

Т.Я. Чурилова¹, В.В. Суслин²¹ Институт биологии южных морей НАН Украины, Севастополь² Морской гидрофизический институт НАН Украины, Севастополь**О ПРИЧИНАХ ДОМИНИРОВАНИЯ *EMILIANIA HUXLEYI* В
ФИТОПЛАНКТОНЕ ГЛУБОКОВОДНОЙ ЧАСТИ ЧЕРНОГО МОРЯ
В НАЧАЛЕ ЛЕТА**

«Цветение» кокколитофорид *Emiliana huxleyi* регулярно повторяется в начале лета в глубоководной части Черного моря, когда солнечная инсоляция максимальна и поверхностный фитопланктон существует в самом узком верхнем перемешанном слое (ВКС) при экстремально высоком уровне облученности в течение годового цикла. Причина «цветения» *E. huxleyi* в это время года связана с особыми свето-рассеивающими свойствами кокколита, покрывающих клеточную оболочку, что приводит к уменьшению эффективности проникновения света в клетку более чем в два раза и защищает клетку от ингибирующей рост клеток освещенности в среде. В результате кокколитофориды имеют преимущество в скорости роста в сравнении с другими таксонами, что является причиной развития их «цветения» в начале лета. Установлено, что межгодовая вариабельность интенсивности «цветения» *E. huxleyi* и площади, которую оно охватывает, связана с толщиной ВКС в это время года, которая зависит от метеорологических условий предшествующей зимы.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: Черное море, «цветение» кокколитофорид *Emiliana huxleyi*.

Введение. В Черном море по данным натурных [1, 2] и спутниковых наблюдений [3, 4] отмечается регулярное «цветение» кокколитофорид *Emiliana huxleyi* (в дальнейшем тексте – *E. huxleyi*) в начале лета. Они присутствуют в фитопланктоне глубоководной части Черного моря в течение всего года и, как правило, значительное количество клеток этого вида наблюдается в фитопланктоне уже в мае, достигает пика численности – в июне, а в июле отмечается фаза завершающая «цветение» [1]. Интенсивность «цветения», максимальная численность клеток *E. huxleyi* [1] и площадь, которую оно охватывает, меняется год от года [4]. В последние 20 лет довольно успешно проводились исследования экологических условий, благоприятствующих «цветению» *E. huxleyi* в разных районах Мирового Океана [5 – 7]. Отмечено, что «цветение» *E. huxleyi* связано с периодом высокой солнечной инсоляцией поверхности океана [5]. Показано, что этот вид водорослей имеет существенные преимущества перед другими таксономическими группами микроводорослей в условиях сильного лимитирования по фосфору [7, 8]. Кроме того исследования на культурах показали, что клетки *E. huxleyi* в процессе роста выделяют в среду соединения (диметилсульфиды – *DMS*), которые отпугивают потенциальных потребителей [9], и поэтому они менее интенсивно выедаются, чем динофлагелляты. Высказывались разные причины «цветения» *E. huxleyi*, однако, этого недостаточно для объяснения регулярно наблюдаемого «цветения» *E. huxleyi* в глубоководной части моря в начале лета. В связи с

этим, основной задачей этой работы было исследование биооптических причин «цветения» *E. huxleyi*.

Методы. Разработанный ранее подход к оценке содержания кокколитофорид в поверхностном слое моря по спутниковой информации [10] основан на том, что для клеток *E. huxleyi* покрытых маленькими пластинками (из карбоната кальция), характерно сильное светорассеивание. В результате этого изменение концентрации клеток этого вида в море в значительной степени определяет вариабельность коэффициента обратного рассеяния света на длине волны 555 нм, $b_{bp}(555)$ [11]. Этот подход был развит и адаптирован для Черного моря [12, 13]. В настоящей работе были использованы данные $b_{bp}(555)$, полученные с помощью региональной модели [14].

Возможность использования величин $b_{bp}(555)$ для оценки содержания *E. huxleyi* проверяли по *in situ* данным концентрации клеток *E. huxleyi* в западной части Черного моря (см. рис.1), которые определялись с двухнедельным шагом в период с февраля 1998 по июнь 2000 г. [1].

