

ОРИГИНАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ

УДК 581.1:551.468.3

Особенности распределения и состояния фитопланктона на разных глубинах в озере Кисло-Сладкое Белого моря**Д.Н. Маторин¹, * , Д.А. Тодоренко¹ , Д.А. Воронов⁴ , С.Н. Горячев¹ ,
Л.Б. Братковская² , Е.Д. Краснова³ **

¹Кафедра биофизики, ²кафедра общей экологии и гидробиологии и ³Беломорская биологическая станция имени Н.А. Перцова, биологический факультет, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Россия, 119234, г. Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12;

⁴Институт проблем передачи информации имени А.А. Харкевича, Российская академия наук, Россия, 127051, г. Москва, Большой Каретный переулок, д. 19, стр. 1

*e-mail: dnmatorin@mail.ru

Флуоресцентные методы были применены в исследовании фитопланктона стратифицированного озера Кисло-Сладкое на беломорском побережье в 2018 г. В хемоклине водоема (на границе аэробной и анаэробной зон) на глубине 3,3 м наблюдался красный слой воды с концентрацией хлорофилла а 1,7 мкг/л. В этом слое воды доминировали криптофитовые водоросли (*Rhodomonas* sp.), у которых зафиксирована высокая активность фотосинтетического аппарата по параметрам флуоресценции (PI_{ABS}), выраженная через высокие значения квантового выхода первичной фотохимической реакции в фотосистеме 2 (F_v/F_m), доли активных реакционных центров (РЦ) (RC/ABS) и квантового выхода электронного транспорта в фотосистеме 2 (Φ_{E0}). Высокая фотосинтетическая активность криптофитовых водорослей в зоне хемоклина может свидетельствовать об их устойчивости к присутствию сероводорода. В поверхностном слое воды у фитопланктона отмечалась более низкая фотосинтетическая активность. Опыты с фотоингибированием показали, что сообщество фитопланктона из хемоклина, несмотря на повышенную светочувствительность, характеризуется высокой репарационной способностью фотосинтетического аппарата после фотоокислительного стресса. Предлагается использование флуоресцентных методов для изучения состояния фитопланктона в прибрежных меромиктических водоемах.

Ключевые слова: Белое море, прибрежные меромиктические водоемы, фитопланктон, фотосинтез, фотоингибирование, флуоресценция хлорофилла

На побережье Белого моря обнаружено множество прибрежных меромиктических водоемов, в разной степени изолированных от моря [1, 2]. Они образовались в результате поднятия беломорского берега, которое происходит со скоростью около 0,3 см/год. В этих водоемах наблюдается четкая стратификация вод с поверхностным аэробным слоем, подверженным волновому и конвективному перемешиванию (миксолимнион), и нижним анаэробным слоем воды, на который перемешивание не распространяется (монимолимнион), между которыми формируется зона хемоклина (10–20 см) с резкими физико-химическими градиентами [1–5].

В зоне хемоклина обнаружены окрашенные слои вследствие массового развития ярко-красных или зеленых фототрофных микроорганизмов [4, 5]. В анаэробной части хемоклина (под редокс-переходом) развивается, как правило, высокоплотное сообщество аноксигенных фототрофных бактерий [6], а над редокс-границей в микроаэробной части хемоклина — узкая про-

слойка воды с цветением одноклеточных микроводорослей, устойчивых к присутствию небольшого количества сероводорода. В некоторых водоемах ярко-красный цвет воде в этой зоне придает массовое цветение криптофитовой водоросли *Rhodomonas* sp. [1], в других зеленый цвет — массовое развитие мелких зеленых жгутиковых водорослей, изредка *Euglena* sp. [5].

Флуоресценция хлорофилла благодаря своей неинвазивности и чувствительности, а также широкой доступности надежных приборов является удобным методом для мониторинга фотосинтетической активности фитопланктона [7–9]. Этот метод основан на том, что хлорофилл, находящийся в тилакоидных мембранах микроводорослей, способен к испусканию квантов флуоресценции [10–12]. На кафедре биофизики биологического факультета МГУ разработана и сертифицирована «Методика измерений обилия и индикации изменения состояния фитопланктона в природных водах флуоресцентным методом».

В современных работах наиболее часто используют два основных подхода для регистрации флуоресценции хлорофилла – метод быстрых индукционных кривых (ОИР-кривых) [10–12] и метод измерения световых кривых флуоресценции (РАМ-метод, т.е. pulse amplitude modulation fluorimetry) [13–16]. Индукционная кривая флуоресценции характеризует окислительно-восстановительные состояния первичного хинонного акцептора Q_A и последовательное восстановление переносчиков в электрон-транспортной цепи (ЭТЦ) фотосинтеза от фотосистемы 2 (ФС2) до фотосистемы 1 (ФС1) [10]. В РАМ-методе возможно оценивать состояние фотосинтетического аппарата исследуемого объекта под световыми нагрузками и определять световые зависимости фотохимического и нефотохимического тушения флуоресценции [13]. Сочетание таких подходов позволяет более подробно изучать функциональное состояние фотосинтетического аппарата и работу отдельных участков ЭТЦ фотосинтеза у исследуемых организмов.

