

УДК 579.26:574.583

ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ БАКТЕРИОХЛОРОФИЛЛОВ В ГУМОЗНЫХ ОЗЁРАХ ВОЛЖСКО-КАМСКОГО ЗАПОВЕДНИКА (РЕСПУБЛИКА ТАТАРСТАН)

М. Ю. Горбунов

*Институт экологии Волжского бассейна РАН
Россия, 445003, Тольятти, Комзина, 10
E-mail: myugor@pochta.ru*

Поступила в редакцию 27.01.10 г.

Вертикальное распределение бактериохлорофиллов в гумозных озёрах Волжско-Камского заповедника (Республика Татарстан). – Горбунов М. Ю. – Исследовано вертикальное распределение физико-химических условий и концентраций фотосинтетических пигментов в стратифицированных озёрах Волжско-Камского государственного природного биосферного заповедника (Республика Татарстан). В мета- и гипolimнионе всех стратифицированных полигумозных и двух из мезогумозных озёр обнаружены бактериохлорофиллы, что указывает на развитие пурпурных (фототрофные Proteobacteria) и зеленых (Chlorobiales и/или Chloroflexales) фототрофных бактерий. Обсуждаются особенности экологии сообществ анаэробных фототрофных бактерий в исследованных озёрах.

Ключевые слова: бактериохлорофиллы, пресные озёра, гуминовые соединения, анаэробные фототрофные бактерии, вертикальное распределение.

Vertical distribution of bacteriochlorophylls in humic lakes of the Volga-Kama National biosphere reserve (Tatarstan Republic). – Gorbunov M. Yu. – Vertical profiles of the concentrations of photosynthetic pigments and some environmental parameters were studied in several stratified lakes of the Volga-Kama National biosphere reserve (Tatarstan Republic, Russian Federation). The presence of bacteriochlorophylls in the meta- and hypolimnion of all the polyhumic and two of the mesohumic lakes indicates the development of purple (phototrophic Proteobacteria) and green (Chlorobiales and/or Chloroflexales) phototrophic bacteria. Ecological peculiarities of the communities of anoxygenic phototrophic bacteria in the studied lakes are discussed.

Key words: bacteriochlorophylls, freshwater lakes, humic compounds, anoxygenic phototrophic bacteria, vertical distribution.

ВВЕДЕНИЕ

Цветность воды является одним из важнейших факторов, определяющих развитие фототрофных организмов в пресных водоёмах. Гуматы оказывают многообразное действие на экосистемы озёр (Steinberg, 2003). Ограничивая проникновение света в водную толщу, они тем самым влияют на термический режим озёр, их гидродинамику и биологическую продуктивность (Reynolds, 2003). Полигумозные озёра легко подвергаются термической стратификации из-за поглощения большей части солнечного излучения в тонком верхнем слое воды, причем стратификация в них, как правило, сопровождается формированием бескислородного гипolimниона (Salonen et al., 1984; Arvola et al., 1992). Кроме того, гуматы влияют на спектральный состав света, проникающего в водную толщу (Reynolds, 2003), на кислотно-основную и окислительно-восстановительную ёмкость водной среды, а также оказывают непосредственное физиологическое действие на ряд водных организмов (Steinberg, 2003).

Широко известно влияние цветности на развитие и видовой состав фитопланктона (Jones, 1992). Однако помимо оксигенных фототрофов (эукариотических водорослей и цианобактерий), в водоемах всегда в тех или иных количествах присутствуют анаоксигенные фототрофные бактерии (АФБ). Большинство видов этих бактерий анаэробно, поэтому их развитие в озерах приурочено к слоям с дефицитом кислорода. Наиболее благоприятные для них условия складываются в верхней части анаэробной зоны стратифицированных озёр, куда проникает наибольшее количество света (Кузнецов, 1970; Overmann, Garcia-Pichel, 2006). При исследовании только поверхностных слоев водоемов АФБ обнаруживаются в исключительных случаях, поэтому данные об их развитии в пресных водоемах разрознены и не позволяют оценить их реальное распространение (Overmann, Garcia-Pichel, 2006). В особенности это касается полигуменных озёр. Известны немногие публикации, касающиеся фототрофного бактериопланктона в таких озёрах разных регионов мира (Дубинина, Горленко, 1975; Salonen et al., 1984; Arvola et al., 1992; Kuorpo-Leinikki, Salonen, 1992 и некоторые др.).

Представители АФБ содержат в качестве фотосинтетических пигментов бактериохлорофиллы (*Бхл*), отличающиеся от хлорофиллов фитопланктона. Фототрофные протеобактерии (пурпурные бактерии) содержат *Бхл а* или *Бхл b*, а зеленые бактерии (тип *Chlorobi* и пор. *Chloroflexales* типа *Chloroflexi*) – *Бхл с* или *Бхл d* (зеленые формы) или *Бхл e* (коричневые формы), а также небольшие количества *Бхл а* (Кондратьева, 1996; Scheer, 2006). Поэтому пигментный анализ может служить индикатором присутствия тех или иных групп фототрофных бактерий и инструментом для оценки их биомассы (см., например, Dumestre et al., 2001). Целью данной работы было исследование вертикального распределения концентраций фотосинтетических пигментов в мезо- и полигуменных озёрах Волжско-Камского государственного природного биосферного заповедника (ВКГЗ, Республика Татарстан). В результате исследования впервые получены доказательства развития анаоксигенных фототрофных бактерий в планктоне высокогуменных озёр лесного Поволжья.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследованные озёра расположены на территории Раифского участка Волжско-Камского природного биосферного заповедника, расположенного в нескольких километрах к западу от г. Казань, а также его охранной зоне. Координаты и морфометрические характеристики озёр приведены в табл. 1, их общая и гидрологическая характеристика дана в работе Е. Н. Унковской с соавторами (2002). По цветности воды озера можно разделить на две группы: мезогуменные озёра бассейна р. Сумка (Раифское, Белое, Ильинское) и полигуменные – все остальные (Линево, Карасиха, Гнилое, Долгое, Илантово). Обе группы озёр характеризуются невысокой минерализацией и низким содержанием сульфатов, а также высоким содержанием железа, особенно в некоторых полигуменных озёрах (табл. 2, 3). Все озёра, за исключением оз. Илантово и оз. Белое, в летний период стратифицированы.

