	10,16	7,85	6,95	8,41	8,17	9,03
	10		10,11	11,42	11,18	10,18	8,89	7,72	7,32	6,89	8,26	8,39	8,91
	20		10,03	10,85	10,68	10,47	9,61	7,66	6,62	6,63	8,49	7,08	8,81
	30		10,08	10,68	10,37	9,98	9,59	8,91	6,82	4,66	6,25	8,27	7,98
	60		10,36	11,24	9,29	8,84	7,72	6,02	2,59	0,71	2,47	3,41	4,45

Примечание: 1. В прибрежном районе глубина 30 м условно обозначает придонные глубины 27—32 м; 2. В центральном районе глубина 60 м условно обозначает придонные глубины 45—60 м. 3. Буквы обозначают: Б — прибрежный и Ц — центральный районы.

Таблица 3

Среднее содержание кислорода в воде в Большом Севане в 1974 г. (мг/л)

Районы	Глубины	Месяц	май		июнь		июль	авг.	сент.	окт.	ноябрь		дек.
		Число	6—8	23—25	12—15	26—28	21—26	13—16	5—7	3—5	12—15	27—28	22—24
Б	0		10,43	9,60	8,58	7,87	8,13	9,68	8,42	7,67	8,18	8,43	9,53
	5		10,49	9,61	8,62	8,10	8,10	9,89	8,71	7,78	7,98	8,41	9,56
	10		10,44	9,72	9,77	8,06	8,25	9,21	8,49	7,61	8,18	8,27	9,58
	20		10,18	9,36	8,57	7,12	8,42	7,76	8,41	6,96	7,96	8,00	9,30
	30		10,19	8,73	7,62	6,08	5,57	3,00	6,56	6,22	7,95	8,11	9,07
Ц	0		10,23	9,60	8,60	7,91	8,19	10,03	8,48	7,55	8,24	8,44	9,40
	5		10,41	9,78	8,74	8,16	8,20	9,81	8,25	7,66	7,77	8,47	9,30
	10		10,57	9,75	8,85	8,57	8,45	8,95	7,72	7,43	7,61	8,34	9,48
	20		10,38	9,66	8,33	7,65	6,66	5,06	3,88	5,63	7,54	8,26	9,31
	30		10,11	9,21	7,28	7,37	4,26	3,41	2,75	3,36	6,08	8,15	9,41

Среднее содержание кислорода в воде в Большом Севане в 1975 г. (мг/л)

Районы	Глубины (м)	Месяц	апр.	май		июнь		июль	авг.	октябрь		ноябрь
		Число	29	14	28—30	11—13	25—27	24—29	27—29	6—8	23—24	26—28
Б	0		11,27	10,72	10,14	8,82	7,78	9,89	9,49	6,61	7,31	10,26
	5		11,33	10,82	10,21	8,78	8,95	9,73	9,17	6,70	7,37	10,06
	10		11,0	10,43	10,41	8,95	9,08	7,78	7,75	6,89	7,23	9,90
	20		11,10	9,88	9,67	8,43	8,21	5,12	6,40	6,01	6,77	
	30		10,55	9,84	8,28	7,61	6,45	3,55	0,95	5,07	6,85	
Ц	0		11,13	10,21	10,18	8,99	8,74	10,12	8,86	6,63	7,25	9,81
	5		11,21	10,31	10,18	8,95	8,93	9,16	8,30	6,33	7,16	9,76
	10		11,21	10,46	10,57	9,27	9,04	7,21	7,74	6,36	7,12	9,62
	20		10,78	10,12	9,12	8,42	7,64	4,78	3,07	4,85	6,71	9,63
	30		10,21	9,89	8,28	7,73	7,08	4,03	0,79	3,88	6,20	9,63

Примечание: Глубина 30 м условно обозначает придонные слои 25—30 м.

Таблица 4

Колебания содержания кислорода в водных массах оз. Севан (мг/л)

Годы	М-цы	Даты	Малый Севан		Большой Севан	
			П	Д	П	Д
1974	V	6—8	10,23—10,80	10,38—10,58	10,03—10,81	9,80—10,25
		23—29	9,45—10,26	8,52—9,42	9,34—9,96	8,12—9,61
	VI	11—15	8,67—9,80	8,39—9,41	8,38—8,98	6,36—7,94
		24—28	7,90—9,16	7,04—8,75	7,80—8,45	5,90—7,88
	VII	22—26	7,97—8,72	4,88—8,35	7,67—8,46	3,53—7,36
	VIII	12—16	8,37—9,85	3,34—5,43	8,56—10,98	2,64—6,02
	IX	3—7	7,66—9,55	1,76—6,72	6,79—9,74	1,51—8,13
	X	2—5	7,47—8,82	0,32—3,92	7,22—8,45	0,13—8,23
	XI	11—15	8,19—8,44	0,40—4,85	7,37—8,75	0,50—8,19
		27—29	8,26—8,62	0,42—6,16	7,84—8,73	7,88—8,32
	XII	21—24	7,92—9,62	0,86—8,00	9,23—9,85	9,07—9,55
	1975	IV	29			10,86—11,77
V		12—14	11,44—11,82	11,23—11,24	10,21—10,82	9,84—9,89
		26—30	10,67—11,44	8,32—9,96	9,56—10,82	7,42—9,29
VI		9—13	8,93—9,93	8,34—8,99	8,46—9,45	6,31—8,75
		23—27	8,46—8,88	7,18—8,49	8,21—9,56	5,40—8,12
VII		22—29	7,95—12,17	4,85—8,76	6,77—12,37	3,02—5,17
VIII		25—29	7,45—9,13	0,32—5,23	7,15—11,85	0,25—2,40
X		2—8	6,48—7,22	0,12—1,90	6,00—7,11	0,19—5,98
		20—24	7,51—9,80	0,30—8,50	6,41—8,08	3,74—7,32
XI		11	8,00—9,24	2,85—2,85		
		24—28	8,73—9,43	0,32—0,53	9,52—10,48	9,57—9,72

Примечание: П—поверхностный (0—5 м) и Д—придонный (25—30 м в Большом Севане и 45—60 м в Малом Севане) слой воды.

слоях гипolimнина имеет место довольно интенсивный фотосинтез фитопланктона (см. в настоящем сборнике статью А. С. Парпарова).

Качественно картину развития кислородного дефицита можно проследить, рассмотрев динамику площади дна озера, в прилегающем слое воды которого концентрация кислорода меньше 3 мг/л (рис. 5). В Большом Севане такие площади наблюдаются в течение августа-сентября, в то время как в Малом Севане участки с низким содержанием кислорода сохраняются до декабря.

Представляет интерес временная динамика содержания молекулярного кислорода в придонных и поверхностных слоях воды и ее насыщенности этим газом (рис. 6 и 7). Приведенные кривые показывают, что концентрация кислорода в воде указанных слоев подвергается резким колебаниям. В летние месяцы, несмотря на высокие температуры воды, содержание кислорода выше в верхних слоях по сравнению с придонными. Одновременно, в августе-сентябре в придонных слоях резко уменьшается количество кислорода, а в октябре на некоторых станциях оно доходит даже до нуля. В Малом Севане большой дефицит кислорода в указанных слоях сохраняется довольно долго.

Такую картину распределения кислорода в Малом Севане можно объяснить тем, что гипolimнион более длительно изолирован от богатого кислородом эпилимниона, и в период летней стагнации молекулярный кислород с верхних слоев воды практически не поступает. Между тем потребление кислорода в придонных слоях продолжается и даже несколько усиливается в связи с повышением температуры и увеличением количества окисляемых веществ различного происхождения.

Таблица 5

Насыщенность кислородом водных масс Малого Севана в 1974 г. (%)

Районы	Глубины (м)	Месяц Число	май		июнь		июль	авг.	сент.	окт.	ноябрь		дек.
			6—8	28—29	11—12	24—26	22—24	12—13	3—4	2—3	11—12	29	21—22
Б	0		103	106	108	107	112	120	103	103	93		85
	5		103	107	108	106	115	118	113	97	93		86
	10		102	105	106	108	112	115	112	99	92		84
	20		100	105	101	93	98	90	106	96	83		80
	30		100	99	91	80	79	61	61	53	60		85
Ц	0		107	104	110	107	111	120	107	101	93	88	82
	5		101	104	110	107	109	118	111	102	92	92	81
	10		101	101	107	106	107	106	109	98	91	88	80
	20		100	98	98	95	84	90	105	90	91	75	79
	30		99	98	95	88	80	78	77	66	75	63	79
	60		99	98	86	77	63	44	47	17	28	28	44

Насыщенность кислородом водных масс Малого Севана в 1975 г. (%)

Районы	Глубины (м)	Месяц Число	апр.	май		июнь		июль	авг.	октябрь		ноябрь	
			14	26—28	9—10	23—25	22—24	25—26	2—3	20—21	11	24	
Б	0			124	115	110	134	109	74	95		96	
	5			124	114	108	125	107	76	92		94	
	10			122	114	106	106	95	76	90		95	
	20			105	108	95	86	77	76	89		93	
	30			98	98	91	75	57	53	37		76	
Ц	0		93	123	123	116	111	143	104	85	100	96	95
	5		94	116	121	116	109	136	102	85	97	89	95
	10		93	114	118	117	108	100	94	84	95	90	94
	20		92	107	109	113	101	90	82	80	96	82	93
	30		93	104	102	100	95	90	76	52	68	62	84
	60		95	108	90	86	75	59	25	70	23	33	36

Анализ динамики среднегодовой концентрации кислорода (табл. 7) показывает, что в придонных слоях она с 8,4 мг/л в 1959 г. снизилась до 5,76 мг/л в 1974. Это обусловлено развитием гипolimниального кислородного дефицита, продолжающегося в Большом Севане не больше 2-х месяцев в году. В Малом Севане, вследствие более длительного периода дефицита, среднегодовая концентрация кислорода в придонных слоях несколько ниже, чем в Большом Севане.

Наблюдаемая тенденция снижения среднегодовой концентрации кислорода в придонных слоях характеризует ухудшение кислородного режима в оз. Севан.

Все вышеизложенное позволяет сделать следующие выводы.

1. Содержание кислорода в оз. Севан колеблется в широких пределах. В поверхностных слоях максимальные концентрации—12,37 мг/л—отмечались в течение июля. В придонных слоях Большого Севана наи-

Таблица 6

Насыщенность кислородом водных масс Большого Севана (%)

Годы	Районы	Глубины (м)	Месяц	арр.	май		июнь		июль	авг.	сент.	октябрь		ноябрь		дек.
			Число		6—8	23—29	11—15	24—28	22—26	12—16	3—7	2—5	11—15	27—29	21—24	
1974	В	0			107	101	108	105	106	131	105	94	91	91	94	
		5			105	106	106	106	106	131	108	95	91	90	95	
		10			104	103	106	104	107	121	106	92	90	88	95	
		20			99	99	91	78	104	96	104	84	89	86	93	
		30			98	88	76	64	62	76	78	71	88	87	91	
	Ц	0			108	106	104	106	107	134	104	92	88	91	94	
		5			102	103	103	104	106	129	101	93	87	91	93	
		10			103	108	101	100	103	114	94	90	85	90	95	
		20			101	100	85	76	73	58	44	68	85	91	93	
		30			98	93	73	73	55	37	30	30	68	88	94	
1975			Число	29	14 28—30		11—13 25—27		24—29	27—29		6—8 23—24		26—28		
	Б	0		113	113	119	108	115	136	127		80	82		106	
		5		113	111	118	107	113	131	120		79	82		106	
		10		111	106	116	103	111	102	101		82	83		105	
		20		110	101	103	89	108	62	82		72	77			
		30		103	98	85	78	66	39	11		59	78			
	Ц	0		110	110	118	110	113	139	138		80	83		104	
		5		110	107	118	108	111	122	108		76	81		103	
		10		110	108	116	105	109	93	100		76	81		103	
		20		105	104	94	87	80	54	37		56	77		102	
		30		99	101	83	79	69	43	9		33	64		102	

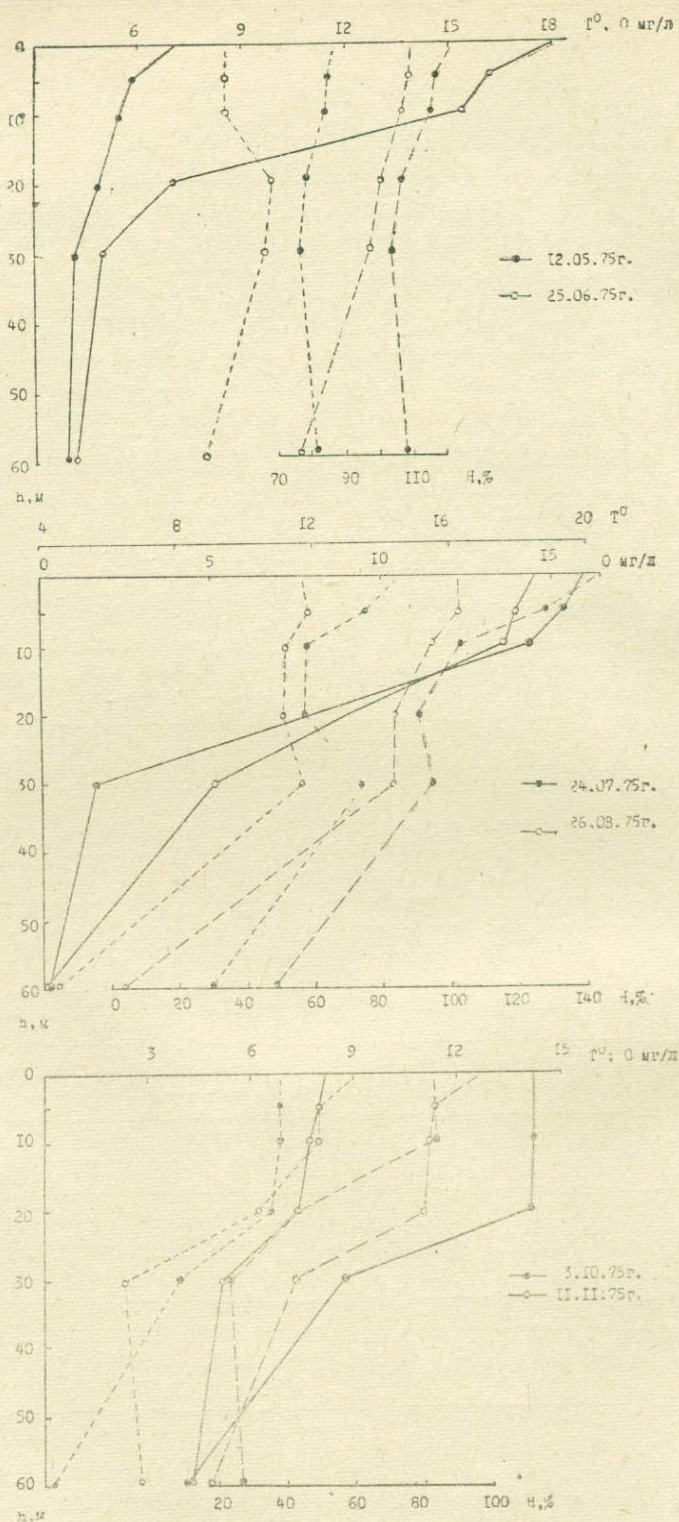


Рис. 1. Вертикальное распределение температуры (T, —), содержания кислорода (O, ----) в насыщенности воды кислородом (H, ---) в открытой части Малого Севана (ст. 4).

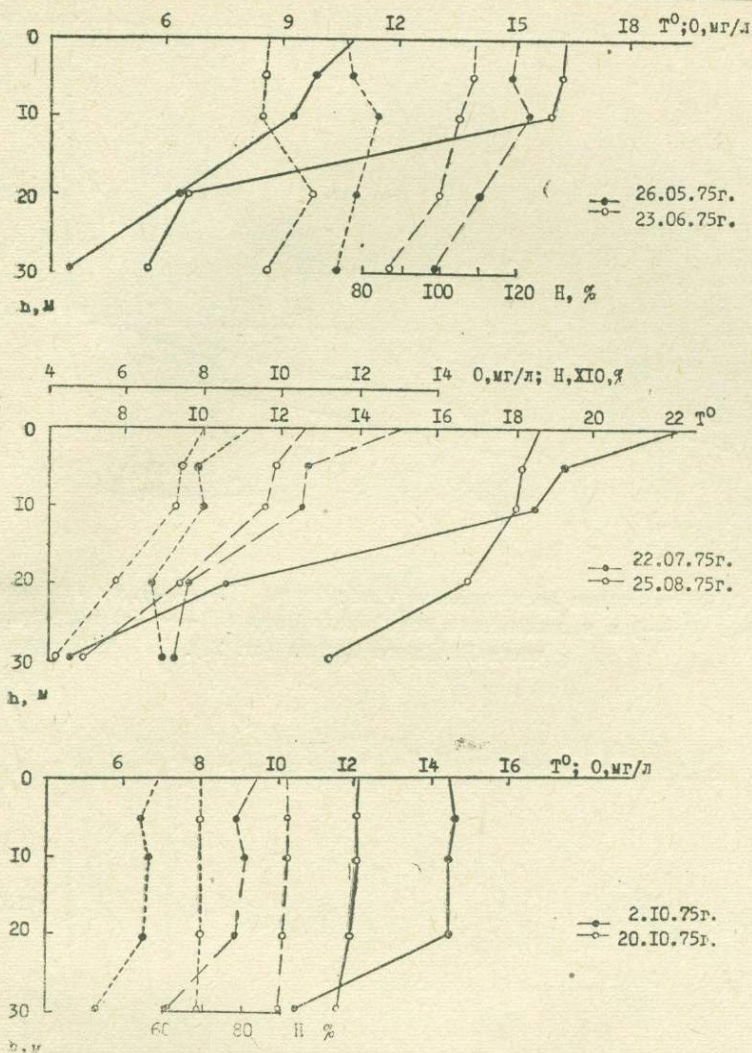


Рис. 2. Вертикальное распределение температуры (Т, —), содержания кислорода (О, - - -) и насыщенности воды кислородом (Н, — · —) в прибрежной части Малого Севана (ст. 2).

Таблица 7

Среднегодовая концентрация кислорода в поверхностных и придонных слоях воды оз. Севан (мг/л)

Годы	Малый Севан		Большой Севан		Озеро в целом	
	Поверхностный	Придонный	Поверхностный	Придонный	Поверхностный	Придонный
1948	8,00	7,99	7,91	7,88	7,96	7,94
1958	9,01	8,04	9,13	8,58	9,07	8,31
1959	9,44	8,40	9,39	8,91	9,42	8,66
1960	8,49	8,03	—	—	—	—
1974	8,79	5,76	8,79	6,50	8,79	—
1975	9,32	6,10	9,19	6,78	9,26	6,44

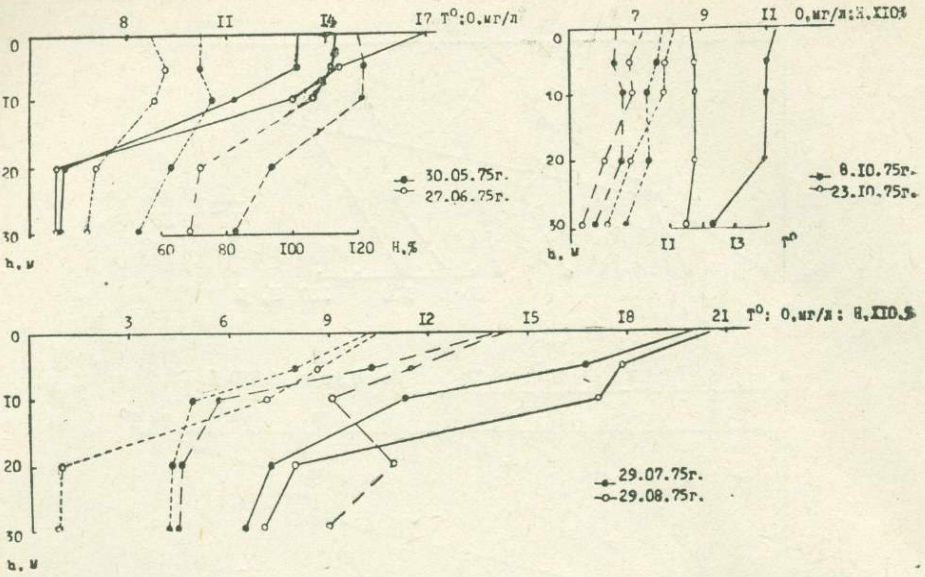


Рис. 3. Вертикальное распределение температуры (Т, —), содержания кислорода (О, ----) и насыщенности воды кислородом (Н, - · - ·) в центральной части Большого Севана (ст. 23).

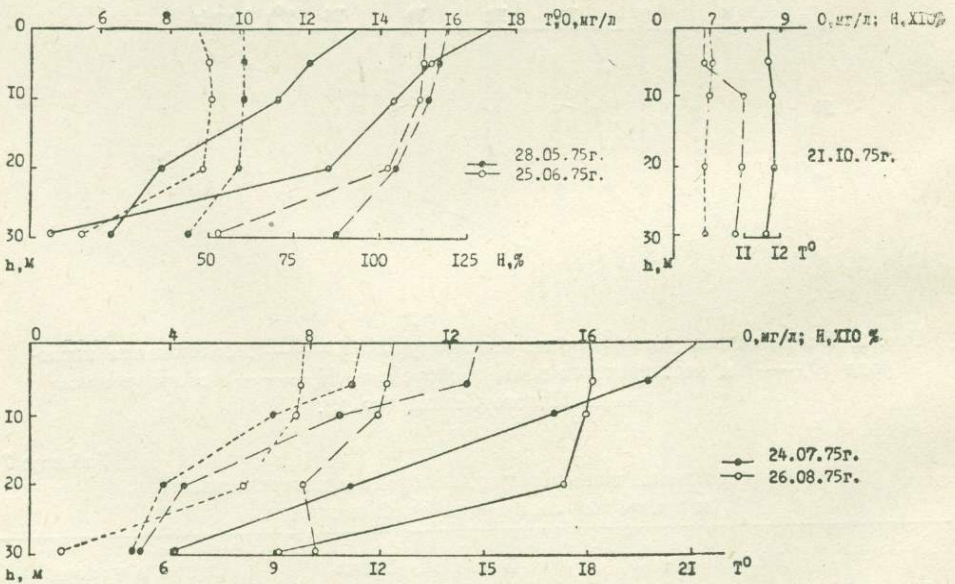


Рис. 4. Вертикальное распределение температуры (Т, —), содержания кислорода (О, ----) и насыщенности воды кислородом (Н, - · - ·) в прибрежной части Большого Севана (ст. 27).

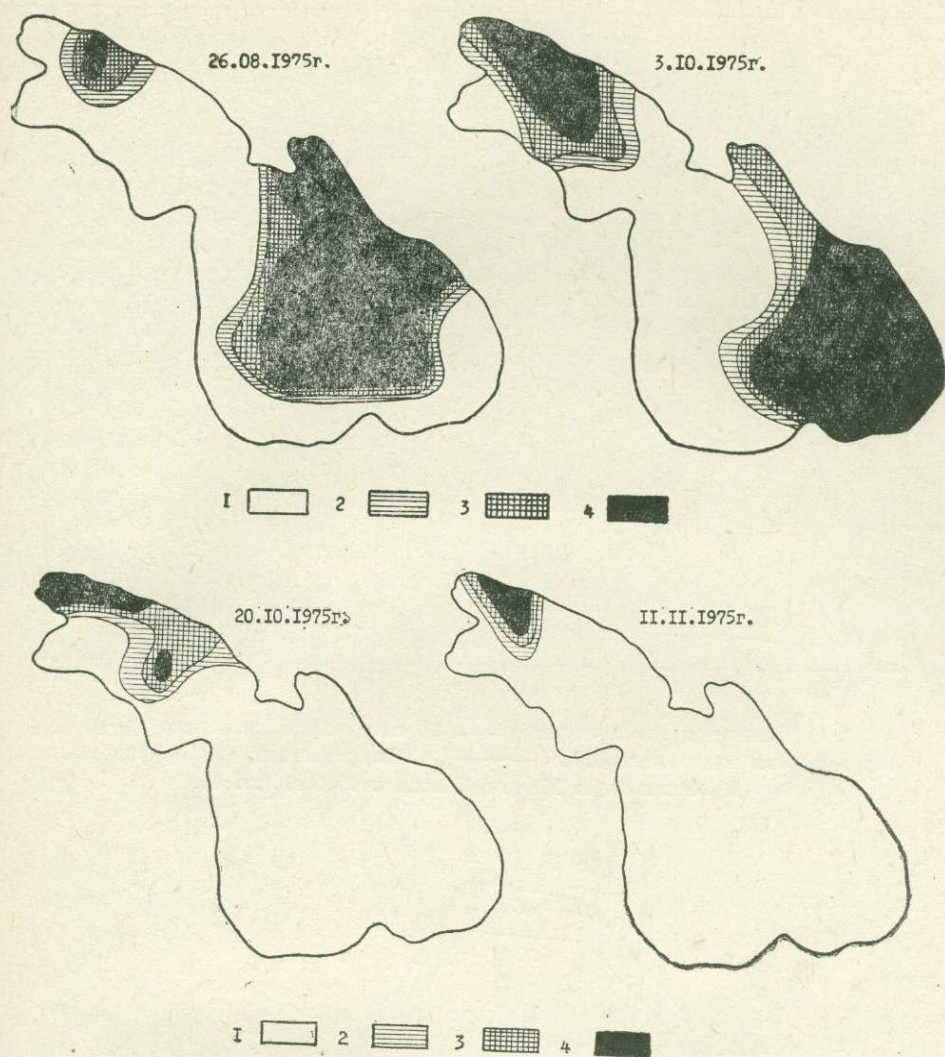


Рис. 5. Площади дна с низким содержанием кислорода в прилегающем слое. 1—концентрация кислорода более 3 мг/л; 2—менее 3 мг/л; 3—менее 2 мг/л и 4—менее 1 мг/л.

большая за период наблюдений концентрация — 10,91 мг/л — наблюдалась в апреле 1975 г., наименьшая — 0 мг/л — в октябре 1976 г. У дна в Малом Севане в 1975 г. содержание кислорода убывало от 11,24 мг/л (в апреле) до 0,12 мг/л (в октябре).

2. Низкое содержание кислорода (ниже 1 мг/л) отмечается в придонных слоях центральной части Малого Севана в период с сентября по декабрь, Большого Севана — только до ноября.

3. Развитие фитопланктона в настоящее время, в отличие от 60-х годов, играет существенную роль в распределении кислорода в оз. Севан.

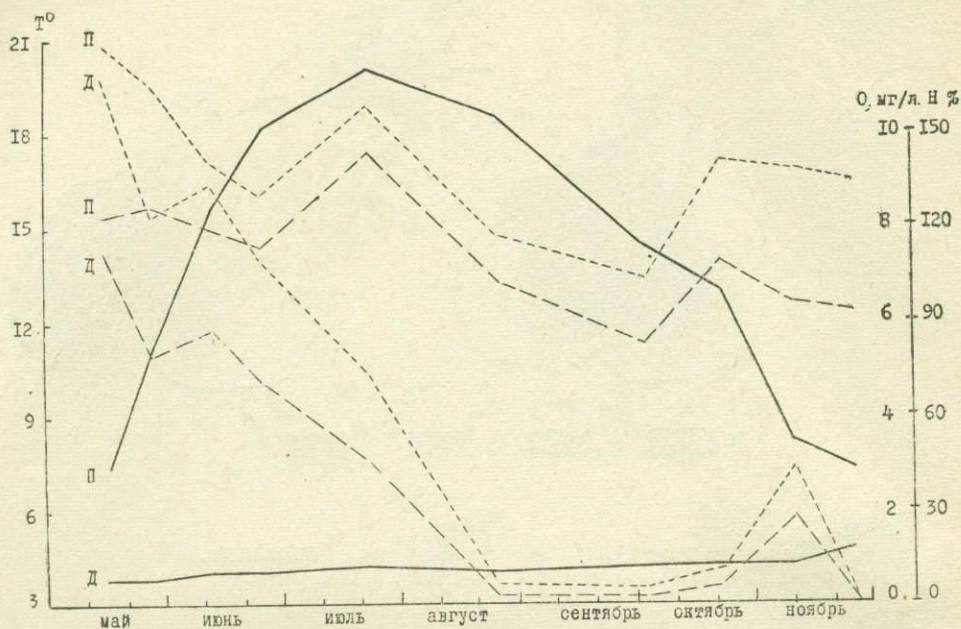


Рис. 6. Динамика температуры (—), содержания кислорода (-----) и насыщенности воды кислородом (---) в поверхностных (II) и придонных (Д) слоях воды Малого Севана в 1975 г. (ст. 4).

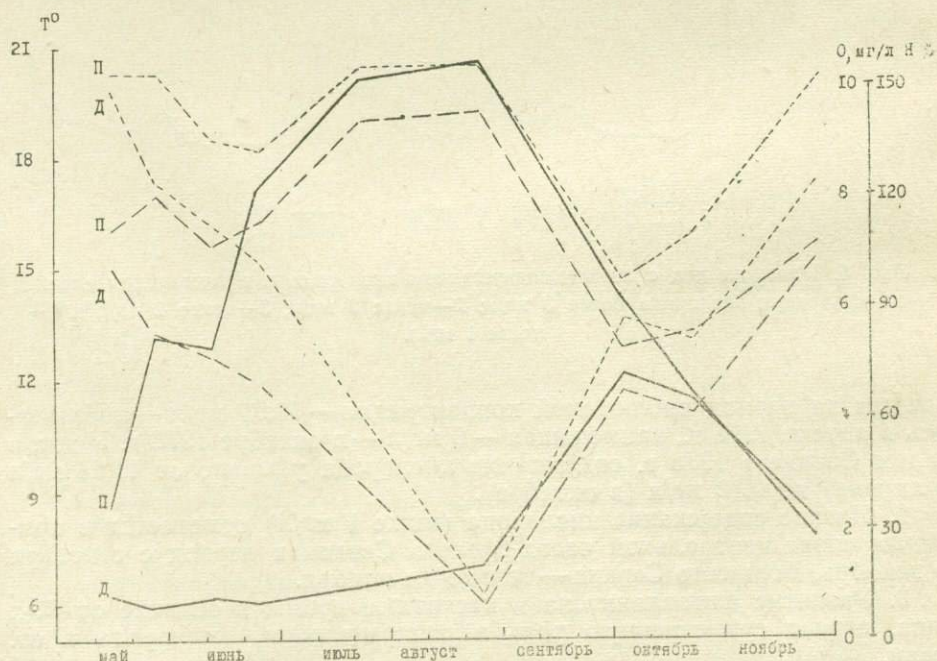


Рис. 7. Динамика температуры (—), содержания кислорода (-----) и насыщенности воды кислородом (---) в поверхностных (II) и придонных (Д) слоях воды Большого Севана в 1975 г. (ст. 23).

ЛИТЕРАТУРА

- Владимирова К. С.* Фитопланктон озера Севан. В кн.: «Труды Севанск. гидробиол. станции», т. IX, Ереван, Изд. АН Арм. ССР, 1947, с. 69—145.
- Гамбарян М. Е.* Микробиологические исследования озера Севан. Ереван, Изд. АН Арм. ССР, 1968.
- Легович Н. А.* Изменения в качественном составе фитопланктона оз. Севан под влиянием понижения его уровня. Биол. журн. Армении, т. XXI, № 12, 1968, с. 31—41.
- Лятти С. Я.* Гидрохимический очерк оз. Севан. Материалы по исслед. оз. Севан и его бассейна, ч. IV, вып. 2, 1932 а.
- Лятти С. Я.* Материалы гидрохимических исследований. Материалы по исслед. оз. Севан и его бассейна, ч. IV, вып. 1, 1932 б.
- Маркосян А. Г.* Об изменениях в термическом и кислородном режиме озера Севан и о влиянии этих изменений на некоторые биологические процессы. Биол. журн. Армении, т. XXIII, № 11, 1970, с. 104—111.
- Мешкова Т. М.* Эвтрофикация озера Севан. Биол. журн. Армении, т. XXIX, № 7, 1976, с. 14—22.
- Мосевич Н. А.* Зимний кислородный режим в озерах и его предупреждение путем аэрации. В кн.: «Малые водоемы равнинных областей СССР и их использование». М.—Л., Изд. АН СССР, 1961, с. 317—320.
- Слободчиков Б. Я.* Кислородный режим озера Севан по данным 1947—1948 гг. В кн.: «Труды Севанск. гидробиол. станции», т. XIV, 1955, с. 165—181.
- Хатчинсон Д.* Лимнология. М., «Прогресс», 1969.
- Dussart B.* Limnologie. L'étude des eaux continentales. Paris, Gauthier—Villard, 1966.

Р. М. Парпарова

Гидрохимический режим озера Севан по данным 1976 г.

Изучение химического состава воды озера Севан имеет многолетнюю историю. Начало этим работам было положено в 1891 г. (Митте, 1891), затем они были продолжены О. Стаховским (1897). Детально гидрохимический режим озера и его притоков был изучен в 1932 году С. Я. Лятти (1932). Позже такому же подробному изучению химического состава вод Севана посвятили свои работы Б. Я. Слободчиков (1951), Л. П. Рыжков (1966) и, частично, М. Е. Гамбарян (1968).

По своему химизму Севан отличался от других пресных озер. Главнейшие особенности гидрохимии Севана составляли: высокая минерализация, достигавшая 500 мг солей на литр; низкая окисляемость (около 2 мг/л); преобладание ионов магния над ионами кальция; щелочная реакция воды (рН 8,8—9,0); почти круглогодичное отсутствие соединений азота; воды Севана отличались почти полным отсутствием соединений железа, которое изредка обнаруживалось в виде следовых концентраций. Существенно выделялось озеро Севан среди других водоемов аномально высоким содержанием соединений фосфора. Содержание фосфатов достигало 0,8 мг/л (среднее содержание фосфора в оз. Байкал не превышает 0,01 мг/л).

В связи со спуском уровня озера в его химическом режиме произошли глубокие изменения. Так, уже в 1961 г. Л. П. Рыжков (1966) зафиксировал наличие всех форм азота в воде озера в довольно высоких концентрациях (нитриты—0,008 мг/л, нитраты—0,025 мг/л, ионы аммония—0,20 мг/л).

К сожалению, в период с 1967 по 1974 год регулярные исследования вод озера не проводились. Результаты наших исследований в 1976 г. позволяют выявить некоторые новые изменения, происшедшие в гидрохимическом режиме оз. Севан.

Методика. Пробы воды отбирались батометром на постоянных станциях (4, 2, 9—в Малом Севане и 22—в Большом, см. Приложение). Для выяснения вертикального распределения элементов пробы отбирались с различных горизонтов водной толщи. В периоды гомотермии пробы отбирались с горизонтов 0, 5, 10, 20, 30, 55 метров. В периоды стратификации отбор проб проводился таким образом, чтобы получить информацию о химическом составе различных слоев воды.

Во всех пробах проводились определения общего железа, фосфатов, минеральных форм азота, кремнекислоты. Кроме того, один раз в сезон проводилось определение ионов кальция, магния, сульфатов, хлоридов и т. д. (см. табл. 6).

Анализы проводились общепринятыми в гидрохимии методами, которые описаны в «Руководстве по химическому анализу вод суши» (Алекин и др., 1973). При проведении фотометрических методов был использован фотоэлектроколориметр ФЭК-56М.

Расчет средних концентраций элементов проводился с учетом объемов соответствующих горизонтов (Киреев, 1929).

Результаты и обсуждение.**1. Железо.**

Соединения железа регистрировались почти в течение всего периода исследований (табл. 1). Содержание железа имеет выражен-

ную сезонную динамику, с наибольшими значениями, приуроченными к периоду весенней циркуляции (0,023 мг/л).

Таблица 1

Средние концентрации и вертикальное распределение
железа (в мг/л) в оз. Севан в 1976 г.

Дата	№ станц.	Горизонты (м)						средняя величина
		0	5	10	20	30	60	
20-01	4	0	0	0	0,015	0	0	0,003
	9	0	—	0	0	0	0	0
	22	0	0	0	0	0,005	0	0,001
9-03	4	0,005	—	0	0,004	0,015	0	0,005
	22	0	0,010	0,020	0	—	—	0,009
22-04	4	0,015	0,015	0,010	0,015	0,015	0,010	0,013
	9	0,010	0,010	0,005	0,010	0,010	0,015	0,009
	2	0,010	0,020	0,015	0,025	—	—	0,020
	22	0,017	0,035	0,020	0,020	0,020	—	0,023
5-05	4	0,007	0,007	0,003	0,007	0,010	—	0,006
	2	0,015	—	0,017	0,040	—	—	0,024
	22	0,004	—	0,015	0,007	0,009	—	0,009
21-05	4	0	0	0,020	0	0,008	0	0,005
	9	0,008	0,015	0,007	0,015	0,007	0,007	0,010
	2	0,015	0,020	0,032	0,065	—	—	0,038
	22	—	0,008	0	0,007	0,017	—	0,006
5-07	4	0,008	0,015	0,012	0,010	0	0,015	0,008
	9	0	0	0	0	0	—	0
	2	0	0	0	0,015	—	—	0,004
	22	0	0	0,020	0,009	0	—	0,008
29-07	4	0	0	—	0	0	0	0
	9	0,023	—	0	0	0	0	0,003
	2	0,010	0,008	0	0,020	—	—	0,006
	22	0,010	—	0,009	0,010	0,060	0,008	0,014
30-08	4	0,013	—	0,005	0,013	0,015	0,005	0,010
	9	0,005	—	0	0,007	0,020	—	0,015
	2	0,010	0,005	0,013	0,005	—	—	0,010
	22	0,005	—	0	0,005	—	—	0,002
16-09	4	0,006	—	0	0	0	0	0
	9	0,023	0,020	0,025	—	0,005	0,013	0,015
	2	0,013	0,013	0,005	0,020	—	—	0,012
	22	0,010	—	0,020	0,005	0,010	—	0,012
20-10	4	0,020	—	0,008	0,010	0,013	0,010	0,011
	9	0,007	—	0,008	0,009	0,009	0,032	0,013
	2	0,013	—	0,020	0,013	—	—	0,015
29-11	4	0,015	—	0,020	0,030	0,021	0,050	0,026
	9	0,030	—	0,025	0,040	0,025	0,021	0,028
	2	0,025	—	0,030	—	—	—	0,027

1	2	3	4	5	6	7	8	9
16-12	4	0,008	—	0,050	0,025	0,050	0	0,031
	9	0	0	0	0	0	0,030	0,006
	2	0	—	0	0	0	0	0

Среднее за год: для ст. 4—0,001 мг/л; ст. 9—0,001 мг/л; ст. 2—0,015 мг/л; ст. 22—0,0112 мг/л.

Среднее для всего озера за год—0,011 мг/л.

В летний период содержание железа убывает, достигая летнего минимума (0,005 мг/л). Осенью концентрация железа вновь возрастает, достигая величин весеннего максимума (0,029 мг/л).

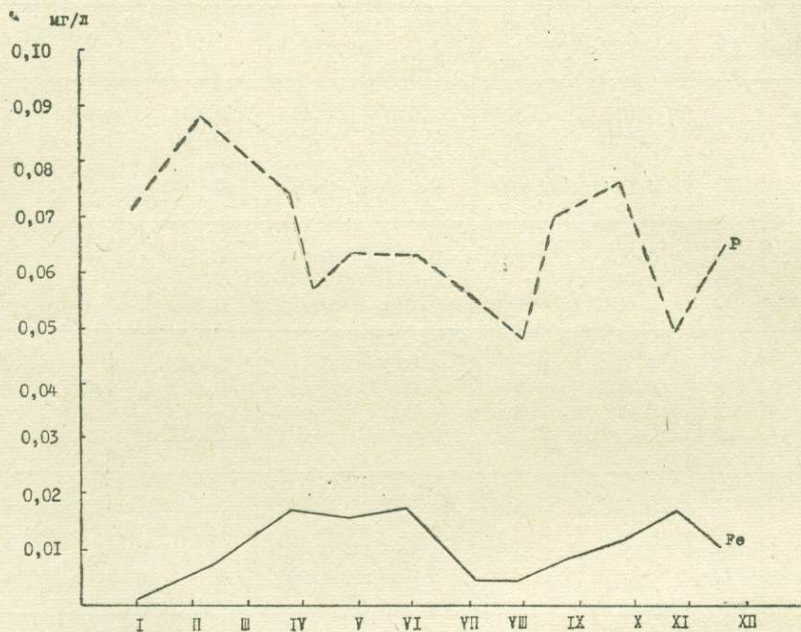


Рис. 1. Сезонная динамика содержания железа и фосфатов.

Вертикальное распределение железа в водной толще неравномерно, даже в условиях гомотермии. Например, в январе железо отсутствует в верхних слоях воды, а на глубине 20 м в Малом Севане и у дна в Большом Севане оно обнаруживается. В подледный период в Малом Севане железо по-прежнему концентрировалось в слое 20—30 м, а в Большом Севане оно отмечалось в значительных концентрациях вплоть до глубины 5 метров (0,015 мг/л в среднем). Во время весенней циркуляции распределение железа достаточно однородно. Летом, в период температурного расслоения водных масс, вертикальное распределение железа неоднородно, однако выраженной закономерности не прослеживается. В начале июля в Малом Севане железо регистрируется в концентрациях 0,008—0,015 мг/л в поверхностных слоях и у дна, убывая до 0 на тридцатиметровых глубинах. В этот же период в Большом Севане в слое 0—5 метров оно отсутствует, убывая с 0,020 мг/л на 10 метрах до 0,008 мг/л у дна.

В конце лета в открытых частях Малого Севана соединения железа обнаруживаются только у поверхности, тогда как в Большом Севане оно распределено довольно равномерно. Обогащение воды же-

лезом в период осенней циркуляции сопровождается некоторым увеличением его содержания с глубиной.

По результатам проведенных исследований нельзя выявить значительных различий в содержании железа на открытых участках озера (среднегодовая величина содержания железа на ст. 4—0,0098 мг/л, на ст. 9—0,0097 мг/л, на ст. 22—0,0112 мг/л).

Относительно мелководная ст. 2 (Лчашенская бухта) выделяется среди других станций повышенным содержанием железа—0,0152 мг/л.

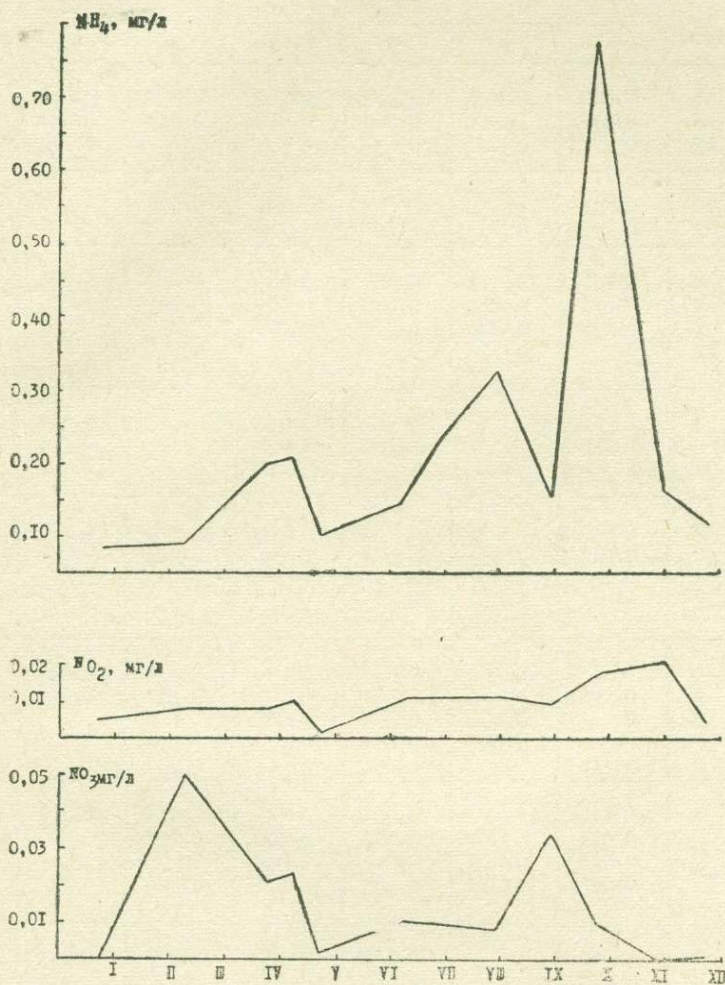


Рис. 2. Сезонная динамика различных форм азота.

Содержание железа возросло в озере в целом со следовых концентраций в 1947 г. до 0,014 мг/л в 1976 г.

2. Соединения азота.

а) нитриты

Соли азотистой кислоты в водах озера Севан отсутствовали (Слободчиков, 1951). Это объясняли небольшим количеством нитрифицирующих бактерий, которые обнаруживали только в зимний период (Гамбарян, 1968).

В 1976 г. нитриты присутствовали в воде озера круглый год (рис. 2), за исключением апреля—мая в Большом Севане и мая в

Малом (см. табл. 2). Максимальные значения регистрируются в обеих частях озера осенью и достигают 0,02 мг/л в Малом Севане и 0,026 мг/л—в Большом.

Таблица 2

Средние концентрации и вертикальное распределение нитритов (в мг/л) в оз. Севан в 1976 г.

Дата	№ станц.	Горизонты (м)						средняя величина
		0	5	10	20	30	60	
20.01	4	0,016	0,012	0,010	0,009	0,010	0,009	0,0098
	9	0,012	—	0,010	0,010	0,009	0,010	0,008
	22	0	0	0	0	0	0	0
9.03	4	0,017	—	0	0,008	0,019	0	0,008
	22	0	0	0,007	0,010	0	0	0,008
22.04	4	0,011	0	0,009	0,021	0,008	0,006	0,014
	9	0,011	0,009	0,009	0,009	0,009	0,012	0,010
	2	0,010	0,009	0,010	0,009	0	0	0,010
	22	0	0	0	0	0	0	0
5.05	4	0,014	—	0,009	0,013	0,010	0,013	0,011
	2	0,011	—	0,014	0,028	0	0	0,013
	22	0	0	0	0	0	0	0
21.05	4	0	0	0	0	0	0	0
	9	0,017	0	0	0	0,009	0,009	0,005
	2	0	0	0	0	0	0	0
	22	—	0,013	0	0	0	0	0,002
5.07	4	0	0	0	0	0	0,018	0,002
	9	0,008	0	0	0	0,011	0,014	0,005
	2	0	0,006	0	0,006	0	0	0,003
	22	—	0,009	0,014	0,014	0,015	0	0,013
29.07	4	0,015	—	0,007	0	0,015	0,022	0,011
	9	0,014	—	0,011	0,009	0,017	0	0,011
	2	0,014	0,011	0,012	0,016	0	0	0,013
	22	0,007	—	0,008	0,011	0,015	0	0,010
30.08	4	0,010	—	0,013	0,039	0,023	0,079	0,019
	9	0,010	—	0,015	0	0	0,028	0,008
	2	0,010	0,012	0,013	0,014	0	0	0,013
	22	0,011	—	0,012	0,013	0,015	0	0,012
26.09	4	0,008	—	0,013	0,017	0	0	0,008
	9	0,017	0,018	0,024	0,021	0	0,017	0,014
	2	0,008	0,014	0,007	0,010	0	0	0,0097
	22	0,013	—	0,040	0,013	0,045	0	0,026
20.10	4	0,020	—	0,014	0,019	0,014	0,010	0,015
	9	0,018	—	0,019	0,020	0,017	0,037	0,022
	2	0,028	—	0,037	0,028	0	0	0,031

1	2	3	4	5	6	7	8	9
29-11	4	0,010	—	0,012	0,012	0,010	0,310	0,070
	9	0,017	—	0,012	0,012	0,012	0,019	0,013
	2	0,009	—	0,010				0,009
	22	0,009	—	0,007	0,012	0,014		0,009
16-12	4	0,010	—	0,009	0	0,010	0,018	0,008
	9	0,018	—	0,008	0,009	0,011		0,009
	2	0,007	—	0	0			0,002

Среднее за год: для ст. 4—0,015 мг/л; ст. 9—0,010 мг/л; ст. 2—0,010 мг/л;
ст. 22—0,0104 мг/л.

Среднее для озера за год—0,011 мг/л.

Пелагиальные станции более богаты нитритами (ст. 4—0,014 мг/л), в то время, как на ст. 2 их концентрация ниже (0,0099 мг/л при среднем для всего озера 0,0113 мг/л).

Вертикальное распределение нитритного азота довольно однородно весной. В стратифицированных условиях отмечается тенденция увеличения нитритного азота с глубиной. Тенденция эта нечеткая и в некоторые периоды нитриты исчезают в придонных слоях.

б) нитраты

Нитраты присутствуют в воде озера не весь год. В открытых частях Малого Севана нитраты почти полностью отсутствовали с апреля по июнь (табл. 3). В этот же период в Большом Севане они фиксируются в довольно высоких концентрациях, что и обусловило весенний максимум этого элемента (рис. 2). В подледный период концентрация нитратов в Большом Севане доходила до 0,13 мг/л (глубина 10 м). Воды Большого Севана гораздо богаче нитратами. В среднем концентрация нитратов в Большом Севане составляла 0,026 мг/л на ст. 22, против 0,0145 мг/л на ст. 4 в Малом Севане.

Таблица 3

Средние концентрации и вертикальное распределение нитратов (в мг/л) в оз. Севан в 1976 г.

Дата	№ станц.	Горизонты (м)						среднее
		0	5	10	20	30	60	
20-01	4	0	0	0	0	0	0	0
	9	0	0	0	0	0	0	0
	22	0	0	0	0	0	0	0
9-03	4	0	—	0,015	0	0,010	0	0,005
	22	0,070	0,050	0,130	0,110	—	0	0,095
22-04	4	0,015	0,016	0,020	0,015	0,015	0,020	0,016
	9	0,045	0,017	0,010	0,017	0,010	0,017	0,015
	2	0,065	0,065	0,020	0,017	—	—	0,041
	22	0	0,040	0	0,008	0,013	—	0,021
5-05	4	0,010	—	0,015	0,028	0,007	0	0,012
	2	0	—	0,027	0,052	—	—	0,028
	22	0,035	—	0,027	0,047	0,035	—	0,036

1	2	3	4	5	6	7	8	9
21-05	4	0	0	0	0	0	0	0
	9	0,013	0	—	0	0,026	0,026	0,012
	2	0,017	0	0	0	0	0	0,002
	22	—	0,010	0	0	0,009	0	0,004
5-07	4	0,015	0,015	0,025	0	0	0	0,006
	9	0	0	0	0	0,015	0,009	0,004
	2	0	—	0	0,015	0	0	0,004
	22	—	0,012	0,053	0,035	0,028	0	0,037
24-08	4	0	—	0	0	0	0	0
	9	0	0	0	0,080	0,008	0	0,015
	2	0,015	—	0	0	0	0	0,003
	22	0,040	—	0	0,015	0	0	0,013
26-09	4	0	—	0	0	0	0	0
	9	0,094	0,034	0,220	0,068	0,066	0,140	0,103
	2	0,008	0,014	0,007	0,010	0	0	0,009
	22	0	—	0	0,130	0,015	0	0,036
20-10	4	0,009	—	—	0,210	—	0,020	0,016
	9	0,008	0	0	0	0	0,025	0,006
	2	0,013	—	0,021	0,004	0	0	0,012
29-11	4	0	0	0	0	0	0	0
	9	0	0	0	0	0	0	0
	2	0	—	0	0	0	0	0
	22	0	—	0	0	0	0	0
16-12	4	0,005	—	0	0	0	0,010	0,002
	9	0	—	0	0	0	0,020	0,002
	2	0	—	0	0	0	0	0

* Среднее за год: для ст. 4—0,014 мг/л; ст. 9—0,017 мг/л; ст. 2—0,011 мг/л;
ст. 22—0,026 мг/л.

Среднее по озеру за год—0,017 мг/л.

В летние месяцы концентрация нитратов снижается, а осенью возрастает до 0,035 мг/л, обуславливая второй пик в годичной динамике этого элемента.

Четко выраженной закономерности в вертикальном распределении нитратов не прослеживается.

Как и по отношению к нитритам, мелководная ст. 2 менее богата соединениями нитратов. Средняя концентрация нитратов на ст. 2—0,011 мг/л, при среднем для озера в целом 0,017 мг/л.

в) ионы аммония

Источником аммонийного азота в озере Севан в условиях стабилизированного уровня служит в основном минерализация отмерших водных растений и животных.

В наших исследованиях аммонийный азот встречается в течение всего года, следовательно, минерализация органического вещества проходит круглогодично. На протяжении всего года ионы аммония являются доминирующей формой соединений азота в водах озера.

Таблица 4

Средняя концентрация и вертикальное распределение иона аммония в оз. Севан в 1976 г.

Дата	№ станц.	Горизонты						средняя величина
		0	5	10	20	30	60	
20.01	4	0,140	0,010	0,016	0,040	0	0,145	0,043
	9	0,088	—	0,094	0	0,032	0	0,042
	22	0	0,048	0,056	0	0,016		0,015
9.03	4	0,050	—	—	0,028	0	0,070	0,037
	22	0,028	0,054	0,032	0,078			0,047
22.04	4	0,202	0,184	0,128	0,166	0,105	0,118	0,139
	9	0,238	0,200	0,120	0,160	0,224	0,160	0,178
	2	0,165	0,268	0,118	0,146	—		0,192
	22	0,112	0,120	0,096	0,146	0,096		0,112
5.05	4	0,320	—	0,360	0,410	0,350	0,350	0,360
	2	0,085	—	0,072	0,054			0,079
	22	0,062	—	0,044	0,030	0,044	0,045	0,049
21.05	4	0,018	0	0	0,024	0	0,040	0,012
	9	0,045	0,045	0,070	0,058	0,029	0,058	0,057
	2	0,038	0,044	0,054	0,116			0,072
	22	—	0,030	0,040	0,054	0,104		0,057
5.07	4	0,108	0,062	0,124	0,112	0,166	0,152	0,128
	9	0,056	0,066	0,082	0,076	0,128	0,160	0,111
	2	0,094	0,080	0,072	0,095	—		0,092
	22	0,025	0,066	0,074	0,025	0,058		0,058
29.07	4	0,102	—	0,148	0,118	0,118	0,220	0,199
	9	0,176	—	0,160	0,124	0,148		0,147
	2	0,234	0,210	0,315	0,340			0,233
	22	0,092	—	0,176	0,121	0,158		0,136
24.08	4	0,072	—	0,075	0,086	0,108	0,320	0,132
	9	0,064	—	0,078	0,050	0,064	0,162	0,083
	2	0,840	0,850	0,710	0,920			0,830
	22	0,074	0,020	0,070	0,178	0,115		0,070
26.09	4	0,066	—	0,064	0,060	0,038	0,045	0,054
	9	0,094	0,034	0,220	0,068	0,066	0,140	0,101
	2	0,066	0,086	0,064	0,098			0,078
	22	0,058	—	0,256	0,064	0,330		0,177
20.10	4	1,25	—	0,064	0,160	0,100	0,320	0,378
	9	0,062	—	0,098	0,066	0,066	0,064	0,071
	2	5,0	—	0,076	0,100			1,72
29.11	4	0,082	—	0,069	0,300	0,029	0,135	0,120
	9	0,076	—	0,068	0,075	0,084	0,156	0,107
	2	0,059	—	0,020				0,039
	11	0,060	—	0,165	0,068	0,059		0,103

1	2	3	4	5	6	7	8	9
161	4	0,060	—	0,082	0,063	0,050	0,118	0,072
	9	0,058	—	0,082	0,088	0,060	0,110	0,077
	2	0,052	—	0,064	0,104			0,073

Среднее за год: для ст. 4—0,139 мг/л; ст. 9—0,097 мг/л; ст. 2—0,340 мг/л; ст. 22—0,082 мг/л.

Среднее по озеру за год—0,164 мг/л.

Сезонная динамика ионов аммония имеет сходный характер в обеих частях озера. Сравнительно невысокая концентрация ионов аммония отмечена подо льдом—0,022 мг/л в Малом Севане и 0,047 мг/л в Большом Севане. Концентрация ионов аммония резко увеличивается в период весенней циркуляции: 0,36 мг/л в Малом Севане (ст. 4, 5.05) и 0,11 мг/л в Большом Севане (ст. 22, 19.04). Уже в конце мая происходит сильный спад концентрации иона аммония—в этот период регистрировались концентрации, близкие к минимальным. В июле—августе опять отмечались очень высокие концентрации ионов аммония (до 0,28 мг/л). Третий и самый интенсивный максимум концентрации этого иона отмечается осенью. В среднем концентрация ионов аммония в этот период составила 0,72 мг/л, а на ст. 2—1,72 мг/л. На различных участках озера концентрации иона аммония сильно различаются. Средняя за год величина содержания иона аммония на ст. 4—0,14 мг/л, на ст. 9—0,097 мг/л, на ст. 2—0,34 мг/л и на ст. 22—0,082 мг/л. Из приведенных данных видно, что содержание ионов аммония на мелководной ст. 2 значительно выше, чем в других районах озера, и в два раза превышает среднее содержание для всего озера (0,16 мг/л).

Несмотря на отсутствие четкой зависимости в вертикальном распределении, можно отметить увеличение концентрации иона аммония с глубиной в летнее время.

3. Фосфаты.

Сезонная динамика фосфатов выражена в гораздо меньшей степени, чем таковая для азота. Содержание фосфора фосфатов за период наблюдений колебалось от 0,06 мг/л до 0,10 мг/л в Малом Севане и от 0,08 мг/л до 0,11 мг/л в Большом Севане. Максимальные значения были отмечены в обеих частях озера в подледный период (март), минимальные весной (май) и в конце лета (август). По содержанию фосфатов обследованные станции, расположенные в различных частях озера, отличаются незначительно (среднее за год для ст. 4—0,073 мг/л, для ст. 9—0,076 мг/л, для ст. 2—0,054 мг/л, для ст. 22—0,064 мг/л).

Вертикальное распределение фосфатов довольно однородно (табл. 5). Однако в летне-осенние месяцы у дна регистрировались повышенные концентрации до 0,22 мг/л (ст. 4, 21.10) и 0,21 мг/л (ст. 22, 26.09).

Особо следует отметить факт регистрации нулевых концентраций фосфатов в поверхностных слоях воды (ст. 22, 17.11), отмечаемый, по-видимому, впервые.

Сопоставление среднегодового содержания фосфатов (0,066 мг/л) с аналогичными данными прошлых лет показывает, что содержание минерального фосфора в озере снижается: 1928 г.—0,32 мг/л; 1947 г.—0,12 мг/л; 1956 г.—0,32 мг/л; 1960 г.—0,23 мг/л; 1976 г.—0,07 мг/л.

4. Кремний.

Содержание кремнекислоты в 1976 г. колебалось от 0,55 мг/л до 1,4 мг/л. Сезонные изменения представлены на рис. 3. В обеих частях

Таблица 5

Средние концентрации и вертикальное распределение фосфатов (в мгР/л) в оз. Севан в 1976 г.

Дата	№ станц.	Горизонты (м)						средняя величина
		0	5	10	20	30	60	
20.01	4	0,105	0,077	0,080	0,095	0,080	0,080	0,083
	9	0,090	—	0,080	0,077	0,090	0,085	0,084
	22	0,060	0,060	0,025	0,060	0,060	—	0,049
9.03	4	0,076	—	0,090	0,077	0,110	0,120	0,095
	22	0,070	0,070	0,105	0,075	—	—	0,083
22.04	4	0,090	0,078	0,090	0,090	0,090	0,078	0,086
	9	0,080	0,085	0,090	0,078	0,075	0,080	0,080
	2	0,078	0,070	0,080	0,080	—	—	0,077
	22	0,060	0,060	0,060	0,080	0,060	—	0,063
5.05	4	0,055	—	0,060	0,060	0,060	0,055	0,058
	2	0,045	—	0,060	0,080	—	—	0,068
	22	0,060	—	0,045	0,045	0,050	—	0,048
21.05	4	0,075	0,075	0,035	0,065	0,075	0,080	0,074
	9	0,075	0,075	0,077	0,075	0,080	0,082	0,077
	2	0,075	0,070	0,080	0,060	—	—	0,071
	22	—	0,045	0,047	0,060	0,075	—	0,052
5.07	4	0,025	0,025	0,030	0,050	0,070	0,080	0,052
	9	0,060	0,060	0,065	0,075	0,085	0,105	0,084
	2	0,045	0,050	0,060	0,070	—	—	0,065
	22	—	0,045	0,077	0,075	0,075	—	0,071
29.07	4	0,017	—	0,045	0,062	0,075	0,132	0,062
	9	0,017	—	0,045	0,075	0,100	—	0,070
	2	—	0,025	0,080	0,025	—	—	0,052
	22	0,020	—	0,017	0,075	0,175	—	0,070
30.08	4	0,015	—	0,020	0,085	0,045	0,120	0,057
	9	0,047	—	0,045	0,010	0,105	0,115	0,064
	2	0,020	0,010	0,040	0,045	—	—	0,028
	22	0,070	—	0,045	0,080	0,085	—	0,060
16.09	4	0,040	—	0,070	0,070	0,105	0,095	0,070
	9	0,045	0,062	—	0,110	0,105	0,020	0,087
	2	0,030	0,030	0,030	0,040	—	—	0,032
	22	0,060	—	0,090	0,060	0,210	—	0,105
20.10	4	0,040	—	0,060	0,068	0,115	0,220	0,100
	9	0,055	—	0,055	0,060	0,070	0,190	0,086
	2	0,030	—	0,050	0,045	—	—	0,041
29.11	4	0,065	—	0,065	0,047	0,045	0,145	0,068
	9	0,055	—	0,045	0,055	0,040	0,140	0,067
	2	0,043	—	—	0,045	—	—	0,044
	22	0	—	0,040	0,065	0,070	—	0,039
16.12	4	0,080	—	0,065	—	0,065	0,090	0,070
	9	0,050	—	0,055	0,065	0,065	0,060	0,059
	2	0,055	—	0,080	0,065	—	—	0,066

Среднее за год: для ст. 4—0,072 мг/л; ст. 9—0,075 мг/л; ст. 2—0,054 мг/л; ст. 22—0,064 мг/л.

Среднее по озеру за год—0,066 мг/л.

озера наблюдалось два максимума концентрации кремнекислоты— весной и осенью. Вышеуказанные максимумы не совпадают по времени. В Малом Севане процессы, связанные с кругооборотом кремния начинаются раньше и протекают быстрее.

Вертикальное распределение кремния довольно неоднородно (табл.

6). В зимне-весенние месяцы максимальные концентрации сосредоточены у поверхности. В летний период кремнекислота распределена равномерно в толще воды, и осенью максимальные концентрации отмечены у дна.

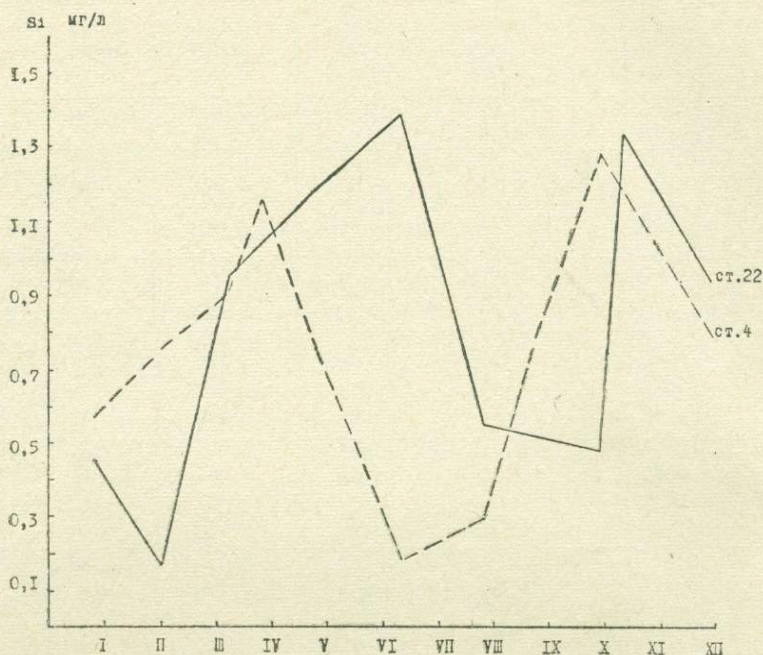


Рис. 3. Сезонная динамика соединений кремния.

5. Прочие ингредиенты химического состава.

Как и в предыдущие годы, следует отметить щелочную реакцию воды озера Севан. Величина рН в 1976 г. колебалась от 8,6 до 9,0. Содержание хлоридов, сульфатов, карбонатных и гидрокарбонатных ионов претерпело незначительные изменения относительно допускowego периода.

Возросло содержание иона магния. Содержание этого иона в допусковой период колебалось от 44,0 до 58,0 мг/л; в 1976 г. наблюдаемые концентрации иона магния изменялись от 55,0 до 78,0 мг/л (табл. 7).

Содержание в воде озера иона кальция снизилось от 32—42 мг/л до 27—38 мг/л.

Следует отметить некоторое увеличение жесткости воды озера (в допусковой период колебалась от 16° до 19°. В 1976 г. она уже составляла 21—22°.

Резюмируя изложенное, следует отметить, что эвтрофикация озера, связанная со спуском его уровня, сопровождается значительными изменениями в биогенном режиме водоема. Обогащение озерных вод соединениями азота и железа следует рассматривать как одно из свидетельств эвтрофикации. Учитывая специфику химизма Севана, по-видимому, к факторам эвтрофикации следует отнести снижение содержания фосфора.

Таблица 6

Средние концентрации и вертикальное распределение кремния (мг/л) в воде оз. Севан в 1976 г.

Дата	№ станц.	горизонты /м/						средняя величина
		0	5	10	20	30	60	
20-01	4	1,48	0,27	0,59	0,38	0,25	0,36	0,55
	9	1,20	—	0,25	0,37	0	0,74	0,46
	22	0,49	0,38	0,55	0,38	0,48		0,45
9-03	4	0	—	0,32	0,91	1,78		0,75
	22	0,098	0,104	0,169	0,198			0,170
22-04	4	1,03	0,85	0,83	0,80	1,02		0,906
	9	0,85	0,79	0,73	0,81	1,27	1,31	0,96
	2	1,20	0,98	1,09	0,85			1,03
	22	0,85	1,03	1,17	0,67	0,70		0,91
5-05	2	1,09	—	1,21	1,21			1,17
21-05	4	0,73	1,08	0,60	0,60	0,97	0,67	0,77
	9	1,20	1,26	1,36	0,97	1,03	0,85	1,17
	2	0,85	1,15	0,99	1,18			1,19
	22	1,08	0,98	0,88	1,55	1,48		1,19
5-07	4	0	0	0,26	0,16	0,26	0,72	0,25
	9	0,59	0,60	0,84	0,59	0,74	1,22	0,83
	22	0,37	0,19	1,80	1,09	1,33		1,38
	22	0,86	1,15	0,25	1,84			1,06
29-07	4	0,89	—	1,21	0,62	0,60	0,60	0,77
	9	1,64	—	0,67	0,74	0,97		0,88
	2	0,36	0,86	1,09	1,89			0,60
	22	0,25	—	0,37	0,74	1,60		0,57
24-08	4	0,38	—	0,37	0,37	0,49	0,40	0,34
	9	0,73	—	1,09	0,77	0,97	0,27	0,83
	2	0,84	0,85	0,71	0,92			0,83
26-09	4	0,58	—	0,73	0,79	0,65		0,83
	9	0,61	0,73	1,01	1,60	0,97		1,04
	2	0,92	1,30	0,74	1,06			0,80
	22	0,24	—	0,21	0,20	1,31		0,49
20-10	4	0,91	—	1,20	0,97	1,33	2,10	1,28
	9	0,47	—	0,55	1,80	0,67	2,90	1,28
	2	1,09	—	1,11	1,80			1,33
29-11	9	0	—	0	0	0,19	0,67	0,115
	22	0,62	—	0,73	0,67	0,62		0,67
16-12	4	0,55	—	0,55	0,85	0,67	1,53	0,804
	9	0,37	—	0,67	0,97	0,37	0,83	0,76
	2	0,61	—	0,59	0,58			0,59

Среднее за год: для ст. 4—0,725 мг/л; ст. 9—0,756 мг/л; ст. 2—0,955 мг/л; ст. 22—0,65 мг/л. Среднее для озера за год—0,812 мг/л.

Таблица 7

Некоторые ингредиенты химического состава воды оз. Севан, полученные в 1976 г.

опред. элемент	М. Севан					Б. Севан				
	21-01	9-03	22-04	29-07	1-09	20-01	9-03	20-04	6-08	5-11
pH	8,9	8,65	8,85	8,76	8,75	8,95	8,93	8,90	8,81	8,59
щелочн. мг/экв/л	7,55	7,40	7,83	7,81	6,90	7,50	7,59	7,84	7,80	7,52
жесткость мг. экв/л	6,17	6,15	6,16	6,52	7,35	6,14	5,88	5,97	6,01	8,25
кальций мг/л	31,59	31,82	34,18	29,06	38,11	30,76	27,95	25,60	29,14	34,79
магний мг/л	55,32	55,42	55,46	61,74	66,29	55,89	54,53	57,91	54,91	78,04
CO ₃ мг/л	41,5	38,0	47,0	46,0	40,0	43,0	43,0	44,6	42,0	36,0
HCO ₃ мг/л	420,7	389,1	446,1	417,8	391,6	417,2	423,9	438,9	438,7	439,2
сульфаты мг/л	10,5	11,3	16,31	15,09	19,84	5,95	16,01	9,86	19,4	25,16
хлориды мг/л	64,5	—	65,0	—	—	64,0	67,07	65,3	—	—

ЛИТЕРАТУРА

- Алекин О. А., Семенов А. Д., Скопинцев Б. А. Руководство по химическому анализу вод суши, Л., 1973.
- Гамбарян М. Е. Микробиологические исследования оз. Севан, Ереван, 1968.
- Киреев И. А. Материалы по исследованию оз. Севан и его бассейна, Л., 1933.
- Лятти С. Я. Гидрохимические исследования оз. Севан (Гокча) и его притоков. Бюллетень бюро гидромет. исслед. оз. Севан (Гокча), № 7, 8, 1929.
- Лятти С. Я. Гидрохимический очерк оз. Севан. Материалы по исслед. оз. Севан и его бассейна, ч. IV, вып. 4, 1932.
- Митте М. Бассейн Гокчинского озера, «Горный журнал», т. 11, 1891.
- Слободчиков Б. Я. Гидрохимический режим оз. Севан по данным 1947—1948 гг. Труды СГБС, т. XII, 1951.
- Стаховский О. Химический состав вод некоторых озер Тифлисской губернии и Карсской области, Вестник рыбпром., № 3, 1897.
- Россолимо Л. Л. Общая экология, Биоценология, Гидробиология, т. II, М., 1975.
- Рыжков Л. П. Динамика соединений азота в оз. Севан. Биол. журн. Арм., XIX, № 3, 78—85, 1966.

Н. А. Легович

О «цветении» воды в озере Севан (По наблюдениям 1964—1972 гг.)

Как уже сообщалось, в оз. Севан, в результате изменения его режима, в 1964 г. возникло «цветение» воды, вызванное развитием синезеленых водорослей (Легович, 1968). Наблюдения последующих лет показали, что явление носит устойчивый характер.

Развитие «цветения», являясь показателем эвтрофикации озера, свидетельствует об изменении его режима в худшую сторону. В настоящее время, когда ставится задача сохранения естественного режима озер в условиях максимального целесообразного их использования в народном хозяйстве, исследование закономерностей «цветения» приобретает особое значение. Знание этих закономерностей необходимо для выработки мер по предотвращению или ослаблению нежелательных изменений режима озер.

Полученные за период «цветения» данные позволяют сделать некоторые обобщения относительно особенностей этого процесса в озере Севан.

В период 1964—1972 гг. «цветение» воды было обусловлено развитием двух видов Апабаена: *A. flos aquae* и *A. Lemmermanii*. В 1964 г. развивался только один вид — *A. flos aquae*, но появившаяся в 1965 г. *A. Lemmermanii* уже в 1966 г. становится основной формой «цветения».

На рис. 1 приведены данные по динамике средней численности Апабаена (два вида) в некоторые годы. Как видно из этих данных, период развития Апабаена в оз. Севан длится с июля по октябрь, при этом максимум «цветения» может приходиться на любой месяц в течение этого периода. В годы с ранним максимумом (1971, 1972) наблюдается второе, меньшее, возрастание численности в октябре.

В 1964 г. «цветение» развивалось поздно—в конце сентября—начале октября. 15 октября количество *A. flos-aquae* в Большом Севане составило 2,1 млн. кл./л, в Малом—0,03 млн. кл./л. Закончилось «цветение» в конце октября с падением температуры воды и началом штормовой погоды.

В последующие годы начало «цветения» приходилось на более ранние сроки.

В 1965 г. *A. flos-aquae* начала развиваться уже в первой декаде сентября. В середине сентября наблюдалось ее массовое развитие, к концу сентября этот вид исчез из планктона, а в первых числах октября в планктоне впервые появилась *A. Lemmermanii* и в середине октября достигла значительной численности. Однако был ли этот второй максимум больше или меньше первого—неизвестно, так как дальнейшего развития Апабаена не было прослежено.

В 1966 г. также различимы возрастания численности—3 и 17 сентября, обусловленные соответственно развитием *A. flos-aquae* и *A. Lemmermanii*, но более приближенные и переходящие постепенно один в другой.

Если в 1965 и 1966 гг. развитие двух видов Апабаена было разделено во времени и *A. flos-aquae* сменялась *A. Lemmermanii* как в Большом, так и в Малом Севане, то в последующие годы (1968—

1972) два вида *Апабаепа* развиваются одновременно, при этом *A. flos-aquae* играет подчиненную роль и присутствует в более или менее заметных количествах лишь в начальный период «цветения», по мере развития «цветения» роль ее уменьшается (рис. 2). Доминирует *A.*

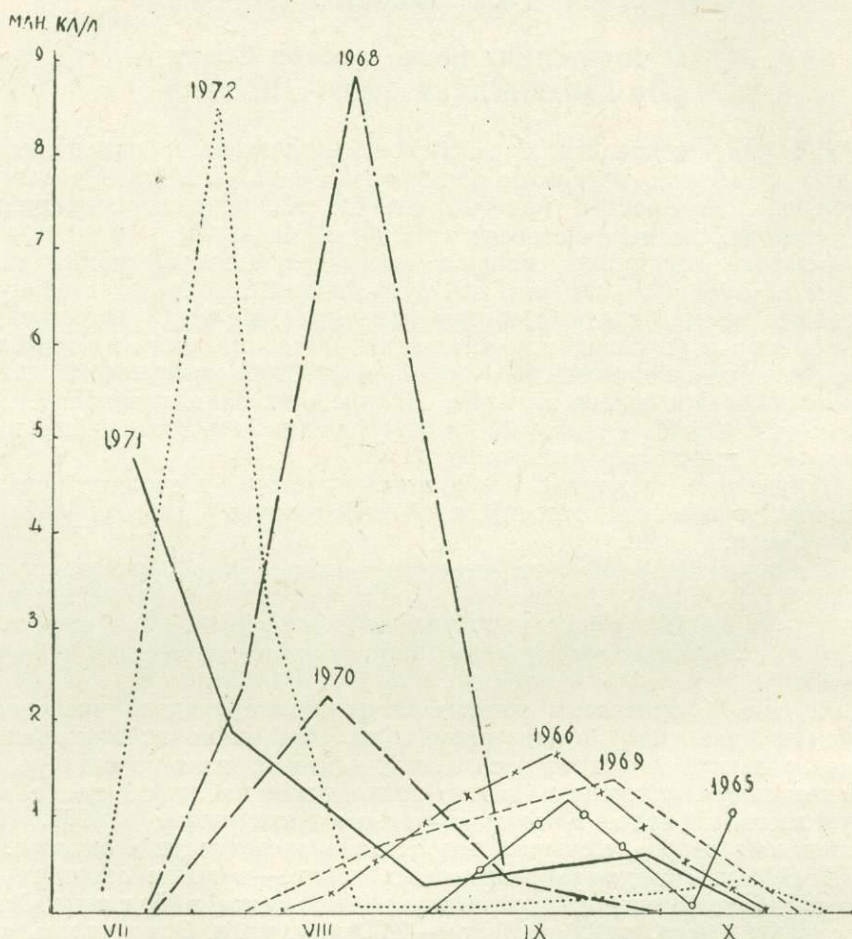


Рис. 1. Средняя численность *Апабаепа* (два вида) в разные годы в Б. Севане, млн. кл./л.

flos-aquae лишь во время второго возрастания численности в октябре, если оно возникает.

Количественное развитие *Апабаепа* в Севане невелико. Как показывают данные, приведенные на рис. 1, средняя численность *Апабаепа* в период максимума колебалась в разные годы от 1,4 до 8,8 млн. кл./л. Следует, однако, отметить, что в результате недостаточной частоты сбора проб в отдельные годы, величина максимума может быть в некоторых случаях преуменьшена, особенно это касается 1965, 1969 и 1970 гг.

Наибольшая средняя численность двух видов *Апабаепа* отмечена в 1968 г.—8,8 млн. кл./л в Большом Севане и 3,5 млн. кл./л.—в Малом (21 августа). Близкие цифры получены для 1972 г.—8,5 млн. кл./л. в Большом Севане (3 августа) и 1,7 млн. кл./л.—в Малом (9 августа). В 1971 г. максимум в Большом Севане, возможно, был несколько боль-

шим, чем обнаруженный — 4,8 млн. кл./л (22 июля), так как наблюдения были начаты уже в период развитого «цветения». В 1966 г. максимальная средняя численность 16 сентября составила 1,7 млн. кл./л. в Большом Севане и 1,1 млн. кл./л. — в Малом.