Целью настоящей работы было исследование распределения по глубине фитопланктона и его фотосинтетической активности в озере Кисло-Сладкое с использованием современных флуоресцентных методов.

Материалы и методы

Объектом исследования служил природный фитопланктон из прибрежного стратифицированного озера Кисло-Сладкое (66° 32.87' N, 33° 08.14' E) в окрестностях Беломорской биологической станции МГУ. Исследования проводили в начале сентября в 2018 г. Отбор проб воды осуществляли по-

гружным насосом Whale Premium Submersible Pump GP1352 (Whale, США).

Регистрацию физико-химических параметров воды проводили в момент отбора проб. Температуру и соленость определяли с помощью кондуктометра WTW Cond 3110 (WTW, Германия). Содержание растворенного кислорода регистрировали диффузионным оксиметром «MARK 302 E» (ООО «Взор», Россия) с погружным зондом, pH и окислительно-восстановительный потенциал (Eh) измеряли прибором WaterLiner WMM-73 (Metronx, Тайвань), освещенность – люксметром AR813A (Smart Sensor, Китай), модифицированным для погружения под воду.

Быстрые индукционные кривые флуоресценции (ОИР-кривые) регистрировали с помощью флуориметра Aquapen–C 100 (Photon System Instruments, Чехия) при возбуждении светом с длиной волны 455 нм и интенсивностью 3000 мкмоль фотонов·м⁻²·с⁻¹ в течение 2 с. Интенсивности флуоресценции при 50 мкс (F_O), 100 мкс, 300 мкс, 2 мс (F_J), 30 мс (F_I) и максимальный уровень флуоресценции (F_M = F_P) использовались при расчете параметров флуоресценции из индукционных кривых с помощью JIP-теста в соответствии с описанным ранее методом [10] (таблица). Фотосинтетическую активность фитопланктона определяли по пара-метру максимального квантового выхода первичной фотохимической реакции в ФС2 как F_V/F_M = (F_M – F_O)/F_M = Φ_{Po}. Для оценки эффективности электронного транспорта использовали параметр Φ_{Eo} = Φ_{Po} × Ψ_{Eo}, где Ψ_{Eo} = 1 – (F_J – F_O)/(F_M – F_O) – вероятность транспорта электронов за пределы Q_A⁻. Долю активных реакционных центров (РЦ)

Таблица

Физико-химические параметры воды и параметры флуоресценции фитопланктона поверхностного слоя воды и из хемоклина озера Кисло-Сладкое. Указаны средние значения и стандартные отклонения, * – значимые различия (p < 0,05)

Параметры	Поверхностный слой воды	Слой воды из зоны хемоклина (3,3 м)
Физико-химические параметры воды		
Соленость, ‰	21,8	23,7
Температура, °C	16	13,7
pH	8,26	7,31
Eh, мВ	242	–125
O ₂ растворенный (мг/л, с учетом поправки)	116	1,4
Подводная освещенность, в % от освещенности на поверхности (0 м)	100	5
Флуоресцентные параметры фитопланктона		
F _O	349	1512
F _V /F _M	0,45 ± 0,05	0,63 ± 0,01*
Φ _{Eo}	0,17 ± 0,01	0,37 ± 0,05*
RC/ABS	0,13 ± 0,01	0,44 ± 0,02*
PI _{ABS}	0,16 ± 0,01	1,22 ± 0,03*
ETR, отн.ед (при 50 мкмоль фотонов м ⁻² ·с ⁻¹)	3,10 ± 0,03	5,60 ± 0,05*
α	0,09 ± 0,001	0,11 ± 0,002*
E _n , мкмоль фотонов м ⁻² ·с ⁻¹	209 ± 12	157 ± 15*
NPQ (при 50 мкмоль фотонов м ⁻² ·с ⁻¹)	0,05 ± 0,06	0,32 ± 0,02*

оценивали по параметру $RC/ABS = 1/(4 \times (F_{300\mu s} - F_0) \times (F_M - F_0)^{-1} \times (F_J - F_0)^{-1} \times F_M)$. Индекс производительности $PI_{ABS} = RC/ABS \times F_V/F_M \times (1 - F_V/F_M)^{-1} \times \psi_{Eo} \times (1 - \psi_{Eo})^{-1}$ использовали для оценки жизнеспособности клеток фитопланктона.

