

“ЦВЕТЕНИЕ” ФИТОПЛАНКТОНА И ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИ АКТИВНАЯ РАДИАЦИЯ В ПРИБРЕЖНЫХ ВОДАХТ. Я. Чурилова^{1*}, В. В. Суслин², Н. А. Моисеева¹, Т. В. Ефимова¹

УДК 535.34:581.526.325

¹ Федеральный исследовательский центр“Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН”,
299011, Севастополь, Крым; e-mail: tanya.churilova@gmail.com² Морской гидрофизический институт Российской АН, Севастополь, 299011, Крым

(Поступила 10 апреля 2019)

Выполнена оценка влияния “цветения” фитопланктона на изменение с глубиной фотосинтетически активной радиации (ФАР), спектрального состава ФАР в прибрежных водах и способности фитопланктона поглощать ФАР в море. Десятикратное увеличение концентрации хлорофилла *a* (от 0.4 до 4.0 мг/м³) в процессе “цветения” диатомовых/динофлагеллят приводит к уменьшению прозрачности вод и сужению зоны фотосинтеза, а следовательно, снижению средней ФАР в слое существования фитопланктона в ~2 раза. “Цветение” диатомовых/динофлагеллят сопровождается изменением спектрального состава излучения на глубинах с одинаковым уровнем ФАР (оптических глубинах): на границе зоны фотосинтеза максимум спектра горизонтальной облученности смещается в длинноволновую область (~550—600 нм) по сравнению с фоновыми условиями (~500—550 нм). Увеличение биомассы диатомовых/динофлагеллят и сопутствующее этому изменение спектральных характеристик проникающего излучения сопровождаются снижением удельной эффективности поглощения света пигментами фитопланктона до ~3 раз по сравнению с фоновыми условиями на одинаковых оптических глубинах. При “цветении” кокколитофорид спектральный состав излучения на фиксированных оптических глубинах и способность клеток поглощать свет изменяются незначительно по сравнению с фоновыми условиями.

Ключевые слова: “цветение” фитопланктона, диатомовые, динофлагелляты, кокколитофориды, прозрачность вод, спектральный состав солнечного излучения, эффективность поглощения света фитопланктоном, прибрежные воды.

*The effect of phytoplankton “bloom” on the change with depth of photosynthetically available radiation (PAR), the spectral downwelling irradiance in coastal waters and the phytoplankton ability to absorb PAR in the sea is estimated. A tenfold increase in the chlorophyll *a* concentration (from 0.4 to 4.0 mg/m³) during the diatom/dinoflagellate “bloom” leads to a decrease in water transparency and a narrowing of the photosynthesis zone, and, consequently, to almost twofold decrease in the average PAR within the layer of phytoplankton existence. The diatom/dinoflagellate “bloom” is accompanied by a change in the spectral features of the downwelling irradiance at the same level of PAR (optical depths): near the bottom of the euphotic zone the maximum of penetrating irradiance shifts to the longer wavelength part (~550—600 nm) compared to background conditions (~500—550 nm). An increase in the biomass of diatoms/dinoflagellates and the concomitant change in the spectral characteristics of downwelling irradiance are accompanied by a decrease in spectrally weighted chlorophyll *a* specific absorption coefficient by phytoplankton pigments up to ~3 times in comparison to background condition at the same optical depths. When coccolithophores “bloom”, the spectral downwelling irradiance at fixed optical depths and the ability of cells to absorb light change slightly compared to background conditions.*

PHYTOPLANKTON “BLOOM” AND PHOTOSYNTHETICALLY ACTIVE RADIATION IN COASTAL WATERSТ. Churilova^{1*}, V. Suslin², N. Moiseeva¹, T. Efimova¹ (¹ A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of Russian Academy of the Sciences, Sevastopol, 299011, Crimea; e-mail: tanya.churilova@gmail.com; ² Marine Hydrophysical Institute Russian Academy of the Sciences, Sevastopol 299011, Crimea)

Keywords: *phytoplankton bloom, diatoms, dinoflagellates, coccolithophores, water transparency, spectral composition of solar radiation, phytoplankton light absorption efficiency, coastal waters.*

Введение. Прибрежные воды всех водоемов подвержены влиянию береговых стоков, которые привносят биогенные элементы, что является одним из основных факторов, определяющих повышенное содержание фитопланктона в прибрежных водах по сравнению с глубоководными районами Мирового океана [1—3]. Аналогичная особенность пространственного распределения фитопланктона отмечается в Черном море [3, 4]. Наблюдаемые в течение годового цикла развития фитопланктона максимумы численности (биомассы) фитопланктона называют “цветением” воды [5]. “Цветение” в прибрежных водах наблюдается чаще, чем в открытых районах моря [3, 6]. Частое и интенсивное “цветение” воды отмечалось с ранней весны до глубокой осени в приустьевых районах рек (Дуная, Днепра и Днестра) северо-западного шельфа Черного моря [7]. В период осеннего “цветения” диатомовых водорослей в прибрежных водах вблизи берегов Болгарии и Румынии концентрация хлорофилла a (C_a) составляла 3.3—5.4 мг/м³ [8]. Самое интенсивное “цветение” воды ($C_a \sim 55$ мг/м³) наблюдали вблизи устья реки Дунай [3], воды которой содержат значительно больше биогенных соединений по сравнению с другими реками, впадающими в Черное море [9]. Для прибрежных вод Крымского полуострова (Черноморского сектора) типично значительно меньшее содержание хлорофилла a , концентрация которого в течение года изменялась от 0.25 до 3.5 мг/м³ [10]. В водах Севастопольской бухты в период весеннего и осеннего “цветения” диатомовых водорослей $C_a = 2—4$ мг/м³ [11]. Только на отдельных станциях, расположенных в районе влияния стока реки Черная или бытовых стоков, отмечали более высокие значения $C_a = 5—8$ мг/м³ [12, 13].