Распределение *Anabaena* по глубинам определяется силой волнения. Обычно, как показывают данные по вертикальному распределению водорослей, представленные на рис. 3—7, основная масса их

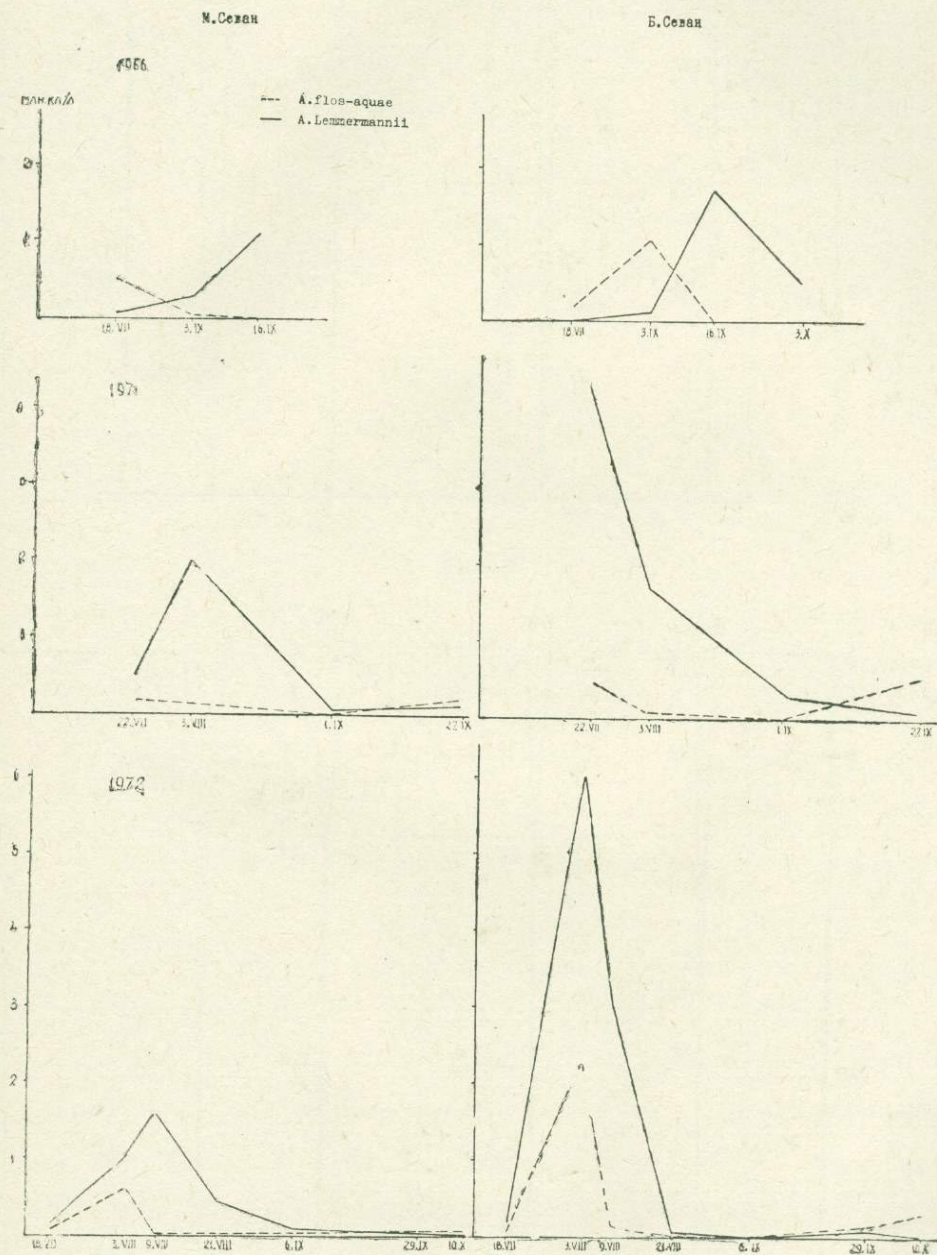


Рис. 2. Средняя численность разных видов *Anabaena* в некоторые воды, млн. кл./л.

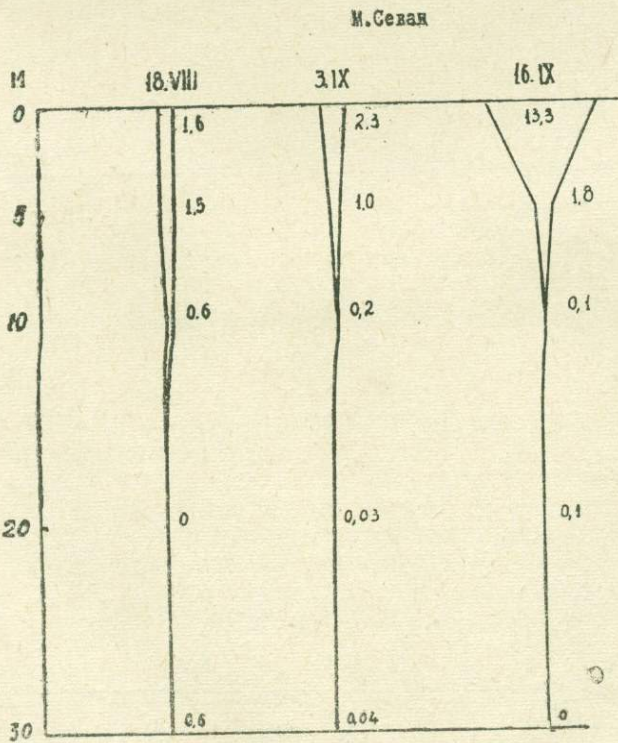
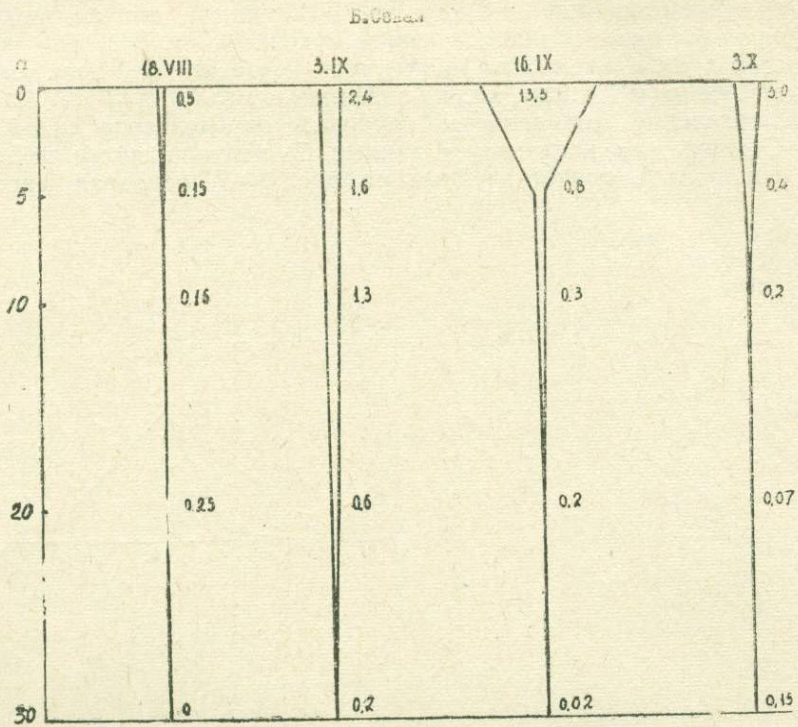
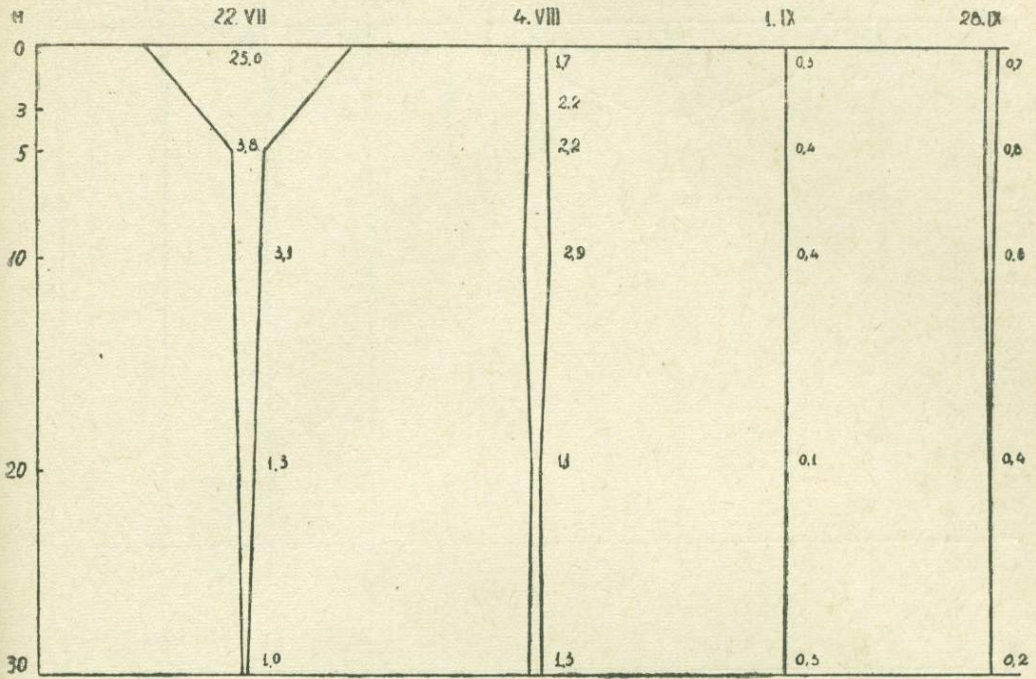


Рис. 3. Вертикальное распределение Апабаена (два вида) в 1966 г., млн. кл./л.

Б.Сезан



М.Сезан

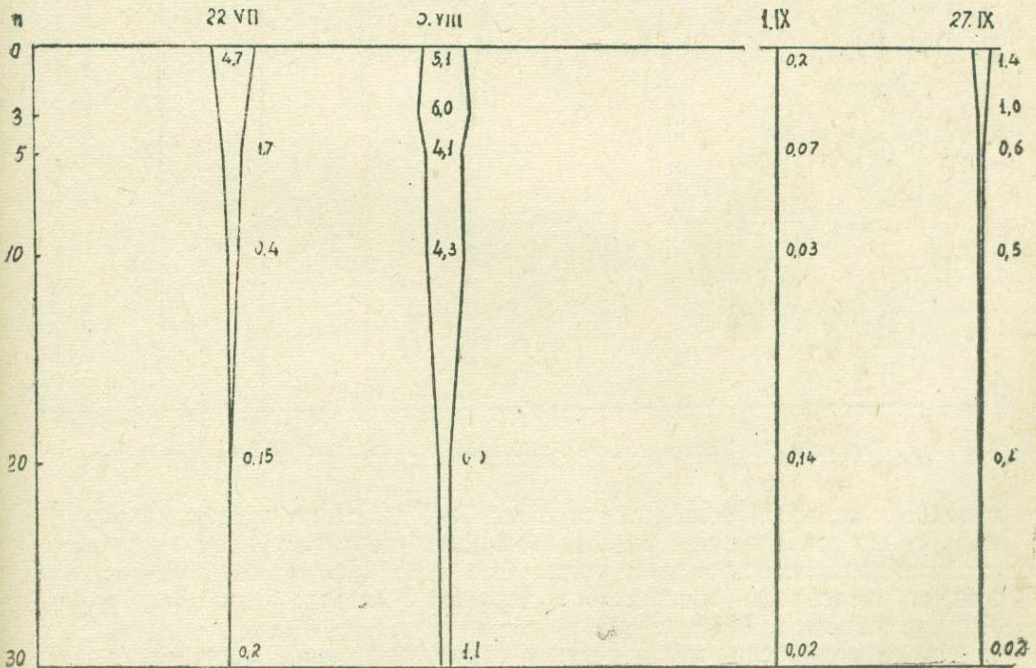


Рис. 4. Вертикальное распределение Анабаена (два вида) в 1971 г., млн. кл./л.

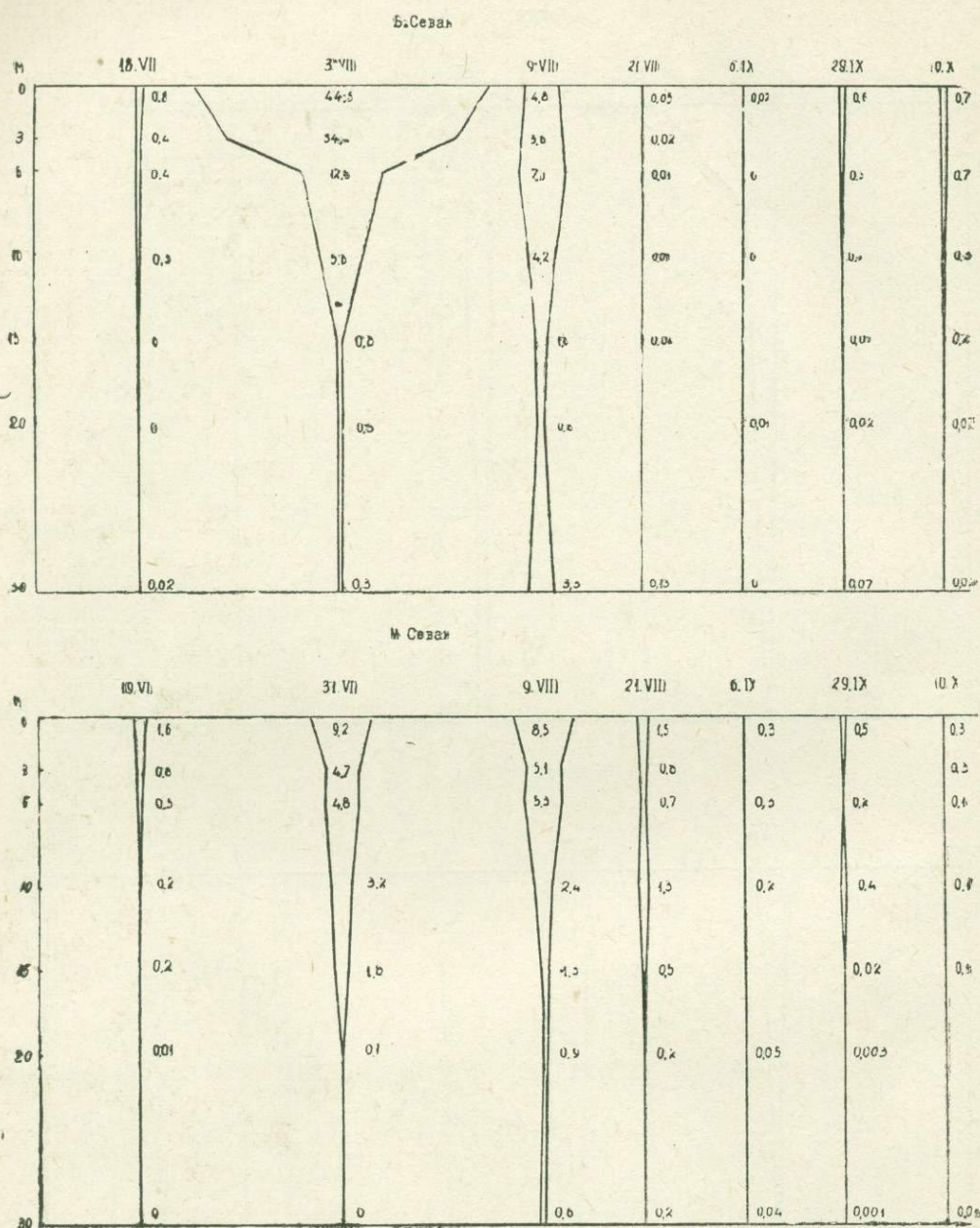


Рис. 5. Вертикальное распределение Апабаена (два вида) в 1972 г., млн. кл./л.

находится в верхнем слое до глубины 3—5 м, где в период максимума средняя численность их для этого слоя достигает нескольких десятков миллионов клеток на литр. Так, в 1972 г. в Большом Севане средняя численность водорослей в верхнем 5-метровом слое составила 33 млн. кл./л., в 1968 г.—23 млн. кл./л.

Реже водоросли распределены более или менее равномерно до глубины 10—15 и более метров. Обычно это наблюдается в конце лета—начале осени, когда в озере существует эпилимнион большой

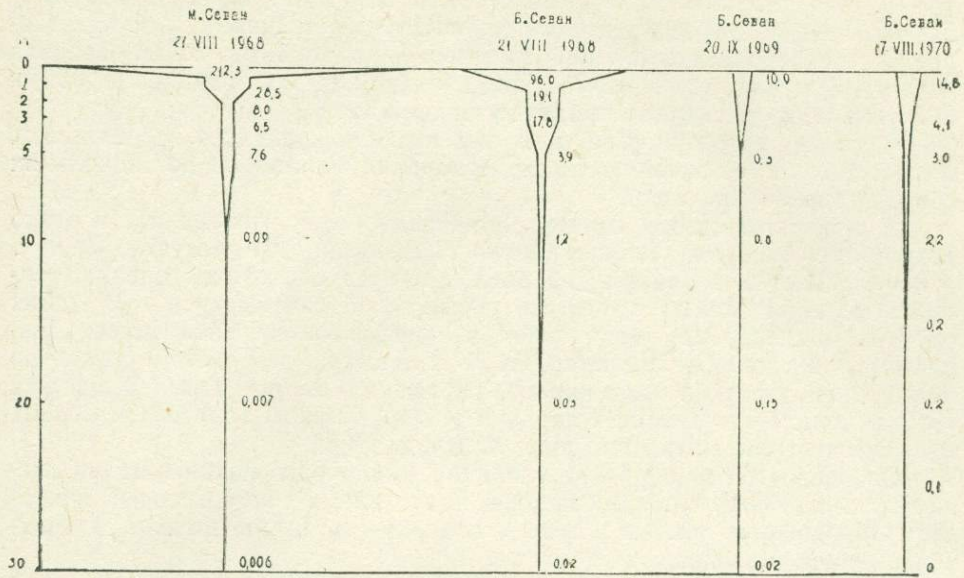


Рис. 6. Вертикальное распределение Апабаена (два вида) в период максимума в некоторые годы.

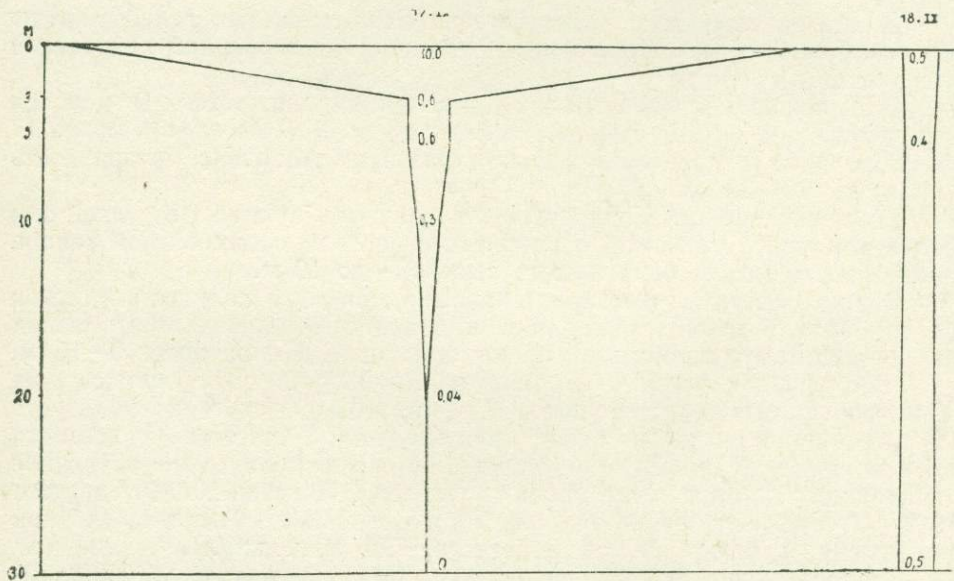


Рис. 7. Вертикальное распределение Апабаена 17 и 18 сентября 1965 г. на одной станции в М. Севане, млн. кл./л.

мощности, облегчающий ветровое перемешивание, или же в период отмирания синезеленых, когда нити их начинают погружаться в более глубокие слои.

Влияние ветрового перемешивания на вертикальное распределение Апабаена иллюстрируется данными рис. 7. Пробы водорослей были взяты в одной и той же точке Малого Севана 17 сентября 1965 г. при тихой погоде и 18 сентября после ночного шторма. В первом слу-

чае в поверхностном слое находилось 10,0 млн. кл./л, во втором— 0,5 млн. кл./л. В результате интенсивного перемешивания воды водоросли распределились почти равномерно до глубины 30 м. Средняя численность для всего столба воды составила соответственно 339 и 342 тыс. кл./л, т. е. была практически одинакова.

В поверхностном слое при интенсивном развитии синезеленых количество клеток колеблется от нескольких миллионов до нескольких сот миллионов на литр.

В штилевую погоду концентрация водорослей к поверхности резко возрастает, как это наблюдалось, например, 21 августа 1968 г. (рис. 6). При всплывании водорослей иногда образуется пленка, толщина которой может достигать нескольких сантиметров. В таких случаях концентрация водорослей в поверхностном слое может возрасти до нескольких миллиардов, а в местах ветрового сгона—до нескольких десятков миллиардов клеток на литр. Так, 3 августа 1972 г. количество клеток *Anabaena* в Норадузском заливе (Б. Севан) в поверхностном слое составило 70 млрд. кл./л.

Особенно легко образуется пленка в периоды максимума «цветения», так как синезеленые содержат в это время много газовых вакуолей. Образование пленки на всей поверхности озера—редкое и кратковременное явление.

Поднимающиеся к поверхности водоросли легко переносятся под действием ветра; при этом образуются полосы «цветения», чередующиеся с участками относительно чистой воды, хорошо различимые с катера и даже с берега.

В период массового развития синезеленых чистые голубые воды Севана приобретают желто-зеленый, а в местах скоплений водорослей даже желтый цвет.

Прозрачность воды во время «цветения» снижается. В полосах «цветения» она может уменьшаться до 2,3 м. В Лчашенской бухте 17 сентября 1965 г. при очень сильном развитии *Anabaena* прозрачность упала до 10—30 см.

Если численность водорослей не слишком высока и если они более или менее равномерно рассеяны в верхних слоях водной толщи, прозрачность может быть весьма высокой—до 10 м.

Важно отметить, что значительного увеличения количества клеток на глубинах в период отмирания *Anabaena* не наблюдается. Распад их, по-видимому, происходит преимущественно в слое воды 0—15 м.

Наибольшее количество клеток *Anabaena*, опустившихся на 30-метровую глубину в Большом Севане, было отмечено 9 августа 1972 г.—3,3 млн. кл./л, после достигнутого 3 августа максимума 8,5 млн. кл./л. В значительно большей степени происходит опускание отмирающих клеток диатомовой водоросли *Asterionella* 21 августа 1972 г. численность ее на глубине 30 м составила 4,0 млн. кл./л (при максимуме, наблюдавшемся 9 августа,—3,0 млн. кл./л).

Следовательно, на ухудшение кислородного режима в гипolimнионе *Anabaena*, при том количественном развитии, которое мы имеем в Севане в настоящее время, едва ли может оказать большое влияние. По-видимому, большую роль в процессе увеличения дефицита кислорода в глубинных слоях играют другие водоросли, также развивающиеся летом, особенно диатомовые, которые в значительном количестве достигают максимальных глубин.

Освобождающиеся при распаде клеток синезеленых питательные вещества очень быстро используются другими группами водорослей. Так, в 1972 г. в Большом Севане максимальное количество *Anabaena* было отмечено 3 августа, а уже 9 августа, в условиях резкого снижения ее численности, в озере наблюдалось сильное развитие диатомо-

вых—*Asterionella* и *Melosira*. Быстрота, с которой развивались диатомовые вслед за уменьшением численности *Апабаена*, служит свидетельством высокой скорости распада клеток синезеленых.

В Малом Севане развитие *Апабаена* по средним данным на единицу объема гораздо слабее, чем в Большом (рис. 8). Отчасти разница в цифрах обусловлена различием в глубине между этими двумя

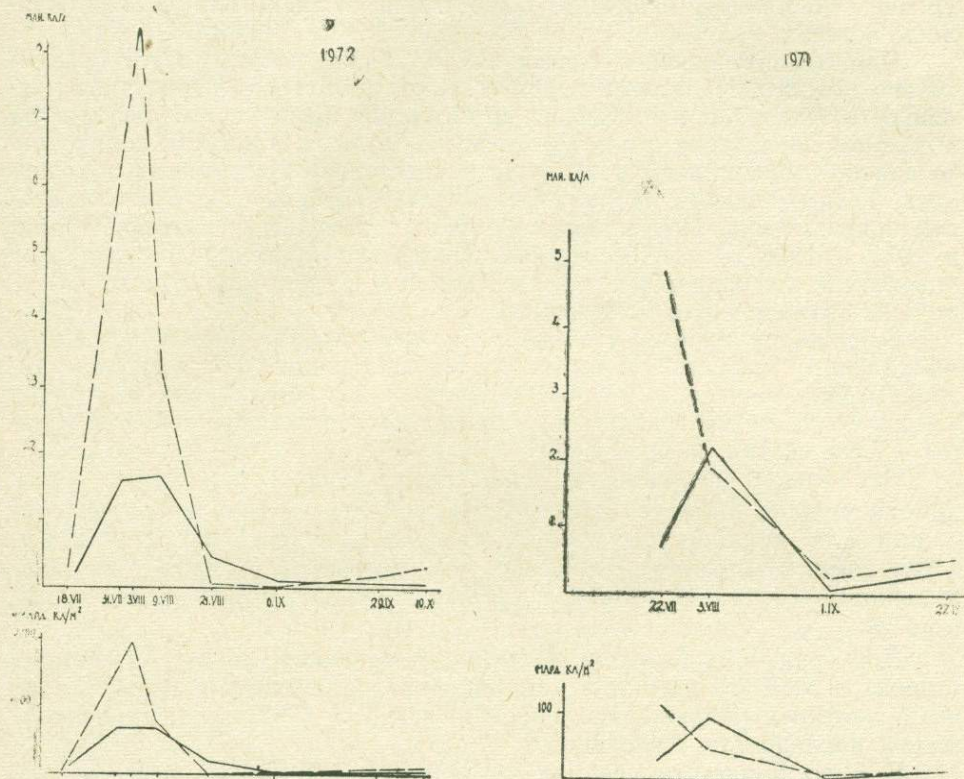


Рис. 8. Средняя численность *Апабаена* в Малом (—) и Большом (---) Севане в 1971 и 1972 гг., млн. кл./л. и млрд. кл./м².

бассейнами. При расчете средней численности на единицу поверхности разница менее значительна. Так, 21 августа 1968 г. средняя численность *Апабаена* составила в 1 л в Малом Севане 3,5 млн. кл., в Большом—8,8 млн. кл., а под 1 м² соответственно 142 и 212 млрд. кл.

Как показано на рис. 8, в Малом Севане нарастание численности *Апабаена* начинается несколько позже, чем в Большом; максимум «цветения» также достигается позже, а снижение численности происходит обычно медленнее.

Интересно отметить, что в первые годы очень интенсивное «цветение» происходило в Лчашенской бухте. Так, 17 сентября 1965 г. в воде находилось следующее количество клеток *A. Lemmermannii*: на глубине 0 м—7320 млн. кл./л; 0,5 м—1190 млн. кл./л; 2,0 м—427 млн. кл./л; 5,0 м—336 млн. кл./л; 8,0 м—10 млн. кл./л.

Средняя численность для столба воды при этом составляла 644 млн. кл./л. Поскольку в М. Севане в это время развивалась почти исключительно *A. Pos-aquae*, то можно считать, что столь большие количества водорослей не являлись следствием концентрации их в этом участке озера в результате сгона, а образовались в самой бухте.

В последние годы развитие *Апабаена* в Лчашенской бухте значительно менее интенсивно, что, возможно, связано с усилением развития водных цветковых растений в этом районе при снижении температур спуска.

В Артанишском заливе, в сильной степени обособленном от Б. Севана, где развитие макрофитов находилось на постоянно высоком уровне, «цветение», напротив, было очень слабым, или не наблюдалось вовсе.

Период интенсивного «цветения» в Севане продолжается сравнительно недолго. Например, в 1972 г. период быстрого нарастания численности *Апабаена* в Б. Севане длился с 18 июля по 3 августа. За подъемом последовал столь же быстрый спад и к 9 августа количество ее сильно уменьшилось, а 21 августа «цветение» практически закончилось. Таким образом, продолжительность «цветения» составила немногим более месяца. Почти таким же кратковременным «цветением» было в 1971 и 1968 гг.: 1—1,5 месяца. Несколько более продолжительное «цветение» наблюдалось в 1966 и 1968 гг.—с середины августа до середины октября—около 2 месяцев.

Существует мнение, что быстрый темп размножения синезеленых, обладающих двойственным типом питания, наряду с другими физиолого-биохимическими их особенностями, является одной из причин массового развития в водоемах именно этих представителей альгофлоры (Топачевский и др., 1968).

Нарастание численности *Апабаена* в Севане в некоторые годы, действительно, происходит очень быстро. Время генерации, рассчитанное для периода быстрого роста с 18 июля по 3 августа 1972 г. (без учета отмирания), составило у *A. flos-aquae* 69 час., у *A. Lemmermannii*—74 час. В культуре время генерации *A. flos-aquae* достигает 36 — 27 — 21 час. (Gorham et al., 1964).

Для сравнения было определено время генерации у *Asterionella formosa* и *Melosira granulata* var. *angustissima*, необычно сильное развитие которых наблюдалось также в августе 1972 г. во время снижения численности *Апабаена*.

С 3 по 9 августа средняя численность *Asterionella* в Б. Севане возросла со 174 000 до 3 028 000 кл./л., *Melosira*—с 33 680 до 1 012 000 кл./л. Время генерации оказалось равным соответственно 33 и 30 час. По сообщению Лунда (Lund, 1964), *Asterionella* при хороших условиях (в культуре) способна делиться дважды в день.

Таким образом, скорость деления у диатомовых оказалась в 2 раза выше, чем у *Апабаена*. Создавая гораздо более высокую биомассу, но будучи более равномерно распределены в водной толще, диатомовые не образуют видимого «цветения». По существу же их значение как показателей эвтрофикации в Севане, при развитии в летний период, не менее велико, чем синезеленых.

Естественно, что при такой высокой скорости размножения и распада клеток *Апабаена* установить истинную величину максимума, по-видимому, не всегда удастся, так же, как и точный момент его наступления. Тем не менее, наибольшая отмеченная величина численности *Апабаена*—8—9 млн. кл./л (1968, 1972 гг.), вероятно, близка к максимальной для современного Севана.

Как показывают наблюдения, развитие «цветения» в Севане не всегда связано со временем максимального прогрева вод озера, что наблюдается обычно в конце августа.

Интенсивный рост численности *Апабаена* в разные годы начинался при различной температуре воды в эпилимнионе—от 14 до 20°.

В 1964 г. «цветение» развивалось уже в период охлаждения озера при температуре 14—16°.

В 1971 и 1972 гг. «цветение» началось и закончилось до достижения максимальной температуры воды, в начале «цветения» температура воды в эпилимнионе составляла 14—16°. Лишь в 1966 и 1969 гг. период развития «цветения» совпал со временем максимального прогрева вод.

Говоря о причинах возникновения «цветения» в оз. Севан, можно указать на следующие.

Прежде всего, уменьшение глубины озера и связанные с этим изменения в его морфометрии (рис. 9, табл. 1—3). С понижением

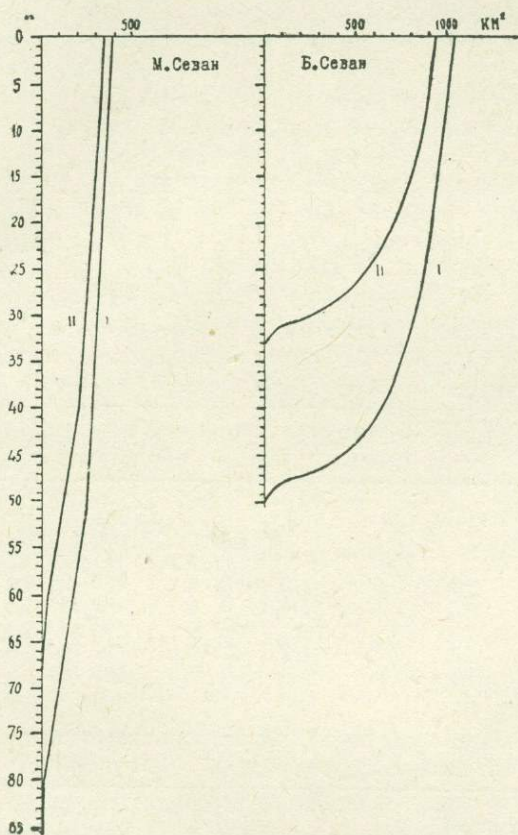


Рис. 9. Батиграфические кривые Малого и Большого Севана до понижения уровня (I) и после понижения уровня на 17 м (II).

уровня на 17 м средняя глубина озера уменьшилась с 41,3 до 28,4 м (Б. Севана—с 37,7 до 24,0 м). Известно, что с глубиной водоема связаны многие его свойства, что средняя глубина озера, при прочих равных условиях, определяет его трофический тип. Так, для озер западной Канады установлено, что граница между эвтрофными и олиготрофными водоемами происходит при средней глубине 20—25 м (Rawson, 1955).

При небольшом уменьшении общей площади Б. Севана порядка 10% (с 1032 до 932 км²) произошло значительное увеличение роли относительно мелководных участков (табл. 2).

В М. Севане не наблюдается столь больших изменений соответствующих площадей (табл. 3), но поскольку, в результате существующих

Таблица 1

Некоторые морфометрические показатели оз. Севан
при разных уровнях

Понижение уровня, м	0	17	18
Годы	1938	1964—69	1970—72
Площадь, км ²	1416	1259	1249
М. Севана	384	332	328
Б. Севана	1032	927	920
Макс. глубина, м	98,7	81,7	80,7
М. Севана	98,7	81,7	80,7
Б. Севана	58,7	41,7	40,7
Средн. глубина, м	41,3	28,4	27,6
М. Севана	50,9	40,4	39,8
Б. Севана	37,7	24,0	23,2
Объем водной массы, км ³	58,4	35,7	34,4
М. Севана	19,5	13,4	13,1
Б. Севана	38,9	22,3	21,3

Таблица 2

Площадь, заключенная между различными изобатами до начала спуска и при понижении уровня на 17 и 18 м в Б. Севане, км² (составлено по таблице Киреева, 1933). (В скобках указан процент соответствующих площадей от всей площади Б. Севана).

Понижения уровня, м	0	17	18
Площадь в пределах изобат			
0—10 м	57 (6 %)	92 (10 %)	94 (10 %)
0—15 м	92 (9 %)	151 (16 %)	158 (17 %)
0—20 м	129 (13 %)	239 (26 %)	250 (27 %)
0—25 м	174 (17 %)	347 (37 %)	379 (41 %)
0—27 м	197 (19 %)	433 (47 %)	500 (54 %)
0—30 м	231 (32 %)	687 (74 %)	797 (87 %)
Площадь с глубинами более 30 м	801 (78 %)	239 (26 %)	123 (13 %)

Таблица 3

Площадь, заключенная между различными изобатами до начала спуска и при понижении уровня на 17 и 18 м в М. Севане, км²

Понижение уровня, м	0	17	18
Площадь в пределах изобат			
0—20 м	60 (16 %)	54 (16 %)	54 (16 %)
0—30 м	83 (22 %)	86 (26 %)	87 (26 %)
Площадь с глубинами более 30 м	301 (78 %)	246 (74 %)	242 (74 %)

щей системы течений, он находится под сильным влиянием Б. Севана, то ход развития «цветения» в этих двух бассейнах очень сходен.

При понижении уровня на 17 м имеем следующие важные изменения в Б. Севане. Процент площадей в пределах изобат 0—15 м увеличился почти в два раза (9% и 16% от всей площади Б. Севана), в пределах изобат 0—20 м—в два раза (13% и 26%), в пределах изобат 0—30 м—почти в три с половиной раза (22% и 74%).

Озеро Севан в летний период прогревается до больших глубин. Эпилимнион охватывает верхние 15—20 метров водной толщи, а ниж-

няя граница металимниона проходит в конце июля на глубине 25—32 м (в среднем—27—28 м), а в конце августа—на глубине 27—32 (33) м (в среднем—30 м). Глубже располагается гиполимнион (воды с температурой 5—8°).

Отсюда следует, что изменения в морфометрии озера должны были привести к существенному усилению циркуляций вод в период летней стратификации.

Площадь, где эпилимнион в июле—августе достигает дна и где происходит полное перемешивание вод, в Б. Севане возросла почти вдвое—с 92—129 км² (9—13% всей площади Б. Севана) до 151—239 км² (16—26%). Площадь с глубинами 20—25 м, где циркуляции проникают до дна с достаточно большой интенсивностью (на глубине 25 м температура в конце августа достигает 10—14°), увеличились с 45 км² (4%) до 108 км² (11%).

Площадь, занятая водами гиполимниона, почти не участвующего в циркуляциях, соответственно сильно уменьшилась—при понижении уровня озера на 17 м в среднем (если принять за его верхнюю границу глубину 30 м) с 801 до 239 км², при понижении на 18 м—до 123 км².

С уменьшением глубины озеро стало больше зависеть от метеорологических факторов. Если в прежних условиях площадь, занятая водами гиполимниона, мало изменялась в зависимости от степени прогревания, то в настоящее время она колеблется в больших пределах. В некоторых случаях опускание нижней границы металимниона на 1 м приводит к уменьшению этой площади более чем на 100 км² (табл. 4).

Таблица 4

Площадь распространения вод гиполимниона при различных уровнях и разной степени прогревания озера, км²

Понижение уровня, м			
Нижняя граница металимниона, м	0	17	18
27	835	494	420
28	825	420	337
29	812	337	239
30	801	239	123
31	789	123	35
32	776	35	4

Поскольку основная глубина Б. Севана при понижении уровня озера на 17 м уменьшилась до 33 м, а при понижении на 18 м—соответственно до 32 м (площадь с большими глубинами составляет всего 4 км²), то в годы с сильным прогреванием нижняя граница металимниона в августе—сентябре достигает дна, что ведет к исчезновению гиполимниона.

Например, в 1971 г. уже в начале августа гиполимнион практически не существовал и вся водная масса озера была охвачена циркуляциями. В холодные годы гиполимнион может сохраняться до конца октября, как это наблюдалось в 1969 г.

Прогрев озера летом и охлаждение осенью происходят быстрее, максимальная температура поверхности воды несколько повысилась. Осенняя гомотермия устанавливается раньше и при более высокой температуре. Так, в 1938 г. гомотермия в Б. Севане была достигнута в середине декабря при температуре около 7°, в 1961 г.—20 ноября при температуре 10,2—10,5°, в 1964 г.—10 ноября при температуре 10,7—10,9°. В

последующие годы (1965—1972) гомотермия обычно наблюдалась в конце октября—середине ноября при температуре $10,4$ — $12,1^\circ$ и лишь в 1969 г. при более низкой температуре— $9,4$ — $9,5^\circ$.

С уменьшением объема вод гиполимниона и некоторым повышением температуры воды в эпилимнионе средняя температура водной массы озера в летний период стала выше (рис. 10). Как видно из приве-

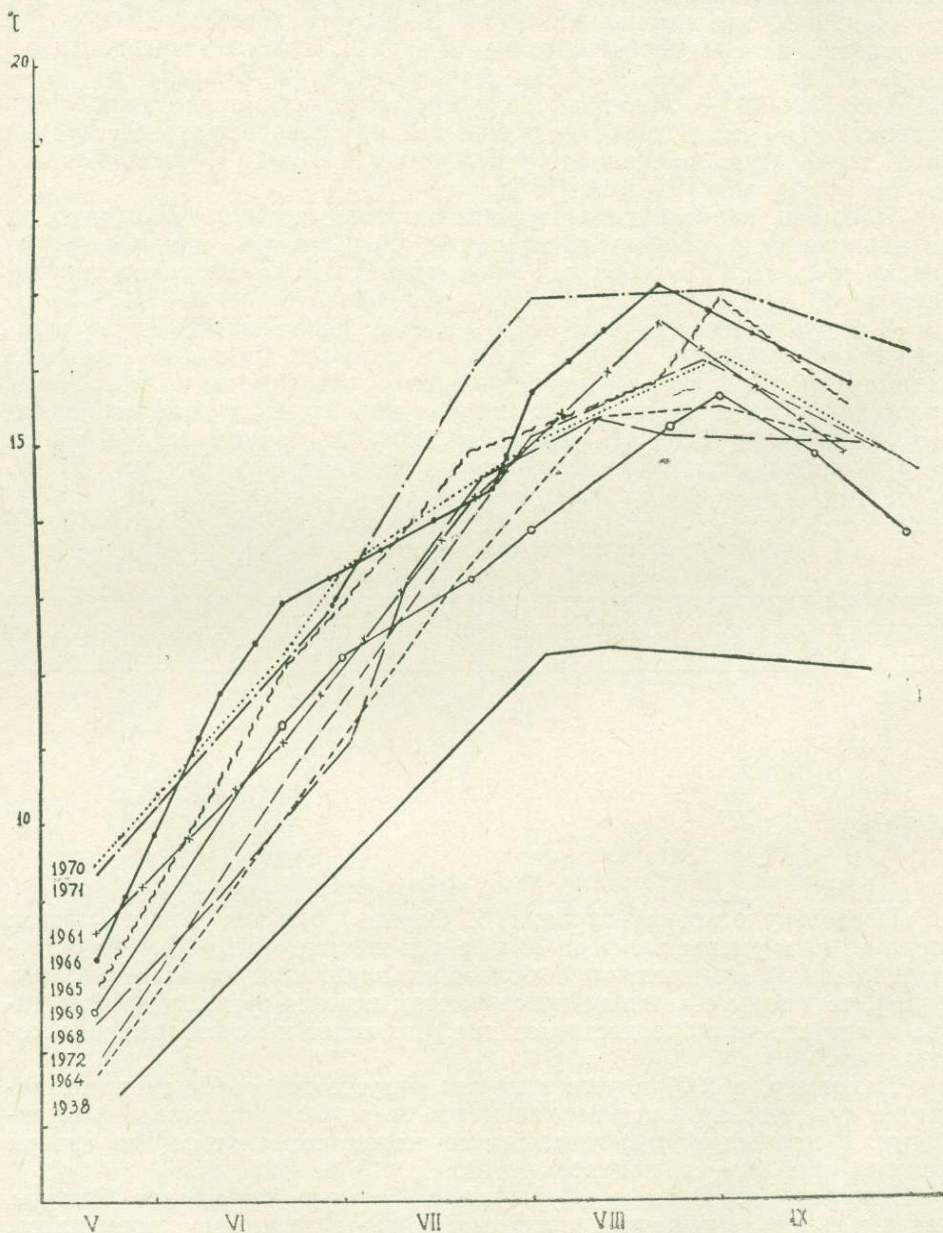


Рис. 10. Ход изменений средней температуры водной толщи Б. Севана в мае-сентябре в разные годы (1938, 1969—1972 гг.—по данным Севанской гидробиологической станции, остальные годы—по данным Севанской гидрометеорологической обсерватории).

денных данных, в мае — сентябре средняя температура воды повысилась по сравнению с 1938 г. на 2—4°.

Усиление циркуляций и связанное с этим обогащение поверхностных вод питательными веществами, несомненно, является одной из главных причин возникновения «цветения». Но, по-видимому, не единственной.

Как показывают данные рис. 10, средняя температура воды в летне-осенний период в Б. Севане в 1961 г. (при понижении уровня на 15 м) была не ниже, чем в некоторые годы с «цветением» (1964, 1968, 1969, 1972), тем не менее в 1961 г. «цветения» не наблюдалось. Кроме того, «цветение», начиная с 1964 г., происходит во все годы, несмотря на значительные различия в степени прогревания, связанные с особенностями метеорологической обстановки разных лет. Последнее хорошо иллюстрируется сравнением температурных кривых в 1969 и 1971 гг. (рис. 11). В эти годы верхняя и нижняя границы металимниона (по данным на 20—30 число каждого месяца) находились на следующих глубинах:

	VII	VIII	IX
1969 г.	5 (10)—25 м	10 (15)—27 м	15—29 м
1971 г.	20—30 м	20—32 м	20—32 м

Таким образом, зона металимниона в 1971 г. располагалась примерно на 5 м глубже, чем в 1969 г. Если в 1971 г. площадь, занятая водами гиполимниона, уже к концу июля уменьшилась до 100 км², а в начале августа гиполимнион уже не был обнаружен, то в 1969 г. гиполимнион сохранялся до начала ноября (21 октября площадь его составляла 60—80 км²). Средняя температура в 1971 г. была в конце июля на 2,5—3,0°, в конце августа — на 1,5—2,0°, в конце сентября — на 2,0° выше, чем в 1969 г.

При столь значительных колебаниях в степени прогревания озера в разные годы, метеорологический фактор должен оказывать большое влияние на ход биологических процессов в озере. Поскольку опускание нижней границы металимниона на 1 м и понижение уровня озера на 1 м, естественно, приводят к совершенно одинаковому сокращению площади, занятой водами гиполимниона, то колебания в глубине прогревания должны иметь большее значение для развития циркуляций, чем понижение уровня, составившее с 1963 г. по 1964 г. 0,4 м, а в период 1964—1973 гг. — немногим более метра. Однако «цветение» происходило даже в самые неблагоприятные в метеорологическом отношении, т. е. холодные, годы — 1969 и 1972.

Все это заставляет предполагать существование другого, постоянно действующего фактора (или факторов), способствующего развитию «цветения». По предположению Маркосяна (1970), таким фактором могло явиться снижение темпов спуска озерных вод, начиная с 1963 г. (табл. 5), что уменьшило вынос органических веществ из озера.

В 1950—1962 гг. годовые попуски воды превышали 1 млрд. м³, обычно составляя 1,3—1,4 млрд. м³. При этом спуском захватывались наиболее богатые жизнью верхние слои воды, о чем, в частности, свидетельствуют следующие данные. По расчетам Рыжковой (1964), в 1962—1963 гг. биомасса зоопланктона в канале, через который осуществляется спуск воды из озера, составила в среднем 3,48 г/м³, в то время как средняя биомасса его в озере в 1962 г. была равна 0,52 г/м³ (Мешкова, 1975). Таким образом, биомасса зоопланктона в уходящей из озера воде превышала таковую в самом озере более чем в 6 раз.

По мере понижения уровня озера количество питательных солей, доступных фитопланктону, возрастало, о чем свидетельствовало увели-

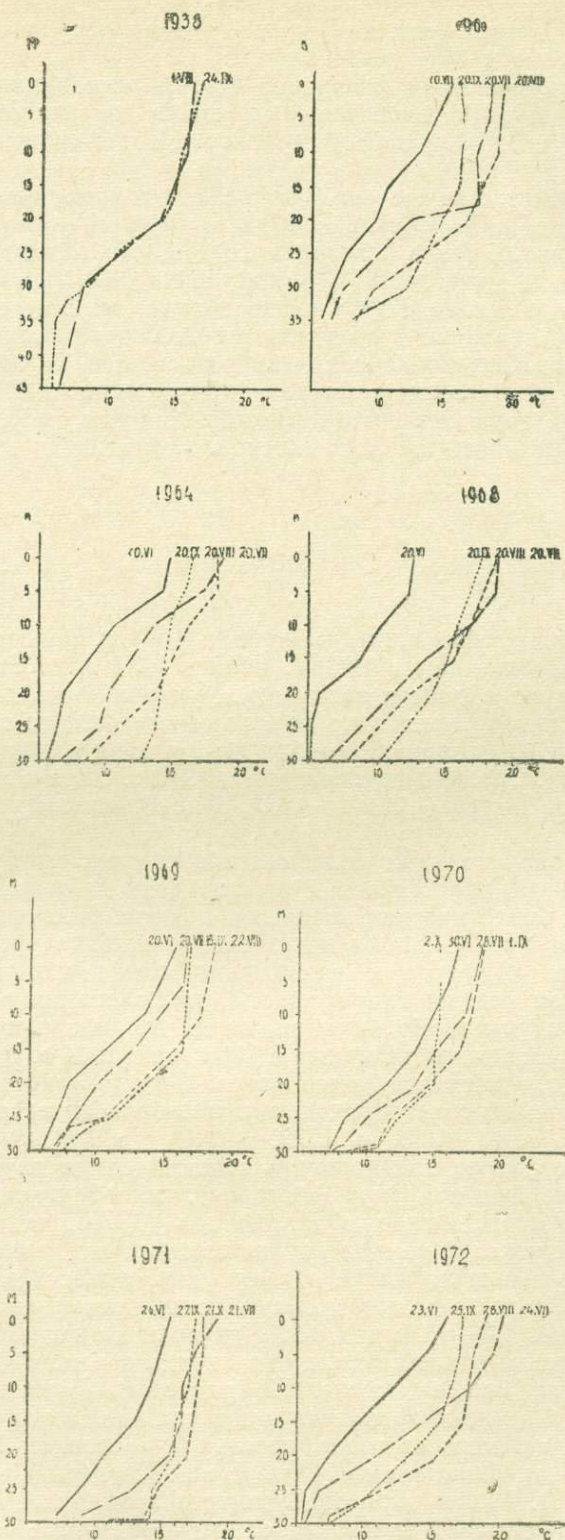


Рис. 11. Распределение температуры (средненные значения) по глубинам в летне-осенний период в Б. Севане в разные годы.

чение его количественного развития на единицу объема и изменения в составе доминантов.

Накопление питательных солей в озерной воде могло происходить в результате уменьшения развития макрофитов, поступления их из размываемых донных отложений, увеличения их поступления с притоками при уменьшении объема озера и при повышении их содержания в притоках. Увеличивалась их доступность в условиях новой морфометрии. Повышение средней температуры придонных вод должно было действовать ускоряюще на процессы минерализации органических веществ.

Таблица 5

Понижение уровня оз. Севан
(По данным Севанской гидрометеорологической обсерватории)

Годы	Годовое понижение уровня, см	Общее понижение уровня, м	Попуски млн. м ³
1960	61	14,09	1250
1961	131	15,40	1448
1962	100	16,40	1317
1963	24	16,64	970
1964	42	17,06	903
1965	17	17,23	666
1966	21	17,44	526
1967	9	17,53	476
1968	-6	17,47	413
1969	-4	17,43	411
1970	39	17,82	508
1971	36	18,18	452
1972	-3	18,15	378
1973	21	18,36	178

Несмотря на одновременно происходивший интенсивный процесс выноса питательных веществ из озера, концентрация их в озере и трофогенном слое медленно увеличивалась.

Условия для развития «цветения» сложились тогда, когда концентрация биогенных элементов в трофогенном слое возросла до необходимого минимума. Это произошло осенью 1964 г.

Понижение уровня озера почти на 17 м привело к большим изменениям в морфотетрии, следствием чего явилось усиление циркуляций в летне-осенний период. Уменьшение темпов спуска озерных вод с 1963 г. ускорило процесс накопления питательных веществ в озере. В результате этого к 1964 г. озеро уже располагало необходимым запасом биогенных элементов.

Возникновению «цветения» в 1964 г. могли способствовать особенности температурного режима этого года. 1964 год не отличался высокими температурами воды, однако рано начавшееся осеннее перемешивание привело к тому, что уже 30 сентября на большей части Большого Севана существовали гомотермические условия при температуре 14—16°. Интенсивные циркуляции и подъем питательных веществ при наличии высоких температур обусловили возможность развития *Aphanizomenon*.

В последующие годы новые изменения в режиме озера сделали возможным наступление «цветения» в более ранние сроки и при любых метеорологических условиях года.

Примечательно, что появление новых массовых видов в оз. Севан чаще всего бывает связано с начальным периодом интенсивного осеннего перемешивания вод: *A. flos-aquae*—октябрь 1964 г.; *A. Lemmermannii*—октябрь 1965 г.; *Melosira granulata* var. *angustissima*—ноябрь

1966 г.; *Nodularia spumigena*—октябрь 1973 г. По-видимому, скорость поступления питательных солей в верхние слои в это время наиболее высока.

Рассматривая развитие «цветения» в период 1964—1972 гг., можно отметить, что «цветения» в общем становятся все более ранними.

Время наступления «цветения» не связано, как показано выше, с определенной температурой воды. Не обнаруживается и видимой связи между сроками «цветения» и величиной годового притока воды. Годы с наибольшим приходом—1968 и 1969—сильно отличались по развитию *Анабаена*.

Понижение уровня озера в указанный период составило немногим более одного метра (1,1 м). Вероятно, это играет некоторую роль в передвижении сроков «цветения», но, несомненно, не главную. Уменьшение глубины озера на 1 м создает условия для дальнейшего усиления циркуляций. Однако, как показывают данные, не имеется прямой связи между падением уровня в этот период и степенью прогрева озера (рис. 10). В 1968, 1969 и 1972 гг. средние температуры были почти такими же низкими, как и в 1964 г. Перемешивание глубинных вод в эти годы также происходило слабо, что видно из данных рис. 12.

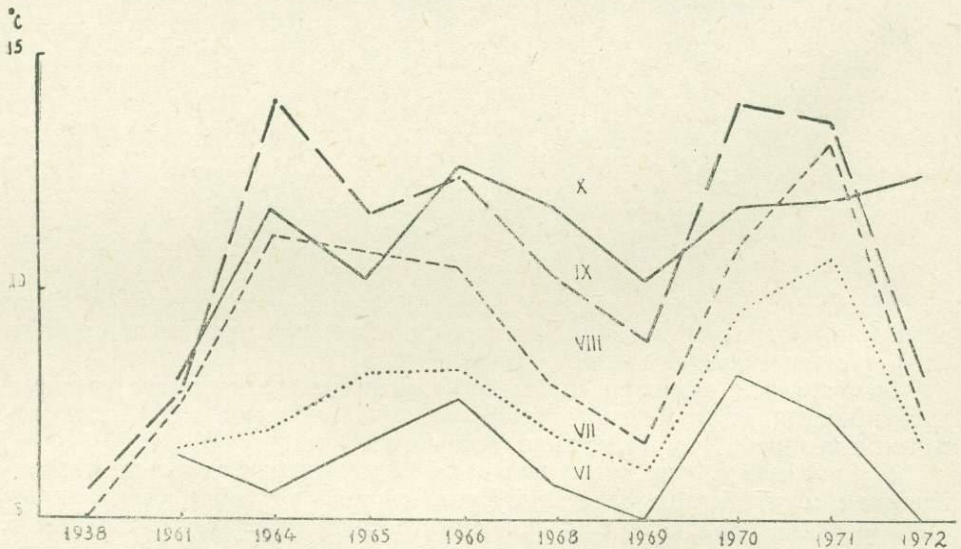


Рис. 12. Средняя температура придонного глубинного слоя воды в Б. Севане в июне-октябре в разные годы (по данным на 30 число)

Таким образом, следует признать, что передвижение сроков развития *Анабаена* в течение 1964—1972 гг. связано не только с усилением циркуляций при дальнейшем уменьшении глубины озера.

Важную роль в определении времени наступления «цветения» играют метеорологические условия года, влияющие на ход прогревания, которые при современной морфометрии озера приобрели, как показано выше, большое значение.

В этом отношении достаточно сравнить развитие *Анабаена* в 1969, 1970 и 1971 гг., резко отличавшихся по температурным условиям. В эти годы станцией были проведены подробные исследования термического режима озера, позволившие установить изменения в глубине прогревания и в площади, занятой водами гиполимниона, по мере прогревания в разные годы. Наиболее низкие температуры наблюдались в 1969 г., наиболее высокие—в 1971 г., 1970 г. характеризовался промежуточно-

ми условиями (рис. 11). Соответственно этому интенсивное развитие синезеленых происходило в 1969 г. во второй половине августа—первой половине сентября, в 1970 г.—в первой половине августа, в 1971 г.—в первой половине июля.

На основании результатов исследований 1969—1971 гг. был сделан вывод о связи между степенью прогрева озера (показатель—площадь распространения вод гиполимниона) и временем наступления «цветения». Казалось очевидным, что при уменьшении площади, занятой гиполимнионом, до 200—100 км², складываются условия для развития «цветения».

В связи с этим ход событий в 1972 г. был несколько неожиданным. 1972 г. отличался довольно низкими температурами в течение июня и большей части июля. Тем не менее «цветение» началось очень рано—в середине июля, т. е. раньше, чем в более теплом 1970 г. и всего на две недели позже, чем в наиболее теплом 1971 г. Площадь гиполимниона в это время составляла 400—500 км².

Если взять другой показатель степени прогрева озера—среднюю температуру воды—и сопоставить данные рис. 1 и 10, получаем следующее. В 1971 г. «цветение» началось при температуре около 13,5—14,0°, в 1972 г.—при температуре 13,0—13,5°.

Далее оказалось, что если взять весь период «цветения» (1964—1972 гг.), то в разные годы «цветение» начиналось при различной средней температуре воды: в 1965 г. при 16,5—17,0°, в 1966 г.—при 16,5; в 1968 г.—при 14,5°; в 1969—при 14,5°; в 1970—при 14,5°; в 1971—при 13,5—14,0°; в 1972—при 13,0—13,5°.

Как можно заметить, связь между началом «цветения» и средней температурой воды определенно существует. Достаточная степень прогрева вод озера—важное условие начала «цветения». Однако в разные годы, оказывалось, необходима разная степень прогрева. Легко видеть, что чем позднее год, тем при более низкой температуре начиналось «цветение».

Подобную закономерность можно уловить, сопоставляя время «цветения» и величину площади гиполимниона в разные годы. Если в 1964 г. условия для развития «цветения» создались в озере только с исчезновением гиполимниона, то в 1972 г. «цветение» могло начаться, когда площадь гиполимниона составляла 400—500 км². То, что в 1970 и 1971 гг. «цветение» началось при меньшем развитии гиполимниона (100—200 км²), можно объяснить тем, что в эти годы уменьшение площади гиполимниона произошло уже в июне, когда температуры были слишком низки для развития синезеленых.

Все это означает, что трофические условия в озере меняются. Несмотря на очень небольшие изменения уровня, степень трофии озера неуклонно возрастает. В результате этого очень близкие по характеру прогрева и средней температуре годы, например 1964 и 1972, 1965 и 1970, сильно отличаются по срокам «цветения». В 1972 г. «цветение» началось на 2,5 месяца раньше, чем в 1964 г., в 1970 г.—почти на 1,5 месяца раньше, чем в 1965 г.

Если сравнить годы, близкие по времени, но с разными температурными условиями, оказывается, что разница в прогревании также может обусловить значительное различие в сроках «цветения». В 1972 г. «цветение» наступило на 2 недели позже, чем в 1971 г., в 1969 г.—на 2,5 недели позже, чем в 1968 г. 1966 г. был заметно теплее, чем 1969 г., а развитие Апабаепа происходило примерно в те же сроки.

Имеются и другие доказательства эвтрофикации в период 1964—1972 гг. На продолжающийся процесс эвтрофирования указывают дальнейшие изменения в составе доминантов и динамике севанского фитопланктона. Так, в октябре 1973 г. наблюдалось довольно интенсивное

развитие синезеленой водоросли *Nodularia spumigena*, не известной ранее для озера. Средняя биомасса ее в Большом Севане 18 октября составила 0,1 мг/л (по данным сетных проб). Еще раньше, в 1966 г., как уже отмечалось, появился новый массовый вид диатомовой *Melosira granulata* var *angustissima*. Начиная с 1965 г., максимум развития диатомовых водорослей перемещается с весны на осень. Значительно усилилось развитие фитопланктона в летний период.

Возрастание степени трофии озера в рассматриваемый период может быть обусловлено рядом причин: продолжающимся снижением уровня озера, дальнейшим сокращением попусков воды из озера, увеличением поступления питательных веществ с притоками вследствие их загрязнения.

Возможно, что имеет место накопление в озере азота в результате азотфиксации. *A. Lemmermannii* включена в список азотфиксирующих синезеленых (Штина, 1965). Относительно азотфиксации у *A. flos-aquae* также имеются указания (Gorham, 1964).

Изменение окислительно-восстановительных условий в придонных глубинных слоях воды должно ускорять переход биогенных элементов из донных отложений в воду.

То, что понижение уровня с 1964 по 1972 гг. на 1,1 м, по-видимому, имеет небольшое значение в изменении сроков «цветения», доказываются и тем, что «цветение» в некоторые годы начинается раньше, чем прогревание достигнет больших глубин. Как видно из данных рис. 11, в 1972 г. в середине июля, когда началось «цветение», водная толща была прогрета только до глубины 20 м. 24 июля температура на этой глубине равнялась 10,9°, на глубине 25 м — 6,7°. Увеличение площади в пределах изобат 0—20 м при понижении уровня с 17 до 18 м составляет незначительную величину—11 км² (около 5% всей площади этой зоны) (табл. 2). Подобное увеличение едва ли могло существенно повлиять на уровень трофии.

Таким образом, в рассматриваемый период (1964—1972 гг.) уменьшение глубины озера и усиление в связи с этим циркуляции не могло явиться главной причиной происходящей эвтрофикации. Должно было иметь место накопление в водоеме питательных веществ. Это накопление могло происходить в результате превышения их поступления над выносом из озера.

Если до начала спуска приход воды из речек и родников составлял, по данным Лятти (1932), 1,5% объема озера, то в настоящее время, при уменьшившемся объеме озера, он возрос до 2,2—2,3%. При этом поступающие воды содержат гораздо больше питательных веществ, чем в 1928 г., так как налицо факт загрязнения рек.

Можно, вероятно, считать, что на последнем этапе спуска, начиная с 1964 г., все наблюдающееся разнообразие событий в отношении «цветения» определяется взаимодействием двух основных факторов. На фоне происходящей вследствие накопления питательных солей эвтрофикации проявляется действие особенностей метеорологического режима разных лет. Поскольку первый фактор действует только в одном направлении, то в целом происходит сдвиг начала «цветения» на все более ранние сроки.

«Цветения» в 1971—1972 гг. были не только ранними, но и кратковременными. Вместе с тем они характеризовались очень быстрым нарастанием численности. Это, может быть, объясняется тем, что развитие «цветения» в эти годы пришлось на июль—период быстрого прогревания, гораздо более быстрого, чем в августе, особенно в годы с ледоставом. Быстрое прогревание означает быстрое поступление питательных веществ вообще, быстрое изменение условий и быструю смену событий.

Примечательно, что увеличения количественного развития Апабаэпа, при изменении сроков ее развития, за последние четыре года (с 1968 по 1972 г.) не произошло.

Обращаясь снова к причинам раннего «цветения» в 1972 г., можно отметить особенность процесса прогревания в тот год.

Вследствие наблюдавшегося в 1972 г. ледостава температура воды в мае была очень низкой. Несмотря на высокие темпы нагревания в течение июня, к концу месяца озеро было прогрето слабо. Интенсивное прогревание продолжалось в течение июля и к концу месяца озеро приблизилось по средней температуре воды к средним показателям.

Подобный ход прогревания характерен и для других лет с ледоставом—1964, 1968, 1971 (рис. 11).

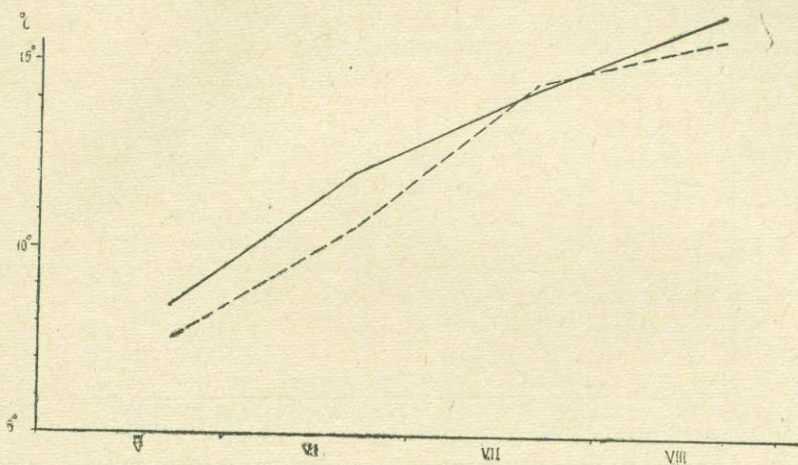


Рис. 13. Ход изменений средней температуры воды в летнее время в годы с ледоставом (-----) и без ледостава (——), Б. Севан.

На рис. 13 изображен ход изменений средней температуры воды в годы с ледоставом и без ледостава. Кривые рис. 14 показывают распределение осредненных значений температуры по глубине в летний период для четырех лет с ледоставом (1964, 1968, 1971, 1972) и трех лет без ледостава (1966, 1969, 1970). Как показывает сравнение хода изменений средней температуры воды в годы без ледостава скорость прогревания в июле, по сравнению с июнем, замедляется, а в годы с ледоставом остается высокой, т. е. процесс прогревания озера в годы без ледостава происходит более плавно.

Годы с ледоставом неизменно отличались сильным и ранним «цветением». Лишь в 1964 г. «цветение» возникло поздно—в октябре. Возможно, что влияние ледоставов стало сказываться позднее, когда «цветение» стало передвигаться на первую половину лета.

Хотя строгие доказательства влияния ледоставов на «цветение» отсутствуют, можно предположить, что высокая скорость нагревания и интенсивные циркуляции, происходящие в течение июля, способствуют более раннему наступлению «цветения».

В последний период случаи образования сплошного ледового покрова на оз. Севан резко участились, что, несомненно, связано с уменьшением его теплозапаса.

«Цветение» в водоемах типа озера Севан, имеющих рыбохозяйст-

венное значение и могущих быть использованными для питьевого водоснабжения,—явление крайне нежелательное.

При «цветении» ухудшается качество воды, затрудняется ее очистка.

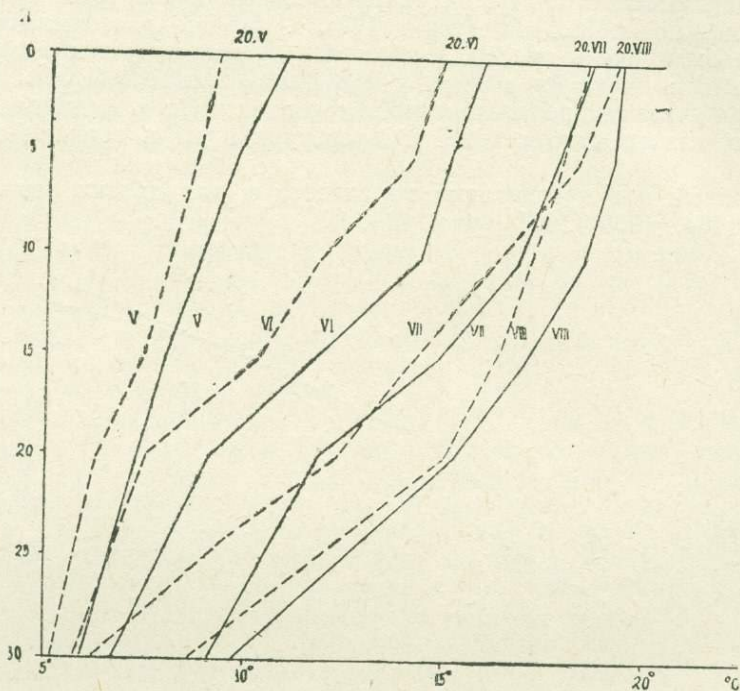


Рис. 14. Распределение температуры по глубинам в летнее время в годы с ледоставом (-----) и без ледостава (——), Б. Севан.

По сведениям, имеющимся в литературе, *A. flos-aquae*, *A. Lemmermannii* и *Nodularia spumigena* относятся к видам синезеленых, способных выделять вещества, токсичные как для гидробионтов, так и для птиц, многих млекопитающих и человека (Иванова, 1965; Горюнова и др., 1969).

Как показали наблюдения на оз. Севан, «цветение» оказывает отрицательное влияние на развитие некоторых видов зоопланктона, служащего кормом для рыб (Мешкова, 1975).

Развиваясь в период стратификации и опускаясь после отмирания в глубинные слои, Апабаена в определенной мере способствует уменьшению содержания кислорода в глубинных слоях, что ухудшает условия существования рыб озера.

С вводом в действие тоннеля Арпа—Севан падение уровня озера прекратится. Едва ли можно ожидать, что возможное при этом понижение уровня озера еще на 0,5—1,0 м существенно отразится на количественном развитии Апабаена. Свидетельством этому служат наблюдения 1968—1972 гг. Понижение уровня за эти годы составило 0,6—0,7 м, «цветение» стало наступать несколько раньше и при более низкой температуре, однако увеличения интенсивности «цветения» не произошло.

В связи с этим можно предположить, что при существующем в озере соотношении биогенных элементов повышение их концентрации

создает условия, более благоприятные для развития других видов фитопланктона.

Больших изменений в сроках «цветения» также, вероятно, не следует ожидать. При том запасе питательных солей, который имеется в озере в настоящее время, развитие *Апабаена* не сможет происходить при низкой температуре. Правда, имеются водоемы, например Кременчугское водохранилище, где *Апабаена* вегетирует и при температуре не более 10° (Брагинский и др., 1968), однако уровень трофии этих водоемов несравненно более высок. Даже если допустить, что при увеличении уровня трофии *Апабаена* будет развиваться при температуре еще на $1-2^{\circ}$ ниже, т. е. при средней температуре $11-12^{\circ}$, начало «цветения» придется на середину июня даже в самые теплые годы.

Увеличение степени трофии будет происходить и после стабилизации уровня, так как накопление в озере питательных солей будет продолжаться. В этих условиях развитие *Апабаена* будет зависеть от состава и количества поступающих в озеро солей, от характера загрязнения. Более вероятно, что *Апабаена* будет развиваться лишь в начале летнего периода, а в остальное время на смену ей придут другие, более эвтрофные виды водорослей. Во всяком случае, развитие водорослей в летний период несомненно усилится, от чего кислородный режим озера еще более ухудшится.

Количество доступных фитопланктону питательных солей может уменьшиться в том случае, если при стабилизации уровня вновь получат развитие макрофиты, вероятность чего, в условиях сильного уменьшения прозрачности севанской воды и изменения ее химизма, вообще говоря, мала.

Поскольку содержание питательных солей в верхнем продуктивном слое зависит как от общего количества их в водоеме, так и от интенсивности их подъема из нижних слоев при циркуляциях, то ослабить «цветение» возможно, подняв уровень озера с тем, чтобы мощный слой гипolimниона, изолирующий богатое биогенными веществами дно, сохранялся на большой площади в течение всего летнего периода. При этом необходимый минимум площади гипolimниона зависит от общего количества питательных веществ в водоеме.

Поскольку степень трофии с 1964 г. возрастает вследствие уже указанных причин, то подъем уровня озера до отметки 1963 г. не может привести к уничтожению «цветения». Более того, по предположению А. Г. Маркосяна, условия для развития «цветения» в отношении морфометрии сложились значительно раньше, чем в 1964 г., и только сильный вынос органических веществ из озера препятствовал его развитию. В пользу такого взгляда свидетельствуют очень резкие изменения в развитии фитопланктона после 1964 г. при почти неизменном уровне озера, которые невозможно объяснить только усилением циркуляций при понижении уровня озера на 1 м. В таком случае даже в 1964 г. возвращение озера к уровню 1963 г., при уменьшении стока из озера, не привело бы к уничтожению условий для развития «цветения». Тем более это верно для современного, более эвтрофного Севана.

В настоящее время не имеется достаточно данных, чтобы указать точный уровень озера, при котором условия для развития «цветения» исчезнут, ибо трудно количественно оценить значение различных факторов в процессе эвтрофикации Севана. Можно отметить, что эффективность предполагаемого подъема уровня озера на 4 м против современного, как мера борьбы с эвтрофикацией, во многом будет зависеть

от темпов накопления питательных солей в озере после стабилизации его уровня.

ЛИТЕРАТУРА

- Брагинский Л. П.* и др. Пятна «цветения», пагонные массы, выбросы синезеленых водорослей и происходящие в них биологические процессы. «Цветение» воды. «Наукова думка», Киев, 1968.
- Горюнова С. В., Ржанова Г. Н., Орлеанский В. К.* Синезеленые водоросли. «Наука», М., 1963.
- Иванова С. С.* Современное состояние вопроса о токсичности синезеленых водорослей. Экология и физиология синезеленых водорослей. «Наука», М.—Л., 1965.
- Киреев И. А.* Гидрографические работы на озере Севан. Материалы по исслед. оз. Севан и его бассейна, V, 1933.
- Легович Н. А.* Изменения в качественном составе фитопланктона оз. Севан под влиянием понижения его уровня. Биол. журн. Армении, XXI, 12, 1968.
- Ляпти С. Я.* Гидрохимический очерк озера Севан. Материалы по исслед. оз. Севан и его бассейна, IV, 2, 1932.
- Маркосян А. Г.* Об изменениях в термическом и кислородном режиме оз. Севан и о влиянии этих изменений на некоторые биологические процессы. Биол. журн. Армении, XXIII, 11, 1970.
- Мешкова Т. М.* Закономерности развития зоопланктона в оз. Севан (в связи с понижением уровня озера). Изд. АН Арм. ССР, Ереван, 1975.
- Рыжкова А. Н.* О выносе зоопланктона из озера Севан через канал ГЭС. Изв. АН Арм. ССР, биол. науки, XVII, 10, 1964.
- Топачевский А. В., Сиренко Л. А., Сакевич А. И.* Роль летучих выделений синезеленых водорослей в формировании биоценозов «цветения». Гидробисл. журн., IV, 2, 1968.
- Штина Э. А.* Азотфиксация у синезеленых водорослей (обзор). Экология и физиология синезеленых водорослей. «Наука», М.—Л., 1965.
- Gorham P. R., McLachlan I., Hammer U. T. and Kim W. K.* Isolation and culture of toxic strains of *Anabaena flos-aquae* (Lyngb) de Bréb. Verh. Intern. Verein Limnol., XV, 2, 1964.
- Lund I. W. G.* Primary production and periodicity of phytoplankton. Verh. Intern. Verein. Limnol., XV, 1, 1964.
- Rawson D. S.* Morphometry as a dominant factor in the productivity of large lakes. Verh. Int. Verein Limnol., XII, 1955.

А. Г. Казарян

Материалы к изучению фитопланктона озера Севан

Регулярное изучение фитопланктона озера начато Севанской гидробиологической станцией с 1936 г. Оно совпало с началом спуска озера. К. С. Владимирова (1947) впервые дала почти исчерпывающий список всей альгофлоры озера, разделив выявленный ею состав на собственно-, тихо-, и пассивно-планктонические формы. Ею было изучено вертикальное распределение и сезонная динамика основных представителей фитопланктона. Позднее В. Г. Стройкина (1953) указала на некоторые изменения в качественном составе фитопланктона и впервые для Севана привела биомассу фитопланктона по видам, группам и общую по рассчитанным ею индивидуальным весам. Затем изучение фитопланктона Севана продолжали Т. М. Мешкова (1962) и Н. А. Легович (1968), которыми выявлены большие изменения в его качественном составе и количественном развитии. Н. А. Легович (1961) уточнила систематический состав отдельных представителей рода *Oocystis*, представленных в Севане значительным разнообразием видов. Ею описано «цветение», вызываемое синезелеными водорослями с 1964 г. Изменение в качественном составе фитопланктона этими авторами рассмотрено в связи с понижением уровня.

Материалы и методика. Основным материалом для данной работы послужили сборы отстойного планктона в период с января по август 1976 г. для Большого Севана и с января по июнь для Малого Севана. Параллельно с отстойными пробами брались и сетные пробы для получения предварительных данных.

После обработки отстойные пробы доводились до объема 15 мл и просчитывались в камере Нажотта с объемом 0,01 см³. Количество водорослей в литре рассчитывалось по формуле $l = 750 p$, где p — количество данной формы в камере, а 750 — постоянный коэффициент для данной камеры, так как объем отстаиваемой пробы 2 л. Нами вновь были определены индивидуальные веса, как уже известных ранее планктеров, так и вновь появившихся (табл. 1).

Качественный и количественный состав фитопланктона озера Севан в разные годы спуска

До спуска и в первый период спуска комплекс фитопланктона пелагиали Севана являлся типичным для олиготрофных озер. В качественном составе фитопланктона пелагиали оз. Севан в 1939 г. (Владимирова, 1947) насчитывалось 26 собственно-планктонных форм водорослей, из которых наиболее характерными являлись в холодное время года диатомовые — *Asterionella formosa*, *Stephanodiscus astraea*, *Stephanodiscus hantzschii*, в теплое — зеленые *Gloeococcus schroeteri* и виды рода *Oocystis*. Качественный состав был очень беден. Владимирова подчеркивает отсутствие в составе фитопланктона Севана некоторых форм водорослей, характерных для многих западноевропейских озер, а именно: *Dunopyxon* из хризомонад, *Anabaena* из синезеленых, *Melosira* и *Tabellaria* из диатомовых, и лишь один вид — *Tribonema deauperatum* — был свойствен европейским равнинным озерам. Стройкина (1953), исследовавшая фитопланктон Севана в 1947 г. после по-

Таблица I

Индивидуальные объемы (мкм³) отдельных представителей фитопланктона озера Севан. Верхняя цифра для Большого, нижняя—для Малого Севана. (+) обозначены новые для Севана формы

Роды или виды	Дата	I	III	IV	V	VII	6/VIII	25/VIII
Asterionella formosa		600	850	405	780	324	350	340
		400	360	360	394	370		
Centricae Мелкие формы		330	330	725	610	980	590	600
		270	270	680	600	600		
Centricae Крупные формы		5350	3300	4700	3500	5840	5700	
		8310	4380	4400	3240	3300		
Fragilaria		1660	2000	1000	2100	720	490	745
		550	590	570	500	570		
+Melosira italica		140	220	210	220	160	210	200
		210	160	190	190	190		
Melosira granulata var. angustissima		500	590	330	435	410	420	
		560	590	465	460	430		
+Tribonema affine		800	1050	520	875	680		670
			690	760	800	850		
+Tribonema minus		740	480	320	350	360		
		320	220	280	190	300		
+Tribonema ambiguum		440	370	305	360	360	350	
					350	320		
Oocystis		(22100)	(28900)	(17150)	(19300)	(17300)	(11700)	(14100)
		(17300)	(12500)	(14540)	(10700)	(10230)		
Dictyosphaerium		(5500)	(2900)	(2480)	(4380)	(7790)	(7200)	(22600)
		(7230)	(3870)	(9750)	(7160)	(13300)		
+Hyaloraphidium rectum		5,2	6,2	4,7	5,2	6,1	5,8	
		5,6	6,2	5,9	6,9	7,0		
Ankistrodesmus angustus		72,5	84	94	116	104	110	100
		82	130	79	85	62		
+Ankistrodesmus longissimus var. acicularis		180	180	195		184		
			190	570		550		
+Ankistrodesmus falcatus var. duplex		4250	1990	1300	960	970	980	330
			1080	210	200	190		
+Ankistrodesmus sp.		4700			3500	3400		27100
+Closterium		81600	91400	92900	92900			91000
		69200	99700	72000	72000			
+Lagerheimia		5640	5300	5200		5540	5210	5200
			5100			1830		
+Golenkiniopsis		610		370		380	360	350
			900	360	380	340		
+Treubaria		170	230	113	160	120		
		150	230	150	145	120		

Продолжение табл. 1

	I	III	IV	V	VII	6/VIII	25/VIII
+Tetrastrum	170	170	110	160	120		
+Coelastrum	150	170	160	160	125		
Crucigenia quadrata	460		385	400	480	(14600)	(15000)
Staurastrum	160		210	150	310	310	250
Anabaena	4640	5900	340	330	300		
Aphanizomenon	7900	13000	3800	7500	7600		
Scenedesmus acuminatus			3500			(1200)	(1210)
+Scenedesmus bijugatus						(1200)	(1210)
Ceratium hirundinella			(1200)			(1210)	(1215)
Pediastrum			(1200)			(1200)	(1200)
+Mougeotia sp.	1500	1400					
+Euglena sp.	450	430	450	370	275	300	
Gloeococcus		390	320	350	340		
Synedra sp.							
Characium						12000	12000
	(4225)	(13300)	(21200)	(3100)	(5100)	(7950)	(12800)
			(4100)	(3200)	(3500)		
	2900	2040	2100	2170			
	2300						10700
						2050	(29000)
				1730	1730		
						210	200

* В скобках указан объем колоний.

