

УДК 579.68(268.45)

МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ И ИЗОТОПНО-ГЕОХИМИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ОЗЕРА КИСЛО-СЛАДКОЕ – МЕРОМИКТИЧЕСКОГО ВОДОЕМА НА ПОБЕРЕЖЬЕ КАНДАЛАКШСКОГО ЗАЛИВА БЕЛОГО МОРЯ

© 2014 г. А. С. Саввичев, О. Н. Лунина, И. И. Русанов,
Е. Е. Захарова, Е. Ф. Веслополова, М. В. Иванов

Институт микробиологии им. С.Н. Виноградского РАН, Москва

Поступила в редакцию 11.04.2013 г.

В сентябре 2010 г. проведены микробиологические, биогеохимические и изотопно-геохимические исследования оз. Кисло-Сладкое (в ранних публикациях Полусоленое), расположенного на побережье Кандалакшского залива Белого моря. Оз. Кисло-Сладкое образовалось в середине XX века из морского залива за счет поднятия берега. В период проведения исследований поверхностный слой был насыщен сероводородом, а придонный содержал до 32 мг л⁻¹ сероводорода. Величина общей численности микроорганизмов была высокой (ср. 12.3 млн кл. мл⁻¹). Величина световой фиксации CO₂ имела два явных пика. В аэробной зоне максимальная величина фотосинтеза была зарегистрирована на глубинах 1.0 и 2.0 м. Второй, более выраженный пик световой фиксации CO₂, связанный с деятельностью анаэробных фототрофных бактерий, проявлялся в анаэробном слое на глубине 2.9 м (413 мкг С л⁻¹ сут⁻¹). В верхней части анаэробного слоя (2.7–2.9 м) доминировали зелено-окрашенные зеленые серные бактерии (ЗСБ), их максимальная численность достигала 1.12 × 10⁴ кл. мл⁻¹, ниже преобладали коричнево-окрашенные ЗСБ. Интенсивности как сульфатредукции, так и образования метана достигали максимальных значений на горизонте 2.9 м (1690 мкг S л⁻¹ сут⁻¹ и 2.9 мкл CH₄ л⁻¹ сут⁻¹). Изотопный состав углерода растворенного метана из придонного водного слоя ($\delta^{13}\text{C}(\text{CH}_4) = -87.76\text{‰}$) был заметно легче, чем в вышележащих горизонтах ($\delta^{13}\text{C}(\text{CH}_4) = -77.95\text{‰}$). Наиболее изотопнотяжелый метан был обнаружен на горизонте 2.9 м ($\delta^{13}\text{C}(\text{CH}_4) = -72.61\text{‰}$), на этом же горизонте был наиболее активен процесс окисления метана. В результате протекающих реакций углерод органического вещества (ОВ) на горизонте 2.9 м облегчается до -36.36‰ , а минеральный углерод утяжеляется до -7.56‰ . Таким образом, проведенные нами исследования, показали, что оз. Кисло-Сладкое является стратифицированным меромиктическим водоемом с активно функционирующими микробными циклами углерода и серы. Взвешенное вещество водной толщи имеет преимущественно автохтонный генезис. Значительный вклад в продукцию ОВ вносит процесс анаэробного фотосинтеза, протекающий с использованием восстановленных соединений серы.

Ключевые слова: меромиктические водоемы, фракционирование изотопов углерода, анаэробные фототрофные бактерии.

DOI: 10.7868/S002636561401011X

Меромиктические водоемы, имеющие вертикальную стратификацию по температуре и содержанию солей, являются классическими объектами исследований лимнологов, биогеохимиков, микробиологов [1]. Наиболее интересной биологической особенностью таких водоемов является интенсивное развитие процессов сульфатредукции в гипolimнионе и участие фото- и хемоавтотрофных бактерий в продукции органического вещества с необычным изотопным составом углерода [2]. Специфичность микробных процессов в

меромиктических озерах в значительной степени связана с их географическим расположением и генезисом. Состав и функциональная активность микробного сообщества определяется температурой, солевым составом, трофностью, глубиной проникновения света и рядом других параметров. Выраженная сезонность интенсивности микробных процессов показана для бессточных озер Шира и Шунет, расположенных в степной Хакасии [3].

Значительные изменения в изотопном составе углерода органического вещества взвеси, связанные с микробными процессами, осуществляемыми

¹ Автор для корреспонденции (e-mail: Savvichev@mail.ru).

анаэробными фотосинтезирующими бактериями *Chromatium* sp. и *Chlorobium* sp., показаны в Фрамварен фиорде (Норвегия) [4]. Измененный состав $\delta^{13}\text{C}$ углерода органического и неорганического вещества характерен для зоны контакта кислород- и сероводородсодержащих вод самого крупного меромиктического водоема – Черного моря [5].

Озеро Кисло-Сладкое (в ранних публикациях оз. Полусоленое [6]) – меромиктический водоем особого типа. Это небольшое (60 м в ширину и 100 м в длину) озеро с максимальной глубиной 4.2 м расположено в 2 км от ББС МГУ в Ругозерской губе Кандалакшского залива Белого моря на широте Полярного Круга. Кисло-Сладкое озеро это образец водоема, совсем недавно утратившего связь с морем. Озеро образовалось в середине XX века за счет поднятия морского берега. Ранее на этом месте был узкий морской пролив между материком и небольшим островом, с порогами на входе и выходе. Причина превращения пролива в залив, а затем в изолированный водоем связана с ежегодным поднятием Карельского берега со средней скоростью 4 мм в год [7]. В настоящее время пополнение озера пресной водой осуществляется преимущественно во время таяния снега, а дебет стока пресного ручья в летнее время не превышает $1.5 \text{ м}^3 \text{ сут}^{-1}$. Проникновение в озеро морской воды происходит эпизодически во время сизигийных приливов, а также особо сильных нагонных ветров.

Известно (по данным А.Н. Пантюлина [8]), что к концу летнего сезона водная толща озера резко стратифицирована: подповерхностный слой пересыщен кислородом за счет деятельности водорослей и цианобактерий, а придонный охлажденный слой насыщен сероводородом. В наших ранних работах показано, что интенсивность микробных процессов циклов углерода и серы в прибрежном мелководье Кисло-Сладкого озера (глубина до 20 см) достигает исключительно высоких величин [6, 9].

Актуальность исследования водоемов, отделенных от основного морского бассейна, связана, прежде всего, с необходимостью прогноза негативных последствий сероводородного заражения в искусственно замкнутых морских акваториях, появившихся в результате строительства дамб, плотин, приливных электростанций и т.д.

В этой связи основной целью нашей работы было изучение условий существования и определение масштабов биогеохимической деятельности микробного сообщества меромиктического озера Кисло-Сладкое (определение общей численности микроорганизмов, величины интенсивности автотрофной и гетеротрофной фиксации CO_2 , образования и окисления метана, сульфатредукции, учет численности и выделение основных представителей анаэробных фототрофных бакте-

рий), а также проведение изотопно-геохимических исследований (определение изотопного состава углерода органического вещества взвеси, растворенного метана и углерода бикарбоната) в водной толще и донных отложениях водоема.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Работы на озере Кисло-Сладкое ($66^\circ 32.87' \text{ N}$, $33^\circ 08.14' \text{ E}$; рис. 1) проводили в начале сентября 2010 г. Отбор проб воды и донных осадков осуществляли в точке с наибольшей глубиной (4.2 м). Экспозицию флаконов с образцами проводили *in situ* на закрепленном капроновом фале.

Пробы воды отбирали с помощью силиконовой трубки, закрепленной на калиброванном тросе, и портативного медицинского насоса Whale Premium Submersible Pump GP1352 (Ирландия). Отобранную воду разливали в 30 мл стеклянные флаконы, закрывали без пузырька воздуха резиновой газонепроницаемой пробкой и обжимали алюминиевой крышкой с отверстием. Донные осадки отбирали лимнологическим стратометром со стеклянной трубкой диаметром 6 см. Из трубки стратометра пробы осадков переносили в 5-мл пластиковые шприцы с резиновым поршнем и обрезанным краем, которые, после наполнения образцом структурно ненарушенного осадка, без доступа воздуха закрывали резиновой газонепроницаемой пробкой.

Содержание кислорода, сероводорода и значение щелочного резерва определяли немедленно после отбора проб стандартными наборами реактивов Аквамерк (Германия).

Для учета общей численности микроорганизмов (ОЧМ) и их биомассы пробы воды фиксировали раствором глутаральдегида, конечная концентрация которого в пробе составляла 2%. Затем 1–5 мл фиксированной пробы фильтровали через черные поликарбонатные фильтры (“Миллипор”) с диаметром пор 0.2 мкм. Клетки на фильтрах окрашивали раствором акридинового оранжевого [10]. Препараты просматривали с помощью люминесцентного микроскопа ЛЮМАМ И-2 с системой визуализации Image Scope Colog (M) при увеличении $\times 1000$. Учет клеток проводили с экрана монитора в 20 полях зрения. Объем бактериальных клеток вычисляли на основании измерений их длины и ширины, объем кокков вычисляли по формуле для объема шара, палочек – по формуле для объема цилиндра.