“Цветение” воды в Черном море связано с развитием видов, относящихся к классам *Bacillariophyceae*, *Dinophyceae* и *Coccolithophyceae* (*Primnesiophyceae*) [3, 7, 11, 12]. По оптическим свойствам выделяются кокколитофориды, обладающие на порядок большей светорассеивающей способностью по сравнению с видами другой таксономической принадлежности [14]. Оптические свойства клеток фитопланктона (их способность поглощать и рассеивать свет) оказывают влияние на количественные характеристики светового поля в водоемах [15]. Как показали измерения видимости диска Секки и/или показателя ослабления направленного света на отдельной длине волны, выполненные в Черном море [16, 17] и в других районах Мирового океана [18, 19], прозрачность вод зависит от биомассы фитопланктона. Связь между концентрацией хлорофилла a , который используется в качестве индикатора биомассы фитопланктона, и показателями прозрачности вод не является постоянной [16, 17]. Она изменяется в связи с вариабельностью соотношения между фитопланктоном и другими оптически активными компонентами — окрашенным растворенным органическим веществом (CDOM) и неживым взвешенным органическим веществом (NAP) [18, 19], а также по причине изменения удельной (в расчете на C_a) способности фитопланктона поглощать свет [20]. Исследования спектральных показателей диффузного ослабления света ($K_d(\lambda)$) и проникающего излучения ($E_d(\lambda)$) показали, что увеличение биомассы фитопланктона приводит не только к снижению прозрачности, но и к изменению спектрального состава проникающего излучения: на глубине с 1 %-ным уровнем фотосинтетически активной радиации (ФАР) максимум в спектре $E_d(\lambda)$ смещается от ~ 490 нм в бедных водах в длинноволновую область спектра (~ 550 нм) в более трофных водах [20]. В [20] показано влияние условий освещения на удельную эффективность поглощения света пигментами фитопланктона (a_{ph}^*) в море. Спектральные свойства светового поля, эффективность поглощения света пигментами фитопланктона оказывают существенное влияние на первичную продукцию вод [21]. Однако известны только единичные исследования вариабельности a_{ph}^* в природных водоемах [20], а для Черного моря они вовсе отсутствуют. В Черном море только в последние годы проведены измерения спектральных показателей ослабления света ($K_d(\lambda)$) и проникающего излучения ($E_d(\lambda)$) [22, 23]. Это связано с тем, что спектрорадиометры созданы [23] или приобретены [22] сравнительно недавно. Следует отметить, что на сегодняшний день неизвестны одновременные измерения спектрального состава света и показателей поглощения света пигментами фитопланктона в Черном море, что требуется для корректной оценки количества квантов ФАР, поглощенных фитопланктоном. Однако многочисленные измерения спектральных показателей $a_{ph}(\lambda)$, $a_{NAP}(\lambda)$ и $a_{CDOM}(\lambda)$, выполненные в Черном море [10, 24, 25], представляют базовую информацию для моделирования спектральных показателей диффузного ослабления света ($K_d(\lambda)$) и спектральной проникающей радиации ($E_d(\lambda)$) с использованием алгоритма, который показывает хорошую точность восстановления спектров $E_d(\lambda)$ [26].

На основе результатов измерений спектральных биооптических показателей $a_{ph}(\lambda)$, $a_{NAP}(\lambda)$ и $a_{CDOM}(\lambda)$ прибрежных вод Крыма и моделирования спектральных показателей $K_d(\lambda)$ и $E_d(\lambda)$ представляется возможным получить новые данные о влиянии обилия фитопланктона на спектральный состав проникающего в море солнечного излучения и оценить, как спектральные характеристики светового поля влияют на удельную эффективность поглощения света пигментами фитопланктона, которая определяет скорость фотосинтеза и первичную продукцию фитопланктона [27].

Цель настоящей работы — исследование влияния “цветения” фитопланктона на ФАР в море и ее спектральный состав, а также на удельную (в расчете на концентрацию хлорофилла a и общее количество доступных квантов ФАР) эффективность поглощения света пигментами фитопланктона в прибрежных водах Черного моря в районе Крымского полуострова.

Материал и методы. Использованы биооптические данные, полученные в прибрежных водах Черного моря в районе Крыма в ходе экспедиций на НИС “Профессор Водяницкий” 19—25 апреля, 8—18 июня и 26—30 октября 2016 г. Концентрацию хлорофилла a в сумме с феопигментами (C_a) определяли спектрофотометрическим методом [28]. Определение спектральных показателей $a_{ph}(\lambda)$ неживым взвешенным веществом ($a_{NAP}(\lambda)$ и $a_{CDOM}(\lambda)$) проводили в соответствии с протоколом NASA [29]. Измерения выполняли на двухлучевом спектрофотометре Lambda 35 (Perkin Elmer) с интегрирующей сферой. Спектральное распределение показателей $a_{NAP}(\lambda)$, $a_{CDOM}(\lambda)$ описано экспоненциальной зависимостью. Коэффициенты экспоненты (S_{NAP} и S_{CDOM}) рассчитаны для диапазонов 400—700 и 350—500 нм. В прибрежных водах глубиной до ~50 м отмечено в основном однородное распределение гидрофизических и биооптических параметров, что связано с повышенной гидродинамикой прибрежных вод [30].

Оценка влияния биомассы фитопланктона на прозрачность вод, интенсивность и спектральный состав горизонтальной облученности, а также на удельную эффективность поглощения света фитопланктоном осуществлялась путем моделирования двух сценариев.

1. “Цветение” микроводорослей, относящихся к классам *Bacillariophyceae* и *Dinophyceae*. В качестве индикатора биомассы фитопланктона, отражающего “цветение”, использована величина C_a , которая изменялась от 0.4 до 4.0 мг/м³ в соответствии с отмеченной вариабельностью этого параметра в прибрежных крымских водах в теплый период 2016 г. [10]. Фоновые условия, когда $C_a = 0.4$ мг/м³, рассматривались в качестве контроля (рис. 1). Проанализировано увеличение C_a от 2 до 10 раз ($k2—k10$) относительно контроля.