нижения уровня озера на 2 м, то есть в самом начале спуска, обнаружена в составе фитопланктона пелагиали еще 3 вида из рода *Oocystis*; таким образом, число собственно-планктических форм достигло 29.

В биомассе фитопланктона пелагиали большую значимость имели только 8 массовых видов, а именно: *Asterionella formosa*, *Stephanodiscus astraea*, *Cyclotella Kutzingiana*, *typ. u. var. planktophora*, *Gloeococcus schroeteri*, *Dictyosphaerium ehrenbergianum*, *Oocystis solitaria* и *Aphanizomenon clatrata*.

По группам в течение 5—6 месяцев в биомассе фитопланктона преобладали диатомовые. Изменения в фитопланктоне пелагиали Севана в связи со спуском на 9—11 м отчетливо выступили в 1956—1958 гг. (Мешкова, 1962). В его составе появились новые виды водорослей, некоторые из них вышли в пелагиаль из бухт, другие были обнаружены впервые. После понижения уровня озера почти на 15 м в 1961—1962 гг. в качественном составе новых изменений не было обнаружено, но наблюдалось дальнейшее усиление развития одних видов и уменьшение других (Легович, 1968). Начиная с 1964 г., при понижении уровня на 16—17 м, произошли особенно значительные изменения: в 1964 г. появилась *Anabaena flos-aquae*, в 1965—*Anabaena Lemmermannii*; в 1966 г.—*Melosira granulata var. angustissima*, в 1968 г.—*Fragilaria*, в 1970 г.—*Oocystis solitaria v. pachyderma*, в 1973 г.—*Nodularia spumigena*, в 1974 г.—*Aphanizomenon flos-aquae*

(Легович, Мешкова, неопубликованные данные). Уже в это время изменения в составе фитопланктона с несомненностью свидетельствовали об изменениях условий его существования в сторону эвтрофикации. «Цветение», которое вызывают синезеленые, являлось достаточно сильным для мезотрофного озера. Анализируя имеющиеся данные о распространении синезеленых водорослей, вызывающих «цветение» воды, можно видеть, что последние в массовом количестве обычно развиваются в слабопроточных, богатых органическими веществами и биогенами водоемах и водохранилищах со слабым водообменом.

Таким образом, до начала наших исследований в планктоне появились некоторые новые формы и исчезли другие (табл. 2). В таблице сравнивается состав фитопланктона в разные годы спуска.

Таблица 2

Изменение в фитопланктоне озера Севан по данным разных авторов

Стройкина, 1947	Мешкова, 1956—1958		Легович, 1968; Легович, Мешкова, неопубликов. данные	
появившиеся	появившиеся	исчезнувшие	появившиеся	исчезнувшие
Oocystis Naegeli	Characium sp.	Eudorina elegans	Oocystis pelagica	Pandorina morum
Oocystis Novae-Semliae	Ankistrodesmus lacustris	Volvox globator	Spyrogira sp.	Dictyosphaerium ehrenbergianum
Oocystis solitaria.	Oocystis sub-marina	Pediastrum duplex	Oedogonium sp.	Dictyosphaerium pulchellum
	Mycrocystis pulvereae.	Crucigenia rectangularis	Gloeocapsa sp.	Stephanodiscus hantzschii
		Tetrastrum multi-setum	Anabaena flos-aquae	
			Anabaena Lemmermannii	
		Coelosphaerium Kützingianum	Melosira granulata	Nephrocystium lunatum
		Merismopedia tenussima	Ankistrodesmus convolutus	Gloeocapsa limnetica
		Oocystis crassa	Mycrocystis sp.	
			Fragilaria	
			Nodularia spumigena	
			Synedra sp.	
			Aphanizomenon flos-aquae	
			Oocystis solitaria var. pachyderma.	

За время наших исследований в составе пелагического фитопланктона нами были обнаружены формы, не описанные ранее для пелагиали оз. Севан (табл. 1). К этому списку надо прибавить еще *Peridinium* sp., *Chlamidomonas* sp. и *Kirchneriella* sp.

Ряд этих форм проникли в планктон из бухт—*Scenedesmus biju-gatus*, *Closterium*, *Mougeotia* sp. и *Coelastrum microporum*. (Владими-рова, 1939), другие представлены впервые и характерны для загряз-ненных водоемов—*Euglena* sp., *Melosira italica*, *Ankistrodesmus an-gustus*; и, наконец, третьи появились в озере снова—*Dictyosphaerium*.

Наряду с изменениями качественного порядка произошли изме-нения в количественном развитии как отдельных форм, так и фито-планктона в целом (табл. 3).

Таблица 3

Сравнение данных за исследованный период с динамикой биомассы фитопланктона (мг/м³ сырого веса) в озере Севан в разные годы (неопубликованные данные Н. А. Легович по: Т. М. Мешкова, 1975).

Месяцы Годы	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Среднее
	Малый Севан												
1939	76	319	146	232	351	62	188	345	155	2	299		207
1947	116	749	517	331	377	343	104	163	163	148	64	42	262
1958	607	740	764	686	271	58	94	136	190	31	440	350	370
1961	353	607	792	1662	1262	155	291	307	114	91	261	215	511
1966	413	147	128	222	137	348	451	335	1067	369	1458	1690	583
1967	121	2	301	383	253	63	103	155	239	577	202	585	266
1976	4690		3200	7315	6744		2700						
	Большой Севан												
1947	94	787	819	645	463	49	332	236	140	172	236	165	345
1958	181	300	488	235	477	54	65	189	436	46	140	975	293
1961	183	237	543	1417	1118	149	371	501	209	92	79	139	421
1966	1230	102	118	212	190	207	415	346	599	313	1141	1260	445
1976	8970		9220	15123	18230		4830	10720					

Количественное развитие фитопланктона оз. Севан в 1976 г.

Ниже приводятся таблицы динамики развития отдельных групп водорослей в разные сезоны по глубинам. Даны общие биомассы и биомассы доминирующих форм.

Максимум диатомей для Малого Севана отмечается в конце апре-ля, а для Большого—в мае.

В Большом Севане максимум зеленых водорослей за изученный период приходится на конец августа.

В Малом Севане максимум зеленых водорослей в исследованный период зарегистрирован в мае.

Как видно из табл. 8 и 9, в изученный период ни синезеленые, ни желто-зеленые не достигали сколько-нибудь существенных биомасс.

Перидиниевые водоросли начали появляться с июля и были пред-ставлены двумя видами—*Ceratium hirundinella* и *Peridinium* sp. Раз-витие перидиней равномерно протекало до конца августа (Большой Севан 8/VII—90 мг/м³ и 25/VIII—110 мг/м³).

Новая для Севана форма—*Euglena* sp.—встречалась единично в начале августа, в конце месяца достигла биомассы 580 мг/м³ (ст. 22, глубина 20 м).

Как видно из вышеприведенных таблиц, основная биомасса фи-топланктона в исследованный период приходилась на долю диатомо-вых и зеленых водорослей, что отмечалось для Севана и прежними исследователями. Причем по продолжительности присутствия в со-ставе фитопланктона они занимают одно из ведущих мест. Развитие

Таблица 4

Динамика развития и распределение по глубине диатомовых водорослей Большого Севана. О—общая биомасса мг/м³,
1—*Asterionella* 2—*Centricae* 3—*Fragilaria* 4—*Melosira*

Глубина	Дата		I	III	30/IV	20/V	8/VII	6/VIII	25/VIII
	№								
0	1		3900	5700	6930	9360	300	8	
	2		1200	644	2860	453	158		
	3		2300	1800	1780	3780	1760	500	40
	4		500	92	197	46	70		
	0		7960	8240	11800	13600	2290	510	40
5	1		3300	6200		6830	690	8	
	2		990	540		375	136		
	3		3250	760		3470	1980	830	2880
	4		300	56		122	110		
	0		7840	7560		10800	2920	840	2880
10	1		3540	4700	9190	12260	660	2	6
	2		1100	837	1790	605	226		2
	3		2100	1610	2220	6800	2390	500	4290
	4		320	84	540	46	150		40
	0		7100	7230	13700	19700	3430	500	4340
20	1		4000	7500	5690	12590	51	2	
	2		470	1470	4500	608	500	12	
	3		2940	2680	1860	7010	1000	1000	6120
	4		330	538	545	44	1270	23	
	0		8400	12200	12600	20300	2820	1040	6120
30	1		3780		6100	4730	300	17	
	2		1030		7700	1776	1090	211	
	3		3040		3600	6430	4600	690	1340
	4		720		830	830	1740	543	
	0		8600		18200	13800	6730	1490	1340
г/м ²			239,4	174	413	508	108	27,1	115

этих групп в 1976 г. протекало неравномерно. Диатомовые водоросли, начиная с января, нарастают в биомассе, достигая максимума в апреле-мае. Потом идет резкий спад с небольшим увеличением в конце августа (рис. 1). Доминирующей формой по биомассе являлась *Asterionella formosa*, достигавшая в мае 12,6 г/м³ с количеством клеток 16 млн./л. (станция 22, 20/V, глубина 20 м).

Максимум развития зеленых водорослей отмечается в Большом Севане в конце августа (рис. 2).

Основная биомасса приходится на виды рода *Oocystis*—2,2 г/м³ (ст. 22, 25 VIII, глубина 20 м).

Так как синезеленые, вызывающие летнее «цветение», теплолюбивые, то они появляются в планктоне летом (изредка обнаружены в апреле). Максимум их приходится на конец августа (Большой Севан). Наряду с *Anabaena* и *Aphanizomenon* в зимний период встречались колонии рода *Oscillatoria* и реже *Nostoc* sp.

В вертикальном распределении основная биомасса для Большого Севана приходится на горизонт 10—30 м, а для Малого — на придон-

Таблица 5

Динамика развития и распределение по глубине диатомовых водорослей
Малого Севана. Обозначения те же, что и в табл. 4

Глубина	Дата		I	9/III	23/IV	5/V	21/V	8/VII
	№							
0	1		540	1160	1560	630	3370	98
	2		910	1360	2510	1770	1850	230
	3		210	210	890	650	1200	1600
	4		3310	116	525	397	162	106
	0		4970	2850	5500	3460	6630	2250
5	1		400		770	850	2380	410
	2		1140		1496	1625	1354	210
	3		220		570	730	1000	2550
	4		2360		420	500	83	245
	0		4120		3260	3720	4820	3600
10	1		170	630	800	1040	1650	160
	2		640	1180	1810	1390	2197	60
	3		66	130	680	600	780	1580
	4		1520	82	223	746	311	91
	0		2400	2020	3520	3800	4950	2040
20	1		370	380	660	1180		130
	2		560	1340	970	2640		68
	3		404	130	580	690		1570
	4		2780	59	330	845		190
	0		4100	1910	2460	5380		1990
30	1		270	1550	410	1650	1100	51
	2		940	2140	1070	1790	3860	350
	3		170	360	380	630	800	790
	4		2510	490	228	906	470	193
	0		3890	4540	2100	4990	6250	1470
60	1		440		1200	1100	1530	27
	2		1140		3680	1970	1270	270
	3		340		4500	720	680	300
	4		2960		4740	697	498	99
	0		4880		14100	4490	4000	730
г/м ²			24,3	76,3	335	277	320	102,2

ный слой. Наименьшая биомасса наблюдается в начале августа—55 г/м² для Б. Севана. К этому времени уменьшилось количество диатомей, желто-зеленые практически исчезли. Наибольшая биомасса наблюдалась в конце августа (598 г/м², Б. С.), когда максимума развития достигают зеленые и синезеленые водоросли (рис. 3).

Как показали наши исследования, фитопланктон пелагиали озера Севан сильно изменился. Появился ряд новых форм и исчезли другие. Обогащение фитопланктона в основном произошло за счет протококковых: *Ankistrodesmus angustus*, *Hyalographidium rectum*, *Lagerheimia*, *Golenkiniopsis*, *Treubaria*, *Tetrastrum* и др. Появилась новая группа для пелагиали Севана—*Euglena*, обогатился состав и диатомей—*Melosira italica*, перидиней—*Peridinium* sp., конъюгат *Closterium* и *Mougeotia* sp.

Таблица 6

Динамика развития и распределение по глубинам зеленых водорослей в Большом Севане. 1—Oocystis 2—Dictyosphaerium 3—Ankistrodesmus 4—Hyalaraphidium rectum
0—общая биомасса мг/м³

Глубина	Дата		I	III	30/IV	20/V	8/VII	6/VIII	25/VIII
	№								
0	1		130	65	310	410	310	810	7890
	2		32	13	22	79	370		
	3	4	21	14	33	3	2	2	
	4	1	4	55	170	5	0,2		
	0		740	150	790	930	880	970	9170
5	1		400	220		350	420	780	18800
	2		32	4		53	420		36
	3	4	19			22	11	4	86
	4	0,4	3			240	5	0,1	
	0		1210	300		850	1110	970	18970
10	1		530	350	280	930	520	780	2630
	2		16	44	45	210	470		200
	3		12	10	10	52	3	35	92
	4	0,5	6		52	320	3	0,1	
	0		840	870	680	1700	1200	970	4100
20	1		530	110	820	350	730	280	22300
	2		33	7	89	110	140	22	270
	3		66	9	21	21	2	12	93
	4	1	2		30	220	1	0,1	
	0		830	140	1200	1100	930	350	24140
30	1		220		310	510	830	70	15000
	2		8		30	53	370		36
	3		42		14	10	8	3	80
	4	0,4			36	52	1	0,1	
	0		400		3100	1120	1400	130	15600
г/м ²		24,5	9,1	38,25	35,93	33,05	18,7	467,93	

Таблица 7

Динамика развития и распределения по глубинам зеленых водорослей в Малом Севане. Обозначения те же, что и в табл. 6

Глу-бина	Дата		I	9/III	23/IV	5/V	21/V	8/VII
	№							
0	1		420	450	390	450	260	430
	2		27	58	510	710	640	1130
	3	3	25	9	4	38	22	
	4	0,1	1	7	6	220	5	
	0		540	590	1090	1270	1480	1830
5	1		520		520	320	240	610
	2		33		880	480	750	1120
	3		8		5	7	22	36
	4				5	4	200	5
	0		810		1560	950	1540	2090

Продолжение табл. 7

Глу- бина	Дата		I	9/III	23/IV	5/V	21/V	8/VII
	№							
10	1		310	380	700	390	320	250
	2		22	140	470	690	350	720
	3		5	15	7	4	7	10
	4		0,1	0,8	3	7	40	3
	0		380	690	1460	1270	930	1160
20	1		360	120	790	580		310
	2		22	64	530	1350		880
	3		3	30	3	8		13
	4		0,1	0,4	5	7		1,4
	0		440	350	1480	2150		1310
30	1		570	380	870	900	320	77
	2		43	93	470	1100	340	200
	3		1	20	3	5	7	5
	4		0,1	0,4	4	7	20	200
	0		700	830	1450	2230	900	310
60	1		520		1130	970	390	61
	2		87		770	1420	430	240
	3		4		10	6	7	2
	4		0,2		1,5	10	23	0,3
	0		630		2100	2870	1200	310
Г/м ²			36,1	17,5	89,5	126,61	63,53	46,43

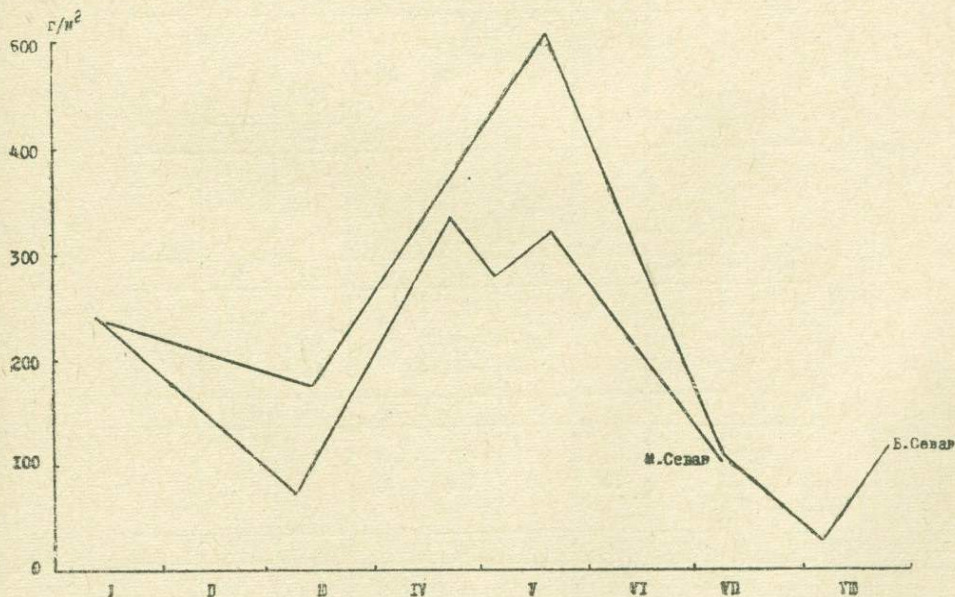


Рис. 1. Динамика развития диатомовых водорослей по месяцам.

Динамика и распределение по глубинам желто-зеленых водорослей.

1—*Tribonema affine* 2 *Tribonema minus* 3 *Tribonema ambiguum* О—общая биомасса

Глу-бина	Дата	I	III	30/IV	20/V	8/VII	6/VIII	25/VIII
Большой Севан								
0	1	130	14	74	43			21
	2		22	50				
3								
	0		36	74	93			21
5	1	31	19		16	37		14
	2		25	50	34			
3	3							
	0		47		66	71		14
10	1	208	63	29	47			4
	2		46	29	54		13	
3	12							
	0		121	58	110		13	4
20	1	135	10	72	26	29		20
	2		92	7	15	41	7	
3								
	0		17	87	67	36		20
30	1	225		78	47			
	2		71	86	26	10		
3	4				67	4		
	0			164	140	14		
	Мг/м ²	4515	1317,5	2640	2757,5	775	97,5	252,5
Малый Севан								
		I	9/III	23/IV	5/V	21/V	8/VII	
0	1	74	33	170	12	130		21
	2		60	28	80	240	3	
3								
	0		93	198	92	370	24	
5	1			100	29		16	
	2		29	14	16	180		
3								
	0		29	114	45	180	16	
10	1		17	91	12	160	51	
	2		30	85	73	36	230	
3						76		
	0		47	176	85	272	281	
20	1	75	12	27	100			17
	2		16	22	19			
3								
	0		28	49	119		17	
30	1	29	33	37	110	34		9
	2		190	110	14	65	21	
3								
	0		29	223	147	124	120	9

Продолжение табл. 8

глубина	дата		I	9/III	23/IV	5/V	21/V	8/VII
	№							
60	1				68	77	19	
	2		40		48	57	180	
	3						11	
	0		40		116	134	210	
Мг/м ²			2593,5	2330	7555	6773	11375	2463

Таблица 9

Динамика развития и распределение по глубинам синезеленых водорослей.

1—Анабаена 2—Arhanizomenon O—общая, мг/м³

Глу-бина	Дата		Большой Севан			Малый Севан	
	№		30/IV	8/VII	6VIII / 25/VIII	23/IV	8/VII
0	1		5	290	1260	7	7
	2			72	29	18	7
	0		5	362	1289	25	7
5	1			240	700	7	
	2			65	44		4
	0			305	744	7	4
10	1			79	100	11	
	2				4		
	0			79	104	11	
20	1						
	2					3	
	0					3	
30	1			22	44	69	
	2				2	150	
	0			22	46	219	
Мг/м ²				5638	8703	1305	28
							1436

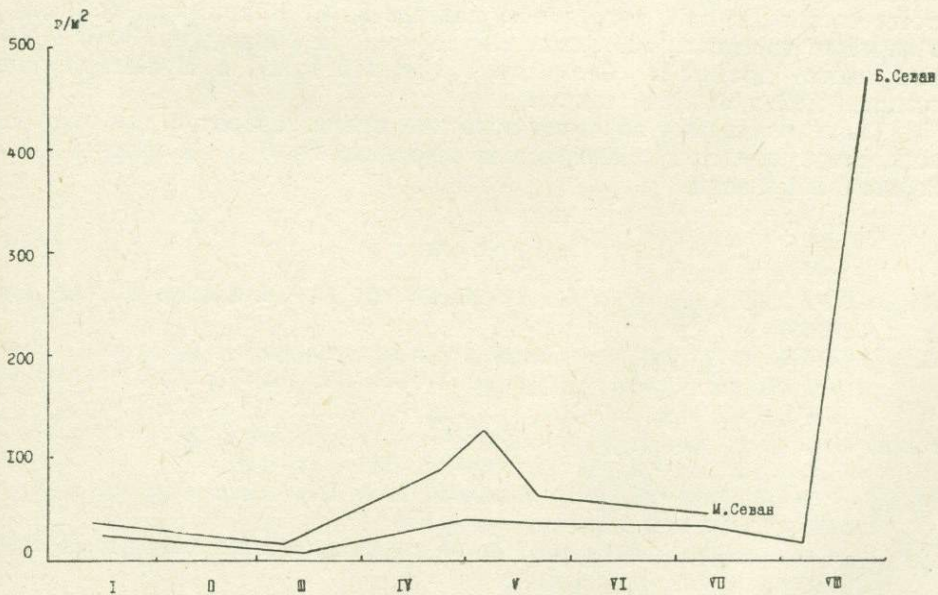


Рис. 2. Динамика развития зеленых водорослей по месяцам.

Биомасса фитопланктона озера значительно увеличилась и сравнима уже с биомассами эвтрофных озер. По сравнению с данными В. Г. Стройкиной (1952), максимальная биомасса в Большом Севане увеличилась в 22 раза, достигнув 18 г/м^3 и в 10 раз ($7,3 \text{ г/м}^3$) в Малом Севане, а по сравнению с 1966 г.—в 15 раз в Большом и в 4 раза в Малом Севане. Причем значительные изменения произошли и в видовом составе доминирующих форм. Так, ранее основную биомассу диатомей, наряду с *Asterionella formosa*, давали центрические диа-

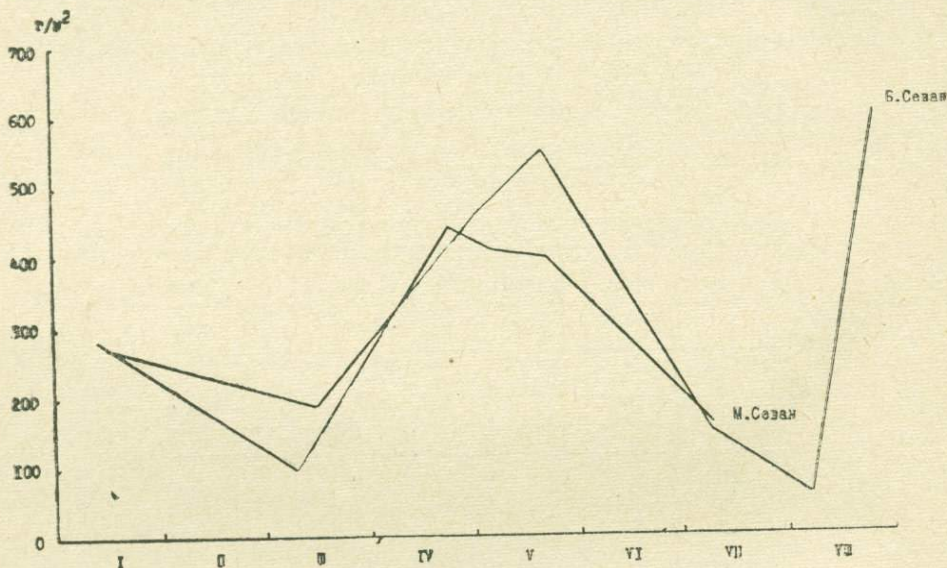


Рис. 3. Изменение количества всего фитопланктона по месяцам.

томовые; в исследованный период биомасса последних была ниже. *Volvoxosoccus Graupii*, который по данным К. С. Владимировой (1939), в феврале достигал 5700 экз/л, сейчас нами не обнаружен. Зато *Melosira italica* достигает биомассы 3 г/м^3 (15 млн), а *Hyalographidium rectum*— $0,32 \text{ г/м}^3$ (61 млн/л).

Такие изменения за столь короткое время говорят о том, что режим озера еще не установился и естественным будет ожидать дальнейших изменений.

ЛИТЕРАТУРА

- Асаул З. У. Визначник евгленовых водорослей УКР РСР, т. 5, Киев, Изд. АН Укр. ССР, 1975.
- Владимирова К. С. Зеленые и синезеленые водоросли Еленовской бухты озера Севан. В кн.: «Труды Севанск. гидробиол. станции», т. VII, Изд. Арм. филиала АН СССР, Ереван, 1939, с. 1—23.
- Владимирова К. С. Фитопланктон озера Севан. В кн.: Труды Севанск. гидробиол. станции, IX, Изд. АН Арм. ССР, Ереван, 1947, с. 69—145.
- Голлербах М. М., Косинская Е. К., Полянский В. И. Определитель пресноводных водорослей СССР, т. 2, М., «Сов. наука», 1953.
- Дедусенко-Щеголева И. Г., Голлербах М. М. Определитель пресноводных водорослей СССР, т. 5, М.—Л., «Наука», 1962.
- Забелина М. М., Киселев И. А., Прошкина-Лавренко А. И., Шешукова В. С. Определитель пресноводных водорослей СССР, т. 4, М., «Сов. наука», 1951.

- Киселев И. А., Зинова А. Д., Курсанов Л. И.* Определитель низших растений, т. 2, М., «Сов. наука», 1953.
- Киселев И. А.* Определитель пресноводных водорослей СССР, т. 6, М., «Сов. наука», 1954.
- Коршиков О. А.* Визначник пресноводних водорослей УРСР, т. V, Киев, Изд. АН УССР, 1953.
- Курсанов Л. И., Забелина М. М., Мейер К. И., Ролл Л. В., Цешинская И. И.* Определитель низших растений, т. I, М., «Сов. наука», 1953.
- Легович Н. А.* Изменение в качественном составе фитопланктона оз. Севан под влиянием понижения его уровня. Биол. журн. Армении, т. XXI, № 12, 1968.
- Легович Н. А., Маркосян А. Г., Мешкова Т. М., Смолей А. И.* Физико-химический режим и биопродукционные процессы в оз. Севан. Verh. Internat. Verein. Limnol., 1973, vol. 18. p. 1835—1842.
- Мешкова Т. М.* Современное состояние планктона в озере Севан. В кн.: «Труды Севанск. гидробиол. станции, т. XVI, Изд. АН Арм. ССР, Ереван, 1962, с. 15—88.
- Закономерности развития зоопланктона в оз. *Мешкова Т. М. Севан.* Ереван, Изд. АН Арм. ССР, 1975, с. 78.
- Сиренко Л. А., Стеценко К. М., Арендарчук В. В., Кузьменко М. И.* О роли кислородного режима в жизнедеятельности некоторых синезеленых водорослей. «Микробиология». Т. XXXVII, вып. 2, Киев, АН УССР, 1968.
- Стройкина В. Г.* Фитопланктон пелагиали оз. Севан. В кн.: «Труды Севанск. гидробиол. станции, т. XIII, Изд. АН Арм. ССР, Ереван, 1953, с. 171—212.

А. С. Парпаров

Первичная продукция и содержание хлорофилла «А» в фитопланктоне озера Севан

Изучение первичной продукции фитопланктона оз. Севан было начато (1958 г.) в период, когда его уровень, вследствие увеличения стока на нужды гидроэнергетики и ирригации, понизился более чем на 10 м (Гамбарян, 1968).

Измерения проводились как радиоуглеродным, так и кислородным методом. Сводка полученных данных приведена в табл. 1.

Таблица 1

Первичная продукция оз. Севан по данным М. Е. Гамбаряна (1958—1959 гг.)

Метод определений	1	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XII
Радиоуглеродный метод мгС/м ²	37,8	32,1	4,6	78,7	179,6	50,1	43,4	—	50,1
Кислородный метод {мгО ₂ /м ² {мгС/м ²	—	0	530	2400	1880	300	600	—	3190
	—	0	158	704	556	89	177	945	—

Из табл. 1 видно, что интенсивность фотосинтеза, измеренная радиоуглеродным методом, значительно ниже таковой по данным кислородного метода.

За год под м² фиксировалось 22,78 гС или 213,3 ккал., при среднегодовой продукции 62,42 мгС/м² сутки.

За период измерений кислородным методом продукция составила в среднем за сутки 1,27 гО₂/м² или 380 мгС/м² (наш расчет по данным М. Е. Гамбаряна при ДК=0,8). В пересчете на год это дало 464 гО₂/м² или 1577 ккал/м² при оксикалорийном коэффициенте 3,4 ккал/гО.

Эффективность утилизации солнечной энергии фитопланктоном составляла 0,018% (методом С¹⁴) или 0,13% (по кислородному методу).

В количественном отношении столь большие различия между данными двух методов во многом объясняются тем, что достаточно заметный фотосинтез фиксировался кислородным методом на гораздо больших глубинах (около 40 м), чем при измерениях радиоуглеродным методом.

Отчетливой зависимости между биомассой и продукцией не прослеживалось (рис. 1).

Измеренная кислородным методом деструкция, как правило, превышала продукцию и в среднем за сутки равнялась 0,049 мгО₂/л.

По результатам определения первичной продукции радиоуглеродным методом озеро относилось к олиготрофным водоемам.

Значительно большие величины, полученные кислородным методом, были характерны для мезотрофных озер.

Определение содержания хлорофилла «а» в фитопланктоне оз. Севан до 1975 г. не проводилось.

Методика. Пробы воды с данного горизонта отбирались из одного и того же батометра. Интенсивность фитосинтеза определялась методом Г. Г. Винберга (Романенко, 1974). Слянки объемом 250 мл (темная и светлая) экспонировались в течение суток.

Пробы, отобранные для определения хлорофилла «а» (объемом 0,5—1 л) фильтровались, не позже чем через 6 часов после взятия, через мембранный фильтр № 5. Экстракт фильтра с осевшими водорослями в 90% ацетоне спектрофотометрировался, после предварительного центрифугирования, в стеклянных кюветах с длиной оптического пути 0,999 см на спектрофотометре «Spectromot». Содержа-

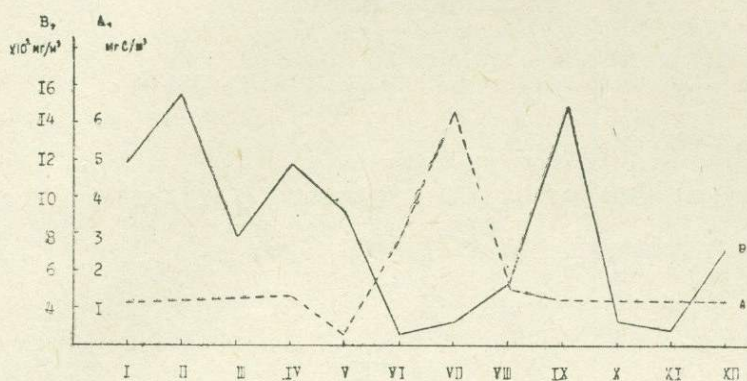


Рис. 1. Сезонная динамика биомассы и первичной продукции в 1958 г. (по М. Е. Гамбаряну).

ние хлорофилла «а» рассчитывалось по трехволновой формуле с учетом неспецифического поглощения (Пырина, 1971).

В 1975 г. определение хлорофилла «а» проводилось на двух пелагиальных станциях: № 4 в Малом Севане и № 22—в Большом. В августе того же года на ст. 4 были выполнены определения первичной продукции.

В течение 1976 г. регулярно проводились определения хлорофилла «а» на станциях 2, 4, 9 и 22 (на которых также определялась и первичная продукция), а также на ст. 18 и 30.

Параллельно с определением хлорофилла «а» оценивалась численность массовых форм водорослей.

Результаты и обсуждение. Результаты определений первичной продукции, деструкции органического вещества и содержания хлорофилла «а» представлены в табл. 2—4.

На основании полученных данных можно утверждать, что фитопланктон оз. Севан, как и в допусковой период, вегетирует круглый год. Так, измерения подо льдом толщиной 30 см в районе Лчашенской бухты дали продукцию, изменяющуюся с 1,03 г/м³ сутки на глубине 1 м подо льдом до 0,15 г/м³ сутки на глубине 9 м. Содержание хлорофилла «а» при этом возрастало с 3,45 до 6,07 мг/м³ соответственно. Аналогичные величины хлорофилла «а» были получены в этот период в пелагиальных районах озера.

В целом, сезонная динамика хлорофилла и первичной продукции имеют сходный характер (рис. 2, 3), что дает возможность одновременно рассматривать эти показатели.

Следует отметить, что весенний и осенне-зимний максимумы развития фитопланктона типичны для Севана. Появление летнего максимума, обусловленного «цветением» синезеленых, связано с процессом эвтрофикации озера вследствие понижения его уровня (Legovich et. al., 1973).

Весеннее «цветение» 1975 г. было обусловлено вегетацией диатомовых *Fragilaria* и разножгутиковых *Tribopea*. Содержание хлоро-

филла «а» при этом возрастало от $6,3 \text{ мг/м}^3$ на поверхности до $17,8 \text{ мг/м}^3$ на глубине 40 м (ст. 4, 8, 05).

Максимальная продукция регистрировалась на глубине 1 м и составляла $1,07 \text{ г0/м}^3$ сутки. На этой же глубине отмечалась наибольшая деструкция $-1,74 \text{ г0/м}^3$ (Лчашенская бухта, 17.04).

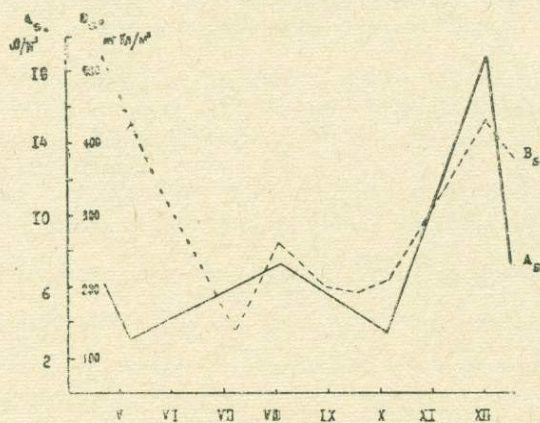


Рис. 2. Изменение содержания хлорофилла «а» и первичной продукции в 1976 г. в Малом Севане (ст. 4).

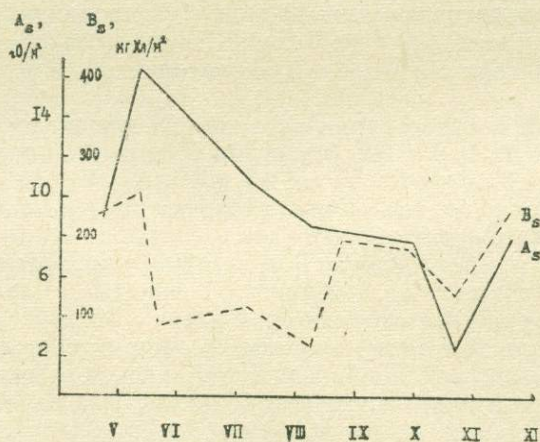


Рис. 3. Изменение содержания хлорофилла «а» и первичной продукции в 1976 г. в Большом Севане (ст. 22).

Весной 1976 г. в планктоне доминировала *Asterionella*. Содержание хлорофилла в среднем находилось в пределах $7,9\text{--}9,3 \text{ мг/м}^3$ и также несколько возрастало ко дну на глубоководных станциях.

Продукция была несколько выше в Большом Севане. Максимальная продукция регистрировалась в слое 9—11 м и составляла $0,51 \text{ г0/м}^3$ (ст. 4, 22.04) и $0,98 \text{ г0/м}^3$ сутки (ст. 22, 19.04).

Деструкция в Большом Севане значительно превышала таковую в Малом Севане. Наибольшая деструкция равнялась $2,4 \text{ г0/м}^3$ сутки (ст. 22.7.05).

В расчете на столб воды продукция в обеих частях озера была

меньше деструкции. В Малом Севане (ст. 4) до 5 м регистрировалась небольшая чистая продукция.

Сравнительно невысокая величина первичной продукции, полученная в мае 1976 г. в Малом Севане (ст. 4,5,05), $3,0 \text{ гО/м}^2$ сутки — по-видимому, была обусловлена слабой освещенностью вследствие низкой плотной облачности.

Начало лета (вторая половина мая—июнь) в 1975 г. характеризовалось значительным снижением содержания хлорофилла, которое падает до $0,25 \text{ мг/м}^3$ в Большом Севане (ст. 22,18,06) и $0,35 \text{ мг/м}^3$ — в Малом (ст. 4,18,06). По-прежнему наблюдалось некоторое увеличение хлорофилла ко дну.

В конце июня—начале июля в озере начинается «цветение» синезеленых. В 1975 г. в этот период в поверхностных слоях вегетировала Апабаена, содержание хлорофилла «а» при этом возрастало от $9,0 \text{ мг/м}^3$ до $22,0 \text{ мг/м}^3$ в Малом Севане и до $16,6 \text{ мг/м}^3$ — в Большом. В отдельных пятнах «цветения» концентрация хлорофилла достигала 500 мг/м^3 (ст. 22, 8,07). В нижних слоях — 15—20 м — вегетировали небольшие (3—5 мг Хл/м³) количества *Fragilaria* и *Oocystis*.

Продукция в начале «цветения» (Лчашенская бухта, 23, 08) была довольно высокой— $2,6 \text{ гО/м}^3$ сутки (на поверхности).

В начале августа 1975 г. произошла резкая смена Апабаена за счет *Arhanizomenon*, «цветение» которого было более интенсивным.

В пелагиальных районах Малого Севана содержание хлорофилла «а» у поверхности по мере спада «цветения» убывало с $35,6 \text{ мг/м}^3$ 6 августа до $11,5 \text{ мг/м}^3$ 25 августа.

В Большом Севане были зарегистрированы концентрации около 17 мг Хл/м^3 .

«Цветение» *Arhanizomenon* характеризовалось значительными величинами фотосинтеза с максимумом— $2,0 \text{ гО/м}^3$ сутки—на глубине 1 м. Заметный фотосинтез— $0,15 \div 0,40 \text{ гО/м}^3$ сутки регистрировался до глубин 15 м—порядка пяти прозрачностей.

Несмотря на высокую деструкцию ($0,7 \div 2,1 \text{ гО/м}^3$ сутки), в конце августа в столбе воды биотический баланс был положительным.

«Цветение» синезеленых в 1976 г. началось позже, было менее интенсивным и происходило при одновременной вегетации Апабаена и *Arhanizomenon*.

В Малом Севане наибольшие концентрации хлорофилла регистрировались в конце июля— 20 мг/м^3 у поверхности. Хлорофилл резко убывал с глубиной, начиная с горизонта 10 м. Это убывание, вероятно, было связано с особенностями температурной стратификации—значительными температурными градиентами в высоко расположенном термоклине.

В этот период на поверхности регистрировались высокие значения суточной продукции: $3,27 \text{ гО/м}^3$ (ст. 4) и $2,20 \text{ гО/м}^3$ (ст. 2). Фотосинтез быстро убывал с глубиной, хотя на ст. 4 заметные величины— $0,11 \text{ гО/м}^3$ —регистрировались на глубине 30 м.

Во всех слоях воды в это время интенсивно происходила деструкция органического вещества, достигавшая $2,1 \text{ гО/м}^3$ в сутки.

В Большом Севане пик «цветения», по-видимому, не удалось зарегистрировать. Более того, в начале августа здесь были зарегистрированы наименьшие для 1976 г. значения—от 1,01 до $4,33 \text{ мгХл/м}^3$.

В конце августа здесь наблюдается некоторое увеличение биомассы, вызванное, очевидно, не синезелеными—наибольшие значения хлорофилла регистрировались в глубинных слоях воды.

В этот же период в Большом Севане отмечается резкое увеличе-

ние деструкции, достигавшей в поверхностных слоях $4,77 \text{ гО/м}^3$ (ст. 29, 24.08) и $3,76 \text{ гО/м}^3$ в сутки (ст. 22, 24.08).

Продукция была относительно невысокой ($1,19 \text{ гО/м}^3$ —максимум) и ниже 8 м (около двух прозрачностей) не регистрировалась.

Осенний период исследований характеризовался ослаблением вегетации фитопланктона, более выраженным в 1975 г., когда были зарегистрированы наименьшие за весь период исследований величины— $0,07 \text{ мгХл/м}^3$ (ст. 4,2.10, глуб. 30 м).

Условия развития фитопланктона осенью 1976 г. были более благоприятными: за сентябрь-октябрь в открытых частях Малого Севана содержание хлорофилла изменялось в пределах $3,0 \div 4,5 \text{ мг/м}^3$, в Большом Севане—от 4,9 до $6,5 \text{ мг/м}^3$.

Осенний фитопланктон характеризуется невысокими темпами продукции. Эвфотическая зона простирается до глубин 6 м (порядка одной прозрачности), за исключением небольших пиковых значений на отдельных горизонтах (см. ниже).

Так как процессы деструкции замедляются еще в большей степени, в этот период в столбе воды отмечается положительный биотический баланс.

В конце осени—начале зимы в озере отмечается третий пик развития фитопланктона, обусловленный в период исследований вегетацией представителей *Fragilaria*, *Tribonema* и *Melosira*.

В 1975 г. это «цветение» в Большом Севане началось на месяц раньше, чем в Малом, и проходило при концентрациях, не уступающих «цветению» синезеленых: $17 \div 22,3 \text{ мгХл/м}^3$. Вследствие интенсивного перемешивания распределение хлорофилла по вертикали было довольно однородным, что обеспечило биомассу под квадратным метром $674,6 \text{ мгХл/м}^2$.

В Малом Севане были зарегистрированы несколько меньшие концентрации: $9,2 \div 22,0 \text{ мгХл/м}^3$.

В 1976 г. осенне-зимнее «цветение» характеризовалось содержаниями хлорофилла того же порядка, что и весеннее «цветение» диатомовых в этом году.

Однако фотосинтез (очевидно, вследствие более высокой прозрачности) был более интенсивным и распространялся до больших глубин—практически до дна в Большом Севане и до 30 м в Малом.

Поскольку максимум деструкции был расположен глубже максимума продукции, это обеспечило положительный баланс в верхних слоях воды; в расчете на кв. метр продукция приблизительно совпадает с деструкцией.

Рассмотрение сезонной динамики содержания хлорофилла «а» на поверхности и суточной продукции (рис. 4, 5) показывает, что эти показатели изменяются сходным образом.

Вертикальное распределение интенсивности фотосинтеза, по-видимому, не связано с таковым для хлорофилла (рис. 6, 7).

Фотосинтез изменяется по вертикали не монотонно, во все сезоны кривая зависимости фотосинтеза от глубины имеет несколько выраженных максимумов и минимумов («слоистая» структура).

Наличие значительных величин продукции на глубинах порядка 40 м отмечал также М. Е. Гамбарян, который связывал это со скоплением водорослей на указанных глубинах.

В наших исследованиях также отмечено увеличение фотосинтеза (от нулевых значений) на глубинах, более чем в четыре раза превосходящих прозрачность (как правило, аналогичным образом изменя-

ется и деструкция)*. В отдельные периоды на этих же глубинах отмечалось увеличение содержания хлорофилла «а».

Возможность активной вегетации планктона при столь низких освещенностях подтверждается как литературными данными (Tilzer, 1976), так и результатами собственных определений первичной продукции подо льдом.

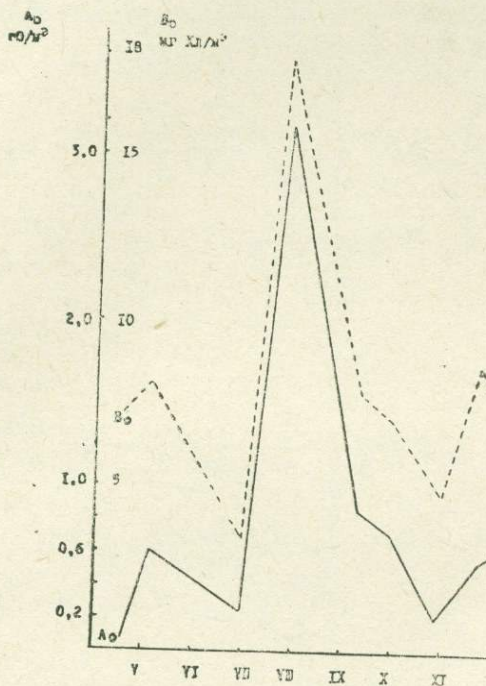


Рис. 4. Изменение содержания хлорофилла «а» и первичной продукции на поверхности (ст. 4).

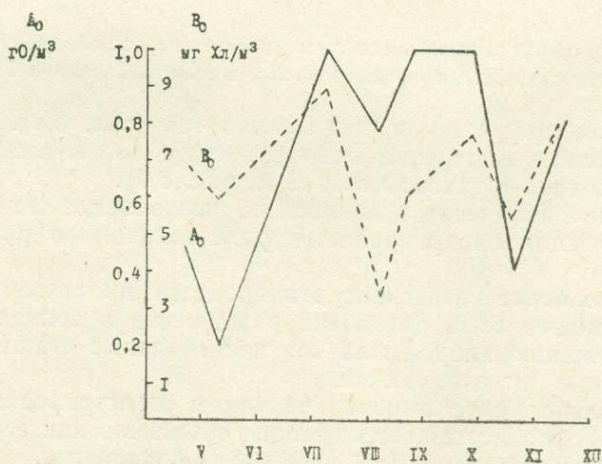


Рис. 5. Изменение содержания хлорофилла «а» и первичной продукции на поверхности (ст. 22).

* В дальнейшем удалось доказать нефотосинтетическое происхождение таких неоднородностей.

То, что в отдельных случаях на глубинах менее двух прозрачности регистрировались нулевые значения, с нашей точки зрения объясняется низкой чувствительностью кислородного метода*.

Следует отметить, что в поверхностных слоях во время «цветения» синезеленых в 1975 г. обнаруживается сходство в вертикальных

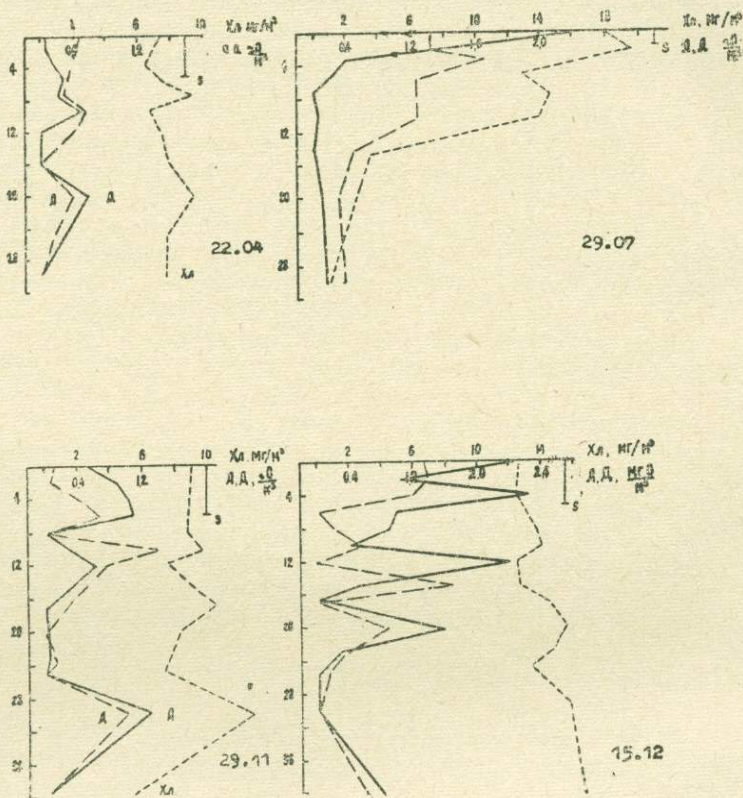


Рис. 6. Примеры вертикального распределения первичной продукции, А, деструкции, Д, хлорофилла «а», Хл, в Малом Севане (ст. 4).

распределения продукции и хлорофилла «а» (рис. 8,а). (Проведение более подробных измерений обнаруживает элементы «слоистой» структуры, сходной с таковой в 1976 г., рис. 8,б).

Сравнение полученных данных не позволяет выявить заметных различий в темпах продуцирования фитопланктона в различных частях озера.

Несколько более интенсивно эти процессы происходят в Большом Севане, что может быть объяснено различиями в сроках измерений.

По содержанию хлорофилла «а» пелагиальные станции озера также существенно не отличаются.

Относительно более высокие величины регистрировались на мелководной ст. 2, что может быть отчасти объяснено как ее морфометрическими особенностями, так и нагонными явлениями.

В целом же развитие фитопланктона в озере значительно усилилось.

* Факт превышения содержания кислорода в темных склянках над таковым в светлых (или в исходных) рассматривался нами как нулевая продукция (или деструкция).

Продукция за период исследований (апрель-декабрь 1976 г.) составила 1900 гО/м^2 , что (при оксикалорийном коэффициенте 3,4 ккал/гО) соответствует $647,3 \text{ ккал/м}^2$.

Среднесуточные величины составили $0,33 \text{ гО/м}^3$ и $8,5 \text{ гО/м}^2$, что превышает приводимые М. Е. Гамбаряном данные в 15 и 6,5 раз соответственно. Различные масштабы увеличения продукции в расчете на единицу объема и в столбе воды отражают, вероятно, факт сокращения эвфотической зоны. Тем не менее, продуцирование органического вещества происходит до значительных глубин— $20 \div 30 \text{ м}$.

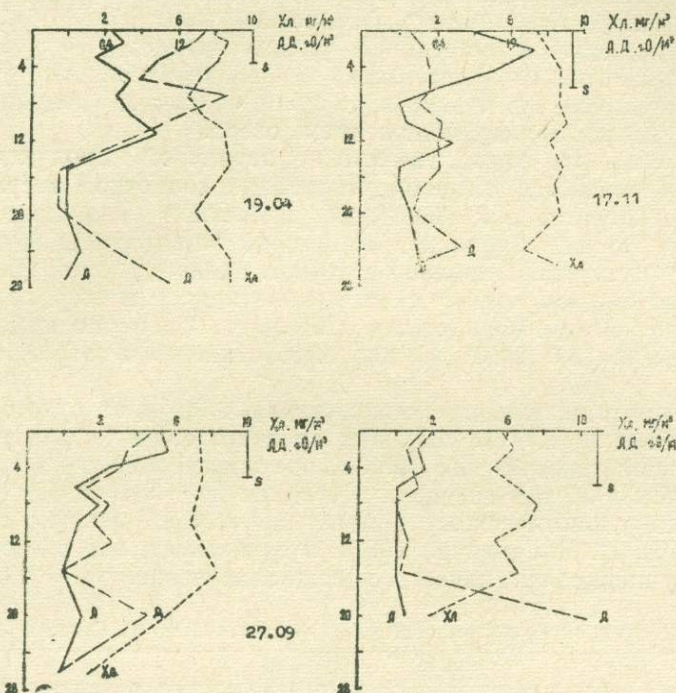


Рис. 7. Примеры вертикального распределения первичной продукции, деструкции и хлорофилла «а» в Большом Севане (ст. 22).

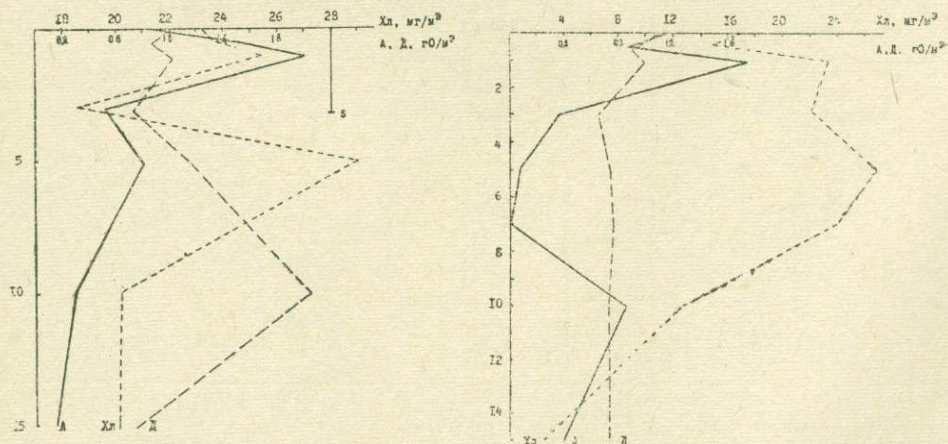


Рис. 8а,б. Вертикальное распределение первичной продукции, деструкции и хлорофилла «а» во время «цветения» синезеленых в 1975 г. (а—19.08, б—25.08).

Экстраполяция полученных данных на годовой цикл дает для первичной продукции 3100 г0/м² или около 10 000 ккал/м²*. Таким образом, годовая продукция, измеренная кислородным методом, возросла, по сравнению с данными М. Е. Гамбаряна, приблизительно в 7 раз.

Столь большие значения, превышающие приводимые величины для наиболее эвтрофных водоемов (Винберг, 1960), на наш взгляд, могут быть объяснены следующими факторами:

- а) значительным улучшением условий биогенного питания фитопланктона за счет обогащения воды соединениями азота и железа;
- б) большими глубинами эвфотической зоны;
- в) круглогодичной вегетацией фитопланктона;
- г) благоприятными световыми и температурными условиями вследствие наличия повышенных величин солнечной радиации, обусловленных высокогорным положением озера.

Естественно, что такое увеличение первичной продукции свидетельствует о более эффективной утилизации солнечной энергии фитопланктоном. При годовой величине солнечной радиации 1 059 000 ккал/м² (по данным Севанской гидрометеобсерватории) фитопланктоном в озере было утилизировано в 1976 г. около 1% этой энергии.

Согласно существующей трофической типологии озер по содержанию хлорофилла «а» (Захаренков, 1961), оз. Севан по средней величине хлорофилла 6,0 мг/м³ должно быть отнесено к озерам мезотрофного типа.

Полагая, что хлорофилл «а» составляет 0,7% от сухого веса водорослей (Пырина, 1971), получаем среднегодовую биомассу 8,6 г/м³, что превышает таковую для 1958 г. приблизительно в 10 раз.

Более чем в 15 раз возросла и средняя деструкция, что привело к отрицательному биотическому балансу за год. В среднем А/Д=0,65. По мнению В. И. Романенко (1967), это означает, что в озеро происходит поступление органического вещества извне.

Таблица 2

Динамика содержания хлорофилла «а» в фитопланктоне оз. Севан в 1975 г.

№№ п/п	Дата измерения	№№ станций			
		4 (М. Севан)		22(Б. Севан)	
		мг/м ³	мг/м ²	мг/м ³	мг/м ²
1	18-06	1,6	79,5	1,7	57,0
2	25-06	2,9	153,2	—	—
3	2-07	4,0	192,4	4,3	132,7
4	8-07	6,8	301,3	5,7	175,9
5	30-07	2,8	135,7	8,5	201,1
6	19-08	11,3	499,6	—	—
7	25-08	5,2	214,3	—	—
8	28-08	—	—	16,5	217,3
9	11-09	1,7	70,8	—	—
10	26-09	1,1	46,2	—	—
11	2-10	1,3	59,7	—	—
12	9-10	2,5	118,1	—	—
13	21-10	3,1	135,7	1,3	31,2
14	11-11	2,9	133,9	—	—
15	14-11	—	—	20,9	674,6
16	11-12	15,8	821,2	8,1	240,6
ср.		4,8	222,0	9,4	224,0
		7,8	223,2		

* По уточненным данным продукция за год составила 7 000 ккал/м².

Таблица 3

Динамика первичной продукции (А), деструкции (Д) и хлорофилла «а» (Хл) в Малом Севане по данным 1976 г.

№ стан-ции		20-01	22-04	5-05	20-05	5-07	29-07	30-08	16-09	4-10	20-10	4-11	29-11	15-12	Ср.	
ст. 2	А	гО/м ²	—	—	—	—	3,42	—	—	4,16	—	—	3,27	7,22		
		гО/м ³	—	—	—	—	0,68	—	—	0,69	—	—	0,42	0,45		
	Д	гО/м ²	—	—	—	—	13,03	—	—	2,28	—	—	—	1,49		
		гО/м ³	—	—	—	—	1,86	—	—	0,38	—	—	—	0,11		
Х	Хл	мг/м ²	—	160,9	204,2	156,9	131,6	180,1	210,4	185,5	—	71,1	136,6	128,8		
		мг/м ³	—	8,0	12,0	8,9	7,4	13,1	14,1	12,4	—	5,2	11,2	8,0		
ст. 4	А	гО/м ²	—	6,54	3,00	—	—	7,43	—	—	—	—	4,60	18,82	7,36	7,10
		гО/м ³	—	0,21	0,28	—	—	0,26	—	—	—	—	0,20	0,48	0,19	0,27
	Д	гО/м ²	—	8,10	—	—	—	23,66	—	—	—	—	—	15,37	5,15	16,73
		гО/м ³	—	0,27	—	—	—	0,83	—	—	—	—	—	0,40	0,21	0,70
	Хл	мг/м ²	296,5	525,7	436,9	354,1	132,0	259,5	196,2	191,3	212,4	140,7	—	429,2	375,8	270,0
		мг/м ³	5,1	8,4	7,9	5,9	3,4	6,0	5,7	4,2	5,4	3,0	—	7,9	7,1	5,8
ст. 9	А	гО/м ²	—	—	—	—	—	8,16	—	—	3,27	—	—	—	—	
		гО/м ³	—	—	—	—	—	0,25	—	—	0,18	—	—	—	—	
	Д	гО/м ²	—	—	—	—	—	21,68	—	—	5,16	—	—	—	—	
		гО/м ³	—	—	—	—	—	0,82	—	—	0,29	—	—	—	—	
	Хл	мг/м ²	—	405,0	—	341,2	178,5	221,2	—	176,2	—	168,0	—	485,2	321,5	
		мг/м ³	—	9,0	—	7,7	4,0	5,0	—	4,3	—	3,9	—	11,1	7,1	

Таблица 4

Динамика первичной продукции (А), деструкции (Д) и хлорофилла «а» (Хл) в Большом Севане по данным 1976 г.

№ станции		20.01	19.04	8.05	20.05	5.07	6.08	23.08	27.09	20.10	18.11	Ср.
	А г0/м ²	—	8,99	16,60	—	10,56	8,40	—	7,68	2,21	8,09	9,20
	г0/м ³	—	0,36	0,58	—	0,43	0,36	—	0,30	0,09	0,37	0,36
ст. 22	Д г0/м ²	—	17,89	26,51	—	4,91	6,51	—	13,73	12,20	8,12	12,05
	г0/м ³	—	0,69	0,97	—	0,23	0,33	—	0,50	0,54	0,32	0,78
	Хл. мг/м ²	138,3	224,9	258,7	93,6	112,0	62,4	195,0	181,1	130,5	232,8	152,0
	мг/м ³	4,8	7,9	9,3	3,2	4,2	2,3	7,2	6,5	4,9	7,4	6,1
ст. 18	Хл. мг/м ²	—	—	—	—	—	108,5	254,1	—	131,9	—	—
	мг/м ³	—	—	—	—	—	2,6	9,8	—	5,7	—	—
ст. 30	Хл. мг/м ²	—	—	—	—	126,0	76,2	181,2	—	147,5	—	—
	мг/м ³	—	—	—	—	5,0	2,6	6,0	—	5,5	—	—

ЛИТЕРАТУРА

- Винберг Г. Г. Первичная продукция водоемов, Минск, 1960.
- Гамбарян М. Е. Микробиологические исследования озера Севан, Ереван, 1968.
- Захаренков И. С. Содержание хлорофилла в планктоне озер разных типов. «Первичная продукция морей и внутренних вод», Минск, 1961.
- Пырина И. Л., Елизарова В. А. Спектрофотометрическое определение хлорофиллов в культурах некоторых водорослей. «Биология и продуктивность пресноводных организмов», «Наука», Л., 1971.
- Романенко В. И. Соотношение между фотосинтезом фитопланктона и деструкцией органического вещества в водохранилищах. «Микрофлора, фитопланктон и высшая водная растительность внутренних водоемов», «Наука», Л., 1967.
- Романенко В. И. и Кузнецов С. И. Экология микроорганизмов пресных водоемов. «Наука», Л., 1974.
- Legovitch N. A., Markosian A. G., Meshkova T. M. and Smolei A. I. Physico-chemical regime and bioproductive processes in Lake Sevan (Armenia) in transition from oligotrophy to eutrophy. Verh. Intern. Verein. Limnol., 1973.
- Tilzer Max M., Schwartz Kurt. Seasonal and vertical patterns of phytoplankton light adaptation in a high mountain lake. Arch. Hydrobiol., 77, N 4, 488—504, 1976.

Р. М. Парпарова, А. С. Парпаров

Некоторые особенности биогенного питания фитопланктона озера Севан по данным 1975—1976 гг.

По своему биогенному режиму оз. Севан в донупусковой период существенно отличалось от большинства других крупных озер.

Чрезвычайная бедность воды озера соединениями азота и железа при аномально высокой обеспеченности фосфатами (Слободчиков, 1951) давали основания для предположений (Россолимо, 1975) о лимитирующей роли азота в развитии севанского фитопланктона.

Ряд экспериментальных исследований был посвящен выяснению влияния отдельных биогенов на развитие севанского фитопланктона.

Так, в 1949—1950 гг. Б. Я. Слободчиков и В. Г. Стройкина использовали для этой цели метод «биологической производительности» (Слободчиков, 1953). Добавляя в изолированные объемы профильтрованной озерной воды, содержащей фиксированное количество водорослей, различные порции минеральных форм фосфора, железа и азота, они, после экспозиции в озере, регистрировали изменения в численности фитопланктона. Добавки фосфора приводили к угнетению всех форм водорослей. Добавки азота незначительно стимулировали развитие диатомовых. Развитие же зеленых и синезеленых при добавлении нитратного азота в количествах около 0,2 мг/л возрастало более чем в 500 раз по сравнению с контролем. При определенном выборе концентраций аналогичный эффект вызвали совместные добавки фосфора и азота. Наиболее четко эффект стимуляции проявлялся в экспериментах с одновременными добавками железа и азота. Численность всех видов водорослей увеличивалась с ростом величины добавок, однако более интенсивно развивались синезеленые. Авторы интерпретировали полученные результаты как доказательство лимитирующей роли азота и железа.

В 1967 г. аналогичные эксперименты были проведены Н. А. Легович (1968). В этот период условия развития фитопланктона значительно изменились, о чем свидетельствовало, в частности, начавшееся с 1964 г. регулярное «цветение» воды синезелеными.

Результаты экспериментов Н. А. Легович несколько отличались от таковых Слободчикова и Стройкиной. Так, добавки железа оказывали угнетающее действие на развитие *Asterionella* и некоторых зеленых водорослей. В целом же Н. А. Легович также приходит к выводу о стимулирующем действии железа и азота на вегетацию севанского фитопланктона.

Как подтверждение результатов этих экспериментов могут рассматриваться данные Л. П. Рыжкова (1966), который в 1960—1961 гг. отметил значительное увеличение содержания минеральных форм азота, в первую очередь, за счет аммонийного азота. В среднем содержание суммарного азота возросло до 0,25 мг/л. Добавление таких количеств азота в опытах Слободчикова и Стройкиной приводило к выраженной стимуляции развития синезеленых и зеленых водорослей. Сравнительно небольшое количество опубликованных данных не позволяет в деталях проследить влияние такого изменения биогенного режима на развитие севанского фитопланктона. Однако, по данным Н. А. Легович (по: Мешкова, 1974), в весенние и летние месяцы

1961 г. отмечено двух-трехкратное увеличение биомассы водорослей, что могло явиться результатом стимулирующего действия азота.

Исследования биогенного режима оз. Севан с 1961 г. не проводились вплоть до 1975 г. За этот же отрезок времени отсутствуют данные по первичной продукции фитопланктона.

Данные авторов, полученные в 1975—1976 гг. (см. настоящий сб.) позволили выявить значительные изменения в биогенном режиме и интенсивности продуцирования органического вещества.

В данной работе нами проведено сравнение сезонной динамики основных биогенов с сезонной динамикой содержания хлорофилла «а» в фитопланктоне, а также сравнение вертикальных распределений этих показателей.

Методически настоящая работа отличается от выполнявшихся ранее тем, что пробы воды с данного горизонта отбирались, как правило, из одного батометра. Это позволило избежать погрешностей, связанных с различиями в сроках и месте взятия проб.

Результаты и обсуждение. В настоящей работе обсуждаются данные, относящиеся к наиболее полно обследованным пелагиальным станциям озера, — № 4 в Малом Севане и № 22 — в Большом (см. Приложение).

В период исследований сезонные колебания минерального фосфора были выражены значительно более слабо, чем у азота. (В связи с отсутствием данных о роли различных форм минерального азота в питании севанского фитопланктона; мы рассматриваем суммарный минеральный азот). Это дает основание пользоваться отношением N/P, которое, как показала К. А. Гусева (1965), имеет экологическое значение.

Связь этого показателя с содержанием хлорофилла «а» (рис. 1, 2) оказалась неодинаковой для различных частей озера. Так, в Большом Севане прослеживается обратная зависимость между N/P и хлорофиллом. В Малом Севане можно говорить о нечетко выраженной прямой зависимости.

Анализ годовых изменений N/P позволяет с уверенностью говорить о значительном улучшении обеспеченности фитопланктона биогенами. Так, в период до 1960 г., это отношение в среднем за год было значительно меньше единицы. В настоящее время это отношение в Малом Севане составляет 2,4 и 1,94 — в Большом (в расчете на м²). Тенденция увеличения N/P связана с прогрессирующим из года в год «цветением» синезеленых. Как показала К. А. Гусева, биомасса синезеленых растет почти линейно с ростом этого соотношения. Следует отметить, что увеличение N/P связано как с ростом содержания азота в озере, так и с одновременным снижением содержания фосфора. Представляет интерес сравнение нагрузок фосфором и азотом (среднегодовые содержания под м²) с разработанными в известной схеме Фолленвайдера (по: Шилькрот, 1975). Согласно этой схеме, нагрузка общим азотом в 8,0 г/м² и общим фосфором в 0,5 г/м² (при средней глубине водоема 50 м) угрожает эвтрофированием. Как видно из табл. 1 и 2, даже в глубоководном Малом Севане нагрузка азотом превышает указанную величину, поскольку в среднем такого уровня достигает содержание одних лишь минеральных форм. Отражением своеобразия гидрохимии Севана являются высокие нагрузки фосфором — 3,68 г/м² в Малом Севане и 1,93 г/м² — в Большом. По-видимому, наблюдающаяся тенденция к снижению содержания фосфора (при неубывающем содержании азота) содержит угрозу дальнейшего усиления эвтрофикации озера.

В свете высказанных соображений особую опасность может пред-

Таблица 1

Динамика основных биогенов и хлорофилла «а» в Малом Севане (ст. 4) в 1976 г.

		22.04	5.05	20.05	5.07	29.07	30.08	16.09	4.10	20.10	29.11	15.12	ср.
Азот, N	г/м ²	7,69	21,02	0,78	7,96	11,09	5,33	4,07	—	14,84	11,90	4,69	8,87
	г/м ³	0,20	0,38	0,01	0,14	0,21	0,11	0,06	—	0,18	0,13	0,08	0,14
Фосфор, P	г/м ²	4,74	3,21	4,16	3,14	3,92	3,85	4,49	—	2,66	4,04	3,96	3,68
	г/м ³	0,09	0,06	0,07	0,05	0,06	0,06	0,07	—	0,10	0,07	0,07	0,07
Железо, Fe	г/м ²	0,72	0,38	0,29	0,62	0,09	0,50	0,05	—	0,74	1,57	1,66	0,59
	г/м ³	0,01	0,006	0,005	0,008	0,00	0,01	0,00	—	0,01	0,03	0,03	0,01
Хлорофилл «а»	мг/м ²	525,7	436,9	354,1	132,0	259,5	196,2	191,3	212,4	140,7	429,2	375,8	270,0
	мг/м ³	8,4	7,9	5,9	3,4	6,0	5,7	4,2	5,4	3,0	7,9	7,1	5,8
N/P		1,62	6,54	0,19	2,53	2,83	1,38	0,91	—	5,56	2,94	1,18	2,4
		2,34	6,60	0,16	2,61	3,50	1,73	0,88	—	1,80	1,97	1,17	2,0

Таблица 2

Динамика основных биогенов и хлорофилла «а» в Большом Севане (ст. 22) в 1976 г.

		1.03	19.04	8.05	20.05	7.07	6.08	24.08	26.09	19.11	ср.
Азот, N	г/м ²	4,86	3,51	2,20	1,67	2,67	4,39	2,77	6,73	3,23	3,74
	г/м ³	0,14	0,13	0,08	0,07	0,11	0,15	0,09	0,29	0,11	0,14
Фосфор, P	г/м ²	2,59	1,79	1,35	1,53	1,89	1,97	1,77	2,58	1,40	1,93
	г/м ³	0,08	0,06	0,05	0,05	0,07	0,05	0,06	0,08	0,04	0,06
Хлорофилл «а»	г/м ²	166,3	224,9	258,7	93,6	112,0	62,4	195,0	181,1	232,8	152,0
	г/м ³	4,1	7,9	9,3	3,2	4,2	2,3	7,2	6,5	7,4	6,1
Железо Fe	г/м ²	0,27	0,64	0,24	0,19	0,23	0,53	0,16	0,27	1,02	0,39
	г/м ³	0,21	0,23	0,01	0,006	0,008	0,014	0,002	0,012	0,030	0,012
N/P		1,88	1,96	1,63	1,09	1,41	2,23	1,56	2,61	2,31	1,94
		1,66	2,06	1,62	1,35	1,52	2,92	1,45	3,59	2,87	2,33

ставить «цветение» синезеленых—азотфиксаторов. Учитывая способность к усвоению атмосферного азота таких видов, как *Aphanizomenon* (Lund, 1964), их следует рассматривать в качестве дополнительных источников поступления азота в озеро. Как уже отмечалось, в севанских условиях повышение содержания этого биогена чревато улучшением условий для «цветения» синезеленых, т. е. может возникнуть ситуация, известная в теории регулирования под названием положительной обратной связи.

Опыты с добавками указывали на лимитирующую роль соединений железа.

Отмеченное увеличение содержания железа в озере также может рассматриваться в качестве одной из причин повышения его продуктивности.

Однако четкой зависимости в сезонной динамике железа и хлорофилла «а» не наблюдается (рис. 1, 2). Можно отметить обратную зависимость между хлорофиллом и железом в Большом Севане. В Малом Севане четкой зависимости не прослеживается.

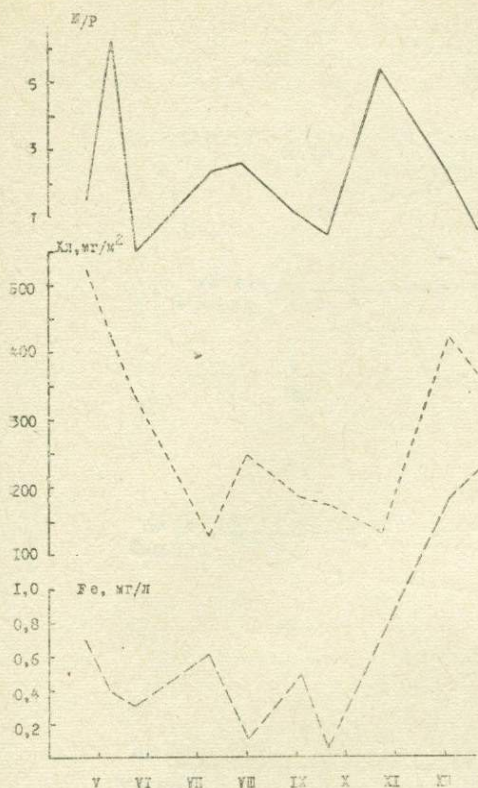


Рис. 1. Динамика отношения N/P, содержания железа и хлорофилла «а» в Малом Севане в 1976 г. (ст. 4).

озера наблюдается обратная зависимость между хлорофиллом и температурой, так же возрастают ко дну биогены. По-видимому, ослабление света под высоко расположенным термоклином компенсируется благоприятным биогенным режимом.

В период стагнации, который совпадает по времени с «цветением» синезеленых, распределения хлорофилла и температуры совпадают, биогены резко убывают от дна к поверхности.

Совпадение температурных кривых и распределения хлорофилла могут свидетельствовать о том, что условия развития фитопланктона в этот период определяются турбулентным перемешиванием воды (Denman, 1974).

Несмотря на отсутствие данных о содержании органических форм биогенов, рассмотрение сезонной динамики вертикального распределения оказывается довольно информативным (рис. 3, 4).

Во все периоды наблюдений прослеживается зависимость между вертикальным распределением температуры и биогенов, а также хлорофилла «а».

Зависимость эта неоднозначная и определяется как видовым составом фитопланктона, так и характером температурного распределения.

В условиях гомотермии, когда вегетируют холодолюбивые формы, распределение хлорофилла довольно однородно (с увеличением ко дну в М. Севане). Также довольно однородно распределены фосфаты. В распределении азота наблюдается слоистость, отмеченная в свое время и Л. П. Рыжковым.

В начальный период стратификации в обеих частях

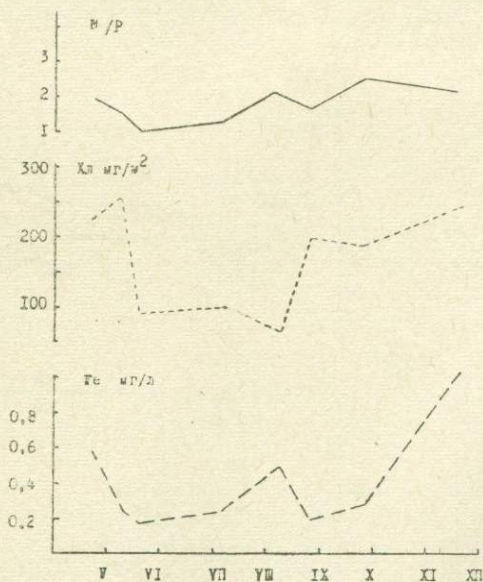


Рис. 2. Динамика отношения N/P, содержания железа и хлорофилла «а» в Большом Севане в 1976 г. (ст. 22).

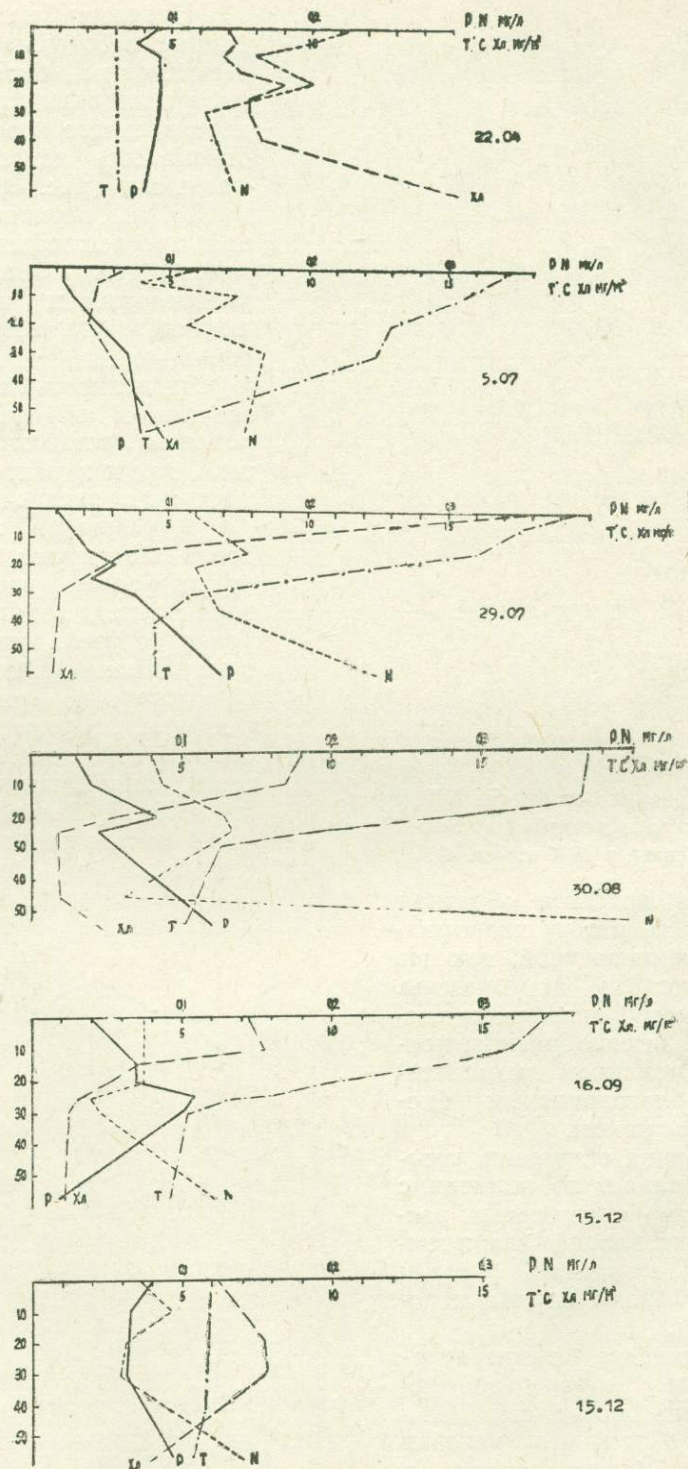


Рис. 3. Вертикальное распределение основных биогенов, хлорофилла «а» и температуры воды в Малом Севане (ст. 4). В скобках — дата измерений

Таким образом, данные этого периода наглядно демонстрируют роль термоклина, наличие которого является препятствием для поступления обогащенных биогенами вод в верхние слои эвфотической зоны.

