

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО И ЖИВОТНОГО МИРА

Самарская Лука: Бюл. 2007. - Т. 16. - № 1-2(19-20). - С. 144-155.

©2007 М.Ю. Горбунов, М.В. Уманская*

К ВЕРТИКАЛЬНОМУ РАСПРЕДЕЛЕНИЮ ПРОКАРИО- ТИЧЕСКОГО ФОТОТРОФНОГО ПЛАНКТОНА В НИЖНЕМ ПРУДУ САМАРСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА

Gorbunov M.Yu., Umanskaya M.V. ON THE VERTICAL DISTRIBUTION OF THE PROKARYOTIC PHOTOTROPHIC PLANKTON IN THE NIZHNIJ POND OF SAMARA BOTANIC GARDEN. The pond is located in the territory of a botanic garden in the center of the large city. Features of development of prokaryotic phototrophic plankton in the pond were studied. Abundance and structure of phototrophic prokaryotes community is reported; patterns of their distribution and replacement of dominating complexes in zone of redox gradient are discussed.

Keywords: plankton, Chlorobiaceae, Chromatiaceae, Cyanobacteria, meromixis, chemocline

Горбунов М.Ю., Уманская М.В. К ВЕРТИКАЛЬНОМУ РАСПРЕДЕЛЕНИЮ ПРОКАРИОТИЧЕСКОГО ФОТОТРОФНОГО ПЛАНКТОНА В НИЖНЕМ ПРУДУ САМАРСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА. Исследованы особенности развития прокариотического фототрофного планктона в небольшом меромиктическом пруду, расположенном на территории ботанического сада в центре крупного города. Приведены данные о составе и обилии фототрофных прокариотов; обсуждаются закономерности их распределения и смены доминирующих комплексов в зоне градиента окислительно-восстановительных условий.

Ключевые слова: планктон, Chlorobiaceae, Chromatiaceae, цианобактерии, меромиксис, зона хемоклина

Стратификация водоемов и связанная с ней вертикальная анизотропность абиотических параметров приводит к неоднородному вертикальному распределению организмов фитопланктона. Развитие же анаэробных фототрофных организмов, требует присутствия восстановленных неоргани-

* Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти.

ческих соединений и отсутствия кислорода, и может происходить только в анаэробных слоях стратифицированных водоемов.

Особенно резкая неоднородность в вертикальном распределении фототрофных планктонных организмов характерна для меромиктических (биоанизотропных) водоемов, в которых стратификация водной толщи носит постоянный характер, а не чередуется, как в полимиктических водоемах, с периодами полного перемешивания (Кузнецов, 1970; Ляликова, 1957; Guerrero et al, 1985; Garcia-Gil et al, 1999). Состав и вертикальная структура аноксигенного фототрофного планктона в меромиктических озерах различны и зависят от сочетания многих, не вполне определенных, факторов. Как правило, в них развиваются как пурпурные (*Chromatiaceae*), так и зеленые серные бактерии (*Chlorobiaceae*), но в некоторых озерах отмечена только одна из этих групп. Значительны различия и в составе оксигенных фототрофных организмов (фитопланктона).

В данной работе представлены первые результаты исследования закономерностей вертикального распределения фототрофных микроорганизмов в Нижнем пруду Ботанического сада, небольшом водоеме с меромиктическим характером перемешивания (Горбунов и др., 2007).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в период открытой воды 2004 и 2005 гг. Пробы воды отбирали ежемесячно батометром Руттнера в наиболее глубокой части пруда, через каждые 0,5 м от поверхности до глубины 4,5 м.

Общую численность бактерий определяли на мембранных фильтрах Владипор (Кузнецов, Дубинина, 1989). Биомассу бактериопланктона рассчитывали в соответствии с рекомендациями руководства Кузнецова и Дубининой (1989). Численность фототрофных бактерий (цианобактерии, зеленые серные бактерии, пурпурные серные бактерии) определяли методом прямого счета под микроскопом МБИ-6 и Люмам Р8. Видовой состав фототрофных бактерий определяли по (Голлербах и др., 1953; Pfenning, Trueger, 1989) с учетом современных таксономических ревизий (Garrity et al., 2004; Hoffmann et al., 2005). Эукариотический фитопланктон определяли до рода по определителям серии «Определитель пресноводных водорослей СССР» (1951-1968). Концентрацию фотосинтетических пигментов определяли, как описано ранее (Горбунов, Уманская, 2003).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В июне 2004 г. в пруду формировался резкий термоклин на глубине 2-3 м. В еще более узкой зоне, 2-2,5 м располагалась область хемоклина, в пределах которой происходило изменение окислительно-восстановительных условий, газового режима (рис. 1 А), увеличивалась минерализация и концентрации биогенных элементов, значительно снижалось значение рН (от 7,9 до 7,1). В этой же зоне располагались максимумы всех пигментов – хлорофилла *a* водорослей и бактериохлорофиллов *a* и *d* пурпурных и зеленых бактерий, (рис. 1 Б).