Исследования проводили в июле 2006 г. и конце июля – начале августа 2007 г. Для отбора проб в озёрах Линево и Карасиха использовали тонкослойный отбор-

ник помпового типа, аналогичный описанному В. В. Jorgensen с соавторами (1979). В эпи- и гипolimнии пробы отбирали с шагом 0.5 – 2 м в зависимости от общей мощности слоя, а в металимнии дискретность отбора проб уменьшали до 0.1 – 0.2 м. В остальных озёрах пробы отбирали батометром Рутнера с дискретностью 0.5 м и более.

Таблица 1

Некоторые морфометрические характеристики исследованных озёр

Озеро	Координаты точек отбора		Площадь, га	Глубина		
	широта	долгота		средняя, м	максимальная, м	отн., %
Бассейн р. Сумка (проточные)						
Белое	55°55'25.4"	48°45'53.3"	6.41	1.55	4.4	1.5
Раифское	55°54'12.9"	48°43'47.2"	31.99	6.5	19.6	3.1
Ильинское	55°53'10.4"	48°40'20.8"	21.7	н/д	17.3	3.3
Бассейн р. Сер-Булак (проточные)						
Линево	55°54'13.4"	48°47'32.7"	6.97	2.0	5.7	1.9
Карасиха	55°54'25.5"	48°44'52.5"	0.4	н/д	10.8	15.1
Изолированные озёра в заболоченных котловинах (сточные весной)						
Илантово	55°55'16.9"	48°47'08.0"	4.78	0.66	2.4	1.0
Гнилое	55°55'04.1"	48°46'41.2"	0.8	3.3	4.9	4.9
Долгое	55°54'05.5"	48°50'19.6"	0.4	н/д	12.5	17.5

Примечание. Площадь и глубина исследованных озёр приводятся по: Палагушкина и др., 2002.

Таблица 2

Химический состав воды исследованных озёр в июле 2006 г., мг/л

Озеро	Горизонт	Сухой остаток	Сумма ионов	Сульфаты	Фосфаты	Аммоний	Железо	ХПК
Раифское	0 м	142	221	8.7	0.05	0.27	0.18	21.8
	дно	183	290	7.0	0.48	2.13	3.16	32.1
Белое	0 м	280	344	7.0	0.07	0.46	0.27	48
	дно	353	451	3.0	0.35	3.31	1.53	31.1
Линево	0 м	71	54	4.9	0.71	0.25	0.76	35.7
	дно	229	125	1.6	2.24	6.9	15.1	57
Карасиха	0 м	238	58	1.5	0.38	1.25	0.58	59
	дно	274	95	2.0	3.24	0.2	2.77	62
Гнилое	0 м	124	22	0.26	0.05	0.21	0.21	68
	дно	168	119	0.26	0.99	5.7	3.94	73
Долгое	0 м	52	24	0.28	0.05	0.19	0.53	33.2
	дно	74	44	1.2	0.52	1.61	1.56	28.5

Примечание. Данные мониторинга Волжско-Камского заповедника любезно предоставлены Е. Н. Унковой.

Концентрацию растворенного кислорода, pH и Eh определяли в момент отбора проб портативными инструментами (в ряде случаев концентрацию кислорода параллельно определяли йодометрическим титрованием по Винклеру); температуру в озёрах Белое, Гнилое и Долгое – погружным гидрологическим термометром, в остальных озёрах – термисторным датчиком. Цветность определяли по оптической

плотности при 412 нм после фильтрации проб через стеклянные фильтры с номинальным размером пор 1.2 мкм. Химический анализ проводили стандартными методами (Новиков и др., 1990).

Для определения концентраций пигментов 100 – 500 мл воды фильтровали через ядерные фильтры с диаметром пор 0.55 мкм. Пигменты экстрагировали 90%-ным ацетоном в течение суток в темноте при температуре 4°C. Регистрировали оптические плотности экстракта на спектрофотометре Specord M-40 (Carl Zeiss) при длинах волн 633, 647, 654.5, 664, 772 и 850 нм. Величины плотности при 850 нм считали обусловленными светорассеянием и вычитали из оптических плотностей на остальных длинах волн.

Ранее для определения концентрации *Бхл а* широко использовалась формула М. Takahashi, S. Ishimura (1970). Однако Н. Р. Permentier с соавторами (2000) показали, что удельный коэффициент экстинкции, использованный в этой формуле ($39.7 \text{ л} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{см}^{-1}$), существенно занижен.

Поэтому в данной работе концентрацию *Бхл а* рассчитывали по формуле

$$[Бхл а] = 1000/70.1 \cdot D_{772} \cdot v/V,$$

где $[Бхл а]$ – концентрация *Бхл а* в пробе, мкг/л; $70.1 \text{ г} \cdot \text{л}^{-1} \cdot \text{см}^{-1}$ – определенный нами новый удельный коэффициент экстинкции *Бхл а*; D_{772} – оптическая плотность при 772 нм с учетом светорассеяния при 850 нм; v – объем экстракта, мл; V – объем пробы, л.

