



УДК [581.132.1+591.148:574.52](262.5)

**З. З. Финенко**, докт. биол. наук, зав. отд., **Т. Я. Чурилова**, канд. биол. наук, ст. н. с., **Р. И. Ли**, вед. инж.

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

### ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ХЛОРОФИЛЛА И ФЛУОРЕСЦЕНЦИИ В ЧЕРНОМ МОРЕ

На основании обобщения большого количества данных, полученных в результате исследований многих авторов, установлены временные и региональные изменения вертикального распределения концентрации хлорофилла, флуоресценции. В холодный период (с декабря по март), когда вертикальное перемешивание поверхностного слоя происходит достаточно активно, концентрация хлорофилла в глубоководных районах моря распределена относительно равномерно в слое до 40 – 50 м. В теплый период (с мая по октябрь), после установления температурной стратификации в верхнем слое, преобладают профили с одним максимумом хлорофилла. Глубина расположения максимума хлорофилла меняется в широких пределах и зависит от его концентрации. Увеличение содержания хлорофилла в планктоне приводит к снижению прозрачности воды и количества света, проникающего в водную толщу, вследствие чего уменьшается зона фотосинтеза и поднимается максимум хлорофилла. Адаптация фитопланктона к свету и скорость потока биогенных веществ из глубинных слоев к поверхности являются основными факторами, регулирующими форму вертикального профиля хлорофилла и его относительное содержание в фитопланктоне. В летний период вертикальное распределение концентрации хлорофилла и биомассы фитопланктона не совпадают. Они различаются по глубине расположения максимумов и их амплитуде. Эти различия обусловлены изменением внутриклеточной концентрации хлорофилла у водорослей, обитающих при разных световых условиях. Летом в поверхностном слое отношение хлорофилла к органическому углероду в фитопланктоне ( $Хл:С$ ) в среднем составляет 0.007, у основания эвфотической зоны – 0.035. В зимний период  $Хл:С$  отношение в верхнем перемешиваемом слое не изменяется с глубиной и в среднем составляет 0.025. Описанные закономерности позволяют с достаточной для многих практических задач точностью восстанавливать вертикальный профиль хлорофилла и биомассу фитопланктона по концентрации хлорофилла в поверхностном слое, что открывает новые возможности для эффективного использования спутниковых данных при решении экологических задач, связанных с продуктивностью и эвтрофикацией Черного моря.

**Ключевые слова:** Черное море, флуоресценция, хлорофилл *a*, фитопланктон, биогенные вещества, свет

Особенности вертикального распределения хлорофилла *a* в море содержат важную информацию о процессах, регулирующих вертикальную структуру фитопланктонного сообщества, и динамических аспектах, протекающих в экосистеме. Знание механизмов, формирующих и поддерживающих глубинный максимум хлорофилла, важно для понимания функционирования морских экосистем и ис-

пользования спутниковых данных для оценки интегральных значений биомассы и продукции фитопланктона в зоне фотосинтеза.

Со времени первых исследований, которые были начаты в 30-е годы прошлого столетия, накоплено огромное количество данных по содержанию хлорофилла в морском планктоне. Однако заметный прогресс в исследованиях пространственной и вертикальной

гетерогенности фитопланктона произошел после развития флуориметрической техники [57]. С появлением этого метода стало возможным исследовать, как водоросли могут концентрироваться в узких слоях, которые легко было пропустить при дискретном отборе проб. За относительно короткий срок измерения флуоресценции фитопланктона совместно с прямыми определениями пигмента получили широкое распространение и были использованы многими авторами при исследовании вертикальных профилей хлорофилла [8, 13, 39, 42, 60, 66]. Результаты многочисленных исследований показали, что в условиях термической стратификации вод глубинный максимум хлорофилла постоянен в тропических и субтропических районах океана и летом в умеренных широтах. [8, 39, 44, 46, 47, 54, 63]. Хотя определение вертикальных профилей хлорофилла и флуоресценции в настоящее время относится к рутинным измерениям, только в нескольких исследованиях были обобщены большие массивы данных и использован объективный анализ для понимания закономерностей, определяющих вариабельность хлорофилла на разных глубинах [13, 43, 47, 63, 66].

В ранних работах для объяснения формирования и поддержания глубинного максимума хлорофилла большое внимание уделялось изменению скорости оседания водорослей с глубиной, как одному из механизмов образования максимума фитопланктона у основания эвфотической зоны [36, 53, 67]. Полагали, что с улучшением условий минерального питания и снижением интенсивности света с глубиной скорость оседания водорослей уменьшается. Стил [68] привел логические аргументы в пользу того, что скорость оседания клеток не является важным фактором в формировании максимума фитопланктона в олиготрофных водах, где обитает много видов, способных к активному перемещению. Он был, очевидно, первым, кто предположил, что глубинный максимум хлорофилла связан с увеличением внутриклеточного

содержания хлорофилла, которое происходит в процессе адаптации водорослей к низким интенсивностям света, а не с максимумом биомассы фитопланктона. Современные исследования, выполненные с использованием разных методов, подтверждают справедливость сделанного предположения [37, 43, 45, 49].

С появлением искусственных спутников Земли, оснащенных сканерами, позволяющими измерять оптические характеристики вод Мирового океана из космоса, в океанологии произошел качественный скачок. Они дали возможность получать совершенно новую информацию о синоптической изменчивости хлорофилла в поверхностном слое равном одной оптической глубине, что соответствует примерно 20 % эвфотической зоны. В морских экосистемах большая часть фитопланктона находится ниже поверхностного слоя, что препятствует использованию спутниковых данных для интегральных оценок биомассы и продукции в слое фотосинтеза. Для преодоления этого ограничения используются эмпирические зависимости, отражающие связь концентрации хлорофилла в поверхностном слое с параметрами кривой его вертикального распределения, или его интегральным содержанием под  $1\text{ м}^2$  [43, 56, 60, 64]. Для математического описания вертикального профиля хлорофилла часто используется кривая Гаусса [65]. Предполагается, что концентрация хлорофилла выше и ниже максимума изменяется по экспоненте. Теоретического обоснования этому нет, но проведенные расчеты показывают, что такая параметризация способна воспроизвести с достаточной точностью многие формы профилей, полученные из разных районов Мирового океана [47, 60, 63, 66].

В Черном море в течение последних десятилетий накоплено большое количество материалов, с большей или меньшей полнотой характеризующих вертикальное распределение хлорофилла. Они изложены во многих публикациях, где дано детальное качественное описание региональных особенностей вертикаль-

ного распределения хлорофилла [1, 4, 6, 7, 9, 4, 16, 30, 33]. Однако в этих исследованиях мало внимания уделено определению количественных закономерностей и процессов, регулирующих форму вертикального профиля хлорофилла. В результате, несмотря на относительно большое количество данных, их прогностическая ценность низка, и они мало пригодны для использования в био-оптических моделях первичной продукции.

Цель этой работы – провести статистический анализ вариабельности вертикальных профилей флуоресценции и хлорофилла, ис-

следовать характер их изменений от света и других условий среды, найти характер зависимости, позволяющий восстанавливать вертикальное распределение хлорофилла по его концентрации в поверхностном слое.

**Материал и методы.** Для анализа вертикального распределения хлорофилла в Черном море использованы первичные материалы, полученные сотрудниками отдела экологической физиологии водорослей Института биологии южных морей НАН Украины в 32 экспедициях, выполненных с 1980 по 2004 гг (табл.1).