Для определения изотопного состава углерода органического вещества взвеси ($\delta^{13}\text{C}-\text{C}_{\text{орг.}}$) пробы воды фильтровали через предварительно прокалинные стекловолокнистые фильтры GF/F диаметром 47 мм с последующим высушиванием образца при температуре 60°C . Фильтрат использовали для определения изотопного состава угле-

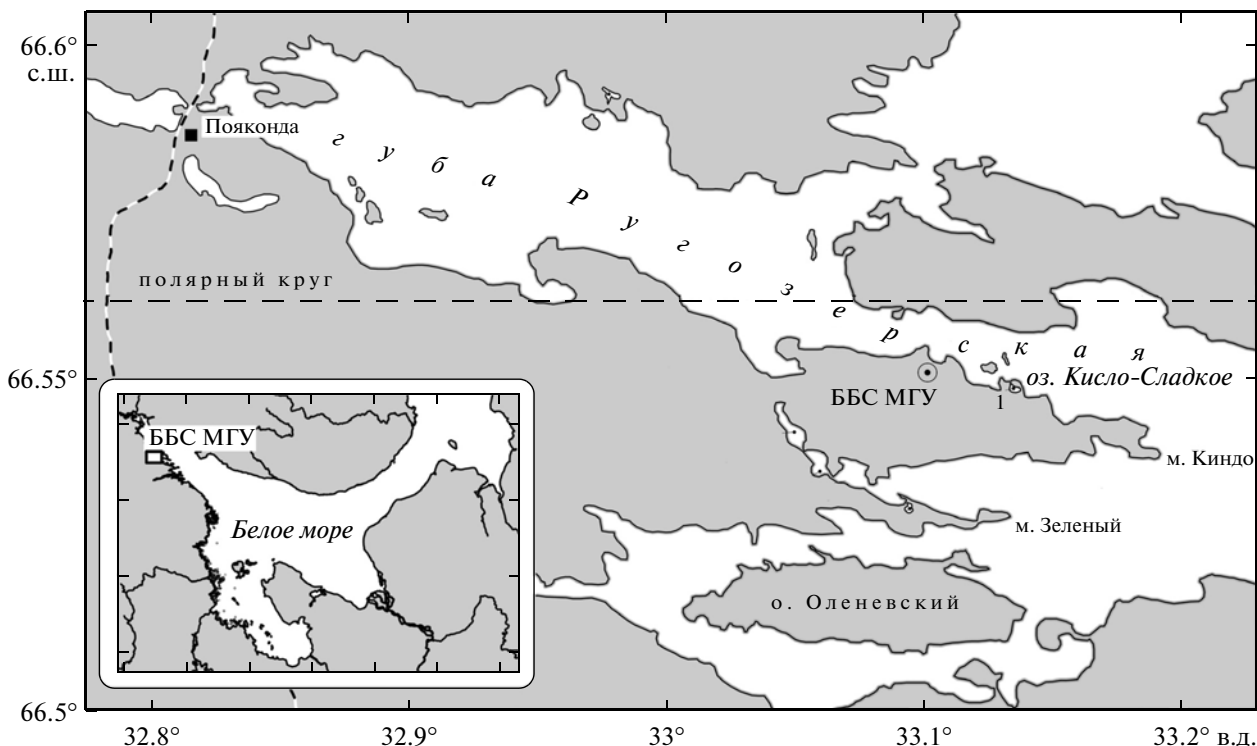


Рис. 1. Меромиктическое оз. Кисло-Сладкое (побережье Ругозерской губы Кандалакшского залива Белого моря).

рода растворенного бикарбоната. Измерения $\delta^{13}\text{C}$ проводили на масс-спектротоме Delta Plus (Германия). Точность измерений 0.1‰.

Интенсивности микробных процессов световой и темновой ассимиляции углекислоты (САУ и ТАУ), сульфатредукции (СР), образования (МГ) и окисления метана (МО) определяли радиоизотопным методом с использованием меченых соединений – $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$, $^{14}\text{CH}_4$ и $\text{Na}_2^{35}\text{SO}_4$. При определении интенсивности САУ и ТАУ на каждом горизонте отбора использовали 2 светлые и 1 темную склянки, в которые добавляли по 0.2 мл (20 мкКи) раствора $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$. В качестве селективного ингибитора окислительного фотосинтеза использовали диурон в конечной концентрации 10^{-7} мМ [11]. Склянки вывешивали на капроновом фале и экспонировали на буйковой станции в течение 1 сут на соответствующих горизонтах в условиях *in situ*. По завершении экспозиции содержимое флаконов фиксировали 1 мл разбавленной HCl и фильтровали через капроновые мембранные фильтры с размером пор 0.2 мкм. Продукцию фотосинтеза рассчитывали по разнице интенсивностей в светлой и темной склянке. Продукцию окислительного фотосинтеза рассчитывали по разнице суммарного и аноксигенного (светлая склянка с диуроном) фотосинтеза.

Инкубацию проб воды и осадков для определения интенсивности остальных процессов также

проводили в условиях *in situ*. После завершения инкубации образцы фиксировали 1 мл 0.1 М раствора КОН. Дальнейшую лабораторную обработку образцов проводили по ранее описанным методикам [12]. Измерение радиоактивности конечных продуктов проводили на сцинтилляционном счетчике Rack-Betta 1219 (“LKB”, Швеция). При расчете интенсивности ТАУ и САУ учитывали $^{14}\text{C}-\text{CO}_2$ как в составе клеток бактерий, так и в составе внеклеточного растворенного органического вещества. Доверительный интервал для численных показателей САУ, ТАУ, МГ, МО и СР варьирует от 10 до 40%.

Численность фотосинтезирующих бактерий определяли методом посева предельных разведенных свежееотобранных водных образцов на агаризованную (0.8%) питательную среду следующего состава (г/л дист. воды): KH_2PO_4 – 0.7; NaCl – использовали варианты: 5, 10, 15, 20, 25; NH_4Cl – 0.7; $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ – 0.5; KCl – 0.33; NaHCO_3 – 0.15 г; CaCl_2 – 0.01; $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$ – 0.1; $\text{Na}_2\text{S} \cdot 9\text{H}_2\text{O}$ – 0.05; Na -ацетат – 0.05 г; Na -пируват – 0.05; дрожжевой экстракт – 0.01; раствор микроэлементов – 1 мл, витамин B_{12} – 20 мкг, pH среды 7.5–8.0. Для высева сульфатредуцирующих микроорганизмов использовали среду Видделя для морских форм [13].

Для определения содержания метана использовали “head-space” метод отбора проб воды и осадков. Содержание метана в пробах определяли

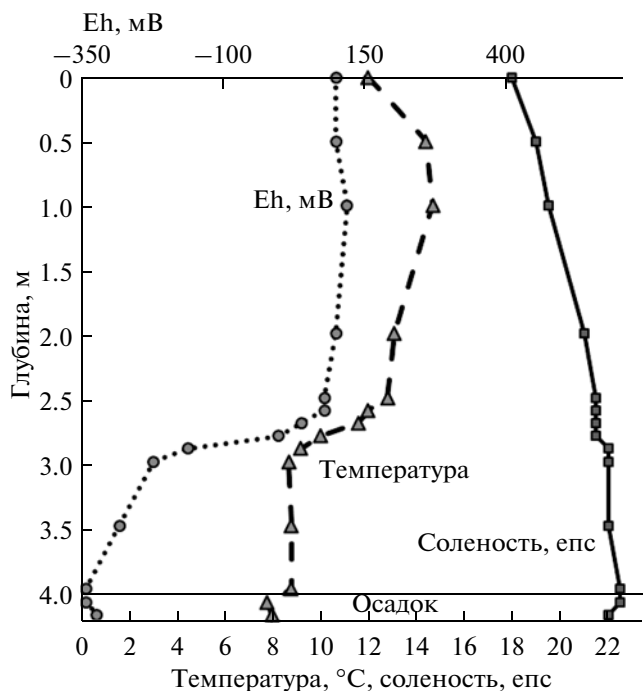


Рис. 2. Температура, соленость и окислительно-восстановительный потенциал водной толщи и поверхностного слоя осадков оз. Кисло-Сладкое в сентябре 2010 г.

по методике фазово-равновесной дегазации [14]. Концентрацию метана измеряли на газовом хроматографе с пламенно-ионизационным детектором Кристалл-2000-М. Содержание сульфата и хлорида (с предварительной дистилляцией и концентрированием) определяли на ионном хроматографе Biotronik (Германия). Статистическую обработку результатов проводили на персональном компьютере с помощью программы Excel 2000.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Озеро Кисло-Сладкое. Гидрологическая характеристика. Термохалинная структура оз. Кисло-Сладкое определяется как сезоном, так и конкретными погодными условиями. Во время проведения наших исследований (начало осени) температура поверхностного конвективного слоя варьировала в течение суток от 11 до 14°C (в августе поверхностный водный слой был прогрет до 20–22°C; данные А.Н. Пантюлина), в то время как нижний слой сохранял температурные условия летнего сезона (8–10°C) (рис. 2). Повышение солёности с глубиной водоема было выражено слабо: 18.0 г л⁻¹ в поверхностном слое и 22.5 г л⁻¹ в придонном (рис. 2). Слабо опресненный водный слой достигал глубины 1.0 м. Таким образом, термохалинная структура водоема в основном сохранила двухслойное строение.

