



УДК 58.035.7(262.5)

**О. В. Кривенко**, канд. биол. наук, ст. н. с.

Институт биологии южных морей им. А.О.Ковалевского Национальной академии наук Украины, Севастополь, Украина

## ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ФЛУОРЕСЦЕНЦИИ ХЛОРОФИЛЛА В ЧЁРНОМ МОРЕ В ТЁПЛЫЙ ПЕРИОД

На основе обобщения материалов шести экспедиций, выполненных в Чёрном море в летний и осенний периоды с 1991 по 2005 гг., проанализировано изменение вертикального распределения интенсивности флуоресценции хлорофилла (ИФ) в зависимости от гидрологических, гидродинамических и гидрохимических условий. Показано, что одномодальные профили ИФ доминируют в Чёрном море на протяжении всего тёплого периода. В 90% случаев максимум ИФ фиксируется в слое термоклина в среднем на глубине  $22 \pm 7$  м. Пик ИФ залегает преимущественно на глубине максимального градиента плотности при величине последнего  $\sim$  до  $0.6 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{м}^{-1}$ , а при его увеличении заглубляется на 5 – 7 м. Около 40 % всех профилей характеризуются высокими значениями ИФ и в ХПС. Показано, что полуширина максимума ИФ обратно пропорциональна значению ИФ в максимуме и в зависимости от концентрации пигмента может варьировать от  $13.5 \pm 4$  до  $28 \pm 11$  м. Достоверных отличий между районами моря с противоположной динамикой вод по величине максимума ИФ в летний период не получено, осенью прослеживается тенденция к его увеличению в районах поднятия вод.

**Ключевые слова:** Чёрное море, флуоресценция, хлорофилл *a*, нитраты.

На протяжении нескольких десятилетий непрерывные измерения интенсивности флуоресценции хлорофилла (ИФ) являются стандартным методом океанологических исследований, позволяющим рассматривать пространственную неоднородность распределения пигментов фитопланктона на масштабах, которые используются при изучении гидрологических характеристик. Уже первые обобщения [1] показали, что глубинный максимум является отличительной особенностью вертикального распределения ИФ в районах с выраженной стратификацией поверхностных вод. В литературе широко дискутируется вопрос о механизмах его формирования. Первоначально его связывали с процессами оседания и концентрирования фитопланктона на градиентах плотности [37]. В настоящее время основными причинами считаются: накопление биомассы водорослей за счёт более высокого потока биогенных элементов в нижней части эвфотической зоны [12, 26, 36, 39] и адаптационное изменение концен-

трации хлорофилла в клетках водорослей в условиях слабой освещённости [10, 17, 19, 21, 22, 27]. Однако вклад каждого из этих процессов до конца не определён, а большинство исследователей склоняется к выводу о комплексном действии всех факторов [13, 18, 30, 35, 39]. В то же время причина формирования максимума весьма важна в контексте соответствия вертикального распределения хлорофилла вертикальной структуре распределения биомассы [17, 18, 30, 32]. Последний вопрос является критическим для моделирования продукционных процессов, в частности, по данным спутниковых определений [10, 21].

Обобщение данных по вертикальному распределению ИФ в Чёрном море выполнено в работе [10]. Авторами проведена типизация профилей ИФ, показана выраженная сезонная динамика структуры вертикального распределения ИФ и её совпадение с характером вертикального распределения хлорофилла *a* в разные сезоны. Использованные в работе материалы

относятся, в основном, к северной половине моря, тогда как многочисленные данные по его южной половине, содержащиеся в междисциплинарной базе океанографических данных по Чёрному морю [14], до сих пор остаются практически не проанализированными. Их небольшая часть была использована [5] при анализе особенностей вертикального распределения ИФ в поле плотности в южной части Чёрного моря в весенний период.

Основу настоящей работы составляют материалы, полученные с июня по октябрь в южной и северной частях Чёрного моря. Для понимания механизмов формирования вертикального распределения хлорофилла в период температурной стратификации вод проанализированы изменения структуры профилей ИФ в глубоководной области моря в зависимости от гидрологических, гидродинамических и гидрохимических условий.

**Материал и методы.** Работа выполнена на основе материалов банков данных Ин-

БЮМ НАН Украины и IMS METU (Турция), входящих в междисциплинарную базу океанографических данных по Чёрному морю, которая была создана в рамках выполнения международного проекта NATO TU-Black Sea Project [14], а также материалов рейса нис «Владимир Паршин» (сентябрь – октябрь 2005 г.), проводившегося в рамках международного проекта GEF «Black Sea Ecosystems Recovery Project». Для анализа выбраны данные по вертикальному распределению гидрологических параметров (температура, солёность, плотность), ИФ, содержанию хлорофилла *a* и концентрации окисленных соединений азота (нитратов и нитригов в сумме), полученные в глубоководной области Чёрного моря и относящиеся к летнему и осеннему сезонам (с июня по октябрь). Всего рассмотрены результаты 280 зондирований, выполненных в шести научных экспедициях в период с 1991 по 2005 гг. (рис. 1).

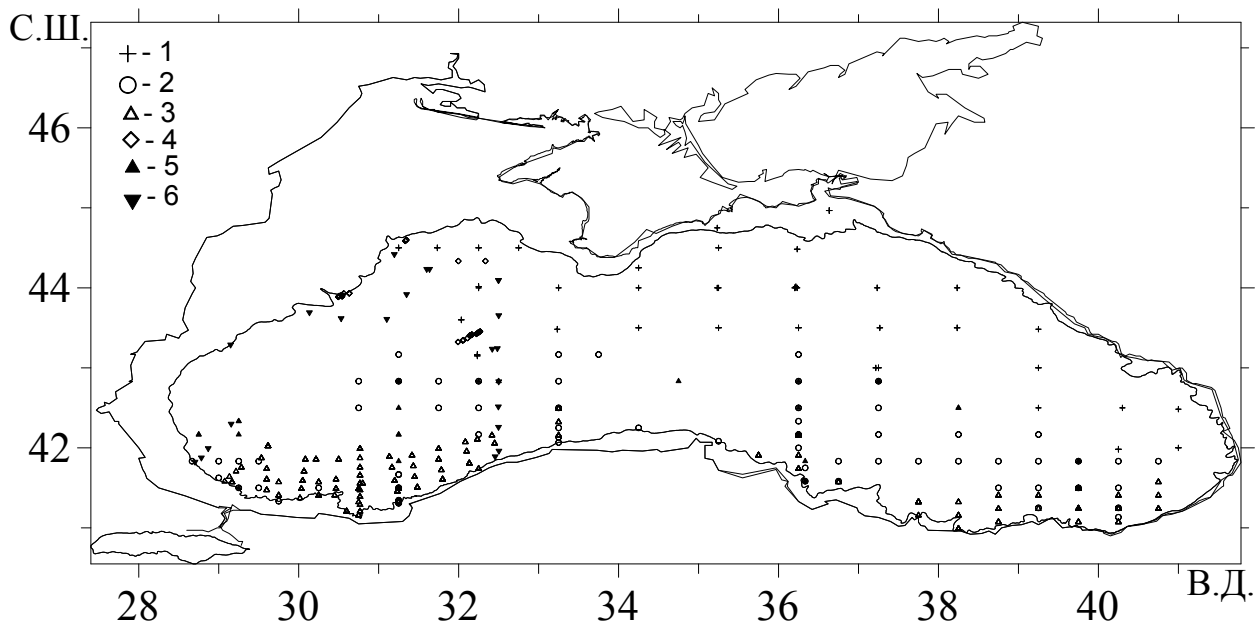


Рис. 1 Расположение станций в: 1 – 33 рейсе нис «Пр. Водяницкий» (3.06 – 16.06 1991 г.); 2 – 7 рейс нис «Bilim» (20.06 – 5.07 1996 г.); 3 – 10 рейсе нис «Bilim» (1.07 – 19.07 1997 г.); 4 – 38 рейсе нис «Пр. Водяницкий» (4.08 16.08 1992 г.); 5 – 8 рейсе нис «Bilim» (24.09 – 4.10 1996 г.); 6 – рейсе нис «Владимир Паршин» (20.09 – 15.10 2005 г.). На карте обозначена изобата 200 м

Fig. 1 Stations location in the cruises: 1 – 33 R/V “Pr. Vodyanitcky” (3.06 – 16.06, 1991); 2 – 7 R/V «Bilim» (20.06 – 5.07, 1996); 3 – 10 «Bilim» (1.07 – 19.07, 1997); 4 – 38 R/V “Pr. Vodyanitcky” (4.08 16.08, 1992); 5 – 8 R/V «Bilim» (24.09 – 4.10, 1996); 6 – R/V “Vladimir Parshin” (20.09 – 15.10, 2005). 200-m isobata is marked

