



Научная статья

Нетипичное вертикальное распределение зоопланктона и рыб в пелагиали оз. Севан в период летней стратификации

М.И. Малин*^{ID}, С.М. Жданова^{ID}, Д.Б. Косолапов^{ID},
И.П. Малина^{ID}, Н.Г. Косолапова^{ID}, Р.З. Сабитова^{ID},
А.В. Крылов^{ID}

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, 152742, Россия, Ярославская обл.,
Некоузский р-н, пос. Борок, д. 109

*mishuk@ibiw.ru

Поступила в редакцию: 12.03.2021

Доработана: 19.04.2021

Принята к печати: 19.05.2021

Опубликована онлайн: 13.08.2021

DOI: 10.23859/estr-210312

УДК 574.583:591(282.247.441.821)

Аннотация. В предыдущих исследованиях оз. Севан в период летней стратификации наибольшие количественные показатели зоопланктона отмечались на нижней границе эпилимниона, в то время как севанский сиг (*Coregonus lavaretus*), являющийся основным планктофагом в водоеме, предпочитал гиполимнион и вынужденно покидал его лишь при снижении концентрации кислорода до 1–5 мг/л. Данное исследование проводили 29–30 июля 2019 г. в оз. Большой Севан. Вертикальное распределение температуры воды, содержания растворенного кислорода и основных групп гидробионтов определяли 4 раза: в темное и светлое время суток, а также во время утренних и вечерних сумерек. Плотность рыбных скоплений оценивали эхолотом “Simrad EK80”. Наблюдаемое вертикальное распределение зоопланктона и рыб не подчинялось описанным ранее закономерностям. Максимальная биомасса зоопланктона на протяжении суток отмечалась в гиполимнионе, минимальная – в эпилимнионе, при этом 89–100% рыб находились в металимнионе. В ночное время ~10% скопления опускались в гиполимнион, несмотря на низкое содержание кислорода (3.0–3.1 мг/л). На рассвете ~7% рыб совершали подъем в эпилимнион, достигая глубины 7 м и температуры 20.8 °С. Температура среды, избираемая большинством рыб скопления, варьировала на протяжении суток и отличалась от значений, указанных для севанского сига в более ранних исследованиях.

Ключевые слова: бактериопланктон, гетеротрофные нанофлагелляты, обыкновенный сиг, *Coregonus lavaretus*, эпилимнион, металимнион, гиполимнион, миграция.

Введение

Изучение вертикального распределения биоты в стратифицированном водоеме позволяет исследователю получить уникальный материал, поскольку картина этого распределения является результатом взаимного влияния гидробионтов в условиях выраженной гетерогенности среды, при этом индикаторами оптимального сочетания биотических и абиотических факторов для конкретной группы организмов служат пространственные максимумы их численности. В некоторых случаях формируется паттерн, отклоняющийся от общеизвестных закономерностей, что позволяет по-новому оценить роль фактора или комплекса факторов, сыгравших решающую роль в его возникновении.

Исторически в стратифицированном оз. Севан наибольшие количественные показатели зоопланктона отмечались в эпилимнионе, в частности на его нижней границе (Крылов и др., 2010, 2016; Никогосян, 1985; Симонян, 1991). Также известны общие закономерности вертикального распределения рыб в водоемах такого типа, среди них особого внимания заслуживают пелагические виды арктического комплекса. В условиях стратификации они выбирают оптимальные их состоянию температурные условия, которые чаще всего наблюдаются ниже слоя температурного скачка (Поддубный и Малинин, 1988). Для основного планктофага оз. Севан – *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758) – предпочитаемые температуры воды в летний период в Малом Севане составляют 4–9 °С, в Большом Севане – 5–7 °С (Малинин и др., 1984).

В то же время важно учитывать, что могут наблюдаться нарушения известных закономерностей вертикального распределения водных организмов. Особенно это актуально в последние годы, отличающиеся высокими температурами воздуха, способствующими изменению температурного и кислородного режимов глубоководных озер (Helland et al., 2007; Razlutskiy et al., 2018). Это, в свою очередь, определяет состояние видов рыб арктического комплекса, особенности их распределения и плотность скоплений (Кривопускова и др., 2014; Кривопускова и Соколов, 2018). В 1980-х гг. было показано, что характер распределения сига в оз. Севан зависит от количества растворенного кислорода – при снижении его концентрации в гипolimнионе до 1–5 мг/л сига уходило из данной зоны (Поддубный и Малинин, 1988). Изменение плотности рыб-планктофагов вызывает трансформацию видового состава и количественных показателей планктонных беспозвоночных. Об этом свидетельствует опыт изучения ряда высокогорных озер, в которые для рекреационных целей были заселены различные виды форели, в результате чего выедались крупные виды беспозвоночных, в частности представители рода *Daphnia* (Fitzmaurice, 1979; Galbraith,

1967; Gliwicz et al., 2000). В ходе изучения оз. Севан было выявлено, что в процессе увеличения численности сига в 2014–2017 гг. снижалась численность и биомасса планктонных ракообразных за счет уменьшения доли крупного вида *Daphnia* (*Ctenodaphnia*) *magna* Straus, 1820 (Крылов и др., 2019a, b). При значительном росте плотности рыб в 2018 г. *D. magna* из состава зоопланктона исчезла, однако увеличилась общая численность и биомасса планктонных беспозвоночных, в том числе за счет представителей Cladocera – *D. (Daphnia) hyalina* Leydig., 1860 (Крылов и др., 2021). Основная причина нехарактерной трансформации сообществ планктонных беспозвоночных – изменения распределения сига, вызванные обеднением кормовой базы в толще воды в связи с исчезновением *D. magna*. Это способствовало формированию максимальной плотности рыб на больших, чем в предыдущие годы, глубинах, где оптимально сочетались термические и трофические условия. При этом изменился спектр кормовых объектов сига, среди которых значительную долю составили донные беспозвоночные, в частности амфиподы (представители сем. Gammaridae), в то время как ранее – *D. magna*. Однако в этом исследовании не было проанализировано вертикальное распределение зоопланктона, что делает высказанные предположения менее убедительными.

Кроме того, важно учитывать суточные изменения вертикального распределения зоопланктона. Большая часть результатов, полученных более чем за вековую историю исследований суточных вертикальных миграций (СВМ) (Киселев, 1980; Рудяков, 1986), свидетельствует о следующей закономерности: зоопланктон спускается в глубинные слои на рассвете и поднимается к поверхности вечером. СВМ зоопланктона – очень изменчивое и сложное поведение, которое, очевидно, не может быть объяснено каким-либо одним фактором. Чаще всего СВМ рассматриваются как результат комплексного влияния ряда абиотических (вертикальных градиентов температуры, ультрафиолетового излучения, химического состава вод) и биотических (хищничества, конкуренции, вертикального распределения пищи) факторов (Brooks and Dodson, 1965; De Meester et al., 1999; Gerritsen, 1982; Han and Straskraba, 1998; Lampert, 1989; Lampert et al., 2003; Larsson and Dodson, 1993; Loose and Dawidowicz, 1994; Ohman et al., 1983; Rhode et al., 2001; Ringelberg, 2010; Shapiro and Wright, 1984; Sih et al., 2000; Spaak and Hoekstra, 1997; Tartarotti et al., 1999; Williamson et al., 2011). Необходимо отделять особенности вертикального распределения планктона, являющиеся результатом СВМ (т. е. активного перемещения вверх или вниз), от характеристик, обусловленных другими факторами: пассивным переносом с водными массами (в том числе горизонтальным), потреблением планктофагами и др.

Цель данной работы – изучение взаимосвязи суточной динамики вертикального распределения зоопланктона и планктофага *Coregonus lavaretus* в пелагиали оз. Севан в период летней стратификации.

Материал и методы

Оз. Севан (N 40°18.6' E 45°20.9') расположено в центре восточной части Республики Армения на высоте 1900 м над уровнем моря. Водоем состоит из двух частей: Малого (площадь ~322 км², макс. глубина 82 м) и Большого Севана (площадь ~928 км², макс. глубина 36 м), соединенных проливом шириной 5.5 км (Асатрян и др., 2016).

Наблюдения проводили с борта НИС “Гидролог” в Большом Севане 29–30 июля 2019 г. в точке с координатами N 40°24.1' E 45°27.3', где с помощью предварительной гидроакустической съемки были обнаружены пелагические скопления рыб, идентифицированных как сиг. Материал собирали в разные периоды суточного цикла, различающиеся освещенностью: в условиях вечерних сумерек (на закате), в темное время суток (ночью), в условиях утренних сумерек (на рассвете) и в светлое время суток (днем). Глубина в месте сбора изменялась в пределах 24–26 м, что связано с уклоном рельефа дна.

Перед отбором биологических проб для определения границ эпи- (ЭЛ), мета- (МЛ) и гипolimниона (ГЛ) в столбе воды через 1 м многопараметрическим зондом “YSI ProPlus” определяли температуру воды и содержание растворенного кислорода. Бактериопланктон (БП), гетеротрофных нанофлагеллят (ГНФ) и зоопланктон (ЗП) собирали батометром Молчанова (объем 4 л) по 1 подъему через 1 м, результаты подъемов из ЭЛ, МЛ и ГЛ концентрировали в отдельные интегральные пробы.

