

Спектральный состав света в хемоклине стратифицированных водоемов, находящихся на разных стадиях изоляции от Белого моря

Е.Д. Краснова¹, В.И. Лобышев¹, Е.А. Лабунская¹, Д.А. Воронов²,
Ю.Г. Соколовская^{✉1}, А.А. Жильцова¹, С.В. Пацаева^{1*}

¹Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
199991, г. Москва, Ленинские горы, 1, стр. 2

²Институт проблем передачи информации РАН
127051, г. Москва, пер. Большой Каретный, 19, стр. 1

Поступила в редакцию 15.01.2024;
после доработки 05.02.2024;
принята к печати 06.02.2024.

В прибрежных водоемах, образовавшихся путем отделения от Белого моря в ходе послеледниковой поднятия берега, в хемоклине — градиентной зоне между аэробной и сероводородной зонами — часто наблюдается окрашенная прослойка воды с массовым развитием фототрофных микроорганизмов. Спектры пропускания солнечного света, измеренные на разных горизонтах трех стратифицированных водоемов и в прибрежной морской акватории с помощью погружаемого волоконно-оптического зонда, сопоставлены со спектрами поглощения света водой на этих же горизонтах. Для слоев с массовым развитием аноксигенных фототрофов по спектрам поглощения определены концентрации бактериохлорофиллов. Согласно полученным данным диапазоны проходящего солнечного спектра в водной толще («цветовые экологические ниши») в значительной степени зависят от растворенных в воде гуминовых веществ. Их концентрация возрастает по мере изоляции водоема от моря, из-за чего фотическая зона сужается по глубине, хемоклин оказывается ближе к поверхности и наблюдается сдвиг спектра попадающего в хемоклин света в более длинноволновую сторону. В морской бухте до хемоклина доходит в основном свет с длиной волны 524–593 нм, в морской стратифицированной лагуне преобладают длины волн 526–597 нм, в водоемах с пресным поверхностным слоем воды солнечный спектр сдвинут в красную область (573–727 нм). Показано, что «цветовые экологические ниши» в различных водоемах заняты организмами, светособирающие антенны которых адаптированы к поглощению квантов света соответствующего спектрального диапазона. Этот факт может быть использован для предсказания таксономического состава различных слоев стратифицированного водоема.

Ключевые слова: гуминовые вещества, растворенное органическое вещество, меромиктические водоемы, спектр пропускания света в природных водах, фототрофные микроорганизмы, фотосинтетические пигменты, спектральные экологические ниши, цветные слои воды; humic substance, chromophoric dissolved organic matter, meromictic water body, light transmittance spectra, phototrophic microorganism, photosynthetic pigment, spectral ecological niche, colored water layer.

Введение

Основными пигментами светособирающих комплексов наземных растений и водорослей служат хлорофиллы (Хл) *a* и *b*, а также каротиноиды, обладающие полосами поглощения в синей и красной областях спектра. В наземной среде обитания и в воде вблизи поверхности эти части солнечного спектра

имеют достаточную интенсивность, однако в толще воды спектр солнечного света меняется. Известно, что вода поглощает свет в красной и инфракрасной областях, и глубже всего в чистой морской воде проникает сине-зеленая часть спектра [1]. Поэтому на больших глубинах эффективнее поглощают свет водоросли или цианобактерии с дополнительными красными пигментами, например красные водоросли (*Rhodophyta*), обладающие фикоэритрином. У красных и глаукофитовых водорослей и цианобактерий фикобилины содержатся в антенных комплексах — фикобилисомах [2], тогда как у криптофитовых водорослей они находятся в люмене тилакоидов [3]. У некоторых криптофитовых, помимо фикоэритрин-содержащих фикобилипротеинов, есть антенны, в которых аллоксантин поглощает свет с максимумом на длине волны 505 нм [4]. Диатомовые водоросли

* Елена Дмитриевна Краснова (e_d_krasnova@wsbs-msu.ru); Валентин Иванович Лобышев (lobyshev@yandex.ru); Елена Алексеевна Лабунская (styxelenalab@gmail.com); Дмитрий Анатольевич Воронов (da_voronov@mail.ru); Юлия Глебовна Соколовская (sokolovskaja.julija@physics.msu.ru); Анна Александровна Жильцова (aa.zhilytcova@physics.msu.ru); Светлана Викторовна Пацаева (spatsaeva@mail.ru).

имеют антенны на основе фукоксантина и за счет этого способны усваивать кванты света от 460 до 560 нм. У фотосинтезирующих динофлагеллят есть комплекс из перидинина и Хл *a*, который поглощает свет в широком диапазоне от 400 до 550 нм [5]. Некоторые бактерии, осуществляющие анаэробный фотосинтез, приспособлены к поглощению дальней красной части спектра и ближнего ИК-диапазона. В глубинной зоне водоемов, куда длинноволновый свет не доходит, улавливать свет сине-зеленой части спектра помогают специфические каротиноиды, например оксиксантин пурпурных серных бактерий [6] или изорениератин зеленых серных бактерий [7], а также некоторые бактериохлорофиллы (Бхл), у которых синяя полоса сдвинута в длинноволновую область, как у Бхл *e* (525 нм в клетках бактерий) [8, 9].

В природных водоемах присутствуют гуминовые вещества — окрашенная часть растворенного органического вещества (РОВ), интенсивно поглощающая коротковолновую часть видимого спектра [10–14]. В морской воде Белого моря практически все солнечное излучение поглощается в верхнем 15-метровом слое. Глубже всего проходит желтый и зеленый свет (520–630 нм), тогда как в Карском море вода хорошо пропускает более короткие волны, как и положено чистым океаническим водам [15]. Красный свет поглощается молекулами воды. Сложнее ситуация в водных объектах, которые состоят из слоев с разным химическим составом. Например, в меромиктических водоемах, обладающих устойчивой стратификацией за счет разницы в плотности слоев. Из-за более высокой концентрации солей в нижней части водной толщи миксолимнион (верхний слой, участвующий в вертикальной циркуляции) и монимолимнион (нижняя, застойная часть водной толщи) обладают разными оптическими свойствами.

