

## Спектральное исследование зеленых серных бактерий в стратифицированных водоемах Кандалакшского залива Белого моря

А.А. Жильцова<sup>1</sup>, А.В. Харчева<sup>1</sup>, Е.Д. Краснова<sup>2</sup>, О.Н. Лунина<sup>5</sup>,  
Д.А. Воронов<sup>3,6</sup>, А.С. Саввичев<sup>5</sup>, О.М. Горшкова<sup>4</sup>, С.В. Пацаева<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, физический факультет

<sup>2</sup>Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет

<sup>3</sup>Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

НИИ физико-химической биологии им. А.Н. Белозерского

<sup>4</sup>Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, географический факультет  
119991, г. Москва, ГСП-1, Ленинские горы, 1

<sup>5</sup>Институт микробиологии им. С.Н. Виноградского

Федеральный исследовательский центр «Фундаментальные основы биотехнологии» РАН  
119071, г. Москва, Ленинский пр., 33, стр. 2

<sup>6</sup>Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН  
127051, г. Москва, Б. Каретный пер., 19, стр. 1

Поступила в редакцию 26.12.2017 г.

Оптические характеристики воды стратифицированных водоемов Белого моря представляют особый интерес в связи с наблюдением тонких цветных слоев в области хемоклина, появляющихся в результате массового развития аноксигенных фототрофных бактерий. Если оптические свойства хлорофилла широко используются в дистанционном зондировании, то спектральные характеристики бактериохлорофиллов (Бхл) пока мало изучены для природных микробных сообществ. В работе проведено спектральное исследование зеленых серобактерий четырех водоемов Кандалакшского залива Белого моря. Для проб воды, отобранных в марте 2017 г. с различной глубины, измерены спектры поглощения и флуоресценции, проведено их сравнение со спектрами монокультур, выделенных из тех же водоемов ранее. Показано, что флуоресценция Бхл в клетках зеленых серобактерий имеет две перекрывающиеся полосы испускания: в области 740–770 нм (Бхл *d* и *e*) и при 815 нм (Бхл *a*). Длина волны максимума первой полосы зависит от соотношения концентраций зеленоокрашенных и коричневоокрашенных форм бактерий, содержащих разные типы Бхл. Предложен метод разделения вкладов двух типов бактерий, заключающийся в разложении спектра флуоресценции Бхл на три полосы, параметры которых определены из спектров монокультур. Произведена оценка содержания Бхл в воде на различной глубине и определено процентное соотношение разных типов фототрофных бактерий.

**Ключевые слова:** аноксигенные фототрофные бактерии, зеленые серобактерии, флуоресценция, поглощение, бактериохлорофилл, Белое море; anoxygenic phototrophic bacteria, green sulphur bacteria, fluorescence, absorption, bacteriochlorophyll, the White Sea.

### Введение

Экологический мониторинг водоемов Арктической зоны важен для исследования их эволюции под действием природных процессов; он становится чрезвычайно актуальным при решении таких практических задач, как строительство приливных электростанций, дамб, мостов и других гидротехниче-

ских сооружений, приводящих к отделению акваторий от моря. В результате природной или искусственной изоляции экосистема соленого водоема претерпевает необратимые изменения: верхностный слой воды постепенно опресняется, а в придонной воде возникают застойные явления, образуются дефицит кислорода и сероводородное заражение. Это приводит не только к изменению физико-химических характеристик водной массы, но и влечет за собой резкую смену микробного сообщества, определяющего оптические свойства природной воды. В анаэробном слое водоемов с нарушенным режимом циркуляции могут обитать аноксигенные фототрофные бактерии (зеленые или пурпурные серные бактерии), способные жить при чрезвычайно низкой интенсивности света [1]. Как правило, окрашенный бактериями слой воды толщи расположен

\* Анна Александровна Жильцова (aa.zhiljtcova@physics.msu.ru); Анастасия Витальевна Харчева (harcheva.anastasiya@physics.msu.ru); Елена Дмитриевна Краснова (e\_d\_krasnova@mail.ru); Ольга Николаевна Лунина (onlun@yandex.ru); Дмитрий Анатольевич Воронов (da\_voronov@mail.ru); Александр Сергеевич Саввичев (savvichev@mail.ru); Ольга Михайловна Горшкова (gorshk@yandex.ru); Светлана Викторовна Пацаева (spatsaeva@mail.ru).

в фотической зоне на границе кислородного и сероводородного слоев на глубинах от 1,5 до 20 м [2–5]; глубина может меняться в зависимости от времени года [1, 6]. Для формирования такого слоя необходима определенная структура водоема, препятствующая вертикальному перемешиванию слоев.

Цель данной работы — спектральное исследование зеленых серных бактерий (ЗСБ) — типичных аноксигенных фототрофов стратифицированных водоемов, примыкающих к Белому морю. Отделяющиеся водоемы Кандалакшского залива составляют группу уникальных гидрологических объектов, возникновение и эволюция которых связаны с непрерывным подъемом дна и берегов Белого моря [3, 7, 8]. Как следствие, небольшие заливы обособляются и теряют связь с морем. В таких водоемах, находящихся на разных стадиях отделения от моря, под действием внешних факторов формируется своя стратифицированная структура, влияющая на физико-химические и биологические параметры акватории. Спектральные характеристики воды реликтовых водоемов Белого моря представляют интерес в связи с наблюдением тонких цветных слоев в области хемоклина, возникающих в результате массового развития аноксигенных фототрофных микроорганизмов [1, 6, 9–12].