2. “Цветение” кокколитофорид (класс *Coccolithophyceae*). В этом случае использовано увеличение доли (N_{Cocco}) этого таксона в общей численности клеток в сообществе фитопланктона от 0.1 до 1, что соответствует “цветению” кокколитофорид, когда концентрация клеток кокколитофорид увеличивается, в то время как содержание других видов фитопланктона снижается до нуля. В этом сценарии C_a не изменяется, что часто наблюдается при “цветении” кокколитофорид в начале лета [31]. При смене видового состава фитопланктона форма $a_{ph}(\lambda)$ не изменяется. Такое допущение принято в связи с тем, что у видов, относящихся к классам *Bacillariophyceae*, *Dynophyceae* и *Coccolithophyceae*, пигментные составы различаются набором вспомогательных пигментов: специфическим пигментом (пигментом-маркером) у диатомовых водорослей (*Bacillariophyceae*) является фукоксантин, у динофлагеллят (*Dynophyceae*) — перидинин, у кокколитофорид (*Coccolithophyceae*) — 19-гексанолокси-фукоксантин [32]. Однако полосы поглощения света этими пигментами практически совпадают по положению в спектре, что определяет отсутствие значительных различий в форме спектров $a_{ph}(\lambda)$ при изменении видового состава в идентичных условиях среды [33].

Спектральный диффузный показатель вертикального ослабления солнечного излучения $K_d(\lambda)$ рассчитан в соответствии с [34]:

$$K_d(\lambda) = 1.2(a(\lambda) + b_b(\lambda)), \quad (1)$$

где $b_b(\lambda)$ — спектральный показатель рассеяния света в заднюю полусферу, включающий в себя рассеяние водой ($b_{bw}(\lambda)$) [35] и частицами ($b_{bp}(\lambda)$); $a(\lambda)$ — спектральный показатель поглощения света морской водой, который состоит из суммы показателей поглощения взвешенным веществом $a_p(\lambda)$, растворенным органическим веществом $a_{CDOM}(\lambda)$ и чистой водой $a_w(\lambda)$ [36] в видимом диапазоне $\lambda = 400—700$ нм и определяется по формуле [15]:

$$a(\lambda) = a_w(\lambda) + a_p(\lambda) + a_{CDOM}(\lambda),$$

$a_p(\lambda) = a_{ph}(\lambda) + a_{NAP}(\lambda)$. Спектр $a_{ph}(\lambda)$ восстановлен по значениям C_a с высоким спектральным разре-

шением (1 нм) с использованием связи между этими параметрами, которая описывается степенной функцией [37]:

$$a_{ph}(\lambda) = A(\lambda)C_a^{B(\lambda)},$$

где $A(\lambda)$ и $B(\lambda)$ — коэффициенты параметризации связи между C_a и $a_{ph}(\lambda)$ в теплый период (табл. 3 в [24]), которая применима для фитопланктона прибрежных вод [10].

В расчетах использованы спектры $a_{NAP}(\lambda)$ и $a_{CDOM}(\lambda)$, вычисленные как средние спектры для данных, полученных в теплый период 2016 г. (рис. 1). Спектры $a_{NAP}(\lambda)$ и $a_{CDOM}(\lambda)$ описываются экспоненциальной зависимостью $a_i(\lambda) = a_i(440)\exp(-S_i(\lambda - 440))$, i — NAP или CDOM, с коэффициентами экспоненты $S_{NAP} = 0.010 \text{ нм}^{-1}$, $S_{CDOM} = 0.022 \text{ нм}^{-1}$ и показателями поглощения на $\lambda = 440 \text{ нм}$ $a_{NAP}(440) = 0.020 \text{ м}^{-1}$, $a_{CDOM}(440) = 0.063 \text{ м}^{-1}$.

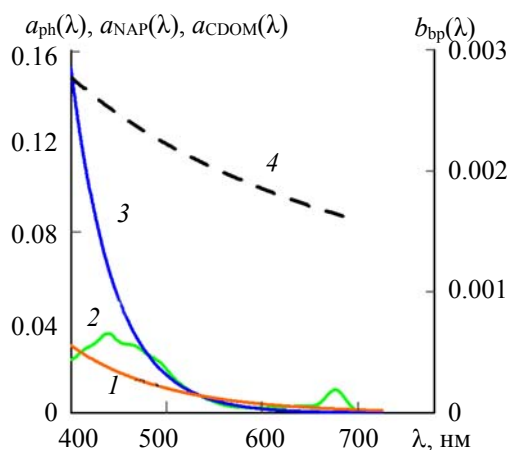


Рис. 1. Фоновые биооптические условия (“контроль”) в прибрежных водах Черного моря: спектральные зависимости показателей поглощения света в видимом диапазоне неживым взвешенным веществом $a_{NAP}(\lambda)$ (1), пигментами фитопланктона $a_{ph}(\lambda)$ (2), окрашенным органическим веществом $a_{CDOM}(\lambda)$ (3) и показателя обратного рассеяния света частицами взвеси $b_{bp}(\lambda)$ (4)

Величина $b_{bp}(\lambda)$ рассчитана в соответствии с [14]:

$$b_{bp}(\lambda) = b_{bp}(\lambda_0)\lambda_0/\lambda,$$

где $\lambda_0 = 555 \text{ нм}$; $b_{bp}(555) = 0.030 \text{ м}^{-1}$ для фитопланктонного сообщества, представленного кокколитофоридами, или 0.002 м^{-1} для диатомовых/динофлагеллят [14]. В сценарии “цветения” кокколитофорид $b_{bp}(555)$ рассчитана в соответствии с увеличением N_{cocco} от 0.1 до 1:

$$b_{bp}(555) = 0.002(1 - N_{cocco}) + 0.030N_{cocco}.$$

Рассчитанная по (1) величина $K_d(\lambda)$ использована для определения спектров облученности на глубинах (z) $E_d(\lambda, z)$ в слое 0—50 м с шагом 1 м в соответствии с экспоненциальным характером изменения облученности с глубиной [15]:

$$E_d(\lambda, z) = E_d(\lambda, 0^-)\exp(-K_d(\lambda)z), \tag{2}$$

где $E_d(\lambda, 0^-)$ — спектр $E_d(\lambda, z)$ сразу под поверхностью моря. Спектр $E_d(\lambda, 0^-)$ восстановлен на основе суточной ФАР = $57.8 \text{ Е}/(\text{м}^2 \cdot \text{д})$ [38] и спектральных характеристик $E_d(\lambda, 0^-)$, типичных для широты Крымского полуострова [39], и с учетом перехода от энергетических единиц к количеству квантов. Изменение ФАР с глубиной рассчитано для слоя 0—50 м с шагом 1 м по формуле [15]:

$$\text{ФАР}(z) = \int_{400}^{700} E_d(\lambda, z)d\lambda.$$

Средняя величина ФАР для ВКС (в нашем случае для слоя от поверхности до дна моря, 0—50 м) найдена в соответствии с [40]:

$$\text{ФАР}_{ML} = \text{ФАР}(0^-) \frac{(1 - \exp\{-4.6z_{ml} / z_{eu}\})}{4.6z_{ml} / z_{eu}}.$$

Оптическая глубина определена как произведение z и величины K_d [15], рассчитанной по (2), но для ФАР. За нижнюю границу зоны фотосинтеза (z_{eu}) принята глубина, где освещенность составляла 1 % от уровня ФАР, падающей на поверхность моря, а оптическая глубина 4.6.

Удельная эффективность поглощения света пигментами фитопланктона (\bar{a}_{ph}^* , м²/мг), которая характеризует количество поглощенных квантов в расчете на единичную концентрацию C_a и единичную плотность потока квантов ФАР, рассчитана по формуле [41]:

$$\bar{a}_{ph}^*(z) = \frac{\int_{400}^{700} a_{ph}(\lambda, z) E_d(\lambda, z) d\lambda}{C_a \int_{400}^{700} E_d(\lambda, z) d\lambda}.$$

Результаты и их обсуждение. В прибрежных водах Крыма величины C_a изменяются более чем на порядок, достигая в период “цветения” 3.5—4.0 мг/м³. Для $C_a = 0.4$ мг/м³ показатели поглощения света пигментами фитопланктона в синем ($\lambda \sim 440$ нм) и красном ($\lambda \sim 678$ нм) максимумах спектра составляли 0.034 и 0.0096 м⁻¹ (рис. 1). Поглощение света неживым взвешенным веществом и окрашенным растворенным органическим веществом на $\lambda \sim 440$ нм, соответствующей максимальному поглощению света пигментами фитопланктона, равно $a_{NAP} = 0.020$ м⁻¹ и $a_{CDOM} = 0.063$ м⁻¹ (рис. 1). Спектры $a_{NAP}(\lambda)$ и $a_{CDOM}(\lambda)$ имеют экспоненциальный вид. Для параметризации спектрального распределения этих показателей определены коэффициенты экспоненты (S): для $a_{NAP}(\lambda)$ 0.010 нм⁻¹ и для $a_{CDOM}(\lambda)$ 0.022 нм⁻¹.

В случае “цветения” диатомовых/динофлагеллят показатели $a_{ph}(\lambda)$ и $b_{bp}(\lambda)$ увеличивались, что приводило к росту $K_d(\lambda)$ (рис. 2) и изменению формы спектра, которое наиболее значительно проявлялось в коротковолновой видимой части (~ 440 нм) (рис. 2), соответствующей максимуму поглощения света пигментами фитопланктона (рис. 1). В результате повышения $K_d(\lambda)$ слой z_{eu} сужался от 40 м в контроле до 35 м при увеличении C_a в 2 раза (k_2). При $C_a = 4.0$ мг/м³ (k_{10}) зона фотосинтеза составляла 20.5 м, т. е. в ~ 2 раза уже по сравнению с контролем.

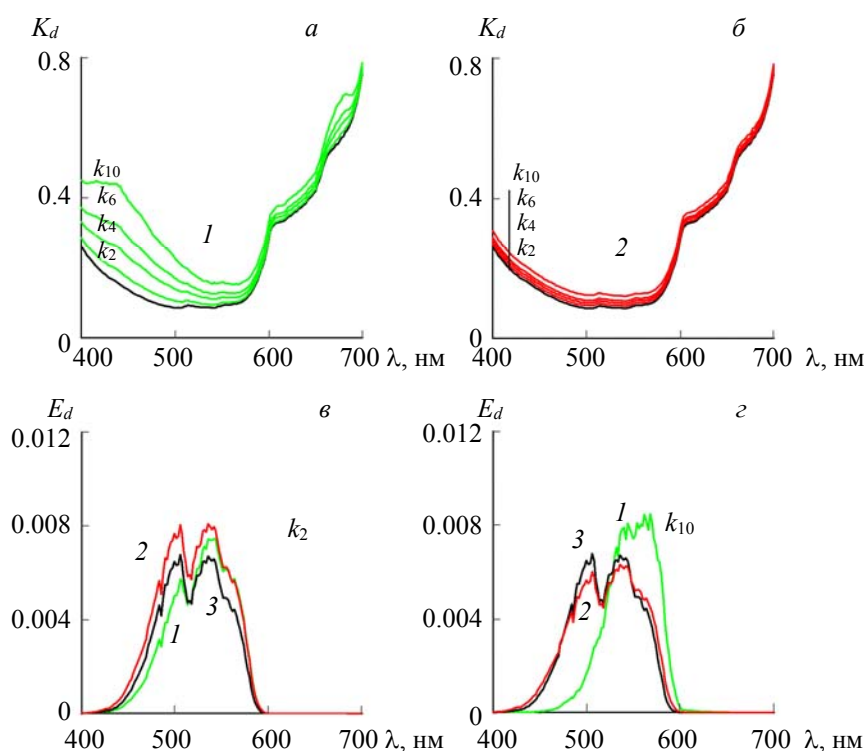


Рис. 2. Спектральные зависимости: $a, б$ — показателя вертикального ослабления солнечного излучения в море $K_d(\lambda)$; $в, г$ — спектральной квантовой облученности $E_d(\lambda)$ (Э/(м² · д · нм)) на оптической глубине 4.6; k — кратность увеличения концентрации хлорофилла a в процессе развития “цветения” диатомовых/динофлагеллят (1) или доли кокколитофорид в общей численности клеток фитопланктона в процессе “цветения” кокколитофорид (2) в сравнении с контролем (3)