Для количественного учета БП и ГНФ интегральные пробы воды из ЭЛ, МЛ и ГЛ сразу после отбора фиксировали формалином, предварительно профильтрованным через мембранный фильтр с диаметром пор 0.2 мкм, до конечной концентрации 1%. Пробы хранили в темноте при температуре 4 °С и обрабатывали в лаборатории в течение месяца. Численность и размеры БП и ГНФ определяли методом эпифлуоресцентной микроскопии с использованием флуорохромов DAPI и примулина соответственно (Caron, 1983; Porter and Feig, 1980).

Для сбора ЗП воду процеживали через планктонную сеть с размером ячеек 64 мкм, фиксировали 4% формалином. Камеральную обработку проводили по стандартной методике (Ривьер, 1975), биомассу определяли с учетом размеров организмов (Балушкина и Винберг, 1979). Зоопланктон оценивали по количеству видов в пробе, численности, биомассе, доле таксономических групп, средней индивидуальной массе организмов (СИМ), доминирующим видам и их сходству, определяемому индексом Шорыгина (Вайнштейн, 1976).

Вертикальное распределение рыб оценивали гидроакустическим методом (Simmonds and MacLennan, 2005) с помощью эхолота “Simrad EK80” с двухчастотной антенной ES38-18/200-18С (расщепленный луч на 38 кГц, одиночный луч на 200 кГц, ширина диаграммы направленности 18° на обеих частотах). Заглубление антенны составляло 1 м от поверхности воды. Съемку проводили во время подхода судна к месту отбора гидробиологических проб. Распределение рыб анализировали в программном обеспечении “Echoview 10” методом эхосчета в диапазоне глубин от 2.5 м до дна.

Результаты

Температура воды в ЭЛ была на 6.1–10.0 °С выше, чем в МЛ и на 13.1–14.1 °С выше, чем в ГЛ (Рис. 1). В течение суток в ЭЛ она изменялась на 0.3–0.7 °С, в МЛ – на 0.2–3.5 °С, причем максимальные значения зарегистрированы на закате и ночью. В ГЛ температура колебалась на 0.1–0.8 °С при наибольшем значении на рассвете. Минимальная концентрация растворенного кислорода обнаружена в ГЛ, в МЛ она была выше на 1.1–2.8 мг/л, в ЭЛ – выше еще на 1.5–3.5 (Рис. 1). В ЭЛ в течение суток его концентрация варьировала на 0.1–0.2 мг/л, в МЛ – на 0.9–1.9, в ГЛ – на 0.3–0.4, а максимальные значения зарегистрированы на закате и ночью.

Положение условной границы между ЭЛ и МЛ в течение суток изменялось на 2–3 м по вертикали, в то время как граница между МЛ и ГЛ была более стабильна и оставалась на глубине 22–23 м (Рис. 1). В ЭЛ и МЛ наблюдалось снижение температуры воды, наиболее заметное в МЛ, где уменьшалась и концентрация кислорода. Динамика отмеченных характеристик не имеет суточной цикличности, ее нельзя объяснить остыванием водной поверхности в ночные часы. Данное наблюдение косвенно указывает на наличие горизонтального переноса водных масс (течения), которое наиболее интенсивно идет в МЛ.

В ЭЛ минимальная численность БП обнаружена на рассвете, в МЛ – ночью и на рассвете, в ГЛ – днем и ночью, а ее увеличение во всем столбе воды наблюдалось на закате (Табл. 1). Объем клеток и биомасса бактерий во всех слоях воды достигали минимума ночью, а максимум в ЭЛ и МЛ отмечен днем, в ГЛ – на закате и рассвете.

Наиболее высокие количественные показатели ГНФ в ЭЛ и МЛ регистрировались на закате и ночью, в ГЛ – ночью и днем (Табл. 1). Основу численности в это время составляли флагеллаты размером ≥ 5 мкм. Минимальная численность и биомасса ГНФ в ЭЛ обнаружены на рассвете, в МЛ – днем, а в ГЛ наибольшее сокращение численности наблюдалось днем, биомассы – на рассвете. Снижение объема клеток флагеллят в ЭЛ зафиксировано

Табл. 1. Численность (N), объем (V), биомасса (B) бактериопланктона (БП) и гетеротрофных нанофлагеллят (ГНФ).

Время суток	БП			ГНФ						
	N , 10^3 кл/мл	V , мкм ³	B , мг/м ³	N , 10^3 кл/мл	V , мкм ³	B , мг/м ³	< 5 мкм		≥ 5 мкм	
							N , %	B , %	N , %	B , %
ЭЛ										
Закат	5341	0.15	775	961	95.1	91.4	33.3	16.9	66.7	83.1
Ночь	5027	0.12	624	1068	61.9	66.1	30.0	17.4	70.0	82.6
Рассвет	4595	0.17	786	420	63.0	26.5	50.0	16.8	50.0	83.2
День	5027	0.28	1389	961	51.5	49.5	66.7	39.0	33.3	61.1
МЛ										
Закат	5341	0.14	751	1410	104.2	146.8	27.3	13.3	72.7	86.7
Ночь	4280	0.14	605	1495	51.4	76.9	78.6	48.8	21.4	51.2
Рассвет	4241	0.18	774	1175	62.3	73.2	63.6	25.7	36.4	74.3
День	5184	0.20	1022	961	57.6	55.4	55.6	41.6	44.4	58.4
ГЛ										
Закат	8090	0.22	1778	534	58.9	31.4	60.0	60.1	40.0	39.9
Ночь	5851	0.12	731	748	66.0	49.3	57.1	34.4	42.9	65.6
Рассвет	6676	0.24	1624	540	43.9	23.7	67.8	51.9	17.0	32.9
День	5144	0.19	963	427	122.5	52.3	0.0	0.0	100.0	100.0

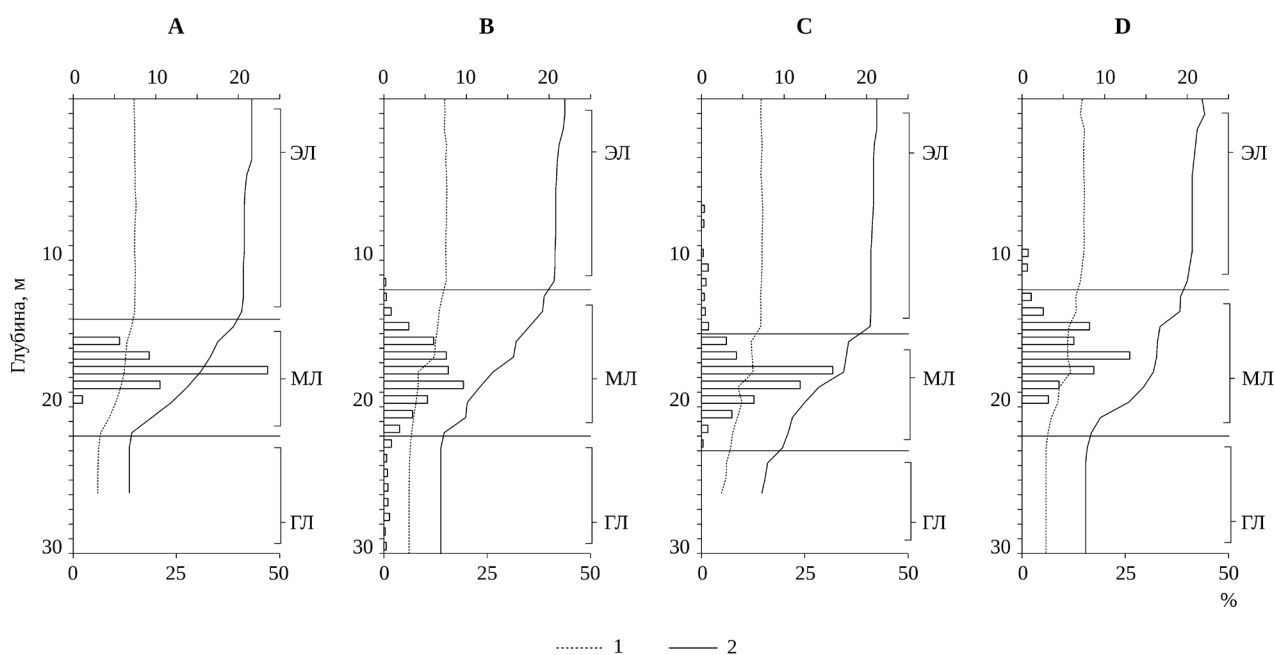


Рис. 1. Вертикальное распределение рыб на закате (А), ночью (В), на рассвете (С), днем (D) в эпи- (ЭЛ), мета- (МЛ) и гипolimнионе (ГЛ). По верхней оси абсцисс: 1 – концентрация растворенного кислорода, мг/л; 2 – температура воды, °С; по нижней оси абсцисс: относительная численность рыб, %.

