

ЭКОЛОГИЯ МЕРОМИКТИЧЕСКИХ ОЗЕР РОССИИ. 2. КОНТИНЕНТАЛЬНЫЕ ВОДОЕМЫ¹

© 2021 г. Е. Д. Краснова*

*Беломорская биологическая станция МГУ им. М.В. Ломоносова,
биологический факультет, Москва, 119234 Россия*

*e-mail: e_d_krasnova@mail.ru

Поступила в редакцию 05.05.2020 г.

После доработки 05.08.2020 г.

Принята к публикации 25.09.2020 г.

Меромиктические водоемы (водоемы с устойчивой вертикальной стратификацией воды, которая возникает из-за разницы в плотности ее слоев) представляют собой редкий и заслуживающий охраны феномен. На территории России в границах на 2020 г. выявлено 53 меромиктических озера, в том числе 30 прибрежных водоемов морского происхождения, 10 карстовых озер, 5 ледниковых озер и 4 бессточных соленых меромиктических водоема в аридной зоне. Представлен обзор основных экологических особенностей континентальных меромиктических озер, а также оригинальных методик, используемых для изучения стратифицированных водоемов.

Ключевые слова: Меромиктические водоемы, стратификация, хемоклин, аноксия, реликтовые водоемы, соленые озера.

DOI: 10.31857/S032105962104009X

ВВЕДЕНИЕ

Меромиктические водоемы обнаружены во многих регионах России, о них опубликовано множество работ, но до недавнего времени не было обобщающей сводки. В обзоре Уолкера и Ликенса в 1975 г., которые провели одну из первых инвентаризаций меромиктических озер мира, упомянуто 11 озер на территории СССР, 6 из которых находятся в России [64]. В “Энциклопедии внутренних водоемов” в 2009 г. [63] к ним были добавлены еще 2 озера. В последнем обзоре “Энциклопедия озер и водохранилищ”, опубликованном в 2012 г., указано 28 меромиктических озер для всей Европы и 9 для Азии [55], что явно меньше их реального числа, поскольку учтены далеко не все российские водоемы.

В научной литературе обнаружены данные о 52-х меромиктических водоемах (вместе с Черным морем – самым большим меромиктическим водоемом в мире – 53) и их основных особенностях, связанных с устойчивой стратификацией. Большой вклад в поиск и изучение таких водоемов внес Институт микробиологии им. Виноградского РАН [12, 14, 36, 51]. Комплексные исследования меромиктических озер развернуты в Хакасии на базе Института биофизики СО РАН

(г. Красноярск) на оз. Шира и еще двух озерах [33, 44, 45, 62]. Инвентаризацию и исследования меромиктических водоемов в Среднем Поволжье проводит Институт экологии волжского бассейна РАН [7, 8, 24, 48, 49]; в Архангельской области – Институт экологических проблем Севера ФИЦКИА УрО РАН [21, 22, 43, 61], в последние 10 лет комплексные исследования прибрежных меромиктических водоемов развернуты на базе Беломорской биологической станции МГУ им. М.В. Ломоносова [23, 40]. Первая часть обзора посвящена прибрежным меромиктическим водоемам. Данная вторая часть – континентальным меромиктическим озерам (табл. 1).

В соответствии с общепринятым определением под меромиктическими автор статьи понимает водоемы, в которых в период сезонной циркуляции слои с разным химическим составом не перемешиваются или перемешиваются не полностью. Верхний слой именуется миксолимнионом; нижний слой с более высокой плотностью, не подверженный циркуляции, – монимолимнионом, между ними расположен пикноклин – зона скачка плотности. Во многих водоемах зона, не охваченная циркуляцией, делится на аэробную и анаэробную части, разделенные редокс-зоной, или хемоклином. В большинстве случаев хемоклин совпадает с пикноклином, и тогда вертикальная структура водоема упрощается до двух

¹ Работы выполнены при финансовой поддержке РФФИ (проект 19-15-50136).

слоев с переходной зоной между ними. Меромиктические водоемы делятся на эктогенные и эндогенные [64]. К первым относятся три типа: I – водоемы с поверхностным поступлением пресных или минерализованных вод, включая континентальный вариант Ia и прибрежный морской Ib; II – с поверхностным притоком мутьевых вод; III – креногенный – с поступлением подземных минерализованных вод. Эндогенные водоемы делят на два типа: IV – небольшие глубокие водоемы, где перемешиванию препятствуют форма котловины озера и окружающий рельеф; V – водоемы с аккумуляцией солей в придонном слое вследствие внутренних процессов, в том числе за счет вымораживания при ледоставе. В России есть водоемы всех типов, за исключением II; в большинстве случаев в формировании разницы плотности воды участвует более одного механизма.

КАРСТОВЫЕ И ЛЕДНИКОВЫЕ МЕРОМИКТИЧЕСКИЕ ОЗЕРА

Среди континентальных меромиктических озер самый распространенный вариант – карстовые, в предлагаемом списке их 10. Они представляют смешанный тип меромиксии III–IV. Большое число таких водоемов расположено в Среднем Поволжье [7, 13, 37, 53]. Во Владимирской области оз. Беловодь начали изучать до Октябрьской революции [25], в 1950-е гг. оно служило модельным объектом микробиологических исследований [17, 20, 29], но с тех пор выпало из сферы научного внимания. В Вологодской области оз. Саково обследовано в 1972 г. [14]; меромиктический характер подмосковного оз. Бездонного можно предполагать лишь по впечатлениям дайверов, так как научными исследованиями оно еще не охвачено.

Третий по распространенности тип – озера ледникового происхождения на северо-западе России (5 водоемов) со смешанным типом меромиксии III–IV.