Значение коэффициента экстинкции *Бхл а* в 90%-ном ацетоне было определено следующим образом: к 1.8 мл экстракта культуры *Rhodopseudomonas palustris* в чистом ацетоне добавляли 0.2 мл воды или ацетона и регистрировали спектры поглощения в области 700 – 900 нм. Отношение оптических плотностей в максимуме поглощения в 90%-ном и 100%-ном ацетоне составило 0.922 ± 0.019 ($N = 11$). Если считать, что молярный коэффициент экстинкции *Бхл а* в безводном ацетоне равен $69.3 \pm 0.3 \text{ mM}^{-1} \cdot \text{см}^{-1}$ (Permentier et al., 2000), то его значение в 90%-ном ацетоне, исходя из этих результатов, равно $63.9 \pm 1.3 \text{ mM}^{-1} \cdot \text{см}^{-1}$, а удельный коэффициент экстинкции для фитил-*Бхл а* (м.м. 911.5) – $70.1 \pm 1.5 \text{ л} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{см}^{-1}$.

Для определения концентрации хлорофилла *а* и преобладающего в исследованных озёрах *Бхл d* использовали формулы, предложенные в работе М. Ю. Горбунова, М. В. Уманской (2003):

$$\begin{aligned} [Хл а] &= (20.2 \cdot D_{664} - 15.37 \cdot D_{654.5} + 4.68 \cdot D_{647} - 0.48 \cdot D_{633}) \cdot v/V; \\ [Бхл d] &= (-12.88 \cdot D_{664} + 23.45 \cdot D_{654.5} - 9.54 \cdot D_{647} + 0.86 \cdot D_{633}) \cdot v/V, \end{aligned}$$

где $[Хл а]$ и $[Бхл d]$ – концентрации соответствующих пигментов в пробе, мкг/л; D_{664} , $D_{654.5}$, D_{647} и D_{633} – оптические плотности экстракта при длинах волн 664, 654.5, 647 и 633 нм соответственно, за вычетом оптической плотности при 850 нм для коррекции светорассеяния. Величины D_{647} и D_{633} позволяют учесть влияние поглощения минорных хлорофиллов *b* и *c*.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Стратификация озёр. В большинстве исследованных озёр (за исключением озёр Белое и Илантово) в момент исследований придонный слой имел температуру

воды ниже 10°C (см. табл. 3). Низкая температура, а также значительный дефицит или полное отсутствие кислорода в гипolimниионе большинства озёр указывают на устойчивость стратификации. В поверхностном слое озёр в безветренный период формировался вторичный поверхностный термоклин, наиболее выраженный в полигуменных озёрах. Нижняя граница поверхностного термоклона в них достигала зоны главного температурного скачка, и верхняя граница главного термоклона становилась отчетливой только после продолжительной ветреной погоды (рис. 1). В 2006 и 2007 гг. наблюдались некоторые отличия в положении термоклона в отдельных озёрах, но общий характер стратификации оставался сходным.

Таблица 3

Температура и оптические характеристики воды в исследованных озёрах

Озеро	Год наблюдения	Прозрачность, м	Цветность, °Pt	Температура	
				Поверхность	Дно*
Белое	2006	1.4	80	26.5	16,4 (3.8)
	2007	1.0	85	22.2	18,0 (3.7)
Раифское	2006	1.65	–	25.0	4.0 (17.0)
	2007	0.8	80	24.7	6.2 (17.4)
Ильинское	2007	0.4	65	25.0	6.0 (13.8)
Илантово	2006	1.4	–	25.0	19.0 (1.8)
Линево	2006	0.95	210	27.0	9.4 (4.5)
	2007	0.4	430	26.8	9.6 (5.0)
Гнилое	2006	0.6	–	27.5	6.0 (4.5)
Долгое	2006	1.5	220	26.9	7.5 (12.0)
	2007	0.95	170	25.0	4.0 (12.0)
Карасиха	2006	0.5	380	25.0	8.0 (8.5)
	2007	0.5	340	23.0	7.0 (11.0)

*В скобках дана глубина измерения, м.

При определении концентрации кислорода в гипolimниионе были выявлены существенные расхождения в результатах, полученных при использовании йодометрического титрования (метод Винклера) и с помощью кислородного электрода. Последнее давало нулевые значения либо было на порядок меньше, чем величины, определенные титрованием. Поскольку метод Винклера имеет множество мешающих влияний, обнаружение измеримых количеств кислорода в гипolimниионе озёр этим методом, видимо, является артефактом. Поэтому далее во всех случаях, когда это не оговорено особо, приводятся концентрации кислорода, определенные с помощью кислородного электрода.

Концентрации сульфидов в гипolimниионе исследованных озёр не превышали 0.5 – 1 мг/л, а величины Eh даже в придонном слое озёр не опускались ниже +100 мВ. В озёрах Раифское и Ильинское во всем столбе воды значения Eh были в пределах +300 – +400 мВ, а концентрация сульфидов – на уровне или ниже порога определения. Однако для зоны мета- и гипolimнииона этих озёр было характерно высокое содержание нитритного азота – до 50 – 70 мкг N/л. Относительно высокая концентрация нитритов – 23 мкг/л – была обнаружена также на глубине 2 м в оз. Долгое, в то время как в озёрах с наиболее высоким содержанием железа – Линево и Карасиха – она, по нашим определениям, не превышала 8 мкг/л.

ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ БАКТЕРИОХЛОРОФИЛЛОВ

Характерной особенностью оз. Линево являлась высокая концентрация железа в гипolimнионе. В 2006 г. его содержание в придонном слое составило 15.1 мг/л, в 2007 г. – 21.4 мг/л. В остальных озёрах концентрации железа были существенно ниже, но в придонных слоях всюду превышали 1.5 мг/л.

Фотосинтетические пигменты в озёрах. По содержанию хлорофилла *a* (*Хл a*) в фотической зоне мелкое полигузмозное оз. Илантово может рассматриваться как дистрофное, в озёрах Белое и Раифское концентрация хлорофилла близка к границе между мезотрофными и эвтрофными условиями, а все стратифицированные полигузмозные озёра можно отнести к эвтрофным. Средние и максимальные концентрации *Хл a* в исследованных озёрах в 2006 и 2007 гг. несколько различались. Как видно из табл. 4, из числа озёр, исследованных и в 2006, и в 2007 г., только в оз. Раифское средняя концентрация *Хл a* в фотической зоне (от 0 м до глубины утроенной прозрачности по диску Секки) осталась почти неизменной; в озёрах Линево и Долгое она заметно повысилась, а в озёрах Карасиха и Белое, наоборот, снизилась. Максимальные концентрации *Хл a* в столбе воды изменились в том же направлении, что и его средние концентрации в фотической зоне.

