

ПОДВОДНЫЕ ИЗМЕРЕНИЯ СПЕКТРОВ ПРОХОДЯЩЕГО СВЕТА В СТРАТИФИЦИРОВАННЫХ ВОДОЕМАХ БЕЛОМОРСКОГО ПОБЕРЕЖЬЯ КАК КЛЮЧ К ПОНИМАНИЮ ПИГМЕНТНОГО СОСТАВА ФОТОТРОФОВ В ЗОНЕ ХЕМОКЛИНА

© 2024 г. Е.А. Лабунская*., Д.А. Воронов**, В.И. Лобышев***, Е.Д. Краснова*

*Биологический факультет Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова,
Ленинские горы, 1/12, Москва, 119234, Россия

**Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН,
Большой Каретный пер., 19/1, Москва, 127051, Россия

*** Физический факультет Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова,
Ленинские горы, 1/2, Москва, 119992, Россия

#E-mail: styxelenalab@gmail.com

Поступила в редакцию 15.01.2024 г.

После доработки 06.02.2024 г.

Принята к публикации 07.02.2024 г.

Измерения спектрального состава света на границе фотической зоны в семи прибрежных водоемах, в разной степени изолированных от моря, на морской акватории и в пресном озере показали, что в морских и солоноватых водоемах до нее доходит преимущественно зеленый свет, а в озерах с пресным верхним слоем — оранжевый, красный и дальний красный. В меромиктических водоемах фотическая зона была ограничена окрашенной прослойкой воды с массовым развитием фототрофных микроорганизмов. Их пигментный состав хорошо согласуется со спектральным составом проходящего света. В морских бухтах и лагунах доминировали таксоны, обладающие красными пигментами: криптофитовые водоросли с фикозеритрином-545, либо пурпурные серные бактерии с каротиноидом океноном, либо коричнево-окрашенные зеленые серные бактерии с изорениератином и бактериохлорофиллом *e*. В озерах с пресным верхним слоем воды развивались одноклеточные водоросли либо зеленые серные бактерии с хлоробактерином и бактериохлорофиллом *d*. Спектральный диапазон может служить селективным фактором, определяющим состав сообщества фототрофов структурно различными антеннами, но схожими спектрами поглощения света.

Ключевые слова: меромиктические водоемы, световые условия, цветение водорослей, аноксигенные фототрофные бактерии, спектры поглощения света, глубинный максимум хлорофилла.

DOI: 10.31857/S0006302924030188, EDN: OEDMLX

Основу каждой экосистемы составляет первичная продукция, в большинстве случаев возникающая в результате фотосинтеза. В водных экосистемах эффективность фотосинтеза зависит от световых условий, которые обычно оцениваются как плотность фотонного потока в диапазоне длин волн от 400 до 700 нм (фотосинтетически активная радиация — ФАР). Захват фотонов разных длин волн обеспечивают различные антенные комплексы: фикобилисомы, светособирающие

комплексы фотосистем I и II, антенны криптофитовых, FCP-антенны диатомей [1–3]. Они включают такие пигменты, как хлорофиллы (Хл), каротиноиды и фикобилины. Водоросли, благодаря разнообразию их пигментного состава, могут занимать экологические ниши с различными световыми условиями. Различные пигменты избирательно поглощают свет с разными длинами волн. Однако при анализе факторов среды, от которых зависит пространственное распределение и физиологическое состояние водорослей, спектральный состав проходящего света учитывается редко.

Способностью к фотосинтезу обладают также многие бактерии, в том числе осуществляющие фотоокисление сероводорода в анаэробных усло-

Сокращения: ФАР — фотосинтетически активная радиация, Хл — хлорофилл, РОВ — растворенное органическое вещество, ХК — хемоклин, ЗСБ — зеленые серные бактерии, ПСБ — пурпурные серные бактерии, ОВП — окислительно-восстановительный потенциал, Бхл — бактериохлорофилл, Бфео — бактериофеофитин.

виях с выделением не кислорода, а серы — аноксигенные фототрофные бактерии. Некоторые из них приспособлены к поглощению дальней красной части за пределами ФАР. Поэтому для характеристики среды обитания и ее пригодности для первичных продуцентов важно учитывать спектральный состав проходящего света в более широком диапазоне длин волн.

Для объяснения таксономической структуры и распределения фототрофных организмов в различных водоемах, включая моря и пресные воды, в 2007 г. была предложена и использована идеология цветных ниш [4]. В зависимости от концентрации растворенного органического вещества (РОВ), которое поглощает коротковолновую часть спектра света, реализуется одна из пяти цветных ниш: фиолетовая, синяя, зеленая, оранжевая и красная, дискретность которых связана с наличием плеч в спектре поглощения света чистой водой, вызванных колебаниями молекул воды. Их существование было подтверждено с помощью математического моделирования в статье, опубликованной в 2021 г. в журнале «Nature» [5]. В водных акваториях с низким содержанием РОВ, особенно в тропических районах океана с очень прозрачной водой, фиолетовая и синяя части спектра лучше всего проникают на глубину, в то время как красная поглощается водой. В районах с высокой концентрацией РОВ реализуются длинноволновые цветные ниши.

Особенно перспективна концепция цветных ниш для объяснения разноцветных прослоек воды в хемоклине меромиктических водоемов. Такие прослойки обнаружены в большинстве прибрежных меромиктических водоемов, образовавшихся путем отделения от Белого моря в результате поднятия береговой линии [6, 7]. Эти водоемы состоят из нескольких слоев воды с разной минерализацией. При изоляции от моря поверхностный слой воды в них постепенно опресняется, но в нижней части озерной чаши сохраняется реликтовая морская вода. Из-за деятельности бактерий-сульфатредукторов в придонной зоне накапливается сероводород [8]. В градиентной зоне между аэробными и анаэробными условиями, именуемой хемоклином (ХК), нередко в массе размножается какой-либо вид фототрофных микроорганизмов из числа водорослей, цианобактерий или фотосинтезирующих серных бактерий, аналогичный глубинному максимуму хлорофилла [9, 10]. В водоемах, которые находятся на начальных стадиях изоляции от моря, окрашенные прослойки имеют, как правило, красноватые оттенки, а в более изолированных — зеленый цвет.

Цель исследования: охарактеризовать световые условия в хемоклине прибрежных водоемов, в разной степени изолированных от моря, и сопо-

ставить пигментный состав фототрофных микроорганизмов, доминирующих в хемоклине, со спектром проходящего света.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследованные водоемы. Световые условия изучали в семи водоемах, в разной степени изолированных от Белого моря, а также на прибрежной морской акватории и в пресном озере. Все водоемы расположены на Карельском берегу Белого моря в окрестностях Беломорской биологической станции МГУ имени М.В. Ломоносова, самые дальние разделены расстоянием около 32 км.

Морская точка исследований находится в проливе Великая Салма непосредственно возле биостанции (66°33'16''С, 33°5'40''В).

Самую раннюю стадию изоляции от моря представляет ковшовая губа Лобаниха на южном берегу острова Великий, принадлежащего Кандалакшскому государственному природному заповеднику (66°33'23''С, 33°14'11''В). Она подробно описана ранее [11, 12]. Это морской водоем с приливными колебаниями, аналогичными таковым в море, выраженной летней термохалинной стратификацией и периодической придонной аноксией в летнее время. В момент исследования в июне 2023 г. вся толща воды была обеспечена растворенным кислородом, его концентрация убывала от поверхности, где она соответствовала 100% насыщения, к придонной зоне (4.8 мг/л, 35% насыщения).

Другая морская ковшовая губа, именуемая бухтой Биофильтров (66°32'22''С, 33°10'7''В), характеризуется устойчивой вертикальной стратификацией, которая сохраняется круглогодично, и постоянной аноксией зоной [13, 14]. ХК часто окрашен в красноватый цвет из-за массового размножения аноксигенных фототрофных бактерий — пурпурных серных бактерий (ПСБ) либо коричнево-окрашенной формы зеленых серных бактерий (ЗСБ).

Следующая стадия изоляции представлена двумя лагунами. Лагуна на Зеленом мысе (66°31'50''С, 33°5'43''В) заполнена соленой водой. Она сообщается с морем через узкий каменистый порог, по которому на максимуме прилива поступает небольшое количество морской воды, из-за чего в лагуне есть небольшие приливно-отливные колебания. В донном углублении лагуны вода содержит сероводород [8], на верхней границе его распространения в летнее время образуется прослойка воды красного цвета с цветением криптофитовых водорослей *Rhodomonas* [9, 10, 15] и коричнево-окрашенных ЗСБ [16, 17].

У другой соленой лагуны под названием «Озеро Кисло-Сладкое» (66°32'54''С, 33°8'6''В) изолирующий порог выше, и забросы морской воды

происходят несколько раз в месяц при высоких сизигийных приливах. На границе аэробной и анаэробной водных масс в ХК размножаются криптофитовые жгутиконосцы *Rhodomonas*, под ними иногда существует слой с ПСБ. В отдельные годы поздней осенью или зимой выбросы большого количества воды из моря могут нарушать меромиксию, и на следующий год в ХК этого водоема развиваются только ПСБ [7, 10, 18, 19].

Озеро Большие Хрусломены (66°42'60''С, 32°51'35''В) представляет собой результат искусственной изоляции при попытке превратить морской залив в пресный водоем путем надстройки естественной валунной перемычки. В нем еще есть приливные колебания с амплитудой около 40 см, но поверхностный слой воды опреснен до 4–8‰, что соответствует солоноватому водоему, глубже 2.5 м соленость возрастает и ниже 7 м достигает значений, характерных для беломорской воды. Результатом неполной изоляции стало появление анаэробной зоны, граница которой в летнее время находится примерно на глубине 4 м [20]. В ХК этого озера вода имеет красно-коричневый цвет, связанный с бактериями *Chlorobium phaeovibrioides*, представленными здесь смесью зелено- и коричнево-окрашенной форм [21, 22]. Кроме того, в ХК ежегодно возникает цветение криптофитовых водорослей *Rhodomonas*.

Дальнейший подъем изолирующего порога приводит к усилению изоляции и полному опреснению поверхностного слоя воды при том, что ниже сохраняется вода с морской соленостью. На этой стадии находится озеро Еловое (или «Еловый наволок», 66°28'55''С, 33°16'47''В): в нем верхний слой воды толщиной 1 м пресный, ниже вода соленая, а глубже 3 м — с сероводородом [8]. В ХК этого водоема присутствует слой с ЗСБ, представляющими собой смесь зелено- и коричнево-окрашенной культур *Ch. phaeovibrioides* [10].

Следующим в типологическом изоляционном ряду стоит озеро Трехцветное (66°35'33''С, 32°58'44''В), в котором граница сероводорода поднялась еще выше — к глубине 2 м, и совпадает с галоклином [23, 24]. В ХК этого водоема существует мутно-зеленый жидкий бактериальный мат с высокоплотной популяцией зелено-окрашенных ЗСБ [25, 26]. Над бактериальным слоем вплотную к нему нередко возникает цветение одноклеточных водорослей, например, эвгленовых, либо мелких зеленых жгутиконосцев [7, 10, 27].

При условии дальнейшего подъема берега отделившемся от моря водоему предстоит стать полностью пресным и повторить историю многих пресноводных озер беломорского и баренцево-морского побережья [28–32]. В их числе большое озеро Ругозеро площадью 130 га с максимальной глубиной 10 м, из которого вытекает ручей, впадающий в вершину беломорской Ругозерской гу-

бы возле пос. Пояконда. В этом озере измерения проводили в самой глубокой точке с координатами 66°35'17''С, 32°48'28''В.

