

На правах рукописи



РОГОЗИН Денис Юрьевич

**ЗАКОНОМЕРНОСТИ СТРАТИФИКАЦИИ И ПРОСТРАНСТВЕННАЯ
ДИНАМИКА ФОТОТРОФНЫХ СЕРНЫХ БАКТЕРИЙ В
МЕРОМИКТИЧЕСКИХ ОЗЕРАХ ХАКАСИИ**

03.02.10 – Гидробиология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Красноярск

2015

Работа выполнена в ФГБУН «Институт биофизики Сибирского отделения РАН»

Научный консультант: Доктор физико-математических наук
Дегерменджи Андрей Георгиевич

Официальные оппоненты: Горленко Владимир Михайлович, доктор биологических наук, профессор, ФГБУН «Институт микробиологии им. С.Н. Виноградского РАН», лаборатория экологии и геохимической деятельности микроорганизмов, главный научный сотрудник

Розенберг Геннадий Самуилович, доктор биологических наук, профессор, ФГБУН «Институт экологии волжского бассейна РАН», лаборатория моделирования и управления экосистемами, заведующий

Намсараев Баир Бадмабазарович, доктор биологических наук, профессор, ФГБУН «Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН», лаборатория микробиологии, заведующий

Ведущая организация: ФГБУН «Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН», п. Борок Ярославской обл.

Защита состоится 24 апреля 2015 года в 10⁰⁰ час. на заседании диссертационного совета ДМ 212.099.15 при ФГАОУ ВПО «Сибирский федеральный университет» по адресу: 660041, г. Красноярск, пр. Свободный 79, ауд. Р 8-06.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеках ФГАОУ ВПО «Сибирский федеральный университет» и на сайте <http://www.sfu-kras.ru>

Автореферат разослан «_____» _____ 2015 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета

 Гаевский Николай Александрович

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ:

Актуальность Прогноз последствий климатических и антропогенных изменений в природных экосистемах является одним из важнейших направлений современного естествознания. Поскольку озера являются важными народнохозяйственными и рекреационными объектами, прогноз изменений качества воды и состава биоты в них представляет собой актуальную задачу.

Применительно к стратифицированным водоемам наибольший интерес представляет прогноз их переходов из голомиктических состояний в меромиктические и обратно. В меромиктическом состоянии глубинные воды (монимолимнион) не участвуют в ежегодной циркуляции водной толщи, что принципиально изменяет круговорот биогенных элементов в экосистеме. А именно – монимолимнион является своего рода «ловушкой» для биогенных элементов, которые становятся недоступными для основных продуцентов – аэробных фототрофных микроорганизмов, т.е. выводятся из биотического круговорота. При нарушении меромиксии происходит выброс биогенов из монимолимниона, что приводит к вспышкам цветения фитопланктона, т.е. к ухудшению качества воды и изменениям видового состава планктонных организмов (Melack, Jellison, 1998). В некоторых случаях при перемешивании возможен выброс растворенных в монимолимнионе газов в атмосферу, что может представлять угрозу для жителей близлежащих территорий, как в озере озере Ньос (Nyos, Камерун) (Kling et al., 1987; Schmid et al., 2004). Таким образом, прогноз эпизодов перемешивания и выхода растворенных газов монимолимниона на поверхность является актуальной проблемой, и для ее решения необходимо представлять, как формируется неоднородность распределения плотности.

Во-вторых, интерес к изучению меромиктических водоемов обусловлен тем, что в них формируются вертикальные неоднородности биомасс планктонных организмов, занимающих различные экологические ниши вдоль устойчивых вертикальных градиентов, а следовательно – меромиктические озера являются хорошими естественными лабораториями для изучения экологии водных микроорганизмов (Tonolla et al., 2003). Наиболее специфическим именно для таких озер объектом, своего рода «визитной карточкой», являются фототрофные аноксигенные микроорганизмы, которые формируют устойчивые скопления на границе раздела монимолимниона и миксолимниона (Горленко и др., 1977; Montesinos et al., 1983). Несмотря на то, что скопления фототрофных серных бактерий были давно описаны во множестве работ (см. например обзор Van Gemerden, Mas, 1995), до сих пор недостаточно информации о роли фототрофных серных бактерий в пищевой цепи (Overmann et al., 1996; Camacho et al., 2001; Oikonomou et al., 2014). Кроме того, очевидно, что физиологическая активность данной группы бактерий непосредственным образом влияет на окисление сероводорода, следовательно – расчет активности и биомассы фототрофных серных бактерий необходим в прогнозных моделях качества воды.

Одно из необходимых условий прогноза будущих климатических изменений – знание об изменениях климата, происходивших в прошлом. Многие циклические закономерности, обусловленные факторами неантропогенной природы, такими как циклы солнечной активности, океанские термогалинные осцилляции, колебания орбитальных параметров и пр., задают периодические фоновые изменения климата, которые необходимо учитывать при прогнозировании. Выявить наличие вышеописанных циклических процессов можно только через реконструкцию по природным «архивам». Одним из лучших природных «архивов» климата являются донные отложения озер. В придонных слоях воды меромиктических озер отсутствуют турбулентные процессы, приводящие к пере-отложению оседающих частиц, и кроме того, отсутствует биотурбация из-за отсутствия бентосных организмов (Overmann et al., 1993). Именно в периоды меромиксии в озерах наилучшим образом сохраняется хронологическая последовательность осадочных (Coolen, Gibson, 2009), а значит - донные отложения меромиктических озер являются удобными объектами для палео-климатических реконструкций.

Цель работы Выявление закономерностей пространственно-временной динамики фототрофных серных бактерий и ее связи со стратификацией водной толщи в озерах Шира и Шунет (Южная Сибирь, Хакасия), а также оценка возможности использования данной группы микроорганизмов в качестве индикаторов для палеолиминалогических реконструкций по донным отложениям вышеуказанных водоемов.

Для достижения поставленной цели были сформулированы следующие **задачи**:

1. На основе многолетнего мониторинга и математического моделирования выявить закономерности вертикальной структуры и режим циркуляции водной толщи в озерах Шира и Шунет, оценить причины стратификации и сопоставить с известными мировыми аналогами.
2. Охарактеризовать видовой состав и выявить пространственную динамику популяций фототрофных серных бактерий в озерах Шира и Шунет и сопоставить полученные данные с закономерностями стратификации озер и вариациями внешних факторов.
3. Количественно оценить скорости фотосинтеза и сульфатредукции, и оценить вклад фототрофных серных бактерий в круговорот углерода в исследуемых озерах.
4. Для математической модели сообщества микробных популяций в хемостате разработать методику поиска плотностно-зависимых факторов, и оценить наличие вышеуказанных факторов в природных популяциях фототрофных серных бактерий.
5. Выявить распределение пигментов фототрофных серных бактерий в донных отложениях озера Шира, оценить возможность их применения для палео-лиминалогических реконструкций и оценить возможные изменения уровня и стратификации озера в прошлом.

Научная новизна работы Получен большой массив новых натурных данных, характеризующих физико-химические условия, динамику перемешивания водных масс, пространственную и сезонную динамику популяций фототрофных серных бактерий в озерах Ши́ра и Шунет. На основе данных многолетнего мониторинга впервые дана характеристика режима стратификации бессточных соленых озер Ши́ра и Шунет и ее причин, показана ее аналогия с озерами, расположенными в сходных климатических условиях. Данные многолетнего мониторинга послужили основой для выдвижения гипотезы о связи биомассы пурпурных серных бактерий с изменениями уровня озер.

С помощью запатентованного многошприцевого пробоотборного устройства собственной конструкции впервые выявлена микростратификация фототрофных бактерий, а также процессов аноксигенного фотосинтеза и сульфатредукции в хемоклине озера Шунет, тем самым открыт уникальный объект, имеющий общенаучное значение как природная лаборатория – пример ярко выраженной вертикальной стратификации планктонных популяций.

Впервые дана сравнительная характеристика двух водоемов с точки зрения закономерностей плотностной стратификации, экологии фототрофных серных бактерий и их пространственной динамики.

Несмотря на то, что палеолимнологические исследования донных отложений проведены с помощью стандартных методов, для региона Хакасии такие исследования проведены впервые. Впервые на основе анализа донных отложений и натурных данных сформулирована гипотеза об увеличении продукции пурпурных серных бактерий в периоды подъема уровня озера. Тем самым впервые разработано обоснование для использования захороненных пигментов фототрофных серных бактерий в качестве индикатора не только меромиксии, но и направления изменения уровня меромиктических озер.

Практическая значимость Полученные натурные данные могут быть использованы при разработке моделей качества воды. В частности, расчет динамики сероводородной зоны необходим для прогноза бальнеологических свойств озера. Основными моделируемыми показателями являются вертикальная стратификация водной толщи и активность фототрофных серных бактерий. Натурные данные по этим показателям, полученные в настоящей работе, могут быть использованы для настройки и верификации прогнозных моделей, в том числе и глубины распространения сероводородной зоны.

Показано, что озеро Ши́ра обладает относительно редким сочетанием свойств, делающих его подходящим объектом для высокоразрешающих палеореконструкций. К числу таких свойств относится варвиная структура донных отложений, а также наличие документированной динамики уровня за период последних более ста лет. Тем самым открыта возможность детальной реконструкции баланса осадков и испарения в период позднего голоцена на территории Южной Сибири. Данная реконструкция необходима для выявления возможных природных циклических закономерностей, которые должны учитываться при прогнозах климатических сценариев будущего.

Положения, выносимые на защиту:

1. Озера Ши́ра и Шунет являются меромиктическими водоемами эктогенного происхождения: на поверхность бессточных озер, обладающих повышенной соленостью за счет испарительного концентрирования, поступила пресная вода. Многолетний подъем уровня воды и процессы образования и таяния ледового покрова обеспечивают поддержание меромиксии в данных водоемах.
2. В относительно слабо стратифицированном озере Ши́ра глубина миксолимниона характеризуется межгодовыми вариациями, которые вызваны метеорологическими факторами. Вышеуказанные вариации могут быть описаны с помощью одномерной математической модели на основе уравнений турбулентной диффузии в сочетании с расчетами динамики ледового покрова.
3. В озерах Ши́ра и Шунет популяции фототрофных серных бактерий стратифицированы и формируют массовые скопления в редокс-зонах и мониолимнионах. Микростратификация пурпурных и зеленых серных бактерий в озерах Ши́ра и Шунет является типичной для меромиктических озер, и обусловлена наличием и динамикой стратификации водной толщи.
4. В озере Ши́ра из-за глубокого расположения редокс-зоны интенсивность света и температура остаются на низком уровне в течение года, а их сезонные колебания выражены слабо, что обуславливает низкую численность и отсутствие выраженной сезонной динамики пурпурных серных бактерий. Противоположная ситуация наблюдается в оз. Шунет, где сезонные колебания температуры и света существенны из-за неглубокого расположения редокс-зоны, что обуславливает сильные амплитуды сезонных колебаний численности пурпурных серных бактерий. Сильная плотностная стратификация в сочетании с неглубоким расположением редокс-зоны обуславливает высокую численность и плотное скопление пурпурных серных бактерий в редокс-зоне озера Шунет.
5. Распределение пигментов фототрофных серных бактерий в датированных слоях донных отложений указывает на изменения режима циркуляции озера Ши́ра в прошлом. Анализ состава донных отложений свидетельствует, что в начале 20-го века временное снижение уровня воды вызывало переход озера Ши́ра в голомиктический режим.

Апробация работы и публикации Результаты диссертации докладывались на международной конференции «Фундаментальные и прикладные проблемы

охраны окружающей среды» (Томск, 1995), Международном симпозиуме «Окружающая среда и взаимодействие» (г. Порто, Португалия, 1996), 8-й Международной конференции по соленым озерам (п. Жемчужный, Хакасия, 2002), 1-м Европейском конгрессе микробиологов (г. Любляна, Словения, 2003), на 1-м, 2-м и 3-м Байкальских микробиологических симпозиумах с международным участием (г. Иркутск, 2003, 2007, 2011), 10-м Международном симпозиуме «Экология микроорганизмов» (г. Канкун, Мексика, 2004), 4-й Верещагинской Байкальской конференции (г. Иркутск, 2005), 11-м Международном симпозиуме «Экология микроорганизмов» (г. Вена, Австрия, 2006), 1-м Международном симпозиуме по зимней лимнологии (г. Килпис-Ярви, Финляндия, 2008), 10-м съезде Гидробиологического общества при РАН (г. Владивосток, 2009), 31-м Конгрессе Международного Лимнологического Общества (г. Кейптаун, ЮАР, 2010), на Международной школе по физической лимнологии (г. Хайдельберг, Германия, 2014), на семинарах по Интеграционным проектам Сибирского отделения РАН (г. Новосибирск, 2007; г. Красноярск, 2012; п. Жемчужный, Хакасия, 2012), а также на семинарах Института биофизики СО РАН и конференциях молодых ученых.

Результаты работы представлены в 85 печатных работах, из которых 1 патент на изобретение, 8 глав в монографиях, 30 статей в рецензируемых журналах, 2 статьи в сборниках и 44 тезиса конференций.

Личный вклад автора Соискателю принадлежит решающая роль в выборе направлений исследований, получении теоретических, натурных и экспериментальных данных, обобщении полученных результатов. Автор являлся организатором и непосредственным участником всех полевых экспедиций, результаты которых вошли в диссертацию. В работах, выполненных в соавторстве, вклад соискателя заключался в непосредственном участии во всех этапах исследования – от постановки задач и проведения теоретических, экспериментальных и полевых работ, до обсуждения полученных результатов и их литературного оформления.

Место проведения работы Основные результаты были получены во время исследований, проводимых автором в лаборатории биофизики экосистем Института биофизики Сибирского отделения РАН (г. Красноярск). Все натурные наблюдения, измерения и отборы проб на водоемах осуществлялись на базе полевого стационара Института биофизики СО РАН (Республика Хакасия, Ширинский район, п. Жемчужный). Изотопные исследования проводились в Институте микробиологии им. С.Н.Виноградского РАН (г. Москва) и в Институте биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (п. Борок Ярославской области). Элементный состав и датировка донных отложений осуществлялись в Институте геологии и минералогии им. Соболева СО РАН (г. Новосибирск). Расчеты вертикальных структур озер осуществлялись в Институте вычислительного моделирования СО РАН (г. Красноярск). Нуклеотидные последовательности фрагментов ДНК

микроорганизмов определялись в ЦКП «Секвенирование ДНК» СО РАН (г. Новосибирск).

Благодарности Автор приносит искреннюю благодарность своему научному консультанту академику А.Г. Дегерменджи за научное руководство и добрые советы на всех этапах работы. Автор благодарен коллегам по лаборатории и постоянным участникам экспедиций Толмееву А.П., Задерееву Е.С., Зыкову В.В., Бархатову Ю.В., Дроботову А.В. За плодотворное сотрудничество и творческую дружескую атмосферу автор выражает глубокую признательность своим коллегам и соавторам из других учреждений: Пименову Н.В., Русанову И.И., Саввичеву А.С., Луниной О.Н., Захаровой Е.Е (Институт микробиологии им. С.Н.Виноградского РАН), Косолапову Д.Б. (Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН), Калугину И.А. и Дарьину А.В. (Институт геологии и минералогии им. Соболева СО РАН), Белолипецкому В.М. и Геновой С.Н. (Институт вычислительного моделирования СО РАН), Гаевскому Н.А. (Сибирский Федеральный Университет). Особая благодарность сотрудникам Института биофизики СО РАН Сатарову М.М. за изготовление высококласного специального оборудования, без которого данная работа была бы невозможна, Козлову Ф.Ф. за неоценимую помощь в экспедициях, М.Ю. Трусовой за помощь и соавторство в анализе ДНК микроорганизмов, Калачевой Г.С. за химический анализ и ценные советы на различных этапах, М.И.Гладышеву за ценные критические замечания при обсуждении работы.

Структура и объем работы Диссертационная работа изложена на 425 страницах и включает 109 рисунков и 28 таблиц. Работа состоит из введения, семи глав, заключения, выводов, приложения и списка литературы. Первая глава представляет собой обзор литературы. Описания методов, используемых при получении тех или иных результатов, приведены в соответствующих главах. Список литературы содержит 306 источника, из них – 221 на английском языке.

Основное содержание работы

Введение. Во введении обоснована актуальность работы, дается общая характеристика научной проблемы, сформулирована цель и задачи исследования.