Табл 1. Основная информация о рейсах и количестве вертикальных профилей хлорофилла и флуоресценции, использованных для анализа

Table 1 Basic information about cruises and number of vertical profiles of chlorophyll and fluorescence used for analyzes

Год	Месяц	Рейс	N/N*	Год	Месяц	Рейс	N
1980	август-сентябрь	ПВ-9	77	1991	сентябрь	ПК-28	16
1982	июль-август	Айтатор	80	1991	декабрь	ПВ-35	9
1982	июнь	ПВ-12	6	1992	январь-февраль	ПВ-36	10/10*
1983	сентябрь	ПК-7	29	1992	июль	ПВ-37	15
1984	сентябрь	МЛ-43	31	1992	август	ПВ-38	9/30*
1985	сентябрь	ПК-12	6	1993	апрель	ПВ-41	35/35*
1985	июль	ПВ-19	4	1993	декабрь	ПК-31	2
1986	январь	ПВ-20	16	1994	май	Гидрооптик	11
1986	март	ПВ-20Б	18	1994	декабрь	ПК-32	19
1987-88	декабрь-январь	ПВ-25	46	1995	март	ПК-33	21
1988	март	МЛ-49	39	1996	июнь	Трепанг	34/174*
1989	июнь	ПВ-28	36	1997	май	ПВ-49	27*
1990	август-сентябрь	ПВ-32	28	1998	июнь	Горизонт	7
1990	сентябрь-октябрь	МЛ-53	10	1999	март-апрель	ПВ-53	3/15*
1991	июнь	ПВ-33	33/33*	2004	май	Академик (Болгария)	6/6*

Примечание ПВ - НИС "Профессор Водяницкий", ПК - НИС "Профессор Колесников", МЛ - НИС "Михаил Ломоносов", N/N\* - количество станций с профилями хлорофилла (N) и флуоресценции (N\*)

Comments ПВ - R/V "Professor Vodyanitsky", ПК - R/V "Professor Kolesnikov", МЛ - R/V "Mikhail Lomonosov", N/N\* - numbers of stations with chlorophyll (N) and fluorescence (N\*) measurements

На основании этих материалов была создана база данных, которая включает около 1000 станций с измерениями вертикального распределения хлорофилла и флуоресценции с 1980 по 2004 гг. В течение этого периода выполнено 656 станций, на которых проведены измерения концентрации хлорофилла до глубины 75 - 100 м с интервалом 5 - 15 м

Расположение станций по акватории моря в разные сезоны и годы, было неравно-

мерным (рис.1). Часть наблюдений выполнена на регулярной сетке с пространственным разрешением между станциями 20 - 30 миль (9-й, 25-й и 28-й рейсы "Профессор Водяницкий", 43-й и 49-й рейсы "Михаил Ломоносов"), часть - на разрезах глубоководной и прибрежной зоны моря с разрешением 10 - 15 миль (район Балаклавы, рейс "Трепанг"). Зимне-весенний период представлен не так полно, как летне-осенний, несмотря на важность первого в се-

зонном цикле активности фитопланктона (рис. 1). В целом, полученный массив данных позволяет провести статистический анализ вариабельности вертикальных профилей хлорофилла в разные сезоны. Для оценки изменения вертикального распределения хлорофилла в течение года данные, полученные в глубоководных и прибрежных районах моря, были сгруппированы по месяцам и рассчитаны среднемесячные значения и среднеквадратические отклонения для глубин с интервалом 5 м в слое от 0 до 70 – 100 м.

Измерения непрерывных вертикальных профилей флуоресценции до 100 - 200 м, начатые в 1991 г., позволили составить массив данных из 340 станций, выполненных с января по август (табл.1). Для анализа профилей флуоресценции использовали программу «Гидролог»<sup>\*</sup>. Для сравнения формы профилей определяли глубину залегания максимума флуоресценции, его ширину и отношение между флуоресценцией в максимуме и у поверхности. Совместные измерения непрерывных профилей флуоресценции, температуры, солености, дискретных измерений нитратов и ослабления света водой были использованы для обнаружения связи между залеганием глубины максимума флуоресценции и градиентами физических и химических характеристик.

Измерения температуры и солености. До 1985 г. измерения солености и температуры выполнялись зондом "Исток", изготовленным в опытном производстве Морского гидрофизического института НАНУ. Технические характеристики зонда и методика работы с ним описаны в [23]. После 1985 г. профили температуры и солености измерены комплексом "Seabird".

Определение концентрации хлорофилла-а и биогенных элементов. Измерения со-

держания хлорофилла *a* проведены стандартным флуориметрическим методом [48]. Пробы воды объемом 1-2 л фильтровали под вакуумом (0,2 - 0,4 атм.) через мембранные фильтры с размером пор 0,45 или 0,6 мкм. Пигменты экстрагировали 90 % нейтрализованным ацетоном в течение 18 ч при температуре 4 - 6<sup>o</sup>C. Интенсивность флуоресценции ацетонового экстракта фитопланктона измерена на флуориметре до и после подкисления 1н раствором HCL. Калибровка прибора проведена с использованием чистого раствора хлорофилла *a*, полученного по методике, описанной в [2]. Концентрация хлорофилла-а и феофитина-а рассчитана по стандартным флуориметрическим соотношениям с использованием коэффициентов, полученных при построении калибровочной прямой. Погрешность выполненных измерений не превышала 6 %. Фосфаты, нитриты и нитраты определены стандартными методами [59].

Определение флуоресценции in vivo. Флуоресценция хлорофилла измерена импульсным флуориметром "Вариосенс", соединенным с комплексом "Seabird". Регистрация условных единиц, пропорциональных интенсивности флуоресценции, проведена в режиме непрерывного зондирования при спуске и подъеме со скоростью около 1м/с. Измерения проведены по единой методике с разрешением по вертикали 1м в диапазоне глубин от 0 до 200 м. Погрешность измерений, рассчитанная по нескольким зондированиям, выполненным на одной станции в течение 10 - 15 мин, не превышала 5%.

Определение биомассы фитопланктона. Сбор проб проведен в летний период на 14 станциях, расположенных в глубоководных районах и северо-западной части моря. Пробы отбирали батометрами, соединенными с комплексом "Seabird", в слое 0 - 100 м с 8 глубин в слое 0 - 50 м на глубоководных станциях и с 4 горизонтов на мелкоководных станциях. Определение биомассы фитопланктона и концентрации хлорофилла проведено параллельно в 92

<sup>\*</sup>Программа «Гидролог» создана с.н.с. Белокопытовым В. Н. (МГИ НАНУ) и любезно предоставлена нам для анализа данных

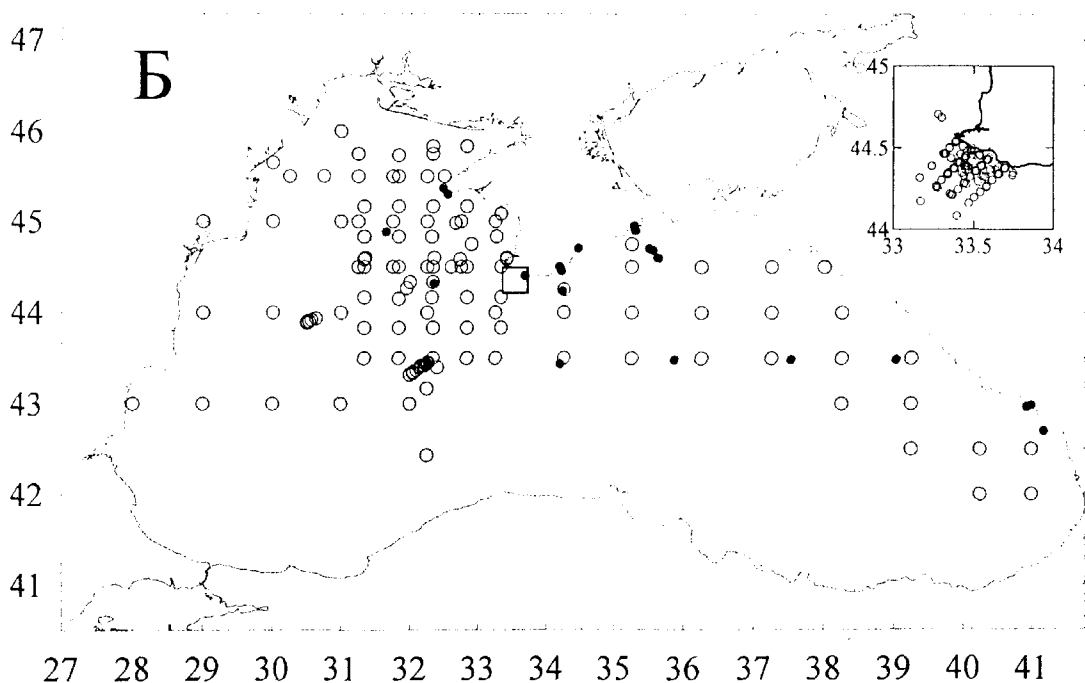
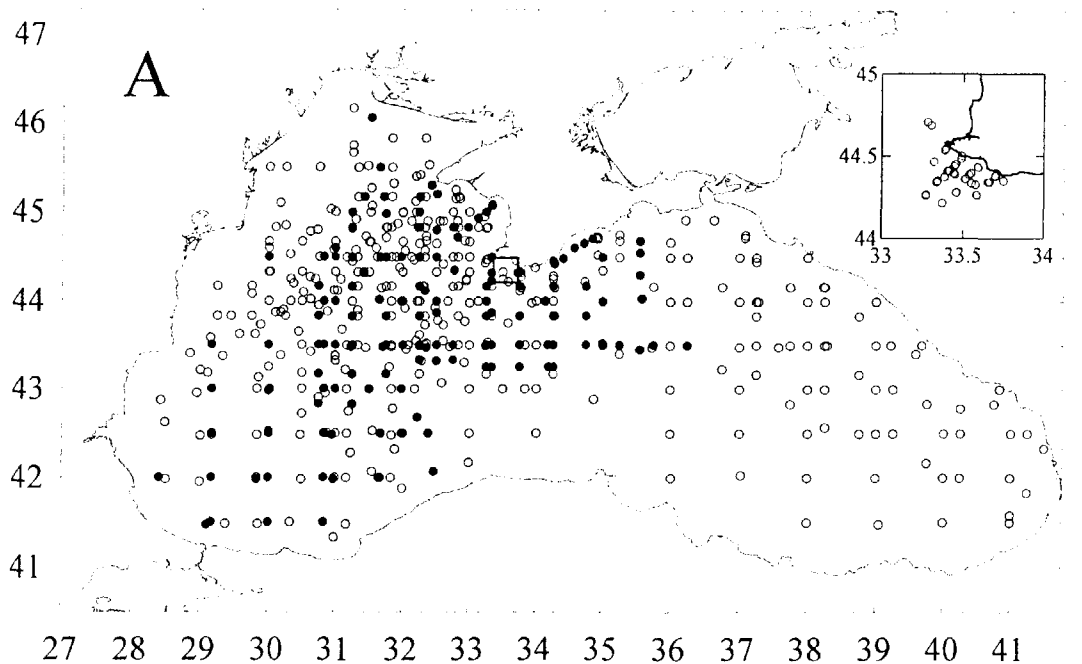


