

СЕЗОННЫЕ БИОГЕОХИМИЧЕСКИЕ И МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ МАЛЫХ ОЗЕР ТАЕЖНОЙ ЗОНЫ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ (АРХАНГЕЛЬСКАЯ ОБЛАСТЬ)¹

© 2012 г. Н. М. Кокрятская*, С. А. Забелина*, А. С. Саввичев**,
О. Ю. Морева*, Т. Я. Воробьева*

*Институт экологических проблем Севера Уральского отделения Российской академии наук
163000 Архангельск, наб. Северной Двины, 23

**Институт микробиологии Российской академии наук
117312 Москва, просп. 60-летия Октября, 7, корп. 2

Поступила в редакцию 13.05.2010 г.

Представлены результаты биогеохимических и микробиологических исследований трех малых озер таежной зоны юго-запада Архангельской обл., различающихся морфометрическими характеристиками, термическим и кислородным режимами, а также степенью антропогенного воздействия. В периоды летней и зимней стратификации на глубоководных участках озер наблюдается формирование анаэробных слоев воды с повышенным содержанием фосфатов, аммония и сульфидной серы (сероводорода) в придонном горизонте. Наиболее высокие значения в содержании сульфидной серы отмечены для мелководного оз. Белого в период зимней межени – 150–210 мкг дм⁻³, в то время как в летний период концентрация сульфидов не отличалась от величин, полученных для других озер (~10 мкг дм⁻³). Численность сульфатредуцирующих бактерий в донных отложениях озер варьировала от 10 до 100 000 кл см⁻³, интенсивность процесса сульфатредукции изменялась от 29 до 3746 мкг S дм⁻³ сут⁻¹. Отмечено наличие сезонных колебаний в распределении сероводорода по столбу жидкости и в изменении активности процесса сульфатредукции в верхних горизонтах донных отложений исследованных озер.

Ключевые слова: малые озера, биогеохимический цикл серы, сульфатредукция, органическое вещество, биогенные элементы.

В условиях возрастающего глобального и локального антропогенного воздействия проблема экологического состояния водных экосистем Европейского Севера России обостряется вследствие их повышенной уязвимости и ограниченных способностей к самоочищению. В Архангельской обл. насчитывается >200 тыс. озер, большая часть которых расположена на юго-западе региона и относится к малым [7]. Химический состав вод малых озер наиболее четко отражает зональную, региональную и локальную специфику условий их формирования и антропогенные процессы, которые происходят в окружающей среде [12]. В настоящее время остается все меньше озер с ненарушенной экосистемой, так как хозяйственной деятельностью охвачены не только собственно озера, но и их водосборные территории. Вмешательство антропогенного фактора в природные процессы стимулирует евтрофирование водоемов, их закисление и изменение газового режима, накопление в компонентах экосистем токсичных

соединений даже при отсутствии прямого техногенного воздействия на водоем [5].

Динамика газового режима в озерах во многом зависит от характера и направленности микробных процессов как в водной толще, так и в донных отложениях (ДО). Органическое вещество (ОВ), образованное в процессе фотосинтеза и попадающее в водоем с водосборной территории, не полностью подвергается аэробным деструкционным процессам в толще воды. Вследствие небольшой глубины водоемов оно быстро оседает на дно, где аэробная деструкция сменяется анаэробной. Следствие развития анаэробных микробных процессов (денитрификации, сульфатредукции, ацетогенеза, метаногенеза) – выделение сероводорода, метана и других восстановленных соединений. Эти явления достаточно распространены и могут возникать как естественным путем, так и под влиянием деятельности человека.

Ранее выполненные исследования ряда малых озер юго-запада Архангельской обл. показали, что в летний период интенсивность процессов продукции ОВ превышает интенсивность его де-

¹ Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект 08-05-98810).

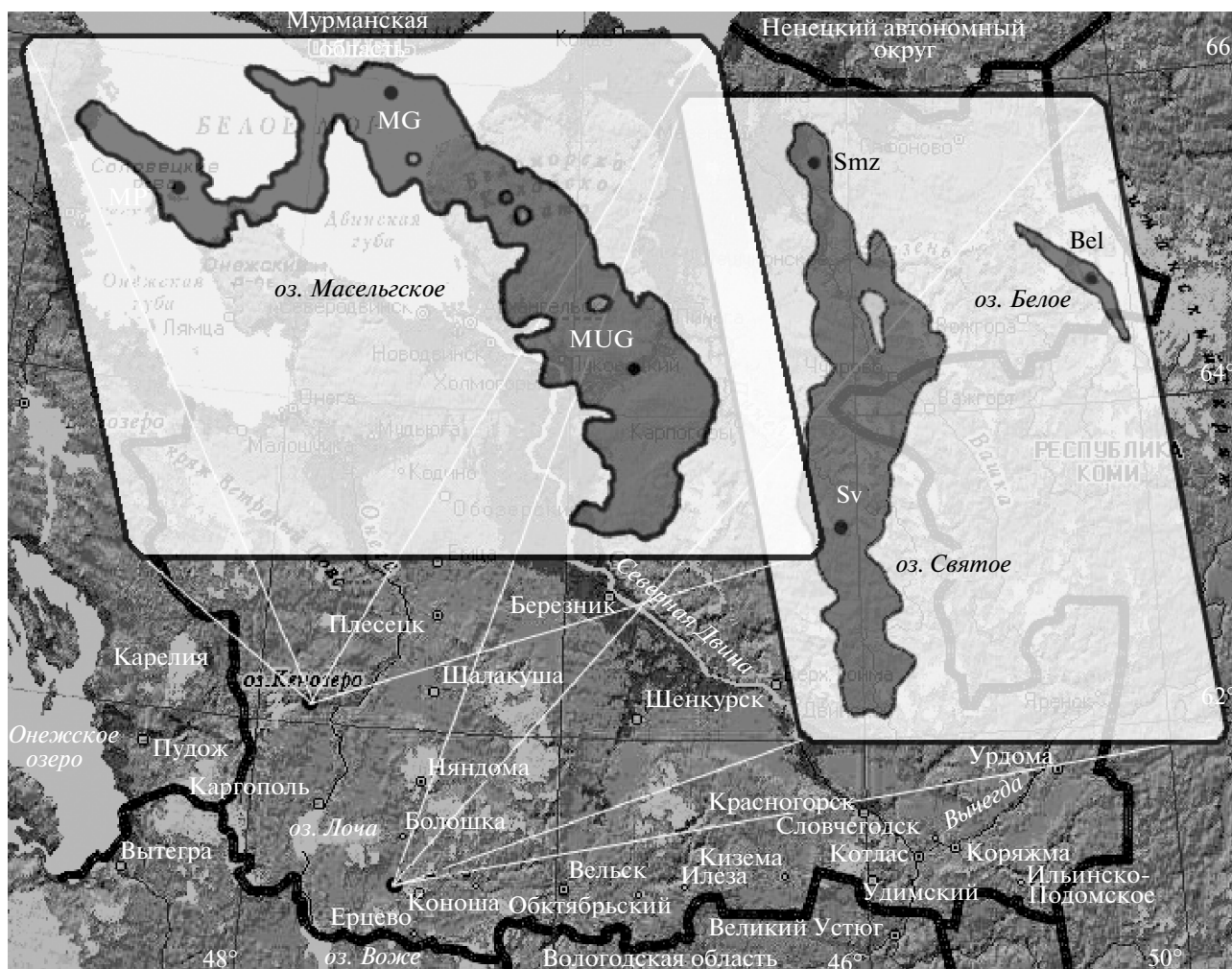


Рис. 1. Карта-схема расположения станций отбора проб на озерах Масельгском, Белом и Святом.

струкции [19]. Этот дисбаланс требует увеличение расхода кислорода на окисление образовавшегося автохтонного ОВ. Это приводит к возникновению гипоксии и развитию анаэробных процессов, одно из которых – бактериальная сульфатредукция и вследствие этого появление в водной среде сероводорода. Присутствие сероводорода (органолептически) было отмечено при проведении рекогносцировочных исследований в глубинных водах оз. Масельгского и во всей толще вод мелководного оз. Белого, где по данным местных жителей в зимнее время отмечаются заморы рыбы.

Основная цель работы – проведение комплексных гидрологических, гидрохимических и микробиологических исследований, направленных на получение количественных характеристик процесса сульфатредукции в трех контрастных по глубине и термическому режиму малых озерах таежной зоны юго-запада Архангельской обл. в различные гидрологические сезоны.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследовались вода и ДО озер, расположенных в среднетаежной географической зоне в юго-западной части Архангельской обл.: Масельгского (Кенозерский национальный парк, водосборный бассейн Балтийского моря), Святого и Белого (район Геобиосферного стационара УрО РАН “Ротковец”, водосборный бассейн Белого моря). Исследования проводились в июле 2007 и в марте 2008 гг. Расположение станций отбора проб приведено на рис. 1.

Морфометрические характеристики озер (табл. 1) оценивались по батиметрической съемке с помощью эхолота с координатной привязкой по GPS, площади водосбора озер – по километровой карте, сток с водосбора – по среднегодовому расходу и площади водосбора р. Онеги [4]. Отбор проб воды выполнялся батометром Нискина, ДО – лимнологическим стратометром с толстостенной стеклянной трубкой с внутренним диаметром 3 см.