Измерения освещенности и спектров света под водой. Освещенность на разной глубине под водой измеряли люксметром LuxLiner LMI-20 (MetroniX, Китай), модифицированным для погружения под воду. По данным этих измерений для каждого водоема в зоне постепенного уменьшения освещенности вычисляли коэффициент вертикального ослабления света $K_d = 1/z \ln(E_0/E_z)$, где E_0 и E_z — освещенность соответственно на поверхности и глубине z , $\ln$ — натуральный логарифм [33]. Для сопоставления величин, измеряемых люксметром, с плотностью потока фотосинтетических фотонов (мкмоль фотонов/м²·с), была проведена калибровка люксметра путем одновременного определения освещенности люксметром и квантометром LI-190 Quantum Sensor (Li-Cor, США). Использовали солнечный свет разной интенсивности, а также набор светофильтров (фиолетовый, синий, зеленый, желтый, красный). Отношение величин люкс/(мкмоль фотонов/м²·с) составило 51.6 ± 3.7 (среднее $\pm$ стандартное отклонение, $n = 22$).

Измерения спектра проходящего света были выполнены с помощью спектрометра Ocean Optics USB 4000 (Ocean Insight, США), соединенного с компьютером и с погружаемым волоконно-оптическим зондом типа 7×UV200/220/290A1 с полосой пропускания 200–1300 нм. Измерения проведены в августе 2022 г. и в июне 2023 г.

Обработку данных проводили в программе GraphPad Prism 8.0.1. Спектры нормировали по максимальному значению, корректировали базовую линию посредством вычитания усредненных значений, соответствующих базовой линии, из всех значений по ординате. При необходимости проводили сглаживание спектров методом скользящего среднего по 9 значениям (в спектрах по 3648 точек). В каждом водоеме для света, проходящего к ХК, были определены границы спектрального диапазона (минимальная и максимальная длины волн, при которых интенсивность сигнала в относительных единицах не превышала значения для базовой линии с учетом шума), полуширина (ширина на уровне половины высоты сглаженного максимума спектра), а также середина спектрального максимума. Ее определяли, как середину интервала, параллельного оси абсцисс, между левой и правой ветвями спектральной кривой, в области, не осложненной шумами и максимально приближенной к вершине спектра. Данный параметр взят вместо положения максимума спектра из-за возможных посторонних шумов в области вершины, которые могут снизить корректность определения длины волны максимума спектра.

Отбор проб и измерения физико-химических параметров воды. Для анализа пигментов и микроскопирования отбирали пробы воды погружным насосом Pump GP1352 (Whale, Великобритания) с размеченным кабелем; при точном позиционировании насоса по вертикали можно обеспечить дискретность отбора проб 10 см. Глубину, на которой находится ХК, предварительно оценивали с помощью мультипараметрического зонда YSI PRO (YSI Environmental, США) с датчиками температуры, солености и окислительно-восстановительного потенциала (ОВП) по уровню, на котором происходил переход от положительных значений ОВП (окислительные условия) к отрицательным (восстановительные условия), а также при отборе проб, ориентируясь на цвет воды, наличие запаха сероводорода и дополнительные измерения ОВП в пробе.

Обработка проб. Для идентификации доминирующих микроорганизмов в ХК пробу воды объемом 15 мл концентрировали в 20 раз на центрифуге Eppendorf 5804 в течение 10 мин на скорости 3000 об/мин и просматривали под флуоресцентным микроскопом Leica (Leica Microsystems GmbH, Германия) с набором фильтров N2.1 (возбуждение/пропускание 515–560/580 нм).

Для экстракции пигментов пробы концентрировали в 20–100 раз в зависимости от количества организмов в пробе воды. К осадку добавляли 5–10 мл 90% ацетона и центрифугировали 5 мин при 3000 об/мин. Супернатант использовали для абсорбционной спектрофотометрии в стеклянных кюветах с длиной оптического пути 1 см. Для получения спектра поглощения фикоэритрина пигмент экстрагировали из концентрированных проб калий-фосфатным буфером (рН 6.7), применяя для лучшего разрушения клеток и выделения пигмента циклы замораживания-оттаивания и обработку ультразвуком согласно методике, описанной в работе [34]. Спектры поглощения света в полученных экстрактах снимали в диапазоне длин волн 400–900 нм на спектрофотометре PV 1251 (Solar, Беларусь). Полученные спектры обрабатывали: вычитали из всех данных по ординате значение оптической плотности при $\lambda = 850$ нм для поправки на светорассеяние и нормировали на величину максимума в красной области спектра.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Подводная освещенность. По данным измерений освещенности под водой глубже всего свет проходил в водоемах с морской водой (рис. 1, табл. 1).

В прибрежной зоне моря освещенность с глубиной уменьшалась постепенно. В поверхностном метре воды терялось 20–35% светового пото-

ка (в среднем 28%). При глубине 14 м, сопоставимой с глубинами других морских водоемов, охваченных исследованиями, до дна доходило около 1% световой энергии, то есть вся водная толща входила в эвфотическую зону. По сравнению с полуизолированными водоемами, вода в море лучше пропускает свет и характеризуется наименьшим коэффициентом вертикального ослабления света K_d (табл. 1).

В ковшовой губе Лобаниха, в которой есть выраженная вертикальная неоднородность по температуре и солености воды, но нет ХК, K_d несколько больше, чем в море. Глубины 14 м в ней достигало лишь 0.2% проникающего под воду света.

По мере усиления изоляции водоема от моря оптическая плотность воды возрастала. В лагуне на Зеленом мысе ослабление света верхним метровым слоем воды составляло 28–58% от светового потока на поверхности воды; в оз. Кисло-Сладкое – 54–64%, в оз. Б. Хрусломены – 53–82%, в оз. Еловое – 73–94%. В этом ряду величина K_d постепенно возрастала. Все это хорошо согласуется с увеличением цветности воды, видимой глазом. Самая темная вода в оз. Трехцветное из-за высокой концентрации гуминовых веществ, где зарегистрировано самое большое значение K_d , равное 2,88. Высокие значения этого коэффициента характерны для пресных вод в районе исследований, в частности – для другого водоема с пресным миксолимнионом (оз. Еловый Наволок) и для пресноводного оз. Ругозеро.

С появлением ХК профили подводной освещенности существенно меняются. От поверхности до ХК подводная освещенность убывала постепенно и равномерно, а в ХК – резко, и ниже него освещенность была нулевой.

В каждом водоеме наибольшие потери света приходились на зону ХК: в бухте Биофильтров между 7.5 и 8.4 м, в лагуне на Зеленом мысе – между 5.0 и 5.4 м, в оз. Кисло-Сладкое – между 3.0 и 4.0 м, в оз. Б. Хрусломены – между 3.0 и 4.4 м, в оз. Еловое – между 2.0 и 3.0 м, в оз. Трехцветное – между 1.5 и 2.0 м. В изоляционном ряду водоемов граница фотической зоны поднимается от 8.4 м в морской ковшовой бухте Биофильтров до глубины 2 м в озере Трехцветное. В пресноводном водоеме Ругозеро, несмотря на отсутствие ХК, распространение света ограничено глубиной 4 м из-за темного цвета воды, обусловленного высокой концентрацией РОВ.

Доминирующие микроорганизмы в хемоклине. В море, пресноводном озере Ругозеро, а также в губе Лобаниха в период исследований слои с высокой концентрацией фототрофных микроорганизмов не обнаружены.

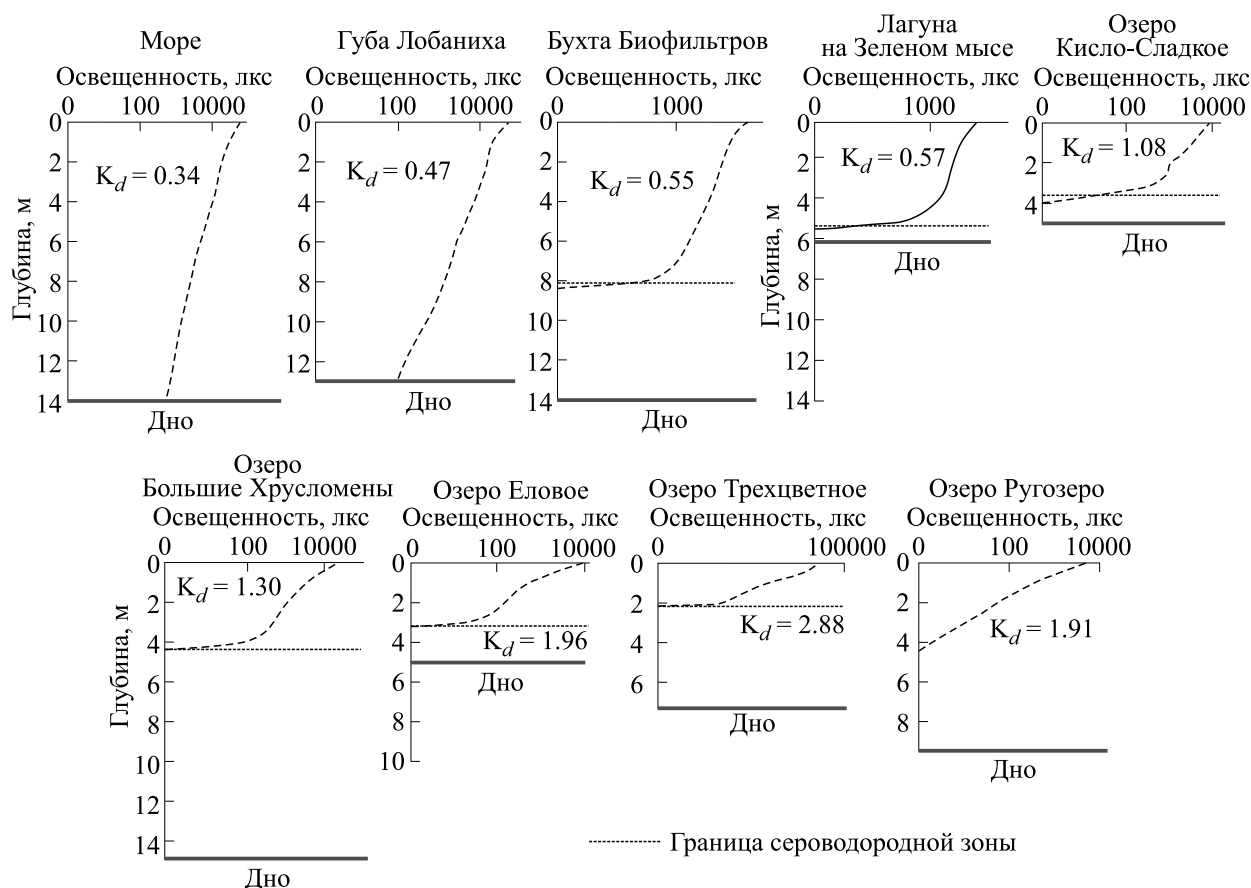


Рис. 1. Профили подводной освещенности в исследованных водоемах. Слева направо усиливается изоляция от моря.

В бухте Биофильтров на глубине 7.0 м в небольшом количестве присутствовали криптофитовые жгутиконосцы *Rhodomonas* sp. и в массе — ПСБ. Ниже, на глубине 7.5 м их количество уменьшилось, появились бактериальные хлопья с коричнево-окрашенными ЗСБ, максимум которых приходился на горизонт 8.0 м.

В лагуне на Зеленем мысе цветной слой состоял из нескольких прослоек: желтой, розовой, «хаки» и коричневой. В зоне 4.5—5.1 м отмечено высокое обилие мелких диатомовых водорослей, мелких жгутиконосцев зеленого цвета и мелких кокков с флуоресценцией, свойственной Хл *a*. На глубине 5.3—5.4 м, уже в сероводородной зоне, мы обнаружили слой красной воды с цветением *Rhodomonas*. Там же появились клетки ПСБ и взвесь из мелких бактериальных клеток коричневого цвета — вероятно, коричнево-окрашенных ЗСБ, которые обычно доминируют в ХК этого водоема.

В оз. Кисло-Сладкое в сезон исследований происходило цветение мелких зеленых жгутиконосцев и цианобактерий, причем количество последних возрастало от поверхности вниз и достигло максимума на глубине 3.1 м. На горизонте

3.1 м к ним добавились гетеротрофные протисты *Ebria tripartita* и криптофиты *Rhodomonas* sp., у последних максимум численности пришелся на горизонт 3.2 м, из-за чего хемоклин был желто-розовым. Там же отмечено множество хищных динофлагеллят *Oxyrrhis marina*, в их клетках были видны останки родомонасов, которыми они питались. Десятью сантиметрами ниже (3.3 м) численность этих динофлагеллят стала еще больше, но *Rhodomonas* почти все были ими съедены. В небольшом количестве живые клетки *Rhodomonas* встречались до глубины 4.0 м, хотя с глубины 3.5 м в воде уже был сероводород, а значения ОВП сигнализировали о сильно восстановительной среде.