Рис. 1. Расположение станций с измерениями вертикального распределения хлорофилла (А) и флуоресценции фитопланктона (Б): измерения, выполненные с ноября по март – заштрихованные символы, с апреля по октябрь – не заштрихованные символы

Fig. 1. Chlorophyll (A) and fluorescence (B) measurements: stations from expeditions carried in November - March – filled symbols, in April – October – open symbols

батометрических пробах\*. Для измерения численности клеток пико – (<2мк), нано- (2-15мк) и микро- (>15мк) водорослей пробы сгущали, фильтруя 1 - 3 л воды через ядерные фильтры с размером пор 1мкм в воронке обратной фильтрации [25]. Для всех встреченных видов водорослей определены линейные размеры клеток. Объем клеток рассчитывали по соответствию с геометрическими фигурами. Средний объем клеток для отдельных таксономических групп водорослей определяли как отношение объема всех клеток к их численности. Содержание органического углерода рассчитывали по среднему объему клеток для определенных отрядов водорослей по уравнениям, приведенным в [58].

Измерение света. Вертикальное распределение подводной облученности измеряли подводным фотометром при длине волны 480 нм [3]. Регистрацию сигнала осуществляли через 5 м при спуске и подъеме измерителя и определяли средний для зоны фотосинтеза коэффициент ослабления дневного света. Затем рассчитывали коэффициент ослабления света при длине 525 нм, используя параметры спектральных регрессий для средних значений показателя вертикального ослабления света [17]. Эта длина волны выбрана, на основании результатов работы [15], в которой установлена связь между коэффициентом вертикального ослабления света при 525 нм. и облученностью в области ФАР. Используя полученное соотношение, рассчитывали глубину, куда проникает 1 % ФАР, падающей на поверхность моря. Если оптические измерения отсутствовали, коэффициент ослабления света ( $\alpha$ ) рассчитывали по относительной прозрачности (S), измеренной диском Секки:  $\alpha(525)\text{м}^{-1}=1.38/S$  [15].

\* Определения были выполнены и любезно предоставлены для анализа старшими научными сотрудниками ИнБЮМ НАН Украины Л. В. Георгиевой и Л. Г. Сеничкиной

Параметризация вертикального профиля хлорофилла. Для математического описания вертикального распределения хлорофилла  $a$  использована кривая Гаусса в модификации, предложенной в работе [64]. Параметры уравнения рассчитывались в программе Sigma Plot for Windows со статистической обработкой в пакете ANOVA.

Результаты. Вертикальное распределение флуоресценции фитопланктона. По результатам непрерывных измерений флуоресценции в толще воды можно получить представление о форме вертикального профиля хлорофилла, которое необходимо для его математического описания.

По данным, полученным с января по август, выявлены следующие типы вертикальных профилей флуоресценции (рис. 2): 1) однородный – одинаковые значения флуоресценции наблюдаются в пределах всей либо большей части эвфотической зоны, а затем постепенно убывают с глубиной; 2) одномодальный. с одним хорошо или слабо выраженным максимумом на глубине или у поверхности; 3) бимодальный – с двумя максимумами; 4) незакономерный - распределение с несколькими экстремумами.

Зимой и ранней весной (декабрь - март), когда сезонный градиент температуры отсутствует и происходит конвективное перемешивание водной толщи до глубин 50 - 150 м, зарегистрированы вертикальные профили флуоресценции 1-го и 2-го типов. Первые встречены на 70 % станций, вторые - на 30 % станций. При преобладающем 1-ом типе, значения флуоресценции одинаковы в слое до 30-50 м, ниже которого они резко убывают с глубиной. У профилей 2-го типа максимум флуоресценции чаще располагается у нижней границы эвфотической зоны, где интенсивность флуоресценции выше, чем у поверхности. В апреле интенсивность перемешивания водного столба начинает ослабевать и формируется глубинный максимум флуоресценции (ГМФ).

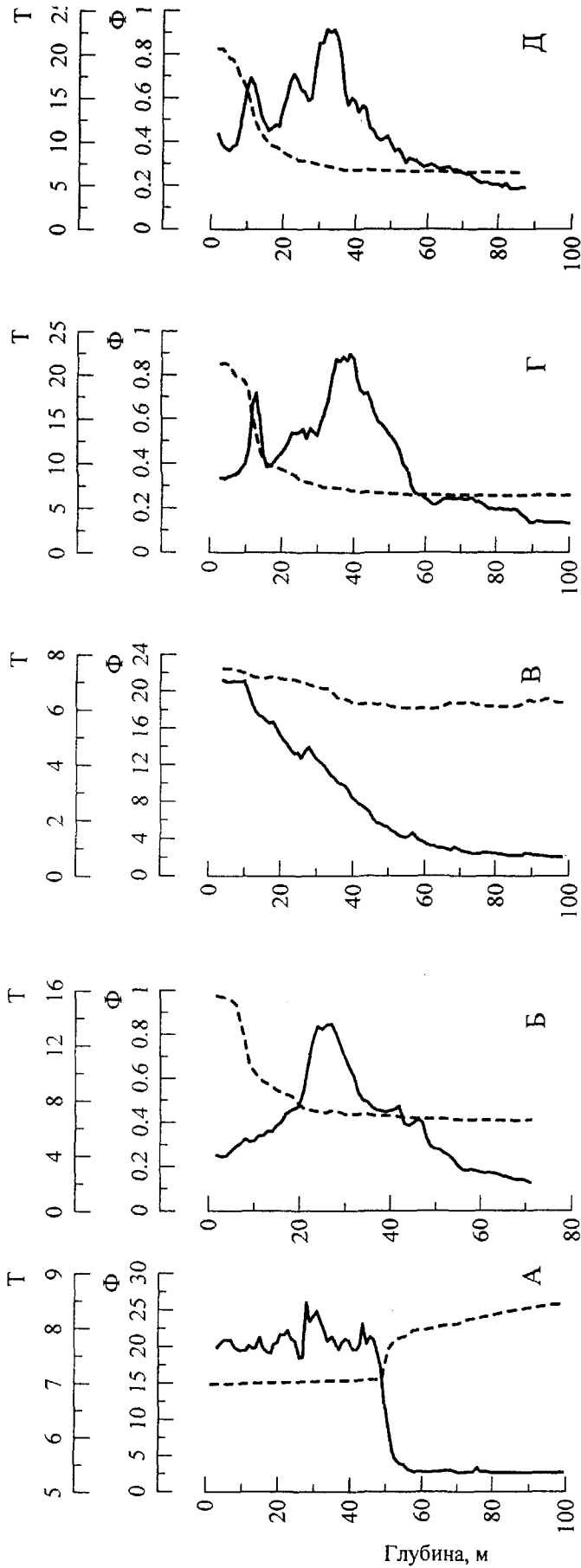


Рис. 2. Типы вертикальных распределений флуоресценции хлорофилла (Ф, линия) и температуры (Т, пунктирная линия) в Черном море: А – однородный; Б, В – одномаксимальный; Г – бимодальный; Д – незакономерный  
 Fig. 2. Types of fluorescence (Ф, line) and temperature (Т, dashed line) profiles in the Black Sea: А – uniform; Б, В – with one maximum; Г – with two maximums; Д – irregular