Как с глубиной меняется спектральный состав света в таких водоемах? Этот вопрос особенно интересен в контексте существования высокопродуктивных популяций фототрофных организмов в градиентной зоне, именуемой хемоклином [16–22]. В одних случаях это водоросли и цианобактерии, в других — анаэробные фототрофные бактерии. Они обитают на нижней границе фотического слоя, и встает вопрос об адаптациях, которые позволяют этим микроорганизмам эффективно фотосинтезировать в условиях крайнего затенения. Какая часть спектра доходит до зоны их обитания и какие пигменты задействованы в улавливании света?

Подобные слои с массовым развитием фотосинтезирующих микроорганизмов обнаружены в большинстве прибрежных меромиктических водоемов, образовавшихся путем отделения от Белого моря в ходе послеледниковой поднятия берега [23–28]. Эти микроорганизмы концентрируются в хемоклине и образуют там окрашенные прослойки воды. Мы заметили, что в водоемах, находящихся на ранних стадиях изоляции от моря, цветная прослойка в хемоклине обычно красноватая, а в наиболее изолированных водоемах с пресным миксолимнионом — зеленая [29]. В промежуточном варианте хемоклин

имеет цвет хаки. При этом схожая окраска может быть вызвана цветением микроорганизмов, таксономически далеких друг от друга и с разными экологическими предпочтениями. Мы предположили, что цвет воды в хемоклине беломорских прибрежных водоемов определяется спектром света, дошедшего до этого горизонта, и что существует закономерность в прохождении света сквозь верхние слои воды в водоемах на разных стадиях изоляции от моря.

Цели работы — инструментальное определение спектров солнечного света на разной глубине в водоемах, в разной степени изолированных от моря, и их сопоставление со спектрами поглощения РОВ, а также с наблюдаемой плотностью цветения микроорганизмов и их пигментным составом.

1. Объекты исследования и методы

Исследования выполнены в окрестностях Беломорской биологической станции МГУ им. М.В. Ломоносова в конце августа и начале сентября 2022 г. Объектами исследований были три меромиктических водоема (перечислены в порядке усиления изоляции от моря): 1) бухта Биофильтров — ковшовая губа (66°32'22,80" с.ш., 33°10'5,06" в.д.; площадь 21 га, глубина 14 м) с постоянной аноксией ниже глубины 8–8,5 м; 2) лагуна на Зеленом мысе (66°31'50" с.ш., 33°5'42" в.д.; 2 га, 6,5 м), заполненная морской водой с придонной аноксией в нижних слоях воды; 3) оз. Трехцветное (66°35'33" с.ш., 32°58'43" в.д.; 3,5 га, 7,5 м) — меромиктическое озеро с пресным миксолимнионом, хемоклин на глубине 2 м, в монимолимнионе накапливается сероводород до концентрации 600 мг/л, а также для сравнения пролив Великая Салма (66°33'16" с.ш., 33°5'40" в.д.) — морская акватория.

Физико-химические характеристики воды (солёность *S*, температура *T* и окислительно-восстановительный потенциал *Eh*) измеряли кондуктометром-зондом YSI HPro30 (США). Состав фототрофных микроорганизмов в пробах воды из хемоклина определяли под люминесцентным микроскопом Leica LEICA DM2500.

Величину освещенности контролировали люксметром AR813A Lux Meter (Smart Sensor, Китай), модифицированным для погружения в воду. (Модификация заключалась в снятии фотометрической головки прибора с блока управления и соединении их вместе двужильным изолированным проводом длиной 30 м. Внутренность фотометрической головки была залита нейтральным герметиком в качестве гидроизоляции и прикреплена к металлическому грузу так, что рассеивающая свет матовая полусфера при погружении в воду была направлена вверх.) Спектры регистрировались через 50 см по глубине, а в градиентных зонах через 10 см дважды — при погружении зонда и его подъятии. Спектры пропускания света на разных горизонтах непосредственно в толще воды измеряли с помощью малогабаритного оптоволоконного спектрометра Ocean Optics USB 4000 (Ocean Insight, США), соединенного

с компьютером и погружаемым волоконно-оптическим зондом типа 7×UV200/220/290Al с полосой пропускания 200–1300 нм. Погружаемый конец зафиксирован дополнительным металлическим каркасом в виде U-образного колена так, чтобы окно зонда было направлено вертикально вверх к поверхности воды. Спектры естественного солнечного освещения в толще воды регистрировали в диапазоне 300–950 нм. Работы проводили при отсутствии облачности. Спектры поглощения проб воды измеряли в лаборатории с помощью спектрофотометра Solar PB2201. Для получения РОВ пробы фильтровали с помощью мембранных нейлоновых фильтров с порами размером 0,22 микрона. Спектры поглощения нефiltroванных проб воды с зелеными серными бактериями использовали для определения суммарной концентрации Бхл ($d + e$) методом из работ [30, 31].

2. Результаты

2.1. Физико-химические характеристики природной воды и профили освещенности

В акватории контрольного участка (пролив Великая Салма) в период исследований отсутствовала выраженная вертикальная стратификация физико-химических характеристик (рис. 1). В бухте Биофильтров зарегистрирована отчетливая стратификация с постепенным понижением температуры начиная с глубины 4 м по направлению ко дну до 2 °С и резким скачком Eh на горизонте 8–8,5 м, ниже которого постоянно существует сероводородная зона. До глубины 7 м вода была прозрачной и бесцветной. Слой, где произошел скачок Eh , был окрашен в розоватый цвет, обусловленный массовым размножением коричнево-окрашенной вариации бактерий *Chlorobium phaeovibrioides* [32] и пурпурных серных бактерий. В слое воды 7–7,5 м обнаружено большое количество криптофитовых жгутиконосцев *Rhodomonas* sp., обладающих красным пигментом — фикоэритрином.