Таблица 1. Морфометрические характеристики исследуемых озер

| Характеристики | Озера | | |
|--|-------------|----------|----------|
| | Масельгское | Святое | Белое |
| Длина, км | 6.50 | 4.30 | 1.30 |
| Наибольшая ширина, км | 1.00 | 0.93 | 0.22 |
| Средняя глубина, м | 2.9 | 3.6 | 2.0 |
| Наибольшая глубина, м | 20.0 | 16.0 | 3.7 |
| Площадь зеркала озера, км ² | 3.44 | 2.11 | 0.165 |
| Объем озера, км ³ | 0.01013 | 0.007490 | 0.000337 |

Гидролого-гидрохимические наблюдения проводились по всему водному столбу от поверхности до дна (на расстоянии от него 0.5 м), горизонты опробования выбирались с учетом гидрологических особенностей изучаемых озер. Для гидрологических исследований использовали погружной мультипараметрический зонд STD-90 и глубоководные опрокидывающиеся термометры. В комплекс наблюдений входили: измерения содержания растворенного кислорода (с помощью переносного оксиметра), электропроводности (с помощью зонда STD-90 и переносного кондуктометра HI 8733), температуры воды и pH (с помощью зонда STD-90 и переносного pH-метра HI 8314).

В полевых условиях были получены данные по содержанию фосфатов, нитритов, аммонийного азота, нитратов, сульфидов. Содержание фосфатов определяли колориметрическим методом с молибдатом и аскорбиновой кислотой (модифицированный метод Морфи и Райли), нитритов — колориметрическим методом с сульфаниламидом и этилендиамином (метод Бендшнайдера и Робинсона), аммонийного азота — по реакции с фенолом и гипохлоритом (метод Сэджи—Солорзано) [16]. Концентрация нитратов определялась фотометрически с салициловокислым натрием [10]. Содержание сульфид-ионов определяли фотометрически с NN'-диметил-п-фенилендиамином с предварительной фиксацией ацетатом цинка [15]. Определение концентрации сульфатов проводили методом высокоэффективной жидкостной хроматографии на жидкостном хроматографе “Стайер” с кондуктометрическим детектором (ЗАО Аквилон, Россия).

Численность сульфатредуцирующих бактерий (СРБ) в наддонной воде и ДО определяли методом предельных разведений на среде Постгейта [22]. Интенсивность процесса сульфатредукции определяли радиоизотопным методом с использованием меченого по сере $\text{Na}_2^{35}\text{SO}_4$. Для этого в обре-

занные пластиковые шприцы объемом 5 см³ вносили по 2 см³ осадка и герметично закрывали пробкой из газонепроницаемой бутиловой резины. Образцы воды отбирали в стеклянные флаконы объемом 30 см³, закрывали резиновой пробкой и обжимали алюминиевыми колпачками. Меченый субстрат вводили шприцем по 0.2 мл, прокалывая резиновую пробку. Инкубировали пробы в темноте, в условиях, близких к *in situ*, в течение 25–52 ч. После инкубации с меченым субстратом пробы фиксировали 1 мл 2М раствора КОН. Затем образцы транспортировали в Институт микробиологии РАН, где проводили дальнейшую обработку проб по определению интенсивности сульфатредукции [3].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Общая характеристика водоемов. Исследуемые водоемы представлены разными типами по условиям водообмена. Так, по показателю условного водообмена в безледный период оз. Святое — озеро со средним водообменом, оз. Белое — сильно водообменное, оз. Масельгское — с малой величиной водообмена [19]. Воды озер Святого и Белого относятся к среднеминерализованным (116–299 мкСМ см⁻¹), Масельгского — к мало минерализованным (44.5–98.6 мкСМ см⁻¹), гидрокарбонатного класса кальциевой группы. На глубоководных станциях исследуемых озер отмечено увеличение величины минерализации в придонных горизонтах воды, наиболее ярко выраженное в зимний период, когда она возрастает по сравнению с поверхностными водами в 1.4–2.3 раза. Средние величины pH озер варьировали в пределах 6.3–7.5, минимальные значения были отмечены для придонных горизонтов [12, 19].

Особенности температурного и кислородного режимов водной толщи. Во время летней межени на глубоководных станциях озер Масельгского (ст. MG, 19 м; ст. MP, 20 м) и Святого (ст. Sv, 16 м) наблюдалось падение температуры в придонных горизонтах по сравнению с поверхностью на 10–13°C (рис. 2а, б). На мелководных участках оз. Масельгского (ст. MUG, 5 м) и в оз. Белом (ст. Bel, 3 м) температура по столбу воды практически не меняется (табл. 2); для мелководной станции оз. Святого (ст. Smz, 5 м), напротив, в придонном слое отмечено резкое падение температуры с градиентом 6.6°C/м. В период зимней межени в марте 2008 г. (табл. 3) на глубоководных станциях основной перепад температуры наблюдался в верхнем 3–4-м слое воды (рис. 2г–д); на мелководных станциях температура от нижней кромки льда до дна увеличивалась практически линейно. Таким образом, по распределению температуры в период стратификации озера Масельгское и Святое отно-

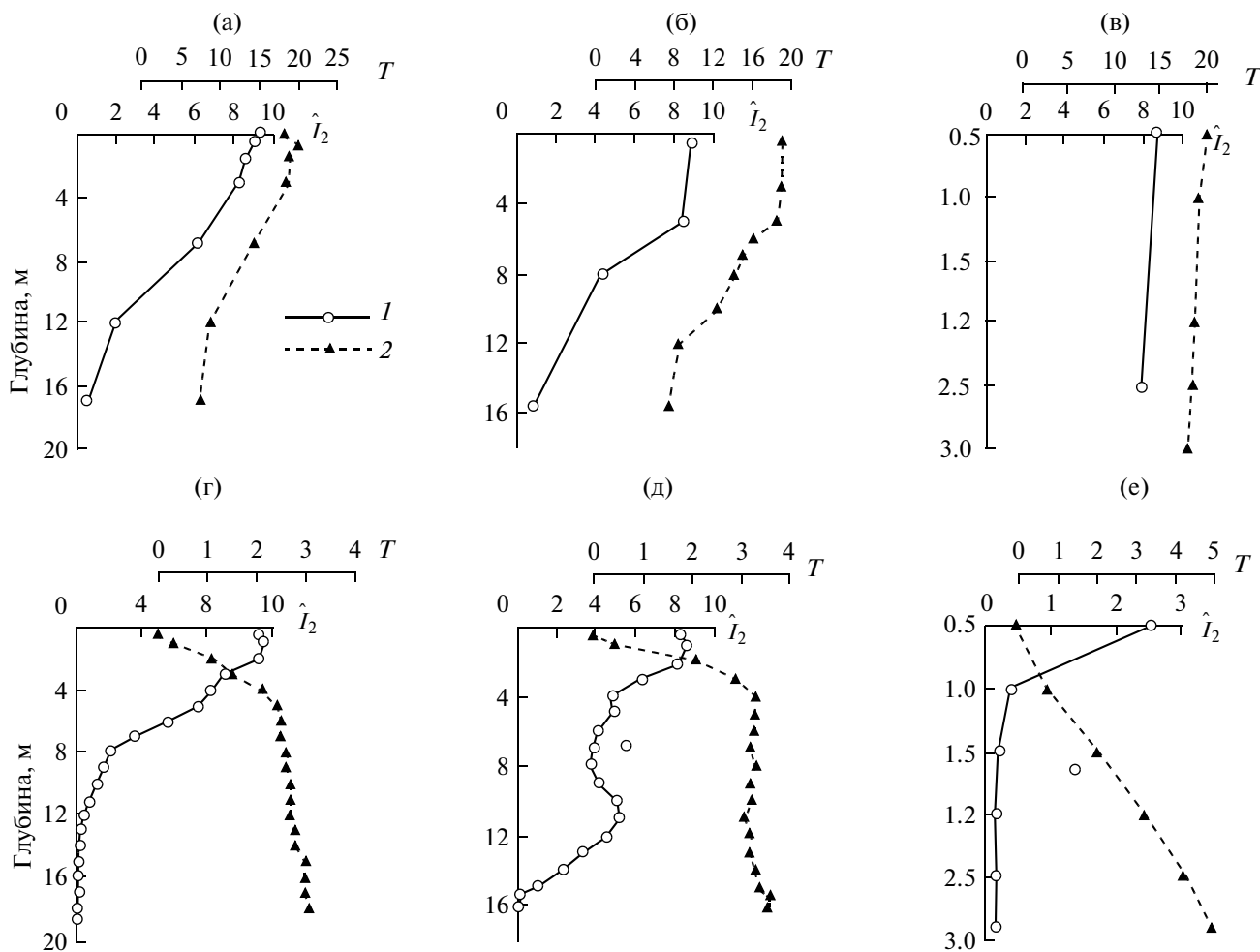


Рис. 2. Вертикальный профиль распределения растворенного кислорода I и температуры 2 в воде озера Масельского (а, г), Святого (б, д), и Белого (в, е) в период летней (а–в) и зимней (г–е) стратификации.

сятся к метатермическому, а оз. Белое – к эпитермическому типам [19].