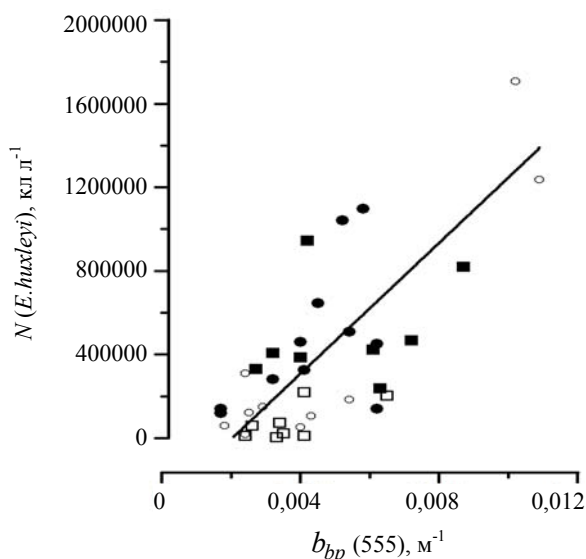


Рис. 1. Зависимость между коэффициентом обратного рассеяния света частицами $b_{bp}(555)$ и концентрацией клеток *E. huxleyi* в западной глубоководной части Черного моря: заштрихованные символы – в районе свала глубин около Крыма; не заштрихованные символы – в центре западной глубоководной части; круги – 1998; квадраты – 1999 г. [1].

Получено уравнение для оценки концентрации клеток кокколитофорид (N , млн кл л⁻¹) по величине $b_{bp}(555)$ в начале лета:

$$N = 160 b_{bp}(555) - 0,32, \text{ коэффициент корреляции } r^2 = 0,82.$$

Оценка световых условий в верхнем квазиоднородном слое (ВКС) выполнена по формуле, приведенной в работе [15]:

$$\Phi AP_{\text{ВКС}} = \Phi AP_0 \times (1 - \exp(-4,6 \times \text{ВКС}/Z_{1\%})) / (4,6 \times \text{ВКС}/Z_{1\%}),$$

где ΦAP_0 – падающая на поверхность моря радиация (данные сканера цвета MODIS – Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer, сканирующий спектрорадиометр среднего разрешения), ВКС – верхний квазиоднородный слой; $\Phi AP_{\text{ВКС}}$ – средняя для ВКС освещенность в диапазоне ΦAP ; $Z_{1\%}$ – глубина проникновения 1% ΦAP_0 ($Z_{1\%}$ определяет зону фотосинтеза).

Данные по толщине ВКС получены из работы [16]. Величины $Z_{1\%}$ рассчитывали, используя полученную ранее [17] зависимость этого параметра от величины коэффициента ослабления света на длине 490 нм – $K_d(490)$, который регулярно оценивается по спутниковым данным [18].

Результаты и обсуждение. Особенности гидрофизических условий существования поверхностного фитопланктона в июне месяце связаны с тем, что максимальная солнечная инсоляция в годовом ее цикле приходится на этот месяц (см. рис. 2). В июне суточная величина фотосинтетически активной радиации, падающая на поверхность моря (ФАР₀), достигает величин 55 – 60 $\text{E м}^{-2} \text{д}^{-1}$.

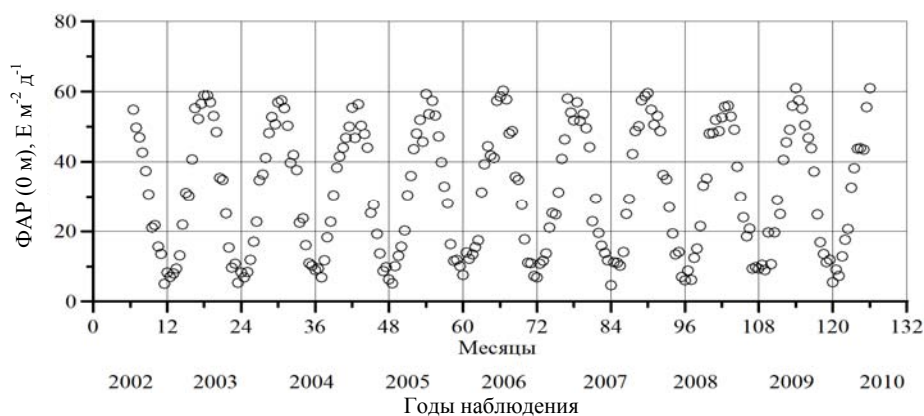


Рис. 2. Изменение падающей на поверхность моря фотосинтетически активной радиации (ФАР) в западной глубоководной части Черного моря (по данным сканера цвета MODIS).