Главные фотосинтетические пигменты бактерий — разные типы бактериохлорофиллов (Бхл). И если оптические характеристики хлорофилла хорошо известны и широко используются в мониторинге физиологического состояния растений [13], биодиагностике [14] или для картирования фитопланктона [15, 16], то спектральные свойства пигментов водных бактериальных сообществ пока мало изучены. Внутри клеток ЗСБ молекулы Бхл располагаются в светособирающих комплексах — хлоросомах, плотно прижатых к внутренней стороне цитоплазматической мембраны [17]. В одной фотосинтетической единице ЗСБ может содержаться от 900 до 4500 молекул Бхл *c*, *d* и *e* и 80–250 молекул Бхл *a*. Для сравнения: фотосинтетическая единица зеленой нитчатой бактерии содержит 100–200 молекул Бхл *c* и около 10 молекул Бхл *a* [18, 19]. Молекулы Бхл внутри хлоросом находятся в высокоагрегированной форме, что влечет смещение максимумов поглощения в красную область спектра на 70–80 нм по отношению к мономерной форме. Спектральные характеристики агрегатов Бхл зависят также от структурной организации фотосинтетического комплекса и упорядоченности молекул пигментов в нем [20]. Спектральное исследование ЗСБ интересно как с практической точки зрения для картирования распределения бактериальной массы в воде, так и для улучшения понимания устройства фотосинтетического аппарата микроорганизмов анаэробной зоны.

## 1. Объекты и методы исследования

Изучены образцы монокультур бактерий и пробы природной воды, отобранные в ходе экспедиции в марте 2017 г. с разных глубин в следующих во-

доемах: оз. Трехцветное, Нижнее Ершовское, Большие Хрусломены и лагуна на Зеленом мысе (Кандалакшский залив Белого моря). Одновременно с отбором проб измерены температура, соленость воды, pH и Eh, содержание растворенного кислорода и освещенность *in situ* на разной глубине. В лабораторных условиях проведены спектральные исследования проб природной воды и измерения растворенного кислорода, сульфид-анионов ( $S^{2-}$ ). Спектры флуоресценции регистрировали при помощи флуориметра Solar CM2203 при длине волны возбуждения  $\lambda_{ex} = 440$  нм. Спектры оптической плотности измеряли спектрофотометром Solar PB2201 в диапазоне длин волн от 200 до 1100 нм. Спектры поглощения проб воды или культур бактерий регистрировали по отношению к дистиллированной воде, ацетон-метаноловым экстрактам — по отношению к смеси ацетон-метанол-вода. Для получения экстрактов пигментов к 1 мл пробы воды добавляли 4 мл смеси ацетона с метанолом (7 : 2). Суммарная концентрация Бхл *d* и *e* рассчитывалась по формуле из [21, 22].

## 2. Исследование спектров монокультур зеленых серобактерий

Существуют две формы ЗСБ, отличающиеся фотосинтетическими пигментами и соответственно окраской клеток. Зеленоокрашенная форма бактерий содержит Бхл *d* и каротиноид хлоробактин (моноклическое соединение с ароматическим кольцом); коричневоокрашенная — Бхл *e* и каротиноид изорениератин, имеющий два ароматических кольца и поглощающий в более длинноволновом диапазоне по сравнению с хлоробактином. Обе формы ЗСБ содержат Бхл *a* [18]. Наличие зеленых и коричневых пигментов является фенотипическим признаком, определяющим таксономическое положение ЗСБ на настоящий момент. Однако данные молекулярно-генетических исследований могут понизить таксономический статус этого важного признака [23]. Для монокультур двух форм ЗСБ — зелено- и коричневоокрашенных — спектры поглощения суспензий клеток в воде имеют главные полосы поглощения в сине-зеленой и красной областях (рис. 1). В экстрактах под воздействием органического растворителя в клетках бактерий происходит разрушение плотно упакованных хлоросом с фотосинтетическими пигментами. Сдвиг пиков поглощения Бхл *e* и *d* в коротковолновую область спектра примерно на 70 нм свидетельствует о переходе Бхл из высокоагрегированной формы в хлоросомах живых клеток к мономерной в экстракте.

Для флуоресценции ЗСБ в области свечения Бхл характерны две перекрывающиеся полосы с максимумами в области 740–770 нм (Бхл *d* и *e*) и при 815 нм (Бхл *a*) [24]. Поскольку монокультуры ЗСБ содержат только один «хлоросомный» пигмент (либо Бхл *d*, либо Бхл *e*), их спектры флуоресценции использовали для нахождения максимума свечения соответствующего пигмента в живой клетке. Параметры полос флуоресценции Бхл (длина

волны максимума и ширина) определены как средние значения для серии выделенных ранее из водоемов Кандалакшского залива монокультур каждого типа (табл. 1).