днем, в МЛ – днем и ночью, в ГЛ – на рассвете. Как правило, в это время наблюдалась максимальная доля мелкоразмерных (< 5 мкм) форм в общей численности и биомассе ГНФ.

В составе ЗП обнаружено 7 видов Rotifera (*Euchlanis dilatata* Ehrenberg, 1832; *E. lyra* Hudson, 1886; *Filinia terminalis* (Plate, 1886); *Hexarthra mira* (Hudson, 1871); *Keratella quadrata* (Müller, 1786); *Polyarthra longiremis* Carlin, 1943; *Synchaeta pectinata* Ehrenberg, 1832), 4 – Copepoda (*Cyclops abyssorum* Sars, 1863; *Diacyclops bicuspidatus* (Claus, 1857); *Acanthodiptomus denticornis* Wierzejski, 1887; *Arctodiptomus (Rhabdodiptomus) bacillifer* (Koelbel, 1885)), 3 – Cladocera (*Daphnia hyalina*; *Diaphanosoma lacustris* Kořinek, 1981; *Leydigia leydigii* (Schödler, 1863)). Число видов в пробе в течение суток варьировало незначительно, при этом в наибольшей степени оно изменялось в МЛ и ГЛ ($Cv = 22.8$ и 22.0 соответственно), в наименьшей – в ЭЛ ($Cv = 9.1$) (Табл. 2). Днем и на закате максимальное число видов обнаружено в ЭЛ, ночью – в ЭЛ и МЛ, на рассвете – в МЛ и ГЛ. В ЭЛ основу числа видов всегда составляли коловратки, в МЛ они преобладали на закате и ночью, днем доля видов всех таксономических групп была одинаковой, а на восходе первенствовали коловратки и веслоногие ракообразные. В ГЛ днем и на восходе основу числа видов также составляли Rotifera, на закате – Rotifera и Copepoda, а ночью доля видов всех групп была равной.

Наибольшая численность ЗП на закате и ночью наблюдалась в ГЛ; днем различия были несущественными, однако наименьшая величина зарегистрирована в МЛ, а на рассвете – в ГЛ (Табл. 2). Минимальный диапазон колебаний численности в течение суток наблюдался в ЭЛ (в среднем в 1.2 раза; $Cv = 16.4$), максимальный – в ГЛ (в среднем в 1.8 раза; $Cv = 31.5$), все заметные изменения происходили на закате и ночью, причем в МЛ и ГЛ плотность возрастала, а в ЭЛ – снижалась. Основу численности в ЭЛ составляли Copepoda, лишь на восходе – Cladocera, которые преобладали в МЛ на закате и ночью, а в ГЛ – на протяжении всего времени наблюдений (Табл. 2). Среди доминирующих видов во всех слоях столба воды на протяжении суток отмечены *Keratella quadrata* (за исключением дневного времени в ГЛ) и *Daphnia hyalina* (кроме ЭЛ днем, на закате и на рассвете), причем в ГЛ ее доля в общей численности была максимальной (Табл. 3). *Diaphanosoma lacustris* в течение суток доминировала в ЭЛ, в МЛ – ночью и на рассвете, в ГЛ – на закате и рассвете, наибольшая ее доля в общей численности ЗП была характерна для ЭЛ. Науплиусы Calanoida обнаружены в составе доминантов лишь в ЭЛ, а также в МЛ днем и на рассвете. Наименьшее сходство между доминирующими видами в ЭЛ и МЛ зафиксировано на закате – 21.7%, в остальное время суток оно варьировало в пре-

делах 32.9–44.6%. Между слоями МЛ и ГЛ минимальное сходство доминантов также отмечено днем (29.2%), максимальное – на закате (56.0%), в остальное время оно составляло 43.3 и 48.4%. Днем отсутствовали доминирующие виды, общие для слоев ЭЛ и ГЛ, однако на закате сходство возросло до 33.6%, а в остальное время суток оно составляло 16.2 (ночью) и 23.7% (на восходе).

Наибольшая биомасса ЗП в течение суток регистрировалась в ГЛ, минимальная – в ЭЛ (Табл. 2). Колебания биомассы в ЭЛ были несущественными (в среднем в 1.1 раза; $Cv = 9.8$), в МЛ они были более выраженными (в среднем в 1.6 раза; $Cv = 33.6$), а в ГЛ – максимальными (в среднем в 2 раза; $Cv = 42.7$). В МЛ и ГЛ увеличение биомассы наблюдалось на закате и ночью за счет ракообразных, а минимальные величины отмечены днем. Преобладали Cladocera, биомасса которых во всем столбе воды снижалась днем, а максимальные величины в ЭЛ зафиксированы на закате и рассвете, в МЛ и ГЛ – ночью (Табл. 2). Наибольшая биомасса Copepoda в ЭЛ отмечена днем, в МЛ – на рассвете, а в ГЛ – ночью; наименьшие значения наблюдались в ЭЛ на рассвете, в МЛ и ГЛ – днем. Во всех слоях и в любое время суток доминировала *Daphnia hyalina*, наибольшая доля которой всегда отмечалась в МЛ и ГЛ, а минимальная – в ЭЛ, особенно днем (Табл. 3). *Diaphanosoma lacustris* доминировала лишь в ЭЛ (за исключением времени на закате), причем наибольшая доля отмечена днем. Среди Copepoda в составе доминантов отмечены *Arctodiptomus bacillifer* – днем и ночью в ЭЛ, а также *Cyclops abyssorum* – днем в ЭЛ и МЛ, на рассвете – в МЛ. Поскольку среди доминирующих по биомассе видов практически во всех пробах присутствовала *Daphnia hyalina*, индексы сходства доминантов между разными слоями воды отличаются высокими величинами – 63.0–86.6%. Однако в дневное время в связи со значительным снижением доли *D. hyalina* в ЭЛ индекс сходства с МЛ составлял 24.7%, с ГЛ – 13.9%.

Максимальная СИМ организмов ЗП в течение суток наблюдалась в ГЛ, где наименьшие величины отмечены днем, наибольшие – на рассвете (Рис. 2А). В МЛ минимальные значения зарегистрированы днем и на рассвете, максимальные – на закате. В ЭЛ варьирование показателя было невысоким ($Cv = 14.1$, в то время как в МЛ – 27.4, в ГЛ – 23.7), наименьшая величина отмечена на восходе. Значительные колебания СИМ основного доминирующего вида – *D. hyalina* – обнаружены в ЭЛ ($Cv = 50.3$), где днем и ночью она снижалась, а на закате и на рассвете – возрастала (Рис. 2Б). В ГЛ в период от дневного времени суток до рассвета СИМ дафнии увеличивалась ($Cv = 36.4$) и на рассвете достигала более высоких значений, чем в других слоях. В МЛ величины СИМ дафнии колебались незначительно ($Cv = 18.1$) при макси-

Табл. 2. Число видов, численность, биомасса и доля таксономических групп зоопланктона.

Показатель	Время суток	Число видов			Численность, тыс. экз./м ³			Биомасса, мг/м ³		
		ЭЛ	МЛ	ГЛ	ЭЛ	МЛ	ГЛ	ЭЛ	МЛ	ГЛ
Rotifera, %	Закат	50.0	42.9	37.5	26.8	27.3	26.5	1.0	0.3	0.3
	Ночь	44.4	44.4	33.3	17.0	24.1	20.3	0.7	0.4	0.2
	Рассвет	55.6	40.0	40.0	25.7	28.8	17.0	1.3	0.6	0.3
	День	50.0	33.3	50.0	31.2	15.2	8.3	1.1	0.3	0.1
Copepoda, %	Закат	30.0	28.6	37.5	50.9	30.4	19.4	17.0	12.1	8.1
	Ночь	33.3	33.3	33.3	43.1	33.9	30.6	25.9	7.4	13.9
	Рассвет	22.2	40.0	30.0	32.9	40.8	30.4	12.9	21.5	11.7
	День	25.0	33.3	33.3	44.6	49.2	23.9	40.0	15.0	14.4
Cladocera, %	Закат	20.0	28.6	25.0	22.3	42.3	54.1	82.0	87.6	91.6
	Ночь	22.2	22.2	33.3	39.9	42.0	49.1	73.3	92.3	85.9
	Рассвет	22.2	20.0	30.0	41.4	30.4	52.6	85.8	77.9	88.0
	День	25.0	33.3	33.3	24.2	35.6	67.8	58.8	84.6	85.5
Общее	Закат	10	7	8	23.9	19.4	30.3	586.1	1244.3	2057.5
	Ночь	9	9	6	18.2	30.8	41.6	465.2	1684.7	3160.6
	Рассвет	9	10	10	27.5	27.8	20.7	516.3	1034.2	1723.8
	День	8	6	7	24.0	19.9	24.2	500.4	744.9	1109.5