Анализ внутригодовой динамики толщины ВКС в западной глубоководной части моря показал, что минимальные его значения приходятся на июнь месяц (см. рис. 3). При этом толщина ВКС находится в обратной зависимости от ФАР₀.

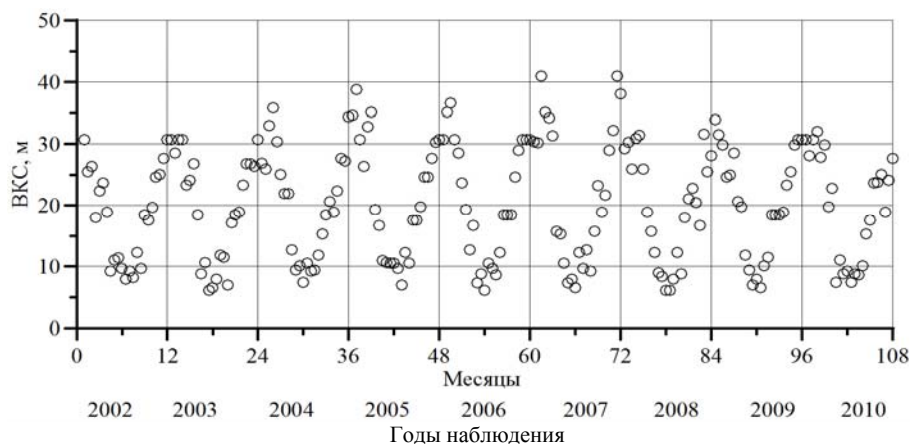


Рис. 3. Изменение толщины верхнего квазигомогенного слоя (ВКС) в западной глубоководной части Черного моря (по Дорофееву [16]).

Таким образом, поверхностный фитопланктон существует в июне в условиях самого тонкого ВКС и наибольшей ФАР₀, а следовательно при макси-

мальной освещенности в пределах ВКС ($\Phi AP_{ВКС}$) за годовой период (см. рис. 4). Расчеты показали, что величина суточной освещенности в слое ВКС в июне в период с 2002 по 2011 гг. варьировала в пределах от 30,8 до 43,5 $E\ m^{-2}\ д^{-1}$ в первую половину месяца и от 32,9 до 44,7 $E\ m^{-2}\ д^{-1}$ – во вторую половину. Учитывая длительность светового дня, получаем, что это соответствует диапазону освещенностей 500 – 730 и 550 – 750 $\mu E\ m^{-2}\ с^{-1}$, соответственно.

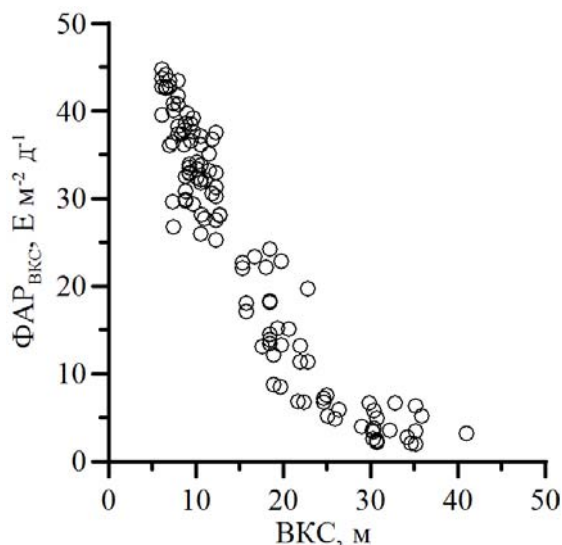


Рис. 4. Зависимость между толщиной ВКС и световыми условиями в ВКС.

