

Т.Я.Чурилова*, А.А.Джулай*, В.В.Суслин**,
О.В.Кривенко*, Т.В.Ефимова*, В.С.Муханов*,
О.А.Рылькова*, Л.А.Манжос*

*Институт биологии южных морей, г.Севастополь

**Морской гидрофизический институт, г.Севастополь

БИООПТИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ ВОД ГЛУБОКОВОДНОЙ ЧАСТИ ЧЕРНОГО МОРЯ: ПАРАМЕТРИЗАЦИЯ ПОГЛОЩЕНИЯ СВЕТА ФИТОПЛАНКТНОМ В ЛЕТНИЙ И ОСЕННИЙ ПЕРИОДЫ

Обобщены и проанализированы результаты биооптических исследований, выполненных в Черном море в летний и осенний сезоны в 2010 – 2014 гг. Получено, что различия формы спектров и величин удельных коэффициентов поглощения света пигментами фитопланктона в летний и осенний сезоны определяются, главным образом, изменением световых условий в пределах верхнего квазигомогенного слоя вод (ВКС) и адаптацией фитопланктона к ним. Показано, что сезонная стратификация поверхностных вод создает условия для хроматической адаптации сообщества, существующего под термоклином, где доминирование сине-зеленых водорослей проявляется в изменении формы спектров и удельных коэффициентов поглощения света фитопланктоном. Выполнена параметризация зависимости между коэффициентами поглощения света пигментами фитопланктона и концентрацией хлорофилла *a* для отдельных слоев вод и сезонов, показана достоверность различий сезонных (летних и осенних) коэффициентов параметризации для фитопланктона, развивающегося в пределах ВКС.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: *поглощение света, параметризация, концентрация хлорофилла a, фитопланктон, сине-зеленые водоросли, Черное море.*

В настоящее время спутниковая информация широко используется для оценки показателей продуктивности вод. Но для корректной трансформации оптических сигналов, фиксируемых на спутниках, в показатели продуктивности вод требуется развитие алгоритмов, учитывающих региональные особенности оптических характеристик вод. Одной из важнейших проблем для таких региональных алгоритмов является параметризация зависимостей поглощения света всеми оптически активными компонентами воды: пигментами фитопланктона, неживым взвешенным (NAP) и окрашенным растворенным органическим веществом (CDOM). В частности для Чёрного моря такая параметризация необходима для региональной модели оценки содержания хлорофилла *a* в поверхностном слое [1], спектральной модели вертикального ослабления облученности [2], а также спектральной модели оценки первичной продукции [3].

Первые версии этих моделей [1 – 3] основаны на ограниченном объеме измеренных к тому времени био-оптических данных и имеют ряд допущений. Одно из них связано с выделением в годовом цикле только двух периодов – холодного и теплого, различающихся коэффициентами в зависимостях, связывающих поглощение света фитопланктоном и содержание

© Т.Я.Чурилова, А.А.Джулай, В.В.Суслин, О.В.Кривенко,

Т.В.Ефимова, В.С.Муханов, О.А.Рылькова, Л.А.Манжос, 2014

хлорофилла *a* в море. Очевидна необходимость более детального исследования пространственно-временной изменчивости светопоглощающих свойств черноморского фитопланктона. Выявление корреляционных связей, учитывающих сезонные и региональные особенности водной среды, которые необходимо будет ассимилировать в региональные алгоритмы, позволит в дальнейшем повысить точность модельных оценок показателей продуктивности вод Чёрного моря с использованием спутниковой информации.

Целью настоящей работы являлось исследование вариабельности показателей поглощения света фитопланктоном в открытых водах Черного моря в летний и осенний периоды года и параметризация зависимости между коэффициентами поглощения света фитопланктоном и концентрацией хлорофилла *a* в воде в отдельные сезоны.

Методы. В настоящей работе обобщены результаты исследований, выполненных в Черном море в шести рейсах НИС «Профессор Водяницкий» (табл.1). Исследования проводились в летний и осенний периоды с 2010 по 2014 гг. в западной и восточной глубоководной (глубже 100 м) части моря (рис.1). Пробы отбирали с помощью кассеты батометров *STD* зонда *Mark-3* с разных горизонтов зоны фотосинтеза, с учетом вертикального профиля температуры и прозрачности воды, которую оценивали по глубине видимости диска Секи (Z_s). Глубину зоны фотосинтеза (Z_{eu}), куда проникает 1 % от падающей на поверхность моря радиации, рассчитывали по известной зависимости ослабления света с глубиной $I_z = I_o \cdot e(-k_d z)$. Величину диффузионного коэффициента ослабления света (k_d) в среднем для слоя рассчитывали по величине Z_s , используя зависимость [4].

Концентрацию хлорофилла *a* и феопигментов определяли флуориметрическим методом [5] в модификации, описанной в [6]. Пробы объемом 200 – 800 мл осаждали на стекловолоконистые фильтры (*GF/F*, *Whatman*) фильтрацией при слабом вакууме (~ 0,2 атм), которые заворачивали в фольгу и хранили в сжиженном азоте (- 190 °С) до измерений в лаборатории. Концентрацию хлорофилла *a* (C , мг·м⁻³) и феопигментов (C_{ϕ} , мг·м⁻³) рассчитывали по уравнениям:

$$C = 0,051 \cdot (F_o - F_a) \cdot (V_{ex}/V_f), \quad C_{\phi} = 0,051 \cdot (1,71F_a - F_o) \cdot (V_{ex}/V_f),$$

где F_o и F_a – показание прибора до и после подкисления соответственно; V_{ex} – объем экстракта пигментов, мл; V_f – объем профильтрованной пробы, л.

Т а б л и ц а 1 . Сведения об экспедициях, материалы которых были использованы в настоящем исследовании.