По наблюдениям, выполненным в районе постоянного антициклонального круговорота у западного побережья Крыма, профили 1-го и 2-го типов были зарегистрированы на 20 % и 80 % станций соответственно. Глубина максимума флуоресценции варьировала от 15 до 31 м и в среднем залегала на  $25 \pm 5$  м. Количество света, проникающее на эти глубины, варьировало от 1 до 10 %. Максимум флуоресценции располагался вблизи верхней границы нитратоклина, проведенной по изолинии 0.5 мкМ  $\text{NO}_3$  (табл. 2). Отношение между флуоресценцией в слое максимума и у поверхности ( $\Phi_M / \Phi_0$ ) в среднем равно  $2.1 \pm 0.8$ . В то же время в шельфовых водах (<100 м), где интенсивность перемешивания выше, чем в глубоководных районах, равномерное распределение флуоресценции сохранялось практически до дна.

В мае, после установления сезонного градиента температуры, максимум флуоресценции в западной глубоководной части моря располагается в холодном промежуточном слое на глубинах 31 – 39 м. Интенсивность флуоресценции в этом слое в полтора раза выше, чем у поверхности. Различия между глубинами залегания максимума флуоресценции и максимального температурного градиента (МГТ) в это время было максимальным – 22 м. В северо-западной части моря количество профилей 1-го и 2-го типов выявлено на 45 % и 55 % станций соответственно. Максимум флуоресценции располагался на глубине  $13 \pm 7$  м под слоем максимального температурного градиента (табл. 2). С повышением стабильности водного столба, показателем которого является максимальный градиент температуры в слое термоклина, отношение  $\Phi_M / \Phi_0$  увеличивается (рис. 3). С возрастанием стратификации фитопланктонное сообщество может более долгое время находиться на определенных глубинах и адаптироваться к изменяющимся условиям освещения. Максимум флуоресценции, очевидно, создается водорослями, адаптированными к низкой интенсивности света, при кото-

рой повышается внутриклеточное содержание хлорофилла и, как следствие, флуоресценция.

В июне сетка станций с измерениями вертикального распределения флуоресценции захватывала практически всю акваторию северной части Черного моря (рис.1). По 43-м наблюдениям вертикальные профили флуоресценции 2-го и 3-го типов были зарегистрированы на 92 % и 5 % станций соответственно. В этот период значения флуоресценции в верхнем однородном по температуре слое, толщина которого составила в среднем  $4.5 \pm 2.1$  м, были одинаковыми (табл. 2). Начиная с нижней границы перемешиваемого слоя, наблюдалось увеличение флуоресценции до ее максимума, который находился на глубинах 19 - 38 м, в среднем  $26 \pm 5$  м. На большинстве станций (70 %) глубины с максимумом флуоресценции не совпадают со слоем максимального градиента температуры, который располагался на  $20 \pm 6$  м (табл. 2). Глубинный максимум флуоресценции формируется в слое с условной плотностью воды 11,8 – 14,2 ед. (в среднем  $13,5 \pm 0,5$  услов. ед.) и находится вблизи верхней границы нитратоклина (14,1 – 14,2 услов.ед), куда проникает  $0.5 \pm 0.3$  % солнечной радиации. Разница между глубинами максимума флуоресценции и верхней границей нитратоклина составила  $12 \pm 10$  м.

Отношение между максимальной флуоресценцией в слое и у поверхности в разных районах моря изменялось от 1.5 до 5.5 и в среднем ( $3.6 \pm 1,1$ ) было в 1.5 раза выше, чем в апреле-мае. Между  $\Phi_M / \Phi_0$  отношением и значениями МГТ корреляция отсутствовала. Ширина глубинного максимума флуоресценции, измеренная как разница между глубинами, где значения флуоресценции у поверхности и после ее максимума равны, изменялась от 22 до 51 м. Полуширина ГМФ, определенная как разница между глубинами, где значение флуоресценции составляет половину от ее максимальной величины, варьировала от 4 до 30 м, в среднем составила  $15.5 \pm 5.5$  м (табл. 2).



Табл. 2. Характеристики вертикальных профилей флуоресценции и соответствующие условия среды  
Table 2. Characteristics of vertical fluorescence profiles and environmental factors

Район	Месяц	Z <sub>м</sub> , м	Φ <sub>м</sub> /Φ <sub>0</sub>	H, м	H*, м	Z, м	МТГ, град/м	Z <sub>Н</sub> , м	E, %	Z <sub>Т</sub> , м
У западного берега	апрель	25.2±5.4 (15-33)	2.1±0.8 (1.2-3.8)	32±6.9 (15-49)	9±5 (3-17)	18±7.4 (5-29)	0.31±0.12 (0.1-0.6)	39±10 (24-55)	3.8±2.7 (1-10)	6±3 (2-11)
Крыма	апрель	26.1±5.2 (19-33)	1.3±0.09 (1.1-1.4)	27±7.8 (19-41)	20±11 (10-20)	17±4.9 (10-22)	0.14±0.12 (0.03-0.4)		1.1±1.0 (0.2-3)	16±4.4 (9-21)
Южное побережье	май	13.5±7.3 (6-26)	2.0±0.75 (1.2-3.6)	12±2 (9-15)	5±1.6 (3-6)	7±2.8 (4-10)	1.88±1 (0.6-3.6)			2±1.3 (0-4)
Северо-западный шельф	май	34.5±3.4 (31-39)	1.6±0.08 (1.5-1.7)	36.5±15.2 (25-52)	13.7±6.2 (9-22)	12±5 (8-18)	1.1±0.03 (0.7-1.4)			6±1.4 (5-8)
Глубоководный западный район	июнь	26±5 (14-38)	3.6±1.1 (1.5-5.5)	36.6±6.9 (22-51)	16.6±5.5 (4-30)	20.2±5.8 (8-33)	1.44±0.60 (0.5-3.0)	30±3.8 (27-40)	0.5±0.3 (0.2-1.3)	4.5±2.1 (0-7.5)
Восточный и западный глубоководные районы	июнь	6.9±13.9 (0-32)	2.0±1.8 (1.3-5.0)	17	4	13.2±0.3 (13-13.5)	1.87±1.01 (0.7-3.5)		1.3±0.2 (1.1-1.5)	1.5±2.7 (0-7.5)
северо-западный шельф	июнь	30±5.2 (17-44)	0.90±0.15 (0.61-1.44)	53±11 (20-78)	21±2 (6-44)	9.3±3.3 (3-20)	2.32±1.12 (0.41-7.22)	35±1.5 (18-75)	2.1±1.7 (0.2-8.3)	7.5±4.3 (2-21)
Прибрежный район у Балаклавы	август	23±6.3 (13-36)	3.6±0.8 (2.2-5.2)	32±12 (18-57)	9.6±4.7 (3-20)	16.3±5.13 (7-29)	4.88±2.20 (1.8-11)			7.8±2.6 (2-14)
Глубоководный западный район										

Примечание: Z<sub>м</sub> - глубина максимума флуоресценции, Φ<sub>м</sub>/Φ<sub>0</sub> - отношение между флуоресценцией в максимуме и у поверхности, H и H\* - ширина губинного максимума флуоресценции и его полуширина, Z - глубина максимального температурного градиента, МТГ - максимальный температурный градиент, T - температура на глубине максимума флуоресценции, Z<sub>Н</sub> - расположение верхней границы нитратоклина, E - процент света от подповерхностной освещенности в диапазоне ФАР на глубине максимума флуоресценции, Z<sub>Т</sub> - глубина верхнего однородного слоя по температуре. Первая строка - среднее значение ± средне квадратическое отклонение, вторая строка - минимальное и максимальное значения соответственно.  
Comments: Z<sub>м</sub> - fluorescence maximum depth, Φ<sub>м</sub>/Φ<sub>0</sub> - fluorescence maximum to surface fluorescence ratio, H и H\* - wide and semi-wide of deep maximum fluorescence, Z - depth of maximum temperature gradient, МТГ - maximum temperature gradient, T - temperature on depth of maximum fluorescence, Z<sub>Н</sub> - depth of upper border of nitratecline, E PAR on the depth of maximum fluorescence in percentage, Z<sub>Т</sub> - depth of mixed layer. First line - mean value ± standard deviation, second line - minimum and maximum values.