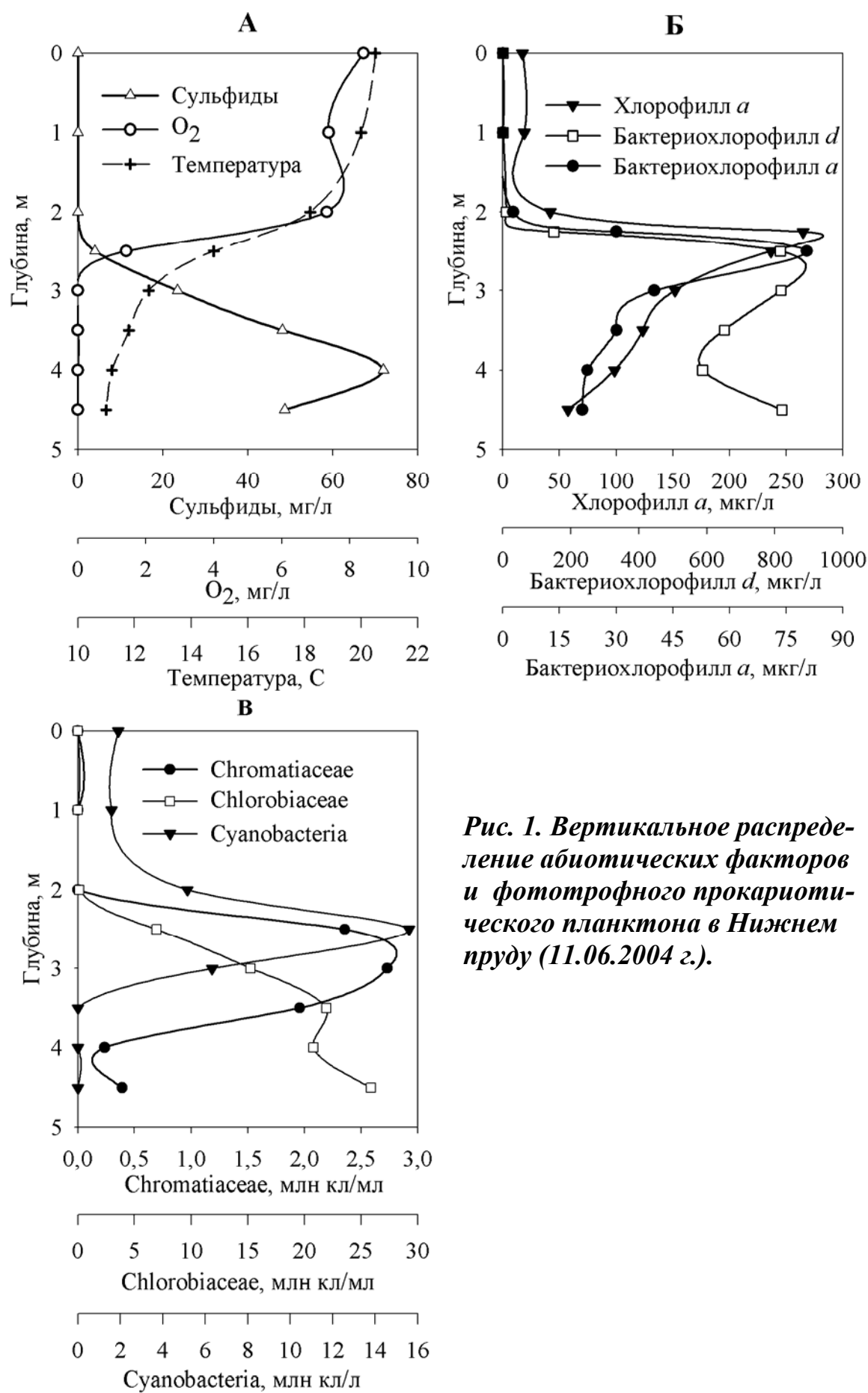


Рис. 1. Вертикальное распределение абиотических факторов и фототрофного прокариотического планктона в Нижнем пруду (11.06.2004 г.).

