

ГИДРОХИМИЯ, ГИДРОБИОЛОГИЯ,
ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ

УДК 574.5

РАЗМЕРНАЯ СТРУКТУРА ЗООПЛАНКТОНА КОЛЬСАЙСКИХ
ГОРНЫХ ОЗЕР (КУНГЕЙ АЛАТАУ, ЮГО-ВОСТОЧНЫЙ КАЗАХСТАН)
И ЕЕ СВЯЗЬ С ФАКТОРАМИ СРЕДЫ

© 2019 г. Е. Г. Крупа^{1,*}, С. С. Барина², С. М. Романова³

¹Казахское агентство прикладной экологии,
Казахстан 050012 Алматы

²Institute of Evolution, University of Haifa,
Israel 3498838 Mount Carmel

³Казахский национальный университет им. аль-Фараби КН МОН РК,
Казахстан 050040 Алматы

*e-mail: elena_krupa@mail.ru

Поступила в редакцию 14.06.2016 г.

После доработки 05.07.2017 г.

Принята к печати 29.09.2017 г.

Для характеристики размерной структуры зоопланктона Кольсайских озер использовали значения *W*-статистики Кларка, Δ -Шеннона–Уивера и величину средней индивидуальной массы особи. При относительно постоянном видовом составе межгодовая динамика размерных и количественных показателей зоопланктона свидетельствовала об усилении процессов эвтрофирования трех из четырех Кольсайских озер. Межгодовые изменения структуры зоопланктонных сообществ в значительной степени определялись вселением аллохтонного вида рыб, снижением уровня воды, усилением биогенной нагрузки в связи с рекреационным использованием озер. Влияние очень низких концентраций тяжелых металлов на размерные показатели зоопланктона может быть связано с олиготрофным статусом Кольсайских озер.

Ключевые слова: зоопланктон, размерная структура, горные озера, Кунгей Алатау, Казахстан.

DOI: 10.31857/S0321-0596463278-289

ВВЕДЕНИЕ

Кольсайские озера расположены в горах Кунгей Алатау (Юго-Восточный Казахстан) на территории Государственного национального природного парка, созданного в 2007 г. В силу труднодоступности озера плохо изучены. Отрывочные сведения имеются только по зоопланктону озер Нижний и Средний Кольсай [17, 27]. Эти озера удалены от сельскохозяйственных и промышленных районов. Как и в других горных регионах [41, 46], антропогенное воздействие на Кольсайские озера связано с рекреационной нагрузкой и акклиматизационными мероприятиями. Количество туристов, отдыхающих на территории природного парка, с каждым годом увеличивается. В 1965 г. в озера была вселена радужная форель *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792), которая успешно прижилась в Нижнем и Среднем Кольсае. Озера Верхний Кольсай и Сары-Булак безрыбные.

По сравнению с равнинными водоемами, горные холодноводные озера более чувствительны к внешним факторам. Существенные изменения в их гидроценозах могут происходить даже при отсутствии непосредственного антропогенного воздействия [47]. Для сохранения горных озер как особо охраняемых объектов необходимы методы, позволяющие уловить изменения их экологического состояния на ранних стадиях. Перспективным направлением является исследование размерной структуры сообществ, что и является целью настоящей работы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКИ

Исследования озер Нижний, Средний, Верхний Кольсай и Сары-Булак (рис. 1) проводили в августе 2002, 2006 и 2015 гг. В полевых условиях с помощью приборов HANNA HI 98129 измеряли температуру, рН и электропроводность поверхностных слоев воды. Прозрачность воды определяли по диску Секки. В каждом озере

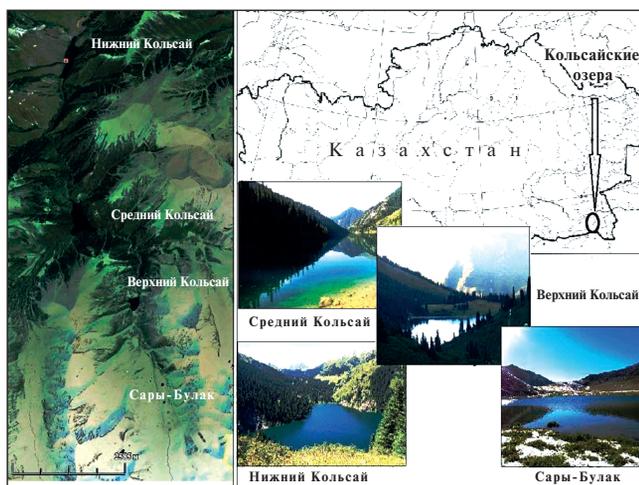


Рис. 1. Картограмма расположения Кольсайских озер.

отбирали пробы воды для определения минерализации, химического состава, содержания легкоокисляющихся органических веществ, биогенных элементов и тяжелых металлов. Применяли общепринятые методики химического анализа воды [24, 28]. Все пробы воды анализировали в трех-четырёхкратной повторности. Определение тяжелых металлов в воде выполняли методом масс-спектрометрии с индуктивно-связанной плазмой с использованием прибора “Agilent 7500 A” (“Agilent Technologies”, США) по стандартам Республики Казахстан (ИСО 17294-2-2006).

Отбор проб зоопланктона проводили стандартными методами путем протягивания сети Джеди с диаметром входного отверстия 12 см от дна до поверхности [11]. Всего отобрано 37 проб: в 2002 г. – 12, в 2006 г. – 11, в 2015 г. – 14. Видовую идентификацию планктонных беспозвоночных проводили по определителям [5, 18, 22, 25]. Индивидуальную массу особей каждого вида находили по формулам [3]. Среднюю индивидуальную массу особи (мг) рассчитывали как отношение суммарной биомассы к суммарной численности зоопланктона. Расчет значений индекса Шеннона–Уивера и W -статистики Кларка выполнены с использованием программы Primer 5. W -статистика Кларка показывает положение кривой биомассы относительно кривой численности [35]. Положительное значение W свидетельствует о том, что кривая биомассы располагается выше кривой численности, и наоборот. Индекс Шеннона–Уивера вычисляли через логарифм с основанием 2 по доле видов в суммарной численности (бит/экз) и биомассе (бит/мг) зоопланктона [20].

Соответствие классификационных показателей экосистемы по биогенным элементам и таковых же по индексам сапробности проведено путем вычисления индекса состояния экосистемы (WESI, Water Ecosystem State Index) как частного от деления классификационного разряда по биоте на классификационный разряд по среде [4, 31]. Индекс WESI характеризует общий уровень токсического загрязнения экосистемы и меняется от 0 до 5. Если он меньше единицы, то экосистема подвергается токсическому воздействию, если равен 1 или больше – самоочищение не подавляется. Для расчета индекса на всех озерах были отобраны пробы фитопланктона объемом 1 л, обработка которых проведена стандартными методами [11].