муме на закате и ночью, минимуме – днем и на рассвете. СИМ *Diaphanosoma lacustris* в ЭЛ также характеризовалась высокой степенью вариации ($Cv = 92.2$); днем была отмечена наибольшая величина, затем она резко снижалась до меньших, чем в других слоях, величин (Рис. 2С). В МЛ и ГЛ индивидуальная масса диафаносомы варьировала в меньшей степени ($Cv = 39.6$ и 23.6 соответственно), в ГЛ она была ниже, лишь ночью различия отсутствовали. СИМ *Cyclops abyssorum* в наибольшей степени варьировала также в ЭЛ ($Cv = 79.8$, в то время как в МЛ – 32.9 , в ГЛ – 47.9), ее максимальные значения днем превышали таковые в МЛ и ГЛ (Рис. 2D). На закате и ночью в ЭЛ индивидуальная масса циклопов снижалась, а на восходе незначительно увеличивалась, но была ниже, чем в МЛ и ГЛ, где наибольшие величины обнаружены на восходе. СИМ *Arctodiaptomus*

bacillifer в ЭЛ также отличалась большей степенью варьирования ($Cv = 57.1$), чем в МЛ ($Cv = 18.6$) и в ГЛ ($Cv = 34.1$) при максимуме днем и минимуме на закате (Рис. 2E). В МЛ наибольшая величина СИМ арктодиаптомусов зарегистрирована на закате, ночью она снижалась, а на восходе вновь повышалась. В ГЛ максимум наблюдался ночью, в остальное время различия были незначительными при минимуме на закате. СИМ ювенильных Copepoda в ЭЛ отличалась минимальным варьированием ($Cv = 20.6$), в МЛ и ГЛ она была незначительно выше ($Cv = 36.8$ и 36.5 соответственно). На закате в ЭЛ и ГЛ, на восходе и ночью в МЛ индивидуальная масса науплиусов и копеподитов сокращалась; на закате в МЛ, ночью в ЭЛ и ГЛ и на восходе в ГЛ – возрастала (Рис. 2F).

Средняя плотность пространственного распределения рыб, рассчитанная по всему водному

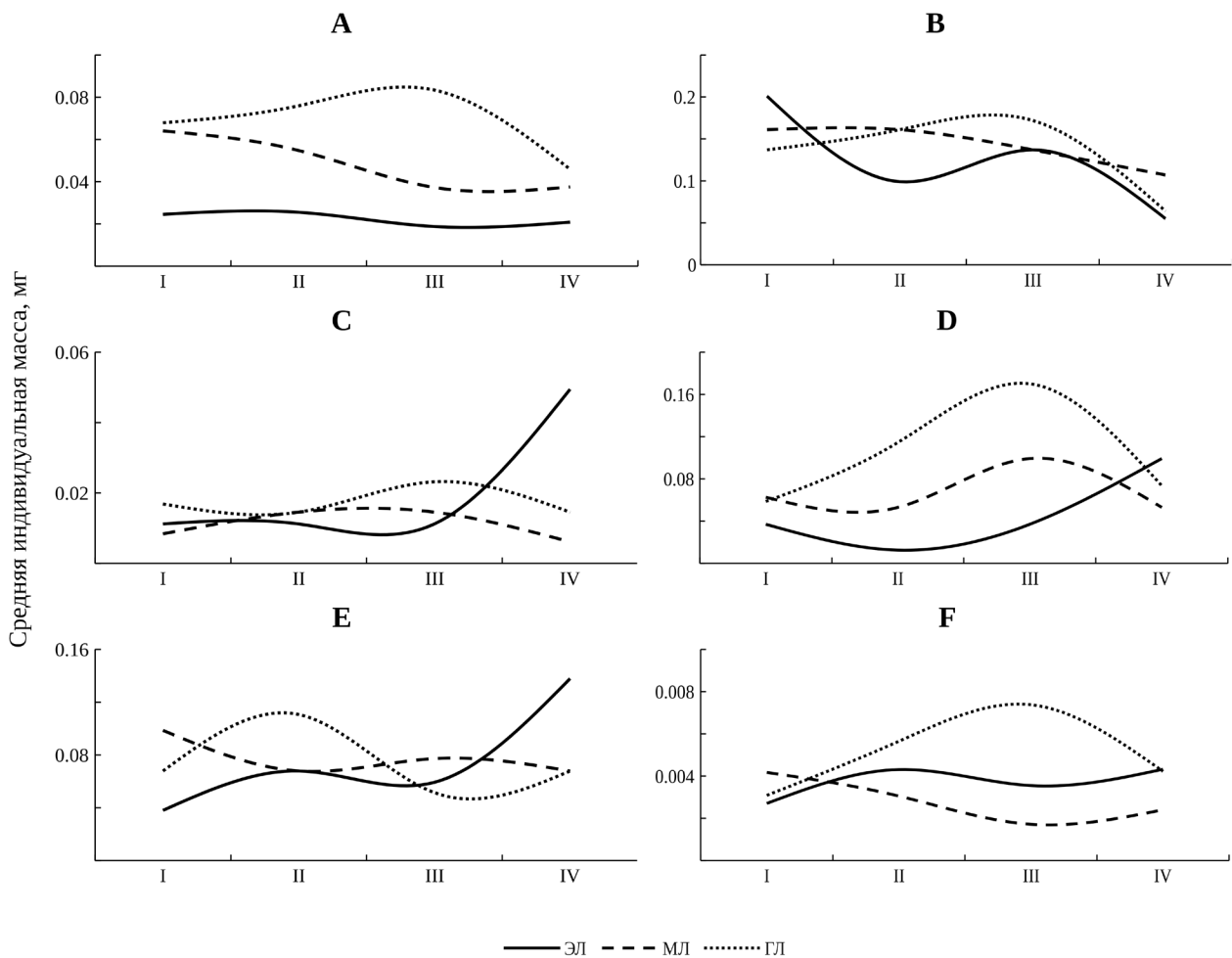


Рис. 2. Средняя индивидуальная масса зоопланктона: **А** – для всех видов; **В** – *Daphnia hyalina*, **С** – *Diaphanosoma lacustris*, **Д** – *Cyclops abyssorum*, **Е** – *Arctodiaptomus bacillifer*, **Ф** – ювенильных Соперода на закате (I), ночью (II), на рассвете (III), днем (IV) в эпи- (ЭЛ), мета- (МЛ) и гипоимнионе (ГЛ).

столбу, изменялась в течение суток. Максимальное значение зарегистрировано ночью, минимальное – днем, когда плотность, вероятно, в результате горизонтальных миграций в смежные участки водоема, снизилась в 18 раз (Табл. 4). Рыба предпочитала МЛ, где в разное время суток концентрировалось 89–100% скопления. На закате максимальная концентрация рыб обнаружена на глубине 18 м, где температура воды составляла 15.4 °С; в ЭЛ и ГЛ рыба отсутствовала (Рис. 1А). Ночью распределение рыб в пределах МЛ стало более равномерным, максимум плотности скопления опустился на глубину 19 м, температура воды на которой составляла 11.6 °С. Менее 1% скопления регистрировалось в нижнем слое ЭЛ, непосредственно на границе с МЛ; в ГЛ опустилось 10% скопления, где равномерно распределилось от границы с МЛ до дна, несмотря на низкое содержание кислорода, равное 3.0–3.1 мг/л при температуре 6.9 °С (рис. 1В). На рассвете рыба в ГЛ отсутствовала и распределялась по всей высоте МЛ, формируя максимум плотности на глубине 18 м при температуре 17.2 °С. В нижние и сред-

ние слои ЭЛ, где температура достигала 20.8 °С, поднималось 7% скопления (Рис. 1С). Днем около 95% скопления было сосредоточено в МЛ, максимум наблюдался на глубине 17 м при температуре 16.3 °С. В ГЛ зарегистрировано менее 1% рыб, а в ЭЛ – менее 5% (Рис. 1D).

Обсуждение результатов

Проведенные в июле 2019 г. исследования показали нехарактерное для оз. Севан вертикальное распределение ЗП в течение суток. В первую очередь обращают на себя внимание минимальные значения биомассы в ЭЛ при максимальных величинах в ГЛ, а также относительно низкие показатели численности сообщества. При этом предпосылки к такому распределению со стороны абиотических факторов отсутствовали: температура воды и содержание в ней растворенного кислорода в ГЛ не отвечали оптимальным условиям для развития ЗП.

Одной из причин специфического распределения ЗП может быть влияние рыб, вертикальное распределение которых также характеризовалось

Табл. 3. Состав и доля доминирующих по численности и биомассе организмов зоопланктона.