Измерения температуры и солёности в рейсах выполнялись стандартными датчиками фирменного производства, установленными на зондирующих комплексах «Seabird» (рейсы нис «Bilim») и «Neil Brown Mark III» (рейсы нис «Профессор Водяницкий» и «Владимир Паршин»). Флуоресценция хлорофилла измерялась импульсным флуориметром, соединённым с СТД-зондом. Значения исследуемых параметров регистрировали в режиме непрерывного зондирования при спуске и подъёме со скоростью около  $1 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$ , с разрешением до 1 м по вертикали в диапазоне глубин от 0 до 300 м. Стандартная погрешность измерения ИФ используемым датчиком не превышает 5%. Сбор проб для определения концентрации хлорофилла *a* и окисленных соединений азота в воде осуществляли батометрами, соединёнными с зондирующим комплексом с 10 – 16 горизонтов в пределах аэробной зоны. Отбор проб на определение гидрохимических показателей проводился по глубинам залегания определённых изопикнических поверхностей. В слое нитратоклина дискретность отбора составляла 0.1 – 0.2 усл. ед. Концентрацию нитратов и нитритов определяли стандартным автоматизированным методом [23]. Пробы на содержание хлорофилла *a* отбирали в пределах верхнего 50-метрового слоя с дискретностью от 5 до 15 м. Определения концентрации хлорофилла *a* выполнялись флуориметрическим методом [38]

Для выявления связи между распределением флуоресценции хлорофилла и физико-химическими параметрами был создан массив данных, содержащий 230 (лето) и 50 (осень) непрерывных (с разрешением 1 м) профилей температуры, солёности, условной плотности, интенсивности флуоресценции и градиентов этих параметров, и соответственно 51 и 23 дискретных профиля концентраций нитратов. Поскольку нитриты составляют незначительную долю от суммарного содержания окисленных соединений азота в Чёрном море, здесь и далее под термином «нитраты» подразумевается сумма нитратов и нитритов [3]. Общее число

определений концентрации хлорофилла *a* равно 471 (лето) и 40 (осень).

Для каждой станции были определены глубина верхнего квазиоднородного слоя (ВКС), нижняя граница которого определялась по условию не превышения изменений плотности в пределах однородного слоя на 0.025 усл. ед. [7]; положение и величина максимального температурного и плотностного градиентов; тип профиля ИФ. Проведена параметризация (определены положение и величины экстремумов) вертикальных профилей ИФ и нитратов по описанной ранее схеме [5].

Статистическую обработку данных проводили с использованием математического аппарата программы Microsoft Excel 2002. Для характеристики вариабельности средних значений использовали величину стандартного отклонения. Для проверки гипотезы о сходстве средних значений исследуемых параметров в различных районах моря применяли однофакторный дисперсионный анализ из пакета анализа данных той же программы. Для расчёта коэффициентов регрессионных зависимостей использовали стандартный пакет программы «Sigma Plot».

**Результаты.** Диапазон изменчивости температуры поверхностного слоя в период исследований составлял от 18 – 19°C в начале лета и осенью, до 25 – 26°C в июле – августе. Толщина верхнего квазиоднородного слоя летом в среднем была равна 5 – 8 м и увеличивалась до 15 – 17 м осенью. Под ВКС располагался чётко выраженный термоклин. Летом положение максимального температурного градиента (МТГ) варьировало по глубине от 5 до 40 м (в среднем  $14 \pm 5$ ), а его значение изменялось в среднем от  $-1.64 \pm 0.6^\circ\text{C} \cdot \text{м}^{-1}$  в начале лета и до  $-4.4 \pm 2.2^\circ\text{C} \cdot \text{м}^{-1}$  в его конце. Осенью величина МТГ характеризовалась промежуточными значениями ( $-2.5 \pm 1.3^\circ\text{C} \cdot \text{м}^{-1}$ ) и наблюдался он в среднем на большей глубине ( $22 \pm 6$  м).

Среднее содержание нитратов в поверхностных водах по отдельным рейсам варьировало от 0.06 до 0.2 мкМ (табл. 1) и в

большинстве случаев было близко к средне-многолетней концентрации этого соединения в

глубоководной области Чёрного моря в тёплый период года (0,09 мкМ) [4].

Табл. 1 Средние значения и стандартное отклонение для максимального температурного градиента, концентрации нитратов в поверхностном слое и основным характеристикам профилей ИФ по отдельным рейсам  
Table 1 Average and standard deviation of maximal temperature gradient, and key features of the vertical distribution of fluorescence in the separate cruises

Период	МТГ	[NO <sub>3</sub> ]	n	Z <sub>макс</sub> -ТК	Z <sub>макс</sub> -ХПС	ПШ	ИФ <sub>м</sub> /ИФ <sub>0</sub>
VI 1991 <sup>1</sup>	-1.64±0.61	0.06±0.03	39	25±7	35±4(16)	19±6	3.6±1.1
VI 1996 <sup>2</sup>	-3.40±1.00	0.18±0.12	67	26±10	45±6(53)	28±11	2.0±1.1
VI I 1997 <sup>2</sup>	-2.51±0.83	0.09±0.10	93	21±4	37±2(4)	13.5±4	4.6±2.3
VIII 1992 <sup>1</sup>	-4.45±0.78	0.20±0.10	31	21±6	31±8(21)	18.5±5.5	3.5±0.8
IX – X 1996 <sup>2</sup>	-2.80±1.12	0.10±0.07	24	24±5	–	17.5±6	1.7±0.3
IX – X 2005 <sup>1</sup>	-2.74±1.34	0.06±0.05	26	19±6	40±5(4)	17.5±12	3.6±2.8

Примечания: МТГ – величина максимального температурного градиента (°С·м<sup>-1</sup>); [NO<sub>3</sub>] – концентрация нитратов в поверхностных водах (мкМ); n – число анализируемых профилей ИФ; Z<sub>макс</sub>-ТК – глубина положения максимума в термоклине (м); Z<sub>макс</sub>-ХПС – глубина положения максимума в ХПС, в скобках количество пиков (м); ПШ – общая полуширина слоя с максимальными значениями ИФ (м); ИФ<sub>м</sub>/ИФ<sub>0</sub> – отношение значения ИФ в максимуме к её значению в поверхностном слое. Исследования проводились преимущественно: <sup>1</sup> – в северной половине моря; <sup>2</sup> – в южной половине моря

Notes: МТГ – value of maximal temperature gradient (°С·m<sup>-1</sup>); [NO<sub>3</sub>] – nitrate concentration in the surface (µM); n – number of analyzed profiles of fluorescence; Z<sub>макс</sub>-ТК – depth of thermocline fluorescence maximum (m); Z<sub>макс</sub>-ХПС – depth of fluorescence maximum located in the cold intermediate layer (m), with number of data points in the brackets; ПШ – half-width of the fluorescence maximum (m); ИФ<sub>м</sub>/ИФ<sub>0</sub> – ratio of maximum to surface values of fluorescence. Investigations carried out mainly in: <sup>1</sup> – northern part of the sea; <sup>2</sup> – southern part of the sea

Вертикальное распределение ИФ в Чёрном море в летне-осенний период, согласно общепринятой классификации [2, 10], может быть отнесено к четырём основным типам: равномерное, одномодальное, бимодальное и распределение сложной формы. Для описания последнего мы использовали термин «широкий» профиль [5], основываясь на его отличительной морфологической особенности – значительной протяженности по глубине слоя со значениями ИФ, близкими к максимальным. Большая часть рассмотренных профилей (около 60 %) относилась к одномодальному типу, с одним пиком на глубине. Летом выявлено 23 % широких профилей и 17 % профилей с двумя чётко разделёнными максимумами. В первой половине осени в среднем на четверти станций наблюдалось равномерное распределение ИФ на протяжении всей эвфотической зоны.

По положению максимума ИФ в поле температуры, так же как и в апреле (см. рис. 5 в [5]), выделено три группы профилей: с пиком в термоклине, в холодном промежуточном слое

(ХПС) и с максимумом, охватывающим весь слой температурного скачка и верхнюю часть ХПС. В отличие от весеннего периода, летом вклад профилей с единственным максимумом ИФ в ХПС (в среднем на глубине 42 ± 6 м) был менее 10 %. Около половины всех профилей характеризуется единственным максимумом в термоклине. Наиболее часто такое положение пика встречалось в южной половине моря в июле 1997 г. (более 80 %). Осенью высокие значения ИФ достигали вод холодной прослойки менее чем на 10 % станций.

Летом на всех профилях прослеживался верхний достаточно однородный по ИФ слой, толщина которого варьировала от 2 до 20 м. В среднем она составляла 10 ± 5 м и только в июне была несколько меньше (6 ± 3 м). Исследования, выполненные в июне и августе в северной половине моря, показали совпадение этого слоя с ВКС (в пределах 3 м) на 60 – 70 % профилей, и примерно в 30% случаев ИФ начинала увеличиваться в термоклине (на 4 – 10 м глубже верхней границы последнего). В южной

половине моря, напротив, однородный по ИФ слой и ВКС совпадали на 20 – 30 % профилей, а на подавляющей части станций максимум ИФ начинался в термоклине.

Осенью, в условиях разрушения термоклина и заглупления его верхней границы, более чем на половине станций верхний однородный по ИФ слой не был выражен. Начало максимума ИФ и нижняя граница ВКС совпадали менее чем в 30% профилей, и в основном высокие значения ИФ наблюдались уже в пределах ВКС.

При одномодальном распределении, как в летний, так и в осенний периоды ИФ до-

стигала максимума на глубинах от 10 до 50 м, в среднем на  $22 \pm 7$  м (табл. 1). Величина пика ИФ, относительно значения ИФ в поверхностном слое, изменялась от 1.3 до 8. Минимальные значения данного показателя отмечены осенью (в среднем по рейсу –  $1.6 \pm 0.3$ ), а максимальные – в июле 1997 г. ( $4.6 \pm 2.3$ ) в южной половине моря (табл.1).