рейс	год	месяц	район исследований
ПВ 67	2010	11-19 октября	северо-западная часть
ПВ 68	2010	27 октября – 13 ноября	северо-западная часть
ПВ 69	2011	2 – 11 августа	западная часть
ПВ 70	2011	19 – 27 августа	западная часть
ПВ 73	2013	8 - 15 июня	западная и центральная часть
ПВ 77	2014	3 – 7 сентября	восточная часть

Спектры коэффициентов поглощения света пигментами фитопланктона измеряли по стандартной методике «количественного определения на увлажненных фильтрах» [7], подробно описанной ранее. Пробы фитопланктона (1000 – 1500 мл) фильтровали через стекловолокнистые фильтры (*GF/F, What*) при вакууме не более 0,2 атм, помещали в пластиковые держатели и хранили в сжиженном азоте до измерений в лаборатории. Оптические измерения проводили на двулучевом спектрофотометре *Specord-M40 (Karl Zeiss Jena)* в диапазоне длин волн от 400 до 750 нм. Разделение общего поглощения света взвешенным веществом ($a_p(\lambda)$) на фитопланктонную ($a_{ph}(\lambda)$) и несвязанную с фитопланктоном ($a_{NAP}(\lambda)$) составляющие проводили по методу, описанному в [8]. Для β -коррекции использовали уравнение Митчелла [9]. Параметризацию связи коэффициентов поглощения света пигментами фитопланктона с концентрацией хлорофилла a в море выполняли с шагом в 1 нм.

Видовой состав, численность и биомасса фитопланктона. Идентификация видов микро- и нанопракции фитопланктона (> 5 мкм в диаметре), определение численности клеток и измерение линейных размеров проводились под световым микроскопом *Ergaval (Carl Zeiss Jena)* с использованием камеры Наумана. Предварительно пробы концентрировали методом обратной фильтрации, используя нуклеопоровые фильтры с диаметром пор 1 мкм, и консервировали, добавляя формалин до окончательной концентрации 2,5 %. Объемы клеток рассчитывались по геометрическим фигурам, соответствующим клеткам водорослей. Видовой состав, численность и биомасса фитопланктона были определены только в июне 2013 г. и августе 2011 г. Определение численности и размерного спектра фототрофного пико- и нанопланктона выполняли в июне 2013 г., августе 2011 г. и сентябре 2014 г. на проточном цитометре *Cytomics FC 500 (Beckman Coulter, США)*, оборудованном 488 нм однофазным аргоновым лазером, в соответствии с [10, 11]. Оценку относительного содержания хлорофилла a и фикоэритрина в клетках проводили по интенсивности флуоресцентного свечения на длинах волн 675 (канал *FL4*) и 575 нм (канал *FL2*) соответственно. Цитометрические пробы фиксировали формалином (с конечной концентрацией 2 %) сразу после отбора, замораживали в жидком азоте (– 190 °С) и хранили при температуре – 20 °С до проведения анализа в лаборатории. Контроль качества измерений производили с помощью калибровочных флуоросфер *Flow-CheckTM (Beckman Coulter)* с известной концентрацией в пробе. Цитометрические данные анализировали с помощью программного обеспечения *CXP (Beckman Coulter)*.

Результаты. *Содержание хлорофилла a .* В летний период в глубоководной части Черного моря в поверхностном слое моря наблюдались низкие концентрации хлорофилла a . В начале лета (июнь 2013 г.) его содержание в сумме с феопигментами (C_a) изменялось от 0,17 до 0,54 мг·м⁻³. При этом основная часть значений C_a варьировала в сравнительно узком диапазоне (0,22 – 0,33 мг·м⁻³). В августе 2011 г. было выполнено несколько станций в центре западной глубоководной части моря (рис.1). Содержание пигментов в поверхностном слое изменялось от 0,15 до 0,30 мг·м⁻³. При этом следует отметить, что одинаковые величины наблюдались как в первой половине августа (ПВ 69), так и во второй (ПВ 70).

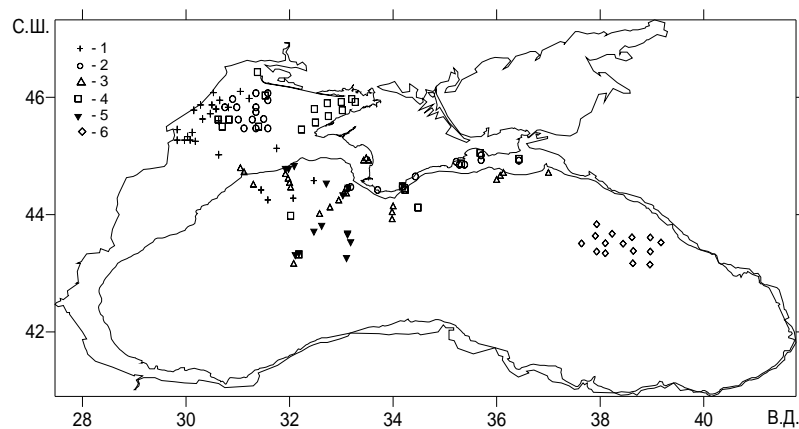


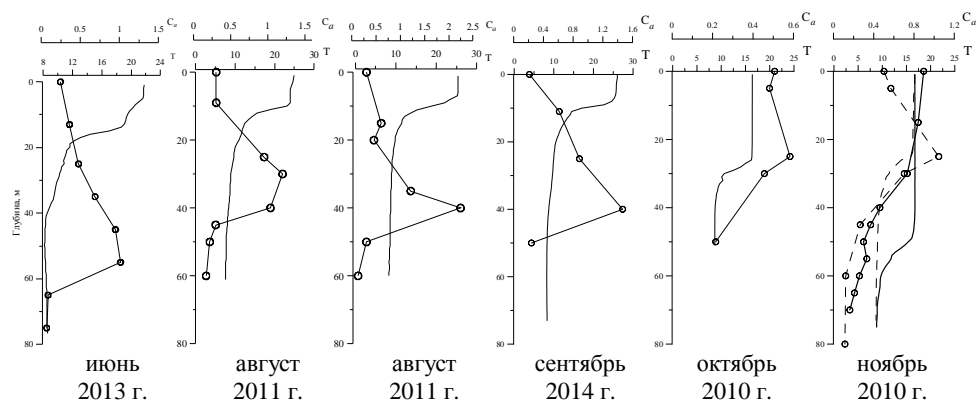
Рис. 1. Карта расположения станций в рейсах НИС «Проф.Водяницкий»: 67 (1), 68 (2), 69 (3), 70 (4), 73 (5), 77 (6). Линией обозначена 100-м изобата.