Таксон	Закат			Ночь			Восход			День		
	ЭЛ	МЛ	ГЛ	ЭЛ	МЛ	ГЛ	ЭЛ	МЛ	ГЛ	ЭЛ	МЛ	ГЛ
Доля по численности, %												
<i>Keratella quadrata</i>	23.2	21.7	23.7	15.0	20.4	18.2	22.2	24.8	12.9	24.2	14.0	–
<i>Daphnia hyalina</i>	–	34.3	44.0	16.2	30.2	39.5	–	20.0	40.9	–	29.2	58.7
<i>Diaphanosoma lacustris</i>	13.0	–	10.2	23.7	11.8	–	32.3	10.4	10.8	18.9	–	–
Науплиусы Calanoida	19.5	–	–	16.2	–	–	17.2	12.0	–	18.9	22.9	–
Науплиусы Cyclopoida	14.9	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Доля по биомассе, %												
<i>Daphnia hyalina</i>	76.1	86.6	89.0	63.0	89.1	84.1	66.7	73.8	84.6	13.9	83.6	82.6
<i>Diaphanosoma lacustris</i>	–	–	–	10.4	–	–	19.3	–	–	44.9	–	–
<i>Cyclops abyssorum</i>	–	–	–	–	–	–	–	13.4	–	14.4	10.8	–
<i>Arctodiaptomus bacillifer</i>	–	–	–	13.3	–	–	–	–	–	17.5	–	–

Табл. 4. Плотность пространственного распределения (D) и относительная численность (N) рыб в эпи- (ЭЛ), мета- (МЛ), гипolimнионе (ГЛ) и по всему столбу воды в разное время суток.

Слой	Закат		Ночь		Рассвет		День	
	D, экз./млн м ³	N, %	D, экз./млн м ³	N, %	D, экз./млн м ³	N, %	D, экз./млн м ³	N, %
ЭЛ	0	0	90.9	0.8	552.6	7.0	30.8	4.3
МЛ	1481.5	100	10091.4	89.2	7351.9	93.0	678.8	94.9
ГЛ	0	0	1134.3	10.0	0	0	5.5	0.8
По всему столбу	740.7	–	5130.7	–	3765.8	–	279.8	–

рядом нетипичных особенностей, во многом не согласующихся с предыдущими сведениями по оз. Севан. Так, ранее сообщалось, что сиг предпочитает ГЛ (Поддубный и Малинин, 1988) и покидает его только в случае снижения концентрации кислорода до 1–5 мг/л (Малинин и др., 1984). По нашим наблюдениям, независимо от времени суток подавляющее большинство сигов находится в МЛ, при этом в ночное время до 10% скопления опускается в ГЛ, несмотря на низкое содержание кислорода в этом слое – 3.0–3.1 мг/л.

Также указывалось, что сиг в оз. Севан совершает СВМ (ночной подъем), предположительно, вслед за объектами питания (Поддубный и Малинин, 1988). В результате наших наблюдений установлено, что в темное время суток ~10% часть скопления, наоборот, совершает погружение из МЛ в ГЛ, а частичный подъем из МЛ в ЭЛ (7% скопления) регистрируется на рассвете (Рис. 1В, 1С).

Избираемые температуры, о которых можно судить по глубине формирования максимальной плотности рыб, также выходят за пределы диапазонов, указываемых ранее: 4–9 °С в Малом Севане и 5–7 °С в Большом Севане (Поддубный и Малинин, 1988). Нами же отмечено, что значение температуры среды, предпочитаемое большинством скопления, изменяется в течение суток и не попадает в эти диапазоны: наиболее холодные воды (11.6 °С) сиг предпочитает ночью, а самые теплые (17.2 °С) – на рассвете, когда часть скопления поднимается в ЭЛ, достигая глубины 7 м и температуры 20.8 °С (Рис. 1).

В то же время наблюдаемая картина распределения сига объяснима с позиций концепции избирания энергетически оптимальной температуры среды в условиях ее гетеротермальности, предлагаемой рядом авторов. При низких температурах в ГЛ обменные процессы замедляются, что отражается не только на длительности переваривания пищи, но и на энергетических потребностях рыб в целом (Крогиус, 1974; Поддубный и Малинин, 1988). Следовательно, в 1980-е гг. сиг избирал холодноводный ГЛ, вероятно, по причине дефицита кормовых ресурсов, поскольку численность его в те годы была значительно выше современной (Габриелян, 2010).

В настоящее время лишь небольшая часть сига мигрирует в ГЛ, и только в ночное время. Наиболее вероятно, что это происходит для замедления метаболизма и экономии энергии. Низкое содержание кислорода в ГЛ не лимитирует эти перемещения, поскольку потребность в нем в результате замедления обменных процессов, вероятно, также снижается. В ночное время сиг практически не питается (Поддубный и Малинин, 1988), этим можно объяснить высокую численность ЗП в ГЛ. Подъем части скопления из МЛ в ЭЛ, наблюдаемый на рассвете, вероятно, также

связан с прекращением потребления ЗП в темное время суток и обусловлен значительным повышением интенсивности питания в утренние часы. Предположительно, на закате, по достижении уровня освещенности водной толщи, сходного с таковым во время рассвета, происходит аналогичное повышение интенсивности питания сига, сопровождающееся частичной миграцией в ЭЛ, не зарегистрированное в данном исследовании. Подобное поведение отмечено у европейской ряпушки (*Coregonus albula* (Linnaeus, 1758)) в оз. Плещеево (Ярославская обл.) по результатам собственных и более ранних наблюдений (Поддубный и Малинин, 1988).

Анализ пространственно-временных изменений плотности рыб в ЭЛ показывает, что во время их максимальной плотности (на рассвете, Табл. 4) для ряда характеристик ЗП были отмечены более высокие показания, чем в период отсутствия рыб (на закате) – общая численность ЗП, численность Cladocera, численность и биомасса *Diaphanosoma lacustris*, *Arctodiaptomus bacillifer*. Одновременно при наибольшей плотности рыб обнаружено снижение численности и биомассы Copepoda, биомассы Cladocera, общей биомассы ЗП, биомассы и средней индивидуальной массы *Daphnia hyalina* (Табл. 2, Рис. 2). В МЛ численность и биомасса таксономических групп ЗП, *D. hyalina*, *Diaphanosoma lacustris*, а также их индивидуальная масса при максимальной плотности рыб были выше, чем при минимальной (Табл. 2, Рис. 2). В ГЛ при максимальной плотности рыб также обнаружены наибольшие численность и биомасса ЗП, доминирующих ракообразных, а средняя индивидуальная масса *Daphnia hyalina*, *Diaphanosoma lacustris* и *Cyclops abyssorum* в этот период уступала лишь значениям на рассвете (Табл. 2, Рис. 2). Следовательно, только в ЭЛ, где большую часть времени плотность рыб и количественные характеристики ЗП были меньше, чем в других слоях, мы наблюдали ряд изменений количественного состава беспозвоночных, которые в научной литературе оправданно объясняются влиянием питания рыб (Hansson et al., 2007; Luecke et al., 1990; Mehner, 2000). Однако в целом для столба воды заметного влияния пространственно-временных изменений плотности рыб на ЗП не выявлено.

Возможно, что плотность рыб возрастала благодаря их миграции в слои, где увеличивалась численность и биомасса ЗП, в первую очередь доминирующих ракообразных, вследствие их суточных перемещений. Известно, что ракообразные в течение дня предпочитают более глубокие слои, а ночью мигрируют в верхние, избегая хищников (Field and Prepas, 1997; Ringelberg, 2010; Stich, 1989). Однако, несмотря на наиболее выраженное варьирование численности и биомассы ЗП в ГЛ при максимуме на закате и ночью, мы можем ска-

зять, что в период наших наблюдений отсутствовали какие-либо четко выраженные вертикальные перемещения доминирующих видов ракообразных, численность, биомасса, а также средняя индивидуальная масса которых изменялись одновременно во всех слоях воды вне зависимости от времени суток или колебаний плотности рыб.

В целом такая картина не вполне согласуется с большинством литературных данных, указывающих на сохранение суточных миграций даже в безрыбных горных водоемах (Williamson et al., 2001). Отсутствие СВМ планктонных животных зарегистрировано при гипоксии в ГЛ, когда большинство животных обнаруживалось в ЭЛ (Doubek et al., 2018). А в оз. Лакамас (США) не были зафиксированы СВМ зоопланктона, но некоторые таксоны концентрировались в слоях с выраженной гипоксией (Nolan et al., 2019). С другой стороны, показано, что отдельные виды и группы планктонных животных в разных водоемах могут иметь разные характеристики СВМ (Гладышев, 1990), проявляя себя как мигрантами, так и немигрантами. Некоторые виды могут перемещаться в пределах определенного термического слоя, например, *Diaphanosoma mongolianum* в оз. Плещеево мигрирует в пределах ЭЛ (Zhdanova, 2018).

В оз. Севан относительно крупная (0.8–1.6 мм) *Daphnia hyalina* предпочитала ГЛ и МЛ, а более мелкая (0.8–1.6 мм) *Diaphanosoma lacustris* чаще концентрировалась в ЭЛ (Рис. 2, Табл. 3). Приуроченность видов к определенным слоям водной толщи отмечали ранее в других водоемах (Karpowicz et al., 2020). В озерах Глубокое (Московская обл.) и Плещеево *Daphnia cristata* приурочена к ГЛ, *D. galeata* и *D. hyalina* – к МЛ, *Diaphanosoma mongolianum* и *D. brachyurum* – к ЭЛ (Жданова и Лазарева, 2009; Столбунова, 2006; Zhdanova, 2018). В чешских водоемах каньонного типа *Daphnia longispina* и ее гибриды чаще доминировали в МЛ и ГЛ (Seda et al., 2007a). Для *D. galeata* выявлены генетически дифференцированные субпопуляции, не покидающие ГЛ (Seda et al., 2007b).