МЕРОМИКТИЧЕСКИЕ ОЗЕРА С ФЕРРУГИНОЗНОЙ АНОКСИЕЙ

Среди карстовых и ледниковых меромиктических водоемов особый интерес вызывают озера с ферругинозной аноксией. В противоположность водоемам с сульфидной анаэробной зоной (эвксинной), в их монимолимнионе мало сульфатов, но высока концентрация двухвалентного железа, а также марганца. Таких водоемов в мире немного, а в России известно 7. Первым было карельское оз. Урозеро (Узорное или Оха-Лампи), упомянутое в сводке Уолкера и Ликенса [64] со ссылкой на статью В.Ф. Пиотровского и Б.П. фон Дитмара [31]. Это относительно небольшое озеро глубиной 37 м с воронкообразным про-

филем. В 1964–1969 гг. Г.А. Дубинина и З.П. Дерюгина исследовали микробиологические процессы в этом водоеме и обнаружили в зоне температурного скачка несколько видов железобактерий, на долю которых приходилось 50–75% бактериального сообщества [16]. Железобактерии окисляют двухвалентное железо до трехвалентного и переводят из растворимого состояния в нерастворимое. Ожелезненные чехлы бактериальных клеток и свободный гидроксид железа оседают вниз в зону с восстановительными условиями и кислой pH, где постепенно растворяются и снова становятся доступными для этих бактерий. Такая циркуляция обеспечивает разницу минерализации между слоями. Самое известное и наиболее изученное озеро с “железной” меромиксией – Кузнечиха в Звениговском районе Республики Марий Эл. Впервые меромиктический характер этого озера заметили сотрудники Института микробиологии РАН [13, 53]. В 2000-х гг. группа исследователей из Института экологии Волжского бассейна (г. Тольятти) продолжила исследования и подробно описала особенности этого водоема [7, 37]. Поскольку железо не токсично для живых организмов, в анаэробной зоне одновременно с анаэробными бактериями может существовать и вырабатывать кислород фитопланктон, из-за чего переход от окислительных условий к восстановительным плавный и хемоклин очень широкий. В нем формируется вертикальная последовательность слоев с разными фототрофными эукариотами и бактериями. Очень мелкие зеленые водоросли пикопланктонного размера, сконцентрированные наверху, сменяются слоем пурпурных серных бактерий – аноксигенных фототрофов, которые используют для фотосинтеза сероводород, ниже – слой с зелеными нитчатными бактериями *Chloronema giganteum*, характерными для озер с железосодержащим монимолимнионом. Еще ниже – слой с миксотрофными эукариотами (способными переключаться с фотосинтеза на потребление готовой органики), которые в оз. Кузнечиха представлены эвгленовыми водорослями, а в самом низу – нетребовательные к освещенности зеленые серные бактерии. В отличие от водоемов с сульфидной зоной, в ферругинозных не бывает слоев с цветением цианобактерий и криптофитовых водорослей, поскольку для них нет отдельной ниши – микросульфидного слоя, где не могут существовать другие оксигенные фотосинтетики [37].

Такой же тип меромиксии выявлен в расположенном в 40 км к ЮВ оз. Зелёном. В качестве меромиктических с высоким содержанием железа прежде упоминали озера Кононьер и Большой Мушан-Ер [50, 52], но, по данным недавних исследований, они стали нерегулярно перемешиваемыми [49].

Таблица 1. Меромиктические водоемы России и охват территориальными мерами охраны (? – неизвестно)

Название водоема	Географические координаты	Происхождение ложа водоема	Площадь, га	Максимальная глубина, м	Глубина хемоклина, м	Тип меромиксии*	Тип	ООПТ
Архангельская область								
оз. Светлое-1	65°4'59" с.ш., 41°6'29" в.д.	Ледниковое	13.2	39	20–24	III–IV	Fe	Нет
оз. Тёмное	64°28'36" с.ш., 41°44'43" в.д.	»	9.4	37	22–25	III–IV	Fe	Нет
Владимирская область								
оз. Беловоль	55°58'4" с.ш., 40°3'09" в.д.	Карстовое	2.0	24.5	14.5	III, IV	H ₂ S	Региональный гидрологический памятник природы "Карстовое озеро Беловолье"
Вологодская область								
оз. Саково	60°31'11" с.ш., 38°42'22" в.д.	»	53	16	3.0–4.5	III, IV	H ₂ S	Нет
Забайкальский край								
оз. Доронинское	51°14'8" с.ш., 112°13'59" в.д.	Тектоническое	450	5.4	3.0–4.5	Ia, V	H ₂ S	Региональный гидрологический памятник природы "Доронинское содовое озеро"
Московская область								
оз. Бездонное (меромиктический характер требует проверки)	56°14'31" с.ш., 36°58'25" в.д.	Карстовое	2.4	6.3	5.0	III, IV	?	Государственный природный заказник областного значения "Озеро Вергино и его котловина"
Самарская область								
Пруд "Нижний" в Ботаническом саду Самарского университета	53°12'59" с.ш., 50°10'43" в.д.	Искусственное, запрудное	0.55	5.8	1.5–3.5	III, V	H ₂ S	Ботанический сад Самарского ГУ
Республика Карелия								
оз. Урозеро (Узорное или Оха-Лампи)	60°35'23" с.ш., 29°58'8" в.д.	Ледниковое	15.4	37	7–13	III, IV	Fe	Региональный гидрологический памятник природы в составе заказника "Урозеро"
О. Валаам								
оз. Игуменское (на о. Валаам)	61°22'41" с.ш., 30°54'16" в.д.	»	2.2	8.0	3.0–4.0	III, IV	Fe	Природный парк "Валаамский архипелаг"
оз. Чёрное (на о. Валаам)	61°22'45" с.ш., 30°54'28" в.д.	»	0.8	8.5	3.0–4.0	III, IV	Fe	

