А. Г. МАРКОСЯН

ПОПУЛЯЦИЯ *GAMMARUS LACUSTRIS* SARS
(CRUSTACEA, AMPHIPODA) В ОЗЕРЕ СЕВАН В ПЕРИОД
ПОНИЖЕНИЯ ЕГО УРОВНЯ

В оз. Севан обитает два вида бокоплавов: *Gammarus lacustris* Sars и *G. komareki araxenus* (Derzhavin) [3]. Первый вид является массовым и наиболее распространенным по дну озера, второй встречается преимущественно в районах впадения в Севан притоков и в самих притоках.

Поскольку *G. lacustris* является одним из основных компонентов зообентоса Севана и имеет огромное значение в питании севанских форелей, интересно было бы проследить, как реагировала его популяция на изменения в режиме озера, вызванные спуском. Многолетние исследования показали, что понижение уровня озера отрицательно сказалось на численности бокоплава [6—8].

О биологии *G. lacustris* в Севане в допусковой период и в первые годы спуска имеются подробные сведения в одной из наших работ [5], а также в работах Фридман [12] и Стройкиной [10].

Нами было выяснено, что распространение *G. lacustris* по дну озера неравномерное и зависит от ряда факторов, именно: от состава грунта, кислородного режима, силы прибойной волны, наличия пищи. Его основным местообитанием является литоральная зона, ограниченная в глубину изобатой 15 (20) м. В области литорали наибольшая концентрация бокоплавов была в так называемой зоне мха и хары. Здесь для бокоплавов наиболее благоприятные условия — обилие разнообразной пищи, хороший кислородный режим, очень слабое влияние прибойной волны и что еще более важно — возможность скрыться среди зарослей растительности от рыб. В этой зоне, на глубине 7—13 (15) м, численность бокоплавов достигала 9 тыс. особей на 1 м². Значительная численность бокоплавов была установлена и в верхней (краевой) зоне литорали, сложенной главным образом каменистым грунтом, в изобилии покрытым различными водорослями (*Ulothrix*, *Schizothrix*, *Cladophora*, *Gomphonema*, *Diatoma*), с разнообразным и богатым составом микрозообентоса. Бокоплавы находили здесь весьма благоприятные условия существования летом и осенью, зимой и весной они уходили в более глубокие места — зону мха и хары [5, 12]. В краевой зоне на песчаных грунтах численность бокоплавов всегда была незначительной. В зоне песков, следующей за краевой зоной до глубины 6—7 м, встречае-

мость их не превышала 200—300 особей на 1 м². Глубже зоны мха и хары, с 15 до 40 м, на песчаных, меловых и ракушечных илах, лишенных растительности, численность бокоплавов не превышала 100 особей на 1 м². Глубинная область Севана, занятая черными илами, являлась неблагоприятным биотопом для рачков, что мы объясняли недостатком кислорода, Фридман—составом грунта. Они встречались здесь изредка, 1—2 особи на 1 м², и лишь на пятнах «кристаллов», разбросанных на глубинах 45—80 м, было отмечено увеличение их численности до 300 особей на 1 м².

Массовую миграцию бокоплавов в неблагоприятное время года из краевой зоны литорали в более глубокий район озера (в зону мха и хары) мы наблюдали неоднократно, они способствовали еще большей концентрации рачков в указанной зоне.

Размеры половозрелых особей севанских бокоплавов равны: самок—9—10 мм, самцов—10—12 мм, половозрелость первых наступает по достижении 8 мм, вторых—10—11 мм.

Размножение бокоплавов в Севане начинается со спаривания, продолжающегося значительное время. Соотношение полов более или менее равное. Самки с яйцами в зародышевых камерах появляются в апреле и встречаются по октябрь включительно, максимальное число их приходится на май-июнь. Выход молоди из зародышевых камер начинается с июня. Число яиц в кладке севанского *G. lacustris* колебалось от 2 до 19, в среднем 7. Число генераций в озере не превышало 4-х.

