



УДК [591. 524. 12 (289)]

Ю. А. Загородняя, канд. биол. наук, с.н.с., **Е. А. Батогова**, инж., **Н. В. Шадрин**, канд. биол. наук, с.н.с.

Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского Национальной академии наук Украины,
Севастополь, Украина

МНОГОЛЕТНИЕ ТРАНСФОРМАЦИИ ПЛАНКТОНА В ГИПЕРГАЛИННОМ БАКАЛЬСКОМ ОЗЕРЕ (КРЫМ) ПРИ КОЛЕБАНИЯХ СОЛЁНО- СТИ

Изложены результаты исследования планктона в гиперсолёном Бакальском озере в период с 2000 по 2007 гг. Его солёность в эти годы резко менялась, из гиперсолёного оно превращалось в морское и затем возвращалось к гипергалинному состоянию. Такие изменения солёности приводили к полной смене фауны (галофильные виды замещались морскими и наоборот), при этом менялась структура продукционного процесса. В 2000 – 2002 гг., несмотря на высокую численность, фитопланктон играл незначительную роль в общей первичной продукции, в то время как продукция кладофоровых матов была на 1 – 2 порядка выше. В 2004 – 2005 гг. кладофоровые маты отсутствовали в озере и первичная продукция, в основном, создавалась фитопланктоном. В 2006 - 2007 гг. вода в озере была прозрачной, фитопланктона и кладофоры было мало, основной вклад в первичную продукцию вносили высокопродуктивные циано-альго-бактериальные пленки, покрывающие дно озера. При небольшом наборе видов продуцентов и консументов в годы с разной солёностью достигался чрезвычайно высокий уровень количественного развития зоопланктона.

Ключевые слова: гиперсолёные озера, зоопланктон, биоразнообразие, жаброногие раки.

Для исследователей морских экосистем солёные озера представляют интерес как управляемые и менее сложные подобию больших морских объектов, а также как быстро и в большем диапазоне изменяющиеся системы. Наличие в солёных озерах небольшого числа продуцентов и консументов позволяет на основе конкретных данных успешно создавать и апробировать теоретические концепции и математические модели. Кроме того, солёные озера имеют наивысшую для водных экосистем продуктивность [9, 21]. Учитывая это, а также биохимическую уникальность галофилов и галотолерантов, солёные озера вызывают возрастающий интерес с точки зрения развития аквакультуры и биотехнологий [3, 22, 29]. Гипергалинное Бакальское озеро (45°44'45" с. ш., 33°10'30 в. д.) по происхождению являет-

ся морским. С запада и севера оно отделено от Чёрного моря песчаными пересыпями, которые на севере сливаются и образуют Бакальскую косу. Геология и история формирования косы и озера описаны в работе [7]. В настоящее время озеро с морем непосредственно не сообщается. Морская вода проникает в него за счёт фильтрации, в основном через Западную косу, а также во время штормов в результате перехлёста кос волнами. Ветры оказывают существенное влияние на озеро из-за открытого пространства вокруг него. Осенние и зимние ветры восточных и северо-восточных румбов могут вызывать перехлест воды через Восточную косу, а западные и юго-западные – через Западную косу. В отдельные годы весенние шторма размывают пересыпь, отделяющую озеро от моря, и тогда морская вода в большом

количестве поступает в озеро. Как следствие, Бакальское озеро характеризуется большой чувствительностью к изменчивости ветрового воздействия, что вызывает изменения в структуре биоты и её функционировании, процессах седиментации и т.д. [19]. Площадь акватории озера непостоянна. На протяжении года она изменяется за счёт поступления воды с осадками и её испарения, составляя в среднем 8 км². Одно время Бакальское озеро рассматривалось как перспективное, после проведения соответствующих гидромелиоративных работ, для организации здесь хозяйства по выращиванию пиленгаса в поликультуре с глоссой [15]. Выращивание кефалей в сообщающихся с морем солоноватоводных водоемах ранее давало до 50 % от их общего улова в Азово-черноморском бассейне [1].

Комплексные исследования Бакальского озера начаты в 2000 г. [18]. Цель данной работы: исследовать изменения фито- и зоопланктона Бакальского озера на основе собственных и литературных данных, и рассмотреть трансформации биотической структуры экосистемы озера, происходившие в результате межгодовой изменчивости солёности.

Материал и методы. Ежегодно в августе 2000 – 2007 гг. проводились исследования Бакальского озера. Измеряли солёность и температуру воды, глубину озера, собирали пробы фито- и зоопланктона. Часть полученных результатов опубликована [4, 11, 18, 19, 25]. В

2000 г. пробы зоопланктона отбирали на пяти станциях, в 2001 г. – на семи, в 2002 – на четырёх, в 2004 и 2005 – на пяти и в 2007 г. – на семи. В 2006 г. смотрели только качественный состав зоопланктона. Воду из озера объёмом 120–130 л (иногда меньшего) профильтровывали через сеть Апштейна, оснащённую капроновым ситом с размером ячеек 110 мкм. Пробы зоопланктона фиксировали 4% формалином и обрабатывали принятыми в планктонологии методами [10]. Численность животных определяли методом прямого счёта с последующим пересчётом на объём профильтрованной воды. Биомассу вычисляли расчётным методом, используя соответствующие уравнения зависимости массы от длины тела из номограмм [20], либо из публикаций [2, 8, 13, 16, 23, 27]. При обработке данных использовали стандартные статистические методы. В статье более подробно изложены не публиковавшиеся ранее результаты исследований в 2000 – 2001 и 2007 гг.