Трехмерные графики связи между биологическими параметрами и факторами среды построены с использованием программы Statistica 10.0. В той же программе проведен многофакторный регрессионный пошаговый статистический анализ данных.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Холодноводные озера Нижний, Средний и Верхний Кольсай расположены в еловом поясе. Через все озера протекает одноименная река, берущая начало на северных склонах Кунгей Алатау. В Средний Кольсай впадают еще две безымянные речки. Озеро Сары-Булак находится в альпийском поясе. Его питание осуществляется за счет подземных вод и атмосферных осадков. Температура воды в нем выше, чем в двух других нижерасположенных озерах (табл. 1). Вода во всех озерах щелочная.

По суммарному содержанию растворенных солей озера – ультрапресные [9]. Минерализация воды повышается при снижении высотной отметки. Вода – карбонатного класса группы кальция, второго типа, очень мягкая. В период исследований содержание растворенного органического вещества и соединений азота не превышало установленные предельно допустимые концентрации для водоемов рыбохозяйственного назначения (ПДК_{вр}) [9]. Фосфор в воде находился в концентрациях ниже предела обнаружения. Несмотря на очень низкие концентрации тяжелых металлов в воде, значения индекса WESI (табл. 1), характеризующего суммарное токсическое загрязнение, свидетельствовали об угнетении фотосинтетической активности водорослей в озерах Нижний Кольсай, Средний Кольсай и Сары-Булак. В трех

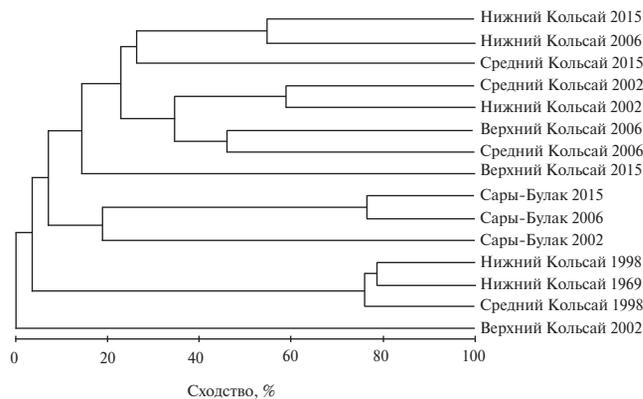
Таблица 1. Морфометрическая и гидрохимическая характеристика Кольсайских озер, август 2015 г.

Показатель	Сары-Булак	Верхний Кольсай	Средний Кольсай	Нижний Кольсай
Высота над у.м.	3170	2642	2242	1829
Площадь, км ²	0.02	0.07	0.67	0.58
Максимальная глубина, м	2.5	25.0	54.0	36.6
Прозрачность, м	2.5	9.0	9.0	9.0
Температура, °С	12.7	10.1	12.1	13.7
pH	9.60	8.27	8.62	8.40
Общая жесткость, мг-экв/дм ³	0.25	1.10	1.20	1.40
Минерализация, мг/дм ³	26.6	102.2	116.0	123.9
Окисляемость, мг/дм ³	2.14	1.20	1.20	1.36
Нитриты, мг/дм ³	0.011	0.020	0.030	0.028
Нитраты, мг/дм ³	0.0	0.516	0.344	0.688
Аммоний, мг/дм ³	0.22	0.15	0.2	0.0
Кремний, мг/дм ³	1.0	4.4	6.3	4.2
Железо, мг/дм ³	0.440	0.044	0.164	0.140
Марганец, мг/дм ³	10.0	8.0	8.0	16.5
Свинец, мг/дм ³	0.0005	0.0001	0.00009	0.00014
Медь, мг/дм ³	0.0055	0.0026	0.0031	0.0038
Цинк, мг/дм ³	0.0016	0.0002	0.001	0.0009
Кадмий, мг/дм ³	0.0004	0.0006	0.0004	0.00045
Никель, мг/дм ³	0.0027	0.0014	0.0017	0.0018
Хром, мг/дм ³	0.0005	0.00065	0.0007	0.0008
Индекс WESI	0.50	1.00	0.67	0.50

озерах обнаружено повышенное содержание железа – до 1.4–4.4 ПДК_{вр}.

Зоопланктон Кольсайских озер беден в видовом отношении. В различные периоды исследований в его составе было обнаружено от 9 до 25 видов. Согласно результатам кластерного анализа (рис. 2), в 1969 г. [17] и 1998 г. [27] зоопланктон Нижнего и Среднего Кольсая имел много общих видов. Сходство зоопланктофаун между этими озерами сохранилось и в 2002 г. В 2002 и 2015 гг. видовой состав зоопланктона Верхнего Кольсая отличался как от фауны других озер, так и по годам. Уникальный состав имела зоопланктофауна оз. Сары-Булак при существенных ее изменениях в 2006 и 2015 гг. по сравнению с 2002 г.

Основной вклад в сходство зоопланктофаун озер вносили коловратки *Asplanchna priodonta* (Gosse), *Keratella cochlearis* (Gosse), *Kera-*

**Рис. 2.** Дендрограмма сходства видового состава зоопланктона Кольсайских озер.

tella quadrata (Muller), ветвистоусые *Chydorus sphaericus* (O.F. Muller), *Daphnia* (*Daphnia*) *galeata* (G.O. Sars) и циклоп *Cyclops vicinus* (Uljanin). Уникальность фауны оз. Сары-Булак связана с присутствием коловратки *Hexarthra bulgarica* (Wisniewski), кладоцер *Diapertura verrucosa* (Sars), *B. affinis* (Leydig), циклопа *Megacyclops viridis* (Jurine), диаптомуса *Eudiaptomus graciloides* (Lilljeborg). Диаптомус *Acantodiaptomus denticornis* (Wierzejski) встречался только в двух нижних озерах. В Верхнем Кольсая каланоиды представлены *Arctodiaptomus bacillifer* (Koelbel). Постоянный компонент зоопланктона этого озера – ветвистоусый рачок *Daphnia* (*Daphnia*) *pulex* (Leydig), отсутствующий в других озерах.

В межгодовом аспекте разнообразие зоопланктона возросло: в Нижнем Кольсая от 13 видов в 1969 г. [17] до 25 видов в 2015 г., Среднем Кольсая – от 12 [27] до 16 видов, Верхнем Кольсая – от 2 до 10, Сары-Булаке – от 9 до 12 видов.

По среднемноголетним значениям количественные показатели зоопланктона трех нижних озер были в несколько раз меньше, чем мелководного безрыбного оз. Сары-Булак (табл. 2). Численность планктонных беспозвоночных в озерах Нижний, Средний и Верхний Кольсай на протяжении рассматриваемых периодов существенно возросла при разнонаправленном изменении величины биомассы. В оз. Сары-Булак максимальная численность зоопланктона зафиксирована в 2006 г. при линейном увеличении биомассы.