Значительные различия в размерах *D. hyalina* и *Diaphanosoma lacustris* обуславливают разную фильтрационную способность и пищевые предпочтения этих видов. Известно, что присутствие рыб стимулирует развитие микрофильтраторов (Коровчинский, 2004). Следовательно, в оз. Севан присутствие сига может положительно сказываться на выживании и размножении *Diaphanosoma*. Эти относительно мелкие зоопланктеры меньше подвержены выеданию рыбами, в то время как сравнительно крупные *Daphnia* более уязвимы.

Изменения ЗП могут быть обусловлены горизонтальным переносом организмов течением (Armengol et al., 2012). Кроме того, низкие количественные характеристики беспозвоночных в ЭЛ могут быть связаны с тем, что основную долю

пищи рыбы добывали именно здесь во время зарегистрированного утреннего и предполагаемого вечернего подъема из МЛ, о чем свидетельствует минимальная СИМ зоопланктеров в это время. Однако наибольшая активность рыб в ЭЛ могла приходиться на дневное время, о чем свидетельствуют минимальные биомасса, доля в общей биомассе и СИМ одного из предпочитаемых кормовых объектов – дафнии, а также отсутствие в слоях ЭЛ и ГЛ общих доминирующих видов. Тем не менее факт дневной активности рыб в ЭЛ не был зарегистрирован гидроакустической аппаратурой; для подтверждения или опровержения этого требуется организация непрерывной съемки.

В ГЛ рыбы опускались только в темное время суток, несмотря на низкое содержание там кислорода, концентрация которого, однако, не являлась критичной и для беспозвоночных. Имеется ряд свидетельств того, что при условии обеспеченности пищей планктонные беспозвоночные, в частности, представители родов *Daphnia* и *Bosmina*, могут обитать в нижних слоях столба воды даже при низком содержании кислорода и использовать их как рефугиумы от хищников (Hanazato, 1992, 1995; Sell, 1998; Vanderploeg et al., 2009). О богатой кормовой базе ЗП в ГЛ свидетельствуют также данные по хлорофиллу *a*, полученные, к сожалению, лишь в дневное время. Так, в ЭЛ его среднее количество составляло 0.6 мкг/л, в МЛ – 0.4, а в ГЛ – 1.1. Хорошую кормовую базу зоопланктеров в ГЛ также демонстрируют данные о количественном составе БП и ГНФ (Табл. 1). Среднесуточные численность и биомасса бактерий в ГЛ были больше, чем в ЭЛ и МЛ. Обнаружено, что биомасса БП сокращалась при увеличении численности и биомассы ГНФ ($r_s = -0.63$ и -0.62 , $p < 0.05$), средние численность и биомасса которых в ГЛ были меньше, чем в ЭЛ и МЛ. Вероятно, это связано с контролем их количества со стороны ЗП, на что указывает положительная корреляция между биомассой беспозвоночных и численностью БП ($r_s = 0.58$, $p < 0.05$).

Предполагаемые нами процессы горизонтального переноса ЗП течениями и горизонтальные миграции сига, которыми можно объяснить некоторые элементы динамики наблюдаемых характеристик, сами по себе не могут стать причиной возникновения нетипичных черт вертикального распределения рассматриваемых групп гидробионтов. Поскольку данные процессы происходят в горизонтальном направлении, организмы не перераспределяются между ЭЛ, МЛ и ГЛ. Горизонтальный перенос водных масс и горизонтальные миграции рыб играли определенную роль и на более ранних этапах существования водоема, в том числе когда были описаны «типичные» паттерны распределения ЗП и рыб, однако эта роль не была изучена.

Судя по всему, в данном исследовании мы наблюдали суточную динамику редко встречаемых

паттернов вертикального распределения сига и ЗП, которые не были описаны для оз. Севан ранее. На вопрос о причинах формирования этих паттернов можно ответить рядом предположений, которые разделяются на две группы: в периоды более ранних наблюдений такие изменения не происходили, или же происходили, но не были зафиксированы. В первом случае проявление новых черт вертикального распределения сразу у двух групп гидробионтов свидетельствует об изменениях экосистемы водоема. Их причиной могут служить повышение уровня озера, значительные колебания численности сига, перестройки видового состава зоопланктона, случаи массового развития фитопланктона, а также другие явления, происходящие в оз. Севан в последние десятилетия (Крылов и др., 2019а, 2019b, 2021). Вероятно также, что наблюдаемые паттерны характерны для ЗП и сига оз. Севан, однако не были зафиксированы более ранними исследованиями, поскольку возникают при определенном стечении событий и носят непродолжительный характер. Стоит отметить, что подробные комплексные исследования суточной динамики вертикального распределения гидробионтов в данном водоеме проведены впервые. Выяснение истинных причин наблюдаемого явления требует дальнейших исследований. Увеличение объема выборок материала, собираемого по предложенной методике, позволит получить статистически более надежные оценки исследуемых характеристик, однако уже на данном описательном этапе получены новые сведения о пространственном распределении ЗП и сига в период летней стратификации оз. Севан.

Заключение

Полученные в летний период 2019 г. сведения о нетипичном распределении ЗП и сига в оз. Севан дают возможность по-новому взглянуть на роль ГЛ в экосистемах стратифицированных водоемов. В ГЛ может наблюдаться максимум биомассы ЗП, при этом планктофаг, который, несмотря на неблагоприятные кислородные условия, периодически мигрирует в ГЛ, не эксплуатирует имеющийся кормовой ресурс, а использует оптимальные с энергетической точки зрения термические условия среды.

Анализ полученных данных показал, что оценка общепринятого ряда факторов, определяющих суточную динамику вертикального распределения ЗП, а именно наблюдение СВМ планктона на фоне СВМ потребляющего его планктофага, не может дать однозначного объяснения результатов исследования. Участок озера, выбранный для наблюдений, является открытой системой, в которой идет непрерывный обмен водной массой с остальной частью водоема. По этой причине меняются гидрофизические параметры среды; за счет пассивного переноса происходит изменение

ЗП, которое трудно отличить от последствий СВМ или потребления планктофагом; рыбные скопления способны горизонтально мигрировать в смежные участки водоема и приходиться из них, причем все эти изменения, вероятно, не имеют выраженной суточной цикличности.

Благодарности

Авторы выражают благодарность А.И. Цветкову (ИБВВ РАН) за проведение измерений гидрофизических характеристик среды (температуры воды, содержания кислорода) и помощь в сборе гидробиологического материала, а также Г.А. Геворгяну (НЦ Зоологии и гидрoэкологии НАН РА) за предоставление сведений о концентрации хлорофилла в оз. Севан в период исследований.

Финансирование

Работа выполнена в рамках государственного задания № г/р АААА-А18-118012690106-7, ААА-А-А18-118012690102-9, АААА-А18-118012690098-5.

ORCID

М.И. Малин [id 0000-0001-5513-6405](https://orcid.org/0000-0001-5513-6405)
 С.М. Жданова [id 0000-0003-1094-2010](https://orcid.org/0000-0003-1094-2010)
 Д.Б. Косолапов [id 0000-0001-6854-0423](https://orcid.org/0000-0001-6854-0423)
 И.П. Малина [id 0000-0002-4257-2133](https://orcid.org/0000-0002-4257-2133)
 Н.Г. Косолапова [id 0000-0002-2044-160X](https://orcid.org/0000-0002-2044-160X)
 Р.З. Сабитова [id 0000-0002-1558-7380](https://orcid.org/0000-0002-1558-7380)
 А.В. Крылов [id 0000-0003-1371-7310](https://orcid.org/0000-0003-1371-7310)

Список литературы

- Асатрян, В.Л., Барсегян, Н.Э., Варданян, Т.В., Епремян, Э.В., Айрапетян, А.О., Даллакян, М.Р., Габриелян, Б.К., 2016. Анализ состояния биоценозов на мелководьях Малого Севана (Армения) в период повышения уровня воды. *Биология внутренних вод* 1, 3–10. <https://doi.org/10.7868/S0320965216010034>
- Балушкина, Е.Б., Винберг, Г.Г., 1979. Зависимость между массой и длиной тела у планктонных животных. В: Винберг, Г.Г. (ред.), *Общие основы изучения водных экосистем*. Наука, Ленинград, СССР, 169–172.
- Вайнштейн, Б.А., 1976. Об оценке сходства между биоценозами. В: Камшилов, М.М. (ред.), *Биология, морфология и систематика водных организмов*. Наука, Ленинград, СССР, 156–164.
- Габриелян, Б.К., 2010. Рыбы озера Севан. Гитутюн, Ереван, Армения, 252 с.
- Гладышев, М.И., 1990. Суточная динамика вертикального распределения массовых видов зоопланктона в Сыдинском заливе Красноярского водохранилища. *Известия*