При одинаковой интенсивности освещения в окружающей среде светорассеивающие свойства оболочки/панциря клеток будут влиять на степень уменьшения интенсивности потока квантов при прохождении через клеточную мембрану (панцирь). Следовательно, в клетки разных видов водорослей будет проходить разный по плотности поток квантов в зависимости от того на сколько свет будет отражаться клеточными оболочками или панцирями. Численные расчеты [19] показали зависимость эффективности ослабления света биологическими мембранами (однородными и многослойными) от показателя преломления света. В соответствии с этой зависимостью и учитывая относительно большой показатель преломления, типичный для пластинок кокколита (1,4 – 1,6), свет при прохождении через мембрану, покрытую пластинками-кокколитами, будет ослабляться практически в два и более раза. В то время как для клеток с однородными и многослойными (трехслойными) оболочками, для так называемых «мягких» частиц, как показано в работе [19], характерно ослабление потока квантов при прохождении через оболочку менее, чем на 5 %. С определенным допущением, можно рассматривать динофлагелляты как клетки с одно- и двухслойными оболочками, поскольку к динофлагеллятам относятся виды с жестким панцирем, а кроме того много мелких динофлагеллят без жесткого панциря. И, следовательно, структурные особенности панциря кокколитофорид, а именно наличие на нем множества пластин,

по-видимому, приводят к тому, что фактически в клетки этого вида микроводорослей проходит как минимум в ~ 2 раза меньший по плотности поток квантов в сравнении с другими таксонами (например, динофлагеллятами), существующими в одинаковых световых условиях. Эта особенность клеток *E. huxleyi* отражать более половины квантов света объясняет тот факт, что насыщение скорости роста этого вида отмечали при более высокой освещенности ($100 - 300 \text{ мкЕ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$) [20], чем в среднем получено для динофлагеллят ($47 \text{ мкЕ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$) и диатомовых ($84 \text{ мкЕ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$) [21]. *E. huxleyi* отличается от других видов микроводорослей отсутствием ингибирования скорости роста до интенсивности освещения около $800 \text{ мкЕ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$ [22, 23], а скорости фотосинтеза: до $1000 - 1500 \text{ мкЕ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$ [6, 20]. Рассматривая причины «цветения» фитопланктона, «светоотталкивающая» способность клеток *E. huxleyi* является особенно значимой именно в условиях экстремально высокой облученности, которая ингибирует рост клеток других видов водорослей. В результате своей оптической особенности кокколитофориды при экстремально высокой освещенности в ВКС в июне фактически существуют при меньшей (в ~ 2 и более раза) облученности и поэтому не наблюдается ингибирования скорости роста. Преимущество кокколитофорид в скорости роста в этих условиях является причиной более быстрого увеличения численности *E. huxleyi* относительно других видов в поверхностном сообществе фитопланктона, что приводит к «цветению» моря, когда биомасса фитопланктона в основном (на $\sim 90\%$) представлена *E. huxleyi*.

Анализ межгодовой вариабельности мощности «цветения» *E. huxleyi* в начале лета в глубоководной части Черного моря показал ее зависимость от толщины ВКС в это время года (см. рис. 5). Величина ВКС в июне зависела от метеорологических условий предшествующей зимы (см. рис.6). После холодной зимы поверхностные воды прогревались медленнее, и поэтому слой ВКС был более тонкий, а, следовательно, средняя освещенность по ВКС была выше. Таким образом, после холодной зимы поверхностный фитопланктон в июне существовал при более высокой освещенности, чем после теплых зим. Увеличение освещенности при сужении ВКС может усиливать ингибирование роста других видов водорослей, увеличивая преимущество *E. huxleyi* в скорости роста относительно других видов, что приводит к более мощному по интенсивности и площади «цветению». В июне 2012 г. после предшествовавшей холодной зимы обширная поверхность моря покрыта более интенсивным «цветением» кокколитофорид в сравнении с июнем 2005 г., после теплой зимы (см. рис. 7). Используя полученную зависимость концентрации клеток *E. huxleyi* от величин $b_{bp}(555)$ можно отметить, что в июне 2012 г. численность кокколитофорид достигла $\sim 1 - 3$ млн кл л^{-1} в западной глубоководной части моря и $3 - 6$ млн кл л^{-1} в восточной, а после мягкой зимы в июне 2005 года эта величина была значительно ниже ($\sim 0,5 - 1,2$ млн. кл л^{-1}).