Значения индекса Шеннона–Уивера отражали невысокое видовое разнообразие планктонных беспозвоночных (табл. 2). Величина средней индивидуальной массы особи в сообществах менялась на порядок. Наиболее крупными

Таблица 2. Структурные показатели зоопланктона Кольсайских озер (в числителе в среднем: * – за 2002, 2006, 2015 гг., ** – 1998, 2002, 2006, 2015 гг., *** – 1969, 1998, 2002, 2006, 2015 гг.; в знаменателе – размах колебаний)

Озеро	Численность, тыс. экз/м ³	Биомасса, г/м ³	Средняя масса особи, мг	Индекс Шеннона–Уивера	
				бит/экз.	бит/мг
*Сары-Булак	71.5±24.3	2.29±1.22	0.0283±0.0129	1.21±0.52	1.42±0.50
	24.6–105.9	0.28–4.51	0.0115–0.0536	0.20–1.89	0.46–2.16
*Верхний	13.2±9.0	0.18±0.17	0.0085±0.0070	1.37±0.18	1.56±0.31
Кольсай	0.8–22.3	0.10–0.35	0.0014–0.0156	1.19–1.55	1.25–1.86
**Средний	9.3±3.6	0.62±0.40	0.0591±0.0286	2.13±0.17	1.75±0.16
Кольсай	4.8–18.2	0.10–1.78	0.0084–0.1182	1.81–2.38	1.44–1.99
***Нижний	16.4±7.3	0.30±0.13	0.0158±0.0045	2.19±0.17	1.65±0.15
Кольсай	6.8–49.6	0.03–0.83	0.0046–0.0298	1.75–2.46	1.22–1.89

формами был представлен зоопланктон Средне-го Кольсая.

Размерная структура сообществ определяется в первую очередь составом доминирующих видов. По годам он сохранял существенное сходство, хотя соотношение отдельных видов по количественным показателем зоопланктона варьировало (табл. 3). В Нижнем Кольсае

межгодовые изменения структуры зоопланктона связаны с усилением доминирующего положения коловраток *Asplanchna priodonta*, *Filinia terminalis* и с уменьшением суммарной доли в количественных показателях дафний и диаптомид. В оз. Средний Кольсай возросла доля коловраток и циклопа *Cyclops vicinus*, а суммарная доля дафний и диаптомуса *Acanthodiptomus*

Таблица 3. Состав доминирующих видов в зоопланктоне Кольсайских озер

Озеро	Название вида	2002 г.	2006 г.	2015 г.	2002 г.	2006 г.	2015 г.
		Численность, %			Биомасса, %		
Нижний Кольсай	<i>Asplanchna priodonta</i>	12.8	24.0	20.8	10.1	25.5	33.6
	<i>Keratella cochlearis</i>	3.4	20.7	10.1	<1.0	<1.0	<1.0
	<i>Filinia terminalis</i>	0.0	0.04	15.9	<1.0	<1.0	<1.0
	<i>Daphnia galeata</i>	22.2	0.7	11.8	25.0	2.1	32.7
	<i>Daphnia turbinata</i>	10.1	25.5	1.6	40.4	62.9	16.1
	<i>Cyclops vicinus</i>	31.1	12.3	25.6	13.6	6.7	16.2
	<i>Acanthodiptomus denticornis</i>	12.5	12.6	0.0	8.7	1.0	0.0
Средний Кольсай	<i>Asplanchna priodonta</i>	16.0	0.0	1.1	1.5	<1.0	<1.0
	<i>Keratella cochlearis</i>	0.0	1.9	47.3	<1.0	<1.0	5.0
	<i>Daphnia galeata</i>	8.0	38.3	3.5	7.8	18.6	24.1
	<i>Daphnia turbinata</i>	16.3	6.6	0.0	7.1	10.9	0.0
	<i>Daphnia pulex</i>	23.9	20.2	0.0	75.6	50.5	0.0
	<i>Daphnia longispina</i>	21.2	0.0	0.0	12.8	0.0	0.0
	<i>Chydorus sphaericus</i>	0.0	0.04	19.4	0.0	0.04	26.1
	<i>Acanthodiptomus denticornis</i>	25.0	26.6	12.1	1.6	17.6	8.2
	<i>Cyclops vicinus</i>	4.5	<1.0	7.3	0.4	2.3	27.1
Верхний Кольсай	<i>Bdelloida gen.sp.</i>	0.0	54.7	17.7	0.0	9.8	23.8
	<i>Keratella quadrata</i>	0.0	0.0	68.4	0.0	0.0	36.5
	<i>Daphnia galeata</i>	0.0	25.6	0.0	0.0	44.47	0.0
	<i>Daphnia pulex</i>	0.0	14.3	0.1	0.0	50.59	12.8
	<i>Arctodiptomus bacillifer</i>	90.7	5.1	5.0	99.0	1.8	24.7
Сары-Булак	<i>Keratella quadrata longispina</i>	89.4	55.0	61.6	5.7	2.1	<1.0
	<i>Hexarthra bulgarica</i>	0.0	12.0	8.3	0.0	3.0	<1.0
	<i>Daphnia longispina</i>	1.7	6.5	22.9	37.4	40.3	93.0
	<i>Eudiaptomus graciloides</i>	6.6	21.4	6.3	34.5	48.9	0.3
	<i>Megacyclops viridis</i>	0.9	<1.0	<1.0	13.2	0.3	5.1

Таблица 4. Межгодовая динамика размерной структуры зоопланктона Кольсайских озер (*m* – средняя индивидуальная масса особи)

Озеро	Показатель	Год		
		2002	2006	2015
Сары-Булак	<i>W</i> -статистика Кларка	-0.218	0.031	0.096
	Δ -Шеннона–Уивера	-1.96	0.26	1.09
	<i>m</i> , мг	0.0115	0.0196	0.0536
Верхний Кольсай	<i>W</i> -статистика Кларка	0.150	0.032	-0.114
	Δ -Шеннона–Уивера	0.32	-0.06	-0.31
	<i>m</i> , мг	0.1300	0.0116	0.0016
Средний Кольсай	<i>W</i> -статистика Кларка	0.221	0.048	-0.008
	Δ -Шеннона–Уивера	0.94	0.21	0.00
	<i>m</i> , мг	0.1613	0.0972	0.0148
Нижний Кольсай	<i>W</i> -статистика Кларка	0.087	0.171	0.083
	Δ -Шеннона–Уивера	0.71	0.88	0.74
	<i>m</i> , мг	0.0298	0.0140	0.0125

denticornis снизилась. Аналогичные изменения – усиление доминирования коловраток и ослабление роли крупных ракообразных – произошли и в зоопланктоне Верхнего Кольсая. В отличие от других озер, в оз. Сары-Булак от 2002 к 2015 г. существенно возросла доля дафний в количественных показателях зоопланктона, а суммарная доля коловраток несколько снизилась.

Для характеристики размерной структуры сообществ использовали три интегральных по-

казателя – значения средней индивидуальной массы особи, *W*-статистику Кларка и арифметическую разницу между двумя вариантами индекса Шеннона–Уивера (соответственно бит/мг и бит/экз). Последний показатель назван авторами статьи Δ -Шеннона–Уивера. Все показатели менялись синхронно (табл. 4) и отражали межгодовые изменения размерной структуры зоопланктона – усиление доминирования более мелких видов (коловраток) и ослабление роли ракообразных в зоопланктоне трех нижних озер и противоположные процессы в оз. Сары-Булак.