Результаты. Максимальная глубина озера изменялась в разные годы, о чём свидетельствуют глубиномерные съёмки, проводимые в августе. Так в 2000 г. она составила 40 см [18], в 2004 и 2006 гг. – 70–77 см и в 2007 г. – 45 см. Минимальная глубина в озере опускается до нескольких сантиметров. О температуре воды в озере и других гидрохимических показателях в разные годы даёт представление рис. 1.

Отмечены существенные межгодовые различия солёности воды в озере.

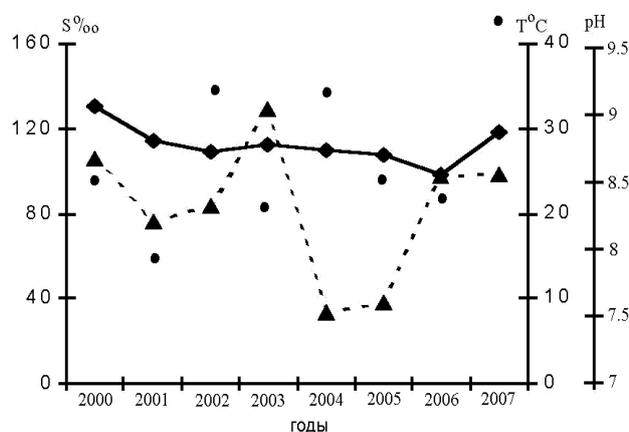


Рис. 1 Многолетние изменения средних величин солёности (пунктирная линия), температуры (сплошная) и pH (точки) воды в Бакальском озере в августе
 Fig. 1 Average water salinity (breaking line), temperature (firm line) and pH (points) in the lake Bakalskoe in August

Средняя солёность в августе изменялась от 129 ‰ в 2003 г. до 33.7 ‰ в 2004 г. Весной солёность обычно понижалась. Её минимальная величина (24 ‰) зарегистрирована в апреле 2005 г. Температура воды в августе изменялась от 32.6°C в 2000 г. до 24.6°C в 2006 г. Среда была щелочная, pH изменялось от 7.8 до 9.7.

В составе зоопланктона Бакальского озера в 2000 – 2001 гг. обнаружены жаброногие рачки *Branchionella spinosa* и *Artemia* spp. (вероятно, *Artemia salina* и *Artemia partogenetica*), кладоцера *Moina mongolica* [4], несколько видов гарпактицид (*Cletocampus retrogressus*, *Canuella perplexa* и *Nitocra* sp.), три вида фораминифер (*Cribroelphidium depresselum*, *Streblus beccari* и *Quingueloculina* sp.), остракода *Eucypris inflata*, разные стадии развития (личинки и куколки) хирономид *Baeotendipes tauricus* (Chironomidae, Diptera). Такие бентосные животные, как турбеллярии, нематоды, личинки полихет и двустворчатых моллюсков, а также взрослые насекомые рода *Ephydra* отряда двукрылых (Diptera) и водные клещи были малочисленными в планктоне озера. В августе 2007 г. видовой состав зоопланктона несколько отличался. Основную массу составляли гарпактициды (*C. retrogressus*, *Mesochra aestuarii* и третий неопределённый вид), фораминиферы (*Cribroelphidium depresselum* и *Streblus beccari*), остракоды, хирономиды. Артемии были малочисленными и представлены в планктоне только науплиями и яйцами. В небольшом количестве встречались нематоды и клещи. Следовательно, в зоопланктоне Бакальского озера, наряду с пелагическими видами, в большом количестве встречались бентопелагические (артемии, другие Anostraca и гарпактициды) и бентосные формы (хирономиды, остракоды, фораминиферы).

О видовом составе и уровне количественного развития отдельных групп зоопланктона в Бакальском озере в период исследования можно судить по данным, приведенным в

табл. 1. В эти годы видовой состав зоопланктона мало различался, при этом наблюдалась смена доминирующих видов. В 2000 г. в зоопланктоне озера доминировали *Artemia* spp., в 2001 г. – кладоцера *M. mongolica*. Эти виды, а также представители ещё четырех крупных таксонов (Haracticoida, Ostracoda, Foraminifera и Chironomidae) определяли уровень количественного развития зоопланктона. Практически у всех групп зоопланктона уровень количественного развития оказался значительно выше в 2001 г., по сравнению с августом предшествующего года. Низкие показатели зоопланктона в озере отмечены в августе 2005 г. (численность 270 экз./м³ и биомасса 0.219 мг/м³, данные Литвинчук Л. Ф.) и в августе 2007 г. (табл. 1).

