

**НА КНИГУ Д.Ю. РОГОЗИНА “МЕРОМИКТИЧЕСКИЕ ОЗЕРА
СЕВЕРО-МИНУСИНСКОЙ КОТЛОВИНЫ:
ЗАКОНОМЕРНОСТИ СТРАТИФИКАЦИИ И ЭКОЛОГИЯ
ФОТОТРОФНЫХ СЕРНЫХ БАКТЕРИЙ”**

© 2019 г. Г. С. Розенберг*

*Институт экологии Волжского бассейна РАН
ул. Комзина, 10, Тольятти, 445003 Россия*

**E-mail: genarozenberg@yandex.ru*

Поступила в редакцию 02.08.2019 г.

DOI: 10.1134/S004445961909001X

Сегодня только ленивый не говорит о проблемах потепления климата; разговоров много, а конкретных научно-обоснованных прогнозов изменения экосистем при реализации того или иного сценария изменения климата крайне мало. Мне хорошо известен лишь цикл работ профессора Э.Г. Коломыца о локальных механизмах изменения наземных экосистем под воздействием глобальных климатических процессов (Коломыц, 2003, 2008). Такого рода исследований для гидроекосистем до знакомства с работами Д.Ю. Рогозина и его монографией, которая стала объектом рецензирования, мне известно не было. Именно поэтому, а также учитывая, что применительно к стратифицированным водоемам наибольший интерес представляет моделирование и прогноз механизмов их переходов из голомиктических состояний в меромиктические и обратно, можно смело говорить о высокой степени актуальности данного исследования. На это же указывает и специфика образования донных отложений меромиктических озер, что делает их удобным объектом для палеоклиматических реконструкций (именно так поступает Э.Г. Коломыц и другие исследователи (Величко и др., 1982; Климаты и ландшафты..., 2010), проверяя свои модели и прогнозы, например, на оптимуме микулинского межледникового — 120–130 тыс. лет назад).

Во “Введении” автор формулирует одну из основных целей своего исследования: “Прогноз последствий климатических и антропогенных изменений в природных экосистемах является одним из важнейших направлений современного естествознания. <...> Выявить наличие вышеописанных циклических процессов (*не антропогенной природы*. — Г.Р.) можно только через реконструкцию по природным “архивам”. Одним из лучших природных “архивов” климата являются донные

отложения озер” (с. 7). Меромиктические озера представляют собой интересные водные объекты, не очень многочисленные (в мире описано около 200 меромиктических озер, самым крупным из таких водоемов является Черное море), но распространенные по всему Земному шару. Считается, что древний архейский океан был мелководным и голомиктическим; только в протерозое (примерно 1.8 млрд лет назад) океан становится глубоководным и стратифицированным (водная толща разделена на два обособленных, полностью не перемешивающихся слоя: верхний аэробный миксолимнион и нижний более минерализованный анаэробный мнимолимнион, не принимающий участия в циркуляции). Между этими слоями располагается промежуточный слой химического скачка, в котором создаются резкие градиенты физико-химических характеристик воды, что способствуют формированию различных экологических ниш. Если свет достигает хемоклина, то в этой зоне на границе аэробного и анаэробного слоев в большом количестве развиваются аноксигенные фототрофные серные бактерии (ФСБ), которые осуществляют окисление сероводорода и других восстановленных соединений серы, вносят значительный вклад в продуктивность стратифицированных водоемов и могут составлять существенную часть рациона протозойного и метазойного планктона.