Рассмотрение положения максимума ИФ относительно плотностных градиентов в термоклине показало, что в летний период локализация максимума флуоресценции относительно глубины залегания МТГ может быть различной (рис. 2).

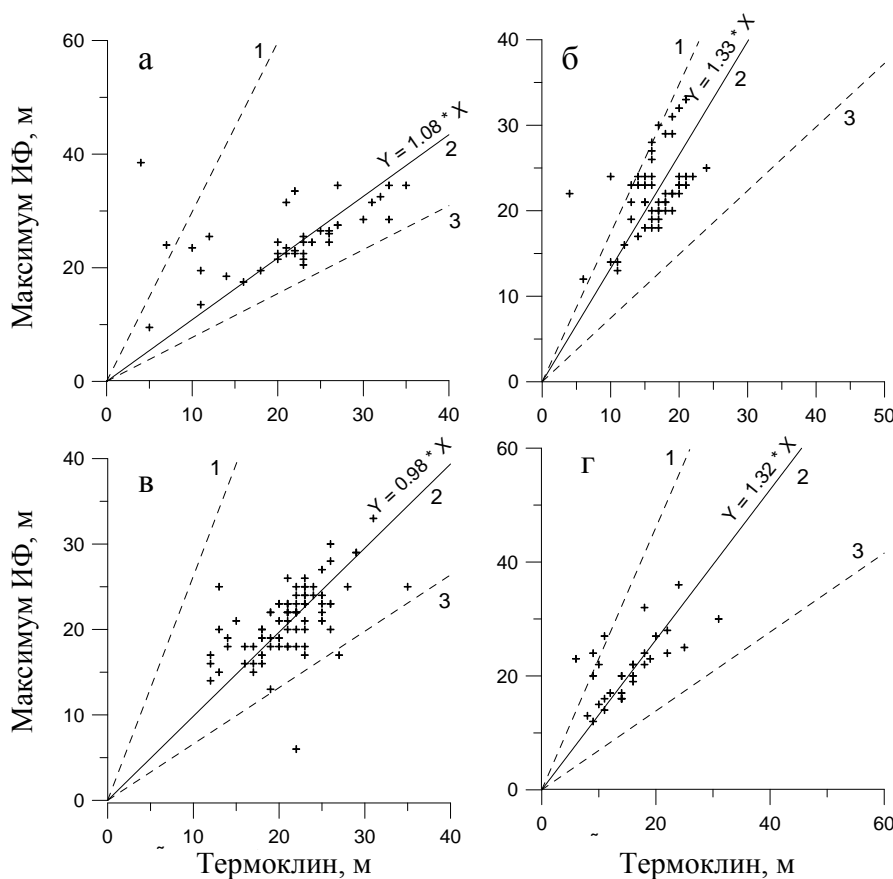


Рис. 2 Положение максимума флуоресценции относительно максимального (для в – локального) градиента плотности в термоклине (2 – среднее положение) в июне 1991 г. (а); в июне – июле 1996 г. (б); в июле 1997 г. (в); в августе 1992 г. (г). (1) и (3) – среднее положение максимума ИФ соответственно относительно верхней и нижней границы термоклина

Fig. 2 Depth of the fluorescence maximum relative to depth of maximal (for в – local) gradients in the thermocline (2 – midposition) in June 1991 (a); in June – July 1996 (б); in July 1997 (в); in August 1992 (г). (1) and (3) – midposition of the fluorescence maximum relative to depth of the upper and bottom boundaries correspondingly

В июне 1991 г. в северной половине моря глубины залегания максимума ИФ и МТГ совпадали на 85 % профилей (рис. 2, а). В июле 1997 г. в южной половине моря, где термоклин характеризовался несколькими, близкими по величине максимумами температурного градиента, совпадение в расположении максимума ИФ и локального температурного градиента наблюдали более чем на 85 % станций (рис. 2, в). На остальных профилях ИФ в летний период (июнь – июль 1996 и август 1992) максимум располагался на 5 – 7 м глубже максимального градиента (рис. 2 б, г), тогда как на глубине залегания МТГ наблюдались значения ИФ, соответствующие половине её величины в максимуме. Наряду с

выраженной корреляцией между глубиной залегания максимума ИФ и максимального градиента плотности, во всех рейсах положение максимума флюоресценции было достоверно связано с положением верхней и нижней границ термоклина (линии регрессии обозначены на рис. 2 соответственно как 1 и 3). Осенью при одномодальном типе вертикального распределения ИФ пик в большинстве случаев также располагался на глубине залегания максимального температурного градиента.

Положение нижнего максимума на бимодальных профилях варьировало в диапазоне глубин 30 – 60 м. В среднем наиболее высоко он залегал в июле 1997 г. (34 м), а глубже всего (47 м) – в июне – июле 1996 г. (табл. 1). В 75 % случаев глубинный максимум был либо меньше, либо равен по величине верхнему пику ИФ.

Широкие профили наиболее часто встречались в июне – июле 1996 г. в южной части моря (52 % профилей). Высокие значения ИФ были достаточно равномерно распределены в слое толщиной  $23 \pm 8$  м и наблюдались вплоть до глубины  $44 \pm 8$  м. Такая же структура профилей отмечена на 30 % станций в августе 1992 г. в северной половине моря, но ширина слоя с высокими значениями ИФ была в два раза меньше ( $10 \pm 2$  м), а его нижняя граница залегала значительно выше ( $30 \pm 5$  м).

Полуширина максимума ИФ (толщина слоя, в котором значение ИФ составляет не менее 50 % от значения ИФ в максимуме) на отдельных станциях варьировала от 4 до 49 м. Наиболее низкие средние по рейсу значения данного параметра ( $13.5 \pm 4$ ) отмечены в июле 1997 г., а наиболее высокие ( $28 \pm 11$ ) – в июне – июле 1996 г. в южной половине моря (табл. 1). Для остальных рейсов были характерны в среднем промежуточные значения полуширины максимума ИФ (17 – 19 м).

Вариабельность рассматриваемого параметра на 80 % определялась изменением толщины нижней половины максимума ИФ (рис. 3). Структура верхней части максимума была более постоянна и мало влияла на его общую полуширину. Толщина верхней поло-

вины максимума ИФ была линейно связана с глубиной его залегания (рис. 4): при средних значениях положения максимума (20 – 30 м) она составляла 5 – 7 м.

Полуширина максимума во всех рейсах была достоверно связана обратной зависимостью со значением ИФ в максимуме. Для сопоставления абсолютных значений ИФ, полученных в разное время и различными приборами, мы перевели величины ИФ в концентрацию хлорофилла *a*, используя уравнения линейной регрессии, рассчитанные для каждого рейса по данным о параллельных определениях ИФ и хлорофилла *a* в слое 0 – 35 м (табл. 2). Помимо данных по летнему и осеннему периодам в расчёты включены значения, относящиеся к апрелю 1994 г., проанализированные ранее в [5]. Оказалось, что во все рассматриваемые сезоны полуширина максимума ИФ связана с концентрацией хлорофилла в максимуме степенной функцией (рис. 5). Как видно из рис. 5, данные всех рейсов естественным образом группируются в трёх диапазонах концентрации пигмента –  $<0.5$ ,  $0.5 - 1$  и  $> 1$   $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$ . Наиболее низкие значения характеризуют апрель 1994 и июль 1997 гг., а максимальные – июнь 1991, август 1992 и октябрь 2005 гг. Летом и осенью 1996 г. концентрация пигмента в максимуме находилась в промежуточном диапазоне значений. В табл. 3 приведены соответствующие выделенным диапазонам численные значения коэффициентов и статистические показатели уравнений регрессии. Все уравнения достоверны при уровне значимости  $< 0.0001$ .

При рассмотрении положения максимума ИФ относительно нитратоклина получено, что в летний период из 70 станций только на 25 % из них глубины залегания максимума ИФ и начала нитратоклина совпадали (в пределах 3 м). На половине всех станций верхняя граница нитратоклина была заглублена относительно максимума ИФ на 6 – 20 м, а на 10 % станций расстояние между этими слоями превышало 20 м.