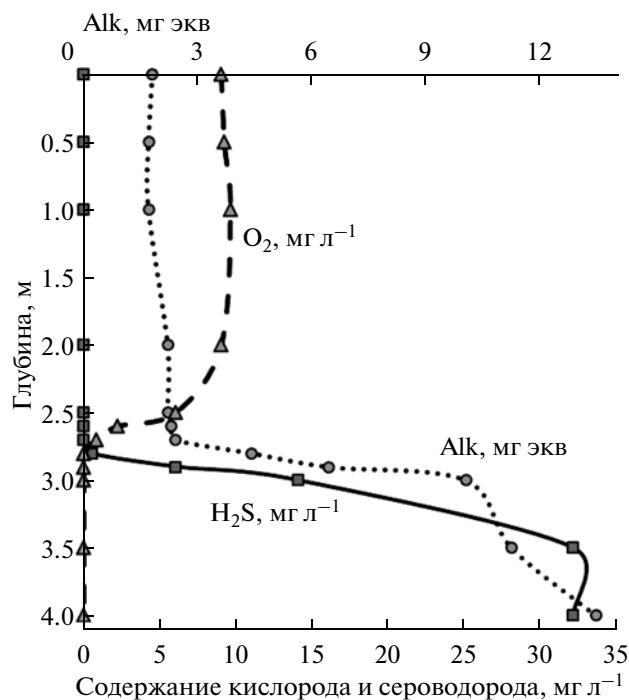


Рис. 3. Содержание кислорода, сероводорода и щелочного резерва водной толщи оз. Кисло-Сладкое.

От поверхности и до глубины 2.7 м значение окислительно-восстановительного потенциала было положительным. Резкий скачок Eh был обнаружен в интервале глубин 2.8–2.9 м. Измерения концентрации кислорода и сероводорода позволили зафиксировать на глубине 2.7–2.9 м наличие узкой редокс-зоны, характерной полным исчезновением кислорода и появлением сероводорода (рис. 3). Минимальная концентрация кислорода обнаруживалась вместе со следами сероводорода на горизонте 2.7 м. Максимальное содержание кислорода отмечено в подповерхностном слое воды (9.6 мг л⁻¹), сероводорода — в придонном (32 мг л⁻¹, рис. 3). Значение щелочного резерва (Alk) слабо росло от 1.7 до 2.4 мг-экв/л от поверхностного слоя до горизонта 2.8 м, а затем резко повышалось в слое редокс-зоны до 10.0 мг-экв/л на глубине 3.0 м с дальнейшим повышением до 13.4 мг-экв/л в придонном слое (рис. 3).

Донные осадки, в поверхностном слое жидкие, пелитовые, черного цвета, восстановленные, с сильным запахом сероводорода, включали растительные остатки. Глубже 2–5 см осадок немного уплотнялся и приобретал алевритовую и песчаную фракцию, при этом значение щелочного резерва иловой воды снижалось с 13 до 8 мг-экв/л. Общая солёность (22.5‰) в поровой воде, отжатой из образца осадка, соответствовали значениям, характерным для наддонной воды (рис. 2).

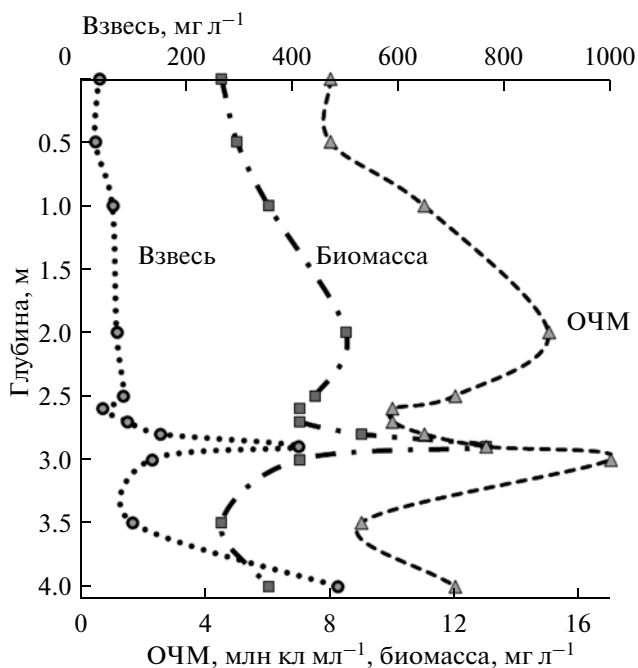


Рис. 4. Общая численность микроорганизмов (ОЧМ), биомасса микроорганизмов (БМ) и содержание взвеси в водной толще оз. Кисло-Сладкое.

Общая численность и биомасса микроорганизмов, интенсивность CO_2 ассимиляции в водной толще озера. Результаты определения общей численности микроорганизмов (ОЧМ) и интенсивности световой и темновой ассимиляции CO_2 приведены на рис. 4. Величина ОЧМ была весьма высокой (ср. 12.3 млн кл мл⁻¹), что указывает на мезотрофно-евтрофное состояние водоема. Минимальная величина ОЧМ (8 млн кл мл⁻¹) соответствовала поверхностному горизонту, а максимальная (15–17 млн кл мл⁻¹) – выявлена на горизонтах 2 и 3 м. Средний объем клеток бактерий в аэробной водной толще составлял 1.1 мкм³, на глубинах 2.6 и 2.7 м – 1.4 мкм³, а в “пурпурном” слое достигал 2.0 мкм³. Соответственно величина микробной биомассы была очень высокой (9–17 мг л⁻¹ в аэробном слое и 26 мг л⁻¹ в слое 2.9 м, рис. 4).

Темновая ассимиляция углекислоты (ТАУ) является суммарным показателем, включающим как интенсивность гетеротрофного карбоксилирования, так и автотрофное потребление углекислоты при хемосинтезе. От поверхности воды и до глубины 2.6 м величина ТАУ является характеристикой активности гетеротрофного бактериопланктона, поскольку хемоавтотрофные процессы протекают слабо, из-за отсутствия (недостатка) неорганических восстановителей. Наблюдаемое постепенное увеличение интенсивности ТАУ от поверхностного водного слоя до верхней границы

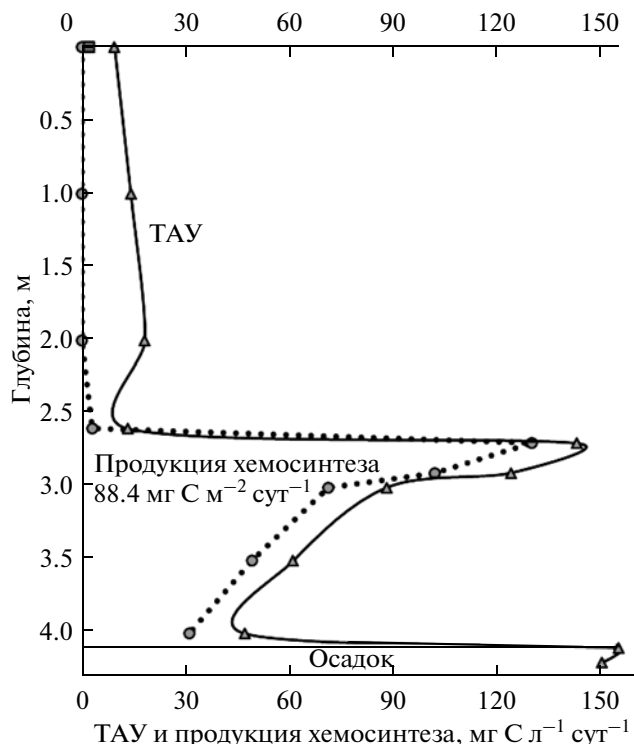


Рис. 5. Интенсивность темновой фиксации CO_2 (ТАУ) и интенсивность хемосинтеза (ХС), в водной толще оз. Кисло-Сладкое. Продукция хемосинтеза в водной толще – 88.4 мг С м⁻² сут⁻¹.

