



Биолог. журн. Армении, 3 (69), 2017

**ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ХИЩНИК (РЫБА) – ЖЕРТВА
(ЗООБЕНТОС И ЗООПЛАНКТОН) В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНЕНИЙ
ТРОФИЧЕСКОГО СТАТУСА КРУПНОГО ПРЭСНОГО
ВЫСОКОГОРНОГО ВОДОЕМА
(на примере озера Севан, Армения)**

К.Г. ДЖЕНДЕРЕДЖЯН*, С.А. АКОПЯН**

* Проект “Продвижение Эко-коридоров на Южном Кавказе”,
karen_jender@yahoo.com,

** Институт гидроэкологии и ихтиологии
Научного центра зоологии и гидроэкологии НАН РА,
susannahakob@gmail.com

На примере озера Севан (Армения) на основании многолетних данных проанализированы взаимоотношения хищник (рыба) – жертва (зообентос и зоопланктон) в условиях изменений трофического статуса крупного пресного высокогорного водоема.

Озеро Севан – рыба – зообентос – зоопланктон – трофические взаимоотношения

Սևանա լճի օրինակով երկարաժամկետ տվյալների հիման վրա վերլուծվել են գիշատիչ (ծուկ) – զոհ (կենդանաբեղջիկ և կենդանապլանկտոն) փոխհարաբերությունները խոշոր բաղձրահամ բարձրալեռնային լճում՝ տրոֆիկ կարգավիճակի փոփոխությունների ներքո:

Սևանա լիճ – ծուկ – կենդանաբեղջիկ – կենդանապլանկտոն – տրոֆիկ փոխհարաբերություններ

On the example of Lake Sevan (Armenia), on the basis of long-term data, the predator (fish) - victim (zoobenthos and zooplankton) relationship was analyzed in conditions of changes in the trophic status of the large freshwater high-altitude water body.

Lake Sevan – fish – zoobenthos – zooplankton – trophic relationships

Знание кормовой базы является необходимой предпосылкой для прогнозирования промысловых запасов рыб, организации и рационального ведения рыболовства, эффективного контроля над ним. Зообентос, наряду с зоопланктоном, является основой питания большинства видов промысловых рыб крупных пресных высокогорных водоемов умеренного пояса. Цель настоящей работы на примере оз. Севан на основании многолетних комплексных данных проанализировать взаимоотношения хищник (рыба) – жертва (зообентос и зоопланктон) в условиях разнонаправленных изменений трофического статуса (рис.1) крупного пресного высокогорного водоема.

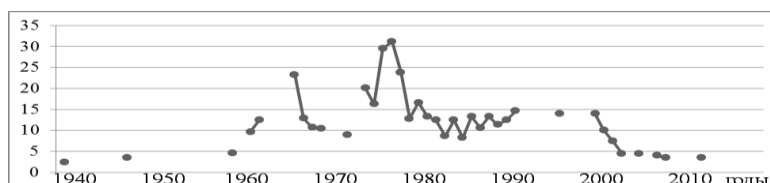


Рис.1. Изменения годовых величин первичной продукции (фитопланктон плюс макрофиты) оз. Севан в Дж⁶ м⁻² год⁻¹ [11, 25].

Материал и методика. В работе использованы литературные и собственные данные по среднегодовой биомассе различных систематических групп донных животных в оз. Севан (табл. 1) и величин отношений их среднегодовой продукции (Р) и биомассы (В) – скорости продуцирования Р/В [24], по биомассе и продукции зоопланктона (табл. 2), по питанию рыб (см. ниже *Питание рыб в озере Севан*) и их промысловым запасам (табл. 3).

Энергетическая ценность олигохет принята равной 4.7, пиявок – 4.2, брюхоногих моллюсков – 1.7, двусторчатых моллюсков – 1.3, бокоплавов – 3.8, нимф поденок – 3.8, личинок ручейников – 4.2, личинок хирономид – 2.5 Дж мГ⁻¹ сырой массы [24].