В случае “цветения” кокколитофорид изменение доли кокколитофорид в фитопланктонном сообществе влияет на показатель $b_{bp}(\lambda)$. В этом сценарии C_a и $a_{ph}(\lambda)$ не изменялись. Изменение $K_d(\lambda)$ и $E_d(\lambda)$ в процессе “цветения” кокколитофорид представлено на рис. 2. В случае, когда доля кокколитофорид в общей численности фитопланктона составляла 0.1 ($k = 0.1$), зона фотосинтеза $z_{eu} = 38$ м незначительно отличается от контроля (40 м). Если практически все фитопланктонное сообщество представлено кокколитофоридами ($k = 1$), то $z_{eu} = 30$ м.

Увеличение $K_d(\lambda)$ и сужение освещенного слоя приводят к изменению световых условий в среде существования фитопланктона, который, являясь пассивной взвесью, в гидродинамически активных прибрежных водах перемешивается от поверхности моря до дна. В этом случае световые условия существования фитопланктона характеризует средняя для перемешанного слоя освещенность (ФАР_{МЛ}). Величина ФАР_{МЛ} уменьшается в ~2 раза (от 10 до 5.2 Э/м² · д) в случае “цветения” диатомовых/динофлагеллят (рис. 3). “Цветение” кокколитофорид сопровождается менее выраженным (на ~20 %) ослаблением ФАР_{МЛ} от 10 до 7.4 Э·м⁻² · д⁻¹ (рис. 3).

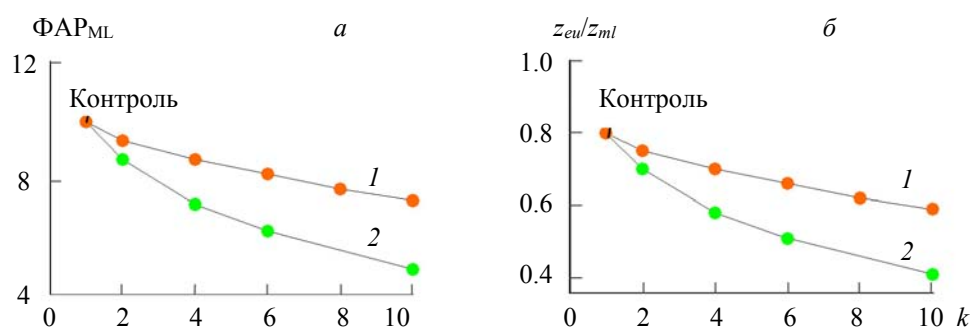


Рис. 3. Влияние относительной численности (k) кокколитофорид (1) или концентрации хлорофилла a в процессе развития “цветения” диатомовых/динофлагеллят (2) на среднюю величину ФАР в перемешанном слое (ФАР_{МЛ}, Э/м² · д) (а) и сужение освещенного слоя (z_{eu}/z_{ml}) (б)

Изменение показателя $K_d(\lambda)$ и формы его спектра приводит не только к сужению освещенного слоя, но и к изменению спектральных характеристик излучения в море (рис. 2). Для выявления различий в форме $E_d(\lambda)$, связанных с “цветением” фитопланктона, сравнение формы $E_d(\lambda)$ проведено на глубинах с одинаковым уровнем ФАР, т. е. на одинаковых оптических глубинах. В контроле на глубину с 1 %-ным уровнем облученности преимущественно проникает излучение в диапазоне 500—540 нм (рис. 2). Увеличение C_a от 0.4 до 4.0 мг/м³ в процессе “цветения” диатомовых/динофлагеллят приводит к изменению формы спектра $E_d(\lambda)$ (рис. 2), в то время как “цветение” кокколитофорид практически не отражается на $E_d(\lambda)$. В случае “цветения” диатомовых/динофлагеллят максимум проникающего излучения смещается в более длинноволновую область спектра. При двукратном повышении C_a (k_2) максимум проникающего излучения смещается на ~10 нм, а в случае изменения C_a на порядок (k_{10}) — на ~50 нм (рис. 2).

Спектральные свойства излучения в море оказывают существенное влияние на способность фитопланктона поглощать солнечную энергию (рис. 4). В контроле \bar{a}_{ph}^* изменяется от 0.031 м²/мг в поверхностном слое моря до 0.038 м²/мг на оптической глубине 1.4, а при дальнейшем заглублении \bar{a}_{ph}^* снижается, достигая 0.033 м²/мг на оптической глубине 4.6. В случае “цветения” диатомовых/динофлагеллят \bar{a}_{ph}^* заметно снижается с увеличением C_a (рис. 4). В поверхностном слое \bar{a}_{ph}^* уменьшается от 0.031 в контроле до 0.028 м²/мг при двукратном увеличении C_a (k_2). Увеличение C_a на порядок (k_{10}) приводит к снижению \bar{a}_{ph}^* в поверхностном слое до 0.022 м²/мг, что на ~30 % меньше, чем в контроле. Наиболее выраженное (почти в три раза) уменьшение \bar{a}_{ph}^* получено для нижней границы зоны фотосинтеза, т. е. для оптической глубины 4.6: \bar{a}_{ph}^* уменьшается от 0.033 в контроле до 0.025 м²/мг при k_2 и снижается до 0.012 м²/мг при увеличении C_a на порядок (k_{10}). В отличие от диатомовых/динофлагеллят “цветение” кокколитофорид практически не отражается на \bar{a}_{ph}^* (рис. 4) и ее изменении в шкале оптических глубин, что связано с отсутствием заметных изменений $E_d(\lambda)$ на фиксированных оптических глубинах (рис. 2).