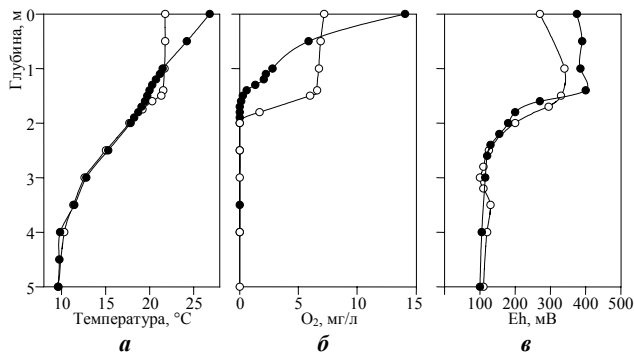


Рис. 1. Вертикальное распределение температуры (*а*), содержания растворенного кислорода (*б*) и окислительно-восстановительного потенциала (*в*) в оз. Линево в период длительной безветренной погоды (3.08.2007 г., ●) и в период прохождения атмосферного фронта (9.08.2007 г., ○)

Таблица 4

Средние и максимальные концентрации фотосинтетических пигментов в озёрах в июле – августе 2006 г. (числитель) и августе 2007 г. (знаменатель)

Озеро	Средняя концентрация <i>Хл a</i> в зоне фотосинтеза	Максимальные концентрации пигментов, мкг/л		
		<i>Хл a</i>	<i>Бхл d</i>	<i>Бхл a</i>
Белое	16.6/6.2	19.9/13.5	отс./отс.	сл./сл.
Раифское	10.7/10.5	14.2/17.2	сл./1.7	сл./0.9
Ильинское	–/53.0	–/96.0	–/отс.	–/отс.
Илантово	9.6/–	20.9/–	отс./–	отс./–
Линево	26.3/69.1	40.1/110	81.2/78.4	1.3/5.9
Гнилое	48.8/–	106.8/–	84.3/–	3/–
Долгое	15.6/43.2	19.2/63.3	24.4/80.6	0.9/1.4
Карасиха	48.8/7.9	146.9/30.8	87.5/69.8	5.18/8.4

Примечание. сл. – следы; отс. – отсутствие; прочерк – нет данных.

Хотя условия в водной толще исследованных озёр значительно отличаются от оптимальных для развития анаэробных фототрофных бактерий, в большинстве

высокогумозных стратифицированных озёр ВКГЗ в зоне температурного скачка и ниже него спектры поглощения экстрактов фотосинтетических пигментов указывали на присутствие бактериохлорофиллов (рис. 2). Сдвиг максимума в спектре

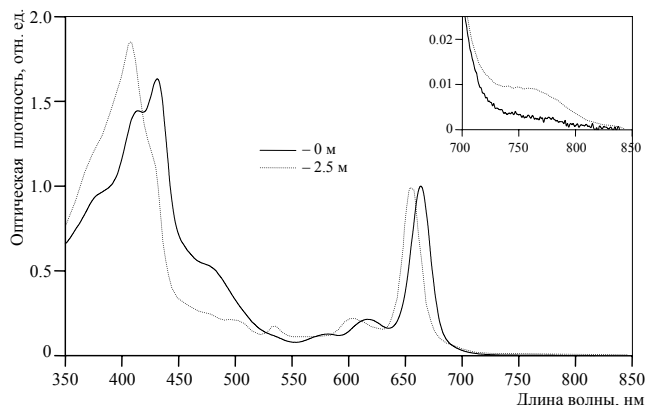


Рис. 2. Спектры поглощения ацетоновых экстрактов пигментов из поверхностного слоя (0 м) и зоны хемоклина (2.5 м) в оз. Линево, 3.08.2007 г. Спектры нормированы на величину максимума в красной области. Во врезке – область максимума *Бхл а* в увеличенном масштабе

поглощения с 663 к 654 нм отражает смену *Хл а* на *Бхл d*, а появление максимума или плеча при 770 – 772 нм – присутствие *Бхл а*. Концентрация *Бхл d* достигала значительных величин – 70 – 80 мкг/л (см. табл. 4).

В мезогумозных озёрах бактериохлорофиллы регистрировались в следовых количествах (озёра Белое, Раифское) или отсутствовали (оз. Ильинское). Концентрации *Бхл а* в 2007 г. были заметно выше, чем в 2006 г.; концентрации *Бхл d* оказались более

стабильными, и только в оз. Долгое в 2007 г. отмечено значительное повышение его концентрации по сравнению с 2006 г.

Вертикальное распределение бактериохлорофиллов в различных полигумозных озёрах имеет свои особенности. Как правило, наблюдались значительные максимумы бактериохлорофиллов на границе раздела аэробной и анаэробной водных масс, ниже которых концентрации пигментов значительно снижались (рис. 3). В оз. Линево в 2006 г. наблюдались отчетливые максимумы бактериохлорофиллов на глубине около 2 м, однако в 2007 г. снижение концентрации *Бхл d* ниже максимума было выражено слабо, а снижение концентрации *Бхл а* вообще не выражено (рис. 4).

В оз. Белое, в котором зона металимниона достигает дна, и гипolimнион отсутствует, *Бхл d* не был обнаружен, а *Бхл а* регистрировался в виде следов только в придонном слое. Это характерно для неглубоких озёр с нестабильной летней стратификацией, в которых условия для развития АФБ создаются только в узком придонном слое воды, наилке и верхних слоях грунта.