С этой точки зрения представляет интерес сравнение данных 1976 г. для Б. Севана с таковыми 1975 г. (рис. 5). Процесс прогрева-

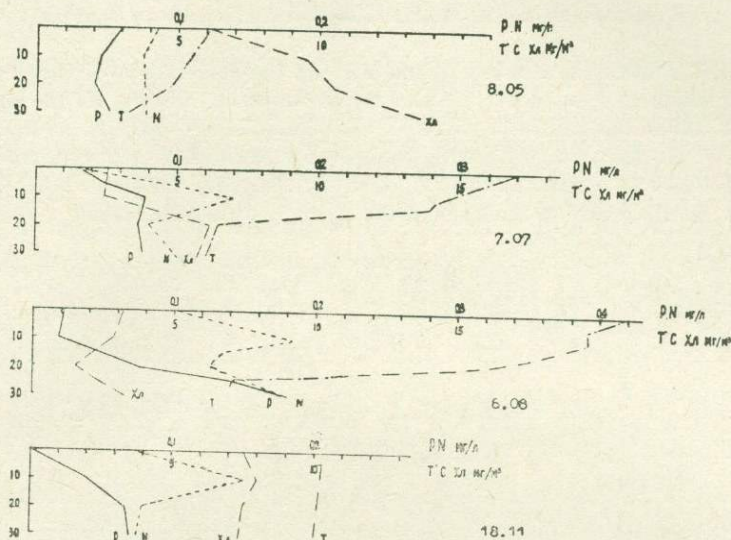


Рис. 4. Вертикальное распределение основных биогенов, хлорофилла «а» и температуры воды в Большом Севане в 1976 г. (ст. 22).

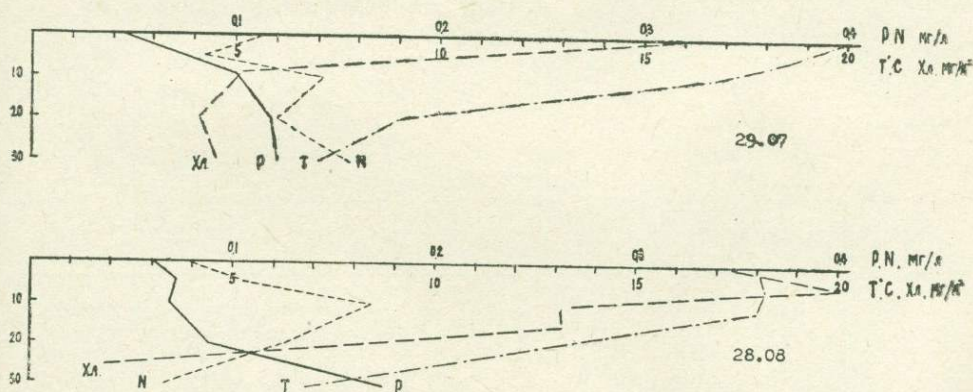


Рис. 5. Вертикальное распределение основных биогенов, хлорофилла «а» и температуры воды в Большом Севане в период «цветения» синезеленых в 1975 г. (ст. 22).

ния водных масс в 1975 г. шел более интенсивно и при более высоких температурах, вследствие чего температурная стратификация была менее устойчивой, гипolimнион в Б. Севане почти не был выражен. Стратификация биогенов также была менее резко выражена. Вероятно, это явилось одной из причин более интенсивной вегетации синезеленых по сравнению с 1976 г.

Резюмируя, следует подчеркнуть, что складывающийся биогенный режим оз. Севан является довольно благоприятным для развития фи-

топланктона, в связи с чем имеется вероятность усиления процесса эвтрофикации.

ЛИТЕРАТУРА

- Гусева К. А.* Роль синезеленых водорослей в водоеме и факторы их массового развития. В сб. «Экология и физиология синезеленых водорослей», «Наука», М.—Л., 1965.
- Легович Н. А.* Изменения в качественном составе фитопланктона оз. Севан под влиянием понижения его уровня. Биол. журн. Армении, XXI, № 18, 34—41, 1968.
- Мешкова Т. М.* Закономерности развития зоопланктона в озере Севан, Ереван, 1975.
- Россолимо Л. Л.* Антропогенное эвтрофирование водоемов. В сб.: «Общая экология. Биоценология. Гидробиология», т. II, «Итоги науки и техники», М., 1975.
- Рыжков Л. П.* Динамика соединений азота в оз. Севан. Биол. журн. Армении, XIX, № 3, 78—85, 1966.
- Слободчиков Б. Я.* Гидрохимический режим озера Севан по данным 1947—1949 гг. Труды Севанск. гидробиол. станции, т. XII, 1951.
- Слободчиков Б. Я. и Стройкина В. Г.* Влияние азота, фосфора и железа на развитие фитопланктона в озере Севан. Изв. АН Арм. ССР, сер. биол., VI, № 7, 13—18, 1953.
- Шилькрот Г. С.* Причины антропогенного эвтрофирования водоемов, в сб.: «Общая экология. Биоценология. Гидробиология», т. II, «Итоги науки и техники», М., 1975.
- Denman Kenneth L., Platt Trevor.* Coherences in the horizontal distributions of phytoplankton and temperature in the upper ocean. „Mem. Soc. Roy. Sci. Liège“, 1, 19—30, 1974.
- Lund J. W. G.* The ecology of freshwater phytoplankton.—Biol. Rev., vol. 40, N 2, 231—283, 1965.

А. А. Никогосян

Динамика биомассы зоопланктона озера Севан
в 1974—1976 гг.

Зоопланктон относится к наиболее исследованным звеньям трофической цепи экосистемы оз. Севан (Мешкова, 1947, 1953, 1962, 1968, 1975). Т. М. Мешковой детально описаны изменения, происшедшие в зоопланктоне в связи с изменениями состояния озера. В составе допускного зоопланктона доминировали копеподы, биология отдельных видов зоопланктона соответствовала олиготрофному характеру озера. По мере спуска уровня и связанным с ним изменением режима озера, структура севанского зоопланктона все больше приобретала черты, характерные для сообществ эвтрофных водоемов.

Интенсивность этих изменений, в частности, продиктовала необходимость расширенных исследований зоопланктона в современных условиях.

Материал и методика. Сборы зоопланктона проводились на пяти постоянных станциях озера—ст. 4 и 9 в Малом Севане и 18, 22, 30—в Большом (см. Приложение) с помощью сети Джели диаметром 20 см (газ. № 59). Пробы собирались раз в месяц (в основном в конце месяца) начиная с апреля, сразу же после вскрытия озера от льда, и кончая предледоставным периодом. В работе анализируется материал по тотальным пробам. Обработка материала проводилась обычным счетным методом, биомасса определена путем умножения численности на индивидуальные веса зоопланктеров, определенные Т. М. Мешковой (1953), а для новых видов—нами.

Результаты и обсуждение. Состав зоопланктона пелагиали по сравнению с предыдущими годами в период исследований сильно изменился (табл. 1). Если ранее (до 1969 г.) в пелагиали отмечалось 10 видов зоопланктеров (Мешкова, 1975), то в период 1974—1976 гг.

Таблица 1

Изменения в видовом составе зоопланктона пелагиали оз. Севан

В и д ы	Годы спуска	1976
<i>Keratella quadrata</i> (Müll.)	+	+
<i>Keratella cochlearis</i> Gosse	—	+
<i>Filinia longisetata</i> Ehrb.	+	+
<i>Hexarthra mira</i> Hudson	+	+
<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse**	—	+
<i>Brachionus urceus</i> Linn.**	—	+
<i>Synchaeta pectinata</i> Ehrb.	+	—
<i>Polyarthra vulgaris</i> Carlin*	+	+
<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrb.**	—	+
<i>Daphnia</i> l. s. <i>eulimnetica</i> Behning	+	+
<i>Acanthodiptomus denticornis</i> (Wierz.)	+	+
<i>Arctodiptomus bacillifer</i> (Koelb.)	+	—
<i>Arctodiptomus</i> sp. var. <i>fadeevi</i> Rylov	+	+
<i>Cyclops strenuus</i> var. <i>sevani</i> Meschk.	+	+
<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fisch.)**	—	+

* Появилась в годы спуска.

** Видовая принадлежность нуждается в уточнении.

их насчитывалось уже 13, в основном за счет новых видов коловраток. В последние годы из зоопланктона пелагиали озера выпали два вида—коловратка *S. rectinata* и диатомус *A. bacillifer*.

Наряду с изменениями в видовом составе, произошли изменения в количественном развитии отдельных групп.

РОТАТОРИА

Из восьми видов, существующих в настоящее время в пелагиали Севана, круглый год встречаются 4 вида—*K. quadrata*, *K. cochlearis*, *F. longiseta* и появившийся в 1976 г. *V. urgeus*. Остальные 4 вида сезонные, из которых *P. vulgaris* весенняя форма, *H. mira*, *A. priodonta* и *E. dilatata* летне-осенние формы (табл. 2).

Keratella quadrata. За годы спуска биомасса этого вида возросла в такой степени, что он стал среди коловраток доминирующей формой. Особенно большие количества этого вида отмечаются в Большом Севане—максимальная биомасса в 1975 г. была $0,63 \text{ г/м}^3$, среднегодовая— $0,14 \text{ г/м}^3$. Развитие этого вида Т. М. Мешкова связывает с обогащением вод озера фитопланктоном и детритом, активным потребителем которых он является (Мешкова, 1975).

Keratella cochlearis появилась в планктоне пелагиали в 1972 г. (неопубликованные данные автора). Максимум биомассы этот вид достигает в мае-июне— $0,27 \text{ г/м}^3$ в 1975 г., в остальное время присутствует в небольших количествах. Особенно сильное развитие его отмечается в Большом Севане—среднегодовая биомасса в 1975 г. была $0,04 \text{ г/м}^3$.

Filinia longiseta—стенотермная холодолюбивая форма. Массовое развитие ее в озере приходится на весенний период— $0,04$ — $0,06 \text{ г/м}^3$. По биомассе она уступает первым двум видам. У нее также биомасса выше в Большом Севане.

Hexarthra mira появляется в пелагиали озера осенью, наивысшая биомасса отмечалась в Большом Севане в октябре 1975 г. ($0,02 \text{ г/м}^3$). Этот вид был массовым вплоть до 1965 г.—до возникновения процесса «цветения» в озере синезелеными водорослями и, являясь сравнительно крупной формой, давал значительную биомассу. В последние годы она значительно снизилась. Причиной ослабления развития этого вида в пелагиали во время «цветения» (с 1964 г.) Т. М. Мешкова (1975) считала угнетающее действие синезеленых водорослей на бактериальную флору—пищевой объект зоопланктона.

Asplanchna priodonta—хищный вид. Обнаружен впервые в планктоне озера в 1972 г. В настоящее время до июня он полностью отсутствует, в летнее время становится массовой формой. Приуроченность этого вида к теплоте времени года объясняется характером его питания. По данным ряда авторов (Трибуш, 1960; Сорокин, Мордухай-Болтовская, 1962; Мануйлова, 1964) основной пищей *Asplanchna* являются мелкие планктонные животные: коловратки, личиночные стадии копепоид и т. д. Существенную часть в рационе *Asplanchna* составляют коловратки рода *Keratella*. По-видимому, именно трофическими взаимоотношениями (выеданием) между этими видами можно объяснить обратный ход динамики их биомассы (рис. 1).

Polyarthra vulgaris появилась в озере в годы спуска, большие количества отмечались в Севанской (Лчашенской) бухте (Мешкова, 1975). В пелагиали озера встречалась спорадически и единично. В настоящее время ее развитие усилилось, и за период исследований среднегодовая биомасса возросла в Малом Севане с $0,03$ до $0,9 \text{ мг/м}^3$, в Большом—с $0,04$ до $1,1 \text{ мг/м}^3$.

Euchlanis dilatata был обитателем Севанской бухты, в пелагиали Малого Севана появился в 1974 г., Большого—в 1975 г. Присутствует в озере только летом—максимум развития имел в 1974 г. ($0,13 \text{ г/м}^3$) в Малом Севане.

Brachionus urceus—обитатель Севанской бухты, появился в планктоне пелагиали в 1976 г. и стал массовой круглогодичной формой.

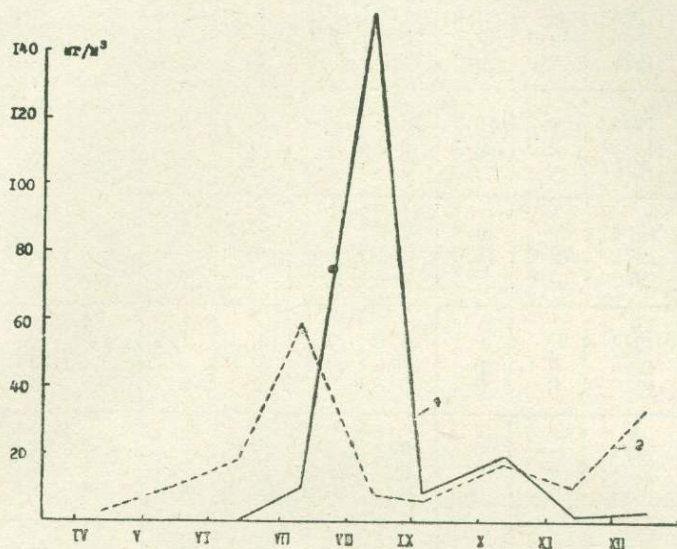


Рис. 1. Динамика биомассы коловраток родов *Asplanchna* (1) и *Keratella* (2) в Малом Севане в 1976 г.

Максимальная биомасса в обеих частях озера отмечается в июне (М. Севан— $0,18$, Б. Севан— $0,1 \text{ г/м}^3$), затем постепенно снижается.

Обобщая вышесказанное по всем представителям группы Rotatoria, можно сказать, что высокие показатели общей биомассы коловраток в оз. Севан характерны для летних месяцев в Большом Севане. В исследуемый период особенно выделяется 1975 г.—в июне общая биомасса коловраток достигала $0,96 \text{ г/м}^3$, а среднегодовая биомасса составляла $0,25 \text{ г/м}^3$.

С Л А Д О С Е Р А

Из клadoцер в пелагиали озера обитает только *Daphnia longiripa sevanica eulimnetica*. Во время интенсивного развития она вместе с циклопом является важным компонентом пищи рыб в пелагиали, а в преднерестовый и нерестовый периоды (сентябрь—декабрь) сига питаются преимущественно дафниями, составляющими более 84% съедобной пищи (Пивазян, 1972).

В настоящее время севанская дафния стала моноциклической—осенью образуются покоящиеся яйца, которые зимуют. С января по июнь дафния в планктоне почти отсутствует или встречается единично. По мере прогревания вод ее биомасса возрастает. Однако массовое развитие дафнии связывать только с температурой не следует, так как она способна к партеногенетическому развитию в течение всего года, что имело место до спуска уровня озера (Мешкова, 1953) и в январе давала второй, более слабый максимум развития. По дан-

Таблица 2

Динамика биомассы коловраток, мг/м³
Малый Севан

Виды	Месяцы Годы	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	сред- няя
		—	3,0	11,0	2,5	6,0	2,0	4,0	2,0	17,0	
K. quadrata	1974	—	3,0	11,0	2,5	6,0	2,0	4,0	2,0	17,0	5,9
	1975	70,0	40,0	20,0	2,5	6,0	—	20,0	28,0	—	26,6
	1976	3,0	10,0	17,0	45,0	8,0	6,0	17,0	10,0	33,0	16,6
K. cochlearis	1974	—	66,0	30,0	+	+	0	+	+	0,2	12,0
	1975	2,3	0,2	7,0	1,5	+	—	2,0	1,8	—	2,1
	1976	+	0	0	13,0	+	+	0,5	+	0,6	1,6
F. longisetata	1974	—	0,3	0,1	+	+	0	+	1,0	2,0	0,4
	1975	10,0	15,0	3,0	1,0	0,8	—	4,0	2,0	—	5,1
	1976	3,0	5,5	0,4	+	+	+	2,0	+	0,3	1,2
H. mira	1974	—	0	0	0	0	1,5	4,0	+	0	0,7
	1975	0	0	+	0,3	0	—	0	0	—	0,04
	1976	0	0	0	0	0	0	+	0	0	0
A. priodontata	1974	—	0	0	22,1	0	0	1,5	1,0	0	3,1
	1975	0	0	0	22,0	0	—	+	0	—	3,1
	1976	0	0	0	10,0	150,0	6,0	17,0	+	3,0	20,7
B. urceus	1974	—	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	1975	0	0	0	0	0	—	0	0	—	0
	1976	1,0	40,0	185,0	52,0	50,0	5,0	3,0	11,0	4,0	39,0
P. vulgaris	1974	—	0,2	0	+	+	0	0	+	0	0,03
	1975	0	1,0	0	0,2	0	—	0	0	—	0,2
	1976	1,3	7,0	0,1	0	0	0	0	0	0	0,9
E. dilatata	1974	—	0	0	0	0	128,0	0	0	0	16,0
	1975	0	0	0	13,0	8,0	—	0	0	—	3,0
	1976	0	0	0	60,0	+	+	0	0	0	6,7
Общая	1974	—	69,5	41,1	24,6	6,0	131,5	9,5	4,0	19,2	38,1
	1975	82,3	56,2	30,0	40,5	14,8	—	26,0	31,8	—	40,1
	1976	8,3	62,5	202,5	180,0	208,0	17,0	39,5	21,0	40,9	86,7
Средняя за 1974—1976 гг.		45,3	62,7	91,2	81,7	76,3	74,2	25,0	18,9	30,0	56,1

Большой Севан

Виды	Месяцы Годы	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Средн.
		—	0,9	17,0	10,0	11,0	1,0	7,0	15,0	40,0	
K. quadrata	1974	—	0,9	17,0	10,0	11,0	1,0	7,0	15,0	40,0	12,7
	1975	200,0	45,0	630,0	50,0	20,0	—	26,0	30,0	—	143,0
	1976	3,0	1,0	34,0	93,0	3,0	32,0	16,0	11,0	38,0	25,7
K. cochlearis	1974	—	26,0	128,0	+	0,4	0	0	0,1	2,0	19,6
	1975	6,0	0,3	270,0	5,0	+	—	3,0	1,2	—	40,8
	1976	5,0	+	0	15,0	2,0	0,4	2,0	0,6	2,6	3,1

Продолжение таблицы 2

F. longiseta	1974	—	0,2	0,2	+	+	+	+	3,0	2,0	0,7
	1975	40,0	2,6	60,0	0,6	0,7	—	0,4	3,0	—	15,3
	1976	0	6,0	0,2	0,3	+	0	0	+	+	0,7
H. mira	1974	—	0	0	0	0,3	3,0	13,0	1,5	0	2,2
	1975	0	0	+	0,3	+	—	20,0	0	—	2,9
	1976	0	0	0	0	0	2,5	0	0	0	0,3
A. priodonta	1974	—	0	0	42,0	0	0	+	21,0	+	7,9
	1975	0	0	3,0	200,0	+	—	60,0	0	—	37,6
	1976	0	0	20,0	30,0	50,0	93,0	0	20,0	4,0	24,1
B. urceus	1974	—	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	1975	0	0	0	0	0	—	0	0	—	0
	1976	3,0	7,0	100,0	30,0	5,7	0	0	+	1,0	16,3
P. vulgaris	1974	—	0	0,1	+	0,2	0	0	0	0	0,04
	1975	6,0	1,0	0,7	0	0	—	0	0	—	1,1
	1976	2,7	8,0	0	0	0	0	0	0	0	1,1
E. dilatata	1974	—	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	1975	0	0	0	50,0	25,0	—	0	0	—	10,7
	1976	0	0	0	3,0	20,0	13,0	0	0	0	4,0
Общая	1974	—	27,1	145,3	52,0	12,0	4,0	20,0	40,6	44,0	43,1
	1975	252,0	49,0	963,7	306,0	45,7	—	109,4	34,2	—	251,4
	1976	13,7	22,0	154,2	171,3	80,7	141,0	18,0	31,6	45,6	75,3
Средняя за 1974—1976 гг.	132,7	32,7	421,1	176,4	46,1	72,5	49,1	35,5	44,8	123,3	

Примечание: здесь и далее — означает отсутствие материала; + означает наличие вида в единичных экземплярах; 0 означает отсутствие данного вида.

ным Мануйловой (1955), численность дафнии подо льдом иногда превышает такую летнюю.

В развитии дафнии в качестве компонента питания большую роль играют бактериальный корм и детрит (Сорокин, 1959; Мануйлова, 1955). Вышедшее из эфиппиев в конце июня поколение попадает в благоприятные пищевые и температурные условия и дает вспышку биомассы. Связь между динамикой биомассы зоопланктона и бактериопланктона видна из рассмотрения рис. 2, 3. Особенно ярко это выражено в Большом Севане.

В 1974 г. дафния достигала максимальной биомассы в июле—октябре и составляла в Малом Севане 0,76 г/м³, в Большом—1,4 г/м³. В 1975 г. максимальная биомасса в октябре составляет в Малом Севане 1,1 г/м³, в Большом—2,8 г/м³ и совпадает с осенним минимумом содержания хлорофилла «а» в фитопланктоне (Парпаров, настоящий сборник). Высокими показателями биомассы особенно отличается 1976 г.: в Малом Севане 2,3 г/м³, в Большом—6,7 г/м³ (табл. 3).

Анализ сезонной динамики дафнии показывает, что как и у коловраток, развитие дафнии выше и раньше начинается в Большом Севане, что может быть связано с более интенсивным прогреванием этой части озера.

Таблица 3

Биомасса *Daphnia l. s. eulimnetica*, г/м³

Малый Севан

Годы	М-цы							
	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Средняя
1974	+	0,75	0,56	0,75	0,23	0,25	0,29	0,24
1975	0	0,80	0,45	—	1,10	0,43	—	0,28
1976	+	1,60	2,29	0,78	0,46	0,14	0,09	0,45
Средняя за 1974—76 гг.	+	1,05	1,10	0,77	0,60	0,27	0,19	0,33

Большой Севан

1974	+	0,37	1,40	0,73	1,20	0,50	0,30	0,38
1975	0	1,50	1,70	—	2,80	0,08	—	0,61
1976	+	6,70	2,80	1,40	0,80	0,07	0,05	0,99
Средняя за 1974—76 гг.	+	2,86	2,00	1,07	1,60	0,22	0,12	0,66

СОРЕРОДА

В состав севанских копепоид входят 4 вида—2 циклопа и 2 диаптомуса.

Cyclops strenuus var. *sevani* в настоящее время является доминирующим среди копепоид озера. По-прежнему находится в планктоне круглый год как в половозрелом состоянии, так и на различных стадиях метаморфоза. До появления дафнии он является единственным существенным источником рачкового корма в пелагиали для рыб, его содержание в нагульный период в пищевом комке у сигов составляет 46—100%. (Пивазян, 1977). До 1976 г. он являлся единственным массово-развивающимся представителем сем. Cyclopidae в пелагиали озера.

Биомасса этого вида в течение года подвержена сильным колебаниям (табл. 4). Максимальные биомассы в 1974—1976 гг. в Малом Севане он имел в ноябре-декабре (0,66—0,83 г/м³), в Большом — в июле-августе (0,56—0,85 г/м³). В 1976 г. в пелагиали озера массовой формой стал *Eucyclops serrulatus*. Так как из-за своих мелких размеров он составляет незначительную часть общей биомассы циклопов, его биомасса приводится вместе с *C. strenuus*. Наибольшую биомассу они имели в Малом Севане в июле (2,0 г/м³), в Большом — в августе (1,4 г/м³).

Анализ сезонной динамики *C. s.* var. *sevani* за период 1974—1976 гг. показывает, что высокие биомассы приурочены к июлю—августу.

Acanthodiaptomus denticornis до спуска среди диаптомусов был

Таблица 4

Биомасса *Cyclops strenuus* var. *sevani*, г/м³

Малый Севан

М-цы Годы	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Сред- няя
1974	—	0,39	0,35	0,25	0,54	0,31	0,37	0,18	0,66	0,38
1975	0,21	0,14	0,48	0,33	0,45	—	0,29	0,83	—	0,39
1976*	0,10	1,32	0,46	1,95	0,92	0,20	0,19	0,10	0,10	0,59
Средняя за 1974— 1976 гг.	0,15	0,62	0,43	0,84	0,64	0,26	0,28	0,37	0,38	0,45

Большой Севан

1974	—	0,13	0,40	0,41	0,56	0,27	0,52	0,32	0,34	0,37
1975	0,40	0,24	0,30	0,85	0,66	—	0,65	0,56	—	0,52
1976*	0,30	0,09	0,45	0,82	1,40	0,40	0,42	0,15	0,66	0,52
Средняя за 1974 —1976 гг.	0,35	0,15	0,38	0,69	0,87	0,34	0,53	0,34	0,50	0,46

* Общая биомасса *C. strenuus* и *E. serrulatus*.

самым малочисленным (Мешкова, 1962). Присутствовал в течение всего года, интенсивно размножался осенью. В настоящее время, когда *A. bacillifer* исчез, а *A. sp. var. fadzevi* встречается редко, он фактически остался единственным представителем диаптомусов. Как прежде, так и в настоящее время периодом массового появления остаются осенние месяцы (табл. 5). Сравнительно высокое развитие этого вида в озере было зарегистрировано в 1975 г.—среднегодовая биомасса в Малом Севане 0,052 г/м³, в Большом—0,026 г/м³. Максимальные биомассы составляли: 0,2 г/м³ в Малом Севане (XI) и 0,1 г/м³—в Большом (X).

Анализ динамики зоопланктона в целом в исследуемый период (1974—1976) гг. показывает, что, как правило, высокие биомассы приходится на июль—октябрь (рис. 2, 3). В 1975 г. отмечается обратная корреляция между общей биомассой зоопланктона и содержанием хлорофилла «а» в фитопланктоне, что особенно четко выражено в Большом Севане. В 1976 г. отмечается один мощный пик биомассы в июле в обеих частях озера.

Представляют интерес изменения, происшедшие в количественном развитии отдельных групп в настоящее время по сравнению с периодом спуска озера. С этой целью сравнивается годовая динамика биомассы последних лет с периодом 1957—1969 гг. (Мешкова, 1975; данные только станции 4) в Малом Севане. Выясняется, что средне-

Таблица 5

Биомасса *Acanthodiptomus denticornis*, г/м³
Малый Севан

М-цы Годы	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Средн.
1974	—	0,003	+	0,011	0,013	0,024	0,060	0,035	0,001	0,018
1975	0,006	0,004	0,002	0,019	0,028	—	0,108	0,194	—	0,052
1976	0	0,002	0,001	0,008	0,095	0,023	0,065	0,025	0,015	0,026
Средняя за 1974—1976 гг.	0,003	0,003	0,001	0,013	0,045	0,024	0,078	0,085	0,008	0,032

Большой Севан

1974	—	0,014	0,001	0,002	0,023	0,018	0,031	0,060	0,010	0,020
1975	0,010	0,001	0,002	0,008	0,031	—	0,103	0,027	—	0,026
1976	+	+	0,002	0,008	0,005	+	0,001	+	0,001	0,002
Средняя за 1974—1976 гг.	0,005	0,005	0,002	0,006	0,020	0,009	0,045	0,032	0,006	0,016

(1) (2) (3)

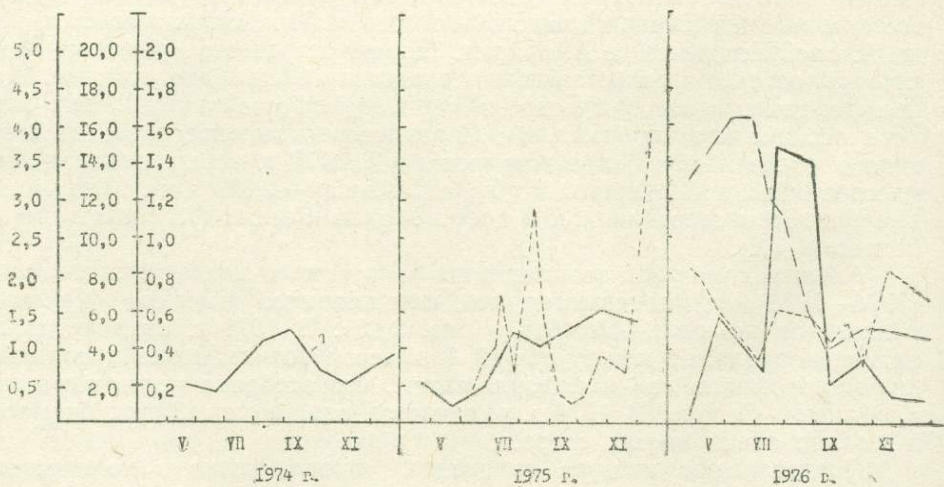


Рис. 2. Динамика общей биомассы зоопланктона (1, г/м³), количества хлорофилла «а» в фитопланктоне (2, г/м³) и численности бактерий (3, млн. кл./мл., неопубликованные данные О. И. Тифенбах) в Малом Севане.

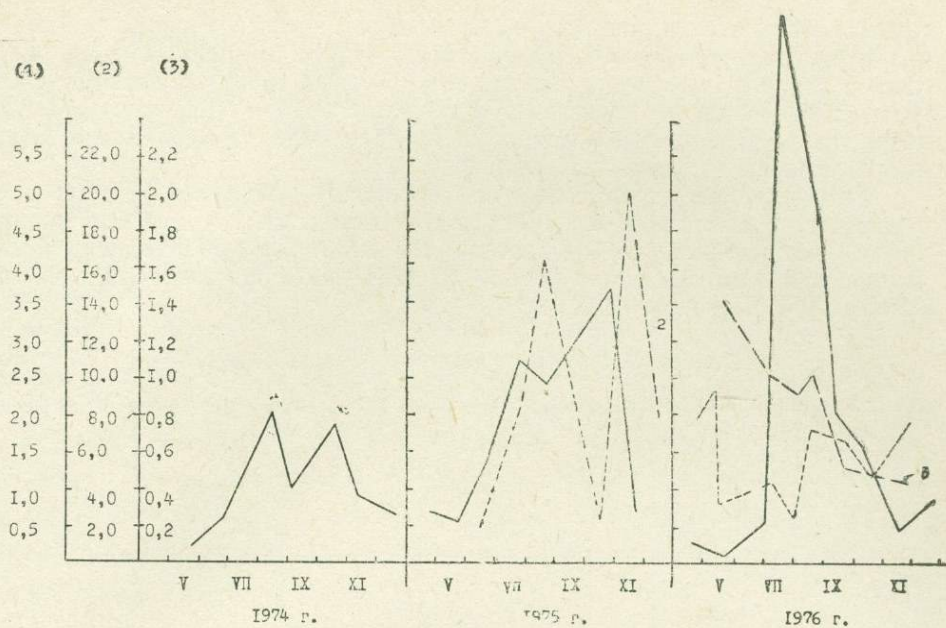


Рис. 3. Динамика общей биомассы зоопланктона, хлорофилла «а» в фитопланктоне и численности бактерий в Большом Севане (обозначения см. рис. 2).

Таблица 6

Годовая динамика биомассы отдельных групп зоопланктона
в Малом Севане, мг/м³
в период 1957—1969 гг.

М-цы Группы	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	сред- няя
Коловратки	1,7	6,4	4,2	3,5	3,3	2,7	1,7	10,4	9,7	1,6	0,3	0,5	3,8
Дафния	49,0	14,1	5,4	4,9	2,4	97,6	700,0	394,3	227,8	181,5	122,5	54,9	154,5
Копеподы	234,9	218,1	233,0	236,3	256,5	420,3	421,8	335,2	282,4	297,4	211,8	221,4	280,8
Всего	285,6	238,6	242,6	244,7	262,2	520,6	1123,5	739,9	519,9	480,5	334,6	276,8	439,1
в период 1974—1976 гг.													
Коловратки	—	—	—	45,3	62,7	91,2	81,7	76,3	74,2	25,0	18,9	30,0	56,1
Дафния	—	—	—	0	+	+	1050,0	1100,0	770,0	600,0	270,0	190,0	330,0
Копеподы	—	—	—	153,0	623,0	431,0	853,0	685,0	284,0	358,0	455,0	388,0	470,0
Всего	—	—	—	198,3	685,7	522,2	1984,7	1861,3	1128,2	983,0	743,9	608,0	856,1

годовая биомасса коловраток в настоящее время увеличилась в 15 раз и составляет 6,5% общей биомассы (табл. 6) зоопланктона, дафнии—в 2,1 раза (38,5%), копепод—в 1,7 раза (55%). Общая среднегодовая биомасса по сравнению с периодом 1957—1969 гг. с 0,44 г/м³ возросла до 0,86 г/м³, несмотря на исчезновение одного вида и сильное уменьшение биомассы диаптомусов.

Рассмотрение среднегодовой биомассы отдельных групп зоопланктона в последние годы (табл. 7) показывает, что у всех видов, кроме диаптомуса, наблюдается тенденция ее увеличения. Общая биомасса в Малом Севане в течение 1974—1976 гг. возросла с 0,7 до 1,2 г/м³, а в Большом—с 0,8 до 1,6 г/м³.

Таблица 7

Среднегодовые значения биомассы зоопланктона, г/м³
Малый Севан

Группы Годы	Коловратки	Дафния	Циклопы	Диаптомус	Общая
1974	0,04	0,24	0,38	0,02	0,68
1975	0,04	0,28	0,39	0,05	0,76
1976	0,09	0,45	0,59	0,03	1,16
Большой Севан					
1974	0,04	0,38	0,37	0,02	0,81
1975	0,25	0,61	0,52	0,03	1,41
1976	0,08	0,99	0,52	0,002	1,60

Такое резкое увеличение общей биомассы зоопланктона, по-видимому, говорит о богатом содержании в пелагиали озера бактериопланктона, водорослей и детрита.

ЛИТЕРАТУРА

- Мануйлова Е. Ф. Об условиях массового развития ветвистоусых рачков. Труды биол. ст. «Борок». М.—Л., Изд. АН СССР, 1955, вып. 2, с. 89—108.
- Мануйлова Е. Ф. Ветвистоусые рачки фауны СССР. М.—Л., «Наука», 1964.
- Мешкова Т. М. Зоопланктон оз. Севан. Труды Севанск. гидробиол. станции, 1947, т. IX, с. 1—69.
- Мешкова Т. М. Зоопланктон оз. Севан (биология и продуктивность). Труды Севанск. гидробиол. станции, 1953, т. XIII, с. 5—171.
- Мешкова Т. М. Современное состояние планктона в оз. Севан (в связи со спуском последнего). Труды Севанск. гидробиол. станции, 1962, т. XVI, с. 15—89.
- Мешкова Т. М. Зоопланктон озер прудов и водохранилищ Армении. Ереван, Изд. АН Арм. ССР, 1968, с. 5—106.
- Мешкова Т. М. Закономерности развития зоопланктона оз. Севан (в связи с понижением уровня). Ереван, Изд. АН Арм. ССР, 1975, с. 5—276.
- Парпаров А. С. Динамика количества хлорофилла «а» в фитопланктоне оз. Севан.

В кн.: «Экология гидробионтов оз. Севан» (Труды Севанск. гидробиол. станции, т. XVII), настоящий сборник.

Пивазян С. А. Питание и пищевые взаимоотношения форели и сига оз. Севан. «Вопросы ихтиологии», 1972, т. 12, с. 1086—1093.

Пивазян С. А. Питание и пищевые взаимоотношения лососевых рыб оз. Севан в годы запрета их лова, в период нагула и после снятия его. Биол журн. Армении, 1977, № 2.

Сорокин Ю. И. Роль хемосинтеза в продукции органического вещества в водохранилищах. «Микробиология», 1959, т. XXVIII, вып. 6, с. 916—921.

Сорокин Ю. И. и *Мордухай-Болтовская Э. Д.* Изучение питания коловраток *Asplanchna* с помощью C^{14} . Бюллетень Инст. биол. водохр. АН СССР, 1962, № 12, с. 17—20.

Трибуш Т. Л. Некоторые наблюдения над коловратками сем. *Asplanchnidae* Рыбинского водохранилища. Бюллетень Инст. биол. водохр. АН СССР, 1960, № 6, с. 18—20.

А. А. Никогосян, П. П. Гамбарян, М. Г. Гезалян, Л. И. Хорлашко

Закономерности распределения зоопланктона озера Севан

Регулярные исследования зоопланктона проводились Т. М. Мешковой (1947, 1953, 1975) в основном на двух постоянных станциях Малого и Большого Севана (ст. 4 и 22). Оставалось неясным, насколько эти станции в современных условиях характеризуют зоопланктон озера в целом и насколько они типичны. Для получения общих представлений о процессах, происходящих в озере, необходимо было подробное исследование закономерностей распределения зоопланктона.

Нами изучено распределение зоопланктона на 36 станциях, почти равномерно распределенных по озеру. В среднем на каждые 33 км² приходилась 1 станция. Столь подробное исследование на Севане проводится впервые. В нашей работе использованы средние арифметические для каждой станции по температуре, содержанию кислорода, численности зоопланктеров за V, VIII, IX и X месяцы 1974 г., учитывалась глубина станции. Зоопланктон отбирался сетью Джели с входным отверстием диаметром 20 см и № газа 59, всего учтены 144 тотальные пробы. Использованы данные свыше 700 анализов кислорода и измерений температуры*.

Для анализа закономерностей распределения зоопланктона использован математический метод классификации в его модификации для количественных признаков (Гамбарян, настоящий сборник). Нами изучена также сопряженность распределения зоопланктеров и остальных параметров. Для этого значения параметров стандартизированы и выражены в процентах от среднего арифметического, после чего сравнивались не станции по параметрам, а параметры по станциям.

Изучены следующие параметры (табл. 1).

Исследование показало, что пелагические станции Малого и Большого Севана с глубинами >25 м (за исключением ст. 9, 11, 14) по распределению зоопланктона и остальных параметров различаются несущественно (табл. 2, рис. 1, №№ ст. 1, 3—7, 16—19, 21—25, 27—33). Существенно отличаются как друг от друга, так и от всех станций литоральные станции с глубиной <15 м (№№ ст. 8, 12, 13, 15, 20, 26, 34—36), а также более глубокие ст. 9, 11, 14.

Если по площади пелагиаль со сходным распределением зоопланктона занимает 70% от озера, то по объему — 90%, то есть в 90% объема озера зоопланктон различается статистически несущественно. Это говорит об однообразии распределения зоопланктона, которое зависит от большой динамичности вод озера, малой расчлененности озера, а также малой способностью зоопланктеров к активной миграции на большие расстояния.

Изучение сходства распределения зоопланктеров, O₂, t° и глубины станции (табл. 3) показало, что сходно распределены все стадии *Cyclops strenuus*, кроме ♀, и *Keratella quadrata*. Их распределение

* Сбор и обработка данных по зоопланктону проведен Никогосян, по температуре—Гезаляном, по кислороду—Хорлашко, а математическую обработку провел Гамбарян.

Таблица 1

Изученные параметры		
№ параметра	параметр	среднее значение
1	глубина в м	28
2	O ₂ мг/л	8
3	температура С°	12,2
	экземпляр в м ³	
4	<i>Filinia longiseta</i> (Ehrenb.)	162
5	<i>Keratella quadrata</i> (Müll.)	9200
6	<i>Polyarthra vulgaris</i> Carl.	358
7	<i>Hexarthra mira</i> (Huds.)	1830
8	☉ <i>Daphnia longispina</i> O. F. M.	3130
9	☉ " "	560
10	☉ " "	9500
11	☉ <i>Acanthodiptomus denticornis</i> (Wierz)	34
12	☉ " "	12
13	☉ " "	65
14	☉ <i>Arctodiptomus spinosus</i> (Dad.) <i>faddeevi</i> (Rylov)	7,4
15	☉ " "	6,9
16	☉ " "	32,5
17	науплии диаптомид	362
18	копеподиты диаптомид	475
19	☉ <i>Cyclops strenuus</i> Fisch.	853
20	☉ " "	113
21	☉ " "	600
22	науплии циклопа	14450
23	копеподиты циклопа	5500

Таблица 2

Минимальные различия станций в %

№ станций	различие	№ станций	различие	№ станций	различие
26 20	23	33 21	11,7	28 22	7,3
15 20	18,1	21 10	11,1	28 25	7,5
2 11	14,5	24 32	9,6	25 30	8,7
11 8	17,9	32 18	10,8	25 19	10
8 12	17,3	18 10	9,4	25 23	10,9
12 35	14,9	10 4	10,9	30 31	10,7
20 13	14,2	4 7	9,7	6 1	11,1
13 36	14	4 6	9,8	4 3	11,3
36 35	13,3	4 28	10,7	1 5	12,9
35 14	13,7	16 17	9,7	28 9	14,2
14 32	14,3	17 28	9,9	33 34	18,1
27 21	12,6	29 28	5,8		

Доверительный интервал = 7,9 · 1,645 = 13

тесно сопряжено с распределением кислорода и температуры. Очень сильно отличается от всех зоопланктонов и друг от друга распределение разных стадий и полов *Arctodiptomus spinosus faddeevi*, а также *Polyarthra vulgaris* и *Filinia longiseta*. Сходство распределения циклопа и керателлы, а также тесная сопряженность их распределения с содержанием кислорода и температурой воды говорит о том, что прогревание толщи воды и обогащение ее кислородом способствуют развитию циклопа и керателлы. Распределение остальных зоопланктонов в общем менее зависит от вышеуказанных условий.

Для выяснения вопросов типичности станций изучалось также отличие отдельных станций от станций Малого Севана (МС), Большого Севана (БС) и от станций всего озера (ОЗ) (табл. 4). Есте-

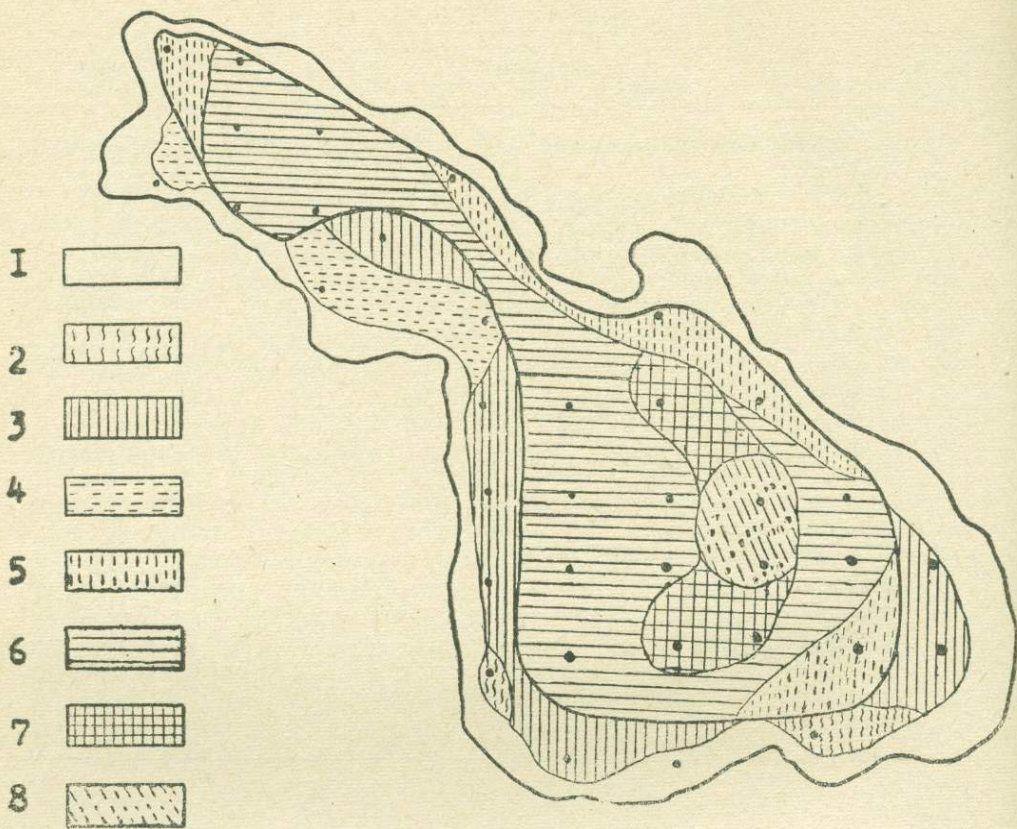


Рис. 1. Жирной линией на карте выделена зона пелагических станций, различия между которыми несущественны. Штриховкой обозначены разные степени различий Д. 1—21—24; 2—18—21; 3—15—18; 4—12—15; 5—9—12; 6—6—9; 7—3—6; 8—0—3.

Таблица 3

Минимальные различия параметров в %

№ параметров	различие	№ параметров	различие
15 10	31,9	22 19	9,1
14 10	23,9	19 2	7,2
12 19	21,7	2 3	3,9
11 8	20,2	19 5	12
10 8	15,9	2 1	15,9
17 8	14,9	19 13	18,6
8 18	13,3	13 9	15,4
18 19	14,1	9 7	19,4
20 19	13,2	18 16	21,2
23 19	12,7	5 4	24,7
21 19	12,1	10 6	26,6

Доверительный интервал $8 \cdot 1,645 = 13,2$

венно считать, что чем меньше среднее отличие станции от других, тем более типична она.

В последней строке табл. 5 указано среднее отличие станций озера друг от друга, средние отличия станций Малого и Большого Севана и средние отличия станций Малого Севана от станций Большого

Таблица 4

Средние отличия станций

№ станции	МС	БС	ОЗ	№	МС	БС	ОЗ	№	МС	БС	ОЗ
1	15	20	18,5	13	23	20,5	21,3	25	18,6	17,5	17,8
2	23,5	25	24,6	14	21	20,2	20,5	26	39	35,2	36,3
3	17,4	22,2	20,9	15	32,2	29,3	30,3	27	20,1	18,5	19,6
4	16,2	19,5	18,6	16	16,7	16,7	16,7	28	17,7	18,1	18
5	16,9	22,5	20,9	17	18,6	17,7	18	29	18,3	19	18,8
6	16,7	21,3	20	18	18	18,3	18,2	30	17,7	17,6	17,7
7	15,6	20,3	19	19	17,5	16,8	17	31	22,4	18,9	20
8	23,3	23	23,1	20	23,3	20,8	21,4	32	18,5	18,8	18,7
9	20,6	25,5	24,2	21	19	18,5	18,7	33	22,6	19,1	20,2
10	16,4	18,6	18	22	18,1	19,9	19,3	34	40	35,2	36,7
11	22,1	23,4	23,1	23	20,2	18,3	18,9	35	22,5	18,9	20,1
12	23	20,6	21,4	24	17,9	19,7	19,1	36	21,7	19,9	20,5

$$\bar{D}_{оз} = 21 \pm 7,9 \quad \bar{D}_{мс} = 18,5 \quad \bar{D}_{бс} = 20,3 \quad \bar{D}_{мс-бс} = 22,6$$

Севана. Если принять во внимание ошибку средней, то окажется, что отличия станций Большого Севана от станций Малого несущественны.

Наиболее типична для Малого Севана станция № 1, для Большого Севана и всего озера ст. № 16. Наименее типична станция № 34, 26, 15, а для Малого Севана — № 2 и 9.

Для рассмотрения устойчивости полученных результатов для разных сезонов 1974, 1975, 1976 гг. (по которым у нас не было данных по всем 36 станциям) численности зоопланктеров, данные по температуре и кислороду преобразовались так же, как и в нашем исследовании (то есть рассчитывались величины Y) и сравнивались с данными за изученный период. В 70% случаев различия были минимальными с тем же номером станции, а в остальных случаях минимальное различие было с другим номером станции, статистически несущественно отличающимся от данного номера. Это говорит о достаточной репрезентативности полученного распределения и возможности его экстраполяции.

Основным результатом исследования надо считать то, что для обобщения численностей зоопланктеров на пелагиаль вполне можно усреднять показатели пелагических станций и обрабатывать среднюю пробу с пересчетом на объем или поверхность пелагиали. Весовыми коэффициентами для определения средних по озеру под m^2 могут служить и числа станций—для пелагиали Малого Севана 7, Большого Севана—16, для пелагиали всего озера—23. Остальные станции, существенно отличающиеся как друг от друга, так и пелагических станций, для выведения средних по озеру могут использоваться с весовыми коэффициентами 1. Коэффициент вариации оценок различия

$$C = \frac{7,9}{21} \cdot 100 = 38\%. \text{ Это говорит о большой случайной вариабельности}$$

данных. Киселев (1969) показывает, что из-за большой случайной изменчивости численностей зоопланктеров различиям в 2—4 раза можно не придавать значения. Для увеличения точности наших суждений необходимо увеличение числа проб, что повысит трудоемкость обработки данных. Разумно было бы обрабатывать среднюю выборку из большого числа проб.

ЛИТЕРАТУРА

- Гамбарян П. П.* Распределение макрофитов оз. Севан, наст. сборник.
- Киселев И. А.* Планктон морей и континентальных водоемов, т. I, «Наука», Л., 1969.
- Мешкова Т. М.* Зоопланктон озера Севан. Труды Севанск. гидробиол. станции, IX, 1947: 1—67.
- Мешкова Т. М.* Зоопланктон озера Севан. Труды Севанск. гидробиол. станции, XIII, 1953: 5—170.
- Мешкова Т. М.* Закономерности развития зоопланктона в оз. Севан, Ереван, 1975.

П. П. Гамбарян

Распределение макрофитов озера Севан

В озере Севан заросли макрофитов являлись самой продуктивной зоной зообентоса. По данным Арнольди (1929), они имели мощное развитие и их биомасса достигала 600 000 т. Современное состояние литорали оставалось неизученным.

Предыдущее подробное исследование макрофитов озера в начале 60-х годов проведено А. Г. Маркосяном (неопубликованные данные). Нами изучение распределения макрофитов озера проводится с 1974 г. Изучен 21 разрез с помощью аквалангистов (1974), 40 разрезов дночерпательных и драговых проб (1975) и 80 разрезов дночерпательных проб (1976). Схема разрезов изображена на карте (рис. 1). Так как 80 разрезов взяты не одновременно, биомассы макрофитов пересчитаны на биомассы конца мая—начала июня. Данные по биомассам макрофитов усреднены по пятиметровым изобатам—0—5 м, 5—10 м, 10—15 м и 15—20 м. Глубже 20 м в озере встречаются единичные растения мха, не учтенные нами.

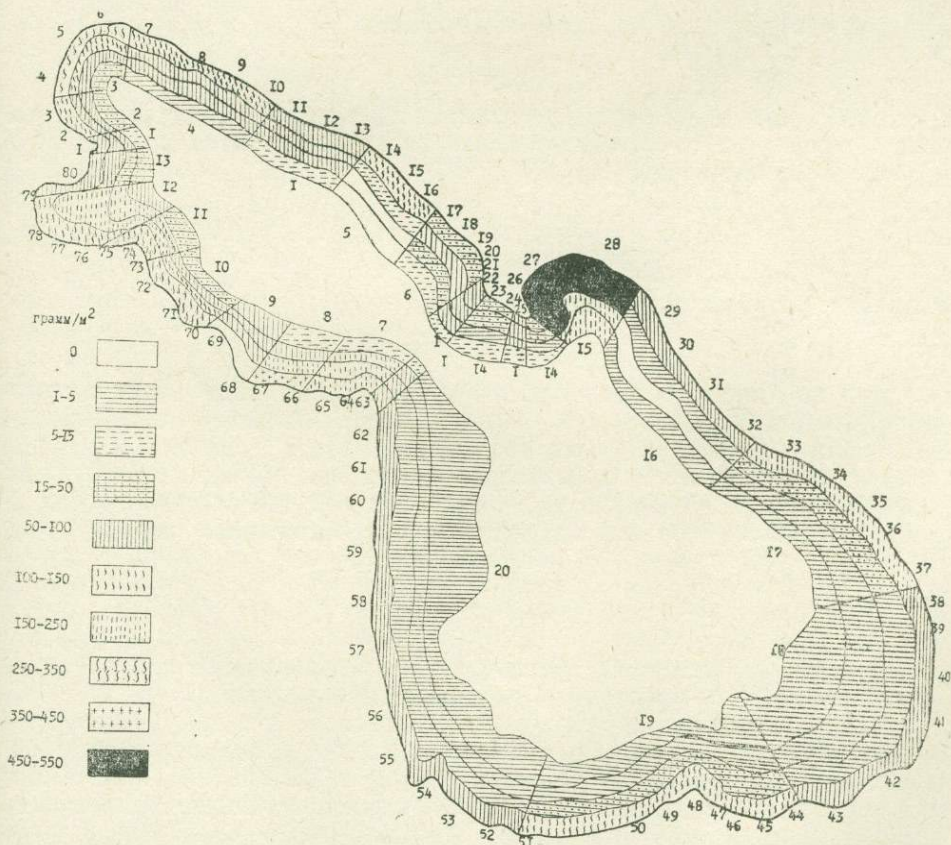


Рис. 1. Снаружи на карте обозначены номера разрезов, внутри — номера выделенных участков. Сплошными линиями обозначены пятиметровые изобаты. Разной штриховкой обозначены суммарные биомассы макрофитов (грамм/м²).

Распределение макрофитов изучалось математическим методом классификации в его модификации для количественных признаков (Гамбарян, 1964; Барсемян и др., 1971; Гамбарян, 1974). Метод создан для группировки объектов по степени их сходства (различий). Сходство разрезов можно изучать различными способами: по наличию того или иного вида, по общей биомассе, по биомассам отдельных видов и сходство по «взвешенным» биомассам, где «вес» макрофита определяется пропорционально роли, которую он играет в различении разрезов, то есть пропорционально его информативности.

Для определения информативности данного вида определялось значение pq (дисперсия биномиального распределения, Ван-дер-Варден, 1960), так как pq пропорционально среднему количеству информации (Гамбарян, 1964).

$$p = \frac{\sum B_i}{n \cdot B_{\text{макс}}} \quad \text{и} \quad q = 1 - p.$$

В данном примере p —доля от максимального значения биомассы, $B_{\text{макс}}$ —максимальная биомасса макрофита, n —число разрезов. Различия разрезов по данному макрофиту

$$d_{i,j} = \frac{|B_i - B_j|}{B_{\text{макс}}} \cdot pq,$$

а различия разрезов по всем макрофитам

$$D_{i,j} = \sum d_{i,j}.$$

Для облегчения вычислений и сравнимости данных различия выражались в процентах от суммы «весов» всех макрофитов и составлена расчетная таблица величин

$$y_i = \frac{B_i}{B_{\text{макс}}} \cdot \frac{pq_i}{\sum pq} \cdot 100\%.$$

Различия разрезов в процентах равны

$$D_{i,j} = \sum |y_i - y_j|.$$

Для группировки нами используются минимальные различия разрезов, то есть считается, что если 1-й разрез наименее отличается от 2-го, а 2-й — от 3-го, то 3-й отличается от 1-го не больше, чем они оба от 2-го. Это позволяет значительно сократить вычисления—большие различия просто не учитываются. Для оценки существенности различий вычислялось среднее квадратическое отклонение

$$s = \sqrt{\frac{\sum (D_i - \bar{D})^2}{n - 1}}$$

и различие считалось существенным, если превышало величину $s > 1,645$ (односторонний t —критерий Стьюдента при $p < 0,05$).

Наше исследование макрофитов показало, что по сравнению с предыдущими исследованиями (Арнольди, 1929; Фридман, 1950; Маркосян, неопубликованные данные; Барсемян и др., 1971) как общая биомасса, так и качественный состав макрофитов сейчас чрезвычайно обеднен. В озере не обнаружены отмечавшиеся ранее *Potamogeton pataus*, *P. pusillus*, *P. densus*, *Zannichellia palustris* и другие, несмотря на то, что это были обычные виды: и стали чрезвычайно редкими, не играющими заметной роли, *Potamogeton crispus*, *Polygonum amph-*

biom, *Butomus umbellatus*. Из рек в озеро заносится, но не укореняется *Ranunculus divaricatus*. Из харовых нами не обнаружены *Chara vulgaris*, *Chara crinitus*, хотя последний вид встречается еще в Разданском канале. Биомасса всех макрофитов сократилась в десятки раз. Общие биомассы макрофитов за изученный период приведены в табл. 1. Существенным изменением за изученный период оказалось почти полное исчезновение харовых водорослей в 1976 г. В этом году нами обнаружены единичные экземпляры *Chara intermedia* в бухтах Малого Севана и только 1 экземпляр *Chara fragilis*, ранее массовой формы, несмотря на то, что в районах, где мы обнаруживали этот вид в массовом количестве в 1975 г., нами было взято свыше 450 дночерпательных проб в 1976 г.

Таблица 1

Биомассы макрофитов литорали Малого и Большого Севана

Площади зарослей и биомассы г/м² рассчитаны по данным 1976 г. Макрофиты, приведенные для Малого Севана, в других частях работы под теми же номерами

№	Макрофит	г/м ²		Тонны		
		км ²		1974 г.	1975 г.	1976 г.
Малый Севан						
1	<i>Potamogeton pectinatus</i>	30	37	1100	1100	1100
2	<i>Potamogeton perfoliata</i>	2,2	12	4	34	27
3	<i>Ceratophyllum demersum</i>	22	37	1300	1400	820
4	<i>Myriophyllum spicatum</i>	28	37	2000	1700	1000
5	<i>Lemna trisulca</i>	8	54	110	360	430
6	<i>Fontinalis antipiretica</i>	23	54	2200	1900	1200
7	<i>Chara fragilis</i> , <i>Chara intermedia</i>	0,1	26	300	1700	2,6
8	<i>Cladophora</i> , <i>Enteromorpha</i>	47	12	430	500	560
Большой Севан						
1	<i>Potamogeton pectinatus</i>	10	95	600	820	980
2	<i>Potamogeton perfoliata</i>	4	90	46	250	360
3	<i>Ceratophyllum demersum</i>	5,6	55	790	780	310
4	<i>Myriophyllum spicatum</i>	2,2	55	420	420	120
5	<i>Lemna trisulca</i>	1,4	150	2	100	210
6	<i>Fontinalis antipiretica</i>	1,3	210	1030	1470	270
7	<i>Chara fragilis</i> , <i>Chara intermedia</i>	—	—	200	320	—
8	<i>Cladophora</i> , <i>Enteromorpha</i>	80	39	1700	2000	3100
Всего				13000	15000	11000

Общее распределение по глубинам и динамика развития макрофитов приведены в табл. 2. Как видно из этой таблицы, общая биомасса и продукция макрофитов с глубиной падает, хотя в Малом Севане максимальная биомасса приходится на глубины 5—10 м. Это зависит от того, что в Большом Севане основная биомасса и продукция приходится на кладофору, энтероморфу и рдесты, которые преимущественно произрастают на небольших глубинах, а в Малом Севане—на уреть, роголистник и мох, приуроченные к большим глубинам.

При исследовании всех 80 разрезов оказалось, что их по минимальным различиям (или максимальному сходству) можно сгруппировать в 20 участков со сходным распределением макрофитов. В табл. 3 приведено распределение макрофитов по участкам и изобатам. Рассчитаны минимальные различия как для отдельных глубин участков, так и для всего участка (табл. 4). Существенно отличающиеся номера участков подчеркнуты. В последней строке таблицы

Таблица 2

Распределение по глубинам и динамика биомассы макрофитов в тоннах
В последней строке—чистая продукция

№ ма- кро- фита	глубины											
	0—5 м			5—10 м			10—15 м			15—20 м		
	месяцы											
	VI	VIII	X	VI	VIII	X	VI	VIII	X	VI	VIII	X
Малый Севан												
1	610	1300	1500	400	650	800	38	72	84	—	—	—
2	27	70	84	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3	300	600	800	300	700	850	210	240	250	—	—	—
4	600	980	1200	2600	3600	4200	150	170	180	—	—	—
5	40	90	120	150	350	450	140	200	230	90	100	105
6	6	9	12	330	450	600	550	800	1000	280	300	310
7	—	—	2,1	—	—	—	—	—	0,4	0,4	—	—
8	540	1100	2000	6	10	12	—	—	—	—	—	—
Σ	2100	4150	5700	3800	5800	6900	1100	1500	1700	370	400	415
Большой Севан												
1	510	980	1200	350	450	500	—	—	—	—	—	—
2	210	360	650	140	160	170	—	—	—	—	—	—
3	—	—	—	20	23	25	2,2	2,4	2,7	—	—	—
4	—	—	—	21	24	26	—	—	—	—	—	—
5	—	—	—	—	—	—	18	20	21	—	—	—
6	—	—	—	15	17	18	96	110	120	200	220	230
7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0
8	3100	4700	6000	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Σ	3800	6040	7850	550	670	740	180	130	140	200	220	230
БС МС	5900	10200	14000	4300	6400	7700	1200	1600	1900	570	620	650
продукция			8100			3400			700			80

приведены средние отличия и средние квадратические отклонения. Как видно из табл. 4, существенно отличаются от остальных участков на глубинах 0—5 м Арданишский залив (№ участка 15), за счет мощных зарослей роголистника и рдеста гребенчатого (№ 3 и 1), и участок № 14, на глубинах 5—10 м только № 15 за счет роголистника и урути (№ 3 и 4), на глубинах 10—15 м участок реки Гаварагет (№ 7) за счет обилия мха (№ 6), на глубинах 15—20 м Лчашенский залив (№ 12) за счет обилия мха (№ 6). При расчете различий участков по всем глубинам существенно выделяются Арданишский залив (№ 15), Лчашенский залив (№ 12), Айраванкская бухта (№ 8) и устье р. Гаварагет (№ 7).

Основным результатом нашего исследования было составление карты растительности литорали озера Севан (рис. 1). Разрезы, несущественно отличающиеся, объединены в 20 участков, что уже сильно упростило карту, а несущественно отличающиеся участки заштрихованы зачастую одинаково.

Обобщая данные нашей работы, мы видим, что по сравнению с предыдущими годами биомасса макрофитов за исследованный период оказалась меньше в десятки раз, даже если учесть максимальную

Таблица 3

Распределение макрофитов озера Севан

№ участка см. рис. 1, № макрофита—табл. 1. Биомассы в г/м²

№ участ- тка	глубины 0—5 м							глубины 5—10 м							глубины 10—15 м 15—20 м								
	№ макрофита																						
	1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5	6	8	1	3	4	5	6	7	5	6
1	20		16	20		1		27	14		20	16	1	10									
2	60		22	77				95	10		12	35	7	5								1	10
3	90		22	97	5			90	45		30	33	20	18								10	10
4	20		30	26				35	22		32	9	8	25								20	10
5	11		5	7	3			90	2		7				3						7	21	
6	36		10	60				70	40		20	12			2								
7	110	3	35	52	7			20	35		23	13	5	173									
8	120	10	55	130	12			30	35		45	45	27	40							170	0,3	
9								32	15		15	15	12	7								2	10
10	37		13	55	17			53	58		20	17	12	20								32	20
11	72		30	73	3	3	0,8	67	45		47	25	20	50								3	22
12	117	17	70	80			0,3	40	33		70	23	83	57								2	25
13	25		20	37				30			20	15		5								10	45
14	7		3	15				20	7		10			1	2								22
15	173	3	270	70				10	20		380	83	70										7
16	12							82	4				1									230	8
17	23	10	3	3				160	13	7	1	1		1								1	1
18	3							85	2	2													1
19	40	42	1	6				45	11	13	2	1										1	1
20	7			1				46	5													1	3

Таблица 4

Минимальные различия участков по отдельным изобатам и по всем глубинам

глубины														
0—5 м			5—10 м			10—15 м			15—20 м			0—20 м		
№	№	Д	№	№	Д	№	№	Д	№	№	Д	№	№	Д
15	7	8,6	15	12	9,4	3	6	4,9	12	11	2,9	15	2	32,9
14	13	7,9	7	13	4,4	15	6	4	11	10	0,4	12	8	21,1
8	7	7,2	6	13	3,9	4	6	2,2	10	13	0	8	2	21,9
12	7	6,8	8	3	3,1	6	14	2,4	13	4	0,3	3	2	16,3
7	3	7,3	11	3	1,4	19	17	0	4	9	0,3	2	1	15,7
11	2	7,1	12	3	0,4	17	18	0,1	13	8	1,7	1	4	15,4
10	6	5,7	3	10	3,3	18	16	0	3	2	0,1	14	20	13,3
3	2	3,6	10	9	0,3	11	5	0	2	8	0,1	19	20	8,7
2	6	3,3	9	13	1,1	5	20	0,1	8	7	0	17	16	8,1
6	4	4,3	13	4	2,2	20	14	1	7	1	0	5	16	5,5
13	4	2,6	4	1	2,1	14	9	2,7	1	14	0,4	16	18	1,3
4	1	1,6	1	20	2,7	9	13	2,5	14	6	0,3	18	20	3,3
1	9	4,1	20	16	0,3	13	10	2,1	6	19	0,1	20	4	12,9
9	20	2,5	16	18	0,7	10	2	2,8	19	20	0,2	4	13	9,8
20	18	2,1	18	17	2,4	2	11	2,7	20	17	0,1	13	9	12,3
18	16	0,6	17	19	1,4	11	8	2,6	17	18	0,2	13	6	14,4
16	5	1,6	20	14	2,5	8	12	3,5	18	16	0	13	10	15,4
20	19	4,9	14	5	1,8	8	1	4	16	5	0,1	10	11	17,5
16	17	5,1	20	2	3,5	13	7	7	14	15	1,9	13	7	20,4

$\bar{X}=9,36\pm 4,46$

$\bar{X}=10\pm 3,8$

$\bar{X}=6,6\pm 3,8$

$\bar{X}=1,9\pm 1,52$

$\bar{X}=25,7\pm 10$

биомассу, которая в исследуемый период нами оценивается в 24 000 тонн. Причиной этому может служить целый комплекс явлений, вызванных спуском уровня озера на 19 м. Нами выделяются следующие причины в порядке их значимости: 1) выравнивание береговой зоны

и увеличение площади мелководий, что усилило влияние прибоа и в среднем отодвинуло верхнюю границу зарослей в глубину; 2) снижение прозрачности, что уменьшило глубину максимальных биомасс и ухудшило продуктивность оставшихся зарослей; 3) изменился механический состав грунтов—резко сократились площади травертинов и галечников, что вызвало усиление размыва прибоем донных отложений и занос растительности; 4) конкуренция фитопланктона и макрофитов за биогены.

Основные биомассы макрофитов приходится на бухты или защищенные от воздействия прибоа места. Таковых гораздо больше в Малом Севане. Основу биомассы макрофитов Большого Севана составляют нитчатые водоросли кладофора и энтероморфа на глубинах 0—5 м.

Рдест гребенчатый и пронзеннолистный занимают второе место и распространены в основном по южному побережью. В остальном литораль Большого Севана представляет собой пустыню с ничтожными биомассами макрофитов. В Малом Севане подобная пустыня обнаружена на участке № 5 (Тохлуджа—Шоржа). Максимальные биомассы макрофитов сохранились в Арданишском заливе, Айраванкской и Лчашенской бухтах.

Из существенно отличающихся друг от друга и от остальных участков растительность Арданишского залива наиболее сходна с растительностью Цовагюхской бухты. Лчашенская бухта наиболее сходна с Айраванкской, а последняя—с Цовагюхской. Участок у устья р. Гаварагет наиболее сходен с участком у Разданского канала. Из несущественно отличающихся участков наиболее сходны между собой пустынные участки Большого Севана, к которым примыкает участок между с. Тохлуджа и с. Шоржа Малого Севана. В первый участок вошли разрезы на мысах и район Гюнейского побережья. Эти участки наиболее сходны с побережьем Арданишского полуострова.

Различия большинства участков литорали несущественны, так как они связаны друг с другом через участки с промежуточной растительностью.

Необходимо отметить, что используемый метод таксономического анализа создан для иерархической классификации. Однако, как выяснилось, растительность озера Севан не разделяется на иерархически соподчиненные группы разрезов. В распределении растительности озера мы имеем дело не с классификацией, а ординацией (Василевич, 1969; Грейг-Смит, 1967). Тем не менее использованный нами метод дает возможность получить ценную информацию о закономерностях распределения растительности хотя бы в том отношении, что растительность не распадается на иерархически соподчиненные группы участков, а меняется более или менее непрерывно. Метод дал возможность выделить наиболее сходные разрезы и усреднить данные 80 разрезов для 20 участков, что значительно «уплотнило информацию».

ЛИТЕРАТУРА

- Арнольди Л. В. Материалы по изучению донной продуктивности озера Севан. В кн.: Труды Севанск. озерн. станции, т. II, вып. 1, 1929, с. 1—96.
- Барсегян А. М., Гамбарян П. П., Армаганян Н. А. Опыт математической классификации флоры и растительности водоемов Армении. Уч. зап. Ереванск. гос. ун-та, № 3, 1971.
- Ван-дер Варден, Математическая статистика. М., ИЛ, 1960.
- Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. М., «Наука», 1969

- Гамбарян П. П.* Взвешивание признаков и их корреляция. Биол. журн. Армении, т. XXVII, № 4, 1974, с. 97—100.
- Гамбарян П. П.* Числовой определитель водных цветковых Армении. Биол. журн. Армении, т. XXVIII, № 10, 1975, с. 108—111.
- Грейг-Смит П.* Количественная экология. М., «Мир», 1967.
- Маркосян А. Г.* Распространение и биомасса харовых водорослей и мха в озере Севан. В кн.: Труды Севанск. гидробиол. станции, т. XII, 1951, Ереван, Изд. АН Арм. ССР, с. 29—33.
- Маркосян А. Г.* неопубликованные данные.
- Фридман Г. М.* Донная фауна озера Севан. В кн.: Труды Севанск. гидробиол. станции, т. XI, 1950, Ереван, Изд. АН Арм. ССР, с. 7—39.

Современное состояние зообентоса озера Севан

Зообентос озера с июля 1974 г. по декабрь 1976 г. изучал С. Г. Николаев. Им же обработаны материалы по зообентосу, собранные в 1971 г. А. Г. Маркосяном. В 1971 г. бентос собирался на 4 разрезах: в Малом Севане—Гюней и Гаварагет, в Большом—Сары-кая и Бабаджан. В 1975 г. к ним прибавились в Малом Севане Норашен и Цовагюх, в Большом—Шишкая и Цовинар. В 1976 г. для целей районирования число разрезов доведено до 27.

Распределение основных групп зообентоса по глубинам приведено в табл. 1.

Таблица 1

Изобаты	км ²	Бокоплавцы		Хирономиды		Олигохеты		Пиявки		Σ	
		г/м ²	тонн	г/м ²	тонн	г/м ²	тонн	г/м ²	тонн	г/м ²	тонн
Малый Севан											
0—5 м	11	4	44	0,2	2	0,8	9	2	22	10	110
5—10 м	12	28	335	2	24	2	24	4	48	36	440
10—15 м	13	14	180	16	210	3	40	3	40	37	480
15—20 м	18	2	36	22	400	2	36	2	36	31	560
20—30 м	33	0,4	13	20	660	1	33	1	33	24	790
30—40 м	52	1,6	83	0,2	10,4	3	156			6	310
40—60 м	174			0,1	17,4	3	500			3,2	530
Σ	313		690		1320		800		180		3220
Большой Севан											
0—5 м	42	0,4	17	1,6	67	0,4	17	1,4	59	4	168
5—10 м	58	3,2	185	19	1100	3	174	0,8	46	40	2300
10—15 м	68	4,8	330	38	2600	3,5	240	3	200	51	3500
15—20 м	92	0,1	9	64	5900	6	550	0,8	72	75	6900
20—30 м	653			30	20000	7	4600			48	31000
Σ	913		540		30000		5000		380		44000

Основные изменения, происшедшие в зообентосе озера Севан, видны из табл. 2.

Таблица 2

Биомасса основных групп зообентоса в разные периоды (г/м²)

Группы	Годы	МС		БС		Озеро				
		1947—1948	1971	1975—1976	1947—1948	1971	1975—1976	1947—1948	1971	1975—1976
Бокоплавцы		2,9	1,6	1,2	1,5	0,5	0,2	1,9	0,8	0,5
Хирономиды		0,4	1,4	4,7	0,7	12	27	0,6	9	21
Олигохеты		0,5	2,9	2,8	1,2	3,3	8,8	1	3,2	7,2
Σ		4,7	7,3	9,3	4	18	36,4	5	15	30

Как видно из табл. 2, биомасса бокоплавцов снизилась в озере Севан в 4 раза, биомасса хирономид возросла в 30 раз, биомасса олигохет выросла в 7 раз, а общая биомасса основных групп зообентоса возросла в 6 раз.

Увеличение продуктивности бентоса за счет роста биомасс фильтраторов и пелофагов коррелировано с увеличением первичной продукции фитопланктона и свидетельствует о развитии эвтрофикации озера.

Изучена сезонная динамика развития зообентоса. Минимальные биомассы отмечены в июле-августе (МС—20 г/м², БС—50 г/м²), максимальные—в апреле (МС—50 г/м², БС—100 г/м²).

Содержание органики в грунтах коррелировано с биомассой хирономид. До глубины 18 м как содержание органики в грунтах, так и биомасса хирономид растет. Далее с глубиной биомасса хирономид падает, хотя содержание органики в грунтах продолжает расти.

Проведено районирование зообентоса озера математическим методом Гамбаряна (см. настоящий сборник) на основании 27 разрезов и составлена карта (рис. 1, 2) зообентоса оз. Севан.

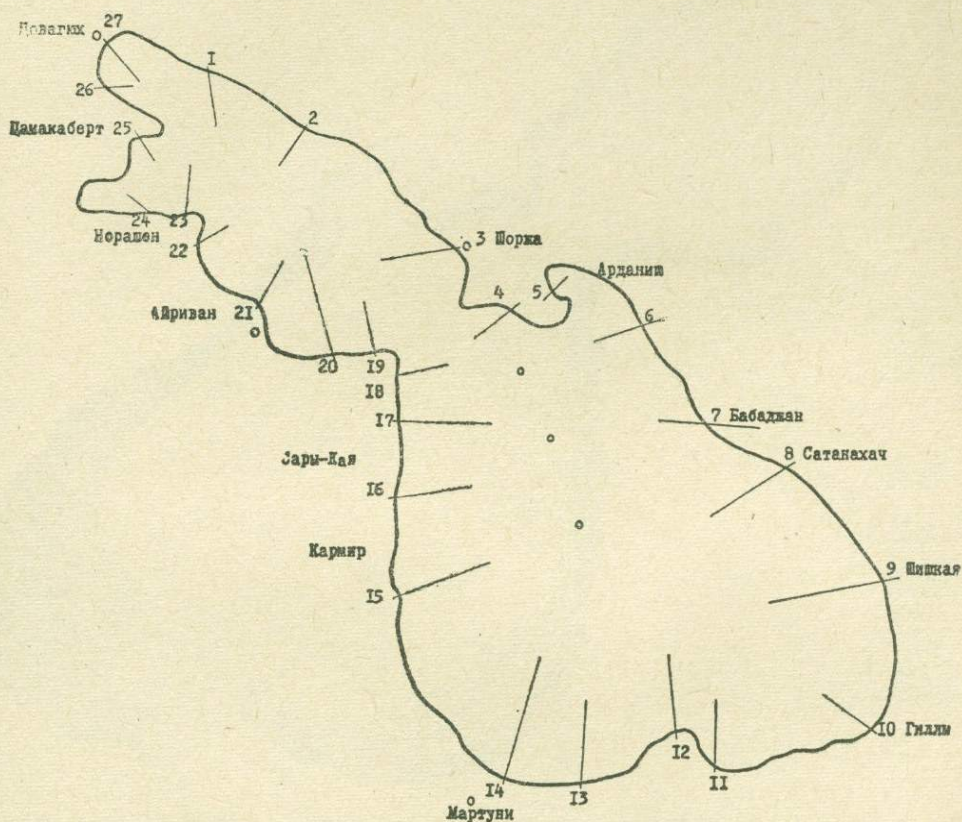


Рис. 1. Схема расположения разрезов.

В зоне глубин 0—5 м только 5 разрезов—№№ 1, 2, 5, 11 и 24—отличаются друг от друга и от остальных разрезов существенно. Остальные разрезы различаются несущественно и имеют биомассу доминантных групп: бокоплавов 1—10 г/м², *Herpobdella*—1—4,5 г/м².

На глубинах 5—18 м разрезы №№ 5, 6, 11, 24, 25 и 27 отличаются существенно как друг от друга, так и от остальных разрезов. Разрезы №№ 1—4 имеют биомассу доминантных групп *Chironomus plumosus* 3—15 г/м², двустворчатых моллюсков 1—3 г/м², разрезы №№ 20—23 имеют биомассу доминантных групп: бокоплавов 18—25 г/м², двустворчатых моллюсков 1—3 г/м², разрезы №№ 15—18 и

26—*Ch. plumosus* 20—37 г/м², двустворчатых моллюсков 1—3 г/м², разрезы №№ 7—10, 12—14 с биомассой доминантов *Ch. plumosus* 40—70 г/м², гастропод 1—8 г/м², олигохет 2—9 г/м².

На глубинах 18—30 м отличаются от остальных и друг от друга разрезы 20 и 27, разрезы № 1 и 3 имеют биомассу доминантов *Ch. plumosus*—5—12 г/м²; *Ch. batophyllus*—1,5—11 г/м². Остальные разрезы—№№ 2, 4—19, 21—26 имеют биомассы доминантов *Ch. plumosus*—7—55 г/м², олигохет 3—18 г/м².

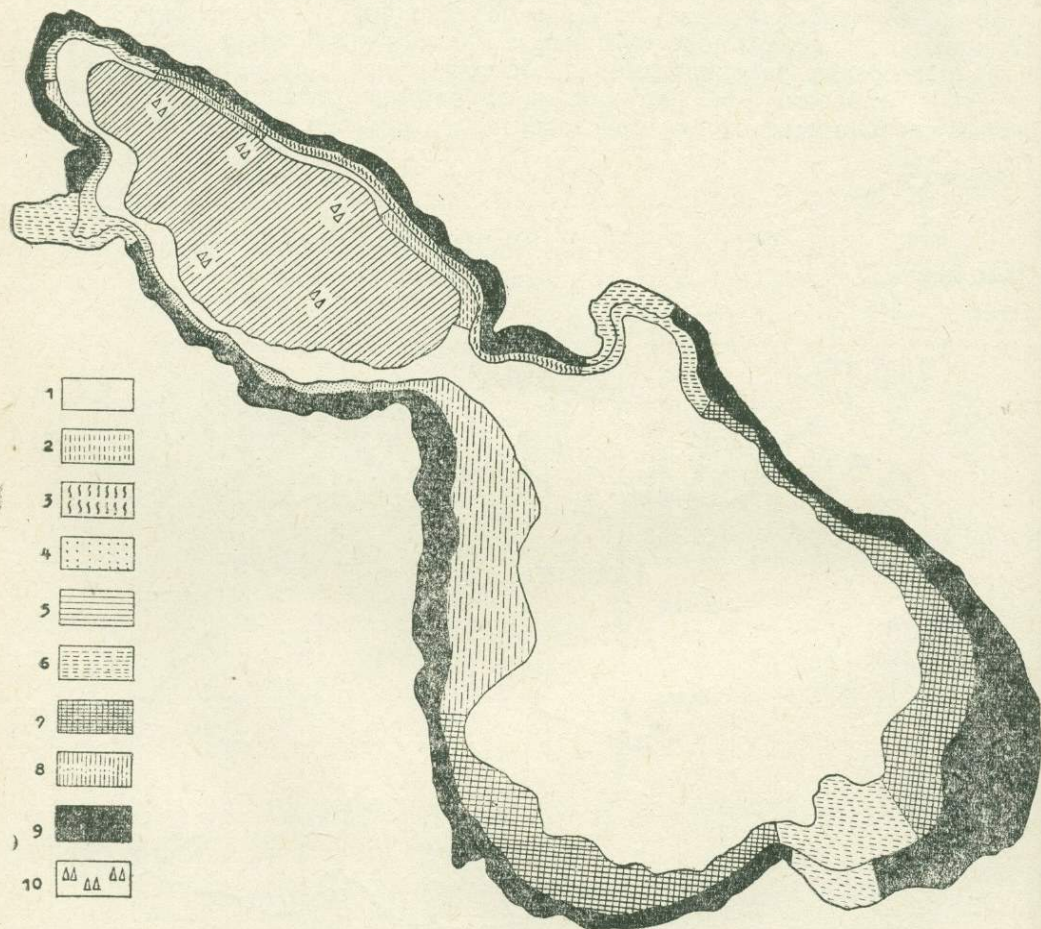


Рис. 2. На карте изображена схема разрезов. Штриховкой изображены различные биомассы представителей зообентоса.