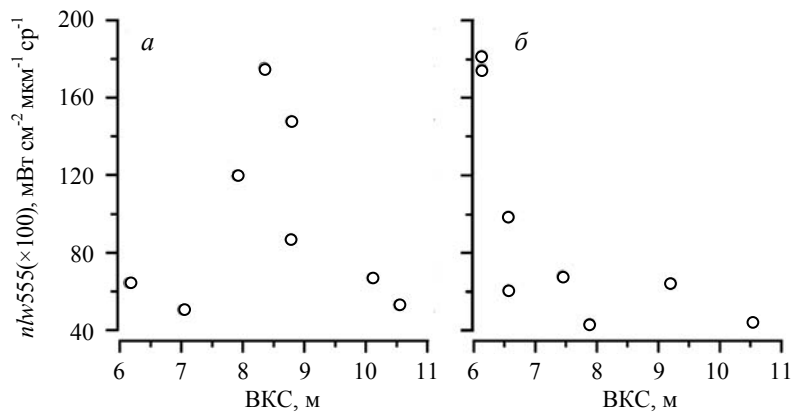


Рис. 5. Зависимость между толщиной ВКС и нормализованной яркостью восходящего излучения ($nlw555$) в западной глубоководной части Черного моря: a – первая половина июня; b – вторая половина июня.

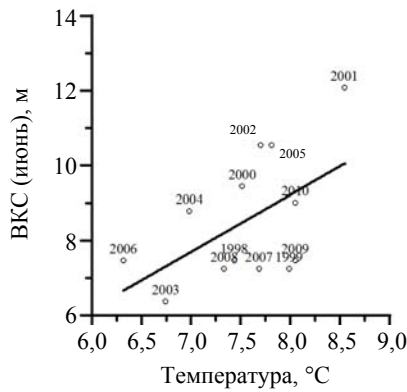


Рис. 6. Влияние среднезимней температуры поверхности воды на толщину ВКС в западной глубоководной части Черного моря.

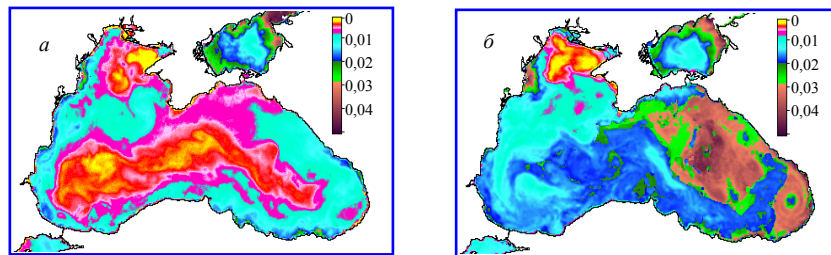


Рис. 7. Примеры пространственного распределения $b_{bp}(555)$ (в м^{-1}) в акватории Черного моря: a – первая половина июня 2005 г.; b – первая половина июня 2012 г.

Выводы.

- 1) Получена зависимость между концентрацией клеток *E.huxleyi* и коэффициентом обратного рассеяния света частицами в море, которая может быть использована для оценки пространственно-временной изменчивости численности этого вида в поверхностных водах Черного моря в начале лета по спутниковым данным.

- 2) Причина «цветения» кокколитофорид *E. huxleyi* в начале лета в глубоководной части моря связана с тем, что в этих условиях экстремальной освещенности кокколитофориды не испытывают ингибирующего действия высокой облученности на скорость роста, так как фактически в клетки проходит свет, ослабленный более чем в ~ 2 раза, что связано с особыми светорассеивающими свойствами кокколит покрывающих клеточную оболочку.
- 3) Преимущество *E. huxleyi* в скорости роста является причиной более быстрого увеличения их численности в сравнении с другими видами, что приводит к изменению видовой структуры фитопланктонного сообщества и доминированию *E. huxleyi* по биомассе (на ~ 70 – 90 %).
- 4) Показано, что межгодовая вариабельность интенсивности «цветения» *E. huxleyi* связана с толщиной ВКС в это время года, которая зависит от метеорологических условий предшествующей зимы.