В лагуне на Зеленом мысе соленость верхней части водной толщи до глубины 2,5 м была обычной для прибрежных участков Белого моря в летнее время, а на глубине 3 м резко увеличивалась. Начиная с глубины 4,8 м резко уменьшалось содержание растворенного кислорода, а ниже 5,3 м началась анаэробная зона. На глубине 4,5 м вода была слабо зеленоватой из-за большой плотности фитопланктона, состоявшего из мелких центрических диатомей, жгутиконосцев и кокков зеленого цвета. В зоне с низким содержанием кислорода отмечена высокая численность инфузорий *Cyclidium*, возле самой границы сероводорода в большом количестве присутствовали неидентифицированные хищные динофлагелляты с останками красных криптофитовых водорослей, а в верхней части анаэробной зоны располагался слой интенсивно красной воды с цветением *Rhodomonas*. В анаэробной зоне вода была коричневатой, там обнаружены коричнево-

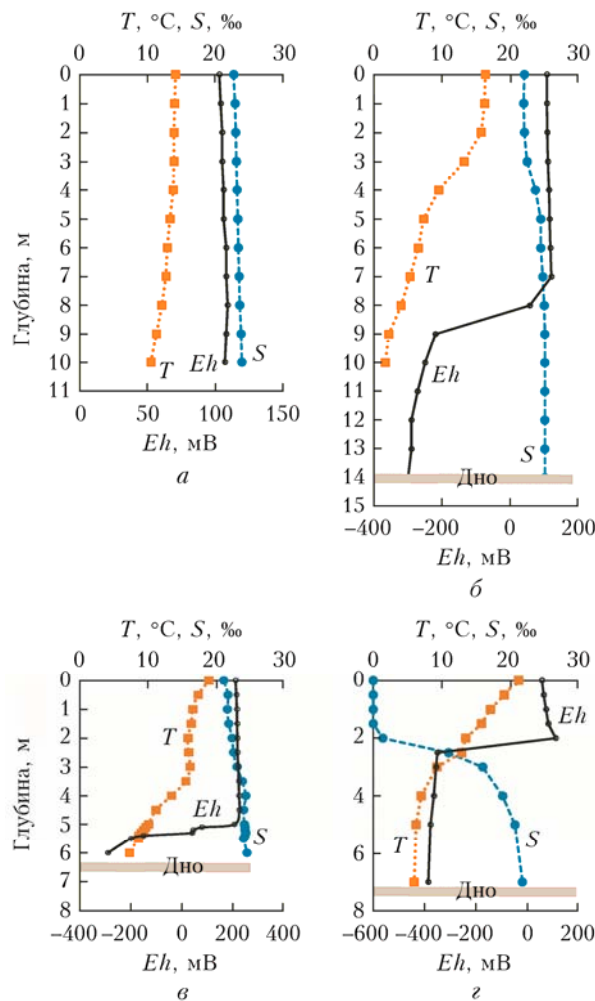


Рис. 1. Профили температуры, солености, и окислительно-восстановительного потенциала: а — пролив Великая Салма; б — бухта Биофильтров; в — лагуна на Зеленом мысе; з — оз. Трехцветное

окрашенные зеленые серные бактерии *Ch. phaeovibrioides* и пурпурные серные бактерии.

Меромиктическое оз. Трехцветное с пресным миксолимнионом (слоем конвекции) и соленым монолимнионом (застойной зоной) характеризуется очень стабильной вертикальной структурой. Хемоклин, расположенный на глубине 2 м, в течение всего года окрашен в изумрудно-зеленый цвет, связанный с присутствием зелено-окрашенной формы зеленых серных бактерий *Ch. phaeovibrioides*.

Результат измерения освещенности на разной глубине указывает на то, что в море вода более прозрачная, чем в полуизолированных водоемах (рис. 2). В проливе Великая Салма свет достигал дна (8–16 м), его интенсивность уменьшалась с глубиной монотонно, т.е. вся толща воды была в равной мере прозрачной, и не было прослоек с повышенной мутностью. В бухте Биофильтров до глубины 7 м прозрачность воды была такой же, как в море, но в зоне хемоклина освещенность резко уменьшилась из-за взвеси микроорганизмов. На глубине 7,5 м от вошедшего в воду светового потока оставался 1%.