редокс-зоны (от 9.3 до 18.1 мкг С л⁻¹ сут⁻¹) свидетельствует об активной деструкции свежего автотонного органического вещества, образуемого фитопланктоном преимущественно в подповерхностных горизонтах (рис. 5). Начиная с 2.7 м величина ТАУ скачкообразно возрастает до 145 мкг С л⁻¹ сут⁻¹. Поскольку именно для этого горизонта характерно совместное существование кислорода и сероводорода, то пик величины ТАУ логично объяснить активностью аэробных автотрофных микроорганизмов, окисляющих сероводород. При столь резком увеличении ТАУ на горизонте 2.7 м, ОЧМ практически не меняет своей величины (10 млн кл мл⁻¹). Это объясняется значительной разницей в потреблении углекислоты гетеротрофными и хемоавтотрофными микроорганизмами. На нижележащих водных горизонтах величина ТАУ плавно падает от редокс-зоны к придонному слою (от 143 до 47 мкг С л⁻¹ сут⁻¹). Процесс ассимиляции углекислоты осуществляется как за счет анаэробных гетеротрофных микроорганизмов, так и за счет анаэробных хемоавтотрофов: гидрогенотрофных сульфатредукторов и метаногенов. В поверхностном слое донных осадков величина ТАУ увеличивается и достигает 455 мкг С л⁻¹ сут⁻¹.

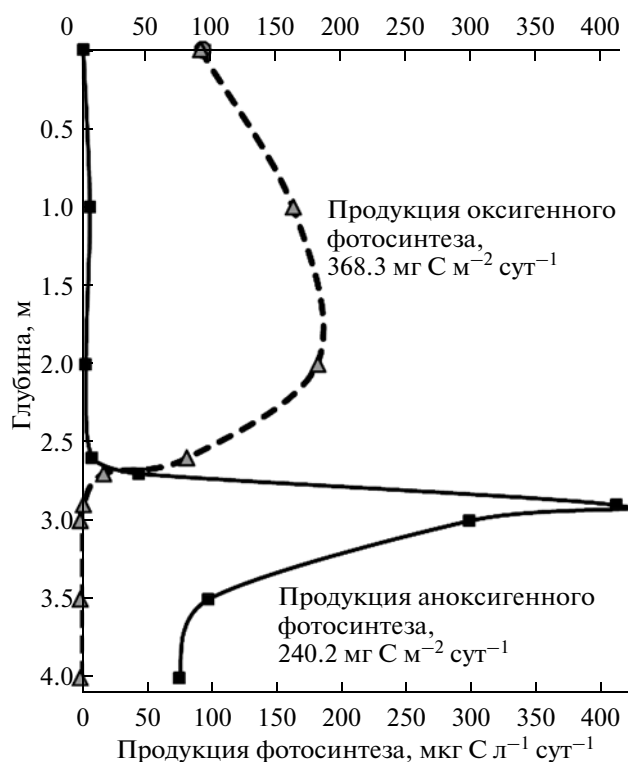


Рис. 6. Интенсивность оксигенного (ОФ) и аноксигенного (АФ) фотосинтеза в оз. Кисло-Сладкое в сентябре 2010 г.

Ориентировочная количественная оценка доли хемоавтотрофной фиксации CO_2 в темновом процессе выполнена согласно методу, предложенному М.В. Ивановым для оз. Могильное [2]. Средняя величина удельной ТАУ (в расчете на 10^6 клеток ОЧМ) для нижней части аэробной зоны (расчет проведен для горизонта 2.6 м), где хемоавтотрофы не развиваются из-за отсутствия восстановленных субстратов, составляет $1.32 \text{ мкг С сут}^{-1}$. Мы допускаем, что такая же удельная гетеротрофная ассимиляционная активность соответствует нижележащим слоям, где помимо гетеротрофных микроорганизмов активно функционируют хемоавтотрофы. Путем умножения усредненной удельной ТАУ на ОЧМ соответствующего горизонта получаем значения гетеротрофной компоненты ТАУ. Разница таких показателей с суммарной ТАУ рассматривается как количественная оценка микробного хемосинтеза (рис. 5). Пик активности хемосинтеза приходится на водный слой 2.7 м ($130 \text{ мкг С сут}^{-1}$) на горизонте 2.9 м активность хемосинтеза снижается до $102 \text{ мкг С сут}^{-1}$), а в анаэробном слое составляет $31\text{--}71 \text{ мкг С сут}^{-1}$.

Величина световой фиксации CO_2 имела два явно выраженных пика (рис. 6). В аэробной зоне максимальная величина фотосинтеза фитопланктона зарегистрирована на глубинах 1.0 и

2.0 м. На нижней границе аэробной зоны (2.6 м) интенсивность фотосинтеза снижалась вдвое. Второй, более выраженный, чем первый, пик световой фиксации углекислоты проявлялся в анаэробном слое, начиная с глубины 2.9 м ($413 \text{ мкг С л}^{-1} \text{ сут}^{-1}$). При дальнейшем погружении интенсивность фотосинтеза падает, но остается достаточно высокой даже в придонном горизонте ($76 \text{ мкг С л}^{-1} \text{ сут}^{-1}$). Применение диурона в качестве специфического ингибитора оксигенного фотосинтеза позволило получить значения интенсивности CO_2 ассимиляции аноксигенных фототрофных бактерий (АФБ) (рис. 6). Активный аноксигенный фотосинтез начинает проявляться на глубине 2.7 м ($45 \text{ мкг С л}^{-1} \text{ сут}^{-1}$), а на горизонте 2.9 м достигает своего максимального значения ($411 \text{ мкг С л}^{-1} \text{ сут}^{-1}$).

Аноксигенные фототрофные бактерии в оз. Кисло-Сладкое. Первичным показателем интенсивности развития фототрофных микроорганизмов, как водорослей, так и бактерий, является естественный цвет воды. В наших исследованиях вода верхних горизонтов (до 2.5 м) не имела выраженной окраски. В редокс-зоне (2.6–2.7 м) вода была окрашена в светло-салатовый, а на глубине 2.8 м — в светло-зеленый цвет за счет развития зеленоокрашенных АФБ. Сразу же под редокс-зоной, на глубине 2.9 м отчетливо выделялся слой розовоокрашенной воды. Микроскопические исследования показали, что розовый слой содержит множество одноклеточных водорослей: криптофитовых фитофлагеллят (*Cryptophyta*; *Cryptomonadaceae*). На глубине 3 м и ниже вода имела бурозеленый цвет за счет интенсивного развития зелено- и коричнево-окрашенных зеленых серобактерий (ЗСБ).

При анализе спектров пигментов взвеси с разных глубин (табл. 1), а также по данным количественного учета колоний АФБ, выросших при посевах свежееотобранных водных образцов на агаризованную питательную среду, в верхней части анаэробного слоя 2.7–2.9 м доминировали зеленоокрашенные ЗСБ, максимальная численность которых, по данным посевов, достигала $1.12 \times 10^4 \text{ кл мл}^{-1}$, а в качестве минорного компонента присутствовали единичные клетки несерных пурпурных бактерий (НПБ). В нижней части анаэробной зоны преобладали коричневоокрашенные ЗСБ. Их количество, также по данным посевов, заметно увеличивалось, начиная с глубины 2.9 ($6.75 \times 10^3 \text{ кл/мл}$) и до дна ($5.06 \times 10^4 \text{ кл/мл}$). Пурпурные серные бактерии (ПСБ) были выделены со всех горизонтов анаэробной водной толщи, но заметной зональности для них обнаружено не было (табл. 1). Из накопительных культур, полученных с разных горизонтов водной толщи оз. Кисло-Сладкое были выделены необычные зеленоокрашенные ЗСБ, напоминающие *Chlorobium*

Таблица 1. Содержание фотосинтетических пигментов в водных горизонтах и численность анаэробных фотосинтезирующих бактерий, учитываемых на агаризованных питательных средах (оз. Кисло-Сладкое, сентябрь 2010 г.)

Глубина, м	Содержание фотосинтетических пигментов, мкг л ⁻¹		Количество жизнеспособных клеток (10 ³ кл мл ⁻¹)		
	хлорофилл <i>a</i>	бактериохлорофилл (<i>d + e</i>)	зелено-окрашенные ЗСБ	коричнево-окрашенные ЗСБ	ПСБ
2.0	8.2	0	0	0	0
2.7	0	120	11.2	0.5–0.8	3.4
2.9	690	66	11.3	6.8	3.4
3.0	0	133	3.5	3–9	4.5
4.0	0	160	99	50	3.4

chlorovibrioides (филогенетически очень близкие к *Chlorobium phaeovibrioides*), коричнево-окрашенные ЗСБ *Chlorobium phaeovibrioides*, пурпурные серные бактерии – *Thiocapsa rosea* и *Thiorhodococcus kakinadensis*, несерные пурпурные бактерии – *Rhodovulum sulfidophilum* [15].

Процесс бактериальной сульфатредукции. Проведенные радиоизотопные эксперименты показали, что процесс сульфатредукции начинает реально проявляться на горизонте 2.7 м, соответствующему верхнему горизонту редокс зоны (рис. 7). Ниже интенсивность сульфатредукции возрастает и достигает максимально высоких значений (1690 мкг S л⁻¹ сут⁻¹) в “пурпурном” водном горизонте 2.9 м. Именно на этом горизонте процесс образования свежего органического вещества за счет анаэробного фотосинтеза протекает наиболее активно. Ниже 2.9 м интенсивность сульфатредукции заметно снижается: в два раза на горизонте 3.0 м и в шесть раз на горизонте 3.5 м. Примечательно, что даже в наиболее активном поверхностном слое осадка (0–2 см) интенсивность сульфатредукции была вдвое ниже (890 мкг S л⁻¹ сут⁻¹), чем в водном слое 2.9 м. Численность жизнеспособных клеток сульфатредукторов в “пурпурном” слое на основании учета колоний составила 10⁴ клеток в мл, в то время как в придонном слое при максимальном содержании сероводорода – 10³ клеток в мл.