При составлении энергетического баланса зообентосное сообщество по способу питания было разделено на 4 типа: детритофаги, фитофаги, фильтраторы и хищники. При этом первые 3 типа были отнесены к первому (так называемые “мирные” животные), а хищники ко второму уровню пищевой цепи. На основании детального анализа литературных данных по питанию массовых видов донных животных

– к “мирным” животным были отнесены олигохеты, моллюски, 90 % бокоплавов, нимфы поденок, обитающие в чехликах личинки ручейников и личинки хирономид за исключением родов *Procladius*, *Cricotopus* и *Cryptochironomus*;

– в состав хищников были включены пиявки, 10% бокоплавов, свободноживущие личинки ручейников и личинки хирономид родов *Procladius*, *Cricotopus* и *Cryptochironomus* [45].

Таблица 1. Среднегодовая биомасса (Г М⁻² сырой массы) различных систематических групп донных животных и макрозообентоса в целом по оз. Севан*

Годы	Олигохеты	Пиявки	Брюхоногие моллюски	Двусторчатые моллюски	Бокоплав	Поденки	Ручейники	Хирономиды	Зообентос в целом
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1928	1.64	0.41	0.03	0.12	0.62	0.01	0.05	0.38	3.26
1938	2.05	0.51	0.12	0.31	0.56	0.01	0.03	0.46	4.05
1948	1.98	0.30	0.06	0.20	0.69	0.01	0.02	0.66	3.92
1955	4.13	0.33	0.13	0.25	0.67	0.01	0.02	1.16	6.60
1962	2.04	0.35	0.46	1.23	0.78	0.03	0.04	1.71	6.64
1966	2.63	0.50	0.45	1.09	0.60	0.06	0.03	3.10	8.46
1971	3.19	0.30	0.48	1.44	0.78	0.06	0.01	7.20	13.46
1976	7.04	0.28	0.35	0.85	0.45	0.04	0.00	21.90	30.91
1978	12.57	0.19	0.41	1.11	0.24	0.01	0.00	22.42	36.95
1979	12.05	0.21	0.36	1.11	0.19	0.01	0.00	18.80	32.73
1980	10.54	0.15	0.29	1.02	0.10	0.01	0.00	10.68	22.79
1981	9.77	0.09	0.26	0.82	0.10	0.01	0.00	6.20	17.25
1982	9.57	0.04	0.33	0.74	0.08	0.01	0.00	5.14	15.91
1983	10.53	0.03	0.31	0.72	0.04	0.00	0.00	5.50	17.13
1984	11.84	0.03	0.35	0.71	0.04	0.00	0.01	5.60	18.58
1985	10.57	0.03	0.29	0.48	0.07	0.00	0.01	7.66	19.11
1986	9.14	0.03	0.15	0.26	0.09	0.00	0.01	4.29	13.97

Таблица 1. (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1987	8.38	0.02	0.08	0.18	0.04	0.00	0.00	2.53	11.23
1988	8.96	0.01	0.10	0.20	0.01	0.00	0.00	2.80	12.08
1989	7.43	0.01	0.05	0.10	0.03	0.00	0.00	2.21	9.83
1990	7.51	0.01	0.07	0.14	0.09	0.00	0.00	2.07	9.89
1991	7.54	0.01	0.08	0.13	0.06	0.00	0.00	3.03	10.85
2004	5.55	0.01	0.06	0.10	0.06	0.00	0.00	1.71	7.50
2005÷09	6.907	0.006	0.043	0.010	0.225	0.003	0.002	3.052	10.247
2010÷14	2.450	0.017	0.171	0.018	0.404	0.016	0.003	1.700	4.780
2016	1.385	0.086	0.145	1.075	0.635	0.011	0.002	2.257	5.597

* 1928 г. [3]; 1938 г. [22]; 1955 г. [14]; 1976 г. [15]; 1978 и 1980 гг. [16]; 1984-1991, 2004 гг. [24]; 2005-2014 [2, 11]; 2016 г. – сборы С. А. Акопян; 1948, 1961, 1966, 1971, 1979 гг. по архивным материалам Института гидроэкологии и ихтиологии НЦЗГ НАН РА [24].