Вертикальный профиль распределения хлорофилла летом характеризовался наличием глубинного максимума пигментов. В июне сезонная стратификация поверхностных вод активно формировалась, и ступенчатый термоклин располагался на ~ 5 и ~ 10 – 15 м. На большинстве станций фиксировался один максимум пигментов в слое 45 – 60 м, где концентрация хлорофилла достигала $0,8 - 1,3 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$, превышая величины C_a на поверхности моря в 2,8 – 4 раза. Глубина проникновения 1 % света от уровня ФАР, падающего на поверхность моря, изменялась в пределах от 23 до 35 м. Освещенность 0,1 % ФАР соответствовала глубинам 36 – 52 м. Следовательно, глубинный слой максимума хлорофилла находился в слое, куда проникало менее 0,1 % света, падающего на поверхность моря.

В августе (2011 г.) вертикальное распределение хлорофилла было аналогично описанному для июня. Максимум пигментов находился на глубине 25 – 50 м. Концентрация хлорофилла в нем варьировала от $1,1$ до $2,5 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$, что в 5 – 10 раз превышало величины C_a в поверхностном слое. Сезонный термоклин в период исследований начинался на глубине ~ 10 м. Прозрачность вод, которую оценивали с помощью диска Секки, изменялась от 14 до 20 м. Следовательно, зона фотосинтеза (1 % ФАР) распространялась до глубин ~ 35 – 46 м. Таким образом, в августе максимальные концентрации пигментов наблюдались вблизи нижней границы зоны фотосинтеза (рис.2).

В начале сентября (2014 г.) в глубоководной восточной части Черного моря в поверхностном слое концентрация хлорофилла оставалась полетнему низкой ($0,21 - 0,35 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$). Глубина залегания сезонного термоклина варьировала между 10 и 15 м. Максимальные концентрации пигментов отмечались на глубине 40 – 50 м (рис.2).

Осенью 2010 г. работы проводились на единичных станциях в глубоководной западной части моря (рис.1). В начале октября в районе исследований (свал глубин северо-западного шельфа) термоклин начинался на глубине 20 – 25 м. ВКС был практически однородным по содержанию хлорофилла a ($0,49 - 0,65 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$), концентрация которого снижалась до $0,2 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ на глубине 50 м. Зона фотосинтеза (1 % ФАР) при этом распространялась до глубины ~ 40 м.



Р и с . 2. Типичные профили вертикального распределения концентрации хлорофилла a в сумме с феопигментами C_a (кружки) и температуры (T) в периоды исследований.

В начале ноября 2010 г. в результате конвективно-ветрового перемешивания наблюдалась эрозия сезонного термоклина, при этом глубина его залегания степень выраженности варьировали на исследованной акватории моря. На станции, расположенной юго-восточнее Крыма (рис.1), слой термоклина заглублялся и располагался в слое от 25 до 35 м. Однако, величина максимального температурного градиента ($1,9\text{ }^{\circ}\text{C м}^{-1}$), зафиксированного на глубине 24 м, была сопоставима со значениями, характерными для летнего периода (рис.2). В условиях сохранившейся сезонной стратификации вод, вертикальное распределение пигментов имело черты «летнего» типа: максимальные концентрации C_a ($0,8 - 1,2\text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$) отмечались на глубине 25 – 30 м, вблизи нижней границы зоны фотосинтеза, которая охватывала слой до ~ 28 м. В области свала глубин западнее Крыма процесс разрушения термоклина был более выражен: его остатки наблюдались на глубине 51 м, а значения температурного градиента в нем не превышали $1,0\text{ }^{\circ}\text{C м}^{-1}$. Зона фотосинтеза при этом была меньше ВКС, достигая 31 – 35 м. Вертикальный профиль пигментов существенно отличался от такового в период сезонной стратификации вод. Высокие концентрации C_a ($0,86 - 1,1\text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$) достаточно однородно распределялись в слое 0 – 30 м. Содержание пигментов начинало снижаться в нижней части ВКС (40 – 45 м), достигая $\sim 0,2\text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$ на глубине ~ 60 м.

Фитопланктон. В июне 2013 г. в поверхностном слое моря фитопланктон (микро- и наноразмерные фракции) был представлен в основном видами, относящимися к классам *Dinophyceae* и *Bacillariophyceae*, относительный вклад которых в биомассу изменялся между станциями в пределах 30 – 84 и 8 – 62 % соответственно. Доминировали по биомассе виды *Gymnodinium sp.* (*Dinophyceae*) и *Cyclotella caspia* (*Bacillariophyceae*). Доля *Prymnesiophyceae*, в основном представленных кокколитофоридой *Emiliania huxleyi*, была меньше и составляла 1 – 13 % общей биомассы фитопланктона. В слое максимальных концентраций хлорофилла (40 – 60 м) биомасса фитопланктона на $\sim 60 - 80$ % была представлена видами, относящимися к классу *Dinophyceae*. На этих глубинах доминировали *Gymnodinium sp.* и *Scrippsiella trochoidea*. Вклад фототрофного пикопланктона в общую биомассу фитопланктона на поверхности моря был незначителен (< 1 %). С глубиной чис-

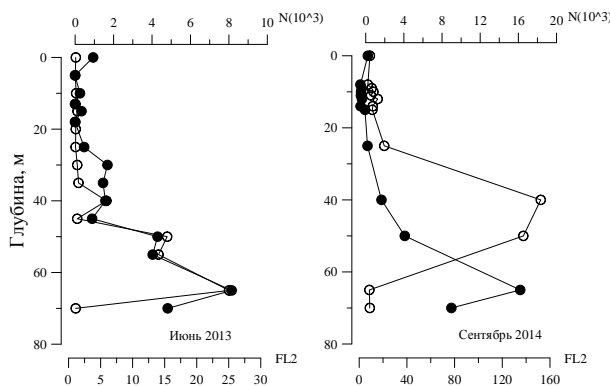


Рис. 3. Вертикальное распределение численности клеток фототрофного пикопланктона (N , $\times 10^3$ кл мл^{-1}) и относительного показателя содержания фикобиллинов в клетках пикопланктона ($FL2$), рассчитанных в среднем для всех данных в отдельные месяцы.