Глава 1. Закономерности стратификации водной толщи и микробных популяций в меромиктических водоемах (Обзор литературы).

Согласно общепринятой классификации, меромиктические водоемы можно разделить на эктогенные, креногенные и эндогенные (биогенные) (Hutchinson, 1957). Эктогенная меромиксия возникает двумя путями. Первый путь - когда в изначально пресное озеро попадает соленая вода, например, в озерах, отделенных от морского побережья узкой полосой суши (Hodgson et al., 1996).

Второй путь – когда в изначально соленое озеро поступает пресная вода и остается на поверхности, образуя распресненный миксолимнион. Меромиксия такого типа описана для многих озер, в частности - для бессточных соленых степных озер провинции Саскачеван (Канада) (Hammer, 1994; Last, Ginn, 2005), в которых пресная вода в годы обильных выпадений снега инициирует меромиксию (Hammer et al., 1994). Эндогенный процесс образования и последующего таяния ледового покрова сам по себе может вызывать меромиксию, поскольку распресненный верхний слой талой воды препятствует перемешиванию. При повышении уровня воды, данное расслоение может сохраниться и в годовом цикле (Hammer, 1994; Gibson, 1999). В Главе 1 дается краткий обзор разнообразия меромиктических водоемов различных типов.

Математическое моделирование представляется единственным возможным методом прогноза плотностной стратификации. В Главе показано, что надежное численное моделирование меромиктических водоемов до настоящего времени остается актуальной и в общем случае нерешенной задачей, особенно для замерзающих водоемов (Stevens, Lawrence, 1997, 1998; Jellison et al., 1998; Boehrer et al., 1998; Castendik, Webster-Brown, 2007a, b; Moreira et al., 2011; Boehrer et al., 2014).

Фототрофные серные бактерии (пурпурные и зеленые) являются характерными обитателями меромиктических водоемов и занимают экологическую нишу на верхней границе распространения сероводорода (в редокс-зоне), где формирует плотные скопления в виде взвешенных слоев повышенной численности (Горленко и др., 1977). В Главе 1 приводится краткий обзор разнообразия фототрофных серных бактерий и примеры их микростратификации в различных водоемах. Однако, в мире очень мало работ, где прослеживалась бы многолетняя динамика фототрофных серных бактерий в комплексе с изменениями физико-химических характеристик.

Колебания уровня бессточного водоема, связанные с более влажными или засушливыми периодами, отражаются на составе озерных осадков. Наличие остатков фототрофных серных бактерий (ДНК, пигменты) в донных отложениях свидетельствует о присутствии сероводорода в фотической зоне, т.е. о меромиктическом состоянии озера в те или иные периоды (Overmann et al., 1993; Coolen, Overmann, 1998; Ravasi et al., 2012). В свою очередь, возникновение и исчезновение меромиксии может быть связано с изменениями уровня воды. Однако для достоверной реконструкции необходимо сначала решить «прямую» задачу: сопоставить современные данные о состоянии экосистемы с составом донных отложений соответствующего возраста, т.е. «молодых» слоев. Решение именно такого рода «прямых» задач для отдельно взятых озер является редкостью в палеолимнологии.

Глава 2. Лимнологическая характеристика и закономерности стратификации озер Ши́ра и Шунет.

Озеро **Ши́ра** (54°30' СШ, 90°11' ВД) расположено в северной части Республики Хакасия (Сибирь, Россия). Это солоноватый водоем, размером 9.35 × 5.3 км, глубина 24 м (Рис. 1). Минеральный состав сульфатно-хлоридно-

натриево-магниевый, соленость в миксолимнионе 15 г л^{-1} , в монимолимнионе около 19 г л^{-1} . Озеро бессточное, питание его осуществляется за счет р. Сон (40 % поступления), а также атмосферных и антропогенных поступлений. Озеро **Шунет** (54.25.10 СШ, 90.13.48 ВД) расположено в 8 км к юго-востоку от озера Ши́ра. Его размер $1.2 \times 0.4 \text{ км}$, глубина 6.2 м, озеро бессточное, минеральный состав аналогичен таковому для оз. Ши́ра.

Отбор проб воды и сопутствующие измерения физико-химических характеристик воды с помощью погружных многоканальных зондов проводились ежесезонно в период с 2002 по 2013 гг (для оз. Шунет по 2012).

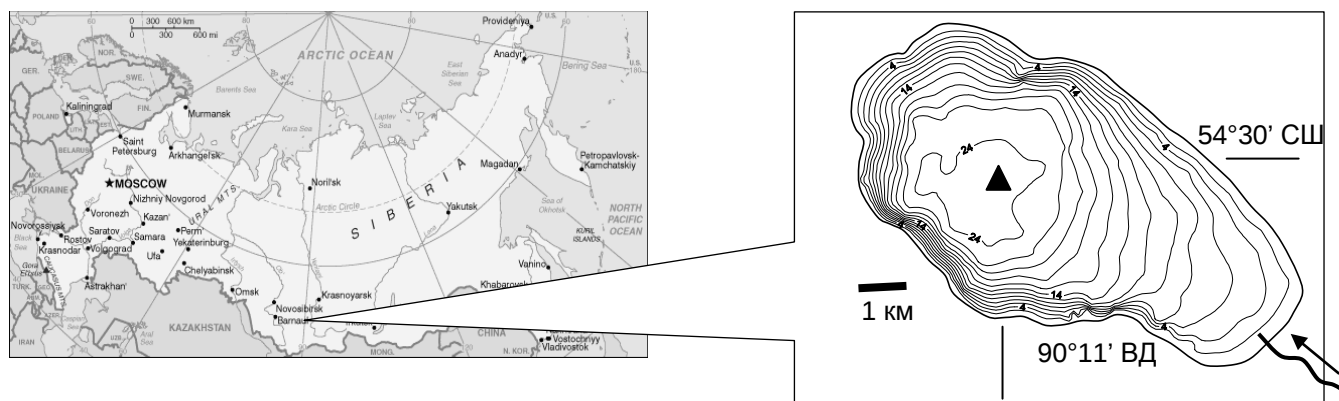


Рис. 1 – Географическое местоположение озера Ши́ра, батиметрическая карта и расположение основной станции отбора проб (▲)

Была выявлена сезонная динамика вертикальных распределений кондуктивности и температуры в данных водоемах, которая может быть описана следующим образом (Rogozin et al., 2010) на примере натуральных данных озера Ши́ра 2003-2005 гг (Рис. 2). В начале гидрологического года (т.е. в октябре-ноябре), перед ледоставом, температура и соленость распределялись равномерно до некоторой глубины Z_m , вблизи которой наблюдался резкий скачок всех физико-химических характеристик (Рис. 2). Равномерное распределение характеристик указывает, что в данном интервале глубин происходила циркуляция водной толщи. Ниже точки скачка кондуктивности всегда присутствовал сероводород, что свидетельствует о том, что нижележащая водная толща не участвовала в осенней циркуляции (Рис. 2).

В подледный период равномерное распределение всех профилей в верхней зоне сохранялось, однако точка скачка кондуктивности (Z_m - глубина миксолимниона) для большинства лет сдвигалась вглубь за счет конвективного перемешивания при нарастании льда до максимальной толщины. Таким образом формировался миксолимнион. Концентрация растворенных солей в миксолимнионе повышалась по сравнению с осенью за счет замерзания части воды в лед, в то время как в монимолимнионе соленость заметным образом не изменялась (Рис. 2).

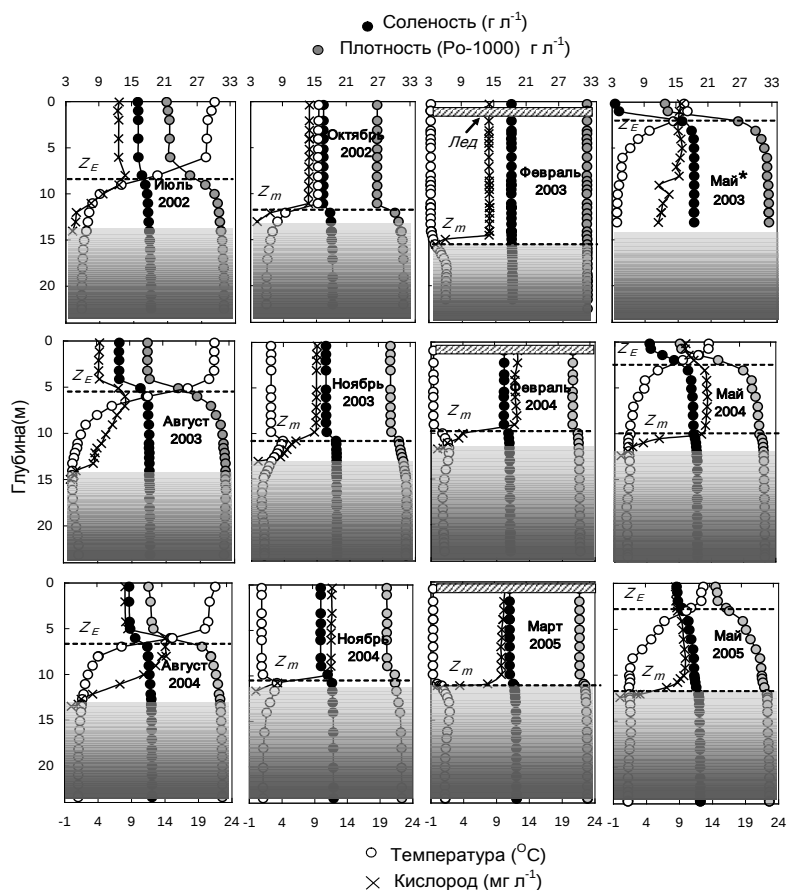


Рис. 2 – Сезонная динамика физико-химических характеристик в центральной части оз. Шира за период 2002-2005 гг. Серым фоном обозначена сероводородная зона. Пунктиром обозначены условные границы зон (пояснения в тексте)

В мае, в результате таяния льда и поступления талых вод формировался распресненный эпилимнион. Точка галоклина и термоклина в верхних слоях воды обозначена как Z_e – глубина эпилимниона (Рис. 2). К началу июля формировалась устойчивая летняя стратификация, точка Z_e перемещалась на глубину 6 – 8 м. В течение июля-августа глубина эпилимниона оставалась примерно постоянной. Точка Z_m («след» зимнего миксолимниона) становилась почти невидимой на профилях. Тем не менее, граница раздела «сероводород-кислород» всегда оставалась вблизи этой точки, в интервале глубин 12-14 м (Рис. 2, 3). К концу октября за счет осенней циркуляции происходило выравнивание температуры и солености в интервале от поверхности до глубины, на которой вновь формировался скачок всех характеристик, и где располагалась граница сероводородной зоны, т.е. точка Z_e исчезала (Рис. 2). В результате нарастания ледового покрова и вытеснения соли в раствор при кристаллизации воды возникала термогалинная конвекция, что приводило к дальнейшему заглублению точки Z_m . При достижении максимальной толщины льда формировался новый миксолимнион (Rogozin et al., 2010).

Вышеописанная сезонная динамика водной толщи повторялась в общих чертах в обоих озерах ежегодно. Тем самым было показано, что оба озера являются меромиктическими, а процессы весеннего таяния льда обеспечивают пониженную соленость эпилимниона в период летней стратификации (Рис.3).

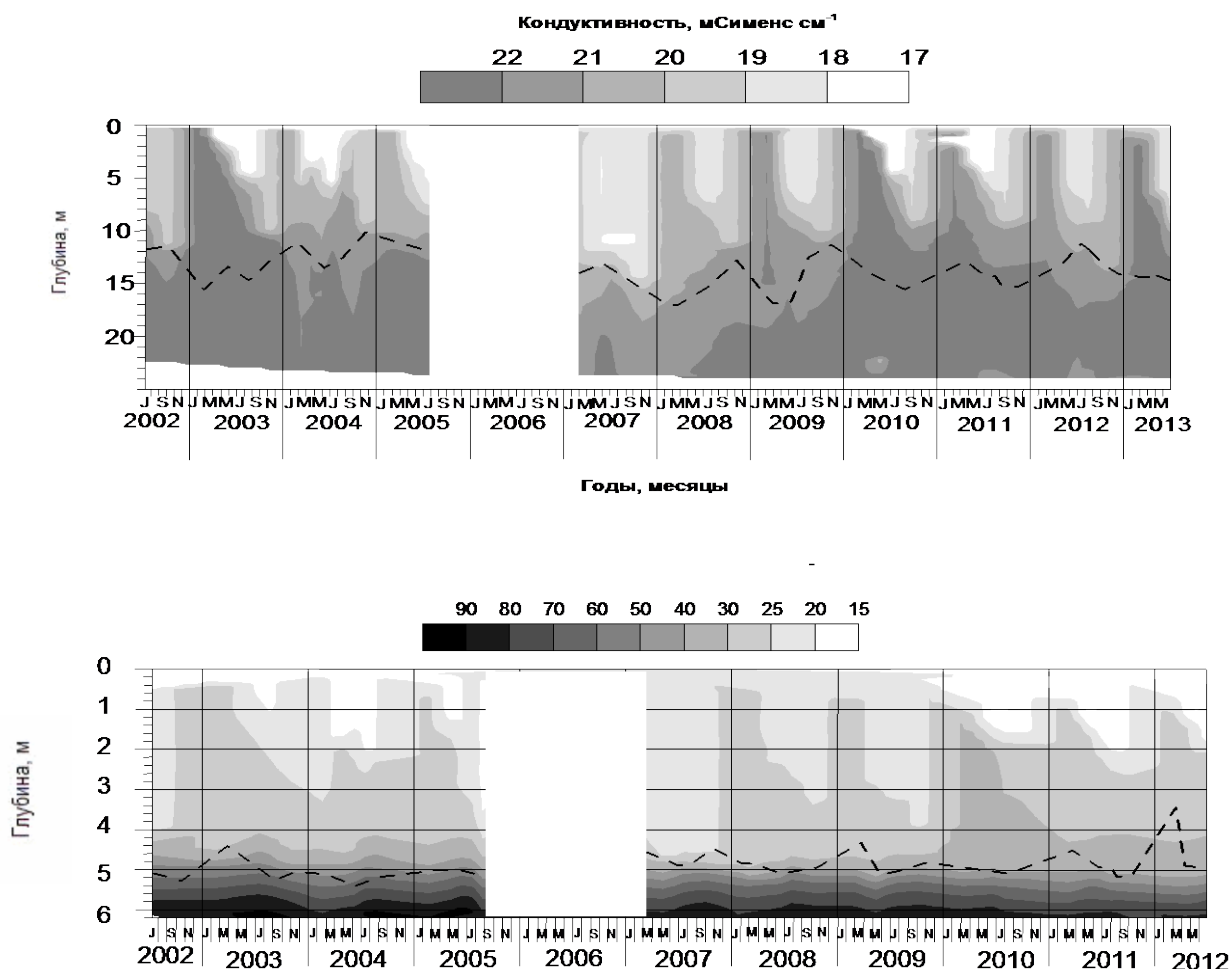


Рис. 3 – Кондуктивность, скорректированная на 25°C (K_{25}) в озере Шира (вверху) и озере Шунет (внизу). Пунктиром обозначена граница перехода редокс-потенциала с положительного на отрицательный (редокс-зона)

В оз. Шунет из-за высокой солености мониолимниона глубина миксолимниона во все годы оставалась практически постоянной, около 4.5 м, а летняя стратификация миксолимниона была слабо выражена из-за небольшой глубины (Рогозин и др., 2012) (Рис. 3). В оз. Шира глубина миксолимниона, измеренная в марте, варьировала в разные годы от 11 до 16 м. Вышеописанная сезонная динамика была смоделирована с помощью одномерной математической модели, созданной в Институте вычислительного моделирования Сибирского отделения Российской академии наук (г. Красноярск) (Белолипецкий, Генова, 2008; Genova et al., 2010). Данная модель для периода отсутствия ледяного покрова основывается на решении одномерных в вертикальном направлении уравнений диффузии относительно температуры и солености воды в зависимости от метеоусловий.