Таблица 2. Средние значения за год биомассы (В), валовой продукции (Р) и годовой скорости продуцирования (Р/В) зоопланктона оз. Севан

Год	В,кДж м ⁻²	Р,кДж м ⁻²	Р/В	Год	В,кДж м ⁻²	Р,кДж м ⁻²	Р/В
1937	40.7	674	16.6	1978	100.1	1216	12.1
1947	47.2	960	20.3	1979	60.0	1063	17.7
1957	29.6	478	16.1	1980	58.6	1212	20.7
1961	36.5	680	18.6	1981	40.3	629	15.6
1962	32.2	695	21.6	1982	39.2	520	13.3
1965	38.5	753	19.6	1983	25.9	413	15.9
1966	49.6	868	18.0	1984	21.0	556	26.5
1967	26.4	566	21.4	1985	32.6	629	19.3
1968	32.8	675	20.6	1986	40.3	571	14.2
1969	31.1	554	17.8	1987	42.5	861	20.3
1972	36.2	895	24.7	1988	31.3	388	12.4
1974	51.1	1108	21.7	1989	16.0	243	15.2
1975	85.0	947	11.1	1990	48.0	652	13.6
1976	114.1	2504	21.9	1991	62.2	826	13.3
1977	43.3	775	17.9	2005÷09	65.0	1170	18.0

* 1937-1991 гг. [20]; расчеты за 2005-2009 гг. по данным А. В. Крылова [12] и Р/В для доминирующих видов рр. Rotifera, Сореpoda и Cladocera [20].

Питание рыб в озере Севан (краткий литературный обзор)

В оз. Севан в литоральной части водоема рыбы питаются преимущественно зообентосом. В пелагиали их рацион состоит в основном из планктонных животных.

Бентофагами являются эндемики оз. Севан – ишхан [9] и севанский усач [23]. Типичным детритофагом является севанская храмуля [4]. Сиг является планктонофагом, но в литорали бентосные животные в значительном количестве встречаются в желудках особей старших возрастов [21]. Эврифаг серебряный карась поедает как донных, так и планктонных животных [18].

Молодь *ишхана* питается зоопланктоном и только по достижению длины 3 см переходит на зообентос. В литорали у ишхана промысловых размеров в 1920-1950-х гг. рацион на 90-99% состоял из зообентоса; основу питания форели составляли бокоплавцы – 86-96%. В пелагиали возрастала доля хирономид и моллюсков и особенно зоопланктона (до 60%). В 1960-1970 гг. бокоплавцы составляли 58% от содержимого желудков ишхана, моллюски – 13%, пиявки – 9%, хирономиды – 8% и личинки ручейников – 2% [8, 17].

В оз. Севан *сиг* в возрасте до двух лет питается зоопланктоном. У старших групп 10-15% от веса пищевого комка составляют бокоплавцы, моллюски, пиявки и личинки хирономид [17].

Севанская храмуля в возрасте 2-3 месяцев питается зоопланктоном; в возрасте 1-2 года – зоопланктоном и зообентосом. Основной пищи взрослой храмули являются детрит, растения (водоросли, мох) и в меньшей степени личинки хирономид, олигохеты и нимфы поденок [4, 5, 10, 13, 19].

Встречаемость донных животных в желудках *севанского усача* такова: гаммарусы – 80%, ручейники – 13%, тендипедиды – 5%, клопы и моллюски – по 1% [23].

Питание мальков *серебряного карася* носит смешанный характер с преобладанием зоопланктона. У взрослых рыб зообентос играет большую роль: личинки и куколки хирономид 9-52%, личинки жуков до 4%, моллюски до 1% по весу, а также планктонные организмы и детрит [1, 18].