ленность и биомасса пикофракции возрастала более, чем на порядок (рис.3), а на отдельных станциях на глубинах 40 – 65 м доля пикопланктона в суммарной биомассе водорослей достигала 20 %.

В августе 2011 г. в глубоководной области моря к западу от Крыма (рис.1) фитопланктон поверхностного слоя вод в основном был представлен крупными диатомовыми (в частности, *Proboscia calcar-avis*), с объемом клеток $59300 - 83400 \text{ мкм}^3$, вклад которых в общую биомассу микро-, нанофракции достигал 50 – 98 %. Биомасса фитопланктона в поверхностном слое в среднем составляла $\sim 500 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ ($s_d = 300$). Следует отметить, что в это же время в центре северо-западного шельфа в составе фитопланктона по биомассе доминировали динофлагелляты. Преобладание водорослей диатомового комплекса в водах, прилегающих к юго-западной оконечности Крыма, могло быть связано с прибрежным апвеллингом, который регистрировался вблизи южной оконечности полуострова в период, предшествовавшей экспедиции (<http://www.myocean.eu/>).

В июне 2013 г. и августе 2011 г. параллельно с измерениями содержания хлорофилла a в клетках по интенсивности флуоресценции на длине волны 675 нм, была выполнена оценка размерной структуры нанофракции фитопланктона, что позволило определить в относительных единицах ($FL4/V$) изменение внутриклеточной концентрации хлорофилла a по глубине (рис.4). Полученные результаты свидетельствуют о том, что в летний период в пределах зоны фотосинтеза содержание хлорофилла a в клетках

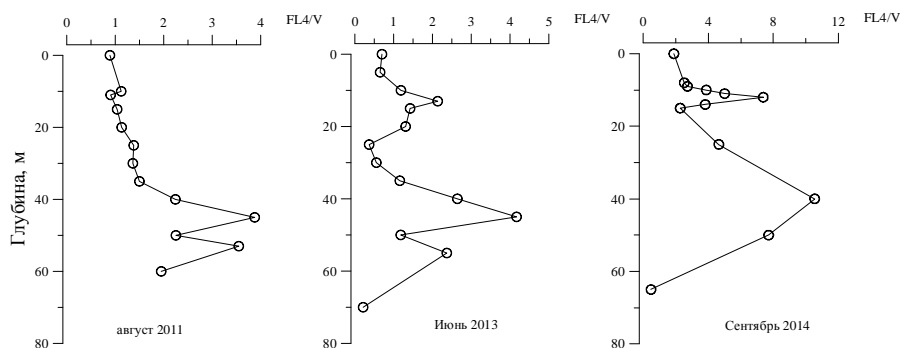
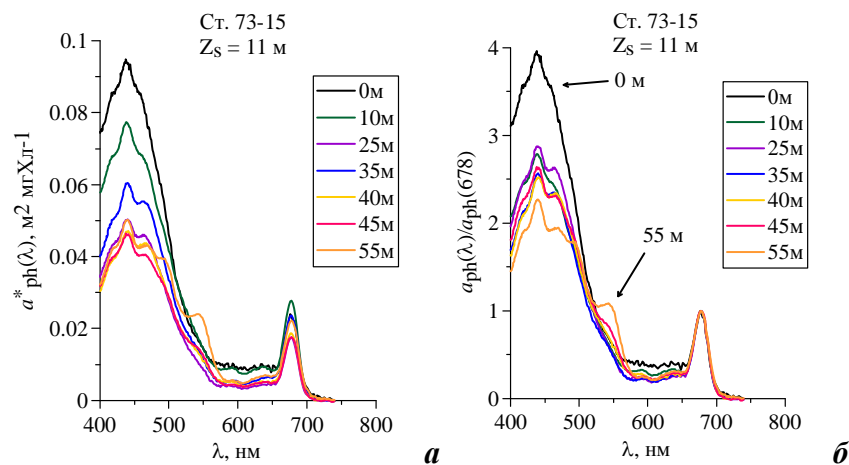


Рис. 4. Вертикальное распределение показателя концентрации хлорофилла a в клетках нанофракции фитопланктона ($FL4/V$), рассчитанное в среднем для всех данных в отдельные месяцы.



Р и с . 5 . Спектры удельных (нормированных на концентрацию хлорофилла a) коэффициентов поглощения света пигментами фитопланктона – $a_{ph}^*(\lambda)$ (a) и спектры коэффициентов, нормированных на величину коэффициента в красном максимуме (на длине волны 678 нм) – $a_{ph}(\lambda)/a_{ph}(678)$; (b) на ст.15 (рейс № 73, июнь 2013 г., Чёрное море).

нанофракции фитопланктона увеличивалось с глубиной в $\sim 4 - 6$ раз, по сравнению с поверхностным слоем. Максимальные величины внутриклеточного содержания хлорофилла наблюдаются в слое 40 – 60 м, что совпадает с положением максимума на вертикальном профиле хлорофилла на исследованных станциях (рис.2). Это позволяет сделать вывод о том, глубокий максимум пигментов отражает фотоадаптивное накопление хлорофилла в клетках водорослей, и не связан с накоплением биомассы фитопланктона на этих глубинах.

Оценка содержания фикоэритрина в клетках фототрофного пикопланктона по флуоресценции ($FL2$) выявила его 4 – 6-ти кратное увеличение с глубиной (рис.3). Относительное увеличение фикоэритрина в клетках пикопланктона отмечено в слое (50 – 60 м), который находится ниже максимума хлорофилла и 1 %-ого уровня ФАР.