Значения *W*-статистики Кларка находились в тесной обратной связи с динамикой Δ -Шеннона–Уивера и в прямой связи с величиной средней массы особи в зоопланктонных сообществах (рис. 3а). Сближение кривых биомассы и численности происходило при росте суммарного токсического загрязнения, выраженного в индексе WESI, с основным вкладом кадмия (рис. 3б). Значения индекса Шеннона–Уивера (бит/мг) возрастали при снижении высоты расположения озера (рис. 4г).

Обратная связь между средней массой особи и индексом Шеннона–Уивера (бит/мг) (рис. 4а) нашла отражение в разнонаправленных изменениях этих двух показателей в градиенте факторов среды. Измельчение особей при увеличении количества нитратного и нитритного азота (рис. 4в) сопровождалось ростом значений индекса (рис. 4е). Совокупное действие легко окисляющегося органического вещества (BOD) и тяжелых металлов стимулировало укрупнение особей в сообществах и снижение значений индекса Шеннона–Уивера (рис. 4б, 4д). Рис. 5 демонстрирует, что органическое вещество поступало в озера, скорее всего, одновременно

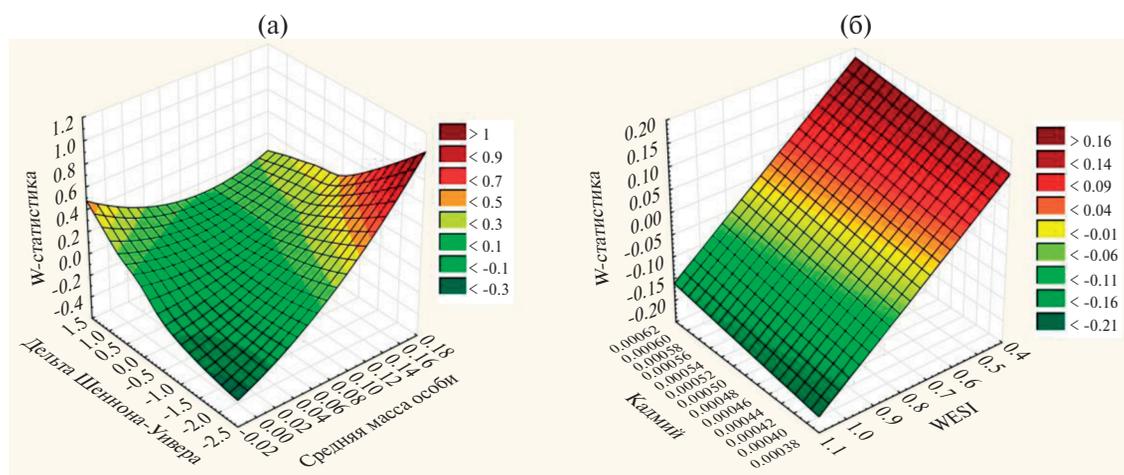


Рис. 3. Трехмерные графики связи *W*-статистики Кларка с Δ -Шеннона–Уивера, средней массой особи в зоопланктонных сообществах (а), индексом WESI и содержанием кадмия (б) в воде Кольсайских озер.

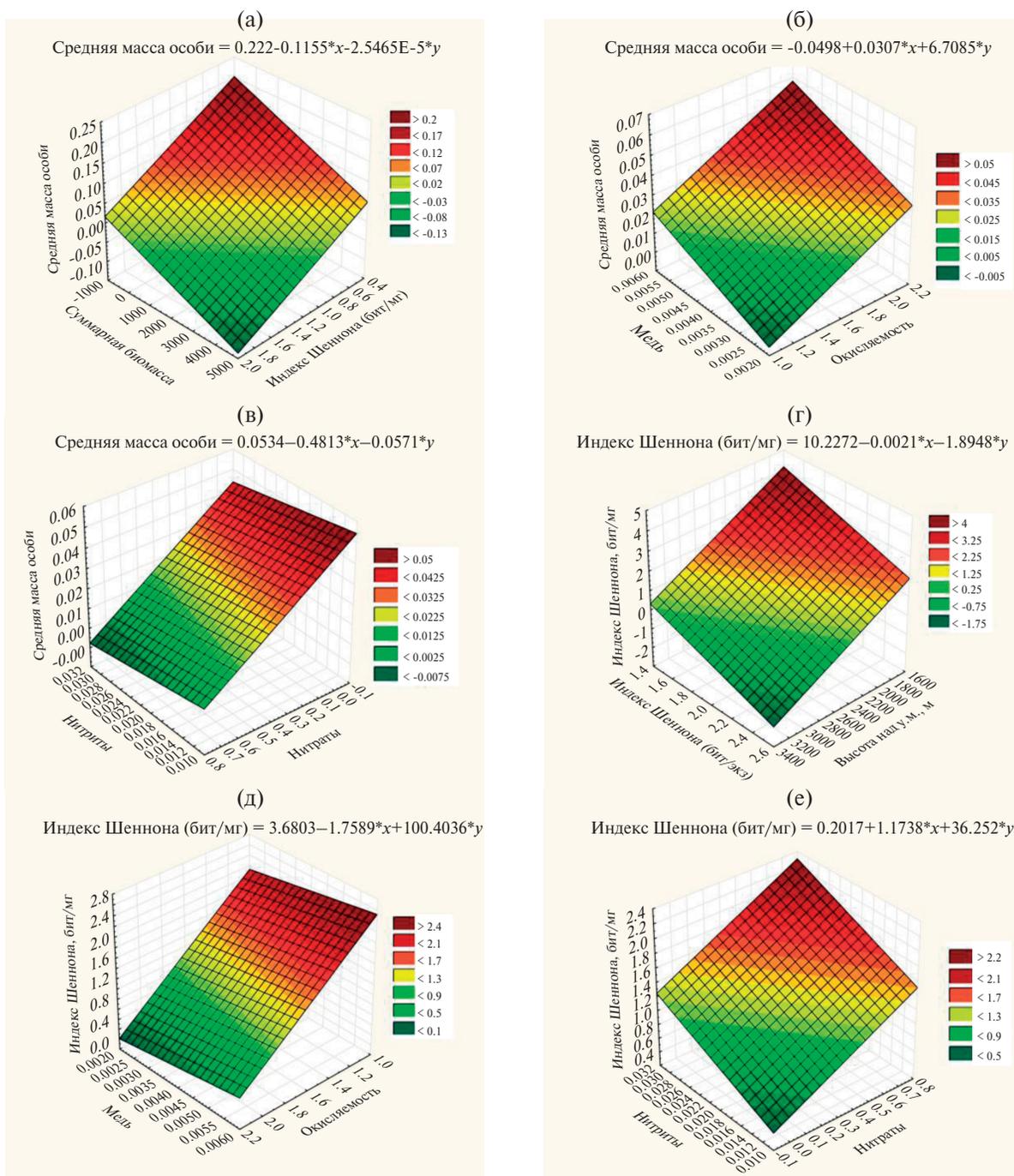


Рис. 4. Трехмерные графики связи между структурными показателями зоопланктона Кольсайских озер и внешними факторами.