Для расчетов трофических взаимоотношений были сделаны следующие допущения:

1) Рацион хищного зообентоса состоит на 1/3 из животных макробентоса и на 2/3 из животных мейобентоса и микробентоса. Соответственно продукция зообентоса, доступная рыбам, (P_p) равна сумме продукций “мирного” (P_m) и хищного (P_x) зообентоса за вычетом 1/3 рациона хищников (C_x):

$$P_p = P_m + P_x - C_x / 3 \quad (1)$$

2) Продукция рыб (P_p) эквивалентна их вылову (естественная элиминация принята равной нулю)¹. Вылов рыб равен сумме учтенного и неучтенного (браконьерского) лова. В расчетах коэффициенты неучтенного лова ишхана и сига [6] экстраполированы и на другие виды.

Таблица 3. Учетные уловы рыб в среднем за год в оз. Севан в центнерах *

Годы	Ишхан	Сиг	Храмуля	Усач	Карась	Всего
1926-1930	5113	25	3109	62	0	8310
1931-1935	5740	14	3438	147	0	9339
1936-1940	5779	22	5262	180	0	11243
1941-1945	3459	18	5349	89	0	8915
1946-1950	3050	94	5361	86	0	8591
1951-1955	4018	419	5583	204	0	10225
1956-1960	3000	1128	5096	179	0	9403
1961-1965	2636	2550	4333	67	0	9585
1966-1970	1758	5414	2712	50	0	9935
1971-1975	734	7615	1547	20	0	9915
1976	206	10048	2848	0	0	13102
1977	192	8295	2551	0	0	11038
1978	79	8821	2788	0	0	11688
1979	43	10118	2616	0	0	12777
1980	18	10949	2946	0	0	13913
1981	8	11341	2668	0	0	14017
1982	10	9963	2714	0	0	12687
1983	8	10345	2678	0	0	13029
1984	0	16069	2096	0	0	18186
1985	0	13879	2565	0	4	16448
1986	0	14034	2447	0	14	16495
1987	0	16271	2399	0	87	18756
1988	0	17640	1592	0	27	19260
1989	0	18955	1911	0	225	21091
1990	0	19839	1104	0	516	21458
1991	0	17981	663	0	682	19326

*1926-1990 гг. (ежегодные сводки Севанского рыбокомбината) [6]; 1991-2004 гг. [6, 7].

¹Это допущение не соответствует действительности для 1983-1985 гг., когда в оз. Севан произошла массовая гибель сига. Данные А.А. Симоняна [20] указывают на то, что 1981-1985 гг. по обеспеченности зоопланктоном были наиболее неблагоприятными, а падеж сига произошел вследствие сложившегося дисбаланса с кормовой базой, так как погибшие рыбы имели явные признаки истощения [5].

- 3) Рацион севанских рыб (C_p) по весу состоит из:
 зообентоса ($C_{\text{Рбентос}}$) – у ишхана и усача 90% , у карася 30%, у сига 10% и у храмули 5 %; зоопланктона ($C_{\text{Рпланктон}}$) – у сига 90%, у карася 40% и у ишхана 10%; детрита ($C_{\text{Рдетрит}}$) – у храмули 95%, у карася 30% и у усача 10%.
- 1) Энергетическая ценность зоопланктона принята равной 2.1 [20], ишхана и сига – 6.0, храмули, усача и карася – 3.7 кДж Г⁻¹ сырой массы.
- 2) Годовой рацион ишхана принят равным 7.5 [8], сига – 7 собственного веса [20]. Величины годовых рационов храмули, усача и карася условно приняты равными 25, 10 и 15, соответственно.
- 3) Среднегодовая биомасса рыб (B_p) равна промысловым запасам за тот же год.
- 4) Фактические уловы соответствуют возможно допустимым уловам, а возможно допустимый улов равен 40% от промысловых запасов лососевых (ишхан, сиг) и 30% от промысловых запасов карповых (храмуля, усач, карась) [5].

Трофические взаимоотношения в оз. Севан рассмотрены для двух периодов: (1) 1928-1971 и 1976-1991 гг. на основании средних данных и (2) 1978-1985 гг. на основании ежегодных данных.