В периоды зимней и летней стагнации наблюдается выраженная стратификация в содержании растворенного кислорода (табл. 2, 3). На глубоководных станциях озера Масельского и Святого придонный анаэробный слой четко выражен в период как летней (рис. 2а, б), так и зимней стратификации (рис. 2г, д): содержание растворенного кислорода уменьшалось по вертикали от 104 до 4 и от 68 до 0.5% насыщения на оз. Масельском, а на оз. Святом – от 99 до 7 и от 60 до 0.7% соответственно в июле 2007 и в марте 2008 г. В мелководной части озера в период летней межени вследствие активного перемешивания вод содержание растворенного кислорода выровнено и изменяется в озерах Масельском от 103 до 97, Святом – от 102 до 67 и Белом (рис. 2в) – от 99 до 87%. В подледный период содержание растворенного кислорода в Ротковецких озерах существенно ниже по сравнению с мелководьем оз. Масельского

(табл. 3); в то же время для всех мелководных станций отмечено развитие гипоксии в придонных слоях: содержание растворенного кислорода уменьшается в озерах Масельском – от 73 до 2.5, Святом – от 35 до 0.5, Белом (рис. 2е) – от 18 до 1%.

Биогенные элементы и продуктивность водной толщи. Выполненные исследования позволили установить, что для придонных горизонтов глубоководных станций исследованных озера характерно концентрирование биогенных элементов, обусловленное процессами минерализации ОВ в ходе седиментации и диагенетического преобразования осадков (табл. 2, 3). В летнюю межень количество фосфатов для глубоководных станций оз. Масельского (МГ и МР) в придонном слое по сравнению с поверхностью возрастало в 3.1, а суммарное содержание соединений неорганического азота – в 5.2 раза; в оз. Святом (ст. Sv) – в 2.2 и 3.4 раза соответственно. В содержании биогенных элементов во всех исследованных озерах от-

Таблица 2. Гидрохимические показатели качества озерной воды в летний период (здесь и в табл. 3 прочерк — отсутствие данных)

| Озеро | Глубина, м | T, °C | O ₂ , мг дм ⁻³ | SO ₄ ²⁻ , мг дм ⁻³ | Содержание, мкг дм ⁻³ | | | | |
|--------------------------|------------|-------|---|--|----------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|------------------|
| | | | | | P-PO ₄ ³⁻ | N-NO ₂ ⁻ | N-NO ₃ ⁻ | N-NH ₄ ⁺ | H ₂ S |
| Масельгское (ст. MG) | 0.5 | 20.08 | 9.22 | 4.0 | 2.71 | 0.80 | — | 50.4 | 7.86 |
| | 3.0 | 18.82 | 8.29 | 4.1 | 3.16 | 0.63 | 4.49 | 36.1 | 8.22 |
| | 7.0 | 14.76 | 6.13 | 3.5 | 2.26 | 1.08 | 25.37 | 46.2 | 7.13 |
| | 12.0 | 9.05 | 2.00 | 4.1 | 5.42 | 2.05 | 67.81 | 118.8 | 6.39 |
| | 17.0 | 7.64 | 0.51 | — | 9.49 | 2.28 | 63.11 | 321.5 | 7.67 |
| Масельгское (ст. MP) | 0.5 | 19.5 | 9.33 | 4.2 | 2.26 | 0.46 | 54.3 | 26.60 | 10.05 |
| | 4.0 | 16.7 | 8.60 | — | 1.81 | 0.34 | 29.1 | 37.24 | 10.05 |
| | 8.0 | 7.0 | 7.08 | — | 1.81 | 0.86 | 121.0 | 36.48 | 9.68 |
| | 13.0 | 5.88 | 6.75 | — | 3.16 | 1.77 | 130.3 | 53.77 | 9.14 |
| | 18.0 | 5.59 | 5.32 | 4.8 | 5.88 | 2.62 | 156.0 | 166.3 | 8.77 |
| Святое (ст. Sv) | 0.5 | 19.2 | 8.90 | 5.9 | 7.68 | 1.25 | 11.65 | 77.33 | 13.15 |
| | 5.0 | 18.6 | 8.41 | 6.3 | 6.78 | 0.57 | 7.59 | 33.44 | 11.69 |
| | 8.0 | 14.4 | 4.32 | 5.9 | 17.18 | 0.69 | 73.02 | 31.73 | 11.51 |
| | 15.5 | 7.65 | 0.79 | 5.5 | 16.72 | 2.79 | 239.8 | 62.13 | 11.33 |
| Масельгское (ст. MUG) | 0.5 | 19.5 | 9.24 | 4.80 | 4.07 | 1.37 | 48.28 | 26.41 | 6.76 |
| | 4.0 | 19.4 | 8.74 | 4.80 | 6.78 | 1.03 | 146.2 | 75.05 | 8.22 |
| Святое (ст. Smz) | 0.5 | 19.0 | 9.20 | — | 8.59 | 0.23 | 30.67 | 34.77 | 13.34 |
| | 3.5 | 17.7 | 6.17 | 3.5 | 8.59 | 1.48 | 14.31 | 42.18 | 12.06 |
| Белое (ст. Bel) | 0.5 | 20.1 | 8.74 | 15.3 | 3.16 | 0.51 | 3.46 | 33.06 | 10.60 |
| | 2.5 | 18.3 | 7.92 | 10.9 | 4.97 | 0.29 | 5.29 | 33.06 | 9.50 |

четливо прослеживаются сезонные изменения — отмечена тенденция их накопления в подледный период и снижение в период вегетации. Так, в оз. Масельгском средние значения содержания фосфатов изменялись от лета к зиме от 3.8 до 8.2 мкг дм⁻³, причем основные изменения были отмечены в придонных горизонтах — от 7.7 до 26.4 мкг дм⁻³ соответственно; общее количество неорганического азота возрастало от 68.5 и 237 мкг дм⁻³ на поверхности и у дна в летнюю межень до соответственно 356 и 808 мкг дм⁻³ зимой. В зависимости от сезона меняется и соотношение форм неорганического азота: если летом в поверхностных водах содержание аммонийного азота лишь немного превышало количество нитратного (соответственно 56.2 и 42.9% суммы форм), то в подледный период нитратный азот доминировал, составляя 89.3% в составе N_{неорг.} В придонных слоях оз. Масельгского, как летом, так и зимой, основной формой неорганического азота был аммонийный — 68.5 и 90.7% суммы форм. Для Ротковецких озер Святого и Белого также были характерны отмеченные сезонные колебания в содержании биогенных веществ: для глубоководной станции оз. Святого общее количество неоргани-

ческого азота возрастало от 90.2 и 304 мкг дм⁻³ на поверхности и у дна в летнюю межень до соответственно 254 и 394 мкг дм⁻³ зимой, причем, если летом в составе неорганического азота в поверхностных горизонтах доминировал аммонийный азот (85.7% суммы форм), а в придонных — нитратный (78.7), то в зимний период по всей толще вод ведущую роль играл только нитратный азот (86.8 и 94.9% соответственно). Можно отметить, что, если для глубоководной станции этого озера сезонные изменения в распределении фосфатов выражены не столь отчетливо, как для азота, то для мелководной станции при сохранении общих тенденций в распределении форм неорганического азота отмечено значительное (почти в 20 раз) возрастание количества фосфатов в придонных слоях воды в подледный период. Возможно, на этом отражается тот факт, что данная станция наиболее антропогенно нагружена — вокруг этого участка озера расположены жилые дома населенного пункта Климовского. Для мелководного оз. Белого, окружающая территория вокруг которого в настоящее время не вовлечена в сельскохозяйственную деятельность, столь резких колебаний в содержании фосфатов не наблюдалось, од-