Глава 1 “Краткий обзор: экология фототрофных серных бактерий и ее связь со стратификацией водоемов” является своего рода “введением в предмет”. В ней по литературным источникам весьма конспективно дано описание причин возникновения меромиктических водоемов (Хатчинсон, 1965), обсуждаются особенности экофизиологии ФСБ в стратифицированных водоемах (пурпурные серные бакте-

рии и зеленые серные бактерии), стратификация ФСБ в меромиктических озерах (зеленые серные бактерии, как правило, располагаются ниже пурпурных серных бактерий, что объясняется отношением к кислороду, гибкостью метаболизма, различием фотосистем), роль ФСБ в природных экосистемах (по мнению автора, “роль фототрофных бактерий на экосистемном уровне остается недостаточно изученной. Неясно, каким путем утилизируется биомасса этих бактерий, и в какой степени она включается в круговорот вещества в верхних слоях стратифицированных водоемов” (с. 27)). Наконец, в этой главе рассматриваются работы, в которых молекулярные останки ФСБ выступают в качестве индикаторов для палеоклиматических реконструкций (отношение пигмента зеленых серных бактерий (окенона) к пигменту пурпурных серных бактерий (изорениратину) интерпретируется как относительное преобладание той или иной группы ФСБ). Развитие молекулярно-генетических методов анализа состава и количества микроорганизмов должно “способствовать получению новых знаний об истории озер, а следовательно – об истории климата” (с. 32).

Вторая глава “Закономерности стратификации озер Ши́ра, Шунет и Учум” начинается достаточно традиционно: в ней приведена общая характеристика этих озер, расположенных в Северо-Минусинской котловине (на обширной территории Сибири к настоящему времени кроме названных известен еще только один меромиктический водоем – оз. Доронинское в Забайкалье (Борзенко и др., 2015)).

Далее следует описание собственных материалов Д.Ю. Рогозина и их обсуждение. На основе математической модели хемостата для многовидового сообщества с произвольными функциями удельных скоростей роста установлено стационарное состояние и показано, что оно не зависит от вида функций удельных скоростей роста и справедливо для любых гладких функций. В частности, на основе анализа сезонной динамики вертикальных распределений и математического моделирования (регрессионные и имитационные модели на основе уравнений турбулентной диффузии, которые сам Рогозин определяет как “одномерные” (с. 68)) показано, что основной причиной формирования неравномерного вертикального распределения солености в озерах являются процессы формирования и последующего таяния льда. Подробно описаны основные физические факторы, определяющие стабильность водной толщи (появление распресненного слоя в результате таяния льда и снега, нагрев воды через поверхность, ветровое и конвективное перемешивание). В качестве недостатка использованной модели автор отмечает “ее неспособность

рассчитывать стартовый профиль плотности как функцию толщины льда, снега и т.д. Стартовые условия в начале каждой весны в данной модели задаются вручную, т.е. для адекватного моделирования требуется каждую весну измерять профили солености и температуры” (с. 71).

Здесь особо следует отметить впервые зарегистрированный (за 15 лет наблюдений) феномен смены режима циркуляции в оз. Ши́ра в 2015 и 2016 гг. с меромиктического на голомиктический и “возврат” в 2017 г. вновь к меромиктическому. Автор весьма обоснованно считает, что “ветровое воздействие в сильной степени определяло стабильность весенних профилей и, соответственно, устойчивость к перемешиванию осенью” (с. 57). Следствием нарушения меромиксии стало и исчезновение пурпурных серных бактерий.

В озерах Шунет и Учум повышенная соленость придонных вод дополнительно поддерживается за счет постепенного растворения корки кристаллических солей, выпавших в осадок в прошлом при меньшем уровне озер. Оригинальные исследования оз. Учум позволили определить его “место” на градиенте между слабо стратифицированным оз. Ши́ра (~17 г л⁻¹) и сильно стратифицированным оз. Шунет (~55 г л⁻¹).