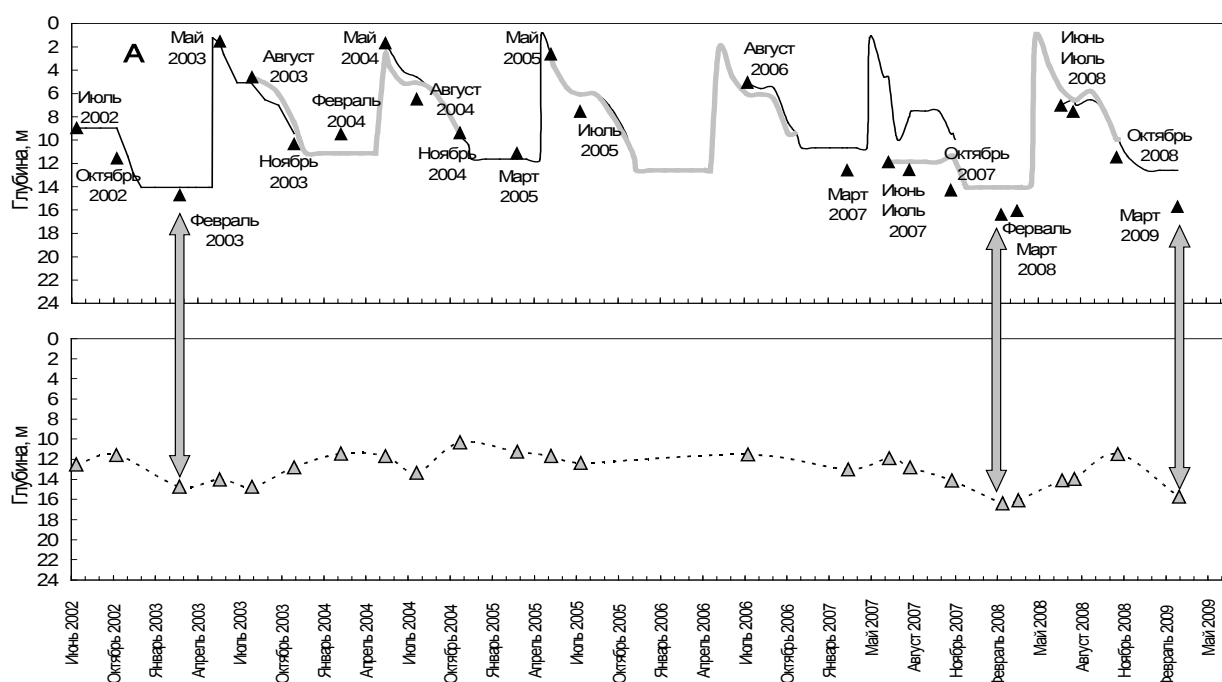


Рис. 4—**А**: Динамика глубины максимального градиента солености в оз. Шира: расчетная для нечетных лет (—), тоже для четных лет (---); измеренная(▲); **В**: глубина расположения редокс-зоны (хемоклина), наблюдаемого в озере (Δ). Стрелками показаны наиболее глубокие миксолимнионы (Rogozin et al., 2010)

Для подледного периода применялась упрощенная модель образования льда, основанная на нижеследующих предположениях (Белолипецкий, Генова, 2008; Genova et al., 2010). В соленых озерах, при образовании льда в результате кристаллизации воды высвобождается соль. Формируется неустойчивая плотностная стратификация, приводящая к интенсивной вертикальной циркуляции и образованию слоя конвективного перемешивания (термогалинной конвекции). В этом слое происходит выравнивание температуры и солености. Предполагается, что конвективное перемешивание распространяется до такого горизонта, на котором плотность воды становится равной плотности подстилающего слоя воды (Белолипецкий, Генова, 2008; Genova et al., 2010). Многолетнюю динамику вертикальной структуры озера удобно иллюстрировать с помощью графика глубины расположения максимального градиента солености от времени (Рис.4). Расчетная динамика положения точки максимального градиента солености достаточно хорошо повторяет натурные данные. Острые пики на расчетных кривых соответствуют моменту таяния льда, «плечо» соответствует периоду летней стратификации. Прямые горизонтальные участки соответствуют подледным периодам (Рис.4). Расчетная глубина зимнего миксолимниона в период 2002-2009 варьировала в зависимости от года, причем более глубокие расчетные миксолимнионы были

получены в те же годы, что и наблюдаемые (Рис. 4). Следовательно, глубина миксолимниона зависит от метео-сценария и может быть оценена с помощью предложенной модели, учитывающей процессы формирования ледового покрова (Rogozin et al., 2010). В оз. Шунет вариации глубины миксолимниона незначительны, поэтому математическое моделирование к данному озеру не применялось.

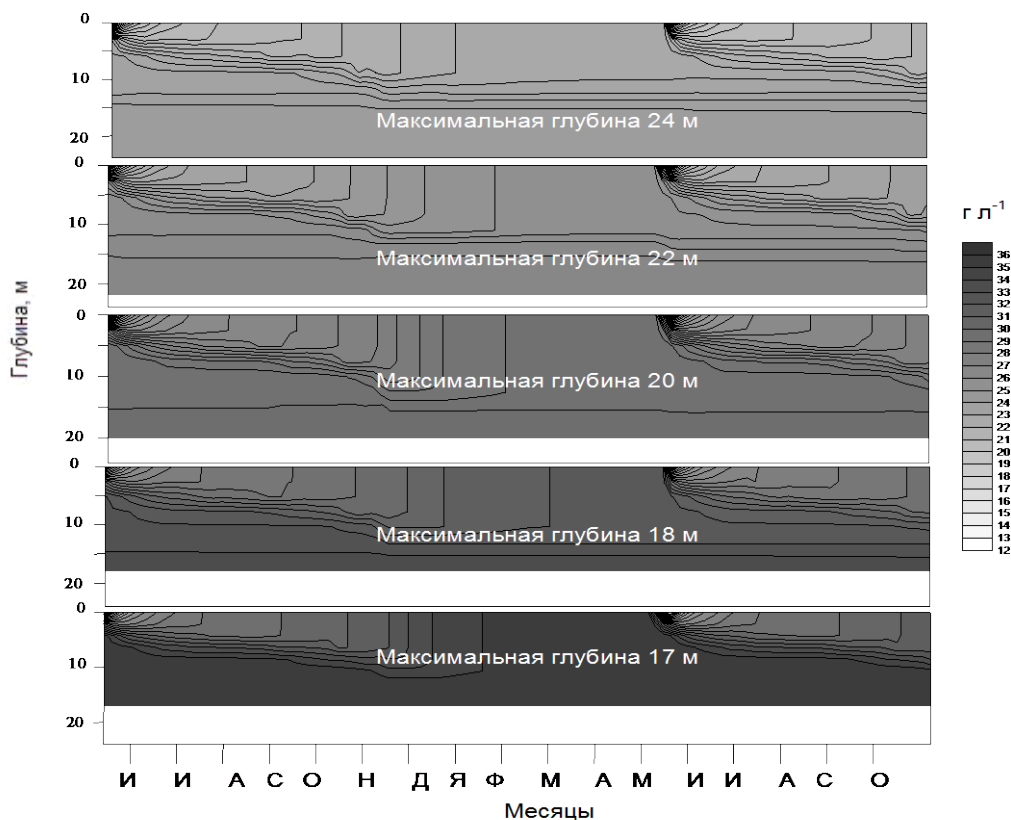


Рис.5 – Расчетная сезонная динамика профилей солёности в центральной части озера Шира при различных уровнях озера (=максимальных глубинах)

Влияние толщины льда на глубину зимнего миксолимниона и гидрофизическую стабильность водной толщи было показано нами для оз. Шира. За период 2003-2013 г. между глубиной зимнего конвективного перемешивания и толщиной льда, скорректированной на изменение уровня озера, наблюдается значимая положительная корреляция ($r^2 = 0.74$, $n = 10$, $p = 0.01$). В модельных расчетах также было показано, что глубина подледного конвективного слоя увеличивается при увеличении толщины льда (Genova et al., 2010).

Вышеописанная математическая модель была модифицирована нами для расчетов при изменениях уровня воды (Belolipetsky et al., 2009; Белолипецкий и др., 2010, 2012, 2013). Расчеты показали, что при уменьшении глубины озера до 17 м (как в период 1910 – 1930 гг.) слой конвективного перемешивания, определяемый по равномерному распределению солёности, в зимние периоды достигает дна (Рис. 5) (Белолипецкий и др., 2013), т.е. в тот период времени озеро могло быть не меромиктическим.

В **Главе 2** подробно рассматриваются лимнологическая история и возможные причины меромиксии озер Ши́ра и Шунет. Как показано другими авторами, причиной солености и химического состава различных озер Хакасии, включая Ши́ра и Шунет, является испарительное концентрирование растворенных солей в бессточных бассейнах (Parnachev et al., 2002; Гусева и др., 2012). Поскольку основное питание озера осуществляется за счет поверхностного стока и грунтовых вод, соленость которых не превышает 3 г л^{-1} (Природные воды..., 2003), повышенная соленость монимолимиона не может быть следствием поступления соленых вод. Как показано нами выше, основным механизмом, приводящим к неравномерному вертикальному распределению солености в период открытой воды, является таяние льда. Для поддержания неравномерного вертикального распределения солености в годовом цикле (т.е. неполного осеннего и зимнего перемешивания), необходимым условием является подъем уровня озера либо уменьшение толщины льда (либо оба фактора одновременно).

Уровень озер Ши́ра и Шунет испытывал резкое снижение в начале XX века: озеро Ши́ра снижалось на 7 м, а глубина оз. Шунет была менее одного метра, что ниже современного уровня на 5 м (1926 г.). Соленость обоих озер, соответственно увеличивалась в обратной зависимости от объема (Кривошеев, Хасанов, 1990; Rogozin et al., 2010). В период 1930-1940-х гг произошло резкое поднятие уровня воды в обоих озерах, синхронно с прочими озерами данного региона, предположительно за счет климатических изменений. Ежегодное поднятие уровня за счет поверхностного притока пресной воды способствовало поддержанию неравномерного распределения солей, и переходу озер в меромиктический режим (Rogozin et al., 2010). Аналогичное происхождение имеют меромиктические озера Канадской провинции Саскачеван, расположенные в идентичных климатических условиях (Hammer, 1994), аналогичный механизм был выявлен другими авторами в озерах восточного побережья Антарктиды (Gibson, 1999). Таким образом, озера Ши́ра и Шунет относятся к меромиктическим озерам эктогенного происхождения, т.е. основной причиной современной меромиксии является подъем уровня за счет поступления пресной воды, имевший место в период 1930-1940-гг., причем в качестве эндогенного механизма поддержания неравномерной солености выступает перераспределение солей за счет намерзания-таяния льда (Rogozin et al., 2010).

Глава 3. Микростратификация фототрофных серных бактерий в озерах Ши́ра и Шунет.

Для точного отбора проб из зон хемоклина исследуемых водоемов нами был разработан и изготовлен многосприцевой пробоотборник (стратификационный батометр) (Патент Российской Федерации № 2244282; Rogozin, Degermendzhi, 2008) (Рис.6). Данное устройство создано на основе описанных в литературе образцов, однако вместо стандартного

пневматического привода (Baker et al., 1985) применен гидравлический привод поршней, что обеспечивает более надежную и удобную эксплуатацию.



Рис. 6 – Многошприцевой пробоотборник с гидравлическим приводом с пробами воды из хемоклина оз. Шунет (август 2004 г.). Виден слой пурпурных серных бактерий, совпадающий по глубине с редокс-зоной

Для точного позиционирования пробоотборника в редокс-зоне, к раме пробоотборника прикреплялся погружной многоканальный зонд Data-Sonde 4a или YSI 6600. Датчики зонда располагались на уровне нижнего шприца.

С помощью данного устройства были зарегистрированы тонкослойные распределения пурпурных и зеленых серных бактерий, криптофитовых (Рис. 7), а также скоростей сульфатредукции и аноксигенного фотосинтеза в редокс-зоне озера Шунет. В редокс-зоне озера Ши́ра также были зарегистрированы тонкие

взвешенные слои пурпурных серных бактерий (Рис.6). Было показано, что в озере Шунет наблюдается устойчивая микростратификация, типичная для многих стратифицированных водоемов: на самой границе раздела «кислород-сероводород» формируется максимум численности ПСБ, тогда как ЗСБ формируют скопления на несколько сантиметров ниже (Рис.7). Было выявлено, слой ПСБ в Шунете характеризуется аномально высокой численностью клеток – более 10^8 кл мл⁻¹, что является вторым по величине значением среди описанных в литературе озер после оз. Махони (Mahoney, Канада) (Overmann, 1997).

В течение теплого периода 2005 г. нами были проведены исследования динамики бактериального сообщества хемоклина оз. Шунет микроскопическими, спектрофотометрическими и молекулярно-генетическими методами (Рогозин и др., 2010а). Микростратификация ПСБ и ЗСБ была подтверждена методом ПЦР фрагментов гена 16S rRNA с универсальными бактериальными праймерами и последующим анализом методом денатурирующего градиентного гель-электрофореза (ДГГЭ) (Рис. 8, Рогозин и др., 2010). Было выявлено, что доминирующим видом ПСБ в редокс-зонах и мнимом лимнионе обоих озер является *Thiocapsa* sp. Shira_1 (AJ633676), выделенный нами из оз. Ши́ра, и по морфологическим признакам и пигментному составу наиболее близкий к *Lamprocystis purpurea*, а по филогенетическому положению – к видам рода *Thiocapsa* (около 97% сходства) (Рис. 8) (Лунина и др., 2007а; Рогозин и др., 2010). ЗСБ проявлялись в профилях ДГГЭ во все даты, и тяготели к анаэробной зоне (Рис. 7).

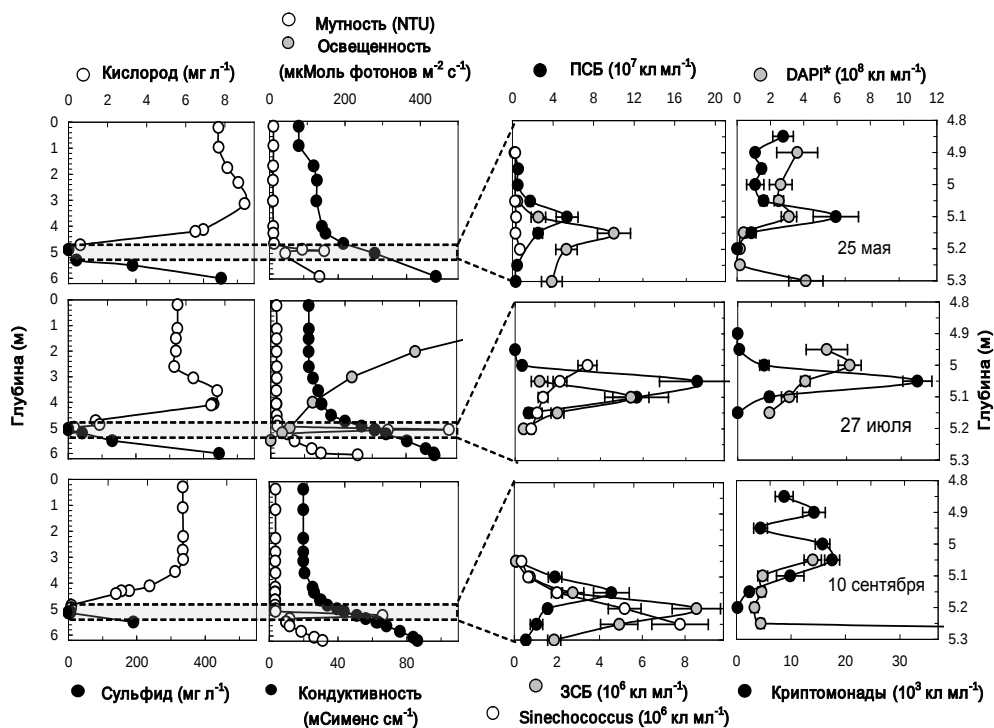


Рис. 7 – Вертикальные распределения физико-химических характеристик в водной толще озера Шунет и численностей микроорганизмов в редокс-зоне данного озера в 2005 г. (Рогозин и др., 2010)