Поглощение света фитопланктоном – $a_{ph}(\lambda)$. Показатели поглощения света фитопланктоном в пределах слоя его существования в летний период характеризовались высокой степенью неоднородности. Формы спектров и удельные (нормированные на содержание хлорофилла a) коэффициенты поглощения света пигментами фитопланктона ($a_{ph}^*(\lambda)$) существенно изменялись по вертикали (рис.5). Снижение величин $a_{ph}^*(\lambda)$ с глубиной было более выражено в синей части спектра, что приводило к «сглаживанию» спектров и уменьшению величины соотношения поглощения в основных максимумах спектра ($R = a_{ph}(440)/a_{ph}(678)$). Для фитопланктона, существующего в ВКС, величина R в среднем для полученного массива составила 3,4 (рис.6). Для глубокого фитопланктона, вегетирующего в слое под термоклинном, эта величина в среднем равна 2,3 (рис.6). Сопоставление коэффициентов поглощения света в максимумах спектра с концентрацией хлорофилла a выявило наличие корреляционной связи, которая описывается

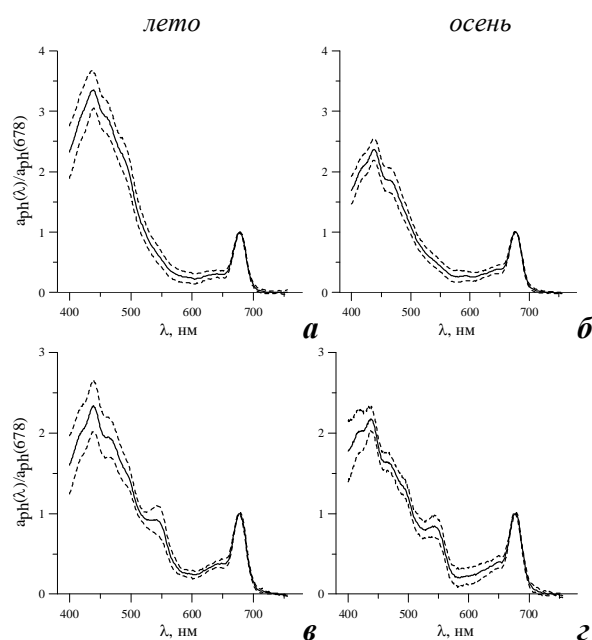


Рис. 6. Средние спектры поглощения света фитопланктоном $a_{ph}(\lambda)/a_{ph}(678)$ (—) и стандартное отклонение (- - -) для поверхностного слоя (а, б) и слоя под термоклином (в, з) летом (июнь 2013 г., август 2011 г., сентябрь 2014 г.) (а, в) и осенью (октябрь – ноябрь 2010 г.) (б, з).

степенным уравнением (рис.7). Для фитопланктона из слоя ВКС:

$$a_{ph}(440) = 0,075 C_a^{0,83} \quad (r^2 = 0,74), \quad a_{ph}(678) = 0,023 C_a^{1,01} \quad (r^2 = 0,89),$$

и для глубинного фитопланктона:

$$a_{ph}(440) = 0,049 C_a^{0,92} \quad (r^2 = 0,65), \quad a_{ph}(678) = 0,020 C_a^{0,95} \quad (r^2 = 0,79).$$

Эти корреляционные зависимости рассчитаны на основе общего массива данных, полученного в июне (2013 г.), августе (2011 г.) и в начале сентября 2014 г. Сентябрьские данные условно были отнесены к летнему сезону, поскольку гидрологическая структура поверхностных вод в этот период соответствовала условиям сезонной стратификации, что предопределяло характерный «летний тип» вертикального распределения, как пигментов, так и функциональных характеристик фитопланктона. Так, содержание хлорофилла в поверхностном слое моря в начале сентября изменялись в узком диапазоне характерных для лета значений ($0,2 - 0,35 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$) (рис.2). Удельные коэффициенты $a^*_{ph}(\lambda)$ в поверхностном слое в синем и красном максимумах спектра варьировали в пределах $0,067 - 0,10$ и $0,020 - 0,026 \text{ м}^2 \cdot \text{мг}^{-1}$ соответственно, а с глубиной отмечалось снижение $a^*_{ph}(440)$ до $0,026 - 0,050$ и $a^*_{ph}(678)$ до $0,013 - 0,019 \text{ м}^2 \cdot \text{мг}^{-1}$. Полученные значения и характер изменения $a^*_{ph}(\lambda)$ по глубине соответствует таковым в летний период (рис.5), что позволяло нам рассматривать результаты, полученные в начале сентября, как летние.

Осенью (в октябре и ноябре) формы спектров $a_{ph}(\lambda)$ в слоях над и под ТК также различались. Как и летом, отличительной особенностью спектров глубинного фитопланктона осенью являлось наличие локального пика на длине волны $\sim 550 \text{ нм}$ (рис.6). При этом величины $a^*_{ph}(\lambda)$ осенью были ниже летних, что наиболее существенно проявлялось в ВКС и в особенности в синей области спектра. Величины R для осеннего фитопланктона в среднем

составляли 2,3, что было существенно ниже, значений, характерных для летнего фитопланктона ($R = 3,4$).