с такими элементами, как медь, никель, железо и свинец.

Для выявления главных факторов, определяющих размерную структуру зоопланктона Кольсайских озер, использовали пошаговый регрессионный анализ (табл. 5). На величину индекса Шеннона–Уивера (бит/экз) положительное влияние оказывало только число видов, входящих в сообщество. Трехмерные графики (рис. 4) и результаты многофакторного регрессионного

анализа (табл. 5) свидетельствовали об отрицательной связи между значениями *W*-статистики Кларка и Δ -Шеннона–Уивера, индексом Шеннона–Уивера (бит/мг) и средней массой особи в сообществах.

Один из основных факторов, влияющих на среднюю массу особи, – железо в совокупности с медью и кадмием. Суммарное токсическое загрязнение, выраженное индексом WESI, приводило к снижению значений *W*-статистики Кларка

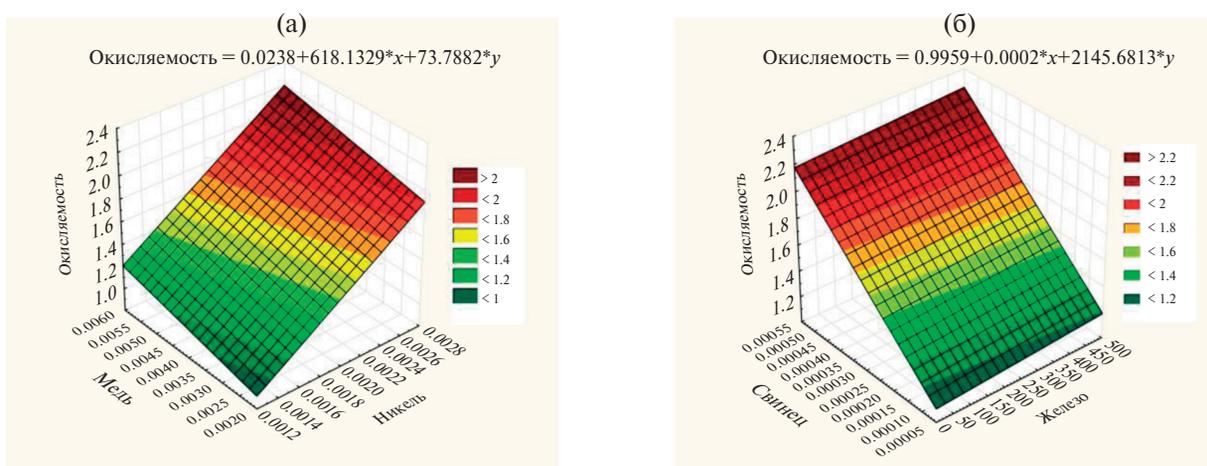


Рис. 5. Трехмерные графики связи между количеством легкоокисляющегося органического вещества и тяжелыми металлами в воде Кольсайских озер.

Таблица 5. Многофакторный регрессионный пошаговый статистический анализ связи размерной структуры зоопланктона Кольсайских озер с внешними факторами (прочерк – отсутствие связи)

Показатель	Шаг 3	Шаг 2	Шаг 1
Средняя масса особи, мг	Fe 1.14* Cu 0.15*	Fe 0.999*	-
	Fe 1.05* Cd 0.075*	Fe 0.999*	-
W-статистика Кларка	Fe 0.999*	-	-
	WESI -0.990* Δ-Шеннона–Уивера -0.950*	-	-
Индекс Шеннона–Уивера, бит/экз	Число видов 0.997*	-	-
	Средняя масса особи -0.980*	-	-
Индекс Шеннона–Уивера, бит/мг	Fe -1.2* Cd -0.35* Ni -0.97*	Fe -0.97*	-
		-	-
		-	-

* Связь статистически значима при $p < 0.05$.

ка, однако железо, стимулирующее укрупнение особей в сообществах, действовало в противоположном направлении, т.е. способствовало росту значений W-статистики.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Индекс Шеннона–Уивера традиционно применяют для оценки разнообразия сообществ, отдавая предпочтение одному из вариантов его расчета [20], что приводит к недоучету роли либо крупных, как правило, малочисленных (бит/экз), либо мелких, но многочисленных

(бит/мг) видов. Введенный авторами статьи показатель (Δ-Шеннона–Уивера) разрешает это противоречие и может быть использован для характеристики размерной структуры сообществ.

Полученные результаты свидетельствуют о внутренней связи между показателями размерной структуры (средняя масса особи, W-статистика Кларка, Δ-Шеннона–Уивера) зоопланктонных сообществ Кольсайских озер. Измельчение особей приводило к увеличению значений индекса Шеннона–Уивера (бит/мг), сближению кривых биомассы и численности, что отражали значения W-статистики Кларка, тесно связанные обратной зависимостью с величиной Δ-Шеннона–Уивера.

Выявленная отрицательная связь между индексом Δ-Шеннона–Уивера и W-статистикой Кларка обусловлена единой природой расчета этих показателей. Оба метода основаны на количественном соотношении в сообществах видов с различными жизненными стратегиями. В состоянии равновесия преимущество получают крупные, долго живущие виды (K-стратеги) [21], и кривая биомассы располагается выше кривой численности [49]. В стрессовых условиях преобладают мелкие организмы с большой плодовитостью и короткими жизненными циклами (r-стратеги). Их доминирование отражает расположение кривой численности выше кривой биомассы. Соответственно, в случае доминирования r-стратегов значения индекса Шеннона–Уивера, рассчитанные по биомассе, будут больше значений, рассчитанных по численности, и наоборот.

Интерес представляет тот факт, что величина индекса Шеннона–Уивера (бит/экз) определялась преимущественно числом видов,

составляющих зоопланктонные сообщества, а значения второго варианта индекса (бит/мг) находились в обратной зависимости от величины средней индивидуальной массы особи. Отрицательная статистически значимая связь между индексом Шеннона—Уивера (бит/мг) и средней индивидуальной массой особи была показана и ранее для зоопланктона разнотипных водоемов Казахстана [12–15].

Размерная структура сообществ определяется комплексом факторов: температурой воды [21], гидрологическим режимом [10], численностью и составом рыбного населения [33], количеством поступающих в водоем питательных веществ [36], трофическим статусом [1], минерализацией воды [16], токсическим загрязнением водоемов [2, 42]. Многие из этих внешних факторов связаны между собой. Положительное влияние температуры воды на планктонные сообщества усиливается в условиях высокой биогенной нагрузки [37, 39, 44]. Обогащение питательными веществами приводит к эвтрофированию водных экосистем, признаки которого сильнее проявляются при снижении уровня воды [34, 50]. В аридных и семиаридных условиях Казахстана снижение уровня воды водоемов приводит к увеличению минерализации воды [23].