Таблица 1. Окончание

Название водоема	Географические координаты	Происхождение ложа водоема	Площадь, га	Максимальная глубина, м	Глубина хемоклина, м	Тип меромиксии*	Тип	ООПТ
Республика Марий Эл								
оз. Чёрный Кичиер	56°4'34" с.ш., 48°20'26" в.д.	Карстовое	5.0	10.5	3.5	III–IV	H ₂ S	Территория национального парка "Марий Чодра"
оз. Кононьер (по данным последних исследований не является меромиктическим)	56°7'49" с.ш., 48°28'42" в.д.	»	8.3	22	10	III–IV	Fe	То же
оз. Шунгададан	56°8'56" с.ш., 48°26'31" в.д.	»	2.5	13.5	3.5	III–IV	H ₂ S	»
оз. Зелёное	55°58'34" с.ш., 48°19'52" в.д.	»	5.0	19	5.5	III–IV	Fe	»
оз. Голубая старица (меромиктический характер требует проверки)	56°9'18" с.ш., 48°24'32" в.д.	»	0.8	8.5	4.0–4.5	III–IV	H ₂ S	»
оз. Кузнечиха	56°11'45" с.ш., 47°46'25" в.д.	»	9.3	20	11	III–IV	Fe	Входит в расширенный проектируемый вариант республиканского лесомелиоративного заказника "Лебедань"
оз. Солёное	56°33'46" с.ш., 47°21'47" в.д.	»	10.0	18	1.8	III–IV	H ₂ S	Комплексный республиканский заказник "Озеро Солёное"
оз. Палёное	56°32'46" с.ш., 47°15'36" в.д.	»	1.1	7.5	1.5	III–IV	H ₂ S	Перспективный региональный памятник природы "Озеро Палёное"
Республика Хакасия								
оз. Шира	54°30'27" с.ш., 90°12'19" в.д.	Тектоническое	3600	24	6.0–8.0	Ia, V	H ₂ S	Часть акватории и побережья входит в участок "Озеро Шира"
оз. Шунет	54°25'9" с.ш., 90°13'39" в.д.	»	50	6.2	4.3–5.3	Ia, V	H ₂ S	Хакасского государственного природного заповедника
оз. Учум	55°5'37" с.ш., 89°42'59" в.д.	»	400	7.9	4.4–5.6	Ia, V	H ₂ S	Нет Курорт "Озеро Учум"

* По классификации Walker and Lickers, 1975.

Железомарганцевый тип меромиксии обнаружен и в некоторых озерах ледникового происхождения. В Холмогорском районе Архангельской области в истоках р. Светлой есть цепь из пяти водоемов, которые изучает Институт экологических проблем Севера ФИЦКИА РАН (г. Архангельск) [22]. Одно из них (оз. Светлое-1) исследовано лучше других и признано меромиктическим [38]. Еще в двух выявлена плотностная стратификация, но для оценки ее стабильности требуются дополнительные наблюдения.

Озеро Светлое-1 настолько прозрачное, что в его хемоклине – между 20 и 24 м – обитают фотосинтезирующие организмы – цианобактерии *Synechococcus* sp., устойчивые к сероводороду [18]. Они содержат красный пигмент фикоэритрин и придают воде слабо-розовую окраску. В том же горизонте присутствует некоторое количество пурпурных серных бактерий. Зимой, когда озеро покрыто льдом, количество цианобактерий больше, чем летом, однако скорость осуществляемого ими фотосинтеза в два раза меньше, чем у анаэробных бактерий [61].

В 70 км от этой группы озер расположено еще одно озеро такого типа – Тёмное, в котором, в отличие от прозрачных Светлых озер, вода темная от гуминовых веществ. Хемоклин на глубине 22–25 м глубоко погружен в афотическую зону [39, 43]. Разница минерализации между миксолимнионом и придонной водой <20 мксм/см, тем не менее она достаточна для меромиксии [30]. Водные массы существенно различаются по химическому составу, а температура у дна всегда постоянна (3.9°C).

Список немногочисленных озер с сидеротрофной анаксией недавно пополнился еще двумя на о. Валаам: Игуменским и Чёрным. Их меромиктический характер определен в ходе исследований на учебно-научной станции “Валаам” РГГУ (г. Санкт-Петербург) [5]. Это небольшие по площади глубокие озера, защищенные от ветра лесом. Повышенная минерализация придонных вод связана с геологическими особенностями подстилающих пород, представленными феррогаббро-диабазом с высоким содержанием железа.

ВОДОЕМЫ СО ВРЕМЕННОЙ МЕРОМИКСИЕЙ

Кроме озер с отчетливой меромиксией, в Среднем Поволжье есть множество водоемов, во многом на них похожих, с аналогичной стратификацией, которая устанавливается на один сезон, но может сохраняться и дольше. Автор термина “меромиктический” [46] считал таковыми водоемы, которые перемешиваются реже, чем один раз в год. При таком толковании озера, которые пропускают хотя бы один годовой цикл

циркуляции, подходят под это определение. Меромиктическими в расширенном понимании их считает и финская исследовательница А. Хакала, что отражено в ее классификации меромиктических водоемов [54]. Как правило, это небольшие эвтрофные и мезотрофные озера, в том числе карстовые (например, Бездонное, Малое Карстовое, Серебрянка на территории национального парка “Самарская Лука”, Голубое в долине р. Сок, Тартарка в окрестностях г. Павловска Воронежской области), пойменные (Большое Шелехметское в том же национальном парке, Зерекликуль и Новый Каразерик в среднем течении р. Ик в Татарстане), пруды искусственного происхождения (в том числе озера Подгорское и Гудронное в национальном парке “Самарская Лука”), от ультрапресных до солоноватых (1.5 г/л), в большинстве – карбонатного, некоторые – сульфатного типа [7–9, 24, 48]. Эти водоемы характеризуются четким вертикальным градиентом минерализации, наличием анаэробной зоны и слоя анаэробных фототрофных бактерий в хемоклине. Не исключено, что в этом регионе есть и по-настоящему меромиктические, но пока недостаточно изученные озера.

БЕССТОЧНЫЕ МЕРОМИКТИЧЕСКИЕ ОЗЕРА АРИДНОЙ ЗОНЫ

Еще одна группа меромиктических водоемов – бессточные соленые озера аридной зоны, где испарение преобладает над осадками. Опресненный слой в них формируется главным образом за счет притока пресных вод с водосбора (тип Ia) и “отжима” солей при ледоставе (тип V). Три таких озера находятся в Минусинской котловине в Республике Хакасии (Шира, Шунет и Учум) и одно в Забайкальском крае (Доронинское). Не исключено, что могут быть найдены и новые.