В намного более глубоком, устойчиво стратифицированном оз. Раифское в 2006 г. не удалось обнаружить аналитически значимых концентраций бактериохлорофиллов, хотя в металимнионе были обнаружены аноксигенные фототрофные бактерии *Chloronema giganteum* (Уманская и др., 2007). В 2007 г. в озере был обнаружен максимум концентрации *Бхл d* на глубине 4 м, и меньший по величине подъем концентрации на глубине 6 м (рис. 5). Хотя его концентрация была невысо-

ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ БАКТЕРИОХЛОРОФИЛЛОВ

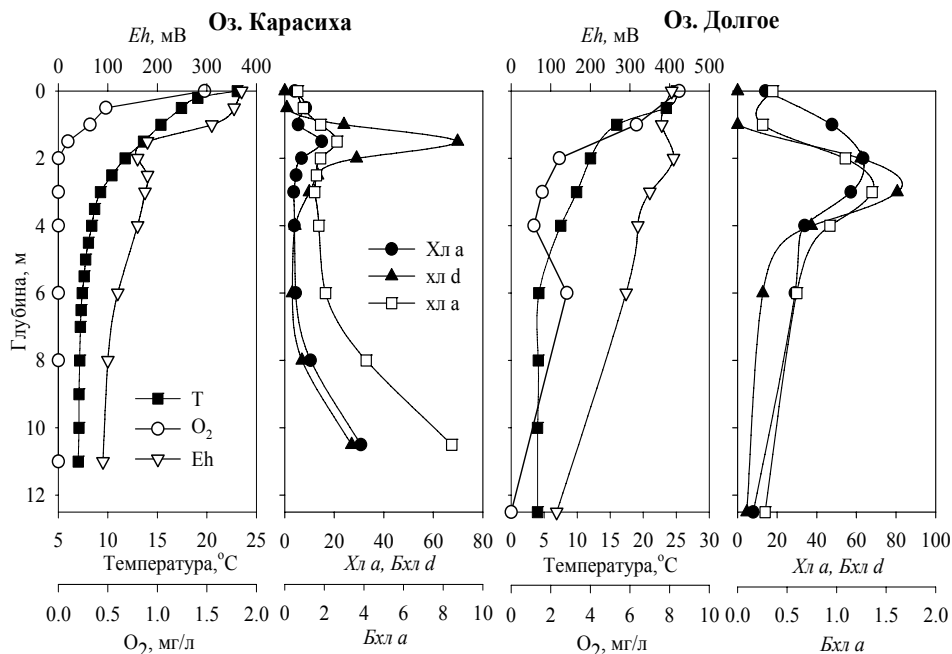


Рис. 3. Вертикальное распределение физико-химических характеристик и концентрации фотосинтетических пигментов в озёрах Карасиха (03.08.2007 г.) и Долгое (05.08.2007 г.). В оз. Долгое показано содержание кислорода, определенное йодометрическим титрованием

кой, она составляла на этих глубинах более 20% концентрации *Хл а*. На глубине 4 м был также обнаружен максимум *Бхл а* (0.86 мкг/л). Соотношение *Бхл а* и *Бхл d* указывает на присутствие в этом озере как зеленых, так и пурпурных бактерий. В оз. Ильинское, несмотря на значительное сходство его морфометрических и физико-химических характеристик с оз. Раифское, бактериохлорофиллы обнаружены не были.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Исследованные озёра разбиваются на две отчетливо разграниченные группы – относительно слабо гумифицированные проточные озёра системы реки Сумки и полигумозные непроточные и проточные озёра системы р. Сер-Булак. Кроме содержания гуминовых веществ, эти группы озёр отличаются по другим показателям, в частности величинам минерализации воды. За исключением двух озёр с наименьшей относительной глубиной – оз. Белое из первой и оз. Илантово из второй группы, все озёра были устойчиво стратифицированы, причем гипolimнион во всех озёрах в момент исследования был лишен кислорода. Аноксический гипolimнион часто обнаруживается даже в небольших гумозных озёрах из-за высокой

концентрации органических веществ и дефицита света для фотосинтеза (Salonen et al., 1984). Он характерен и для глубоких мезотрофных и эвтрофных светловодных озёр, в которых афотический гипolimнион получает значительные количества биомассы фито- и зоопланктона, а также органическое вещество детрита за счет седиментации из фотической зоны (Кузнецов, 1970; Hutchinson, 1957).

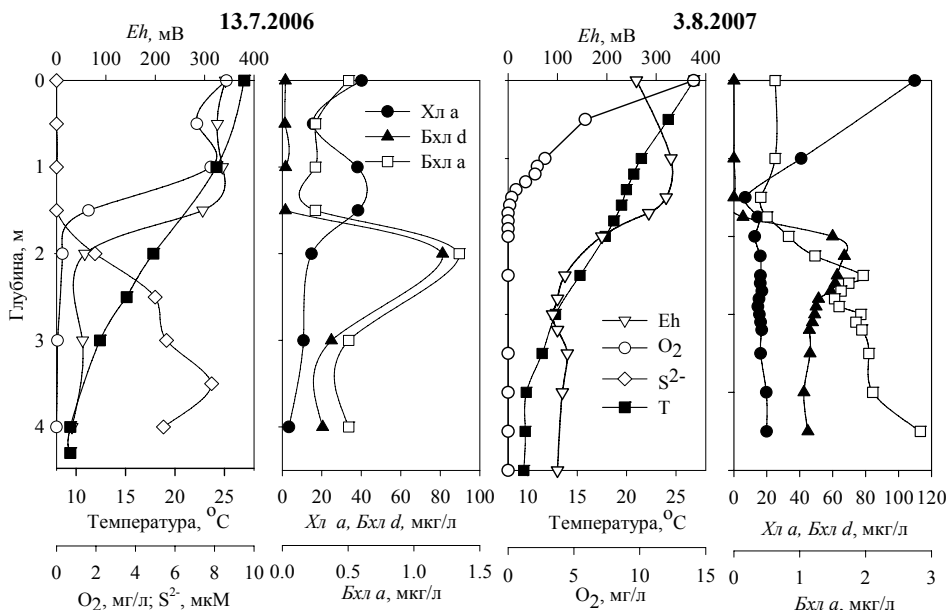


Рис. 4. Вертикальное распределение физико-химических характеристик и концентрации фотосинтетических пигментов в оз. Линево 13.07.2006 г. и 9.08.2007 г.