При относительно краткосрочных внешних воздействиях размерные показатели сообществ определяются, помимо соотношения доминирующих видов, еще и возрастной структурой популяций ракообразных (долей науплиальных и копепоидитных стадий у веслоногих и молодых особей у ветвистоусых). Изменения размерной структуры зоопланктона Каспийского моря [14] и макрозообентоса Аральского моря [16] при усилении органического загрязнения и повышении минерализации воды происходили именно за счет внутривидовых перестроек. В период с 2002 по 2015 г. состав доминирующих видов в зоопланктоне Кольсайских озер оставался относительно постоянным (табл. 3), а межгодовая динамика показателей размерной структуры (уменьшение средней индивидуальной массы особи, снижение значений *W*-статистики Кларка и Δ -Шеннона—Уивера) свидетельствовала об усилении процессов эвтрофирования в трех озерах.

Снижение средней массы особи в зоопланктоне Кольсайских озер при увеличении содержания нитритного и нитратного азота еще раз подтверждает чувствительность размерной структуры сообществ [36] к усилению биогенной нагрузки и эвтрофированию водоемов. Межгодовое увеличение разнообразия по обще-

му числу видов и количественных показателей зоопланктона в озерах Нижний, Средний и Верхний Кольсай также могут служить признаками эвтрофирования. Аналогичные изменения структуры отмечены для зоопланктона горных озер Севан [40] и Сон-Куль [6–8]. В отличие от трех нижних озер, в Сары-Булаке межгодовой линейный рост биомассы зоопланктона сопровождался укрупнением входящих в сообщество видов и соответствующими изменениями значений *W*-статистики Кларка, Δ -Шеннона—Уивера и средней индивидуальной массы особи. Из сказанного следует, что при анализе динамики количественных показателей гидроценозов данные о размерной структуре могут дать дополнительную информацию о процессах, происходящих в водоеме.

Может быть несколько причин эвтрофирования Кольсайских озер. Одна из них — снижение уровня озер. К 2015 г. наиболее сильно — на 2.5–3.0 м — понизился уровень самого маленького по площади оз. Верхний Кольсай. Уровень воды Нижнего Кольсая понизился всего на 0.4–0.5 м. Уровень Среднего Кольсая, в которое впадают, помимо р. Кольсай, еще две небольшие речки, остался практически без изменения. Гидрологический режим оказывает опосредованное и прямое влияние на гидроценозы через изменения глубины, концентраций питательных веществ, отношения площади дна к объему воды. При снижении уровня повышается температура придонного слоя воды и усиливается поступление биогенных веществ в воду [26]. Как следствие, признаки эвтрофирования водных экосистем более отчетливо проявляются в периоды низкого уровня воды [34, 40, 50], что наблюдалось и в Кольсайских озерах.

Второй фактор — более чем двукратный рост рекреационной нагрузки на Кольсайские озера. Согласно официальным данным администрации национального природного парка “Кольсайские озера”, в период с 2007 по 2015 г. количество туристов, побывавших на озерах, возросло с 6822 до 16 000 человек. Большая часть из них посетила Нижний Кольсай, так как к нему ведет автомобильная дорога. До остальных озер можно добраться только по тропе пешком или на лошадях, поэтому их посещает меньшее количество туристов.

Введение аллохтонных видов рыб часто оказывает более сильное воздействие на зоопланктон, чем другие факторы [46]. Неоднократное вселение *Onchorhynchus mykiss* [33] и арктического гольца *Salvelinus alpinus* (Linnaeus, 1758) [30]

привело к существенному изменению в зоопланктоне горных альпийских озер. Из его состава исчез доминант прежних лет *Arctodiptomus alpinus*, а циклоп *Cyclops abyssorum* был представлен только старшими копеподами. Очевидно, именно вселение радужной форели [19] обусловило очень низкие количественные показатели зоопланктона Нижнего Кольса во все сезоны 1969 г. [17] спустя 4 года после акклиматизационных мероприятий. Относительно фонового состояния существенно снизилось разнообразие сообщества — от 39 видов в 1937 г. [29] до 13 видов в 1969 г. [17]. Диаптомусы в течение четырех сезонов 1969 г. были представлены только младшими возрастными стадиями [17]. По данным авторов статьи, такая ситуация сохранилась и в последующие годы — взрослые особи диаптомусов в зоопланктоне оз. Нижний Кольсай встречались редко и не каждый год.

Акклиматизация радужной форели, разрешение на лов рыбы сетями, действовавшее вплоть до 2006 г., и последующий запрет в связи с созданием Национального парка имели для экосистемы Кольсайских озер несколько последствий, в том числе и отдаленных. Снижение численности рыб за счет их вылова может быть одной из причин увеличения количественных показателей зоопланктона Кольсайских озер в период до 2006 г. Бесконтрольное рыболовство привело к тому, что в придонных слоях воды Нижнего Кольса скопилось большое количество мелкочаеистых рыболовных сетей, зацепившихся за стволы елей, когда-то росших на дне ущелья. Рыба, попадающая в эти сети, погибает, что способствует вторичному обогащению воды биогенными элементами и ускорению процессов эвтрофирования этого озера. Обогащение экосистемы питательными элементами в первую очередь проявляется в прибрежной мелководной — более прогреваемой зоне озера. Примерно с 2006 г. в прибрежной зоне Нижнего Кольса стали развиваться нитчатые водоросли.

Запрет на вылов рыбы, действующий с 2007 г., вероятно, стал одним из главных факторов, обусловивших к 2015 г. существенное снижение в зоопланктоне Кольсайских озер доли крупных ракообразных, усиление доминирования коловраток, а также появление в Среднем Кольсае мелкого ветвистоусого рачка *Chydorus sphaericus*. Для горных альпийских озер (2067—2118 м над у.м.) показано, что при потеплении климата и вселении чужеродных видов рыб дафнии заменяются на хидорусов и далее на босмин [43].

Несмотря на малые концентрации тяжелых металлов в воде, полученные авторами результаты свидетельствуют, что общий уровень токсического загрязнения влиял на размерную структуру зоопланктона Кольсайских озер. Известно, что форма, в которой находится металл, часто более существенна, чем его абсолютная концентрация в воде. Форма нахождения и степень токсичности металлов для водных организмов в значительной мере регулируются наличием в среде органических и неорганических веществ [38, 45] и величинами pH воды, поэтому загрязнение олиготрофных горных озер чрезвычайно опасно.

Суммарное токсическое загрязнение приводило к сближению кривых биомассы и численности, о чем свидетельствовала тесная отрицательная связь между индексом WESI и *W*-статистикой (табл. 5). Железо оказывало положительное влияние на среднюю массу особи в сообществах, т.е., напротив, способствовало росту значений *W*-статистики. Совокупное действие BOD и тяжелых металлов, поступающих, очевидно, из единого источника, стимулировало изменение размерной структуры зоопланктоценозов в сторону укрупнения средней массы особи и снижения значений индекса Шеннона—Уивера. Железо — необходимый элемент для развития планктонных сообществ [48], в больших количествах оказывает негативное влияние на водную биоту [30]. Железо способствует связыванию фосфора донными отложениями, снижая его биодоступность для фитопланктона и стимулируя смещение экосистемы от водорослевого к макрофитному состоянию.