Таблица 3. Гидрохимические показатели качества озерной воды в зимний период

| Озеро | Глубина, м | T, °C | O ₂ , мг дм ⁻³ | SO ₄ ²⁻ , мг дм ⁻³ | Содержание, мкг дм ⁻³ | | | | H ₂ S |
|--------------------------|------------|-------|---|--|----------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|------------------|
| | | | | | P-PO ₄ ³⁻ | N-NO ₂ ⁻ | N-NO ₃ ⁻ | N-NH ₄ ⁺ | |
| Масельгское (ст. MG) | 1.0 | 0.3 | 11.50 | 5.5 | 1.81 | 0.63 | 196.9 | 26.63 | 6.43 |
| | 2.0 | 1.1 | 11.20 | — | — | 0.68 | 199.1 | 24.73 | 5.42 |
| | 3.0 | 1.5 | 9.10 | — | 0.90 | 0.68 | 221.6 | 22.82 | 6.23 |
| | 6.0 | 2.5 | 5.70 | — | 2.71 | 0.86 | 259.6 | 26.63 | 6.43 |
| | 10.0 | 2.7 | 1.34 | — | 7.68 | 1.03 | 469.7 | 25.68 | 6.23 |
| | 13.0 | 2.8 | 0.30 | — | 10.39 | 3.14 | 437.8 | 70.94 | 6.43 |
| | 16.0 | 3.0 | 0.17 | — | 11.30 | 3.02 | 121.5 | 327.1 | 7.63 |
| | 18.5 | 3.1 | 0.15 | 6.47 | 28.92 | 4.85 | 47.85 | 784.6 | 15.87 |
| Масельгское (ст. MP) | 1.0 | 0.4 | 9.53 | 4.9 | 3.16 | 0.23 | 226.1 | 23.2 | 11.65 |
| | 5.0 | 2.0 | 7.48 | — | 2.71 | 0.17 | 218.4 | 23.2 | 11.25 |
| | 10.0 | 2.8 | 6.36 | 7.5 | 3.16 | 0.23 | 221.1 | 22.4 | 11.85 |
| | 12.0 | 3.2 | 3.60 | — | 3.16 | 0.29 | 281.1 | 55.2 | 11.45 |
| | 14.0 | 3.4 | 1.90 | — | 3.62 | 0.34 | 331.7 | 21.1 | 11.65 |
| | 16.0 | 3.8 | 0.17 | — | 4.97 | 0.57 | 427.4 | 57.4 | 11.25 |
| | 18.0 | 4.0 | 0.10 | — | 14.01 | 0.68 | 223.9 | 538.8 | 34.35 |
| | 19.5 | 4.2 | 0.07 | 8.9 | 23.95 | 1.54 | 96.8 | 680.0 | 29.33 |
| Святое (ст. Sv) | 1.0 | 0.4 | 8.67 | 6.7 | 9.04 | 1.65 | 223.3 | 29.29 | 10.65 |
| | 3.0 | 2.9 | 6.32 | — | 8.13 | 0.86 | 222.8 | 14.84 | 15.67 |
| | 5.0 | 3.3 | 4.96 | — | 8.59 | 0.91 | 216.7 | 15.98 | 9.44 |
| | 10.0 | 3.2 | 5.12 | 4.3 | 11.75 | 1.43 | 240.9 | 13.12 | 9.04 |
| | 13.0 | 3.2 | 3.39 | — | 13.11 | 1.71 | — | 24.35 | 8.84 |
| | 15.5 | 3.6 | 0.13 | 10.0 | 26.21 | 2.79 | 374.0 | 17.31 | 8.24 |
| Масельгское (ст. MUG) | 1.0 | 0.3 | 10.70 | 7.2 | 4.52 | 0.23 | 209.0 | 22.63 | 8.24 |
| | 3.0 | 1.7 | 8.84 | 5.4 | 4.07 | 0.23 | 200.2 | 18.64 | 7.23 |
| | 4.0 | 2.2 | 7.92 | — | 2.71 | 0.68 | 211.2 | 29.86 | 7.63 |
| Святое (ст. Smz) | 1.0 | 0.6 | 10.14 | — | 5.87 | 1.03 | 160.6 | 18.26 | 13.46 |
| | 2.5 | 3.6 | 0.16 | — | 31.18 | 5.99 | 242.0 | 21.49 | 12.05 |
| | 3.5 | 4.6 | 0.08 | — | 162.7 | 9.12 | 161.2 | 83.14 | 13.46 |
| Белое (ст. Bel) | 0.5 | -0.1 | 2.55 | 8.7 | — | — | — | — | 146.2 |
| | 1.0 | 0.7 | 0.36 | 16.8 | 10.85 | 1.03 | 224.4 | 49.07 | 184.3 |
| | 2.0 | 3.2 | 0.16 | 16.2 | 19.88 | 0.34 | 199.1 | 29.10 | 208.2 |
| | 2.5 | 4.2 | 0.14 | 132.5 | 22.14 | 0.57 | 219.5 | — | 210.8 |

нако сезонность в их распределении проявилась отчетливо: зимой в поверхностных горизонтах количество фосфатов возрастало в 3.4, в придонных — в 4.4 раза по сравнению с летом (табл. 2, 3). Явно выраженных различий в вертикальном распределении форм неорганического азота для этого озера не выявлено, сохранялось и соотношение между ними в составе суммы форм, как зимой, так и летом. Однако в количественном выражении сезонные колебания в содержании неорганического азота проявлены более значимо — его общее количество изменялось от лета к зиме от 38 до

262 мкг дм⁻³. Причем, если летом в составе N_{неорг} доминировал аммонийный азот (87.5% суммы форм), то зимой — нитратный (84.9%). Выявленные сезонные различия в соотношении неорганических форм азота свидетельствуют о том, что в летнее время анаэробная деструкция ОВ сопровождается выделением восстановленного азота, а в зимнее время аммонийный азот окисляется в процессе микробной нитрификации.

Изучение продукционно-деструкционных процессов проводилось в июле 2007 г. для озер

Масельгского и Святого [20]. В период обследования данные озера характеризовались преобладанием процессов продукции ОВ над его деструкцией, что характерно для озер, способных к быстрому накоплению ОВ и, соответственно, более уязвимых к процессам евтрофирования. В глубоководных областях этих озер, характеризующихся, как было сказано выше, хорошо выраженной вертикальной стратификацией, продукционные процессы ограничены глубиной фотического слоя; с глубиной скорость образования ОВ фитопланктоном уменьшается. Значения аэробной деструкции ОВ в оз. Святом были выше в поверхностных горизонтах, также ограничиваясь концентрациями растворенного кислорода и термическими условиями в стратифицированных биотопах. Для оз. Белого подобные исследования были выполнены в июле 2006 г. [19]. В результате было установлено, что и для этого мелководного озера продукция ОВ превышает его деструкцию, в результате чего накапливается ОВ в илистых осадках, где и происходит его анаэробная деструкция.

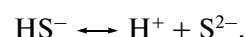
Сероводород и сульфаты в водной среде. Концентрация сульфатов в водах исследованных озер изменялась в пределах 3–10 мг дм⁻³, что характерно для озер с низкой минерализацией вод. Известно, что в водах пресных озер содержание сульфатов колеблется от 5–10 до 60 мг дм⁻³. Присутствие сульфатов в дождевой воде независимо от источника их происхождения обеспечивает повсеместное присутствие этого аниона в озерных водах [18]. Главные источники сульфатов в поверхностных водах — процессы химического выветривания и растворения серосодержащих минералов, в основном гипса, а также окисления сульфидов (пирита) и серы. Значительные количества сульфатов поступают также в водоемы в процессе отмирания организмов, окисления наземных и водных веществ растительного и животного происхождения, с подземным стоком и в результате антропогенного воздействия [5].

Наиболее высокое содержание сульфатов было обнаружено в воде оз. Белого, где их содержание преимущественно составляло 5.1–18.2 мг дм⁻³, достигая максимальных из измеренных значений в подледный период в придонном слое воды — 132 мг дм⁻³ (рис. 3). Для оз. Масельгского оно составило 3.5–6.6 мг дм⁻³ и несколько больше для оз. Святого — 3.5–10.0 мг дм⁻³. В целом в период исследований не выявлено ни сезонных изменений концентраций сульфатов, ни каких-либо явно выраженных закономерностей в их вертикальном распределении в воде изучаемых озер (рис. 3а–е).

Таким образом, обобщая все вышеперечисленное, можно отметить, что в изучаемых озерах имеются все условия, способствующие активизации анаэробных процессов деструкции ОВ, а именно

– наличие доступного ОВ аллохтонного и автохтонного генезиса, анаэробные условия, подготовленные деятельностью аэробных гетеротрофов и микробиоты брожения, и, наконец, присутствие в воде сульфатов.

Проведенные исследования показали, что в воде всех исследованных озер присутствует растворенный в воде сероводород, содержание которого составляло в среднем 5–15 мкг дм⁻³ (табл. 2, 3). Растворенный сероводород в силу высоких значений рН воды (6.3–7.5) находится преимущественно в виде гидросульфид-иона. Сероводород, как известно, — очень слабая двухосновная кислота



Степень ионизации сероводорода, как и любой кислоты, зависит от физико-химических условий среды (величины рН, температуры, минерализации/солености, давления). В кислой среде практически отсутствуют ионные формы сероводорода, а сам он находится в молекулярно растворенном состоянии. При повышении значений рН уменьшается количество растворенного молекулярного сероводорода и увеличивается доля его ионизированных форм — сульфид- и гидросульфидионов. Несмотря на меньшие количества молекулярного сероводорода по сравнению с ионными формами, особое внимание уделяется именно недиссоциированному соединению. Это связано с его большей токсичностью, в результате чего молекулярный сероводород представляет опасность для гидробионтов [17].

По используемой авторами методике (как и по большинству существующих в настоящее время химическим методам определения сероводорода) в анализируемой воде можно установить только содержание свободного H_2S , т.е. сумму $[\text{H}_2\text{S}] + [\text{HS}^-] + [\text{S}^{2-}]$. Данные по состоянию сероводорода, т.е. по содержанию его отдельных форм, можно получить только расчетным путем [15].