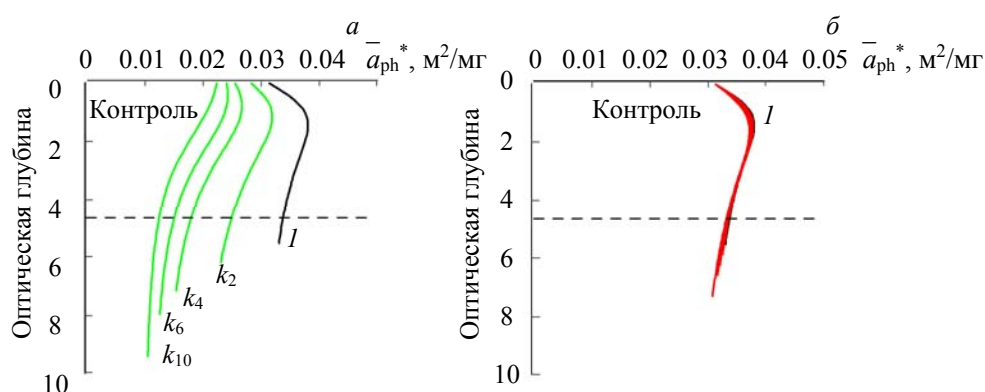


Рис. 4. Изменение удельной (нормированной на концентрацию хлорофилла a и ФАР) эффективности поглощения света пигментами фитопланктона a_{ph}^* в зависимости от оптической глубины в случае развития “цветения” диатомовых/динофлагеллят (a) и кокколитофорид (b) в сравнении с контролем (I) при разной кратности (k) увеличения доли клеток кокколитофорид или концентрации хлорофилла a в процессе развития “цветения”; штриховой линией показана оптическая глубина 4.6

Сравнительный анализ влияния “цветения” фитопланктона на световое поле в прибрежных водах показывает общие изменения и некоторые особенности, связанные с таксономической принадлежностью видов, образующих “цветение” воды. К общим изменениям относится снижение прозрачности вод, а следовательно, уменьшение освещенной зоны в пределах перемешанного слоя от поверхности моря до дна, что приводит к уменьшению освещенности в среде существования фитопланктона.

Известно [42], что изменение световых условий в слое существования фитопланктона приводит к адаптивным преобразованиям в клетках: изменению внутриклеточного содержания хлорофилла a и скорости фотосинтеза. Оценка, выполненная на основе зависимостей соотношения между содержанием хлорофилла a и органического углерода (Хл/С) в клетках фитопланктона от освещенности [43], показала, что в ответ на уменьшение освещенности в ~ 2 раза (рис. 3), которое отмечено при 10-кратном увеличении C_a в случае “цветения” диатомовых/динофлагеллят (k_{10}), соотношение Хл/С в клетках водорослей увеличилось в ~ 1.7 раза. Это означает, что при “цветении” диатомовых/динофлагеллят биомасса фитопланктона увеличивается в меньшей степени, чем концентрация хлорофилла a . “Цветение” кокколитофорид сопровождается менее значительным изменением освещенности в слое существования (рис. 3), а следовательно, и адаптивный отклик клеток водорослей менее выражен, чем в случае “цветения” диатомовых/динофлагеллят. Эти различия связаны с тем, что в случае “цветения” диатомовых/динофлагеллят увеличение C_a от 0.4 до 4.0 мг/м³ сопровождается ростом поглощения света фитопланктоном $a_{ph}(\lambda)$ почти в той же степени, что и C_a (почти на порядок). В случае “цветения” кокколитофорид показатель $b_{br}(\lambda)$ возрастает кратно доле (N) этого вида в общей численности фитопланктона (на порядок при $k = 10$). Различие фоновых показателей $a_{ph}(\lambda)$ и $b_{br}(\lambda)$ почти на порядок (рис. 1), а также формы их спектров определяет различия во влиянии “цветения” этих таксонов на прозрачность вод и световые условия в среде существования фитопланктона.

Существенные различия между кокколитофоридами и диатомовыми/динофлагеллятами отмечены по влиянию на спектральный состав проникающего на глубину солнечного излучения (рис. 2). Полученные результаты свидетельствуют о том, что спектральные характеристики света являются критическим фактором, определяющим фотосинтетический потенциал водорослей: одинаковое количество квантов ФАР, но разного спектрального состава поглощается пигментами фитопланктона с разной удельной эффективностью (рис. 4). “Цветение” диатомовых/динофлагеллят приводит к смещению максимума спектра горизонтальной облученности в длинноволновую область. При $C_a = 4$ мг/м³ (k_{10}) пигменты клеток поглощают излучение в диапазоне 550—600 нм, проникающее на оптическую глубину 4.6, с эффективностью, в ~ 3 раза меньшей по сравнению с контролем (при $C_a = 0.4$ мг/м³) или в случае цветения кокколитофорид, когда на эту же оптическую глубину проникает излучение в диапазоне 500—550 нм (рис. 2). Следует отметить, что увеличение на порядок C_a приводит к уменьшению a_{ph}^* в поверхностном слое моря на ~ 30 %. В связи с тем что в поверхностном слое моря свет практически “белый”, отмеченное уменьшение a_{ph}^* связано с влиянием концентрации пиг-

ментов на эффективность поглощения света клетками фитопланктона [37]. Вблизи нижней границы слоя фотосинтеза a_{ph}^* уменьшается в ~3 раза. Это свидетельствует о том, что изменение спектральных характеристик проникающего излучения, вызванное увеличением биомассы фитопланктона, оказывается более критичным фактором, негативно влияющим на способность фитопланктона использовать кванты света на фотосинтез.