Таким образом, при относительно постоянном видовом составе показатели размерной структуры, а также межгодовое увеличение численности и биомассы зоопланктона свидетельствуют об усилении процессов эвтрофирования трех из четырех Кольсайских озер. Усиление биогенной нагрузки на озерные экосистемы связано с их рекреационным использованием и снижением уровня воды. Вселение аллохтонного вида рыб, рыболовство с использованием сетей и последующий запрет на вылов рыбы — одни из существенных факторов, определяющих межгодовую динамику размерных показателей планктонных сообществ. Влияние очень низких концентраций тяжелых металлов на размерную структуру зоопланктона Кольсайских озер может быть связано с их олиготрофным статусом. Железо, находясь в повышенных концентрациях, действовало в противоположном

направлении и стимулировало укрупнение особей в сообществах. Полученные авторами результаты подтверждают чувствительность горных холодноводных озер к внешним воздействиям, что подчеркивалось и другими исследователями [30, 33, 34, 46].

ВЫВОДЫ

Изменения размерной структуры зоопланктона свидетельствуют об усилении процессов эвтрофирования трех из четырех Кольсайских озер в последнее десятилетие. Ухудшение экологического состояния горных озер связано с ростом рекреационной нагрузки на их экосистемы на фоне снижения уровня воды.

При малом содержании тяжелых металлов общий уровень токсического загрязнения Кольсайских озер, выраженный индексом WESI, вызывал снижение размерных показателей зоопланктона. Повышенные концентрации железа, напротив, стимулировали укрупнение особей в сообществах.

Размерная структура зоопланктона – хороший индикатор изменения экологического состояния водных экосистем. Помимо средней индивидуальной массы особи, для описания размерной структуры сообществ могут быть использованы значения *W*-статистики Кларка и Δ -Шеннона–Уивера.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Андроникова И.Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. СПб.: Наука, 1996. 189 с.
2. Балушкина Е.В. Значение структурных и функциональных характеристик биотической компоненты в оценке состояния экосистем (на примере водоемов и водотоков северо-запада России) // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем. СПб.: ЛЕМА, 2007. С. 262–267.
3. Балушкина Е.В., Винберг Г.Г. Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Л.: Наука, 1979. С. 58–79.
4. Барينوва С.С., Медведева Л.А., Анисимова О.В. Биоразнообразии водорослей-индикаторов окружающей среды. Тель Авив: Pilies Studio, 2006. 498 с.
5. Боруцкий Е.В., Степанова Л.А., Косс М.С. Определитель Salanoida пресных вод СССР. СПб.: Наука, 1991. 504 с.
6. Боярских Н.А. Предварительные сведения об изменении зоопланктона оз. Сон-Куль в результате его зарыбления // Лимнологические исследования в Киргизии. Фрунзе: Илим, 1983. С. 100–109.
7. Букин В.М., Кустарева Л.А., Досаев Р.А., Иванова Л.М., Киселев Ю.Е. Элементы гидрологического и гидробиологического режимов некоторых высокогорных озер Киргизии // Лимнологические исследования в Киргизии. Фрунзе: Илим, 1983. С. 109–115.
8. Вундцетель М.Ф. Фауна озера Сон-Куль // Ихтиологические и гидробиологические исследования в Киргизии. Фрунзе: Илим, 1977. С. 3–26.
9. Гидрохимические показатели состояния окружающей среды / Под ред. Гусевой Т.В. М.: Соц.-экол. союз, 2002. 148 с.
10. Итигилова М.Ц., Афонина Е.Ю. Структурные показатели зоопланктона – индикатор климатических факторов (на примере оз. Арахлей) // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем. СПб.: ЛЕМА, 2007. С. 225–231.
11. Киселев И.А. Методы исследования планктона // Жизнь пресных вод СССР. Т. 4. М.; Л.: АН СССР, 1956. С. 183–265.
12. Круна Е.Г. Зоопланктон лимнических и лотических экосистем Казахстана. Структура, закономерности формирования. Saarbrucken: Palmarium Academic Publishing, 2012. 346 с.
13. Круна Е.Г. Зоопланктон реки Сырдарья как индикатор антропогенного воздействия // Экология и гидрофауна трансграничных бассейнов Казахстана. Алматы, 2008. С. 92–112.
14. Круна Е.Г. Ранговое распределение видов в зоопланктонных сообществах водоемов Казахстана как индикатор их экологического состояния // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем. СПб.: Любавич, 2011. С. 175–180.
15. Круна Е.Г. Структура доминирования видов в зоопланктоне Казахстанского сектора Каспийского моря // Некоторые аспекты гидроэкологических проблем Казахстана. Алматы: Каганат, 2011. С. 110–119.
16. Круна Е.Г., Гришаева О.В. Структура доминирования видов в макрозообентосе Малого Аральского моря как показатель изменения солености воды // “Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем”. Тез. докл. 2-й Междунар. конф. СПб., 2011. С. 96.
17. Курмангалиева Ш.Г. Сезонная динамика зоопланктона оз. Нижний Кульсай // Биологические науки. 1974. Вып. 7. С. 87–91.
18. Кутикова Л.А. Коловратки фауны СССР. Л.: Наука, 1964. 744 с.
19. Митрофанов В.П., Дукравец Г.М. История акклиматизации рыб в Казахстане // Рыбы Казахстана. Т. 5. 1992. С. 6–44.
20. Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1998. 184 с.