Глава 3 “Микростратификация фототрофных серных бактерий в озерах Ши́ра и Шунет” посвящена процессам микростратификации ФСБ и ряда других планктонных микроорганизмов в зонах раздела “кислород–сероводород”. Именно в этой главе описан оригинальный многощипцевой пробоотборник (позволяет проводить одновременный отбор проб через каждые 5 см в 75-сантиметровом слое воды), который позволил выявить неоднородность в распределении повышенной численности пурпурных и зеленых серных бактерий в интервале глубин порядка нескольких сантиметров. Прибор позволил четко зафиксировать в хемоклине и мониомлимнионе оз. Шунет расположение скопления зеленых серных бактерий ниже слоя пурпурных серных бактерий. Фактически с помощью оригинального пробоотборника удалось исследовать особенности биоразнообразия, пространственно-временной структуры, закономерности функционирования и определить своеобразие экологической роли микробного сообщества хемоклина в экосистеме меромиктического озера.

В этой же главе подробно описано, как с помощью молекулярно-биологических методов (филогенетический анализ нуклеотидных последовательностей) изучался видовой состав ФСБ, а с помощью метода предельных разведений на анаэробной агаризованной среде с сульфидом выделен штамм пурпурных серных бактерий *Thiocapsa* sp. Shira_1 (*Chromatiaceae*), доминирую-

щий в хемоклине озер Ши́ра и Шунет. Для этого же штамма определен спектр жирных кислот липидов, на основании чего сделан вывод о том, что данный штамм не является предпочтительным кормом для зоопланктона (отсутствуют почти все незаменимые полиненасыщенные жирные кислоты, кроме линолевой в незначительных количествах).

В четвертой главе “Пространственная динамика фототрофных серных бактерий и ее связь с внешними условиями” автор впервые описал и частично объяснил пространственно-временную картину существования пурпурных серных бактерий в анаэробных зонах исследованных озер. Процессы объяснения и прогнозирования для сложных систем “разведены” по разным моделям (Розенберг, 2013), и потому факт “частичного объяснения” наблюдаемых феноменов совершенно справедлив. Здесь также следует отметить интересные результаты об отсутствии выраженной сезонной периодичности численности пурпурных серных бактерий (глубокое расположение хемоклина для оз. Ши́ра), о возможности дистанционного мониторинга динамики снежного покрова на поверхности озер (по коэффициенту отражения солнечной радиации), о ведущих факторах для прогноза суммарного количества пурпурных серных бактерий (корреляционно-регрессионный анализ для ФСБ оз. Ши́ра – температура воды, освещенность в подледный период и содержание сероводорода в период открытой воды), об отсутствии эффекта “затенения” пурпурных серных бактерий вышерасположенным фитопланктоном (более того, показано, что свет является плотностно-зависимым фактором для этой группы бактерий, т.е. клетки пурпурных серных бактерий испытывают “эффект самозатенения”).

Пятая глава “Количественная характеристика микробных процессов круговорота серы и углерода в озерах Ши́ра и Шунет” посвящена описанию оценок скоростей биогеохимических процессов в гидроэкосистемах озер, полученных с помощью радиоактивных изотопов. В частности, показано, что группа ФСБ не дает значительного вклада в продукцию фотосинтеза, но в пищевых цепях меромиктических озер в определенные сезоны пурпурные серные бактерии могут играть ключевую роль. Кроме того, “в зоне хемоклина обоих озер наблюдаются повышенные скорости ассимиляции неорганического углерода и сульфатредукции, что свидетельствует о существовании активного микробного круговорота серы и углерода в этой зоне” (с. 190). Как эколога, меня заинтересовал термин “вторичная первичная продукция”, предложенный в 1978 г. немецким микробиологом Н. Пфеннигом (Norbert Pfennig) и используемый Д.Ю. Рогозиным (с. 191). Естественно, использование того или иного понятия

(со ссылкой на первоисточник) – дело вкуса автора; но введение “континуальности” (“дробление” понятия) в экологическую терминологию могло бы стать предметом специального обсуждения¹.