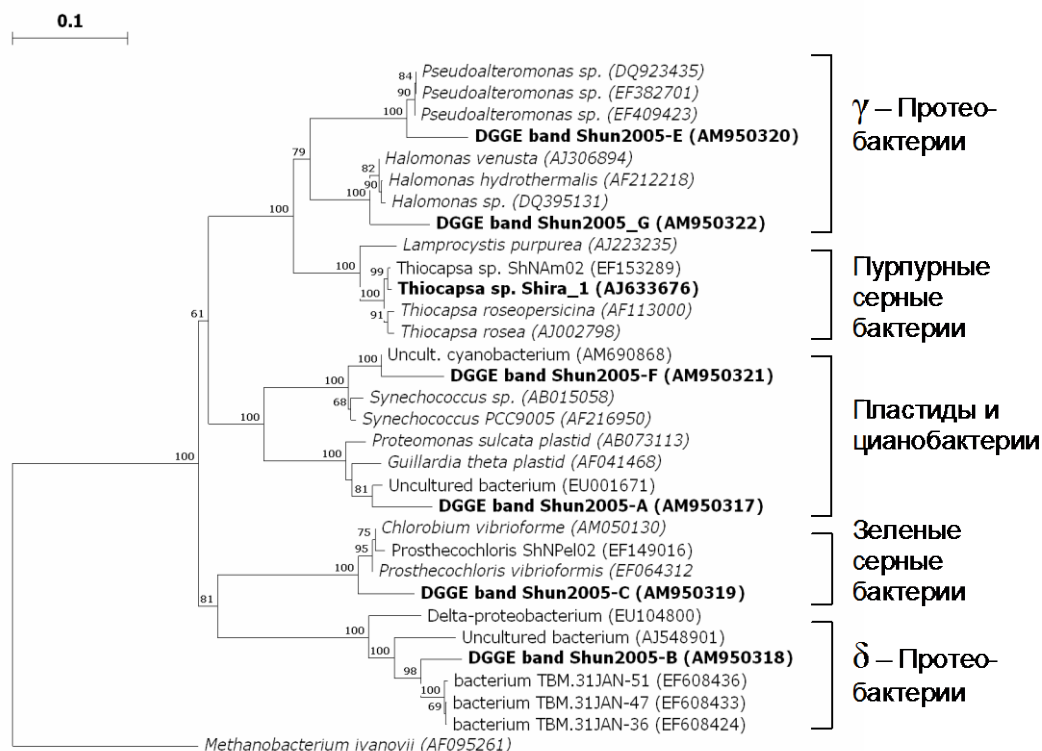


Рис.8 – Бескорневое филогенетическое древо, показывающее положение штамма *Thio capsa* sp. Shira_1 и нуклеотидных последовательностей видов, доминирующих в редокс-зоне оз. Шунет (Рогозин и др., 2010)

Данные бактерии оказались филогенетически близкими к *Prosthecochloris* sp. (Рис.8). В редокс-зоне озера Шира, судя по отсутствию характерных полос на профилях ДГГЭ, зеленые серные бактерии, криптомонады и цианобактерии не формировали значительных скоплений, что согласуется с данными наблюдений, сделанных прямыми микроскопическими и спектрофотометрическими методами (данные не показаны на рисунках).

Неоднократно показано, что микростратификация, т.е. расположение ЗСБ под ПСБ, является характерным явлением для стратифицированных озер с сероводородным монимолимином (гиполимином) (Горленко и др., 1977; Montesinos et al., 1983). ЗСБ строго анаэробны и не переносят присутствия кислорода, в то время как некоторые виды ПСБ способны переходить на хемосинтез в темновых условиях, используя кислород в качестве акцептора электронов (Overmann, Pfennig, 1992b). При этом ЗСБ являются более теневыносливыми, обладая в несколько раз более сильной светособирающей антенной, поэтому они способны расти в более глубоких слоях. Кроме того, ЗСБ переносят более высокие концентрации сульфида, чем ПСБ и не конкурируют за свет с ПСБ, т.к. их пигментные комплексы поглощают свет из других участков спектра (Montesinos et al., 1983). Вышеописанные причины обуславливают наблюдаемую в Шунете стратификацию фототрофных анаэробных бактерий.

Регулярные исследования в период 2002-2005 показали, что пурпурные серные бактерии в хемоклине оз. Шира не всегда формируют максимум численности в зоне хемоклина. В отличие от оз.Шунет, в некоторые даты исследований максимальные численности ПСБ наблюдались ниже зоны хемоклина. В отличие от оз. Шунет, в хемоклине оз. Шира ни в одну из дат съемок не было зарегистрировано массового развития ЗСБ. Спектрофотометрический анализ ацетоновых экстрактов не выявил в воде присутствия пигментов зеленых серных бактерий в период наших исследований (Пименов и др., 2003; Лунина и др., 2007a; Rogozin et al., 2009), поэтому мы считаем ЗСБ минорной группой в данном озере.

Ранее созданная в Институте биофизики СО РАН математическая модель вертикальных распределений планктона в озере демонстрировала совпадение максимумов численности ПСБ и ЗСБ по глубине (Degermendzhy et al., 2002). Данная модель была модифицирована нами для описания микростратификации фототрофных бактерий, наблюдаемой в зонах хемоклина. А именно - в уравнение удельной скорости роста ЗСБ была введена константа пороговой концентрации сероводорода, ниже которой рост прекращается. Биологический смысл подобной модификации заключается в том, что облигатно анаэробные микроорганизмы не могут развиваться в микроаэрофильной зоне, которая в модельных расчетах соответствует глубине нулевой концентрации сероводорода на верхней границе сероводородной зоны. В результате микростратификация была получена и в модельных расчетах (Рис.9). Расстояние по вертикали между расчетными пиками биомассы ПСБ и ЗСБ на Рис. 9. соответствует минимальному шагу модели (40 см) (Прокопкин и др., 2010; Рогозин и др., 2010г).

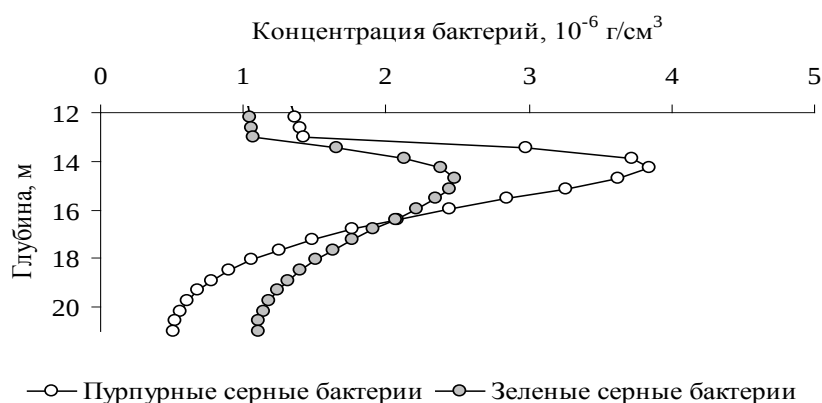


Рис. 9 – Вертикальные распределения биомассы фототрофных серных бактерий в хемоклине меромиктического озера, рассчитанные с помощью математической модели

Глава 4. Пространственная динамика фототрофных серных бактерий в меромиктических озерах Южной Сибири и ее связь с внешними условиями.

В озере Шира характерные численности ПСБ во все сезоны варьировали в диапазоне порядков $10^4 - 10^6$ кл мл⁻¹ (Рис. 10). Было обнаружено, что повышенные численности ПСБ в редокс-зоне формируются и в подледный период, как в 2007 и 2008 гг (Рис.10), причем численность, зарегистрированная в марте 2007 – около 7×10^6 кл мл⁻¹ - является рекордной за весь период наблюдений, и превышает все летние значения (Рогозин и др., 2009; Rogozin et al., 2009).

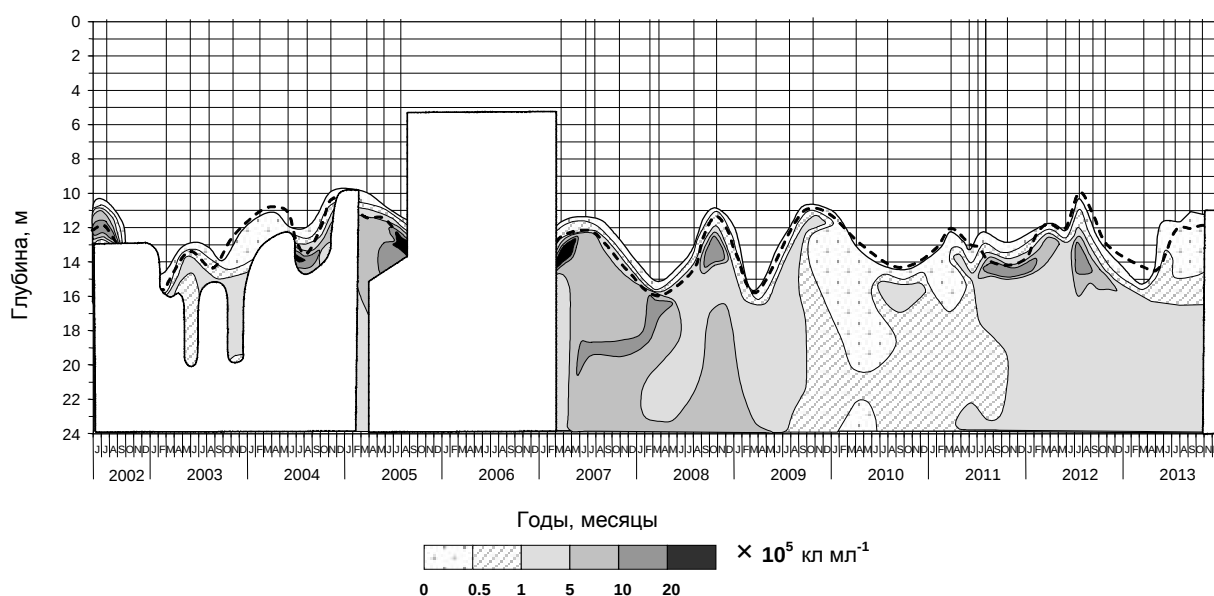


Рис. 10 – Динамика вертикальных распределений численности пурпурных серных бактерий в центральной части озера Шира в период 2002-2013 гг. Пунктиром показана граница раздела «кислород-сероводород». Вертикальные линии обозначают даты биосъемок. Белым фоном показаны области, для которых данные отсутствуют

Динамика ПСБ в озере Шира была проанализирована для периода 2007-2013, когда пробы отбирались на стандартных глубинах по всей вертикали

(Рис. 11). За исследуемый период, как для величин интегральной численности, так и для вертикальных распределений ПСБ, не было выявлено четко выраженной ежегодно повторяющейся сезонной динамики, зато наблюдались заметные межгодовые различия. В 2007 г количество ПСБ в озере было максимальным, затем наблюдался спад численности с минимумом в 2010 г., затем нарастание с максимумом в 2012 г., и снова спад в 2013г (Рис.10, 11).

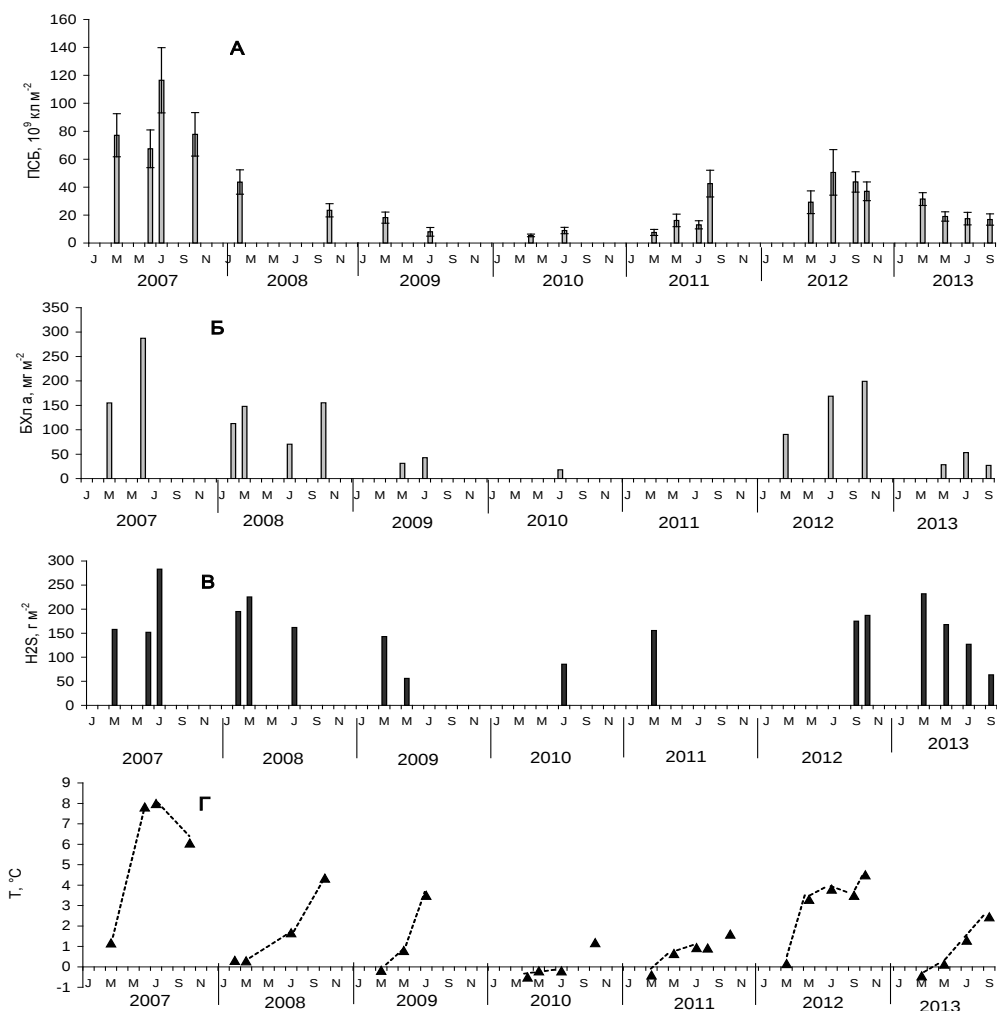


Рис. 11 – Динамика характеристик в центральной части озера Шира: **А** – количество клеток ПСБ под кв. м; **Б** – количество Бхл а под кв. м; **В** – количество сероводорода под кв. м; **Г** - температура в зоне хемоклина

В Главе 4 анализируются и обсуждаются основные факторы, определяющие сезонные и межгодовые изменения общего количества ПСБ в оз. Шира: общее количество сероводорода в водной толще, свет (ФАР), температура и кондуктивность при 25°C (K_{25} , индикатор солёности) в редокс-зоне, глубина расположения редокс-зоны, количество хлорофилла *a* в миксолимнионе. Между температурой в редокс-зоне и кондуктивностью наблюдалась сильная отрицательная корреляция, как в подледные периоды, так и в периоды открытой воды. Анализ вертикальных распределений показал, что это объясняется процессами перемешивания на границе миксолимниона и

монимолимниона. Поэтому кондуктивность была исключена из анализа как фактор, дублирующий температуру.

Между суммарным количеством хлорофилла *a* в водной толще аэробной зоны и суммарным количеством ПСБ практически отсутствовала корреляция ($r = 0.2$, $n = 24$). Следовательно, для оз. Шира эффект затенения ПСБ вышерасположенным фитопланктоном в наших исследованиях достоверно не был выявлен.

Методом канонического корреляционного анализа было выявлено, что в период открытой воды температура и сероводород объясняли около 91 % и 74% извлеченной дисперсии, соответственно, тогда как глубина расположения хемоклина влияла существенно меньше (48%), а хлорофилл *a* практически не влиял. Тем не менее, между сероводородом, температурой в редокс-зоне и глубиной редокс-зоны имеются достаточно высокие парные корреляции, поэтому эти факторы нельзя рассматривать как независимые. Для подледных периодов, помимо вышеописанных факторов, анализировались также факторы, потенциально влияющие на количество света, а именно: толщина снега и льда, измеренные в момент съемки, а также суммарное количество снега за зиму. Как и для летнего периода, наиболее влиятельным фактором оказалась температура (89%), вторым по степени влияния был свет (78%). В отличие от периода открытой воды, сероводород практически не влиял на количество ПСБ. Таким образом, можно предполагать, что в период открытой воды ПСБ были в большей степени лимитированы сероводородом, тогда как в подледные периоды - светом. Изменения температуры в редокс-зоне являлись следствием перемешивания между миксолимнионом и монимолимнионом, как показал анализ вертикальных распределений, сделанный в Главе 2. Следовательно, высокие корреляции ПСБ с температурой в редокс-зоне могут указывать на влияние гидрофизических процессов, помимо прямого действия температуры на скорости роста микроорганизмов.