По акватории озера численность и биомасса зоопланктона варьировала в широких пределах. В 2000 г. максимум и минимум различались на порядок по численности и на два порядка по биомассе. Аналогичный размах колебаний наблюдался в 2007 г. В 2001 г. разброс величин был значительно выше. Степень неравномерности распределения зоопланктона по акватории озера количественно может быть оценена коэффициентом вариации, называемым также коэффициентом агрегированности [14]. Этот коэффициент был максимальным в 2001 г., что свидетельствует о большей агрегированности планктона в тот год, по сравнению с 2000 и 2007 гг. Это подтверждают и визуальные наблюдения, во время которых на поверхности водоёма были обнаружены плотные скопления *Artemia* spp. и *M. mongolica*. Подобные скопления мойн с плотностью животных в них до 10 тыс. экз./л достигали в диаметре 30 – 50 см. Численность артемии в скоплениях была ниже; например, по данным 2002 г. она составляла 1.5 тыс. экз./л, при этом доминировали науплии (97 %). Проведённые исследования свидетельствуют о большой пространственной гетерогенности количественного развития зоопланктона в Бакальском озере. Это в значительной степени связано с мелководностью

водоёма, при которой ветровая деятельность способствует скоплению планктона в какой-то одной его части. Вносит в это свой вклад и способность мойн и артемий образовывать в

планктоне гиперсолёных озёр относительно устойчивые агрегации с высокой численностью животных в них.

Табл. 1 Средняя численность (Ч, экз./м³) и биомасса (Б, мг/м³) зоопланктона в Бакальском озере в августе 2000, 2001 и 2007 гг.

Table 1 Average abundance (Ч, ind./m³) and biomass (Б, mg/m³) of zooplankton in the salt lake Bakalskoe in August 2000, 2001 and 2007

Таксон либо вид	2000 г.		2001 г.		2007 г.	
	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б
<i>Artemia</i> spp.	4578.3	230.26	29486.0	3209.70	14.3	0.05
<i>Moina mongolica</i>	2517.6	66.22	12526920.7	443044.13	0	0
Сорепода, Harpacticoida	907.6	27.78	263541.9	7410.11	142.9	2.78
Сорепода, Calanoida	19.0	0.01	0	0	0	0
Ostracoda	1757.7	45.40	17699.6	7894.36	62.9	1.31
Chironomida	198.8	185.63	11865.1	27958.90	40	19.03
Bivalvia (larvae)	1.9	0.01	0	0	0	0
Polychaeta (larvae)	1.9	0.07	0	0	0	0
Turbellaria	0	0	619.1	20.24	0	0
Nematoda	0	0	32.1	0.02	8.6	0.15
Foraminifera	2421.9	51.58	36372.4	147.60	194.3	6.8
Ova	27.6	0.02	250.0	0.25	+	
Acaria	0	0	1.2	0.59	+	
Неопределенные насекомые*	1.9		74.0			
Суммарная (среднее)	12434.2	606.98	12886862.1	489685.90	463	30.12
Максимум	19865.5	1211.37	89890000.0	3406818.40	1040	80.04
Минимум	1737.5	18.39	333.2	39.57	60	1.6
Стандартное отклонение	7533.4	432.45	33955846.1	1286834.02	423.9	26.9
Коэффициент вариации (CV)	0.61	0.71	2.63	2.63	0.89	0.89

*Биомасса не вычислялась; (+) – в пробе не подсчитывали.

В августе 2000 и 2001 гг. артемии активно размножались. В планктоне озера одновременно встречались все стадии развития от яиц до взрослых особей, последние были представлены единичными экземплярами. Структура популяции артемии приведена на рис. 2.

По численности в 2000 г. доминировали ювенильные стадии, в 2001 г. – науплии, а доля ювенильных стадий сократилось вдвое. Такой характер распределения численности по возрастам позволяет считать, что в 2001 г. исследования проводились в период быстрого роста популяции артемии. В 2000 г. средний размер особи в популяции был ниже, чем в 2001 г., соответственно, 1.79 и 1.91 мм. В оба года яйца артемий составляли не более 1 % в

общей численности популяции. По биомассе доминировали ювенильные стадии артемии, половозрелые особи составляли менее 3 % (2001 г.). В 2007 г. артемия была малочисленной, встречались только яйца и науплии.

Высокий уровень развития зоопланктона наблюдался в 2001 г. и в другом гиперсолёном озере Крыма – Херсонесском, расположенном на одноименном мысе в юго-западной части Крымского п-ова, где также выполнялись наши исследования (табл. 2). Его солёность в летний период достигала 110–120 ‰. В отличие от Бакальского озера, здесь обнаружено меньшее число видов зоопланктона.

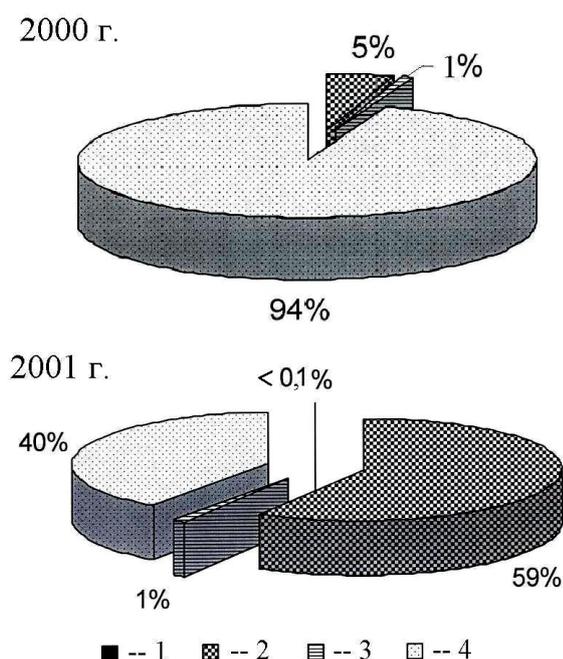


Рис. 2 Изменения структуры популяции *Artemia* sp. в августе 2000 и 2001 гг.: 1 - половозрелые, 2 - науплии, 3 - яйца, 4 - ювенильные (численность, %)