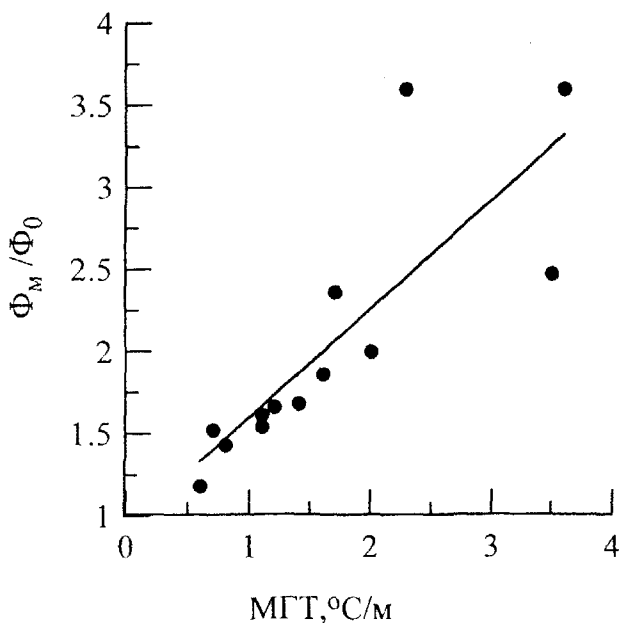


Рис. 3. Связь между отношением флуоресценции хлорофилла в слое максимума и у поверхности ( $\Phi_M/\Phi_0$ ) с максимальным градиентом температуры в слое сезонного термоклина (МГТ)  
 Fig. 3. Effect of maximum of temperature gradient (MGT) on ratio of chlorophyll fluorescence of maximum and surface layers ( $\Phi_M/\Phi_0$ )

В августе 1-й тип вертикального распределения флуоресценции зарегистрирован на всех 30 станциях в западной части моря. К концу лета глубина верхнего перемешиваемого слоя с одинаковыми значениями флуоресценции увеличилась почти вдвое по сравнению с июнем, а полуширина максимума снизилась в 1.5 раза (табл. 2). В конце лета максимум флуоресценции на большинстве станций залегал под слоем максимального градиента температуры, который в это время достигал 3 - 10 °C/м. В то же время средние значения  $\Phi_M/\Phi_0$  отношения в июне и августе были одинаковыми. В глубоководном районе ГМФ находился в слое с плотностью воды  $13.9 \pm 0.33$  усл. ед. Такие значения плотности характерны для глубин, расположенных у верхней границы нитратоклина.

Анализ профилей флуоресценции, полученных в период ветрового апвеллинга в прибрежных водах у южного берега Крыма, показал, что 2-й и 3-й типы вертикального распределения составляют в июне 70 и 21 % соот-

ветственно от общего числа станций (170). Остальные 9 % относятся в основном к 4-му типу распределения. Толщина верхнего перемешиваемого слоя с одинаковыми значениями флуоресценции варьировала от 2 до 21 м и в среднем была в 1.5 раза больше, чем в глубоководном районе (табл. 2). Глубина максимума флуоресценции располагалась на  $29 \pm 5.2$  м, куда проникало  $2 \pm 1.6$  % солнечной радиации. Средние значения ширины и полуширины ГМФ, равные  $52 \pm 11$  м и  $21 \pm 8.2$  м соответственно, в динамически активном районе в 1.5 раза выше, чем в глубоководной части моря. Максимум флуоресценции хлорофилла залегал ниже сезонного термоклина на глубинах с условной плотностью  $14.1 \pm 0.1$  ед. и совпадал с верхней границей нитратоклина (рис. 4).

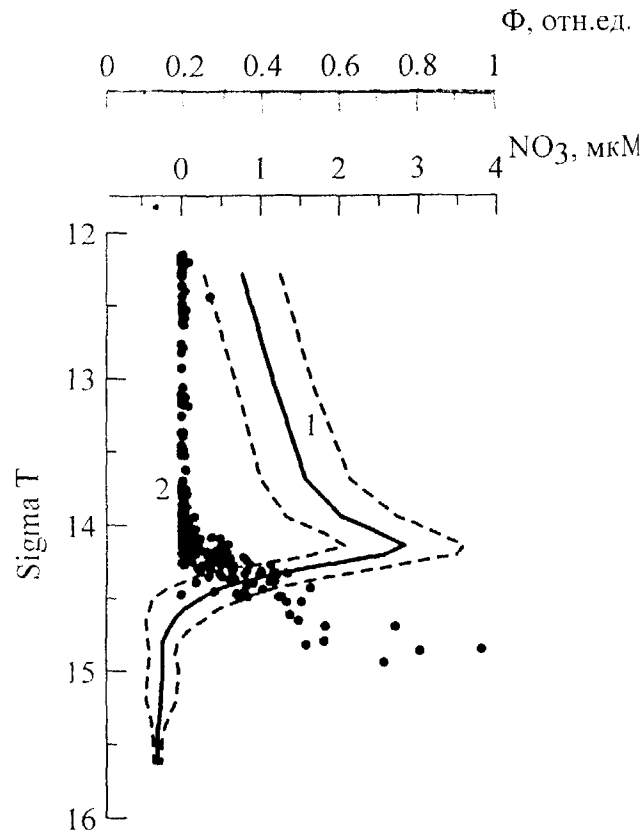


Рис. 4. Связь флуоресценции хлорофилла (1) и концентрации нитратов (2) с условной плотностью воды (Sigma-T) (пунктирной линией обозначено стандартное отклонение значений флуоресценции хлорофилла)  
 Fig. 4. Relationship of chlorophyll fluorescence (1) and nitrate concentration (2) with Sigma-T (dashed line - SD of chlorophyll fluorescence)

Отношение  $F_m/F_0$  варьировало в широких пределах (1.6 - 5.4), но в среднем было меньше ( $2.7 \pm 0.7$  м), чем в глубоководных районах моря в это время. У профилей второго типа один максимум флуоресценции находился у верхней границы термоклина, второй – у верхней границы нитратоклина. Бимодальные профили, у которых максимумы были сравнимы по амплитуде или различались, встречались примерно одинаково.

У южного берега Крыма и в северо-западной части моря вертикальное распределение флуоресценции в летний период различается. В придунайском районе с глубинами <25 м преобладают вертикальные профили 1-го типа. В районах с глубинами 25 – 50 м интенсивность флуоресценции постепенно повышается от поверхности до дна. Одномодальные профили характерны для районов с глубинами 50 – 100 м. Максимум флуоресценции чаще располагается над верхней границей термоклина и его полуширина (3 – 6 м) в несколько раз меньше, чем в глубоководной части моря (табл. 2). В целом, типы вертикальной флуоресценции в летний период в северо-западной части более разнообразны, чем в открытых районах моря.

Как видно из приведенных результатов, для глубоководных районов моря в летний период характерен одномодальный тип вертикального распределения флуоресценции. Интенсивность флуоресценции монотонно повышается с глубиной, начиная с нижней границы однородного по температуре слоя. Максимум флуоресценции располагается вблизи верхней границы нитратоклина на глубинах с плотностью воды  $13.6 \pm 0.53$  услов.ед, куда проникает 0.5 – 2 % солнечной радиации. В северо-западной части моря форма вертикальных профилей флуоресценции в летний период более разнообразна, чем в глубоководной части моря. В районах с глубинами меньше 50 м интенсивность флуоресценции в эвфотическом слое изменяется слабо. Для районов с глуби-

нами 50 – 100 м характерны одномодальные профили флуоресценции.