Быстрые световые кривые флуоресценции фитопланктона регистрировали на импульсном флуориметре Water-PAM (Walz, Германия), в котором в качестве источника измеряющего, актиничного и насыщающего света используется синий свет от светодиода (450 нм). Быстрые световые кривые фотохимического тушения ($Yield = (F_M' - F_t)/F_M'$), нефотохимического тушения ($NPQ = F_M/F_M' - 1$) и скорости нециклического электронного транспорта ($ETR = Yield \times \text{интенсивность света} \times 0,5$) получены при последовательном увеличении интенсивности актиничного света ($0-800 \text{ мкмоль квантов} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$), время световых сеансов составило 30 с. Из световой кривой ETR рассчитывали следующие параметры: коэффициент максимальной утилизации световой энергии (угол наклона световой кривой — α) и насыщающую интенсивность света ($E_n = ETR_{\text{макс}}/\alpha$). Обозначения и описание фотосинтетических параметров представлены в соответствии с общепринятой номенклатурой [13].

Обилие фитопланктона оценивали по величине интенсивности начальной флуоресценции — F_0 , которая пропорциональна суммарному светособирающему комплексу (ССК) фитопланктона, содержащегося в единице объема воды [17]. Калибровка флуориметра в единицах концентрации хлорофилла a была проведена с помощью морских культур с разной плотностью.

Для анализа и обработки полученных данных использовали пакеты программ OriginPro 2018 и Grapher 11. Измерения проводили в трех повторностях для каждого показателя. Средние значения и стандартные отклонения были рассчитаны для каждого показателя.

Результаты и обсуждение

В таблице представлены основные физико-химические параметры воды и флуоресценции фитопланктона озера Кисло-Сладкое. В поверхностном слое воды соленость составила 21,8‰, что близко к солености Белого моря [1].

Вертикальное распределение параметров флуоресценции фитопланктона (F_0 и F_V/F_M) по глубине в озере Кисло-Сладкое в сентябре 2018 г. представлено на рис. 1. Содержание хлорофилла a , рассчитанное по F_0 , в поверхностном слое воды 0–20 см составляло 0,3 мкг/л и было близко к значениям этого параметра для открытой части Белого моря. С глубиной отмечалось увеличение значений F_0 , которые достигали максимальных значений в красном слое на глубине 3,3 м, где содержание хлорофилла a , пересчитанное из сигнала F_0 , достигало 1,7 мкг/л.

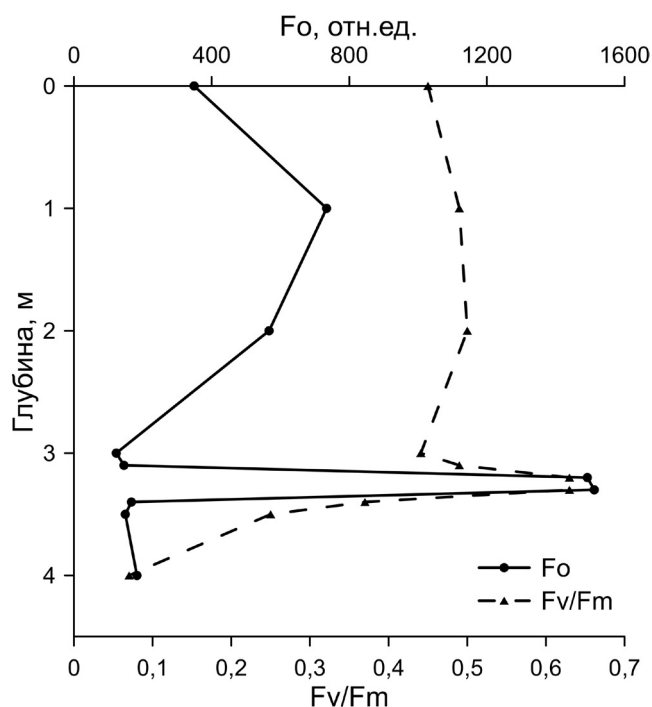


Рис. 1. Вертикальное распределение параметров флуоресценции F_0 (обилие) и F_V/F_M (фотосинтетическая активность) фитопланктона в озере Кисло-Сладкое.

Параметр F_V/F_M рассматривается как показатель максимальной квантовой эффективности процессов ФС2, связанной с разложением воды и выделением кислорода [7–9]. В поверхностном слое 0–20 см величина параметра F_V/F_M составила 0,45. У большинства культур микроводорослей максимальное значение F_V/F_M составляет около 0,65–0,70, но может быть и ниже, если клетки испытывают недостаток питательных веществ или другой стресс [7]. В лагуне на озере Кисло-Сладкое на глубине 3,3 м, где подводная освещенность была низкой и окислительно-восстановительный потенциал отрицательным (–125 мВ) с полным отсутствием растворенного кислорода (0 мг/л), фотосинтетическая активность фитопланктона была высокой со значением $F_V/F_M = 0,63$ (таблица). Такие значения F_V/F_M характерны для лабораторных культур микроводорослей, находящихся в благоприятных условиях культивирования [7].

С помощью светового микроскопа обнаружено, что красный цвет воде придают криптофитовые водоросли, относящиеся к роду *Rhodomonas*. Проведенное нами ранее точное определение рода и вида с помощью метода секвенирования гена ядерной рРНК показало максимальное сходство с *Rhodomonas abbreviata* (U53128.1) [3]. Вклад *Rhodomonas* sp. в численность и биомассу составил 80% в слое 3,3 м. В поверхностных слоях были представлены диатомовые водоросли.