Fig. 2 Structure changes of *Artemia* sp. population in August 2000 and 2001: 1 - adult, 2 - egg, 3 - nauplius, 4 - juvenile (% of abundance)

Табл. 2 Численность (Ч, экз./м³) и биомасса (Б, мг м⁻³) зоопланктона в гиперсолёном Херсонесском озере в августе 2001 г.

Table 2 Abundance (Ч, ind./m³) and biomass (Б, mg/m³) of zooplankton in the hypersaline lake Hersonesskoe in August 2001

Таксон либо вид	Ч	Б
<i>Artemia</i> sp.	56000.1	19278.70
Harpacticoida	12000.0	366.67
Foraminifera	1333.3	18.67
Неопределённые насекомые*	3333.3	
Суммарная	72666.7	19664.04

*то же, что и в табл. 1

Обсуждение. Проведённые в 1995 г. исследования Бакальского озера показали, что солёность его воды в конце лета достигала 150 ‰, а средняя температура составляла 33 – 34 °C [15]. В зоне расположения пресных родников, находящихся в юго-восточной части

озера, и на участках, примыкающих к морю, концентрация солей снижалась до 45 – 120 ‰. В зоопланктоне озера были обнаружены только *Artemia salina*, один вид гарпактицид (*Harpacticus* sp.) и личинки насекомых из отряда двукрылых [14]. В 2000 – 2001 гг. Бакальское озеро представляло собой типичный гиперсолённый водоём с малым числом видов (10). При более низкой солёности в 2002 г. (рис. 1) список видов планктона Бакальского озера пополнил ещё одним видом – коловраткой *Brachionus plicatilis asplanchnoides* [11].

Дальнейшие исследования Бакальского озера показали, что в 2004 г. солёность воды в озере снизилась до 30 ‰ [19]. Это было связано с постоянной переброской в озеро морской воды через Западную косу из-за частых и сильных ветров юго-западных румбов в летний период. Из гиперсолёного озера превратилось в морское. В его экосистеме произошли существенные изменения в результате резкого опреснения. Прежде всего, они коснулись видового состава зоопланктона. При относительно невысокой солёности воды в озере в планктоне в массовом количестве развивались морские виды [11, 19]. В озере появилась копепода *Acartia tonsa*. В планктоне увеличилось число бентических видов. Появились мизиды *Mesopodopsis slabberi*, амфиподы *Corophium insidiosum*, десятиногий рачок *Hyppolyte longirostris*, изопода *Idotea baltica*. Обычными стали желетельные формы планктона: гребневик *Mnemiopsis leydei* и медуза *Rhizostoma pulmo*, которые массового развития достигли в следующем 2005 г. Несмотря на значительное понижение солёности воды в озере в 2004 г., *M. mongolica* сохранилась в планктоне.

В апреле 2005 г. солёность в Бакальском озере упала до 25 ‰, а в августе она увеличилась до 39 ‰. Видовой состав зоопланктона оказался наиболее бедным за весь период исследования. Обнаружены копепода *A. tonsa* (все стадии развития), коловратка *B. plicatilis* (несколько подвидов), яйца артемии и желете-

лые формы. На дне озера в массовом количестве появились сеголетки мидий, ракиотшельники, полихеты. В августе 2006 г. солёность воды в озере возросла до 90 – 100 ‰. Вода в нём стала прозрачной, что косвенно свидетельствовало о низкой численности фитопланктона. Основным первичным продуцентом стала покрывающая все дно биоплёнка, в которой доминировали диатомовые водоросли и цианобактерии [12]. Медузы и гребневики исчезли, а морские изоподы, амфиподы и ракиотшельники стали малочисленными.

Все обнаруженные в озере в 2004 – 2006 гг. виды являются обычными в Чёрном море. В Бакальское озеро они проникли с морской водой, поступающей через размытый во время шторма участок косы, отделяющий озеро от моря, а также с водой, переливаемой через косу при сильных ветрах. Доминировавшая в начале 2000-х годов *Artemia* sp. была представлена в 2005 г. только яйцами, другие стадии её развития отсутствовали в планктоне, т.е. при низкой солёности рачки не развивались или быстро погибали. Популяция артемии перешла в «спящее» состояние до изменения условий в озере. Артемия и остракода *E. inflata* относятся к галобионтам, характерным для солёных континентальных водоемов, где они выносят широкий диапазон колебания солёности. Такие виды способны в условиях пониженной солёности длительное время находиться в состоянии покоящихся стадий. При повышении солёности они быстро восстанавливают свою численность. Артемии относятся к тем немногим животным, которые обитают и успешно размножаются в гипергалинных озёрах. Однако она может обитать и при низкой солёности [24], но при отсутствии конкуренции со стороны других видов. В 2002 г. в озере Шимаханском (Керченский п-ов, Крым) её численность достигала 1000 экз./л при солёности 19 ‰ и при отсутствии в нём других животных (Шадрин, личное наблюдение).

