

УДК 504.455(282.247.34)

Н.В. ШАДРИН

Институт биологии южных морей им. А.А. Ковалевского НАН Украины  
ул. Нихимова, 2, Севастополь, 99011

## **ОСОБЕННОСТИ ЭКОСИСТЕМ ГИПЕРСОЛЕННЫХ ОЗЕР КРЫМА И НОВАЯ ЭКОСИСТЕМНАЯ ПАРАДИГМА**

Используя данные многолетних исследований гиперсоленых озер Крыма, дана характеристика структурных и функциональных особенностей их экосистем. Динамику экосистем озер нельзя представить без переключения из одного устойчивого состояния в другое. Вывод: необходимо развитие Концепции альтернативных устойчивых состояний экосистем.

*Ключевые слова:* гиперсоленые озера, экологические особенности, многолетняя изменчивость, альтернативные устойчивые состояния

Современная гидробиология, в основном, базируется на концепции, которую можно назвать Концепцией устойчивой квазистационарной экосистемы (КУКСЭ), динамика которой в общих чертах может быть понята в рамках балансовых подходов. Однако, реальные сообщества организмов в различных экосистемах могут иметь несколько альтернативных устойчивых состояний даже при одних и тех же параметрах внешней среды. Это показано было сначала на математических моделях [11], а в последние два десятилетия – и для различных морских донных сообществ, коралловых рифов, лесов, пустынь и т.д. [8, 12]. Наиболее четко это прослежено для мелководных эвтрофных озер, где описаны и механизмы переключения из одного состояния в другое [10, 14]. Подобные переходы из одного состояния в другое характерны и для гиперсоленых озер Крыма [4]. Переключения из одного альтернативного состояния в другое не могут быть поняты в рамках балансовых подходов. Идет формирование новой концепции или парадигмы, которую можно назвать Концепцией альтернативных устойчивых состояний экосистем (КАУСЭ) – alternative stable states of ecosystems/ alternative stable equilibria [10, 14, 15]. Наличие альтернативных состояний водоемов было отмечено давно [2]. Однако логика последовательного развития гидробиологии в целом заставляла оставить эту, как и ряд других особенностей, водных экосистем на длительный период за пределами рассмотрения (из личной беседы с Г.Г. Винбергом), поскольку первоначально необходимо было понять и количественно оценить экосистему в ее квазистационарном состоянии. Многолетние исследования экосистем соленых и гиперсоленых озер и лагун Крыма показали, что их функционирование и многолетнюю динамику нельзя понять в рамках господствующей сейчас экосистемной парадигмы. В тоже время изучение этих озер создает уникальные возможности для её развития.

### **Материал и методы исследований**

Используя результаты многолетних исследований гиперсоленых водоемов Крыма, большей частью опубликованных ранее [4, 5, 6, 13], показано основные экосистемные особенности этих водоемов и необходимость использования новой парадигмы (КАУСЭ) для понимания их динамики.

### **Результаты исследований и их обсуждение**

Гиперсоленые водоемы Крыма, общим количеством более 50, относятся к мелководным полимиксным водоемам, характеризуются высокой пространственно-временной изменчивостью, имеют ярко выраженные как структурные, так и функциональные особенности [5, 13]. Рассматривая видовую структуру сообществ этих водоемов, следует отметить следующие особенности: 1) довольно высокое общее биологическое разнообразие, которое в каждый момент времени представлено в активном состоянии (реализованное биоразнообразие) довольно небольшим числом видов. Большая часть видов присутствует в виде различных

покоящихся стадий (“спящее” биоразнообразие), ожидающих подходящего “окна” для своей реализации – перехода в активное состояние. В каждый момент в таких озерах реализуется не более 40% видов микроводорослей, инфузорий, животных [5, 6]; 2) количество реализованных видов убывает с ростом солености водоемов [1]; 3) по мере роста солености доля прокариотных организмов (эубактерий и архей) в суммарном реализованном биоразнообразии увеличивается, как и в общей численности и биомассе организмов. Не менее выражены и функциональные особенности этих экосистем, начиная с процесса первичного продуцирования. Структура первичного продуцирования гиперсоленых водоемов весьма сложна и изменчива. Если в случае “нормальных” (морских, пресноводных, солоноватоводных) экосистем мы можем допускать, что основной энергетический вход в экосистему обеспечивают только кислородные фототрофы, то для гиперсоленых водоемов такое допущение будет неоправданным. Энергетический вход в эти экосистемы обеспечивают три группы фототрофов и большое разнообразие хемолитотрофов [7].