На это есть следующие основания: (1) 1928-1971 и 1976-1991 гг. являются качественно разными периодами, так как именно в промежутке между ними произошли резкие изменения в трофической структуре зообентоса [24]; (2) 1978-1985 гг. интересны по следующим причинам: а) в эти годы произошло трехкратное уменьшение трофического уровня водоема [25]; б) в 1983-1985 гг. в оз. Севан произошла массовая гибель сегов.

Результаты и обсуждение. Сравнительный анализ трофических взаимоотношений хищник (рыба) – жертва (зообентос и зоопланктон) в 1928-1971 и 1976-1991 гг.

Как видно из табл. 4, рассчитанные на основании табл. 3 в 1976-1991 гг. биомасса и продукция рыб были в 3 раза выше, чем в 1928-1971 гг. В 1976-1991 гг. рыбы потребляли в 2 раза больше пищи, чем в 1928-1971 гг. Рассчитанная по формуле (1) на основании данных табл. 1 доступная рыбам продукция зообентоса за 1928-1971 в среднем за год была равна 39 ± 30 , а в 1976-1991 гг. – 100 ± 65 кДж м⁻², что в пересчете на все озеро составило 54 и 123 Дж*10¹² соответственно.

Несмотря на увеличение рыбопродуктивности в 3 раза, а продуктивности зообентоса в 2.3 раза, количество потребленного рыбами зообентоса сократилось почти на 30% (с 25 ± 6 до 17 ± 7 Дж*10¹² в среднем за год). Произошло это по причине замещения бентофага ишхана планктофагом сегом. На этом фоне степень выедаемости (утилизации) продукции зообентоса снизилась более чем в 3 раза: с 45 % до 14 %. В то же время в 9 раз возросло потребление рыбами зоопланктона (с 6 ± 1 до 52 ± 21 Дж*10¹² в среднем за год). Соотношение компонентов рациона питания ($C_{\text{Рбентос}}:C_{\text{Рпланктон}}:C_{\text{Рдетрит}}$) рыбного сообщества оз. Севан претерпело значительные изменения: с $\approx 5:1:4$ в 1928-1971 гг. до $\approx 2:5:3$ в 1976-1991 гг. Снижение роли бентосного компонента произошло в первую очередь по причине сокращения популяций ишхана, а увеличение планктонного компонента – за счет возрастания популяции сига. Если на долю типичных бентофагов (ишхан и усач) в 1928-1971 гг. приходилось 77 % от суммарного потребления зообентоса рыбами, то в 1976-1991 гг. – всего около 2 %. За то же время доля “факультативных” потребителей зообентоса – детритофага храмули, планктонофага сига и эврифага карася увеличилась с 23 % до 98 %. Это явилось причиной снижения эффективности потребления зообентоса с 45% до 14%.

Таблица 4. Средние биомасса (V_p), продукция (P_p) и рацион рыб ($C_p = C_{p\text{зообентос}} + C_{p\text{планктон}} + C_{p\text{детрит}}$), а также доступная рыбам продукция зообентоса (P_b) в оз. Севан, выраженные в энергетических единицах ($\text{Дж} \cdot 10^{12}$)

Год	Вид рыбы	V_p	P_p	C_p	$C_{p\text{зообентос}}$	$C_{p\text{планктон}}$	$C_{p\text{детрит}}$	P_b	$\frac{C_{p\text{зообентос}}}{P_b} \cdot \%$
1976-1991	Ишхан	56	22	220	207	13	0	123000 ± 80000	0.2
	Сиг	23305	9322	61719	10332	51387	0		8.4
	Храмуля	5002	1500	37500	6250	0	31250		5.1
	Усач	12	4	40	38	0	2		<0.1
	Карась	279	84	1260	630	466	164		0.5
	Все рыбы	28642 ± 5143	10928 ± 3860	101631 ± 41924	17457 ± 7200	51866 ± 21390	31416 ± 12984		14.3
1928-1971	Ишхан	4450	1780	19790	18645	1145	0	54000 ± 37000	34.5
	Сиг	2065	826	5470	916	4554	0		1.7
	Храмуля	3770	1131	28275	4712	0	23563		8.7
	Усач	94	28	280	272	0	8		0.5
	Все рыбы	10380 ± 1045	3765 ± 737	53815 ± 12336	24545 ± 5703	5699 ± 1325	23571 ± 5419		45.4