Водные массы гипolimниона этих двух групп озёр существенно отличались по окислительно-восстановительному потенциалу и химическому составу воды. В полигумозных озёрах после истощения кислорода в гипolimнионе в качестве основных акцепторов анаэробного дыхания, очевидно, выступали гуминовые кислоты и окисное железо. Накопление Fe(II) и восстановленных гуматов приводило к заметному снижению окислительно-восстановительного потенциала в гипolimнионе. В светловодных озёрах преобладающим процессом анаэробного дыхания в донных осадках, видимо, являлся метаногенез, а в слоях, прилегающих к окислину, судя по накоплению нитритов в области металимниона – первая фаза нитрат-редукции. Из-за высокого равновесного Eh пары нитрит/нитрат окислительно-восстановительный потенциал в гипolimнионе светловодных озёр снижался в значительно меньшей степени, чем в полигумозных. В последних, судя по низкой концентрации нитритов, нитратредукция либо была подавлена, либо не останавливалась на стадии нитритов.

ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ БАКТЕРИОХЛОРОФИЛЛОВ

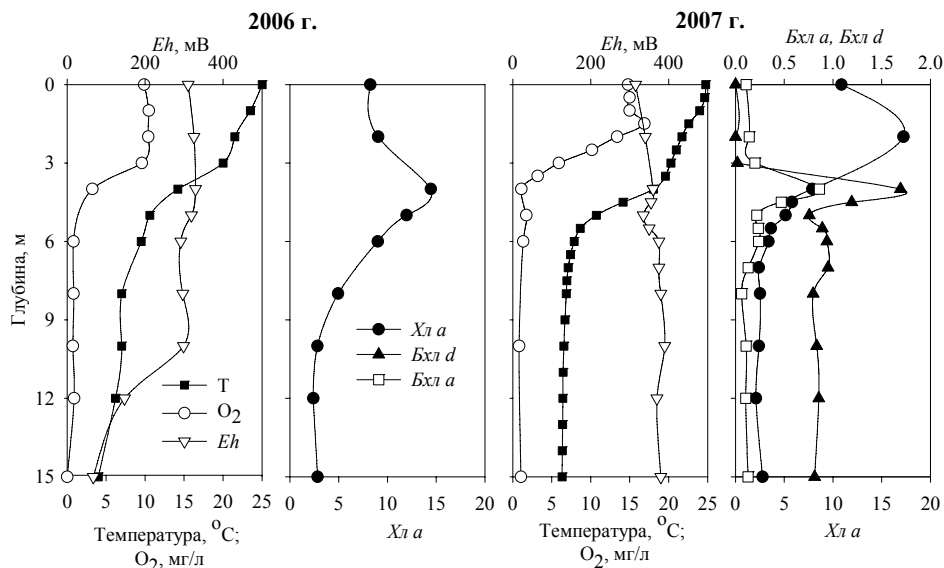


Рис. 5. Вертикальное распределение физико-химических характеристик и концентрации фотосинтетических пигментов в оз. Раифское 12.07.2006 г. и 3.08.2007 г. Концентрации кислорода определены йодометрическим титрованием

Несмотря на заметные различия, физико-химические условия в обеих группах исследованных озёр далеки от оптимума для анаэробных фототрофных бактерий. Большинство анаэробных фототрофных бактерий в качестве донора электронов для фиксации CO_2 нуждается в сероводороде, а его концентрации в исследованных озёрах низки. Кроме того, поглощение света гуминовыми кислотами изменяет спектральный состав и снижает количество световой энергии, доступной для фотосинтеза фототрофных бактерий. Поэтому общая эффективность использования света для новообразования органического вещества в экосистемах гумозных озёр низка по сравнению со светловодными водоёмами. Фототрофные организмы глубоких слоев воды в высокогумозных озёрах получают свет узкой оранжево-красной части спектра, который слабо поглощается фотосинтетическими пигментами АФБ, в особенности пурпурных бактерий. Во всех полигумозных озёрах, исследованных ранее (Arvola et al., 1992; Kuoppo-Leinikki, Salonen, 1992), преобладали зеленые бактерии. Фактором, определяющим их доминирование, является адаптация к низким интенсивностям света (Overmann, Garcia-Pichel, 2006). Концентрации *Бхл d*, обнаруженные в озёрах Волжско-Камского заповедника, значительно превышают концентрации *Бхл a*, что указывает на преобладание зеленых фототрофных бактерий и подтверждает наблюдения других исследователей.

Хотя по мнению Л. Арволы с соавторами (Arvola et al., 1992) распространение фототрофных бактерий в высокогумозных озёрах ограничивается узкой зоной бак-

териальной пластины, в исследованных нами озёрах это наблюдалось не всегда. В оз. Линево концентрации бактериохлорофиллов всегда были высоки и в придонных слоях, причем в 2007 г. во всей анаэробной зоне они составляли более 50% концентрации в максимумах. Возможно, это связано с миграциями фототрофных бактерий между зоной фотосинтеза и придонным слоем. Подобные вертикальные миграции между фотической зоной и афотическими слоями с высокой концентрацией биогенных элементов известны у цианобактерий (Padisak, 2003) и у анаэробных фототрофных бактерий (Overmann, Garcia-Pichel, 2006).

В отличие от других озёр, в оз. Карасиха водное зеркало в период исследования было полностью покрыто слоем рясковых, в основном *Lemna minor*. Это ухудшило световые условия в водной толще, но одновременно из-за подавления кислородного фотосинтеза привело к подъёму уровня оксиклина до глубины 1.5 м. Поэтому затенение не вызвало снижения концентрации бактериохлорофиллов по сравнению с другими озёрами.