Три типа фотосинтеза, использующие три разных группы пигментов, реализуются в гиперсоленых водоемах: 1) светозависимая протонная помпа с использованием бактериородопсина – галобактерии (археи). Механизм действует при самых высоких соленостях. Открытие протеородопсина в 2000 г. и последующие исследования показывают, что подобная светозависимая протонная помпа может играть существенную роль и в океане [9]; 2) аноксигенный фотосинтез с использованием бактериохлорофилла – зеленые бактерии, пурпурные бактерии и гелиобактерии. При этом в качестве донора протонов используется не вода, а другие вещества. Например, у пурпурных бактерий – сероводород, с выделением не кислорода, а серы; 3) оксигенный фотосинтез с использованием хлорофиллов – цианобактерии, водоросли, цветковые растения. Данный тип фотосинтеза, вероятно, дает все же, как правило, основной вклад в первичную продукцию (ПП) гиперсоленых озер.

Каждый из типов фотосинтеза имеет свои диапазоны различных факторов, в которых он эффективно работает. Диапазоны эти частично пересекаются, поэтому различные типы могут реализовываться одновременно. Например, нередко при достаточно высоких соленостях в озерах Крыма одновременно реализуются все три типа фотосинтеза. Оксигенный и аноксигенный по вкладу в первичную продукцию планктона озер могут быть равными [5, 13]. В матах зеленых нитчатых водорослей доля пурпурных бактерий обычно увеличивается от весны к осени. В отдельных озерах в некоторые годы пурпурные водоросли в матах начинают с середины лета доминировать, создавая основную долю ПП. В целом соотношение различных типов фотосинтеза при смене условий в озерах все еще очень плохо изучено. Проблема соотношения в энергетическом входе в экосистему различных первичных продуцентов - оксигенного и аноксигенного фотосинтеза, хемосинтеза (глубоководные гидротермы, метановые сипы) – выходит далеко за пределы изучения гиперсоленых озер. В частности, известно, что в Черном море в переходной зоне интенсивно развиваются пурпурные бактерии, а в сипах – литотрофные хемосинтетики. Рассматривая роль аноксигенного фотосинтеза в водоемах, следует помнить, что для его протекания минимальная интенсивность света примерно в 4 раза меньше, чем для оксигенного. Вклад бактериородопсиновой помпы количественно в озерах не оценен, но галобактерии при высоких соленостях массово развиваются [5]. Высокие концентрации бактериородопсина придают воде розовато-сливовый цвет, а возле озер в это время ощущается явственный фиалковый запах, что, например, часто летом характерно для Кояшского озера (Керченский п-ов).

Использование первичной продукции гетеротрофными организмами также имеет свои особенности. Приспособление к гиперсоленым условиям требует значительного синтеза специфических веществ, доля которых в общей ПП пресноводных экосистем не высока. Значительную долю в ПП составляют бетаины и другие органические осмолиты,

предохраняющие от осмотического стресса при высокой солености и высыхании. С увеличением солености увеличивается доля ПП, выделяемой в виде экзополисахаридов, которая может достигать более 70% всех углеводов, в пресных и морских водах в виде экзометаболитов выделяется лишь 5–10% ПП [5]. Это ведет к тому, что большая часть продукции может потребляться в гиперсоленых водоемах только осмотротрофными гетеротрофами. Большая доля в ПП экзометаболитов обуславливает специфику гетеротрофного звена в экосистемах гиперсоленых водоемов: основная доля ПП гетеротрофами используется через осмотротрофные трофические цепи, а не через фаготрофные, как в пресноводных или морских водоемах. Следует также отметить, что по сравнению с пресноводными озерами и морскими водоемами в донных осадках гиперсоленых озер захоранивается очень большая доля ПП – до 95% [5]. Наблюдения изменений 11 крымских озер на протяжении 10 лет, показывают, что экосистемы гиперсоленых озер (лагун) имеют несколько точек устойчивости с различающейся видовой и функциональной структурой. Сравнивая одно и то же озеро в разные годы, нельзя не удивиться тому, насколько оно меняется и насколько может быть в них непохожей в разные годы биота! Ведущими в формировании ПП могут быть совершенно разные сообщества. Можно выделить следующие основные устойчивые фототрофные группировки, которые реализуются в разные годы в один и тот же сезон, часто при одинаковых режимах солености и температуры: 1) планктон, при разных пропорциях оксигенных и аноксигенных фототрофов; 2) планктон с доминированием галобактерий (архей); 3) плавучие маты зеленых нитчатых водорослей; 4) заросли цветкового растения рупии; 5) донные альгобактериальные биопленки; 6) маты с преобладанием пурпурных бактерий.