Зависимость интенсивности флуоресценции от концентрации хлорофилла *a*. Совместные определения вертикального распределения концентрации хлорофилла и его флуоресценции выполнены в летний период по всей акватории, расположенной в северной части моря, и динамически активном районе у южного берега Крыма. Сравнение данных, полученных в слое 0 - 100 м, показало, что линейная зависимость между флуоресценцией и содержанием хлорофилла *a* наблюдалась в районах с разными условиями среды (рис. 5). Корреляция в обоих районах была достаточно высокая, но в глубоководной части моря она выше, чем в прибрежном районе. Чтобы проверить влияние факторов, уменьшающих корреляцию, вертикальные профили флуоресценции были нормированы на концентрацию хлорофилла. Из данных, приведенных на рис.5 Б - 5 Е и рис. 6, видно, что с глубиной вариабельность и относительные значения флуоресценции повышаются. В слое до максимума флуоресценции они в среднем в 2 раза меньше, чем на глубинах, расположенных ниже максимума. Это может служить косвенным доказательством адаптации фитопланктона к низким интенсивностям света. Повышение вариабельности флуоресценции хлорофилла с глубиной связано с гетерогенностью физиологических свойств фитопланктона, которая может возникать как в процессе оседания водорослей, так и их разрушения.

Вертикальное распределение концентрации хлорофилла. Изменения вертикального распределения среднемесячных концентраций хлорофилла в течение года в глубоководных районах западной и центральной частях моря показаны на рис.7. Для зимы и ранней весны (март) характерны высокие концентрации и относительно равномерное распределение хлорофилла в верхнем перемешиваемом слое, ограниченном основным пикноклином.

Ниже перемешиваемого слоя количество

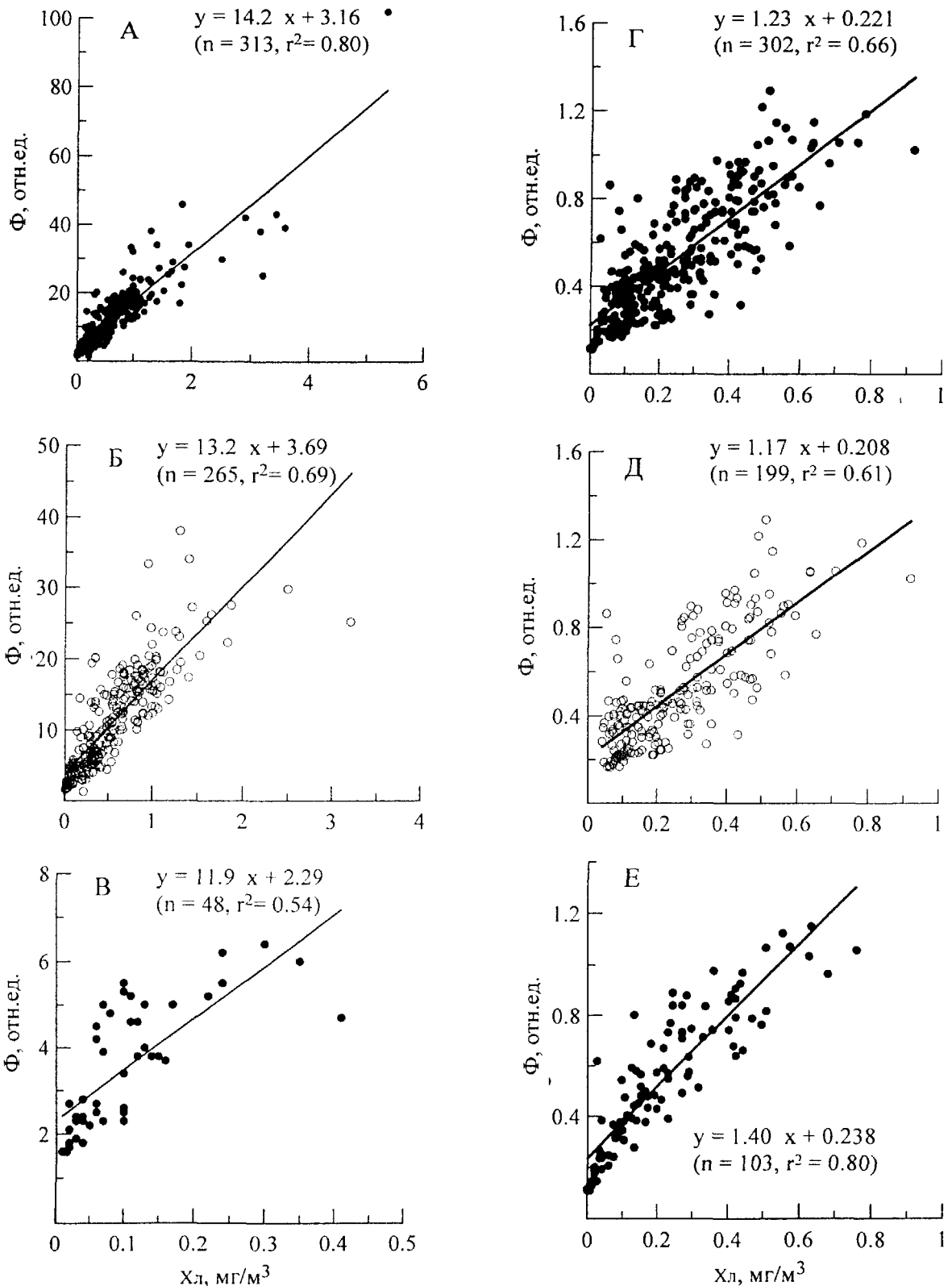


Рис. 5. Связь флуоресценции с концентрацией хлорофилла *a*: А, Б, В – июнь 1992; Г, Д, Е – июнь 1996; А, Г – для всего слоя, Б, Д – выше максимума флуоресценции и В, Е – ниже максимума флуоресценции  
 Fig. 5. Relationship between fluorescence and concentration of chlorophyll *a*: А, Б, В – June 1992; Г, Д, Е – June 1996. А, Г – for water column; Б, Д – upper fluorescence maximum and В, Е – below fluorescence maximum

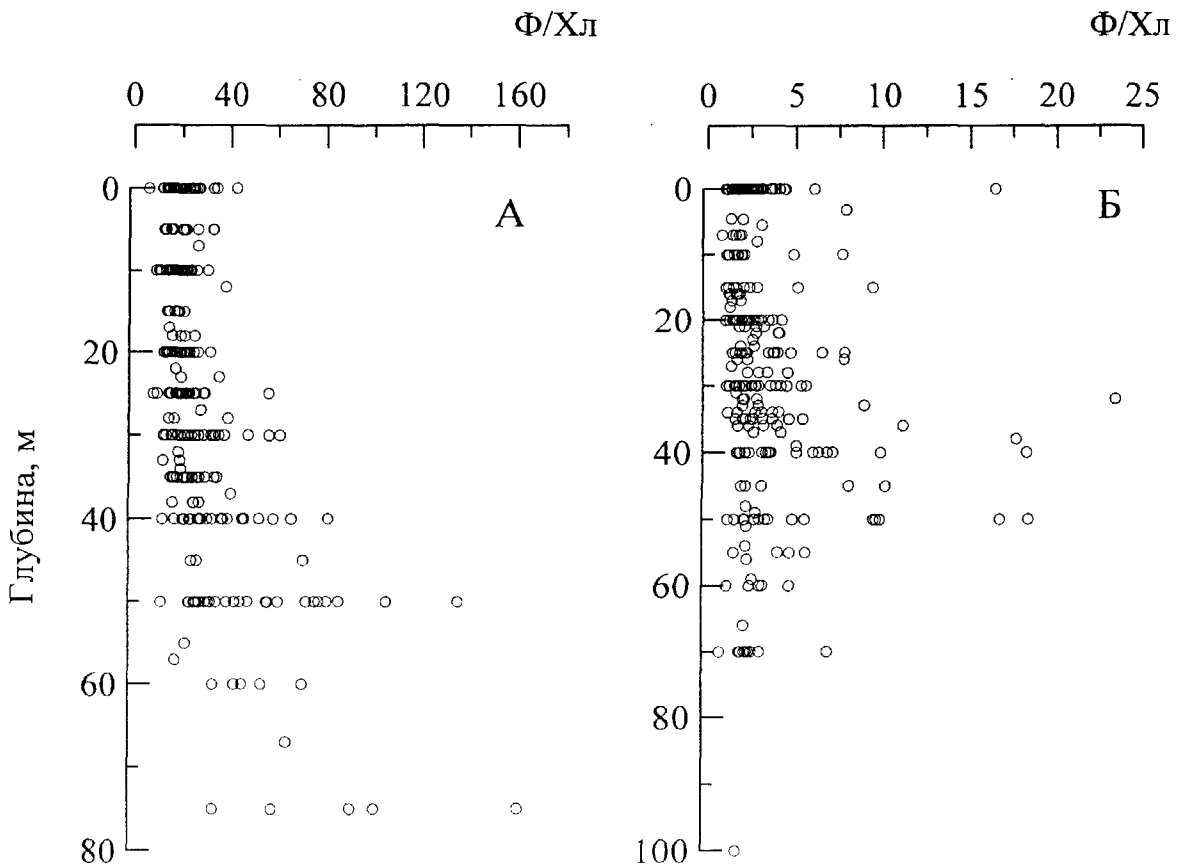


Рис. 6. Вертикальное распределение флуоресценции, нормированной на концентрацию хлорофилла *a*, в глубоководном (А) и прибрежном (Б) районах моря