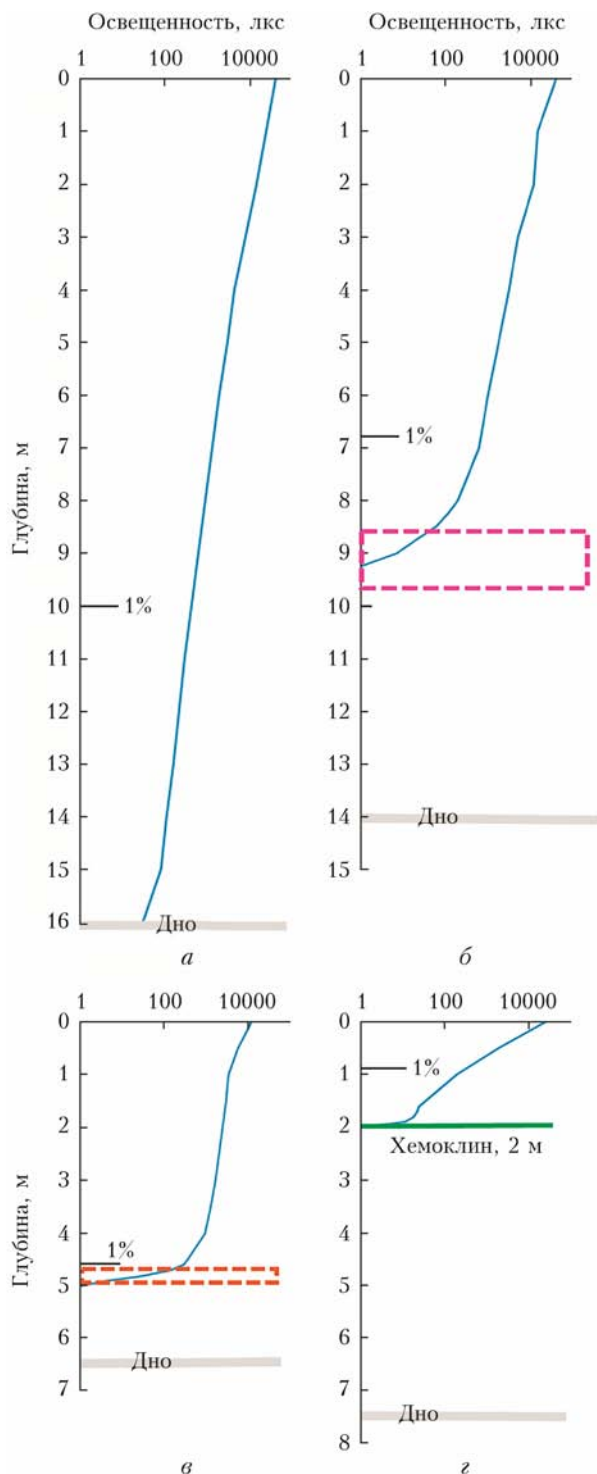


Рис. 2. Профили освещенности в проливе Великая Салма (а), бухте Биофильтров (б), лагуне на Зеленом мысе (в), оз. Трехцветное (г). Прямоугольниками обозначены прослойки воды с высокой плотностью фотосинтезирующих микроорганизмов. На оси ординат отмечен горизонт, на котором остается 1% вошедшего в воду света («компенсационная» глубина)

Глубину, на которую доходит 1% солнечного света, принято считать «компенсационной», так как ниже этого горизонта выработка кислорода, образованного в результате фотосинтеза, равна его расходу

на дыхание. На глубине 8,4 м, которая приходилась на середину окрашенного слоя воды, света, который способен детектировать люксметр, уже не было. Здесь начинается афотическая зона, где фотосинтез практически невозможен. В лагуне на Зеленом мысе горизонт проникновения 1% света находился на глубине 5 м, афотическая зона начиналась с 5,4 м; в оз. Трехцветное на 1,5 и 2,2 м соответственно (в середине зеленой прослойки с плотной популяцией зеленых серных бактерий).

2.2. Спектры поглощения РОВ

На рис. 3 показаны спектры поглощения РОВ в пробах воды, отобранные на разных горизонтах оз. Трехцветное. От поверхности и до глубины 1,7 м спектральные кривые практически совпадают. Они представляют собой типичные спектры поглощения РОВ в пресном водоеме с большим содержанием гуминовых веществ [10, 11, 13, 14]. Начиная с глубины 1,7 м оптическая плотность во всем спектральном диапазоне поглощения увеличивается, что отражает возрастание концентрации растворенной органики в зоне хемоклина.

По длинноволновой полосе поглощения Бхл 650–800 нм методом, предложенным в [31], была определена суммарная концентрация Бхл ($d + e$), которая в сентябре 2022 г. в оз. Трехцветное составила 16600 мг/м³ на глубине 2,025 м (при толщине бактериальной пластины около 5 см концентрация Бхл ($d + e$) составила 630 мг/м³ на глубине 2,000 м и 7770 мг/м³ на глубине 2,050 м), а в лагуне Зеленого мыса увеличивалась от 500 мг/м³ на глубине 5,0 м до 2700 мг/м³ на 5,9 м.

2.3. Спектры прошедшего солнечного света на разных горизонтах

На спектре солнечного света, измеренного над поверхностью воды, были отчетливо видны линии Фраунгофера на длинах волн 431, 486, 517, 527, 586, 590, 656, 687 и 760 нм. Анализ спектров прошедшего света на разных глубинах в толще воды указывает на общую закономерность в исследованных водоемах: с глубиной спектральная кривая становится более узкой, а максимум пропускания света смещается в сторону больших длин волн (рис. 4).

Для наглядности каждая спектральная кривая нормирована на ее максимум.

На морской акватории в первых полутора метрах почти полностью теряется коротковолновая часть спектра с длиной волны короче 400 нм. Этот слой находится под наибольшим влиянием терригенного стока с гуминовыми веществами, при этом хорошо перемешивается, поскольку вовлечен в приливные колебания (в районе исследований их диапазон составляет ~ 2 м). По мере продвижения вглубь отсекается синий свет с диапазоном длин волн 400–500 нм. Между горизонтами 1,5 и 6 м происходит ослабление значительной части красно-оранжевого диапазона (600–700 нм). Глубже форма спектральной кривой меняется незначительно.

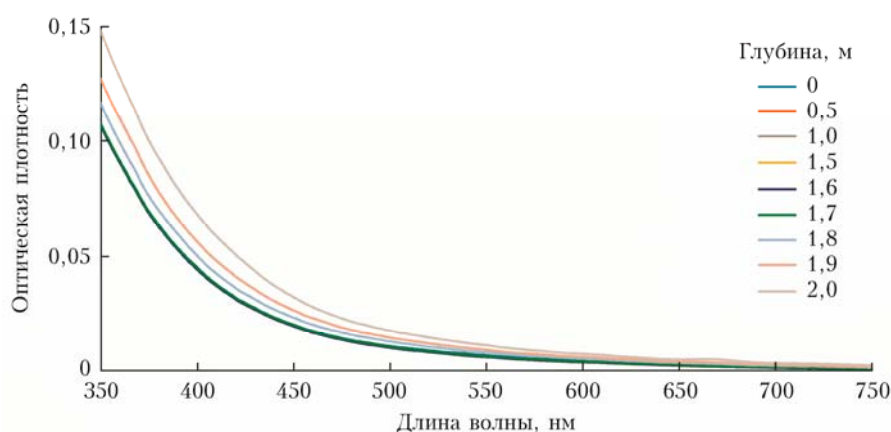


Рис. 3. Спектры поглощения РОВ в пробах воды на разных горизонтах оз. Трехцветное (см. цветной рисунок на сайте <http://iao.ru/ru/content/vol.37-2024/iss.04>)