Пищевой спектр севанских бокоплавов широкий. В. Г. Стройкиной в кишечниках рачков обнаружено 18 различных растительных и животных компонентов. По частоте встречаемости на первом месте находится мох, далее идут нитчатые зеленые водоросли, эпифитные диатомовые. Харовые водоросли потребляются очень слабо. Из животных наиболее интенсивно поедаются хирономиды. Соотношение растительных и животных компонентов в пище бокоплавов изменяется по сезонам года и зависит от физиологического состояния их. Весной и летом во время подготовки рачков к размножению и в период размножения бокоплавов предпочитают животную пищу, как наиболее калорийную. Наибольшее разнообразие и обилие пищи они находят в зоне мха и хары. Севанские форели в период нагула подходили к этой зоне и наполняли свои кишечники почти одними бокоплавами, иногда почти на 100% [2]. Обеспеченность излюбленной высококалорийной пищей являлась одним из условий высокой численности форелей в Севане.

Понижение уровня озера, достигшее в 1967 г. почти 17 м, привело к большим изменениям в морфометрии Севана и его гидролого-гидрохимическом режиме, что, в свою очередь, отразилось на массовых биологических процессах, протекавших в озере до спуска с большим постоянством [9].

До понижения уровня Севана в зоне глубин 5—15 м бокоплавов составляли 50% всей биомассы зообентоса, в биомассе зообентоса всего озера до 25%. Уже в 1955 г. биомасса бокоплавов в Севане сократи-

лась на 22,5%. Наоборот, спуск озера оказал положительное влияние на других представителей зообентоса—олигохет и хирономид, их численность и биомасса возросли [6].

Что же произошло с популяцией *G. lacustris* в годы понижения уровня Севана и какие причины вызвали падение численности и биомассы ее.

В табл. 1 приводятся данные по распространению бокоплавов в разные годы спуска в различных районах М. и Б. Севана. Средняя численность их дана для изобат 0—10, 11—20 и глубже 20 м.

Таблица 1
Средняя численность *Gammarus lacustris* в пределах различных изобат в разные годы спуска

Изобаты, м	Арегуни (Гюней)			Гаварагет			Бабаджан			Сары-кая		
	0—10	11—20	глубже 20	0—10	11—20	глубже 20	0—10	11—20	глубже 20	0—10	11—20	глубже 20
Годы	Численность на 1 м ²											
1947—1948	19783	16048	441	4724	1968	454	1031	1286	78	1275	1744	98
1954—1955	1738	1065	—	3063	2122	0	67	95	0	435	1745	—
1961—1962	6031	1491	393	1294	733	63	58	174	18	861	613	39
1966—1967	3727	818	193	1988	595	14	22	19	3	708	435	10
	в ‰											
1947—1948	54,5	44,3	1,2	66,1	27,5	6,4	43,1	53,7	3,2	40,9	56,0	3,1
1954—1955	62,0	38,0	—	59,0	40,9	0	41,4	58,6	—	19,6	80,4	—
1961—1962	76,2	18,8	5,5	61,8	38,0	0,2	23,2	69,6	7,2	56,9	40,5	2,6
1966—1967	78,6	17,3	4,1	76,5	22,9	0,6	—	—	—	61,4	37,7	0,7

Во все годы спуска озера в М. Севане основная масса бокоплавов была сосредоточена на площади в пределах изобаты 0—10 м, причем по мере понижения уровня Севана концентрация их здесь увеличивалась. На глубине 11—20 м численность бокоплавов также была значительной. В Б. Севане, в районе Бабаджана в большей степени, они концентрировались в пределах глубин 11—20 м, особенно в 1961—1962 гг., в районе Сары-кая в 1947—1948 и 1954—1955 гг. рачки в большей массе находились на глубинах 11—20 м, в шестидесятых годах—на глубине 0—10 м. Глубже 20 м процент бокоплавов не превышал в М. Севане в районе Арегуни 5,5, Гаварагета—6,4, в Б. Севане в районе Бабаджана—7,2, Сары-кая—3,1.