Следы бактериохлорофилла *a* были обнаружены не только в анаэробной зоне, но и в эпилимнионе части высокогумозных озёр. Это может быть связано с выносом пурпурных бактерий в эпилимнион из зоны их развития в металимнионе. Однако возможно и развитие АФБ, в частности, несерных пурпурных бактерий, на взвешенных органических частицах, представляющих собой локальные микроанаэробные зоны.

Обнаружение в 2007 г. в оз. Раифское небольших количеств Бхл *d* подтвердило присутствие в нем ранее обнаруженной нитчатой фототрофной бактерии *Chloronema giganteum* (Chloroflexales, Chloroflexi) (Уманская и др., 2007). Однако, судя по концентрациям пигментов, в озере должны присутствовать и пурпурные бактерии. Их пока не удалось обнаружить ни микроскопическими наблюдениями, ни методами культивирования. Надо отметить, что в области максимумов бактериохлорофиллов в этом озере отсутствуют какие-либо неорганические доноры для анаэробного фотосинтеза, кроме нитритов, а величины E_h слишком высоки для сульфат- или железоредукции.

Присутствие в исследованных озёрах значительных концентраций бактериохлорофиллов, несмотря на низкое содержание сульфидов, позволяет поставить вопрос о химических субстратах, обеспечивающих в них развитие анаэробных фототрофных бактерий. Хотя и в озёрах с высокой концентрацией сульфидов в гипolimнионе наибольшее развитие фототрофных бактерий тоже, как правило, обнаруживается в зоне, где концентрации сероводорода невелики, убыль сульфидов за счет фото- и хемосинтеза компенсируется в них за счет их диффузии из нижележащих слоев воды. Как правило, сульфатредукция в водной толще невелика по сравнению с донными отложениями (Горленко, 2004), но в некоторых озёрах регенерация сульфидов сульфат- и серовосстанавливающими бактериями непосредственно в слое анаэробного фотосинтеза может служить источником сероводорода для фототрофных бактерий (Luthy et al., 2000). Возможно, развитие АФБ в большинстве исследованных озёр обусловлено подобным рециклингом сульфидов. С другой стороны, известны анаэробные фототрофные бактерии, использующие в качестве доноров электронов не сульфиды, а восстановленное железо

(Ehrenreich, Widdel, 1994; Heising et al., 1999), а недавно описана фотосинтезирующая бактерия, ассимилирующая CO_2 за счет окисления нитритов (Griffin et al., 2007). Кроме того, большинство аноксигенных фототрофных бактерий в той или иной степени способно к фотогетеротрофному метаболизму. Этот процесс, в отличие от фотоавтотрофии, невозможной без окисления каких-либо соединений, может вообще не требовать каких-либо доноров электронов. Известно, что все бен-тосные представители нитчатых аноксигенных фототрофных бактерий (Chloroflexales) фотогетеротрофны (Hanada, Pierson, 2006). Планктонные представители Chloroflexales, представители рода *Chloronema*, не получены в чистых культурах, и поэтому особенности их физиологии не вполне ясны. Однако их развитие приурочено к зонам озёр, где отсутствуют и кислород, и сульфиды (Дубинина, Горленко, 1975; Abella, Garcia-Gil, 1992), что является указанием либо на фотогетеротрофный метаболизм, либо на использование в качестве доноров для фотосинтеза соединений железа или нитритов.

Нами был обнаружен слабый рост пурпурных бактерий в накопительной культуре из оз. Линево на элективной среде (Ehrenreich, Widdel, 1994) для железокисляющих фототрофных бактерий. Однако из этого же озера была выделена и неидентифицированная культура Chlorobiaceae, растущая на стандартных средах Пффеннига для серных бактерий (Pfeffer, Tüger, 1989), но не дающая роста на среде с восстановленным железом. Это указывает на то, что сообщество фототрофных бактерий, во всяком случае, в этом озере, использует различные доноры электронов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты исследования бактериохлорофиллов в озёрах Раифского участка Волжско-Камского заповедника показывают, что во всех стратифицированных полигуменных озёрах и в двух из трех мезогуменных озёр присутствуют пурпурные (фототрофные Proteobacteria) и зеленые (Chlorobiales и/или Chloroflexales) фототрофные бактерии. Для высокогуменных озёр, широко распространенных в лесном Поволжье, подобные результаты получены впервые. Судя по соотношению концентраций бактериохлорофиллов, во всех исследованных полигуменных озёрах преобладают зеленые бактерии. Значительный интерес для дальнейших исследований представляет обнаружение небольших количеств бактериохлорофиллов в оз. Раифское, в слоях с высоким окислительно-восстановительным потенциалом, в которых единственным неорганическим донором для аноксигенного фотосинтеза являются нитриты в микромолярных концентрациях.

Автор выражает благодарность администрации и сотрудникам Волжско-Камского заповедника, в особенности старшему научному сотруднику заповедника Е. Н. Унковской, за неоценимую помощь в организации и проведении работ, коллегам-участникам экспедиции – за сотрудничество при проведении исследований, а также рецензентам данной статьи за ценные замечания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Горбунов М. Ю., Уманская М. В. Аноксигенные фототрофные бактерии в водоемах особо охраняемых территорий Самарской области // Экологические проблемы заповедных территорий России / Ин-т экологии Волж. бассейна РАН. Тольятти, 2003. С. 136 – 144.