В отличие от оз. Шира, в оз. Шунет во все сезоны распределение ПСБ характеризовалось отчетливым «пурпурным слоем», взвешенным на границе редокс-зоны (см. Главу 3), численность ПСБ в котором демонстрировала закономерную сезонную динамику: максимум в летнее время (до 8×10^8 кл мл⁻¹), минимум – в подледный период, на один-два порядка меньше (Рис. 12). Тем не менее, интегральное количество ПСБ под кв. м, оцениваемое по концентрации Бхл *a*, не менялось по сезонам и не коррелировало ни с температурой, ни с освещенностью. Зеленые серные бактерии были представлены в редокс-зоне и монимолимнионе оз. Шунет в значительном количестве (порядка 10^6 кл мл⁻¹). Вертикальное распределение ЗСБ характеризовалось нарастанием концентрации ко дну и отсутствием четко выраженного пика в редокс-зоне.

В Главе 4 проведен сравнительный анализ условий обитания пурпурных серных бактерий в редокс-зоне обоих озер. Показано, что на глубине редокс-зоны в оз. Шира сезонные колебания температуры и интенсивности ФАР выражены значительно слабее, чем в оз. Шунет (Рис. 14). Этим объясняется отсутствие стандартной сезонной динамики ПСБ в данном водоеме (Рис.13). В отличие от оз. Шира, в хемоклине оз. Шунет существенно выражены сезонные

колебания температуры и света, чем объясняется наблюдаемая сезонная динамика с летним максимумом (Рис. 12) (Рогозин и др., 2012; Зыков, 2012).

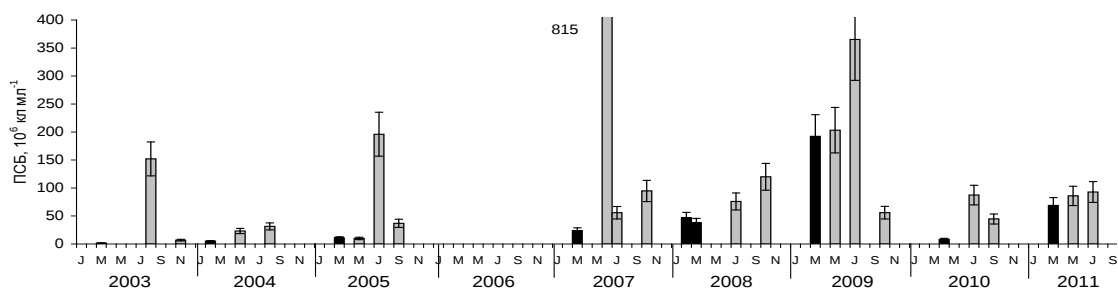


Рис. 12 – Численности ПСБ в редокс-зоне оз.Шунет («пурпурный слой»). Значение для июня 2007 г. показано цифрой. Черным показаны значения для подледных периодов

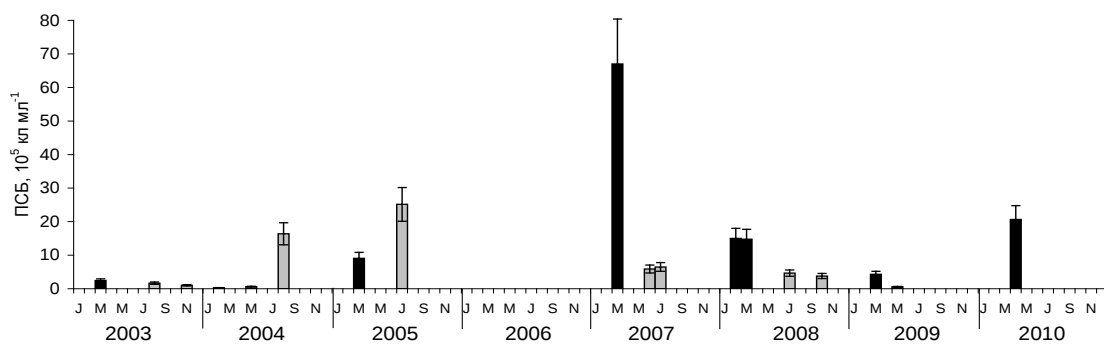


Рис. 13 – Численности ПСБ в редокс-зоне оз. Ши́ра. Черным показаны значения для подледных периодов

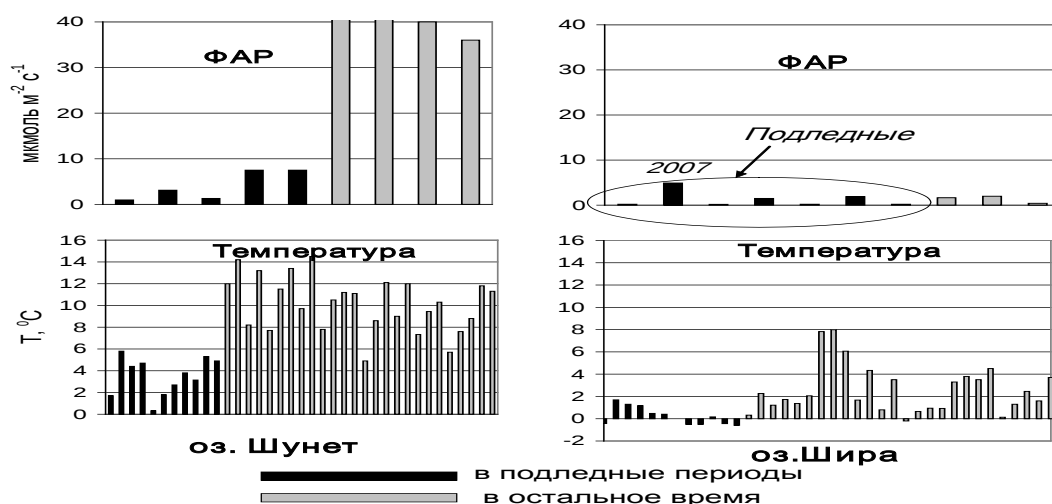


Рис. 14 – Сравнение температур и интенсивностей ФАР в редокс-зоне озер Ши́ра и Шунет за период 2002-2014. Данные для подледного периода и периода открытой воды сгруппированы отдельно

Отдельный раздел **Главы 4** посвящен анализу количества света, проникающего в зону хемоклина в подледный период в обоих озерах. Было показано, что при отсутствии снега на льду интенсивность света, проникающего на глубину свыше 10 м, в оз. Шира может превышать летние значения (Рис.14). Данный контр-интуитивный факт объясняется повышением прозрачности водной толщи миксолимниона в зимнее время благодаря снижению концентрации фитопланктона (Rogozin et al., 2009; Рогозин и др., 2009). Таким образом, в зимнее время условия существования ПСБ в редокс-зоне оз. Шира могут быть достаточно благоприятными, как это было в марте 2007 г., когда сочетание бесснежной зимы, и относительно неглубокого миксолимниона (12 м) обеспечили рекордную интенсивность света, что, вероятнее всего и вызвало рекордную численность ПСБ в редокс-зоне (Rogozin et al., 2009; Рогозин и др., 2009) (Рис. 13). При наличии же снежного покрова интенсивность ФАР снижается на порядок и существенно ниже порогового значения, необходимого для генеративного роста ПСБ (Rogozin et al., 2009).

Мы применили дистанционный спутниковый метод для мониторинга состояния снега на поверхности оз. Шира (Рогозин и др., 2009; Rogozin et al., 2009). Было показано, что коэффициент отражения инфракрасного излучения от поверхности достаточно хорошо соответствовал характеру снегового покрова, а именно – был низким при отсутствии снега (март 2007 и 2008 гг) и высоким - при сплошном снеговом покрове (март 2005, февраль 2003, 2008) (Рис.15). На основании этого можно утверждать, что характер снегового покрова на поверхности озера Шира может отслеживаться дистанционно с помощью спутника. Легко видеть, что в 2007 г. отражающая способность льда была минимальной (Рис.15), т.е. зима была бесснежной, что согласуется и с данными Гидрометеослужбы (Рогозин и др., 2009; Rogozin et al., 2009). Это могло вызвать рекордное количество ПСБ, зарегистрированное в марте 2007 г.

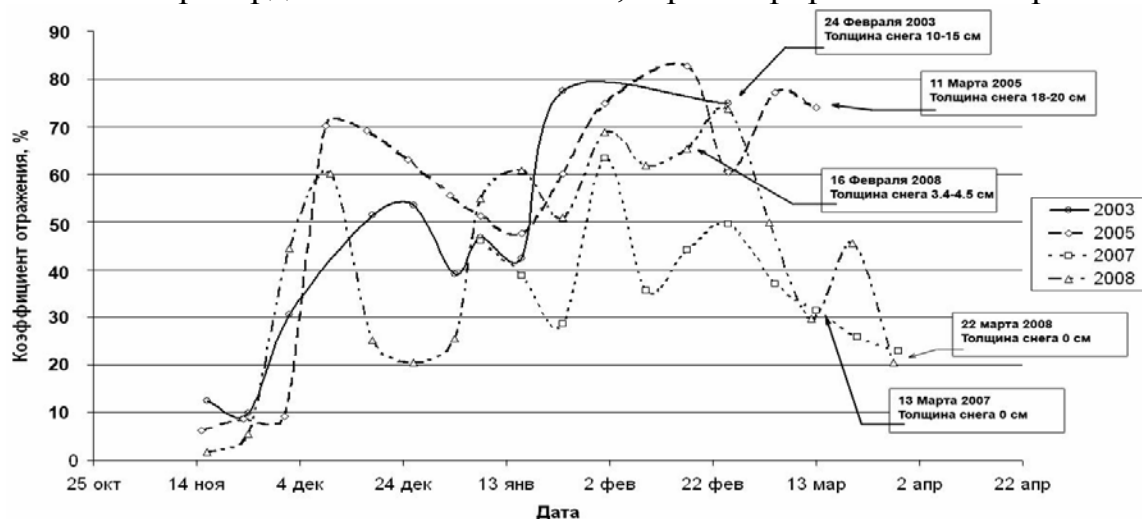


Рис. 15 – Динамика коэффициента отражения от поверхности оз. Шира на длине волны 852 нм в подледные периоды 2003, 2005, 2007, 2008 гг, полученная с помощью космического спектрорадиометра MODIS. Стрелками указаны даты наземных измерений (Rogozin et al., 2009; Рогозин и др., 2009)

Нами была сделана оценка вклада продукции ПСБ за подледный период в общую годовую продукцию этой группы бактерий. Динамику ФАР на глубине редокс-зоны оценивали, исходя из динамики ФАР на поверхности и ее ослабления льдом и водной толщей согласно закону Бугера, изменение толщины льда в течение подледного периода задавали согласно расчетам Геновой с соавторами (Genova et al., 2010) (Глава 2). Расчеты показали, что в редокс-зоне оз. Ши́ра интегральное количество квантов ФАР за весь подледный период составляет около 30 % от общего годового количества при условии полного отсутствия облачности (Rogozin et al., 2009). Следовательно, доля фотосинтетической продукции также не должна превышать это значение. В то же время в оз. Шунет количество квантов ФАР за подледный период составило около 7 % от общегодового количества (Рогозин и др., 2012). Следовательно, и доля фотосинтетической продукции в подледный период в хемоклине Шунета не может превышать 7 % от годовой. При этом реальная доля должна быть еще меньше, т.к. в хемоклине оз. Шунет, в отличие от оз. Ши́ра, зимой существенно понижается температура, а с ней – и интенсивность всех микробных процессов (Рогозин и др., 2012; Зыков, 2012).

В обоих озерах была оценена скорость оседания ПСБ с помощью седиментационных ловушек. Значения скорости оседания, полученные для озера Ши́ра, оказались близки к таковым для ПСБ рода *Lamprocystis* из других озер, порядка 1 см сут⁻¹ (Pedros-Alio et al., 1989). В оз. Шунет эти значения были на порядок меньше, около 0.1 см сут⁻¹, что очевидно объясняется резким градиентом плотности в зоне хемоклина данного озера, образующим «жидкое дно», т.е. препятствующим быстрому оседанию частиц (Рогозин и др., 2012).

На основе сравнения скоростей ассимиляции углекислоты в склянках, инкубируемых на разных глубинах (в редокс-зоне и выше), нами было показано, что клетки ПСБ в «пурпурном слое» оз. Шунет лимитированы светом (Рогозин и др., 2012). Однако, в летнее время проток ФАР на верхнюю границу «пурпурного слоя» достигает насыщающего для ПСБ значения – около 50 $\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Следовательно, клетки ПСБ испытывают эффект самозатенения в плотной популяции. Исходя из поглощающих свойств чистых культур ПСБ и порогового значения для фотосинтеза ПСБ (0.4 $\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), было вычислено, что только около 20 % клеток в «пурпурном» слое оз. Шунет находятся в условиях, достаточных для генеративного роста (Рогозин и др., 2012), что согласуется с выводами, полученными для оз. Махони (Overmann, 1997).

Глава 4 завершается анализом причин аномально высокой численности ПСБ в оз. Шунет. Показано, что условия обитания ПСБ в редокс-зоне оз. Шунет близки к таковым в оз. Махони (Канада). Накоплению биомассы ПСБ в тонком слое способствует высокая продукция и замедленная элиминация. Высокая продукция обусловлена высокой освещенностью (благодаря относительно неглубокому расположению редокс-зоны) и высокой концентрацией сероводорода, обеспечивающей поток электронов для аноксигенного фотосинтеза. Замедленная элиминация обусловлена низкой скоростью оседания из-за сильного градиента солености, высокой гидрофизической

стабильностью водных масс вблизи редокс-зоны, а также, возможно, недоступностью клеток для выедания зоопланктоном из-за высокой концентрации сероводорода (Рогозин и др., 2012).

Глава 5. Количественная характеристика микробных процессов круговорота серы и углерода в озерах Ши́ра и Шунет.

В Главе 5 представлены оценки интенсивности основных продукционных процессов и анаэробной деструкции органики, осуществляемых микроорганизмами в озерах Ши́ра и Шунет в 2001-2003 гг.

Интенсивности световой и темновой ассимиляции углекислоты, сульфат-редукции, метаноокисления и метаногенеза определяли радиоизотопным методом с использованием соединений $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$, $\text{Na}_2^{35}\text{SO}_4$, $^{14}\text{CH}_4$, добавляемых в пробы воды или донных отложений (Пименов и др., 2003; Kosolapov et al., 2003; Саввичев и др., 2005). Численность сульфатредуцирующих бактерий (СРБ) в озере Ши́ра оценивалась в июле-августе 2001 г. методом посева на анаэробную питательную среду Постгейта “С”, содержащую 7% NaCl (Kosolapov et al., 2003).

Сульфатредукция Несмотря на то, что в оз. Ши́ра профили сульфатредукции для разных дат различаются, наблюдается общая тенденция в распределении активности этого процесса. А именно: в редокс-зоне или непосредственно под ней наблюдался локальный максимум сульфатредукции, ниже которого интенсивность процесса снижается, затем вновь возрастает в придонном горизонте (Kosolapov et al., 2003; Пименов и др., 2003) (Рис.16 б). Подобный профиль является характерным для стратифицированных озер (Сорокин, 1966; Горленко и др., 1977). Верхний максимум формируется в зоне максимального потока органики, который складывается из оседания из верхних аэробных слоев и продукции органического вещества непосредственно в этой зоне. Известно, что фототрофные бактерии могут выделять до 40% синтезированных органических веществ в окружающую среду (Czeczuga, Gradzki, 1973). Придонный максимум обусловлен тем, что здесь накапливается наиболее трудно разлагаемое оседающее органическое вещество, которое подвергается постепенной анаэробной деструкции, конечным звеном которой является сульфат-редукция.

Вышеописанный механизм формирования вертикальных неоднородностей был формализован нами в одномерной математической модели вертикальной структуры оз. Ши́ра, созданной в Институте биофизики СО РАН (Degermendzhy et al., 2002) и модернизированной Прокопкин с соавторами (Прокопкин и др., 2010; Prokopkin et al., 2010). Расчетное вертикальное распределение качественно и количественно достаточно хорошо соответствовало измеренному (Рис.16). Следовательно, модель адекватно описывает процесс сульфатредукции и механизм формирования ее вертикального распределения, и может служить инструментом для количественного прогноза.

Было показано, что характер вертикального распределения численности СРБ практически совпадал с профилем сульфат-редукции (Kosolapov et al.,

2003). Данное совпадение объясняется тем же вышеизложенным механизмом формирования максимумов активности сульфатредуцирующих бактерий, и также является типичным явлением (Чеботарев, 1975).