- Сибирского отделения Академии наук СССР. Серия биологических наук* 3, 78–85.
- Жданова, С.М., Лазарева, В.И., 2009. Видовой состав и пространственное распределение летнего (июль) зоопланктона озера Глубокого. *Труды Гидробиологической станции на Глубоком озере* 10, Товарищество научных изданий КМК, Москва, Россия, 51–66.
- Киселев, И.А., 1980. Планктон морей и континентальных водоемов. Распределение, сезонная динамика, питание и значение. Наука, Ленинград, СССР, 440 с.
- Коровчинский, Н.М., 2004. Ветвистоусые ракообразные отряда Stenopoda (морфология, систематика, экология, зоогеография). Товарищество научных изданий КМК, Москва, Россия, 410 с.
- Кривоупускова, Е.В., Масюткина, Е.А., Соколов, А.В., Шибяева, М.Н., 2014. Характеристика состава пищи ряпушки (*Coregonus albula*) озера Виштынецкого (Калининградская область) в современных условиях. *Известия Калининградского государственного технического университета* 32, 107–115.
- Кривоупускова, Е.В., Соколов, А.В., 2018. Влияние сезонных температурных изменений в озере Виштынецком (Калининградская область) на вертикальное распределение уловов европейской ряпушки. *Вестник молодежной науки* 1 (13), 1–7.
- Крогиус, Ф.В., 1974. Значение вертикальных миграций в энергетическом балансе молоди красной оз. Дальнего. *Известия ТИНРО* 90, 39–48.
- Крылов, А.В., Айрапетян, А.О., Никогосян, А.А., Болотов, С.Э., 2016. Вертикальное распределение зоопланктона озера Севан. В: Крылов, А.В. (ред.), *Озеро Севан. Экологическое состояние в период изменения уровня воды*. Филигрань, Ярославль, Россия, 150–156.
- Крылов, А.В., Айрапетян, А.О., Цветков, А.И., Герасимов, Ю.В., Малин, М.И., Габриелян, Б.К., 2019а. Межгодовые изменения количественных показателей и структуры беспозвоночных литоральной зоны и пелагиали озера Севан (Армения) при колебаниях метеорологических условий и биомассы рыб. I. Летний зоопланктон. *Биология внутренних вод* 3, 43–51. <https://doi.org/10.1134/S0320965219040089>
- Крылов, А.В., Айрапетян, А.О., Цветков, А.И., Герасимов, Ю.В., Малин, М.И., Габриелян, Б.К., 2019b. Межгодовые изменения количественных показателей и структуры беспозвоночных литоральной зоны и пелагиали озера Севан (Армения) при колебаниях метеорологических условий и биомассы рыб. II. Осенний зоопланктон. *Биология внутренних вод* 4 (1), 41–49. <https://doi.org/10.1134/S0320965219040090>
- Крылов, А.В., Айрапетян, А.О., Косолапов, Д.Б., Сахарова, Е.Г., Косолапова, Н.Г. и др., 2021. Особенности изменений структуры планктона пелагиали горного озера при увеличении плотности рыб летом и осенью. *Зоологический журнал* 100 (2), 147–158. <https://doi.org/10.31857/S0044513420120053>
- Крылов, А.В., Акопян, С.А., Никогосян, А.А., Айрапетян, А.О., 2010. Зоопланктон озера Севан и его притоков. В: Крылов, А.В. (ред.), *Экология озера Севан в период повышения его уровня. Результаты исследований Российско-Армянской биологической экспедиции по гидроэкологическому обследованию озера Севан (Армения) (2005–2009 гг.)*. Наука ДНЦ, Махачкала, Россия, 168–200.
- Малинин, Л.К., Поддубный, А.Г., Оганесян, Р.О., Смолей, А.И., Юданов, К.И., 1984. Плотность и пространственное распределение рыб в озере Севан в период летнего нагула. *Лимнология горных водоемов. Тезисы докладов Всесоюзного совещания, Севан, 11–15 сентября 1984 г.* Ереван, СССР, 150–151.
- Никогосян, А.А., 1985. Изменения в зоопланктоне озера Севан в связи с понижением его уровня. *Автореферат диссертации на соискание степени кандидата биологических наук*. Москва, СССР, 21 с.
- Поддубный, А.Г., Малинин, Л.К., 1988. Миграции рыб во внутренних водоемах. Агропромиздат, Москва, СССР, 224 с.
- Ривьер, И.К., 1975. Зоопланктон и нейстон. В: Мордохай-Болтовской, Ф.Д. (ред.), *Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов*. Наука, Москва, СССР, 138–157.
- Рудяков, Ю.А., 1986. Динамика вертикального распределения пелагических животных. Наука, Москва, СССР, 135 с.

- Симонян, А.А., 1991. Зоопланктон озера Севан. Издательство Академии Наук Армении, Ереван, Армения, 299 с.
- Столбунова, В.Н., 2006. Зоопланктон оз. Плесеево. Наука, Москва, Россия, 150 с.
- Armengol, X., Wurtsbaugh, W.A., Camacho, A., Miracle, M.R., 2012. Pseudo-diel vertical migration in zooplankton: a whole-lake ¹⁵N tracer experiment. *Journal of Plankton Research* **34** (11), 976–986. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbs058>
- Brooks, J.L., Dodson, S., 1965. Predation, body size, and composition of plankton. *Science* **150** (3692), 28–35. <https://doi.org/10.1126/science.150.3692.28>
- Caron, D.A., 1983. Technique for enumeration of heterotrophic and phototrophic nanoplankton, using epifluorescence microscopy, and comparison with other procedures. *Applied and Environmental Microbiology* **46** (2), 491–498. <https://doi.org/10.1128/AEM.46.2.491-498.1983>
- De Meester, L., Dawidowicz, P., Van Gool, E., Loose, C.J., 1999. Ecology and evolution of predator-induced behavior of zooplankton: depth selection behavior and diel vertical migration. In: Tollrian, R., Harvell, D.C. (eds.), *The ecology and evolution of inducible defenses*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA, 161–176.
- Doubek, J.P., Campbell, K.L., Doubek, K.M., Hamre, K.D., Lofton, M.E., McClure, R.P., Ward, N.K., Carey, C.C., 2018. The effects of hypolimnetic anoxia on the diel vertical migration of freshwater crustacean zooplankton. *Ecosphere* **9** (7), e02332. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2332>
- Field, K.M., Prepas, E.E., 1997. Increased abundance and depth distribution of pelagic crustacean zooplankton during hypolimnetic oxygenation in a deep, eutrophic Alberta lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **54** (9), 2146–2156. <https://doi.org/10.1139/f97-121>
- Fitzmaurice, P., 1979. Selective predation on Cladocera by brown trout *Salmo trutta* L. *Journal of Fish Biology* **15**, 521–525. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1979.tb03642.x>
- Galbraith, M.G., 1967. Size-selective predation on *Daphnia* by rainbow trout and yellow perch. *Transactions of the American Fisheries Society* **96**, 1–10. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1967\)96\[1:SPODBR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1967)96[1:SPODBR]2.0.CO;2)
- Gerritsen, J., 1982. Behavioral response of *Daphnia* to rate of temperature change: Possible enhancement of vertical migration. *Limnology and Oceanography* **27** (2), 254–261. <https://doi.org/10.4319/lo.1982.27.2.0254>
- Gliwicz, Z.M., Rutkowska, A.E., Wojciechowska, J., 2000. *Daphnia* populations in three interconnected lakes with roach as the principal planktivore. *Journal of Plankton Research* **22** (8), 1539–1557. <https://doi.org/10.1093/plankt/22.8.1539>
- Han, B-P., Straskraba, M., 1998. Modelling patterns of zooplankton diel vertical migration. *Journal of Plankton Research* **20** (8), 1463–1487. <https://doi.org/10.1093/plankt/20.8.1463>
- Hanazato, T., 1992. Direct and indirect effects of low-oxygen layers on lake zooplankton communities. *Archiv für Hydrobiologie, Beiheft Ergebnisse der Limnologie* **35**, 87–98.
- Hanazato, T., 1995. Life history responses of two *Daphnia* species of different sizes against a fish kairomone. *Japanese Journal of Limnology* **56**, 27–32.
- Hansson, L-A., Nicolle, A., Brodersen, J., Romare, P., Nilsson, P.A., Brönmark, C., Skov, C., 2007. Consequences of fish predation, migration, and juvenile ontogeny on zooplankton spring dynamics. *Limnology and Oceanography* **52** (2), 696–706. <https://doi.org/10.4319/lo.2007.52.2.0696>
- Helland, I.P., Freyhof, J., Kasprzak, P., Mehner, T., 2007. Temperature sensitivity of vertical distributions of zooplankton and planktivorous fish in a stratified lake. *Oecologia* **151** (2), 322–330. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0541-x>
- Karpowicz, M., Ejsmont-Karabin, J., Kozłowska, J., Feniova, I., Dzialowski, A.R., 2020. Zooplankton community responses to oxygen stress. *Water* **12** (3), 706. <https://doi.org/10.3390/w12030706>
- Lampert, W., 1989. The adaptive significance of diel vertical migration of zooplankton. *Functional Ecology* **3** (1), 21–27. <https://doi.org/10.2307/2389671>
- Lampert, W., McCauley, E., Manly, B.F.J., 2003. Trade-offs in the vertical distribution of zooplankton: Ideal free distribution with costs? *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **270** (1516), 765–773. <https://dx.doi.org/10.1098%2Frspb.2002.2291>
- Larsson, P., Dodson, S.I., 1993. Chemical communication in planktonic animals. *Archiv*