Ранее клетки криптофитовых микроводорослей в большом числе были найдены и в других беломорских меромиктических водоемах [5]. В сен-

тябре 2018 г. от поверхности до глубины 2,5 м в фитопланктоне доминировали автотрофные динофитовые водоросли *Gymnodinium* sp. и мелкие кокки с флуоресценцией, характерной для хлорофилла а. На глубине 3–3,1 м в большом количестве присутствовали хищные динофлагелляты *Oxyrrhis marina* Dujardin, 1841 и небольшое количество *Rhodomonas* sp., численность которых ограничивал этот хищник. На глубине 3,2–3,3 м выявлено цветение *Rhodomonas* sp. с численностью 89–197 млн. кл./л и биомассой до 26 мгС/л.

Область наибольшей концентрации *Rhodomonas* sp. всегда приурочена к хемоклину и располагается непосредственно над границей сероводородного слоя. В период исследований в зоне обитания этих жгутиконосцев на глубине 3,3 м сероводород присутствовал в концентрации 2,4 мг/л. Ниже зоны обитания криптофитовых водорослей его концентрация возрастала до 2,7–4,1 мг/л. *Rhodomonas* sp. имеют пигмент фикоэритрин, который позволяет им осуществлять фотосинтез на глубине, куда доходит главным образом зеленая часть солнечного спектра. Кроме того, они миксотрофы и наряду с фотосинтезом способны усваивать органические вещества из воды и поедать бактерий. В свою очередь, эти жгутиконосцы могут служить пищей более крупным организмам – инфузориям, коловраткам, ракообразным.

Нами были изучены особенности функционирования фотосинтетического аппарата фитопланктона на разных глубинах по параметрам индукционных и световых кривых флуоресценции (таблица). Параметр Φ_{E0} отражает квантовый выход электронного транспорта в ФС2. Значение Φ_{E0} у поверхностного фитопланктона было невысоким (0,17) по сравнению с фитопланктоном, обитающим на глубине 3,3 м. У фитопланктона,

обитающего на глубине, обнаружена высокая эффективность электронного транспорта со значением $\Phi_{E0} = 0,37$.

Доля активных РЦ ФС2, определенная по параметру RC/ABS, у поверхностного фитопланктона была низкой. На глубине 3,3 м она достигала максимального значения. Параметр PI_{ABS} , характеризующий функциональную активность ФС2, также был высоким для фитопланктона, обитающего на глубине 3,3 м. Значения параметра PI_{ABS} для поверхностного фитопланктона были низкими.

Для исследования реакции фитопланктона из поверхностного слоя воды и из зоны хемоклина 3,3 м на возрастающую световую нагрузку регистрировали световые кривые флуоресценции. Из параметров флуоресценции при разных интенсивностях света можно рассчитать относительную скорость нециклического электронного транспорта (ETR) [9, 14, 15, 18]. На рис. 2 представлены световые кривые ETR фитопланктона озера Кисло-Сладкое. Как видно из рис. 2, кривая зависимости ETR от интенсивности освещения имеет классическую форму кривой «фотосинтез-освещенность» с линейным светолIMITИРОВАННЫМ участком и участком, где кривая выходит на плато, на котором дальнейшее увеличение интенсивности света не влияет на скорость фотосинтеза и может даже приводить к его уменьшению. Кривые ETR фитопланктона из поверхностного слоя и из зоны хемоклина (3,3 м) различались. Фитопланктон в зоне хемоклина находится в затененных условиях, о чем свидетельствуют измерения подводной освещенности, в связи с чем характеризуется более быстрым насыщением ЭТЦ при низких интенсивностях света.

При высокой освещенности наблюдается уменьшение фотосинтетической активности, т.е.