Не меньшее число возможных альтернативных состояний можно наблюдать в этих озерах в гетеротрофном звене. Например, в планктоне некоторых озер в отдельные годы или сезоны доминируют артемии, в другие – амфиподы, копеподы, кладоцеры, или остракоды. Основным фактором, обуславливающим переключение сообщества из одного состояния в другое, является, безусловно, соленость. В тоже время нельзя указать какую-то одну критическую соленость, разделяющую два разных альтернативных состояния. При одной и той же солености можно наблюдать различную структуру сообщества, как в звене первичных продуцентов, так и гетеротрофов. Это обусловлено рядом причин:

- 1) наличием явления гистерезиса, т.е. триггерное значение солености не постоянно, а зависит от направления, в котором происходит изменение солености. Сообщество имеет, в определенном смысле, “пам’ять”;
- 2) сообщество может переключаться не во все другие альтернативные состояния, а только подготовленные предыдущим функционированием. Например, переключение в состояние матов с доминированием пурпурных бактерий возможно только после накопления достаточной массы матами нитчатых зеленых водорослей;
- 3) переключения в целом детерминируются многофакторным воздействием, действие других (не солености) факторов, может модифицировать отклик сообщества на изменение солености;
- 4) нет строгой детерминированности переключения в одно конкретное состояние и из-за факторов, чисто случайных по отношению к отклику сообщества на изменение солености. Например, ветровое воздействие может способствовать выходу из донных осадков цист тех или иных видов, или же заносом организмов извне.

Многолетние исследования Бакальского озера также показали, что от направления преобладающих летних ветров могут зависеть и условия протекания процессов у дна и в донных осадках [4]. При одних ветрах условия будут окислительные, а при других – восстановительные, что обуславливает и слоистость донных осадков – чередование черных и серых слоев. Таким образом, донные осадки – архив записей о переключении

функционирования озерных экосистем из одного альтернативного состояния в другое. Строгой периодичности в чередовании черных и серых полос в осадках не наблюдается. В целом можно заключить, что переходы из одного квазистойчивого состояния в другое, вероятно, в определенной степени случайны, кривая переходов демонстрирует нечто подобное петле гистерезиса.

### **Выводы**

Исходя из вышеприведенных собственных и литературных данных, можно сделать ряд общих суждений о создаваемой сейчас новой концепции, ее основных моментах, будущем развитии. Это целесообразно сделать потому, что нет еще общепринятой теории, Концепция альтернативных устойчивых состояний экосистем (КАУСЭ) находится лишь в стадии разработки. При изменениях факторов в пределах нормы реакции отклик структурно-функциональных параметров сообщества на изменения воздействующего фактора может быть описан определенной монотонной функцией. Отклик этот не ведет к перестройке структуры взаимосвязей в сообществе, сохраняется определенная пропорциональность между изменением воздействующего фактора и откликом сообщества. Отклик пропорционален изменению энергетического входа, т.е. он может быть понят в рамках балансового подхода. Реакции дестабилизации, переключения, трансформации – переход к альтернативному квазистойчивому состоянию, не пропорциональны воздействию. Малые изменения регулирующего фактора приводят к значительным изменениям в сообществе. Изменения эти связаны не столько с количественными модификациями компонент сообщества, сколько с кардинальными изменениями состава компонент и структуры связей между ними.

Новая концепция, базируясь на принципе дополнительности, будет представлять собой набор альтернативных взаимодополнительных частных подходов-концепций. Это можно рассматривать в определенном смысле, как развитие идей, изложенных в статье Г.Г. Винберга [3]. В частности, разные методолого-теоретические подходы будут использоваться для описания функционирования и динамики экосистемы в области одной точки устойчивости и для описания процесса переключения (перехода) в альтернативное устойчивое состояние. Акцент при этом в первом случае будет на устойчивости экосистемы, а во втором на дестабилизации и трансформации экосистемы.