Благодарности:

Работа была выполнена благодаря финансовой поддержке из проектов НАН Украины «Черное море как имитационная модель океана» и европейских рамочных проектов FP7 «ODEMM», «DEVOTES», «PERSEUS», «MyOcean-2».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Берсенева Г.П., Чурилова Т.Я., Георгиева Л.В. Сезонная изменчивость хлорофилла и биомассы фитопланктона в западной части Черного моря // Океанология . – 2004. – Том 44, № 3. – С. 389-398.
2. Паутова Л.А., Микаэлян А.С., Силкин В.А. Структура планктонных фитоценов шельфовых вод северо-восточной части Черного моря в период массового развития *Emiliana huxleyi* в 2002–2005 гг. // Океанология. – 2007. – Том 47, № 3. – С. 408-417.
3. Карабашев Г.С., Шеберстов С.В., Якубенко В.Г. Июньский максимум нормализованной яркости и его связь с гидрологическими условиями и «цветением» кокколитофорид в Черном море // Океанология. – 2006. – Том 46, № 3. – С. 331-343.
4. Cokacar, T., Oguz, T., Kubilay N. Interannual variability of the early summer coccolithophore blooms in the Black Sea: impacts of anthropogenic and climatic factors // Deep-Sea Res. – 2004. – Vol. 51. – P. 1017-1031.
5. Tyrrell T., Taylor A.H. A modeling study of *Emiliana huxleyi* in the NE Atlantic // J. Mar. Syst. – 1996. – Vol. 9, issue 1-2. – P. 83-112.
6. Balch W.M., Holligan P.M., Kilpatrick K.A. Calcification, photosynthesis and growth of the bloom-forming coccolithophore, *Emiliana huxleyi* // Continental Shelf Research. – 1992. – Vol. 12. – P. 1353-1374.
7. Mikaelyan A.S., Pautova L.A., Pogosyan S.I. and Sukhanova I.N. Summer Bloom of Coccolithophorids in the Northeastern Black Sea // Oceanology. – 2005. Vol. 45, Suppl. 1 . – P. S127-S138.
8. Riegman R., Stolte W., Noordeloos A.M., Slezak D. Nutrien uptake and alkaline phosphatase (EC 3:1:3:1) activity of *Emiliana huxleyi* (Prymnesiophyceae) during growth under N and P limitation in continuous cultures // Journal of Phycology. – 2000, Vol. 36. – P. 87-96.
9. Strom S., Wolfe G., Holmes J., Stecher H., Shimeneck C., Lambert S., Moreno E. Chemical defense in the microplankton I: Feeding and growth rates of heterotrophic