Fig. 6. Vertical distribution of fluorescence normalized on chlorophyll *a* concentration: (А) - in deep-water and (Б) - coastal regions of sea

хлорофилла резко снижается и к 80 - 100 м достигает 1 - 10 % от значений у поверхности. С ослаблением конвективного перемешивания, появлением сезонного температурного градиента и повышением устойчивости водного столба начинает формироваться глубинный максимум хлорофилла. Концентрация хлорофилла в нем в 2 - 10 раз больше, чем у поверхности. Бимодальные профили хлорофилла часто встречаются в сентябре. Первый максимум располагается на глубинах 20 - 25 м, второй - на 45 - 50 м. По амплитуде второй максимум сравним с первым или меньше его. Переход от равномерного вертикального распределения хлорофилла к одномодальному и наоборот происходит в апреле и ноябре. Одновременно с переходом одного типа профилей к другому изменяется концентрация хлорофилла в перемешиваемом слое, в апреле - мае концентрация снижается, в октябре - повышается.

В соответствии с гидрологическими условиями вертикальные профили хлорофилла на мелководном шельфе в северо-западной части моря и у берегов Крыма более разнообразны, чем в глубоководных районах. После установления термоклина в центральных районах северо-западного шельфа постоянно существует слой повышенной концентрации хлорофилла, располагающийся на глубинах 15 - 20 м (рис. 8).

Во время эпизодических "цветений" фитопланктона, характерных для этого района в летний период, концентрация хлорофилла в поверхностном слое ( $X_{л0}$ ) повышается, и одномодальный вертикальный профиль может трансформироваться в однородный. В прибрежных районах западной части моря, с низкой прозрачностью воды, концентрация хлорофилла у поверхности часто максимальна. В то же время в прибрежных водах у южного берега Крыма

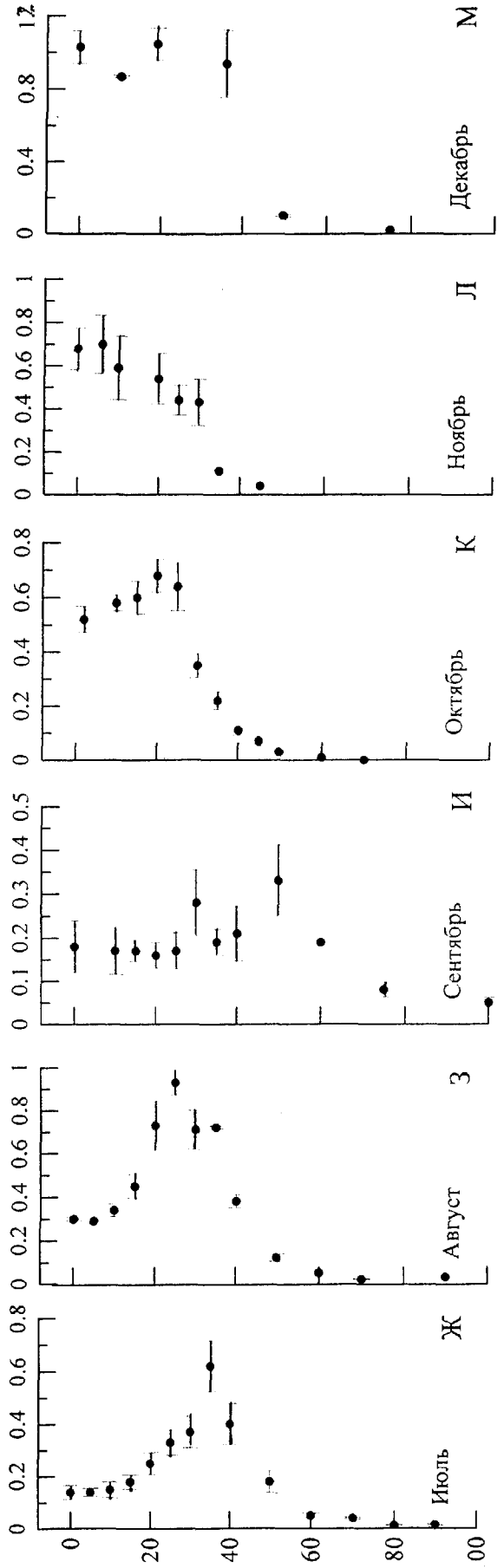
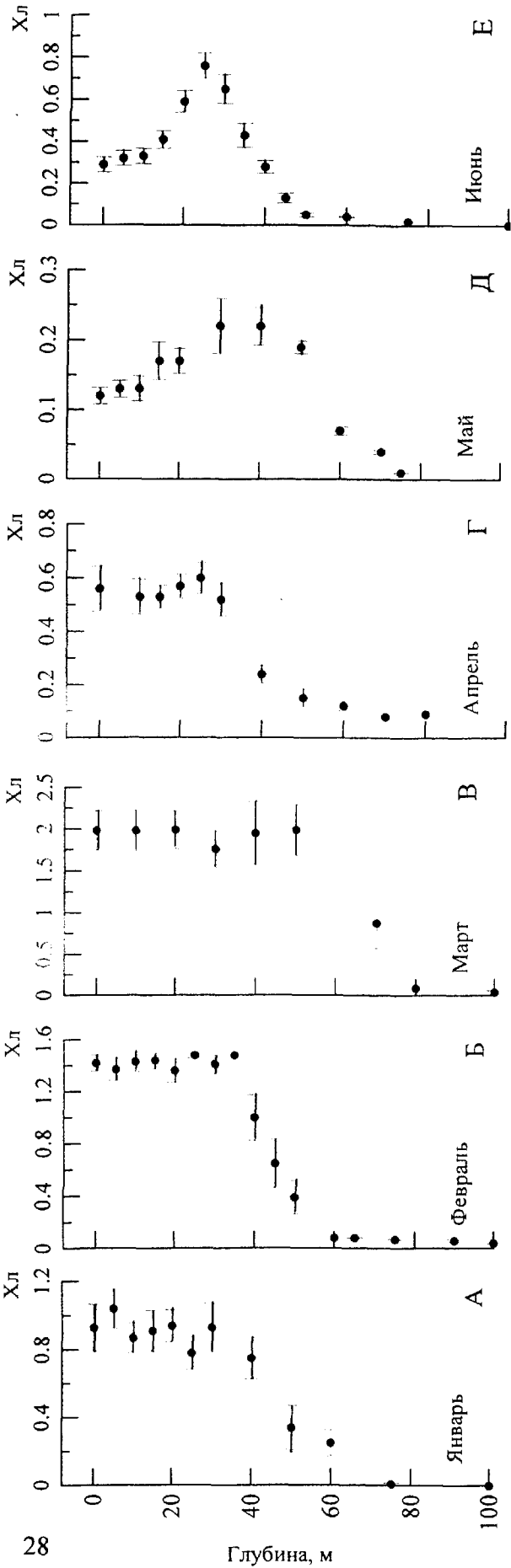


Рис. 7. Среднемесячные вертикальные профили хлорофилла *a* (Хл, мг/м<sup>3</sup>) в глубоководных районах Черного моря. Точки – средние арифметические значения концентрации хлорофилла *a* для 5-ти метровых слоев. Горизонтальные линии – половина среднего квадратического отклонения

Fig. 7. Vertical profiles of monthly averaged chlorophyll *a* (Хл, mg/m<sup>3</sup>) in deep-water regions of the Black sea. Symbols – mean value for 5 m layer, horizontal line – half a standard deviation

(<50 м), когда стратификация водного столба слабая, а прозрачность воды высокая, хлорофилл постепенно повышается от поверхности до дна (рис. 8).

В периоды максимальной температурной стратификации глубина максимума хлорофилла располагается на тех же глубинах, что и в глубоководной части. В среднем она залегает на 21 ± 4.6 м, куда проникает 2.7 ± 1.9 % солнечного света. Отношение концентрации хлорофилла в максимуме (Хл<sub>м</sub>) к Хл<sub>0</sub> в прибрежных водах в среднем равно 2.2 ± 0.9, что в 1.5 раза ниже, чем в глубоководных районах в летний период.