Как разделить области применимости этих двух подходов? По каким параметрам можно судить о том, что сообщество входит в область дестабилизации? Уже сейчас достаточно данных, показывающих, что при дестабилизации нарастает изменчивость параметров, как в отдельных популяциях, так и в сообществах [15].

Необходимость развития новой концепции диктуется не только внутренней логикой развития гидробиологии и гидроэкологии, но и практической необходимостью развития методов адекватного прогнозирования изменений водных экосистем в условиях глобальных климатических изменений и антропогенного пресса на водоемы.

1. *Балушкина Е. В.* Влияние абиотических и биотических факторов на структурно-функциональную организацию экосистем соленых озер Крыма / Е. В. Балушкина, С. М. Голубков, М. С. Голубков // Журн. общей биологии. – 2009. – Т. 70, № 6. – С. 504 – 514.
2. *Винберг Г. Г.* Планктонологические и физико-химические исследования Попова пруда / Г. Г. Винберг // Применение методов физической химии к изучению биологии пресных вод. – М.: Изд-во Ин-та народного здравоохранения, 1928. – С. 352 – 364.
3. *Винберг Г. Г.* Многообразие и единство жизненных явлений и количественные методы в биологии / Г. Г. Винберг // Журн. общей биологии. – 1981. – Т. 42, № 1. – С. 5 – 18.
4. *Загородняя Ю. А.* Многолетние трансформации планктона в гипергалинном Бакальском озере (Крым) при колебаниях солености / Ю. А. Загородняя, Е. А. Батогова, Н. В. Шадрин // Морск. эколог. журн. – 2008. – № 4. – С. 41 – 50.

5. Микроводоросли Чёрного моря: проблемы биоразнообразия, сохранения и биотехнологического использования / [авт. текста Ю. Н. Токарева, З. З. Финенко, Н. В. Шадрин]. – Севастополь: ЭКОСИ–Гидрофизика, 2008. – 454 с.
6. Павловская Т. М. Сезонные явления в сообществе инфузорий гиперсолёного озера Херсонесское (Крым) / Т. М. Павловская, А. В. Празукин, Н. В. Шадрин // Морск. эколог. журн. – 2009. – Т. 8, № 2. – С. 53 – 63.
7. Современная микробиология. Прокариоты. / [Под ред. Г. Шлегеля, Й. Ленгелера, Г. Дрекса]. – М.: Мир, 2005. – 656 с.
8. Dent C. L. Multiple states in river lake ecosystems / C. L. Dent, G. S. Cumming, S. R. Carpenter // Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. – 2002. – № 1421. – P. 635 – 645.
9. Gómez - Consarnau L. Proteorhodopsin Phototrophy Promotes Survival of Marine Bacteria during Starvation / L. Gómez-Consarnau, N. Akram, K. Lindell // PLoS Biology. – 2010. – Vol. 8, № 4.
10. Jackson L. Macrophyte-dominated and turbid states of shallow lakes: Evidence from Alberta lakes / L. Jackson // Ecosystems. – 2003. – Vol. 6. – P. 213 – 223.
11. Lewontin R. C. Meaning of stability/ R. C. Lewontin // Brookhaven Symposia in Biology. – New York : Brookhaven Laboratory. – 1969. – № 22. – P. 13 – 24.
12. Petraitis P. S. Experimental confirmation of multiple community states in marine ecosystems / P. S. Petraitis, E. T. Methratta, E. C. Rhile // Oecologia. – 2009. – Vol. 161, № 1. – P. 139 – 148.
13. Shadrin N. V. The Crimean hypersaline lakes: towards development of scientific basis of integrated sustainable management / N. V. Shadrin // Artemia 2009: Proc. of the Intern. Symp. Workshop on Biology and Distribution of Artemia (Urmia-Iran, Dec. 13-14, 2009). – Urmia, 2009. – P. 13 – 17.
14. Scheffer M. Alternative attractors of shallow lakes / M. Scheffer // TheScientificWorld. – 2001. – № 1. – P. 254 – 263.
15. Scheffer M. Early-warning signals for critical transitions / M. Scheffer, J. Bascompte, W. A. Brock // Nature. – 2009. – Vol. 461. – P. 53 – 59.