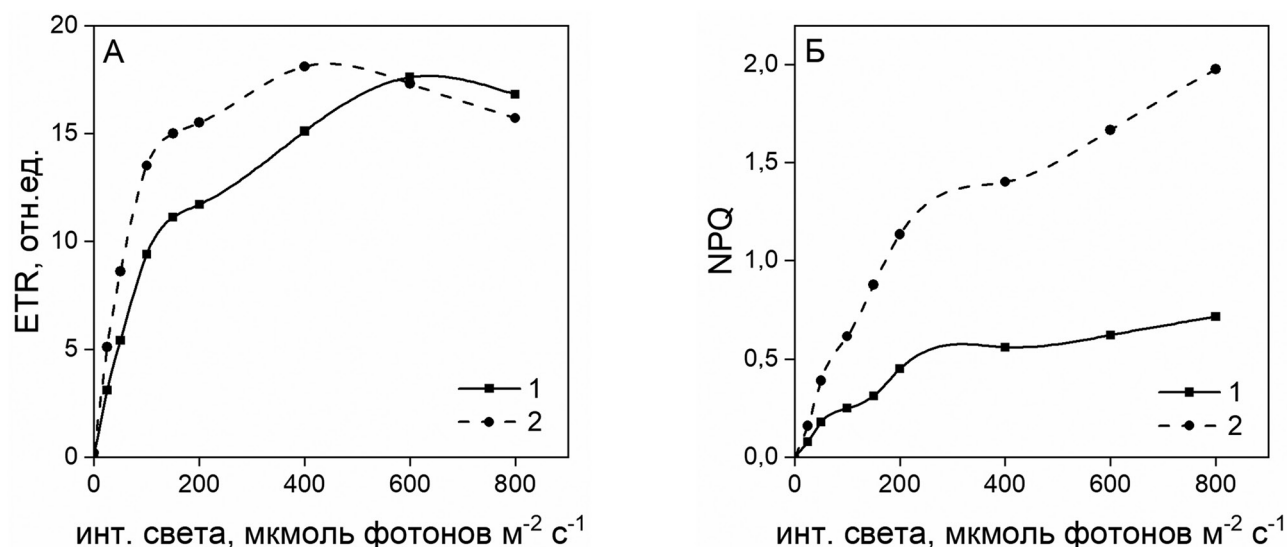


Рис. 2. Световые кривые зависимости относительной скорости нециклического электронного транспорта (ETR) (А) и нефотохимического тушения (NPQ) флуоресценции (Б) фитопланктона из озера Кисло-Сладкое от интенсивности света (инт. света). Фитопланктон поверхностных вод (1) и из зоны хемоклина (2).

фотоингибирование. Следует отметить, что у фитопланктона из зоны хемоклина фотоингибирование ETR происходило при более низкой интенсивности света по сравнению с таковым для поверхностного фитопланктона.

Из световых кривых ETR был рассчитан коэффициент максимальной утилизации световой энергии (α) (таблица). По сравнению с поверхностным слоем у фитопланктона из зоны хемоклина отмечалось увеличение этих показателей, что согласуется с изменениями в ЭТЦ, зарегистрированными по параметру Φ_{E0} , рассчитанному из индукционных кривых флуоресценции.

Используемая нами методика позволяет также оценить нефотохимическое тушение флуоресценции (non-photochemical quenching — NPQ), связанное с относительным увеличением диссипации избыточной энергии [13]. Параметр NPQ связан с ксантофилловым циклом, выполняющим функцию защиты фотосинтетического аппарата от избытка энергии при повышенной инсоляции, в результате чего происходит рассеивание энергии поглощенных фотонов в тепло [19]. Как видно из рис. 2, фитопланктон на глубине 3,3 м характеризовался наибольшими значениями NPQ по сравнению с поверхностным фитопланктоном. При низкой интенсивности света 50 мкмоль квантов $\text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ значение NPQ для *Rhodomonas* с 3,3 м составило 0,32. При увеличении интенсивности света происходило значительное увеличение нефотохимических потерь в антенне ФС2 у *Rhodomonas* за счет более быстрого восстановления переносчиков в ЭТЦ. У поверхностного фитопланктона зарегистрированы более низкие значения NPQ , которые свидетельствуют о его устойчивости к избыточной световой энергии.

Известно, что при действии повышенной интенсивности света может развиваться фотоингибирование фотосинтеза, связанное с включением защитных процессов диссипации избыточной световой энергии в тепло [19, 20] и с распадом D_1 -белка ФС2. Концентрация активных центров ФС2 в клетках зависит от соотношения скоростей ее фотоокислительной деструкции и репарации, которые могут быть определены по снижению величины F_V/F_M на интенсивном свете и ее последующему восстановлению в темноте [19, 20]. На рис. 3 представлены изменения фотосинтетической активности (F_V/F_M) клеток фитопланктона в поверхностном слое воды и из зоны хемоклина при двух режимах световой нагрузки. У фитопланктона из зоны хемоклина наблюдалось более существенное снижение F_V/F_M при действии света высокой интенсивности по сравнению с поверхностным фитопланктоном. Эти данные подтверждают большую светочувствительность у криптофитовых водорослей, чем у поверхностного фитопланктона.