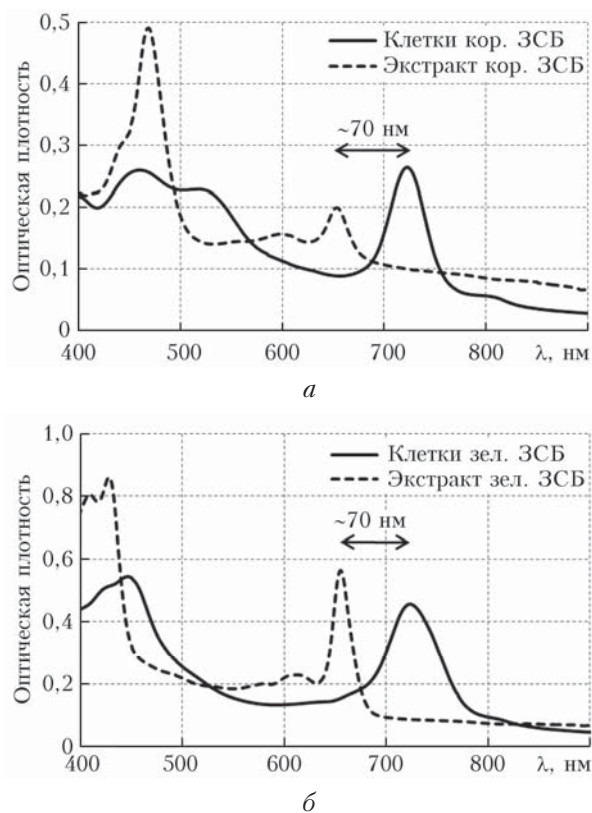


Рис. 1. Спектры поглощения суспензий двух монокультур ЗСБ – коричнево- (а) и зеленоокрашенных (б) – в воде (сплошная линия) и в ацетон-метаноловых экстрактах (штриховая линия)

Анализ спектров флуоресценции монокультур выявил различие в ширине полос испускания «хлоросомного» хлорофилла двух типов бактерий. Полоса испускания Бхл *e* коричневоокрашенных культур оказалась примерно на 20% уже полосы Бхл *d* зеленоокрашенных форм. Это может свидетельствовать о большем количестве молекул Бхл в хлоросомах зеленоокрашенной формы бактерий по сравнению с коричневоокрашенными либо о меньшей

упорядоченности их расположения в хлоросоме. В работе [25] с помощью спектров поглощения экстрактов монокультур ЗСБ оценено количество молекул Бхл в клетке каждого типа: 250000 молекул Бхл *d* и 73000 молекул Бхл *e*. Таким образом, фотосинтетический аппарат зеленоокрашенных форм содержит большее количество молекул Бхл, что дополнительно подтверждается разницей в ширине полос флуоресценции соответствующих пигментов в спектрах живых клеток ЗСБ. Эксперименты со смесями монокультур показали, что вклады клеток разного типа в общий спектр флуоресценции аддитивны, при этом длина волны максимума полосы в области 740–770 нм зависит от соотношения концентраций зеленоокрашенных и коричневоокрашенных форм бактерий, содержащих разные типы Бхл. Разделение вкладов бактерий с разной пигментацией производили следующим способом: регистрировали флуоресценцию природной воды в области свечения Бхл при возбуждении излучением с длиной волны 440 нм, с помощью программы Origin раскладывали спектры на три кривые гауссовой формы с фиксированными параметрами (табл. 1) и находили отношение площадей индивидуальных компонентов, соответствующих свечению Бхл каждой формы бактерий.

### 3. Спектры поглощения природной воды с зелеными серобактериями

Спектр поглощения природной воды с ЗСБ в общем случае представляет собой суммарный спектр оптической плотности двух типов бактерий (зеленоокрашенных и коричневоокрашенных) и имеет более широкую полосу поглощения в длинноволновой области, чем спектр любой из монокультур. Оптическая плотность в максимуме длинноволновой полосы зависит от общей концентрации клеток в воде. На рис. 2 показаны спектры поглощения для образцов воды оз. Трехцветного в области хемоклина. На всех спектрах наблюдаются два максимума поглощения – в областях 420–450 и 720–730 нм, соответствующие поглощению Бхл *d* зеленоокрашенных бактерий. Оптическая плотность длинноволнового максимума монотонно возрастает до глубины 1,85 м, при дальнейшем понижении ее значение убывает.

Таблица 1

Длина волны максимума и ширина полос флуоресценции Бхл монокультур ЗСБ (аппроксимация кривыми гауссовой формы)

Пигмент (окраска бактерий)	Длина волны максимума, нм	Ширина полосы, нм
Бхл <i>d</i> (зеленоокрашенные)	760 ± 7	56,9 ± 1,4
Бхл <i>e</i> (коричневоокрашенные)	744,2 ± 2,6	46,5 ± 0,5
Бхл <i>a</i>	812,5 ± 1,1	31,92 ± 0,14 (для зеленоокрашенных) 44,2 ± 0,2 (для коричневоокрашенных)