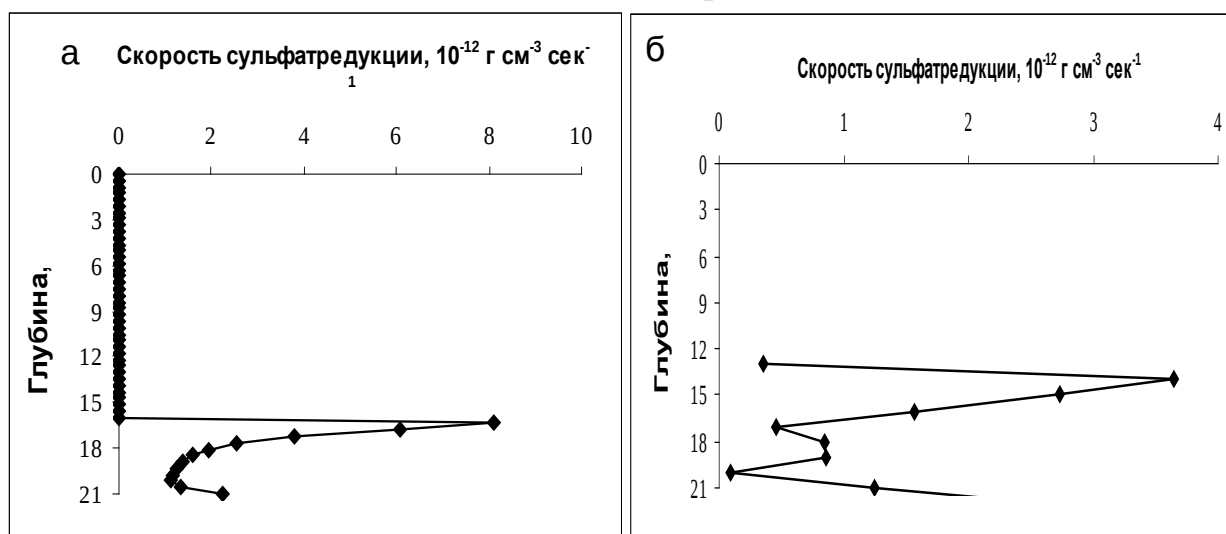


Рис. 16 – Расчетная (а) и измеренная (б) скорость сульфатредукции в водной толще озера Шира для августа 2001 г. Данные измерений из (Kosolapov et al., 2003)

Распределение сульфатредукции в водной толще оз. Шунет в летнее время также демонстрировало отчетливый пик в редокс-зоне, причем интенсивность процесса была на порядок выше, чем в оз. Шира (Каллистова и др., 2006; Лунина и др., 2007а). Зимой данный пик не был зарегистрирован (Саввичев и др., 2005).

Ассимиляция углекислоты Анализ распределений световой ассимиляции углекислоты показал, что основная продукция органики в оз. Шира осуществляется в аэробной зоне в процессе кислородного фотосинтеза (Пименов и др., 2003; Лунина и др., 2007б). В летнее время в аэробной зоне наблюдалось два максимума фотосинтеза – непосредственно под поверхностью (около 2-4 м), и на нижней границе эпилимниона (около 8 м). Данное распределение является типичным для глубоких водоемов (Горленко и др., 1977). Третий максимум световой ассимиляции, расположенный в редокс-зоне, обусловлен анаэробным фотосинтезом, осуществляемым фототрофными анаэробными бактериями, развивающимися на верхней границе распространения сероводорода. В зимнее время 2003 г. интенсивность процессов кислородного и анаэробного фотосинтеза заметно снижалась (Саввичев и др., 2005), что вызвано значительным снижением освещенности.

В оз. Шунет скорость кислородного фотосинтеза в миксолимнионе была максимальной в верхних слоях водной толщи, и снижалась по направлению ко дну. Наблюдалась закономерная сезонная дифференциация – в зимнее время интегральная скорость фотосинтеза в водной толще снижалась более чем в 30 раз. В зоне хемоклина в августе 2003 г. оценка скорости фотосинтеза осуществлялась с интервалом 5 см с помощью многошприцевого

пробоотборника (Рис. 6). В результате были зарегистрированы отчетливые слои повышенной световой и темновой ассимиляции CO_2 точно в редокс-зоне, т.е. совпадающие с максимумом численности ПСБ («пурпурным» слоем) (Рогозин и др., 2005). Скорость аноксигенного фотосинтеза в редокс-зоне оз. Шунет составляла порядка $1600 \text{ мкгС л}^{-1} \text{ сут}^{-1}$, тогда как в оз. Шира эта величина была около $50 \text{ мкгС л}^{-1} \text{ сут}^{-1}$. В целом, сравнительный анализ показал, что в обоих водоемах оксигенный фотосинтез играет основную роль в первичной продукции органики, доля аноксигенного фотосинтеза относительно невелика: в 2001-2003 гг она не превышала 7%.

Метаногенез и метаноокисление В обоих озерах были зарегистрированы процессы метаногенеза и окисления метана как в зимнее, так и в летнее время. Показано, что роль микроорганизмов цикла метана в круговороте углерода в обоих озерах невелика. Как в оз. Шира, так и в оз. Шунет доминирующим терминальным процессом анаэробной деструкции органического вещества является сульфатредукция. Доля метаногенеза составляла менее 1% от сульфатредукции (Пименов и др., 2003; Саввичев и др., 2005; Рогозин, Дегерменджи, 2010в). Преобладание сульфатредукции над метаногенезом в целом характерно для водоемов с большим количеством растворенного сульфата (Кузнецов и др., 1985).

Глава 6. Плотностно-зависимые факторы, контролирующие рост микробных популяций: теоретические основы поиска в хемостате и природных водоемах.

Одна из ключевых задач при исследованиях природных экосистем – выявление лимитирующих факторов. Простейшей моделью природной популяции микроорганизмов одного трофического уровня является хемостат (Печуркин, 1978). Для математической модели хемостата было строго доказано, и подтверждено в экспериментах фундаментальное свойство аутостабилизации – фоновая концентрация лимитирующего рост вещества всегда находится на одном и том же уровне, зависящем только от кинетических характеристик популяции, и не зависящем от вариаций входного потока (Дегерменджи и др., 1979). В природных экосистемах принцип аутостабилизации проявляется в отсутствии корреляции между фоновым уровнем лимитирующего фактора и биомассой популяций. Примером аутостабилизации в водных экосистемах является тот факт, что в период «цветения» фитопланктона фоновые концентрации минерального фосфора находятся на очень низком уровне, близком к аналитическому нулю, и практически не меняются (Гладышев, 1999). На основе принципа аутостабилизации ранее был разработан универсальный метод поиска плотностно-зависимых контролирующих рост факторов (ПКРФ) в многокомпонентных системах. Метод основан на оценке коэффициента чувствительности (КЧ), равного отношению изменения стационарной фоновой концентрации к изменению входного потока для того или иного вещества или фактора среды, например – света (Печуркин, 1978; Дегерменджи и др., 1979). Исходя из принципа аутостабилизации, отличительным признаком ПКРФ от прочих компонентов среды является отличный от единицы коэффициент

чувствительности. В Главе 6 нами теоретически проанализирована математическая модель хемостата для случая многовидового сообщества с произвольными функциями удельных скоростей роста (УСР). Система уравнений, связывающая концентрации ПКРФ и биомассы в хемостате согласно классической модели Моно-Герберта (Monod, 1949; Herbert et al., 1956)., имеет вид:

$$\begin{cases} \frac{dX_i}{dt} = (\mu_i(A_1, \dots, A_m) - D)X_i; \\ \frac{dA_j}{dt} = (A_j^0 - A_j)D + \sum_{i=1}^n a_{ij} \mu_i(A_1, \dots, A_m)X_i; \end{cases} \quad (1)$$

где $i = 1, 2, \dots, n$ – номер вида; $j = 1, 2, \dots, m$ – номер контролирующего рост фактора; X_i – концентрация биомассы в ферментере (г л^{-1}); $\mu_i = \mu_i(A_1, A_2, \dots, A_m)$ – удельная скорость роста i – го вида (ч^{-1}); D – скорость протока (ч^{-1}); A_j^0 – концентрация j – го фактора в питательной среде на входе в ферментер (г л^{-1}); A_j – концентрация этого же фактора в культуральной среде (= фоновая концентрация) (г л^{-1}); a_{ij} – коэффициент трансформации j – го фактора биомассой i – го вида (г г^{-1}).

Ранее было обнаружено, что в данной системе в стационарном состоянии имеет место соотношение:

$$\sum_{j=1}^m K^j = m - n \quad (2)$$

где K^j – коэффициенты чувствительности всех ПКРФ системы, m – количество ПКРФ, n – количество видов. Данное соотношение было названо эффектом «экологического квантования» (Адамович и др., 1987) и доказано для линейного вида функций удельных скоростей роста. Нами доказано, что данный эффект не зависит от вида функций УСР и справедлив для любого гладкого вида функций УСР, например, типа уравнений Моно (Рогозин и др., 1999). Напомним, что сумма всех КЧ в выражении (2) не может быть отрицательной, поскольку расширенный принцип конкурентного исключения Гаузе запрещает стационарное сосуществование n видов в системе (1) в тех случаях, когда $n > m$ (Дегерменджи, 1981). В простейшем случае, когда один вид существует на одном факторе, коэффициент чувствительности для этого фактора равен нулю, согласно выражению (2), что и является проявлением эффекта аутостабилизации.

Явление аутостабилизации лимитирующего фактора проявляется как тенденция и в природных экосистемах. Ближайшим аналогом лабораторных проточных систем можно считать водные экосистемы. В исследуемых нами водоемах потенциальными плотностно-зависимыми факторами, лимитирующими рост популяций фототрофных серных бактерий, являются свет, сероводород и биогенные элементы.

Как правило, основным фактором, лимитирующим рост популяций фототрофных серных бактерий в хемоклине озер, является свет (Van Gemerden, Mas, 1995). Исходя из теории, тенденция к аутостабилизации света должна

проявляться в сочетании двух явлений: 1) наличии положительной корреляции между входным уровнем лимитирующего фактора и биомассой и 2) отсутствием корреляции между входным и фоновым уровнями. В качестве входного уровня можно принять количество квантов ФАР, достигающих верхней границы слоя фототрофных серных бактерий, в качестве фонового уровня – количество ФАР непосредственно под слоем либо внутри слоя. Поскольку условия в хемоклине природного водоема существенно нестационарны во времени, по имеющимся данным для одного водоема невозможно точно оценить отклик биомассы на вариации освещенности при прочих равных условиях. Однако для грубой оценки можно использовать усредненные данные для разных водоемов, либо данные по одному водоему, полученные для разных лет примерно в одни и те же даты.

Количество ФАР на верхней границе хемоклина в оз. Шунет в среднем составляет летом около $55 \mu\text{E m}^{-2} \text{c}^{-1}$ (Rogozin et al., 2009), а численность ПСБ в «пурпурном слое» порядка 10^8 кл мл⁻¹. Близкие значения зарегистрированы и в оз. Махони (Overmann, 1997). В хемоклине озера Шира ФАР летом в среднем составляет $1.8 \mu\text{E m}^{-2} \text{c}^{-1}$, а численность ПСБ $10^5 - 10^6$ кл мл⁻¹. Близкие значения показаны для меромиктического озера Каданьо (Tonolla et al., 2003). Таким образом, на примере водоемов с резко различающимися световыми условиями прослеживается положительная связь между освещенностью и численностью ПСБ. Валовая скорость фотосинтеза в редокс-зоне («пурпурном слое») Шунета в летнее время составляла около $1600 \text{ мкгС л}^{-1} \text{сут}^{-1}$ (Рогозин и др., 2005), тогда как в редокс-зоне озера Шира эта величина была порядка $50 \text{ мкгС л}^{-1} \text{сут}^{-1}$ (Пименов и др., 2003). Легко видеть, что скорости фотосинтеза в пересчете на одну клетку в обоих озерах одного порядка ($10^{-5} \text{ мкгС кл}^{-1} \text{л}^{-1} \text{сут}^{-1}$), т.е. можно предполагать, что в Шунете активность клеток снижается за счет увеличения плотности популяции, и, как следствие – снижения фонового уровня лимитирующего фактора, в данном случае – средней освещенности клеток (Рогозин и др., 2012). Действительно, во всех перечисленных водоемах, независимо от величины входного потока ФАР, в глубине скоплений фототрофных серных бактерий количество квантов ФАР резко снижается до значений меньше $0.1 \mu\text{E m}^{-2} \text{c}^{-1}$ (Rogozin et al., 2009), что близко к минимальному количеству ФАР, необходимому для генеративного роста (около $0.4 \mu\text{E m}^{-2} \text{c}^{-1}$) (Van Gemerden et al., 1989). Следовательно, отсутствует явная зависимость между входным и фоновым уровнями, причем фоновый уровень близок к минимальному поддерживающему уровню.

Таким образом, вышеприведенные оценки позволяют заключить, что свет проявляет тенденцию к аутостабилизации внутри плотных скоплений фототрофных серных бактерий, поглощающих свет в хемоклине стратифицированных водоемов, т.е. является плотностно-зависимым фактором. Однако, в целом, нельзя исключать влияние прочих факторов, в частности модифицирующего фактора – температуры, которая зависит от глубины расположения хемоклина, так же, как и освещенность. Кроме того, на величину биомассы влияют условия ее накопления на градиенте плотности, скорость элиминации (оседания, выедания), и т.д.

Глава 7. Каротиноиды фототрофных серных бактерий как палеоиндикатор стратификации меромиктического озера Шира.

В данной главе выявлено вертикальное распределение пигментов фототрофных микроорганизмов, захороненных в отложениях озера Шира. Полученные данные сопоставлены с данными прямых измерений характеристик озера за последние 10 лет, а также с имеющимися данными о прошлом состоянии озера за период порядка 100-130 лет.

Отбор проб донных отложений осуществлялся в центральной глубоководной части озера Шира вблизи точки с координатами 54°30'025 СШ, 90°12'122 ВД. Глубина озера в точке отбора составляла 22.5 м. Пробы отбирались коробчатыми дночерпателями (верхние 40 см осадка) и гравитационными трубами длиной до 3-х метров. Для аккуратного отбора пробы донных отложений с ненарушенными верхними слоями использовали метод намораживания на дне с помощью пробоотборника-намораживателя (freeze-corer), изготовленного в Институте биофизики СО РАН по описанному в литературе прототипу (Renberg, Hansson, 1993). Данное устройство позволяет замораживать донные отложения прямо на дне водоема с помощью хладагента (смесь этанола и «сухого льда», -80°C), циркулирующего внутри погружаемого в осадок металлического клина (Renberg, Hansson, 1993).

Датировка донных отложений осуществлялась на основе измерений активности изотопов ^{137}Cs , ^{210}Pb , ^{14}C в сочетании с подсчетом годовичных слоев (варв) (Институт геологии и минералогии им. Соболева СО РАН, г.Новосибирск) (Kalugin et al., 2013). Анализ состава фотосинтетических пигментов проводили методом высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ) (Рогозин и др., 2011; Зыков и др., 2012). Элементный состав кернов анализировался методом сканирующего рентгенофлуоресцентного микроанализа с использованием синхротронного излучения (РФА-СИ) (Институт ядерной физики им. Г.И. Будкера СО РАН, г. Новосибирск). Сканирование осуществлялось по твердым препаратам донных отложений с ненарушенной структурой (Дарьин и др., 2013).

Было выявлено, что донные отложения озера Шира обладают четко выраженной горизонтальной слоистой структурой, в которой темные карбонатно-глинистые обогащенные органикой слои чередуются со светлыми слоями, содержащими относительно мало органики. Датировку верхней части донных отложений осуществляли по керну длиной 20 см, отобранному коробчатым дночерпателем в июле 2010 г. Предполагали, что положение максимума содержания ^{137}Cs соответствует 1963 году (Kalugin et al., 2013). Правильность датировки была подтверждена применением пробоотборника-намораживателя. В пробах 2013 и 2014 гг, отобранных намораживателем, граница вода-дно была четко видна, и количество визуально различимых слоев соответствовало количеству лет. Таким образом, было подтверждено, что видимые слои (варвы) имеют годовичную природу, скорость осадконакопления составила в верхней части в среднем 2 мм год⁻¹, от 130 до 700 см – 0.75 мм год⁻¹, и далее вплоть до глубины 2300 мм – 0.5 мм год⁻¹ (Kalugin et al., 2013).