- für Hydrobiologie* **129** (2), 129–155. <https://doi.org/10.1127/archiv-hydrobiol/129/1993/129>
- Loose, C.J., Dawidowicz, P., 1994. Trade-offs in diel vertical migration by zooplankton: The costs of predator avoidance. *Ecology* **75** (8), 2255–2263. <https://doi.org/10.2307/1940881>
- Luecke, C., Vanni, M.J., Magnuson, J.J., Kitchell, J.F., Jacobson, P.T., 1990. Seasonal regulation of *Daphnia* populations by planktivorous fish: Implications for the spring clear-water phase. *Limnology and Oceanography* **35** (8), 1718–1733. <https://doi.org/10.4319/lo.1990.35.8.1718>
- Mehner, T., 2000. Influence of spring warming on the predation rate of underyearling fish on *Daphnia* – a deterministic simulation approach. *Freshwater Biology* **45** (2), 253–263. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2000.00551.x>
- Nolan, S., Bollens, S.M., Rollwagen-Bollens, G., 2019. Diverse taxa of zooplankton inhabit hypoxic waters during both day and night in a temperate eutrophic lake. *Journal of Plankton Research* **41** (4), 431–447. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbz021>
- Ohman, M.D., Frost, B.W., Cohen, E.B., 1983. Reverse diel vertical migration: An escape from invertebrate predators. *Science* **220** (4604), 1404–1407.
- Porter, K.G., Feig, Y.S., 1980. The use of DAPI for identifying and counting of aquatic microflora. *Limnology and Oceanography* **25** (5), 943–948. <https://doi.org/10.4319/lo.1980.25.5.0943>
- Razlutskiy, V.I., Feniova, I.Y., Ejsmont-Karabin, J., Palash, A.L., Tunowski, J., Sysova, E., Zilitinkevich, N.S., 2018. Impact of enhanced summer temperatures on the distribution and structure of zooplankton communities in the heated stratified lakes: Implications for climate change. *Limnologica* **73**, 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2018.08.004>
- Rhode, S.C., Pawlowski, M., Tollrian, R., 2001. The impact of ultraviolet radiation on the vertical distribution of zooplankton of the genus *Daphnia*. *Nature* **412** (6842), 69–72. <https://doi.org/10.1038/35083567>
- Ringelberg, J., 2010. Diel vertical migration of zooplankton in lakes and oceans: Causal explanations and adaptive significances. Springer, Dordrecht, Netherlands, 356 p. <https://doi.org/10.1007/978-90-481-3093-1>
- Seda, J., Petrusek, A., Machacek, J., Smilauer, P., 2007a. Spatial distribution of the *Daphnia longispina* species complex and other planktonic crustaceans in the heterogeneous environment of canyon-shaped reservoirs. *Journal of Plankton Research* **29** (7), 619–628. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbm044>
- Seda, J., Kolarova, K., Petrusek, A., Machacek, J., 2007b. *Daphnia galeata* in the deep hypolimnion: Spatial differentiation of a “typical epilimnetic” species. *Hydrobiologia* **594**, 47–57. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9075-4>
- Sell, A.F., 1998. Adaptation to oxygen deficiency: Contrasting patterns of haemoglobin synthesis in two coexisting *Daphnia* species. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* **120**, 119–125. [https://doi.org/10.1016/S1095-6433\(98\)10019-3](https://doi.org/10.1016/S1095-6433(98)10019-3)
- Shapiro, J., Wright, D.I., 1984. Lake restoration by biomanipulation: Round Lake, Minnesota, the first two years. *Freshwater Biology* **14**, 371–383. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1984.tb00161.x>
- Sih, A., Ziemba, R., Harding, K.C., 2000. New insights on how temporal variation in predation risk shapes prey behavior. *Trends in Ecology and Evolution* **15** (1), 3–4. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01766-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01766-8)
- Simmonds, J., MacLennan, D., 2005. Fisheries acoustics: Theory and practice, second edition. Blackwell Science Ltd., Oxford, UK, 437 p. <https://doi.org/10.1002/9780470995303>
- Spaak, P., Hoekstra, J.R., 1997. Fish predation on a *Daphnia* hybrid species complex: A factor explaining species coexistence? *Limnology and Oceanography* **42** (4), 753–762. <https://doi.org/10.4319/lo.1997.42.4.0753>
- Stich, H.B., 1989. Seasonal changes of diel vertical migration of crustacean plankton in Lake Constance. *Archiv für Hydrobiologie. Supplementband. Monographische Beiträge* **83** (3), 355–405.
- Tartarotti, B., Cabrera, S., Psenner, R., Sommaruga, R., 1999. Survivorship of *Cyclops abyssorum taticus* (Cyclopoida, Copepoda) and *Boeckella gracilipes* (Calanoida, Copepoda) under ambient levels of solar UVB radiation in two high-mountain lakes. *Journal of Plankton Research* **21** (3), 549–560. <https://doi.org/10.1093/plankt/21.3.549>
- Vanderploeg, H.A., Ludsin, S.A., Cavaletto, J.F., Höök, T.O., Pothoven, S.A. et al., 2009. Hypoxic zones as habitat for zooplankton in Lake Erie: Refuges from predation or exclusion zones?

Journal of Experimental Marine Biology and Ecology **381** Supplement, S108–S120. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2009.07.015>

Williamson, C.E., Olson, O.G., Lott, S.E., Walker, N.D., Engstrom, D.R., Hargreaves, B.R., 2001. Ultraviolet radiation and zooplankton community structure following deglaciation in Glacier Bay, Alaska. *Ecology* **82** (6), 1748–1760. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[1748:URAZCS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[1748:URAZCS]2.0.CO;2)








Williamson, C.E., Fischer, J.M., Bollens, S.M., Overholt, E.P., Breckenridge, J.K., 2011. Toward

a more comprehensive theory of zooplankton diel vertical migration: Integrating ultraviolet radiation and water transparency into the biotic paradigm. *Limnology and Oceanography* **56** (5), 1603–1623. <https://doi.org/10.4319/lo.2011.56.5.1603>

Zhdanova, S.M., 2018. *Diaphanosoma mongolianum* Ueno, 1938 (Cladocera: Sididae) in Lakes of Yaroslavl Oblast (Russia). *Inland Water Biology* **11** (2), 154–152. <https://doi.org/10.1134/S1995082918020207>

Article

Unusual vertical distribution of zooplankton and fish in the pelagic zone of Lake Sevan during summer stratification

Mikhail I. Malin*^{}, Svetlana M. Zhdanova^{}, Dmitriy B. Kosolapov^{}, Inga P. Malina^{}, Natalya G. Kosolapova^{}, Rimma Z. Sabitova^{}, Alexandr V. Krylov^{}

I.D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok 109, Nekouz District, Yaroslavl Region, 152742 Russia

Abstract. Previous studies in Lake Sevan during summer stratification have shown that the highest zooplankton abundance and biomass was found at the lower boundary of the epilimnion. At the same time, whitefish (*Coregonus lavaretus*), being main planktivorous species in the lake, preferred the hypolimnion, but was leaving this layer if dissolved oxygen concentrations decreased to 1–5 mg/L. The study was conducted in Bolshoy Sevan (the southern part of Lake Sevan) on July 29–30, 2019. The vertical profiles of water temperature and dissolved oxygen concentration, as well as distribution of major taxonomic groups of aquatic organisms were assessed four times a day: in the dark (night time), in the light (day time), and in twilight (morning and evening). Fish population density was assessed using a Simrad EK80 echosounder. Vertical distribution of zooplankton and fish observed within the study period did not correspond to that described earlier. Maximal zooplankton biomass during the study was recorded in the hypolimnion, and minimal biomass, in the epilimnion. Most of fish (89–100%) located in the metalimnion. At night, about 10% of the fish population descended to the hypolimnion, despite the low dissolved oxygen concentrations found there (3.0–3.1 mg/L). At dawn, about 7% of the fish ascended to the epilimnion, reaching a 7-m depth, where the water temperature was 20.8 °C. The water temperature range preferred by most fish individuals varied during the observation period and did not correspond to previously reported ranges.

Keywords: bacterioplankton, heterotrophic nanoflagellates, whitefish, *Coregonus lavaretus*, epilimnion, metalimnion, hypolimnion, migration.