Озеро Шира всемирно известно, ему посвящено огромное количество публикаций [32, 33, 35, 44, 45, 67]. Исследованиями охвачены все компоненты экосистемы, что позволило создать модель водоема, которая хорошо описывает вертикальную термохалинную структуру, позволяет предсказывать положение термо- и галоклина, а также слоев концентрации зоо- и фитопланктона [42, 44, 47]. Одна из модификаций модели позволила рассчитать последствия изменений уровня воды в этом озере в 1910–1930 гг., когда он понижался на 7 м [33]. Расчеты подтвердили, что в зимнее время соленость могла выравниваться и озеро могло утрачивать меромиксию. Разработанные модели применимы и к другим меромиктическим водоемам [41, 56].

О втором хорошо изученном озере – Шунет – важно упомянуть как о самом соленом из озер хакасской группы с минерализацией возле дна 90–100 г/л. Ее объясняют соляной коркой, которая

существовала на дне в начале XX в., когда озеро было мелким, и не успела полностью раствориться. В оз. Шунет – самый большой плотностной градиент (соленость в миксолимнионе 17–20 г/л), рекордная среди этих озер концентрация сероводорода (до 300 мг/л), крайне высокая численность бактерий в хемоклине – до 10^8 кл/мл [60]. Такая же численность зарегистрирована в канадском оз. Махони [58] и беломорском прибрежном меромиктическом оз. Трехцветном [28]. Микробный слой в оз. Шунет иногда состоит из двух прослоек: сверху – красной с пурпурными серными бактериями и криптофитовыми фитофлагеллятами, снизу – зеленой с зелеными серными бактериями [34].

В 70 км к С от этой озерной группы есть еще одно озеро – Учум, меромиктический статус которого установлен в 2015–2016 гг. [33]. Оно занимает промежуточное положение между оз. Ши́ра с его плавным и неустойчивым хемоклином и сильно стратифицированным оз. Шунет.

Во многих отношениях уникально оз. Дорнинское в Забайкалье. Во-первых, это единственный в России содовый меромиктический водоем [12] с рН 9.6–10.5 [3]; повышенной щелочности способствуют бактерии-сульфатредукторы, которые используют сульфаты и смещают равновесие ионов в сторону карбонатов. Во-вторых, в формировании меромиксии, кроме опреснения за счет пресных источников, расположенных преимущественно в береговой зоне, и “отжима” солей при замерзании соленой воды, задействован еще один механизм – гидрогенное минералообразование [2]. Он обусловлен образованием кристаллов кальцита CaCO_3 в зимнее время при охлаждении миксолимниона до отрицательной температуры с последующим оседанием в монимолимнион. В-третьих, сероводород, образуемый сульфатредуцирующими бактериями, который в этом водоеме существует в основном в форме гидросульфида HS^- , регистрируется по всей толще водоема, в том числе в кислородной зоне, а возле поверхности озера есть локальный пик его концентрации [66]. В-четвертых, в высокоплотном микробном сообществе хемоклина доминируют несерные пурпурные бактерии, которые могут переключаться с фотосинтеза на хемотрофный тип метаболизма [57].

МЕРОМИКТИЧЕСКИЕ ВОДОЕМЫ ИСКУССТВЕННОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ

В научной литературе не обнаружено упоминаний о меромиктических водоемах искусственного происхождения по территории России, которые образуются в затопленных шахтах, таких как озера Куэва Де Ла Мора (“Cueva de la Mora”) в Испании и Гойтше (“Goitsche”) в Германии

[45], затопленные карьеры во Львовской области на Украине [6], включая изученное микробиологами в 1970-х гг. оз. Помярецкое [15], или оз. Атомное на Семимпалатинском полигоне, возникшее в результате ядерного взрыва [1].

Единственный известный автору искусственный континентальный меромиктический водоем – Нижний пруд в Ботаническом саду Самарского государственного университета. Комплексные систематические исследования этого водоема с 2004 г. проводятся Институтом экологии Волжского бассейна РАН [11]. Водоем образован запрудой, а разница плотности его слоев имеет двойное происхождение. Отчасти оно биогенное из-за осаждения карбоната кальция в период интенсивного фотосинтеза с последующим растворением в придонном слое; частично – креногенное за счет минерализованных родников. Кроме того, важную роль играет ледовый покров. После таяния льда минерализация в поверхностном слое уменьшается и возникающая разница плотности достаточна для предотвращения полной весенней циркуляции. Монимолимнион содержит сероводород в концентрации до 180 мг/л. Как и во многих других меромиктических водоемах, здесь в пределах хемоклина верхний этаж занимают цианобактерии, ниже их сменяют пурпурные серные бактерии, а еще ниже – зеленые серные бактерии [10]. Бактерии не создают плотной популяции с интенсивной окраской, что может быть связано с выеданием их инфузориями, зона максимальной численности которых совпадает со слоем аноксигенных фототрофов. Нижний пруд Самарского ботанического сада – один из немногих российских меромиктических водоемов, где хорошо изучены инфузории, максимальное разнообразие которых приходится на хемоклин [4]. Внутри него друг друга сменяют три сообщества: верхний этаж занимает сообщество с аэробными бентосными мигрантами; средний – миксотрофы, хорошо приспособленные к жизни в условиях дефицита кислорода, поскольку используют кислород, выделяемый их симбионтами; нижний – сапропелевые инфузории, которые питаются бактериями в анаэробной части хемоклина.

ОРИГИНАЛЬНЫЕ МЕТОДИКИ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ МЕРОМИКТИЧЕСКИХ ВОДОЕМОВ

Изучение меромиктических водоемов с их контрастными слоями и градиентными зонами требует особого инструментария и методов, отличных от тех, которые традиционно применяют при изучении континентальных водоемов и морей. Главную трудность представляет зона с большими вертикальными градиентами, где результаты измерений зависят от точности позициониро-

вания зонда или пробоотборника. Отбирать пробы воды с интервалом в несколько сантиметров по вертикали позволяют многошприцевые пробоотборники. В Институте биофизики СО РАН запатентовали пробоотборник с расстоянием между шприцами 5 см [59]. На Беломорской биологической станции МГУ сконструирован аналогичный пробоотборник с иным принципом открывания, дискретностью ≤ 2.5 см, из которого можно вынимать шприц, не открывая. Во избежание контакта пробы с кислородом шприцы можно транспортировать в емкости, предварительно заполненной аргоном. В Институте природных ресурсов, экологии и криологии СО РАН (Чита) при работе на оз. Доронинском использовали вакуумный отборник проб воды с заборной трубкой, закрепленной на вертикальной мачте [26].