В оз. Б. Хрусломены в августе 2023 г. в зоне 3.8—4.1 м концентрировались *Rhodomonas*, максимум их численности пришелся на горизонт 4.0 м. Начиная с горизонта 4.1 м, в пробах во множестве появились бактерии, в том числе пурпурные, и взвесь из одиночных ЗСБ. Переход в сероводородную зону находился на глубине 4.3 м, где вода имела бурый цвет из-за массы ЗСБ. Из-за последовательной смены окрашенных доминантов ХК

Таблица 1. Характеристики водоемов и световые условия в них

Водоем	Глубина водоема, м	Соленость в эпиплимнионе, ‰	Слой с максимальным уменьшением освещенности (хемоклин), м	Глубина, до которой доходит 1% света, м	Коэффициент вертикального ослабления света K_d (m^{-1}) в зоне постепенного уменьшения освещенности
Море	14.0	25.0	нет	14.0	0.34
Губа Лобаниха	14.0	25.0	нет	10.5	0.47
Бухта Биофильтров	14.0	22.0	7.5–8.4	7.6	0.55
Лагуна на Зеленом мысе	6.5	21–23	5.0–5.4	5.0	0.57
Оз. Кисло-Сладкое	4.5	16–21	3.0–4.0	3.4	1.08
Оз. Большие Хрусломены	18.0	4.0	3.0–4.4	4.2	1.30
Оз. Еловый Наволок (Еловое)	5.5	0.3	2.0–3.0	2.7	1.96
Оз. Трехцветное	7.5	0	1.5–2.0	1.5	2.88
Оз. Ругозеро	10.0	0	нет	3.5	1.91

Примечание. Коэффициент вертикального ослабления света $K_d = 1/z \cdot \ln(E_0/E_z)$, где E_0 и E_z – освещенность соответственно на поверхности и глубине z [33].

состоял из прослоек разного цвета: розовой, красной и бурой.

В оз. Еловое начиная с глубины 2.5 м до 3.0 м находился слой с цветением мелких зеленых жгутиконосцев, которые обычно развиваются в ХК этого водоема в летне-осенний период и определяют зеленую окраску соответствующего слоя воды. На горизонте 3.0 м обнаружено скопление *Euglena* sp. С глубины 3.1 м начинается сероводородная зона; вода здесь мутно-бурая от ЗСБ с добавлением очень мелких коккоидных цианобактерий.

В оз. Трехцветное в период исследований в верхней части ХК отмечена высокая численность мелких кокков и жгутиконосцев, а также диатомей *Cyclotella* sp. С глубины 1.7 м к ним добавились зеленые водоросли *Monoraphidium* sp. и крупные зеленые криптофитовые жгутиконосцы. В слое 1.9–2.0 м наблюдалось цветение жгутиконосцев зеленого цвета с клеткой в форме чашеч-

ки. С глубины 2.1 м началась сероводородная зона и произошла резкая смена на мутно-зеленое высокоплотное сообщество ЗСБ, многократно описанное в предыдущих публикациях об этом водоеме [24–26, 35, 36].

В оз. Ругозеро фитопланктон был довольно обильным и представлен мелкими диатомеями, криптофитовыми жгутиконосцами, зелеными водорослями *Monoraphidium* sp. и золотистыми водорослями *Maalomonas* sp.

Спектральный состав света в хемоклине. Спектр света в водоемах обладает особенностями, связанными с прохождением света сквозь толщу воды. Свет поглощают молекулы воды, причем при увеличении длины волны оптическая плотность возрастает [37], из-за чего красная часть спектра под воду проходит неглубоко. В ультрафиолетовой и синей части спектра ослабление светового потока связано с поглощением света РОВ [4]. Кроме того, интенсивность света и

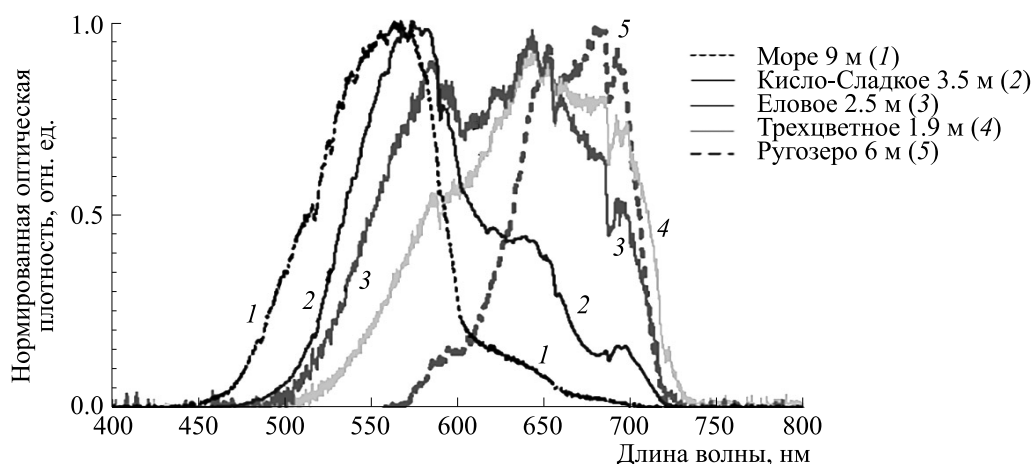


Рис. 2. Спектры солнечного излучения на границе фотической зоны водоемов на разных стадиях изоляции от моря (изоляция усиливается слева направо).

спектральный состав могут меняться при прохождении через горизонты с высокой плотностью фототрофных организмов.

Изменения спектрального состава света при прохождении сквозь толщу воды во всех исследованных нами водоемах имели общие черты. По мере увеличения глубины спектральный диапа-

зон становится меньше, коротковолновая часть спектра обрезается в большей степени, чем длинноволновая, а максимум спектра проходящего света сдвигается в сторону больших длин волн (рис. 2 и 3). Ослабление света в красной и дальней красной частях спектра связано, в основном, с поглощением дальнего красного света молекулами воды. Сдвиг коротковолновой границы, связанный с поглощением синего света РОВ, коррелирует со степенью изоляции водоема от моря и концентрацией РОВ в воде [38].

Фиолетовая часть спектра доходит до границы фотической зоны только в море и в губе Лобаниха. В ХК бухты Биофильтов, лагуны на Зеленом Мысе и оз. Кисло-Сладкое коротковолновый край спектрального диапазона лежит в синей области (рис. 3). В оз. Б. Хрусломены спектральный диапазон света в ХК начинается на границе синей и зеленой области (488 нм).

Смещение длинноволновой границы проходящего света на границе фотической зоны определяется ее толщиной. В оз. Трехцветное глубина фотической зоны составляет 1.5 м (табл. 1), и спектр света, доходящего до ее границы, справа ограничен длиной волны 739 нм. В оз. Еловое на глубине 2.5 м правая граница спектра приходится на 728 нм, в оз. Ругозеро фотическая зона доходит до глубины 3.5 м, и длинноволновая граница проходящего света располагается еще левее (722 нм). В морских водоемах фотическая зона еще больше, и правая граница проходящего света находится в области 710–715 нм.

Полуширина спектра (рис. 3) характеризует область видимого спектра света, на которую приходится большая часть световой энергии на дан-

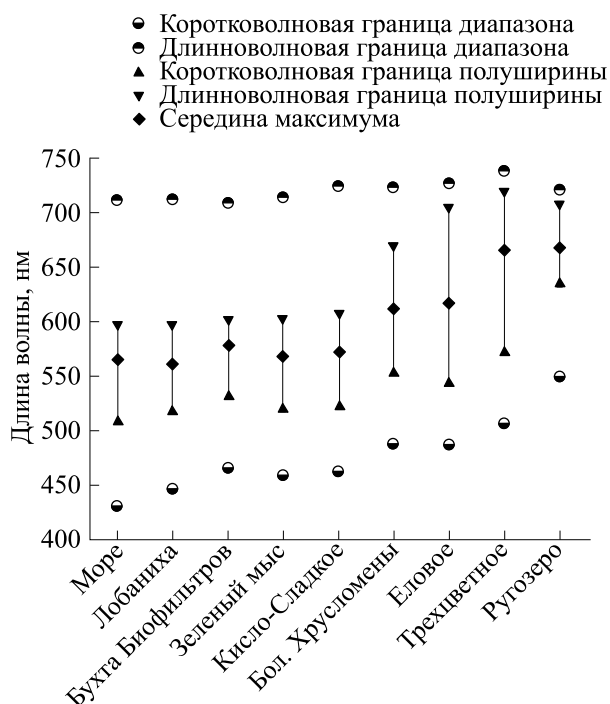


Рис. 3. Параметры спектров проходящего света на границе фотической зоны в ряду водоемов на разных стадиях изоляции от моря (изоляция усиливается слева направо).

ной глубине. Если в море и в губе Лобаниха на границе фотической зоны свет укладывается в зеленую и желтую область (с правым краем на 592 и 593 нм соответственно), то в бухте Биофильтров правая граница полуширины — 598 нм, а в оз. Кисло-Сладкое — 603 нм, то есть в начале оранжевой части спектра. Середина максимума во всех этих водоемах попадает примерно на границу зеленой и желтой частей спектра.

В водоемах с солоноватой и пресной водой границы фотической зоны достигает преимущественно зеленый, желтый, оранжевый и красный свет (границы полуширины спектров находятся в диапазоне 548–713 нм). В ХК озер Б. Хрусломены и Еловое середина максимума спектра находится в оранжевой области (611 и 617 нм), а в оз. Трехцветное — в красной (665 нм). Полуширина у спектров этой группы водоемов больше, чем морских, и может составлять более 100 нм. В пресном оз. Ругозеро граница фотической зоны получает преимущественно красный свет — обе границы полуширины максимума полностью лежат в красном диапазоне спектра.

Таким образом, водоемы типологического изоляционного ряда содержат серию световых ниш, различающихся по границам спектральных диапазонов.

Интересно, что в глубоких слоях пресных водоемов на спектрах проходящего света в диапазоне 600–625 нм наблюдался провал. По форме и расположению он очень похож на депрессию в спектрограмме Холтропа [5], обусловленную плечом в спектре поглощения света чистой водой на длине волны 605 нм. Следовательно, поглощение света на этой и соседних к ней длинах волн связано с оптическими свойствами самой воды. В оз. Трехцветное это проявилось в асимметрии формы спектра со сдвигом середины максимума спектра в длинноволновую сторону (рис. 2). В менее изолированных водоемах максимумы приходились на более коротковолновую часть спектра.

Пигментный состав фототрофов в зоне хемоклина. Спектры поглощения ацетоновых экстрактов из розового слоя воды в ХК бухты Биофильтров (рис. 4а) обладают пиком в синей области при 468 нм и плечом на 519 нм, а также двумя более слабыми пиками в красной (653 нм) и дальней красной части спектра (770 нм). Отсутствие характерного для фототрофных эукариот и цианобактерий максимума в красной области спектра Хл *a* при 663 нм и наличие вместо него максимума 653 нм указывают на смесь бактериохлорофилла (Бхл) и бактериофеофитина (Бфео) *d* либо *e* [39, 40]. Однако для Бхл или Бфео *d* характерно наличие максимума в фиолетовой области:

424 нм для Бхл и 406 нм для Бфео, что не обнаруживается на полученных нами спектрах. По всей видимости, максимум в красной области спектра экстракта из ХК бухты Биофильтров соответствует антенному Бхл *e* коричнево-окрашенных ЗСБ *Ch. phaeovibrioides* и продукту его деградации Бфео *e*. К этим бактериям относится и пик на 468 нм, совпадающий с максимумом поглощения света антенного каротиноида коричнево-окрашенных ЗСБ изорениератина [41]. Плечо 519 нм соответствует антенному каротиноиду окенону, принадлежащему ПСБ [42], а пик на 770 нм — (Бхл) *a*, входящему в состав реакционного центра и антенны ПСБ [43]. Эти результаты согласуются с определением состава микроорганизмов методом световой микроскопии.