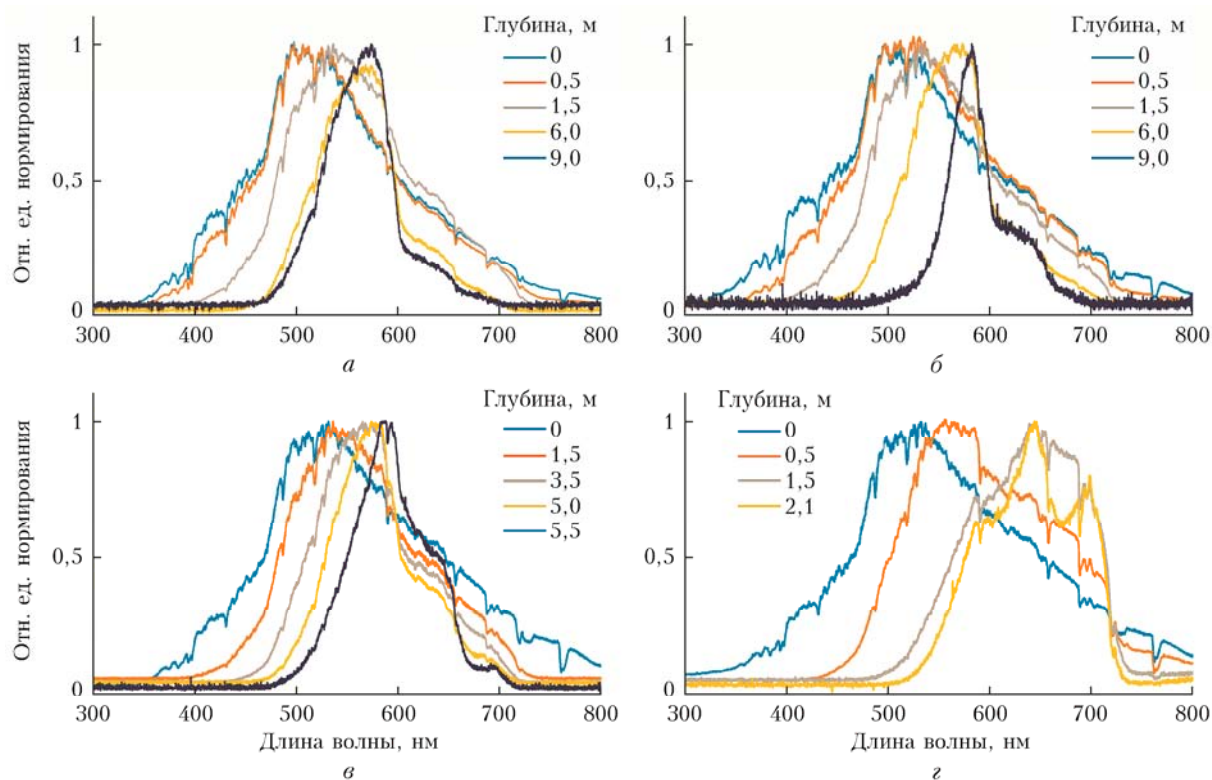


Рис. 4. Спектры прошедшего солнечного света на разных горизонтах: а – пролив Великая Салма; б – бухта Биофильтров; в – лагуна на Зеленом мысе; г – оз. Трехцветное (см. цветной рисунок на сайте <http://iao.ru/ru/content/vol.37-2024/iss.04>)

До дна доходит свет в диапазоне 500–600 нм и в небольшой степени 600–670 нм.

В морской бухте Биофильтров ниже 6 м начинают проявляться признаки стагнации и в массе появляются микроорганизмы. Ниже этого горизонта свет продолжает ослабляться еще и в зеленой части спектра (500–520 нм). В результате до зоны хемоклина доходит в основном зелено-желтая часть спектра (520–580 нм) и в небольшой степени желто-красная (580–660 нм).

В пресных озерах фиолетовая часть спектра (менее 400 нм) поглощается уже в первом полумет-

ре поверхностного слоя. Стратифицированные водоемы занимают промежуточное положение между морскими и полностью пресноводными. В лагуне на Зеленом мысе, заполненной соленой водой, ниже глубины 3 м фиолетово-синяя и красно-оранжевая части спектра ослабевают постепенно. Между горизонтами 3,5 и 5,5 м происходит резкое уменьшение интенсивности света с длинами волн 655–700 нм из-за поглощения фитопланктоном и бактериальной взвесью. До слоя с высокой плотностью микроорганизмов в хемоклине доходит свет на длине волн 510–670 нм.

Параметры изученных водоемов и диапазоны длин волн света, дошедших до хемоклина или дна

Параметр	Пролив Великая Салма	Бухта Биофильтров	Лагуна на Зеленом мысе	Оз. Трехцветное
Глубина, м	> 15	14	6,5	7,5
Хемоклин, м	—	8–9	5–5,5	2
Световой диапазон, нм:				
над хемоклином	—	520–580; 580–600	510–670	520–720
возле дна	500–600; (600–670*)	—	—	—

* Интенсивность света в дополнительном диапазоне 600–670 нм очень низкая.

Меромиктическое оз. Трехцветное характеризуется пресным миксолимнионом, и в нем соблюдается паттерн, свойственный пресноводным водоемам: верхние 0,5 м полностью поглощают фиолетовый свет, следующий метровый слой поглощает оставшуюся коротковолновую часть спектра до 500 нм. До хемоклина, который в этом озере находится на глубине 2 м, доходит излучение в диапазоне 520–720 нм с характерной депрессией на 600–625 нм.

Спектральные характеристики света, дошедшего до максимальной глубины в разных водоемах (в стратифицированных — до хемоклина, без стратификации — до дна или глубины 10 м, максимально доступной для измерений), приведены в таблице.

3. Обсуждение результатов

Полученные результаты указывают на то, что растворенные в воде гуминовые вещества играют необычайно важную роль в экосистеме Белого моря, поглощая коротковолновую часть спектра и ограничивая глубину фотического слоя. В океане фотическая зона может простирается глубже 100 м [33], в окраинных морях ее толщина значительно меньше, а в Белом море она составляет менее 150 м [15, 34]. Кроме того, гуминовые вещества определяют спектральный диапазон, доступный фотосинтезирующим организмам на разной глубине. Фиолетово-синяя часть спектра, которая в чистых океанических водах проникает глубже всего и поглощается за счет коротковолновой полосы поглощения света Хл *a* и *b* фитопланктона, даже на морских участках прибрежной зоны Белого моря исчезает уже в первом метре от поверхности.