1. *Chironomus plumosus* 7—55 г/м², олигохеты 3—18, 18—30 м;
2. *S. plumosus* 5—12, *S. f. I. batoph.* 1,5—11 г/м² 18—30 м;
3. *S. plumosus* 3—15, двустворчатые 1—3 г/м², 5—18 м;
4. бокоплавы 18—25, двустворчатые 1—3 г/м², 5—18 м;
5. олигохеты 3, *Procladius* 0,1 г/м², 30—60 м;
6. биоценозы бухт, несходные с остальными;
7. *S. plumosus* 40—70, гастроподы 1—8, олигохеты 2—9 г/м²;
8. *S. plumosus* 20—37, двустворчатые 1—3 г/м², 5—18 м;
9. Бокоплавы 1—10 г/м², *Neorobdella octoculata* 1—4,5 г/м², глубина 0—5 м
10. кристаллы; бокоплавы 16—19 г/м².

Глубины 30—60 м есть только в МС. 95% площадей этих глубин занимают черные илы с биомассами олигохет 3 г/м², Procladius 0,1 г/м², а 5% занимают пятна кристаллов углекислого кальция с биомассой бокоплавов 16—19 г/м².

Показано, что, несмотря на резкое повышение продуктивности зообентоса оз. Севан, резко снизилась концентрация бокоплавов — основного кормового объекта форелей и сига в прежнее время. Хирономиды становятся доступными севанским рыбам в основном только перед окукливанием, в стадии куколки и имаго, то есть в теплое время года. Роль олигохет в питании рыб Севана трудно учесть.

Общая биомасса бентоса, как видно из табл. 1, на 68% состоит из хирономид, 11% — олигохет, 21% приходится на все остальные группы. Запасы хирономид ввиду их экологических особенностей и экологических особенностей севанских рыб явно недоиспользуются.

Р. О. Оганесян, М. В. Восканов, С. Ш. Бояхчян

Физиологические сдвиги в дыхании и сердечной деятельности севанской форели в условиях повышения температуры

В связи со спуском вод озера Севан произошли ощутимые физико-химические (уменьшение прозрачности, увеличение донного перемешивания, увеличение органики и биогенных элементов и т. д.), а также биологические (появление новых видов фитопланктона, зоопланктона и увеличение их количества, уменьшение количества макрофитов и т. д.) изменения в озере.

Создавшиеся условия отрицательно действуют на рыб, обитающих в Севане. Особенно это сказалось на эндемичном виде озера—севанском ишхане *Salmo ischchan* Kessler, представленном четырьмя расами: зимний бахтак *S. i. typicus* Kessler, летний бахтак *S. i. aestivalis* Fortunatov, гегаркуни *S. i. gegarkuni*, боджак *S. i. danilewskii* Jakowlew. Поэтому возникла необходимость выявить функциональные сдвиги в отдельных системах и органах рыб озера под действием физических или химических факторов, или их комбинаций.

Как известно, в процессе эволюции организмы приспособились к определенным диапазонам температур, имеющим свои оптимальные пределы для каждого вида и популяции.

Температура является важным экологическим фактором среды, регулирующим скорости многих биологических, биохимических, а также обменных процессов в организме, стимулируя или тормозя их. Наиболее чувствительными к изменениям температурных условий являются пойкилотермные животные, у которых обменные процессы перестраиваются в зависимости от изменений температуры окружающей среды.

Изменение температуры среды у рыб приводит к изменению многих физиологических процессов. В этом отношении особенно чувствительны нервная, дыхательная и сердечно-сосудистая системы. Температурные условия среды выше оптимальных, приводят к повышению потребления кислорода рыбами и к увеличению частоты дыхания (Строганов, 1939; Харченко, 1949; Friman, 1950; Строганов, 1962). Основными причинами этой реакции являются уменьшение количества кислорода, растворенного в воде, а также снижение способности гемоглобина у рыб (Пучков, 1954) связывать растворенный в воде кислород из-за повышения температуры.

Изменение температуры определенным образом влияет также на сердечно-сосудистую систему рыб. Найдена корреляция между температурой воды, омывающей жабры, и частотой сердцебиений. У рыб вида *S. Stellare* при повышении температуры от 10 до 20° частота сердцебиений увеличивалась с 30 до 48 ударов в минуту, у линя, угря и торпедо (Skramlik, 1931), а также у других видов (Seegert, 1973) и у эмбрионов морских форелей (Grodzinski, 1955) найдена аналогичная закономерность. В своих опытах A. G. Heath и др. (1973) при медленном повышении температуры получили начальное умеренное увеличение частоты сердцебиений до 24—25°, и в дальнейшем, возникновение резкой брадикардии и нарушение сердечного цикла. К противоположному эффекту (замедлению сердцебиений) приводит быстрое нагревание воды (Dizion и др., 1974). Изменения в ту или другую

сторону частоты сердцебиений сопровождаются изменением электрофизиологических показателей сердца (Ведерников, 1975).

Интересные результаты получены в опытах с изолированным сердцем рыб. Ряд авторов описывает повышение частоты сердцебиений денервированных и изолированных сердец в сравнении с интактными при одинаковых температурных условиях среды. По данным Пучкова Н. В. (1954) и Гродзинского З. (1954), изолированное сердце угря при равных условиях сокращается в 2 раза быстрее, чем интактное. Аналогичный эффект получается при разрушении продолговатого мозга рыб (Preide, 1974). Увеличение частоты сокращений изолированного сердца, по сравнению с интактным, авторы объясняют снятием тормозящего действия блуждающего нерва. В опытах по действию повышения температуры на изолированное сердце в основном получены такие же результаты, что и на интактном (Гродзинский, 1955; Головки, 1975, и др.).

В настоящей работе приводятся результаты исследования закономерностей влияния умеренного повышения температуры на дыхательную и сердечную (интактное и изолированное сердце) деятельность севанской форели рас летний бахтак и гегаркуни.

Материал и методика. Опыты ставились на отнерестившейся севанской форели рас летний бахтак и гегаркуни весом 300—500 г. Фиксированные в станке рыбы в течение 2-х часов акклиматизировались в экспериментальном аквариуме к температуре окружающей среды 5°C.

Для снятия ЭКГ активный электрод из хлорированного серебра вводился в область сердца через прокол в коже спереди грудных плавников, а индифферентный электрод вводился в мышцу спины. Дыхательные движения регистрировались фотоэлектрическим способом. Фоторегистрация ЭКГ и дыхательных движений производилась на многоканальном светолучевом осциллографе НО Ч1-УН2, после предварительного усиления (УБП2-03) (рис. 1).

Вода в экспериментальный аквариум подавалась из емкости (150 л) термостата, изготовленного нами на базе холодильника глубокого охлаждения типа МХМ-51 (ТУ, рис. 1). Эта установка позволяла иметь в аквариуме циркулирующую с постоянной скоростью воду с заданными физико-химическими параметрами и газовым составом.

В опытах на изолированном сердце регистрация электрограмм (ЭГ) и механограмм (МГ) сердца рыб производилась с помощью специального датчика, позволяющего синхронно снимать ЭГ и МГ желудочка (рис. 2). Сердце перфузировали раствором Рингера для холоднокровных, вводя канюлю в венозный синус. Перфузат и ячейка, на которой находилось сердце, имели одинаковую температуру, задаваемую ультратермостатом.

На полученных осциллограммах анализировались амплитуда, длительность, а также частота сердечных сокращений (МГ) и дыхательных движений и Р и R—зубцов ЭКГ и ЭГ. Математическая обработка полученных данных от всех осциллограмм производилась по общепринятой методике Стьюдента-Фишера (Плохинский, 1967).

Летний бахтак

Показатели дыхания. При увеличении температуры от 5° до 21° наблюдается постепенное достоверное уменьшение глубины дыхательных движений (рис. 3,А). Уже при 15° амплитуда дыхания на 17% ($P=0,05$), а при 20° на 25% ($P=0,01$) меньше ее исходной величины. Параллельно уменьшению глубины дыхания уменьшается также дли-

тельность его отдельных циклов (рис. 3, Д). Это уменьшение составляет при температуре воды десять градусов на 10% ($P=0,05$), при 15° — 22,5% ($P=0,01$), а при 20° на 42,5% ($P=0,001$) меньше, по сравнению с ее исходной величиной при 5° .

Вышеуказанные изменения—уменьшение величин амплитуды и длительности дыхательных движений с повышением температуры—компенсируются увеличением ее частоты (рис. 3, Ч). Так, при дости-

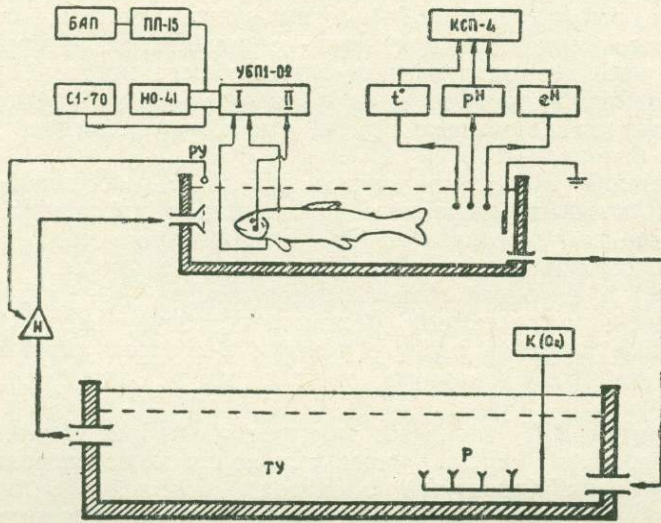


Рис. 1. Схема установки для проведения опытов на интактной рыбе. ТУ — термостат; К — компрессор; Н — насос; РУ — поплавковое реле; УБП — усилитель; НО — светолучевой осциллограф; С1-70 — осциллограф для визуального наблюдения; ПП-15 — пересчетный прибор; БАП — блок автоматической печати; КСП — потенциометр для регистрации температуры, pH и eH.

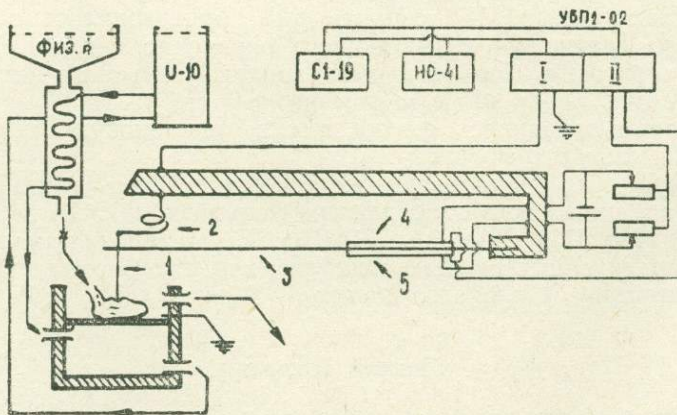


Рис. 2. Схема электромеханического датчика для снятия ЭГ и МГ изолированного сердца.

1 — активный электрод; 2 — экранированный вывод; 3 — рычаг; 4, 5 — тензодатчики; У-10 — ультра термостат (остальное см. рис. 1).

жении температуры воды 10° , частота дыхания, по сравнению с ее исходной величиной, увеличивается на 25% ($P=0,05$), при 15° —45% ($P=0,05$), а при 20° —80% ($P=0,001$).

Начиная с 20° и выше, происходит резкое падение частоты и остановка дыхательных движений.

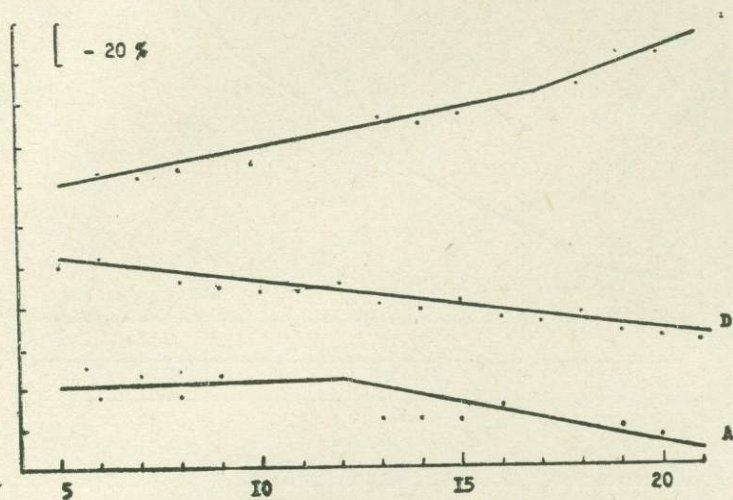


Рис. 3. Изменения в дыхании летнего бахтака под действием температуры.

Ч — частота дыхательных движений; Д — длительность дыхательного цикла; А — амплитуда дыхательных движений.

Показатели ЭКГ. Анализ ЭКГ интактного сердца летнего бахтака показал, что при повышении температуры от 5° до 21° амплитуды зубцов предсердного (P_a) и желудочкового (R_a) комплексов достоверно не изменяются (рис. 4; P_a , R_a). В этих условиях происходит достоверное увеличение частоты сердечных сокращений: при 10° на 22% ($P=0,05$), при 15° на 112% ($P=0,001$) и при 20° на 262% ($P=0,001$), (рис. 4, Ч).

Дальнейшее нагревание воды—выше 21° —приводит к мерцательной аритмии, сопровождаемой резким падением частоты сокращений сердца и дальнейшей его остановкой.

Показатели ЭГ сердца. В опытах на изолированном сердце, так же, как и в опытах на интактном сердце, амплитуды Р и R-зубцов достоверно не изменяются (рис. 5, P_a , R_a).

Как и следовало ожидать, умеренное увеличение температуры от 4 до 21° приводит к достоверному увеличению частоты сердечных сокращений по сравнению с ее исходной величиной: при 10° на 64% ($P=0,05$), при 15° на 95% ($P=0,001$) и при 20° на 100% ($P=0,01$) (рис. 5; Ч). Увеличение частоты сокращений изолированного сердца сопровождается достоверным уменьшением их длительности: (рис. 5; Мг). При 10° длительность сокращений снижается на 37% ($P=0,001$), при 15° на 44% ($P=0,001$), при 20° на 46% ($P=0,001$) — при неизменной величине амплитуды сердечных сокращений (рис. 5, Ма). В пределах 17 — 23° происходит остановка изолированного сердца, аналогично интактному.

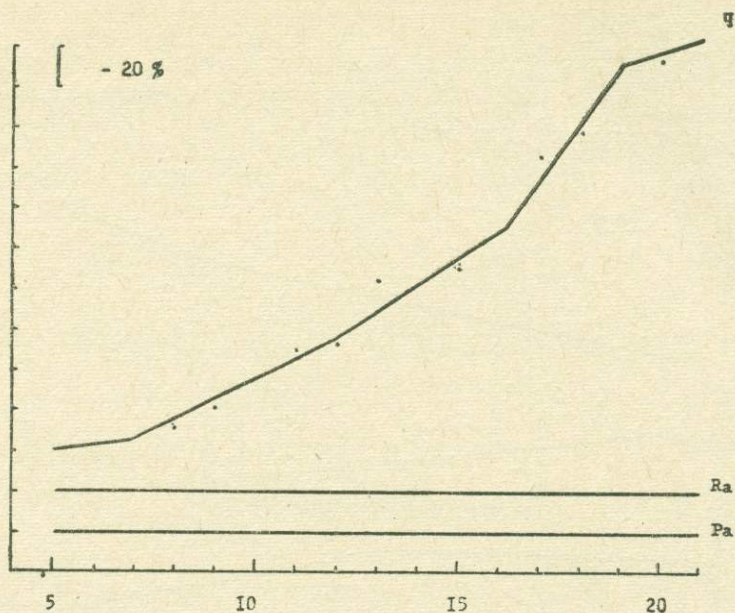


Рис. 4. Изменения электрических показателей сердца летнего бах-така в зависимости от температуры.
 Pa — амплитуда P — зубца ЭКГ; Ra — амплитуда R — зубца ЭКГ;
 Ч — частота сердечбиений.

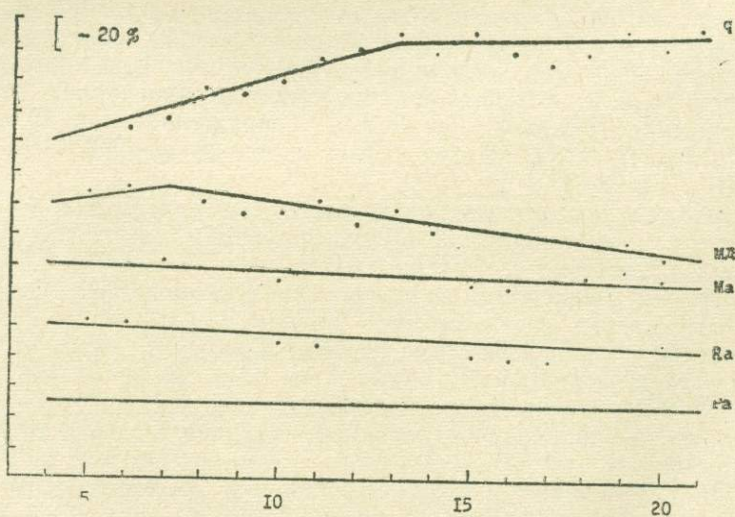


Рис. 5. Динамика показателей электрической и механической активности изолированного сердца при увеличении температуры воды от 4° до 21°.
 Ч — частота ЭГ; Мд — длительность; Ma — амплитуда сокращений сердца; Ra — амплитуда R — зубца ЭГ; Pa — амплитуда P — зубца ЭГ.

Гегаркуни

Показатели дыхания. Увеличение температуры воды с 5 до 25° приводит к выраженным изменениям в дыхании гегаркуни. Амплитуда дыхательных движений (рис. 6,А) равномерно, достоверно уменьшается с повышением температуры. При температуре 15° амплитуда меньше контрольной величины (при 5°) на 24% ($P=0,05$), при 20° на

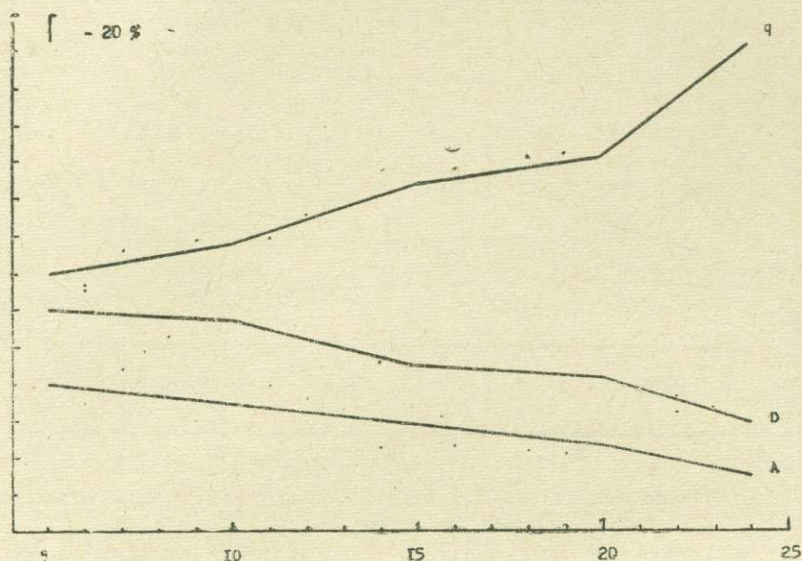


Рис. 6. Изменения в дыхании гегаркуни под действием температуры. Ч — частота дыхательных движений; Д — длительность дыхательного цикла; А — амплитуда дыхательных движений.

34% ($P=0,05$) и при 24° на 45% ($P=0,05$). Уменьшение глубины дыхания (рис. 6,Д) у гегаркуни сопровождается параллельным уменьшением длительности одного цикла дыхания. Так, при 10° длительность меньше контрольной величины на 10% ($P=0,05$), при 15° на 32% ($P=0,001$), при 20° на 38% ($P=0,001$), а при 24° на 61% ($P=0,001$) соответственно.

Заметное уменьшение глубины и длительности дыхания у гегаркуни сопровождается компенсаторным учащением дыхания (рис. 3;Ч). Увеличение температуры воды до 10° приводит к учащению движений жаберных крышек на 16% ($P=0,05$) по сравнению с контролем (5°); при 15° на 46% ($P=0,001$), при 20° на 62% ($P=0,001$) и при 24° на 120% ($P=0,001$) выше контрольного значения.

Показатели ЭКГ. Анализ ЭКГ гегаркуни показал, что увеличение температуры от 5 до 25° не приводит к достоверным изменениям амплитуды Р и R-зубцов ЭКГ (рис. 7; Pa, Ra). Вместе с тем происходит заметное увеличение частоты сокращений сердца: при 10° на 38% ($P=0,01$), при 15° на 110% ($P=0,001$), при 20° на 190% ($P=0,001$) и при 24° на 246% ($P=0,001$), больше ее исходной величины (частота при 5°).

Обсуждение. Таким образом, умеренное повышение температуры от 5° до летальной приводит, на первый взгляд к физиологически простым, а в сущности очень интересным и глубоким изменениям в дыхательной и кровеносной системах рыб. Так как рыбы в ряду позвоноч-

ных животных находятся на низшем уровне и основные их обменные процессы зависят от некоторых внешних факторов среды (кислорода, температуры, рН и т. д.), то в процессе эволюции они приобрели более простой, но надежный путь адаптирования.

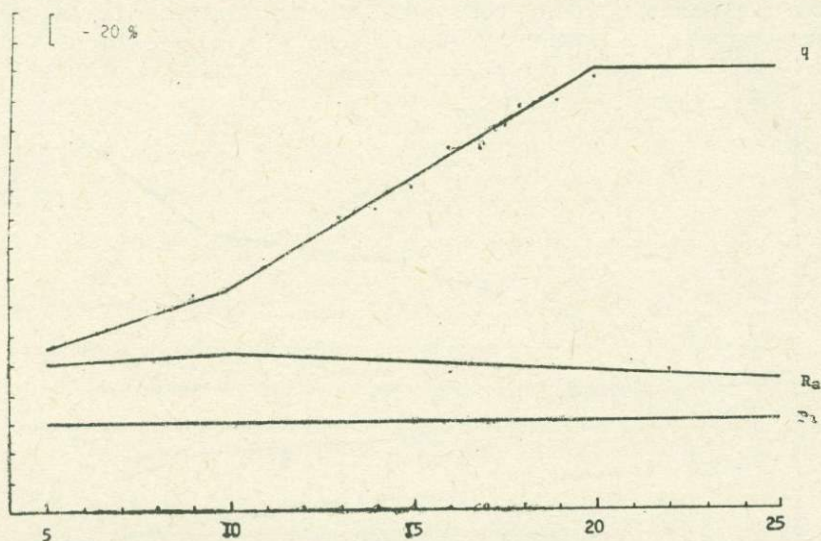


Рис. 7. Изменения электрических показателей сердца гегаркуни в зависимости от температуры.

Pa — амплитуда P — зубца ЭКГ; Ra — амплитуда R — зубца ЭКГ; Ч — частота сердечбиений.

Как видно из вышеописанных данных, дыхание рыб двух рас при увеличении температуры воды от 5 до 25° претерпевает идентичные изменения: увеличение температуры вызывает увеличение частоты дыхания с параллельным снижением амплитуды и длительности дыхательного цикла.

Уменьшение амплитуды и длительности дыхательного цикла в среднем на 40% компенсируется увеличением частоты дыхания, что и обеспечивает достаточный водообмен в жаберных полостях. Считаем, что интенсивность водообмена, в условиях изменения вышеуказанных показателей дыхания исследуемых рас, в пределах температуры среды от 5 до 17—20° является нормальной. После 20° продолжающееся уменьшение амплитуды и длительности, а также прогрессирующее увеличение частоты дыхания приводят к сильному замедлению водообмена, что, по-видимому, может являться одной из причин постоянного снижения количества кислорода в крови.

Кроме вышеуказанного механизма, причиной образования кислородного дефицита в крови рыб может явиться уменьшение способности гемоглобина связывать растворенный в воде кислород в тех же условиях, что было отмечено Н. В. Пучковым (1954). На наш взгляд, не исключена также возможность физико-химических изменений в жаберных мембранах, что может явиться серьезным препятствием для интенсивного газообмена, в условиях повышения температуры.

Известно, что, в зависимости от температуры, у пойкилотермных животных усиливаются обменные процессы; очевидно, должна увеличиваться также скорость кровообращения, но, фактически, сила и длительность сокращения сердца не зависят от температуры воды,

в которой находится рыба. Этот недостаток в определенном интервале температуры компенсируется увеличением частоты сокращений сердца, однако затем происходит его остановка. Мы полагаем, что эта физиологическая закономерность работы пейсмекеров сердца рыб подлежит дальнейшему серьезному исследованию. То, что вышеприведенные физиологические сдвиги в зависимости от повышения температуры регулируются со стороны центральной нервной системы, показывает описанная выше серия опытов на изолированном сердце.

В опытах с изолированным сердцем изменяется длительность циклов сокращения сердца с параллельным увеличением его частоты до 12°, после чего скорость увеличения частоты заметно снижается при неизменности всех остальных показателей ЭГ и МГ.

Сравнение работы изолированного сердца (стабилизация частоты выше 12°) с интактным (равномерное нарастание частоты дыхания и сердцебиений параллельно с увеличением температуры до конца опыта) приводит к заключению, что этот процесс регулируется в основном со стороны центральной нервной системы.

Само собой разумеется, что в этих процессах немаловажное значение имеет также и гуморальная регуляция, роль которой нами не исследована.

Интересно отметить, что выявлено также расовое различие физиологического поведения исследуемых рыб в условиях повышения температуры (табл. 1).

Таблица 1

Изменения отдельных показателей дыхания и сердечной деятельности рыб в условиях повышения температуры (в относительных единицах)

Показатели		Температура					
		5	10	15	20	25	
		Раса					
Дыхания	Амплитуда (А)	Летний бахтак	1	1	0,83	0,75	гибель
		Гегаркуни	1	1	0,76	0,66	0,55
	Длительность (Д)	Летний бахтак	1	0,9	0,775	0,575	гибель
		Гегаркуни	1	0,9	0,68	0,62	0,39
	Частота (Ч)	Летний бахтак	1	1,25	1,45	1,8	гибель
		Гегаркуни	1	1,16	1,46	1,62	2,12
ЭКГ	Амплитуда Р-зубца	Летний бахтак	1	1	1	1	гибель
		Гегаркуни	1	1	1	1	1
	Амплитуда R-зубца	Летний бахтак	1	1	1	1	гибель
		Гегаркуни	1	1	1	1	1
	Частота (Ч)	Летний бахтак	1	1,22	2,12	3,62	гибель
		Гегаркуни	1	1,38	2,1	2,9	3,46

Выводы.

1. В условиях повышения температуры, при постоянном количестве содержания кислорода в воде, происходящее увеличение частоты, уменьшение длительности, а также амплитуды дыхательных движений являются следствием определенных физико-химических изменений в эритроцитах или же в жаберных мембранах.

2. У исследованных рас севанской форели—гегаркуни и летний бахтак—центральная нервная система (а возможно и гуморальная) в условиях повышения температуры от 5° до летальной, рефлекторно регулирует процессы дыхательных движений и кровообращения.

3. Температурные условия прямо не влияют на амплитуды деполаризационных потенциалов, величина которых регулирует механическую эффективность работы сердца, а изменяют частоту их следования.

4. Анализ полученных данных по дыхательным движениям и работе сердца у рыб в условиях повышения температуры позволяет заключить, что оптимальные температурные условия для гегаркуни и летнего бахтака находятся от 5 до 12°, так как изменения вышеуказанных показателей в этом диапазоне температур минимальны.

5. Результаты наших исследований показывают следующие расовые различия между гегаркуни и летним бахтаком:

а). Температурный предел толерантности у гегаркуни шире (2—25°), чем у летнего бахтака (2—20°).

б). Происходящие изменения в дыхании и сердечной деятельности у гегаркуни более выражены, чем у летнего бахтака.

ЛИТЕРАТУРА

- Ведерников Ю. П.* Электрическая и сократительная активность миокарда при изменении температуры. Физиол. журн. СССР, М., 1975, 61, № 10. 1454—1457.
- Головко В. А.* Величина и длительность фазы реполяризации трансмембранных потенциалов миокарда предсердия плотвы в диапазоне температур от 0,5 до 25°C. Биол. исслед. на сев.-востоке Европ. части СССР, Сыктывкар, 1975, 116—120.
- Гродзинский Э.* Пульсация изолированного сердца стеклянного угря. Бюл. Польск. АН, отд. II, т. II, вып. 1, 1954.
- Пучков Н. В.* Физиология рыб. Пищепромиздат, 1954.
- Плохинский Н. А.* Алгоритмы биометрии. Изд. МГУ, 1967.
- Строганов Н. С.* К акклиматизации гамбузии в северных широтах. Сообщ. I, Уч. зап. МГУ, вып. 33, 1939.
- Строганов Н. С.* Экологическая физиология рыб, т. I, Изд. МГУ, 1962.
- Харченко Л. Н.* Дыхание язей и его зависимость от возраста, температуры и концентрации в воде кислорода. Уч. зап. Свердловского ун-та, вып. 10, 1949.
- Dizon Andrew E., Stevens E.* Sensivity of reastraiend skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*) to abrupt ingredses in temperature. Comp. Biochem. and Phisiol. 1974, 49, 2.
- Friman J. A.* Oxygen consumption, brain metabolism and respiratori movements of goldfish during temperature acclimatization with special reference to lowered temperatures. Biol. Bull., 1950, vol. 99.
- Grodzinski Z.* Tetno odcińkow izolowanego serca zarodkow troci *Salmo trutta*. Folia Biologica, 1955, t. 3.
- Heath Alan G., Hughes G. M.* Cardiovascular and respiratory changes during heat stress in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). J. Exp. Biol., 1973, 59, № 2, 323—338.
- Skramlik E.* Uber den Kreislauf bei den Fischen. Ergebnisse d. Biologie, 1935, Bd. 2.
- Seegert Gregori L.* The effects of lethal heating on plasma potassium levels, hematokrit and cardias activity in the olevife (*Alosa pseudoharengus*) compared with three otheer teleosts. Proc. 16 th Conf. Great Lakes Res., Huron, Ohion, 1973.
- Preide Imants G.* The effect of swimming activity and the vagus nerves on heart rate in rainbow trout. G. Exp. Biol. 1974, 60, N 2.

Р. Г. Рухкян, Г. Л. Аракелян

Сравнительно-кариологический анализ севанских сига

В 1924—27 гг. в оз. Севан завезли чудского сига (*Coregonus lavaretus maraenoides* Poljakov) и ладожского сига—лудогу (*Coregonus lavaretus ludoga* Poljakov), что явилось одной из удачных пересадок рыб в новые водоемы. Сиги в оз. Севан по темпу роста, скороспелости, высокой упитанности превзошли своих северных сородичей и в настоящее время являются главным объектом севанского рыболовства. В течение 50 лет севанские сиги по многим морфометрическим показателям настолько отошли от своих сородичей, что в настоящее время «чистые» формы встречаются лишь единично. В связи с этим стало необходимым выяснение вопроса: как в настоящее время представлены севанские сиги—одним или двумя подвидами¹. По этому поводу существуют определенные разногласия среди авторов. Одни считают, что произошло слияние двух форм, другие чаще всего употребляют термин «оба вида». Так, например, считали, что гидрологические особенности оз. Севан в большей мере способствовали акклиматизации сига-лудоги, чем более теплолюбивого чудского сига (Павлов, 1947) или же чудской сиг больше, чем лудога пострадал от щелочности воды (Дадикян, 1964) и поэтому еще с 30-х годов в уловах преобладала лудога. На основании биометрических сравнений севанских сига с их исходными формами было предложено выделить первых как новые самостоятельные племена чудского сига и сига-лудоги (Маилян, 1954, 1957).

С другой стороны, предполагали, что значительная часть севанских сига является помесью лудоги и чудского сига (Смолей, 1964). Это мнение подтвердилось при электрофоретическом анализе белков сыворотки крови сига, обитающих в оз. Севан (Новиков и Решетников, 1969). И, наконец, остеологические и биометрические исследования последних лет подтверждают, что образовалось единое стадо севанских сига, разделить его на две группы невозможно, поскольку по форме тела большинство сига напоминают лудогу, но по количеству жаберных тычинок, форме рыла и некоторых костей головы они ближе к чудскому (Шапошникова, 1971). Поэтому автор заключает, что процесс слияния двух форм еще не закончился и пока еще преждевременно говорить о таксономическом положении севанских сига.

Исходя из вышесказанного, мы задались целью путем сравнительно-кариологического исследования севанских сига и их северных сородичей внести ясность в запутанный вопрос, касающийся таксономии сига, обитающих в оз. Севан.

Сравнительно-кариологические исследования рыб получили значительное распространение лишь в последнее время, ныне выяснение вопросов таксономии не обходится без привлечения кариологических данных. Хотя одно только сходство в кариотипах не всегда может служить доказательством видового единства изучаемых форм, тем не менее во многих случаях кариотип действительно является характеристикой, по надежности не имеющей себе равных.

¹ Лудогу и чудского сига П. И. Павлов (1947) дифференцировал как отдельные виды, тогда как И. Ф. Правдин (1931) и Л. С. Берг (1948) считали их подвидами одного и того же вида *Coregonus lavaretus* (Linne).

В настоящее время сига рода *Coregonus* кариотипически изучены недостаточно. Сведения о хромосомных наборах изученных видов сегов приведены в ряде работ (Никольский и Васильев, 1973; Kirpichnikov, 1973; Кирпичников, 1974; Решетников, 1975). Относительно кариотипов интересующих нас форм, кроме данных о диплоидном числе хромосом чудского сига (Кокина, 1966), где на эмбриональном материале установлено $2n=80$, в известной нам литературе сведений нет¹. Нами изучены хромосомные наборы сига-лудоги, чудского и севанского сегов и проведен сравнительно-кариологический анализ всех трех форм.

Материал и методика. Материалом для настоящей работы послужили половозрелые особи севанских сегов, личинки сига-лудоги и чудского сига, полученные на Волховском рыбозаводе², а также икринки всех трех форм.

Икру фиксировали на стадии поздней бластулы в ацеталькоголе (1:3), окрашивали в 2% растворе ацетоорсеина. Временные препараты приготавливались по общепринятой методике, путем раздавливания бластодисков. На этих препаратах легко определить количество хромосом, тогда как установить их форму крайне затруднительно. Поэтому помимо эмбриональных клеток исследовались также клетки различных тканей предварительно колхицинированных рыб и личинок. Кариотипы исследованных форм были установлены по 32 метафазным пластинкам 14 особей чудского сига, 41 метафазным пластинкам 19 особей сига-лудоги и по 60 метафазным пластинкам 36 особей севанского сига. При исследовании данных кариотипов мы избегали обычного метода давленных препаратов, поскольку он часто приводит к разрушению метафазных пластинок, и чтобы получить удачные наборы с хорошим разбросом хромосом, приходится готовить большее количество препаратов. В настоящей работе мы воспользовались методом высушенных препаратов, несколько модифицируя его. Этот метод был разработан еще в 50-х годах Фордом и Гамертоном (Ford, Hamerton, 1956), Ротфельсом и Симиновичем (Rothfels, Siminovich, 1958) и применялся для наблюдения хромосом в клетках костного мозга млекопитающих. Мы видоизменили этот метод для получения метафазных пластинок из различных тканей предварительно колхицинированных рыб и личинок.

Внутримышечно рыбам вводят 0,5—1 см³ 0,1—0,25% раствора колхицина (в зависимости от размеров рыбы, в среднем 1 см³ на 1 кг веса рыбы), личинок 1—2 суток выдерживают в 0,02% растворе

¹ В период подготовки настоящей работы к печати, вышла в свет статья Т. И. Кайдановой и Г. В. Ефанова (1976) «Кариотип чудского сига», где достоверно установлено число и форма хромосом чудского сига. Наши данные в основном совпадают с таковыми, полученными вышеуказанными авторами. Различие лишь в том, что нами выявлена пара спутничных, а возможно, субтелоцентрических хромосом, причем у всех трех исследованных форм сегов, наличие которой вышеуказанные авторы отрицают. Справедливости ради следует отметить, что из исследованных нами 32 метафазных пластинок чудского сига, спутничные хромосомы четко наблюдались лишь на 8 пластинках. По всей вероятности, из-за различных степеней спирализации спутничные хромосомы не всегда четко выделяются. Кроме того, причину этого можно объяснить также методическими погрешностями, не позволяющими четко выделить хромосомы со спутниками. Следует также отметить, что в работе И. Кокиной (1966) у чудского сига также отмечена пара спутничных хромосом.

² Авторы выражают глубокую благодарность директору Волховского рыбзавода Н. Я. Куделину, а также всем сотрудникам этого рыбзавода за содействие, оказанное при сборе и обработке материала.

колхицина. Через 10—12 часов рыб забивают и обескровливают. Затем отпрепаровывают последние, самые нежные жаберные дужки, небольшие кусочки почки, печени, измельчают (личинок раздирают препаративными иглами) и для гипотонии помещают их в 1% растворе цитрата натрия в течение 30—45 мин. Фиксируют материал в ацеталькоголе (1:3). Для приготовления препаратов на чистом покровном стекле в капле 45% уксусной кислоты размельчают кусочек ткани и делают мазок. Крупные частицы осторожно удаляют, затем сразу же стекло подсушивают над пламенем спиртовки. Фиксатор высыхает, а клетки прочно прикрепляются к стеклу. Окрашивают хромосомы в 2% растворе фильтрованного ацетоорсеина в течение 3—4 часов. Окрашенные препараты споласкивают в 45% растворе уксусной кислоты для удаления лишней краски, затем обезвоживают в изобутиловом спирте и через киолл заключают в бальзам. На препаратах, приготовленных описанным способом, наблюдаются метафазные пластинки с четко обособленными хромосомами.

Результаты и обсуждение. Исследование эмбрионального материала показало, что в диплоидном наборе исследованных форм сига имеется 78—84 хромосом с одинаковым для всех модальным числом 80. Следует отметить, что среди европейских и азиатских сига обнаружено резкое отличие в диплоидных хромосомных наборах ($2n=36, 72, 80$). Исходя из этих данных считают возможным сига разделить на три группы (Викторовский, 1964); ряд авторов предполагает, что сига относятся к тетраплоидным видам сем. Salmonidae (Svardset, 1945; Ohno, 1970; Викторовский, 1969; Черненко, 1969; Кирпичников, 1974; Дорофеева, 1975, и др.). Вышеуказанные числовые изменения хромосом, характеризующие видовую самостоятельность близкородственных форм, у исследованных нами сига не наблюдались. При анализе кариотипов всех трех форм выявлены различия структурного характера. Так, количество двуплечих хромосом у сига-лудоги равно 18, у чудского сига их 22, у севанского—20, следовательно, общее количество хромосомных плеч (NF) составляет соответственно 98, 102, 100. Различия в форме хромосом у лудоги и чудского сига могут быть обусловлены перичентрическими инверсиями, делециями или центрическими слияниями, изменяющими положение центромер. Также различия обнаружены у подвидов или географически удаленных популяций многих видов, имеющих при этом одинаковое для каждого вида диплоидное число хромосом. Различие же в хромосомной формуле севанских сига, у которых NF составляет среднее арифметическое двух вышеупомянутых форм, можно рассмотреть как следствие гибридизации. В пользу этого говорят многочисленные аналогичные данные, полученные при сравнительно-кариологических исследованиях ряда представителей сем. Salmonidae и их гибридов (Sasaki et al., 1968; Capanna et al., 1973; Прокофьева, 1935; Кокина, 1966 и др.). Кроме того, эти данные свидетельствуют о том, что заметные кариологические различия у лососевых не препятствуют получению плодовитых гибридов. Наше предположение подтверждается также исследованиями Г. Х. Шапошниковой (1971), обнаружившей наличие смешанных морфологических признаков у севанских сига. По всей вероятности, уже в начале 30-х годов впервые в озере появилась гибридная форма чудского сига и лудоги—севанский сиг, который по форме тела не отличался от сига-лудоги. Вероятно, это сходство послужило основой одному из первых исследователей севанских сига—П. И. Павлову (1947)—считать, что гидробиологические условия оз. Севан оказались неблагоприятными для акклиматизации чудского сига. В качестве доказательства своего мнения он привел данные весенних уловов 1936 г., где явно преобладал

сиг-лудога—79,1%. Нам кажется, что это доказательство не может считаться убедительным, поскольку уже тогда в уловах наряду с чистой лудогой, несомненно, встречалась и гибридная форма, принятая автором за лудогу.

На рис. 1 показаны кардиограммы исследованных сигов. У всех трех форм имеется по одной паре хромосом со спутниками (последняя пара среди двуплечих хромосом). При сравнении кардиограмм можно заметить, что среди 11 пар двуплечих хромосом чудского сига (рис. 1,А), кроме первой и последней, остальные пары идентичны с метацентриками сига-лудоги (рис. 1,Б). По всей вероятности, при встрече гаплоидных гамет родительских форм образовались первые девять пар метацентрических хромосом севанских сигов (рис. 1,В). Десятая, условная пара, у последних включает в себе хромосомы из первой и одиннадцатой пары метацентриков чудского сига, которые не нашли своих гомологов в хромосомном наборе сига-лудоги. Аналогичным образом из первых двух пар акроцентриков лудоги образовалась первая пара акроцентриков севанского сига. Из литературы известны случаи, когда при гибридизации отдельные хромосомы, не получив себе партнера от другого родителя, могут конъюгировать с одним из гомологов своего же полиплоидного набора³ (Svardson, 1945; Викторовский, 1969). Именно таким путем образовался карิโอ-тип севанского сига. Таким образом, гибридная сущность севанских сигов не вызывает в настоящее время сомнений. Тем самым мнение о самостоятельном видовом статусе чудского сига и лудоги (Павлов, 1947) становится сомнительным, так как гибриды этих двух форм плодovиты и составляют в настоящее время единую популяцию оз. Севан. Способность к размножению гибридных форм, в свою очередь, представила возможность для смешивания их как между собой, так и с родительскими формами, во всевозможных комбинациях. В результате этого появились сложные гибриды, у которых, как и следовало полагать, обнаружен хромосомный полиморфизм. В литературе известно много примеров хромосомного полиморфизма у рыб, в частности у Salmonidae, на межпопуляционном, внутривидовом и даже на индивидуальном уровнях (Ohno et. al., 1965, 1969; Roberts, 1968, 1970; Оно, 1973; Кайданова, 1974а, 1974б). В упомянутых работах рассматривается полиморфизм по числу хромосом, при сохранении общего числа хромосомных плеч (NF). Такие хромосомные перестройки объясняются в основном центрическими слияниями или так называемыми Робертсоновскими транслокациями, т. е. путем слияния двух акроцентрических хромосом образуется одна метацентрическая. Тем самым уменьшается количество хромосом в наборе, но общее число хромосомных плеч (NF) остается неизменным.

Обнаруженный нами полиморфизм у севанских сигов несколько иного характера, он выражается наличием одной или двух больших метацентрических или акроцентрических хромосом или их отсутствием в наборе (рис. 2).

Рассмотрим образование хромосомного полиморфизма по большим метацентрическим хромосомам. Как уже было сказано, все 9 пар метацентрических хромосом сига-лудоги имели своих гомологов в хромосомном наборе чудского сига, которые вследствие гибридизации перешли в кариотип севанского сига. Следовательно, эти 9 пар метацентриков можно считать общими для всех трех форм. При встрече гаплоидных гамет родительских форм без партнеров остались лишь

³ Ю. С. Решетников (1975) считает ошибочным мнение многих авторов о полиплоидном происхождении сигов.

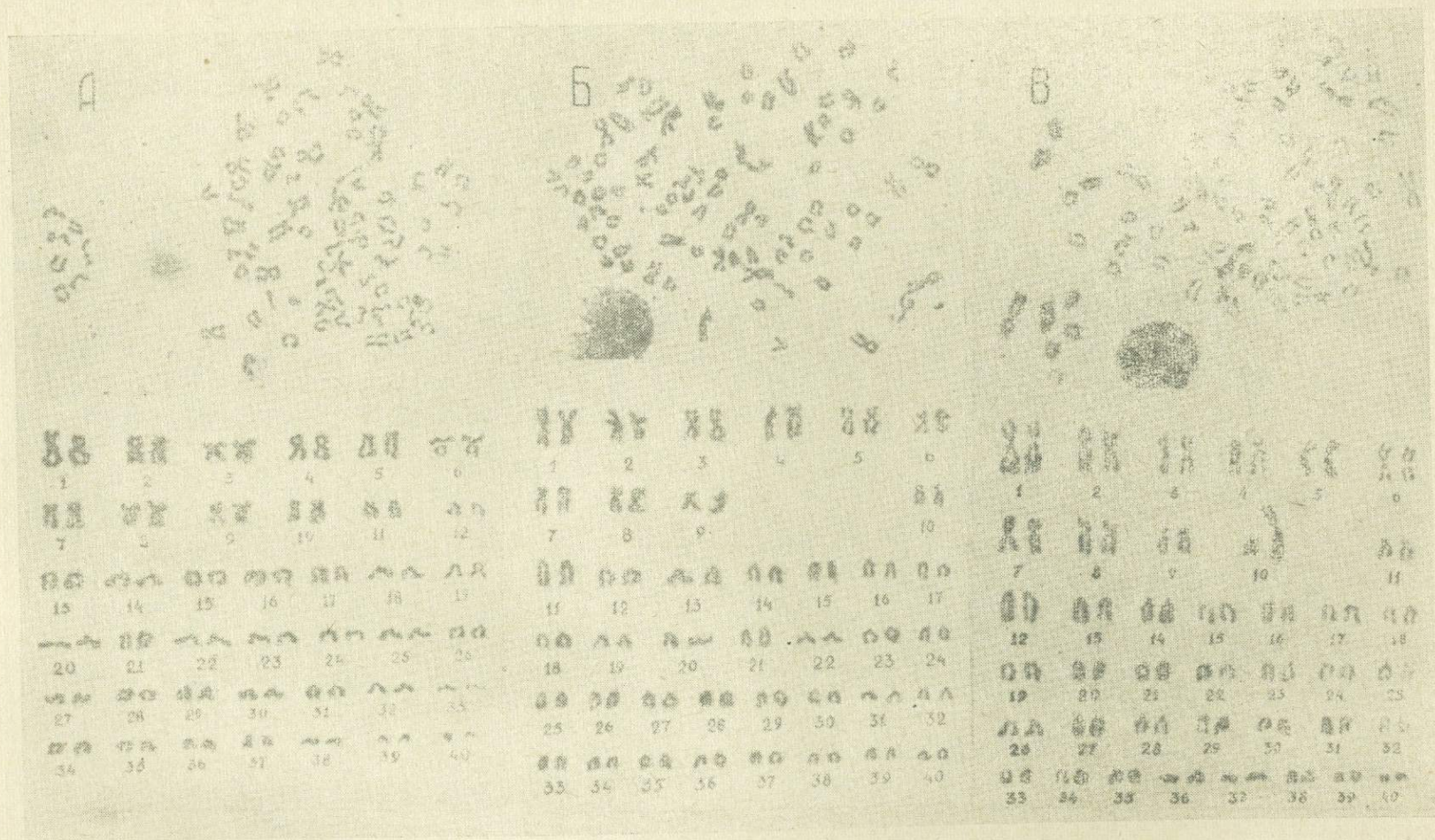


Рис. 1. Хромосомные наборы: А—чудского сига, Б— сига-лудоги, В— севанского сига.

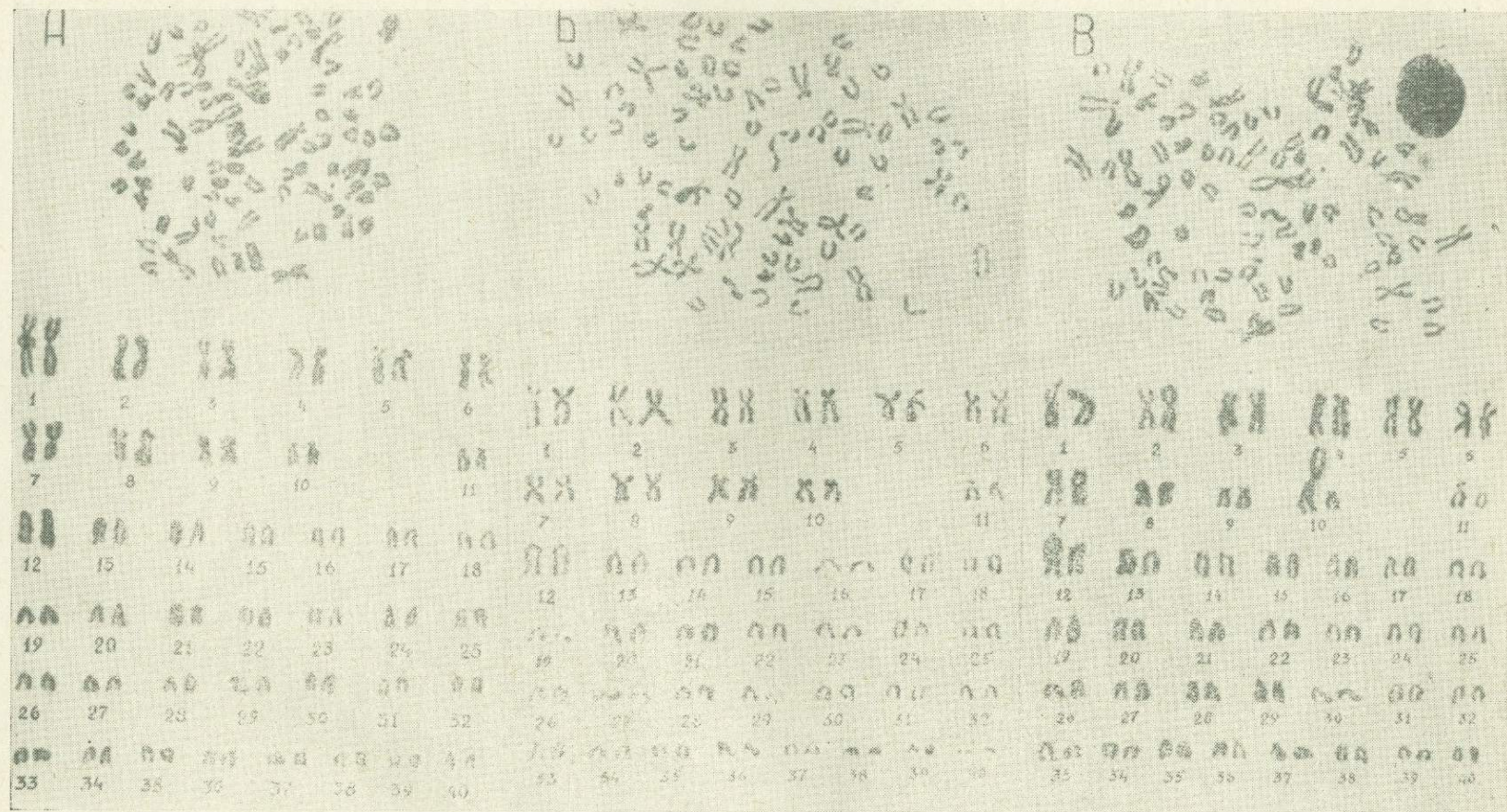


Рис. 2. Хромосомный полиморфизм севанских сигов. А, Б—гомозиготные формы с большим (№ 1) и маленьким (№ 10) метацентриками, В—гетерозиготная форма (№ 10).

самая большая и самая маленькая метацентрические хромосомы чудского сига, которые вместе образовали десятую пару метацентриков севанского сига. Таким образом, количество метацентриков (М) можно обозначить: у чудского сига — 9 пар $M+XX+xx$, где X — большой метацентрик; а x — малый, у севанского сига — 9 пар $M+Xx$, а у лудоги — просто 9 пар М. Итак, при встрече одинаковых гамет севанского сига (с большим или с маленьким метацентриками) получатся гомозиготные формы с кариотипами 9 пар $M+XX+30 A$ (acroцентрические хромосомы) или 9 пар $M+xx+30 A$ (рис. 2, А, Б). Если же гамета, несущая большой метацентрик, встретится с таковой с маленьким метацентриком, то получится гетерозиготная форма — 9 пар $M+Xx+30 A$ (рис. 2В). Аналогичным образом можно объяснить образование кариотипов с одним или с двумя большими акроцентрическими хромосомами (рис. 2Б, В). Между тем, теоретически можно предполагать также встречу гамет севанского сига и сига-лудоги, или чудского сига. В таком случае образовались бы кариотипы с 19-ю или 21-м метацентриками, однако среди исследованных 36 экземпляров такие кариотипы не обнаружены.

Таким образом, вышеприведенные данные позволяют заключить, что севанский сиг является гибридной формой сига-лудоги и чудского сига. Констатируя этот факт, рассмотрим исследования различных авторов, проведенные в течение процесса гибридизации. Если в 40-х годах П. И. Павлов (1947) указывает о наличии в оз. Севан сига-лудоги и чудского сига, то уже в 50-х годах Р. А. Маилян (1954) начинает сомневаться в этом. Хотя он находит сходство во многих морфологических признаках⁴ и даже признает существование гибридных форм (Маилян, 1957), тем не менее придерживается своего же ранее высказанного мнения, что в Севане образовались две новые, самостоятельные разновидности сига-лудоги и чудского сига. Спустя еще 10 лет А. И. Смолей (1964) уже не сомневается в том, что большинство сигов, обитающих в оз. Севан, являются гибридами. А уже в 1971 г. на большом фактическом материале Г. Х. Шапошникова доказывает, что образовалось единое стадо севанских сигов, которое невозможно разделить на две группы. Все высказывания приведенных авторов закономерны. Первые гибриды, появившиеся в 30-х годах, постепенно начали преобладать над чистыми формами. На первых порах они существовали в озере вместе со своими родительскими формами и поэтому тогда еще наблюдались различия между ними. Однако с течением времени эти различия сглаживаются, поскольку гибриды, оказавшиеся более пластичными, постепенно начинают вытеснять чистые формы. В настоящее время гибриды — севанские сиги — составляют единую популяцию оз. Севан. Постепенное сглаживание различий четко прослеживается на примере жаберных тычинок. Если у ладожской лудоги на первой жаберной дуге было расположено в среднем 23,4 тычинки, то уже в 50-х годах количество жаберных тычинок у севанского племени сига-лудоги (Маилян, 1954) увеличилось до 26,5, а в 70-х годах их стало в среднем 36,3 (Шапошникова, 1971). У чудского сига было в среднем 39 жаберных тычинок. Гибридизация его с лугой снизила их число.

Ю. С. Решетников (1963) изменение числа жаберных тычинок у севанских сигов объясняет изменением их питания. Однако севанские сиги

⁴ По Р. А. Маилян (1954), севанская лудогa отличается от ладожской лудоги по 27 признакам из 49, что составляет 55,1%; чудской сиг оз. Севан от исходной формы отличается по 39 признакам из 61 (63,9%), между севанскими сигами имеется различие в 25 признаках из 46 (45,7%).

по многим признакам, наряду с числом жаберных тычинок, занимают промежуточное положение между лудогой и чудским сигом. Поэтому изменение числа жаберных тычинок за столь короткий срок естественно объяснить гибридизацией. П. А. Дрягин и др. (1969), опираясь на данные многих ученых, справедливо отмечают: «...есть все основания считать, что количество жаберных тычинок имеет генотипическую основу». У акклиматизированной в 1930 и 1936 годах в озере Иссык-Куль севанской форели — гегаркуни — число жаберных тычинок (19,65—Фортунатов, 1927) в новом водоеме не изменилось (19,84—Лужин, 1956), несмотря на перемену характера питания. Кроме того, известно много примеров изменения жаберно-глоточного аппарата при гибридизации. Так, например, гибриды рипуса и лудогы, рипуса и чудского сига по сравнению с исходными формами обладают расширенным спектром питания благодаря изменению жаберно-глоточного аппарата (Померанцев и др., 1960; Леманова, 1960; Щупаков и др., 1960). С другой стороны, в одной из своих работ Свердсон (Svardson, 1951) считает, что при пересадке сигов в другие водоемы и в связи с переменой их питания жаберно-глоточный аппарат мог претерпеть небольшие изменения. Однако в другой своей работе он же (Svardson, 1958) справедливо отмечает, что изменение экологических условий не влияет на строение жаберно-глоточного аппарата, если при этом не происходит гибридизации между различными формами сигов. По этому поводу Г. Х. Шапошникова (1973) пишет: «Перемена характера питания и гибридизация много- и малотычинковых сигов способствует изменению числа тычинок и отчасти ротового аппарата, что можно видеть на примере севанских сигов». Нам кажется, что в данном случае в изменении жаберного аппарата существенную роль сыграла гибридизация, что же касается перемены характера питания, то вряд ли в течение нескольких десятилетий это могло бы повлиять на строение жаберно-глоточного аппарата.

Заключение. Резюмируя данные ранее опубликованных работ различных авторов и сопоставляя с нашими данными, можно заключить, что в настоящее время в оз. Севан сформировалось единое стадо сигов, состоящее в основном из гибридных форм. Кариологическими исследованиями подтвердилась гибридная сущность севанских сигов. Следовательно, заметные отличия в хромосомных наборах чудского сига и лудогы не являлись преградой для получения плодовитых гибридов. Способность к размножению гибридов привела к смешиванию сигов в оз. Севан во всевозможных комбинациях. В результате этого возник хромосомный полиморфизм.

ЛИТЕРАТУРА

- Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Изд. АН СССР, ч. I, 1948.
- Викторовский Р. М. Хромосомные наборы пеляди и баунтовского сига. «Цитология», 1964, т. VI, № 5, с. 636—638.
- Викторовский Р. М. О возможности полиплоидии в эволюции рыб. В кн.: «Генетика, селекция и гибридизация рыб». М., «Наука», 1969, с. 98—104.
- Дадикян М. Г. О результатах интродукции сигов в оз. Севан. Изв. АН Арм. ССР, 1964, т. XVII, № 6, с. 41—48.
- Дорофеева Е. А. Использование данных кариологии для решения вопросов систематики и филогении лососевых рыб. Отчетная научная сессия Зоол. ин-та АН СССР по итогам работ 1974 г., Тезисы докл. М.—Л., «Наука», 1975, с. 10—11.
- Дрягин П. А., Пирожников П. Л. и Покровский В. В. Полиморфизм сиговых рыб (Coregoninae) и его биологическое и рыбохозяйственное значение. «Вопр. ихтиол.». 1969, т. 9, вып. 1 (54), с. 14—25.

- Кайданова Т. И. Кариосистематика и полиморфизм хромосомных комплексов в семействе Salmonidae. Изв. ГосНИОРХ, 1974, т. 92, с. 148—155.
- Кайданова Т. И. Исследование хромосомного полиморфизма в популяциях радужной (*Salmo irideus* G.) и ручьевой (*Salmo trutta m. fario* L.) форели. Изв. ГосНИОРХ, 1974, т. 97, с. 155—158.
- Кайданова Т. И., Ефанок Г. В. Кариотип чудского сига. Изв. ГосНИОРХ, 1975, т. 107, с. 94—97.
- Кирпичников В. С. К вопросу об эволюции кариотипа рыбообразных и рыб. «Усп. совр. биол.», 1974, т. 78, № 3, с. 404—422.
- Кокина И. Кариотип пеляди, чудского сига, ряпушки и их гибрида. Изв. АН Латв. ССР, 1966, № 8 (229), с. 67—76.
- Леманова Н. А. Сравнительный и экспериментальный анализ межвидовых гибридов рода *Coregonus*. В кн.: «Отдаленная гибридизация растений и животных». М., Изд. АН СССР, 1960, с. 511—519.
- Лужин Б. П. Иссык-кульская форель гегаркуни. Фрунзе. Изд. АН Киргиз. ССР, 1956.
- Маилян Р. А. Систематика севанских сигаев. Изв. АН Арм. ССР, 1954, т. VII, № 9, с. 37—47.
- Маилян Р. А. Сиги озера Севан. Труды Севанск. гидробиол. станции, 1957, т. XV, с. 137—195.
- Никольский Г. В., Васильев В. П. О некоторых закономерностях в распределении числа хромосом у рыб. «Вопр. ихтиол.», 1973, т. XII, вып. 1, с. 3—22.
- Новиков Г. Г., Решетников Ю. С. Исследование белкового состава сыворотки крови лососевых рыб. «Вопр. ихтиол.», 1969, т. 9, вып. 1 (54), с. 163—171.
- Оно С. Генетические механизмы прогрессивной эволюции. М., «Мир», 1973.
- Павлов П. И. Результаты интродукции сига в озере Севан. Труды Севанск. гидробиол. станции, 1947, т. VIII, с. 113—141.
- Померанцев Г. П. и Нестеренко Н. В. О гибридизации сигаевых на Урале. В кн.: «Отдаленная гибридизация растений и животных», М., Изд. АН СССР, 1960, с. 532—536.
- Правдин И. Ф. Сиги озерной области СССР. Изв. Ленингр. научно-исслед. ихтиол. ин-та, 1931, т. XII, вып. 1, с. 166—235.
- Прокофьева А. А. Морфология хромосом некоторых рыб и амфибий. Труды Инст. генетики АН СССР, 1935, т. 10, с. 153—178.
- Решетников Ю. С. Об изменчивости сигаев. Зоол. журн. 1963, т. XII, вып. 8, 1187, 1199.
- Решетников Ю. С. О систематическом положении сигаевых рыб. Зоол. журн., 1975, т. I, IV, вып. 11, 1656—1671.
- Смолей А. И. О питании сигаев оз. Севан. Изв. АН Арм. ССР, 1964, т. XVII, вып. 6, с. 49—58.
- Фортунатов М. А. Форели Севанского озера. Труды Севанск. озерн. станции, 1927, т. I, вып. 2.
- Черненко Е. В. Об эволюции и цитотаксономии лососевых рыб семейства Salmonidae. «Вопр. ихтиол.», 1969, т. 9, вып. 6, с. 971—980.
- Шапошникова Г. X. Сравнительно-морфологическое описание сигаев рода *Coregonus* оз. Севан. «Вопр. ихтиол.», 1971, т. II, вып. 4 (69), с. 575—586.
- Шапошникова Г. X. К систематике сигаев Ладожского озера. «Вопр. ихтиол.», 1973, т. 13, вып. 1 (78), с. 43—66.
- Шупаков И. Т. и Харченко Л. Н. Об аномалиях у межвидовых гибридов сигаевых в условиях промыслового выращивания на Урале. В кн.: «Отдаленная гибридизация растений и животных», М., Изд. АН СССР, 1960, с. 520—531.
- Saranna E., Cataudella S., de Fronza T. Some remarks on the karyotype of an intergeneric hybrid. *Salmo trutta* × *Salvelinus fontinalis*. Netherlands journal of genetics. 1973, vol. 44, N 2, 194—206.
- Ford C. E., Hamerton J. L. A colchicine hypotonic citrate squash sequence for mammalian chromosomes. Stain Technol., 1956, vol. 31, 247—251.

- Kirpichnikov V. S.* On karyotype evolution in ciclostromata and pisces.-*Ichtiologia*, 1973, vol. 5, N 1, 55—77.
- Ohno S.* The enormous diversity in genome sizes of fish as a reflection of Nature's extensive experiments with gene duplication.-*Trans. Amer. Fish. Soc.*, 1970, vol. 99, N 1, 120—130.
- Ohno S., Stenius C., Faisst E., Zenzes M. T.* Postzygotic chromosomal rearrangements in rainbow trout (*Salmo irideus* G.).-*Cytogenetics*, 1965, vol. 4, N 2, 117—129.
- Ohno S., Muramoto J., Klein J., Atkin N. B.* Diploid-tetraploid relationship in clupeoid and salmonid fish of the Pacific.-*Chromosomes today*, 1969, vol. 2, 139—147.
- Roberts F. L.* Chromosomal polymorphism in North American landlocked *Salmo salar*.-*Canad. J. Genet. Cit.*, 1968, vol. 10, N 4, 865—875.
- Roberts F. L.* Atlantic salmon (*Salmo salar*) chromosomes and speciation.-*Trans. Amer. Fish. Soc.*, 1970, vol. 99, N 1, 105—111.
- Rothfels K., Siminovitch L.* Air drying technique for flattening chromosomes in mammalian cells grown in vitro.-*Stain Technol.*, 1958, vol. 33, 73.
- Sasaki M., Hitotsumachi S., Makino S., Terao T.* A comparative study of the chromosomes in Chum salmon, the Kokanee salmon and Their hybrids.-*Caryologia*, 1968, vol. 21, 389—394.
- Svardson G.* Chromosome studies on Salmonidae.-*Repts. Swed. State. Inst. Fresh-Water Fish. Res.*, Stockholm, 1945, N 23.
- Svardson G.* The Coregonid problem. 111. Whitefish from Baltic, success-fully introduced into fresh waters in the north Sweden.-*Rept. Inst. Freshwater Res.*, Drottningholm, 1951, v. 32.
- Svardson G.* Interspecific hybrid populations in *Coregonus*.-*Acta Univ. Upsaliensis*, 1958, v. 6.

С. А. Пивазян

К изучению питания лососевых рыб озера Севан

Понижение уровня оз. Севан вызвало большие изменения в его биологическом режиме. За годы спуска величина биомассы бентоса увеличилась вдвое, причем это увеличение произошло в основном за счет олигохет и хирономид. Численность же и биомасса бокоплавов—наиболее доступного корма для форелей и сига—существенно сократилась. Общая направленность этих изменений в зообентосе и зоопланктоне указывает на повышение трофности водоема (Легович и др., 1973).

В сообществе лососевых рыб озера также произошли существенные изменения. Уловы форели, считавшейся до спуска главным объектом промысла, за время понижения уровня озера снизились с 6,0 (при улове всех видов рыб 11,0 тыс. ц) до 0,6 тыс. ц (при общем улове около 14,0 тыс. ц). Одновременно с уменьшением в озере поголовья форели произошло интенсивное увеличение численности сига, уловы которых от нескольких центнеров возросли до 11,0 тыс. ц, что сделало их основной промысловой рыбой водоема.

В этих условиях можно было предполагать, что пищевая конкуренция между форелями и сигами, которая прослеживается с самого момента вселения в озеро сига, в результате увеличения их численности станет еще более напряженной. Изучение питания форелей и сига в 1975 г. позволило охарактеризовать их пищевые взаимоотношения в условиях изменения кормовой базы (как зообентоса, так и зоопланктона) и общей численности рыб, а также с большим основанием говорить о кормовых возможностях озера.

Материал и методика. Материал для характеристики питания форелей и сига в период нагула (май-июнь) собран в 1975 г. В литорали из уловов закидными неводами кишечники взяты у сига, а также у двух рас форели—летнего бахтака и гегаркуни, составляющих в последние годы в общем улове форелей 75—80%. В открытой части озера кишечники брались у гегаркуни, пойманных на глубине 25—30 м ставными сетями с ячейей 30—40 мм, при этом сети проверялись несколько раз в сутки. С началом применения кошелькового невода (1975) впервые удалось получить полноценный материал по питанию сига в пелагиали в нагульный период, что исключительно важно для понимания многих вопросов питания и уточнения характера пищевых взаимоотношений двух лососевых рыб озера в годовом аспекте. Всего проанализировано содержимое кишечников 1176 рыб, из них 579 форелей и 597 сига.

Обработка материала велась по принятой методике (Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях, 1974).

Результаты исследований. В питании форелей, выловленных в мае-июне в прибрежной части озера, встретились зоопланктон, бокоплав, моллюски, пиявки, хирономиды, ручейники, клопы и др. Основным кормом летнего бахтака и гегаркуни в период весенне-летнего нагула являются бокоплав, составляющие по весу от 49,4 до 64,7% съеданной пищи (табл. 1, 2). Из второстепенных кормов в питании этих рыб преобладали моллюски, пиявки, хирономиды и клопы. Количество второстепенного корма в пищевом комке у форелей в тече-

ние нагула заметно колеблется, что, по-видимому, объясняется изменением доступности этих организмов. Роль же других компонентов в питании—ручейников, жуков и зоопланктона (циклопов)—как в мае, так и в июне ничтожна. В питании летнего бахтака за нагул из второстепенных компонентов бентоса преобладают моллюски *Limnaea*, *Valata*, *Planorbis* (26,6%) и пиявки (7,1%), у гегаркуни—клопы (11,9%) и хирономиды (10,9%).

Интересно отметить, что во многих кишечниках форелей были обнаружены «голые» моллюски *Limnaea* без раковин. Впервые на это обратила внимание А. И. Смолей (1968), объяснившая это явление тем, что моллюски были захвачены форелями мертвыми после выпадения из раковин. Г. И. Шпет (1961) подобное явление у карпов объясняет тем, что эти рыбы при захвате моллюсков сначала дробят точными зубами раковину, а затем осколки ее выплевывают. В нашем случае поедание форелями «голых» моллюсков остается непонятным.

В последние годы в кишечниках форелей обнаружены песок и мелкие камни, составляющие у летнего бахтака в среднем за время нагула 18,0, у гегаркуни—10,0% веса пищевого комка, что ранее не наблюдалось. Захватывание рыбами песка и мелких камней, по всей вероятности, происходит вместе с бокоплавами, которые из-за значительного уменьшения высшей растительности в озере вынуждены теперь находить себе укрытие под камнями.

Накормленность форелей, судя по общим индексам наполнения кишечников, у гегаркуни от мая к июню падает почти в 3 раза (от 73,0 до 27,4‰), у летнего бахтака она изменяется незначительно (от 82,3 до 62,2‰). Но если учесть, что в июне 42% поедаемой пищи составляют моллюски, раковины которых почти не усваиваются форелями, то индексы наполнения кишечников летнего бахтака в июне фактически будут намного меньше. У воблы при питании моллюсками 3/4 веса этой пищи, т. е. раковины, не усваивается (Шорыгин, 1961).

Сравнивая питание форелей во время весенне-летнего нагула 1975 г. с подобными материалами за 1958 г. (Смолей, 1968) и 1968 г. (Пивазян, 1972), можно сказать, что в спектре питания рыб произошли заметные изменения. Содержание бокоплавов в пищевом комке форелей как по отдельным месяцам, так и в целом за нагул заметно уменьшилось: у летнего бахтака в 1975 г. бокоплавы в пище составили в среднем 57,3 против 78,1% в 1958 г., у гегаркуни—59,7 против 82,4% (табл. 1, 2; рис. 1). С уменьшением доли бокоплавов произошло увеличение роли других компонентов питания у летнего бахтака—моллюсков (от 8,9 до 26,6%), у гегаркуни—клопов (от 0 до 11,9%), хирономид (от 2,3 до 10,9%).

Накормленность форелей за сравниваемые годы также изменилась, у гегаркуни индексы наполнения кишечников упали почти в 2 раза (от 110,4 до 53,4‰), у летнего бахтака—на 1/3 (от 111,0 до 72,7‰).

Уменьшение доли бокоплавов в питании форелей за нагульный период и расширение спектра питания за счет второстепенных компонентов при снижении индексов наполнения кишечников, безусловно, указывает на изменение условий их нагула, на уменьшение обеспеченности основным кормом (Никольский, 1947).

Рассматривая питание форелей, нагуливающих в открытой части озера в весенне-летний период, можно сказать, что здесь наблюдается несколько иная картина питания, чем у рыб, которые кормятся в литорали. Прежде чем приступить к анализу обработанного материала, необходимо оговорить, что здесь изучалось питание только ге-

Таблица 1

Питание летнего бахтака в литорали по годам (% в пище по весу)

Месяц	май			июнь			всего		
	1958	1968	1975	1958	1968	1975	1958	1968	1975
Пища									
Зоопланктон	0,7				0,1		0,7		
Бокоплавы	83,3	88,3	64,7	76,8	60,0	49,4	78,1	74,7	57,3
Моллюски	5,6	1,1	12,5	9,8	7,5	41,8	8,9	4,2	26,6
Пиявки	3,1	6,5	12,3	3,0	12,8	1,5	3,4	9,5	7,1
Хирономиды	1,7	1,2	4,5	2,8	17,7	6,5	2,7	9,2	5,5
Ручейники			6,0			0,8	3,9		3,5
Прочие	5,6	2,9		6,7	1,9		2,3	2,4	
Ср. вес пищ. комка, г	4,01	4,27	2,95	3,23	2,65	2,28	3,66	3,49	2,62
Общ. индексы наполн., ‰	122,8	118,5	82,3	104,2	86,3	66,2	111,0	103,0	72,7
Общее кол-во кишеч., шт.	98	170	108	93	104	110			

Таблица 2

Питание гегаркуни в литорали по годам (% в пище по весу)

Месяц	май			июнь			всего		
	1958	1968	1975	1958	1938	1975	1958	1968	1975
Пища									
Зоопланктон	3,2		1,2		0,6		1,9	0,3	0,7
Бокоплавы	86,9	87,6	62,3	75,3	55,6	56,4	82,4	73,8	59,7
Моллюски	1,1	2,8	4,7	1,1	15,0	4,0	0,9	8,1	4,4
Пиявки	3,5	5,0	11,3	1,1	18,3	1,2	2,1	10,7	6,9
Хирономиды	1,3	0,5	11,4	4,7	5,0	10,1	2,3	2,4	10,9
Ручейники			6,3			0,6	3,4		3,9
Клопы						27,7			11,9
Прочие	5,6	4,1	2,8	14,1	5,5		7,0	4,7	1,6
Ср. вес пищ. комка, г	4,11	3,02	2,43	3,05	2,91	0,88	4,10	2,97	1,77
Общ. индексы наполн., ‰	112,4	82,6	73,0	86,0	83,2	27,4	110,4	82,9	53,4
Общее кол-во кишеч., шт.	75	181	108	99	136	114			

гегаркуни, поскольку благодаря особенностям строения ротового и жабберного аппарата только эта рыба в отличие от остальных трех рас форелей может кормиться в различных участках озера не только бентосными, но и планктонными организмами.

Главным кормом гегаркуни в пелагиали в течение всего нагула является зоопланктон-циклопы, составляющие от 65,9 до 96,2% поедаемой пищи (в среднем 84,1%) (табл. 3). Из бентосных организмов в основном поедаются хирономиды, бокоплавы и клопы. В кишечниках некоторых рыб были встречены моллюски (Valvata), жуки и воздушные насекомые, которые, однако, решающей роли в питании не играют.

Накормленность гегаркуни в пелагиали в мае и июне почти одного порядка.

М. Г. Дадикян (1955), изучая питание пелагической группы гегаркуни в 1950 г. в районе Сарыкая по материалам, полученным им из ставных сетей с глубины 10—18 м, также указывал, что основными компонентами питания являются зоопланктон-дафния, составляющая 60,7% от потребляемого корма, бокоплавы (38,9%). Индексы напол-

нения кишечника гегаркуни в 1950 г. были ниже, чем в 1975 г.— 31,6 против 44,5‰. Таким образом, в питании форелей как литоральной, так и пелагиальной групп значительно уменьшилась роль бокоплавов, увеличилась роль отдельных, смотря по месту и времени нагула, второстепенных компонентов при существенном снижении ин-

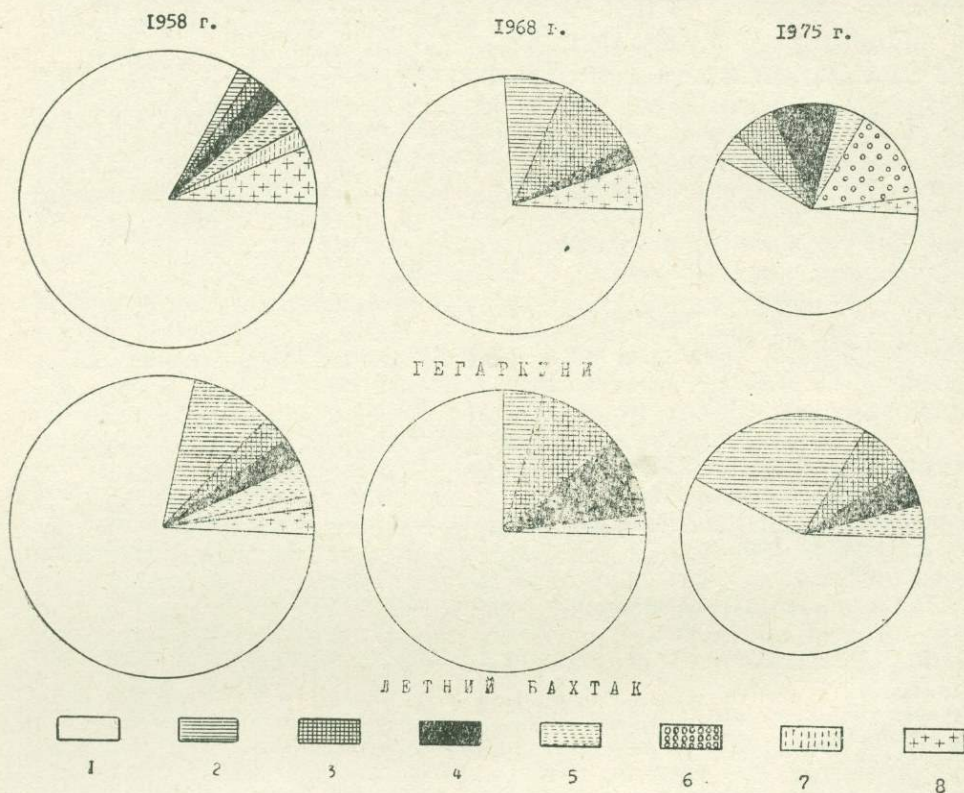


Рис. 1. Питание форелей в литорали по годам, % в пище по весу. 1—бокоплавы; 2—моллюски; 3—пиявки; 4—хируномиды; 5—ручейники; 6—клопы; 7—зоопланктон; 8—прочие.