В оз. Кисло-Сладкое в экстрактах из проб зоны ХК, взятых в июле 2022 г. (рис. 4б), выражен сигнал Хл *a*, а при экстракции пигментов фосфатным буфером — пик 549 нм, наиболее близкий к максимуму коротковолнового фикоэритрина-545 (рис. 4б,д). Этими пигментами обладают криптофитовые водоросли из рода *Rhodomonas* [44], обнаруженные нами при микроскопировании. Годом ранее в тот же сезон в этом водоеме доминировали ПСБ с океноном (плечо 521 нм) и Бхл *a*, а также коричнево-окрашенные ЗСБ с Бхл *e*, Бфео *e* и антенным каротиноидом изорениератина (рис. 4б).

Все это говорит о сходстве таксономического и пигментного состава в сообществах фототрофов в ХК ковшовой губы (бухта Биофильтров) и морской лагуны (оз. Кисло-Сладкое) — слабо изолированных водоемов со схожими спектральными параметрами проходящего в зону ХК света.

В спектрах поглощения ацетоновых экстрактов из ХК оз. Еловое (рис. 4в) замечен пик при 654 нм, характерный для Бхл *d*, либо смеси Бхл и Бфео *e* [39, 40]. Есть еще один пик в синей области на 427 нм, соответствующий полосе Соре Бхл *d*, а также широкое плечо 458–466 нм, которое может свидетельствовать о наличии Бхл *e*, изорениератина и хлоробактина. Анализ пигментов говорит о совместном присутствии двух штаммов ЗСБ *Ch. phaeovibrioides*: зелено-окрашенного и коричнево-окрашенного, что описано в ряде работ [21, 45]. В отличие от оз. Кисло-Сладкое, в ХК оз. Еловое состав фототрофов стабильный в разные годы и сезоны [7, 10], и пигментный состав также, в основном, сохраняет постоянство: меняется лишь соотношение полос поглощения пигментов зелено- и коричнево-окрашенных ЗСБ, что может говорить об изменении долей этих штаммов ЗСБ от года к году (рис. 4в).

Спектры поглощения ацетоновых экстрактов из ХК оз. Трехцветное выявляют наличие Бхл *d* и

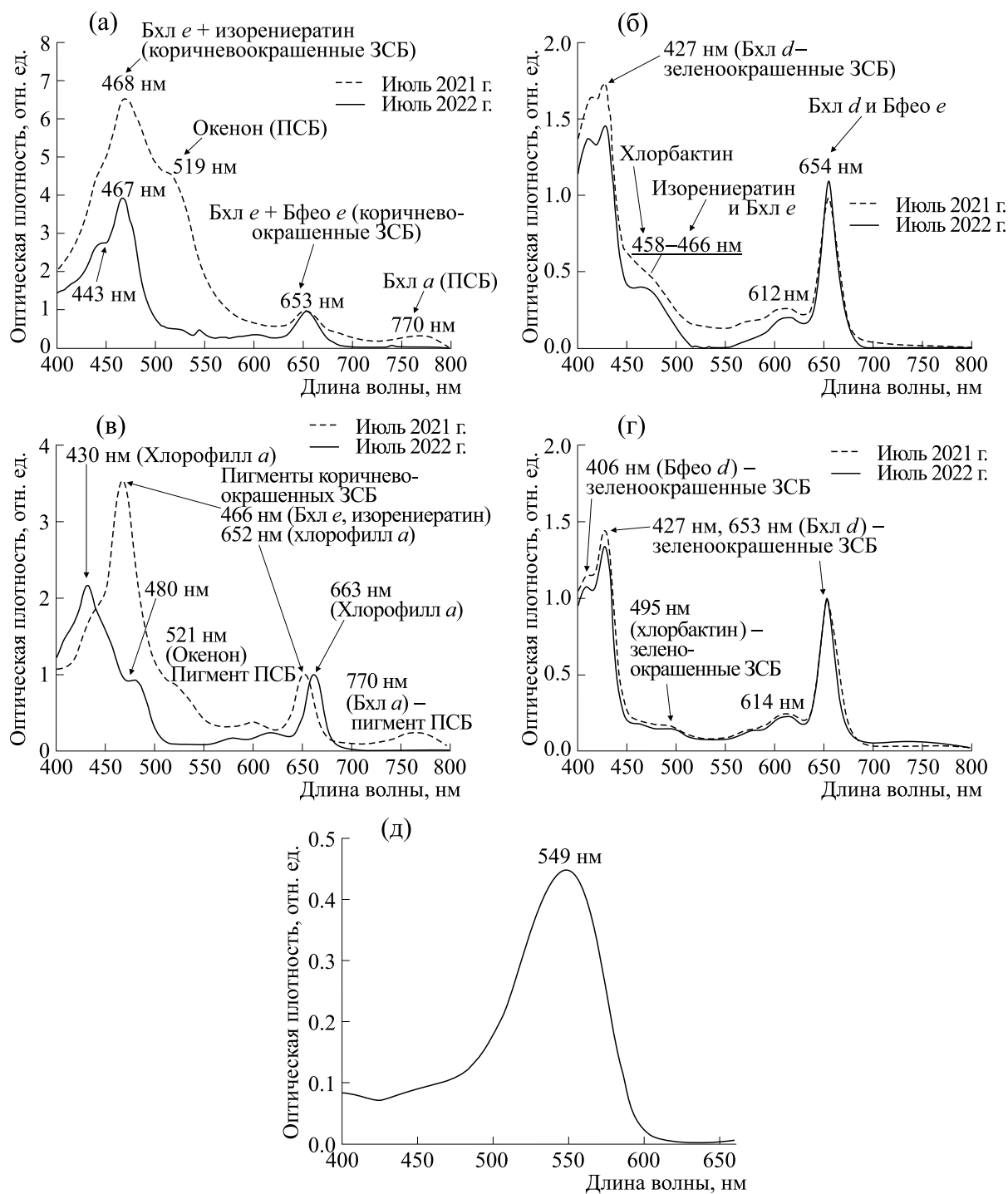


Рис. 4. Спектры поглощения ацетоновых экстрактов проб из зоны хемоклина бухты Биофильтров (а), оз. Кисло-Сладкое (б), оз. Еловое (в), оз. Трехцветное (г). (д) – Спектр поглощения пробы из зоны хемоклина озера Кисло-Сладкое при экстракции калий-фосфатным буфером (рН 6.7).

Бфео *d* — об этом свидетельствуют пики на 653, 427 и 406 нм (рис. 4г), что говорит о присутствии зелено-окрашенного штамма *Ch. phaeovibrioides* и было неоднократно описано [25, 26, 35]. Присут-

ное отличается высокой стабильностью между сезонами и годами, что было ранее описано [25, 26, 35], а также отражено на рис. 4г.

ОБСУЖДЕНИЕ

Прибрежные стратифицированные водоемы, отделившиеся от Белого моря, имеют общее происхождение, но различаются по гидрологической структуре и условиям обитания. Их биологические сообщества представляют собой разные стадии сукцессии, которые стартовали из одной экосистемы и отражают приспособление биоты к односторонне меняющимся абиотическим факторам, в том числе — к закономерной смене цветковых ниш из-за растущего влияния стока с водосбора и увеличения концентрации РОВ терригенного происхождения при переходе экосистемы из морского состояния к пресноводному через стадию меромиктического водоема с аноксической зоной. Это дало нам возможность изучить приспособительную реакцию сообщества фототрофов из исходно единой по составу биоты, к смене цветковых ниш, в отличие от работы [5], где авторы рассматривают различающиеся по спектральному составу света местообитания в удаленных друг от друга частях Мирового океана.

Измерения освещенности под водой указывают на сокращение фотической зоны по мере усиления изоляции водоема от моря зона. В море и морской губе Лобаниха (без выраженной вертикальной стратификации) свет в диапазоне, измеряемом люксметром, наиболее чувствительным к зеленой части спектра, распространяется до дна; в водоемах с анаэробной зоной он доходит только до ХК, а ниже условия темновые. Это связано с двумя факторами. Во-первых, изоляция водоема сопровождается усилением роли пресного стока, который поступает с водосбора и приносит терригенные гуминовые вещества [46]. Во-вторых, ХК поднимается ближе к поверхности. Взвесь микроорганизмов в ХК поглощает остатки дошедшего до него света и играет роль затеняющего фильтра.

Фототрофные микроорганизмы, обитающие в ХК, существуют в условиях крайне низкой освещенности. На верхней границе ХК освещенность составляет 150–360 лк, что соответствует 3–7 мкмоль фотонов/м²·с. Подобный уровень освещенности встречается в самых затененных наземных растительных сообществах, таких как нижний ярус австралийского тропического дождевого леса, где освещенность составляет около 0.2% от полного дневного света (около 2–3 мкмоль фотонов/м²·с), а выживаемость проростков растений существенно снижена [47]. Наземные растения акклимируются к условиям низкой освещенности, увеличивая долю (светособи-

рающего комплекса фотосистемы II и соответственно снижая отношение Хл *a* : Хл *b* [48, 49]. Поскольку в наземных местообитаниях снижение освещенности практически всегда связано с уменьшением отношения красного света к дальнему красному, фоторецепторы фитохромы, ответственные за восприятие света в этой области спектра, включают механизмы акклимации [50, 51]. К ним относится не только усиление синтеза Хл *b* [52], но и комплекс морфофизиологических признаков, известный как синдром избегания тени [53].

Наземные растения, получая полный спектр видимого света, при необходимости включают механизмы избегания тени либо имеют генетически обусловленные механизмы теневыносливости и не нуждаются в дополнительных антенных пигментах помимо Хл *a*, *b* и каротиноидов. Но фототрофы водных экосистем получают лишь часть спектра видимого света и вынуждены расширять возможности для улавливания света за счет дополнительных пигментов. Красные водоросли обладают фикобилисомами с разными фикобилинами, что позволяет им занимать разные ниши [54], цианобактерии способны акклимироваться, подстраиваясь под спектр доступного света [55]. Показана связь между распределением световых ниш в Мировом океане и набором пигментов в фикобилисомах цианобактерий [56]. Однако далеко не все группы фитопланктона и фототрофных микроорганизмов способны акклимироваться к недостатку света, необходимого для функционирования пигментов реакционных центров фотосистем, и пластично изменять состав фотосинтетических антенн. Поэтому свет, проникающий в зону ХК стратифицированных водоемов, может являться селективным фактором, задающим ограничения на таксономический состав доминирующих в этой зоне фототрофов.

Несмотря на низкую интенсивность света, в ХК этих водоемов водоросли находятся в оптимальном физиологическом состоянии, о чем свидетельствуют высокие показатели эффективности фотосинтеза, определяемые методом быстрых индукционных (ОЛР) кривых и по измерениям световых кривых флуоресценции [10, 17, 57, 58]. О высокой фотосинтетической активности обитателей ХК в условиях низкой освещенности известно также из исследования, выполненного на карстовом стратифицированном озере в Испании [59]. Благоприятным фактором может служить доступность биогенных веществ, диффундирующих из анаэробной зоны, где их концентрация очень высока [10], однако высокая функциональная активность фотосинтетического аппарата все равно была бы невозможна без эффективно работающих антенных пигментов. Она достигается благодаря специфическому пиг-

ментному составу, включающему хлорофиллы, каротиноиды и фикобилины.

Для определения спектров пигментов их обычно экстрагируют в полярных растворителях — ацетоне, метаноле, этаноле и др. При этом спектральные характеристики значительно меняются, полосы поглощения смещаются в сторону коротких волн в связи с переходом пигмента из комплексов с белками в мономерную форму. Определение спектральных характеристик отдельных пигментов *in vivo* — непростая задача, таких данных гораздо меньше, они разбросаны по множеству источников. Мы постарались собрать имеющиеся в литературе сведения о максимумах поглощения света *in vivo* пигментов, которые могут входить в состав фитопланктона краевых беломорских водоемов, и массовых видов аноксигенных фототрофных бактерий, полагая, что такая подборка может быть полезна и другим исследователям (табл. 2). Для того чтобы более точно охарактеризовать доступность света для ключевых антенных пигментов, мы нашли нормированные на максимум относительные величины интенсивности прошедшего света, соответствующего максимумам поглощения антенных пигментов (табл. 3).