Для изучения вертикального распределения рачков-бокоплавов в озерах Ши́ра и Шунет использовали видеокамеру высокого разрешения в герметичном боксе [65]. С помощью развернутого лазерного луча перед камерой была создана освещенная плоскость, при пересечении которой частицы “вспыхивают”. Для фиксации площади учета перед объективом была прикреплена рамка.

Пласты с разными физико-химическими свойствами не всегда залегают горизонтально, для их картирования нужно выполнять большое число профилей в разных частях водоема по множеству параметров. В Специальном конструкторском бюро средств автоматизации морских исследований ДВО РАН (г. Южно-Сахалинск) для исследования оз. Тунайча разработана автономная зондирующая измерительная система “ЭКОЗОНД”, которая перемещает зонд по вертикали, выполняет измерения на заданных глубинах и в автоматическом режиме передает данные по радио или спутниковому каналу на компьютер, расположенный на берегу или на судне [19].

В стратифицированных водоемах с мутными прослойками нужны особые приборы и для измерения количества световой энергии, которая доходит до разной глубины. Зонды для определения фотосинтетически активной радиации (ФАР) обладают чувствительностью в части светового спектра, возбуждающей хлорофилл “а”, тогда как фотосинтетики с другими пигментами, например аноксигенные фототрофные бактерии, чувствительны к другим частям спектра. В Институте экологии Волжского бассейна РАН (г. Тольятти) сконструирован датчик из кремниевого фотодиода и комбинации стеклянных светофильтров для поглощения света УФ- и ИК-областей и регистрации потока фотонов в видимой области спектра [37]. На Беломорской биостанции МГУ аналогичным образом используется модифицированный бытовой люксметр с герметизированной погружаемой чувствительной головкой. Он поз-

воляет измерять освещенность в сине-зеленой части спектра, к которой чувствителен глаз человека и которая проникает глубоко под воду. Самодельный измеритель освещенности в разных диапазонах с соответствующими светофильтрами применяют также для изучения теплообмена в оз. Доронинском [56].

Для оценки таксономического состава фототрофных микроорганизмов на физическом факультете МГУ им. М.В. Ломоносова разработали несколько методов определения доминирующей группы аноксигенных фототрофов, количественной оценки вклада разных таксонов в общий бактериальный пул по спектрам флуоресценции и по спектрам поглощения света, определения концентраций бактериохлорофиллов “d” и “e” по площади длинноволновой полосы поглощения без экстрагирования пигментов. Предложенные авторами формулы расчета концентраций бактериохлорофиллов [27] могут быть использованы в том числе в автоматизированных системах мониторинга, которые могут быть разработаны в будущем.

При изучении микробного сообщества очень перспективны молекулярно-генетические методы. В Институте биофизики СО РАН для оценки численности зеленых серных бактерий в хемоклине оз. Шунет успешно использован метод флуоресцентной in-situ гибридизации (FISH) с зондами, специфичными к сульфатредуцирующим, зеленым серным и пурпурным серным бактериям [33]. Метод позволяет обходиться без культивирования микроорганизмов, подсчета на фильтрах и избежать ошибок в их определении.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате анализа научной литературы на территории России в границах на 2020 г. выявлено 20 континентальных меромиктических водоемов, в том числе 10 карстовых, 5 ледниковых, 4 бессточных соленых озера в аридной зоне, один пруд искусственного происхождения, а также два карстовых водоема, которые в последние годы утратили долго существовавшую меромиксию. Их количество существенно превосходит указанное в опубликованных прежде сводках. По мнению специалистов, участвующих в инвентаризации озер этого типа в разных регионах, при целенаправленном поиске наверняка будут найдены новые. Это касается в первую очередь карстовых озер, среди которых уже есть три кандидата на внесение в список, требуется только удостовериться в сохранении стратификации в течение всего года. Новые объекты имеет смысл также искать среди соленых озер аридной зоны. Среди озер ледникового происхождения кандидатами в список меромиктических являются еще два озера из системы озер р. Светлой в Архангельской обла-

сти. Огромное множество озер на предмет возможной меромиксии вообще не обследованы. Все известные меромиктические водоемы сконцентрированы в девяти регионах, где есть специализирующиеся на их изучении научные группы, но большая часть огромной российской территории пока остается белым пятном.

По сравнению с меромиктическими водоемами морского происхождения континентальные разнообразнее и по происхождению (карстовые, ледниковые, бессточные соленые), и по солевому составу, и по механизму возникновения аноксии (эвксинной или железо-марганцевой). Тем не менее между ними много общего, особенно — в функциональной организации хемоклина и анаэробной зоны, где формируются сообщества из микроорганизмов, осуществляющих одни и те же геохимические функции. К сожалению, меромиктические водоемы очень неравномерно изучены, и поэтому не по всем параметрам их можно сравнивать. В каждой группе озер есть охваченные комплексными многолетними исследованиями, но большинство из озер обследовано неполно, а для некоторых в научных публикациях не описана даже годовая гидрологическая цикличность. Хотелось бы, чтобы этот обзор послужил стимулом к поиску новых и к более детальному изучению уже известных меромиктических водоемов.