До настоящего времени исследования фотосинтетических/продукционных характеристик фитопланктона в Черном море проводились относительно общего количества ФАР в море без учета его спектрального состава [44]. Для оценки первичной продукции (ПП) использовали радиоуглеродный метод с экспозицией *in situ* [44] или имитировали условия в лабораторном эксперименте с кратковременной экспозицией в специальном инкубаторе, что позволяло определить фотосинтетические характеристики фитопланктона на разных глубинах: эффективность фотосинтеза, максимальную скорость фотосинтеза и интенсивность света, насыщающую фотосинтез [8]. На основе зависимости этих фотосинтетических характеристик от ФАР рассчитывали изменение ПП с глубиной в море [8]. Однако исследования вариабельности фотосинтетических характеристик проводились без учета изменения спектрального состава света [8], что снижает точность оценки ПП в условиях “не белого” света. Увеличение содержания фитопланктона (концентрации хлорофилла *a*) и других оптически активных компонентов среды (NAP и CDOM) [45, 46] приводит к тому, что ФАР уменьшается с глубиной с большим градиентом, чем в прозрачных водах. В результате быстрого ослабления света в мутных водах продуктивный слой сужается до нескольких метров [45, 46]. Кроме того, быстрое ослабление света в мутных водах сопровождается изменением спектрального состава света, начиная с подповерхностного слоя, как показали результаты настоящих исследований (рис. 2) и выполненных ранее [47]. Очевидно, что оценка световых условий существования фитопланктона и скорости фотосинтеза, которая определяется количеством поглощенных квантов и квантовым выходом [21, 27], должна учитывать спектральные особенности светового поля и светопоглощающей способности фитопланктона.

Закключение. Показано, как изменяется спектральный состав света во время “цветения” моря, вызванного видами, которые относятся к классам *Bacillariophyceae*, *Dynophyceae* и *Coccolithophyceae*. Впервые сделана оценка удельной эффективности поглощения света фитопланктоном и показана их вариабельность в связи с изменением спектральных характеристик светового поля в море. Полученные результаты могут быть использованы в прогнозировании экологических последствий, связанных с влиянием антропогенных факторов на интенсивность и частоту “цветения” фитопланктона. Для оценки экологического состояния прибрежных вод необходимо выработать дополнительные индикаторы, которые в совокупности с концентрацией хлорофилла *a* и показателем прозрачности вод обеспечат более информативную оценку качества среды обитания планктонных и бентосных водорослей.

Работа выполнена по теме государственного задания (гос. рег. № АААА-А18-118020890112-1), теме “Изучение пространственно-временной организации водных и сухопутных экосистем с целью развития системы оперативного мониторинга на основе данных дистанционного зондирования и ГИС-технологий”, рег. номер АААА-А19-119061190081-9 и теме “Развитие региональных алгоритмов восстановления биооптических характеристик Черного моря (в объединенном проекте “Развитие методов и средств оперативной океанологии для исследований изменчивости полей Черного моря)”, рег. № АААА-А18-118020890112-1, а также частично при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты № 17-05-00113, 18-45-920070 и 18-05-80025).

- [1] Т. Р. Парсонс, М. Такахашаи, Б. Харгрейв. Биологическая океанография, Москва, Легкая и пищевая промышленность (1982)
- [2] Дж. Раймонт. Планктон и продуктивность океана, Москва, Легкая и пищевая промышленность, I (1983)
- [3] S. Moncheva, O. Gotsis-Skretas, K. Pagou, A. Krastev. Estuarine Coastal Shelf Sci., **53** (2001) 281—295
- [4] Л. В. Георгиева. Планктон Черного моря, Киев, Наукова думка (1993) 31—55
- [5] T. J. Sмайда. Limnology & Oceanology, **42**, N 5, pt 2 (1997) 1132—1136
- [6] J. G. Ferreira, J. H. Andersen, A. Borja, S. B. Bricker, J. Camp, M. Cardoso da Silva, U. Claussen. Estuarine, Coastal and Shelf Science, **93**, N 2 (2011) 117—131; doi: 10.1016/j.ecss.2011.03.014