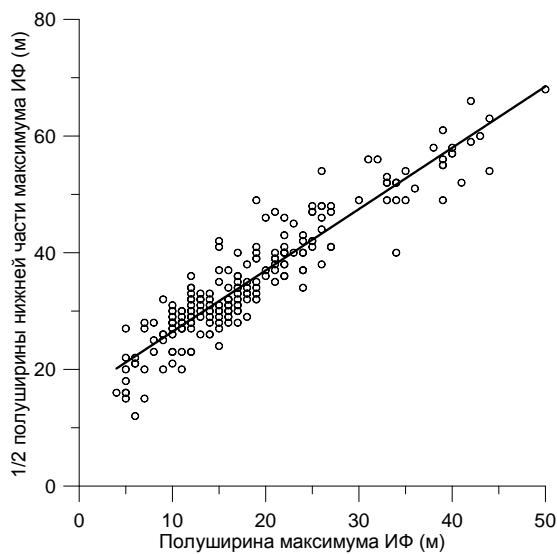


Рис. 3 Зависимость между полушириной максимума ИФ и толщиной слоя с высокими значениями ИФ в нижней части максимума ( $Y=1.5X + 15.9, R^2=0.87, n=224$ )  
 Fig. 3 Relation between half-width of the fluorescence maximum and thickness of layer with higher fluorescence in the peak bottom ( $Y=1.5X + 15.9, R^2=0.87, n=224$ )

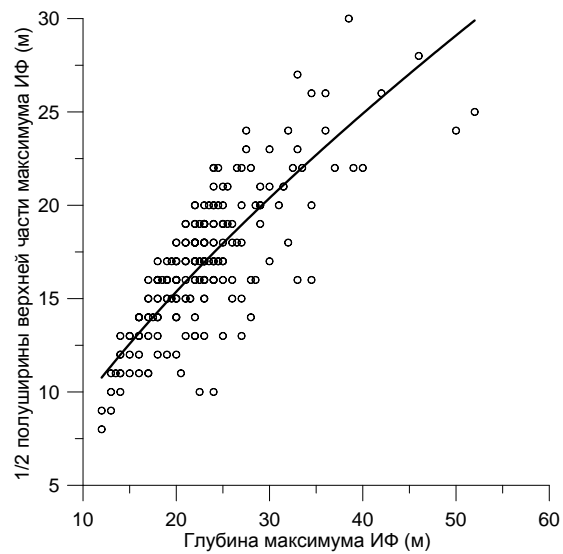


Рис. 4 Зависимость между глубиной залегания максимума ИФ и толщиной слоя с высокими значениями ИФ в верхней части максимума ( $Y=1.4 X^{0.8}, R^2=0.59, n=225$ )  
 Fig. 4 Relation between depth of the fluorescence maximum and thickness of layer with higher fluorescence in the peak top ( $Y=1.4 X^{0.8}, R^2=0.59, n=225$ )

Табл. 2 Уравнения линейной регрессии, коэффициенты детерминации ( $R^2$ ) и количество определений ( $n$ ) параллельных измерений ИФ и концентрации хлорофилла  $a$  в Чёрном море по отдельным рейсам  
 Table 2 Equations of linear regression, coefficients of determination ( $R^2$ ) and number of data ( $n$ ) of simultaneous measuring of fluorescence and chlorophyll  $a$  concentration in the Black Sea in the separate cruises

Рейс	Уравнение	$R^2$	$n$
Апрель 1994	$Chl = 0.80 \cdot \text{ИФ} - 0.032$	0.52	14
Июнь-июль 1996	$Chl = 0.17 \cdot \text{ИФ} - 0.26$	0.40	121
Июль 1997	$Chl = 0.82 \cdot \text{ИФ} - 0.038$	0.30	71
Июнь 1991, август 1992	$Chl = 0.076 \cdot \text{ИФ} - 0.28$	0.69	265
Сентябрь 1996	$Chl = 0.17 \cdot \text{ИФ} - 0.17$	0.38	40
Октябрь 2005 <sup>1</sup>	$Chl = 0.00161 \cdot \text{ИФ} - 0.176$		

Примечание: <sup>1</sup> по данным [16]. Note: <sup>1</sup> From [16]

Табл. 3 Коэффициенты степенных уравнений ( $Y = a \cdot X^b$ ) связывающих изменение полуширины максимума ИФ с концентрацией хлорофилла  $a$  в максимуме  
 Table 3 Coefficients of exponential equation ( $Y = a \cdot X^b$ ) for relation of half-width of the fluorescence maximum variance from contents of chlorophyll  $a$  in the peak

Диапазон концентраций хлорофилла $a$	$a \pm \text{S.E.}$	$b \pm \text{S.E.}$	$R^2$	$n$
$< 0.5 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$	$4.5 \pm 0.7$	$-0.73 \pm 0.09$	0.38	122
$0.5 - 1 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$	$13.6 \pm 1.4$	$-1.10 \pm 0.13$	0.48	80
$> 1 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$	$24.7 \pm 1.0$	$-0.77 \pm 0.10$	0.40	87

Примечание.  $a$  и  $b$  – коэффициенты уравнений регрессии; S.E. – стандартная ошибка коэффициентов;  $R^2$  – коэффициент детерминации;  $n$  – число определений  
 Note.  $a, b$  - regression coefficients; S.E. – standard error of coefficient;  $R^2$  – coefficient of determination;  $n$  – number of data points

Величина пика ИФ в этот период также не зависела от характеристик нитратоклина (глубины залегания и градиентов концентрации нитратов).

Осенью для южной половины моря (сентябрь 1996 г.) совпадение в положении максимума ИФ и глубины начала нитратоклина наблюдалось на 60% станций, а на четверти – максимум ИФ располагался выше нитратоклина на 8 – 17 м. Между глубиной залегания мак-

симум нитратов и относительным значением ИФ в максимуме ( $ИФ_M/ИФ_0$ ) прослеживается обратная зависимость, которая описывается степенным уравнением  $Y = 22.5 X^{0.5}$ , при  $n = 20$  и  $R^2 = 0.74$  (рис. 6). В октябре 2005 г. нитратоклин начинался значительно глубже максимума ИФ, в среднем на  $43 \pm 10$  м, что соответствовало положению глубинного минимума ИФ ( $43 \pm 12$  м).

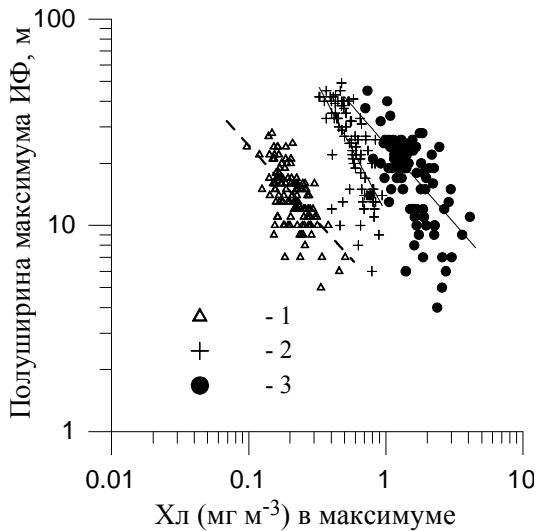


Рис. 5 Зависимость полуширины максимума ИФ от содержания хлорофилла  $a$  в максимуме в диапазоне значений концентраций: 1 -  $< 0.5 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ , 2 - от 0.5 до  $1 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ ; 3 -  $> 1 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$   
 Fig. 5 Relation of half-width of the fluorescence maximum from maximum contents of chlorophyll  $a$  in the concentrations range: 1 -  $< 0.5 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ , 2 - от 0.5 до  $1 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ ; 3 -  $> 1 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$

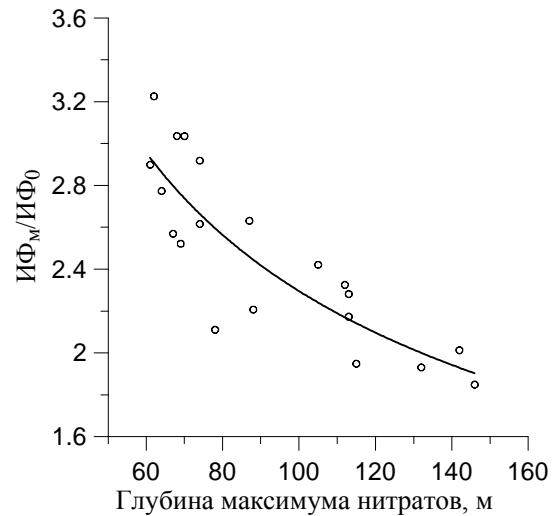


Рис. 6 Зависимость относительной величины максимума ИФ ( $ИФ_M/ИФ_0$ ) от глубины залегания максимума нитратов в осенний период (сентябрь – октябрь 1996 г.)  
 Fig. 6 Correlation between relative value of fluorescence maximum and depth of nitrate maximum in autumn (September – October 1996)

Оценить влияние динамики вод на структуру вертикального распределения ИФ позволяют данные трех рейсов, выполненных в июне 1991, июне – июле 1996 и в сентябре – октябре 1996 гг. О характере движения вод судили по топографии изопикнической поверхности  $\sigma_t = 15.4$ , соответствующей положению нижней границы ХПС и максимума нитратов. Во всех рейсах выделяются области подъёма вод, где рассматриваемая изопикническая поверхность

достигала глубин 40 – 70 м, и области опускания вод, где она заглублялась более чем на 130 м. Вдоль линии свала глубин чётко прослеживалась струя Основного Черноморского течения (ОЧТ), для которой были характерны промежуточные значения положения вод со значениями  $\sigma_t = 15.4$ . Следует отметить более глубокое положение этой изопикны в зоне ОЧТ в северной половине моря в июне 1991 г.



Соответственно выделенным районам из имеющегося для каждого рейса массива были выбраны станции, относящиеся к области подъёма вод, области опускания вод и области ОЧТ. Для каждого района были рассчитаны статистические параметры (среднее значение и стандартное отклонение) основных характеристик вертикального профиля ИФ, которые, наряду со средними значениями для всего рейса, приведены в табл. 4. Как следует из полученных данных, районы с противоположной динамикой движения вод достоверно отличаются только по отдельным характеристикам профиля ИФ (в табл. 4 они выделены серым цветом).