Принято, что в обычных условиях рыбами выедается не более 50% имеющейся в наличии пищи [20]. Поэтому степень утилизации продукции зообентоса рыбами в 1928-1971 гг. (45%) представляется высокой.

Трофические взаимоотношения хищник (рыба) – жертва (зообентос и зоопланктон) в период снижения трофического уровня водоемов 1978-1985 гг.

Как видно из табл. 5, по сравнению с 1978 г. в 1981-1984 гг. доля потребления рыбами “чистой” продукции зообентоса возросла в 3-4, а зоопланктона в 6-7 раз. Во времени это предшествовало массовой гибели сигов, начавшейся осенью 1983 г. и продолжавшейся до весны 1985 гг., что со всей очевидностью подтверждают предшествовавшие выводы о том, что первопричиной массовой гибели сига был недостаток корма [5, 20]. Возникавшие предположения о массовом отравлении, заморе и т. д. необосновательны, так как погибал только сиг определенного размера, питавшийся преимущественно планктоном, а у остальных видов рыб, несмотря на снижение упитанности [6, 18], гибели не наблюдалось.

Таблица 5. Биомасса (V_p), продукция (P_p) и рацион ($C_p = C_{p\text{зообентос}} + C_{p\text{планктон}} + C_{p\text{детрит}}$) рыб, продукция зообентоса (P_b) и зоопланктона (P_{II}), доступная рыбам в оз. Севан в $\text{Дж} \cdot 10^{12}$.

Год	V_p	P_p	C_p	$C_{p\text{зообентос}}$	$C_{p\text{планктон}}$	$C_{p\text{детрит}}$	P_{b+II}	P_b	P_{II}	$\frac{C_{p\text{зообентос}}}{P_b} \cdot \%$	$\frac{C_{p\text{планктон}}}{P_{II}} \cdot \%$
1978	42	16	153	27	73	53	1271	245	1026	11	7
1979	46	18	162	28	84	50	1335	207	1128	14	7
1980	60	23	213	36	109	68	1210	126	1084	29	10
1981	61	23	209	35	113	61	320	87	233	40	48
1982	42	16	149	25	76	48	235	82	153	30	50
1983	47	18	165	28	86	53	259	80	179	35	48
1984	64	25	200	33	128	39	374	80	294	41	44
1985	48	19	158	26	92	40	521	95	426	27	22

ЛИТЕРАТУРА

1. *Բարսեղյան Ն.Է., Տ.Վ. Վարդանյան* Սևանա լճում արծաթափայլ լճածածանի սևնդառուբյուրը. Հայաստանի կենսաբ. հանդես, 63, 3, էջ 15-19, 2011:
2. *Акопян, С.А., Джэндереджян К.Г.* Макрозообентос озера Севан. Экология озера Севан в период повышения его уровня. Махачкала, Наука ДНЦ, с. 206-214, 2010.