В спектральных нишах ХК ковшовой губы (бухта Биофильтров) и лагуны (оз. Кисло-Сладкое) актуальным для фототрофов оказывается освоение диапазона от 500 до 700 нм с максимумом около 570–580 нм. В бухте Биофильтров криптофитовые водоросли рода *Rhodomonas*, пик которых в разные годы может быть локализован в микроаэробной части ХК, а также ПСБ, обитающие в ХК ниже редокс-перехода, обладают подходящими для усвоения этого света антеннами: первые — фиколиппротеинами с коротковолновым фикоэритрином (поглощение при 545 нм) и антенным Хл *c2* (638–639 нм) [74], вторые — океноном (около 521 нм) [75]. Основные максимумы Бхл *a*, пигмента антенн ПСБ [43], не попадают в диапазон доступного в ХК света. В анаэробной зоне под ХК коричнево-окрашенная форма *Ch. phaeovibrioides* усваивает оставшийся свет при помощи каротиноида изорениератина (505 нм) [70] и плеча Бхл *e* (520 нм). Известно, что бактерии *Chlorobium* адаптированы к усвоению очень низких интенсивностей света [76] и осуществляют фотохимические реакции практически в афотической зоне. В ХК оз. Кисло-Сладкое так же, как и в бухте Биофильтров, доминируют криптофитовые водоросли *Rhodomonas* либо ПСБ (что заметно по присутствию пика Бхл *a* и плеча окенона) (рис. 4б). Оба водоема демонстрируют схожие доли квантов света, необходимых для окенона (520 нм) и фикоэритрина 545 (545 нм) относительно максимума спектра (табл. 3). Однако, в отличие от бухты Биофильтров, в оз. Кисло-Сладкое значительную долю составляет более

длинноволновый свет, доступный для Хл *c2*, который также входит в состав антенн криптофитовых. На свет, соответствующий поглощению Хл *a*, тоже усваиваемый *Rhodomonas*, приходится 15% светового потока против 4% в бухте Биофильтров. Возможно, этим можно объяснить высокую плотность популяции *Rhodomonas* при его цветении в ХК оз. Кисло-Сладкое. Таким образом, фототрофные организмы слабо изолированных водоемов, формирующие красную прослойку воды в ХК, усваивают наиболее доступный им свет в зеленой и желтой части спектра, в меньшей степени — в оранжевой, и крайне слабо — в красной.

Криптофитовые служат основным фототрофным компонентом ХК не только в беломорских отделяемых водоемах, но и в стратифицированных карстовых озерах Испании [77]. Однако там доминирует не *Rhodomonas* с коротковолновым фикоэритрином 545, а *Cryptomonas*, синтезирующий более длинноволновые фикобилины [78]. Помимо криптофитовых, там встречаются цианобактерии рода *Planktothrix*, также обладающие более длинноволновыми антеннами [77]. При этом свет, поступающий в зону ХК таких озер, имеет более широкий спектральный диапазон и по своей длинноволновой границе ближе к беломорским водоемам с пресным эпилимнионом, озерам Еловое и Трехцветное. Это согласуется с гипотезой цветовых ниш, задающих в качестве одного из определяющих селективных факторов спектральный состав света. К подобному выводу приходят и исследователи испанских озер, в которых, несмотря на географическую удаленность и иное происхождение водоемов, происходят схожие процессы в ХК [59].

Солоноватое оз. Б. Хрусломены по спектральным характеристикам проходящего света в зоне ХК занимает промежуточное положение между лагунами и водоемами с пресным эпилимнионом. Коротковолновая граница спектрального диапазона света, доходящего до ХК, совпадает с таковой в оз. Еловое. Однако правая граница полуширины находится посередине между значениями для оз. Кисло-Сладкое и оз. Еловое. Это позволяет ПСБ, обладающим океноном с максимумом поглощения около 521 нм, обитать в ХК оз. Б. Хрусломены.

Иная ситуация складывается в более изолированных водоемах — оз. Еловое и Трехцветное. Из-за высокого содержания гуминовых веществ свет в них проникает неглубоко, ХК расположен близко к поверхности воды, куда преимущественно доходят желтые, оранжевые и красные области спектра света. Если границы спектрального диапазона ХК этих озер относительно близки и различаются на 11–17 нм (с небольшим сдвигом в длинноволновую область для оз. Трехцветное), то

Таблица 2. Максимумы поглощения света *in vivo* пигментами фототрофных микроорганизмов, ожидаемых в беломорских прибрежных стратифицированных водоемах

Название пигмента	Максимумы поглощения <i>in vivo</i>	Организмы, для пигментов которых получены указанные максимумы	Ссылки
Хлорофилл <i>a</i>	406, 416, 434–440, 617–625, 671–677, 683	<i>Entomoneis paludosa</i> (Bacillario- phyta), <i>Dunaliella tertiolecta</i> (Chlorophyta), <i>Spirulina platen- sis</i> (Cyanophyta), <i>Porphyridium cruentum</i> (Rhodophyta), <i>Gymno- dinium breve</i> (Dinophyceae), <i>Synechococcus</i> PCC7942 (Ця- nobacteria), смесь морского фитопланктона	60, 61, 62, 63, 64
Хлорофилл <i>b</i>	470, 650–652, 660	<i>D. tertiolecta</i> (Chlorophyta), смесь морского фитопланктона	60, 62, 64
Хлорофилл <i>c</i> (<i>c1+c2+c3</i>)	453, 584–589, 638–639	Смесь морского фитопланктона, <i>G. breve</i> (Dinophyceae)	64, 63
Хлорофилл <i>d</i>	707–709, до 720	<i>Acaryochloris</i> MBIC11017, CCMEE5410 (Cyanobacteria)	61, 65
Бактериохлорофилл <i>a</i>	375, 590, 800–805, 830–911	<i>Rhodopseudomonas acidophila</i> (пурпурные бактерии)	66, 67
Бактериохлорофилл <i>b</i>	400, 605, 835–850, 986–1035	Пурпурные бактерии	68
Бактериохлорофилл <i>d</i>	450, 718–730	<i>Ch. phaeovibrioides</i> , <i>Chlorobaculum limnaeum</i>	45, 69
Хлоробактин	≤450	<i>Ch. phaeovibrioides</i>	45
Бактериохлорофилл <i>e</i>	460–462, 520 (возможно, принадлежит изорениератину), 717–725	<i>Ch. phaeovibrioides</i> , <i>Ch. limnaeum</i>	45, 69, 68
Изорениератин	Около 505	<i>Chlorobium phaeobacteroides</i>	70
Бактериохлорофилл <i>c</i>	460, 745–760	<i>Ch. phaeovibrioides</i> , <i>Ch. limnaeum</i>	45, 69
Фукоксантин	450 – 550	<i>E. paludosa</i> (Bacillariophyta), смесь морского фитопланктона	60, 62, 71
Фотосинтетические каротиноиды, PSC (PSC = α-каротин + 19'-гексаноилоксифукок- сантин + 19'-бутаноилокси- фукоксантин + фуко- ксантин + перидинин + + празиноксантин)	523	Смесь морского фитопланктона	64

Таблица 2. Окончание

Название пигмента	Максимумы поглощения <i>in vivo</i>	Организмы, для пигментов которых получены указанные максимумы	Ссылки
Миксоксантофилл	524	<i>S. platensis</i> (Cyanobacteria)	62
Диадиноксантин	438, 466, 495	<i>G. breve</i> (Dinophyceae)	63
Диатоксантин	496 (диадино- + + диатоксантин)	<i>E. paludosa</i> (Bacillariophyta)	62
Лютеин	500	<i>D. tertiolecta</i> (Chlorophyta)	62
Зеаксантин	489	<i>D. tertiolecta</i> (Chlorophyta), <i>S. platensis</i> (Cyanophyta), <i>P. cruentum</i> (Rhodophyta)	62
β-каротин	462–466, 499	<i>E. paludosa</i> (Bacillariophyta), <i>D. tertiolecta</i> (Chlorophyta), <i>S. platensis</i> (Cyanophyta), <i>P. cruentum</i> (Rhodophyta), смесь морского фитопланктона	60, 62
Фотопротекторные каротиноиды, РРС (РРС = β-каротин + + зеаксантин + диадино- ксантин + диатоксантин + + аллоксантин)	492	Смесь морского фитопланктона	64
Аллоксантин	505	<i>Rhodomonas salina</i>	72
Фикоэритробилин- содержащий фикоэритрин	547	Смесь морского фитопланктона	60
Фикоуробилин- содержащий фикоэритрин	492	Смесь морского фитопланктона	60
Окенон	521	<i>Thiocapsa marina</i> штамм 5811	73
Спириллоксантин	512	<i>Thiocapsa roseopersicina</i>	73

середины максимумов различаются существенно — на 48 нм. В оз. Еловое середина максимума проникающего в ХК света лежит в оранжевой, а в оз. Трехцветное — в красной области. Лучше всего этот свет подходит для Хл *a*, *b* и *c*, и доли соответствующего света близки в этих двух озерах (табл. 3). Подходит этот свет и для антенн с фикоцианином [66] или аллофикоцианином [79]. В подтверждение этого в ХК оз. Еловое было отмечено цветение мелких жгутиконосцев зеленого цвета с флуоресценцией, похожей на флуоресценцию синих фикобилинов, и скопление *Eugle-*

na, а в оз. Трехцветное непосредственно над ХК — цветение криптофитовых водорослей зеленого цвета, вероятно, содержащих фикоцианин в сочетании с другими пигментами.

Отдельного внимания заслуживает совместное присутствие в ХК оз. Еловое и под ним двух штаммов ЗСБ *Ch. phaeovibrioides* — зелено- и коричнево-окрашенного — пигменты которых описаны в разделе «Результаты» выше. Антенны ЗСБ — хлоросомы, они покрыты липидным монослоем, состоят из упорядоченных в виде нанотрубок антенных Бхл *e* либо *d*, включают в себя

Таблица 3. Нормированные на максимум спектра относительные величины интенсивности света, проникающего в зону хемоклина, соответствующие максимумам поглощения *in vivo* ключевых антенных пигментов

Длина волны и соответствующие пигменты	Бухта Биофильтров	Озеро Кисло- Сладкое	Озеро Еловое	Озеро Трехцветное
505 нм (аллоксантин, изорениератин)	0.16	0.10	0.06	
520 нм (Бхл <i>e</i> , изорениератин, окенон)	0.28	0.25	0.16	0.04
545 нм (коротковолновый фикоэритрин <i>Rhodomonas</i>)	0.60	0.69	0.46	0.17
638 нм (Хл <i>c</i>)	0.21	0.44	0.96	0.97
660 нм (Хл <i>b</i>)	0.08	0.28	0.83	0.83
677 нм (Хл <i>a</i>)	0.04	0.15	0.70	0.70
717 нм (Бхл <i>e</i> , <i>d</i>)	—	0.03	0.09	0.29
730 нм (Бхл <i>d</i>)	—	—	—	0.06

Примечание. Прочерки означают положение данных длин волн за границами спектрального диапазона в хемоклине.