В положении основных экстремумов вертикального распределения ИФ прослеживается тенденция к заглублению её максимума в области подъёма вод. Более ярко это проявляется на данных, полученных в июне – июле 1996 г., когда пик ИФ в циклонической области залегал почти в два раза глубже и в значительно более плотных слоях вод, по сравнению с областью опускания вод. В июне 1991 г. отличия между районами достоверно проявлялись по данным о глубине начала максимума ИФ, причём в наибольшей степени различались области опускания вод и ОЧТ. Такие различия в положении максимума ИФ по глубине могут быть связаны с пространственной неоднородностью прогрева поверхностных вод и степени их перемешивания. Так, области опускания вод характеризовались более высокой температурой на поверхности и наиболее высоким положением термоклина, в противоположность зонам подъёма вод, где поверхностный слой был наиболее сильно охлаждён и глубоко перемешан. Региональным различиям в термической, а следовательно, и в плотностной структуре вод, соответствовали изменения в положении верхней части пика ИФ, которые, как было показано выше, тесно связаны с изменением плотности по вертикали. В 1996 г. профили ИФ в районах с противоположной динамикой вод отличались не только положением максимума ИФ по глубине, но и его положением относи-

тельно шкалы условной плотности: в циклонической области максимум ИФ располагался в водах с более высокой условной плотностью. Минимум ИФ вне зависимости от характера движения вод и сезона в среднем располагался на глубине от 55 до 65 м. Плотность вод на глубине минимума ИФ в среднем варьировала от  $\sigma_t = 14.1 - 14.4$  в антициклонических областях до  $15.3 - 15.6$  в циклонических образованиях, в зоне ОЧТ  $\sigma_t$  была равна  $14.3 - 15.0$ .

Области подъёма вод традиционно относят к районам повышенной продуктивности, которую связывают с лучшими условиями пополнения поверхностных слоёв биогенными элементами. Особенности вертикального распределения нитратов можно проследить только по данным 1996 г. В июле верхний однородный по содержанию нитратов слой распространялся в среднем до глубины  $36 \pm 11$  м. Районы с противоположной динамикой вод по глубине начала нитратоклина не различались. Однако, если в области опускания вод условная плотность для этого слоя составляла в среднем  $14.1 \pm 0.11$ , то в области поднятия вод она достигала  $14.7 \pm 0.42$ . Соответственно, в антициклонической области градиент концентрации нитратов в начале нитратоклина составлял  $0.07 \pm 0.03$   $\text{мкМ} \cdot \text{м}^{-1}$ , а в циклонической – он возрастал до  $0.51 \pm 0.42$   $\text{мкМ} \cdot \text{м}^{-1}$ . Максимум нитратов в этих районах был равен по величине ( $6.7 \pm 2$   $\text{мкМ}$ ) и наблюдался в среднем при одинаковых значениях условной плотности ( $\sigma_t = 15.47 \pm 0.17$ ), но на разной глубине –  $61 \pm 4$  и  $139 \pm 34$  м соответственно в циклонической и антициклонической областях. Наименьшее расстояние между максимумами ИФ и нитратов наблюдалось в областях подъёма вод. Однако по величине максимума ИФ в летний период различные районы моря достоверно не отличались, хотя можно проследить тенденцию к увеличению максимума ИФ в области подъёма вод (табл. 4).

Осенью общие закономерности вертикального распределения нитратов в районах с циклонической и антициклонической направленностью движения вод были те же, что и летом. Но, очевидно, в результате усиления вертикального перемешивания поверхностных

Табл. 4 Характеристики (средние и стандартное отклонение) вертикальных профилей ИФ и нитратов в областях антициклонической (АЦ), циклонической (Ц) и ОЧТ (

Table 4 Characteristics (average and standard deviation) of the vertical profiles of fluorescence and nitrates in the anticyclonic (АЦ), cyclonic (Ц) and Rim Current (ОЧТ) regions

Параметры	июнь 1991 г.				июнь – июль 1996 г.				сентябрь – октябрь 1996 г.			
	АЦ (4)	Ц (8)	ОЧТ (10)	Средняя	АЦ (8)	Ц (9)	ОЧТ (14)	Средняя	АЦ (4)	Ц (7)	ОЧТ (13)	Средняя
Температура на поверхности, °С	19.2±0.6	16.9±1.1	18.5±1.5	18.5±1.6	23.6±1.7	22.0±1.0	20.0±1.6	21.6±1.8	21.7±0.1	19.5±0.7	19.9±1.2	20.1±1.2
Глубина начала термоклина, м	6.3±1.5	10±4.0	5.0±2.7	6.7±3.6	8.0±4.1	15±2.9	13±4.4	12±4.6	27±11	22±4.6	19±5.4	21±6.7
Глубина начала максимума ИФ	3.5±2.3	7.0±1.4	3.9±1.6	5.8±2.6	11±4.4	14±4.3	9.9±5.5	12±4.5	5.5±5	7.4±4.1	4.2±3.2	5.3±3.9
Глубина максимума ИФ <sup>2</sup>	23±3.4	25±1.8	20±8.5	24±6.5	19±4.2	36±9.0	23±4.6	27±9.6	25±6.0	27±2.0	24±6.1	25±5.2
Условная плотность в максимуме ИФ <sup>2</sup>	13.4±0.32	13.8±0.20	13.3±0.54	13.6±0.41	13.5±0.30	14.6±0.42	13.8±0.26	14.0±0.56	12.5±1.14	14.1±0.21	12.9±1.14	13.2±1.10
ИФм/ИФ <sub>0</sub> <sup>2</sup>	3.5±1.1	4.3±1.0	3.1±0.9	3.6±1.1	1.7±0.3	2.6±1.8	2.1±1.6	2.0±1.0	2.0±0.15	2.8±0.4	2.3±0.4	2.4±0.4
Полуширина максимума ИФ <sup>2</sup>	18.3±0.8	17.0±4.9	17.8±7.1	18.8±2.6	22.6±11.3	21.8±7.9	29.4±10.0	28.4±10.9	18.3±7.0	16.1±5.5	21.5±6.2	19.4±6.4
Глубина минимума ИФ	53±11.6	52±7.4	50±9.6	53±7.8	61±5.2	63±3.2	66±7.7	65±6.4	56±5.3	55±8.0	55.5±8.6	55±7.3
Условная плотность в минимуме ИФ	14.1±0.10	15.3±0.37	14.3±0.14	14.7±0.50	14.4±0.1	15.6±0.11	15.0±0.48	15.0±0.48	14.2±0.1	15.4±0.12	14.7±0.43	14.8±0.53
Условная плотность в начале нитратоклина					14.1±0.11	14.7±0.29	14.2±0.18	14.3±0.52	12.2±1.2	14.0±0.7	13.0±1.2	13.2±1.2
Градиент нитратов в нитратоклине					0.07±0.03	0.51±0.42	0.09±0.06	0.17±0.25	0.02±0.004	0.03±0.03	0.04±0.02	0.04±0.02
Глубина максимума нитратов					139±34	61±4	97±14	88±31	134±18	67±5	94±21	91±27

<sup>1</sup> В скобках указано количество станций. <sup>2</sup> Для максимума ИФ, расположенного в термоклине

вод, глубина начала нитратоклина в среднем поднялась на 10 м (до  $27 \pm 7$  м) и наблюдалась при значительно меньших значениях условной плотности. При этом значительно уменьшились значения и пространственная изменчивость градиента концентрации нитратов на верхней границе нитратоклина, а также средняя концентрация нитратов в максимуме (до  $5.5 \pm 0.8$  мкМ). Такие изменения в вертикальной структуре поля нитратов позволяют предполагать увеличение потока нитратов в зону фотосинтеза из глубже лежащих слоев, вследствие чего, очевидно, возрастает их роль как фактора, контролирующего пространственное распределение пигментов фитопланктона в осенний период. Такому выводу соответствует полученная для осени обратная пропорциональная зависимость между величиной максимума ИФ и глубиной залегания максимума нитратов, полученная для осеннего периода (рис. 6), которая хорошо отражает различия между районами с противоположной динамикой вод. Значения максимум ИФ в области с циклоническим характером движения вод в среднем на 40 % выше, чем в зоне антициклона.

**Обсуждение.** Для вертикального распределения флуоресценции в Чёрном море характерна чётко выраженная сезонная изменчивость структуры профиля ИФ. С декабря по март на фоне глубокого конвективно-ветрового перемешивания вод наблюдается преимущественно равномерное распределение ИФ в зоне фотосинтеза [10]. При этом на трети станций в нижней части зоны фотосинтеза вблизи верхней границы основного пикноклина проявляется глубинный максимум ИФ. Его образование авторы связывают с увеличением внутриклеточного содержания хлорофилла, обусловленного более высокой, по сравнению с перемешиванием вод ВКС, скоростью адаптации водорослей к свету [10]. Начиная с апреля, при увеличении стабильности водного столба, в структуре вертикального распределения ИФ начинают доминировать одномодальные профили. Подавляющая их часть характеризуется глубинным максимумом ИФ, который распо-

ложен в ХПС и не связан с градиентами плотности в слое сезонного термоклина. Так же как и зимой, механизм образования глубинного максимума ИФ в этот период в основной своей части может быть связан с процессами фотоадаптации водорослей [5, 10].