В 2007 г. солёность оставалась высокой, вода была прозрачной, а мощная биоплёнка покрывала практически всё дно озера. По сравнению с 2006 г., у берегов увеличилось количество водоросли кладофоры. В 2007 г. солёность озера была близка к её величинам в 2000 – 2001 гг., при этом структура планктонного сообщества и его количественные показатели существенно отличались. Науплии и яйца артемии были малочисленными. По численности доминировали гарпактициды, фораминиферы, остракоды и хирономиды, редко встречались водные клещи (табл. 1).

Проводимые на протяжении нескольких лет исследования Бакальского озера показывают, что его солёность подвержена значительным колебаниям. В свою очередь, изменения солёности приводят к резкой смене видового состава планктона (рис. 3) и изменению его продуктивности. При опреснении или осолонении озера происходят трансформация зооценоза и изменения на популяционном уровне, что видно на примере артемии.

Следует отметить, что видовой состав гарпактицид менялся и при высокой солёности озера. Так, в 1995 г. в планктоне встречался только *Harpacticus* sp., в 2000 г. здесь обнаружены два других вида – *Cletocampus retrogressus* и *C. perplexa*, в 2001 г. *C. retrogressus* и новый вид *Nitocra* sp. В 2007 г., наряду с постоянно встречающимся *C. retrogressus*, появился еще один вид – *M. aestuarii*.

Характерной чертой планктона озера является наличие в пелагиали бентосных животных. Известно, что в гиперсолёных озерах хирономиды встречаются в пелагиали при низкой концентрации кислорода у дна [28]. В Бакальском озере, как и в других гиперсолёных озерах Крыма, аналогичным образом вели себя все бентосные животные [11, 17].

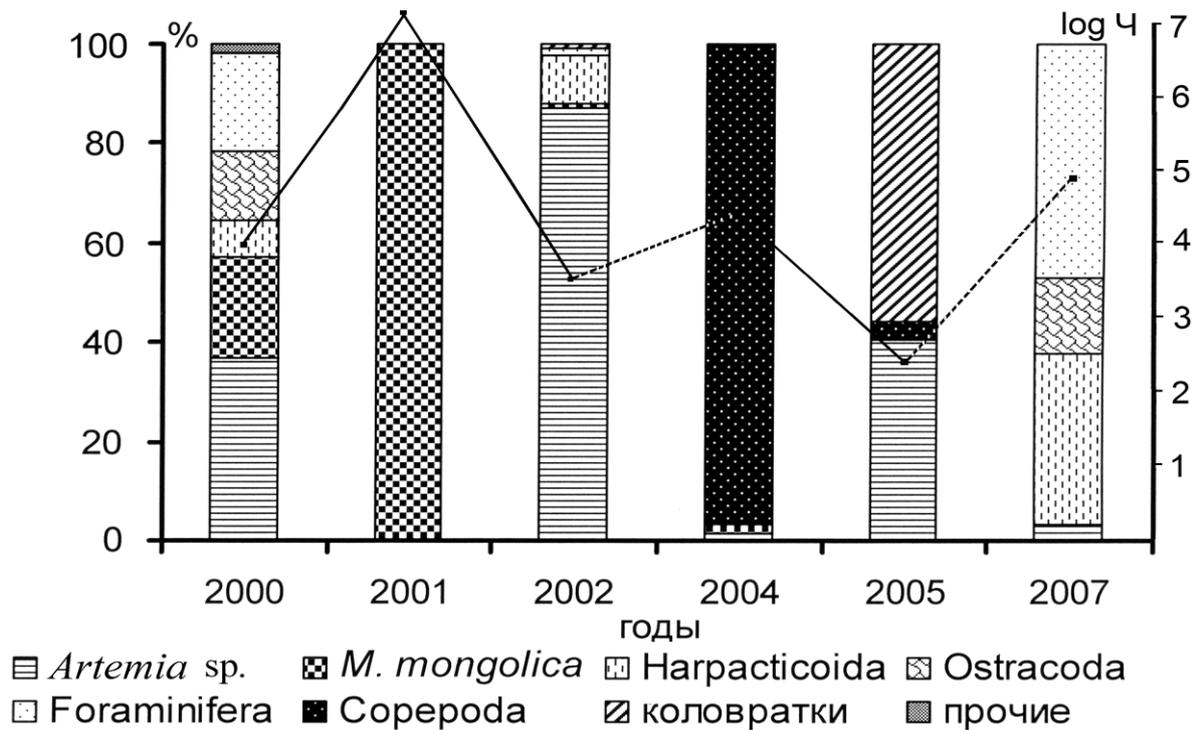


Рис. 3 Многолетние изменения численности (log Ч) и видового состава (%) зоопланктона в Бакальском озере в августе. Данные 2002 и 2004 гг. взяты из работ [11, 19]

Fig. 3 Long-term changes of abundance (log Ч) and species structure (%) of the zooplankton in the lake Balkaske in August. Data for 2002 and 2004 are taken from the publications [11, 19]