также каротиноиды и, в меньшем количестве, Бхл *a* [43]. Благодаря им ЗСБ способны фотосинтезировать при свете очень низкой интенсивности [76]. Максимумы поглощения *in vivo* Бхл *d* и *e*, соответствующие зелено- и коричнево-окрашенным бактериям, варьируют, согласно разным источникам (табл. 2), и существенно перекрываются. Свет, поглощаемый этими Бхл, составляет всего 9% от максимума спектра (при 717 нм), но в случае коричнево-окрашенных *Ch. phaeovibrioides* его недостаток компенсируется антенным изорениератином [70], свет для которого также доступен (табл. 3). Возможно, этим и объясняется присутствие коричнево-окрашенного штамма в ХК оз. Еловое [45, 21], и его отсутствие в оз. Трехцветное. В верхней части анаэробной зоны оз. Трехцветное существует высокоплотная популяция зелено-окрашенной формы *Ch. phaeovibrioides*, обладающей каротиноидом хлоробактином и антенным Бхл *d* [45]. Поскольку сведений о функционировании хлоробактина как антенного пигмента в литературе нет, можно предположить, что свет в указанном диапазоне усваивает Бхл *d*, способный улавливать свет с длинами волн 718–730 нм. Изорениератин, принадлежащий коричнево-окрашенной форме *Ch. phaeovibrioides*,

здесь, возможно, неэффективен: интенсивность сигнала в максимуме его поглощения составляет всего 4% от максимума спектра (табл. 3). Дискуссионным остается вопрос о том, почему в этих условиях у коричнево-окрашенной формы не может работать Бхл *e* в качестве главного антенного пигмента. Возможно, в условиях экстремально низкой освещенности для успешного поглощения света антенной необходим изорениератин, но для него здесь нет требуемых длин волн. Также в качестве одной из гипотез можно предположить, что причина — в разной ширине максимума поглощения Бхл *d* и *e* *in vivo*. Спектр поглощения света Бхл *d* шире, и подъем максимума начинается при длинах волн менее 700 нм [22, 26, 45, 80]. Таким образом, вероятно, что коричнево-окрашенная форма ЗСБ, которая формирует доминирующую бурую окраску ХК в оз. Еловое, при помощи изорениератина поглощает зеленый свет, а посредством Бхл *e* — еще и красный свет. Зелено-окрашенная форма в оз. Трехцветное, по-видимому, поглощает только красный свет и образует в ХК бактериальную пластину интенсивного зеленого цвета.

Аналогичная смена состава аноксигенных фототрофов, связанная со смещением спектров

пропускания света по мере увеличения концентрации РОВ, обнаружена в пресноводных стратифицированных озерах североамериканских штатов Мичиган и Висконсин [81]. В озерах с максимальной концентрацией гуминовых веществ в ХК доминировали зелено-окрашенные ЗСБ с Бхл *d*, тогда как в озерах с меньшим содержанием РОВ в бактериальном консорциуме присутствовали также ПСБ и коричневые формы ЗСБ. Связь цветовых вариаций бактерий из рода *Chlorobium* с глубиной расположения ХК и спектральным составом в этом горизонте была замечена также в меромиктических озерах Испании: зеленые *Ch. limicola* доминировали, если ХК находился на глубине 2–4 м, а коричневые *Ch. phaeobacteroides* – глубже 9 м [82].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Экологические ниши морского и пресноводного фитопланктона обычно характеризуют при помощи таких общепринятых параметров, как соленость, температура, рН, содержание растворенного в воде кислорода, а также освещенность в тех или иных единицах интенсивности света, при этом оставляя за кадром спектральный состав света. Представления о проникновении в толщу воды в наибольшей степени синего света верны для открытых участков Мирового океана, но в прибрежных зонах требуют существенной корректировки. В нашей предыдущей работе [38] мы показали, как в водоемах береговой линии Белого моря в зависимости от степени изоляции и содержания РОВ формируются различные спектральные ниши. В настоящей работе мы исследовали связь между спектральным составом света в хемоклине и наличием антенных пигментов, способных улавливать этот свет, у фототрофов, обитающих в ХК. По спектральным условиям в ХК ковшовые губы и морские лагуны оказались очень близкими друг к другу, но, тем не менее, продемонстрировали закономерный сдвиг коротковолновой границы спектрального диапазона света в изоляционном ряду. На уровне таксономического и пигментного состава они обнаружили большое сходство: фототрофные организмы в ХК оказались адаптированы к усвоению света преимущественно в зеленой части спектра.

Более изолированные меромиктические озера с пресным миксолимнионом, Еловое и Трехцветное, также демонстрируют корреляцию между спектральным составом света и максимумами поглощения антенн характерных для них фототрофов. Смесь коричнево- и зелено-окрашенных ЗСБ в хемоклине Елового с преобладающим оранжево-красным светом сменяется доминирующим зелено-окрашенным штаммом ЗСБ в Трехцветном, где в хемоклин проникает преимущественно красный свет.

Криптофитовые водоросли *Rhodomonas* с коротковолновым фикоэритрином не встречаются в хемоклине этих водоемов. То, что причиной такой избирательности является состав света, а не другие абиотические факторы, такие как соленость, можно аргументировать, опираясь на описание ХК оз. Большие Хрусломены, переходного по своим спектральным характеристикам между морскими лагунами и озерами. Соленость в зоне ХК этого водоема ниже, чем в Еловом и Трехцветном [22], но, тем не менее, в нем регулярно возникает цветение *Rhodomonas*, характерного для морских водоемов. В отличие от цианобактерий, способных к фотоакклимации за счет изменений в фикобилисомах, *Rhodomonas* обладает меньшими возможностями в силу отсутствия фикобилисом и наличия только одного типа фикобилинов. Хотя для криптофитовых недавно была показана способность к фотоакклимации за счет модификаций хромофора, изменения спектра поглощения антенного пигмента не настолько существенны, чтобы дать им возможность освоить ниши оранжевого и красного света [83].

Перспективы данного исследования видятся в расширении круга исследуемых водоемов и пополнении точек в изоляционном ряду, анализе света и фототрофных сообществ в верхних слоях водоемов, оценке изменчивости спектрального состава света в разные времена года и, в конечном итоге, в определении роли спектрального состава света в сукцессии стратифицированных водоемов, отделяющихся от Белого моря.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят руководство Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова за возможность проведения исследований и использования оборудования на базе ББС МГУ имени М.В. Ломоносова.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского научного фонда (грант № 24-24-00008).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая работа не содержит описания собственных исследований с использованием людей и животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Van der Weij-De Wit C. D., Doust A. B., van Stokkum I. H. M., Dekker J. P., Wil K. E., Curmi P. M. G., Scholes G. D., and van Grondelle R. How Energy Funnel from the Phycoerythrin Antenna Complex to Photosystem I and Photosystem II in Cryptophyte *Rhodomonas* CS24 Cells. *J. Phys. Chem. B*, **110** (49), 25066 (2006). DOI: 10.1021/jp061546w
2. Lokstein H., Renger G., and Götze J. P. Photosynthetic Light-Harvesting (Antenna) Complexes-Structures and Functions. *Molecules*, **26** (11), 3378 (2021). DOI: 10.3390/molecules26113378
3. Arshad R., Saccon F., Bag P., Biswas A., Calvaruso C., Bhatti A. F., Grebe S., Mascoli V., Mahbub M., Muz-zopappa F., Polyzois A., Schiphorst C., Sorrentino M., Streckaitė S., van Amerongen H., Aro E.-M., Bassi R., Boekema E. J., Croce R., Dekker J., van Grondelle R., Jansson S., Kirilovsky D., Kouřil R., Michel S., Mullineaux C. W., Panzarová K., Robert B., Ruban A. V., van Stokkum I., Wientjes E., and Büchel C. A kaleidoscope of photosynthetic antenna proteins and their emerging roles. *Plant Physiol.*, **189** (3), 1204–1219 (2022). DOI: 10.1093/plphys/kiac175
4. Stomp M., Huisman J., Stal L. J., and Matthijs H. C. P. Colorful niches of phototrophic microorganisms shaped by vibrations of the water molecule. *ISME J.*, **1** (4), 271–282 (2007).
5. Holtrop T., Huisman J., Stomp M., Biersteker L., Aerts J., Grébert T., Partensky F., Garczarek L., and Woerd H. J. V. D. Vibrational modes of water predict spectral niches for photosynthesis in lakes and oceans. *Nat. Ecol. Evol.*, **5** (1), 55–66 (2020). DOI: 10.1038/s41559-020-01330-x
6. Краснова Е. Д. Экология меромиктических озер России. 1. Прибрежные морские водоемы. *Водные ресурсы*, **48** (3), 322 (2021).
7. Krasnova E., Voronov D., Frolova N., Pantyulin A., and Samsonov T. Salt Lakes Separated from the White Sea. *EARSeL eProceed.*, **14** (S1), 8–22 (2015). DOI: 10.12760/02-2015-1-02
8. Лосюк Г. Н., Кокрятская Н. М. и Краснова Е. Д. Сероводородное заражение прибрежных озер на разных стадиях изоляции от Белого моря. *Океанология*, **61** (3), 401–412 (2021).
9. Krasnova E. D., Kharcheva A. V., Milyutina I. A., Voronov D. A., and Patsaeva S. V. Study of microbial communities in redox zone of meromictic lakes isolated from the White Sea using spectral and molecular methods. *J. Mar. Biol. Ass.*, **95** (8), 1579–1590 (2015). DOI: 10.1017/S0025315415000582
10. Krasnova E. D., Matorin D. N., Belevich T. A., Efimova L. E., Kharcheva A. V., Kokryatskaya N. M., Losyuk G. N., Todorenko D. A., Voronov D. A., and Patsaeva S. V. The characteristic pattern of multiple colored layers in coastal stratified lakes in the process of separation from the White Sea. *J. Oceanol. Limnol.*, **36** (6), 1962–1977 (2018). DOI: 10.1007/s00343-018-7323-2
11. Краснова Е. Д., Воронов Д. А., Пацаева С. В., Кокрятская Н. М., Жадан А. Э. и А. Б. Цетлин. Внезапный замор бентоса из-за появления сульфидной зоны в губе Лобаниха в августе 2020 г. (Белое море, Кандалакшский залив). В сб. *География: развитие науки и образования (Сб. статей по материалам международной науч.-практич. конф. «LXXIV Герценовские чтения»)* (Изд-во РГПУ им. А.И. Герцена, СПб, 2021), т. 1, сс. 313–317.
12. Логвиненко А. Д., Антоновская К. А., Гришина Д. Ю., Дадыкин И. А., Киселев А. Д., Кроленко В. И., Лихачева Г. В., Уразаева А. О., Краснова Е. Д. и А. Б. Цетлин. Восстановление бентосного сообщества после кратковременной аноксии (замора) в арктической ковшовой губе (Белое море, Кандалакшский залив, о. Великий). В сб. *Труды X международной науч.-практич. конф. «Морские исследования и образование» (MARESE-DU-2021)* (Тверь: ООО ПолиПРЕСС, 2022), т. 2, сс. 115–118.
13. Краснова Е. Д. и Воронов Д. А. Подводное меромиктическое озеро в бухте Биофильтров (Белое море, Кандалакшский залив, окрестности Беломорской биостанции МГУ). В сб. *Геология морей и океанов (Материалы XXII Международной науч. конф. (Школы) по морской геологии)* (ИО РАН, М., 2019), т. 3, сс. 165–169.
14. Саввичев А. С., Кулакова А. А., Краснова Е. Д., Воронов Д. А., Кадников В. В., Белецкий А. В., Козяев В. В., Русанов И. И., Летарова М. А., Веслополова Е. Ф., Беленкова В. В., Демиденко Н. А. и Горленко В. М. Микробное сообщество морского меромиктического желоба (Бухта Биофильтров), расположенного в Кандалакшском заливе Белого моря. *Микробиология*, **91** (4), 492–506 (2022).
15. Krasnova E. D., Pantyulin A. N., Matorin D. N., Todorenko D. A., Belevich T. A., Milyutina I. A., and Voronov D. A. Cryptomonad alga *Rhodomonas* Sp. (Cryptophyta, Pyrenomonadaceae) bloom in the redox zone of the basins separating from the White Sea. *Microbiology*, **83** (3), 270–277 (2014). DOI: 10.1134/S0026261714030102
16. Grouzdev D., Gaisin V., Lunina O., Krutkina M., Krasnova E., Voronov D., Baslerov R., Sigalevich P., Savvichev A., and Gorlenko V. Microbial communities of stratified aquatic ecosystems of kandalaksha bay (white sea) shed light on the evolutionary history of green and brown morphotypes of chlorobiota. *FEMS Microbiol. Ecol.*, **98** (10), fiac103 (2022). DOI: 10.1093/femsec/fiac103
17. Sokolovskaya Y. G., Krasnova E. D., Voronov D. A., Matorin D. N., Zhiltsova A. A., and S. V. Patsaeva. Optical proxies of euxinia: spectroscopic studies of CDOM, chlorophyll, and bacteriochlorophylls in the lagoon on Zeleny cape (the White Sea). *Photonics*, **10** (6), 672 (2023). DOI: 10.3390/photonics10060672
18. Savvichev A. S., Lunina O. N., Rusanov I. I., Zakharova E. E., Veslopolova E. F., and Ivanov M. V. Microbi-