- Горленко В. М. Экология водных микроорганизмов // Экология микроорганизмов. М. : Academia, 2004. С. 60 – 71.
- Дубинина Г. А., Горленко В. М. Новые нитчатые фотосинтезирующие бактерии с газовыми вакуолями // Микробиология. 1975. Т. 44, № 2. С. 511 – 517.
- Новиков Ю. В., Ласточкина К. О., Болдина З. Н. Методы исследования качества воды водоемов. М. : Медицина, 1990. 400 с.
- Кондратьева Е. Н. Автотрофные прокариоты. М. : Изд-во МГУ, 1996. 312 с.
- Кузнецов С. И. Микрофлора озер и ее геохимическая деятельность. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1970. 440 с.
- Палагушкина О. В., Бариева Ф. Ф., Унковская Е. Н. Видовой состав, биомасса и продуктивность фитопланктона озер Раифского участка Волжско-Камского заповедника и его охранной зоны // Тр. Волжско-Камского гос. природного заповедника. 2002. Вып. 5. С. 37 – 52.
- Уманская М. В., Горбунов М. Ю., Унковская Е. Н. Бактериопланктон озер Раифы (Татарстан, Россия) // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2007. Т. 9, № 4. С. 987 – 995.
- Унковская Е. Н., Мингазова Н. М., Павлова Л. Р. Гидрологическая и гидрохимическая характеристика водоемов Раифы // Тр. Волжско-Камского гос. природного заповедника. 2002. Вып. 5. С. 9 – 36.
- Abella C. A., Garcia-Gil L. J. Microbial ecology of planktonic filamentous phototrophic bacteria in holomictic freshwater lakes // Hydrobiologia. 1992. Vol. 243/244. P. 79 – 86.
- Arvola L., Salonen K., Kankaala P., Lehtovaara A. Vertical distributions of bacteria and algae in a steeply stratified humic lake under high grazing pressure from *Daphnia longispina* // Hydrobiologia. 1992. Vol. 229. P. 253 – 269.
- Dumestre J.-F., Casamayor E. O., Massana R., Pedrós-Alió C. Changes in bacterial and archaeal assemblages in an equatorial river induced by the water eutrophication of Petit Saut dam reservoir (French Guiana) // Aquat. Microb. Ecol. 2001 Vol. 26, № 1. P. 209 – 221.
- Ehrenreich A., Widdel F. Anaerobic oxidation of ferrous iron by purple bacteria, a new type of phototrophic metabolism // Appl. Environ. Microbiol. 1994. Vol. 60, № 12. P. 4517 – 4526.
- Griffin B.M., Schott J., Schink B. Nitrite, an Electron Donor for Anoxygenic Photosynthesis // Science. 2007. Vol. 316, № 5833. P. 1870.
- Hanada S., Pierson B. K. The Family Chloroflexaceae // The Prokaryotes. N. Y. : Springer, 2006. Vol. 7. P. 815 – 842.
- Heising S., Richter L., Ludwig W., Schink B. Chlorobium ferrooxidans sp. nov., a phototrophic green sulfur bacterium that oxidizes ferrous iron in coculture with a «Geospirillum» sp. strain // Arch. Microbiol. 1999. Vol. 172, № 2. P. 116 – 124.
- Hutchinson G. E. A treatise on limnology. Vol. 1. Geography, physics, and chemistry. N. Y. : Willey and Sons, 1957. 1015 p.
- Jones R. I. The influence of humic substances on lacustrine planktonic food chains // Hydrobiologia. 1992. Vol. 229, № 1. P. 73 – 91.
- Jorgensen B. B., Kuenen J. G., Cohen Y. Microbial transformations of sulfur compounds in a stratified lake (Solar Lake, Sinai) // Limnol. Oceanogr. 1979. Vol. 24, № 5. P. 799 – 822.
- Kuoppo-Leinikki P., Salonen K. Bacterioplankton in a small polyhumic lake with an anoxic hypolimnion // Hydrobiologia. 1992. Vol. 229, № 1. P. 159 – 168.
- Luthy L., Fritz M., Bachofen R. In situ determination of sulfide turnover rates in a meromictic alpine lake // Appl. Environ. Microbiol. 2000. Vol. 66, № 2. P. 712 – 717.
- Overmann J., Garcia-Pichel F. The Phototrophic Way of Life // The Prokaryotes. N. Y. : Springer, 2006. Vol. 2. P. 32 – 85.
- Padisak J. Phytoplankton // The Lake Handbook. Vol. 1. Limnology and limnetic ecology. N. Y. : Blackwell Publ., 2003. P. 251 – 308.

ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ БАКТЕРИОХЛОРОФИЛЛОВ

Permentier H. P., Schmidt K. A., Kobayashi M., Akiyama M., Hager-Braun C., Neerken S., Miller M., Amesz J. Composition and optical properties of reaction centre core complexes from the green sulfur bacteria *Prosthecochloris aestuarii* and *Chlorobium tepidum* // *Photosynthesis Res.* 2000. Vol. 64, № 1. P. 27 – 39.

Pfennig N., Trüper H. G. Anoxygenic phototrophic bacteria // *Bergey's manual of systematic bacteriology*. Baltimor : William and Wilkins, 1989. Vol. 3. P. 1635 – 1709.

Reynolds C. S. Physical properties of water relevant to limnology and limnetic ecology // *The Lake Handbook*. Vol. 1. Limnology and limnetic ecology. N. Y. : Blackwell Publ., 2003. P. 107 – 114.

Salonen K., Arvola L., Rask M. Autumnal and vernal circulation of small forest lakes in Southern Finland // *Verh. Intern. Ver. Limnol.* 1984. Vol. 22. P. 103 – 107.

Scheer H. An overview of chlorophylls and bacteriochlorophylls: Biochemistry, biophysics, functions and applications // *Chlorophylls and Bacteriochlorophylls*. N. Y. : Springer, 2006. P. 1 – 26.

Steinberg C. E. W. Regulatory impacts of humic substances in lakes // *The Lake Handbook*. Vol. 1. Limnology and limnetic ecology. N. Y. : Blackwell Publ., 2003. P. 153 – 196.

Takahashi M., Ishimura S. Photosynthetic properties and growth of photosynthetic sulfur bacteria in lakes // *Limnol. Oceanogr.* 1970. Vol. 15, № 6. P. 929 – 944.