Восстановление фотосинтетической активности фитопланктона после фотоингибирования имеет две фазы. Быстрое восстановление активности в течение 30 мин обусловлено регуляторными механизмами, а медленное восстановление в течение нескольких часов связано с процессами реинтеграции белков реакционного центра ФС2 [19]. Как видно из рис. 3, после облучения светом с интенсивностью 600 мкмоль квантов $\text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ F_V/F_M активность обоих образцов восстанавливалась через 2 ч в темноте. В то же время, после воздействия интенсивного освещения 2000 мкмоль квантов $\text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ у поверхностного фитопланктона обнаружены необратимые нарушения, проявляю-

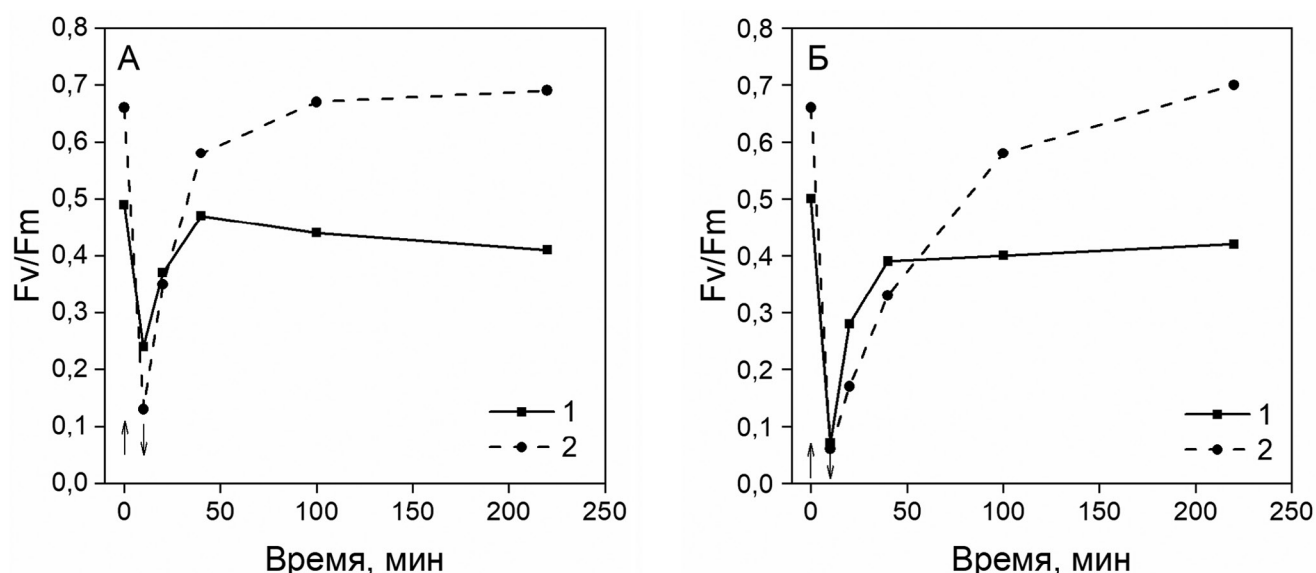


Рис. 3. Изменение параметра F_V/F_M фитопланктона поверхностных вод (1) и из зоны хемоклина (2) озера Кисло-Сладкое при повышенной освещенности и последующей темновой экспозиции клеток при двух режимах световой нагрузки — 600 мкмоль квантов $\text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ (А) и 2000 мкмоль квантов $\text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ (Б) в течение 10 мин. 1 — поверхностный фитопланктон, 2 — фитопланктон из зоны хемоклина (3,3 м). Стрелками вверх и вниз показаны моменты включения и выключения света соответственно.

щиеся в неполном восстановлении его фотосинтетической активности в темноте. Фитопланктонное сообщество с доминированием криптофитовых водорослей из зоны хемоклина на глубине 3,3 м было способно к полной репарации $\Phi C2$ (F_V/F_M) даже после интенсивного освещения.

Таким образом, в озере Кисло-Сладкое в 2018 г. наблюдался красный слой с наибольшей концентрацией фитопланктона, приуроченный к верхней границе хемоклина (3,3 м). В этом слое доминировали криптофитовые водоросли (*Rhodomonas* sp.), для которых зафиксирована высокая функциональная активность $\Phi C2$ (PI_{ABS}), выраженная через высокие значения квантового выхода фотохимии $\Phi C2$ (F_V/F_M), доли активных РЦ (ABS/RC) и квантовый выход электронного транспорта в $\Phi C2$ (Φ_{E0}). Такая высокая функциональная активность фотосинтетического аппарата при наличии сероводорода может свидетельствовать об устойчивости криптофитовых водорослей к его присутствию в зоне хемоклина. В поверхностном слое воды у фитопланктона отмечали более низкие показатели фотосинтетической активности. Фитопланктонное сообщество хемоклина было более восприимчиво к световым нагрузкам. При увеличении интенсивности освещения у этого фитопланктона происходило более быстрое насыщение ЭТЦ фотосинтеза и увеличение нарастания нефотохимического тушения в антенне $\Phi C2$ по сравнению с поверхностным фитопланктоном. Однако, несмотря на повышенную светочувствительность, фитопланктон из зоны хемоклина ха-

рактеризовался большей репарационной способностью фотосинтетической активности после фотоокислительного стресса.