*Н.В. Шадрин*

Інститут біології південних морів ім. О.О. Ковалевського НАН України, Севастополь

#### ОСОБЛИВОСТІ ЕКОСИСТЕМ ГІПЕРСОЛОНІХ ОЗЕР КРИМУ І НОВА ЕКОСИСТЕМНА ПАРАДИГМА

Використовуючи дані багаторічних досліджень гіперсолоних озер Криму, здійснена характеристика структурних і функціональних особливостей їх екосистем. Динаміку екосистем озер не можна представити без переходу з одного стійкого стану в інше. Необхідний розвиток Концепції альтернативних стійких станів екосистем.

*Ключові слова: гіперсолоні озера, екологічні особливості, багаторічна мінливість, альтернативні стійкі стани*

*N.V. Shadrin*

Institute of Biology of the Southern Seas of NAS of Ukraine, Sevastopol

#### PECULIARITIES OF THE CRIMEAN HYPERSALINE LAKE ECOSYSTEMS AND NEW ECOSYSTEM PARADIGM

Using date of long-term study of hypersaline lakes of Crimea description of structural and functional features of their ecosystems is given. Long-term ecosystem dynamics of lakes cannot be presented without switching from one stable state in other. It is possible to make a conclusion that the development of Conception of the alternative stable states of ecosystems has been needed.

Рекомендує до друку

Надійшла 16.09.2010

В.В. Грубінко

УДК [591.524.11:574.63](083)(282.247.324)

**В.Ю. ЯВОРСЬКИЙ**

Інститут гідробіології НАН України  
пр-т Героїв Сталінграда, 12, Київ, 04210

## **ВИЗНАЧЕННЯ ЕКОЛОГІЧНОЇ СИТУАЦІЇ В ЗАПЛАВНИХ ВОДОЙМАХ ТРАНСКОРДОННОЇ ДІЛЯНКИ БАСЕЙНУ ДЕСНИ ЗА ПОКАЗНИКАМИ МАКРОЗООБЕНТОСУ**

У роботі подано докладну характеристику донної фауни заплавних водойм різного типу в транскордонному районі басейну Десни. Обробку матеріалу було проведено з використанням сучасних методик, з врахуванням міжнародних стандартів і вимог ЄРД; визначений “еталонний” стан якості води для водойм, що досліджувалися.

*Ключові слова: р. Десна, заплавні водойми, екологічна ситуація, макрозообентос*

Десна є транскордонною річкою України, тому особливий сенс має вивчення екологічної ситуації її басейну на ділянці, суміжній із Росією, оскільки важливо знати якість води, що потрапляє на її територію. При опрацюванні отриманого матеріалу необхідно використовувати загальноприйняті сучасні методи оцінки екологічного стану річки, які є такими, що відповідають принципам Гельсінської конвенції “Про охорону і раціональне використання транскордонних водотоків і міжнародних озер” [2]. Останнім часом система біологічного контролю за річковими водами зазнала значних змін. Водні екосистеми почали розглядати як єдине ціле, приймаючи до уваги абіотичні і біотичні компоненти, а також їх взаємовідносини; при цьому оцінюють як біологічні параметри, так і якість місць існування. В результаті такого підходу в ряді країн Європи та США виникла низка біотичних індексів, які дозволяють повніше оцінити екологічну ситуацію на об’єкті вивчення. Більшість цих індексів базуються на донних макробезхребетних, оскільки макрозообентос є одним з найважливіших і найбільш стабільних показників екологічного стану системи [2].

### **Матеріал і методи досліджень**

Відбір проб безхребетних з заплавних водойм транскордонної ділянки басейну Десни проводився в червні 1999 р. та в липні 2003 р. В 1999 р. вивчали фауну озер Шумовське, Глушиця, Святе, в яких відбирали бентос і зоофітос, урочища Осинівське (брали тільки зоофітос) та дистрофної водойми, що знаходиться по правому берегу річки навпроти с. Камінь, де за відсутності водної рослинності було взято тільки бентос. В 2003 р. відібрали по дві проби зообентосу (у заростях та на чистих ділянках) в озерах Святе і Глушиця та зообентос в озері Деснище. Слід зауважити, що всі ці водойми різняться між собою за геоморфологічними, ботанічними та іншими ознаками, а саме – озеро Святе з’єднується з річкою та є затокою Десни; озеро Глушиця поєднується з руслом в двох місцях і є протокою, що вкрита заростями водяного горіха та має уповільнену течію. Інші озера поєднуються з Десною навесні, але, деякі щорічно, проте деякі тільки під час високої повені.