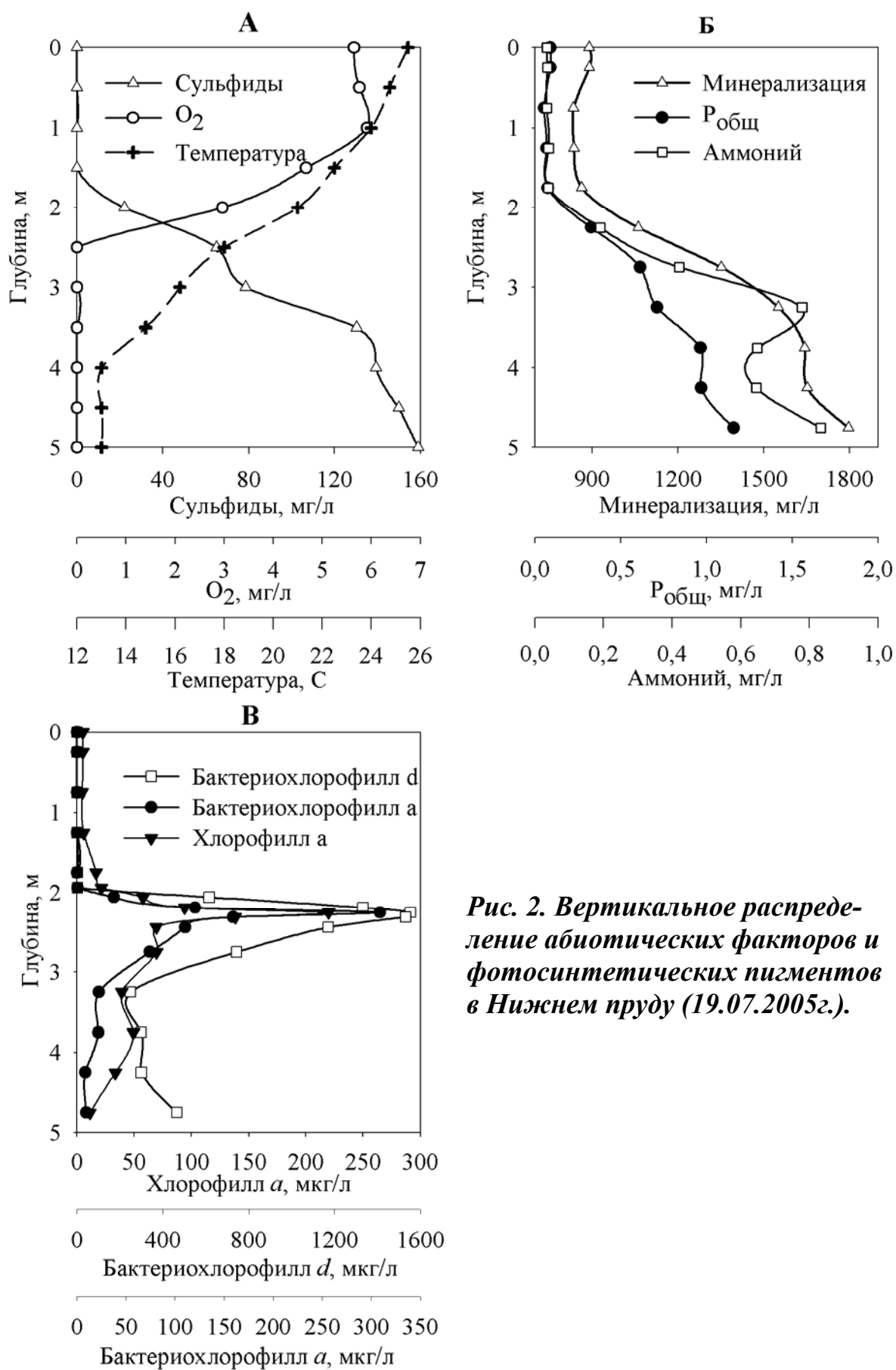


Рис. 2. Вертикальное распределение абиотических факторов и фотосинтетических пигментов в Нижнем пруду (19.07.2005г.).

В составе фитопланктона верхнего перемешиваемого слоя воды (миксолимниона) численность фитопланктона была невелика; доминировали эукариотические организмы: криптофитовые, эвглены и немногие золотистые и диатомовые. Прокариотический фитопланктон был представлен нитчатыми формами, причем если в поверхностных слоях (0-1 м) преобладали представители р. *Anabaena*, то с увеличением глубины их доля снижалась, но возрастала доля представителей отр. Oscillatoriales. В зоне хемоклина в фитопланктоне продолжали доминировать криптофитовые и эвгленовые; численность цианобактерий, в основном *Planktothrix sp.*, была невелика. В глубоких слоях мимомимлиниона эукариотические организмы выпали из состава фитопланктона, и, начиная с глубины 3,5-4 м, были обнаружены только единичные трихомы цианобактерии *Planktothrix sp.*

Максимум пурпурных серных бактерий сем. Chromatiaceae находился на глубине 2,5-3 м, а зеленые (сем. Chlorobiaceae) образовывали два максимума, на глубине 3,5 м и в придонном слое (рис. 1 В). Таким образом, максимальные численности фототрофных бактерий не вполне совпадали с максимумами пигментов.

Среди Chlorobiaceae доминировали *Chlorobium limicola* Nadson 1906; *Chlorobium clathratiforme* (Szafer 1911) Imhoff 2003, единично встречались колонии *Chlorobium luteolum* (Shmidle 1901) Imhoff 2003 и консорции *Chlorochromatium*. Chromatiaceae были представлены сферическими и овоидными клетками диаметром 2-3 мкм с газовыми вакуолями, образующими небольшие сферические и более крупные колонии неправильной формы. У небольшой части колоний обнаруживалось активное движение. Судя по этим признакам, эти организмы могут принадлежать либо к *Thiocapsa rosea* (Winogradsky 1888) Guyoneaud 1998, либо к *Lamprocystis roseopersicina* (Kützinger 1849) Schroeter 1886, различить которые по морфологии в фиксированных пробах невозможно (Imhoff et al, 1998). Мы предполагаем, что в пруду присутствуют две различные популяции (возможно, оба упомянутых вида), поскольку клетки в небольших плотных и более рыхлых и крупных колониях имеют несколько отличающиеся размеры.