Представление о структуре популяции *G. lacustris* в годы спуска озера дает табл. 2 (район Арегуни в М. Севане; 1947 г.—понижение уровня составляло 2,54 м, 1955 г.—9,70 м, 1966 г.—16,85 м). В половом

Таблица 2

Структура популяции *Gammarus lacustris* в оз. Севан (в районе Арегуни) в разные годы спуска

Годы	Общее число гаммарусов на 1 м ²	Число половозрелых	%	Половой состав						Среднее число яиц у одной самки	Средняя длина особи, мм
				Самцы		Самки из них яйценосные					
				число на 1 м ²	%	число на 1 м ²	%	число на 1 м ²	%		
1947	1978	898	45,4	477	53,1	421	46,9	60	13,6	10,9	8,3
1955	1638	792	48,9	385	48,7	406	51,3	187	46,0	11,3	7,9
1966	3727	1265	33,9	661	52,2	605	47,8	384	63,5	9,1	7,1

составе популяции изменилась средняя длина рачка, он стал несколько мельче (8,3 мм в 1947 г. и 7,1 мм в 1966 г.). Соответственно уменьшился средний вес одной особи (с 7,40 мг в 1947—1948 гг. до 6,70 мг в 1966—1967 гг.) (табл. 3). В сезонном аспекте популяция бокоплава состояла из наиболее мелких особей с июля по сентябрь (октябрь), когда в ней преобладала молодежь.

Таблица 3

Средний вес одной особи *Gammarus lacustris* в популяции по месяцам в разные годы, мг

Годы	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Среднее
1947—1948	6,75	7,18	8,50	7,77	9,00	8,35	4,21	—	5,63	7,18	8,14	—	7,40
1954—1955	6,91	8,72	10,52	10,92	9,78	6,44	6,14	5,52	4,79	3,69	5,12	5,46	6,98
1961—1962	5,74	6,70	6,93	7,03	7,68	5,32	4,80	5,15	4,72	4,90	5,33	5,85	5,81
1966—1967	7,50	8,10	7,80	7,50	7,80	8,30	5,55	4,90	4,39	4,59	5,91	6,13	6,70

Динамика численности и биомассы *G. lacustris* в Севане (по всему дну озера) в разные годы спуска дана в табл. 4.

В годовой динамике численности и биомассы во все сравниваемые годы периода понижения уровня озера (с 1947 по 1967 гг.) наиболее высокие показатели приходились на зимне-весеннее время, увеличение только численности, связанное с рождением молодежи, наблюдалось летом—в начале осени.

В кормовой базе севанских форелей произошло сильное уменьшение численности их основного пищевого компонента, причем в обстановке, когда форели в лице сигов, достигших высокого поголовья в озере, получили серьезных пищевых конкурентов [10].

Попытаемся объяснить, что именно отрицательно повлияло на бокоплава в годы спуска, сильно ослабив его развитие в озере. Для этого мы исследовали ряд факторов, а именно темп понижения уровня озера, прозрачность воды, пределы (по глубине) распространения макрофи-

Таблица 4

Динамика численности и биомассы *Gammarus lacustris* в озере Севан в разные годы спуска

Месяцы	Численность, млрд			
	Г о д ы			
	1947—1948	1954—1955	1961—1962	1966—1967
I	392,4	188,2	239,6	133,1
II	684,1	163,6	227,7	297,1
III	502,9	186,9	314,1	271,8
IV	486,6	157,0	293,1	230,9
V	315,6	161,4	218,0	142,0
VI	192,6	137,7	175,7	134,7
VII	258,3	135,7	128,7	139,5
VIII	—	183,7	297,7	159,4
IX	318,9	149,6	330,8	134,1
X	332,4	173,6	358,1	123,8
XI	324,1	156,6	193,2	119,9
XII	—	221,5	288,0	131,0
Средняя	377,7	168,0	250,4	169,8
Биомасса, ц				
I	26493,8	13006,3	13745,1	10083,4
II	49135,2	14266,5	13968,3	24137,1
III	42640,0	19656,0	21766,2	21092,0
IV	37802,2	17147,8	20597,8	17255,6
V	28419,1	15786,4	16740,5	11052,4
VI	16076,2	8864,8	9354,8	11199,9
VII	10886,4	8334,2	6183,7	7747,5
VIII	—	8253,1	17055,4	7811,7
IX	17972,7	8800,2	14042,9	5897,8
X	23869,0	6411,6	17564,1	5680,3
XI	26371,0	8023,0	10303,0	7060,7
XII	—	12097,3	13337,1	9446,3
Средняя	27966,6	11720,6	14554,9	11448,0

гов—хары и мха и величины их биомассы в различных районах Малого и Большого Севана в отдельные годы спуска (табл. 5).