- ological and isotopic geochemical investigation of lake Kislo-Sladkoe, a meromictic water body at the Kandalaksha bay shore (White sea). *Microbiology*, **83** (1–2), 56–66 (2014).
19. Lunina O. N., Savvichev A. S., Krasnova E. D., Kokryatskaya N. M., Veslopolova E. F., Kuznetsov B. B., and Gorlenko V. M. Succession processes in the anoxygenic phototrophic bacterial community in lake Kislo-Sladkoe (Kandalaksha bay, White Sea). *Microbiology*, **85** (5), 531–544 (2016). DOI: 10.1134/S0026261716050118
 20. Лосюк Г. Н., Краснова Е. Д., Кокрятская Н. М. и Воронов Д. А. Основные гидрологические параметры озера Большие Хрусломены (Кандалакшский залив Белого моря). *География: развитие науки и образования. Коллективная монография по материалам ежегодной Всероссийской с международным участием науч.-практич. конф. «LXXII Герценовские чтения»* (Астерион, СПб., 2019), т. 1, сс. 334–336 (2019).
 21. Emeliantsev P. S., Zhiltsova A. A., Krasnova E. D., Voronov D. A., Rymar V. V., and Patsaeva S. V. Quantification of chlorosomal bacteriochlorophylls using absorption spectra of green sulfur bacteria in natural water. *Moscow Univ. Physics Bull.*, **75** (2), 137–142 (2020).
 22. Lunina O. N., Grouzdev D. S., Patsaeva S. V., Zhil'tsova A. A., Suzina N. E., Krasnova E. D., Voronov D. A., Kokryatskaya N. M., Veslopolova E. F., and Savvichev A. S. Anoxygenic phototrophic bacteria of the meromictic lake Bol'shie Khrusloмены (Oleniy island, Kandalaksha gulf, Murmansk oblast, Russia). *Microbiology*, **92** (6), 792–806 (2023). DOI: 10.1134/S0026261723602051
 23. Lisitzin A. P., Vasil'chuk Yu. K., Shevchenko V. P., Budantseva N. A., Krasnova E. D., Pantyulin A. N., Filipov A. S., and Chizhova Ju. N. Oxygen isotope composition of water and snow-ice cover of isolated lakes at various stages of separation from the White sea. *Dokl. Earth Sci.*, **449** (2), 406–412 (2013).
 24. Vasil'chuk Yu. K., Frolova N. L., Krasnova E. D., Budantseva N. A., Vasil'chuk A. C., Dobrydneva L. V., Efimova L. E., Terskaya E. V., and Chizhova Ju. N. Water isotopic-geochemical composition in the Trekhtsvetnoe meromictic lake on the White sea coast. *Water Resources*, **43** (5), 828–838 (2016).
 25. Savvichev A. S., Babenko V. V., Lunina O. N., Letarova M. A., Boldyreva D. I., Veslopolova E. F., Demidenko N. A., Kokryatskaya N. M., Krasnova E. D., Gaisin V. A., Kostryukova E. S., Gorlenko V. M., and Letarov A. V. Sharp water column stratification with an extremely dense microbial population in a small meromictic lake Trekhtsvetnoe. *Environ. Microbiol.*, **20** (10), 3784–3797 (2018).
 26. Lunina O. N., Savvichev A. S., Babenko V. V., Boldyreva D. I., Kuznetsov B. B., Kolganova T. V., Krasnova E. D., Kokryatskaya N. M., Veslopolova E. F., Voronov D. A., Demidenko N. A., Letarova M. A., Letarov A. V., and Gorlenko V. M. Seasonal variations in the structure of an anoxygenic phototrophic bacterial community from the meromictic lake Trekhtsvetnoe (Kandalaksha bay, White sea). *Microbiology*, **88** (1), 100–114 (2019).
 27. Леонтьев П. А., Субетто Д. А., Репкина Т. Ю., Лудикова А. В., Кузнецов Д. Д., Кублицкий Ю. А., Сапелко Т. В., Зарецкая Н. Е., Фирсенкова В. М., Потахин М. С., Сырых Л. С. и Толстобров Д. С. Реконструкция относительного перемещения уровня моря в голоцене на северо-западе Онежского полуострова (губа Конюхова, Белое море) на основе палеолимнологических исследований. *Изв. РАН. Сер. географическая*, **86** (6), 933–945 (2022).
 28. Subetto D. A., Shevchenko V. P., Ludikova A. V., Kuznetsov D. D., Sapelko T. V., Lisitsyn A. P., Evzerov V. Ya., van Beek P., Souhaut M., and Subetto G. D. Chronology of isolation of the Solovetskii Archipelago lakes and current rates of lake sedimentation. *Dokl. Earth Sci.*, **446** (1), 1042–1048 (2012). DOI: 10.1134/S1028334X12090140
 29. Колька В. В., Корсакова О. П., Шелехова Т. С. и Толстоброва А. Н. Восстановление относительного положения уровня Белого моря в позднеледниковье и голоцене по данным литологического, диатомового анализов и радиоуглеродного датирования донных отложений малых озер в районе пос. Чупа (северная Карелия). *Вестн. МГТУ* **2**, 255–268 (2015).
 30. Колька В. В. и Корсакова О. П. Положение береговой линии Белого моря и неотектонические движения на северо-востоке Фенноскандии в позднеледниковье и голоцене. В сб. *Система Белого моря. Процессы осадконакопления, геология и история*. (М., Научный мир, 2017), т. 4, сс. 214–241.
 31. Corner G. D., Yevzerov V. Y., Kolka V. V., and Möller J. J. Isolation basin stratigraphy and Holocene relative sea-level change at the Norwegian–Russian border north of Nikel, northwest Russia. *Boreas*, **28** (1), 146–166 (1999).
 32. Kublitskiy Y., Repkina T., Leontiev P., Shilova O., Zaretskaya N., Gurinov A., Lugovoy N., Subetto D., Yakovleva A., Nam S. I., Kim J.-H., Son Y.-J., and Peretrukhina A. Reconstruction of relative sea-level changes based on a multiproxy study of isolated basins on the Onega Peninsula (the White Sea, northwestern Russia). *Quat. Int.*, **644–645**, 79–95 (2023). DOI: 10.1016/j.quaint.2022.04.016
 33. Kirk J. T. O. *Light and photosynthesis in aquatic ecosystems* (Cambridge University Press, 1983).
 34. Thøiesen C., Hansen B. W., and Nielsen S. L. A simple and fast method for extraction and quantification of cryptophyte phycoerythrin. *MethodsX*, **4**, 209–213 (2017). DOI: 10.1016/j.mex.2017.06.002
 35. Zhiltsova A. A., Krasnova E., Prosenkov A., Peláez Andrés A. I., Voronov D. A., and Patsaeva S. V. Depth distribution of optical characteristics, bacteriochlorophylls and metagenomic profiles of bacterial communities in meromictic lakes Trekhtsvetnoe and Elovoe in March 2021. In *XV Int. Conf. on Pulsed Lasers and Laser Applications*, Ed. by V. F. Tarasenko, A. V. Klimkin, and M. V. Trigub (Tomsk, 2021), pp. 54.

36. Zhiltsova A. A., Krasnova E. D., Voronov D. A., Losyuk G. N., Kokryatskaya N. M., and Patsaeva S. V. Simultaneous detection of chlorosomal bacteriochlorophylls from green sulfur bacteria and phycobilins from cyanobacteria using synchronous fluorescence scans. In *Optical Technologies for Biology and Medicine*. Ed. by E. A. Genina and V. V. Tuchin (Saratov, 2022), p. 24.
37. Pope R. M. and Fry E. S. Absorption spectrum (380–700 nm) of pure water. II. Integrating cavity measurements. *Appl. Opt.*, **36**, 8710–8723 (1997).
38. Краснова Е. Д., Лобышев В. И., Лабунская Е. А., Воронов Д. А., Соколовская Ю. Г., Жильцова А. А. и Пацаева С. В. Спектральный состав света в хемоклине стратифицированных водоемов, находящихся на разных стадиях изоляции от Белого моря. *Оптика атмосферы и океана*, **37** (4), 307–315 (2024). DOI: 10.15372/AOO20240407
39. Gloe A., Pfennig N., Brockmann H. J., and Trowitzsch W. A new bacteriochlorophyll from brown-colored Chlorobiaceae. *Archive Microbiol.*, **102**, 103–109 (1975).
40. Borrego C., Arellano J., Abella C., Gillbro T., and Garcia-Gil J. The molar extinction coefficient of bacteriochlorophyll e and the pigment stoichiometry in Chlorobium Phaeobacteroides. *Photosynth. Res.*, **60**, 257 (1999). DOI: 10.1023/A:1006230820007
41. Haas S., De Beer D., Klatt J. M., Fink A., Rench R. M., Hamilton T. L., Meyer V., Kakuk B., and Macalady J. L. Low-light anoxygenic photosynthesis and Fe-S-biogeochemistry in a microbial mat. *Front. Microbiol.*, **9**, 858 (2018). DOI: 10.3389/fmicb.2018.00858
42. *Carotenoids: Handbook*, Ed. by Britton G., Liaaen-Jensen S., and Pfander H. (Birkhäuser, Basel, 2004). DOI: 10.1007/978-3-0348-7836-4
43. Saer R. G. and Blankenship R. E. Light harvesting in phototrophic bacteria: structure and function. *Biochem. J.*, **474** (13), 2107–2131 (2017). DOI: 10.1042/BCJ20160753
44. Stadnichuk I. N., Novikova T. M., Miniuk G. S., Boichenko V. A., Bolychevtseva Y. V., Gusev E. S., and Lukashev E. P. Phycoerythrin association with photosystem II in the cryptophyte alga *Rhodomonas salina*. *Biochemistry (Moscow)*, **85** (6), 679–688 (2020). DOI: 10.1134/S000629792006005X
45. Kharcheva A. V., Zhiltsova A. A., Lunina O. N., Krasnova E. D., Voronov D. A., Savvichev A. S., and Patsaeva S. V. Bacteriochlorophyll fluorescence of green sulfur bacteria in the anaerobic zone of two natural water bodies. *Moscow Univ. Physics Bull.*, **73** (4), 377–381 (2018).
46. Краснова Е. Д., Воронов Д. А., Жильцова А. А., Соколовская Ю. Г. и Пацаева С. В. Корреляция оптической плотности в ближнем УФ диапазоне и солёности в поверхностных водах прибрежных стратифицированных водоемов на разных стадиях изоляции от Белого моря. В сб. *География: развитие науки и образования (Матер. международной науч.-практич. конф. «LXXVI Герценовские чтения»)* (Изд-во РГПУ им. А. И. Герцена Санкт-Петербург, 2023), т. 1, сс. 250–254.
47. Bloor J. and Grubb P. Growth and mortality in high and low light: Trends among 15 shade-tolerant tropical rain forest tree species. *J. Ecol.*, **91**, 77–85 (2003). DOI: 10.1046/j.1365-2745.2003.00743.x
48. Dale M. P. and Causton D. R. Use of the chlorophyll a/b ratio as a bioassay for the light environment of a plant. *Funct. Ecol.*, **6** (2), 190–196 (1992). DOI: 10.2307/2389754
49. Tanaka R. and Tanaka A. Chlorophyll b is not just an accessory pigment but a regulator of the photosynthetic antenna. *Porphyryns*, **9**, 240–245 (2000)
50. Morales A. and Kaiser E. Photosynthetic acclimation to fluctuating irradiance in plants. *Front. Plant Sci.*, **24** (11), 268 (2020). DOI: 10.3389/fpls.2020.00268
51. Kim J. Y., Lee J. H., and Park C. M. A multifaceted action of phytochrome B in plant environmental adaptation. *Front. Plant Sci.*, **22** (12), 659712 (2021). DOI: 10.3389/fpls.2021.659712
52. Brouwer B., Gardeström P., and Keech O. In response to partial plant shading, the lack of phytochrome A does not directly induce leaf senescence but alters the fine-tuning of chlorophyll biosynthesis. *J. Exp. Bot.*, **65** (14), 4037 (2014).
53. Martinez-Garcia J. F. and Rodriguez-Concepcion M. Molecular mechanisms of shade tolerance in plants. *New Phytol.*, **239** (4), 1190 (2023).
54. Takahashi M. and Mikami K. Blue–red chromatic acclimation in the red alga *Pyropia yezoensis*. *Algal Res.*, **58**, 102428 (2021).
55. Stomp M., Huisman J., Vörös L., Pick F. R., Laamanen M., Haverkamp T., and Stal L. J. Colourful Coexistence of Red and Green Picocyanobacteria in Lakes and Seas. *Ecol. Lett.*, **10** (4), 290 (2007). DOI: 10.1111/j.1461-0248.2007.01026.x
56. Stomp M., Huisman J., De Jongh F., Veraart A. J., Gerla D., Rijkeboer M., Ibelings B. W., Wollenzien U. I., and Stal L. J. Adaptive divergence in pigment composition promotes phytoplankton biodiversity. *Nature*, **432** (7013), 104 (2004). DOI: 10.1038/nature03044
57. Маторин Д. Н., Тодоренко Д. А., Воронов Д. А., Горячев С. Н., Братковская Л. Б. и Краснова Е. Д. Особенности распределения и состояния фитопланктона на разных глубинах в озере Кисло-Сладкое Белого моря. *Вестн. МГУ. Сер. 16: Биология*, **77** (3), 180–187 (2022).
58. Плотников А. О., Селиванова Е. А., Хлопко Ю. А., Воронов Д. А., Маторин Д. Н., Тодоренко Д. А. и Краснова Е. Д. Структура и функционирование планктонных сообществ фототрофных и миксотрофных протистов в прибрежной лагуне «Озеро Кисло-Сладкое» (Белое море, Карельский берег). *Изв. РАН. Сер. географическая*, **86** (6), 985 (2022).
59. Camacho A. and E. Vicente. Carbon photoassimilation by sharply stratified phototrophic communities at the chemocline of Lake Arcas (Spain). *FEMS Microbiol.*