При выполнении гидрохимических исследований было отмечено, что лишь в придонных слоях воды глубоководных станций озер Масельгского и Святого содержание кислорода существенно (не менее чем на порядок) уменьшалось по сравнению с поверхностью. Однако, как видно из данных таблиц 2 и 3, присутствие растворенного сероводорода отмечено не только в придонных слоях воды, но и по всей водной толще. Так, в глубоководных участках озер Масельгского и Святого во время зимней межени концентрация сульфидов в придонной воде возрастала в 2.5–5.0 раз по сравнению с поверхностью, достигая 16–40 мкг дм⁻³ (рис. 3г, д). В летнюю межень картина меняется на противоположную — максимальные концентрации сероводорода чаще при-

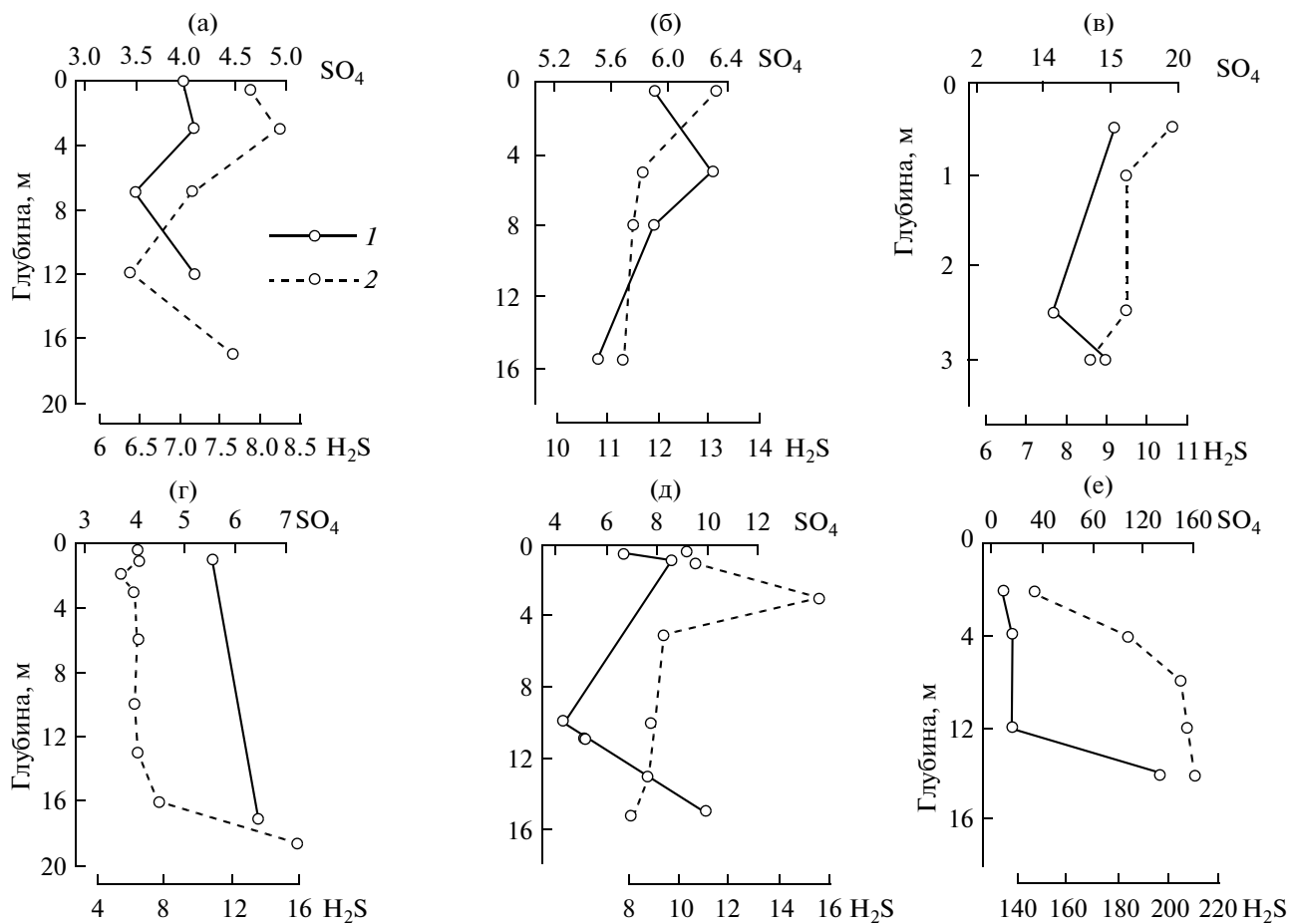


Рис. 3. Вертикальное распределение сульфатов 1 и сульфидов 2 в воде озера Масельского (а, г), Святого (б, д) и Белого (в, е) в летний (а–в) и зимний (г–е) периоды.

урочены к поверхностным горизонтам глубоководных станций (рис. 3а, б). Возможно, это происходит вследствие усиления активности продуцирующих сероводород сульфатредуцирующих бактерий при повышении температуры верхних горизонтов воды по сравнению с более холодными придонными слоями (в летнее время воды глубоководных станций стратифицированы).

Наиболее высокие значения содержания сульфидной серы отмечены для оз. Белого в период зимней межени – 146–210 мкг дм⁻³ при том, что летом уровень содержания сульфидов не отличался от данных, полученных для других озер – порядка 10 мкг дм⁻³ (рис. 3в, е). Максимально высокие концентрации сероводорода были приурочены к придонным горизонтам, однако абсолютно все отобранные пробы воды этого озера в зимнюю межень 2008 г. имели выраженный запах сероводорода (при среднем содержании 90 мкг дм⁻³). Специфический запах имели и ДО этого водоема, причем не только зимой, но и летом, когда они покрыты тонкой окисленной пленкой.

Анализируя данные рис. 3, можно отметить, что в летний период на глубоководных станциях озера Масельского и Святого после прохождения слоя температурного скачка концентрация сероводорода, до этого момента уменьшающаяся по мере углубления, начинает достаточно резко возрастать. Происходит этот процесс на фоне уменьшения концентрации растворенного кислорода до уровня, соизмеримого с данными для зимы. Наличие двух максимумов в распределении растворенного сероводорода позволяет предположить существование двух источников его поступления в озерные воды в летний период. Один источник – продуцирование сероводорода сульфатредуцирующими бактериями в теплых, обогащенных органикой поверхностных слоях воды. Локальные анаэробные условия, благоприятные для процесса бактериальной сульфатредукции в кислородных водах, создаются в микронизах свежего, только что отмершего органического детрита взвеси [21]. Другой источник сероводорода в водной толще – поступление его из ДО. Именно генерацией сероводорода в придонном слое воды и/или его

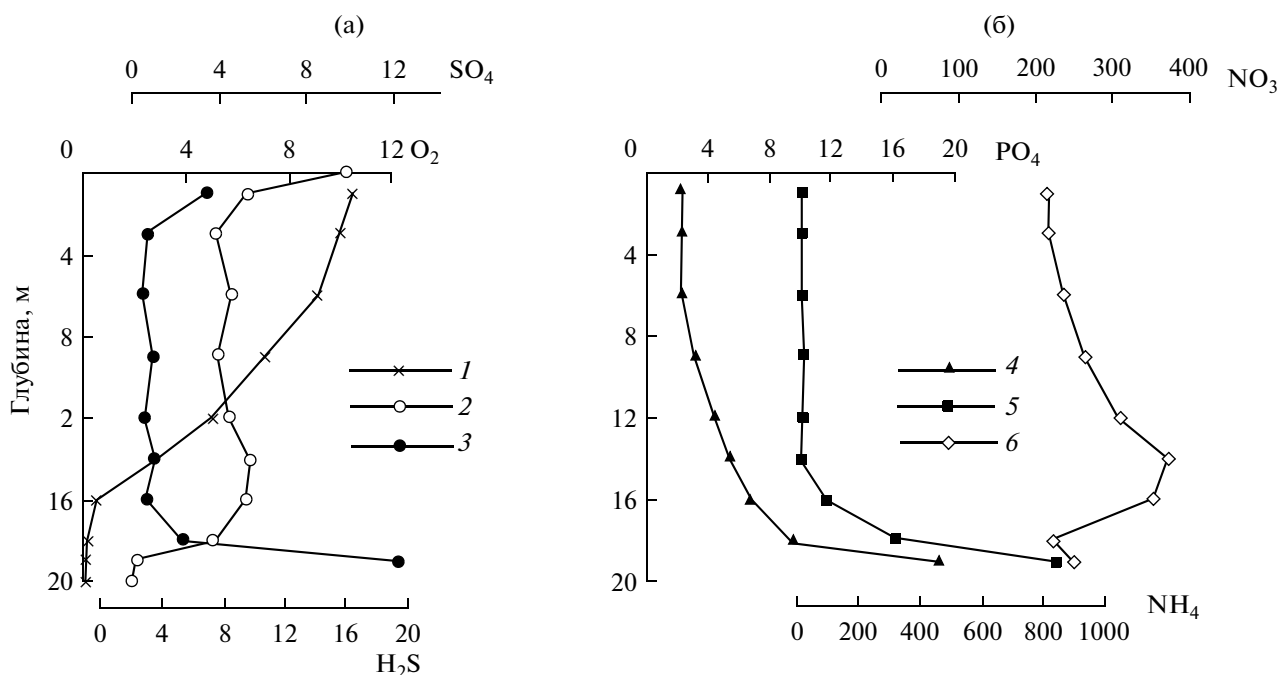
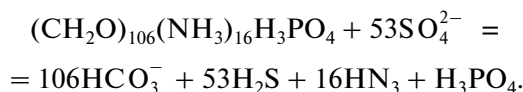
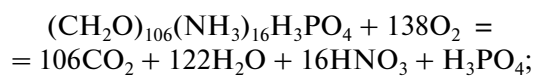


Рис. 4. Вертикальное распределение гидрохимических параметров глубоководной станции МР озера Масельского в зимний период: кислорода (O_2) 1, сульфатов (SO_4^{2-}) 2, H_2S 3, фосфатов PO_4^- 4, аммония NO_3^- 5 и нитратов NO_4^+ 6.