Величины количественного развития зоопланктона в 1995 г. [15] и в августе 2004 г. [11] сопоставимы с показателями 2000 г., но ниже значений 2001-го года. Таким образом, численность зоопланктона в 1995, 2000 и 2004 гг. была сходной при различиях в солёности и видовом составе. По биомассе зоопланктон в эти годы различался более существенно за счёт разного обилия крупной артемии. Минимальная численность и биомасса зоопланктона зарегистрированы в 2005 г. что, вероятно, связано с массовым развитием гребневика мнемипсиса и медуз, которые активно выедали зоопланктон. В предыдущем 2004 г. высокая численность зоопланктона наблюдалась, главным образом, за счёт обилия копеподы *A. tonsa*. Известно, что её численность в Чёрном море резко падает при массовом развитии мнемипсиса [5, 6].

Как показатели средней интенсивности продуцирования рассчитаны средняя масса

особи в пелагическом сообществе Бакальского озера в разные годы (рис. 4) и соотношения биомасс фито- и зоопланктона (табл. 3). В 2002 г. средняя масса была максимальной, благодаря обилию артемий. В 2000 и 2004 гг. при разной видовой структуре сообщества средняя масса особи и соотношение между биомассами фитопланктона и зоопланктона были приблизительно одинаковыми. Летом 2005 г. из-за резкого сокращения численности копеподы *A. tonsa*, в результате выедания мнемипсисом, это соотношение нарушилось. Из полученного соотношения биомасс фито- и зоопланктона (табл. 3), а также учитывая другие первичные продуценты, напрашивается вывод, что зоопланктон играет небольшую роль в деструкции органического вещества, продуцируемого в озере. Это хорошо согласуется с ранее сделанным выводом о поступлении большей части первичной продукции в гиперсолёных озерах Крыма в донные отложения [17, 26].

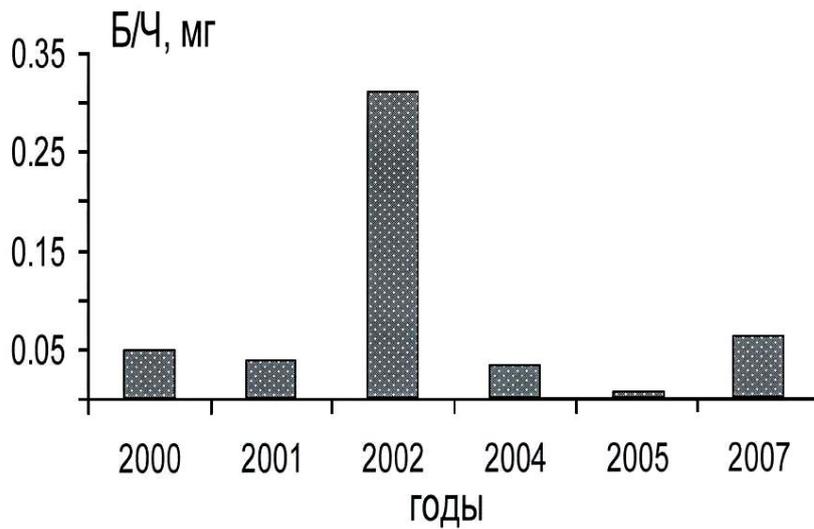


Рис. 4 Многолетние изменения средней массы особи в зоопланктоне Бакальского озера
Fig. 4 Long-term changes of the average mass of individual of zooplankton in the lake Bakalskoe

Показатели	Годы		
	2000	2004	2005
Фитопланктон, мг/м ³	1054000.00	730000.00	388500.00
Зоопланктон, мг/м ³	606.98	590.00	0.20
Фито-/зоо-	1736.47	1237.29	1942500.00

* - то же, что в табл. 1.

Табл. 3 Соотношение первичных и вторичных консументов в Бакальском озере в разные годы
Table 3 Ratio of the primary and second consumers in the salt lake Bakalskoe in the different years

Наши исследования свидетельствуют о высокой изменчивости экосистемы Бакальского озера, что проявилось в существенных колебаниях солёности, качественных и количественных показателях развития фито- и зоопланктона в рассматриваемый период времени. Следует заметить, что изменения происходили не только в планктоне. Изменялась вся структура продукционного процесса [18, 19]. В 2000 – 2002 гг., несмотря на высокую численность, фитопланктон играл незначительную роль в общей первичной продукции; продукция кладофоровых матов была на 1 – 2 порядка выше. В 2004 – 2005 гг. кладофоровые маты отсутствовали в озере, и источником первичной продукции был, в основном, фитопланктон. В 2006 – 2007 гг. вода в озере была прозрачной, фитопланктон и кладофора практически отсутствовали; основную роль в создании первичной продукции играли высокопродуктивные циано-альго-бактериальные донные плёнки, покрывающие всё дно.