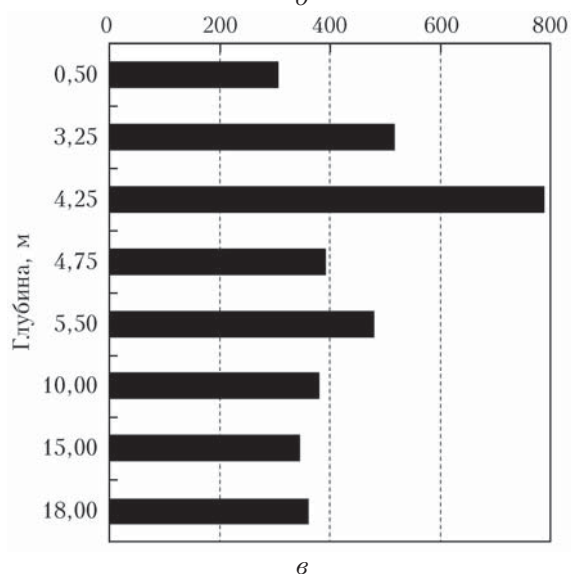
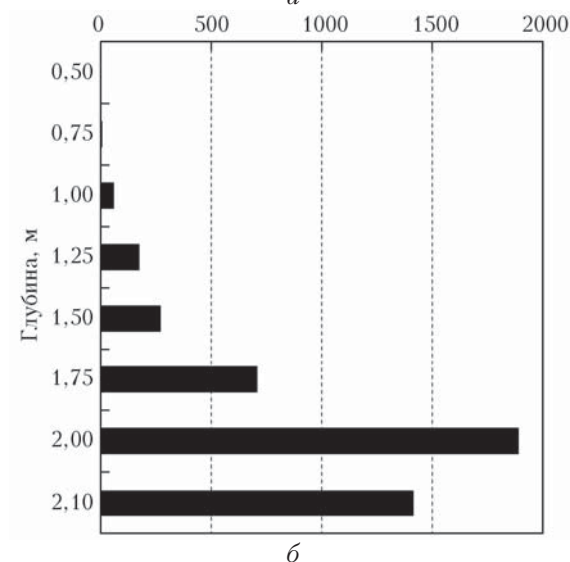
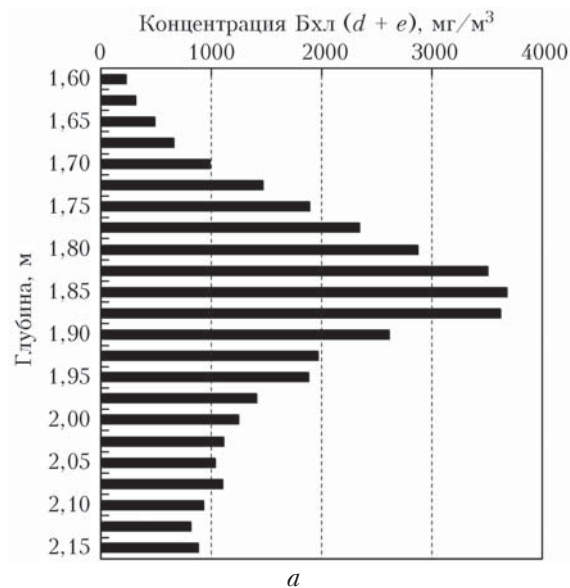
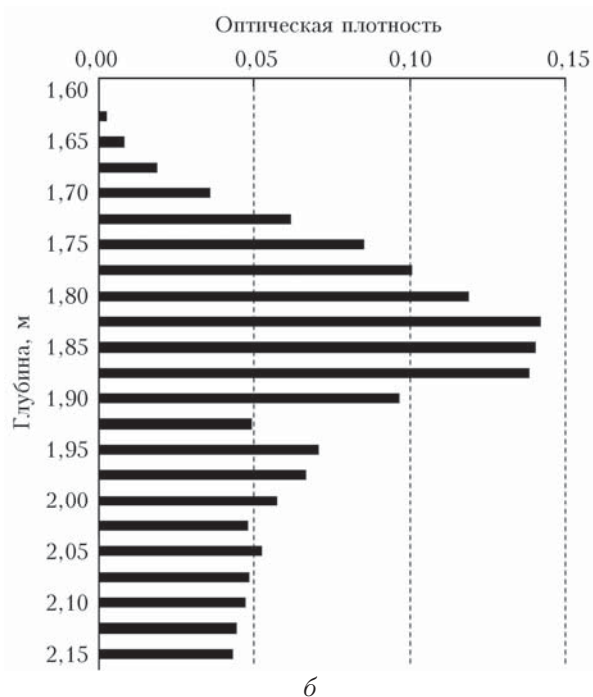
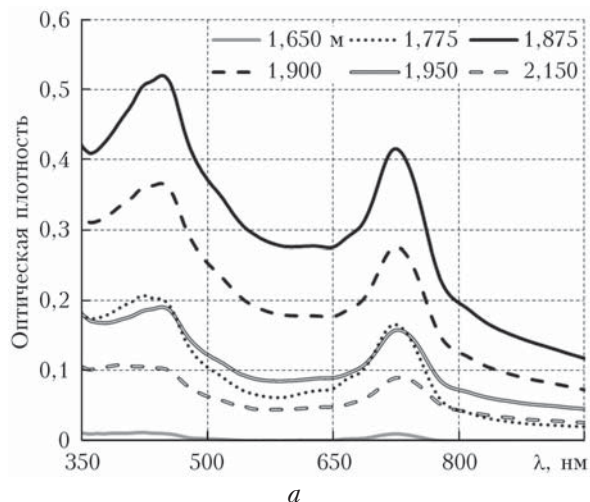