Таблица 3
Питание форелей и сигов в 1975 г. в пелагиали (% в пище по весу)

Рыба	Гегаркуни			Сиг			
	май	июнь	всего	апрель	май	июнь	всего
Зоопланктон	96,2	65,9	84,1	93,8	100,0	46,4	86,8
Бокоплавы		9,2	3,7	6,2			1,9
Моллюски	0,5		0,2			20,9	6,5
Пиявки						4,2	0,9
Хируномиды		22,7	9,1			18,5	3,9
Клопы	3,3		2,0				
Прочие		2,2	0,9				
Ср. вес пищ. комка, г	1,40	1,86	1,58	100,0	2,87	1,90	2,09
Общ. индексы наполн., ‰	39,9	51,5	44,5	12,7	36,2	21,5	25,8
Общее кол-во кишеч., шт.	73	66	139	77	59	33	169

тенсивности откорма, определяемой величиной индексов наполнения кишечника.

Питание сига в период нагула (май-июнь) на прибрежных кормовых площадях и в пелагиали заметно отличается. В литорали в мае главным кормом сига являются бокоплавы, составляющие 37,6% поедаемой пищи (табл. 4). Из других представителей бентоса в большом количестве поедаются пиявки, составляющие 1/5 часть всей потребляемой пищи. Немаловажную роль в питании этих рыб имеют также хирономиды—16,5 и моллюски (*Pisidium*)—16,2%. В кишечниках у сига часто попадалась развивающаяся сиговая икра, в основном уже на стадии «глазка». Однако она существенной роли по весу в питании нагульных сига не играет, а является лишь примесью к главной пище. Потребление собственной икры уже отмечалось ранее для сига оз. Севан (Смолей, 1964; Пивазян, 1972) и для других водоемов (Алешин, 1939; Берг, 1949).

Таблица 4

Питание сига в литорали по годам (% в пище по весу)

Месяц Год	май		июнь		всего	
	1968	1975	1968	1975	1968	1975
Пища						
Зоопланктон	22,8	7,8	56,1	9,3	36,8	8,7
Бокоплавы	44,2	37,6	22,2	23,8	35,0	29,0
Моллюски	12,6	16,2	4,6	42,9	9,2	32,0
Пиявки	15,6	21,7	3,1	2,1	10,4	10,1
Хирономиды	3,1	16,5	9,4	21,9	5,8	19,7
Икра сиговая		0,1	3,9			
Прочие	1,6	0,1	0,7		2,8	
Ср. вес пищ. комка, г	7,23	4,21	3,09	1,93	5,49	2,87
Общ. индексы наполн., 0/1000	101,1	65,0	69,3	41,5	98,8	51,2
Общее кол-во кишеч., шт.	280	243	233	185	513	428

Из зоопланктона сига в небольшом количестве потребляются циклопы, которые по весу составляют около 8% пищевого комка. Необходимо отметить, что содержание диаптомусов в зоопланктоне озера, ранее активно выедавшихся сига, в последние годы стало ничтожным, произошло резкое возрастание численности циклопов, что не замедлило привести к переходу сига на питание именно циклопами.

Как и у форелей, в кишечниках сига заметно возросло количество песка и мелких камней, которые иногда составляют до 8% веса пищевого комка. В Братском водохранилище для сига характерным является заглатывание при питании детрито-иловой массы, которая достигает 30% веса поедаемой пищи, состоящей в основном из бокоплавов и хирономид (Тугарина, 1969).

В июне основным кормом севанских сига становятся моллюски (по-прежнему *Pisidium*), составляющие в это время 42,9% веса поедаемой пищи. Значение бокоплавов и пиявок по сравнению с маем значительно сокращается, вместе с тем несколько возрастает роль личинок хирономид и циклопов. Накормленность нагуливающих сига в июне несколько ниже, чем в мае. Уменьшение в июне у сига веса пищевого комка с одновременным снижением в нем доли бокоплавов позволяет говорить о значительных изменениях в питании в этом месяце.

В целом за весь период нагула в литорали в питании сига в ос-

новном представлены бентосные организмы—бокоплавы, моллюски, хирономиды, пиявки, составляющие 91,3% пищевого комка. Зоопланктон (циклопы) являются лишь примесью к бентосной пище.

Сопоставляя питание сигов в среднем за время нагула в 1975 г. с соответствующим периодом 1968 г. (Пивазян, 1972), можно отметить, что содержание бокоплавов в пищевом комке почти не изменилось, но вместе с тем заметно возросла роль моллюсков (от 9,2 до 32,0%) и хирономид (от 5,8 до 19,7%) с одновременным уменьшением значения зоопланктона (от 36,8 до 8,7%). Индексы наполнения кишечника сигов за исследуемые годы стали почти в два раза меньше (51,2 против 98‰).

Анализ питания сигов в пелагиали озера приведен ранее в работе С. А. Пивазяна (1977), где отмечалось, что сиги в этой зоне озера питаются в основном зоопланктоном (циклопами), содержание которых в пищевом комке колеблется от 46,4 до 100,0%. Из бентосных организмов в питании встречались моллюски, хирономиды, бокоплавы и пиявки.

Сравнение характера питания форелей и сигов, кормящихся одновременно в прибрежной зоне озера, показывает, что в начале нагула, при большом содержании на кормовых участках бокоплавов, в пищевом комке обоих видов рыб наблюдается высокий их процент (табл. 1, 2, 4; рис. 2). В июне, в конце нагула, при значительном

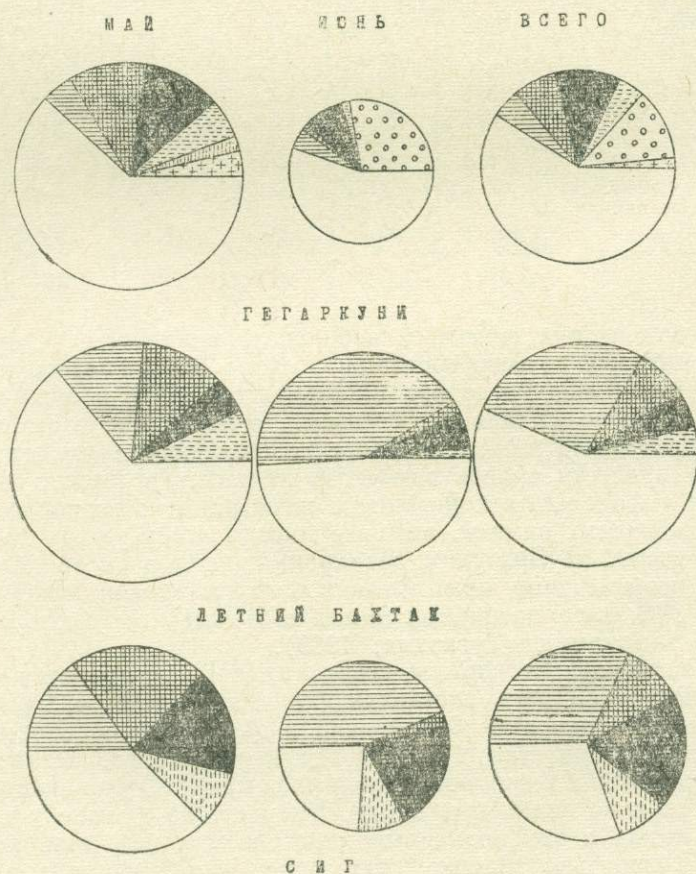


Рис. 2. Питание форелей и сигов в литорали, % в пище по весу. Условные обозначения см. рис. 1.

уменьшении количества бокоплавов на пастбищах, форели начинают больше поедать моллюсков, клопов и других компонентов бентоса, ранее составляющих значительно меньшую часть поедаемого корма. В пищевом комке сига с уменьшением значения бокоплавов и пиявок резко возрастает роль моллюсков, которые и становятся их основным кормом. Кроме того, наблюдается некоторое увеличение в питании количества хирономид и зоопланктона.

Степень пищевого сходства (Шорыгин, 1952) форелей и сига в 1975 г. в начале нагула равнялась 61,7, в его конце—35,1% (в среднем за май—июнь—48,0%). В 1968 г. степень пищевого сходства этих рыб составляла в мае—54,1, в июне—37,2% (в целом за нагул—49,3%), т. е. существенных изменений в пищевом сходстве форелей и сига за исследуемые годы не произошло. По-прежнему основная конкуренция между форелями и ситами при питании в литорали возникает из-за бокоплавов, уменьшившаяся биомасса которых (в Б. Севане в 1947 г. она равнялась 1,5, в 1975 г.—лишь 0,2 г/м²) не в состоянии обеспечить оставшихся форелей и возросшее поголовье сига.

Напряженность пищевой конкуренции форелей и сига в большой степени усиливается еще и тем, что интенсивность потребления одного и того же корма этими рыбами в течение суток почти полностью совпадает (Пивазян, 1977).

Таким образом, напряженность пищевых отношений между двумя видами лососевых рыб в течение всего периода нагула остается высокой. Некоторое ослабление пищевой конкуренции наблюдается лишь в том случае, когда сиги, кроме бокоплавов, начинают потреблять в большом количестве моллюсков *Pisidium* и зоопланктон, которыми форели не питаются.

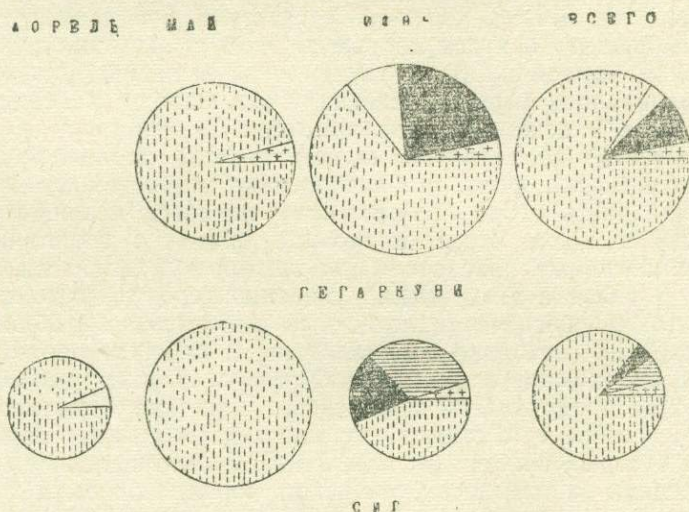


Рис. 3. Питание форелей и сига в 1975 г. в пелагиали, % в пище по весу. Условные обозначения см. рис. 1.

Сравнение характера питания форелей и сига, нагуливающих в открытой части озера, показывает, что в первые месяцы нагула (апрель—май) эти рыбы интенсивно питаются зоопланктоном, который в пищевом комке составляет почти 100% (табл. 3; рис. 3).

В конце нагула как у форелей, так и у сига значение зоопланктона в их питании значительно падает. Одновременно с уменьшением

в питании циклопов эти рыбы начинают поедать в большом количестве куколок и имаго хирономид, которые более доступны им в это время года (Шаронов, 1952). Из других представителей бентоса форелями, кроме хирономид, потребляются бокоплавцы, моллюски, клопы, а также воздушные насекомые, которые в данном случае являются второстепенными кормовыми объектами. В питании сигаев из бентоса доминируют моллюски (*Pisidium*), которые составляют 1/3 часть съеданого корма, в небольшом количестве потребляются пиявки.

Пищевое сходство форелей и сигаев, кормящихся в пелагиали в мае, равняется 96,2, в июне—64,9% (в среднем за нагул—90,1%).

Заканчивая обсуждение вопроса о размерах пищевого сходства двух лососевых рыб озера, можно утверждать, что пищевая конкуренция между форелями и сигаевми в нагульный период в литорали происходит из-за бентосных организмов—бокоплавцов, хирономид, пиявок и моллюсков (кроме рода *Pisidium*, который, как уже отмечалось, форелями не поедается).

В пелагиали пищевая конкуренция между лососевыми рыбами происходит в основном из-за зоопланктона, несмотря на то, что общее количество его в озере превышает пищевые потребности в нем этих рыб.

Изучение питания и пищевых взаимоотношений форелей и сигаев в 1975 г. и сравнение полученных данных с материалами более ранних годов позволяет прийти к следующему заключению.

В питании лососевых рыб озера уменьшилось процентное значение бокоплавцов с одновременным снижением накопленности их почти в 2 раза. Указанное явление имело место, с одной стороны, в результате уменьшения численности бокоплавцов в озере, с другой—существенного роста стада сигаев, предпочитающих в литорали питаться именно бокоплавцами. В условиях отсутствия бокоплавцов переход на другие компоненты бентоса не всегда может их заменить из-за неравнозначной калорийности, а также из-за меньшей доступности.

Как отмечалось выше, в пелагиали как форели (гегаркуни), так и сигаи питаются в основном зоопланктоном. В условиях эвтрофикации озера количество зоопланктона в нем заметно увеличилось, об этом говорит хотя бы тот факт, что значительно возросшее стадо сигаев определенную часть года по-прежнему питается исключительно зоопланктоном, и после этого остаточная биомасса зоопланктона превышает аналогичные показатели двадцатилетней давности в полтора-два раза. В связи с этим можно уверенно говорить о том, что более узким местом в обеспечении лососевых рыб пищей в условиях оз. Севан является не состояние зоопланктона, а бентоса, причем наиболее доступных его компонентов для питания лососевых рыб в прибрежной, наиболее продуктивной зоне озера. Как уже отмечалось (Пивазян, 1977), в озере существуют две четко обособленные популяции сигаев, нагул которых происходит или только в литорали, или в пелагиали.

В условиях заповедности севанской форели лов ее, а также сигаев в прибрежной зоне озера в настоящее время не проводится.

В дальнейшем это может усугубить напряженность пищевых отношений лососевых рыб в литоральной зоне, что отрицательно скажется на состоянии их кормовой базы.

С целью ликвидации создавшегося положения совершенно необходимо проведение лова сигаев в период нагула в прибрежной зоне озера.

ЛИТЕРАТУРА

- Алешин Г. В.* Материалы по сига и ряпушке, акклиматизированных в озерах Урала. Труды Уральского отд. ВНИИ оз. и речн. рыбн. х-ва, 1935, т. I, с. 142—178.
- Бере З. Н.* Некоторые данные по питанию сегов и рипуса в оз. Таватуй. Труды Уральск. отд. ВНИИ оз. и речн. рыбн. х-ва, 1949, т. 4, с. 65—74.
- Дадикян М. Г.* Питание севанских форелей. Труды Севанск. гидробиол. станции, 1955, т. 14, с. 5—76.
- Легович Н. А.* и др. Физико-химический режим и биопродукционные процессы в оз. Севан в условиях перехода от олиготрофии к эвтрофии. Труды Международной ассоциации теорет. и прикладной лимнологии, 1973, № 18, Л., с. 1839—1842.
- Пивазян С. А.* Питание и пищевые взаимоотношения форелей и сига оз. Севан. «Вопр. ихтиол.», 1972, т. 12, вып. 6 (77), с. 1086—1093.
- Пивазян С. А.* Суточный ритм питания форели и сига оз. Севан. Биол. журнал Армении, 1977, т. XXX, № 6.
- Пивазян С. А.* Питание и пищевые взаимоотношения лососевых рыб оз. Севан в годы запрета их лова в период нагула и после снятия его. Биол. журн. Армении, в 1977, т. XXX, № 2.
- Смолей А. И.* Биология и запасы форелей в условиях понижения уровня оз. Севан. Автореф. канд. дис. Севан, 1968.
- Смолей А. И.* О питании сегов оз. Севан. Изв. АН Арм. ССР, биол. науки, 1964, т. 17, вып. 6, с. 49—58.
- Тугарина П. Я.* Пищевые взаимоотношения промысловых рыб водоемов Байкало-ангарского бассейна. В кн.: «Биол. продуктивность водоемов Сибири», М., «Наука», 1969, с. 57—63.
- Шаронов И. В.* Личинки тендипедид оз. Севан. Труды Севанск. гидробиол. станции, 1951, т. 12, с. 25—91.
- Шорыгин А. А.* Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М., Пищепромиздат, 1952.
- Шпет Г. И.* О поедании моллюсков карпами. Зоол. журн., 1961, т. 40, № 6, с. 939—941.

С. А. Пивазян

К изучению биологии молоди севанской форели в речной период ее жизни

Понижение уровня оз. Севан нарушило условия размножения севанских форелей. Существовавшие до начала спуска и в первые годы его озерные нерестилища форелей в настоящее время полностью обнажились. Появление в озере новых, пригодных для нереста форелей площадей если и происходит, то в очень незначительной степени, чтобы обеспечить восстановление их промысловых запасов. Прекратился нерест форелей и в речках, притоках озера, так как глухие забойки с гарпами преграждают им путь на нерест вверх по течению. В последние годы запасы генеративно-речных рас форелей поддерживаются исключительно за счет искусственного разведения на рыбоводных заводах. Ежегодно севанские рыбоводные заводы выпускают в притоки озера—Гаварагет, Макенис, Масрик и другие—около 55 млн. личинок и более 4 млн. подращенной молоди весом до одного грамма. В речках молодь форелей проводит начальный период своей жизни.

Биология молоди севанских форелей в речной период жизни изучалась В. И. Владимировым (1940) и М. Г. Дадикианом (1975). Авторами были получены интересные данные по питанию, росту и скату молоди, относящиеся к началу и середине периода спуска озера, когда в режиме притоков Севана еще не наблюдалось больших изменений.

Необходимость повторного исследования биологии молоди форелей в период ее жизни в речках диктовалась тем, что в последние годы произошли существенные изменения в их гидрологическом и гидрохимическом режиме в результате разрушения русел и берегов, загрязнения бытовыми и промышленными сточными водами, а также чрезмерного забора воды на орошение. Несомненно, изменились и кормовые ресурсы речек.

Сбор материалов по биологии молоди форели в притоках оз. Севан—Гаварагете, Макенисе и Масрике—был начат в июле 1971 г. и продолжался почти ежемесячно по июль 1972 г. Мальки вылавливались в речках с помощью мелкочейной ручной накидки площадью 7 кв. м, а также сачком из плотной марли. За исследуемый период было выловлено 622 малька, у которых были изучены питание, линейный рост и упитанность. Обработка материалов по питанию проводилась весовым методом (Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях, 1961). Компоненты в пищевом комке определялись в основном до семейства, некоторые—до отряда и рода.

Река Гаварагет, один из самых больших притоков озера, берет начало на высоте 3570 м над ур. м., длина ее более 40 км. Питается талыми водами и водой мощных родников, находящихся в среднем течении реки. В нижнем течении р. Гаварагет, в районе сел Арцвакар и Норадуз, находятся наибольшие глубины, до 1,5 м; максимальная ширина, до 25—30 м, наблюдается в самом устье. Грунты русла реки—каменистые, песчаные и илистые. Характер грунтов на протяжении всего течения реки изменяется в зависимости от уклона дна и скорости течения. Донная фауна р. Гаварагет, составляющая кормовую базу молоди форелей, отличается качественной и количественной бедностью. Из донных животных в составе зообентоса преобладают

личинки хирономид, подёнок, бокоплав. В предустьевой части животное население фактически отсутствует.

Река Масрик—один из самых многоводных притоков озера. Длина реки—69 км, питается талыми водами. В нижнем участке река течет по искусственному каналу, прорытому на дне бывшего оз. Гилли, глубина которого достигает 1,5—2,0 м. Грунты в верховье реки крупнокаменистые, ниже—галечниковые. Зообентос количественно беден, в нем преобладают личинки хирономид и поденок. Однако притоки этой реки—Акунк, Тускулу и др., куда в основном выпускается для нагула молодь форели, имеют более богатую донную фауну, в составе которой преобладают бокоплав.

Река Макенис, впадающая в Севан в его южной части, имеет длину около 24 км. Питается в основном родниковыми водами. В нижнем течении разделяется на два рукава, максимальная глубина реки 0,8 м. Дно реки в верхнем течении выстлано каменистыми плитами, в нижнем—каменисто-галечное. В противоположность двум первым речкам, бентофауна р. Макенис характеризуется качественным разнообразием и более высоким количественным развитием, среди донных животных доминируют личинки хирономид и бокоплав.

Во всех исследуемых реках зоопланктон отсутствовал.

В составе пищи молоди форели из рек Гаварагет, Макенис и Масрик обнаружены: бокоплав, личинки хирономид и поденок, личинки и имаго жуков, личинки мошек, пиявки и ряд других донных животных, а также молодь усача и икра форели.

Питание молоди в отдельных речках заметно отличается, что связано с различиями кормовой базы каждой из них. Исследованиями А. М. Мешковой (1961) было показано значительное различие в качественном составе и количественном развитии зообентоса в разных притоках Севана.

Основной пищей мальков форели в р. Гаварагет на протяжении исследуемого периода являлись личинки хирономид и бокоплав. Первые в пищевом комке мальков составляли в разные месяцы от 11,8 до 96,1% съеденной пищи, вторые—от 0,6 до 59,8%, становясь периодически основным кормом. Из второстепенных кормовых организмов немаловажное значение в питании молоди в р. Гаварагет имеют личинки и имаго жуков, пиявки, личинки поденок, содержание которых в пищевом комке в отдельные месяцы было довольно значительным, особенно у более крупных мальков (табл. 1). В желудках некоторых мальков форели были обнаружены личинки двукрылых—крыски (последние являются характерными представителями фауны загрязненных вод).

По данным В. И. Владимирова и М. Г. Дадикяна, основу питания молоди форели в р. Гаварагет в 1936 г. и в конце 50-х годов составляли личинки хирономид, поденок и бокоплав. Исходя из наших данных, можно констатировать, что в последние годы в питании молоди увеличилось значение бокоплавов и сократилась роль поденок.

Питание молоди форели в р. Макенис носит несколько иной характер (табл. 2).

Пищевой спектр мальков в р. Макенис уже и в нем иное соотношение кормовых объектов. Основной пищей мальков, выпущенных в речку ранней весной 1971 г., в июле—августе того же года являлись личинки хирономид, составившие 44,5—64,6% потребленной пищи. Вторым по значимости пищевым компонентом были бокоплав, давшие около 1/4 пищевого комка по весу. Из других представителей зообентоса в пище мальков встречались поденки и мошки. В октябре

Таблица 1

Питание молоди форели в р. Гаварагет, % в пище по весу

Годы	1971						1972					
	выпуск молоди 1970 г.			выпуск молоди 1971 г.								
Месяцы	VII	VIII	X	VII	VIII	X	XI	XII	III	IV	V	VI
Компоненты												
Бокоплав	33,6	24,2	2,2	—	7,3	25,3	18,2	53,7	29,6	27,5	0,6	59,8
Хирономиды	24,4	11,8	88,4	76,2	78,5	70,6	79,0	46,0	56,7	37,9	96,1	33,5
Жуки	20,1	22,1	0,8	21,0	6,4	—	—	—	13,7	4,4	0,5	1,0
Пиявки	6,4	8,3	—	—	—	—	—	—	—	28,7	1,8	—
Поденки	2,1	6,9	7,8	2,8	1,4	3,9	0,3	—	—	—	1,0	0,9
Молодь уса- ча	—	12,6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Прочие	13,4	13,9	0,8	—	6,4	0,2	2,5	0,3	—	1,5	—	4,8
Вес пищева- го комка, мг	310,5	346,0	410,4	24,5	39,4	83,2	81,2	78,5	197,5	162,0	271,4	154,1
Средняя длина маль- ков, см	12,5	13,7	15,9	4,7	6,1	8,2	7,9	8,2	8,9	9,1	9,5	11,3
Число ис- след. кише- чников	41	24	5	31	57	47	72	28	19	26	25	15

Таблица 2

Питание молоди форели в р. Макенис, % в пище по весу

Годы	Выпуск мальков 1971 г.			Выпуск мальков 1972 г.				
	Месяцы	VII	VIII	X	IV	V	VI	VII
Компоненты								
Бокоплав								
Хирономиды		17,8	28,4	40,0	—	—	15,0	4,2
Поденки		64,6	44,5	10,4	25,0	—	—	—
Прочие		17,1	17,9	49,6	75,0	100	73,3	75,8
		0,5	9,2	—	—	—	—	—
Средн. вес пищевого комка, мг		38,5	93,9	40,0	3,0	13,1	10,0	17,1
Средн. длина маль- ков, см		4,9	6,0	7,8	2,4	3,3	3,8	4,7
Число исслед. кише- чников		28	17	14	8	12	12	7

в питании молоди возрастает роль личинок поденок — 49,6% и бокоплавов — 40,0%, которые становятся основной ее пищей.

В питании молоди, выпущенной в речку в январе—феврале 1972 г., в апреле—июне основная роль принадлежит личинкам поденок, которые в некоторые месяцы составляют 73,3—100% съеденного корма. Личинки хирономид и бокоплавов, являющиеся основным кормом мальков, нагуливающих в речке в июле—октябре 1971 г., у более мелкой молоди, пойманной в реке в апреле—июле 1972 г., составляют лишь небольшую часть потребленной пищи. Таким образом, спектр питания мальков зависит от наличия в реке доступных и подходящих по размеру кормовых организмов.

По сравнению с 1960 г., в настоящее время в питании молоди форелей в р. Макенис возросла роль личинок хирономид и бокоплавов и сильно сократилось значение личинок поденок и мошек, которые, по данным М. Г. Дадикяна, являлись основными компонентами питания молоди форелей.

В р. Масрик основным пищевым объектом молоди форели являются бокоплав. Кроме них в пищевом комке отмечены пиявки, личинки и имаго жуков, личинки поденок и ряд других представителей речной фауны, а также икра форели. Молодь форели, пойманная в реке в период с июля 1971 г. по март 1972 г., питалась почти исключительно бокоплавами, содержание которых в пищевом комке в отдельные месяцы доходило до 100%. Примесью к бокоплавам в небольших количествах являлись поденки, личинки хирономид и пиявки (табл. 3). С апреля спектр питания молоди расширяется, возрастает роль пиявок, личинок и имаго жуков, личинок хирономид и поденок, в составе пищи появляются личинки двукрылых и икра. Потребление молодью лососевых икры в речках — явление довольно распространенное. На это, например, указывал у симы С. П. Воловик (1963).

Таблица 3

Питание молоди форели в р. Масрик, % в пище по весу

Годы	1971 (выпуск мальков 1971 г.)					1972 (выпуск мальков 1971 г.)					
	Месяцы	VII	VIII	X	XI	XII	III	IV	V	VI	VII
Компоненты											
Бокоплав	84,4		85,7	100	100	88,1	18,1	6,8	28,1	32,3	
Хирономиды	3,1	85,3	7,6	—	—	—	—	7,1	9,6	14,3	
Поденки	5,1	—	1,7	—	—	2,0	12,1	9,2	6,4	2,7	
Пиявки	5,0	14,7	1,9	—	—	9,9	5,5	10,8	40,3	5,6	
Жуки	0,5	—	—	—	—	—	—	19,6	13,9	40,7	
Личинки двукрылых	—	—	—	—	—	—	—	20,5	—	—	
Икра	—	—	—	—	—	—	64,3	16,0	1,7	—	
Прочие	1,9	—	3,1	—	—	—	—	—	—	4,6	
Средн. вес пищ. комка, мг	244,9	200,0	160,1	178,6	36,0	280,3	240,2	338,8	375,6	438,9	
Средн. длина мальков, см	6,8	8,5	9,3	9,7	10,7	13,7	10,8	12,5	14,3	14,0	
Число исслед. кишечников	24	34	13	10	4	3	4	16	8	18	

В разные месяцы в составе пищи молоди форелей менялись доминирующие компоненты. Так, в апреле в пищевом комке преобладала икра форели (64,3%), в мае — личинки двукрылых (30,5%), в июне — пиявки (40,3%), в июле — личинки и имаго жуков (40,7%). Эти изменения в питании молоди по месяцам свидетельствуют не об избирательности молоди в питании, а об изменениях в кормовой базе речек.

По данным М. Г. Дадикяна, в 1960 г. основной пищей мальков в реке являлись личинки хирономид и поденок, а также бокоплав. В настоящее время основной пищей молоди форели р. Масрик являются бокоплав, а личинки хирономид, доминирующие в питании мальков в рр. Гаварагет и Макенис, стали лишь примесью.

Накормленность молоди форели, определяемая по общим индексам наполнения кишечника, во всех изученных нерестово-нагульных реках в весенне-летнее время, как правило, была выше, чем в осенне-зимний период (табл. 4).

Таблица 4

Общие индексы наполнения кишечника молоди форели, ‰

Реки	Годы сбора	Выпуск личинок 1970 г.			Выпуск личинок 1971 г.										Выпуск личинок 1972 г.			
		VII	VIII	X	VII	VIII	X	XI	XII	III	IV	V	VI	VII	IV	V	VI	VII
Г. варагет Макенис Масрик	1971—1972	127,0	89,5	89,0	154,5	124,0	111,0	99,9	95,5	137,8	98,6	234,6	81,2	—	202,5	325,0	138,0	134,3
	1971—1972				169,7	268,0	64,7	—	—	—	—	—	—	—				
	1971—1972				161,7	185,2	137,0	67,4	21,9	80,7	138,2	135,0	103,2	104,0				

Таблица 5

Упитанность (по Фультону) молоди форели в отдельных реках

Месяцы Речки	Выпуск личинок 1970 г.			Выпуск личинок 1971 г.										Выпуск личинок 1972 г.								
	VII	VIII	X	VII	VIII	X	XI	XII	III	IV	V	VI	VII	IV	V	VI	VII	Ср				
Гаварагет Макенис Масрик	1,23	1,25	1,22	1,17	1,19	1,25	1,26	1,17	1,31	1,29	1,31	1,25	—	1,00	1,16	1,22	1,20	1,24				
				1,20	1,20	1,21																1,18
				1,19	1,21	1,29	1,37	1,28	1,39	1,33	1,30	1,25	1,34									1,27

В течение лета 1971 г. высокие индексы наполнения кишечников были у макенинской молоди, в осенние и зимние месяцы—у гаварагетских мальков.

Сравнивая накормленность молоди форелей в речках в 1971—1972 гг. с данными за некоторые месяцы 1960 г., можно сделать заключение, что у гаварагетской и масрикской молоди она не претерпела больших изменений, в то время как у макенинской молоди стала значительно ниже, за исключением мая, когда индексы наполнения возросли почти в два раза.

Ниже приводятся материалы по упитанности, весовому и линейному росту мальков форели из разных рек (табл. 5—6). Судя по этим данным, можно оценить условия нагула молоди в отдельных реках (к сожалению, материалы о кормовых ресурсах рек последних лет отсутствуют).

Упитанность мальков форели во всех исследованных речках в течение всего периода нагула остается относительно постоянной, колеблясь в незначительных границах, и только у макенинской молоди с апреля по июль она увеличивается с 1,00 до 1,20.

Таблица 6

Темп роста молоди форели в притоках оз. Севан

Время лова	Средн. длина, см	Колебания длины	Средн. вес, г	Колебания веса	Число рыб
р. Гаварагет					
14—VII 1971	4,7	4,1—6,0	1,39	0,65— 2,80	31
11—VIII	6,1	4,3—8,6	3,05	0,90— 7,3	57
27—X	8,2	6,4—10,4	7,20	3,10— 14,5	47
18—XI	7,9	6,4—13,1	6,76	3,3 — 30,4	73
14—XII	8,2	6,0—12,7	7,0	2,7 — 26,4	28
2—III 1972	8,9	6,9—10,6	9,7	4,0 — 16,5	18
3—IV	9,1	7,3—11,0	11,3	4,8 — 17,9	25
3—V	9,5	6,6—11,6	11,9	3,5 — 19,9	25
30 VI	11,3	8,8—13,6	18,7	8,5 — 31,0	17
14—VII 1971	12,5	8,6—20,9	27,7	8,2 —114,5	41
11—VIII	13,7	10,3—20,5	37,6	12,9 —133,2	24
12—X	15,9	13,4—17,7	49,3	28,7 — 68,0	5
р. Макенис					
17—VII 1971	4,9	3,1—6,3	1,52	0,3 — 3,0	28
12—VIII	6,0	4,4—8,0	3,0	1,0 — 6,3	17
30—X	7,8	5,7—9,5	6,0	2,2 —10,5	14
4—IV 1972	2,4	2,0—2,7	0,14	0,06— 0,21	8
19—V	3,3	2,9—3,7	0,42	0,28— 0,61	12
6—VI	3,8	3,1—5,1	0,73	0,36— 1,6	12
2—VII	4,7	3,4—5,3	1,23	0,72— 1,8	7
р. Масрик					
17—VII 1971	6,8	4,5—8,0	3,85	1,0— 5,9	21
12—VIII	8,5	7,1—9,8	7,64	4,4—11,4	30
30—X	9,3	5,4—12,0	11,6	1,9—22,1	13
22—XI	9,7	5,5—12,6	15,1	2,1—28,6	10
15—XII	10,7	10,2—11,2	15,7	13,8—18,0	4
2—III	13,7	12,0—15,6	37,1	24,0—51,5	3
4—IV	10,8	9,4—12,5	17,3	10,8—26,9	4
4—V	12,5	8,7—16,5	26,9	8,8—52,1	16
6—VI	14,3	11,6—17,6	38,6	18,2—71,0	8
3—VII	14,0	9,7—18,1	40,0	12,7—76,8	18

Судя по величинам коэффициентов упитанности молоди в разных речках, можно заключить, что наиболее благоприятные условия для нагула имеются в р. Масрик. Однако необходимо учитывать и то, что в р. Масрик выпускается молоди в 2 раза меньше, чем в р. Макенис, и в 4 раза меньше, чем в р. Гаварагет.

Сравнивая среднюю упитанность мальков в речках в 1971—1972 гг. с упитанностью в 1960 г. (в р. Гаварагет—1,16, в р. Макенис—1,13 и в р. Масрик—1,27), можно отметить, что у гаварагетской и макенинской молоди она стала немного выше, у масрикской осталась без изменения.

При анализе роста молоди выяснилось, что существует заметное различие в темпах ее линейного и весового роста в отдельных речках.

Учитывая, что выпуск личинок форели рыболовными заводами в притоки озера производится почти одновременно, можно считать, что наиболее высокий рост характерен для мальков р. Масрик. С момента выпуска в речку и до середины июля, т. е. примерно за полгода, масрикская молодь достигает длины в среднем 6,8 см при весе 3,85 г, в то время как гаварагетские мальки—4,7 см и 1,39 г. Преимущество в темпе роста молоди р. Масрик, по сравнению с мальками из других речек, сохраняется до ската в озеро.

Интересно сравнить рост молоди гегаркуни, выпущенной Карчакпюрским рыболовным заводом в р. Макенис, с ростом молоди, одновременно посаженной на выращивание в земляные пруды и бетонные бассейны (табл. 7).

Таблица 7

Рост и упитанность (по Фультону) молоди форели в р. Макенис, в прудах и бассейнах Карчакпюрского рыболовного завода

Место нагула	Показатели	Месяцы					
		IV	V	VI	VII	VIII	X
Река Макенис	Упитанность	1,03	1,16	1,22	1,20	1,20	1,21
	Средн. длина, см	2,4	3,3	3,8	4,7	6,0	7,8
	Средн. вес, г	0,14	0,42	0,73	1,23	4,4	6,0
Пруды	Упитанность	0,77	0,50	—	0,85	1,06	0,89
	Средн. длина, см	2,5	3,1	—	4,4	4,9	6,6
	Средн. вес, г	0,12	0,15	—	0,99	1,25	3,9
Бассейны	Упитанность	1,03	1,12	1,18			
	Сред. длина, см	2,3	3,1	3,7			
	Средн. вес, г	0,12	0,34	0,61			

Данные таблицы показывают, что в прудах и особенно в бассейнах мальки растут медленнее, чем в речке, причем это отставание проявляется в линейном и, особенно, в весовом росте. Коэффициенты упитанности мальков гегаркуни в прудах и бассейнах также ниже, чем в речке. Сказанное выше свидетельствует о том, что условия откорма молоди форели в речках являются более благоприятными.

Прежде чем перейти к характеристике ската молоди форели в озеро, выпускаемой рыболовными заводами в притоки в январе—феврале в виде личинок, необходимо проследить, как происходит расселение их по речке с момента выпуска.

Облов молоди в р. Макенис, проведенный в апреле 1972 г., т. е. спустя два месяца после выпуска, показал, что молодь продолжает держаться в районах выпуска. В мае мальки расселяются уже по всей

речке, но концентрация их в отдельных участках русла была различной.

Наблюдения за распределением молоди гегаркуни в р. Гаварагет, проведенные в течение 1971 г., показали, что оно в основном такое же, как и в р. Макенис. Кроме мальков выпуска 1971 г., в этой реке продолжали нагуливаться задержавшиеся здесь мальки выпуска 1970 г. Эти, более крупные по размеру, рыбки держались в основном в сравнительно глубоких местах (на ямах). Поскольку молодь разных размеров держится разобщенно, кормовые ресурсы реки используются более интенсивно.

Скат молоди форели во всех речках начинается примерно в июле. В этом месяце мальки впервые стали вылавливаться в самом нижнем течении притоков, откуда, не найдя здесь благоприятных для нагула условий, они очень быстро скатываются в озеро. В устье р. Гаварагет в июле 1971 г. были пойманы мальки двух размерных групп: 4,6—5,0 см (5 экз.) и 8,6—19,0 см (25 экз.). По всей вероятности, наличие в составе скатывающейся молоди двух размерных групп является следствием совпадения начала ската молоди выпуска 1971 г. с продолжающимся скатом мальков, выпущенных в речку в 1970 г.

В августе в районе приустьевого участка р. Гаварагет среди выловленных мальков крупных особей размером 8,6—18,5 см стало в 2,5 раза меньше, чем было в июле, а число мальков мелких размеров (4,4—7,0 см) увеличилось почти в 3 раза. В октябре в устье реки уже не было поймано ни одного крупного малька (в этом месяце по всему руслу реки их было выловлено только 5 экз.), в то время как число мальков выпуска 1971 г. все увеличивалось.

В ноябре по всей речке не было обнаружено ни одного крупного малька, скат мелкой молоди продолжался в более ускоренном темпе, судя по тому, что средний ее размер стал несколько ниже, чем был в октябре (табл. 6).

Наблюдения за подростой молодью в декабре показали, что часть мальков готовится к зимовке в реке, скапливаясь в наиболее глубоких ее местах в районе селений Норадуз и Арцвакар. Другая часть молоди постепенно спускалась к устью реки, откуда без задержки скатывалась в озеро.

Ранней весной, в марте, облов молоди на вышеуказанных глубоких местах реки Гаварагет показал, что плотность ее здесь значительно уменьшилась. Скат же мальков в озеро по-прежнему продолжался. Это подтверждается их небольшим линейным приростом за декабрь—март (всего 0,7 см), что могло произойти только в случае ската более крупной молоди. В дальнейшем скат молоди происходит более интенсивно, о чем свидетельствует появление в нижнем течении реки молоди крупных размеров в возрастающих количествах. Полностью скат заканчивается к концу октября.

Исходя из изложенного выше, можно сделать вывод, что в р. Гаварагет скат молоди выпуска каждого года начинается в июле этого года и заканчивается в октябре следующего, т. е. продолжается около 16 месяцев. Молодь при этом живет в речке от 6 до 22 месяцев.

К сожалению, произвести количественный учет скатывающейся в озеро молоди с определением того, какая часть ее скатывается на первом году жизни, какая—на втором, мы не имели возможности из-за отсутствия на речках рыбопропускного учетного сооружения.

Как уже отмечалось выше, скат молоди форели во всех речках начинается почти в одно и то же время—в июле года выпуска, т. е. 5—6 месяцев спустя, заканчивается же он в различных речках неодновременно. Раньше всех заканчивается скат мальков форели из

р. Макенис—в ноябре. Молодь в этой речке живет от 6 до 10 месяцев, скат ее в озеро длится около 5 месяцев. Позже всех заканчивается скат молоди из р. Гаварагет. В р. Масрик скат мальков заканчивается в августе следующего года после выпуска, т. е. на три месяца раньше, чем из р. Гаварагет. Следовательно, молодь живет в этой речке от 6 до 19 месяцев, скат ее в озеро продолжается 13 месяцев.

По данным В. И. Владимировой и М. Г. Дадикиана, молодь форели в притоках Севана находилась не более 12 месяцев. К концу этого срока, как правило, скат мальков из речек в озеро полностью завершился. Следовательно, в настоящее время только для р. Макенис сроки ската молоди сохранились прежними, в других речках (Гаварагет и Масрик) они значительно удлинились.

Более поздний скат молоди форели из р. Гаварагет, по сравнению с р. Масрик, объясняется, вероятно, сравнительно медленным темпом ее роста. В. В. Азбелев (1959) указывает, что молодь семги в северных реках, имеющая медленный темп роста, остается в реке более продолжительное время, нежели быстрорастущая. По мнению Ф. В. Крогиус и Е. М. Крохина (1948), обилие корма в водоеме является одной из причин, определяющих продолжительность пребывания молоди красной в пресной воде.

Можно предполагать, что одной из причин более длительного пребывания молоди форели в речках Гаварагет и Масрик в последние годы также явилось повышение обеспеченности ее пищей. Из-за отсутствия материалов о продуктивности притоков Севана в последние годы, а также по численности кормящейся в них молоди мы не можем с полной достоверностью связывать улучшение условий нагула либо с улучшением кормовой базы речек, либо со значительным уменьшением выживаемости в них молоди.

Таким образом, нашими исследованиями установлены существенные изменения в питании, сроках и характере ската молоди форели в настоящее время.

Наряду с выявленными изменениями в биологии молоди форели в речной период ее жизни, очень интересным фактом, наблюдаемым впервые, явилось созревание некоторой части молоди, причем исключительно самцов, в речках до их ската в озеро. В р. Гаварагет в августе 1971 г. было поймано два созревших самца, один длиной 13,3 см и весом 32,3 г, другой—длиной 18,5 см и весом 78,0 г. В р. Макенис зрелые самцы не обнаружены. Наибольшее число созревших самцов выловлено в р. Масрик—18 экз., где они составляли 13% от всего числа форелей, выловленных за период наблюдения с июля 1971 г. по июль 1972 г. Созревшие самцы не отличались по длине и весу от остальной молоди, нагуливавшейся в речках (табл. 8).

Созревшие самцы одного размера с молодью имеют на чешуе оди-

Таблица 8

Средние показатели длины, веса и упитанности самцов, выловленных в р. Масрик (наши данные)

Возраст	Средн. длина, см	Колесания длины	Средн. вес, г	Колесания веса	Упитанность	Число рыб
0+						
12 склеритов	11.3	10.6—12.0	19.4	15.8—24.3	1.40	12
21 склерит	17.5	15.6—20.1	64.2	51.6—115.0	1.33	6

наковое с нею количество склеритов, что свидетельствует о том, что они не отстают по темпу роста от молоди и не являются карликами.

Наиболее частую встречаемость созревших самцов в р. Масрик вероятнее всего связать с лучшими в этой реке условиями нагула, о чем свидетельствуют хорошие темпы роста и упитанность молоди. Можно предположить, что именно богатые кормовые ресурсы р. Масрик в значительной мере способствовали раннему созреванию в популяции молоди некоторого количества ее членов.

По мнению Г. В. Никольского (1950), созревание самцов у проходных лососей в пресной воде обеспечивает виду наиболее рациональное использование кормовых ресурсов моря, последние более полно используются в этом случае воспроизводящими особями вида—самками.

Заключение

В настоящее время, по сравнению с прошлыми годами (1936 г. и 1960—1961 гг.), качественный состав пищи молоди форели в речках—притоках оз. Севан—претерпел изменения. В пищевом спектре молоди увеличилась роль бокоплавов, личинок хирономид и снизилось значение личинок поденок и мошек. Питание молоди, остающейся в рр. Гаварагет и Масрик на второй год после выпуска, более разнообразно по составу кормовых объектов, однако преобладающими остаются те же бокоплав и личинки хирономид.

Судя по темпу роста и упитанности, условия нагула молоди форели значительно лучше в речках, нежели в прудах и бассейнах севанских рыбоводных заводов. Молодь, выращиваемая в бассейнах с января по июль, при выпуске ее в речки имеет средний вес около одного грамма, вес молоди того же возраста, растущей в речках, в июле колеблется от 1,39 до 3,85 г.

В настоящее время молодь форели в рр. Гаварагет и Масрик по сравнению с прошлыми годами стала задерживаться на 7—10 месяцев дольше. Сроки ската молоди из р. Макенис значительных изменений не претерпели.

Изучение биологии молоди форели в речной период жизни необходимо продолжать с одновременным количественным учетом ее ската и определением состава и величины кормовых ресурсов речек. Это позволит с большим основанием говорить о лимитирующем влиянии выживаемости молоди севанской форели в речках на состояние ее запасов в озере в последние годы.

ЛИТЕРАТУРА

- Азбелев В. В. К вопросу о продолжительности жизни молоди семги в реке. Научно-техн. бюлл. ПИНРО, 1959, т. II (10).
- Владимиров В. И. К изучению биологии молоди и размножения форели-гегаркуни. Труды Севанск. гидробиол. станции, 1940, т. 6, с. 87—118.
- Воловик С. П. Материалы по биологии молоди сима *Oncorhynchus masu* (Brevoort) некоторых рек Сахалина. «Вопр. ихтиол.», 1963, т. 3, вып. 3 (28), с. 506—511.
- Дадибян М. Г. Материалы по биологии молоди ишхана в речной период жизни. Биол. журн. Армении, 1975, т. 28, № 12, с. 12—20.
- Крогиус Ф. В., Крохин Е. М. Об урожайности молоди красной. Изв. ТИНРО, 1940, т. 28, с. 3—27.
- Мешкова А. М. Отчет Севанск. гидробиол. станции, 1961.
- Никольский Г. В. О динамике численности стада рыб и о так называемой проблеме продуктивности водоемов. Зоол. журн., 1950, т. 29, вып. 6, с. 489—500.
- Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях, 1961, Изд. АН СССР, М.

Г. Г. Южакова

О состоянии запасов севанских сига в 1961—1970 гг.

По мере понижения уровня вод Севана (см. Приложение) складывались благоприятные условия для воспроизводства и жизни сига, о чем свидетельствовали рост их численности и ежегодное увеличение уловов. Рост численности сига в озере начался во второй половине 60-х годов. С этого времени они становятся объектом промысла, а с 1965 г.—основной промысловой рыбой; в последние годы уловы сига составляют более 6 тыс. ц. В табл. 1 приведены уловы сига за ряд лет (данные промыслово-биологического года, за 1931—1960 гг. представлены средние уловы по десятилетиям).

Таблица 1

Уловы сига по годам

Годы	1931—1940	1941—1950	1951—1960	1961	1962	1963	1964
Ц	21	53	775	1902	2034	2002	3164
Годы	1965	1966	1967	1968	1969	1970	
Ц	3926	5030	4794	6083	5549	5886	

В условиях интенсивного промысла сига необходимы систематические наблюдения за динамикой структуры их стада, темпом роста. Литературные сведения о биологических особенностях акклиматизированных в озеро сига (Фортунатов, 1927; Павлов, 1947; Маилян, 1957) относятся к периоду, когда численность этих рыб была незначительной, и в настоящее время не могут удовлетворять требованиям рыбного хозяйства.

Данная работа посвящена анализу размерно-возрастной структуры стада сига, темпа роста, упитанности, плодовитости в условиях их высокой численности.

Для настоящей работы использованы материалы, собранные в 1961—1970 гг. Сбор и обработка материала проводились по общепринятой методике. Длину рыб измеряли по Смитту.

В 1931—1945, 1950—1955 гг., когда численность сига была низкой, в уловах весенне-летней путины они встречались в незначительном количестве. В 1956—1965 гг. улов сига в период нагула составлял около 20% от годового улова, основной их лов производился в период нереста. С 1966 г. уловы нагульных сига значительно возросли и в настоящее время составляют около 40% годового улова. Весенняя путина продолжается с апреля по июль, максимальные уловы сига приходятся на май—июнь, когда наблюдается массовый подход сига к берегам. В этот период применяется в основном неводный лов, сетевой промысел развит слабо. Лов сига в осенне-зимний (нерестовый) период производится с сентября по январь, основной лов—в декабре, во время массового нереста. Нерестовые сига вылавливаются сетями, ставными неводами, а в разгар нереста и закидными неводами.

Улов сигов в течение года в различных районах озера неодинаков (табл. 2). Норадузский район, характеризующийся широкой литоральной зоной с высокопродуктивными авлаками, отличается наибольшими концентрациями нагульного сига. Максимальные скопления нерестового сига наблюдаются в Мартунином и Карцахпюрском районах, где расположены их основные нерестилища.

Таблица 2

Уловы сигов в различных районах озера

Районы	Норадуз		Мартуни		Карцахпюр		Севан		По озеру	
	Ц	%	Ц	%	Ц	%	Ц	%	Ц	%
годы										
Нагульный сиг										
1961—1965	184,6	36,7	107,0	21,2	140,3	27,8	71,9	14,3	503,8	100
1966	532,7	29,2	654,6	35,9	377,9	20,8	256,6	14,1	1821,8	100
1967	468,5	22,4	526,0	25,1	539,8	25,8	560,5	26,7	2094,8	100
1968	1010,0	49,4	424,4	20,8	205,1	10,0	403,7	19,8	2043,2	100
1969	808,5	32,6	564,0	22,7	379,4	15,3	728,4	29,4	2480,3	100
19 0	849,9	34,9	545,6	22,4	572,0	23,5	469,3	19,2	2436,8	100

Нерестовый сиг

1961—1965	379,0	17,9	883,6	41,7	714,7	33,8	139,7	6,6	2117,0	100
1966	488,8	15,6	1212,1	38,7	1020,3	32,6	409,8	13,1	3131,0	100
1967	451,8	16,7	1286,0	47,6	601,5	22,3	359,9	13,4	2699,2	100
1968	591,3	14,6	1818,2	45,0	1113,2	27,6	517,5	12,8	4040,2	100
1969	463,1	15,1	1335,4	43,5	914,0	29,8	356,3	11,6	3068,8	100
1970	668,3	19,4	1430,4	41,5	1045,2	30,3	305,1	8,8	3449,0	100

В последние 10 лет (1961—1970 гг.) в уловах весенне-летней путины встречались сиги длиной от 18 до 55 см, весом от 85 г до 3,2 кг, в возрасте от 1 до 7, реже 8 лет. Единично попадались особи длиной 56—57 см. Основу промысла в эти годы составляли рыбы размером от 20 до 30 см, главным образом годовики (около 70%). В табл. 3 приводится размерный состав нагульных рыб, средняя длина, вес, возраст по годам.

Таблица 3

Размерный ряд нагульных сигов, %

Длина, см	Размерный ряд нагульных сигов, %									Средняя длина, см	Средний вес, г	Средний возраст
	до20	—25	—30	—35	—40	—45	—50	—55				
Годы												
1961—1965	0,2	17,9	46,1	6,0	14,7	9,4	4,9	0,8	30,8	480,4	1,9	
1966	0,7	40,0	31,4	7,4	12,8	5,9	1,7	0,1	28,3	382,3	1,5	
1967	0,5	19,4	46,6	7,6	18,1	6,9	0,9	—	29,8	437,1	1,7	
1968	0,6	35,9	18,4	9,6	22,6	11,4	1,4	0,1	30,5	469,3	1,8	
1969	0,1	23,4	23,9	13,6	25,7	11,5	1,7	0,1	31,6	528,1	2,0	
1970	0,8	49,1	18,1	8,6	14,7	8,1	0,6	—	28,4	375,1	1,5	

Процентное соотношение рыб разных размерных групп по годам колеблется. В 1961—1965 гг. в уловах преобладали рыбы длиной 25—30 см (46,1%). В 1966 и 1970 гг. увеличилась доля рыб размером

20—25 см (в среднем 44,5%), что объясняется вступлением урожайных поколений 1965 и 1969 гг. рождения.

В условиях интенсивного промысла сократилась в уловах роль рыб длиной 45 см и выше. Так, за 1966—1970 гг. средний процент рыб размером 45—55 см составил в среднем 1,3% против 5,7 в 1961—1965 гг., а в уловах 1970 г. эти рыбы занимали ничтожную долю (0,6%).

Средние размеры нагульных сигов из разных районов озера существенно различаются (табл. 4). Наиболее крупная рыба ловится в Норадузском и Севанском районах. Молодые сиги концентрируются в более мелководных районах озера, какими являются Мартунинский и Карцахпюрский.

Таблица 4

Средняя длина нагульных сигов по районам озера, см

Годы	Районы			
	Норадуз	Мартуни	Карцахпюр	Севан
1966	31,3	28,8	26,2	30,6
1967	33,9	29,7	28,6	34,5
1968	33,5	28,3	25,3	31,6
1969	31,5	28,5	30,2	36,0
1970	31,7	23,3	27,5	31,2

Заметно различаются сиги по размерам в зависимости от времени лова (табл. 5). Более крупная рыба ловится в мае (средняя длина—32,6 см).

Таблица 5

Процентное соотношение сигов по размерным группам (май-июнь 1968 г.)

Месяцы	Длина, см								
	15—20	25	30	35	40	45	50	55	Средн.
май	0,6	30,1	9,3	11,2	28,5	18,0	2,1	0,2	32,6
июнь	0,6	40,8	26,0	8,5	17,6	5,7	0,8	—	28,7

В майских уловах основную массу составляли рыбы размером 20—25 и 35—40 см (58,6%), в июньских преобладали сиги размерных групп 20—25 и 25—30 см (66,8%). Снижение среднего размера (28,7 см) рыб в июньских уловах произошло за счет сокращения доли крупных рыб.

Как уже отмечалось ранее (Южакова, 1974), уловы нагульных сигов в 1966—1970 гг. были представлены семью возрастными группами (от 1- до 7-годовиков). Модальной возрастной группой в нагульном стаде были годовики, составившие в среднем за пятилетие 60,8% от общего количества; двухгодовики составили 20,1%, трехгодовики—9,6, четырехгодовики—5,7, следующие 3 возрастные группы—3,8%. С 1966 по 1969 гг. наблюдалось нарастание среднего возраста (табл. 3), что связано с увеличением доли двух—трехгодовиков (длиной 35—40 см).

В уловах нагульных сигов преобладали самки (75—80%). Такое соотношение полов в период нагула отмечено у ряда рыб (Петкевич, 1952; Никольский, 1965 и др.) и объясняется тем, что самки после нереста сразу же покидают нерестилища, в то время как самцы задерживаются там дольше, участвуя в нересте с несколькими самками, и поэтому вылавливаются в большей степени.

Более заметные изменения наблюдаются в размерно-возрастной структуре уловов нерестовых сига. По данным 1966—1970 гг., в нерестовом стаде значительно сократилась роль крупных рыб (табл. 6). Так, самцы размерной группы 43—46 см в 1966—1970 гг. составили в среднем 7,6% от общего количества против 16,4 в 1961—1965 гг., самки—17,2% против 29,6. Еще более снизилась доля самцов размерной группы 46—49 см, которые, по данным 1966—1970 гг., составили в среднем 0,5% против 3,9 и самок—1,8% против 11,5 в предшествующие 5 лет. В связи с сокращением в уловах роли крупных рыб снизились средние длина и вес самцов и самок. В настоящее время в уловах длина самцов колеблется от 30,0 до 48,0 см, вес—от 340 до 1450 г, длина самок—33,0—50,0 см, вес—490—1800 г. Более крупные особи встречаются единично или совсем отсутствуют.

Таблица 6

Размерный ряд нерестовых сига, %

Годы	Длина, см \ Пол	до 34	—37	—40	—43	—46	—49	—52	Средняя длина	Сред- ний вес, г
1961— 1965	Самцы	5,5	14,3	25,2	34,4	16,4	3,9	0,3	40,2	865
	Самки	0,2	2,4	15,8	38,4	29,6	11,5	2,1	42,7	1112
	оба пола	3,7	10,0	21,6	35,7	21,4	6,7	0,9	41,1	951
1966	самцы	6,5	16,7	40,4	29,4	6,1	0,9	—	39,0	805
	самки	0,1	2,8	32,7	43,3	17,9	2,5	0,7	41,3	1033
	оба пола	4,3	11,9	37,8	34,2	10,1	1,5	0,2	39,8	883
1967	самцы	7,9	32,7	26,6	24,6	7,6	0,6	—	38,3	794
	самки	0,5	3,3	27,0	46,7	19,7	2,8	—	41,3	1048
	Оба пола	5,8	24,7	26,7	30,7	10,9	1,2	—	39,2	863
1968	самцы	4,0	17,7	42,0	28,8	7,1	0,4	—	39,1	832
	самки	0,7	6,8	35,0	40,0	15,6	1,6	0,3	40,6	993
	оба пола	2,9	14,2	39,8	32,4	9,8	0,8	0,1	39,6	883
1969	самцы	3,4	11,1	37,6	37,4	10,0	0,5	—	39,8	872
	самки	0,2	3,7	30,4	47,3	16,8	1,5	0,1	41,1	998
	оба пола	2,1	8,3	34,9	41,2	12,6	0,9	—	40,2	921
1970	самцы	11,5	15,6	33,5	31,8	7,4	0,2	—	38,8	753
	самки	0,4	3,0	32,2	46,9	16,1	1,4	—	40,9	930
	оба пола	8,6	12,2	33,1	35,9	9,7	0,5	—	39,4	801

В годы наблюдений в уловах были встречены сиги в возрасте от 1+ до 8+ лет (табл. 7).

В 1966—1970 гг. основу промысла составляли три возрастные группы: 2+, 3+, 4+. У самцов преобладали особи в возрасте 2+, 3+ (44,5—74,2%), у самок—в возрасте 3+, 4+ (56,4—82,1%). Как видно из приведенной таблицы, модальные возрастные группы почти одни и те же. Это означает, что обновление возрастного состава сига происходит более или менее одинаковыми по мощности поколениями. Если учесть, что созревание поколения у севанских сига осуществляется в течение 2—3-х лет (самцы созревают в возрасте 1+, 2+, самки—2+, 3+), то становится очевидным, что нерестовое стадо состоит главным образом из пополнения—впервые созревающих особей.

Анализ изменения возрастной структуры нерестового стада севанских сига по мере роста их численности (табл. 8) показывает,

Таблица 7

Возрастной состав нерестовых сигов, %																		
С а м ц ы										С а м к и								
Годы \ Возраст	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	Средн.	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	Средн.
1961—1965	5,3	26,2	18,3	32,2	14,0	3,3	0,6	0,1	3,4	0,2	9,5	18,2	38,2	22,7	8,1	2,5	0,6	4,1
1966	7,1	33,9	31,9	19,5	5,3	2,1	0,2	—	2,9	—	13,9	32,1	35,3	14,8	3,6	0,3	—	3,6
1967	3,3	44,3	28,2	16,5	6,8	0,9	—	—	2,8	—	6,7	52,9	29,2	9,6	1,6	—	—	3,5
1968	1,5	36,0	36,3	20,2	5,5	0,5	—	—	2,9	0,1	15,2	38,2	30,9	12,0	3,1	0,5	—	3,5
1969	5,1	39,5	34,7	16,4	4,2	0,1	—	—	2,8	—	16,2	44,1	32,1	6,6	0,9	0,1	—	3,3
1970	13,6	35,6	25,8	22,2	2,7	0,1	—	—	2,6	0,4	19,2	35,6	37,3	6,4	1,1	—	—	3,3

что в 1966—1970 гг. произошло сокращение возрастного ряда (выпали две возрастные группы—8+, 9+), снизилась роль рыб в возрасте 6+ и 7+, в результате чего наблюдается значительное омоложение стада.

Таблица 8

Изменение возрастной структуры нерестового стада сига
по мере роста их численности, %

Годы	Возраст									Средний возраст	Автор
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+		
1934—1937	1,2	16,0	41,9	23,0	8,9	4,1	3,0	1,7	0,2	3,6	Павлов, 1947
1952—1953	0,6	3,5	23,6	46,1	13,6	6,0	2,4	2,2	2,0	4,2	Маилян, 1957
1961—1965	2,5	17,7	18,5	35,3	18,5	5,6	1,5	0,3	—	3,7	наши
1966—1970	4,3	30,4	34,1	23,4	6,5	1,2	0,1	—	—	3,0	данные

Такое изменение в структуре нерестового стада сига обусловлено в основном двумя причинами: высоким пополнением и возросшей интенсивностью промысла.

Наши данные по возрастному составу сига близки к аналогичным данным П. И. Павлова (1947). По его исследованиям также наблюдалось омоложение нерестового стада этих рыб, но поскольку пополнение из года в год было незначительным, состояние запасов сига оставалось далеко не удовлетворительным.

Впоследствии, при понижении уровня озера на 8 м (1953 г.), начавшийся рост численности сига еще не предопределял их дальнейшую судьбу. Р. А. Маилян (1957) предполагал, что «... в связи с прогрессирующим спуском уровня озера ожидается обнажение существующих нерестилищ, что, несомненно, будет лимитировать воспроизводство стада». Однако численность сига не только не снизилась, но продолжала расти, и особенно интенсивно после понижения уровня озера на 16—17 м.

Безусловно, указанные П. И. Павловым (1947) и Р. А. Маиляном (1957) нерестилища давно обсохли, а новые освоенные ситами площади для нереста образовывались на участках, являющихся продолжением старых, а также в тех районах, где ранее совсем не наблюдалось икрометания (Тигранян, 1965). В настоящее время нерестилища сига расположены почти вдоль всей береговой линии озера.

С самого начала вселения в озеро Севан сига намного превзошли по темпу роста исходные формы. В течение пятидесяти лет они сохраняли высокий темп линейного и весового роста. Учитывая, что у сига не отмечается четко выраженного полового диморфизма, мы приводим средние показатели длины сига в различном возрасте без разделения их по полу (табл. 9). Средняя длина рыб каждой возрастной группы по годам колеблется в незначительных пределах. Наибольшие колебания в темпе роста отмечаются на первом году жизни (от 244 до 279 мм). Более высокие показатели длины во всех возрастных группах имеют рыбы поколений 1966 и 1968 гг. рождения. Надо полагать, что это менее урожайные поколения при относительно высокой численности сига.

Несмотря на высокую численность сига в настоящее время, средняя длина по возрастным группам близка к аналогичным в годы с низкой их численностью, т. е. темп линейного роста остается относительно стабильным.

Относительно высоким остается и темп весового роста сига (табл. 10). Однако по мере роста численности отмечается снижение

среднего веса почти во всех возрастных группах, что связано с ухудшением обеспеченности сигов пищей (Пивазян, 1972).

Таблица 9

Средняя длина нагульных сигов по возрастным группам за ряд лет (оба пола), мм

Годы \ Возраст	Возраст							Автор
	1	2	3	4	5	6	7	
1927	252	353	383	407	429	460	—	Фортунатов, 1927 Павлов, 1947 Маилян, 1957
1936	279	343	382	439	454	478	495	
1953	261	335	362	414	445	465	505	
1961—1965	263	354	390	425	448	473	500	} Наши данные
1966	246	348	377	415	443	480	—	
1967	260	341	369	410	429	460	—	
1968	249	355	386	424	442	454	—	
1969	250	343	380	417	441	467	—	
1970	244	350	397	424	449	473	—	

Таблица 10

Средний вес нагульных сигов по возрастным группам (оба пола), г

Годы \ Возраст	Возраст							Автор
	1	2	3	4	5	6	7	
1936	245	598	858	1232	1252	1652	1832	Павлов, 1947 Маилян, 1957
1953	278	625	832	1022	1248	1460	1689	
1961—1965	256	641	825	1071	1246	1437	1850	} Наши данные
1966—1970	220	616	808	978	1173	1438	1867	

При исследовании особенностей роста рыб большое значение придается показателю упитанности. Как известно (Дадибян, 1967), коэффициент упитанности отражает изменения условий питания и характеризует степень откормленности рыбы в данный отрезок времени. Упитанность нагульных сигов заметно колеблется по годам (табл. 11).

Таблица 11

Упитанность нагульных сигов (по Фультону)

Размеры, см \ Годы	Годы						
	1961—1965	1966	1967	1968	1969	1970	
20,1—25,0		1,34	1,24	1,40	1,33	1,38	1,29
25,1—30,0		1,40	1,37	1,43	1,34	1,40	1,37
30,1—35,0		1,43	1,46	1,44	1,38	1,48	1,42
35,1—40,0		1,40	1,41	1,41	1,37	1,43	1,38
40,1—45,0		1,41	1,32	1,35	1,31	1,34	1,38
45,1—50,0		1,37	1,36	1,47	1,42	1,34	1,40
Средняя „Взвешенная“		1,39	1,33	1,42	1,34	1,41	1,34

Наиболее высокая упитанность (по Фультону) отмечена у рыб размером 30,1—35,0 см. Известно, что нарастание упитанности у рыб происходит до полового созревания, после чего она несколько снижается. Рыбы размерной группы 30,1—35,0 см являются впервые созревающими, в то время как более крупные принимали участие в нересте, в результате чего и произошло снижение упитанности. В 1966 и 1970 гг. у рыб модальной группы 20,1—25,0 см наблюдалось значительное уменьшение упитанности, за счет чего снизилась средняя величина упитанности сигов в эти годы. По-видимому, снижение упи-

танности сига в указанные годы связано с ухудшением условий питания вследствие урожайности поколений 1965 и 1969 г. рождения.

По данным Р. А. Маиляна (1957), в 1952—1953 гг. упитанность по Фультону нагульных сига была более высокой, составив в среднем 1,67 у самцов, при колебании от 0,82 до 2,02, и 1,71—у самок, 0,83—2,68. В эти годы был высоким и показатель упитанности по Кларк: 1,51 (0,74—1,60) — у самцов, 1,53 (1,38—1,84) — у самок. В настоящее время (1966—1970 гг.) коэффициент упитанности по Кларк составляет в среднем у самцов 1,20 (0,87—1,48), у самок—1,22 (0,78—1,61). Сравнивая средние показатели упитанности сига в разные годы, надо учесть не только низкую численность их в 1952—1953 гг., но и то, что в весенне-летнюю путину в основном ловились рыбы в возрасте 2+, 3+ (61,3%), имеющие более высокую упитанность.

Сравнивая упитанность сига нерестового стада по размерным группам, можно отметить, что, как и в период нагула, наиболее упитанными являются особи длиной 30,1—35,0 см; с ростом рыбы коэффициент их упитанности снижается (табл. 12).

Таблица 12

Упитанность нерестовых сига (среднее за 1966—1970 гг.)

Размеры, см	По Фультону		По Кларк	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки
30,1—35,0	1,37	1,57	1,31	1,45
35,1—40,0	1,31	1,43	1,22	1,21
40,1—45,0	1,27	1,36	1,17	1,12
45,1—50,0	1,23	1,28	1,13	1,05

В нерестовый период упитанность по Фультону у рыб всех размерных групп выше у самок, что связано с большим весом их половых продуктов. Упитанность по Кларк, наоборот, выше у самцов. Исключение составляют впервые созревающие самки размерной группы 30,1—35,0 см, у которых упитанность выше.

На основании наших и литературных данных можно утверждать, что упитанность сига за последние двадцать лет снизилась почти на 30%, что позволяет говорить об ухудшении обеспеченности их пищей.

Определенный интерес представляет изменение абсолютной плодовитости сига в период роста их численности. По данным П. И. Павлова (1947), абсолютная плодовитость сига в 1936—1937 гг. составляла 29,3 тыс. икринок, при колебании 13,9—56,9 тыс. икринок. Почти такой же она оставалась в 1953 г. (Маилян, 1957), составив в среднем 29,7 тыс. икринок (15,9—61,5). В 1959 г. произошло значительное увеличение абсолютной плодовитости, в среднем она равнялась 38,8 тыс. икринок, при колебании 12,6—78,1 тыс. икринок. Начиная с 1967 г., абсолютная плодовитость сига колеблется в пределах 9,9—61,0 тыс. икринок, составляя в среднем 27,0 тыс. икринок.

Наибольшая плодовитость в 1967 г. (табл. 13) была отмечена у рыб размерной группы 43,1—45,0 (31,4 тыс. икринок), в 1968 г.—у рыб длиной 39,1—41,0 см (26,9 тыс. икринок), в 1970 г.—у рыб от 41,1 до 43,0 см (в среднем 31,2 тыс. икринок). У наиболее крупных рыб абсолютная плодовитость несколько снижается, что связано с угасанием половой деятельности при раннем созревании севанских сига. Интересно сравнить абсолютную плодовитость сига модальных размерных групп (39,1—41,0 и 41,1—43,0 см). В течение последних трех лет абсолютная плодовитость у рыб размерной группы 39,1—40,0 см оставалась относительно одинаковой. У рыб размерной груп-

Таблица 13

Абсолютная плодовитость сигов в зависимости от их размеров (тыс. икринок)

Годы Средн. размеры, см	1967	1968	1970	Средняя относительная численность, %
35,1—37,0	20,2	18,7	—	4,9
37,1—39,0	22,7	20,8	24,4	15,7
39,1—41,0	27,0	26,9	26,1	30,5
41,1—43,0	29,5	26,3	31,2	29,7
43,1—45,0	31,4	22,5	27,6	14,3
45,1—47,0	25,5	—	21,4	4,0
47,1—49,0	26,3	—	—	0,9

пы 41,1—43,0 см абсолютная плодовитость колебалась в более широких пределах. В 1968 г. она снизилась на 3,2 тыс. икринок по сравнению с 1967 г., в 1970 г. увеличилась на 1,7 тыс. икринок. По-видимому, такие колебания плодовитости можно объяснить изменениями условий питания.

В настоящее время сиги—самая многочисленная рыба в озере, что обуславливается широким ареалом нагула, высоким темпом роста, пищевой пластичностью (Смолей, 1964; Пивазян, 1972), ранним наступлением половой зрелости и относительно высокой индивидуальной плодовитостью.

Величина поколений сигов за пятилетие (1966—1970 гг.) составила в среднем 900 тыс. шт. Промысловый запас сигов, по данным 1968—1970 гг., равнялся 3,5 млн. штук при коэффициенте вылова около 45%.

При относительно постоянной интенсивности промысла с 1968 г. наметилась тенденция к стабилизации запасов сигов. Это подтвердилось стабильной размерно-возрастной структурой нерестового стада, что возможно при одинаковом пополнении, а также сокращении величины ежегодного прироста уловов.

Многолетние наблюдения за состоянием запасов сигов показали, что наиболее рациональное их использование возможно при изъятии определенной части половозрелой рыбы в период нереста. В период весенне-летней путины промысел сигов основан на вылове нагуливающейся молодежи, годовиков, имеющих низкую товарную ценность. Поэтому промысел сигов в период нагула следует перестроить с тем, чтобы вылавливать в основном особей старших возрастов.

В настоящее время севанские сиги являются ценным материалом для зарыбления ими других водоемов Советского Союза. Сиги, акклиматизированные в оз. Иссык-Куль, обладают еще большей пластичностью, чем севанские (Никитин, 1973).

ЛИТЕРАТУРА

- Дадикян М. Г. Об обеспеченности корма и коэффициенте упитанности как ее критерии. «Вопр. ихтиол.», 1967, т. VII, 2 (43), с. 338—347.
- Маилян Р. А. Сиги озера Севан. Труды Севанск. гидробиол. станции, 1957, т. XV, с. 137—195.
- Никитин А. А. Об интродукции сиговых рыб в оз. Иссык-Куль. Изв. АН Киргиз. ССР, 1973, 5, с. 67—71.
- Никольский Г. В. Теория динамики стада рыб. М., «Наука», 1965, с. 7—365.

- Павлов П. И.* Результаты интродукции сига в озеро Севан. Труды Севанск. гидро-биол. станции, 1947, т. VIII, с. 113—141.
- Петкевич А. Н.* Биология и воспроизводство осетра в средней и верхней Оби в связи с гидростроительством. Труды Томск. ун-та, 1952, т. СХІХ, с. 39—54.
- Пивазян С. А.* О питании и пищевых взаимоотношениях форели и сига оз. Севан. «Вопр. ихтиол.», 1972, т. XII, 6 (77), с. 1086—1093.
- Смолей А. И.* О питании сига оз. Севан. Изв. АН Арм. ССР, биол. науки, 1964, т. XVIII, 6, с. 49—58.
- Тигранян Э. А.* О нерестилищах сига озера Севан. Изв. АН Арм. ССР, биол. науки. 1965, т. XVIII, 4, с. 78—81.
- Фортунатов М. А.* К вопросу о заселении Севанского озера ладожским и чудским сигами (рукопись). 1927.
- Южакова Г. Г.* Промыслово-биологическая характеристика севанских сига. Биол. журн. Армении. 1974, т. XXVII, 5, с. 74—79.

А. И. Смолей

**Биология и запасы севанских форелей
в условиях изменившегося режима озера**

Изучение динамики численности рыб занимает ведущее место в ихтиологических исследованиях, представляющих основу для ведения рационального рыбного хозяйства на водоемах.

Необходимость изучения биологии севанских форелей и закономерностей динамики их численности усугубилась искусственным понижением уровня озера.

Спуск вод озера Севан вызвал существенное изменение режима водоема и условий жизни обитающих в нем рыб (Маркосян, 1970; Legovitch, Markosian, Meshkova, Smolei, 1973).

Особенно важны изменения в термическом и кислородном режиме озера. Наиболее резко эти изменения выражены в менее глубоком Большом Севане, что особенно важно, так как по площади он значительно больше Малого и рыбный промысел сосредоточен именно в этой части озера.

В связи с понижением уровня озера в Большом Севане площади с глубинами более 30 м значительно сократились (см. Приложение). Большая часть придонных вод имеет теперь более высокие, чем до спуска, температуры—12—18°C против 7. В гипolimнионе летом наблюдается все более возрастающий дефицит кислорода. Прозрачность севанских вод за годы спуска уменьшилась вдвое и составляет в настоящее время в среднем 5,5 м.

Одновременно с изменением физико-химических условий в озере выявились определенные изменения в его биологии, говорящие об эвтрофикации водоема. К ним можно отнести сильное сокращение развития макрофитов, возрастание плотности населения в планктоне, возникновение «цветения» воды синезелеными водорослями, увеличение плотности донного населения за счет олигохет и хирономид.

До понижения уровня форели в общем улове по озеру составляли 55, храмуля—45%. В последние годы уловы форели составили 12, храмули—27% при резко увеличившейся доле—до 61%—сигов, акклиматизированных в озере в 1924—1927 гг.

Понижение уровня озера нанесло огромный ущерб его форелевому хозяйству. В начальный период спуска, с осушением большей части нерестилищ, расположенных на каменисто-галечных грунтах, были нарушены процессы естественного воспроизводства форелей, а также значительно сократились их нагульные площади. В этот период запасы форелей оставались на относительно высоком уровне благодаря рыбоводным мероприятиям.

В дальнейшем, по мере спуска вод озера, произошло ухудшение режима нерестовых речек—притоков Севана, наступившее в результате понижения подпора озерных вод, разрушения их русел, загрязнений всякого рода сточными водами, бесконтрольного водозабора для нужд орошения, приводящего зачастую к их сильному обмелению и даже пересыханию. Вследствие этого оказались нарушенными условия существования молоди форели, выпускаемой сюда рыбоводными заводами.

В последние годы условия существования взрослой форели и особенно ее молоди значительно ухудшились и в самом озере вследствие

уже указанных выше изменений в его температурном и кислородном режиме.

В этих же условиях сига, будучи менее требовательными по сравнению с форелями к содержанию в воде кислорода и низким температурам, увеличили свою численность. Их уловы в течение спуска возросли с 20 ц до 10,0 тыс. ц.

Предлагаемая статья содержит материалы анализа размерно-возрастной структуры популяций, естественного и искусственного воспроизводства, плодовитости и скорости созревания, линейного и весового роста форелей в 1966—1970 гг., т. е. в условиях продолжающегося понижения уровня озера. Для выявления изменений указанных показателей материалы этого периода сравниваются с аналогичными данными, средними для пяти предшествующих лет.

Наблюдения за динамикой биологических показателей состояния стада форелей в исследуемый период проводились с целью рекомендовать мероприятия по рациональной эксплуатации имеющихся в настоящее время запасов, а также для дальнейшего их увеличения после стабилизации уровня водоема.

В результате понижения уровня озера естественное размножение остается источником сохранения запасов только одной расы севанской форели—боджака. В воспроизводстве зимнего бахтака в последнее десятилетие наряду с озерным нерестом определенную роль приобрело рыбоводство. Озерным нерестом летнего бахтака можно пренебречь, запасы этой форели поддерживаются почти исключительно за счет инкубации икры на рыбоводных заводах с последующим выпуском личинок в притоки Севана. Гегаркуни может служить классическим образцом сохранения его запасов путем искусственного разведения на рыбоводных заводах.

В последнее время масштабы искусственного разведения севанских форелей значительно расширились. В табл. 1 сравниваются величины продукции рыбоводных заводов двух периодов—1951—1960 и 1961—1970 гг.

Таблица 1

Искусственное разведение севанских форелей, млн. шт.

Годы	Раса	Личинки				Мальки			
		Зимний бахтак	Летний бахтак	Гегаркуни	Всего	Зимний бахтак	Летний бахтак	Гегаркуни	Всего
1951—									
—1960		0,7	9,2	35,8	45,7	0,09	0,24	0,44	0,77
1961		0,1	11,7	39,7	51,5	0,14	0,65	1,15	1,94
1962		0,1	14,5	32,1	47,7	0,46	1,12	0,96	2,54
1963		0,3	19,5	36,7	56,5	0,26	0,94	1,07	2,27
1964		—	17,0	44,0	61,0	0,30	0,46	1,58	2,34
1965		—	16,7	44,4	61,1	0,41	0,58	1,23	2,22
1966		0,7	16,3	54,5	71,5	0,81	0,49	1,12	2,42
1967		0,4	16,9	45,8	63,1	0,78	0,46	1,65	2,89
1968		0,5	16,3	36,8	53,6	—	0,70	2,61	3,31
1969		—	14,3	31,1	45,4	0,40	0,95	2,89	4,24
1970		—	16,1	51,9	68,0	0,10	1,06	3,63	4,79

В первый период в озеро и его притоки ежегодно в среднем выпускалось 45,7 млн. шт. личинок (при колебаниях по годам от 40,0 до 50,0 млн. шт.) и 0,77 млн. шт. подращенной молоди (при годовых колебаниях 0,45—1,16 млн. шт.). Во второй период с рыбоводных заводов ежегодно в среднем выпускалось уже 57,9 млн. шт. личинок (при колебаниях по годам от 45,4 до 71,5 млн. шт.) и 2,90 млн. шт.