- protists on the DMS-producing phytoplankter *Emiliana huxleyi* // *Limnology and Oceanography*. – 2003. – Vol. 48, № 1. – P. 217-229.
10. *Gordon H.R., Boynton G.C., Balch W.M., Groom S.B., Harbour D.S., Smyth T.J.* Retrieval of coccolithophore calcite concentration from SeaWiFS imagery // *Geoph. Res. Letters*. – 2001. – Vol. 28, № 8. – P. 1587-1590.
 11. *Suslin V.V., Suetin V.S., Korolev S.N., Kucheryaviy A.A.* Estimation of variability of backscattering coefficient in the Black Sea based on SeaWiFS measurements // *Current Problems in Optics of Natural Waters: Proc. 2nd Int. Conf. (St. Petersburg)*. – 2003. – P. 314-318.
 12. *Суетин В.С., Суслин В.В., Королев С.Н., Кучерявый А.А.* Оценка изменчивости оптических свойств воды в Черном море по данным спутникового прибора *SeaWiFS* // *Морской гидрофизический журнал*. – 2002. – № 6. – С. 44-54.
 13. *Suslin V.V., Suetin V.S., Korolev S.N., Kucheryaviy A.A.* Use of SeaWiFS data to estimate water optical properties of the Black Sea // *Proc. of SPIE. Current research on remote sensing, laser probing and imagery in natural waters*. – 2007. – vol. 6615. – Paper № 6615-08. – 9 p.
 14. *Суслин В.В., Чурилова Т.Я., Пряхина С.Ф.* Региональная методика восстановления первичных гидрооптических характеристик Черного моря по данным цветового сканера *SeaWiFS* // *Экологическая безопасность и комплексное использование ресурсов шельфа*. – Севастополь: НПЦ «ЭКОСИ-Гидрофизика». – 2012. – Вып. 26, том 2. – С. 204-223.
 15. *Babin M, Morel A, Claustre H, Bricaud A, Kolber Z, Falkowskii P.G.* Nitrogen- and irradiance-dependent variations of the maximum quantum yield of carbon fixation in eutrophic, mesotrophic and oligotrophic marine systems // *Deep-Sea Res.* – 1996. – Vol. 41. – P.1241-1272.
 16. *Дорофеев В.Л.* Моделирование декадной изменчивости экосистемы Черного моря // *Морской гидрофизический журнал*. – 2009, № 6. – С. 71-81.
 17. *Суслин В.В., Чурилова Т.Я.* Упрощенный метод расчета спектрального диффузного коэффициента ослабления света в верхнем слое Черного моря на основе спутниковых данных // *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа*. – Севастополь: МГИ НАН Украины. – 2010. – Вып. 22. – С. 47-60.
 18. *Данные MODIS.* Сайт «OceanColor» [Электронный ресурс]. <http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/cgi/browse.pl?sen=am> (Последнее обращение 25.10.2012).
 19. *Лопатин В.Н.* Рассеяние и ослабление света двуслойными и трехслойными шарами – моделями клеток: автореферат дисс. ... канд. физ.-мат. наук / Институт физики им. Л.В. Киренского СО АН СССР. Красноярск. – 1979. – 24 с.
 20. *Paasche E.* A review of the coccolithophorid *Emiliana huxleyi* (Prymnesiophyceae) with particular reference to growth, coccolith formation, and calcification-photosynthesis interactions // *Phycologia*. – 2002. – Vol. 40. – P. 503-529.
 21. *Richardson K., Beardall J., Raven J. A.* Adaptation of unicellular algae to irradiance: an analysis of strategies // *New Phytol.* – 1983. – Vol. 93. – P. 157-191.
 22. *Brand L.E., Gullard R.R.L.* The effects of continuous light and light intensity on the reproduction rates of twenty-two species of marine phytoplankton // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. – 1981. – Vol. 50. – P. 119-132.
 23. *Nielsen M.V.* Growth, dark respiration and photosynthetic parameters of the coccolithophorid *Emiliana huxleyi* (Prymnesiophyceae) acclimated to different day length-irradiance combinations // *Journal of Phycology*. – 1997. – Vol. 33, № 5. – P. 818-822.

Материал поступил в редакцию 25.10.2012 г.

АНОТАЦІЯ «Цвітіння» кокколітофорид *Emiliana huxleyi* регулярно повторюється на початку літа в глибоководній частині Чорного моря, коли сонячна інсоляція максимальна і поверхневий фітопланктон існує в самому вузькому верхньому перемішаному шарі (ВКС) при екстремально високому рівні опромінення протягом річного циклу. Причина «цвітіння» *E.huxleyi* в цей час року пов'язана з особливими світлорозсіюючими властивостями кокколіт, які покривають клітинну оболонку, що призводить до зменшення ефективності проникнення світла в клітку більш ніж у два рази і захищає клітину від інгібуючої рід клітин освітленості в середовищі. В результаті кокколітофориди мають перевагу в швидкості росту у порівнянні з іншими таксонами, що є причиною розвитку їх «цвітіння» на початку літа. Встановлено, що міжрічна варіабельність інтенсивності «цвітіння» *E.huxleyi* і площі, яку воно охоплює, пов'язана з товщиною ВКС в цей час року, яка залежить від метеорологічних умов попередньої зими.

ABSTRACT «Bloom» of coccolithophores *Emiliana huxleyi* is occurred regularly in early summer in deep-waters of the Black Sea, when solar insolation is maximal for its annual cycle and phytoplankton exists in thin upper mixed layer (UML) under extremely high level of light intensity. Reason of *E.huxleyi* «bloom» in this time of year is associated with special light-scattering properties of coccoliths, covering the cell membrane, which results in decreasing the efficiency of light penetration into the cell by more than two times and protects cells from light inhibiting the growth of cells. As result, coccolithophores get an advantage in growth rate compared to other phytoplankton taxa, which causes their «bloom» in the early summer. It has been shown that the interannual variability of the intensity of *E.huxleyi* «blooming» and the area covered is related to the UML thickness which depends on the meteorological conditions of the previous winter.