Рис. 2. Спектры поглощения воды оз. Трехцветного (а); распределение по глубине оптической плотности в области длинноволнового максимума поглощения (б)

Для определения концентрации Бхл в пробах измерены спектры поглощения экстрактов. Для них наблюдались две полосы — на 400–440 и 650–670 нм, характерные для поглощения пигментов бактерий с зеленой окраской, содержащих Бхл *d*. Концентрация Бхл *d* достигала максимального значения 3600 мг/м<sup>3</sup> на глубине 1,85 м (рис. 3, а). Толщина слоя воды с максимальной концентрацией ЗСБ (по уровню 0,5 от максимальной) составила ~20 см. Для оз. Н. Ершовского по наличию максимумов оптической плотности в интервале длин волн 700–800 (в пробах воды) и 600–700 нм (в экстрактах) сделан вывод о наличии Бхл *d* и *e* в воде начиная с глубины 1,25 м и об увеличении концентрации пигментов в придонной воде на глубине ~2 м (рис. 3, б).

Рис. 3. Распределение концентрации Бхл (*d* + *e*) в области хемоклина для оз. Трехцветное (а); Н. Ершовское (б); Б. Хрусломены (в)

В исследуемых пробах суммарная концентрация Бхл *d* и *e* принимает свое максимальное значение ~1800 мг/м<sup>3</sup> на глубине 2 м, толщина слоя с максимальной концентрацией ЗСБ ~20 см. Для оз. Б. Хрусломены максимальная концентрация пигментов была обнаружена на глубине 4,25 м и составляла порядка 800 мг/м<sup>3</sup> (рис. 3, в). Для лагуны на Зеленом мысе не удалось построить аналогичного распределения Бхл пигментов по глубине из-за низкой численности бактерий в воде в марте 2017 г.

#### 4. Флуоресценция бактериохлорофилла зеленых серобактерий в пробах воды

В спектрах флуоресценции воды оз. Трехцветного обнаружены две полосы с максимумами на 770 (соответствует испусканию молекулами Бхл *d*) и 815 нм (испускание Бхл *a*) (рис. 4).

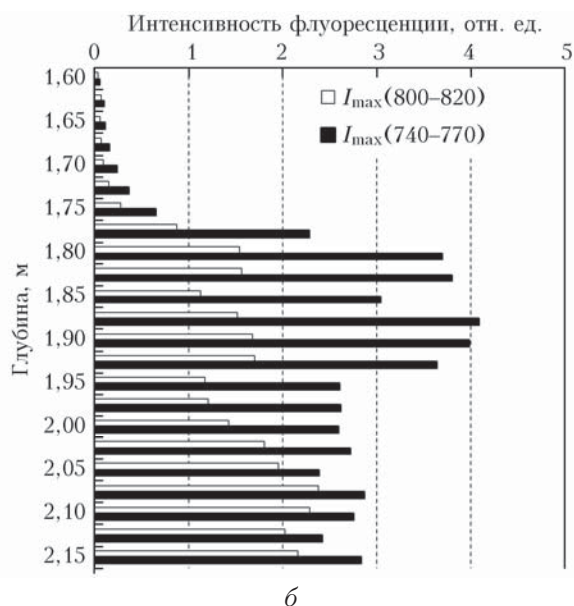
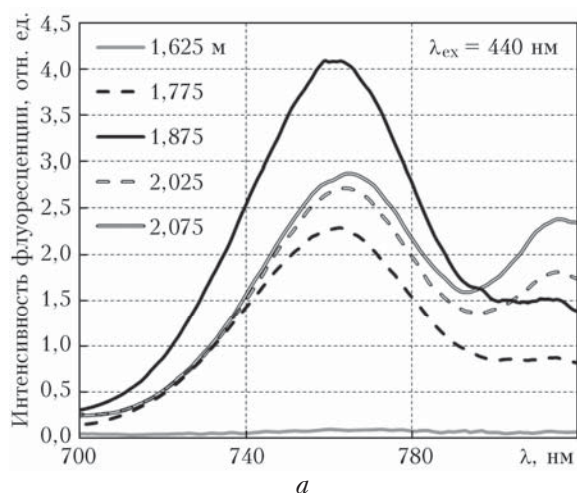


Рис. 4. Флуоресценция Бхл микроорганизмов оз. Трехцветного (а); распределение интенсивности флуоресценции Бхл *d* и Бхл *a* по глубине (б)

Разложение спектров флуоресценции на кривые гауссовой формы выявило наличие только зеленоокрашенных ЗСБ в оз. Трехцветном. В воде лагуны на Зеленом мысе флуоресцентный метод как более чувствительный по сравнению с абсорбционной спектроскопией зафиксировал наличие ЗСБ: зарегистрированы полосы с максимумами при 745 и 813 нм для проб с глубин 4,5; 5,5 и 6,0 м. Разложение на спектральные компоненты показало преобладающее содержание коричневоокрашенных форм бактерий в лагуне на Зеленом мысе в марте 2017 г. Для оз. Б. Хрусломены начиная с глубины 4,25 м в спектрах флуоресценции наблюдались две ярко выраженные полосы испускания на длинах волн 740–770 и 815 нм, первая из которых соответствует наложению полос свечения Бхл *d* и Бхл *e*. Разложение на три спектральные компоненты спектров флуоресценции проб воды, взятых на разной глубине, позволило оценить процентное содержание зеленоокрашенных и коричневоокрашенных ЗСБ в данном озере на этих уровнях (табл. 2).