Первый мощный «белый» слой, расположенный на глубине 13 см, был четко виден во всех пробах, включая отобранные намораживанием. Верхняя граница данного слоя датировалась 1940-1945 годом и использовалась в качестве репера при сопоставлении разных кернов.

Каротиноиды фототрофных организмов хорошо сохраняются в анаэробной среде при низких температурах и отсутствии света, поэтому в донных отложениях служат палео-индикатором состава и продукции фототрофов (Leavitt, 1993). В донных отложениях оз. Шира нами был идентифицирован **окенон** – каротиноид, встречающийся только у нескольких видов пурпурных серных бактерий, в том числе у *Thiocapsa* sp. Shira_1 (Рогозин и др., 2012); а также пигменты оксигенных фотосинтезирующих организмов аллоксантин, лютеин, зеаксантин, лороксантин, хлорофилл *a* (Рис. 17).

Верхние 17 см керна соответствуют периоду, для которого имеются данные об уровне озера Шира, т.е. с 1890 года по настоящее время (Rogozin et al., 2010) (Рис.17). На этом участке кернов имеется резкая неоднородность состава, характеризующаяся широким «белым» слоем, верхняя граница которого датируется 1940-1945 годом. Таким образом, возраст «белого» слоя соответствует периоду снижения уровня озера, перехода его через минимум (1926 г.), и последующему резкому подъему почти до современного уровня (Глава 2). Соответственно, особенности вертикальных распределений всех палеоиндикаторов именно в окрестности «белого» слоя представляют наибольший интерес, поскольку могут быть ключом к реконструкции возможных изменений уровня в прошлом. Во всех проанализированных пробах содержания всех пигментов демонстрировали значимую положительную корреляцию друг с другом и с содержанием органики, что свидетельствует, о том, что неоднородности в распределении вызваны скорее общими причинами, чем специфическими для отдельных групп (Рис.17). Снижение концентраций с глубиной является общей тенденцией, наблюдаемой в донных отложениях многих озер, и обусловлено постепенной деструкцией органики, в том числе и фотосинтетических пигментов (Leavitt, 1993).

Однако профиль **окенона** качественно отличался от прочих пигментов, демонстрируя локальный максимум непосредственно над «белым слоем», причем концентрация превышала таковую в самых верхних слоях (Рис.17). Данная тенденция наблюдалась в обоих кернах, для которых был проанализирован этот участок, и в замороженном образце 2013 года (Рис.17), а так же в керне 2010 г., проанализированном с более грубым интервалом (Рогозин и др., 2011).

В «белом» слое и далее вглубь кернов концентрация всех пигментов заметно снижалась, причем концентрация окенона была на грани обнаружения (Рис.17). Аналогично, содержание органики демонстрировало снижение в «белом» слое и глубже. Минимум всех каротиноидов и органического вещества свидетельствует о повышенной деструкции органики в «белом» слое». Повышенная деструкция указывает на присутствие кислорода в придонной части водной толщи.

Низкое содержание сульфидов железа, обуславливающих черный цвет неокисленных отложений и формирующихся в присутствии сероводорода, также служит подтверждением гипотезе об окислительных условиях в гипolimнионе озера в период минимального уровня (Kalugin et al., 2013; Третьяков и др., 2012). Одним из геохимических индикаторов смены окислительно- восстановительной обстановки является изменение содержания редокс-чувствительных элементов, к каким относится молибден и марганец. В ряде работ показано, что малое отношение Mo/Mn является признаком восстановительных условий и присутствия сероводорода, и наоборот (Calvert, Pedersen, 1996; Dahl et al., 2010; Wirth et al., 2014). В керне оз. Шира отношение Mo/Mn в демонстрировало минимум в «белом» слое и резкое увеличение сразу же над ним, что также косвенно подтверждает переход от окислительных к восстановительным условиям в период подъема озера.

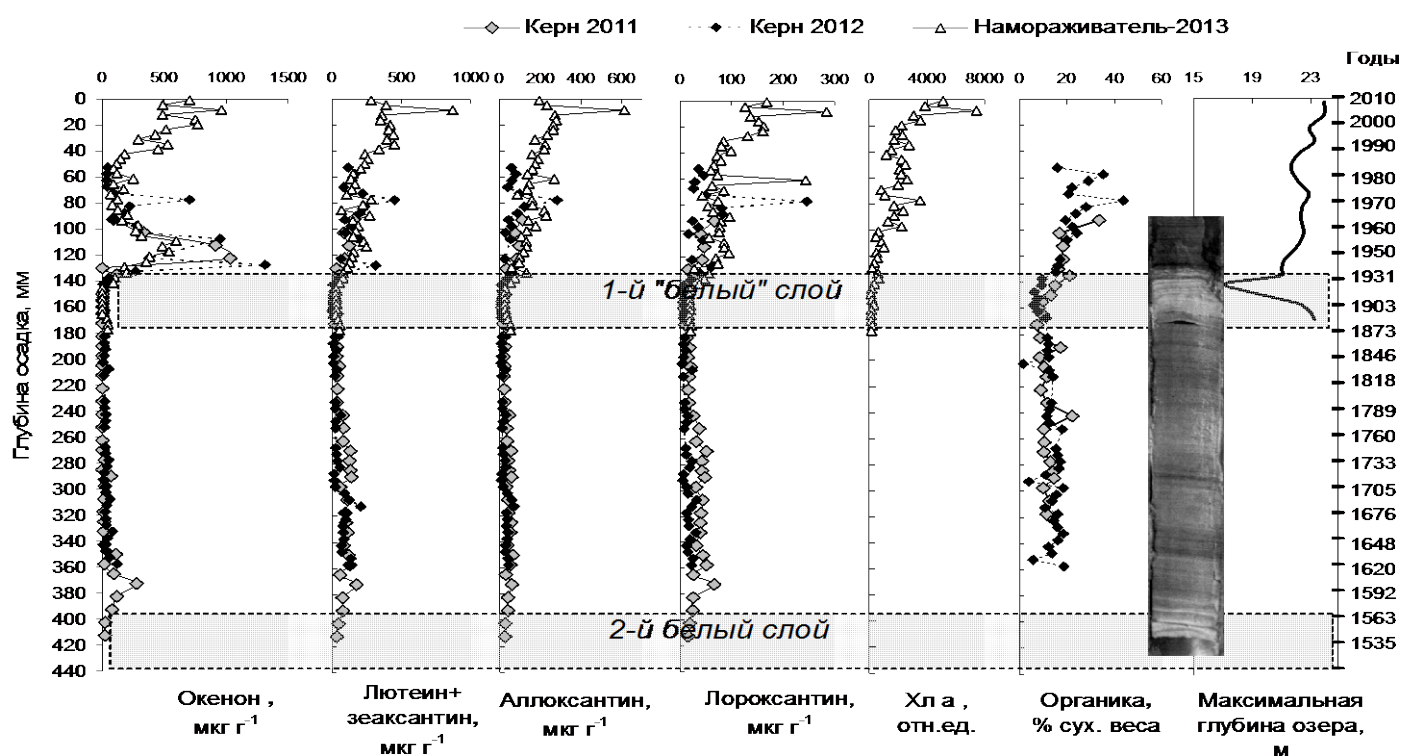


Рис. 17 – Вертикальные распределения фотосинтетических пигментов и органического вещества в верхних слоях донных отложений оз. Шира. Наложение кернов, отобранных в 2011 и 2012 гг, и замороженного *in situ* образца, отобранного в 2013 году

Усиление меромиксии способствует как лучшей сохранности каротиноидов, так и повышенной продукции ПСБ, следовательно - окенона. Поэтому резкое увеличение содержания окенона выше «белого» слоя, не коррелирующее с прочими пигментами, может быть обусловлено повышенной продукцией ПСБ (Рис.17), вызванной повышением устойчивости стратификации озера.

Соответственно, и в более древних отложениях слои с повышенным содержанием каротиноидов, особенно окенона, расположенные над «белыми»

слоями, могут указывать на периоды усиления меромиктических свойств озера, следовательно – на периоды повышения его уровня. Анализ более древних донных отложений показал, что повышенные концентрации (пики) всех каротиноидов и окенона, наблюдаются в слоях на глубинах 125 мм, 375 мм, 1050-1060 мм, 1840-1850 мм и 2030-2040 мм, расположенных непосредственно над светлыми карбонатными слоями, содержащими малое количество каротиноидов (Рис. 18). Геохимический анализ донных отложений (Kalugin et al., 2013) и расчеты процессов равновесного минералообразования (Третьяков и др., 2012), свидетельствуют, что «белые» карбонатные слои соответствуют периодам повышенного отложения карбонатов, т.е. периодам уменьшения объема озера, соответственно – увеличения концентраций растворенных солей (Kalugin et al., 2013).

Таким образом, показана принципиальная возможность использования останков фототрофных серных бактерий в качестве одного из палео-индикаторов динамики уровня водоема, а следовательно – динамики влажности климата.

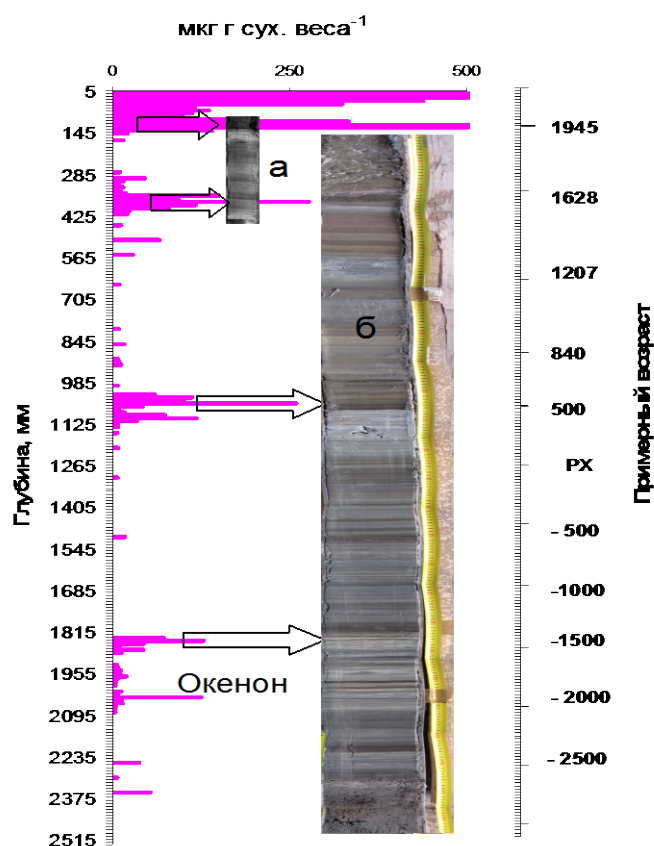


Рис.18 – Вертикальное распределение окенона в перекрывающихся слоях кернов донных отложений оз.Шира. **а** – фото керна длиной 40 см, **б** – составное фото (панорама) керна 280 см. Стрелками показано соответствие пиков окенона границам «карбонатных» слоев

ВЫВОДЫ

1. В период 2002-2013 гг озера Ши́ра и Шунет являлись меромиктическими водоемами. Ежегодные процессы образования и таяния льда являлись основным механизмом формирования градиента солености в миксолимнионе этих озер в исследуемый период. Подъем уровня воды в течение последних десятилетий является причиной возникновения меромиксии. Следовательно, по общепринятой классификации Хатчинсона озера относятся к эктогенному типу меромиктических озер.

2. Вертикальные распределения температуры и солености в озере Ши́ра, а также глубина миксолимниона зависят от метеорологических факторов, и могут быть описаны с помощью одномерной математической модели на основе уравнений турбулентной диффузии в сочетании с расчетами динамики ледового покрова.

3. В редокс-зонах озер Ши́ра и Шунет популяции пурпурных серных бактерий стратифицированы в виде слоев повышенной численности в интервале глубин порядка нескольких сантиметров. В озере Шунет существуют скопления зеленых серных бактерий, преимущественно расположенные ниже слоя пурпурных серных бактерий. Вид *Thiocapsa* sp. Shira_1 (Chromatiaceae), являлся доминирующим в хемоклине обоих озер в летнее время. Стратификация пурпурных и зеленых серных бактерий в озерах Ши́ра и Шунет является типичной для меромиктических озер.

4. Озеро Шунет является уникальным объектом с рекордной концентрацией пурпурных серных бактерий в зоне хемоклина. Причинами этого явления является сильный градиент солености в сочетании с относительно неглубоким расположением редокс-зоны. Вышеуказанное сочетание обуславливает высокую освещенность, высокую температуру, устойчивое положение редокс-зоны, высокую концентрацию сероводорода, низкую скорость оседания. Все эти факторы приводят к накоплению пурпурных серных бактерий в виде тонкого слоя с аномально высокой численностью.

5. В оз. Ши́ра низкая численность и отсутствие выраженной сезонной периодичности пурпурных серных бактерий обусловлены малой амплитудой колебаний температуры и света в редокс-зоне. В глубоко расположенной редокс-зоне озера Ши́ра интенсивность света в подледный период может быть сравнима с летними значениями из-за повышения прозрачности миксолимниона и отсутствия снегового покрова. Мониторинг динамики снегового покрова для оз.Ши́ра возможен с помощью оценки коэффициента отражения солнечной радиации, полученного по спутниковым снимкам.

6. В хемоклине оз. Шунет, в отличие от оз. Ши́ра, четко выражена сезонная периодичность численности пурпурных серных бактерий, что обусловлено неглубоким расположением редокс-зоны, и как следствие – значительными сезонными колебаниями температуры и света.

7. В обоих водоемах доля фотосинтеза фототрофных серных бактерий не превышает 7%, следовательно, основную роль в первичной продукции органики играет кислородный фотосинтез фитопланктона в миксолимнионе. В редокс-зонах обоих озер наблюдаются повышенные скорости ассимиляции

неорганического углерода и сульфатредукции, что свидетельствует о существовании активного микробного круговорота серы и углерода в этой зоне.

8. Доказана теорема о «квантовании» суммы коэффициентов чувствительности в модели хемостата с произвольными функциями удельных скоростей роста. Сумма коэффициентов чувствительности равна разности числа плотностно-зависимых контролирующих рост факторов и числа видов. Данное соотношение справедливо при любых непрерывно-дифференцируемых функциях удельных скоростей роста. На основе принципа аутостабилизации показано, что свет является плотностно-зависимым фактором в популяциях фототрофных серных бактерий в редокс-зонах меромиктических водоемов.

9. На основе анализа распределения каротиноида окенона в датированных донных отложениях показано, что в прошлом пурпурные серные бактерии существовали в озере Шира не всегда, что указывает на непостоянное присутствие сероводорода в фотической зоне данного озера. Неоднородное распределение окенона указывает на изменения условий существования данных бактерий в озере.

10. На основе сопоставления состава донных отложений с динамикой уровня озера Шира показано, что в период сильного снижения уровня (1910-1920-е гг.) в придонной части озера условия были окислительными, т.е. озеро могло переходить в голомиктический режим. После подъема уровня озера в период 1950-1960-х гг. условия существования пурпурных серных бактерий были более благоприятными, чем в настоящее время, что свидетельствует об устойчивой меромиксии озера в тот период.

ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в журналах из списка ВАК:

1. **Рогозин Д.Ю.**, Дегерменджи А.Г. Теория поиска плотностных биохимических факторов поддержания биоразнообразия в микробных сообществах. // Докл. АН, 1995. Т.345. № 1. С.127-129.
2. **Рогозин Д.Ю.**, Дегерменджи А.Г., Адамович В.В. Теория динамики и микроэволюции плотностно-зависимых факторов в микробном сообществе. // Докл. АН, 1998. Т. 359. № 2. С. 284-286.
3. Дегерменджи А.Г., Адамович В.В., **Рогозин Д.Ю.** Экспериментальная апробация метода поиска плотностных контролирующих рост факторов в микробных популяциях. // Докл. АН, 1999. Т. 366. № 3. С. 425-427.
4. **Рогозин Д.Ю.**, Дегерменджи А.Г., Адамович В.В. Эффект «квантования» коэффициентов чувствительности плотностнозависимых факторов, контролирующих рост микробных сообществ // Докл. АН, 1999. Т. 365. № 3. С. 428 - 429.
5. Пименов Н.В., Русанов И.И., Карначук О.Н., **Рогозин Д.Ю.**, Брянцева И.А., Лунина О.Н., Юсупов С.К., Парначев В.В., Иванов М.В. Микробные процессы циклов углерода и серы в озере Шира (Хакасия) // Микробиология, 2003. Т. 72. № 2. С. 259-267.