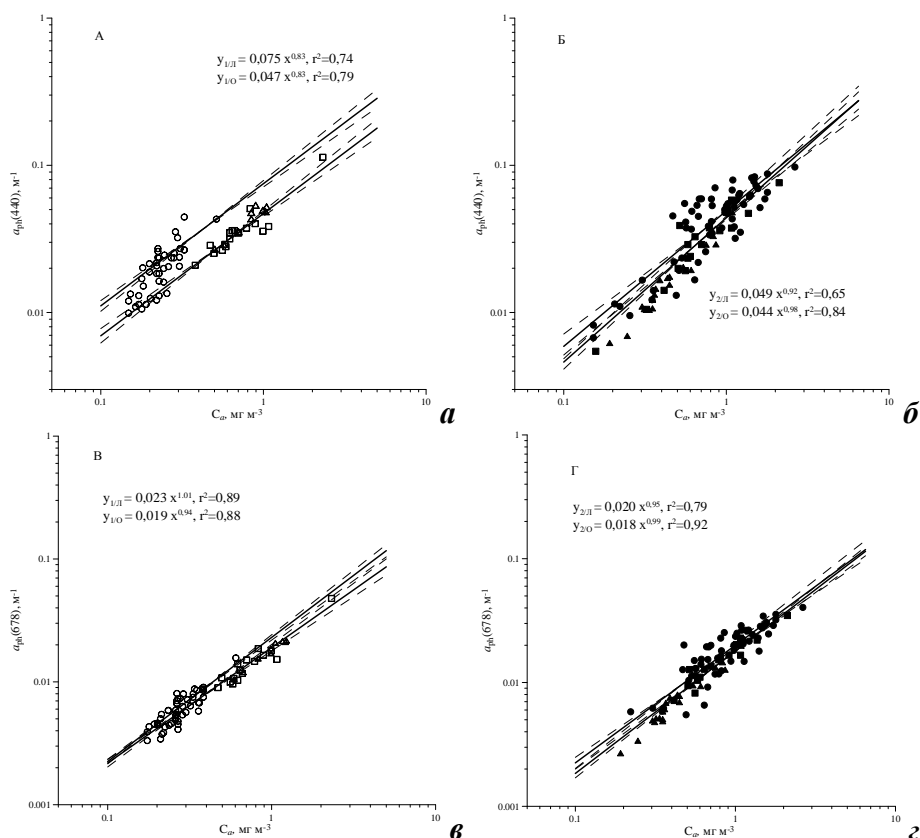
Сравнение описанных выше данных (осень 2010 г.), с результатами, полученными в глубоководной западной части моря в октябре 2005 г. [12, 13] (рис. 7) показало, что эти выборки по величинам коэффициентов в рассматриваемой зависимости (поглощения света фитопланктоном от концентрации хлорофилла a) значимо не отличаются. Поэтому были рассчитаны уравнения корреляции на основе обобщенного массива данных. Для фитопланктона, существующего в слое ВКС:

$$a_{ph}(440) = 0,047 C_a^{0,83} \quad (r^2 = 0,79), \quad a_{ph}(678) = 0,019 C_a^{0,94} \quad (r^2 = 0,88),$$

и в нижней части зоны фотосинтеза, которая находится глубже слоя максимального температурного градиента:

$$a_{ph}(440) = 0,044 C_a^{0,98} \quad (r^2 = 0,84), \quad a_{ph}(678) = 0,018 C_a^{0,99} \quad (r^2 = 0,92).$$

Видно, что величина степенного коэффициента в уравнении, рассчитанном для слоя под ТК, практически равна 1. Это означает, что величины



Р и с . 7. Зависимость коэффициента поглощения света фитопланктоном от концентрации хлорофилла a (в сумме с феофитином) для ВКС (незаштрихованные символы) и слоя под термоклином (заштрихованные символы) для летнего (квадраты) и осеннего периодов (треугольники – данные настоящего исследования; кружки – данные по [12]); в синем максимуме спектра ($a_{ph}(440)$) (a , b); в красном максимуме спектра ($a_{ph}(678)$) (v , z).

Т а б л и ц а 2. Результаты статистического анализа для корреляционной зависимости поглощения света фитопланктоном на длинах волн 440 и 678 нм от суммарной концентрации хлорофилла a и феопигментов в воде для различных сезонов года и слоев водной толщи.

сезон	слой	A	$\sigma(A)$	B	$\sigma(B)$	n	r^2	F	P
440 нм									
лето	ВКС	0,075	0,00375	0,83	0,057	74	0,74	209	< 0,0001
осень	ВКС	0,047	0,00209	0,83	0,068	32	0,79	117	< 0,0001
лето	под ТК	0,049	0,00196	0,92	0,097	60	0,65	111	< 0,0001
осень	под ТК	0,044	0,0011	0,98	0,062	42	0,84	218	< 0,0001
678 нм									
лето	ВКС	0,023	0,001	1,01	0,039	79	0,89	671	< 0,0001
осень	ВКС	0,019	0,001	0,94	0,054	32	0,88	233	< 0,0001
лето	под ТК	0,02	0,001	0,95	0,069	61	0,79	231	< 0,0001
осень	под ТК	0,018	0,0005	0,99	0,041	44	0,92	497	< 0,0001

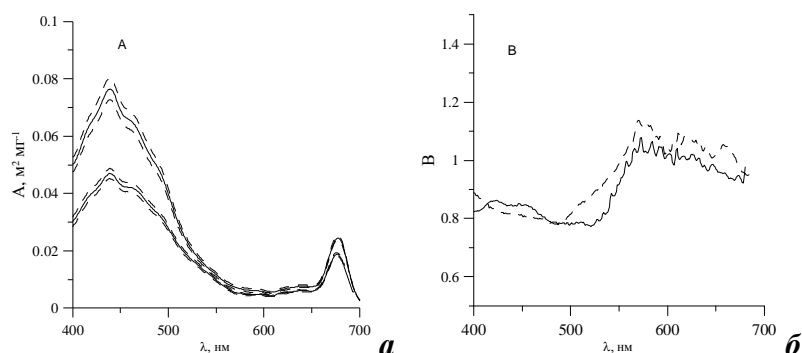
Примечание: ВКС – верхний квазиоднородный слой; ТК – термоклин; A и B – коэффициенты уравнения степенной зависимости коэффициентов поглощения света пигментами фитопланктона ($a_{ph}(\lambda)$) от концентрации хлорофилла a (C_a): $a_{ph}(\lambda) = A C_a^B$; σ – стандартная ошибка; n – объем выборки; r^2 – коэффициент детерминации; F – коэффициент Фишера; P – уровень значимости.

удельных коэффициентов поглощения света для глубинного фитопланктона не изменяются с увеличением C_a .