Таблица 2

Процентное содержание бактериохлорофилла зелено- и коричневоокрашенных ЗСБ на разной глубине оз. Б. Хрусломены (март 2017 г.)

Глубина, м	0,50	3,25	4,25 (±3)	4,75 (±3)	5,25 (±3)	10,0 (±3)	15,0 (±3)
Бхл зел. ЗСБ, %	0	0	77	66	64	65	64
Бхл кор. ЗСБ, %	0	0	23	34	36	35	36
S <sup>2-</sup> , мг/л	0	0	3,7	233,8	404,5	837,1	748,9

#### 5. Характеристики озер и наличие в них зеленых серобактерий

В зависимости от гидрохимических характеристик воды может меняться глубина слоя аноксигенных фототрофов в водоеме [12]. Сопоставим полученные спектроскопическими методами результаты с характеристиками озер.

Озеро Трехцветное расположено в Пеккелинской губе, его максимальная глубина составляет 7,75 м. Из-за практически полного отделения от моря это озеро относят к стабильным меромиктическим водоемам. Вертикальная стратификация в нем сохраняется в течение всего года [6]. В марте 2017 г. толщина слоя льда и снега составила 65 см, максимальная плотность клеток ЗСБ обнаружена в области хемоклина на глубине 1,85 м (концентрация Бхл *d* = 3600 мг/м<sup>3</sup>). На этой глубине наблюдаются резкое падение концентрации кислорода, повышение солености воды, изменение знака Eh. По спектрам флуоресценции установлено присутствие в области хемоклина только зеленоокрашенных форм ЗСБ. Количество сульфидов в пробах воды составило более 600 мг/л вблизи хемоклина и ~800 мг/л в придонной воде.

Озеро Н. Ершовское — нижнее из двух озер, образовавшихся на месте древнего морского пролива.

Оно соединено с оз. В. Ершовским, из которого получает пресную воду. Морская вода заливается в это озеро всего несколько раз в год при особенно высоких приливах и нагонных ветрах. Максимальная глубина водоема составляет 2,75 м [6]. Спектральными методами зафиксировано наличие зеленоокрашенного типа ЗСБ в зоне хемоклина с градиентами концентрации кислорода и солености и отрицательными значениями Eh; значения pH в исследуемой зоне варьировали от 6,5 до 7,0; температура воды подо льдом повышалась с глубиной от 0 до 4 °С. Количество сульфидов возрастало ниже 1,2 м и возле дна составило 450 мг/л. Максимальная плотность клеток ЗСБ в марте 2017 г. приходилась на придонный слой (концентрация Бхл  $d = 1800 \text{ мг/м}^3$ ).

Лагуна на Зеленом мысе — наименее изолированный от моря водоем из всех изученных. В лагуну во время прилива через порог поступает морская вода из Кислой губы. Глубина водоема 6,5 м, амплитуда приливных колебаний около 10 см. Обнаруженные в марте 2017 г. спектральными методами коричневоокрашенные ЗСБ обитали подо льдом (толщина которого составляла в период измерений 45 см) на глубине от 4 до 6 м в анаэробной зоне при отрицательном Eh практически без доступа солнечного света, при температуре 0,4 °С. Значения pH составляли 7,2, соленость 27‰, а содержание сульфидов равнялось 240 мг/л.

Озеро Б. Хрусломены — самый большой из обнаруженных на сегодняшней день отделяющихся водоемов Белого моря с устойчивой стратификацией. Длина озера 1000 м, ширина до 280 м, максимальная глубина 21 м [6]. Озеро сообщается с морем; во время прилива через проток поступает морская вода, но в основном течение направлено из озера в море и по ручью стекает опресненная вода. Амплитуда приливных колебаний — ~20 см. В марте 2017 г. присутствие как зеленоокрашенных, так и коричневоокрашенных форм серобактерий обнаружено ниже уровня 4 м. Концентрация кислорода в слоях с ЗСБ варьировала от 2 до 1 мг/л, соленость была ~18‰, а содержание сульфидов превышало 800 мг/л. Проба воды, имеющая максимальную интенсивность флуоресценции Бхл, взята с глубины 4,5 м из области отрицательного значения Eh с температурой 5 °С.