3. Арнольди Л.В. Материалы по изучению донной продуктивности оз. Севан. Тр. Севанск. озерной ст., 2, вып. 1, с. 1-96, 1929.
4. Владимирова К.С., Питание севанской храмули. Изв. АН Арм. ССР, Биол. науки, 2, с. 53-70, 1947.
5. Габриелян Б.К. Рыбы озера Севан. Ереван, издательство “Титутюн” НАН РА, 252 с., 2010.
6. Габриелян Б.К., Пивазян С.А., Смолей А.И. Питание храмули в изменившихся условиях озера Севан. Биолог. журн. Армении, 40, 10, с. 856-859, 1987.
7. Герасимов Ю.В., Габриелян, Б.К. Малин М.И., Рубенян А.Р. Многолетняя динамика запасов рыб озера Севан и их современное состояние. Экология озера Севан в период повышения его уровня. Махачкала, Наука ДНЦ, с. 249-278, 2010.
8. Дадикян М.Г. Опыт определения величины годового потребления корма севанскими рыбами и выедаемости отдельных компонентов бентоса. Изв. АН АрмССР, 9: с. 3-18, 1955а.
9. Дадикян М.Г., Питание форелей озера Севан. Тр. Севанск. гидробиол. ст. п. 14, с. 5-76, 1955б.
10. Дадикян М.Г. Рыбы Армении. Ереван, издательство АН АрмССР: 245 с., 1986.
11. Джендереджян К.Г., Акопян С.А. Количественные характеристики и качественный состав макрозообентоса как показатели изменений величин первичной продукции озера Севан. Озеро Севан. Экологическое состояние в период изменения уровня воды. Ярославль, ООО "Филигрань": с. 187-197, 2016.
12. Крылов А.В., Акопян С.А., Никогосян А.А., Айрапетян А.О. Зоопланктон озера Севан и его притоков. Экология озера Севан в период повышения его уровня. Махачкала, Наука ДНЦ, с. 168-200, 2010.
13. Малкин Е.М. Об обеспеченности пищей севанской храмули. Биолог. журн. Армении, 20, 7, с. 58-65, 1967.
14. Маркосян А.К. Продуктивность бентоса озера Севан. Тр. VI совещ. по пробл. биол. внутр. вод. Л., с. 139-145, 1959.
15. Николаев С.Г. Структура донных сообществ озера Севан в годы резкого повышения трофии озера и ее изменения по сравнению с олиготрофным периодом. Автореф. канд. дис. М., 24 стр. 1985.
16. Островский И.С. Зообентос озера Севан и его динамика. Тр. севанск. гидробиол. ст. 20, с. 132-187, 1985.
17. Пивазян С.А. К изучению питания лососевых рыб озера Севан. Тр. севанск. гидробиол. ст. 17, с. 153-161, 1979.
18. Пивазян С.А. Питание серебряного карася (*Carassius auratus gibelio* Bloch.) в оз. Севан. Биолог. журнал Армении, 43, 5, с. 419-421, 1990.
19. Поддубная Л.Г., Джендереджян К.Г. О паразитировании кариофиллидной цестоды *Khawia armeniaca* в севанской храмуле (*Varicorhinus capoëta sevangi*). Международный семинар “Современные проблемы охраны и рационального использования водно-болотных угодий и их разнообразия в новых независимых государствах Европы”. Севан, Армения, 15-19 сентября 2003 г. Тезисы: с. 45, 2003.
20. Симонян А.А. Зоопланктон озера Севан. Ереван, 299 стр., 1991.
21. Смолей А.И. Биология и запасы форелей в условиях понижения уровня озера Севан. Автореф. канд. дисс. Севан: 21 стр., 1968.
22. Фридман Г.М. Донная фауна озера Севан. Тр. севанск. гидробиол. ст. 11, с. 7-92, 1950.
23. Чикова В.М. Севанский усач *Barbus goktschaikus* Kessler (систематика, биология и промысел). Тр. севанск. гидробиол. ст. 14, с. 121-163, 1955.
24. Jenderedjian, K.G., Hakobyan S.H., Stepanian M.A. Trends in Benthic Macroinvertebrate Community Biomass and Energy Budgets in Lake Sevan, 1928-2004. Environmental Monitoring and Assessment; 184(11):6647-71. doi: 10.1007/s10661-011-2449-0. Epub 2011 Dec 27 Springer: 25 pp. (DOI) 10.1007/s10661-011-2449-0., 2012.
25. Parparova A., Some characteristics of the community of autotrophs of Lake Sevan in connection with its eutrophication. Hydrobiologia, 191, p. 15-21, 1990.

Поступила 29.03.2017