Одномодальные профили доминируют в структуре вертикального распределения ИФ в Чёрном море на протяжении всего тёплого периода [10]. Как и в среднем по Мировому океану [2], одномодальное распределение наблюдается примерно в 60 % случаев. Такой базовый тип, в зависимости от особенностей гидрологической структуры вод, может трансформироваться в профили бимодальной или нелинейной формы (в нашем определении широкие). В среднем такое распределение и в Мировом океане [2], и в Чёрном море встречается одинаково часто, примерно в 15 – 20 % случаев. Однако в Чёрном море доля профилей нелинейной формы в определённых условиях может значительно возрасти. Так, в южной части моря в июне – июле 1996 г. на фоне ярко выраженной многоступенчатой структуры сезонного термоклина широкие профили составляли около 60 %. Такое доминирование представляется закономерным, так как одной из возможных причин трансформации типично одномодального профиля в профиль нелинейной формы является перемежающаяся по вертикали турбулентность вод [2].

В Чёрном море, наряду с сезонным термоклинном, в пределах верхнего деятельного слоя вод существует постоянный пикноклин. В результате, фотосинтетически активный слой моря характеризуется неоднородностью вертикального распределения плотностных градиентов. Эта неоднородность возникает за счёт вариативности температурного градиента в слоях термоклина, ХПС, а также изменения солёности на верхней границе основного пикноклина, которая в областях подъёма вод достигает эвфотической зоны. Летом основная часть профилей ИФ в открытых районах моря характеризуется максимумом в слое сезонного термоклина. Положение экстремумов распределе-

ния ИФ тесно связано с изменением плотностных характеристик вод по вертикали.

Распределение фитопланктона над слоем сезонного термоклина является сложной функцией видового состава сообщества, интенсивности турбулентного перемешивания и глубины верхнего перемешанного слоя [28, 29, 35]. В Чёрном море закономерные изменения величин ИФ в пределах верхнего перемешанного слоя в летний период отсутствуют. Поверхностный слой толщиной 6 – 12 м характеризуется от 1.5 до 5 раз более низкими, по сравнению с максимумом, значениями ИФ. Наиболее выраженное совпадение слоёв с однородным распределением физических параметров и ИФ наблюдается в конце лета в условиях максимальной стратификации и наиболее глубокого ВКС. Как показывают расчёты [35], именно такие условия способствуют удержанию фитопланктона в пределах ВКС. В начале и середине лета на фоне развивающейся стратификации поверхностных вод наблюдается более высокая вариабельность распределения ИФ в слое над термоклином. Структура верхней части профиля ИФ в это время, как и в других водных экосистемах [35], должно быть, тесно связана с короткопериодной динамикой температурного и ветрового режима на поверхности моря. В целом, ИФ начинает увеличиваться на верхней границе термоклина, либо под ней.

Для первой половины лета характерно преимущественное положение максимума ИФ на глубине максимального градиента плотности. По мере увеличения величины этого градиента в слое сезонного термоклина (по материалам настоящего исследования в среднем до  $0.6 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{м}^{-1}$ ) максимум ИФ заглубляется относительно положения МТГ в среднем на 5 – 7 м. В случае многоступенчатой структуры термоклина он залегает на глубине одного из локальных максимумов градиента плотности. Положение максимума ИФ в пределах температурного скачка плотности может значительно варьировать. Максимум ИФ может залегать как вблизи верхней или нижней границы слоя

температурного скачка (см. рис. 2, а – в), так и в центре его (см. рис. 2, г), очевидно, в зависимости температурных и ветровых условий в период исследований, которые определяют особенности плотностной стратификации вод.

Формирование максимума ИФ (и соответственно хлорофилла) в градиентной по плотности среде можно объяснить двумя основными причинами: во-первых, увеличением биомассы водорослей за счёт их накопления на плотностном градиенте [37] или нарастания биомассы на глубине с оптимальным для роста водорослей сочетанием условий: достаточное количество света при более высоком потоке биогенных элементов [28, 29, 35]; во-вторых, увеличением внутриклеточного содержания хлорофилла в результате фотоадаптации водорослей [10, 17, 19, 21, 22, 27].

Результаты натуральных наблюдений показывают, что 63 % биомассы водорослей в эвфотической зоне Чёрного моря в летний период сосредоточено в ВКС. В слое термоклина находится около четверти, а в ХПС – до 10 % от общей биомассы фитопланктона [8]. Таким образом, вертикальное распределение биомассы водорослей и концентрации хлорофилла в Чёрном море значительно отличается: минимальный по концентрации пигментов слой характеризуется наибольшей биомассой водорослей. Увеличение концентрации хлорофилла в слое термоклина в этом случае логично объяснять с точки зрения фотоадаптационных изменений отношения С:Хл по вертикали [10].

Наряду с изменениями в распределении биомассы водорослей по отдельным гидрологическим слоям, наблюдается качественное изменение в структуре фитоценоза по вертикали: ВКС, термоклин и ХПС характеризуются доминированием различных групп фитопланктона – микро-, нано- и пикопланктона [8]. Исходя из этого и учитывая показанную изменчивость в положении пика ИФ относительно МТГ, очевидно, нельзя объяснить увеличение концентрации хлорофилла в термоклине простым накоплением водорослей на плотностном градиенте.

Исходя из имеющихся материалов по содержанию нитратов, а также литературных данных о вертикальном распределении неорганических соединений основных биогенных элементов в Чёрном море [3], их концентрация в поверхностном слое и в слое термоклина одинаково низкая. В таком случае отличия в условиях минерального питания могут быть связаны с увеличением потока биогенных элементов на глубине максимума ИФ. При расчётах восходящего потока нитратов и фосфатов в море основным параметром является градиент концентрации соединения на нижней границе рассматриваемого слоя [6, 13]. По данным, полученным в июне 1991 и июле 1996 гг. верхняя граница нитратоклина залегала значительно глубже максимума ИФ (в среднем на 15 м), поэтому выраженный градиент концентрации нитратов в подлежащем слое отсутствовал. Следовательно, достаточных оснований связывать формирование максимума ИФ в термоклине с увеличением восходящего потока минерального азота также нет.

Для ориентировочной оценки положения экстремумов вертикального распределения ИФ в оптической шкале глубин по имеющимся для каждого рейса данным о содержании хлорофилла  $a$  в поверхностном слое на основе имеющихся в литературе для Чёрного моря зависимостей [15] были рассчитаны коэффициенты вертикального ослабления света. В летний период его величины варьировали от 0.07 до 0.14  $\text{м}^{-1}$ . Исходя из этих значений, на глубине максимума ИФ, расположенного в термоклине, освещённость в среднем могла составлять 5 – 15 % от солнечной радиации, падающей на поверхность моря. Принимая величину последней для Чёрного моря в летний период 55  $\text{Е} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{день}^{-1}$ , получаем, что на глубине максимума ИФ уровень освещённости мог составлять 3 – 7  $\text{Е} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{день}^{-1}$  (или соответственно 50 – 140  $\text{мкЕ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сек}^{-1}$ ). Для максимума ИФ, расположенного в ХПС, соответствующие показатели будут равны 1 – 4 % света от поверхностной облучённости или соответственно 5 – 40  $\text{мкЕ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сек}^{-1}$ .

Морський екологічний журнал, № 2, Т. IX. 2010

Обобщение данных многолетних исследований по вертикальному распределению фотосинтетических характеристик фитопланктона в Чёрном море [11] показало, что в летний период насыщающая интенсивность света для водорослей, вегетирующих при свете, равном 20 – 10 % от уровня поверхностной облучённости, может варьировать от 62 до 190  $\text{мкЕ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сек}^{-1}$ . По нашим оценкам, в таком же диапазоне значений изменяется освещённость на глубине термоклинного максимума ИФ, что говорит о выраженной фотоадаптации водорослей. Поскольку слабая интенсивность конвективного перемешивания способствует физиологической адаптации водорослей к свету, термоклин является наиболее благоприятным слоем для проявления соответствующих структурных изменений. Кроме того, как показывают результаты опытов на культурах водорослей, наиболее выраженное адаптационное увеличение внутриклеточного содержания хлорофилла (в 3 – 5 раз) наблюдается в клетках при снижении уровня освещённости от 120 до 50  $\text{мкЕ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сек}^{-1}$  [9, 10].

Все вышесказанное позволяет предполагать, что основной причиной нарастания ИФ и концентрации хлорофилла в термоклине является увеличение удельного содержания пигментов в водорослевых клетках в ответ на изменение световых условий.

Максимум ИФ, расположенный в ХПС, наблюдается при освещённости, составляющей 1 – 4% от её значений на поверхности моря; таким образом, он залегает вблизи нижней границы зоны фотосинтеза. Такое положение глубинного максимума хлорофилла является общей закономерностью многих районов Мирового океана [31, 34, 39]. Многие исследования связывают его образование с диффузией нитратов через термоклин [13, 20, 24, 25, 31, 32, 39].

Данные натуральных наблюдений [13, 18, 33] и модельных расчётов [28, 30, 34] показывают тенденцию к заглублению максимума хлорофилла при снижении уровня трофности вод. В олиготрофных водах глубинный максимум хлорофилла располагается у основания эв-

фотической зоны на глубине проникновения 0.1 – 1 % света. Показано его заглубление в условиях слабого диффузионного потока, т.е. в олиготрофных водах, и его более высокое положение в мезотрофных водах, в том числе и по оптической глубине – до 3 – 10 % от поверхностной облучённости [13, 18]. При высоких скоростях поступления нитратов максимум исчезает.