Хотя число меромиктических водоемов оказалось больше ожидаемого, они все же довольно редки и должны быть взяты под территориальную охрану в качестве уникальных гидрологических объектов. По сравнению с прибрежными морскими меромиктическими водоемами, из которых территориальными мерами охраны охвачено менее половины, с континентальными дело обстоит лучше. Из 22 водных объектов, вошедших в представленный список, под охраной находится 15 и еще два входят в состав проектируемых ООПТ. Тем не менее важно обеспечить такими же мерами все меромиктические водоемы вместе с окружающими их ландшафтами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аюнов Д.Е., Дучков А.Д., Казанцев С.А., Романенко В.В., Субботин С.Б. Современный температурный режим Атомного озера (Семипалатинский испытательный полигон) // Геология и геофизика. 2017. Т. 58. № 7. С. 1082–1086.
2. Борзенко С.В., Замана Л.В. Сульфатредукция как фактор формирования содовых вод озера Доронинское (Восточное Забайкалье) // Вестн. ТГУ. 2008. № 312. С. 188–193.
3. Борзенко С.В., Замана Л.В., Носкова Е.В. Меромиксия озера Доронинское (Восточное Забайкалье) // Успехи современ. естествознания. 2015. № 1. С. 420–425.
4. Быкова С.В. Экологическая специфика и пространственно-временное распределение инфузорий пелагического планктона пресного меромиктического водоема // Биол. внутрен. вод. 2015. № 2. С. 69–79.
5. Воякина Е.Ю. Вертикальная структура фитопланктона в двух малых лесных озерах Валаамского архипелага // Состояние и проблемы продукционной гидробиологии. М.: КМК, 2006. С. 115–125.
6. Гайдин А.М. Формирование химического состава воды при затоплении серных карьеров // Геоэкология. Инженерная геология. Гидрогеология. Геокриология. 2008. № 2. С. 118–123.
7. Горбунов М.Ю. Аноксия в карстовых водоемах Среднего Поволжья // Экологический сборник 7. Тр. молодых ученых. Всерос. молодеж. науч. конф. Тольятти: ИЭВБ РАН, “Анна”, 2019. С. 126–130.
8. Горбунов М.Ю., Уманская М.В. Аноксигенные фототрофные бактерии в водоемах особо охраняемых территорий Самарской области // Экологические проблемы заповедных территорий России. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. С. 136–144.
9. Горбунов М.Ю., Уманская М.В. Аутоэкология аноксигенных фототрофных бактерий в водоемах Самарской области // Изв. Самарского НЦ РАН. 2010. Т. 12. № 1 (4). С. 934–940.
10. Горбунов М.Ю., Уманская М.В. К вертикальному распределению прокариотического фототрофного планктона в Нижнем пруду Самарского ботанического сада // Самарская Лука. Бюл. 2007. Т. 16. № 1–2 (19–20). С. 144–155.
11. Горбунов М.Ю., Уманская М.В., Краснова Е.С. Характеристика абиотических условий в экосистеме Нижнего пруда Ботанического сада СамГУ // Самарская Лука. Бюл. 2007. Т. 16. № 1–2 (19–20). С. 131–143.
12. Горленко В.М., Бурюхаев С.П., Матюгина Е.Б., Борзенко С.В., Намсараев З.Б., Брянцева И.А., Болдарева Е.Н., Сорокин Д.Ю., Намсараев Б.Б. Микробные сообщества стратифицированного содового озера Доронинское (Забайкалье) // Микробиология. 2010. Т. 79. № 3. С. 410–421.
13. Горленко В.М., Вайнштейн М.Б., Чеботарев Е.Н. Бактерии круговорота серы и железа в низкосульфатном меромиктическом озере Кузнечиха // Микробиология. 1980. Т. 49. Вып. 5. С. 804–812.
14. Горленко В.М., Чеботарев Е.Н. Микробиологические процессы в меромиктическом озере Саково // Микробиология. 1981. Т. 50. Вып. 1. С. 134–139.
15. Горленко В.М., Чеботарев Е.Н., Качалкин В.И. Участие микроорганизмов в круговороте серы в оз. Помярецком // Микробиология. 1974. Т. XLIII. № 4. С. 908–913.
16. Дубинина Г.А., Дерюгина З.П. Микробиологические процессы превращения форм железа в меромиктическом озере // Журн. общей биол. 1969. Т. XXX. № 5. С. 602–610.
17. Егорова А.А. Микробиологические исследования озера Беловодь // Микробиология. 1951. Т. XX. № 2. С. 103–112.
18. Забелина С.А., Компанцева Е.И., Чупаков А.В., Ершова А.А. Сезонная динамика фотосинтетических