Авторы [33, 35] обосновали существование в водоемах пяти дискретных экологических ниш с разными диапазонами светового спектра: фиолетовым, синим, зеленым, оранжевым и красным. Их дискретность связана с наличием плеч в спектре поглощения света чистой водой из-за обертонов нормальных колебаний молекул воды [36]. В видимой части спектра эти обертоны приходятся на длины волн 401, 449, 514, 605, 662 и 7420 нм. В зависимости от концентрации РОВ, поглощающего корот-

коволновую часть светового спектра, эти ниши формируются в разной степени. На акваториях с низким содержанием РОВ, в частности в тропических районах океана, где вода очень прозрачная, до глубин лучше всего доходит фиолетовая и синяя компоненты спектра, а красную часть поглощает вода в области обертонов молекулярных колебаний. На акваториях с большим количеством РОВ на глубину проникает длинноволновая часть спектра, поглощаемая чувствительными к ней пигментами водорослей.

Авторы модели [35] полагают, что выделенные ими спектральные ниши имеют биогеографическую зональность. По этой классификации Белое море попадает в зону с зеленой спектральной нишей, что подтверждается нашими измерениями спектров пропускания света, а в отделяющихся от моря водоемах наиболее вероятны оранжевая и красная ниши. Фиолетовая и синяя спектральные ниши в беломорских водах отсутствуют из-за большой концентрации гуминовых веществ. В отделяющихся от моря водоемах по мере усиления изоляции исчезает также и зеленая ниша, а в пресных озерах остаются оранжевая и красная.

Согласно модели [35] по мере погружения в толщу воды полосы пропускания становятся более узкими, но положение экстремумов в них не меняется. Однако в изученных нами водоемах с выраженной вертикальной стратификацией это не так: с глубиной спектр пропускания не только сужается, но и его максимум сдвигается в сторону больших длин волн. Это отчасти напоминает указанное авторами модели смещение спектральных ниш в длинноволновую сторону по мере повышения трофности водоема. И действительно, в стратифицированном водоеме концентрация биогенных веществ в верхних слоях воды меньше, чем в хемоклине.

Есть и другое существенное отличие от модели [35]: в стратифицированных водоемах разные спектральные ниши присутствуют одновременно, но на разных «этажах» экосистемы. Спектральный диапазон, дошедший до конкретного горизонта, накладывает ограничения на таксономический состав фотосинтезирующих организмов, которые должны обладать чувствительными к нему пигментами.

Зная спектральный диапазон конкретного слоя воды и спектры поглощения света пигментами, можно предсказывать, какие организмы там следует ожидать.

Заключение

В прибрежной зоне Белого моря на спектр солнечного света, проходящий сквозь воду, значительное влияние оказывают растворенные в воде гуминовые вещества. Свет с длинами волн ≤ 400 нм поглощается в первых полутора метрах воды, далее поглощается синяя область спектра (400–500 нм), до глубины 6 м не доходит значительная часть красно-оранжевого диапазона (600–700 нм). В пределах 10 м глубже всего проникает желто-зеленый свет в диапазоне длин волн 500–600 нм, и лишь в небольшой степени 600–670 нм. В нижней части фотической зоны максимум интенсивности приходится на желто-оранжево-красную часть спектра.

По мере усиления изоляции водоемов от моря возрастает концентрация гуминовых веществ, которые все в большей степени ослабляют свет, фотическая зона сужается по глубине, хемоклин оказывается ближе к поверхности. Измерения спектров света, дошедшего до хемоклина, в трех прибрежных меромиктических водоемах, находящихся на разных стадиях отделения от Белого моря, указывают на закономерный сдвиг спектрального состава проходящего света в сторону более длинных волн. В морской стратифицированной бухте до хемоклина доходит в основном желто-зеленая часть спектра (520–600 нм), в морских лагунах преобладает желтая (510–670 нм), в водоемах с пресным поверхностным слоем воды — желто-оранжево-красная (520–720 нм).

Водные горизонты со схожим спектральным составом («цветовые ниши») в различных водоемах заняты организмами, светособирающие антенны которых адаптированы к поглощению квантов света с определенными длинами волн. При этом на разных «этажах» в стратифицированном водоеме существуют ниши с различным спектральным составом. Водоемы, находящиеся примерно на одной стадии отделения, обладают схожими цветовыми нишами в хемоклине. Таким образом, гуминовые вещества, модифицируя проходящий сквозь толщу воды солнечный свет по спектру, определяют таксономический состав фотосинтезирующих микроорганизмов в разных слоях воды.

Благодарности. Работа выполнена на базе Беломорской биологической станции МГУ им. М.В. Ломоносова. Авторы признательны администрации биостанции за содействие в полевых исследованиях. Мы благодарим за помощь в работе на озерах и полезные советы по компьютерной обработке данных сотрудника Центра теоретических проблем физико-химической фармакологии РАН Федора Алексеевича Балабина.

Финансирование. Исследование выполнено при поддержке РНФ (грант № 24-24-00008).