Изменение концентрации сульфата позволяет косвенно судить об интенсивности микробных процессов серного цикла, как окислительных, так и восстановительных. Для морских водоемов с постоянным соотношением основных солей можно использовать абсолютные значения концентрации сульфата. Для стратифицированных водоемов с переменной соленостью водной толщи уместно использование величины долевого содержания сульфата, выражаемого в сульфат-хлоридном коэффициенте (SO₄²⁻/Cl⁻). Приведенные на рис. 8 данные показывают, что в аэробной зоне оз. Кисло-Сладкое (до слоя 2.6 м) величина

коэффициента варьирует от 0.130 до 0.141, что соответствует показателю открытого Белого моря. На глубинах 2.7–2.8 м доленое содержание сульфата выше, чем в поверхностном слое (0.153–0.162). Это свидетельствует о том, что в микробном серном балансе образование сульфата за счет окислительных процессов, связанных с деятельностью тионовых, пурпурных серных и зеленых серных бактерий, превышает его потребление сульфатредуцирующими бактериями. На горизонте 2.9 м, наиболее продуктивном, как по пока-

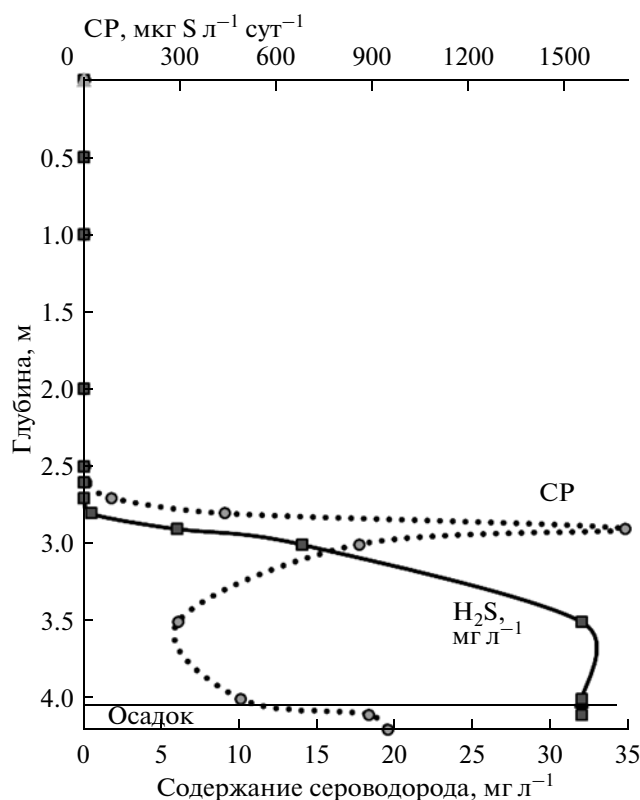


Рис. 7. Интенсивность сульфатредукции (СР) и содержание сероводорода [H₂S] в водной толще и в поверхностном слое осадков оз. Кисло-Сладкое.

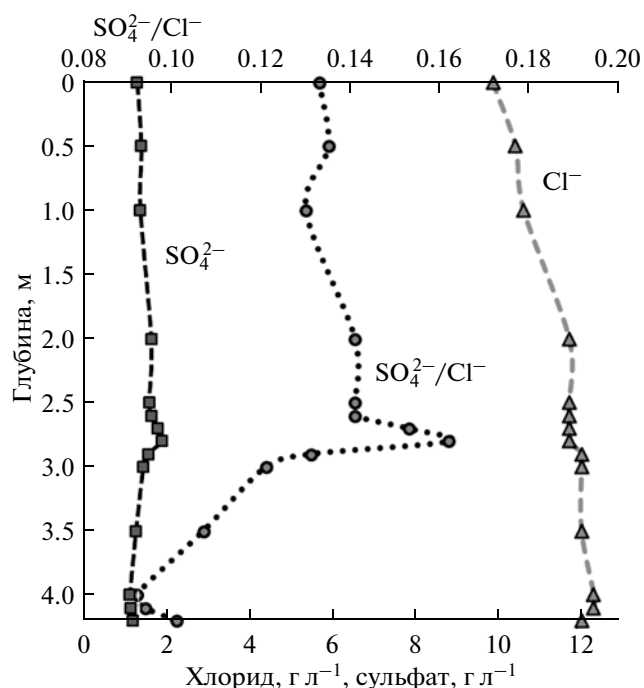


Рис. 8. Концентрация хлорид и сульфат ионов, их соотношение в воде и поровой воде осадков оз. Кисло-Сладкое.

зателю фотосинтеза, так и по интенсивности сульфатредукции, величина сульфат-хлоридного коэффициента составляет 0.131. Таким образом, здесь наблюдается примерное равновесие серного баланса, немного сдвинутого в сторону восстановительных процессов, приводящих к потреблению сульфата. На нижележащих горизонтах, начиная с 3.0 м содержание сульфата явно понижено (до 0.092 в придонном слое), что является следствием активных процессов сульфатредукции.

Содержание метана, процессы образования и окисления метана. На рис. 9 представлены данные по вертикальному распределению метана в водной толще и поверхностном осадке и интенсивности его образования и окисления. Метан присутствует во всей водной толще озера. В метровом поверхностном слое концентрация CH_4 составляет 1.3–2.6 мкл l^{-1} , на глубине 2 м его содержание повышается до 28 мкл l^{-1} , а далее плавно растет до максимального значения 112 мкл $\text{CH}_4 \text{ л}^{-1}$ в придонном горизонте.

Интенсивность образования метана (МГ) скачкообразно появляется на “пурпурном” горизонте 2.9 м. Ниже, начиная с горизонта 3.0 м, величина МГ убывает, но продолжает оставаться высокой в придонном водном слое. В донных отложениях наибольшая интенсивность метаногенеза наблюдалась в поверхностном слое осадка 0–2 см (рис. 9). По абсолютным величинам интенсивность образования метана в донных осад-

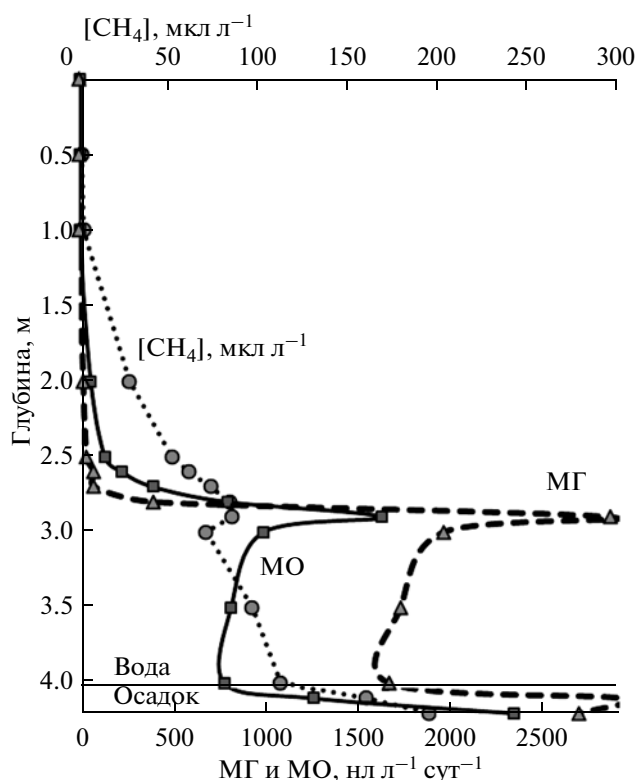


Рис. 9. Содержание метана $[\text{CH}_4]$, интенсивность образования (МГ) и окисления метана (МО) в водной толще и поверхностных осадках оз. Кисло-Сладкое.

ках варьировала от 2.1 до 4.85 мкл $\text{CH}_4 \text{ дм}^{-3} \text{ сут}^{-1}$. Микробное окисление метана (МО) происходит как в аэробной, так и в анаэробной частях водной толщи оз. Кисло-Сладкое. Максимальная интенсивность МО приходится на “пурпурный” горизонт (1630 нл $\text{l}^{-1} \text{ сут}^{-1}$), при этом интенсивность МО составляет только 57% от интенсивности МГ. В вышележащих горизонтах водной толщи интенсивность МО значительно снижается, но по абсолютным значениям превышает величины интенсивностей МГ. В поверхностном двухметровом слое снижается как интенсивность МО, так и содержание самого метана (рис. 9).