В июле 2005 г. вертикальное распределение абиотических факторов было несколько иным (рис. 2 А, Б). В частности, почти вдвое повысилась концентрация сульфидов в мимомимлинионе. Характерно также большее развитие зоны, где одновременно присутствуют сероводород и кислород. В аэробном миксолимнионе (0-1,5 м) доминировали динофлагелляты (*Ceratium hirundinella*), но с увеличением глубины увеличивалась доля различных криптофитовых и нескольких видов хризофитовых. Цианобактерии в поверхностном слое были представлены почти исключительно представителями р. *Anabaena*. Начиная с глубины 1-1,5 м, доминирование среди цианобактерий перешло от этого рода к содержащим газовые вакуоли *Planktothrix sp.* (Phormidiaceae: Oscillatoriales). На глубине 1,5 м доминирующими по численности видами про- и эукариотических фототрофных организмов являлись, соответственно, *Planktothrix sp.* и *Cryptomonas spp.* (фото 1).

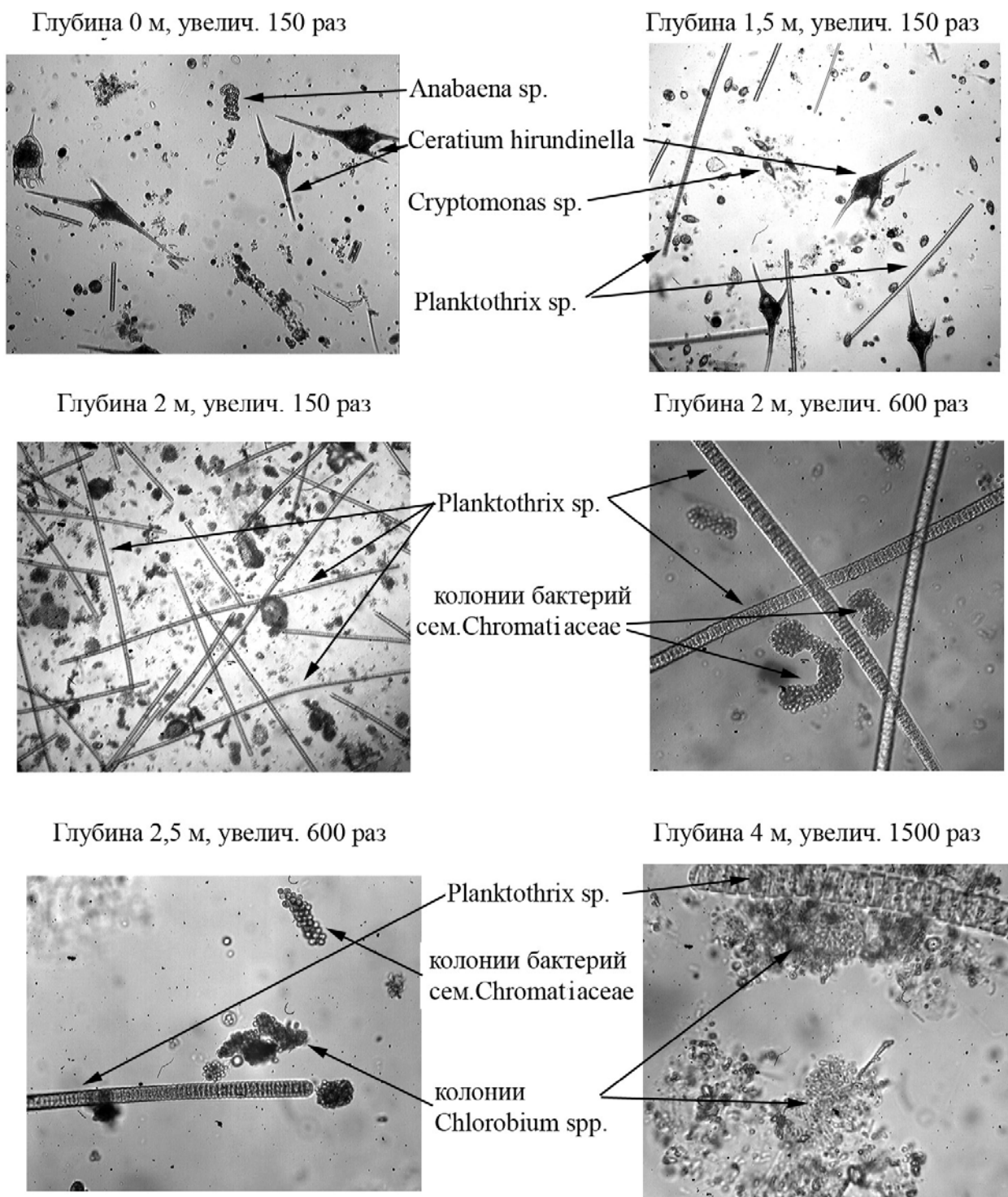


Фото 1. Микрофотографии фототрофного планктона на разных горизонтах Нижнего пруда (19.07.2005г.).