Высокие показатели фотосинтетической активности сообщества криптофитовых микроводорослей на верхней границе хемоклина указывают на благоприятные условия их существования. Эти условия определяются подходящими термохалинными условиями, световым режимом и поступлением питательных веществ из нижележащей анаэробной зоны. Возможно, что криптофитовые микроводоросли используют для питания бактерии в сероводородном слое. Известна способность некоторых видов криптофитовых водорослей к фагоцитозу бактериальных клеток [7]. Это указывает на роль красного криптофитового слоя как возможного связующего звена между сообществом серобактерий и сообществом оксифильных организмов металимниона, пространственно разобщенными ввиду стратификации и меромиксиса.

Работа выполнена при поддержке Междисциплинарной научно-образовательной школы МГУ имени М.В. Ломоносова «Будущее планеты и глобальные изменения окружающей среды», Российского научного фонда (проект № 20-64-46018) и Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 20-04-00465).

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов. Исследование проводили без использования животных и без привлечения людей в качестве испытуемых.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Krasnova E.D., Pantyulin A.N., Belevich T.A., Voronov D.A., Demidenko N.A., Zhitina L.S., Ilyash L.V., Kokryatskaya N.M., Lunina O.N., Mardashova M.V., Prudkovsky A. A., Savvichev A.S., Filippov A.S., Shevchenko V.P. Multidisciplinary studies of the separating lakes at different stage of isolation from the White Sea performed in march 2012 // *Oceanology*. 2013. Vol. 53. N 5. P. 714–717.
2. Krasnova E.D. Ecology of meromictic lakes of Russia. 1. Coastal marine waterbodies // *Water Resources*. 2021. Vol. 48. N 3. P. 427–438.
3. Krasnova E.D., Pantyulin A.N., Matorin D.N., Todorenko D.A., Belevich T.A., Milyutina I.A., Voronov D.A. Blooming of the Cryptomonad alga *Rhodomonas* sp. (Cryptophyta, Pyrenomonadaceae) in the redox zone of the basins separating from the White Sea // *Microbiology*. 2014. Vol. 83. N 3. P. 270–277.
4. Krasnova E., Voronov D., Frolova N., Pantyulin A., Samsonov T. Salt lakes separated from the White Sea // *EARSeL eProceedings*. 2015. Vol. 14. P. 8–22.
5. Krasnova E., Matorin D., Belevich T., Efimova L., Kharcheva A., Kokryatskaya N., Losyuk G., Todorenko D., Voronov D., Patsaeva S. The characteristic pattern of multiple colored layers in coastal stratified lakes in the process of separation from the White Sea // *Chin. J. Oceanol. Limnol.* 2018. N 6. P. 1–16.
6. Lunina O.N., Savvichev A.S., Kuznetsov B.B., Pimenov N.V., Gorlenko V.M. Anoxicogenic phototrophic bacteria of the Kiso-Sladkoe stratified lake (White Sea, Kandalaksha Bay) // *Microbiology*. 2013. Vol. 82. N 6. P. 815–832.
7. Falkowski P.G., Raven J.A. Aquatic photosynthesis. USA: Princeton University Press, 2007. 488 pp.
8. Suggett D.J., Prášil O., Borowitzka M.A. Chlorophyll a fluorescence in aquatic sciences: methods and applications. Dordrecht: Springer, 2010. 326 pp.
9. Маторин Д.Н., Рубин А.Б. Флуоресценция хлорофилла высших растений и водорослей. Ижевск-Москва: Ижевский институт компьютерных исследований, 2012. 256 с.
10. Strasser R.J., Tsimilli-Michael M., Srivastava A. Analysis of the chlorophyll a fluorescence transient // Chlorophyll a fluorescence. Advances in photosynthesis and respiration, vol. 19 / Eds. C. Papageorgiou and Govindjee. Dordrecht: Springer, 2004. P. 321–362.
11. Lazár D., Schansker G. Models of chlorophyll a fluorescence transients // Photosynthesis in silico / Eds. A. Laisk, L. Nedbal, and Govindjee. Dordrecht: Springer, 2009. P. 85–123.
12. Kalaji H.M., Schansker G., Ladle R. J., Kalaji V., Bosa K., Allakhverdiev S., Elsheery N.I. Frequently asked

questions about in vivo chlorophyll fluorescence: practical issues // *Photosynth. Res.* 2014. Vol. 122. N 2. P. 121–158.

14. Schreiber U. Pulse-amplitude-modulation (PAM) fluorometry and saturation pulse method: an overview // *Chlorophyll a fluorescence. advances in photosynthesis and respiration* / Eds. G.C. Papageorgiou and Govindjee. Dordrecht: Springer, 2004. P. 279–319.

15. Serôdio J., Vieira S., Cruz S., Barroso F. Short-term variability in the photosynthetic activity of micro-phytobenthos as detected by measuring rapid light curves using variable fluorescence // *Mar. Biol.* 2005. Vol. 146. P. 903–914.

16. Ralph P.J., Gademann R. Rapid light curves: a powerful tool to assess photosynthetic activity // *Aquat Bot.* 2005. Vol. 82. N 3. P. 222–237.