Изотопный состав углерода растворенного метана из придонного водного горизонта ($\delta^{13}\text{C} (\text{CH}_4) = -87.76\text{‰}$) был заметно легче, чем соответствующие величины в вышележащих горизонтах ($\delta^{13}\text{C} (\text{CH}_4) = -77.95\text{‰}$, рис. 10). Утяжеление изотопного состава углерода метана свидетельствует об эффекте фракционирования, возникающего при микробном потреблении преимущественно легкого изотопа углерода. Наиболее изотопнотяжелый метан был обнаружен на “пурпурном” горизонте 2.9 м ($\delta^{13}\text{C} (\text{CH}_4) = -72.61\text{‰}$), на этом же горизонте наиболее активен процесс окисления метана. На вышележащих аэробных горизонтах

водной толщ метан незначительно облегчается за счет его дополнительного образования *in situ*. Субстратом для метаногенных архей на этом горизонте, вероятно, служат восстановленные соединения, поступающие из нижележащего анаэробного сероводородсодержащего водного слоя.

Изотопный состав углерода органического вещества взвеси и изотопный состав растворенного минерального углерода. Данные по определению изотопного состава углерода органического вещества взвеси и изотопного состава растворенного минерального углерода в воде оз. Кисло-Сладкое (рис. 10) хорошо согласуются с результатами определения активности фотосинтеза (рис. 6). Основной пик продукции оксигенного фотосинтеза на глубине 2.0 м совпадает с локальным максимумом величины фракционирования изотопов углерода ($\Delta = 17.03\text{‰}$). В вышележащих поверхностных горизонтах (поверхность и 1.0 м), где количество взвеси было ниже, была ниже как продукция фотосинтеза, так и величина фракционирования изотопов углерода ($\Delta = 8.32$ и 12.29‰). Изотопный состав углерода органического вещества взвеси в поверхностном двухметровом слое мало отличался от соответствующих значений, характерных для морской взвеси, это указывает на то, что доля аллохтонной взвеси, поступающая из пресного ручья была незначительна. Горизонт 2.6 м характеризуется локальным минимумом активности фотосинтеза (рис. 6), что приводит к относительному понижению фракционирования изотопов углерода ($\Delta = 11.94\text{‰}$). В узком “пурпурном” водном слое 2.9 м активность как автотрофных, так и гетеротрофных процессов (аноксигенный фотосинтез, МГ, МО и СР) была максимальной. В результате протекающих реакций углерод органического вещества облегчается до -36.36‰ , а минеральный углерод утяжеляется до -7.56‰ , соответственно, разница в значениях составила 28.8‰ . В придонном горизонте изотопный состав углерода органического вещества утяжеляется и достигает значения -22.42‰ , а величина фракционирования вновь падает до значения $\Delta = 11.84\text{‰}$.

ОБСУЖДЕНИЕ

Во время проведения наших исследований (начало сентября 2010 г.) температура поверхностного водного слоя оз. Кисло-Сладкое опустилась до $11-14^\circ\text{C}$, а соленость повысилась до 18‰ (в конце июля 2010 г. поверхностная температура достигала 22°C , а соленость 12‰ , А.Н. Пантюлин, личное сообщение). Таким образом, термохалинная стратификация была менее выражена, чем в летний сезон. Однако водная толща сохраняла явно выраженный хемоклин, а также четкую вертикальную зональность локализации биогеохимически значимых микробных

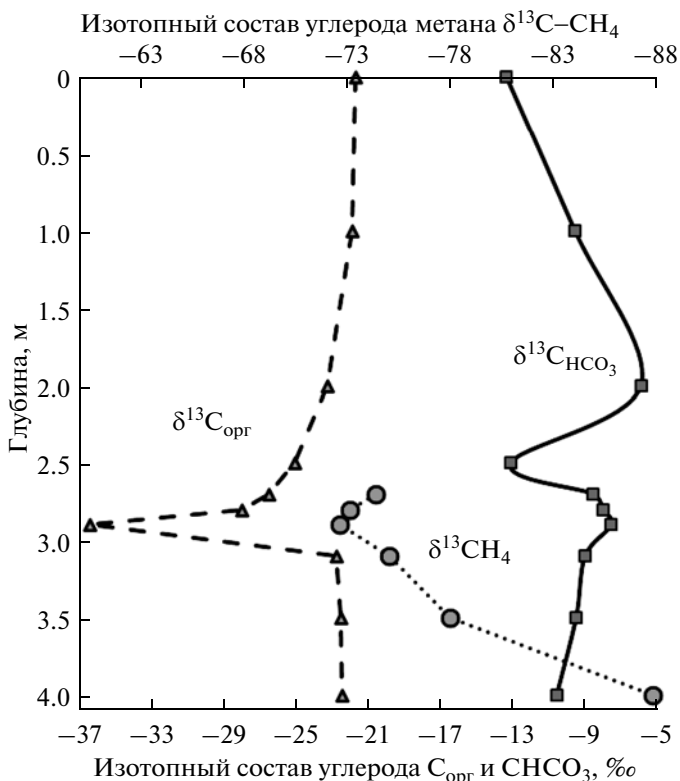


Рис. 10. Изотопный состав углерода органического вещества взвеси ($\delta^{13}\text{C}_{\text{орг}}$), углерода бикарбоната ($\delta^{13}\text{C}-\text{НСO}_3$) и углерода метана ($\delta^{13}\text{C}-\text{СН}_4$) в водной толще оз. Кисло-Сладкое.

процессов. Верхняя аэробная зона от поверхности и до глубины 2.5 м характеризовалась относительно высокой продукцией фотосинтеза $-368.3 \text{ мг С м}^{-2} \text{ сут}^{-1}$ (рис. 6). Анализ величин изотопного состава углерода органического вещества взвеси ($\delta^{13}\text{C}_{\text{орг}} = -21.7...-22.9\text{‰}$) поверхностного двухметрового слоя указывает на автотрофное происхождение этой взвеси (рис. 10). Общая численность микроорганизмов, а также интенсивность темновой ассимиляции углекислоты (рис. 4, 5) явно превышают значения, характерные для мезотрофных озер. Обращает на себя внимание значительный средний объем клеток бактериопланктона ($0.8-2.0 \text{ мкм}^3$), средний объем клеток бактерий в открытом Белом море составляет лишь 0.28 мкм^3 [15].

На глубине 2.6 м (нижняя граница аэробного слоя, рис. 4–6) наблюдалось консолидируемое падение всех параметров, характеризующих микробную активность (ОЧМ, ТАУ, активность фотосинтеза). Существенные изменения показателей микробной активности начинаются на глубине 2.7 м, где еще определяются следовые количества растворенного кислорода и куда проникает поток сероводорода; на этом горизонте активный хемо-

синтез совмещен с верхней границей процесса сульфатредукции (рис. 5, 7). “Пурпурный” водный слой, локализованный на глубине 2.9 м, характерен не только ярко выраженным цветом, но и максимальными показателями микробной активности, причем, как автотрофной, так и гетеротрофной. В этом локальном слое продукция аноксигенного фотосинтеза достигает $411 \text{ мкг С л}^{-1} \text{ сут}^{-1}$, а сульфатредукции $1.7 \text{ мг S л}^{-1} \text{ сут}^{-1}$ (рис. 6, 7). Активный аноксигенный фотосинтез продолжается и ниже “пурпурного” горизонта. Суммарная продукция бактериального фотосинтеза составляет $240 \text{ мг С м}^{-2} \text{ сут}^{-1}$, что лишь в полтора раза уступает мощности оксигенного фотосинтеза. При этом мощность хорошо освещенного слоя оксигенного фотосинтеза составляет 2.7 м, а мощность “затемненного” слоя бактериального фотосинтеза только 1.3 м. Факт интенсивной продукции органического вещества в этой зоне подтверждается существенным увеличением количества взвеси (до 410 мг л^{-1} на горизонте 2.9 м, рис. 4). В слое 2.9 м углерод органического вещества взвеси имеет наиболее облегченный состав ($\delta^{13}\text{C}_{\text{орг}} = -36.36\%$, рис. 10). Сообщество аноксигенных фототрофных бактерий было представлено как зелено-окрашенными (*Chlorobium* sp.), так и коричнево-окрашенными зелеными серобактериями (*Chl. phaeovibrioides*).

Известно, что на границе аэробных и сероводородсодержащих вод в меромиктических озерах разного типа массовое развитие аноксигенных фототрофных бактерий приводит к заметному облегчению изотопного состава углерода органического вещества взвеси [17]. Так, в сентябре 2001 г. в оз. Могильное в водном слое 9.5 м $\delta^{13}\text{C}_{\text{орг}} = -33.0\%$, в сообществе аноксигенных фототрофных бактерий доминировали коричнево-окрашенные зеленые серобактерии *Chl. phaeovibrioides* [17]). В сентябре 2003 г. в высокогорном меромиктическом оз. Гёк-Гель в водном слое 30 м непосредственно в зоне контакта аэробных и сероводородсодержащих вод $\delta^{13}\text{C}_{\text{орг}} = -37.0\%$, а величина фракционирования составила 28.05‰ [18]. В хемоклине оз. Гёк-Гель доминировали коричнево-окрашенные зеленые серобактерии *Chl. phaeobacteroides*.