Несмотря на наличие небольшого набора видов продуцентов и консументов, биота озера разнородна и своеобразна, что позволяет достигать чрезвычайно высокого уровня количественного развития гидробионтов в годы с разной солёностью. Этому способствует имеющийся в озере банк покоящихся яиц галобионтов (артемия, остракоды, моина, гарпактициды и т.д.). Вряд ли в данном случае можно говорить о плавных изменениях структуры планктонных сообществ. Происходит, скорее, переключение из одного состояния экосистемы в другое или, говоря другими словами, резкая трансформация экосистемы. При моделировании подобных трансформаций экосистемы в результате изменения солёности или других ключевых факторов, в том числе и антропогенных воздействий, нельзя конструировать модели, не включающие в себя механизмы переключения в качественно новое состояние. В данном случае экосистема не может быть представлена как квазистационарная система, флуктуирующая в окрестностях одной

точки устойчивости. Мы имеем дело с полицентрической системой, имеющей несколько дискретных областей устойчивого функционирования. Переход из одной такой области в другую происходит не плавно, а в виде скачка-переключения. Исходя из всей совокупности наблюдений и общих соображений, можно допустить наличие эффекта подобного гистерезису, т.е. переключение происходит не всегда при одном критическом значении управляющего параметра, в данном случае, солёности. Значения критических параметров зависят от направления вектора изменений. Поэтому при моделировании трансформаций экосистем гиперсолёных озёр, вряд ли, целесообразно использовать регрессионные модели.

Следует подчеркнуть еще одну особенность экосистемы Бакальского озера - отсутствие четкой границы в распределении организмов бентоса и зоопланктона. Это связано с мелководностью водоема, низкой концентрацией кислорода в придонных слоях озера и высокой плотностью гиперсолёных вод. Бентосные формы в более плотной воде имеют положительную плавучесть, поэтому постоянно находятся во взвешенном состоянии. Данная особенность характерна для всех изученных нами гиперсолёных озёр Крыма.

Благодарности. Авторы выражают глубокую благодарность за помощь в определении гарпактицид Е. А. Колесниковой, а также всем коллегам, помогавшим в организации экспедиций и проведении полевых работ.

1. *Бабаян К. Е.* Кефали. – М.: Пищ. пром-ть, 1965. – 129 с.
2. *Балушкина Е. В.* Функциональное значение личинок хирономид в континентальных водоёмах. - Л.: Наука, 1987. - 185 с.
3. *Гусев Е. Е.* Гипергалинная аквакультура. – М.: Агропромиздат, 1990. – 159 с.
4. *Загородняя Ю. А., Шадрин Н. В.* Кладоцера *Moira mongolica* - массовый вид в гиперсолёных озерах-лагунах Крымского полуострова // Морск. экол. журн. - 2004. – 3, № 2. – С. 90.
5. *Загородняя Ю. А., Павловская Т. В., Морякова В. К.* Современное состояние зоопланктона у берегов Крыма // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор). - Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. - Гл. 2. - С. 49 - 83.
6. *Загородняя Ю. А., Темных А. В., Морякова В. К.* Сезонные изменения голопланктона над шельфом в районе Севастополя в 2002 г. // Морск. экол. журн. - 2007. – 6, № 1. - С. 31 - 43.
7. *Зенкович В. П.* Морфология и динамика советских берегов Чёрного моря. - 2. - М.: АН СССР, 1960. - 216 с.
8. *Драпун И. Е.* Связь линейных размеров с массой тела у планктонных остракод // Экология моря. – 1988. – Вып. 28. – С. 46 - 51.
9. *Иванова М. Б.* О зоопланктоне гипергалинных озёр // Гидробиол. журн., 1990. – 26, 5. – С. 3 - 8.
10. *Кожова О. М., Мельник Н. Г.* Инструкция по обработке проб планктона счётным методом. - Иркутск: Восточно-Сибирская правда, 1978. – 47 с.
11. *Литвинчук Л. Ф., Шадрин Н. В., Бельмонте Дж.* Зоопланктон Крымских гиперсолёных озёр морского происхождения // Наук. зап. Терноп. держ. пед. ун-ту. - Сер. Біологія. – 2006. - № 2 (29). – С. 74 – 76.
12. *Миходюк О. С., Орлеанский В. К., Шадрин Н. В., Герасименко Л. М.* Современные цианобактериальные маты как аналоги биоценозов докембрия // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. – М.: ПИН РАН, 2005. – С. 15 – 28.
13. *Петуна Т. С.* О среднем весе основных форм зоопланктона Чёрного моря // Тр. Севастоп. биол. ст. - 1959. - 9. – С. 39 – 57.
14. *Романовский Ю. Я., Смутов А. В.* Методика исследования пространственного распределения организмов // Журн. общ. биологии. - 1975. - 36, № 2. – С. 227 - 236.
15. *Солодовников А. А., Семик А. М.* О проблеме рыбохозяйственного освоения озера Бакальского // Тр. ЮгНИРО. - 1996. – 42. – С. 259 – 262.
16. *Хмелева Н. Н.* Затраты энергии на дыхание и размножение *Artemia salina* L // Биология моря. – 1968. – Вып. 15. - С. 71 - 98.
17. *Шадрин Н. В.* Крымские гиперсолёные озера: Общие особенности // Микроводоросли Чёрного моря: проблемы биоразнообразия, сохранения и биотехнологического использования (в печ.).
18. *Шадрин Н. В., Загородняя Ю. А., Неврова Е. А.* и др. Гидроэкологическая система Бакальской косы: Проблемы, изучение и сохранение уникального природного разнообразия // Наук. зап. Терноп. держ. пед. ун-ту. Сер. Біол. – 2001. - № 3 (14). - Спец. вип.: Гідроекологія. - С. 168 - 170.