На глубине 2-2,5 м эукариотические фототрофные организмы практически полностью исчезают, а прокариотические представлены как анаэробными фототрофными бактериями, так и цианобактериями *Planktothrix* sp., биомасса которых сравнима с общей биомассой пурпурных и зеленых бактерий. В нижележащем мнимомolimнионе доминируют зеленые серные бактерии. Кроме них, продолжают обнаруживаться цианобактерии, в то

время как пурпурные серные бактерии представлены только единичными колониями (фото 1).

Пигментный анализ показал, что максимумы всех пигментов находятся на глубине 2,2-2,3 м, и практически совпадают (рис. 2 В). По-видимому, это связано с сильной конкуренцией за свет, поскольку из-за высокой плотности фототрофов в максимуме развития нижележащие слои оказываются в условиях сильного затенения.

В период осенней гомотермии 2005 г. в результате ветрового воздействия произошло опускание зоны хемоклина до глубины 3-3,5 м. В результате этого в поверхностные слои воды поступили значительные количества биогенных элементов, накопленных в слоях летнего хемоклина и верхней части мнимомлимниона (Горбунов и др., 2007). Это привело к вспышке массового развития в миксолимнионе эукариотического фитопланктона с преобладанием жгутиковых форм: золотистых (*Synochromonas* sp.), криптофитовых и зеленых (*Chlamydomonas* spp.). В то же время, развитие анаэробных фототрофных бактерий в хемоклине и мнимомлимнионе было подавлено, и их численность и концентрации пигментов значительно понизились по сравнению с летним периодом. В ноябре концентрация хлорофилла *a* во всем миксолимнионе была почти постоянной, около 45 мкг/л. Максимальные концентрации бактериохлорофиллов *a* и *d* наблюдались на глубине 3,5 м (18,5 и 217 мкг/л, соответственно). Значительные количества хлорофилла *a* регистрировались и некоторое время после установления ледового покрова (не показ.).

В начале весны, перед таянием ледового покрова, когда анаэробная зона охватывала всю толщу воды (рис. 3 А), развитие Chlorobiaceae также регистрировалось во всей водной толще. Кроме зеленых бактерий, в зимнее время в планктоне пруда отмечены представители Chromatiaceae: *Thiopedia rosea* и *Thiocapsa* sp. (последняя – в виде одиночных клеток). Фитопланктон был немногочисленным, преобладали *Chlamydomonas* spp. и *Planktothrix* sp. Другие виды (*Euglena* sp., *Cryptomonas* sp., мелкие зеленые хлорококковые) были единичны.

Распределение фотосинтетических пигментов по глубине в этот период было относительно однородным. Их концентрация несколько увеличивалась ко дну, образуя небольшие промежуточные максимумы в области 1,5-2 м (рис. 3 Б).

ОБСУЖДЕНИЕ

Меромиктический характер перемешивания в пруду обуславливает резко неоднородное распределение по глубине окислительно-восстановительных условий и концентраций биогенных элементов, что отражается в вертикальном распределении всех гидробионтов, и, в особенности, фототрофного планктона, как эукариотического, так и прокариотического.

Бедность верхнего перемешиваемого слоя (миксолимниона) биогенными элементами приводит к слабому развитию фитопланктона. Соотно-

шение концентраций азота и фосфора в пруду указывает на лимитирование развития фитопланктона азотом (Горбунов и др., 2007). Поэтому в июле 2005 г. в миксолимнионе доминировали динофлагелляты *Ceratium hirundinella* и цианобактерии *Anabaena* sp., первый из которых способен получать соединения азота за счет фаготрофного питания, а второй – фиксировать атмосферный азот. Однако в более богатом биогенными элементами монимолимнионе кислородные фототрофные организмы, в подавляющем большинстве, не могут развиваться из-за низкой интенсивности света и ингибирования кислородного фотосинтеза сероводородом. Лишь немногие виды фитопланктона, в основном цианобактерии, в таких условиях могут либо осуществлять фотосинтез анаэробного типа, либо имеют механизмы защиты от действия сероводорода (Cohen et al., 1986; Camacho et al., 1996). Поэтому максимум развития организмов фитопланктона приурочен к микроаэробной зоне в пределах хемоклина, где им удастся сбалансировать потребности в биогенных элементах и световые условия.