Список литературы

1. Шулейкин В.В. Физика моря. М.: URSS, 2022. 1096 с.
2. Croce R., van Amerongen H. Natural strategies for photosynthetic light harvesting // Nat. Chem. Biol. 2014. V. 10. P. 492–50.
3. Šebelík V., West R., Trsková E.K., Kaňa R., Polívka T. Energy transfer pathways in the CAC light-harvesting complex of *Rhodomonas Salina* // Biochim. Biophys. Acta — Bioenergetics. 2020. V. 1861, N 1. P. 148280.
4. 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., van Grondelle R. How energy funnels from the phycoerythrin antenna complex to photosystem I and photosystem II in cryptophyte *Rhodomonas CS24* cells // J. Phys. Chem. B. 2006. V. 110, N 49. P. 25066–25073.
5. Carbonera D., Valentin M., Spezia R., Mezzetti A. The Unique photophysical properties of the peridinin-chlorophyll-a-protein // CPPS. 2014. V. 15, N 4. P. 332–350.
6. Polli D., Cerullo G., Lanzani G., De Silvestri S., Hashimoto H., Cogdell R.J. Carotenoid-bacteriochlorophyll energy transfer in LH2 complexes studied with 10-fs time resolution // Biophys. J. 2006. V. 90, N 7. P. 2486–2497.
7. Pšenčík J., Ma Y.-Z., Arellano J.B., Garcia-Gil J., Gilbro T. Excitation energy transfer in chlorosomes of *Chlorobium Phaeobacteroides* strain CL1401: The role of carotenoids // Photosyn. Res. 2002. V. 71, N 1–2. P. 5–18.
8. Жильцова А.А., Харчева А.В., Краснова Е.Д., Лунина О.Н., Voronov D.A., Саввичев А.С., Горшкова О.М., Пацаева С.В. Спектральное исследование зеленых серных бактерий в стратифицированных водоемах Кандалакшского залива Белого моря // Оптика атмосф. и океана. 2018. Т. 31, № 3. С. 233–239; Zhiltsova A.A., Kharcheva A.V., Krasnova E.D., Lunina O.N., Voronov D.A., Savvichev A.S., Gorshkova O.M., Patsaeva S.V. Spectroscopic study of green sulfur bacteria in stratified water bodies of the Kandalaksha Gulf of the White Sea // Atmos. Ocean. Opt. 2018. V. 31, N 4. P. 390–396.
9. Харчева А.В., Жильцова А.А., Лунина О.Н., Краснова Е.Д., Voronov D.A., Саввичев А.С., Пацаева С.В. Флуоресценция бактериохлорофиллов зеленых серных бактерий в анаэробной зоне двух природных водоемов // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 3: Физ., астр. 2018. № 4. С. 40–45.
10. Хунджуа Д.А., Пацаева С.В., Трубецкой О.А., Трубецкая О.Е. Анализ растворенного органического вещества пресноводных озер Карелии обратно-фазовой высокоэффективной жидкостной хроматографией с одновременной регистрацией оптической плотности и флуоресценции // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 3: Физ., астр. 2017. № 1. С. 66–73.
11. Trubetskaya O.E., Richard C., Patsaeva S.V., Trubetskoy O.A. Evaluation of aliphatic/aromatic compounds and fluorophores in dissolved organic matter of contrasting natural waters by SEC-HPLC with multi-wavelength absorbance and fluorescence detections // Spectrochim. Acta — Part A: Mol. and Biomol. Spectrosc. 2020. V. 238, N 5. P. 118450–118450.
12. Краснова Е.Д., Воронов Д.А., Жильцова А.А., Соколовская Ю.Г., Пацаева С.В. Корреляция оптической