Глубже 3.0 м находится собственно анаэробная зона, где максимально содержание, как сероводорода (32 мг л^{-1}), так и метана ($70\text{--}112 \text{ мкл л}^{-1}$), при этом активность ТАУ, интенсивности аноксигенного фотосинтеза и хемосинтеза резко падают (рис. 5, 6), уменьшается и стабилизируется интенсивность процессов сульфатредукции и метаногенеза (рис. 7, 9).

Интенсивность микробных процессов в поверхностном слое донных осадков существенно не отличалась от соответствующих значений в придонном водном слое, что характерно для ме-

ромиктических водоемов с явно невыраженной границей вода — донные отложения. Вероятно, что здесь концентрируется труднодоступное для разложения в анаэробных условиях органическое вещество. Расчет показал, что суточная продукция сероводорода в двадцатисантиметровом слое осадка составила 470 мкм S м^{-2} . В то же время суточная продукция сероводорода непосредственно в водной толще составила $2200 \text{ мкм S м}^{-2}$. Используя обобщенное уравнение сульфатредукции: $2[\text{CH}_2\text{O}] + \text{SO}_4^{2-} > \text{H}_2\text{S} + 2\text{HCO}_3^-$ и зная продукцию восстановленной серы, рассчитан расход органического вещества на восстановление сульфата. В период наших исследований суточный расход $\text{C}_{\text{орг}}$ в процессе сульфатредукции в водной толще и поверхностном горизонте осадков оценивается величиной 65 мг С м^{-2} . Известно, что наряду с сульфатредукцией терминальной фазой анаэробного разложения органического вещества является процесс восстановления бикарбоната и образования метана, который происходит преимущественно при использовании водорода: $4[\text{CH}_2\text{O}] > 4\text{H}_2 + \text{CO}_2 > \text{CH}_4 + 2\text{H}_2\text{O}$. Расчет показал, что суточная продукция метана в слое осадка составила 2.2 мкм м^{-2} , а в водной толще 10 мкм м^{-2} . Учитывая, что весь водород имеет биогенное (микробное) происхождение, получаем, что суточный расход органического вещества на образование метана составляет 0.6 мг С м^{-2} . Таким образом, сульфатредукция в озере Кисло-Сладкое оказывается значительно более значимым ($\times 110$) биогеохимическим процессом, чем метаногенез.

Для оценки значимости и масштабов биогеохимических процессов, протекающих в оз. Кисло-Сладкое, уместно провести сравнение с известными аналогами. В настоящее время наиболее изученным меромиктическим водоемом морского генезиса является реликтовое оз. Могильное [2, 17]. Наиболее значимые параметры, характеризующие микробные процессы, протекающие в водной толще этих водоемов приведены в табл. 2. Основные представленные характеристики позволяют констатировать принципиальное сходство двух меромиктических водоемов. Интегральные величины продукции оксигенного и аноксигенного фотосинтеза имеют близкие значения. Однако оз. Кисло-Сладкое в 4 раза мельче, чем оз. Могильное, поэтому вертикальная биогеохимическая зональность выражена контрастнее. Общая численность микроорганизмов в оз. Кисло-Сладкое существенно превышала ОЧМ в оз. Могильное.

В оз. Кисло-Сладкое величина продукции фотосинтеза выше, поэтому больше свежего органического вещества, поступающего в нижележащие горизонты. Максимальная продукция

Таблица 2. Сравнение показателей биогеохимической микробной активности в гипolimнионе меромиктических водоемов: оз. Могильное (Баренцево море) и оз. Кисло-Сладкое (Белое море)

Показатели		Оз. Могильное	Оз. Кисло-Сладкое		
		1973 (авг.–сент.)	1999 (июнь)	2001 (сент.)	2010 (сент.)
Продукция ОВ оксигенного фотосинтеза, мг С м ⁻² сут ⁻¹		295	280	110	370
Продукция ОВ аноксигенного фотосинтеза, мг С м ⁻² сут ⁻¹		330	620	180	240
Максимальная численность микроорганизмов, млн кл мл ⁻¹		0.6	2.6	1.8	17
Максимальное содержание Н ₂ S, мл л ⁻¹		180	102	107	20
Интенсивность СР, мкг S л ⁻¹ сут ⁻¹	Интервал	8–150	2.5–33	3.0–37	8–1700
	Среднее	40	8	10	320
Содержание метана, мкл л ⁻¹	Интервал	10–410	5–51	0.8–115	60–112
	Среднее	156	21	60	80
ИСУ ВОВ, δ ¹³ C _{орг} , ‰	Макс.		–23.5	–26.0	–21.69
	Мин.		–31.5	–33.0	–36.36

аноксигенного фотосинтеза в оз. Кисло-Сладкое (411 мкг С л⁻¹ сут⁻¹) немного превышает соответствующие показатели, полученные в сентябре на оз. Могильное (274 мкг С л⁻¹ сут⁻¹ [16]), однако уступает июльским показателям (608 мкг С л⁻¹ сут⁻¹). При адекватности такого сравнения, следует ожидать, что летние показатели аноксигенного фотосинтеза в оз. Кисло-Сладкое превысят сентябрьские. Интенсивность процесса сульфатредукции в придонном водном слое была весьма высока (средн. 320 мкг S л⁻¹ сут⁻¹), что связано с потреблением органического вещества, образующегося как при аноксигенном, так и оксигенном фотосинтезе, однако сероводород не накапливался в чрезмерно высоких концентрациях, а расходовался фототрофными бактериями.

Таким образом, исследования, проведенные в сентябре 2010 г., показали, что оз. Кисло-Сладкое является ярко выраженным стратифицированным меромиктическим водоемом с активно функционирующими микробными циклами углерода и серы. Взвешенное вещество водной толщи имеет преимущественно автохтонный генезис. Значительный вклад в продукцию органиче-

ского вещества вносит процесс аноксигенного фотосинтеза, протекающий с использованием восстановленных соединений серы. В отличие от оз. Могильное, где период активной хозяйственной деятельности сопровождался увеличенным стоком органического вещества [2], оз. Кисло-Сладкое не испытывало ранее и не испытывает в настоящее время антропогенной нагрузки. Мы предполагаем, что среднесрочные изменения в общей картине микробных процессов будут определяться подъемом уровня морского порога, разделяющего озеро и Ругозерский залив, что приведет к постепенному ослаблению влияния морского бассейна. Однако критические приливы и штормовые нагоны в обозримое время продолжают пополнять водоем морской водой.

Авторы выражают искреннюю благодарность сотрудникам Беломорской биологической станции МГУ им. Н.А. Перцова А.Б. Цейтлину и Е.Д. Красновой, коллегам А.Н. Пантюлину, Н.А. Демиденко и Н.А. Беляеву за практическую помощь в проведении полевых исследований.

Работа выполнена с использованием финансовых средств гранта РФФИ № 11-04-00175а, а также программ фундаментальных исследований Президи-