В 1947—1948 гг. понижение уровня Севана составляло 2,54 м, прозрачность воды в области литорали в среднем равнялась 14,6 м (в пелагиали достигала 20 м). В М. Севане в районе Арегуни (Гюней) заросли хары и мха находились на глубине 7—14 м, их биомасса достигала почти 0,5 кг на 1 м². Численность бокоплавов здесь составляла почти 18 тыс. особей на 1 м². В районе Гаварагета биомасса растительности была почти в два раза выше, однако численность бокоплавов оказалась в 5 раз ниже, что вероятнее всего связано с очень интенсивным потреблением их рыбами — этот район был одним из основных, куда форель подходила в период нагула для питания, здесь промыслом вылавливалось много яловой форели. В Б. Севане в 1947—1948 гг. в обоих районах биомасса хары и мха была в 1,5—2 раза ниже, чем в М. Севане. Численность бокоплавов составляла 1158 (район Бабаджана)—1509 особей

Таблица 5

Некоторые факторы среды и средняя численность *Gammarus lacustris* в оз. Севан в годы понижения уровня озера

	Г о д ы			
	1947—1948	1954—1955	1961—1962	1966—1967
Понижение уровня озера, м	2,54	9,70	15,38	16,35
Прозрачность воды (по диску Секки)	14,6	9,0	6,7	6,5
Верхняя и нижняя границы распространения, м	хары 7,2—13,5 мха 7,8—14,0	5,2—11,5	4,0—4,5	—
		4,5—19,2	5,5—15,2	8,2—16,0

Биомасса хары и мха (г/м²) и средняя численность бокоплавов на 1 м²

Районы	1947—1948		1954—1955		1961—1962		1966—1967	
	биомасса хары и мха	численность бокоплавов						
Арегуни (М. Севан)	425,6	17915	894,6	1401	806,5	3760	793,5	2270
Гаварагет (М. Севан)	600,9	3346	535,8	2592	96,8	1013	0	1291
Бабаджан (Б. Севан)	303,8	1158	507,9	81	695,3	116	214,3	737
Сары-кая (Б. Севан)	261,5	1509	133,1	1090	38,2	0	95,2	571

на 1 м² (район Сары-кая). Эти районы также являлись местами откорма яловых форелей.

В 50-ых годах, когда годовое понижение уровня озера достигло одного (иногда полутора) метра, прозрачность воды снизилась до 9 м (по диску Секки). Изменились верхняя и нижняя границы распространения хары и мха, они проходили на меньших глубинах, по-видимому, не успевая передвигаться вглубь в условиях очень высокой скорости спуска. Биомасса хары и мха в М. Севане в районе Арегуни увеличилась в два раза, в районе Гаварагета осталась почти на прежнем уровне. В Б. Севане в районе Бабаджана также произошло увеличение биомассы растительности за счет мха, в районе Сары-кая она уменьшилась в два раза. Численность бокоплавов сократилась в эти годы во всех 4-х районах и особенно в районе Арегуни. Вероятно, в годы усиленного спуска были сильно нарушены условия существования животных и растительности, связанных с зоной мха и хары, в том числе бокоплавов.

В 60-ых годах темп понижения уровня Севана, в связи с изменением проекта спуска (решение о его прекращении и стабилизации уровня Севана) очень сильно сократился. Прозрачность воды продолжала уменьшаться, дойдя до 6,6 м. Верхняя граница распространения хары и мха оставалась на уровне 1954—1955 гг. в 1961—1962 гг., но в 1966—1967 гг. она находилась на уровне 1947—1948 гг. Биомасса хары и мха в М. Севане в районе Арегуни увеличилась в 2 раза, одновременно стала возрастать численность бокоплавов. В районе Гаварагета она сократилась почти в 5 раз, численность бокоплавов уменьшилась в 2,5 раза.

В Б. Севане несколько возросла биомасса мха, но в районе Бабаджана исчезла хара. Численность бокоплавов начала расти. В районе Сары-кая увеличилось развитие хары и мха до 100 мг на 1 м², одновременно численность бокоплавов с 0 в 1961—1962 гг. возросла до 571 особи на 1 м².