- плотности в ближнем УФ-диапазоне и солености в поверхностных водах прибрежных стратифицированных водоемов на разных стадиях изоляции от Белого моря // Герценовские чтения. География: развитие науки и образования: Материалы Междунар. науч.-практ. конф. 19–21 апреля 2023 г. Т. 1. СПб.: Изд-во РГПУ им. Герцена. С. 250–254.
13. Соколовская Ю.Г., Жильцова А.А., Краснова Е.Д., Воронов Д.А., Пацаева С.В. Спектрально-люминесцентные характеристики растворенного органического вещества в меромиктических водоемах Канда拉克шского залива Белого моря // Опт. и спектроскоп. 2023. Т. 131, № 6. С. 872–879.
 14. Sokolovskaya Y.G., Krasnova E.D., Voronov D.A., Matorin D.N., Zhiltsova A.A., Patsaeva S.V. Optical proxies of euxinia: Spectroscopic studies of CDOM, chlorophyll, and bacteriochlorophylls in the lagoon on Zeleny cape (the White Sea) // Photonics. 2023. V. 10, N 6. P. 672.
 15. Вазюля С.В., Копелевич О.В. Сравнительные оценки баланса фотосинтетически активной радиации в Баренцевом, Белом, Карском и Черном морях по данным судовых и спутниковых измерений // Фундаментальная и прикладная гидрофизика. 2012. Т. 5, № 4. С. 47–53.
 16. Gorlenko V.M., Vainstein M.V., Chebotarev E.N. Bacteria of sulfur and iron cycles in the lowsulfate meromictic Lake Kuznechikha // Arch. Microbiol. 1980. V. 49, N 5. P. 653–659.
 17. Overmann J. Mahoney Lake: A case study of the ecological significance of phototrophic sulfur bacteria // Adv. Microbial Ecol. 1997. P. 251–289.
 18. Vila X., Cristina X.P., Abella C.A., 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. 1998. V. 85, N S1. P. 138S–150S.
 19. Горбунов М.Ю., Уманская М.В. Аутэкология анаэробных фототрофных бактерий в водоемах Самарской области // Изв. Самарск. НЦ РАН. 2010. Т. 12, № 4. С. 934–940.
 20. Lunina O.N., Savvichev A.S., Veslopolova E.F., Gorlenko V.M., Krasnova E.D., Kokryatskaya N.M., Kuznetsov B.B. Succession processes in the anoxygenic phototrophic bacterial community in lake Kislo-Sladkoe (Kandalaksha bay, White Sea) // Microbiology. 2016. V. 85, N 5. P. 531–544.
 21. Matyugina E., Belkova N., Borzenko S., Lukyanov P., Kabilov M., Baturina O., Martynova-Van Kley A., Nalian F., Ptitsyn A. Structure and diversity dynamics of microbial communities at day and night: Investigation of meromictic Lake Doroninskoe, Transbaikalia, Russia // J. Ocean. Limnol. 2018. V. 36, N 6. P. 1978–1992.
 22. Позозин Д.Ю. Меромиктические озера Северо-Мунгуйской котловины: закономерности стратификации и экология фототрофных серных бактерий. Красноярск: ИФ СО РАН, 2019. 241 с.
 23. Краснова Е.Д., Пантюлин А.Н., Маторин Д.Н., Тодоренко Д.А., Белевич Т.А., Милютин И.А., Воронов Д.А. Цветение криптофитовой водоросли *Rhodomonas* sp. (Cryptophyta, Rhodomonadaceae) в редокс зоне водоемов, отделяющихся от Белого моря // Микробиология. 2014. Т. 83, № 3. С. 346–354.
 24. Саввичев А.С., Лунина О.Н., Русанов И.И., Захарова Е.Е., Веслополова Е.Ф., Иванов М.В. Микробиологические и изотопно-геохимические исследования озера Кисло-Сладкое — меромиктического водоема на побережье Канда拉克шского залива Белого моря // Микробиология. 2014. Т. 83. С. 191–203.
 25. Gulati R.D., Zadereev E., Degermendzhi A.G. Ecology of meromictic lakes // Ecological Stud. 2017. V. 228. P. 450.
 26. Krasnova E., Matorin D., Belevich T., Efimova L., Kharcheva A., Kokryatskaya N., Losyuk G., Todorenco D., Voronov D., Patsaeva S. 2018. The characteristic pattern of multiple colored layers in coastal stratified lakes in the process of separation from the White Sea // Chin. J. Oceanol. Limnol. N 6. P. 1–16.
 27. 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., Letarov A.V. Sharp water column stratification with an extremely dense microbial population in a small meromictic lake, Trekhtzvetnoe // Environ. Microbiol. 2018. V. 20, N 10. P. 3784–3797.
 28. Лунина О.Н., Саввичев А.С., Бабенко В.В., Болдырева Д.И., Колганова Т.В., Краснова Е.Д., Кокрятская Н.М., Веслополова Е.Ф., Воронов Д.А., Демиденко Н.А., Летарова М.А., Летаров А.В., Горленко В.М. Сезонные изменения структуры сообщества анаэробных фототрофных бактерий меромиктического озера Трехцветное (Канда拉克шский залив Белого моря) // Микробиология. 2019. Т. 88, № 1. С. 100–115.
 29. Краснова Е.Д., Воронов Д.А., Демиденко Н.А., Кокрятская Н.М., Пантюлин А.Н., Розатых Т.А., Самсонов Т.Е., Фролова Н.Л. Исследования отделяющихся водоемов на побережье Белого моря. Комплексные исследования Бабьего моря, полуизолированной беломорской лагуны: геология, гидрология, биота — изменения на фоне трансгрессии берегов. Труды Беломорской биостанции МГУ. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2016. С. 211–241.
 30. Емельянец П.С., Жильцова А.А., Краснова Е.Д., Воронов Д.А., Рымарь В.В., Пацаева С.В. Определение концентрации хлоросомных бактериохлорофиллов по спектрам поглощения клеток зеленых серных бактерий в пробах природной воды // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 3: Физ., астр. 2020. № 2. С. 25–30.
 31. Жильцова А.А., Филиппова О.А., Краснова Е.Д., Воронов Д.А., Пацаева С.В. Сравнительный анализ спектральных методов определения концентрации бактериохлорофилла *d* зеленых серных бактерий в воде // Оптика атмосф. и океана. 2022. Т. 35, № 4. С. 312–318; Zhiltsova A.A., Filippova O.A., Krasnova E.D., Voronov D.A., Patsaeva S.V. Comparative analysis of spectral methods for determining bacteriochlorophyll *d* concentration in green sulfur bacteria in water // Atmos. Ocean. Opt. 2022. V. 35, N 5. P. 5627–568.
 32. Grouzdev D., Gaisin V., Lunina O., Krutkina M., Krasnova E., Voronov D., Baslerov R., Sigalevich P., Savvichev A., 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. 2022. V. 98. P. 103.
 33. Stomp M., Huisman J., Stal L.J., Matthijs H.C.P. Colorful niches of phototrophic microorganisms shaped by vibrations of the water molecule // ISME J. 2007. V. 1, N 4. P. 271–282.
 34. Kravchishina M.D., Burenkov V.I., Kopelevich O.V., Sheberstov S.V., Vazyulya S.V., Lisitzin A.P. New data on the spatial and temporal variability of the chlo-

- rophyll *a* concentration in the White Sea // Doklady Earth Sciences. 2013. V. 448, N 1. P. 120–125.
35. Holtrop T., Huisman J., Stomp M., Biersteker L., Aerts J., Grébert T., Partensky F., Garczarek L., Woerd H.J. Vibrational modes of water predict spectral niches for photosynthesis in lakes and oceans // Nat. Ecol. Evolut. 2021. V. 5, N 1. P. 55–66.
36. Pope R.M., Fry E.S. Absorption spectrum (380–700 nm) of pure water. II. Integrating cavity measurements // Appl. Opt. 1997. V. 6. P. 8710–8723.

E.D. Krasnova, V.I. Lobyshev, E.A. Labunskaya, D.A. Voronov, Yu.G. Sokolovskaya, A.A. Zhiltsova, S.V. Patsaeva. Spectral composition of light in the chemocline of stratified water bodies at different stages of isolation from the White Sea.

In coastal water bodies formed by separation from the White Sea during the post-glacial uplift of the coast, in the chemocline (the gradient zone between the aerobic and hydrogen sulfide zones), a colored layer of water with a development of phototrophic microorganisms is often observed. The solar light transmission spectra measured at different horizons under water in three stratified water bodies in the coastal marine area using a submersible fiber optic probe are compared with the absorption spectra of light by water from the same horizons. In the layers with massive development of anoxygenic phototrophs, the concentrations of bacteriochlorophylls were determined from the absorption spectra. According to the data obtained, the ranges of the transmitted solar spectrum in the water column ("color ecological niches") are largely determined by humic substances dissolved in water. Their concentration increases as the water body is isolated from the sea, due to which the photic zone narrows with depth, the chemocline becomes closer to the surface, and a shift towards longer wavelengths appears in the spectrum of light entering the chemocline. In the marine bay, the 520–600 nm part of the spectrum reaches the chemocline, in the marine stratified lagoon, wavelengths of 510–6700 nm predominate, in reservoirs with a fresh surface layer of water, the solar spectrum is shifted to the red region (520–7200 nm). It is shown that "color ecological niches" in various water bodies are occupied by organisms whose light-collecting antennas are adapted to absorb light quanta of the corresponding spectral range.