- [7] Фитопланктон: открытые районы. Северо-западная часть Черного моря: Биология и экология, под ред. Ю. П. Зайцева, Б. Г. Александрова, Г. Г. Миничевой, Киев, Наукова думка (2006) 175—184
- [8] **Z. Finenko, T. Churilova, A. Parkhomenko, S. Tugrul.** Морской эколог. журн., N 4 (2008) 75—84 (in English)
- [9] BSC, 2008. State of the Environment of the Black Sea (2001-2 2006/7), Ed. Temel Oguz, Publications of the Commission on the Protection of the Black Sea Against Pollution (BSC) 2008-3 3, Istanbul, Turkey (2008) 448
- [10] **T. Churilova, N. Moiseeva, T. Efimova, V. Suslin, O. Krivenko, E. Zemlianskaia.** 23rd Int. Symp. Atmospheric and Ocean Optics, 30 November 2017, Atmospheric Physics (2017) 104664B; doi 10.1117/12.2288339, URL: <http://dx.doi.org/10.1117/12.2288339>
- [11] **З. З. Финенко, Л. В. Стельмах, И. М. Мансурова, Е. Ю. Георгиева, В. С. Цилинский.** Системы контроля окружающей среды, № 9 (29) (2017) 73—82
- [12] **Л. В. Стельмах, И. И. Бабич, С. В. Ляшенко.** Экология моря, **61** (2002) 64—68
- [13] **А. А. Джулай.** Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа, № 25-2 (2011) 357—369
- [14] **В. И. Маньковский.** Основы оптики океана. Морской гидрофизический ин-т, изд-во Севастополь (1996) 119
- [15] **J. T. O. Kirk.** Light and Photosynthesis in Aquatic Ecosystem, Cambridge, UK Cambridge University Press, **3** (2011)
- [16] **В. И. Маньковский, Е. В. Маньковская, М. В. Соловьев.** Гидрооптические характеристики Черного моря, Справочник, Севастополь, МГИ НАН Украины (2009)
- [17] **А. С. Кукушкин.** Опт. атм. океана, **26**, № 2 (2013) 113—123
- [18] **W. Weibo, Z. Jinping.** Acta Oceanol. Sin., **33**, N 6 (2014) 53—62; doi: 10.1007/s13131-014-0489-3
- [19] **E. T. Harvey, J. Walve, A. Andersson, B. Karlson, S. Kratzer.** Front. Mar. Sci., **5** (2019) 496; doi: 10.3389/fmars.2018.00496
- [20] **A. U. Bracher, M. M. Tilzer.** Polar Biology, **24**, N 9 (2001) 687—696
- [21] **A. Morel.** Progres. Oceanography, **26** (1991) 263—306
- [22] **С. В. Вазюля, С. В. Шеберстов.** Тр. IX Всерос. конф. “Современные проблемы оптики естественных вод”, 20—22 сентября 2017 г., СПб (2017) 229—234
- [23] **V. V. Suslin, A. A. Latushkin, O. V. Martynov.** 24th Int. Symp. Atmospheric and Ocean Optics: Atmospheric Physics, 108333I, 13 December 2018 (2018); doi: 10.1117/12.2503272; <https://doi.org/10.1117/12.2503272>
- [24] **T. Churilova, V. Suslin, O. Krivenko, T. Efimova, N. Moiseeva, V. Mukhanov, L. Smirnova.** Frontiers in Marine Science, **4** (2017) 90; doi: 10.3389/fmars.2017.00090
- [25] **T. Churilova, V. Suslin, H. M. Sosik, T. Efimova, N. Moiseeva, S. Moncheva, V. Mukhanov, O. Rylkova, O. Krivenko.** Eur. J. Remote Sens., **52**, suppl. 1 (2019) 123—136; doi: 10.1080/22797254.2018.1533389
- [26] **T. Churilova, V. Suslin, H. M. Sosik.** Phys. Oceanogr., **19**, N 6 (2009) 366—378
- [27] **Т. Я. Чурилова, В. В. Суслин, О. В. Кривенко, Т. В. Ефимова, Н. А. Моисеева.** Журн. Сиб. фед. ун-та. Биология, **9**, № 4 (2016) 367—384
- [28] **S. W. Jeffrey, G. F. Humphrey.** Biochem. Physiolog. Pflanzen, **167** (1975) 191—197; doi: 10.1016/S0015-3796(17)30778-3
- [29] **B. G. Mitchell, M. Kahru, J. Wieland, M. Stramska.** NASA Goddard Space Flight Center (2003) 39—64
- [30] **V. A. Ivanov, V. N. Belokopytov.** Oceanography of the Black Sea, National Academy of Sciences of Ukraine, Marine Hydrophysical Institute, Sevastopol (2011) 210
- [31] **Г. П. Берсенева, Т. Я. Чурилова, Л. В. Георгиева.** Океанология, **44**, № 3 (2004) 389—398
- [32] Phytoplankton Pigments in Oceanography: Guidelines to Modern Methods, Eds. S. W. Jeffrey, R. F. C. Mantoura, S. W. Wright, UNESCO Publishing (1997) 661
- [33] **Т. Я. Чурилова, З. З. Финенко, А. И. Акимов.** ЭКОСИ-гидрофизика (2008) 301—319
- [34] **H. R. Gordon, O. B. Brown, R. H. Evans, J. W. Brown, R. S. Smith, K. S. Baker, D. K. Clark.** J. Geophys. Res., **93**, N D9 (1988) 10909—10924
- [35] **R. C. Smith, K. S. Baker.** Appl. Opt., **20** (1981) 177—184
- [36] **R. M. Pope, E. S. Fry.** Appl. Opt., **36** (1997) 8710—8723
- [37] **A. Bricaud, M. Babin, A. Morel, H. Claustre.** J. Geophys. Res., **100** (C7) (1995) 13321—13332

- [38] **V. V. Suslin, S. N. Korolev, A. A. Kucheryaviy, T. Ya. Churilova, O. V. Krivenko.** 21st Int. Sympos. Atmospheric and Ocean Optics: Atmospheric Physics, 19 November 2015 (2015); doi: <http://dx.doi.org/10.1117/12.2203660>
- [39] **К. С. Шифрин.** Оптика океана, физика океана, Москва, Наука, **1** (1978) 340—396
- [40] **M. Babin, A. Morel, H. Claustre, A. Bricaud, Z. Kolber, P. Falkowski.** Deep-Sea Res., I-43 (1996) 1241—1272
- [41] **D. Atlas, T. T. Bannister.** Limnol. Oceanogr., **25** (1980) 157—159
- [42] **H. L. MacIntyre, T. M. Kana, J. Anning, R. Geider.** J. Phycology, **38** (2002) 17—38
- [43] **M. J. Behrenfeld, R. T. O'Malley, E. S. Boss, T. K. Westberry, J. R. Graff, K. H. Halsey, M. B. Brown.** Nature Climate Change, **6**, N 3 (2015) 323—330; doi:10.1038/nclimate2838
- [44] The Black Sea: Ecology and Oceanography. Biology of Inland Waters. By Yuri I. Sorokin. Leiden (The Netherlands), Backhuys Publishers (2002) 875; ISBN: 90-5782-105-2
- [45] **В. Д. Чмыр, А. С. Болога, З. П. Бурлакова, В. И. Холодов.** Первичная продукция западной части моря в весенний период. Динамика вод и продуктивность планктона Черного моря, Москва, ИОАН СССР (1988) 301—314
- [46] **C. Gameiro, J. Zwolinski, V. Brotas.** Hydrobiologia, **669** (2011) 249—263; doi: 10.1007/s10750-011-0695-3
- [47] **T. Churilova, V. Suslin, N. Moiseeva, T. Efimova.** 24th Int. Sympos. Atmospheric and Ocean Optics: Atmospheric Physics, 1083365, 13 December 2018 (2018); doi: 10.1117/12.2504637