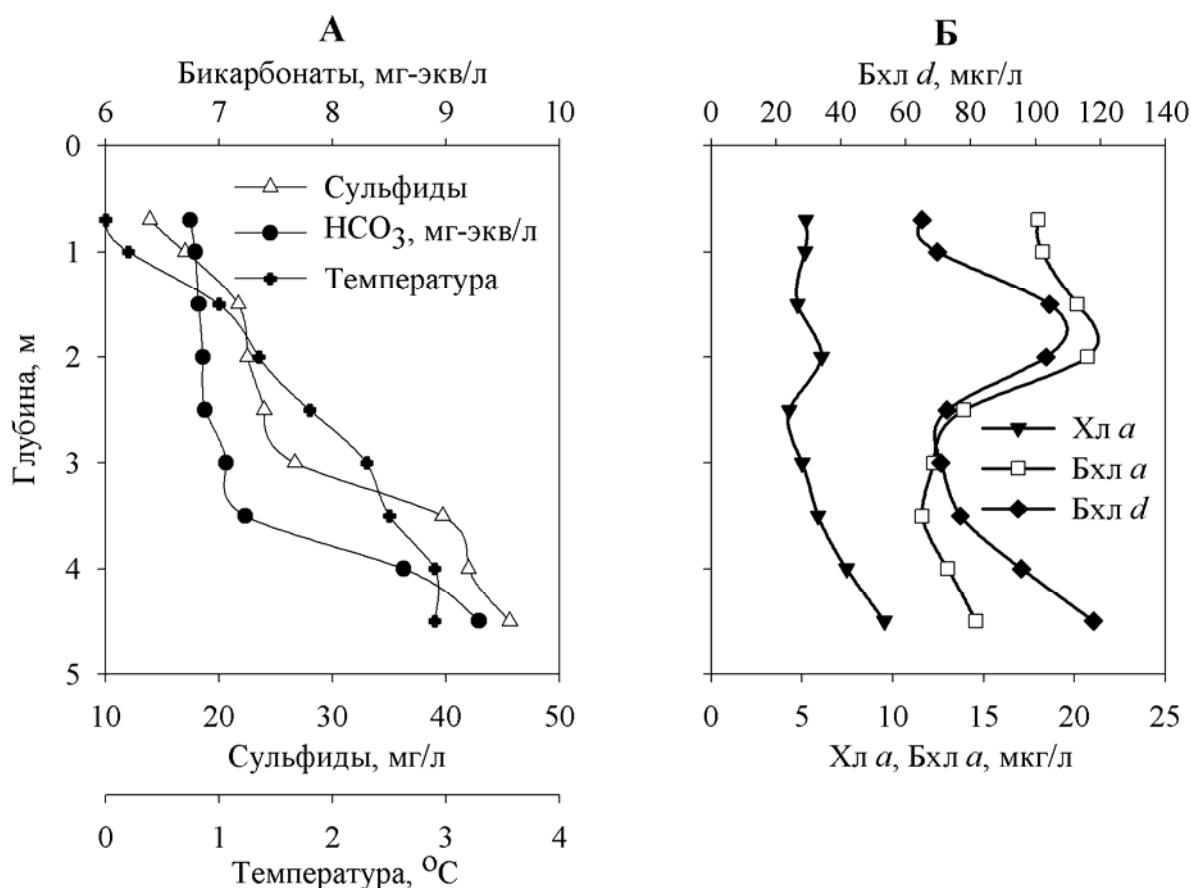


Рис. 3. Вертикальное распределение абиотических факторов и фотосинтетических пигментов в Нижнем пруду (23.03.2006 г.).

В то же время, проникновение света в слои воды, содержащие сероводород – нижнюю часть хемоклина и верхнюю часть монимолимниона – создает благоприятные условия для массового развития анаэробных фототрофных бактерий на протяжении всего года.

В итоге, в зоне хемоклина формируется ряд пересекающихся достаточно узких зон развития тех или иных видов, образующий общий максимум биомассы всех фототрофных организмов, как оксигенных (фитопланктона), так и аноксигенных. Максимумы их развития близки, и в некоторых случаях (июль 2005 г.) примененная нами схема отбора проб в зоне хемоклина (через каждые 20 см) оказалась недостаточно подробной для разделения максимумов пигментов.

Тем не менее, другие полученные данные показывают, что главные максимумы развития пурпурных бактерий в Нижнем пруду располагаются несколько ниже максимума хлорофилла *a*, но выше, чем максимумы зеленых бактерий, более чувствительных к молекулярному кислороду и адаптированных к развитию при более низких освещенностях. Некоторое расхождение между результатами пигментного анализа и прямого учета численности и биомассы фототрофных бактерий, объясняется, видимо, вариабельностью содержания пигментов в клетках бактерий (Garcia-Gil, Abella, 1992), а также, возможно, изменением по глубине видовой структуры фототрофного сообщества.

По литературным данным, в более глубоких меромиктических водоемах фототрофные бактерии образуют узкие "бактериальные пластины" в области хемоклина (Guerrero et al., 1985; Vila et al., 1998; Garcia-Gil et al., 1999; Camacho et al., 2001). В исследованном пруду их максимумы значительно менее выражены, и высокие численности бактерий наблюдаются и в слоях воды ниже максимумов (рис. 1 Б, В, 2 В). В ранее исследованных нами малых стратифицированных озерах эти максимумы были еще более широки (Горбунов, Уманская, 2003). Возможно, что отсутствие выраженных бактериальных пластин обусловлено развитием массовых популяций инфузорий в области хемоклина пруда (Быкова, личн. сообщ.), как это отмечалось и в ранее исследованных димиктических озерах с анаэробным гипolimнионом (Горбунов и др., 2004, Быкова, 2005). Зоны максимальной численности инфузорий и аноксигенных фототрофных бактерий перекрываются, и первые вполне могут эксплуатировать многочисленные популяции аноксигенных фототрофов в области их оптимального развития.