мальков форели (при колебаниях 1,94—4,79 млн. шт.). За сравнимые годы выпуск личинок форели возрос на 27%, в то время как количество выпускаемой подращенной молоди увеличилось почти в 4 раза. Эти данные как нельзя лучше говорят о значительной интенсификации севанского форелеводства.

В течение последнего десятилетия величина искусственного разведения форелей различных рас изменялась неодинаково.

Разведение зимнего бахтака, после некоторого его увеличения в середине 60-х годов, впоследствии вновь сократилось. В 1970 г. в озеро выпустили только 100 тыс. шт. мальков этой форели весом до 3,0 г. В 1971 г. разведение зимнего бахтака на Севанском рыбноводном заводе было прекращено из-за отсутствия необходимого количества производителей.

В сравнении с 1951—1960 гг. ежегодный выпуск личинок и мальков летнего бахтака стал выше. Однако на протяжении последних десяти лет (1961—1970 гг.) закономерного увеличения выпуска в притоки озера как личинок, так и подращенной молоди летнего бахтака не наблюдалось.

В 1961—1970 гг. выпуск личинок и особенно мальков гегаркуни в среднем за год заметно увеличился по сравнению с 1951—1960 гг. В течение 1961—1970 гг. количество личинок гегаркуни, выпущенных в притоки озера, из года в год особенно не изменялось, в то время как выпуск мальков весом около 1,0 г вырос с 0,96 до 3,63 млн. шт. Следовательно, интенсификация искусственного разведения гегаркуни в последние годы в основном выражалась в увеличении выпуска подращенной молоди.

Экспериментальные работы с целью разработать биотехнические нормативы выращивания молоди форели в бассейнах и прудах были начаты Севанской гидробиологической станцией в 1951 г. С 1955 г. проводится выращивание молоди в производственных масштабах, однако выпуск ее вначале еще не носил массового характера, а средняя навеска едва достигала 300 мг.

В последние годы средний вес гегаркуни при выпуске из выростных бассейнов, как правило, составляет около 1,0 г, летнего бахтака—около 400 мг. Одновременно проводится прудовое выращивание молоди форелей, в основном гегаркуни и значительно меньше зимнего и летнего бахтака. Молодь этих рас форели при выпуске из нагульных прудов в озеро имеет вес около 3,0 г, что должно было привести к увеличению коэффициента ее промыслового возврата. Однако, забегая несколько вперед, можно отметить, что значительное расширение масштабов искусственного воспроизводства форелей не привело к увеличению их запасов.

До начала понижения уровня озера промысловый запас форели равнялся 5,0 млн. шт. (с поправкой на браконьерство и хищения—6,2 млн. шт.). В начале шестидесятых годов он составлял только 1,9 млн. шт. при расчете по государственному улову и 2,9 млн. шт. с учетом и расширяемой рыбы. К 1970 г. величина промыслового запаса форели вновь сократилась и равнялась уже около 1,1 млн. шт. по государственному лову и с выше обозначенной поправкой—1,8 млн. шт.

Уловы форели за годы спуска также значительно сократились, составив к 1970 г. лишь пятую часть по весу и седьмую часть по количеству штук от допусковой величины (табл. 2). Уменьшение улова по числу штук более значительное, поскольку за годы спуска средний вес рыб в уловах стал выше.

Если до начала спуска в уловах форели одинаковое значение имели три ее расы—зимний бахтак, летний бахтак и гегаркуни, то в на-

чале 60-х годов преобладали только две из них—гегаркуни и летний бахтак. В 1970 г. в уловах явно доминировал гегаркуни—60%, летний бахтак составлял 29, боджак—6, зимний бахтак—5%. Такое соотношение рас в общем улове явилось результатом дифференцированного влияния спуска озера на условия воспроизводства и, следовательно, численность каждой из них.

За годы спуска озера особенно изменилась величина вылова рыб с озерным размножением (табл. 2). Наибольшее снижение улова отмечается у зимнего бахтака—в 1970 г. он составил 62 ц против 1526 до начала спуска. Численность боджака—второй расы севанской форели с озерным нерестом—сократилась менее резко, что можно объяснить большей площадью его глубоководных нерестилищ. В последнее время уловы боджака составили менее 100 ц против 1045 в доспусковые годы.

Меньше всего за время спуска изменилась величина вылова гегаркуни, составившая в 1970 г. 724 ц против 1605 до спуска. Уловы летнего бахтака за те же годы сократились с 1453 до 345 ц.

В годы до спуска вод оз. Севан максимум весеннего вылова нагульных форелей приходился на июнь. В настоящее время, в связи с повышением температуры воды, форели раньше начинают уходить из зоны литорали, и основная их масса вылавливается в мае. Исключения составляют годы с ледяным покровом, когда прогревание воды запаздывает, а с ним отодвигается на более поздние сроки и максимум вылова: в эти годы он приходится на июнь, как до спуска.

До начала спуска уловы трех промысловых районов (Норадуза, Мартуни и Севана) имели равное значение в общем улове ишхана. В последнее время самым богатым районом по вылову нагульной форели является Норадузский промысел, дающий в отдельные годы до 70—80% от всего улова по озеру. Особенно сократились уловы в Карчапюрском районе, что объясняется значительным ухудшением кормности многих ранее продуктивных авлахов этого участка озера.

В шестидесятих годах удельный вес нерестовых форелей в общем вылове стал несколько выше, что в основном связано с существенным сокращением вылова рыб в период нагула, а также с изменением доли нерестовых рыб в ежегодном вылове некоторых рас.

Ниже приводятся материалы, характеризующие состояние запасов отдельных рас севанской форели.

Зимний бахтак. В годы до начала понижения уровня озера промысловый запас зимнего бахтака, рассчитанный по учетным уловам, составлял 1,14 млн. шт., среднегодовой улов—1526 ц или 553 тыс. шт. В 1966—1968 гг. промысловый запас этой форели колебался от 0,10 до 0,03 млн. шт. с тенденцией еще большего сокращения. В начале шестидесятих годов в озере ежегодно добывалось уже только 170 ц (32,0 тыс. шт.) зимнего бахтака, к 1970 г. улов его снизился еще больше, составив лишь 62 ц (9 тыс. шт.).

За годы понижения уровня озера величина поколений зимнего бахтака резко уменьшилась. Поколения 1934—1936 гг. рождения имели поголовье в среднем около 600 тыс. шт., в то время как в шестидесятих годах их величина достигала 40 тыс. шт. (в 1965 г. и позднее—не более 10—15 тыс. шт.).

Уже в первые годы спуска озера все ранее известные озерные нерестилища зимнего бахтака оказались на суше. Однако озерный нерест этой форели, хотя и очень незначительный, продолжается до последних лет на ранее неизвестных, ограниченных по площади нерестилищах, о чем свидетельствует наличие в уловах во время весенней путины отнерестившихся зимних бахтаков. В последние годы ко-

Таблица 2

Учетные уловы форели по годам

Раса	Зимний бахтак			Летний бахтак			Гегаркуни			Боджак			Все расы			
	Стадо	Нагул.	Нерест.	Всего	Нагул.	Нерест.	Всего	Нагул.	Нерест.	Всего	Нагул.	Нерест.	Всего	Нагул.	Нерест.	Всего
Годы																
В центнерах																
1935—																
—1940	1387	139	1526	1256	197	1453	354	1251	1605	821	224	1045	3818	1811	5629	
—1961																
—1965	147	25	172	525	322	847	322	879	1201	364	78	442	1358	1304	2662	
1966	267	20	287	252	398	650	259	834	1093	456	97	553	1234	1349	2583	
1967	166	15	181	496	284	780	339	847	1186	248	22	270	1249	1168	2417	
1968	40	9	49	144	168	312	361	488	849	80	44	124	625	709	1334	
1969	61	17	78	174	127	301	212	564	776	66	27	93	513	735	1248	
1970	56	6	62	227	118	345	268	456	724	63	12	75	614	592	1206	
В тысячах штук																
1935—																
—1940	529	24	553	603	40	643	89	315	404	552	166	718	1773	545	2318	
—1961																
—1965	28	4	32	190	85	275	102	198	300	178	44	222	498	331	829	
1966	82	4	86	94	101	195	84	209	293	238	54	292	498	368	866	
1967	34	2	36	197	75	272	104	219	323	124	12	136	459	308	767	
1968	8	1	9	49	46	95	103	132	235	39	24	63	199	203	402	
1969	11	3	14	59	35	94	65	168	233	32	15	47	167	221	388	
1970	8	1	9	71	33	104	81	131	212	32	7	39	192	172	364	

личество их в уловах значительно уменьшилось: в 1966 г. было выловлено 3,8 тыс. отнерестившихся особей этой форели, в 1968 г.—0,6 тыс. шт., в 1970 г.—лишь 0,2 тыс. шт. Это говорит о продолжающемся сокращении размеров ее озерного нереста.

Все годы спуска запасы зимнего бахтака, кроме естественного воспроизводства, поддерживались и искусственным разведением. В 60-е годы рыболовные заводы выпускали в озеро не только личинок, но и трехграммовую молодь этой форели (табл. 1), выживаемость которой много выше, чем личинок. Однако уловы и запасы зимнего бахтака не только не увеличились, но продолжали сокращаться.

За годы спуска озера в уловах зимнего бахтака доля старых рыб увеличилась при одновременном уменьшении значения молодых особей, средний возраст стал выше, средние размеры рыб в стаде также увеличились. Подобное состояние стада зимнего бахтака, безусловно, говорило об уменьшении его пополнения (Смолей, 1961).

На протяжении последующих лет наблюдалось дальнейшее ухудшение состояния запасов зимнего бахтака. В 1964 г. отмечалось некоторое омоложение стада нагульного зимнего бахтака, которое продолжалось по 1966 г. и привело к соответствующим изменениям размерной структуры уловов (табл. 3).

Таблица 3

Размерный состав уловов нагульного зимнего бахтака, %

Годы	Длина рыб, см								Средн. длина	Средн. вес, г
	до 25	25—29	29—33	33—37	37—41	41—45	45—49	49—53		
1957—1963	1,6	5,6	15,8	28,1	26,2	15,5	5,4	1,8	37,7	574
1964—1966	22,4	19,8	14,3	13,6	14,3	9,3	4,1	2,2	33,1	415
1967	4,0	10,9	19,7	26,7	20,6	13,6	3,2	1,3	35,3	505
1968	8,0	8,9	16,8	21,3	19,1	15,4	6,7	3,8	36,2	546
1969	2,8	9,3	10,1	24,6	29,1	15,5	7,0	1,6	37,1	568
1970	0,1	2,6	6,9	18,9	33,0	26,2	9,7	2,6	39,5	670

Изменение средних размеров и возраста рыб (табл. 3 и 4) нагульного стада связывалось с увеличением выпуска молоди этой форели в 1962—1964 гг. (Смолей, 1968). Как следует из табл. 1, после 1964 г. выпуск мальков зимнего бахтака в озеро продолжал возрастать, однако роль мелких особей в размерном составе его уловов в период нагула заметно снизилась, средняя длина рыб увеличилась с 33,1 до 39,5 см, средний вес—с 505 до 670 г. В возрастном составе уловов также произошли изменения: в 1966 г. в уловах преобладали рыбы в возрасте 3+ и 4+ при среднем возрасте 3,8, в то время как в 1970 г. доминировали особи возрастных групп 5+ и 6+, средний возраст при этом увеличился до 5,6.

Таблица 4

Возрастной состав уловов нагульного зимнего бахтака, %

Годы	Возраст							Средн. возраст
	2	3	4	5	6	7	8	
1961—1965	6,7	10,3	16,8	30,2	20,4	12,7	2,9	5,0
1966	16,4	33,4	22,6	16,4	8,5	2,0	0,7	3,8
1967	7,4	11,6	23,7	32,0	18,2	6,1	1,0	4,6
1968	4,7	12,5	15,1	34,5	19,0	11,2	3,0	5,0
1969	4,6	8,9	15,8	38,0	24,2	6,6	1,9	5,0
1970	—	2,6	14,2	25,9	36,9	16,4	4,0	5,6

Как следует из табл. 5, в последние годы в уловах нагульного зимнего бахтака наблюдается резкое уменьшение количества молодых рыб, в то время как снижение числа старовозрастных менее значительно, что свидетельствует о сокращении пополнения его стада.

Таблица 5

Уловы нагульного зимнего бахтака по возрастам, тыс. шт.

Годы \ Возраст	2	3	4	5	6	7	8	Всего
1961—1965	1,5	2,7	4,7	8,5	5,8	3,7	0,8	27,7
1966	13,5	27,5	18,6	13,5	7,0	1,6	0,6	82,3
1967	2,5	3,9	8,0	10,8	6,1	2,1	0,3	33,7
1968	0,4	0,9	1,2	2,6	1,4	0,8	0,2	7,5
1969	0,5	0,9	1,7	4,1	2,6	0,7	0,2	10,7
1970	—	0,2	1,2	2,2	3,1	1,4	0,3	8,4

Причину уменьшения пополнения стада этой форели можно видеть в следующем. На Севанском рыбноводном заводе, где в основном проводится искусственное разведение зимнего бахтака, в общей массе его производителей довольно много типичных гегаркуни и боджакков с текучими половыми продуктами. Поскольку рыбноводы не умеют различать отдельные расы севанской форели, при сборе и инкубации икры ими допускались комбинации самок и самцов указанных рас. Учитывая это, можно принять, что действительное количество зимнего бахтака, выпускаемого в озеро, значительно ниже, чем приводится в табл. 1.

Кроме того, ухудшение условий обитания рыб в озере, о чем говорилось выше, по всей вероятности, отрицательно сказалось и на выживаемости молоди зимнего бахтака, особенно в первый период ее жизни в озере, сразу после выпуска с рыбноводного завода.

Таким образом, продолжающееся падение уловов зимнего бахтака при одновременном уменьшении в нем количества рыб молодых возрастных групп позволяет утверждать, что пополнение стада этой форели резко сократилось и что запасы ее находятся в крайне напряженном состоянии.

Боджак. До начала понижения уровня озера средний промысловый запас боджака—второй генеративно-озерной расы севанской форели—равнялся 1,5 млн. шт. при ежегодном вылове 1045 ц или 718 тыс. шт. В начале 60-х годов промысловый запас его составил менее половины допусковой величины—около 0,6 млн. шт., улов—442 ц, или 222 тыс. шт. В 1970 г. запас боджака снизился уже до 0,1 млн. шт., улов—до 75 ц или 39 тыс. шт.

За годы спуска произошли большие изменения в расположении и величине озерных нерестилищ боджака. Основные его нерестилища площадью около 50 тыс. м², расположенные в районе о-ва Севан, северо-западного побережья от Чкаловки до Айриванка, Артанишского залива и Кулалинских доллаков на глубинах от 0,2 до 15,0 м, к 1963—1965 гг. полностью оказались на суше. Нерест боджака здесь происходил в октябре—ноябре.

Начиная с 1962 г., вылов нерестового боджака в основном происходит в районе Чкаловка—Норашен с января по март на глубинах 30—40 м. Поскольку боджак не строит гнезд и весьма неприхотлив к характеру нерестового субстрата, можно предполагать, что он стал нереститься в районе террасовидных уступов, расположенных к северо-западу от Норадуза.

По всей вероятности, здесь размножается обособленная популя-

ция боджака, поскольку нерест ее происходит при значительно более низких температурах (3—4° вместо обычных 9—10), на больших глубинах и в сроки, отличные от прежних. Кроме характера нереста, эта популяция боджака отличается размерно-возрастной структурой (в ней большее значение имеют рыбы младших возрастов), а также биологическими показателями. К последним можно отнести абсолютную и относительную плодовитость.

Абсолютная плодовитость боджаков отдельных размерных групп, выловленных в 1970 г. в районе Чкаловка—Норашен (назовем их норашенской популяцией), оказалась выше, чем у боджаков тех же размеров, пришедших на нерест в Артанишский залив в 1959 г. (материалы по плодовитости боджака в 1970 г. любезно предоставлены С. А. Пивазяном). Несмотря на то, что в норашенской популяции боджака особи младших возрастных групп, имеющие меньшее количество икринок в ястыках, играют большую роль, средняя ее плодовитость оказалась равной 737 икринок против 675 у артанишской популяции. Относительная плодовитость боджака норашенской популяции составила 3,7 против 2,8 у артанишской. Диаметр икринок боджака артанишской популяции равнялся 5,0 мм при колебаниях 4,3—5,5 мм, в то время как у боджака, выловленного в районе Чкаловка—Норашен, он составил в среднем 4,1 мм с колебаниями от 3,3 до 4,6 мм.

С первых лет спуска и до начала 60-х годов уловы нерестового боджака неуклонно падали (табл. 2). В дальнейшем, когда боджака стали ловить на ранее неизвестных нерестилищах, уловы его несколько возросли и в отдельные годы достигали 100 ц. В годы с ледяным покровом, участвовавшим в последнее время, добыча нерестового боджака ставными сетями не ведется, однако резко возрастает его подледный браконьерский лов, что приводит к значительному снижению численности и воспроизводительной способности нерестовой популяции.

Нагульный и нерестовый ареалы боджака расположены вблизи друг от друга, что отличает его как карликовую форму от других рас севанской форели. В последние годы, в связи с изменением местонахождения основных нерестовых участков боджака, изменился и вылов его во время нагула в отдельных районах озера. Большая часть нагульного боджака (60—70%) стала вылавливаться на Норадузском промысле, в то время как ранее его основной лов происходил в районе Севанского промысла.

В начале 60-х годов уловы нагульного боджака оказались в два раза меньше в сравнении с годами до спуска. В 1967 г. добыча боджака во время нагула сократилась почти вдвое даже против 1966 г. В 1968 г., после увеличения ячеи в матне закидных неводов с 26 до 30 мм, уловы боджака вновь резко снизились. Это уменьшение вылова явилось результатом не только изменения орудий лова, но и определенного сокращения численности боджака в озере, что подтверждается снижением его добычи уже в 1967 г.

В многолетней динамике средних размеров боджака в весенних уловах наблюдается определенная закономерность: за время спуска боджак стал крупнее, его размеры увеличились до 28,0 см против 25—26. Анализ соотношения возрастных групп также позволяет отметить старение его уловов, средний возраст увеличился с 4,6 до 5,4. Изменения в размерно-возрастной структуре стада нагульного боджака были связаны с уменьшением величины пополнения из-за сокращения площади озерных нерестилищ (Смолей, 1968).

В последние годы у нагульного боджака не наблюдалось прогрессирующего старения стада. В уловах увеличилось значение мел-

ких рыб, средние размеры боджака стали меньше (табл. 6). В возрастном составе нагульного боджака увеличилось значение рыб младших возрастов, средний возраст рыб несколько уменьшился (табл. 7). При стабильной величине улова, а тем более при его росте указанное изменение размерно-возрастной структуры стада могло бы говорить об увеличении его пополнения. В условиях же происходящего уменьшения улова отмеченное омоложение его возрастного состава свидетельствует лишь о возросшей интенсивности эксплуатации стада боджака.

Таблица 6

Размерный состав уловов нагульного боджака, %										
Длина рыб, см									Средн. длина	Средн. вес, г
	19—21	21—23	23—25	25—27	27—29	29—31	31—33	33—35		
годы										
1961—1965	0,1	0,6	5,7	25,3	39,1	22,4	6,2	0,6	28,0	205
1966	—	0,7	6,4	26,0	43,6	17,7	5,4	0,2	27,8	192
1967	0,3	0,9	9,5	30,1	37,6	18,1	3,1	0,4	27,5	202
1968	—	0,6	3,9	26,3	44,0	20,0	4,9	0,3	27,9	205
1969	0,1	1,3	13,0	28,7	35,4	18,5	2,7	0,3	27,3	210
1970	0,2	2,5	12,9	32,0	34,5	15,3	2,4	0,2	27,1	196

Таблица 7

Возрастной состав нагульного боджака, %						
Годы	Возраст					Средн. возраст
	3	4	5	6	7	
1961—1965	—	12,7	46,0	31,5	9,8	5,4
1966	—	22,0	48,3	20,0	9,7	5,2
1967	1,8	27,4	42,7	22,5	5,6	5,0
1968	1,0	13,4	56,8	20,2	8,6	5,2
1969	0,9	23,1	46,8	22,7	6,5	5,1
1970	1,3	25,1	52,5	16,6	4,5	5,0

В табл. 8 представлены уловы боджака в тысячах штук по возрастным группам. При снижении общей величины улова количество особей старших возрастов в нем сократилось в большей степени, нежели младших, что подтверждает сделанное выше предположение об увеличении интенсивности вылова боджака при одновременном уменьшении его численности в озере.

В период понижения уровня озера у боджака, как и у быстрорастущих рас севанской форели, отмечались лишь небольшие колебания средних размеров отдельных возрастных групп. В 1961—1965 гг. наблюдалось ускорение линейного и весового роста боджака, в дальнейшем средние размеры его по возрастам оставались без существенных изменений (табл. 9).

Упитанность нагульного боджака во все годы спуска оставалась без больших изменений. В последнее время у рыб некоторых размерных групп отмечается небольшое ее увеличение (табл. 10). Относительное постоянство темпа роста и упитанности боджака на протяжении спуска позволяет предполагать, что обеспеченность его пищей существенно не изменилась.

Таким образом, нерест боджака, начавшийся в шестидесятых го-

Таблица 8

Уловы боджака по возрастным группам, тыс. шт.

Годы	Нагульце						Нерестовое						В целом					
	3	4	5	6	7	Всего	3+	4+	5+	6+	7+	Всего	3+	4+	5+	6+	7+	Всего
1961	—	15	68	36	7	126	2	4	5	1	—	12	2	19	73	37	7	138
1962	—	8	64	77	23	172	9	27	35	10	3	84	9	35	99	87	26	256
1963	—	17	83	64	25	189	1	2	3	1	—	7	1	19	86	65	25	196
1964	—	31	89	48	15	183	6	20	24	6	—	56	6	51	113	54	15	239
1965	—	48	101	52	19	220	7	22	26	6	—	61	7	70	127	58	19	281
1966	—	52	115	48	23	238	6	20	23	5	—	54	6	72	138	53	23	292
1967	2	34	53	28	7	124	2	4	5	1	—	12	4	38	58	29	7	136
1968	1	5	22	8	3	39	3	9	10	2	—	24	4	14	32	10	3	63
1969	1	7	15	7	2	32	2	5	6	2	—	15	3	12	21	9	2	47
1970	1	8	17	5	1	32	1	2	3	1	—	7	2	10	20	6	1	39

Таблица 9

Средние длина и вес боджака по возрастным группам									
Годы	Возраст	Д л и н а, с м				В е с, г			
		4	5	6	7	4	5	6	7
1951—1960		25,1	26,6	28,0	29,7	147	174	202	244
1961—1965		25,2	27,2	28,9	31,1	142	188	220	283
1966		25,8	27,5	29,1	—	151	187	208	—
1967		26,0	27,8	29,2	31,1	160	200	235	284
1968		—	28,0	29,4	31,2	—	198	234	271
1969		25,4	27,6	29,4	31,2	155	210	229	290
1970		25,5	27,5	29,3	31,4	156	187	235	—

Таблица 10

Упитанность (по Фультону) нагульного боджака									
Годы	Длина рыб, см	23—25	25—27	27—29	29—31	31—33	Средн.	Колеб.	n
1966	0,88	0,90	0,87	0,84	0,83	0,87	0,59—1,18	136	
1967	0,92	0,92	0,91	0,90	0,90	0,91	0,59—1,18	163	
1968	—	0,95	0,92	0,85	0,89	0,90	0,70—1,19	95	
1969	—	1,00	0,94	0,90	0,91	0,94	0,68—1,22	97	
1970	—	0,97	0,92	0,90	—	0,93	0,64—1,15	119	

дах на ранее неизвестных нерестилищах, способствовал более продолжительному, чем у зимнего бахтака, сохранению относительно высоких его уловов. Браконьерский лов нерестового боджака во время участвовавших в последнее время ледяных покровов на всей акватории озера значительно сократил величину нерестовой популяции, что привело в дальнейшем к уменьшению его численности в озере.

Летний бахтак. До спуска вод озера промысловый запас летнего бахтака равнялся 1,3 млн. шт., годовой его улов составлял в среднем 1453 ц, или 643 тыс. шт. К началу шестидесятых годов промысловый запас снизился до 0,6 млн. шт., уловы также сократились и равнялись 900 ц, или 330 тыс. шт. На протяжении последующих лет наблюдалось дальнейшее сокращение величины запаса, а вместе с ним и улова (табл. 2). К 1970 г. запас этой форели составлял не более 0,2 млн. шт. при ежегодном вылове в 345 ц (104 тыс. шт.).

До спуска летний бахтак нерестился в речках и озере, одновременно его разводили на рыбоводных заводах. Нерест летнего бахтака происходил с апреля по июль при температуре воды в среднем 9—11°. По М. А. Фортунатову и др. (1932), «основные нерестилища летнего бахтака расположены в местах выхода подводных родников или родников, расположенных у самого уреза воды». Основные озерные нерестилища этой форели общей площадью 53,5 тыс. м² располагались в районе мысов Каркит, Чангипал на глубинах до 3,5 м и обнажились уже к 1948 г.

В годы до спуска основными нерестовыми речками летнего бахтака были рр. Макенис (Гедакбулаг) и Бахтак (Цаккар). В последние годы заход летнего бахтака в р. Цаккар заметно сократился. В связи со значительным ухудшением условий обитания молоди форели в этой речке выпуск ее сюда рыбоводными заводами почти прекращен, что и привело к сокращению цаккарской популяции летнего бахтака.

Уловы нерестового летнего бахтака в р. Макенис, после заметного увеличения в первой половине 60-х годов, в последнее время вновь уменьшились. В сравнении с годами до спуска, уловы летнего бахтака в р. Масрик увеличились.

На примере летнего бахтака р. Макенис можно проследить изменение его вылова по отдельным месяцам: до спуска основная масса форели подходила на нерест в июне, нерестовый сезон длился с мая по июль (табл. 11). В последние годы летний бахтак заходит в речку с апреля по июнь при разгаре нереста в мае, что, вероятно, связано с ускорением весеннего прогрева вод озера.

Таблица 11

Соотношение уловов по месяцам у летнего бахтака р. Макенис, %

Годы \ Месяц	Месяц				Улов, ц
	IV	V	VI	VII	
1934—1940	—	16,9	69,6	13,5	46,1
1957—1963	2,7	46,8	49,2	1,3	141,2
1966	12,3	74,3	13,4	—	133,0
1967	13,0	66,6	20,4	—	136,5
1968	0,9	58,1	41,0	—	95,2
1969	2,1	74,1	23,8	—	70,4
1970	24,7	74,2	1,1	—	46,9

В годы до спуска улов летнего бахтака в речках составлял 38% от общего его вылова в период нереста. По мере осушения озерных нерестилищ заход летнего бахтака в речки на нерест значительно увеличился, в 1966—1970 гг. его речные уловы стали составлять более 70%. Однако в последнее время глухие забойки с тарпами настолько приближены к устьям речек, что возможность нереста форелей в них практически исключается. Как уже указывалось, в настоящее время запасы летнего бахтака поддерживаются в основном искусственным разведением на рыбоводных заводах.

Уловы летнего бахтака в течение последнего периода спуска озера представлены в табл. 2. В 1966—1970 гг. вылов летнего бахтака во время нагула, по сравнению с 1961—1965 гг., сократился более чем в два раза. Улов нерестового летнего бахтака, увеличившись почти до 400 ц в середине 60-х годов, в дальнейшем также значительно снизился.

В уловах нагульного летнего бахтака первой половины 60-х годов, при уменьшении их общей величины, наблюдалось увеличение числа рыб молодых возрастов при одновременном сокращении старовозрастных (табл. 12), что, по-видимому, было связано с интенсификацией промысла форелей в озере. В 1967 г. во время весенне-летней путины произошел значительный перелов трех- и четырехгодовиков летнего бахтака (годы рождения—1963 и 1964), что в этом году привело к увеличению общего вылова, в дальнейшем же сказалось на улове рыб этих годов рождения в более старшем возрасте (табл. 12).

В 1968 г., после увеличения ячеи в матне закидных неводов, улов нагульного летнего бахтака резко сократился. Однако указанное изменение орудий лова лишь отчасти могло привести к такому уменьшению улова, в основном же оно было связано с переловом летнего бахтака в 1967 г., а также с определенным сокращением величины пополнения его стада.

Уменьшение уловов летнего бахтака на протяжении последнего десятилетия сопровождалось изменением их структуры (табл. 13, 14). В уловах нагульного летнего бахтака сократилась роль мелких осо-

Таблица 12

Уловы летнего бахтака по возрастным группам, тыс. шт.

Годы	Нагульное							Нерестовое							В целом						
	2	3	4	5	6	7	Всего	2	3	4	5	6	7	Всего	2	3	4	5	6	7	Всего
1961	—	36	111	61	8	2	218	—	9	32	35	7	—	83	—	45	143	96	15	2	301
1962	—	28	107	49	6	1	191	—	9	19	35	12	2	77	—	37	126	84	18	3	268
1963	8	61	132	56	7	1	265	—	11	35	30	8	1	85	8	72	167	86	15	2	350
1964	14	52	46	27	3	1	143	—	9	29	37	9	1	85	14	61	75	64	12	2	228
1965	19	60	42	10	2	—	133	2	11	30	42	9	1	95	21	71	72	52	11	1	228
1966	8	36	31	14	3	1	94	2	9	39	39	11	1	101	10	45	70	53	14	2	195
1967	19	79	70	26	2	1	197	2	9	31	27	5	1	75	21	88	101	53	7	2	272
1968	3	10	24	10	2	—	49	1	5	21	16	3	—	46	4	15	45	26	5	—	95
1969	5	13	29	11	1	—	59	2	3	17	10	3	—	35	7	16	46	21	4	—	94
1970	5	16	30	16	3	1	71	2	3	12	13	3	—	33	7	19	42	29	6	1	104

Таблица 13

Средние длина (см) и вес (г) летнего бахтака в уловах

Стадо	Нагульное		Нерестовое						Соотношение полов ♂:♀	
	Годы	Длина	Вес	Самцы		Самки		Оба пола		
Длина				Вес	Длина	Вес	Длина	Вес	Длина	Вес
1961—										
—1965—	29,3	272	31,0	295	36,3	459	33,4	362	59:41	
1966	29,6	285	30,6	276	36,3	424	33,4	350	50:50	
1967	28,6	257	30,3	272	35,5	433	32,8	348	53:47	
1968	30,2	294	30,6	285	35,7	462	33,0	366	54:46	
1969	30,0	300	30,6	283	35,6	448	32,8	356	56:44	
1970	30,4	317	30,5	288	36,0	423	33,5	363	45:55	

Таблица 14

Возрастной состав уловов летнего бахтака, %

Стадо	Нагульное							Нерестовое							
	2	3	4	5	6	7	Средн. возр.	2	3	4	5	6	7	8	Средн. возр.
1961—1965	5,3	27,1	44,0	20,3	2,8	0,5	3,9	0,4	11,2	34,0	42,1	10,6	1,6	0,1	4,6
1966	9,1	38,8	32,8	15,6	3,2	0,5	3,7	1,5	8,9	38,7	38,5	11,1	1,1	0,2	4,5
1967	9,5	39,9	35,9	13,0	1,3	0,4	3,6	3,0	11,6	41,6	35,9	6,0	1,8	0,1	4,4
1968	6,9	21,6	48,3	20,1	2,9	0,2	3,9	1,5	10,7	45,2	34,8	6,5	1,3	—	4,4
1969	7,8	21,3	49,8	18,2	2,6	0,3	3,9	3,8	9,7	49,0	28,5	8,2	0,8	—	4,3
1970	7,3	22,3	42,6	22,0	5,0	0,8	4,0	6,9	8,4	37,3	38,2	7,5	1,4	0,3	4,4

бей, средние размеры рыб несколько возросли; в возрастном составе уменьшилось значение младших возрастов — двух- и трехгодовиков, средний возраст рыб стал несколько выше. Все эти годы в нерестовой популяции летнего бахтака доминировали четырех- и пятигодовики, средний возраст оставался относительно стабильным, колеблясь от 4,3 до 4,7. Наряду с этим отмечается некоторое ускорение созревания летнего бахтака, что подтверждается появлением в речных уловах созревших самцов — двухгодовиков. Средние размеры самцов и самок нерестовой популяции летнего бахтака в течение сравниваемых лет почти не изменились, соотношение их оставалось близким 1:1, с небольшим преобладанием самцов.

Размерно-половая структура нерестовых популяций всех рас севанской форели, следуя Д. Ф. Замахаяеву (1959), может быть отнесена ко II типу, когда одновозрастные самки крупнее самцов и последние созревают более рано.

До спуска озера двух- и трехгодовики в нерестовой популяции летнего бахтака были исключительно самцы, с увеличением возраста рыб количество самцов уменьшалось (табл. 15). В последние годы среди трех- и четырехгодовиков летнего бахтака увеличилось значение самок. У рыб самых старших возрастных групп роль самок также возросла. Указанные изменения позволяют говорить не только об определенном ускорении созревания летнего бахтака, но и о сокращении возрастного ряда созревающих самцов и самок. В последние 15—20 лет нерестовая популяция летнего бахтака в речках, из-за отсутствия у него повторного нереста, состоит только из впервые нерестующих особей.

Таблица 15

Соотношение полов у отдельных возрастных групп летнего бахтака р. Макенис, %

Возраст	2		3		4		5		6		7		8	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
1941—1950	100	—	94	6	74	26	40	60	30	70	38	62	12	88
1951—1960	100	—	96	4	82	18	45	55	33	67	33	67	33	67
1961—1965	100	—	99	1	81	19	38	62	39	61	32	68	—	100
1966	100	—	98	2	67	33	28	72	25	75	25	75	—	100
1967	100	—	90	10	62	38	46	54	27	73	11	89	—	100
1968	100	—	94	6	67	33	29	71	29	71	9	91	—	100
1969	100	—	94	6	64	36	37	63	18	82	21	79	—	100
1970	100	—	85	15	51	49	28	72	24	76	20	80	—	100

В стаде летнего бахтака произошли определенные изменения и его биологических показателей.

Для большинства видов рыб наиболее интенсивный линейный рост характерен до наступления половой зрелости, после чего происходит его замедление. У летнего бахтака, достигающего половой зрелости в возрасте от 2 до 8 лет, годовые приросты остаются высокими и у старовозрастных рыб.

Летние бахтаки каждой возрастной группы в период нагула— это рыбы, еще не достигшие половозрелости, в момент нереста— впервые созревшие. Средняя длина созревших форелей одного возраста с неполовозрелыми особями, выловленных в одно и то же время года, обычно выше (табл. 16). Следовательно, одновозрастные форели с более быстрым темпом роста созревают раньше, чем подтверждается известное положение, что наступление половой зрелости у рыб обычно связано с достижением ими определенных размеров, но не возраста (Васнецов, 1934; Монастырский, 1949; Alm, 1959 и др.).

Таблица 16

Средние размеры по возрастным группам у неполовозрелых и созревших летних бахтаков, см

Годы	1960—1962		1963—1965		1966		1967		1968		1969		1970	
	На-гул.	Не-рест.	На-гул.	Не-рест.	На-гул.	Не-рест.	На-гул.	Не-рест.	На-гул.	Не-рест.	На-гул.	Не-рест.	На-гул.	Не-рест.
3	25,6	26,2	25,9	26,0	26,1	26,5	26,7	26,7	26,8	27,0	26,6	27,4	26,9	27,5
4	29,5	30,6	30,5	31,4	30,9	31,4	30,5	31,8	31,0	31,4	30,8	32,1	31,0	32,1
5	33,9	35,1	34,5	35,8	34,5	35,7	34,6	35,2	34,8	35,7	35,1	35,7	35,0	35,8
6	38,2	38,7	38,8	39,4	—	39,0	38,6	38,5	—	40,3	—	40,0	—	—

Линейный рост летнего бахтака за годы спуска существенно не изменился, средние размеры рыб каждого возраста испытывали лишь небольшие колебания по годам. В начале 60-х годов произошло некоторое ускорение роста (табл. 16), в дальнейшем средние размеры рыб отдельных возрастов вновь оставались относительно стабильными. В связи с этим большой интерес представляют наблюдения А. К. Земской (1961), Г. В. Никольского и Т. Н. Беляниной (1959) за изменением роста рыб в относительно разреженных стадах, позволившие установить, что в данном случае закономерной связи между ростом рыб и их пищевой обеспеченностью не отмечается.

В табл. 17 и 18 приводятся данные по упитанности летнего бахтака во время нагула и нереста. Упитанность нагульной форели как отдельных размерных групп, так и в среднем на протяжении последних десяти лет не изменилась. В период нереста упитанность летнего бахтака снижается, особенно заметно у самок. Судя по данным табл. 18, с 1966 по 1970 гг. показатели упитанности самцов и самок нерестового летнего бахтака оставались относительно стабильными.

Таблица 17

Упитанность (по Фультону) летнего бахтака в период нагула по годам

Годы	Длина, см						Средн.	Колебания
	20—25	25—30	30—35	35—40	40—45			
1961—1965	0,99	0,98	0,98	0,99	1,00	0,99	0,80—1,26	
1966	1,07	1,03	1,00	0,96	—	1,01	0,82—1,26	
1967	1,00	0,97	0,99	0,97	0,96	0,98	0,81—1,20	
1968	0,97	0,97	0,98	0,99	0,94	0,98	0,82—1,15	
1969	1,01	1,00	0,97	0,97	0,99	0,98	0,82—1,18	
1970	1,01	0,98	0,98	1,00	0,98	0,98	0,77—1,25	

Таблица 18

Упитанность (по Фультону) нерестового летнего бахтака по годам

Годы	1966			1967			1968			1969			1970			
	Дли-на, см	м	σ	св	м	σ	св	м	σ	св	м	σ	св	м	σ	св
самцы, V ст.																
20	0,97	0,07	7,2	0,92	0,06	6,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
25	0,95	0,05	5,3	0,91	0,04	4,4	0,89	0,05	5,6	0,94	0,05	5,0	0,90	0,04	4,4	4,4
30	0,90	0,05	5,5	0,87	0,04	4,6	0,88	0,06	6,8	0,89	0,05	5,5	0,90	0,04	4,4	4,4
35	0,87	0,05	5,7	0,87	0,06	6,9	0,84	0,05	6,0	0,87	0,05	5,7	0,86	0,03	3,5	3,5
40																
самки, VI ст.																
30	0,84	0,05	6,0	0,83	0,07	8,4	0,80	0,05	6,3	0,82	0,05	5,8	0,82	0,03	4,0	4,0
35	0,82	0,04	4,9	0,79	0,06	7,6	0,79	0,04	5,1	0,81	0,05	5,7	0,81	0,04	4,9	4,9
40	0,80	0,04	5,0	—	—	—	0,79	0,03	3,8	0,81	0,03	4,0	—	—	—	—
45																

Плодовитость рыб тесно связана с характером динамики стада, в частности с особенностями его пополнения. По данным С. А. Пивазяна, абсолютная плодовитость летнего бахтака р. Макенис в 1970 г. в среднем для популяции равнялась 1552 икринкам. Количество яиц в ястыках летнего бахтака той же популяции в 1959 г. равнялось 1408 шт. (Смолей, 1966). Некоторое увеличение среднего количества икринок летнего бахтака макениской популяции произошло при аналогичном его изменении у особей всех размерных групп. Указанное изменение абсолютной плодовитости летнего бахтака свидетельствует об определенном улучшении обеспеченности пищей, что при ухудшившейся кормовой базе озера могло произойти в основном в результате сокращения численности стада форели.

Таким образом, в последние годы размерно-возрастная структура стада летнего бахтака в период нагула и нереста остается без существенных изменений при значительном сокращении величины уловов. Указанное состояние стада летнего бахтака есть результат уменьшения его пополнения и высокой интенсивности промысла. Относи-

тельная стабильность темпа роста и упитанности, а также некоторое увеличение числа икринок в ястыках одноразмерных особей позволяют сделать заключение, что сократившееся стадо летнего бахтака—типичного бентофага—по-прежнему достаточно обеспечено пищей.

Гегаркуни. В допусковые годы промысловый запас гегаркуни составлял 1,2 млн. шт. (расчет по учтенным уловам) при годовом улове 1605 ц или 404 тыс. шт. К шестидесятым годам величина ежегодного запаса стала равняться 0,6—0,7 млн. шт. В последние годы запас гегаркуни уменьшался менее резко, составляя около 0,5 млн. шт. при ежегодном вылове не более 800—900 ц.

До понижения уровня озера для гегаркуни были типичными поколения с поголовьем около 400 тыс. шт., в последнее время их величина уменьшилась до 250—300 тыс. шт.

Нерест гегаркуни в речках обычно длился с сентября по февраль при температуре воды от 5,6 до 7,4°C, разгар его приходился на декабрь. За время спуска озера подход гегаркуни на нерест стал менее продолжительным и происходит теперь в основном с октября по декабрь при максимуме в ноябре (табл. 19).

Таблица 19

Вылов нерестового гегаркуни по месяцам, %

Мес яц Годы	IX	X	XI	XII	I	II	Всего
1934—1940	1,1	11,6	33,6	42,1	10,5	1,1	100
1957—1963	0,8	8,6	44,3	40,7	5,5	0,1	100
1968—1970	0,4	10,1	60,6	25,2	3,2	0,5	100

Основной нерестовой речкой гегаркуни по-прежнему остается р. Гаварагет (Норадузский промысел). За годы спуска улов гегаркуни здесь значительно сократился, но, как и раньше, составляет не менее 60% от вылова по всем речкам. Величина популяций нерестового гегаркуни рр. Макенис и Масрик (Карчахпюрский промысел) заметно уменьшилась, однако удельный вес ее в общем улове по речкам не изменился. Заход гегаркуни в р. Цаккар (Мартунинский промысел) почти прекратился, что связано с глубокими изменениями в режиме этой речки, о чем уже говорилось выше.

Гегаркуни биотипа β —ябани, заходящие ранее для нереста в рр. Варденис, Аргичи и др., в последнее время встречаются в уловах буквально единично. Объясняется это тем, что ябани искусственно не разводятся, возможности же его естественного размножения крайне незначительны из-за глухих забоев в самом устье рек.

Для нерестовых популяций севанской форели, как правило, характерно некоторое преобладание самцов. У форели Йеллоустонского озера также отмечается неравное соотношение полов, но несколько иного характера: на одного самца приходится 1,6 самок (Bulkley, 1961). В нерестовой популяции форели оз. Вдзыдзе также преобладают самки (Sacowicz, 1961).

В годы понижения уровня озера соотношение полов в уловах нерестового гегаркуни заметно колебалось, оставаясь однако близким 1:1. В последнее время в нерестовой популяции гегаркуни р. Макенис отмечается определенное увеличение значения самцов (табл. 20).

В процессе хода на нерест соотношение полов у гегаркуни, как и у другой генеративно-речной расы севанской форели—летнего бахтака, не остается постоянным: в начале нереста в уловах отмечается преобладание самцов, затем доли самцов и самок выравниваются, к концу хода преобладают самки (табл. 20). Подобное изменение соот-

Таблица 20

Соотношение полов в уловах нерестового гегаркуни, %

Речка	Г а в а р а г е т								М а к е н и с					
	Октябрь		Ноябрь		Декабрь		Всего		Ноябрь		Декабрь		Всего	
Месяц	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
1961—1965	60	40	42	58	29	71	42	58	72	28	46	54	56	44
1966	—	—	49	51	27	73	43	57	74	26	47	53	54	46
1967	70	30	52	48	32	68	56	44	83	17	58	42	76	24
1968	77	23	58	42	20	80	61	39	73	27	53	47	63	37
1969	75	25	57	43	28	72	59	41	79	21	69	31	75	25
1970	69	31	49	51	36	64	53	47	64	36	51	49	64	36

ношения полов наблюдается и у других лососевых рыб—кумжи (Раннак, 1961) и кеты (Бирман, 1963).

В последние годы, в связи со сдвигом нереста гегаркуни на более ранние сроки, в р. Гаварагет уже в ноябре стало отмечаться небольшое преобладание самок, в декабре же они явно доминируют, составляя около 3/4 всего улова (та же таблица).

В связи с неоднократным переносом забойки ближе к устьям рек возможность речного нереста гегаркуни постепенно сокращалась. В 1941—1945 гг. в р. Гаварагет отмечавшие икру особи составляли 9,7% от общего числа выловленных самок. В настоящее время основную массу самок этой речки составляют текущие особи, доля незрелых колеблется по годам от 12 до 31%, причем в начале нереста они встречаются в уловах значительно чаще, чем в конце (табл. 21). Отнерестившиеся особи в уловах уже не встречаются, что объясняется прекращением нереста гегаркуни в этой речке.

Таблица 21

Соотношение зрелых и незрелых самок в уловах нерестового гегаркуни по месяцам, %

Речка	Г а в а р а г е т								М а к е н и с					
	Октябрь		Ноябрь		Декабрь		Всего		Ноябрь		Декабрь		Всего	
Месяц	IV	V	IV	V	IV	V	IV	V	IV	V	IV	V	IV	V
1961—1965	26	74	15	85	8	92	16	84	11	89	5	95	6	94
1966	—	—	30	70	11	89	23	77	27	73	9	91	12	88
1967	66	34	23	77	14	86	31	69	7	93	6	94	6	94
1968	47	53	12	88	8	92	15	85	6	94	4	96	5	95
1969	15	85	12	88	8	92	12	88	8	92	1	99	4	96
1970	24	76	18	82	11	89	17	83	4	96	—	—	—	—

В р. Макенис основная масса выловленных самок имеет половые продукты V стадии зрелости, т. е. это текущие особи. Незрелых самок значительно меньше, чем в р. Гаварагет: их доля в уловах в отдельные годы не превышала 12%. Покатные особи в макенинской популяции гегаркуни встречаются крайне редко, т. е. естественное размножение его прекратилось и в этой речке.

Интересно отметить, что в популяции гегаркуни р. Масрик незрелые самки составляют до 45—50% от общего их количества. В отличие от других рек нерестилища форелей находились здесь на значительном расстоянии от устья. Заходя в речку с незрелыми половыми

продуктами и продвигаясь затем медленно вверх по течению, рыбы к моменту достижения нерестилищ становились зрелыми. В последние годы нерест форелей в р. Масрик не происходит, однако эта особенность их биологии сохраняется.

Изменение величины улова гегаркуни за последние годы представлено в табл. 2. Сравнительно небольшие колебания вылова гегаркуни в период нагула происходили при одновременном сокращении его улова во время нереста. В 1968—1970 гг. промысел ежегодно стал получать в 2 раза меньше нерестового гегаркуни, чем в период с 1961 по 1967 гг. Это сокращение уловов отчасти может быть объяснено усилившимся браконьерским ловом.

В годы ледостава (1967, 1968 и др.) отмечается несколько больший, чем обычно, весенне-летний подход гегаркуни в литораль. Он объясняется задержкой в развитии зоопланктона, вследствие чего во время нагула гегаркуни вынуждены в большем количестве уходить из пелагиали в прибрежную зону и держаться, таким образом, в зоне облова закидными неводами.

Структура популяции рыб, ее размерный и возрастной состав меняются в связи с изменениями условий их обитания. Анализ динамики этих показателей дает возможность определить состояние стада рыб и относительную величину его численности.

На протяжении шестидесятих годов в уловах нагульного гегаркуни преобладали особи длиной 26—35 см, составлявшие, как правило, около 80% от общего числа рыб (табл. 22). Значение крупных особей несколько уменьшилось, что, однако, не привело к изменению средних размеров рыб в уловах. Только в 1968 г. отмечалось некоторое увеличение средних длины и веса нагульного гегаркуни вследствие изменения ячеи в закидных неводах. В дальнейшем средние размеры гегаркуни в уловах вновь снизились.

Размерный состав уловов нагульного гегаркуни, %

Таблица 22

Годы	Длина, см						Средн. длина	Средн. вес, г
	20—25	25—30	30—35	35—40	40—45			
1961—1965	8,3	32,6	39,5	17,5	2,1	31,2	316	
1966	6,0	33,1	41,5	17,4	2,0	31,4	311	
1967	5,3	32,4	44,4	17,0	0,9	31,5	330	
1968	3,6	21,5	51,1	22,9	0,9	32,4	353	
1969	4,8	41,8	41,1	11,5	0,8	30,7	316	
1970	5,1	33,1	50,1	11,1	0,6	31,1	329	

Все эти годы в возрастном составе гегаркуни в период нагула доминировали четырех- и пятигодовики, значение рыб старших возрастов несколько сократилось, средний возраст оставался без изменений (табл. 23).

Возрастной состав уловов нагульного гегаркуни, %

Таблица 23

Годы	Возраст							Средн. возраст
	2	3	4	5	6	7		
1961—1965	3,8	20,3	39,8	29,8	5,6	0,7	4,2	
1966	5,4	21,0	43,9	24,7	4,3	0,7	4,0	
1967	5,1	19,4	43,3	28,9	3,2	0,1	4,1	
1968	2,7	12,8	47,7	34,1	2,5	0,2	4,2	
1969	0,5	23,9	55,1	17,4	3,1	—	4,0	
1970	4,6	17,8	51,8	21,9	3,6	0,3	4,0	

Динамика размерного и возрастного состава нерестового гегаркуни прослеживается по двум основным речкам—Гаварагет и Макенис (табл. 24 и 25).

Размерная структура уловов нерестового гегаркуни, %

Таблица 24

Речка	Пол	Длина, см		Годы						Средн. длина	Средн. вес, г
		15—20	20—25	25—30	30—35	35—40	40—45	45—50			
Гаварагет	Самцы	1961—1965	0,2	4,8	19,0	22,2	28,7	24,5	0,6	35,1	443
		1966	0,4	10,8	34,0	24,4	23,0	7,4	—	31,7	346
		1967	0,1	6,4	27,1	22,8	25,4	18,0	0,2	33,5	403
		1968	0,7	12,9	31,8	18,3	26,5	9,7	0,1	32,0	351
		1969	0,4	10,1	35,2	33,4	17,5	3,4	—	31,0	318
		1970	0,3	10,3	33,3	27,7	23,7	4,6	0,1	31,5	325
	Самки	1961—1965	—	—	0,2	3,2	59,2	37,1	0,3	39,3	577
		1966	—	—	0,3	4,8	84,4	10,5	—	38,1	543
		1967	—	—	0,1	6,2	70,8	22,7	0,2	38,6	582
		1968	—	—	0,2	9,3	77,4	13,0	0,1	38,0	531
1969		—	—	0,6	12,8	76,5	10,0	0,1	37,4	498	
1970	—	—	0,6	12,9	80,6	5,8	0,1	37,1	485		
Макенис	Самцы	1961—1965	3,9	21,9	37,0	24,7	8,8	3,7	—	28,8	249
		1966	5,7	28,9	40,9	18,4	5,0	1,1	—	27,2	222
		1967	3,8	43,1	34,1	16,9	1,9	0,2	—	26,2	195
		1968	9,9	29,1	42,1	12,3	5,8	0,8	—	26,6	207
		1969	6,4	25,4	54,8	11,3	1,9	0,2	—	26,4	196
		1970	4,4	22,4	55,2	15,2	2,7	0,1	—	27,0	203
	Самки	1961—1965	—	—	0,2	8,3	59,5	31,6	0,4	38,8	525
		1966	—	—	—	17,3	71,7	10,9	0,1	37,4	513
		1967	—	—	1,3	16,8	74,6	7,3	—	37,1	535
		1968	—	—	1,2	23,0	68,9	6,8	0,1	36,8	502
1969		—	—	2,9	42,9	51,9	2,3	—	35,2	442	
1970	—	—	2,8	42,9	53,5	0,8	—	35,2	411		
Все реки	Оба пола	1961—1965	0,5	4,0	9,8	13,6	40,6	31,1	0,4	36,8	469
		1966	0,7	7,1	16,8	14,3	52,8	8,3	—	34,6	405
		1967	0,8	11,1	18,2	16,0	38,5	15,2	0,2	34,0	396
		1968	1,8	10,4	21,0	15,1	42,5	9,1	0,1	33,4	378
		1969	1,4	8,7	25,6	23,6	35,9	4,8	—	32,5	366
		1970	0,6	6,6	19,8	20,8	47,5	4,6	0,1	33,6	365

За анализируемый период (1961—1970 гг.) средняя длина самцов гаварагетского гегаркуни значительно уменьшилась и в 1970 г. стала равной лишь 31,5 см. Средние размеры самок также снизились: длина их составила 37,1 см против 39,3 в 1961—1965 гг., вес—485 г против 577. Уменьшение средних размеров рыб явилось результатом значительного изменения размерной структуры уловов. В сравнении с 1961—1965 гг. роль самцов гаварагетского гегаркуни длиной до 30 см увеличилась почти в 2 раза при одновременном снижении значения крупных особей (длиною свыше 40 см) почти в 5 раз. В размерной структуре выловленных самок также отмечается увеличение роли мелких особей при значительном сокращении доли крупных.

В возрастном составе гегаркуни р. Гаварагет прослеживаются интересные изменения. С прекращением повторного нереста популяция его стала состоять только из пополнения. В связи с этим можно было ожидать увеличения в ней роли рыб младших возрастов. Однако

Таблица 25

Возрастной состав уловов нерестового гегаркуни, %

Речка	Пол	Годы	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	Средн. возраст
Гаварагет	Самцы	1961—1965	0,1	4,9	16,4	22,9	27,8	21,1	6,8	4,6
		1966	1,0	16,2	29,4	25,6	18,4	9,4	—	3,7
		1967	0,5	9,4	24,0	22,3	26,6	16,6	0,6	4,2
		1968	4,2	16,9	25,3	19,2	25,5	8,8	0,1	3,7
		1969	3,3	16,6	32,1	30,2	14,3	3,4	0,1	3,5
		1970	1,9	13,4	27,6	30,4	20,6	6,0	0,1	3,7
		1970	—	—	—	—	—	—	—	—
	Самки	1961—1965	—	—	0,4	7,7	66,6	22,8	2,5	5,2
		1966	—	—	0,9	15,1	75,1	8,5	0,4	4,9
		1967	—	—	2,1	16,4	67,3	13,7	0,5	4,9
		1968	—	—	2,3	29,9	60,9	6,8	0,1	4,7
		1969	—	—	3,5	40,9	50,2	5,4	—	4,6
		1970	—	—	5,6	38,7	50,6	5,0	0,1	4,6
		1970	—	—	—	—	—	—	—	—
Макенис	Самцы	1961—1965	0,8	24,2	32,3	28,8	9,4	3,9	0,6	3,4
		1966	8,8	31,7	35,7	18,8	3,6	1,4	—	2,8
		1967	10,2	41,3	29,6	16,6	1,9	0,4	—	2,6
		1968	24,4	21,8	35,4	12,3	5,2	0,9	—	2,5
		1969	17,0	29,7	41,5	10,2	1,3	0,3	—	2,5
		1970	11,1	24,3	42,6	19,7	2,2	0,1	—	2,8
		1970	—	—	—	—	—	—	—	—
	Самки	1961—1965	—	—	0,9	12,3	63,8	20,7	2,3	5,1
		1966	—	—	2,8	28,4	60,9	7,9	—	4,7
		1967	—	—	4,7	37,9	52,7	4,7	—	4,6
		1968	—	—	7,5	43,4	45,4	3,6	0,1	4,5
		1969	—	—	15,5	58,5	24,5	1,5	—	4,1
		1970	—	—	24,7	47,9	26,4	1,0	—	4,0
		1970	—	—	—	—	—	—	—	—
Все речки	Оба пола	1961—1965	0,2	6,0	10,6	16,9	44,7	18,3	3,3	4,7
		1966	2,3	12,4	18,2	20,9	39,4	6,7	0,1	4,1
		1967	3,7	15,8	18,8	22,8	30,3	8,3	0,3	3,9
		1968	7,6	12,4	19,5	23,2	31,4	5,8	0,1	3,8
		1969	3,5	10,7	23,4	32,6	26,3	3,5	—	3,8
		1970	3,1	8,9	21,9	33,9	28,2	3,9	0,1	3,9
		1970	—	—	—	—	—	—	—	—

значение молодых особей в популяции гаварагетского гегаркуни неожиданно снизилось, ряд впервые созревающих особей стал более растянутым, средний возраст рыб заметно увеличился. В дальнейшем наблюдалось омоложение возрастного состава самцов и самок, говорящее об ускорении их созревания. Самцы стали идти на нерест уже на втором году жизни (возраст 1+), что наблюдалось впервые. Подобное изменение скорости созревания гегаркуни было связано с увеличением темпа его роста (Смолей, 1968).

Изменение возрастной структуры популяции гаварагетского гегаркуни с 1966 по 1970 гг. позволяет говорить о продолжающемся ее омоложении: в сравнении с 1961—1965 гг. средний возраст самцов уменьшился с 4,6 до 3,7, самок—с 5,2 до 4,6.

Динамика размерно-возрастной структуры популяции гегаркуни р. Макенис за годы спуска носила в основном тот же характер, что и в р. Гаварагет.

В последние годы у самцов макениского гегаркуни значительно сократилась роль крупных рыб, средний размер их в 1966—1970 гг. колебался от 26,2 до 27,2 см против 28,0—29,6 в 1961—1965 гг. За те

же годы средняя длина самок уменьшилась с 38,8 до 35,2 см, вес—с 525 до 411 г, при этом особи длиной до 30 см стали составлять в популяции 45,7% против 8,5, значение же самок крупнее 40 см уменьшилось с 32,0 до 0,8%.

В течение шестидесятих годов произошло значительное омоложение возрастного состава макениского гегаркуни. Если в 1961—1965 гг. самцы старше пяти лет составляли в уловах около 14,0%, то в 1970 г. значение их снизилось до 2,3%, роль же рыб младших возрастов увеличилась. В 1966—1970 гг. средний возраст самцов стал равняться 2,6 против 3,4 в 1961—1965 гг. У самок гегаркуни р. Макенис средний возраст также уменьшился и в 1970 г. составил 4,0 против 5,1 в 1961—1965 гг.; в уловах вместо 4+ стала доминировать возрастная группа 5+.

Поскольку в рр. Гаварагет и Макенис вылавливается около 80% всего нерестового гегаркуни, состояние размерно-возрастной структуры этих популяций определяет характер ее изменений и у всего стада форели в период нереста. Действительно, в течение последних лет произошло заметное омоложение возрастного состава в среднем и для всех речек. Длина гегаркуни в уловах уменьшилась с 36,8 до 33,6 см, вес—с 469 до 365 г, средний возраст—с 4,7 до 3,9.

В качестве одной из основных причин, приведших к указанному омоложению нерестового стада гегаркуни, можно назвать ускорение его созревания. Кроме того существенное влияние на структуру уловов гегаркуни во время нереста оказывает его браконьерский лов, ведущий ставными сетями, изымающими, как правило, крупную рыбу.

В табл. 26 приведены уловы гегаркуни по возрастным группам в тысячах штук с 1961 по 1970 гг. За эти годы в уловах гегаркуни во время нагула и нереста уменьшилось количество рыб старших возрастов. В уловах нерестового гегаркуни количество рыб младших возрастных групп значительно увеличилось, в то время как у нагульного гегаркуни оно несколько сократилось. Это позволяет считать, что пополнение стада гегаркуни в последние годы уменьшилось.

Увеличение в нерестовых популяциях рыб молодых возрастов обычно происходит в результате ускорения созревания. При этом численность рыб старших возрастов в стаде уменьшается, средний возраст снижается. Подобное изменение структуры нерестовой популяции отмечалось для форели оз. Лин-Тегид (Graham, Jones, 1962), осенней кеты (Бирман, 1963), красной Бристольского залива (Матисен, 1963), плотвы (Спановская, Григораши и Лягина, 1966) и других рыб.

Ускорение созревания гегаркуни в последние годы привело к изменению его размерно-половых соотношений. В первые годы понижения уровня озера у гегаркуни младших возрастных групп преобладали самцы, причем это преобладание сохранялось до возраста 4+. В возрастной группе 5+ наблюдалось резкое увеличение значения самок, что в несколько меньшей степени было характерно и для возраста 6+. У старых рыб снова отмечалось доминирование самцов. Вероятную причину подобного соотношения самцов и самок по возрастным группам можно было искать в почти единовременном созревании самок, основная масса которых (до 70%) созревала именно в возрасте 5+ и 6+. К возрасту 7+ оставалась несозревшей лишь небольшая часть самок, ряд же созревающих самцов был более растянут, поскольку они созревали равномернее.

В последние годы в нерестовом стаде гегаркуни все особи в возрасте 1+ и 2+—исключительно самцы (табл. 27). Доля самок в возрастной группе 3+ увеличилась в р. Гаварагет до 15% против 2 в

Таблица 26

Уловы гегаркуни по возрастным группам, тыс. шт.

Годы	Нагульнсе							Негестовое							В целом								
	Возраст																						
	2	3	4	5	6	7	Всего	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	Всего	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	Всего
1961	—	9	34	25	4	—	72	—	10	8	18	56	38	11	141	—	10	17	52	81	42	11	213
1962	—	16	35	34	7	1	93	—	8	28	39	83	46	8	212	—	8	44	74	117	53	9	305
1963	1	16	43	27	7	1	95	2	13	19	38	83	29	6	190	1	14	35	81	110	36	8	285
1964	7	38	50	50	6	1	152	—	15	21	38	89	27	3	193	—	21	59	88	140	33	4	345
1965	13	30	36	18	3	—	100	1	12	34	34	137	34	1	253	1	26	64	70	154	37	1	353
1966	5	18	37	21	3	—	84	5	26	38	44	82	14	—	209	8	40	61	95	97	21	1	293
1967	6	20	45	30	3	—	104	8	35	41	50	67	18	—	219	8	40	61	95	97	21	1	323
1968	3	13	49	35	3	—	103	10	16	26	31	41	8	—	132	10	19	39	80	77	10	—	235
1969		16	38	11	2	—	65	6	18	39	55	44	6	—	168	6	18	55	91	55	8	—	233
1970	4	14	42	18	3	—	81	4	12	29	44	37	5	—	131	4	16	43	86	55	8	—	212

1961—1965 гг., в р. Макенис—до 25% тоже против 2. В следующей возрастной группе (4+) произошло заметное увеличение роли самок. Указанное изменение соотношения самцов и самок гегаркуни в младших возрастных группах свидетельствует, таким образом, об ускорении его созревания.

Таблица 27

Соотношение полов по возрастным группам у нерестового гегаркуни, %

Речка	Возраст	Пол													
		1+		2+		3+		4+		5+		6+		7+	
	Годы	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Гаварагер	1961--1965	100	—	100	—	98	2	73	27	32	68	51	49	69	31
	1966	100	—	100	—	96	4	56	44	15	85	45	55	—	100
	1967	100	—	100	—	94	6	63	37	34	66	61	39	58	42
	1968	100	—	100	—	95	5	50	50	39	61	67	33	57	43
	1969	100	—	100	—	93	7	52	48	29	71	48	52	100	—
	1970	100	—	100	—	85	15	47	53	31	69	57	43	50	50
Макенис	1961—1965	100	—	100	—	98	2	75	25	20	80	25	75	34	66
	1966	100	—	100	—	93	7	43	57	7	93	17	83	—	—
	1967	100	—	100	—	95	5	58	42	10	90	27	73	—	—
	1968	100	—	100	—	89	11	33	67	17	83	31	69	—	100
	1969	100	—	100	—	89	11	35	65	14	86	35	65	—	—
	1970	100	—	100	—	75	25	42	58	13	87	20	80	—	—

Темп роста рыб зависит от многих факторов—условий нагула и зимовки, состояния кормовой базы, численности нагуливающегося стада, наибольшую роль из которых играет обеспеченность пищей (Васнецов, 1953; Поляков, 1962; Крыхтин и Смирнов, 1962; Анухина, 1963; Алт, 1959 и др.).

На протяжении многих лет спуска озера закономерных изменений в росте гегаркуни не наблюдалось вплоть до конца пятидесятых годов, после чего происходило едва ли не ежегодное его ускорение (Смолей, 1968). Сравнивая линейные и весовые размеры гегаркуни отдельных возрастных групп в последние годы с 1961—1965 гг., можно отметить после указанного ускорения роста определенную его стабильность, особенно характерную для рыб старших возрастов (табл. 28).

Таблица 28

Средние размеры нагульного гегаркуни по возрастным группам

Размер	Возраст									
	Длина, см					Вес, г				
	2	3	4	5	6	2	3	4	5	6
Годы										
1961—1965	—	26,2	30,3	35,0	39,1	133	189	284	435	595
1966	23,7	26,7	31,1	35,4	39,7	135	193	315	464	616
1967	23,6	26,8	31,3	35,4	—	134	190	317	446	588
1968	—	27,6	31,5	35,6	—	—	217	312	442	606
1969	—	27,5	31,1	35,3	—	—	215	310	431	—
1970	—	27,5	31,3	34,8	—	147	208	311	418	—

Ниже приводятся материалы по упитанности гегаркуни в период нагула и нереста. В течение последних лет упитанность нагульного гегаркуни, как разных его размерных групп, так и в среднем для стада, не претерпела существенных изменений (табл. 29). Предельные величины упитанности также не изменились, колеблясь в эти годы от 0,78 до 1,22.

Таблица 29

Упитанность (по Фультону) нагульного гегаркуни по размерным группам

Годы	Длина, см						
	20-25	25-30	30-35	35-40	40-45	Средн.	Колебания
1961--1965	0,99	0,98	0,99	0,98	0,96	0,98	0,76-1,22
1966	1,00	1,01	1,02	1,00	0,95	1,01	0,82-1,17
1967	0,93	0,97	0,99	0,99	—	0,98	0,78-1,22
1968	1,01	0,98	0,97	0,95	0,90	0,96	0,79-1,14
1969	0,98	1,01	1,00	0,94	0,93	0,99	0,78-1,22
1970	1,01	0,99	0,98	0,97	—	0,99	0,82-1,16

В табл. 30 представлена упитанность самцов и самок нерестового гегаркуни после взятия у них половых продуктов для рыбоводных целей. Нетрудно заметить, что упитанность гегаркуни в период нереста, особенно самок, заметно ниже, чем у нагульной рыбы, и что в последние годы величина ее остается без сколько-нибудь закономерных изменений.

Таблица 30

Упитанность (по Фультону) нерестового гегаркуни

Годы	1966		1967		1968		1970	
	М±m	CV	М±m	CV	М±m	CV	М±m	CV

С а м ц ы

20	0,96±0,01	6,3	0,96±0,01	4,2	0,98±0,01	7,1	0,93±0,01	5,4
25	0,97±0,01	6,2	0,94±0,01	6,0	0,96±0,01	6,3	0,92±0,01	4,3
30	0,93±0,01	5,4	0,92±0,01	5,6	0,91±0,01	4,4	0,90±0,01	5,5
35	0,92±0,01	4,3	0,87±0,01	5,4	0,90±0,01	5,6	0,86±0,01	4,6

С а м к и

30	0,85±0,01	7,1	0,84±0,01	6,7	0,83±0,01	6,0	0,80±0,01	5,0
35	0,82±0,01	6,1	0,81±0,01	5,4	0,81±0,01	4,9	0,78±0,01	5,1
40	0,76±0,01	6,6	0,79±0,01	5,6	0,77±0,01	6,5	0,75±0,01	5,3

Динамика плодовитости рыб является одним из надежных показателей условий их обитания в водоеме, прежде всего степени обеспеченности их пищей (Никольский, 1953; Scott, 1962; Спановская и др., 1966; Решетников, 1966; Анохина, 1969 и др.).

Сравнивая абсолютную плодовитость одноразмерных гегаркуни р. Гаварагет в 1958 и 1969 гг., можно отметить некоторое ее увеличение. В среднем для всей популяции она изменилась менее существенно, что объясняется увеличением значения особей молодых возрастов, плодовитость которых, как известно, меньше, чем у крупных рыб. Несмотря на увеличение общего количества икринок в гонадах однораз-

Таблица 31

Абсолютная плодовитость гегаркуни по размерным группам, шт.

Речка	Длина, см		30—32	32—34	34—36	36—38	38—40	40—42	42—44	M±m	CV	n
	Годы											
Гаварагет	1958	—	—	1104	1345	1451	1563	1964	1468±25	17,6	105	
	1969	856	1128	1253	1411	1613	1694	1908	1506±26	18,6	118	
Макенис	1958	—	975	1225	1313	1452	1597	—	1434±37	20,2	60	
	1969	1040	1184	1284	1385	1512	1475	—	1342±27	15,9	61	

мерных особей и макенисской популяции гегаркуни, в среднем оно стало даже ниже в сравнении с 1958 г., что связано с большим, нежели в р. Гаварагет, омоложением ее возрастного состава. За сравнимые годы относительная плодовитость одноразмерных самок гегаркуни в обеих речках также стала несколько выше.

Указанное изменение абсолютной и относительной плодовитости гегаркуни может свидетельствовать об определенном улучшении обеспеченности его пищей.

Таким образом, анализ структуры уловов гегаркуни, а также его биологических показателей позволяет отметить существенные изменения в состоянии его запасов. В последние годы величина вылова гегаркуни в период нагула только несколько колебалась, в то время как добыча его в нерестовых речках заметно снизилась. В период нагула в уловах гегаркуни отмечается уменьшение количества особей старших возрастов, что, однако, не сопровождалось увеличением доли мелких рыб. Эти изменения в нагульном стаде гегаркуни связаны с некоторым сокращением величины пополнения, а также с усилением интенсивности промысла.

В стаде нерестового гегаркуни возрастной ряд впервые созревающих особей стал более коротким, количество старовозрастных рыб значительно сократилось, что явилось следствием ускорения созревания и определенного влияния браконьерского лова ставными сетями с крупной ячей.

Уменьшение доли старых и увеличение процента молодых рыб в нерестовом стаде гегаркуни свидетельствует о сокращении его численности. К аналогичному заключению приходят И. Б. Бирман (1953), М. Л. Крыхтин и А. Г. Смирнов (1962), анализируя подобные изменения возрастной структуры нерестовых стад дальневосточных лососей.

Таким образом, материалы, характеризующие состояние стада севанских форелей в 1966—1970 гг., позволяют утверждать, что численность их в озере продолжает сокращаться. Об этом же говорят уменьшение величины вылова на один замет закидного невода и сохранение (до 1969 г.) относительно устойчивого годового улова форелей при значительно возросшей интенсивности их промысла.

По предложению Севанской гидробиологической станции с 1968 г. ячея в матне закидных неводов, работающих на озере, была увеличена с 26 до 30 мм. Это изменение орудий лова было вызвано тем, что в сократившихся уловах нагульной форели количество рыб молодых возрастов стало значительно выше, чем в прежние годы. Подобное изменение структуры стада форели в период нагула не говорило об улучшении состояния их запасов, а свидетельствовало о тенденции противоположного характера.

Изменение орудий лова привело в последующие годы к снижению прилова мелких форелей, однако величина их общего улова по-прежнему продолжала сокращаться. Наблюдаемое снижение вылова зна-

чительно превысило возможное его уменьшение, связанное с большим размером ячеи в неводах, что заставляет предполагать дальнейшее сокращение численности форелей в озере. Таким образом, можно утверждать, что проведенного увеличения ячеи в матне неводов оказалось совершенно недостаточно для сохранения запасов форели на стабильном уровне.

Как уже указывалось выше, естественное воспроизводство форелей, нарушенное в первые годы спуска вследствие сокращения озерных и речных нерестилищ, в настоящее время существует лишь в малых размерах. Поэтому основное внимание при воспроизводстве запасов форелей должно уделяться искусственному их разведению.

Наиболее эффективным является заводское воспроизводство гегаркуни, так как из года в год увеличивается количество выпускаемых в притоки озера его сеголетков весом более одного грамма. Эффективность искусственного разведения летнего бахтака, несмотря на увеличившееся количество инкубируемой икры, значительно ниже в связи с тем, что из-за летнего времени нереста до сих пор не удается выращивать его молодь до удовлетворительных размеров. Обычно летний бахтак выпускается в речки с рыбоводных заводов либо в виде нежизнестойких личинок, либо в виде мальков весом ниже одного грамма.

На выживаемости летнего бахтака отрицательно сказывается и ухудшение режима нерестовых рек, куда его молодь выпускается с рыбоводных заводов. В последние годы забор воды из этих речек, в основном на орошение, достиг таких размеров, что во многих из них летом воды или вообще не остается, или ее бывает так мало, что она прогревается до критических для молоди форели пределов (18—20°C). Если более или менее подросшая молодь гегаркуни в условиях столь высокой температуры еще может расти, для менее жизнестойких личинок летнего бахтака это значительно труднее, что приводит к их высокой смертности.

В связи с этим выращивание личинок летнего бахтака совершенно необходимо вести до более высоких навесок и выпуск молоди производить не ранее конца октября, когда кислородный и температурный режим озера после ухудшения летом вновь близок к оптимальному. К тому же выпуск более крупной молоди увеличит промысловый возврат этой форели.

До спуска рыбопродуктивность озера ограничивалась кормовыми ресурсами, из чего следует, что его кормовая база (бентос) использовалась довольно полно.

За годы понижения уровня озера общая биомасса зообентоса увеличилась вдвое, но это произошло за счет усиления развития пелофильных животных—олигохет и хирономид, развитие же бокоплавов—главного кормового объекта форелей сильно уменьшилось (Маркосян, 1959). Поскольку олигохеты и хирономиды менее доступны рыбам, чем бокоплавов, увеличение кормности водоема не пропорционально увеличению биомассы зообентоса—оно несколько ниже. В последние годы содержание бокоплавов в пищевом комке форелей уменьшилось с 95 до 60%, рыбы вынуждены переходить на питание другими организмами бентоса (моллюсками, пиявками, хирономидами), не равноценными бокоплавам по их доступности и пищевой ценности. Такой переход свидетельствует об ухудшении условий питания форелей (Пивазян, 1972).

В условиях ограниченной кормовой базы озера немаловажно и то, что сиги, численность которых в последние 10—15 лет резко возросла (Южакова, 1974), в весенне-летнее время питаются теми же

организмами бентоса, что и форели, потребляя их даже более интенсивно, и, следовательно, являются пищевыми конкурентами форелей (Пивазян, 1972).

Однако и в таких измененных условиях нагула форели сохранили высокие темп роста и упитанность. Относительное постоянство этих показателей могло иметь место при сохранении прежней обеспеченности пищей, что в условиях роста запасов сигов могло произойти лишь при уменьшении численности форелей.

Если в начале спуска оказались существенно нарушенными, в основном, условия размножения форелей, то в дальнейшем к этому прибавились изменения абиотических факторов в озере. В настоящее время численность форелей в Севане лимитируется, главным образом, неблагоприятными условиями для выживания молоди, что связано с изменениями в температурном и кислородном режиме озера, а также с ухудшением режима его притоков. С большим основанием можно утверждать, что только капитальная мелиорация нерестовых речек и улучшение физико-химического и биологического режимов озера могут привести к увеличению запасов севанских форелей.

При ожидающейся в скором времени стабилизации уровня озера действие факторов, отрицательно влияющих на состояние запасов севанских форелей, сохранится, и рыбопродуктивность озера останется на современном уровне. Подъем уровня озера на 2—3 м также особого влияния на его режим оказать не может, поскольку останутся в силе отрицательные факторы, ограничивающие численность форелей в озере—высокие температуры основной массы воды, неудовлетворительный кислородный режим придонных холодных слоев в Б. Севане в летний период. Рыбопродуктивность озера в этом случае не может существенно отличаться от таковой при стабилизации современного уровня.

В случае повышения уровня озера на 4—5 м предвидится некоторое улучшение условий развития молоди, однако неблагоприятные физико-химические условия по-прежнему будут лимитировать численность и, соответственно, продукцию форелей.

Значительное улучшение условий существования форелей может быть достигнуто лишь в случае подъема уровня озера на 6—7 м против современного. При этом будут обеспечены условия для нормального роста и развития как молоди, так и взрослых рыб в озере, улучшится режим нерестовых речек, а с ним и условия существования молоди форели.

Однако форель не сможет реализовать эти новые возможности, если численность сигов сохранится на современном уровне. Сиги своей численностью будут подавлять развитие форелей. В этом случае озеро не сможет «прокормить» одновременно увеличенное стадо форелей и стадо сигов в его нынешних размерах, так как ожидать при этом значительного увеличения кормовой базы нет оснований. Для восстановления стада форелей необходимо будет сократить численность сигов путем интенсификации их вылова, что практически вполне возможно. Таким образом, форелевое хозяйство Севана может быть в значительной степени восстановлено. При этом можно ожидать небольшого увеличения общей рыбопродуктивности озера за счет улучшения физико-химических условий в озере и интенсификации рыбодных мероприятий.