### Заключение

Изучены спектральные характеристики зеленых серных бактерий — аноксигенных фототрофов, обитающих в отделяющихся водоемах Кандалакшского залива Белого моря с высоким уровнем стратификации воды и уникальными гидрохимическими параметрами. Исследование проведено как для проб воды с микроорганизмами, отобранными в ходе экспедиции в марте 2017 г. из четырех водоемов, так и для монокультур, выделенных из этих же водоемов ранее. Для монокультур зеленоокрашенных и коричневоокрашенных форм серобактерий установлены характерные параметры полос поглощения и флуоресценции; показана возможность

аппроксимации спектра флуоресценции в области свечения Бхл тремя компонентами гауссовой формы, соответствующими разным видам молекул Бхл. Более узкие полосы флуоресценции клеток бактерий, содержащих Бхл *e*, по сравнению с клетками, главный фотосинтетический пигмент в которых — Бхл *d*, свидетельствуют о меньшем количестве молекул пигмента в светособирающем комплексе коричневоокрашенного типа бактерий по сравнению с зеленоокрашенным. Предложен метод разделения вкладов двух типов бактерий в водоеме, заключающийся в разложении полос испускания флуоресценции Бхл на три кривых гауссовой формы (испускание Бхл *e*, *d* и *a*). Данным методом впервые определено процентное соотношение двух форм бактерий для четырех отделяющихся водоемов Кандалакшского залива. В оз. Трехцветном и Н. Ершовском обнаружены только зеленоокрашенные формы, в лагуне на Зеленом мысе — только коричневоокрашенные, а в оз. Б. Хрусломены соотношение двух типов бактерий зависит сложным образом от глубины.

Спектральные методы позволили не только определить наличие аноксигенных фототрофных бактерий на разной глубине, но и сделать выводы о парциальных концентрациях двух типов бактерий в каждом из водоемов. Сравнение данных по концентрации пигментов с физико-химическими параметрами воды в озерах дало возможность выявить благоприятные условия обитания ЗСБ: слой с резким градиентом концентрации кислорода, соленость, смена знака окислительно-восстановительного потенциала.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научных проектов № 16-05-00548 и 17-04-01263 и поддержано грантом Фонда развития теоретической физики и математики «Базис».

1. Oostergetel G., van Amerongen H., Boekema E. The chlorosome: A prototype for efficient light harvesting in photosynthesis // *Photosynth. Res.* 2010. V. 104, N 2–3. P. 245–255.
2. *Ecology of Meromictic Lakes (Ecological Studies)* / R. Gulati, E. Zadereev, A. Degermendzhi (eds.). Switzerland: Springer, 2017. 405 p.
3. Краснова Е.Д., Пантюлин А.Н. Кисло-сладкие озера, полные чудес // *Природа*. 2013. № 2. С. 39–48.
4. Краснова Е.Д., Воронов Д.А., Демиденко Н.А., Кокрятская Н.М., Пантюлин А.Н., Рогатых Т.А., Самсонов Т.Е., Фролова Н.Л. Исследования отделяющихся водоемов на побережье Белого моря. Комплексные исследования Бабьего моря, полуизолированной беломорской лагуны: геология, гидрология, биота — изменения на фоне трансгрессии берегов // *Тр. Беломорской биостанции МГУ*. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2016. Т. 12. С. 211–241.
5. Лунина О.Н., Саввичев А.С., Кузнецов Б.Б., Пименов Н.В., Горленко В.М. Аноксигенные фототрофные бактерии стратифицированного озера Кисло-Сладкое (Кандалакшский залив Белого моря) // *Микробиология*. 2014. Т. 83, № 1. С. 90–108.
6. Krasnova E.D., Voronov D.A., Frolova N., Pantyulin A., Samsonov T. Salt lakes separated from the White Sea // *EARSeL eProceedings*. 2015. V. 14. P. 8–22.