- пигментов в пресноводном меромиктическом озере // Биодиагностика состояния природных и природно-техногенных систем. Материалы XII Всерос. науч.-практ. конф. Т. 1. Киров: Веси, 2014. С. 119–123.
19. *Зайцев А.И., Сёмин С.В., Костенко И.С.* Натурные измерения и численное моделирование гидрологических параметров в озере Тунайча // Тр. НГТУ. 2014. Т. 1. № 103. С. 46–52.
 20. *Иванов М.В.* Применение изотопов для изучения интенсивности процесса редукции сульфатов в озере Беловодь // Микробиология. 1956. Т. 25. № 3. С. 306–309.
 21. *Кокрятская Н.М., Чупаков А.В., Титова К.В., Чупакова А.А., Забелина С.А., Морева О.Ю., Неверова Н.В., Жибарева Т.А.* Гидролого-гидрохимические характеристики меромиктического железо-марганцевого пресноводного озера Светлое (Архангельская область) // Журн. СФУ. Биология. 2019. Т. 12. № 2. С. 147–159.
 22. *Кокрятская Н.М., Чупаков А.В., Титова К.В., Шевченко В.П.* Гидрохимическая характеристика стратифицированных озер системы реки Светлая (Беломорско-Кулойское плато) // Проблемы обеспечения экол. безопасности и устойчивое развитие арктических территорий. Сб. материалов Всерос. конф. “II Юдахинские чтения”. Архангельск: ОМ-медиа, 2019. С. 290–294.
 23. *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. Т. 12. М.: Товарищество науч. изд. КМК, 2016. С. 211–241.
 24. *Краснова Е.С., Уманская М.В., Горбунов М.Ю.* Фототрофные бактерии в стратифицируемых малых озерах среднего течения реки Ик // Изв. Пензенского гос. пед. ун-та. Естеств. науки. 2011. № 25. С. 528–534.
 25. *Кузнецов Н.И.* О некоторых интересных озерах Владимирской губернии // Тр. Владимирского о-ва любителей естествознания. 1909. Т. 3. Вып. 1. С. 59–85.
 26. *Лукьянов П.Ю., Гурулёв А.А., Орлов А.О., Цыренжапов С.В.* Измерительные приборы для исследования параметров воды меромиктических водоемов // Уч. зап. ЗабГУ. Сер. Физ., матем., техн., технол. 2014. Т. 3. № 56. С. 69–73.
 27. *Лунина О.Н., Жильцова А.А., Емельянец П.С., Саввичев А.С., Пацаева С.В.* Количественное определение бактериохлорофиллов *d* и *e* в экстрактах при совместном присутствии зелено- и коричневоокрашенных зеленых серобактерий в образцах природной воды // Микробиология. 2019. Т. 88. № 6. С. 740–743.
 28. *Лунина О.Н., Саввичев А.С., Бабенко В.В., Болдырева Д.И., Колганова Т.В., Краснова Е.Д., Кокрятская Н.М., Веслополова Е.Ф., Воронов Д.А., Демиденко Н.А., Летарова М.А., Летаров А.В., Горленко В.М.* Сезонные изменения структуры сообщества аноксигенных фототрофных бактерий меромиктического озера Трехцветное (Кандалакшский залив Белого моря) // Микробиология. 2019. Т. 88. № 1. С. 100–115.
 29. *Ляликowa Н.Н.* Изучение процесса усвоения свободной углекислоты пурпурными серобактериями в оз. Беловодь // Микробиология. 1957. Т. XXVI. Вып. 1. С. 92–98.
 30. *Морева О.Ю., Ершова А.А., Чупаков А.В.* Содержание соединений фосфора и кремния в малых озерах северо-запада России (Архангельская область) // Органическое вещество и биогенные элементы во внутренних водоемах и морских водах. Материалы V Всерос. симпоз. Петрозаводск: КНЦ РАН, 2012. С. 184–187.
 31. *Пиотровский В.Ф., Дитмар Б.П.* К лимнологии Петрозаводского уезда Олонецкой губернии // Изв. Императорск. Рус. геогр. о-ва. 1912. Т. 48. Вып. 1. С. 225–279.
 32. *Природные воды Ширинского района Республики Хакасия.* Томск: ТГУ, 2003. 183 с.
 33. *Рогозин Д.Ю.* Меромиктические озера Северо-Минусинской котловины: закономерности стратификации и экология фототрофных серных бактерий. Красноярск: ИФ СО РАН, 2019. 241 с.
 34. *Рогозин Д.Ю., Пименов Н.В., Косолапов Д.Б., Чаньковская Ю.В., Дегерменджи А.Г.* Тонкослойные вертикальные распределения пурпурных серных бактерий в зонах хемоклина меромиктических озер Ши́ра и Шунет (Хакасия) // ДАН. 2005. Т. 400. № 3. С. 426–429.
 35. *Рогозин Д.Ю., Трусова М.Ю., Хромечек Е.Б., Дегерменджи А.Г.* Микробное сообщество хемоклина меромиктического озера Шунет (Хакасия, Россия) в период летней стратификации // Микробиология. 2010. Т. 79. № 2. С. 277–285.
 36. *Саввичев А.С., Русанов И.И.* Озеро Мертвое – меромиктический водоем на острове Соловецкий // “Проблемы мониторинга природной среды Соловецкого архипелага”. Материалы IV Всерос. науч. конф. Архангельск: ИЭПС УрО РАН, 2009. С. 57–59.
 37. *Уманская М.В., Тарасова Н.Г., Горбунов М.Ю.* Фототрофный планктон сидеротрофного меромиктического озера Кузнечиха (Республика Марии Эл) // Биол. внутр. вод. 2017. № 2. С. 39–49.
 38. *Чупаков А.В., Покровский О.С., Широкова Л.С., Воробьева Т.Я., Забелина С.А., Кокрятская Н.М., Морева О.Ю., Ершова А.А., Шорина Н.В., Климов С.И.* Гидрохимические особенности пресноводного меромиктического оз. Светлое (Архангельская область) // Arctic Environ. Research. 2013. № 1. С. 20–31.
 39. *Чупаков А.В., Широкова Л.С., Покровский О.С.* Сезонная динамика содержания растворенного органического углерода в контрастных озерах Архангельской области // Органическое вещество и биогенные элементы во внутренних водоемах и морских водах. Материалы V Всерос. симпоз. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2012. С. 182–184.
 40. *Шапоренко С.И., Корнеева Г.А., Пантюлин А.Н., Перцова Н.М.* Особенности экосистем отшнуро-