21. *Одум Ю.* Экология. М.: Мир, 1981. 328 с.
22. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Вып. 2 / Под ред. Цалолыхина С.Я. СПб.: Наука, 1995. 628 с.
23. Регламентирование антропогенной нагрузки азотом и фосфором на ксеноглобные рыбохозяйственные водоемы // Фонды СевНИРХ. Петрозаводск, 1994. 94 с.
24. *Романова С.М.* Бессточные водоемы Казахстана. Т. 1. Гидрохимический режим. Алматы: Казак университети, 2008. 250 с.
25. Руководство по химическому анализу поверхностных вод суши / Под ред. Семенова А.Д. Л.: Гидрометеоздат, 1977. 541 с.
26. *Рылов В.М.* Фауна СССР. Ракообразные. Суслопoидa пресных вод. М.: Наука, 1948. 312 с.
27. *Смирнова Д. А.* Состояние зоопланктоценозов озер Средний и Нижний Кульсай (бассейн р. Чилик) в период начала их рекреационного использования // Вестн. КазГУ, Сер. биол. 2000. № 4. С. 54–60.
28. *Фомин Г.С.* Вода. Контроль химической, бактериальной и радиационной безопасности по международным стандартам. М.: Альтернатива, 1995. 618 с.
29. *Хусаинова Н.З.* Гидробиология горных озер бассейна реки Чилик // Вестн. АН КазССР. 1947. № 9(30). С. 68–70.
30. *Bakker E.S., Donk E. Van I., Anne K.* Lake restoration by in-lake iron addition: a synopsis of iron impact on aquatic organisms and shallow lake ecosystems // Aquat. Ecol. 2016. V. 50: P.121–135. DOI 10.1007/s10452-015-9552-1
31. *Barinova S.* Algal diversity dynamics, ecological assessment, and monitoring in the river ecosystems of the eastern Mediterranean. New York: Nova Sci. Publ., 2011. 363 p.
32. *Brancelj A.* The extinction of *Arctodiaptomus alpinus* (Copepoda) following the introduction of charr into a small alpine lake Dvojno Jezero (NW Slovenia) // Aquatic Ecol. 1999. V. 33. P. 355–361.
33. *Cammarano P., Manca M.* Studies on zooplankton in two acidified high mountain lakes in the Alps // Hydrobiologia. 1997. V. 356. P. 97–109.
34. *Chuai X., Chen X., Yang L., Zeng J., Miao A., Zhao H.* Effects of climatic changes and anthropogenic activities on lake eutrophication in different ecoregions // Int. J. Environ. Sci. Technol. 2012. V. 9. P. 503–514. DOI 10.1007/s13762-012-0066-2
35. *Clarke K.R.* Comparison of dominance curves // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1990. V. 138. P. 143–157.
36. *Dokulil M.T., Donabaum K., Teubner K.* Modifications in phytoplankton size structure by environmental constraints induced by regime shifts in an urban lake // Hydrobiologia. 2007. V. 578. P. 59–63. DOI 10.1007/s10750-006-0433-4
37. *Elliott J.A., Jones I.D., Thackeray S.J.* Testing the sensitivity of phytoplankton communities to changes in water temperature and nutrient load, in a temperate lake // Hydrobiologia. 2006. V. 559. P. 401–411. DOI 10.1007/s10750-005-1233-y
38. *Gillespie P.A., Vaccaro R.F.* A bacterial bioassay for measuring the copper-chelation capacity of seawater // Limnol. Oceanography. 1978. V. 23. P. 543–548.
39. *Hong L., Jun Y., Lemian L., Xiaoqing Y., Zheng Y., Penchi Ch.* Temperature and nutrients are significant drivers of seasonal shift in phytoplankton community from a rinking water reservoir, subtropical China // Environ. Sci. Pollut. Res. 2014. V. 21. P. 5917–5928. DOI 10.1007/s11356-014-2534-3
40. *Krylov A.V., Gerasimov Yu.V., Gabrielyan B.K., Borisenko E.S., Hakobyan S.A., Nikogosyan A.A., Malin M.I., and Ovsepyan A.A.* Zooplankton in Lake Sevan during the Period of High Water Level and Low Fish Density // Inland Water Biol. 2013. V. 6. № 3. 203–210. DOI 10.1134/S1995082913030085
41. *MacLennan M.M., Vinebrooke R.D.* Effects of non-native trout, higher temperatures and regional biodiversity on zooplankton communities of alpine lakes // Hydrobiologia. Published online 07 December 2015. DOI 10.1007/s10750-015-2591-8
42. *Mazukhina S.I., Denisov D.B., Vandysh O.I., Masloboev V.A.* Consequences of Anthropogenic Impact on Aquatic Ecosystems in Khibiny Mountain Massif // Water Resour. 2009. V. 36. № 1. P. 99–113. ISSN 0097-8078
43. *Nevalainen L., Ketola M., Korosi J.B., Manca M., Kurmayer R., Koinig K.A., Psenner R., Luoto T.P.* Zooplankton (Cladocera) species turnover and long-term decline of *Daphnia* in two high mountain lakes in the Austrian Alps // Hydrobiologia. 2014. V. 722. P. 75–91. DOI 10.1007/s10750-013-1676-5
44. *Salmaso N., Buzzi F., Garibaldi L., Morabito G., Simona M.* Effects of nutrient availability and temperature on phytoplankton development: a case study from large lakes south of the Alps // Aquat. Sci. 2012. V. 74. P. 555–570. DOI 10.1007/s00027-012-0248-5
45. *Serra A., Guasch H., Admiraal W., Van der Geest H.G., Van Beusekom S.A.M.* Influence of phosphorus on copper sensitivity of fluvial periphyton: the role of chemical, physiological and community-related factors // Ecotoxicol. 2010. V. 19. P. 770–780. DOI 10.1007/s10646-009-0454-7
46. *Sienkiewicz E., Gasirowski M.* The effect of fish stocking on mountain lake plankton communities identified using palaeobiological analyses of bottom sediment cores // J. Paleolimnol. 2016. V. 55. P. 129–150. DOI 10.1007/s10933-015-9870-2
47. *Tsugeki N.K., Agusa T., Ueda Sh., Kuwae M., Oda H., Tanabe Sh., Tani Y., Toyoda K., Wang W., Urabe J.* Eutrophication of mountain lakes in Japan due to increasing deposition of anthropogenically produced dust // Ecol. Res. 2012. V. 27. P. 1041–1052. DOI 10.1007/s11284-012-0984-y
48. *Vrede T., Tranvik L.J.* Iron Constraints on Planktonic Primary Production in Oligotrophic Lakes // Ecosys-

- tems. 2006. V. 9. P. 1094–1105. DOI: 10.1007/s10021-006-0167-1
49. Warwick R.M. A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthos communities // *Marine Biol.* 1986. V. 92. P. 557–562.
50. Zheng Jian Y., De Fu L., Dao Bin J., Shang Bin X. Influence of the impounding process of the Three Gorges Reservoir up to water level 172.5 m on water eutrophication in the Xiangxi Bay. *Science China // Technol. Sci.* 2010. V. 53(4). P. 1114–1125. doi: 10.1007/s11431-009-0387-7

SPATIAL DISTRIBUTION OF ZOOPLANKTON IN THE KOLSAISKIE MOUNTAIN LAKES (KUNGEY ALA TAU, SOUTH-EAST KAZAKHSTAN) AND ITS CONNECTION WITH ENVIRONMENT FACTORS

© 2019 E. G. Krupa^{1,*}, S. C. Barinova², S. M. Romanova³

¹*Kazakh Agency of Applied Ecology, Kazakhstan 050012 Almaty*

²*Institute of Evolution, University of Haifa, Israel 3498838 Mount Carmel*

³*Al Farabi Kazakh National University, Ministry of Education and Science of the Republic of Kazakhstan, Kazakhstan 050040 Almaty*

*e-mail: elena_krupa@mail.ru

Received: 14.06.2016

Received version received: 05.07.2017

Accepted: 29.09.2017

The values of Clark W -statistics, Δ -Shannon-Weaver, and an average individual mass of specimen were used to characterize the spatial distribution of zooplankton in the Kolsay lakes. With a relatively constant species composition, the interannual dynamics of the size and quantity variables of zooplankton testified to an increase in the eutrophication processes of three of the four Kolsay lakes. Interannual changes in the structure of the zooplankton community were mostly determined by the introduction of allochthonous species of fish, reduction of the water level, and enhancement of biogenic load due to recreational use of the lakes. The effect of very low concentrations of heavy metals on the dimensional variables of zooplankton can be connected with the oligotrophic status of Kolsaiskie lakes.

Keywords: zooplankton, dimensional structure, mountain lakes, Kungey Ala Tau, Kazakhstan.

DOI: 10.31857/S0321-0596463278-289