7. Система Белого моря. Водная толща и взаимодействующие с ней атмосфера, криосфера, речной сток и биосфера / под ред. А.П. Лисицына. М.: Научный мир, 2012. Т. 2. С. 433–579.
8. Романенко Ф.А., Шилова О.С. Последледниковое поднятие Карельского берега Белого моря по данным радиоуглеродного и диатомового анализов озерно-болотных отложений полуострова Киндо // Докл. АН. 2012. Т. 442, № 4. С. 544–548.
9. Kharcheva A.V., Meschankin A.V., Lyalin I.I., Krasnova E.D., Voronov D.A., Patsaeva S.V. The study of coastal meromictic water basins in the Kandalaksha Gulf of the White Sea by spectral and physicochemical methods // Proc. SPIE. 2014. V. 9031. P. 90310T-1–90310T-6.
10. Kharcheva A.V., Krasnova E.D., Voronov D.A., Patsaeva S.V. Spectroscopic study of the microbial community in chemocline zones of relic meromictic lakes separating from the White Sea // Proc. SPIE. 2015. V. 9448. P. 94480I-1–94480I-11.
11. Krasnova E., Kharcheva A., Milyutina I., Voronov D., Patsaeva S. Study of microbial communities in redox zone of meromictic lakes isolated from the White Sea using spectral and molecular methods // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 2015. V. 95, N 8. P. 1579–1590.
12. Kharcheva A.V., Krasnova E.D., Gorlenko V.M., Lunina O.N., Savvichev A.S., Voronov D.A., Zhiltsova A.A., Patsaeva S.V. Depth profiles of spectral and hydrological characteristics of water and their relation to abundances of green sulfur bacteria in the stratified lakes of the White Sea // Proc. SPIE. 2016. V. 9917. P. 99170Q-1–99170Q-16.
13. Mishanin V.I., Trubitsin B.V., Patsaeva S.V., Ptushenko V.V., Solovchenko A.E., Tikhonov A.N. Acclimation of shade-tolerant and light-resistant tridactantia species to growth light: Chlorophyll a fluorescence, electron transport, and xanthophyll content // Photosynth. Res. 2017. V. 133, N 1–3. P. 87–102.
14. Terekhova V.A., Gladkova M.M. Engineered nanomaterials in soil: Problems in assessing their effect on living organisms // Eurasian Soil Sci. 2013. V. 46, N 12. P. 1203–1210.
15. Pelevin V., Zlinszky A., Khimchenko E., Toth V. Ground truth data on chlorophyll-a, chromophoric dissolved organic matter and suspended sediment concentrations in the upper water layer as obtained by LIF lidar at high spatial resolution // Int. J. Remote Sens. 2017. V. 38, N 7. P. 1967–1982.
16. Суторихин И.А., Букатый В.И., Акулова О.Б. Сезонные изменения спектральной прозрачности и концентрации хлорофилла *a* в разнотипных озерах // Оптика атмосф. и океана. 2014. Т. 27, № 9. С. 801–806.
17. Orf G.S., Blankenship R.E. Chlorosome antenna complexes from green photosynthetic bacteria // Photosynth. Res. 2013. V. 16. P. 315–331.
18. Olson J.M. Chlorophyll Organization and Function in Green Photosynthetic Bacteria // Photochem. Photobiol. 1998. V. 67, N 1. P. 61–75.
19. Feiler U., Hauska G. The reaction center from Green Sulfur Bacteria // Anoxygenic Photosynthetic Bacteria / R.E. Blankenship, M.T. Madigan, C.E. Bauer (eds.). 1995. P. 665–685.
20. Yakovlev A., Novoderezhkin V., Taisova A., Shuvalov V., Fetisova Z. Orientation of B798 BChl a Q<sub>y</sub> transition dipoles in Chloroflexus aurantiacus chlorosomes: Polarized transient absorption spectroscopy studies // Photosynth. Res. 2015. V. 125, N 1–2. P. 31–42.
21. Overmann J., Tilzer M.M. Control of primary productivity and the significance of photosynthetic bacteria in a meromictic kettle lake Mittlerer Buchensee, West-Germany // Aquat. Sci. 1989. V. 51. P. 261–278.
22. Nusch E.A. Comparison of different methods for chlorophyll and phaeopigment determination // Arch. Hydrobiol. Beith. Ergebn. Limnol. 1980. V. 14. P. 14–36.
23. Фотосинтезирующие микроорганизмы / отв. ред. В.Ф. Гальченко // Тр. ин-та микробиологии им. С.Н. Виноградского. М.: МАКС Пресс, 2010. Вып. 15. С. 133–175.
24. Kharcheva A.V., Zhiltsova A.A., Lunina O.N., Savvichev A.S., Patsaeva S.V. Quantification of two forms of green sulfur bacteria in their natural habitat using bacteriochlorophyll fluorescence spectra // Proc. SPIE. 2016. V. 9917. P. 99170P-1–99170P-8.
25. Харчева А.В., Жильцова А.А., Лунина О.Н., Краснова Е.Д., Воронов Д.А., Саввичев А.С., Пацаева С.В. Флуоресценция бактериохлорофиллов зеленых серных бактерий в анаэробной зоне двух природных водоемов // Вестн. МГУ. Физика, астрономия. 2018. (в печати).

A.A. Zhiltsova, A.V. Kharcheva, E.D. Krasnova, O.N. Lunina, D.A. Voronov, A.S. Savvichev, O.M. Gorshkova, S.V. Patsaeva. **Spectroscopic study of green sulfur bacteria in stratified water bodies of the Kandalaksha Gulf of the White Sea.**

The optical characteristics of water in the stratified lakes of the White Sea are of particular interest in connection with the observation of thin colored layers around chemocline resulting from massive development of anoxygenic phototrophic bacteria. While the chlorophyll optical properties are widely used in remote sensing, the spectral characteristics of bacteriochlorophylls (BChl) for natural microbial communities have been little studied. Spectral study of green sulfur bacteria of four water bodies of the Kandalaksha Gulf of the White Sea was carried out in the work. Absorption and fluorescence spectra were measured for water sampled in March 2017 from various depths and compared with spectra of monocultures isolated from the same reservoirs earlier. It was shown that the fluorescence of BChl in the living cells of green sulfur bacteria has two overlapping emission bands: in the region 740–770 nm (BChl *d* and *e*) and at 815 nm (BChl *a*). The wavelength of maximum of the first band depends on the ratio of the concentrations of green-colored and brown-colored forms of bacteria containing different types of BChl. The new method for determination of contributions of two types of bacteria is proposed, based on the deconvolution of fluorescence spectrum into three bands which parameters were determined from the spectra of monocultures. The BChl content at various water depths was estimated and the percentage ratio of different types of phototrophic bacteria was determined.