Таким образом, для понимания механизмов формирования глубинного максимума хлорофилла в Чёрном море необходимо исходить, во-первых, из существования водорослей в условиях противоположных градиентов двух основных факторов среды (света и элементы минерального питания). С другой стороны, ХПС характеризуется гораздо меньшей устойчивостью водной толщи, по сравнению с термоклином, и неоднородностью пространственного распределения плотностных характеристик, обусловленной динамикой движения вод. В областях опускания вод глубинный максимум хлорофилла и подстилающая его толща вод характеризуется отсутствием выраженных плотностных градиентов. В областях подъёма вод зона фотосинтеза достигает верхней границы основного пикноклина, и в слое максимума ИФ наблюдаются выраженные градиенты концентрации нитратов. Помимо влияния на химические условия, особенности плотностной структуры вод ХПС могут обуславливать различные условия для фотоадаптации водорослей, а также выноса клеток в глубже лежащие слои в районах с противоположной динамикой вод. Поэтому, при рассмотрении вопроса о формировании глубинного максимума ИФ необходимо учитывать и влияние плотностной неоднородности среды (или соответственно степени её турбулентного перемешивания) на поступление биогенных элементов, а также распределение водорослей по вертикали.

В силу множественности факторов, которые могут влиять на формирование глубинного максимума ИФ, представляется закономерным, что отличия районов с противоположной динамикой движения вод по структуре профиля

ИФ в летний период выражены слабо. Однозначно можно говорить о том, что профили ИФ, имеющие единственный максимум в ХПС, в летний период не формируются в областях опускания вод. Районы поднятия вод характеризуются в целом более глубоким положением максимума ИФ по сравнению с антициклоническими областями. С определенной долей вероятности можно говорить о тенденции к увеличению максимума ИФ в районах с циклонической направленностью движения вод. Осенью механизм формирования максимума ИФ в большей степени связан с влиянием восходящего потока биогенных элементов.

**Заключение. 1.** Одномодальные профили доминируют (на 60 %) в структуре вертикального распределения ИФ в Чёрном море на протяжении всего тёплого периода. Кроме того, летом отмечается около 20 % бимодальных профилей и столько же распределений нехарактерной формы (широкие профили), а осенью примерно четверть профилей характеризуется равномерным распределением ИФ в зоне фотосинтеза. Летом на всех профилях прослеживается верхний достаточно однородный по ИФ слой (в среднем 6 – 12 м), точного совпадения которого с ВКС не наблюдается. Осенью, в условиях разрушения термоклина и заглубления его верхней границы, верхний однородный по ИФ слой выражен слабо. **2.** При модальном распределении в 90 % случаев максимум ИФ фиксируется в слое термоклина в среднем на глубине  $22 \pm 7$  м. Его величина относительно значения ИФ в поверхностном слое изменяется от 1.3 до 8. При значениях максимального градиента плотности  $\sim$  до  $0.6 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{м}^{-1}$  пик ИФ залегает преимущественно на глубине максимального градиента плотности, а при более высоких значениях градиента заглубляется относительно него в среднем на 5 – 7 м. **3.** Около 40 % всех профилей, наряду с максимумом в термоклине, характеризуются высокими значениями ИФ и в ХПС. При этом на 23 % станций высокие значения ИФ достаточно равномерно распределены в водной толще вплоть до 30 –

45 м, а на 17 % – на этих глубинах наблюдается второй, чаще всего меньший или равный по величине первому, максимум. **4.** Оценки положения максимумов ИФ в шкале оптических глубин показывают, что на глубину максимума ИФ, расположенного в термоклине, проникает около 5 – 15 % света, падающего на поверхность моря или  $\sim 50 - 140 \text{ мкЕ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сек}^{-1}$ . Для максимума ИФ, расположенного в ХПС, соответствующие показатели будут равны 1 – 4 % или  $5 - 40 \text{ мкЕ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сек}^{-1}$ . **5.** Полуширина максимума ИФ в зависимости от гидрологических и метеорологических условий может изменяться от 4 до 49 м, средние значения в отдельные периоды могут варьировать от  $13.5 \pm 4$  до  $28 \pm 11$  м. На 80 % изменчивость данного параметра определяется глубиной положения нижней границы слоя с максимальными значениями ИФ. Полуширина максимума достоверно свя-

зана обратной зависимостью со значением ИФ в максимуме. Рассчитаны параметры степенных зависимостей, описывающие связь полуширины максимума ИФ с его величиной, выраженной в единицах хлорофилла *a*, для трёх диапазонов концентрации пигмента в максимуме ( $<0.5$ ,  $0.5 - 1$  и  $> 1 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ ), которые могут встречаться в Чёрном море с апреля по октябрь. **6.** Чётко выраженной связи между особенностями вертикального распределения ИФ и глубиной залегания нитратоклина или градиента нитратов в нём в районах с противоположной динамикой вод в летний период не выявлено. Осенью механизм формирования максимума ИФ в большей степени связан с влиянием восходящего потока биогенных элементов, и циклонические области характеризуются более выраженным максимумом ИФ.

1. *Карабашев Г. С.* О типах и характеристиках вертикального распределения интенсивности флуоресценции пигментов фитопланктона в деятельном слое океана. – *Океанология*. – 1979. – **19**, вып. 2. – С. 468 – 475.
2. *Карабашев Г. С.* Флуоресценция в океане // Л.: Гидрометеиздат, 1987. – 200 с.
3. *Кирикова М. В.* Распределение основных биогенных элементов // *Планктон Чёрного моря*. – Киев: Наукова думка, 1993. – С. 3 – 20.
4. *Кривенко О. В.* Содержание и потребление неорганических соединений азота в Чёрном море // *Морск. экол. журн.* – 2008. – **7**, 4. – С. 13 – 26.
5. *Кривенко О. В., Геворгиз Н. С., Финенко З. З.* Пространственное распределение флуоресценции хлорофилла в южной части Чёрного моря в позднее-весенний период // *Морск. экол. журн.* – 2008. – **7**, 1. – С. 31 – 45.
6. *Пархоменко А. В., Кирикова М. В., Ли Р. И.* Оценка скорости поступления фосфатов в верхний перемешанный слой в Западном Циклоническом круговороте Чёрного моря // *Морск. экол. журн.* – 2003. – **2**, 1. – С. 74 – 82.
7. *Проект моря СССР.* Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Т.4: Чёрное море. Вып.1.: Гидрометеорологические условия / Под ред. А. И. Симонова, А. И. Рябикина, Д. Е. Гершановича. – СПб.: Гидрометеиздат, 1991. – 430 с.
8. *Сеничкина Л. Г., Георгиева Л. В., Нестерова Д. А.* и др. Фитопланктон Чёрного моря летом 1989 г.: биомасса и её связь с гидрологическими условиями // *Изменчивость экосистемы Чёрного моря: естественные и антропогенные факторы*. – М.: Наука, 1991. – С. 104 – 116.
9. *Чурилова Т. Я.* Адаптация морских планктонных водорослей к низким интенсивностям света: Автореф. дисс... канд. биол. наук: 03.00.18 / ИнБЮМ АН Украины. – Севастополь, 1992. – 22 с.
10. *Финенко З. З., Чурилова Т. Я., Ли Р. И.* Вертикальное распределение хлорофилла и флуоресценции в Чёрном море // *Морск. экол. журн.* – 2005. – **5**, 1. – С. 15 – 45.
11. *Финенко З. З., Чурилова Т. Я., Сосик Х. М.* Вертикальное распределение фотосинтетических характеристик фитопланктона в Чёрном море // *Океанология*. – 2004. – **44**, 2. – С. 222 – 237.
12. *Agusti S., Duarte C.* Phytoplankton chlorophyll a distribution and water column stability in the central Atlantic Ocean // *Oceanologica Acta*. – 1999. – **22**. – P. 193 – 203.
13. *Bahamon N., Velasquez Z., Cruzado F.* Chlorophyll a and nitrogen flux in the tropical North Atlantic Ocean // *Deep-Sea Res. Part I*. – 2003. – **50**. – P. 1189 – 1203.
14. *Black Sea Database* supplied with Ocean Base 3.07 DBMS // NATO SfP-971818 ODBMS Black Sea Project. – July 15, 2003. – CD for Windows NT, 98, 2000, Me, XP.
15. *Churilova T., Suslin V.* Spectral modelling of underwater irradiance in the Black Sea: Estimation of time and spatial variability in light attenuation