Несмотря на постоянное существование в пруду анаэробного миксолимниона, количественное развитие аноксигенных фототрофных бактерий и их пигментов значительно варьирует в течение сезона. Так, в осенний период произошло значительное снижение биомассы как пурпурных, так и зеленых бактерий. Отчасти оно было связано с понижением температуры в зоне хемоклина и его затенением из-за вспышки цветения фитопланктона в миксолимнионе. Однако главной причиной снижения численности аноксигенных фототрофных бактерий послужило произошедшее в это время понижение положения хемоклина, которое привело к перемешиванию водной массы от поверхности до глубины 3 м. В результате этого значительная часть популяций фототрофных бактерий, развивавшихся на глубинах 2-3 м, погибла, оказавшись в аэробном миксолимнионе. Условия, пригодные для развития аноксигенных фототрофных бактерий, в этот период бы-

ли ограничены глубинами более 3-3,5 м. В подледный период зона развития аноксигенных фототрофных бактерий расширилась и охватила всю незамерзшую часть водной толщи, но из-за низкой подледной освещенности максимальные концентрации бактериохлорофиллов (рис. 3) были более чем на порядок ниже, чем в летние месяцы.

Характерно, что несмотря на значительные колебания обилия, концентрация бактериохлорофилла *a* в пруду была сравнимой с концентрацией основного хлорофилла фитопланктона, хлорофилла *a*, а концентрация бактериохлорофилла *d*, как правило, почти на порядок ее превышала. Настолько высокие концентрации бактериохлорофиллов, как в пруду (более 1,6 мг/л Бхл *d*), наблюдаются относительно нечасто, хотя высокое количественное развитие аноксигенных фототрофных бактерий – обычное явление в меромиктических водоемах, обусловленное их лимнологическими особенностями.

Максимальное развитие фитопланктона было приурочено к верхней части хемоклина. В составе его эукариотической части доминировали миксотрофные жгутиконосцы: криптофитовые, золотистые и эвгленовые. Криптофитовые крайне характерны для зоны оксиклина и в ряде других меромиктических и голомиктических озер (Alder et al., 2000; Camacho, Vincente, 1998; Camacho et al., 2001; Pedros-Alio et al., 1987; Gervais, 1998 и др.); развитие золотистых и динофлагеллят в этих условиях отмечается реже. В миксолимнионе фитопланктон на протяжении большей части года был малочисленным, и только в октябре-ноябре, при поступлении биогенных элементов в поверхностные слои из-за эрозии хемоклина, наблюдалась вспышка развития золотистых водорослей и криптомонад.

Цианобактерии, представленные нитчатыми безгетероцистными формами с газовыми вакуолями (*Planktothrix* sp.), составляли значительную часть оксигенного фототрофного сообщества хемоклина. Близкие виды образуют массовые популяции в хемоклине многих стратифицированных озер (Gorlenko, Kuznezov, 1972; Alder et al., 2000; Camacho, Vincente, 1998; Camacho et al., 2001 и др.). Количественное развитие цианобактерий в 2004 и 2005 гг. было различным. В 2004 г. они появились в заметных количествах только в августе, а в 2005 г. присутствовали уже весной, причем область их развития в летний период охватывала весь мнимолимнион, вплоть до придонных слоев. Развитию *Planktothrix* в анаэробных зонах, видимо, способствовали такие особенности их физиологии, как способность к фотогетеротрофному росту и аноксигенному фотосинтезу (Camacho et al., 1996) и регуляция плавучести за счет газовых вакуолей.

Причины значительных межгодовых колебаний интенсивности развития популяции *Planktothrix* sp. не вполне ясны, т.к. условия среды в 2004 и 2005 г. различались не очень значительно. Возможно, это явление найдет свое объяснение при анализе динамики других групп организмов.

Таким образом, вертикальное распределение отдельных групп фототрофных организмов в пруду в общих чертах сходно с другими меромиктическими озерами. Для экосистемы Нижнего пруда Самарского Ботани-

ческого сада на протяжении практически всего года характерна концентрация фототрофных организмов в области хемоклина, в зоне контакта аэробной и анаэробной водных масс, и высокое таксономическое разнообразие фототрофного сообщества этой зоны.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Быкова С.В. Фауна и экология инфузорий малых водоемов Самарской Луки и Саратовского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Тольятти, 2005. – 19 с.

Голлербах М.М., Косинская Е.К., Полянский В.И. Синезеленые водоросли / Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 2. – М., Наука, 1953. – 652 с. – **Горбунов М.Ю., Быкова С.В., Уманская М.В., Жариков В.В.** Роль миксотрофных простейших и аноксигенных фотосинтезирующих бактерий в фототрофном сообществе небольших стратифицированных эвтрофных озер // Материалы Межд. конф. "Первичная продукция водных экосистем". – Ярославль, 2004. – С. 18-19. – **Горбунов М.Ю., Уманская М.В.** Аноксигенные фототрофные бактерии в водоемах особо охраняемых территорий Самарской области // Экологические проблемы заповедных территорий России / Под ред. С.В. Саксонова. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. – С. 136-144. – **Горбунов М.Ю., Уманская М.В., Краснова Е.С.** Характеристика абиотических условий в экосистеме Нижнего пруда Ботанического Сада Самарского университета // Самарская Лука: Бюллетень, 2007. – Вып. 19-20. (наст. издание).