- вывающихся водоемов Кандалакшского залива Белого моря // Вод. ресурсы. 2005. Т. 32. № 5. С. 517–532.
41. *Belolipetskii V.M., Degermendzhy A.G., Zykov V.V., Rogozin D.Yu.* One-dimensional model for studying seasonal changes of vertical structure of salt lake Uchum // J. Siberian Federal Univ. Math. Phys. 2019. V. 12. № 1. P. 100–108.
 42. *Belolipetskii V.M., Genova S.N., Degermendzhy A.G., Tolomeyev A.P.* Baroclinic seiches for three-layer density stratification in the basin of rectangular shape // J. Siberian Federal Univ. Math. Phys. 2015. V. 8. № 2. P. 148–156.
 43. *Chupakov A.V., Chupakova A.A., Moreva O.Yu., Shirokova L.S., Zabelina S.A., Vorobieva T.Y., Klimov S.I., Brovko O.S., Pokrovsky O.S.* Allochthonous and autochthonous carbon in deep, organic-rich and organic-poor lakes of the European Russian subarctic // Boreal Environ. Res. 2017. V. 22. P. 213–230.
 44. *Degermendzhy A.G., Belolipetsky V.M., Zotina T.A., Gulati R.D.* Formation of the vertical heterogeneity in the Lake Shira ecosystem: the biological mechanisms and mathematical model // Aquat. Ecol. 2002. V. 36. P. 271–297.
 45. Ecology of Meromictic Lakes / Eds *R.D. Gulati, E. Zadereev, A.G. Degermendzhi* // Ecol. studies. 2017. V. 228. 450 p.
 46. *Findenegg I.* Limnologische Untersuchungen im Karntener Seengebiet. Ein Beitrag zu Kenntnis des Stoffhaushaltes in Alpenseen // Int. Rev. Gesamten Hydrobiol. Hydrogr. 1935. V. 32. P. 369–423.
 47. *Genova S.N., Belolipetskii V.M., Rogozin D.Y., Degermendzhi A.G.* A one-dimensional model of vertical stratification of Lake Shira focused on winter conditions and ice cover // Aquat. Ecol. 2010. V. 44. P. 571–584.
 48. *Gorbunov M.Yu., Umanskaya M.V.* Anoxygenic phototrophic bacteria in small lakes of forest-steppe region of Volga basin (European Russia) // Proc. TAAL. 12th World Lakes Conf. Jaipur, 2008. P. 435–443.
 49. *Gorbunov M.Yu., Umanskaya M.V.* Karst meromictic lakes of the forest zone of the middle Volga basin // “География: развитие науки и образования. Т. I. Коллективная монография по материалам ежегодной Всерос. науч.-практ. конф. “LXXII Герценовские чтения”. СПб.: Астерион, 2019. С. 282–286.
 50. *Gorlenko V.M.* Phototrophic sulfur bacteria of salt meromictic lakes and their role in sulfur cycle // Environ. Biogeochem. Geomicrobiol. 1978. V. 1. P. 100–119.
 51. *Gorlenko V.M.* The role of purple and green bacteria in the carbon and sulfur cycles in stratified lakes // Interactions of Biogeochem. Cycles Aquatic Ecosystems. Hamburg: SCOPE-UNEP, 1992. P. 51–58.
 52. *Gorlenko W.M., Kuznetsov S.I.* Über die photosynthesierenden bakterien des Kononjer-Sees // Arch. Hydrobiol. 1972. V. 70. № 1. S. 1–13.
 53. *Gorlenko V.M., Vainstein M.V., Chebotarev E.N.* Bacteria of sulfur and iron cycles in the low-sulfate meromictic lake Kuznechikha // Microbiol. 1980. V. 49. № 5. P. 653–659.
 54. *Hakala A.* Meromixis as a part of lake evolution – observations and a revised classification of true meromictic lakes in Finland // Boreal Environ. Res. 2004. V. 9. P. 37–53.
 55. *Hall K.J., Northcote T.G.* Meromictic lakes // Encyclopedia of lakes and reservoirs. Dordrecht: Springer, 2012. P. 519–524.
 56. *Luk'yanov P.Yu., Krylov S.D., Orlov A.O., Tsyrenzhapov S.V., Kharin Yu. V., Shchegrina K.A.* Heat and mass exchange in the meromictic soda Doroninskoe lake // Water Resour. 2018. V. 45. № 1. P. 50–60.
 57. *Matyugina E., Belkova N., Borzenko S., Lukyanov P., Kabilov M., Baturina O., Martynova-Van Kley A., Nalian F., Ptitsyn A.* Structure and diversity dynamics of microbial communities at day and night: investigation of meromictic Lake Doroninskoe, Transbaikalia, Russia // J. Ocean. Limnol. 2018. V. 36. № 6. P. 1978–1992.
 58. *Overmann J.* Mahoney Lake: A Case study of the ecological significance of phototrophic sulfur bacteria // Advances in Microbial. Ecol. 1997. P. 251–289.
 59. *Rogozin D.Y., Degermendzhy A.G.* Hydraulically-operated thin-layer sampler for sampling heterogeneous water columns // J. Siberian Fed. Univ. 2008. V. 1. № 2. P. 111–117.
 60. *Rogozin D.Yu., Pimenov N.V., Kosolapov D.B., Chan'kovskaya Yu.V., Degermendzhy A.G.* Thin-layer vertical distributions of purple sulfur bacteria in chemocline zones of meromictic lakes Shira and Shunet (Khakassia) // Dokl. Biol. Sci. 2005. V. 400. P. 54–56.
 61. *Savvichev A., Kokryatskaya N., Zabelina S., Rusanov I., Zakharova E., Veslopolova E., Lunina O., Patutina E., Bumazhkin B., Gruzdev D., Sigalevich P., Pimenov N., Kuznetsov B., Gorlenko V.* Microbial processes of the carbon and sulfur cycles in an ice-covered, iron-rich meromictic lake Svetloe (Arkhangelsk region, Russia) // Environ. Microbiol. 2017. V. 19. Iss. 2. P. 659–672.
 62. *Savvichev A.S., Rusanov I.I., Rogozin D.Yu., Zakharova E.E., Lunina O.N., Bryantseva I.A., Yusupov S.K., Pimenov N.P., Degermendzhi A.G., Ivanov M.V.* Microbiological and isotopic-geochemical investigations of meromictic lakes in Khakassia in winter // Microbiol. 2005. V. 74. P. 477–485.
 63. *Stewart K.M., Walker K.F., Likens G.E.* Meromictic lakes // Encyclopedia of inland waters. Oxford: Acad. Press, 2009. P. 589–602.
 64. *Walker K.F., Likens G.E.* Meromixis and recognized typology of the lake circulation patterns // Verh. Int. Verein. Limnol. 1975. V. 19. P. 442–458.
 65. *Zadereev E.S., Tolomeyev A.P., Drobotov A.V., Emel'yanova A.Yu., Gubanov M.V.* The vertical distribution and abundance of *Gammarus lacustris* in the pelagic zone of the meromictic lakes Shira and Shunet (Khakassia, Russia) // Aquat. Ecol. 2010. V. 44. P. 531–539.
 66. *Zamana L.V., Borzenko S.V.* Hydrogen sulfide and other reduced forms of sulfur in oxic waters of Lake Doroninskoe, Eastern Transbaikalia // Dokl. Earth Sci. Proc. Rus. Acad. Sci. 2007. V. 417. P. 1268–1271.
 67. *Zotina T.A., Tolomeyev A.P., Degermendzhy N.N.* Lake Shira, a Siberian salt lake: ecosystem, structure and function. 1. Major physico-chemical and biological features // Int. J. Salt lake Res. 1999. V. 8. P. 211–232.