Таким образом, скорость понижения уровня озера отрицательно влияла не на самих бокоплавов непосредственно, а на развитие донной растительности и связанного с ней животного сообщества, члены которого являлись пищевыми компонентами бокоплавов. Эта зона, в прошлом имевшая оптимальные условия питания для рачков, была сильно нарушена, кормовые ресурсы ее сократились. Об ухудшении условий существования бокоплавов в озере, в первую очередь условий питания, свидетельствуют данные о сокращении плодовитости бокоплавов и уменьшении средних размеров особей в популяции.

Дальнейшая судьба популяции *G. lacustris* в Севане после стабилизации уровня озера будет зависеть от того, как быстро произойдет восстановление зоны «мха и хары» и связанных с ней богатых фито- и зооценозов. Это особенно касается Большого Севана, где развитие хары и мха почти прекратилось. Для скорейшего восстановления этой зоны в Б. Севане, вероятно, понадобится вмешательство человека.

Севанская гидробиологическая станция

АН АрмССР

Поступило 16.VI 1973 г.

Ա. Գ. ՄԱՐԿՈՅԱՆ

GAMMARUS LACUSTRIS SARS (CRUSTACEA, AMPHYPODA)
ՊՈՊՈՒԼԱՑԻԱՆ ՍԵՎԱՆԱԿԻ ԼՃԻ ՄԱԿԱՐԳԱԿԻ ԻՋԵՑՄԱՆ ԺԱՄԱՆԱԿԱՇՐՋԱՆՈՒՄ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Սևանա լճում *G. lacustris*-ը հանդիսանում է զօօբենտոսի, ինչպես նաև իշխան ձկան սննդի հիմնական բաղադրիչ մասը: Լճի մակարդակի իջեցումը բացասաբար է անդրադարձել նրա բանակի ու բիոմասսայի վրա (պակասել է երկու անգամ):

G. lacustris-ը հիմնականում տարածված է լիթորալ գոտում՝ 7—15 մ խորության վրա «մամուռների և խարայի» շրջանում: Նշված շրջանը բնորոշ է բուսական և կենդանական ծաղում ունեցող սննդի առատությամբ, թթվածնի ղղալի բանակով, թարստոցային վայրերով, ինչպես նաև ալեկոծության թույլ ազդեցությամբ: Մինչև լճի մակերևույթի իջնելը, «մամուռի և խարայի» շրջանում զօօբենտոսի բիոմասսայի 50% կազմում էին *G. lacustris*: Սակայն լճի մակերևույթի իջեցման հետևանքով նրա բանակը կրճատվեց 22,5%, նվազեց չափսերը և ձվադրությունը: Նշված փոփոխությունները հիմնականում պայմանավորված են լճում մամուռների և խարայի խիստ նվազումով: Հետագայում, լճի մակերևույթը որոշակի մակարդակի վրա պահպանելու պայմաններում, *G. lacustris*-ի բանակը դարձյալ պայմանավորված կլինի «մամուռների և խարայի» շրջանի վերականգնման աստիճանով:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Арнольди Л. В. Тр. Севанск. озерн. ст., 11, 1, 1929.
2. Дадикян М. Г. Тр. Севанск. гидробиол. ст., XIV, 1955.
3. Маркосян А. Г. Изв. АН АрмССР, естеств. науки, 9, 1946.
4. Маркосян А. Г. ДАН АрмССР, VI, 1, 1947.
5. Маркосян А. Г. Тр. Севанск. гидробиол. ст., X, 1948.
6. Маркосян А. Г. Продуктивность бентоса оз. Севан. М.—Л., 1959.
7. Маркосян А. Г. Изв. АН АрмССР, XVIII, 5, 1965.
8. Маркосян А. Г. Некоторые итоги влияния спуска оз. Севан на его режим. М., 1966.
9. Маркосян А. Г. Биологический журнал Армении, XXIII, 11, 1970.
10. Стройкина В. Г. Тр. Севанск. гидробиол. ст., XV, 1957.
11. Фридман Г. М. Тр. Севанск. гидробиол. ст., X, 1948.
12. Фридман Г. М. Тр. Севанск. гидробиол. ст., XI, 1950.