6. Kosolapov, D.B., **D.Y. Rogozin**, I.A. Gladchenko, A.I. Kopylov, E.E. Zakharova. Microbial Sulfate Reduction in Brackish Meromictic Steppe Lake // *Aquatic Ecology*. 2003. 37 (3): 215-226.
7. Адамович В.В., **Рогозин Д.Ю.**, Дегерменджи А.Г. Развитие теории поиска плотностных контролирующих рост факторов в микробных популяциях // Докл. АН, 2003. Т.390. № 3. С. 416-419.
8. Дегерменджи А.Г., Гаевский Н.А., Белоног Н.П., Иванова Е.А., **Рогозин Д.Ю.**, Колташев А.А., Грибалев Е.С. Изучение физико-химических и биологических характеристик двух бальнеологических озер (Матарак, Шунет, Республика Хакасия) // Вестник Красноярского государственного университета, 2003. Т.5. С. 107-115.
9. **Рогозин Д.Ю.**, Пименов Н.В., Косолапов Д.Б., Чаньковская Ю.В., Дегерменджи А.Г. Тонкослойные вертикальные распределения пурпурных серных бактерий в зонах хемоклина меромиктических озер Ши́ра и Шунет (Хакасия) // Доклады АН, 2005. Т. 400. № 3. С. 426-429.
10. Адамович В.В., **Рогозин Д.Ю.**, Дегерменджи А.Г. Поиск критерия регулирования в непрерывной культуре микроорганизмов // Микробиология, 2005. Т. 74. № 1. С. 5-16.
11. Саввичев, А.С., И.И. Русанов, **Д.Ю. Рогозин**, Е. Е. Захарова, О. Н. Лунина, С. К. Юсупов, Н.В. Пименов, А.Г. Дегерменджи, М.В. Иванов. Микробиологические и биогеохимические исследования озер Ши́ра и Шунет (Хакасия) в зимний сезон // Микробиология, 2005. Т. 74. № 4. С. 552-561.
12. Каллистова, А.Ю., М.В. Кевбрина, Н.В. Пименов, И.И. Русанов, **Д.Ю. Рогозин**, Б. Верли, А.Н. Ножевникова. Сульфатредукция и метаногенез в меромиктических озерах Ши́ра и Шунет (Хакасия) // Микробиология, 2006. Т. 75. № 6. С. 828 -835.
13. Лунина, О.Н., Брянцева И.А., В.Н. Акимов, И.И. Русанов, **Д.Ю. Рогозин**, Е.А. Баринаова, Н.В. Пименов. Сезонные изменения структуры сообщества анаэробных фототрофных бактерий озера Шунет (Хакасия) // Микробиология, 2007а. Т. 76. № 3. С. 416-428.
14. Лунина, О.Н., Брянцева И.А., В.Н. Акимов, И.И. Русанов, Е.А. Баринаова, А.М. Лысенко, **Д.Ю. Рогозин**, Н.В. Пименов. Сообщество анаэробных фототрофных бактерий озера Ши́ра (Хакасия) // Микробиология, 2007б. Т. 76. № 4. С. 533-544.
15. **Rogozin DY**, Degermendzhy AG Hydraulically-operated thin-layer sampler for sampling heterogeneous water columns // *Journal of Siberian Federal University*. 2008. 1(2): 111-117.
16. **Рогозин Д.Ю.**, Зыков В.В., Чернецкий М.Ю., Дегерменджи А.Г. Анаэробные фототрофные бактерии меромиктических озер Южной Сибири в подледный период: пространственные распределения и экологические условия // Докл. АН. 2009, Т. 424. № 5. С. 712-717.

17. **Rogozin DY**, Zykov VV, Chernetsky MY, Degermendzhy AG, Gulati RD Effect of winter conditions on distributions of anoxic phototrophic bacteria in two meromictic lakes in Siberia, Russia // *Aquatic Ecology*. 2009. 43 (3): 661-672.
18. **Рогозин Д.Ю.**, Трусова М.Ю., Хромечек Е.Б., Дегерменджи А.Г. Микробное сообщество хемоклина меромиктического озера Шунет (Хакасия, Россия) в период летней стратификации // *Микробиология*, 2010а. Т. 79. № 2. С. 277-285.
19. **Rogozin DY**, Genova SN, Gulati RD, Degermendzhy AG Some generalizations on stratification and vertical mixing in meromictic Lake Shira, Russia, in the period 2002-2009 // *Aquatic Ecology*. 2010. 44 (3): 485-496.
20. Genova SN, Belolipetskii VM, **Rogozin DY**, Degermendzhy AG, Mooij WM. A one-dimensional model of vertical stratification of Lake Shira focused on winter conditions and ice cover // *Aquatic Ecology*. 2010. 44 (3): 571-584.
21. Khromechek EB, Barkhatov YV, **Rogozin DY**. Densities and distribution of flagellates and ciliates in the chemocline of saline, meromictic Lake Shunet (Siberia, Russia) // *Aquatic Ecology*. 2010. 44(3): 497-511.
22. Degermendzhy AG, Zadereev YS, **Rogozin DY**, Prokopkin IG, Barkhatov YV, Tolomeev AP, Khromechek EB, Janse JP, Mooij WM, Gulati RD. Vertical stratification of physical, chemical and biological components in two saline lakes Shira and Shunet (South Siberia, Russia) // *Aquatic Ecology*. 2010. 44(3): 619-632.
23. **Рогозин Д.Ю.**, Зыков В.В., Калугин И.А., Дарьин А.В., Дегерменджи А.Г. Каротиноиды фототрофных организмов в донных отложениях меромиктического озера Шира (Россия, Сибирь) как индикатор стратификации озера в прошлом // Докл. АН, 2011. Т. 439. № 2. С. 282-285.
24. Зыков В.В., **Рогозин Д.Ю.**, Калугин И.А., Дарьин А.В., Дегерменджи А.Г. Каротиноиды в донных отложениях меромиктического озера Шира (Россия, Хакасия) как палео-индикатор для реконструкции состояний озера // *Сибирский экологический журнал*, 2012. № 4. С. 585-595.
25. Третьяков Г.А., Калугин И.А., Дарьин А.В., **Рогозин Д.Ю.**, Дегерменджи А.Г. Физико-химические условия сезонного осаждения карбонатов в озере Шира (Хакасия) // Докл. АН, 2012. Т. 446. № 2. С. 197-200.
26. **Рогозин Д.Ю.**, Зыков В.В., Дегерменджи А.Г. Экология пурпурных серных бактерий в сильно стратифицированном меромиктическом озере Шунет (Сибирь, Хакасия) в период 2002-2009 гг. // *Микробиология*, 2012. Т. 81. № 6. С. 786-795.
27. Kalugin I., Darin A., **Rogozin D.**, Tretyakov G. Seasonal and centennial cycles of carbonate mineralisation during the past 2500 years from varved sediment in Lake Shira, South Siberia // *Quaternary International*. 2013. 290-291C: 245-252.
28. Chiu H-H., **Rogozin DY**, Huang S-P, Degermendzhy AG, Shieh WY, Tang S-L. *Aliidiomarina shirensis* sp. nov., a halophilic bacterium isolated from Shira Lake in Khakasia, southern Siberia, and a proposal to transfer *Idiomarina*

maris to the genus *Aliidiomarina* // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. 2014. 64: 1334–1339.

29. Вершинин К.Е., **Рогозин Д.Ю.** 1300–летняя динамика растительного покрова котловины озера Ши́ра (Сибирь, Хакасия), реконструированная по донным отложениям // Докл. АН, 2014. Т. 457. № 6. С. 732-735.
30. Болобанщикова Г.Н., **Рогозин Д.Ю.**, Фирсова А.Д., Родионова Е.В., Дегерменджи Н.Н., Шабанов А.В. Анализ диатомовых водорослей водной толщи и донных отложений озера Ши́ра (Хакасия, Россия) // Сибирский экологический журнал. 2015, № 2. В печати.

Патент

Рогозин Д.Ю., Толмеев А.П. Стратификационный батометр высокого разрешения с гидравлическим управлением. Патент Российской Федерации на изобретение № 2244282. Приоритет от 25 марта 2003 г. Зарегистрирован в Государственном реестре изобретений Российской Федерации 10 января 2005 г.

Главы в монографиях

1. **Рогозин Д.Ю.**, Дегерменджи А.Г. Меромиктические озера как пример экосистем, в которых пространственная гетерогенность в значительной степени определяет биоразнообразие. В кн.: Биоразнообразие и динамика экосистем: информационные технологии и моделирование. Интеграционные проекты СО РАН. вып. 5. 2006. С. 436-441, Изд-во СО РАН, Новосибирск, 633 с.
2. Дегерменджи А.Г., **Рогозин Д.Ю.** Общее описание меромиктических озер Юга Сибири. В кн. : Роль микроорганизмов в функционировании живых систем: фундаментальные проблемы и биоинженерные приложения (Андреева И.С., Брянская А.В., Жмодик С.М. и др.) / под редакцией В.В. Власова, А.Г. Дегерменджи, Н.А. Колчанова, В.Н. Пармона и В.Е. Репина. – стр. 102-104, Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2010. - 473 с.
3. **Рогозин Д.Ю.**, Трусова М.Ю., Дегерменджи А.Г. Структура и динамика микробного сообщества серного цикла в озерах Ши́ра и Шунет. В кн. : Роль микроорганизмов в функционировании живых систем: фундаментальные проблемы и биоинженерные приложения (Андреева И.С., Брянская А.В., Жмодик С.М. и др.) / под редакцией В.В. Власова, А.Г. Дегерменджи, Н.А. Колчанова, В.Н. Пармона и В.Е. Репина. – стр. 104-118, Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2010а. - 473 с.
4. **Рогозин Д.Ю.**, Дегерменджи А.Г. Скорости микробных процессов цикла серы и углерода в озерах Ши́ра и Шунет. В кн. : Роль микроорганизмов в функционировании живых систем: фундаментальные проблемы и биоинженерные приложения (Андреева И.С., Брянская А.В., Жмодик С.М. и др.) / под редакцией В.В. Власова, А.Г. Дегерменджи, Н.А. Колчанова, В.Н. Пармона и В.Е. Репина. – стр. 119-125, Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2010б. - 473 с.
5. **Рогозин Д.Ю.**, Прокопкин И.Г., Дегерменджи А.Г. (2010в) Экологический прогноз динамики серного цикла в озерах Ши́ра и Шунет с помощью математических моделей. В кн. : Роль микроорганизмов в

функционировании живых систем: фундаментальные проблемы и биоинженерные приложения (Андреева И.С., Брянская А.В., Жмодик С.М. и др.) / под редакцией В.В. Власова, А.Г. Дегерменджи, Н.А. Колчанова, В.Н. Пармона и В.Е. Репина. – стр. 163-167, Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2010. - 473 с.

6. Прокопкин И.Г., Дегерменджи А.Г., **Рогозин Д.Ю.** Новая одномерная вертикальная модель меромиктического соленого озера Ши́ра (Россия, Хакасия): принципы, уравнения, модельные расчеты. В кн. : Роль микроорганизмов в функционировании живых систем: фундаментальные проблемы и биоинженерные приложения (Андреева И.С., Брянская А.В., Жмодик С.М. и др.) / под редакцией В.В. Власова, А.Г. Дегерменджи, Н.А. Колчанова, В.Н. Пармона и В.Е. Репина. – стр. 150-162, Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2010. - 473 с.
7. **Рогозин Д.Ю.** Стратификация озера Ши́ра. В кн. : Природный комплекс и биоразнообразие участка «Озеро Ши́ра» заповедника «Хакасский»/ под редакцией В.В. Непомнящего. – стр. 28-40, Абакан: Хакаское книжное издательство, 2011. - 420 с.
8. **Рогозин Д.Ю.**, Дегерменджи А.Г. Микроорганизмы и процессы круговорота серы в озере Ши́ра. В кн. : Природный комплекс и биоразнообразие участка «Озеро Ши́ра» заповедника «Хакасский»/ под редакцией В.В. Непомнящего. – стр. 67-101, Абакан: Хакаское книжное издательство, 2011. - 420 с.

Статьи в сборниках

1. **Рогозин Д.Ю.**, Гаевский Н.А., Зыков В.В., Дегерменджи А.Г. Применение флуоресцентного метода к мониторингу пространственного распределения фототрофных серных бактерий в меромиктических водоемах / Материалы научной конференции «Современное состояние водных биоресурсов», посвященной 70-летию С.М. Коновалова. Владивосток, ТИНРО-центр, 2008. С. 629-632.
2. Белолипецкий В.М., Генова С.Н., Дегерменджи А.Г., **Рогозин Д.Ю.** Модифицированная одномерная модель для исследования сезонных изменений вертикальной структуры соленого озера / Сборник материалов конференции Zbornik Radova Konferencije MIT 2011, Белград, Сербия, 2012. С. 43-48.

Устные выступления на конференциях:

1. **Rogozin D.Y.**, Degermendzhy A.G., Adamovitch V. Interactions between microbial populations through density-dependent chemical factors // International Symposium and Workshop "Environment and Interaction", Porto, Portugal, 18 - 19 November 1996. Proceedings, P - 28.
2. Kosolapov D.B., **Rogozin D.Yu.**, Gladchenko I.A., Zacharova E.E., Kopylov A.I. Microbial Sulfate Reduction in a Brackish Meromictic Shira Lake // 8th International Conference on Salt Lakes (23-26 July 2002, Republic of Khakasia, Russia). Abstracts, P.63-64.

3. **D.Y. Rogozin**, D.B.Kosolapov Microbial community structure of the chemocline of meromictic lake Shira (Siberia, Khakassia) // International Baikal Symposium on Microbiology (September 8-13, 2003, Irkutsk, Russia), P. 141-142.
4. **Rogozin D.Yu.**, Chan'kovskaya Yu.V. Microstratification of anoxic phototrophic bacteria in chemocline zones of meromictic lakes of Khakassia. Abstracts of 4th Vereshchagin Baikal Conference, Irkutsk, Russia, 26 September – 1 October 2005, P. 162-163.
5. **Рогозин Д.Ю.**, Трусова М.Ю., Прокопкин И.Г. Микробные сообщества хемоклина меромиктических озер Хакасии: структура и функции. Материалы 2-го Байкальского Микробиологического Симпозиума с международным участием (BSM-2007). Иркутск, 10-15 сентября 2007. С. 197.
6. **D. Rogozin**, V. Belolipetsky, A. Degermendzhy and R.D. Gulati. Effect of winter conditions on distributions of phototrophic anoxic bacteria in Siberian meromictic lakes. First International Symposium of Winter Limnology. Kilpisjärvi, Finland, May 24-28, 2008. Programme and Abstracts. P. 16.
7. **Рогозин Д.Ю.**, В.В. Зыков, М.Ю. Трусова, В.М. Белолипецкий. Фототрофные серные бактерии в меромиктических озерах Хакасии: пространственные распределения и сезонная динамика. Материалы 10-го съезда Гидробиологического общества при РАН, г. Владивосток, 28 сентября – 2 октября 2009. С. 338-339.
8. **Rogozin DY**, Zykov VV, Genova SN Limnological conditions and Seasonal dynamics of anoxic phototrophic bacteria in two Siberian meromictic lakes. 31-й Конгресс Международного Лимнологического Общества (SIL), г. Кейптаун, ЮАР, 15-20 августа 2010 г. Докладчик – Рогозин Д.Ю. Материалы – на CD.
9. **Рогозин Д.Ю.**, Зыков В.В., Генова С.Н., Дегерменджи А.Г. Экология фототрофных серных бактерий и ее связь с лимнологическими характеристиками в меромиктических озерах Хакасии (Россия). Материалы 3-го Байкальского Микробиологического Симпозиума с международным участием (BSM-2011). Иркутск, 3-8 октября 2011. С. 102-103.
10. **Рогозин Д.Ю.**, Белолипецкий В.М., Зыков В.В., Тарновский М.О. Динамика пурпурных серных бактерий в меромиктическом соленом озере Ши́ра (Сибирь, Хакасия) как основа для реконструкции динамики уровня озера по донным отложениям. Материалы 11-го съезда Гидробиологического общества при РАН, г. Красноярск, 22 - 26 сентября 2014. С. 140-141.