Коэффициенты, полученные для объединенного массива осенних данных идентичны значениям коэффициентов, рассчитанным ранее только на основе данных октября 2005 г. [13]. Результаты статистического анализа зависимостей $a_{ph}(440)$ и $a_{ph}(678)$ от C_a (рис.7) для летнего и осеннего фитопланктона приведены в табл.2. Значения критерия Фишера (F) свидетельствуют о достоверности анализируемых связей, а относительно невысокие величины стандартного отклонения позволяют сделать вывод о достоверности отличия параметров рассматриваемой зависимости в летний и осенний период, для фитопланктона, растущего в пределах ВКС. Для глубинного фитопланктона достоверных различий между коэффициентами в уравнениях, рассчитанных по данным летнего и осеннего сезонов, не выявлено (рис.7).

Для фитопланктона, существующего в пределах ВКС в летний период, выполнена параметризация зависимости коэффициентов поглощения света пигментами и содержанием хлорофилла в воде в пределах видимого диапазона излучения (400 – 700 нм) с шагом в 1 нм (рис.8). Полученная параметризация наглядно демонстрирует, что в летнее время развивающийся в ВКС фитопланктон поглощает свет в синей части спектра значительно эффективнее, чем осенью. На длине волны 440 нм это различие составляет более полутора раз.

Обсуждение. Представленные в настоящей работе данные были получены летом и осенью в период сезонной стратификации поверхностных вод, когда слой существования фитопланктона разделен термоклинном (ТК) на два квази-изолированных слоя: ВКС и глубоководный слой, расположенный



Р и с . 8 . Коэффициенты A (а) и B (б) параметризации связи поглощения света пигментами фитопланктона ($a_{ph}(\lambda)$) с концентрацией хлорофилла a в сумме с феопигментами (C_a), которая описывается степенным уравнением $a_{ph}(\lambda) = A C_a^B$ для летнего и осеннего (по [13]) периодов года.

под ТК. Различия в условиях существования фитопланктона в этих слоях определяют изменение структурных и функциональных характеристики фитопланктона по вертикали. В ВКС фитопланктон существует при более высокой температуре, освещенности, меньшей обеспеченности биогенными элементами в сравнении с фитопланктоном из слоя под ТК. Условия существования фитопланктона под термоклином, наряду с низкой температурой, хорошей обеспеченностью биогенными элементами и слабой освещенностью, характеризуются измененным спектральным составом света, который на этих глубинах представлен только сине-зеленой частью спектра (500 – 570 нм) [2]. Спектральные характеристики света, достигающего нижней границы зоны фотосинтеза, являются ключевым фактором, определяющим обилие синезеленых водорослей на этих глубинах. Наличие у синезеленых водорослей пигмента фикоэритрин, полоса поглощения у которого комплементарна спектральным характеристикам проникающего света, позволяет им более эффективно поглощать кванты сине-зеленого света [14]. В результате, водоросли этой группы имеют конкурентные преимущества перед другими таксономическими группами фитопланктона, что определяет увеличение их численности в глубинном сообществе фитопланктона. Необходимым условием для развития хроматической адаптации является стратификация вод, за счёт которой фитопланктон «запирается» в слое со специфическими спектральными характеристиками проникающего света. Более высокая эффективность поглощения света в коротковолновой части спектра синезелеными водорослями приводит к заглублению слоя их обилия относительно слоя максимума хлорофилла a . Доминирование сине-зеленых водорослей в глубинном сообществе сопровождается изменением формы спектра поглощения света фитопланктоном – появляется локальный пик на ~ 500 – 550 нм. Более высокие удельные коэффициенты поглощения света, полученные для глубинного фитопланктона, так же обусловлены доминированием пикопланктона, одномикронные клетки которых способны более эффективно поглощать свет, чем водоросли из нано- и микроразмерных фракций [15].

Сезонные отличия светопоглощающих характеристик фитопланктона отражают изменение условий в среде и адаптацию фитопланктона к ним. Величина фотосинтетически активной радиации, падающей на поверхность моря снижается от лета ($42 - 45,5 \text{ E м}^{-2} \cdot \text{д}^{-1}$) к осени более, чем в два раза. Вместе с тем в процессе разрушения сезонной стратификации вод и заглупления термоклина, глубина распространения ВКС увеличивается в 2 – 4 раза. В результате, средний уровень освещенности в ВКС, при котором существует и адаптируется фитопланктон, уменьшается практически в пять раз [16]. Более чем полуторное различие между величинами удельных коэффициентов поглощения света фитопланктоном в синей части спектра летом и осенью связано с адаптивными изменениями клеток, а именно, накоплением фотопротекторных вспомогательных пигментов в летний период. Доля их в общем пигментном комплексе клеток фитопланктона (*NPP*) достигала в летнее время 50 – 60 %, если оценивать по известной зависимости *NPP* от световых условий существования фитопланктона [17].

Выводы:

1. Различия в форме спектров и величинах удельным коэффициентов поглощения света пигментами фитопланктона в летнее и осеннее время года определяются изменением, главным образом, световых условий существования фитопланктона в пределах ВКС.

2. Сезонная стратификация поверхностных вод создает условия для хроматической адаптации сообщества, существующего под термоклином, где доминирование сине-зеленых водорослей проявляется в изменении формы спектров и удельных коэффициентов поглощения света фитопланктоном.

3. На основе параметризации зависимости между коэффициентами поглощения света пигментами фитопланктона и концентрацией хлорофилла *a*, выполненной с высоким спектральным разрешением (1 нм) в пределах всего видимого диапазона спектра для отдельных слоев вод и сезонов, показана достоверность сезонных (между летом и осенью) различий коэффициентов для фитопланктона, развивающегося в пределах ВКС

4. Сезонные различия в параметризации необходимо учитывать при численном моделировании поглощения света фитопланктоном, используя соответствующие коэффициенты.