диффузией из ДО можно объяснить придонные максимумы в распределении сероводорода в воде не только глубоководных, но и мелководных станций. В пользу того, что определяемый в придонных горизонтах сероводород появился в воде в результате сульфатредукции, а не при гниении ОБ, свидетельствует наличие максимумов аммонийного азота и фосфатов в этих же водах. Согласно известной модели, основывающейся на среднем составе планктона и впервые предложенной Ф. Ричардсоном, минерализация ОБ в аэробных и анаэробных условиях осуществляется по следующей схеме:



Приведенные уравнения описывают распад ОБ в аэробных и анаэробных условиях соответственно. При отсутствии стагнации минерализация ОБ в ходе седиментации и осадкообразования происходит в аэробных условиях за счет растворенного в воде кислорода. При этом продукты распада ОБ пополняют запасы биогенных элементов в воде. При анаэробном разложении процесс бактериальной сульфатредукции – основной (наряду с метанообразованием), и для окисления ОБ используется кислород сульфатов. При этом содер-

жание в иловой/наддонной воде бикарбонатов, аммония и фосфатов возрастает с одновременным уменьшением содержания сульфатов. Показателен в этом плане рис. 4, на котором хорошо видно, как с развитием гипоксии на глубоководной станции МР оз. Масельского в подледный период развитие процесса сульфатредукции сопровождается накоплением в придонных слоях сероводорода, фосфатов и аммония при заметном уменьшении в наддонной воде сульфатов.

В результате выполненных работ установлено, что наряду с сероводородом по всей глубине изучаемых водоемов присутствуют элементная и тиосульфатная формы восстановленной неорганической серы. Эти соединения – промежуточные формы в окислительно-восстановительном биогеохимическом цикле серы между H_2S и SO_4^{2-} : $SO_4^{2-} - SO_3^{2-} - S_2O_3^{2-} - S^0 - S^{2-}$. Важно отметить, что элементная сера образуется только на пути окисления сероводорода или сульфидов, но не в ходе бактериального восстановления сульфатов.

Для изучения микроконцентраций восстановленных неорганических соединений серы была использована специальная методика [1], предусматривающая аналитическое определение из одной пробы воды следующих форм серы: сульфидной (свободный H_2S , сульфидная сера растворенных полисульфидов и кислоторастворимых сульфидов), элементной (взвешенная и раство-

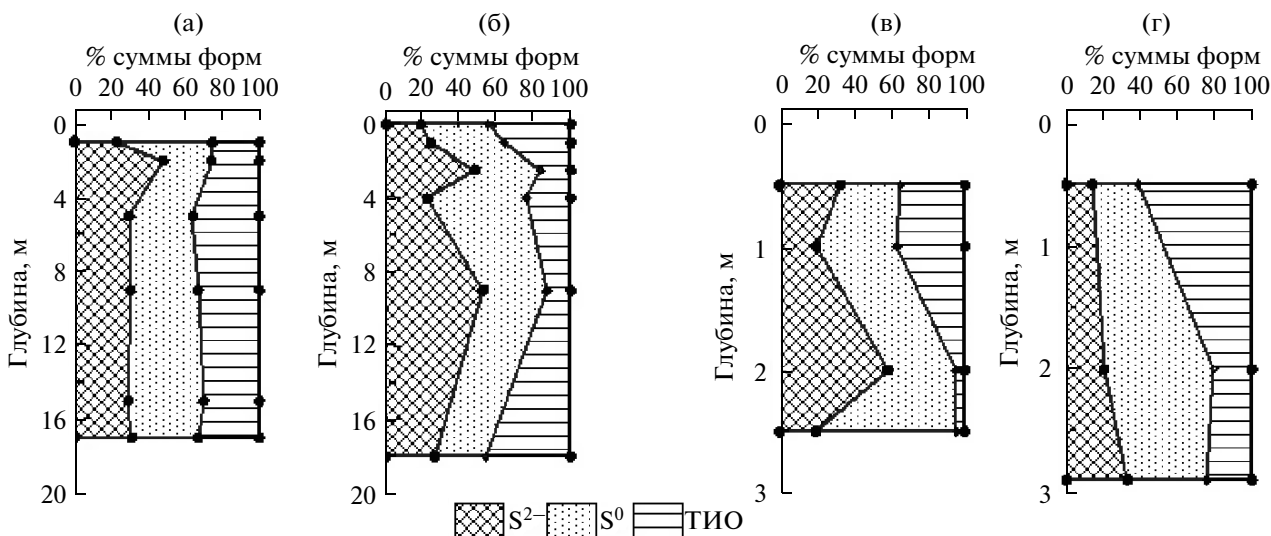


Рис. 5. Соотношение форм неорганической восстановленной серы в воде озер Масельского (ст. МГ) и Белого в зимний (а, в) и летний (б, г) периоды.

ренная S^0 и элементарная сера полисульфидов) и серы тиосульфатов (в сумме с сульфитами). Данная методика была использована авторами при изучении трансформации сероводорода в водах устьевом участка Северной Двины [2].

Концентрации недоокисленных форм серы в целом были сопоставимы с содержанием растворенного сероводорода. Соотношение между ними на глубоководных станциях оз. Масельского (МГ и МР) было довольно однородно, что хорошо иллюстрирует рис. 5а, б, на котором отчетливо видно доминирование сульфидной серы в поверхностных горизонтах воды в летний период (происхождение этих максимумов было рассмотрено выше). Для оз. Белого можно отметить наличие сезонных изменений в распределении восстановленной неорганической серы (рис. 5в, г). Так, в подледный период при ярко выраженном дефиците кислорода содержание тиосульфатов (наиболее окисленной из трех рассматриваемых форм) в придонных горизонтах уменьшается в 3 раза по сравнению с поверхностью; летом – напротив, окисление сероводорода наиболее активно идет именно в поверхностных слоях воды, и тиосульфаты здесь – основная форма.

Приведенные данные, как и ранее выполненные исследования, показывают, что сероводород и продукты его трансформации (другие восстановленные формы неорганической серы) могут присутствовать в содержащих кислород водах (даже при 100%-ном насыщении им вод). Присутствие всех изучаемых форм одновременно означает, что процессы образования сероводорода кинетически опережают процессы его окисления. Пояснить же вопрос о природе соединений восстановленной серы в кислородных водах изучаемых озер помо-

гут дальнейшие исследования в этом направлении.

Численность СРБ и интенсивность процесса сульфатредукции в наддонной воде и ДО. Одновременно с гидрохимическими исследованиями проводились микробиологические исследования параметров процесса сульфатредукции в наддонной воде и ДО исследуемых озер. Результаты определения сульфатов – необходимого компонента для протекания процесса сульфатредукции – показали, что наиболее высокое их содержание было обнаружено в ДО оз. Белого, где их концентрация в летний период варьировала от 170.3 до 715.5 мг S дм⁻³ (рис. 6ж). Их вариации составили в озерах Масельском – 6.5–43.0, Святом 19.8–47.9 мг S дм⁻³ (рис. 6а, г соответственно). В подледный период концентрация сульфатов в верхнем слое ДО озер Масельского и Святого повышается в среднем в 2.1 и 2.7 раза соответственно, в оз. Белом, напротив, уменьшается в 1.4 раза. По вертикали исследованной толщи осадков (30 см) содержание сульфатов изменяется по-разному. Так, в оз. Масельском их концентрация увеличивается от 71 до 106 мг S дм⁻³ от верхнего слоя ДО к нижнему (рис. 6а); в оз. Святом – снижается от 96 до 64 мг S дм⁻³ от верхнего слоя до глубины 15 см, а затем вновь увеличивается к нижнему слою осадка до 98 мг S дм⁻³ (рис. 6д); в оз. Белом зимой наблюдается обратная тенденция по сравнению с летней меженью – концентрация сульфатов снижается по профилю ДО от 638 до 147 мг S дм⁻³ (рис. 6ж). Интересно отметить, что если на глубоководных станциях озер Масельского и Святого концентрации сульфатов уменьшаются в 1.5–2.7 раза как по глубине осадка, так и в сезонном аспекте, то в оз. Белом – увеличивается в 4.2 раза