17. Matorin D., Antal T., Ostrowska M., Rubin A., Ficek D., Majchrowski R. Chlorophyll fluorimetry as a method for studying light absorption by photosynthetic pigments in marine algae // *Oceanologia.* 2004. Vol. 46. N 4. P. 519–531.

18. Mosharov S.A., Sergeeva V.M., Sazhin A.F., Kremenetskiy V.V., Stepanova S.V. Assessment of phytoplankton photosynthetic efficiency based on measurement of fluorescence parameters and radiocarbon uptake in the Kara Sea // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2019. Vol. 218. P. 59–69.

19. Chow W.S., Aro E.-M. Photoinactivation and mechanisms of recovery // *Photosystem II. Advances in photosynthesis and respiration* / Eds. T.J. Wydrzynski, K. Satoh, and J.A. Freeman. Dordrecht: Springer. 2005. P. 627–648.

20. Vavilin D.V., Polynov V.A., Matorin D.N., Venediktov P.S. Sublethal concentrations of copper stimulate photosystem II photoinhibition in *Chlorella pyrenoidosa* // *J. Plant Physiol.* 1995. Vol. 146. N 5–6. P. 609–614.

Поступила в редакцию 26.05.2022

После доработки 16.07.2022

Принята в печать 27.07.2022

RESEARCH ARTICLE

Features of the distribution and condition of phytoplankton at different depths in the Kislo-Sladkoe Lake partly isolated from the White Sea

D.N. Matorin^{1,*} , D.A. Todorenko¹ , D.A. Voronov⁴ , S.N. Goryachev¹ ,
L.B. Bratkovskaya² , E.D. Krasnova³ 

¹Department of Biophysics, ²Department of General Ecology and Hydrobiology, and ³N.A. Pertsov White Sea Biological Station, Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, 1–12 Leninskie gory, Moscow, 119234, Russia;

⁴A.A. Kharkevich Institute for Information Transmission Problems, Russian Academy of Sciences, 127051, Moscow, 19–1 Bol'shoy Karetnyy pereulok

*e-mail: dnmatorin@mail.ru

Chlorophyll fluorescence methods were used for study of phytoplankton in the Kislo-Sladkoe Lake on the White Sea coast in 2018. In the chemocline (between aerobic and anaerobic zones) of the lake at a depth of 3.3 m a red water layer was observed with chlorophyll *a* concentration of 1.7 µg/L, despite the presence of hydrogen sulfide. This water layer was dominated by cryptophyte algae (*Rhodomonas* sp.), in which a high functional activity of the photosynthetic apparatus was observed in terms of the PI_{ABS} fluorescence parameter, expressed through high values of the quantum yield of the primary photochemical reaction in PS2 (F_V/F_M), the proportion of active RCs (RC/ABS), and the quantum yield of electron transport in PS2 (ϕ_{E0}). Such a high functional activity of the photosynthetic apparatus of cryptophyte algae in the chemocline may indicate the resistance of cryptophyte algae to the presence of hydrogen sulfide. By comparison, the phytoplankton in the surface water layer showed lower photosynthetic activity. Experiments with photoinhibition showed that the chemocline phytoplankton community is characterized by a greater reparative capacity after photooxidative stress despite the increased photosensitivity. Application of chlorophyll fluorescence methods for study of the state of phytoplankton in stratified meromictic water bodies is proposed.

Keywords: White Sea, coastal meromictic water bodies, phytoplankton, photosynthesis, photoinhibition, chlorophyll fluorescence

Funding: The research was carried with the support of the Interdisciplinary Scientific and Educational School of Moscow State University. M.V. Lomonosov “The Future of the Planet and Global Environmental Changes”, the Russian Science Foundation (project number 20-64-46018) and the Russian Foundation for Basic Research (project number 20-04-00465).

Сведения об авторах

Маторин Дмитрий Николаевич — докт. биол. наук, проф., вед. науч. сотр. кафедры биофизики биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-35-03; e-mail: dnmatorin@mail.ru; ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-6164-5625>

Тодоренко Дарья Алексеевна — канд. биол. наук, науч. сотр. кафедры биофизики биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-35-03; e-mail: dariatodor@mail.ru; ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-7344-0256>

Воронов Дмитрий Анатольевич — канд. биол. наук, ст. науч. сотр. Института проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН. Тел.: 8-495-939-09-43; e-mail: da_voronov@mail.ru; ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-7870-3393>

Горячев Сергей Николаевич — канд. биол. наук, вед. науч. сотр. кафедры биофизики биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-11-15; e-mail: goryachev156@gmail.com; ORCID: <http://orcid.org/0000-0003-4004-4270>

Братковская Любовь Борисовна — канд. биол. наук, вед. науч. сотр. кафедры общей экологии и гидробиологии биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-25-18; e-mail: profkom-bio@mail.ru; ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-0511-7983>

Краснова Елена Дмитриевна — канд. биол. наук, ст. науч. сотр. Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-42-33; e-mail: e_d_krasnova@mail.ru; ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-3962-5564>