ЛИТЕРАТУРА

- Анохина Л. Е. Закономерности изменения плодовитости рыб. М., «Наука», 1969, с. 1—291.
- Анухина А. М. Биологические основы регулирования промысла наваги. «Рыбн. хоз-во», 1963, № 2, с. 26—32.
- Бирман И. Б. О численности проходных лососевых в связи со степенью их пресноводности и происхождение проходного образа жизни этих рыб. Зоол. журн., 1953, т. 32, вып. 5, с. 923—932.
- Бирман И. Б. О воздействии дрефтерного промысла лососей в открытом море на качественную структуру стада. «Рыбн. хоз-во», 1963, 6, с. 7—17.
- Васнецов В. В. Опыт сравнительного анализа роста карповых рыб. Зоол. журн., 1934, т. 13, вып. 3.
- Васнецов В. В. О закономерностях роста рыб. В кн. «Очерки по общим вопросам ихтиологии». М., «Наука», 1953, с. 218—226.
- Замахав Д. Ф. О типах размерно-половых соотношений у рыб. Труды Мосрыбвтуза, 1959, т. X.
- Земская А. К. Рост рыб в популяциях с незначительной амплитудой колебаний численности. «Вопр. ихтиол.», 1961, т. I, вып. 4 (21), с. 690—695.
- Крыхтин М. Л. и Смирнов А. Г. О взаимосвязи численности и качественных показателей нерестовых стад амурских лососей. «Вопр. ихтиол.», 1962, т. II, вып. 1 (22), с. 29—41.
- Маркосян А. Г. Продуктивность бентоса оз. Севан. Труды VI Совещ. по проб. биол. внутр. вод, 1959, с. 141—145.
- Маркосян А. Г. Об изменениях в термическом и кислородном режиме оз. Севан и о влиянии этих изменений на некоторые биологические процессы. Биол. журн. Армении, 1970, т. XXIII, № 11, с. 104—111.
- Матисен О. А. Исследования биологии красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) в Бристольском заливе (Аляска). «Вопр. ихтиол.», 1963, т. 3, вып. 1(26), с. 51—66.
- Монастырский Г. Н. О типах нерестовых популяций у рыб. Зоол. журн., 1949, т. 28, вып. 6, с. 535—545.
- Никольский Г. В. О закономерностях динамики численности рыб. Вестник МГУ, 1953, 2, с. 107—115.
- Никольский Г. В. и Белянина Т. Н. Об особенностях динамики стада некоторых форм атлантической сельди. Журн. общ. биол., 1959, т. 20, № 3, с. 161—174.
- Пивазян С. А. Питание и пищевые взаимоотношения форели и сига оз. Севан. «Вопр. ихтиол.», 1972, т. 12, вып. 6 (77), с. 1086—1093.
- Поляков Г. Д. Приспособительная взаимосвязь изменчивости популяций рыб с условиями питания. Труды Ин-та морфол. жив., 1962, вып. 42, с. 5—64.
- Раннак Л. А. О росте и биологии кумжи, нерестующей в реке Ваэна. Гидробиол. исследов., 1961, т. II, Тарту.
- Решетников Ю. С. Особенности роста и созревания сигов в водоемах Севера. В кн.: «Законом. дин. числен. рыб Белого моря и его бассейна». М., «Наука», 1966, с. 93—156.
- Спановская В. Д. и др. Структура нерестовой популяции и воспроизводительная способность плотвы при зарегулировании речного стока. «Вопр. ихтиол.», 1966, т. VI, вып. 4 (41), с. 648—655.
- Смолей А. И. Влияние спуска оз. Севан на состояние запасов форелей. Труды Сов. ихт. ком. АН СССР, 1961, вып. 13, с. 480—486.
- Смолей А. И. Плодовитость севанских форелей. «Вопр. ихтиол.», 1966, т. VI, вып. 1 (38), с. 77—84.
- Смолей А. И. О структуре популяций севанских форелей перед стабилизацией уровня озера. Биол. журн. Армении, 1968, № 6, с. 46—52.
- Фортунатовы М. А. и К. А. и Куликова Е. Б. Материалы по изучению сырьевых ре-

- курсов озера Севан. Труды Севанск. озерн. станции, 1932, т. III, вып. 1, с. 1—183.
- Южакова Г. Г.* Промыслово-биологическая характеристика севанских сига. Биол. журн. Армении, 1974, т. XXVII, № 5, с. 74—79.
- Alm Q.* Connection between maturity, size and age in fishes.—Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm, 1959, No 40.
- Bulkley R. V.* Fluctuations in age composition and growth rate of cutthroat trout in Yellowstone Lake.—U.S. Fish and Wild-life Service, Research Rep., 1961, 54.
- Graham T. R., Jones I. W.* The biology of Lllyn Tegid trout, 1960.—Proc. zool. Soc. London, 1962, 139, N 4.
- Legovitch N. A., Markosian A. G., Meshkova T. M., Smolei A. I.* Physico-chemical regime and bioproductive processes in lake Sevan (Armenia) under conditions of transition from oligotrophy to eutrophy.—Verh. Internat. Verein. Limnol., 1973, 18, 3.
- Sacowicz St.* Rosrod troci (*Salmo trutta morpha lacustris L.*) Z jeziora Wdzydze.—Roczniki nauk rolniczych, 1961, vol. 93-D.
- Scott D. P.* Effect of food quantity on fecundity of rainbowstrout *Salmo gairdneri*.—J. Fish. Res. Board Canada, 1962, 19, N 4.

А. И. Смолей, Г. Г. Южакова

Материалы по состоянию запасов лососевых рыб озера Севан в 1971—1975 гг.

За годы понижения уровня оз. Севан значительно увеличилась его рыбопродуктивность, что было обусловлено резким ростом численности сигов. Запасы второй лососевой рыбы озера—форели—при этом существенно сократились (Южакова, Пивазян 1975; Смолей, 1979, а).

Поскольку в течение ряда последних лет уловы форелей в озере неуклонно падали и вместе с этим происходили неблагоприятные изменения в их расовом и возрастном составе, возникла необходимость в проведении мероприятий, которые могли бы способствовать улучшению состояния запасов этой рыбы.

Увеличение с этой целью ячен в закидных неводах, являвшихся основным орудием добычи форели и сигов в период нагула, к росту запасов форели не привело (Смолей, 1979, б). Введение в дальнейшем трехлетнего (1971—1973 гг.) запрета на лов рыб во время нагула преследовало ту же основную цель—сохранить запасы форели от окончательного подрыва.

В предлагаемой статье проводится анализ основных изменений в величине и структуре уловов форели и сигов в годы запрета и в первые два года после него.

До введения запрета величина годового учтенного улова форели составляла 1,2 тыс. ц. В 1971—1973 гг. форель ловилась, в основном, в период нереста, в связи с чем общий вылов ее за год составлял только 0,5—0,7 тыс. ц. Но и с 1974 г., когда форель вновь стала ловиться во время нагула, уловы ее остались на том же уровне.

С учетом хищений и необычайно выросшего браконьерского лова уловы форели до запрета составляли около 3,5, в годы запрета и после него—2,5 тыс. ц. На основании этих данных рыбопродуктивность озера по форели до запрета равнялась 2,7, после него—2,0 кг/га (против 5,3 кг/га в годы до понижения уровня озера). Рыбопродуктивность, подсчитанная только по уловам государственного лова, в 1970 г. составляла 1,0, в 1975 г.—0,5 кг/га.

В годы запрета с целью контроля за состоянием стада форели во время нагула проводились кратковременные отловы ее в течение мая—июня. В 1970 г. в стаде нагульной форели доминировали две ее расы—тегаркуни (36,5%) и летний бахтак (31,4%). После запрета в уловах преобладали те же расы, составившие в 1974 г. 75,3 и в 1975 г. 65,1% (по весу). Поскольку тегаркуни и летний бахтак были наиболее многочисленны, изменения в структуре уловов форели в нагульный период прослежены по этим расам (табл. 1).

В 1970 г. в уловах летнего бахтака преобладали четырехгодовики, средний возраст рыб был равен 4,0 средняя длина—30,4 см при весе 317 г. В годы запрета произошло определенное старение возрастного состава, приведшее к увеличению средних размеров и среднего возраста рыб. С 1974 г. оно вновь сменилось омоложением, модальными возрастными группами стали четырех- и пятигодовики, средний возраст равнялся 4,0—4,2.

В уловах нагульного тегаркуни, как и у летнего бахтака, до запрета преобладали четырехгодовики, средний возраст составлял 4,0,

Возрастной состав уловов форелей в период нагула, %

Таблица 1

Годы \ Возраст	2	3	4	5	6	7	8	Средн. возраст
Летний бахтак								
1970	7,3	22,3	42,6	22,0	5,0	0,8	—	4,0
1972	0,6	9,6	30,4	42,7	15,2	1,5	—	4,7
1973	0,1	11,4	42,1	35,5	9,4	1,1	0,4	4,5
1974	—	20,2	55,8	21,4	2,6	—	—	4,0
1975	1,3	16,1	43,8	36,0	2,2	0,5	—	4,2
Гегаркуни								
1970	4,6	17,8	51,8	21,9	3,6	0,3	—	4,0
1972	1,9	9,7	48,7	32,4	6,9	0,4	—	4,3
1973	0,5	14,8	46,0	36,3	2,3	0,1	—	4,1
1974	—	11,3	61,7	25,7	1,3	—	—	4,2
1975	0,6	20,4	48,5	26,3	3,4	0,8	—	4,2

средняя длина рыб—30,9 см при весе 322 г. В начале запрета значение в уловах рыб молодых возрастов уменьшилось вдвое, средние размеры и средний возраст рыб увеличились. Структура уловов гегаркуни в 1974—1975 гг. не отличалась от 1973 г.

Можно утверждать, что запрет на лов форели в период нагула привел лишь к кратковременному улучшению структуры ее стада—увеличению в нем количества старовозрастных рыб. После снятия запрета при уменьшении величины вылова вновь отмечалось некоторое увеличение роли рыб младших возрастов, в результате чего структура уловов летнего бахтака и гегаркуни стала мало чем отличаться от таковой в годы до запрета.

Как отмечалось выше, отлов форелей в период нереста продолжался и в годы запрета. В наиболее многочисленной популяции нерестового летнего бахтака (в макенинской) с 1971 по 1973 гг. происходило омоложение возрастного состава: у самцов вместо четырехгодовиков стали доминировать трехгодовики, средний возраст снизился с 4,0 до 3,5, средняя длина—с 30,7 до 28,5 см (табл. 2). У самок получили преобладание четырехгодовики вместо пятигодовиков, средний возраст уменьшился с 4,7 до 4,4, средняя длина—с 35,4 до 33,0 см. Начиная с 1974 г., в нерестовой популяции уменьшается значение рыб младших возрастов и возрастает роль старовозрастных особей, что сопровождалось определенным старением популяции.

Сопоставление изменений в возрастном составе летнего бахтака во время нагула и нереста в течение последних пяти лет показывает, что старение его в 1971—1973 гг. в период нагула происходило при одновременном омоложении нерестовой популяции. И только в 1975 г. в уловах летнего бахтака и в период нагула, и во время нереста средний возраст рыб увеличился одновременно.

Уменьшение в уловах летнего бахтака количества особей в возрасте двух и трех лет невозможно объяснить снижением его выпуска с рыбобудных заводов. Напротив, в последние годы возрос выпуск летнего бахтака в виде мальков, коэффициент промыслового возврата от которых выше, чем от личинок. При этом условия жизни молоди форели в речках ухудшились не в такой степени, чтобы привести к значительному увеличению гибели молоди.

По всей вероятности, указанные изменения в нерестовой популяции летнего бахтака происходили в условиях интенсивного изъятия

Таблица 2

Возрастной состав нерестового летнего бахтака р. Макенис, %

Годы	Возраст								Средн. возраст.	Средн. длина, см	Средн. вес, г
	2	3	4	5	6	7	8				
Самцы											
1970	15,3	15,8	41,9	22,9	3,2	0,9	—	3,9	30,5	288	
1971	5,4	28,5	35,3	24,2	5,6	1,0	—	4,0	30,7	285	
1972	11,6	30,3	37,6	18,9	1,5	0,1	—	3,7	29,7	258	
1973	9,8	43,2	36,1	9,4	1,3	0,2	—	3,5	28,5	238	
1974	8,5	27,3	50,4	12,9	0,7	0,2	—	3,7	29,4	242	
1975	2,6	22,8	48,2	20,7	4,7	1,0	—	4,1	31,1	293	
Самки											
1970	—	2,4	33,4	50,7	11,0	1,9	0,6	4,8	36,0	423	
1971	—	4,2	38,1	46,9	10,1	0,7	—	4,7	35,4	437	
1972	—	4,8	45,2	38,0	10,3	1,4	0,3	4,6	35,1	410	
1973	—	8,4	54,3	29,0	7,3	1,0	—	4,4	33,9	361	
1974	—	17,6	57,2	23,6	1,2	0,4	—	4,1	33,0	349	
1975	—	6,7	50,7	34,8	6,0	1,8	—	4,5	33,8	392	
Оба пола											
1970	6,9	8,4	37,3	38,2	7,5	1,4	0,3	4,4	33,5	363	
1971	2,5	15,5	36,7	36,4	8,1	0,8	—	4,3	33,3	367	
1972	6,4	19,0	41,0	27,4	5,4	0,7	0,1	4,1	32,0	326	
1973	6,2	30,5	42,8	16,5	3,5	0,5	—	3,8	30,5	283	
1974	4,4	22,6	53,7	18,1	0,9	0,3	—	3,9	31,1	294	
1975	1,2	13,6	49,6	28,7	5,5	1,4	—	4,3	32,6	349	

рыб старших возрастов, а с 1974 г. и под влиянием браконьерского лова мелкочейными ставными сетями, отбирающими рыб молодых возрастов.

Уловы нерестового гегаркуни в первые два года запрета несколько увеличились в сравнении с 1970 г., что объяснялось отсутствием лова этой рыбы в период нагула. С 1973 г. они вновь стали сокращаться и в 1975 г. составили лишь 233 ц против 456 до введения запрета.

В годы запрета в популяции гегаркуни р. Гаварагет возросло значение рыб длиной до 35 см и уменьшилась роль крупных рыб, после чего средняя длина самцов снизилась с 33,9 до 30,3 см, самок — с 37,4 до 35,3 см. В 1974—1975 гг. в уловах гаварагетского гегаркуни снова возрос удельный вес крупных рыб, длина самцов увеличилась до 35,9, самок — до 38,5 см.

В возрастном составе гегаркуни р. Гаварагет до запрета доминирующими были возраста 4+ и 5+ (табл. 3). К концу запрета при снижении среднего возраста с 4,3 до 3,8 модальными стали возрастные группы 3+ и 4+. После запрета отмечалось старение возрастного состава, в 1975 г. в уловах стали преобладать рыбы уже в возрасте 5+ и 6+, средний возраст увеличился до 5,0.

В последние годы уловы нерестового гегаркуни в р. Гаварагет составляют от общего улова по всем речкам, как правило, не менее 70—75%. Поэтому характер изменения возрастного состава гегаркуни в среднем для всех речек повторяет в основном его динамику в гаварагетской популяции. Омоложение уловов нерестового гегаркуни в годы запрета, по-видимому, можно объяснить тем, что часть нагульного гегаркуни, в основном молодых возрастов не вылавливалась из озера, а получала возможность созреть, зайти в речки и тем самым пополнить

Таблица 3

Возрастной состав нерестового гегаркуни, оба пола, %

Речки	Возраст		1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	Средн. возраст
	Годы									
Гаварагет	1970		1,0	7,1	17,2	34,3	34,8	5,5	0,1	4,1
	1971		0,7	3,9	11,5	36,2	39,9	7,4	0,4	4,3
	1972		0,2	4,3	18,1	40,2	31,4	5,5	0,3	4,2
	1973		0,4	6,8	27,0	44,6	19,4	1,8	—	3,8
	1974		0,1	1,9	7,4	42,9	41,9	5,8	—	4,4
	1975		0,3	1,1	4,3	18,2	46,1	28,2	1,8	5,0
По всем речкам	1970		3,1	8,9	21,9	33,9	28,2	3,9	0,1	3,9
	1971		3,3	6,1	13,7	35,2	34,9	6,5	0,3	4,1
	1972		0,8	5,5	21,8	39,6	27,5	4,6	0,2	4,0
	1973		1,0	7,2	33,6	42,2	14,9	1,1	—	3,7
	1974		0,7	5,5	7,8	42,9	38,2	4,9	—	4,3
	1975		1,6	5,8	6,4	17,0	43,6	24,2	1,4	4,7

нерестовую популяцию. Вероятно, этим можно объяснить и определенное старение популяции нагульного гегаркуни в период запрета.

Старение уловов нерестового гегаркуни в 1974—1975 гг. связано не с замедлением скорости его созревания, а определенным изъятием из озера гегаркуни молодых возрастов ставными мелкоячейными сетями. Скорость же созревания гегаркуни все эти годы существенно не менялась. Оставались относительно стабильными темп весового и линейного роста, а также показатели плодовитости. И только в 1975 г., когда стадо сигов было существенно разрежено и в связи с этим условия питания лососевых рыб в озере улучшились (Пивазян, 1977), биологические показатели гегаркуни стали выше: рыбы стали быстрее расти, средняя упитанность их (по Фультону) во время нагула увеличилась с 0,93 (1974 г.) до 1,00, количество икринок в гонадах в среднем для всей нерестовой популяции возросло с 1112 ± 12 (1974 г.) до 1450 ± 32 штук. Интересно отметить, что и у летнего бахтака темп роста и упитанность все годы запрета также оставались относительно стабильными, и только в 1975 г. рост его ускорился, упитанность (по Фультону) увеличилась с 0,98 (1974 г.) до 1,05.

Заканчивая обсуждение материалов, характеризующих величину и структуру уловов форели в 1971—1975 гг., можно отметить, что в результате запрета лова в период нагула увеличения ее численности в озере не произошло, состояние запасов продолжает оставаться напряженным.

Одновременно с падением запасов форели в озере происходило увеличение численности сигов, начавшееся в пятидесятых годах. В 1968—1970 гг. в величине запасов сигов наметилась стабилизация при относительно постоянной интенсивности промысла, что подтверждалось стабильной размерно-возрастной структурой стада рыб и величиной их биологических показателей (Южакова, 1979). Уловы сигов в 1968—1970 гг. составляли около 6,0 тыс. ц, причем в период нагула вылавливалось до 45% от общего количества.

Трехлетний запрет на лов рыб в период нагула привел к определенному накоплению сигов в озере. В годы запрета, когда лов сигов производился только во время нереста, в 1971 г. было выловлено 4,3, в 1972 г.—4,9, в 1973 г.—8,5 тыс. ц. После запрета в 1974 г. из озера было добыто 9,4, в 1975 г.—11,3 тыс. ц, из них улов в период нагула составлял около 30%.

Контрольный лов сигов закидным неводом в период нагула в

1972—1973 гг. показал, что в уловах стали преобладать крупные рыбы размером от 35 до 45 см (72,9 и 81,8%), в то время как в 1968—1970 гг. они составляли лишь 30,2% (табл. 4).

Таблица 4

Годы \ Длина тела, см	Размерный состав нагульных сигов, %				
	1968—1970	1972	1973	1974	1975
20—25	38,1	2,6	0,8	4,7	0,2
25—30	19,9	4,8	0,7	1,5	0,5
30—35	10,5	14,4	11,4	15,8	10,4
35—40	20,2	41,2	34,2	31,8	28,7
40—45	10,0	31,7	47,6	41,6	55,0
45—50	1,2	4,8	5,1	4,4	5,2
50—55	0,1	0,5	0,2	0,2	—
Средняя длина, см	30,0	38,2	39,8	38,4	40,3

В 1974 г., в первом году после запрета, в уловах закидными неводами по-прежнему преобладали рыбы длиной 35—45 см (73,4%), высокий процент (83,7) этих рыб в уловах оставался и в 1975 г. Наличие большого количества крупных рыб в стаде можно объяснить накоплением их вследствие запрета лова во время нагула и недолова в нерестовый период. Вышесказанное подтверждается и состоянием возрастного состава уловов (табл. 5). Средний возраст нагульных сигов увеличился с 2,2 (1968—1970 гг.) до 3,5 (1975 г.). В 1972—1975 гг. модальными возрастными группами стали трех- и четырехгодовики в отличие от 1968—1970 гг., когда 42% улова составляли годовики.

Таблица 5

Годы \ Возраст	Возрастной состав нагульных сигов, %							
	1	2	3	4	5	6	7	Средн. возраст
1968—1970	42,0	27,4	13,2	10,2	5,4	1,3	0,5	2,2
1972	7,2	28,9	29,3	24,5	6,9	2,5	0,7	3,0
1973	1,3	16,7	45,5	27,5	6,6	2,1	0,3	3,3
1974	5,4	20,8	31,8	35,8	4,6	1,5	0,1	3,2
1975	0,4	12,3	35,3	43,4	7,4	1,2	—	3,5

В 1975 г. на озере для добычи сигов было введено новое орудие лова—кошельковый невод, которым в тот же год было добыто 64% всех рыб, выловленных за весенне-летнюю путину.

Анализ уловов кошельковым и закидным неводами показал, что средний размер рыб в обоих орудиях лова одинаков (40,6 см в первом и 40,1 см—во втором), однако по физиологическому состоянию эти сиги далеко не равнозначны. В кошельковом неводе (лов в пелагиали озера) находилась в основном (74%) отнерестившаяся рыба VI стадии зрелости с упитанностью (по Фультону) 1,20 и по Кларк—1,11. В закидном неводе (лов в литорали озера) преобладала (77%) рыба со стадией зрелости гонад II, II—III, III, т. е. впервые созревающая и повторно нерестующая с упитанностью по Фультону 1,35 и по Кларк—1,22. В уловах нагульных сигов преобладали самки: в кошельковом неводе они составляли 57, в закидном—73%.

Можно утверждать, что введение в промысел кошелькового невода благоприятно сказалось на структуре нагульного стада сигов,

так как им в основном вылавливается крупная отнерестившаяся рыба, в отличие от закидного невода, где преобладает нагульная рыба, являющаяся пополнением стада.

Этими материалами и данными по питанию (Пивазян, 1977) подтверждается предположение о существовании в Севане двух экологических групп сигов, нагуливающих в разных участках озера—литорали и пелагиали.

Важное значение в оценке состояния запасов сигов имеет анализ структуры их нерестового стада. В годы запрета сига в период нереста ловились ставными сетями и неводами, а также закидными неводами. С 1974 г. для их лова был применен и кошельковый невод.

Как в годы до запрета (1968—1970 гг.), так и после его введения в уловах нерестовых сигов преобладали рыбы размерных групп 37—40 и 40—43 см, составляющие в отдельные годы более 80% (табл. 6). Заслуживает внимания уменьшение в уловах 1975 г. процента самцов и самок размерной группы 34—37 см, что по-видимому было связано с отсутствием в этом году лова закидным неводом, которым, как правило, отлавливается рыба более мелких размеров по сравнению с другими орудиями лова. В годы запрета в возрастной структуре нерестового стада сигов существенных изменений не наблюдалось, в уловах все эти годы преобладали трех- и четырехлетки, составляющие до 89,2% (1975 г.).

Определенный интерес представляет динамика упитанности нерестовых сигов (табл. 7). В годы запрета (1971—1973 гг.) как у самцов, так и у самок отмечалось снижение упитанности рыб всех размерных групп. В 1974 г. произошло увеличение упитанности сигов вследствие некоторого разрежения стада и, следовательно, опреде-

Таблица 6

Размерный состав нерестовых сигов, %

Длина тела см	Г о д ы					
	1968—1970	1971	1972	1973	1974	1975
до 34	6,7	1,9	1,1	1,6	2,1	3,9
	0,5	0,3	0,2	0,2	0,1	0,2
34—37	15,3	16,7	13,3	16,9	20,2	8,6
	4,6	10,8	6,7	6,2	5,9	2,2
37—40	37,7	50,4	57,8	51,1	50,8	38,6
	32,7	44,1	49,6	47,6	43,1	25,9
40—43	32,0	25,7	24,3	27,6	25,1	42,7
	44,4	33,3	35,2	38,7	43,8	55,3
40—46	7,9	5,1	3,4	2,7	1,7	5,9
	16,1	10,5	7,5	6,8	6,4	15,3
46—49	0,4	0,2	0,1	0,1	0,1	0,3
	1,7	1,0	0,8	0,5	0,7	1,1
Средняя длина, см	39,2	39,0	39,1	39,0	38,8	39,8
	40,9	40,3	40,0	40,0	40,3	41,2
Средний вес, г.	819	787	772	748	790	841
	974	922	888	877	942	992
Средний возраст	2,8	2,7	2,7	2,7	2,9	3,2
	3,4	3,0	3,1	2,9	3,3	3,6

Упитанность (по Кларк) нерестовых сигов

Длина, см	Г о д ы				
	1968—1970	1971	1972	1973	1974
35—40	$\frac{1,21}{1,19}$	$\frac{1,19}{1,15}$	$\frac{1,18}{1,22}$	$\frac{1,19}{1,16}$	$\frac{1,24}{1,22}$
40—45	$\frac{1,17}{1,10}$	$\frac{1,11}{1,09}$	$\frac{1,11}{1,10}$	$\frac{1,06}{1,07}$	$\frac{1,09}{1,10}$
45—50	$\frac{1,13}{1,05}$	$\frac{1,09}{1,03}$	$\frac{1,06}{1,01}$	$\frac{0,96}{0,95}$	$\frac{1,13}{1,04}$

Примечание: В таблицах 6 и 7 приведены в числителе данные о самцах, в знаменателе—о самках.

ленного улучшения обеспеченности, пищей. В этих же условиях увеличилась и плодовитость сигов: в 1972 г. общее число икринок в их гонадах равнялось в среднем $22,8 \pm 0,5$ тыс. штук, в 1973 г.— $19,4 \pm 0,5$, в 1974 г.— $24,2 \pm 0,7$ тыс. штук. Улучшились и другие показатели плодовитости сигов: средний вес гонад стал в полтора раза выше и составил 123 г, увеличились размеры (диаметр и вес) икринок.

При оценке воспроизводительной способности стада рыб, как правило, принимается во внимание периодичность их нереста. С тем, чтобы изучить периодичность нереста севанских сигов при увеличившейся численности их в озере и измененных условиях нагула, в мае—июне 1975 г. были собраны гонады для выяснения этого вопроса гистологическими методами.

В собранном материале были представлены впервые созревающие рыбы, особи после нереста (прошедший нерест определялся у них по остаточным икринкам) и пропустившие нерестовый сезон в прошлом году.

На гистологических срезах гонад было установлено, что впервые созревающие рыбы имеют III стадию зрелости и готовятся к нересту ближайшей осенью. Упитанность этих сигов равнялась 1,24 (по Кларк). У самок VI стадии зрелости на срезах были обнаружены пустые фолликулы, эти рыбы явно пропустят нерестовый сезон. Такие рыбы имели упитанность 1,02 (по Кларк). Среди проб были обнаружены особи длиной от 40 до 54 см на II—III, III стадиях зрелости, не имеющие следов нереста, но по данным обратного расчисления роста, достигшие на третьем и четвертом годах жизни размера и веса впервые созревающих рыб. Эти рыбы, безусловно, ранее нерестовали, но в прошлом году они пропустили нерестовый сезон. Упитанность этих самок 1,12 (по Кларк). Эти предварительные данные по определению периодичности нереста сигов позволяют говорить о том, что в современных условиях они нерестятся неежегодно, а пропускают один, возможно и 2 нерестовых сезона.

По данным Р. А. Маиляна (1957), в 1952—1953 гг. севанские сиги нерестились ежегодно, о чем свидетельствовал тот факт, что в разные времена года гонады всех половозрелых особей находились на одинаковых стадиях развития. Отмеченное нами нарушение периодичности нереста сигов, по-видимому, связано с ухудшением условий их нагула (поздним прогреванием озера в связи с участвовавшими ледоставами) при значительном росте поголовья.

Анализируя состояние запасов сига в годы запрета и после него, можно прийти к заключению, что трехлетнее отсутствие их лова в период нагула привело к существенному увеличению численности в озере, в уловах стали преобладать рыбы более крупных размеров.

Запрет явился уникальным экспериментом в естественных условиях, позволившим оценить кормовые возможности озера и проследить за изменением биологических показателей форелей и сига при увеличении в озере их общей биомассы.

В 1970 г. из озера изымалось около 13,5 тыс. ц сига и форели (приводятся цифры учтенных уловов вместе с хищениями), рыбопродуктивность с одного гектара равнялась 10,9 кг. К концу запрета (1973 г.) уловы лососевых рыб увеличились до 18,0 тыс. ц при рыбопродуктивности 14,5 кг/га. Эти цифры могли быть выше, если бы добыча рыбы велась и в период нагула.

Подобное увеличение биомассы лососевых рыб, в основном сига, в условиях ухудшения кормовой базы, когда биомасса бокоплавов, наиболее используемого рыбами компонента бентоса, заметно снизилась, привело к ухудшению обеспеченности их кормом. Спектр питания сига расширился из-за увеличения значения зоопланктона, а также некоторых организмов зообентоса (моллюсков, пиявок); у форелей он остался без изменения, но у тех и других рыб индексы наполнения кишечника уменьшились почти вдвое (Пивазян, 1977). Именно в годы запрета, как уже отмечалось выше, у сига наблюдалось снижение темпа роста, упитанности и плодовитости.

Напряженное состояние кормовой базы лососевых рыб в озере было рекомендовано ослабить увеличением ежегодного изъятия сига из озера в течение двух—трех лет. В 1974 г. в озере было добыто около 18,0, в 1975 г.—20,0 тыс. ц сига, форелей—почти 2,0 тыс. ц в каждый год, в результате чего рыбопродуктивность по лососевым рыбам в эти годы равнялась 16,1 и 17,7 кг/га. Это снижение плотности стада сига вновь привело к улучшению у них и у форелей биологических показателей, о чем уже говорилось выше.

На основании анализа изменения в годы запрета и после него структуры уловов, питания и биологических показателей сига и форелей возможно сделать вывод, что при современном состоянии кормовой базы озеро может «прокормить» такое стадо сига, которое позволит ежегодно изымать из него 15—20 тыс. ц рыбы. Большой вылов сига повлечет за собой ухудшение состояния их запасов, хотя обеспеченность пищей рыб станет лучше.

В случае улучшения состояния кормовой базы, используемой лососевыми рыбами, можно ожидать и определенное увеличение уловов сига.

В заключение можно отметить, что в последние годы форель находится в озере в угнетенном состоянии, в то время как запасы сига весьма устойчивы. Если в результате предложенных мероприятий по сохранению запасов форели от окончательного подрыва (Смолей, 1979, б) в озере создадутся реальные предпосылки для увеличения ее численности, необходимо будет проводить селективный отлов сига в литоральной зоне озера с тем, чтобы улучшить здесь условия нагула для форелей.

ЛИТЕРАТУРА

- Маилан Р. А. Сиги озера Севан. Труды Севанск. гидробиол. станции, 1957, т. XV, с. 137—195.
- Пивазян С. А. Питание и пищевые взаимоотношения лососевых рыб оз. Севан в годы

запрета их лова в период пагула и после снятия его. Биол. журн. Армении, 1977, т. XXX, № 2.

Смолей А. И. Динамика численности лососевых рыб оз. Севан в условиях изменения его режима. В кн.: «Экология гидробионтов оз. Севан» (Труды Севанск. гидробиол. станции, XVII, настоящий сборник), а.

Смолей А. И. Биология и запасы севанских форелей в условиях изменившегося режима озера. В кн.: «Экология гидробионтов оз. Севан» (Труды Севанск. гидробиол. станции, т. XVII, настоящий сборник), б.

Южакова Г. Г. О состоянии запасов севанских сегов в 1961—1970 гг. В кн.: «Экология гидробионтов оз. Севан» (Труды Севанск. гидробиол. станции, т. XVII, настоящий сборник).

Южакова Г. Г., Пивазян С. А. Состояние запасов сегов, акклиматизированных в озере Севан. В кн.: «Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР» (Изв. ГосНИОРХ, т. 103), Л., «Наука», 1975, с. 202—206.

А. И. Смолей

Динамика численности лососевых рыб озера Севан в условиях изменения его режима

Понижение уровня озера Севан привело к значительным изменениям в его режиме, общая направленность которых характерна при переходе олиготрофного водоема к эвтрофному (Legovich, Markossian, Meshkova and Smolei, 1973). Основная сработка вековых запасов вод озера и соответствующее изменение его морфометрии произошли в сороковых и пятидесятых годах и сопровождались лишь незначительными нарушениями в жизни озера. Понижение в последние 10—12 лет уровня озера еще на 2 м характеризовалось серьезными изменениями в его режиме и биологии.

За время понижения уровня озера среднемесячная температура воды повысилась на 2—3°, осенняя гомотермия устанавливается теперь в конце октября—начале ноября при температуре 10—11° (в 1947 г.— в середине декабря при температуре 7°). Ледяные покровы на всей акватории озера стали ежегодными. Прогревание толщи воды на большей площади в летние месяцы стало достигать дна, что привело к резкому сокращению и порою полному исчезновению слоя холодных придонных вод. Оказался резко нарушенным кислородный режим озера, в осенние месяцы в придонных слоях стал отмечаться дефицит кислорода до 0,1—0,3 мг/л, в то время как до спуска содержание его во всей толще воды не опускалось ниже 8 мг/л. С уменьшением глубины озера значительно упала прозрачность его вод: среднегодовые показатели с 12—15 м снизились до 4—5,5.

За последние годы в составе фитопланктона появилось до 20 новых видов водорослей, большинство из которых является показателем эвтрофных условий. Начиная с 1964 г., ежегодно наблюдается «цветение» воды синезелеными водорослями. В зоопланктоне произошло резкое возрастание численности коловраток за счет массового развития эвтрофных форм и почти полное выпадение двух ранее наиболее многочисленных диаптомусов. Биомасса зоопланктона существенно возросла, в настоящее время в ней преобладают дафнии и циклопы. За годы спуска биомасса зообентоса увеличилась более чем в 3 раза, но в основном за счет форм, мало используемых рыбами. Биомасса бокоплавов, излюбленного корма форели, заметно уменьшилась при одновременном увеличении биомассы других донных животных—хируномид, олигохет, моллюсков, сильное развитие которых свойственно эвтрофным водоемам.

Указанные и многие другие не отмеченные здесь изменения в режиме и характере биопродукционных процессов в озере позволяют утверждать, что Севан допускковой и Севан последнего десятилетнего отрезка времени—это два резко отличающихся друг от друга водоема. Это можно подчеркнуть и сравнением рыбопродуктивности озера в отмеченные периоды (табл. 1).

До спуска озера рыбопродуктивность его была равна 9,2 кг/га (расчеты проведены на основании данных гослова с приблизительной оценкой хищений и браконьерского лова). За 25 лет с момента начала спуска общая рыбопродуктивность увеличилась на 3,8 кг/га, произошло это в основном за счет сига, уже ставшего к этому времени промысловой рыбой. После 1964 г. рыбопродуктивность водоема уве-

Таблица 1

Рыбопродуктивность оз. Севан по годам, кг/га						
Рыба \ Год	1937—1938	1954	1970	1973	1974	1975
Форель	5,3	3,2	2,7	1,0	2,0	2,0
Храмуля	3,9	4,8	3,2	2,4	3,0	3,2
Сиг	—	4,0	8,2	12,5	14,1	15,7
Всего	9,2	12,0	14,1	16,9	19,3	20,9

личилась на 8,9 кг/га, т. е. и в величине рыбопродуктивности основные изменения произошли в последние десять лет. Рыбопродуктивность Севана 1975 года в два с лишним раза превышает ее величину в допускной период. Поскольку продуктивность храмули лишь незначительно снизилась, определяющим моментом в увеличении общей рыбопродуктивности водоема явилось ее изменение у лососевых рыб. Действительно, рыбопродуктивность лососевых рыб в озере до начала спуска составляла 5,3, в 1975 г.—17,7 кг/га, из них 15,7 кг/га приходится на долю сига.

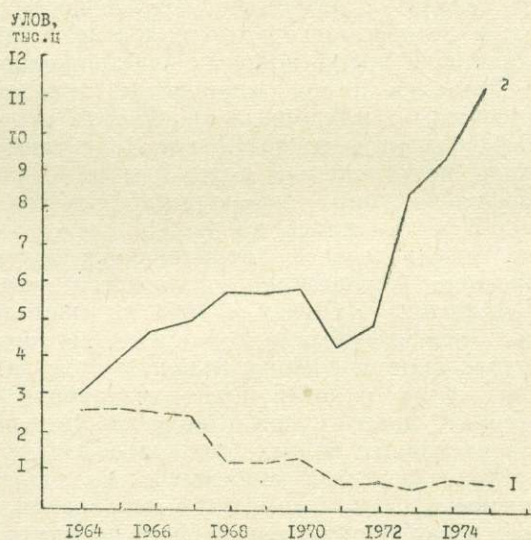


Рис. 1. Динамика уловов форелей (1) и сегов (2) в 1964—1975 гг.

На рис. 1 представлены уловы форели и сига с 1964 по 1975 гг. (данные рыбокомбината). Если в 1964 г. форель в общем улове лососевых рыб составляла 45%, то в 1975 г. ее доля равна только 1%, в то время как остальные 99% составляют сига. Подобное изменение соотношения в общем улове этих рыб произошло в результате стремительного роста численности сегов, значительного падения запасов форелей и более беспощадного по сравнению с сигом вылова форели браконьерами.

Сокращение запасов форели произошло в условиях прекращения естественного размножения и полном воспроизводстве ее стада искусственным путем на рыбоводных заводах. В настоящее время искусст-

венным воспроизводством поддерживаются запасы только двух рас форели—гегаркуни и летнего бахтака. Зимний баhtак и боджак, генеративно-озерные расы, известные нерестилища которых полностью обсохли, уже не встречаются в озере в промысловых количествах. К 1964 г. в озеро и его притоки выпускалось около 60 млн. шт. личинок и 2,3 млн. шт. подращенной молоди форели. В течение последующего десятилетия выпуск личинок фактически не изменился, в то время как количество выпускаемой молоди увеличилось до 9,3 млн. шт. И несмотря на такую интенсификацию рыбоводных работ, уловы форели продолжали сокращаться даже при увеличении количества орудий лова.

В течение последних 20—25 лет нерестовые популяции летнего бахтака и гегаркуни состояли только из впервые созревающих особей, поскольку повторность нереста у них исключалась из-за вылова при первом же заходе в нерестовую реку. У нерестового гегаркуни возрастной ряд впервые созревающих особей за эти годы стал более коротким, увеличилось значение рыб младших возрастов при одновременном уменьшении численности рыб старших возрастных групп, средний возраст снизился, что явилось следствием ускорения созревания и интенсивного изъятия крупных рыб промыслом (Смолей, 1968, 1979, б). Подобное изменение структуры нерестовых популяций рыб, свидетельствующее об уменьшении их численности, отмечено также для форели оз. Лин-Тегид (Graham, Jones, 1962), красной Бристольского залива (Матисен, 1963) и других рыб.

В уловах гегаркуни в период нагула одновременно уменьшилось количество старовозрастных рыб и особей младших возрастов, что говорит не только о возрастании интенсивности промысла, но в основном об уменьшении величины пополнения стада этой форели. Аналогичные изменения возрастной структуры отмечаются и у летнего бахтака.

У зимнего бахтака и боджака при значительном сокращении величины пополнения произошло старение возрастного состава и увеличение средних размеров рыб (Смолей, 1979, б). В дальнейшем, при резком сокращении численности этих форелей, в размерно-возрастной структуре их популяций и биологических показателях не происходило заметных изменений, т. е. снижение плотности стада перестало отражаться на темпе роста и времени полового созревания особей. Подобное нарушение регуляторных механизмов было отмечено и у других видов рыб (Крыхтин и Смирнов, 1962; Никольский, 1964; Никольский и Шубникова, 1974).

По мере понижения уровня озера оказались нарушенными и условия питания форелей. По данным С. А. Пивазяна (1972), роль бокплавов, ранее основного корма форелей, уменьшилась в пищевом комке до 60%, рыбы стали потреблять в значительном количестве моллюсков, пиявок, хирономид. Это расширение спектра питания явилось показателем изменения обеспеченности рыб кормом, что определялось не только ухудшением состояния кормовой базы, но и значительным ростом численности сивгов.

Таким образом, полное обсыхание озерных нерестилищ форели в начальный период спуска было компенсировано расширением искусственного ее разведения. В дальнейшем произошло ухудшение режима притоков Севана, мест нагула молоди, выпускаемой сюда с рыбоводных заводов. В последнее десятилетие условия существования форелей ухудшились и в самом озере в связи с указанными выше изменениями в его режиме. Все эти нарушения в условиях обитания форелей и привели к падению их численности в озере.

В период понижения уровня озера и уменьшения численности форели в водоеме складывались благоприятные условия для развития и жизни сигов. В 50-е годы последние становятся объектом промысла, составляя в среднем около 5—10% от всего улова. В дальнейшем отмечался бурный рост их численности, с 1968 г.—это основная промысловая рыба, доля которой в общем улове по водоему достигла в 1975 г. 80%.

Запасы севанских сигов воспроизводятся только путем естественного размножения в озере, нерестилища их располагаются почти сплошной лентой в прибрежной зоне на глубинах от 0,5 до 10 м, что отмечалось как в работе Э. А. Тиграняна (1965), так и впоследствии при ежегодных наблюдениях за нерестовыми скоплениями.

Высокая природная пластичность сигов в условиях Севана проявилась в ускорении роста, более раннем созревании, большей плодовитости, изменении их морфологии. По данным Г. Г. Южаковой и С. А. Пивазяна (1975), в 60-х годах в популяции сигов сократился размерно-возрастной ряд (в уловах встречаются 6, реже 7 возрастных групп против 9 в годы низкой численности), произошло значительное омоложение стада (в уловах стали преобладать трех- и четырехлетки вместо пяти- и шестилеток), что объясняется ускорением созревания и высокой интенсивностью промысла. В условиях высокой численности сигов отмечается снижение упитанности (по Фультону) до 1,38 против 1,72, но показатели ее остаются высокими по сравнению с материнскими водоемами, где упитанность сигов равнялась 1,00.

Сиги были завезены в озеро как потенциальные планктофаги, но, питаясь в весенне-летнее время года теми же организмами бентоса, что и форели, они стали безусловными пищевыми конкурентами последних, что усугублялось возросшей их численностью (Пивазян, 1972). В условиях уменьшения в озере биомассы бокоплавов в питании сигов во время нагула (апрель—июнь) увеличилась роль зоопланктона. Как отмечалось выше, у форелей в тех же условиях расширение спектра питания произошло в результате использования моллюсков, пиявок, хирономид и других второстепенных компонентов бентоса. Подобное расхождение в спектрах питания сигов и форели при ограниченных общих кормовых ресурсах для шведских озер отмечалось Нильсоном (Nilsson, 1965).

По данным С. А. Пивазяна (1972), при нагуле на пастбищах богатых бокоплавами пищевое сходство форелей и сигов достигает 60%, при выедании же бокоплавов и переходе при этом обеих рыб на питание более доступными для них кормовыми объектами напряженность пищевых взаимоотношений несколько ослабевает.

С целью сохранения запасов форели от окончательного подрыва с 1971 по 1973 гг. на озере был проведен запрет лова всех промысловых рыб в период нагула. Лов форели проводился при ее заходе в нерестовые речки, сига—также лишь в период нереста.

Запрет привел лишь к временному, притом незначительному, увеличению количества летнего бахтака и гегаркуни, заходящих в речки на нерест, что произошло в результате отсутствия их лова в период нагула. Отмеченное в начале запрета увеличение средних размеров и среднего возраста нагульных форелей через год вновь сменилось омоложением возрастного состава (табл. 2). Полученные данные позволили утверждать, что запрет на лов форели не привел к увеличению ее численности в озере, состояние запасов продолжало оставаться напряженным.

В результате трехлетнего запрета в озере произошло заметное увеличение численности сигов, о чем в первую очередь говорило из-

менение величины их годового улова с 5,8 тыс. ц (1970 г.) до 9,4 (1974 г.) (рис. 1). По данным Г. Г. Южаковой, после трех лет запрета в уловах нагульных сигов средняя длина и средний возраст рыб увеличились (табл. 2), в структуре уловов нерестовых сигов изменения менее существенные.

Таблица 2

Изменение биологических показателей гегаркуни и сига по годам

Показатели	Гегаркуни			Сиг		
	1970	1973	1975	1970	1973	1975
Годовая продукция, тыс. ц	2,7	2,0	2,0	10,2	15,5	19,5
Средн. длина, см	30,9	32,9	32,3	30,2	38,4	40,3
Средн. возраст	3,9	4,3	4,1	2,2	3,2	3,5
Средн. упитанность (по Фультону)	0,98	0,93	1,00	1,36	1,25	1,35
Абс. плодовитость, тыс. шт.	1,45	1,03	1,45	27,6	19,4	24,2
Средн. индекс наполнения кишечника, % оо	91,8	52,1	68,3	83,9	41,5	65,6

Изучение питания сигов и их пищевых взаимоотношений с форелями позволило установить, что в годы запрета индексы наполнения кишечника у рыб обоих видов уменьшились почти вдвое, спектр питания форелей остался без изменения, в питании же сигов увеличилось значение зоопланктона, моллюсков, пиявок (Пивазян, 1977). При этом отмечалось ухудшение биологических показателей у форелей и особенно у сигов: упитанность снизилась, плодовитость упала (табл. 2), темп роста замедлился.

Изменение характера питания и биологических показателей форелей и сигов в условиях запрета или, что то же самое, при значительном увеличении общей биомассы лососевых рыб в озере позволило говорить о напряженном состоянии их кормовой базы, которое было рекомендовано ослабить интенсивным отловом сигов. Действительно, вылов сигов в 1973 г. в 8,5 тыс. ц и в 1974 г. в 9,4 тыс. ц значительно снизил плотность их стада и тем самым общую численность лососевых рыб, что уже в 1975 г. позволило сигам и форелям вновь ускорить темп роста, увеличить упитанность и общее количество икринок в ястыках.

Таким образом, запрет позволил получить уникальные материалы по питанию и состоянию биологических показателей лососевых рыб в условиях изменяющейся их численности, а также оценить кормовые возможности озера. При современном состоянии кормовой базы в Севане ежегодно можно добывать 15—20 тыс. ц сигов и форелей, увеличение плотности стада сигов приведет к значительному ухудшению их биологических показателей. Можно предполагать, что в случае улучшения состояния кормовой базы, используемой одновременно сигами и форелями, произойдет определенное увеличение и ежегодных уловов сигов в пределах, определяемых ростом биомассы кормовых объектов. При сохранении же кормовой базы на прежнем уровне и появлении минимальных возможностей для увеличения численности форелей следует сокращать численность сигов, поскольку озеро не сможет одновременно «прокормить» растущее стадо форелей и стадо сигов в его нынешних размерах.

Подытоживая, можно отметить, что в последние годы форель находится в озере в угнетенном состоянии, запасы ее близки к окон-

чательному подрыву, в то время как высокие уловы сига позволяют говорить об относительной устойчивости его запасов.

Если до спуска озера рост численности форелей ограничивался величиной их кормовой базы (Фортуатов и др., 1932), то последние годы она лимитируется условиями существования молоди в речках и озере. В определении фактора, лимитирующего численность сигов, остаются неясные моменты.

По мнению М. А. и К. Р. Фортуатовых и Е. Б. Куликовой (1932), причиной гибели икры сигов в первые годы после их интродукции являлись либо неудачное расположение нерестилищ в местах с сильным прибоем, либо высокая щелочность воды. В дальнейшем первое предположение не подтвердилось, но вторым предположением была сделана попытка объяснить рост численности сигов. Так, М. Г. Дадикян (1964) отмечал, что наблюдается полная синхронность в понижении уровня озера и увеличении запасов сигов, выделив как определяющее изменение в режиме озера падение величины рН с 9,2 до 8,5. По его мнению, чем больше величина рН уходила от летальной для икры сигов границы—9,2 (в условиях Севана), тем быстрее происходил рост численности сигов. Однако это предположение, как и первое, сделанное М. А. Фортуатовым, также не подтверждается. Изучение многолетних гидрохимических данных показало, что величина рН все годы спуска оставалась относительно постоянной и колебалась в среднем около 8,8—9,0. В 1975 г. она продолжает оставаться равной в среднем 8,8—8,9 с тенденцией к некоторому увеличению в период «цветения» озера синезелеными водорослями.

По-видимому, рост численности сигов в известной степени, действительно, определили какие-то факторы изменяющегося режима водоема, не выявленные до сих пор. Но немаловажную и, по всей вероятности, решающую роль сыграло уменьшение численности форелей, пищевых конкурентов сигов, поскольку как показало изучение, особенно в годы запрета, питания и пищевых взаимоотношений двух рыб в последние годы увеличение численности сигов ограничивается состоянием их кормовой базы.

Таким образом, при существующих изменениях экосистемы озера Севан создались определенные предпосылки для его превращения из форелевого водоема в сиговый. И тем не менее прежнее форелевое хозяйство озера еще может быть в значительной степени восстановлено. Подъем уровня озера против современного на 6—7 м привел бы к улучшению кислородного и температурного режима и тем самым к обеспечению условий для нормального роста и развития как молоди, так и взрослых рыб в озере. Это улучшение режима озера способствовало бы его сохранению как резервуара чистой воды с высокими питьевыми качествами, что так необходимо в условиях маловодной Армении. Чтобы повысить коэффициент промыслового возврата форелей, рыбоводные заводы должны будут выпускать в озеро и речки только молодь весом не менее 3 г. С целью улучшить условия обитания молоди форели в речках, следует провести капитальную их мелиорацию и защитить от сброса промышленных и бытовых сточных вод. В том случае, если эти условия будут осуществлены и стадо форелей начнет расти, надо, как уже отмечалось выше, обеспечить для них нормальные условия нагула путем своевременного уменьшения численности сигов.

ЛИТЕРАТУРА

- Дадикян М. Г. О результатах интродукции сига (*Coregonus lavaretus maraenoides* Poljakow, *C. lavaretus ludoga* Poljakow) в озере Севан. Биол. журн. Армении, 1964, т. XVII, № 6, с. 41—48.
- Крыхтин М. Л. и Смирнов А. Г. О взаимосвязи численности и качественных показателей нерестовых стад амурских лососей. «Вопр. ихтиол.», 1962, т. II, вып. 1 (22), с. 29—41.
- Матисен О. А. Исследования биологии красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) в Бристольском заливе (Аляска). «Вопр. ихтиол.», 1963, т. 3, вып. 1 (26), с. 51—66.
- Никольский Г. В. Теория динамики стада рыб. М., «Наука», 1965.
- Никольский Г. В., Шубникова Н. Г. О характере взаимосвязи численности и некоторых биологических показателей в популяции обыкновенного караса *Carassius carassius* (L.). «Вопр. ихтиол.», 1974, т. 14, вып. 4 (87), с. 581—588.
- Пивазян С. А. Питание и пищевые взаимоотношения форели *Salmo ischchan* Kessler и сига *Coregonus lavaretus ludoga* Poljakow оз. Севан. «Вопр. ихтиол.», 1972, т. 12, вып. 6 (77), с. 1086—1093.
- Пивазян С. А. Питание и пищевые взаимоотношения лососевых рыб оз. Севан в годы запрета их лова в период нагула и после снятия его. Биол. журн. Армении, 1977, т. XXX, № 2.
- Смолей А. И. О структуре популяций севанских форелей перед стабилизацией уровня озера. Биол. журн. Армении, 1968, т. XXI, № 6, с. 46—52.
- Смолей А. И. Биология и запасы севанских форелей в условиях изменившегося режима озера. В кн.: «Экология гидробионтов оз. Севан». (Труды Севанск. гидробиол. станции, т. XVII, настоящий сборник).
- Тигранян Э. А. О нерестилищах сига оз. Севан. Изв. АН Арм. ССР, сер. биол. наук, 1965, т. 18, № 4, с. 78—81.
- Фортунатовы М. А. и К. Р. и Куликова Е. Б. Материалы по изучению сырьевых ресурсов озера Севан. Труды Севанск. озерн. станции, 1932, т. III, вып. 1, с. 1—182.
- Южакова Г. Г., Пивазян С. А. Состояние запасов сига, акклиматизированных в озере Севан. В кн.: «Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР» (Изв. ГосНИОРХ, т. 103), Л., «Наука», 1975, с. 202—206.
- Legovich N. A., Markossian A. G., Meshkova T. M. and Smolei A. I. Physico-chemical regime and bioproductive processes in lake Sevan (Armenia) in transition from oligotrophy to eutrophy. Verh. Internat. Verein. Limnol., 1973, vol. 18, p. 1835—1842.
- Graham T. R., Jones J. W. The biology of Llyn Tegid trout 1960. Proc. Zool. Soc. London, 1962, vol. 139, No 4.
- Nilsson N.-A. Food segregation between salmonid species in North Sweden. Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm, 1965, No 46.

С. М. Григорян

О рыбохозяйственном значении озера Севан

Озеро Севан, один из крупнейших высокогорных водоемов мира, издавна славилось своими рыбными богатствами. С давних времен в озере велся промысел форели, отличающейся высокими вкусовыми качествами, а также храмули и усача.

Понижение уровня озера для энергетических и ирригационных целей, начавшееся в 1938 г. и составившее к настоящему времени почти 19 м, коренным образом изменило не только режим озера, но и его рыбное хозяйство. Однако, несмотря на все изменения, связанные со спуском озера, оно по-прежнему остается основным рыбохозяйственным водоемом республики, дающим ежегодно 10—14 тыс. ц высококачественной рыбы, реализуемой в свежем, свежемороженом и копченом виде.

За годы спуска видовой состав уловов значительно изменился. В последнее время основной промысловой рыбой озера являются сиби, завезенные на Севан икрой с Волховского рыбоводного завода в 1924—1927 гг. Они ежегодно дают промыслу 8—11 тыс. ц (приводятся только учтенные уловы). Уловы форели, являющейся самой ценной из всех обитаемых в озере рыб, резко упали. Достаточно сказать, что в допускной период ее ежегодно вылавливалось 5—6 тыс. ц, в то время как в последние годы только 500—600 ц (в 1976 г.—лишь 200 ц).

Уловы храмули еще в пятидесятых годах достигали 6 тыс. ц, в настоящее время они почти вдвое снизились.

Главная причина изменения видового состава уловов кроется в различном влиянии спуска озера на биологию и экологию отдельных рыб. Особенно сильно от спуска пострадала форель, которая наиболее требовательна к условиям окружающей среды.

Поскольку все озерные нерестилища форелей обсохли, а в речках нерест этих рыб больше не происходит (т. к. во время нереста они перерогорожены глухими забойками вблизи устьев), воспроизводство их запасов вот уже 20—25 лет осуществляется искусственным путем на рыбоводных заводах.

Работы по севанскому форелеводству были начаты в 1923—24 гг. сотрудниками Севанской гидробиологической станции во главе с М. А. Фортунатовым на Нор-Баязетском (ныне Камо) рыбзаводе. В дальнейшем вокруг озера были построены Карчахпорский (1925—1926 гг.), Севанский (1960 г.), Личкский (1976 г.) рыбоводные заводы, в связи с чем масштабы искусственного разведения форели существенно возросли.

В последние годы рыбоводные заводы собирают и инкубируют свыше 70 млн. икринок форели и 100 млн. икринок храмули. Личинки храмули после месячного выращивания в земляных прудах выпускаются в речки. Личинки форели подращиваются определенное время в лотках, в основном на живых кормах (дафнии, олигохеты), до достижения ими однограммовой навески (гегаркуни) или трехсотмиллиграммовой (летний бахтак), после чего значительная часть их выпускается в речки. Оставшиеся личинки помещаются в земляные пруды, где на естественных кормах подращиваются до веса 3—5 г, после чего выпускаются в речки, родники и частично в озеро. За последние

20 лет, в течение которых ведется такое подращивание, количество выпускаемой молоди увеличилось с 500 тыс. до 11 млн. штук, что уже само по себе говорит о значительной интенсификации севанского форелеводства.

В ближайшие годы севанские рыбоводы должны будут решить проблему перехода на выпуск только подращенной молоди с навеской не менее 5 г, что станет возможным при существенном увеличении площади земляных прудов и успешном использовании гранулированных искусственных кормов при выращивании молоди в бассейнах.

Одной из причин, приведших к уменьшению величины стада форели, является ухудшение состояния речек, куда выпускается молодь с рыбоводных заводов.

Эти притоки озера загрязняются промышленными и бытовыми сточными водами, которые попадают сюда без предварительной очистки. Колхозы, совхозы и лесные хозяйства вокруг озера Севан в летние месяцы почти полностью забирают воду из речек для полива, причем вместе с водой на поля орошения уходит в громадных количествах и молодь форели, поскольку большинство водозаборных сооружений не имеет предохранительных устройств.

В результате спуска озера оказались нарушенными условия жизни форели не только в речках, но и в озере. В самом озере условия обитания рыб изменились как в результате понижения его уровня, так и вследствие загрязнения неочищенными сточными водами прибрежных населенных пунктов и промышленных предприятий. Кроме того, в настоящее время на озере базируется свыше 100 единиц моторных катеров и значительно большее количество моторных лодок, отработанные нефтепродукты и масла с которых сбрасываются непосредственно в озеро.

В течение ряда последних лет произошли большие изменения в технической оснащенности рыбного промысла, а также в орудиях лова, которыми ведется добыча рыб.

Долгие годы добыча рыбы в озере производилась только вручную закидными неводами и ставными сетями из хлопчатобумажной дели. Постепенно на озере получили применение те же орудия лова, но изготовленные из капрона. Они стали намного легче и уловистее, что сделало промысел более эффективным. Но по-прежнему весь процесс лова осуществлялся вручную. И только с 1966 г. нелегкий труд рыбаков стал постепенно механизироваться: для выборки ставных сетей начали применять сетевыборочные машины, для закидных неводов — спецтрактора.

В последние 2—3 года основной лов сига в озере стал осуществляться кошельковыми неводами с катеров, оснащенных эхолотами типа «Судак» и специальными лебедками для замата и выборки невода. В связи с этим численность рыбаков по Севанскому рыбокомбинату сократилась, эффективность промысла значительно возросла. Из других орудий лова наиболее часто применяются теперь ставные невода и ставные сети. При заходе форели и храмули в речки лов их здесь ведется с помощью специальных ловушек (тарп).

С целью дальнейшего совершенствования техники лова в ближайшее время намечено произвести испытания по применению на озере пелагического трала.

За годы спуска не осталось без изменения и деление озера на отдельные промысловые районы. До спуска их было на озере 7, в дальнейшем число их сократилось до 4. И в самые последние годы, в связи с введением на озере лова рыбы кошельковым неводом, проведена еще одна реорганизация рыбопромысловых участков, в резуль-

тате чего центральным стал Севанский промысел, в Мартуни же и Карцахпюре сохранены лишь небольшие пункты по приему рыбы.

Все эти изменения в орудиях, местах и способах лова рыбы привели к значительной интенсификации промысла.

Необходимо остановиться еще на одной причине, которая резко подрывает рыбные запасы озера. Это—браконьерский лов, ведущийся на озере круглосуточно. Особенно большой ущерб наносится численности рыб в нерестовый период, когда рыба собирается в косяки и подходит к берегам. В это время браконьеры прибрежных сел вылавливают огромное количество зрелых рыб, применяя при этом любые орудия и способы лова вплоть до взрывчатки и отравляющих веществ, чем наносят непоправимый урон рыбным запасам. В период нагула браконьеры отлавливают рыбу сетями с крайне мелкой ячеей.

В целях ликвидации хищнического лова рыбы необходимо обратить особое внимание на охрану озера, вести решительную борьбу с лицами, допускающими лов рыбы в запретных местах, а также незаконными орудиями лова. Необходимо развернуть широкую разъяснительную работу среди населения с основной целью не допускать нарушений правил рыболовства, оказывать содействие органам рыбоохраны в деле успешной борьбы с браконьерами. Представляется, что только всесторонняя помощь со стороны административных органов районов Севанского бассейна может привести к окончательному искоренению браконьерства на озере.

Озеро Севан нуждается в особенно тщательной охране его рыбных богатств еще и потому, что в течение ряда последних лет оно является поставщиком ценных пород рыб (сига и форели) для акклиматизации их в других водоемах нашей страны. Так, форель завезена в водоемы Украины, Киргизии, Карелии. Ежегодно на озере собирается около 100 млн. икринок сигов, которыми заселяются многие озера Урала, Средней Азии, Сибири, Грузии, Московской области. Ныне привлекла к себе внимание и детритоядная храмуля как возможный объект акклиматизации в водоемах Ленинградской и Московской областей.

В заключение можно отметить, что ведение рыбного хозяйства озера с применением научных рекомендаций позволит не только сохранить рыбные запасы, но и значительно их увеличить.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Некоторые морфологические и гидрологические данные озера Севан

(Морфологические и гидрографические данные по И. А. Кирееву «Гидрографические работы на озере Севан». Материалы по исследованию озера Севан и его бассейна. Часть V, Л., 1933).

Уровень озера в 1937 г.—1916,20 м н. у. м.; в 1977 г.—1897,70 м н. у. м.

Спуск уровня на 1 января 1977 г.—18,5 м

Площадь водосборного бассейна оз. Севан с учетом площади его зеркала 4890 кв. км.

Площади зеркала отдельных частей озера

Площадь зеркала кв. км	Годы	М. Севан	Б. Севан	Все озеро
	1937	383,6	1032,4	1416,0
1977	327,6	916,3	1243,9	
Сокращение, %		14,6	11,3	12,2

Глубины отдельных частей озера

Максимальная глубина, м	Годы	М. Севан	Б. Севан	Все озеро
	1937	98,7	58,7	98,7
1977	80,2	40,2	80,2	
Средняя глубина, м	1937	50,9	37,7	41,3
	1977	39,5	22,8	27,2

Водный баланс озера Севан за разные периоды*

Составитель водного баланса	Приход, млн. куб. м				Расход, млн. куб. м			
	Поверхностный приток	Осадки на зер- кало озера	Подземный приток	Суммарный приток	Испарение	Поверхностный отток	Подземный отток	Сумарный отток
В. К. Давыдов (1927—1934 гг.)	720	550	50	1320	1210	50	60	1320
Г. Г. Вардумян (1970—1975 гг.)	741	473	50	1264	1022	459	20	1501

* Таблица составлена по данным, приводимым в статье Г. Г. Вардумяна «Водные ресурсы Араратской долины и их комплексное использование в перспективе» в журнале «Водные ресурсы» № 3, 1977.

Объемы воды отдельных частей озера

Объем воды куб. км	Годы	М. Севан	Б. Севан	Все озеро
	1937	19,52	38,96	58,48
	1977	12,94	20,89	33,82
Сокращение, %		33,7	46,4	42,2

Объемы воды между изобатами (куб. км)

Слон	М. Севан	Б. Севан	Все озеро
0—5	1,603	4,463	6,065
5—10	1,546	4,207	5,753
10—15	1,482	3,919	5,491
15—20	1,403	3,493	4,896
20—25	1,322	2,942	4,263
25—30	1,328	1,384	2,622
35—40	1,013		1,013
40—45	0,826		0,826
45—50	0,606		0,606
50—55	0,388		0,388
55—60	0,164		0,164
60—65	0,035		0,035
65—70	0,006		0,006
70—75	0,001		0,001

Расходы основных рек озера Севан (куб. м/с)*

Реки	Годы	Месяцы												Средне- годовой
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	
Масрик	1963—67	3,41	3,18	3,38	4,73	7,72	3,52	2,74	2,79	3,07	3,81	3,85	3,67	3,82
	1970	2,02	2,14	2,98	6,01	3,69	1,79	2,03	2,80	2,72	3,90	3,75	3,05	3,07
	1976	1,61	1,76	2,28	3,87	5,00	4,06	2,52	3,06	4,70	5,89	4,77	3,49	3,58
Карчахпюр	1963—67	0,89	0,87	0,89	1,07	2,17	1,58	0,99	0,78	0,77	0,95	0,97	0,93	1,07
	1970	0,85	0,80	0,86	1,41	1,61	0,66	0,78	0,91	0,86	0,83	0,73	0,69	0,91
	1976	1,05	1,03	1,07	1,27	8,29	2,53	0,99	0,66	0,71	0,81	0,88	0,90	1,18
Мартуни	1963—67	0,73	0,72	0,71	1,30	4,43	6,44	2,95	0,88	0,64	0,83	0,84	0,78	1,77
	1970	0,85	0,86	0,79	2,23	4,81	3,50	1,23	0,70	0,73	0,91	0,77	0,87	1,52
	1976	0,74	0,68	0,75	1,41	1,48	7,92	2,77	0,58	0,44	0,60	0,75	0,59	1,81
Варденис	1963—67	0,41	0,39	0,43	1,11	5,09	5,82	2,28	0,91	0,71	0,79	0,69	0,61	1,60
	1970	0,98	1,78	1,27	3,39	5,67	2,75	1,09	0,89	0,75	0,71	0,65	0,76	1,72
	1976	0,78	0,86	0,65	1,90	7,07	10,9	3,73	0,95	0,88	0,88	1,43	1,80	2,65
Аричи	1963—67	2,23	2,18	2,50	14,0	26,8	12,1	3,65	2,00	2,18	3,03	2,73	3,43	6,33
	1970	2,47	2,26	2,58	37,0	16,9	3,68	3,01	2,41	2,40	3,00	2,88	2,63	6,79
	1976	1,72	2,14	2,37	16,2	32,7	18,3	4,05	0,83	1,02	2,44	3,17	2,77	7,31
Гаварагет	1963—67	2,79	2,52	2,84	3,59	6,46	4,41	2,92	2,62	2,52	2,82	2,84	2,71	3,25
	1970	2,23	2,14	2,39	4,76	3,83	3,29	3,08	3,52	3,10	2,75	2,66	2,78	3,04
	1976	2,71	2,88	2,52	4,98	7,98	6,69	3,42	1,44	2,44	2,86	2,84	2,95	3,64

* Данные взяты из гидрологических ежегодников за период наблюдений 1963—1967, 1970 и 1976 гг.

УДК 577.42 : 551.481.1.

О температурном режиме оз. Севан в связи со спуском его уровня.

Гезальян М. Г., 1979, с. 5—23.

Понижение уровня озера усилило влияние метеорологических условий на распределение температуры в нем. Спуск уровня больше всего сказался на температурном режиме сравнительно мелководного Большого Севана. Глубина залегания температурного скачка осталась почти неизменной (максимум 30—35 м в Малом Севане). Температурный купол характерен для оз. Севан и в Большом Севане, в отличие от доспускowego периода, исчезает почти на месяц раньше. Спуск уровня озера сделал почти ежегодным явлением сплошные ледоставы. Библ. 20.

УДК 551.464.1 : 551.481.1

О кислородном режиме оз. Севан по данным 1974—1976 гг. Гезальян М. Г.,

Хорлашко Л. И., 1979, с. 24—37.

Концентрация кислорода в толще воды оз. Севан колеблется в среднем от 4,6 до 11,1 мг/л. В придонных слоях она снижается на некоторых станциях до нуля (в октябре). Наблюдается тенденция снижения среднегодовой концентрации кислорода в придонных слоях воды озера, что характеризует ухудшение его кислородного режима. В Большом Севане дефицит кислорода в придонных слоях воды (менее 3 мг/л) наблюдается в течение августа—сентября, в Малом Севане—до декабря. В отличие от 60-х годов, развитие фитопланктона оказывает существенное влияние на кислородный режим озера. Библ. 11.

УДК 551.746.1 : 551.481.1

Гидрохимический режим озера Севан по данным 1976 г. Парпарова Р. М., 1979,

с. 38—50.

Эвтрофикация озера Севан сопровождается обогащением вод озера содержаниями азота (в первую очередь, за счет аммонийного). Среднегодовое содержание минерального азота возросло до 0,14 мг/л. Содержание железа возросло со следовых концентраций в 1947 г. до 0,114 мг/л. Отмечается тенденция к снижению среднегодового содержания фосфатов—с 0,34 мг/л в 1928 г. до 0,07 мг/л в 1976 г. В содержании кремния и солевом составе значительных изменений не произошло. Библ. 9.

УДК 577.475.

О цветении воды в озере Севан (по наблюдениям 1964—1972 гг.).

Легович Н. А., 1979, с. 51—74.

Описан процесс возникновения и годовой динамики «цветения» воды оз. Севан синезелеными Апабаепа. За период исследований биомасса Апабаепа достигала концентраций 8—9 млн. кл./л. Отмечается факт все более раннего начала «цветения». Рассмотрены возможные причины возникновения «цветения». Библ. 14.

УДК 577.475.

Материалы к изучению фитопланктона оз. Севан. Казарян А. Г., 1979, с. 75—87.

За период апрель—сентябрь 1976 г. отмечены высокие биомассы водорослей: диатомовых (в основном, *Asterionella*)—20 г/м³. «Цветение» синезеленых (*Апабаепа* и *Arhanizomenon*) в 1976 г. было менее интенсивным, чем в 1975 г.—до 1,3 г/м³. Отмечено обогащение фитопланктона новыми видами—в первую очередь, протококковых *Ankistrodesmus* и др. Библ. 16.

УДК 577.475

Первичная продукция и содержание хлорофилла «а»

в фитопланктоне озера Севан. Парпаров А. С., 1979, с. 88—99.

Суточная первичная продукция (кислородным методом) возросла с 1,27 г0/м² в 1958 (Гамбарян, 1968) до 8,5 г0/м² в 1976 г. Среднесуточная деструкция составила 13,6 г0/м². Продукция за период апрель—декабрь составила 1900 г0/м². По среднегодовому содержанию хлорофилла «а»—6 мг/м³—оз. Севан классифицируется как мезотрофное. В период летнего «цветения» синезеленых *Arhanizomenon* в 1975 г. регистрировались концентрации до 35 мг Хл/м³. Наименьшее содержание хлорофилла за период исследований—0,07 мг/м³. Библ. 7.

УДК 577.472(28).

Некоторые особенности биогенного питания фитопланктона оз. Севан.

Парпаровы Р. М. и А. С., 1979, с. 100—106.

Интенсификация развития фитопланктона связывается с обогащением воды оз. Севан соединениями азота. Увеличение отношения минеральных форм N/P, обусловленное как ростом N, так и снижением P, рассматривается как эвтрофирующий фактор. Совместное рассмотрение вертикальных распределений хлорофилла, основных биогенов и температуры выявляет роль стратификации в биогенном питании фитопланктона. Библ. 10.

УДК 577.475.

Динамика биомассы зоопланктона озера Севан в 1974—1976 гг. Никогосян А. А., 1979, с. 107—117.

Среднегодовая биомасса зоопланктона увеличилась с 0,44 г/м³ в 60-х гг. до 0,86 г/м³. При этом, биомасса циклопов возрастает в отдельные периоды до 2,0 г/м³, составляя в среднем 0,46 г/м³. Биомасса диаптомусов сократилась, некоторые виды—*A. bacillifer* — исчезли из планктона. Биомасса коловраток возросла в 15 раз. Дафния стала моноциклической и на полгода выпадает из планктона. Библ. 13.

УДК 577.475

Закономерности распределения зоопланктона оз. Севан. Никогосян А. А.,

Гамбарян П. П., Гезалян М. Г., Хорлашко Л. И., 1979, с. 118 — 122.

Используя метод таксономической классификации П. П. Гамбаряна, по данным 36 станций проведено районирование озера. Каждая станция кроме показателей зоопланктона характеризуется также содержанием кислорода, глубиной и температурой. Показано, что зоопланктон пелагиали озера распределен довольно равномерно. Выделены наиболее типичные станции. Изучена сопряженность распределения зоопланктона, температуры, содержания кислорода и глубины. Библ. 5.

УДК 577.473

Распределение макрофитов в озере Севан. Гамбарян П. П., 1979, с. 123 — 129.

В 1976 г. из состава макрофитов практически исчезли харовые. В целом биомасса макрофитов сократилась более чем на порядок. Для районирования озера применен оригинальный метод таксономической классификации. Показано, что заросли макрофитов сохранились, в основном, в бухтах. Приведена карта макрофитов. Библ. 10.

УДК 574.5

Современное состояние зообентоса оз. Севан (по данным Николаева С. Г.), 1979, с. 130 — 133.

Биомасса основных групп зообентоса возросла (по сравнению с 1948 г.) в 6 раз и составляет 30 г на кв. м. Этот рост произошел за счет хирономид и олигохет, биомасса которых возросла в 30 и 7 раз соответственно. Биомасса бокоплавов сократилась в 4 раза. На основании данных по 27 разрезам проведено картирование распределения зообентоса озера.

УДК 621.172, 612.216

Физиологические сдвиги в дыхании и сердечной деятельности севанской форели в условиях повышения температуры. Оганесян Р. О., Восканов М. В., Бояхчян С. Ш. 1979, с. 134 — 142.

На двух расах севанских форелей изучалось влияние температуры на работу сердца и дыхания. Отмечено достоверное изменение частоты и глубины дыхания рыб двух рас при увеличении температуры среды от 5 до 21—25°. Установлено, что увеличение температуры воды не влияет непосредственно на амплитуды деполяризационных потенциалов, но приводит к увеличению частоты сердцебиений.

УДК 597.553.2 : 576.312.35

Сравнительно-кариологический анализ севанских сигаев.

Рухкян Р. Г., Аракелян Г. Л., 1979, с. 143 — 152.

В настоящее время в оз. Севан сформировалось единое стадо сигаев, представляющее собой гибридную форму сига-лудог и чудского сига.

Сравнительно-кариологический анализ севанских сигаев и их родительских форм

подтвердил гибридную сущность севанских сигов. Способность к размножению гибридов привела к смешиванию сигов в оз. Севан во всевозможных комбинациях. В результате этого у севанских сигов возник хромосомный полиморфизм. Библ. 43.

УДК 597.0/5—14

К изучению питания лососевых рыб оз. Севан. Пивазян С. А., 1979, с. 153 — 161.

Ухудшение кормовой базы лососевых рыб, в первую очередь уменьшение биомассы бокоплавов, а также увеличение численности сигов привело к расширению пищевых спектров этих рыб, уменьшению величины индексов наполнения кишечника, усилению пищевой конкуренции между ними. Впервые изучено питание сигов в открытой части озера, где пищевая конкуренция между ними и форелями имеет место в основном из-за зоопланктона. Библ. 14.

УДК 597.553.2

К изучению биологии молоди севанской форели в речной период ее жизни. Пивазян С. А., 1979, с. 162 — 171.

Изучены питание, рост молоди форели в речках, выпускаемой сюда с рыбоводных заводов. Темп роста и упитанность молоди в речках выше, нежели в бассейнах и прудах рыбзаводов. По сравнению с пятидесятью годами молодь форели из некоторых речек стала скатываться на 7—10 месяцев позднее. Библ. 13.

УДК 597.553.2 : 639.211

О состоянии запасов севанских сигов в 1961—1970. Южакова Г. Г., 1979, с. 172—181.

Работа посвящена анализу размерно-возрастной структуры стада сигов, темпа роста, упитанности, плодовитости в условиях их высокой численности. В структуре нерестового стада наблюдается значительное омоложение, что обусловлено высоким пополнением и возросшей интенсивностью промысла. Отмечено снижение биологических показателей. Библ. 11.

УДК 597.553.2 : 639.211

Биология и запасы севанских форелей в условиях изменившегося режима озера. Смолей А. И., 1979, с. 182—211.

Отмеченные в 1966—1970 гг. изменения в величине и размерно-возрастной структуре уловов, а также в естественном и искусственном воспроизводстве, плодовитости, упитанности и росте форелей позволяют утверждать, что сокращение их численности в озере продолжается. Предлагаются мероприятия по рациональной эксплуатации запасов форелей, а также по их увеличению после стабилизации уровня водоема. Библ. 31.

УДК 597.553.2 : 639.211

Материалы по состоянию запасов лососевых рыб оз. Севан в 1971—1975 гг. Смолей А. И., Южакова Г. Г., 1979, с. 212 — 220.

Изучена структура уловов форелей и сигов в годы запрета их лова в период нагула (1971—1973) и в первые два года после него. В годы запрета, в условиях ухудшения кормовой базы и увеличения биомассы лососевых рыб (сигов), наблюдалось замедление темпа роста форелей и сигов, уменьшение их упитанности, снижение показателей плодовитости. Современное состояние кормовой базы лососевых рыб позволяет «прокормить» стадо сигов, из которого ежегодно можно изымать 15—20 тыс. центнеров рыбы. Библ. 6.

УДК 597.553.2 : 639.211

Динамика численности лососевых рыб оз. Севан в условиях изменения его режима. Смолей А. И., 1979, с. 221 — 227.

Рыбопродуктивность озера Севан при его переходе от олиготрофии к эвтрофии заметно увеличилась, что сопровождалось сокращением численности форелей, ростом запасов сигов. Трехлетний запрет лова рыб в период нагула с целью сохранения в озере запасов форели, но приведший лишь к увеличению биомассы сигов, повлек за собой ухудшение обеспеченности лососевых рыб пищей.

При существующих изменениях экосистемы оз. Севан создаются предпосылки для его превращения из форелевого водоема в сиговый. Библ. 15.

О рыбохозяйственном значении оз. Севан. Григорян С. М., 1979, с. 228 — 230.

Приведены материалы по рыбохозяйственному использованию озера. Отмечено влияние спуска вод Севана на величину государственных уловов отдельных видов рыб.

Прослежено изменение масштабов искусственного воспроизводства севанских форелей в течение последних пятидесяти лет. Намечены пути реконструкции севанского рыболовства.

СОДЕРЖАНИЕ

<i>М. Г. Гезальян.</i> О температурном режиме озера Севан в связи со спуском его уровня	5
<i>М. Г. Гезальян, Л. И. Хорлашко.</i> О кислородном режиме озера Севан (по данным 1974—1976 гг.)	24
<i>Р. М. Парпарова.</i> Гидрохимический режим озера Севан по данным 1976 г.	38
<i>Н. А. Легович.</i> О «цветении» воды в озере Севан (по наблюдениям—1964—1972 гг.)	51
<i>А. Г. Казарян.</i> Материалы к изучению фитопланктона озера Севан	75
<i>А. С. Парпаров.</i> Первичная продукция и содержание хлорофилла «А» в фитопланктоне озера Севан	88
<i>Р. М. Парпарова, А. С. Парпаров.</i> Некоторые особенности биогенного питания фитопланктона озера Севан по данным 1975—1976 гг.	100
<i>А. А. Никогосян.</i> Динамика биомассы зоопланктона озера Севан в 1974—1976 гг.	107
<i>А. А. Никогосян, П. П. Гамбарян, М. Г. Гезальян, Л. И. Хорлашко.</i> Закономерности распределения зоопланктона озера Севан	118
<i>П. П. Гамбарян.</i> Распределение макрофитов озера Севан	123
<i>Современное состояние зообентоса озера Севан</i>	130
<i>Р. О. Оганесян, М. В. Восканов, С. Ш. Бояхчян.</i> Физиологические сдвиги в дыхании и сердечной деятельности севанской форели в условиях повышения температуры	134
<i>Р. Г. Рухкян, Г. Л. Аракелян.</i> Сравнительно-кардиологический анализ севанских сигов	143
<i>С. А. Пивазян.</i> К изучению питания лососевых рыб озера Севан	153
<i>С. А. Пивазян.</i> К изучению биологии молоди севанской форели в речной период ее жизни	162
<i>Г. Г. Южакова.</i> О состоянии запасов севанских сигов в 1961—1970 гг.	172
<i>А. И. Смолей.</i> Биология и запасы севанских форелей в условиях изменившегося режима озера	182
<i>А. И. Смолей, Г. Г. Южакова.</i> Материалы по состоянию запасов лососевых рыб озера Севан в 1971—1975 гг.	212
<i>А. И. Смолей.</i> Динамика численности лососевых рыб озера Севан в условиях изменения его режима	221
<i>С. М. Григорян.</i> О рыбохозяйственном значении озера Севан	228
<i>Приложение</i>	231

ТРУДЫ СЕВАНСКОЙ ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКОЙ
СТАНЦИИ, ТОМ XVII
ЭКОЛОГИЯ ГИДРОБИОНТОВ ОЗЕРА СЕВАН

*Печатается по решению ученого совета
Севанской гидробиологической станции
АН Армянской ССР*

Редактор издательства Р. А. БАГДАСАРЯН
Худож. редактор Г. Н. ГОРЦАКАЛЯН
Технич. редактор С. К. ЗАКАРЯН
Корректор В. Т. СИМОНЯН

ВФ 05823

Изд. 4912

Заказ 632

Тираж 1000

Сдано в набор 5.07.1978 г. Подписано к печати 15.02.1979 г. Печ. 15,0 л.
Усл. печ. л. 21,0. Изд. 18,68 л. Бумага № 1. 70×108¹/₁₆. Цена 3 р. 35 к.

Издательство АН Армянской ССР, Ереван, Барекамутяв, 24.
Типография Издательства Академии наук Армянской ССР, г. Эчмиадзин

12558