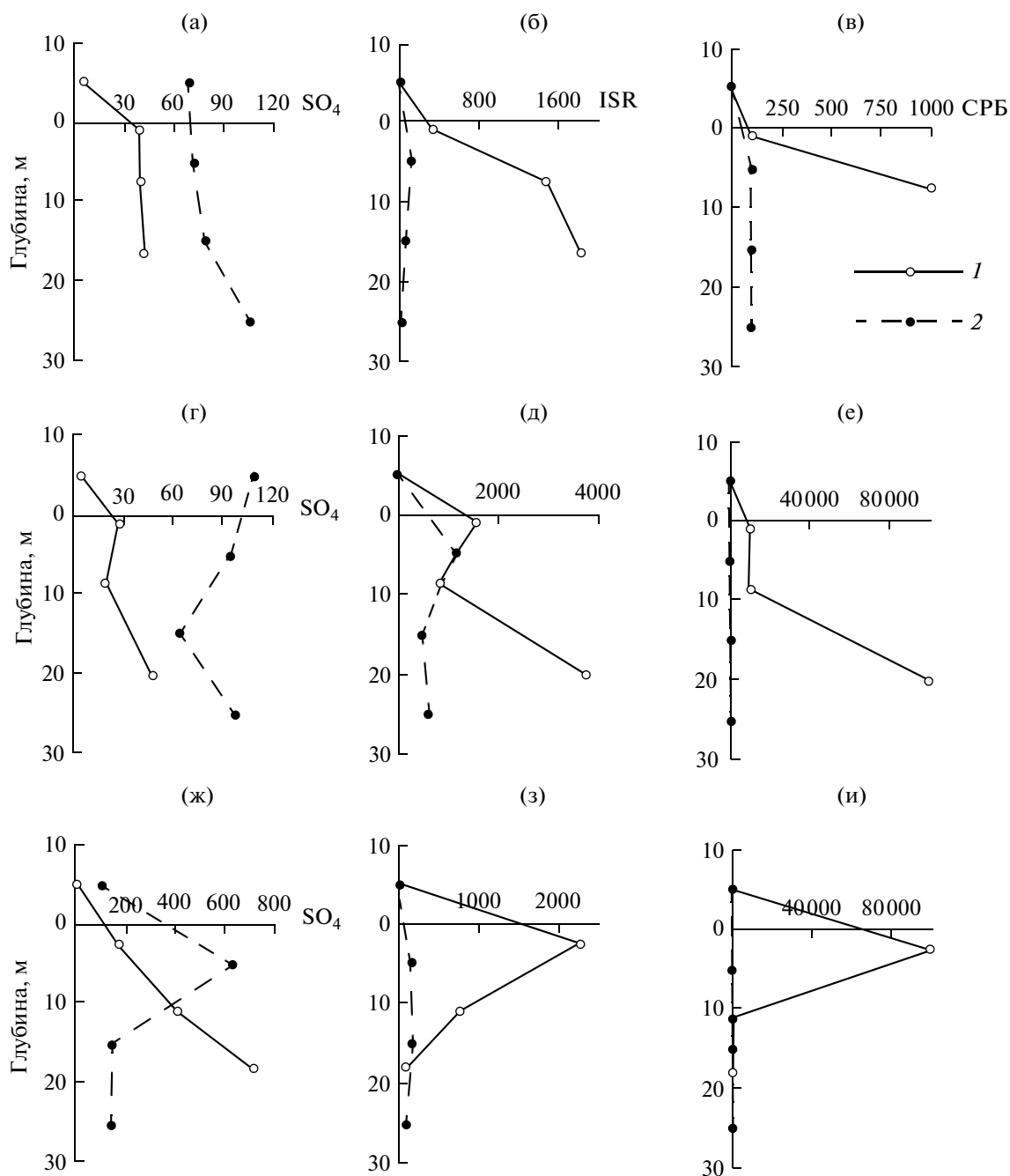


Рис. 6. Вертикальное распределение SO_4^{2-} , интенсивности сульфатредукции (ISR), численности СРБ и органического углерода ($\text{C}_{\text{орг}}$) в верхнем слое ДО озера Масельского (а–в), Святого (г–е) и Белого (ж–и) в летний 1 и зимний 2 периоды.

по глубине осадка в июле и, наоборот, уменьшается в 4.3 раза в марте, в среднем уменьшаясь от июля к марту в 1.4 раза. Возможно, это обусловлено процессом их высвобождения при отмирании водной растительности и организмов и/или активно протекающими процессами окисления сероводорода, выделившегося в процессе сульфатредукции.

Концентрация СРБ в исследованных озерах в июле колебалась от 10 в наддонной воде до 100000 кл см^{-3} в ДО (рис. 6в, е, и). В оз. Белом выявлено их максимальное содержание в поверхностном слое ДО – 100000 кл см^{-3} , по мере углубления в толщу осадка их концентрация снижается до 100 кл см^{-3} (рис. 6и). Такая же закономерность выявлена и в активности бактерий – максималь-

ная скорость сульфатредукции в оз. Белом зафиксирована в поверхностном слое, при углублении в осадок наблюдается ее снижение с 2254 до 83.1 мкг S дм⁻³ сут⁻¹ (рис. 6з). Можно отметить, что подобная скорость сульфатредукции (2.2 мкг S дм⁻³ сут⁻¹) наблюдалась в поверхностном слое ДО мелководного ($H_{\max} = 2$ м) эвтрофного оз. Линэжарис при концентрации сульфатов 41.3 мкг S дм⁻³ [8]. Поскольку в оз. Белом содержание сульфатов в наддонной и иловой воде значительно выше по сравнению с другими исследованными озерами, столь резкое снижение численности и активности сульфатредуцирующих бактерий по мере погружения в толщу отложений при обеспеченности процесса достаточным количеством сульфатов и ОВ (7–12%) связано с тем, что интенсивность сульфатредукции определяется не только количеством ОВ, но и его качественным составом. Сульфатредуцирующие бактерии не могут метаболизировать сложные органические субстраты, им необходимы соединения с относительно низким молекулярным весом. Массовое развитие макрофитов, характерное для оз. Белого, — источник устойчивых для биодеструкции органических полимеров, и оно требует более длительного времени для их разложения до легкоусваиваемого субстрата. Кроме того, в ДО оз. Белого быстро развиваются восстановительные условия, аэробная деструкция ОВ не происходит, и с увеличением глубины количество легкодоступного ОВ снижается. Следствие этого — уменьшение как численности СРБ, так и их активности. Увеличение интенсивности сульфатредукции в местах концентрации макрофитов и водорослей отмечено в работе [13].

По усредненным показателям для озер Масельского и Святого наиболее активно процесс сульфатредукции протекал на глубоководных станциях и составлял 1212 и 2052 мкг S дм⁻³ сут⁻¹ соответственно. В оз. Святом содержание СРБ изменялось от 1000 до 100 000 кл см⁻³; максимальная интенсивность сульфатредукции (3747 мкг S дм⁻³ сут⁻¹) и максимальная численность СРБ зафиксированы в нижнем слое осадка (15–25 см) (рис. 6д, е). В глубоководной части оз. Масельского концентрация СРБ составила 100–1000 кл см⁻³ (рис. 6в); интенсивность сульфатредукции увеличивалась с глубиной и достигала максимума (1824 мкг S дм⁻³ сут⁻¹) в слое 13–20 см (рис. 6б). Значения интенсивности сульфатредукции, выявленные авторами в ДО исследуемых озер в летний период, сопоставимы с таковыми в осадках карстовых озер с высоким содержанием сульфатов [14] и на порядок выше, чем в мезотрофных и некоторых эвтрофных озерах [9]. Высокая активность сульфатредукции в ДО оз. Масельского может быть связана с низкой эффективностью аэробной бактериальной деструкции в водной

толще и накоплением неразложившегося автохтонного ОВ в ДО. Результаты изучения интенсивности продукционно-деструкционных процессов и содержания растворенного органического углерода [19] в оз. Масельском летом 2007 г. подтверждают это предположение. В мелководной части оз. Масельского максимальные значения интенсивности сульфатредукции выявлены в подповерхностном слое осадка (2–6 см), далее наблюдается резкое снижение активности этого процесса.

В наддонной воде озер был также зафиксирован процесс сульфатредукции, но его интенсивность была на несколько порядков ниже, чем в поверхностном слое ДО (0.03–0.2 мкг S дм⁻³ сут⁻¹). Сравнение с литературными данными показало, что интенсивность сульфатредукции в наддонной воде сопоставима по значениям с интенсивностью в ДО некоторых олиготрофных озер [6].

В период зимней стагнации в исследуемых озерах наблюдалось снижение интенсивности процесса сульфатредукции по сравнению с летним периодом. Однако сезонный коэффициент ослабления интенсивности процесса в поверхностном слое осадков сильно различается для исследованных озер: от 0.75 в оз. Святом до 0.06 в оз. Белом. Максимальная интенсивность сульфатредукции обнаружена в осадках оз. Святого, минимальная — в оз. Белом (рис. 6б, д, з). Наибольшая интенсивность сульфатредукции отмечалась в поверхностном горизонте осадка (0–10 см). При углублении в толщу осадка интенсивность сульфатредукции снижалась от 1196 на поверхности до 618.5 мкг S дм⁻³ сут⁻¹ на глубине 20–25 см в оз. Святом и от 130.8 на поверхности до 22.4 мкг S дм⁻³ сут⁻¹ на глубине 20–25 см в оз. Масельском. Результат активности сульфатредуцирующих бактерий — снижение концентрации сульфата в поровой (иловой) воде от поверхности к нижележащим слоям осадка оз. Белого; в осадках озер Масельского и Святого такой тенденции не прослеживается. Численность СРБ зимой также была значительно ниже по сравнению с летом и изменялась от 10 до 100 кл см⁻³; распределение ее по глубине осадков равномерно во всех исследованных озерах. Кроме того, в пробах, отобранных зимой, СРБ были обнаружены в толще воды на глубине 2.5 м (10 кл см⁻³) в оз. Белом и в наддонной воде всех исследованных озер; причем в оз. Белом их концентрация в наддонной воде была такой же, как и в ДО, что позволяет говорить о неблагоприятной экологической ситуации в данных озерах в период зимней стагнации.