Последняя глава рецензируемой монографии называется “Каротиноиды фототрофных серных бактерий как палео-индикатор стратификации меромиктического озера Ши́ра”. Здесь подробно обсуждаются выявленные по серным бактериям (пигмент пурпурных серных бактерий – окенон) годовые слои в донных отложениях (варвы) и их точная датировка; возможный переход озера в голомиктический режим в период сильного снижения уровня (1910–1920-е годы) за счет создания в придонной части оз. Ши́ра более окислительных условий; возврат в меромиктический режим при повышении уровня озера в 50–60-х годах прошлого столетия (за счет резкого подъема уровня озера). Все эти выводы, полученные по результатам полевых исследований и достаточно тонких методических приемов, позволяют применять их для палеореконструкций климата данной территории.

Завершает монографию двухстраничное “Заключение”, в котором кратко сформулированы все основные выводы исследования.

Еще раз подчеркну, что пигменты фототрофных серобактерий сохраняются в донных осадках в течение сотен и тысяч лет и поэтому могут успешно использоваться в качестве индикаторов условий существования водоема в тот или иной период. Поэтому, на мой взгляд, наиболее интересным итогом следует признать тот факт, что “результаты работы актуальны не только для решения задачи прогнозного моделирования, но и для осуществления реконструкции истории климата Земли” (с. 219). Да и все остальные результаты, полученные в этом интересном исследовании Д.Ю. Рогозина, чрезвычайно важны для понимания и комплексной (мониторинговой) оценки процессов трансформации качества водной среды, а также установления предельных границ выживания соответствующих гидроэкосистем.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Борзенко С.В., Замана Л.В., Носкова Е.В., 2015. Меромиксия озера Доронинское (Восточное Забайкалье) // Успехи соврем. естествознания. № 1–3. С. 420–425.

¹ Так, например, поступают экологи растений, рассматривая кроме R-, C- и S-типов эколого-ценотических стратегий, смешанные типы – CR-, CS-, RS- и CRS (Grime, 1979; Миркин и др., 1999; Злобин, 2009), и паразитологи, рассматривая все те же виды основных и смешанных типов стратегий, но на фоне основной и доминирующей для паразитов R-стратегии (R-R-, R-C-, R-S-, R-CR- и т.д. (Шульман и др., 1991)).

- Величко А.А., Гричук В.П., Гуртовая Е.Е., Зеликсон Э.М., Борисова О.К.*, 1982. Палеоклиматические реконструкции для оптимума микулинского межледникового на территории Европы // Изв. АН СССР. Сер. геогр. № 1. С. 15–27.
- Злобин Ю.А.*, 2009. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста. Сумы: Университетская книга. 263 с.
- Климаты и ландшафты Северной Евразии в условиях глобального потепления, 2010. Ретроспективный анализ и сценарии / Отв. ред. Величко А.А. М.: ГЕОС. 220 с.
- Коломыц Э.Г.*, 2003. Региональная модель глобальных изменений природной среды. М.: Наука. 376 с.
- Коломыц Э.Г.*, 2008. Локальные механизмы глобальных изменений природных экосистем. М.: Наука. 427 с.
- Миркин Б.М., Усманов И.Ю., Наумова Л.Г.*, 1999. Типы стратегий растений: место в системах видовых классификаций и тенденции развития // Журн. общ. биологии. Т. 60. № 6. С. 581–594.
- Розенберг Г.С.*, 2013. Введение в теоретическую экологию. В 2-х т.; Изд. 2-е, исп. и доп. Тольятти: Кассандра. Т. 1. 565 с. Т. 2. 445 с.
- Хатчинсон Д.*, 1965. Лимнология. М.: Прогресс. 590 с.
- Шульман С.С., Добровольский А.А., Куперман Н.И., Галактионов К.В., Нигматулин Ч.М.*, 1991. Эволюция жизненных циклов у паразитов позвоночных // Эволюция паразитов. Мат-лы I Всесоюз. симп. Тольятти, 16–19 октября 1990 г. Тольятти: ИЭВБ РАН. С. 50–58.
- Grime J.P.*, 1979. Plant Strategies and Vegetation Processes. Chichester (GB): J. Wiley Publ. 222 p.