диума РАН “Молекулярная и клеточная биология” и “Происхождение и эволюция биосферы”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Кузнецов С.И. Микрофлора озер и ее геохимическая деятельность. Л.: Наука, 1970. 440 с.
2. Иванов М.В., Русанов И.И., Пименов Н.В., Байрамов И.Т., Юсупов С.К., Саввичев А.С., Леин А.Ю., Сапожников В.В. Микробные процессы цикла углерода и серы в озере Могильном // Микробиология. 2001. Т. 70. № 5. С. 675–686.
Ivanov M.V., Rusanov I.I., Pimenov N.V., Bairatov I.T., Yusupov S.K., Savvichev A.S., Lein A.Yu., Sapozhnikov V.V. Microbial processes of the carbon and sulfur cycles in Lake Mogil'noe // *Microbiology*. 2001. V. 70. № 5. P. 583–594.
3. Саввичев А.С., Русанов И.И., Рогозин Д.Ю., Захарова Е.Е., Лунина О.Н., Брянцева И.А., Юсупов С.К., Пименов Н.В., Дегерменджи А.Г., Иванов М.В. Микробиологические и изотопно-геохимические исследования меромиктических озер Хакасии в зимний сезон // Микробиология. 2005. Т. 74. № 4. С. 552–651.
Savvichev A.S., Rusanov I.I., Rogozin D.Yu., Zakharova E.E., Lunina O.N., Bryantseva I.A., Yusupov S.K., Pimenov N.V., Degermendzhi A.G., Ivanov M.V. Microbiological and isotopic-geochemical investigations of meromictic lakes in Khakasia in winter // *Microbiology*. 2005. V. 74. № 4. P. 477–486.
4. Velinsky D.J., Fogel M.L. Cycling of dissolved and particulate nitrogen and carbon in the Framvaren Fjord, Norway: Stable isotopic variations // *Mar. Chem.* 1999. V. 67. N. 3–4. P. 161–180.
5. Иванов М.В., Леин А.Ю., Миллер Ю.М., Юсупов С.К., Пименов Н.В., Верли Б., Русанов И.И., Зендер А. Влияние микроорганизмов и сезонных факторов на изотопный состав органического углерода взвеси Черного моря // Микробиология. 2000. Т. 69. № 4. С. 541–552.
Ivanov M.V., Lein A.Yu., Miller Yu.M., Yusupov S.K., Pimenov N.V., Wehrli B., Rusanov I.I., Zehnder A. The effect of microorganisms and seasonal factors on the isotopic composition of particulate organic carbon from the Black Sea // *Microbiology*. 2000. V. 69. № 4. P. 449–459.
6. Саввичев А.С., Русанов И.И., Юсупов С.К., Байрамов И.Т., Пименов Н.В., Леин А.Ю., Иванов М.В. Процесс микробной сульфатредукции в осадках литорали Кандалакшского залива Белого моря // Микробиология. 2003. Т. 72. № 4. С. 535–546.
Savvichev A.S., Rusanov I.I., Yusupov S.K., Bairatov I.T., Pimenov N.V., Lein A.Yu., Ivanov M.V. The process of microbial sulfate reduction in sediments of the coastal zone and littoral of the Kandalaksha Bay of the White Sea // *Microbiology*. 2003. V. 72. № 4. P. 478–490.
7. Шапоренко С.И. Кисло-сладкие озера у Полярного круга // *Природа*. 2004. № 11. С. 23–30.
8. Пантюлин А.Н., Краснова Е.Д. Отделяющиеся водоемы Белого моря: новый объект для междисциплинарных исследований. “Геология морей и океанов”: Материалы XIX Международной научной конференции (Школы) по морской геологии. Т. III. Москва. 2011. С. 241–245.
9. Саввичев А.С., Русанов И.И., Юсупов С.К., Пименов Н.В., Леин А.Ю., Иванов М.В. Биогеохимический цикл метана в прибрежной зоне и литорали Кандалакшского залива Белого моря // Микробиология. 2004. Т. 73. № 4. С. 540–552.
Savvichev A.S., Rusanov I.I., Yusupov S.K., Pimenov N.V., Lein A.Yu., Ivanov M.V. The biogeochemical cycle of methane in the coastal zone and littoral of the Kandalaksha Bay of the White Sea // *Microbiology*. 2004. V. 73. № 4. P. 457–469.
10. Hobbie J.T., Daley R.J., Jasper S. Use of Nucleopore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy // *Appl. Environ. Microbiol.* 1977. V. 33. P. 1225–1228.
11. Досон Р., Эллиот Д., Эллиот У., Джонс К. Справочник Биохимика. М.: Мир, 1991. С. 255.
12. Русанов И.И., Саввичев А.С., Юсупов С.К., Пименов Н.В., Иванов М.В. Образование экзометаболитов в процессе микробного окисления метана в морских экосистемах // Микробиология. 1998. Т. 67. № 5. С. 710–717.
Rusanov I.I., Savvichev A.S., Yusupov S.K., Pimenov N.V., Ivanov M.V. Production of exometabolites in the microbial oxidation of methane in marine ecosystems // *Microbiology*. 1998. V. 67. № 5. P. 590–596.
13. Widdel F. The genus *Desulfotomaculum* // *The Prokaryotes*. 2nd ed. / Ed. Balows A., Trüper Y.G., Dworkin M., Harder W. New York–Berlin. Springer-Verlag. 1992. V. 2. P. 1792–1799.
14. Большаков А.М., Егоров А.В. Об использовании методики фазоворавновесной дегазации при газометрических исследованиях // *Океанология*. 1987. Т. 27. Вып. 5. С. 861–862.
15. Лунина О.Н., Саввичев А.С., Пименов Н.В., Кузнецов Б.Б., Горленко В.М. Аноксигенные фототрофные бактерии оз. Кисло-Сладкое (Кандалакшский залив Белого моря) // Микробиология. 2013. (в печати).
Lunina O.N., Savvichev A.S., Pimenov N.V., Kuznetsov B.B., Gorlenko V.M. Anoxygenic phototrophic bacteria of the Lake Kисло-Sladkoe (Kandalaksha Bay of the White Sea) // *Microbiology*. 2013. in press.
16. Саввичев А.С., Русанов И.И., Захарова Е.Е., Веслополова Е.Ф., Мицкевич И.Н., Кравчишина М.Д., Леин А.Ю., Иванов М.В. Микробные процессы циклов углерода и серы в Белом море // Микробиология. 2008. Т. 77. № 6. С. 823–838.
Savvichev A.S., Rusanov I.I., Zakharova E.E., Veslopolova E.F., Mitskevich I.N., Kravchishina M.D., Lein A.Yu., Ivanov M.V. Microbial processes of the carbon and sulfur cycles in the White Sea // *Microbiology*. 2008. V. 77. № 6. P. 734–751.
17. Пименов Н.В., Лунина О.Н., Прусакова Т.С., Русанов И.И., Иванов М.В. Биологическое фракционирование стабильных изотопов углерода на гра-

нице аэробных и анаэробных вод в меромиктических водоемах // Микробиология. 2008. Т. 77. № 6. С. 839–847.

Pimenov N.V., Lunina O.N., Prusakova T.S., Rusanov I.I., Ivanov M.V. Biological fractionation of stable carbon isotopes at the aerobic/anaerobic water interface of meromictic water bodies // *Microbiology*. 2008. V. 77. № 6. P. 751–760.

18. *Лунина О.Н., Кевбрина М.В., Акимов В.Н., Пименов Н.В.* Сообщество анаэробных фототрофных бактерий горного меромиктического оз. Гек-Гель (Азербайджан) // *Микробиология*. 2008. Т. 77. № 5. С. 675–682.

Lunina O.N., Kevbrina M.V., Akimov V.N., Pimenov N.V. Anoxygenic phototrophic bacteria of the high-altitude meromictic lake Gek-Gel, Azerbaijan // *Microbiology*. 2008. V. 77. № 5. P. 602–610.

Microbiological and Isotopic Geochemical Investigation of Lake Kislo-Sladkoe, a Meromictic Water Body at the Kandalaksha Bay Shore (White Sea)

A. S. Savvichev¹, O. N. Lunina, I. I. Rusanov, E. E. Zakharova, E. F. Veslopolova, and M. V. Ivanov

Winogradsky Institute of Microbiology, Russian Academy of Sciences, pr. 60-letiya Oktyabrya 7, k. 2, Moscow, 117312 Russia

Received April 11, 2013

Abstract—Microbiological, biogeochemical, and isotopic geochemical investigation of Lake Kislo-Sladkoe (Polusolenoe in early publications) at the Kandalaksha Bay shore (White Sea) was carried out in September 2010. Lake Kislo-Sladkoe was formed in the mid-1900s out of a sea gulf due to a coastal heave. At the time of investigation, the surface layer was saturated with oxygen, while near-bottom water contained sulfide (up to 32 mg/L). Total number of microorganisms was high (12.3×10^6 cells/mL on average). Light CO₂ fixation exhibited two pronounced peaks. In the oxic zone, the highest rates of photosynthesis were detected at 1.0 and 2.0 m. The second, more pronounced peak of light CO₂ fixation was associated with activity of anoxygenic phototrophic bacteria in the anoxic layer at the depth of 2.9 m ($413 \mu\text{g C L}^{-1} \text{ day}^{-1}$). Green-colored green sulfur bacteria (GSB) predominated in the upper anoxic layer (2.7–2.9 m), their numbers being as high as 1.12×10^4 cells/mL, while brown-colored GSB predominated in the lower horizons. The rates of both sulfate reduction and methanogenesis peaked in the 2.9 m horizon ($1690 \mu\text{g S L}^{-1} \text{ day}^{-1}$ and $2.9 \mu\text{L CH}_4 \text{ L}^{-1} \text{ day}^{-1}$). The isotopic composition of dissolved methane from the near-bottom water layer ($\delta^{13}\text{C}(\text{CH}_4) = -87.76\text{‰}$) was significantly lighter than in the upper horizons ($\delta^{13}\text{C}(\text{CH}_4) = -77.95\text{‰}$). The most isotopically heavy methane ($\delta^{13}\text{C}(\text{CH}_4) = -72.61\text{‰}$) was retrieved from the depth of 2.9 m. The rate of methane oxidation peaked in the same horizon. As a result of these reactions, organic matter (OM) carbon of the 2.9 m horizon became lighter (-36.36‰), while carbonate carbon became heavier (-7.56‰). Thus, our results demonstrated that Lake Kislo-Sladkoe is a stratified meromictic lake with active microbial cycles of carbon and sulfur. Suspended matter in the water column was mostly of autochthonous origin. Anoxygenic photosynthesis coupled to utilization of reduced sulfur compounds contributed significantly to OM production.

Keywords: meromictic lakes, carbon isotope fractionation, anoxygenic phototrophic bacteria.

¹ Corresponding author; e-mail: Savvichev@mail.ru)