- coefficient and euphotic depth // Current Problems in Optics of Natural Waters: Proc. 5th Int. Conf. (St-Peterburg, September 8 - 12, 2009). – St - Peterburg, 2009, in press.
16. *Churilova T., Finenko Z., Tugrul S.* Light absorption and maximum quantum yield of photosynthesis during autumn phytoplankton bloom in the western Black Sea // Морск. экол. журн. – 2008. – 7, 3. – С. 75 – 86.
  17. *Claustre H., Marty J.-C.* Specific phytoplankton biomasses and their relation to primary production in the tropical North Atlantic // Deep Sea Res. Part I. – 1995. – 42. – P. 1475 – 1493.
  18. *Claustre H., Morel A., Babin M.* et al. Variability in particle attenuation and chlorophyll fluorescence in the tropical Pacific: scales, patterns and biogeochemical implications // Journal of Geophys. Res. – 1999. – 104, № C2. – P. 3401 – 3422.
  19. *Cullen J. J.* The deep chlorophyll maximum: Comparing vertical profiles of chlorophyll *a* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1982. – 39. – P. 791 – 803.
  20. *Cullen J. J., Epply R. W.* Chlorophyll maximum layers of the southern California Bight and possible mechanisms of their formation and maintenance // Oceanologica Acta. – 1981. – 4. – P. 23 – 32.
  21. *Finenko Z.Z., Hoepffner N., Williams R.* et al. Phytoplankton carbon to chlorophyll *a* ratio: response to light, temperature and nutrient limitation // Mar. Ecol. Journ. – 2003. – 2, № 2. – P. 40 – 64.
  22. *Goericke R., Welschmeyer N. A.* Response of Sargasso sea phytoplankton biomass, growth rates and primary production to seasonally varying physical forcing // J. Plankton Res. – 1998. – 20, № 12. – P. 2223 – 2249.
  23. *Methods of seawater analysis / Ed's Grasshoff et al.* – Basel: Verlag Chemio, 1983. – 419 p.
  24. *Helguen S. L., LeCorre P., Madec C.* et al. New and regenerated production in the Almeria-Oran front area, eastern Alboran Sea // Deep-Sea Res. I. – 2002. – 49. – P. 83 – 99.
  25. *Herbland A., Voituriez B.* Hydrological structure analysis for estimating the primary production in the tropical Atlantic Ocean // J. of Marine Res. – 1979. – 37. – P. 87 – 101.
  26. *Holligan P. M., Harris R. P., Newell R. C.* et al. Vertical distribution and partitioning of organic carbon in mixed, frontal and stratified waters of the English Channel // Mar. Ecol. Progr. Ser. – 1984. – 14. – P. 111 – 127.
  27. *Kitchen J. C., Zaneveld J. R.* On the noncorrelation of the vertical structure of light scattering and chlorophyll *a* in case I waters // J. Geophys. Res. – 1990. – 95. – P. 237 – 246.
  28. *Klausmeier C. A., Litchman E.* Algal games: The vertical distribution of phytoplankton in poorly mixed water columns // Limnol. Oceanogr. – 2001. – 46, N8. – P. 1998 – 2007.
  29. *Kunz T.* Effects of mixing depth, turbulent diffusion and nutrient enrichment on enclosed marine plankton communities: Dissertation der Fakultat für Biologie der Ludwig Maximilians Universität. – München, 2005. – 79 p.
  30. *Lefevre N., Taylor A. H., Gilbert F. J.* et al. Modeling carbon to nitrogen and carbon to chlorophyll *a* ratios in the ocean at low latitudes: Evaluation of the role of physiological plasticity // Limnol. Oceanogr. – 2003. – 48, N5. – P. 1796 – 1807.
  31. *Letelier R. M., Karl D. M., Abbott M. R.* et al. Light driven seasonal patterns of chlorophyll and nitrate in the lower euphotic zone of the North Pacific Subtropical Gyre // Limnol. Oceanogr. – 2004. – 49, 2. – P. 508 – 519.
  32. *Longhurst R. A., Harrison G.* The biological pump: profiles of plankton production and consumption in the upper ocean // Progress in Oceanography. – 1989. – 22. – P. 47 – 123.
  33. *Morel A.* Process studies in eutrophic, mesotrophic and oligotrophic oceanic regimes within the tropical northeast Atlantic // Process Studies in the Tropical NE Atlantic. – 2000. – P. 338 – 374.
  34. *Morel A., Berthon J.-F.* Surface pigments, algae biomass profiles, and potential production of the euphotic layer: relationships reinvestigated in view of remote-sensing applications // Limnol. Oceanogr. – 1989. – 34, 8. – P. 1545 – 1562.
  35. *Reynolds C. S.* The Ecology of Phytoplankton. – New York: Cambridge University Press, 2006. – 535 p.
  36. *Sharples J., Moore C. M., Rippeth T. P.* et al. Phytoplankton distribution and survival in the thermocline // Limnol. Oceanogr. – 2001. – 46. – P. 486 – 496.
  37. *Steele J., Yentsch C. S.* The vertical distribution of chlorophyll // J. Mar. Biol. Assoc. (U.K.). – 1960. – 39. P. 217 – 226.
  38. *UNESCO.* Protocols for the Joint Global Ocean Flux Study (JGOFS) core measurements, Intergovernmental Oceanographic Commission. Manual and Guides. – 1994. – 29. – P. 97 – 134.
  39. *Varela R. A., Cruzado A., Tintore J.* A simulation analysis of various biological and physical factors influencing the deep-chlorophyll maximum structure in oligotrophic areas // J. of Marine Systems. – 1994. – 5. – P. 143 – 157.

Поступила 03 августа 2009 г.  
После доработки 15 марта 2010 г.



**Вертикальний розподіл флуоресценції хлорофілу в Чорному морі в теплий період. О. В. Кривенко** На основі узагальнення матеріалів шести морських експедицій, виконаних в Чорному морі в літній і осінній періоди з 1991 по 2005 рр., проаналізована зміна вертикального розподілу інтенсивності флуоресценції хлорофілу (ІФ) залежно від гідрологічних, гідродинамічних і гідрохімічних умов. Показано, що одномодальні профілі ІФ домінують в Чорному морі впродовж всього теплого періоду. У 90% випадків максимум ІФ фіксується в шарі термокліна в середньому на глибині  $22 \pm 7$  м. Переважно він залягає на глибині максимального градієнта густини при величині останнього  $\sim$  до  $0.6 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{м}^{-1}$ , а при його збільшенні заглиблюється на 5 – 7 м. Близько 40% всіх профілів характеризуються високими значеннями ІФ і в холодному проміжному шарі. Показано, що напівширина максимуму ІФ обернено пропорційна значенню ІФ в максимумі і залежно від концентрації пігменту може варіювати від  $13.5 \pm 4$  до  $28 \pm 11$  м. Достовірних відмінностей між районами моря з протилежною динамікою вод по величині максимуму ІФ в літній період не отримано, в осени просліджується тенденція до його збільшення в районах підйому вод.

**Ключові слова:** Чорне море, флуоресценція, хлорофіл *a*, нітрати.

**Vertical distribution of the chlorophyll fluorescence in the Black Sea during warm period. O.V. Krivenko** Changes of vertical distribution of the chlorophyll fluorescence in connection with hydrological, hydrodynamical and hydrochemical conditions in the Black Sea during summer and autumn are considered on the basis of generalization of materials of six marine expeditions executed from 1991 to 2005. It is shown unimodal vertical distribution of fluorescence dominate during all warm period. In the 90 % of cases fluorescence maximum set in the thermocline at the  $22 \pm 7$  m. It lies mainly on a depth of maximal density gradient at the size of the last up to  $\sim 0.6 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{m}^{-1}$  and deepens on 5 – 7 m under the gradient increasing. About 40% of profiles has fluorescence maximum in the Cold Intermediate Layer as well. It is shown that half-width of the fluorescence maximum is inversely to the value ones and can vary from  $13.5 \pm 4$  to  $28 \pm 11$  m against on pigment maximum concentration. In the sea region with opposite water dynamic sizes of fluorescence maximum were similar summer, whereas in autumn fluorescence maximum tend to increase in the cyclonic regions.

**Key words:** Black Sea, fluorescence, chlorophyll *a*, nitrate

## **ВЫШЛА В СВЕТ МОНОГРАФИЯ:**

---

---

**Trophic Relationships and Food Supply of Heterotrophic Animals in the Pelagic Ecosystems of the Black Sea. Editors G. E. Shulman, B. Ozturk, A. E. Kideys, G. A. Finenko, L. Bat. Black Sea Commission Publications 2009, Istanbul, Turkey, 298 p.**

Коллективная монография представляет результаты работ украинских и турецких исследователей.

- Суточное пищевое поведение и выедание мезозоопланктона (Ш. Бешиктепе).
- Распределение энергии и особенности развития *Calanus euxinus* (Copepoda) (Л.С. Светличный, Е.С. Губарева).
- Органический состав и экологическая энергетика медузы *Aurelia aurita* (Cnidaria, Scyphozoa) в условиях Черного моря (Б.Е. Аннинский).
- Функциональная роль гребневиков-вселенцев *Mnemiopsis leidy* и *Beroe ovata* в прибрежных планктонных сообществах (Г.А. Финенко, Б.Е. Аннинский, Г.И. Аболмасова, З.А. Романова, Л. Бат, А.Е. Кидейс).
- Обеспеченность пищей мелких пелагических рыб Черного моря (Г.Е. Шульман, В.Н. Никольский, Т.В. Юнева, А.М. Щепкина, О.А. Юнев, З.А. Романова, С. А. Забелинский, Л. Бат, А.Е. Кидейс)

Показано, что состояние главных компонентов пелагической экосистемы Черного моря в настоящее время находится под сильным воздействием экологических факторов (обеспеченности пищей, температуры, эвтрофикации и т. д.). Трофические отношения на различных уровнях экосистемы очень напряжены. Проанализированы различные периоды состояния экосистемы (с 60-х годов прошлого столетия по настоящее время).

Для гидробиологов, ихтиологов, физиологов и биохимиков.