Благодарности. Работа осуществлялась при частичной поддержке РФФИ (гранты 14-45-01595 р_юг_а, 14-45-01516 р_юг_а, 14-45-01594 р_юг_а, 14-44-01584 р_юг_а) и международных проектов MyOcean2, DEVOTES и PERSEUS 7-ой рамочной программы Европейского союза.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Суслин В.В., Чурилова Т.Я., Сосик Х.М. Региональный алгоритм расчета концентрации хлорофилла *a* в Черном море по спутниковым данным SeaWiFS // Морской экологический журнал.– 2008.– 2.– С.24-42.
2. Churilova T., Suslin V., Sosik H.M. A spectral model of underwater irradiance in the Black Sea // Physical Oceanography.– 2009.– v.19, № 6.– P.366-378.
3. Churilova T., Suslin V. Parameterization of light absorption by all in-water optically active components in the Black Sea: Impact for underwater irradiance and primary production modeling // Coastal to Global Operational Oceanography: Achievements

- and Challenges : Proc. 5th Intern. Conf. on EuroGOOS (20-22 May 2008, Exeter, UK).– Sweden; Germany, 2010.– P.199-205. (EuroGOOS Publication; № 28).
4. *Ведерников В.И.* Первичная продукция и хлорофилл в Черном море в летне-осенний период // Структура и продукционные характеристики планктонных сообществ Черного моря.– М.: Наука, 1989.– С.65-83.
 5. *Holm-Hansen O., Lorenzen C.J., Holmes R.W., Strickland J.D.H.* Fluorometric determination of chlorophyll // J. Cons. Inst. Explor. Mer.– 1965.– № 30.– P.3-15.
 6. *Юнев О.А., Берсенева Г.П.* Флуориметрический метод определения концентрации хлорофилла "а" и феофитина "а" в фитопланктоне // Гидробиологический журнал.– 1986.– т.2, № 2.– С.89-95.
 7. *Mitchell B.G., Kiefer D.A.* Chlorophyll a specific absorption and fluorescence excitation spectra for light limited phytoplankton // Deep-Sea Res.– 1988.– v.35, № 5.– P.639-663.
 8. *Tassan S., Ferrari G.* An alternative approach to absorption measurements of aquatic particles retained on filters // Limnol. Oceanogr.– 1995.– 40(8).– P.1358-1368.
 9. *Mitchell B.G.* Algorithms for determining the absorption coefficient of aquatic particulates using the quantitative filter technique (QFT) / Ocean Optics X. Ed. by Spinrad R.– SPIE Bellingham, Washington, 1990.– P.137-148.
 10. *Marie D., Partensky F., Vaulot D., Brussaard C.P.D.* Numeration of phytoplankton, bacteria and viruses in marine samples. Current protocols in cytometry Supplement 10 New York, John Wiley and Sons Inc. Robingson J.P., Darzynkiewicz Z., Dean P.N., Orfao A., Rabinovitch P., Stewart C.C., Tanke H.J., Wheless L.L.– 1999, Unit 11.11.
 11. *Schapira M., Buscot M.-J., Pollet T., Leterme S.C., Seuront L.* Distribution of picophytoplankton communities from brackish to hypersaline waters in a South Australian coastal lagoon // Saline Systems.– 2010.– 6.– P.2-16.
 12. *Churilova T., Finenko Z., Tugrul S.* Light absorption and quantum yield of photosynthesis during autumn phytoplankton bloom in the western Black sea // Mar. Ecol. J.– 2008.– v.7, № 3.– P.75-86.
 13. *Чурилова Т.Я., Суслин В.В., Рьлькова О.А.* Параметризация поглощения света основными оптически активными компонентами в Черном море // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа.– Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2008.– вып.16.– С.190-201.
 14. *Churilova T., Suslin V., Rylkova O., Dzhulay A.* Spectral features of downwelling radiance and chromatic adaptation of phytoplankton in the Black Sea // 6th Int. Conf. «Current Problems in Optics of Natural Waters».– St. Petersburg, 2011.– P.117-121.
 15. *Morel A., Bricaud A.* Theoretical results concerning light absorption in a discrete medium, and application to specific absorption of phytoplankton // Deep-Sea Res.– 1981.– 28.– P.1375-1393.
 16. *Чурилова Т.Я.* Сезонная и межгодовая вариабельность глубины зоны фотосинтеза в Черном море по модельным расчетам // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа.– Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2009.– вып.19.– С.265-278.
 17. *Babin M., Morel A., Claustre H., Bricaud A., Kolber Z., Falkowski P.* Nitrogen- and irradiance- dependent variations of maximum quantum yield of carbon fixation in eutrophic, mesotrophic and oligotrophic marine systems // Deep-Sea Research I.– 1996.– v.43, № 8.– P.1241-1272.

Материал поступил в редакцию 02.12.2014 г.

АНОТАЦІЯ Узагальнені та проаналізовані результати біооптичних досліджень, виконаних у Чорному морі в літній та осінній сезони в 2010 – 2014 рр. Отримано, що відмінності форми спектрів і величин питомих коефіцієнтів поглинання світла пігментами фітопланктону в літній та осінній сезони визначаються, головним чином, зміною світлових умов у межах верхнього квазіоднородного шару вод (ВКШ) і адаптацією фітопланктону до них. Показано, що сезонна стратифікація поверхневих вод створює умови для хроматичної адаптації спільноти, існуючого під термокліном, де домінування синьо-зелених водоростей проявляється у зміні форми спектрів і питомих коефіцієнтів поглинання світла фітопланктоном. Виконана параметризація залежності між коефіцієнтами поглинання світла пігментами фітопланктону і концентрацією хлорофілу а для окремих верств вод і сезонів, показана достовірність відмінностей сезонних (літніх і осінніх) коефіцієнтів параметризації для фітопланктону, що розвивається в межах ВКШ.

ABSTRACT The Black Sea biooptical data collected during 2010 – 2014 have been analyzed. Spectra shape and chl-specific light absorption coefficients of phytoplankton differed between summer and autumn seasons mainly because of the light conditions in an upper-mixed layer and adaptation of phytoplankton to them. Seasonal stratification in the upper water layer creates conditions for chromatic adaptation of phytoplankton, existing under the thermocline. Dominance of cyanobacteria results in change of spectra shape and chl-specific light absorption coefficients of phytoplankton. Parameterization of phytoplankton light absorption has been done for particular water layers and seasons. The adequacy of seasonal difference (between summer and autumn) in parameterization coefficients for phytoplankton existing within upper mixed layer has been shown.