Кузнецов С.И. Микрофлора озер и ее геохимическая деятельность. – Л.: Наука, 1970. – 440 с. – **Кузнецов С.И., Дубинина Г.А.** Методы изучения водных микроорганизмов. – М.: Наука, 1989. – 288 с.

Ляликова Н.Н. Изучение процесса усвоения свободной углекислоты пурпурными серобактериями в озере Беловодь // Микробиология, 1957. – Т.26, вып.1. – С. 92-98.

Alder M., Gervais F., Siegel U. Phytoplankton species composition in the chemocline of mesotrophic lakes // Arch. Hydrobiol./Adv. Limnol., 2000. – V. 55. – P. 513-530

Camacho A., Garcia-Pichel F., Vicente E., Castenholz R.W. Adaptation to sulfide and to the underwater light field in three cyanobacterial isolates from lake Arcas (Spain) // FEMS Microbiol. Ecol., 1996. – V. 21. – P. 293–301. – **Camacho A., Vicente E.** Carbon photoassimilation by sharply stratified phototrophic communities at the chemocline of Lake Arcas (Spain) // FEMS Microbiol. Ecol. – 1998. – V. 25. – P. 11-22. – **Camacho A., Erez J., Chicote A., Florin M., Squires M.M., Lehmann C., Bahofen R.** Microbial microstratification, inorganic carbon photoassimilation and dark carbon fixation at the chemocline of the meromictic Lake Cadagno (Switzerland) and its relevance to the food web // Aquat.Sci., 2001. – V. 63. – P. 91-106. – **Cohen, Y., Jørgensen B. B., Revsbech N. P., Poplawski R.** Adaptation to hydrogen sulfide of oxygenic and anoxygenic photosynthesis among cyanobacteria // Appl. Environ. Microbiol. – 1986. – V. 51. – P. 398–407.

Garcia-Gil L.J., Abella C.A. Population dynamics of phototrophic bacteria in three basins of Lake Banyoles (Spain) // Hydrobiologia, 1992. – V. 243/244. – P.87-94. – **Garcia-Gil L. J., Vicente E., Camacho A., Borrego C. M., Vila X., Cristina X. P., Rodriguez-Gonzalez J.** Vertical distribution of photosynthetic sulphur bacteria linked to saline gradients in Lake 'El Tobar' (Cuenca, Spain) // Aquat. Microb. Ecol. – 1999. – V. 20. – P.299-303. – **Garrity G.M., Bell J.A., Lilburn T.G.** Taxonomic outline of the Prokaryotes. Bergey's manual of systematic bacteriology, 2^d edition. Release 5.0 May 2004. Springer, 2004. – DOI 10.1007/bergeysoutline200405 – **Gervais F.** Ecology of cryptophytes coexisting near a freshwater chemocline // Freshwater Biol. – 1998. V. 39. – P. 61-78. – **Gorlenko W.M., Kuznezov S.I.** Über die photosynthesierenden Bakterien des Kononjer-Sees // Arch. Hydrobiol., 1972. V.70, No.1. – P.1-13. – **Guerrero R., Montesinos E., Pedros-Alio C., Esteve I., Mas J., van Gernerden H., Hoffmann P.A.G., Bakker J.F.** Phototrophic sulfur bacteria in

two Spanish lakes: Vertical distribution and limiting factors // Limnol. Oceanogr. – 1985. – V. 30, N. 5. – P. 919-931.

Hoffmann L., Komárek J., Kaštovský J. System of Cyanoprokaryotes (Cyanobacteria) - state in 2004. // Arch. Hydrobiol./Algol. Stud. (2005). – V. 117

Imhoff, J.F., Süling J., Petri R. Phylogenetic relationships among the Chromatiaceae, their taxonomic reclassification and description of the new genera Allochromatium, Halochromatium, Isochromatium, Marichromatium, Thiococcus, Thiohalocapsa and Thermochromatium // Int. J. Syst. Bacteriol., 1998. – V.48. – P.1129–1143.

Pedros-Alio C., Gasol J.M., Guerrero R. On the ecology of a *Cryptomonas phaseolis* population forming a metalimnetic bloom in Lake Ciso, Spain: Annual distribution and loss factors // Limnol. Oceanogr. – 1987. – V. 32. – P. 285-298. – **Pfennig N., Truper H.G.** Anoxic phototrophic bacteria / Bergey's Manual of Systematic Bacteriology. V. 3. (Ed. J. T. Staley). – USA, Williams & Wilkins, 1989. – P. 1635-1709.

Vila X., Abella C.A., Figueras J.B., Hurley J.P. Vertical models of phototrophic bacterial distribution in the metalimnetic microbial communities of several freshwater North-American kettle lakes // FEMS Microbiol. Ecology. – 1998. – V. 25 – P. 287-299. – **Vila X., Abella C.A.** Light-harvesting adaptations of planktonic phototrophic micro-organisms to different light quality conditions // Hydrobiologia, 2001. – V.452. – P.15–30.

Поступила в редакцию
12 декабря 2006 г.