ВЫВОДЫ

В результате выполнения комплексных исследований для трех малых озер таежной зоны юго-запада Архангельской обл. — Масельского, Свя-

того и Белого установлено, что как в летний, так и в зимний периоды их глубоководные воды стратифицированы с развитием гипоксии в придонных горизонтах.

Установлено, что для придонных горизонтов глубоководных станций исследованных озер характерно концентрирование биогенных элементов, обусловленное процессами минерализации ОВ в ходе седиментации и диагенетического преобразования осадков. Содержание фосфатов возрастало в 2–3 раза, а суммарное содержание неорганического азота – в 2–5 раз по сравнению с поверхностными водами.

Высокая продуктивность озер, неэффективность аэробной деструкции ОВ, достаточное содержание сульфатов создают благоприятные условия для активизации анаэробных процессов, в частности – бактериальной сульфатредукции. Установлено, что в воде всех исследованных озер в микроколичествах (в среднем 5–15 мкг дм⁻³) присутствует растворенный в воде сероводород, который находится преимущественно в виде гидросульфид-иона. Наиболее высокие значения содержания сульфидной серы (146–210 мкг дм⁻³) отмечены для мелководного оз. Белого в период зимней межени. В исследованные сезоны повышенные количества сероводорода приурочены к придонным обедненным кислородом горизонтам и обусловлены его генерацией сульфатредуцирующими бактериями в ДО и придонных слоях воды.

Наряду с сероводородом по всей глубине исследованных водоемов присутствуют элементная и тиосульфатная формы восстановленной неорганической серы. Концентрации недоокисленных форм серы в целом были сопоставимы с содержанием растворенного сероводорода. Сезонные колебания в распределении восстановленной неорганической серы наиболее ярко проявились для оз. Белого, где в подледный период при ярко выраженном дефиците кислорода содержание тиосульфатов (наиболее окисленной из трех рассматриваемых форм) в придонных горизонтах уменьшается в 3 раза по сравнению с поверхностью. Летом – напротив, окисление сероводорода наиболее активно идет именно в поверхностных слоях воды. Одновременное присутствие в кислородных водах сероводорода и продуктов его трансформации можно объяснить только с позиции неравновесности природной биогеохимической системы серы, когда одновременно протекают разнонаправленные процессы образования сероводорода (сульфидов) и окисления последнего через элементную серу и тиосульфат до сульфата.

В ДО исследованных озер, благодаря достаточному количеству доступного ОВ и сульфатов, наблюдалась высокая интенсивность сульфатредукции (в среднем 1033–2052 мкг S дм⁻³ сут⁻¹) и численность СРБ (100–100000 кл см⁻³). Выявленные

значения интенсивности сульфатредукции в период летней стратификации сопоставимы с наблюдаемыми показателями для осадков карстовых озер с высоким содержанием сульфатов и на порядок выше, чем в мезотрофных и некоторых эвтрофных озерах.

В период зимней стратификации наблюдалось снижение интенсивности процесса по сравнению с летним периодом, связанное с понижением температуры и уменьшением притока автотонного ОВ. Однако сезонный коэффициент ослабления интенсивности процесса сульфатредукции сильно различался для поверхностных слоев осадков исследованных озер – от 0.75 в Святом до 0.06 в Белом. В летний период регистрируемые максимальные концентрации СРБ в ДО соответствовали их максимальной активности. Зимой такой тенденции не наблюдалось. В зимний период СРБ были обнаружены в толще воды в оз. Белом (10 кл см⁻³) и в наддонной воде всех исследованных озер, что свидетельствует о неблагоприятной экологической ситуации в данных озерах в период зимней стагнации.

Таким образом, показано, что в исследованных озерах, испытывающих незначительное антропогенное воздействие, процессы анаэробной деструкции ОВ, в частности такой экологически значимый процесс как бактериальная сульфатредукция, протекают достаточно интенсивно и обусловлены, главным образом, внутриводоемными процессами.

Авторы выражают благодарность Е.Ф. Шатовской, Н.И. Попову, К.С. Воробьеву (Кенозерский национальный парк), сотрудникам ГБС УрО РАН “Ротковец” за помощь в организации и проведении исследований, Е.Е. Захаровой (ИНМИ РАН) за определение интенсивности сульфатредукции в июле 2007 г.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Волков И.И., Жабина Н.Н. Метод определения восстановленных соединений серы в морской воде // Океанология. 1990. Т. 30. Вып. 2. С. 778–782.
2. Волков И.И., Кокрятская Н.М. Соединения восстановленной неорганической серы в водах Белого моря и устья Северной Двины // Вод. ресурсы. 2004. Т. 31. № 4. С. 461–468.
3. Гальченко В.Ф. Сульфатредукция, метанобразование и метаноокисление в различных водоемах оазиса Бангер Хиллс, Антарктида // Микробиология. 1994. Т. 63. Вып. 4. С. 683–698.
4. Гидрологический очерк реки Онега / Под ред. Осинской Л.Ф., Жила И.М. Архангельск: Северное управление гидрометеорологической службы, Архангельская обсерватория, 1960. 56 с.
5. Глобальный биогеохимический цикл серы и влияние на него деятельности человека / Под ред. Скрябина Г.К. М.: Наука, 1983. 422 с.

6. Карначук О.В., Пименов Н.В., Юсупов С.К. и др. Распределение, разнообразие и активность сульфат-редуцирующих бактерий в водной толще озера Гек-Гель, Азербайджан // Микробиология. 2006. Т. 75. № 1. С. 101–109.
7. Козьмин А.К., Шатова В.В. Озера Кенозерского национального парка. Архангельск, 1999. 45 с.
8. Кривш А., Кучинскене А., Пашкаускас Р. Микробиологическая деструкция органического вещества в донных осадках Литвы // Микробиология. 2006. Т. 75. № 2. С. 257–263.
9. Лаптева Н.А., Монакова С.В. Микробиологическая характеристика озер Ярославской области // Микробиология. 1976. Т. 45. № 4. С. 717–723.
10. Методика выполнения измерений массовой концентрации нитрат-ионов в природных и сточных водах фотометрическим методом с салициловой кислотой. ПНД Ф 14.1:2.2.4-95. М.: Гос. Комитет РФ по охране окружающей среды, 1995. 15 с.
11. Моисеенко Т.И., Гашкина Н.А. Факторы формирования химического состава малых озер // Докл. РАН. 2005. Т. 401. № 6. С. 802–807.
12. Морева О.Ю., Климов С.И., Воробьева Т.Я. Гидролого-гидрохимические исследования озер южной части Кенозерского национального парка // Проблемы региональной экологии в условиях устойчивого развития: Всероссийская научно-практическая конференция. Киров, 2007. С. 59–63.
13. Намсараев Б.Б., Дулов Л.Е., Земская Т.И., Карабанов Е.Б. Геохимическая деятельность сульфатредуцирующих бактерий в донных осадках озера Байкал // Микробиология. 1995. Т. 64. № 3. С. 405–410.
14. Пашкаускас Р., Кучинскене А., Жвикас А. Сульфатредуцирующие бактерии в озерах гипсового карста на севере Литвы // Микробиология. 2005. Т. 74. № 6. С. 823–830.
15. РД 52.24.450-2010. Массовая концентрация сероводорода и сульфидов в водах. Методика выполнения измерений фотометрическим методом с N,N-диметил-п-фенилендиамином. Ростов-на-Дону: Росгидромет, 2010. 30 с.
16. Руководство по химическому анализу морских и пресных вод при экологическом мониторинге рыбохозяйственных водоемов и перспективных для промысла районов Мирового океана. М.: ВНИРО, 2003. 202 с.
17. Тимофеева С.С., Ошаров А.Б., Бейм А.М. Экологическая химия сернистых соединений. Иркутск: Изд-во Иркутского ун-та, 1991. 136 с.
18. Хатчинсон Д. Лимнология. Географические, физические и химические характеристики озер. М.: Прогресс, 1969. 591 с.
19. Широкова Л.С., Воробьева Т.Я., Забелина С.А. Характеристика продукционно-деструкционных процессов малых озер Архангельской области // Современные проблемы науки и образования. 2008. № 5. С. 17–24.
20. Широкова Л.С., Морева О.Ю., Климов С.И. Интенсивность продукционно-деструкционных процессов в малых озерах Архангельской области // Северные территории России: проблемы и перспективы развития. Матер. Всерос. конф. с международным участием. Архангельск: ИЭПС УрО РАН, 2008. С. 1227–1229.
21. Cypionka H., Widdel F., Phennig N. Survival of sulfate-reducing bacteria after oxygen stress, and growth in sulfate-free oxygen-sulfide gradient // Microbiol. Ecol. 1985. V. 31. P. 39–45.
22. Postgate J.R. The sulphate reducing bacteria. Cambridge: Cambridge Univer. Press, 1984. 208 p.