- Ecol.*, **25** (1), 11–22 (1998). DOI: 10.1111/j.1574-6941.1998.tb00456.x
60. Bidigare R. R., Ondrusek M. E., Morrow J. H., and Kiefer D. A. In-vivo absorption properties of algal pigments. *Proc. SPIE 1302, Ocean Optics X*, Ed. by R. W. Spinrad (Orlando, FL, United States, 1990). DOI: 10.1117/12.21451
 61. Duxbury Z., Schliep M., Ritchie R. J., Larkum A. W. D., and Chen M. Photoacclimation extends utilisable photosynthetically active radiation in the chlorophyll D-containing cyanobacterium, *Acaryochloris Marina Photosynth. Res.*, **101** (1), 69–75 (2009). DOI: 10.1007/s11120-009-9466-7
 62. Méléder V., Laviale M., Jesus B., Mouget J.L., Lavaud J., Kazempour F., Launeau P., and Barillé P. In vivo estimation of pigment composition and optical absorption cross-section by spectroradiometry in four aquatic photosynthetic micro-organisms. *J. Photochem. Photobiol. B: Biology*, **129**, 115 (2013). DOI: 10.1016/j.jphotobiol.2013.10.005
 63. Millie D. F., Kirkpatrick G. J., and Vinyard B. T. Relating photosynthetic pigments and in vivo optical density spectra to irradiance for the Florida red-tide dinoflagellate *Gymnodinium breve*. *Marine Ecol. Progr. Series* **120**, 65 (1995). DOI: 10.3354/meps120065
 64. Zhang Y., Wang G., Sathyendranath S., Xu. W., Xiao Y., and Jiang L. Retrieval of phytoplankton pigment composition from their *in vivo* absorption spectra. *Remote Sens.*, **13** (24), 5112 (2021). DOI: 10.3390/rs13245112
 65. Taniguchi M. and Lindsey J. S. Absorption and fluorescence spectral database of chlorophylls and analogues. *Photochem. Photobiol.*, **97**, 136–165 (2021). DOI: 10.1111/php.13319
 66. Croce R. and van Amerongen H. Natural strategies photosynthetic light harvesting. *Nat. Chem. Biol.*, **10**, 492 (2014).
 67. Kharcheva A. V., Krasnova E. D., Voronov D. A., and Patsaeva S. V. Spectroscopic study of the microbial community in chemocline zones of relic meromictic lakes separating from the White sea. *Proc. SPIE – The International Society for Optical Engineering*, Ed. by E. A. Genina, V. L. Derbov, K. V. Larin, D. E. Postnov, and V. V. Tuchin (Saratov, 2015), p. 94480I.
 68. Oren A. Characterization of pigments of prokaryotes and their use in taxonomy and classification. *Methods Microbiol.*, **38**, 261–282 (2011). DOI: 10.1016/B978-0-12-387730-7.00012-7
 69. Harada J., Mizoguchi T., Tsukatani Y., Noguchi M., and Tamiaki H. A seventh bacterial chlorophyll driving a large light-harvesting antenna. *Sci. Rep.*, **2**, 671 (2012). DOI:10.1038/srep00671
 70. Pšenčík J., Ma Y.-Z., Arellano J. B., Garcia-Gil J., and Gillbro T. Excitation energy transfer in chlorosomes of chlorobium phaeobacteroides strain CL1401: the role of carotenoids. *Photosynth. Res.*, **71** (1–2), 5–18 (2002). DOI: 10.1023/A:1014943312031
 71. Premvardhan L., Sandberg D. J., Fey H., Birge R. R., Büchel C., and van Grondelle R. The charge-transfer properties of the S2 state of fucoxanthin in solution and in fucoxanthin chlorophyll-a/c2 protein (FCP) based on stark spectroscopy and molecular-orbital theory. *J. Phys. Chem. B*, **112** (37), 11838–11853 (2008). DOI: 10.1021/jp802689p
 72. Šebelík V., West R., Trsková E. K., Kaňa R., and Polívka T. Energy transfer pathways in the CAC light-harvesting complex of *Rhodomonas salina*. *Biochim. Biophys. Acta – Bioenergetics*, **1861** (11), 148280 (2020). DOI: 10.1016/j.bbabi.2020.148280
 73. Caumette P., Guyoneaud R., Imhoff J. F., Süling J., and Gorlenko V. *Thiocapsa Marina* Sp. Nov., a novel, okenone-containing, purple sulfur bacterium isolated from brackish coastal and marine environments. *Int. J. System. Evol. Microbiol.*, **54** (4), 1031–1036. DOI: 10.1099/ijs.0.02964-0
 74. Kereiche S., Kouril R., Oostergetel G. T., Fusetti F., Boekema E. J., Doust A. B., van der Weij-de Wit C. D., and Dekker J. P. Association of chlorophyll a/c(2) complexes to photosystem I and photosystem II in the cryptophyte *Rhodomonas CS24*. *Biochim. Biophys. Acta – Bioenergetics*, **1777** (9), 1122 (2008).
 75. Polli D., Cerullo G., Lanzani G., De Silvestri S., Hashimoto H., and Cogdell R. J. Carotenoid-bacteriochlorophyll energy transfer in LH2 complexes studied with 10-fs time resolution. *Biophys. J.*, **90** (7), 2486 (2006). DOI: 10.1529/biophysj.105.069286
 76. Imhoff F. Biology of Green Sulfur Bacteria. In *Encyclopedia of Life Sciences* (John Wiley & Sons, Ltd: Chichester (2014). DOI: 10.1002/9780470015902.a0000458.pub2
 77. Camacho A. On the occurrence and ecological features of deep chlorophyll maxima (DCM) in spanish stratified lakes. *Limnetica*, **25** (1), 453–478 (2006). DOI: 10.23818/limn.25.32
 78. Mercier L., Peltomaa E., and Ojala A. Comparative analysis of phycoerythrin production in cryptophytes. *J. Appl. Phycol.*, **34**, 789–797 (2022). DOI: 10.1007/s10811-021-02657-z
 79. Zilinskas B. A., Greenwald L. S., Bailey C. L., and Kahn P. C. Spectral analysis of allophycocyanin I, II, III and B from *Nostoc* sp. phycobilisomes. *Biochim. Biophys. Acta*, **592** (2), 267–276 (1980). DOI: 10.1016/0005-2728(80)90187-5
 80. Zhiltsova A. A., Kharcheva A. V., Krasnova E. D., Lunina O. N., Voronov D. A., Savichev A. S., Gorshkova O. M., and Patsaeva S. V. Spectroscopic study of green sulfur bacteria in stratified water bodies of the Kandalaksha gulf of the White sea. *Atmosphere. Ocean. Optics*, **31** (4), 390–396 (2018). DOI: 10.1134/S1024856018040188
 81. Vila X., Cristina X. P., Abella C. A., and Hurley J. P. Effects of gilvin on the composition and dynamics of metalimnetic communities of phototrophic bacteria in freshwater North-American lakes. *J. Appl. Microbiol.*,

- 85 (S1), 138S–150S (1998). DOI: 10.1111/j.1365-2672.1998.tb05293.x
82. Montesinos E., Guerrero R., Abella C., and Esteve I. Ecology and physiology of the competition for light between *Chlorobium limicola* and *Chlorobium phaeobacteroides* in natural habitats. *Appl. Environ. Microbiol.*, **46**, 1007–1016 (1983). DOI: 10.1128/aem.46.5.1007-1016.1983
83. Spangler L. C., Yu M., Jeffrey P. D., and Scholes G. D. Controllable phycobilin modification: an alternative photoacclimation response in cryptophyte algae. *ACS Cent. Sci.*, **8** (3), 340–350. DOI: 10.1021/acscentsci.1c01209

Underwater Measurements of Transmitted Light Spectra in Stratified Water Bodies on the White Sea Coast as a Key to the Understanding of Pigment Composition of Phototrophs in the Chemocline Zone

E.A. Labunskaya*, D.A. Voronov**, V.I. Lobyshev***, and E.D. Krasnova*

*Department of Biology, M.V. Lomonosov Moscow State University, Leninskiye gory 1/12, Moscow, 119234 Russia

**A.A. Kharkevich Institute for Information Transmission Problems, Russian Academy of Sciences, Bolshoy Karetny per. 19/1, Moscow, 127051 Russia

***Department of Physics, M.V. Lomonosov Moscow State University, Leninskiye Gory 1/12, Moscow, 119992 Russia

Measurements of the spectral composition of light at the boundary of the photic zone in seven coastal bodies of water, to varying degrees separated from the sea, exposed to the sea and freshwater lake showed that in marine and brackish water bodies green light is predominantly transmitted, and in lakes the top layer of which is freshwater, orange, red and far red light is absorbed. In meromictic reservoirs, the photic zone was limited by a colored layer of water with the massive development of phototrophic microorganisms. Their pigment composition and the spectral composition of transmitted light are well matched. The sea bays and lagoons were dominated by taxa with red pigments: phycoerythrin-545 from cryptophyte algae, or purple sulfur bacteria with the carotenoid okenone, or brown-colored green sulfur bacteria with isorenieratin and bacteriochlorophyll *e*. In the lakes the top layer of which is freshwater, unicellular algae or green sulfur bacteria with chlorobactene and bacteriochlorophyll *d* developed. The spectral range can serve as a selective factor that determines the composition of the community of phototrophs with structurally different antennas, but similar light absorption spectra.

Keywords: meromictic water bodies, light conditions, algal bloom, anoxygenic phototrophic bacteria, light absorbance spectra, deep chlorophyll maximum