19. Шадрин Н. В., Голубков С. М., Балушикина Е. В. и др. Отклик экосистемы гиперсолёного Бакальского озера (Крым) на климатические особенности 2004 года // Морск. экол. журн. – 2004. - 3, № 4. - С. 74.
20. Численко Л. Л. Номограммы для определения веса водных организмов по размерам и форме тела. – Ленинград: Наука. – 1968. – 107 с.
21. Hammer U. T. Primary production in saline lake. A review // Hydrobiology, 1981. - 81. - P. 47 - 57
22. Jain A. K., Mukherjee S. C., Ayyappan S. Inland saline water aquaculture in India: Research and development. - Mumbai: ICAR, 2003. – 58 p.
23. Kovalev A. V., Goubanova A. D., Ostrovskaya N. A., Zagorodnyaya Yu. A. The investigation of mezozooplankton in 1993 - 1994 by IBSS // An assessment of recent Phyto- and Zooplankton investigations in Black Sea and planning for future / Rep. on the meeting of Marine Biologists in Edemli, Turkey, 20 Feb. - 3 March 1995; Inst. Mar. Sci. Midl. East Techn. Univers., Edemli, Turkey, 1995. - P. 96.
24. http://www.mblaguaculture.com/content/downloads/aeticles/SRAC_Artemia_Production.php.
25. Litvinchuk L., Moscatello S., Shadrin N., Belmonte G. Zooplankton from coastal salt lakes of the Crimea (Ukraine) // Comm. Int. Mer. Medit. – Proc. 38th Ciesm. Congress. - Istanbul (Turkey). – 2007. - 38. - P. 530.
26. Mukhanov V. S., Naidanova O. G., Shadrin N. V. et al. The Crimean hypersaline lakes: 1. Bioenergetics of microbial community and sedimentation-to-mineralisation ratio // Abstr. 8th Intern. Conf. salt lakes. (Zhemehuzhny, Khakassia, Russia, 23 - 26 July 2002). - Krasnoyarsk, 2002. - P. 72 - 73.
27. Svetlichny L. S., Gubareva E. S. Effect of oxygen concentration on metabolism and locomotory activity of *Moina micrura* (Cladocera) cultured under hypo- and normoxia // Marine Biology, 2002. – 131. – P. 145 - 151.
28. Rahel F. J., Kolar C. S. Trade-offs in the response of mayflies to low oxygen and fish predation // Oecologia, 1990. – 84. – P. 39 - 44.
29. Williams W. D. Inland salt lake: An introduction // Hydrobiology. - 1981. - 81. - P. 1 - 14.

Поступила 12 мая 2008 г.
После доработки 14 июля 2008 г.

Довголітні трансформації планктону в гіпергалінному Бакальському озері (Крим) при коливаннях солоності. Ю. А. Загородняя, К. О. Батогова, М. В. Шадрін. Наведено результати дослідження планктону гіперсолонного Бакальського озера протягом 2000 – 2007 рр. Його солоність за ці роки різко змінювалась. З гіперсолонного озера перетворювалось в полігалінне і потім поверталось до гіпергалінного стану. Такі зміни солоності приводили до повної зміни фауни. Змінювалась уся структура продукційного процесу. У 2000 – 2002 рр., незважаючи на високу чисельність фітопланктону, він відігравав незначну роль в загальній первинній продукції, оскільки продукція кладофорових матів була на 1 – 2 порядки вище. У 2004 - 2005 рр. кладофорові мати були відсутні і первинна продукція створювалась, головним чином фітопланктоном. У 2006 – 2007 рр. вода в озері була прозорою, фітопланктону і кладофори було мало, а основний вклад в створення первинної продукції вносили високопродуктивні ціано-альго-бактеріальні донні плівки, які покривали дно озера. При невеликій кількості видів продуцентів та консументів біота озера різномісна й своєрідна, що дозволяє досягати надзвичайно високого рівня кількісного розвитку зоопланктону в окремі роки при різній солоності.

Ключові слова: зоопланктон, гіперсолоні озера, біорізноманітність, жаброногі раки.

Long-term transformation of zooplankton in the hypersaline lake Bakalskoe (Crimea) under salinity fluctuations. Yu. A. Zagorodnyaya, E. A. Batogova, N. V. Shadrin. Plankton of the hypersaline lake Bakalskoe was studied during 2000 – 2007 and these results were summarized. Water salinity of the lake fluctuated from hypersaline to polyhaline level at that time. Variability of salinity led to faunistic changes, namely, halobionts are substituted with sea species or to the contrary way. Composition of main primary producers changed: in 2000 – 2002 - cladophora mats was most important producer – 1 – 2 order higher than phytoplankton; 2004 – 2005 – the cladophora mats were absent, phytoplankton was the main producer, primary production was much less than before; 2006 – 2007 - bottom cyano-algae-biofilms gave the main part of primary production. There was not so big species diversity in the lake but with high transformation potential: in the different years there was different species composition of zooplankton but with relatively high total abundance.

Key words: zooplankton, salt lakes, biodiversity