Математическое описание вертикального распределения хлорофилла. Для количественного описания вертикального профиля хлорофилла

Табл. 3. Параметры вертикального распределения хлорофилла *a* в период с апреля по октябрь  
Table 3. Parameters of vertical distribution of chlorophyll in April - October

Месяц	Хл <sub>0</sub> , мг/м <sup>3</sup>	h, мг/м <sup>2</sup>	σ, м	z, м	Хл <sub>м</sub> , мг/м <sup>3</sup>	ρ	N	r <sup>2</sup>
Апрель	0.56	44.5	25	16	0.71	1.49	73	0.74
	(46)	(53)	(40)	(73)	(50)	(77)		
Май	0.06 - 1.20	14.0 - 105	9 - 50	1 - 53	0.10 - 1.65	1.04 - 10.0	12	0.82
	0.38	17.5	15	20	0.65	2.57		
Июнь	(145)	(59)	(55)	(70)	(87)	(72)	68	0.77
	0.07 - 2.06	9.2 - 43.8	3 - 30	2 - 49	0.17 - 2.0	1.1 - 6.6		
Июль	0.33	27.2	13	23.0	0.94	4.53	74	0.93
	(39)	(25.4)	(38)	(20)	(60)	(90)		
Август	0.15 - 0.68	14 - 47	4 - 23	11 - 32	0.45 - 3.72	1.1 - 23.0	34	0.85
	0.34	24.7	14	27	0.85	4.53		
Сентябрь	(159)	(92)	(39)	(44)	(105)	(91)	126	0.70
	0.04 - 3.24	7 - 135	2.0 - 30	2 - 62	0.18 - 4.93	1.09 - 23		
Октябрь	0.72	24.1	13	23	1.12	3.05	9	0.78
	(158)	(59)	(53)	(65)	(103)	(111)		
Октябрь	0.02 - 5.87	8 - 64	2 - 26	0.1 - 50	0.18 - 6.48	1.1 - 16.8	9	0.78
	0.39	28.7	21	31	0.68	2.95		
Октябрь	(184)	(68)	(40)	(50)	(140)	(100)	9	0.78
	0.03 - 5.40	5.9 - 92.7	4 - 39	2 - 57	0.06 - 6.80	1.3 - 20.0		
Октябрь	0.58	27.6	14	13	0.79	1.4	9	0.78
	(24.1)	(32)	(28)	(38)	(15)	(21)		
	0.38 - 0.71	17.4 - 46	9 - 23	5 - 20	0.64 - 0.98	1.05 - 1.83		

Примечание. Первая строка – среднее значение, вторая – среднее квадратическое отклонение, третья – минимальное и максимальное значения соответственно.

Comments: First line – mean value, second line – standard deviation, third line – minimum and maximum values

рофилла использована кривая Гаусса в следующей модификации [65]:

$$Хл(z) = (h / \sigma (2\pi)^{1/2}) \exp[-(z - z_m)^2 / 2\sigma^2], \quad (1)$$

где Хл(z) – концентрация хлорофилла *a* на глубине z, мг/м<sup>3</sup>; h – общее содержание хлорофилла в слое максимума, мг/м<sup>2</sup>; z<sub>м</sub> – глубина максимума хлорофилла, м; σ – показатель ширины глубинного максимума хлорофилла, м.

С апреля по октябрь среднемесячные параметры кривой Гаусса рассчитаны как в глубоководных, так и в прибрежных районах (табл. 3).

Для определения отношения концентраций хлорофилла в максимуме и в поверхностном слое (Хл<sub>0</sub>) рассчитан параметр ρ по [63]:

$$\rho = h / [(Хл_0 * \sigma * (2\pi)^{1/2})].$$

Временные изменения параметров, характеризующие вертикальное распределение хлорофилла в прибрежных и глубоководных районах с апреля по октябрь, приведены в табл. 3.

Рис. 8 Среднемесячные вертикальные профили хлорофилла *a* (Хл, мг/м<sup>3</sup>) в прибрежных районах Черного моря: А, Д – у южного берега Крыма; Б, Г – у западного берега Крыма; В, Е, Ж, З, Л, М – северо-западный шельф; И, К – континентальный склон северо-западной части. Обозначения – см. на рис. 7.

Fig. 8. Vertical profiles of monthly averaged chlorophyll *a* (Хл, mg/m<sup>3</sup>) in coastal regions of the Black Sea: А, Д – near southern Crimean coast; Б, Г – near western Crimean coast; В, Е, Ж, З, Л, М – north-western shelf; И, К – north-western slope zone. Symbols – see on fig. 7.

Одна из особенностей их динамики заключается в том, что они имеют противоположный характер изменения. Изменение хлорофилла в поверхностном слое и слое максимума (*h*) близко к U-образной кривой, а параметров  $\rho$  и  $z_m$  – к колоколообразной кривой с максимумом в июле. Высокое значение  $z_m$ , полученное в среднем для сентября, связано с низкими концентрациями хлорофилла (в среднем 0.15 мг/м<sup>3</sup>) в 1980 г., когда глубинный максимум достигал 70 м и в среднем располагался на глубине 31 м. В другие годы концентрация хлорофилла была в 3 раза выше (0.47 мг/м<sup>3</sup>) и максимум залегал на глубинах 22 – 32 м. Средние значения показателя ширины максимума хлорофилла максимальны в апреле, а с июня по сентябрь они изменяются от 13 до 21 м (табл. 3). Значения хлорофилла в поверхностном слое по всей акватории моря изменяются в пределах двух порядков величин, а интегральное содержание в слое максимума – в пределах одного порядка (табл. 3). Причина этих различий связана с изменением глубины максимума хлорофилла и его амплитуды. При низких концентрациях хлорофилла в поверхностном слое глубинный максимум хлорофилла достигает 40 – 60 м и концентрация в нем несколько раз выше, чем в поверхностном слое. Обратная картина наблюдается при относительно высоких концентрациях хлорофилла в поверхностном слое: глубинный максимум хлорофилла поднимается ближе к поверхности, а концентрация в нем повышается слабо. В результате общее содержание хлорофилла в слое максимума изменяется в меньшей степени, чем в поверхностном слое. Глубины максимумов флуоресценции и хлорофилла, а также средние значения  $\Phi_m/\Phi_0$  и  $\rho$  в июне и августе достаточно хорошо совпадают. В то же

время ширина максимума хлорофилла, равная  $3\sigma$ , в среднем несколько больше, чем по флуоресценции (табл. 2 и 3).

Анализ вертикальных профилей хлорофилла показал, что изменение значений *h* и  $z_m$ , зависят от концентрации хлорофилла в поверхностном слое. В полулогарифмической и двойной логарифмической шкале между  $z_m$  и  $X_{l0}$  и между *h* и  $X_{l0}$  соответственно наблюдается линейная зависимость (рис. 9). Численные значения коэффициентов в уравнениях и их статистические показатели для каждого месяца приведены в табл. 4. Как видно, связь между общим содержанием хлорофилла в слое максимума и его концентрацией в поверхностном слое является в основном достаточно тесной и достоверной. Глубина расположения максимума хлорофилла также связана с его концентрацией в поверхностном слое. Коэффициенты корреляции между *h* и  $X_{l0}$  максимальны во время устойчивой температурной стратификации (май – сентябрь) и минимальны, когда она ослабевает (апрель, октябрь). Сходный характер зависимостей и близость коэффициентов в уравнениях позволяет объединить все данные, полученные с апреля по октябрь (рис. 9), и вывести общее уравнение для расчета  $z_m$  и *h* по концентрации хлорофилла у поверхности.

$$h = (55.73 \pm 1.40)X_{l0}^{0.56 \pm 0.008} \quad \text{при} \\ 0.02 \leq X_{l0} \leq 70, r^2 = 0.75, n = 385 \quad (2)$$

$$z_m = 11.1 \pm 0.75 - (10.46 \pm 0.45)LnX_{l0} \\ \text{при } 0.02 \leq X_{l0} \leq 70, r^2 = 0.61, n = 385 \quad (3)$$

Между показателем ширины максимума хлорофилла ( $\sigma$ ) и его концентрацией в поверхностном слое корреляции нет, и он в среднем равен  $20 \pm 10$  м при  $X_{l0} < 1$  мг/м<sup>3</sup> и



Вертикальное распределение хлорофилла ...

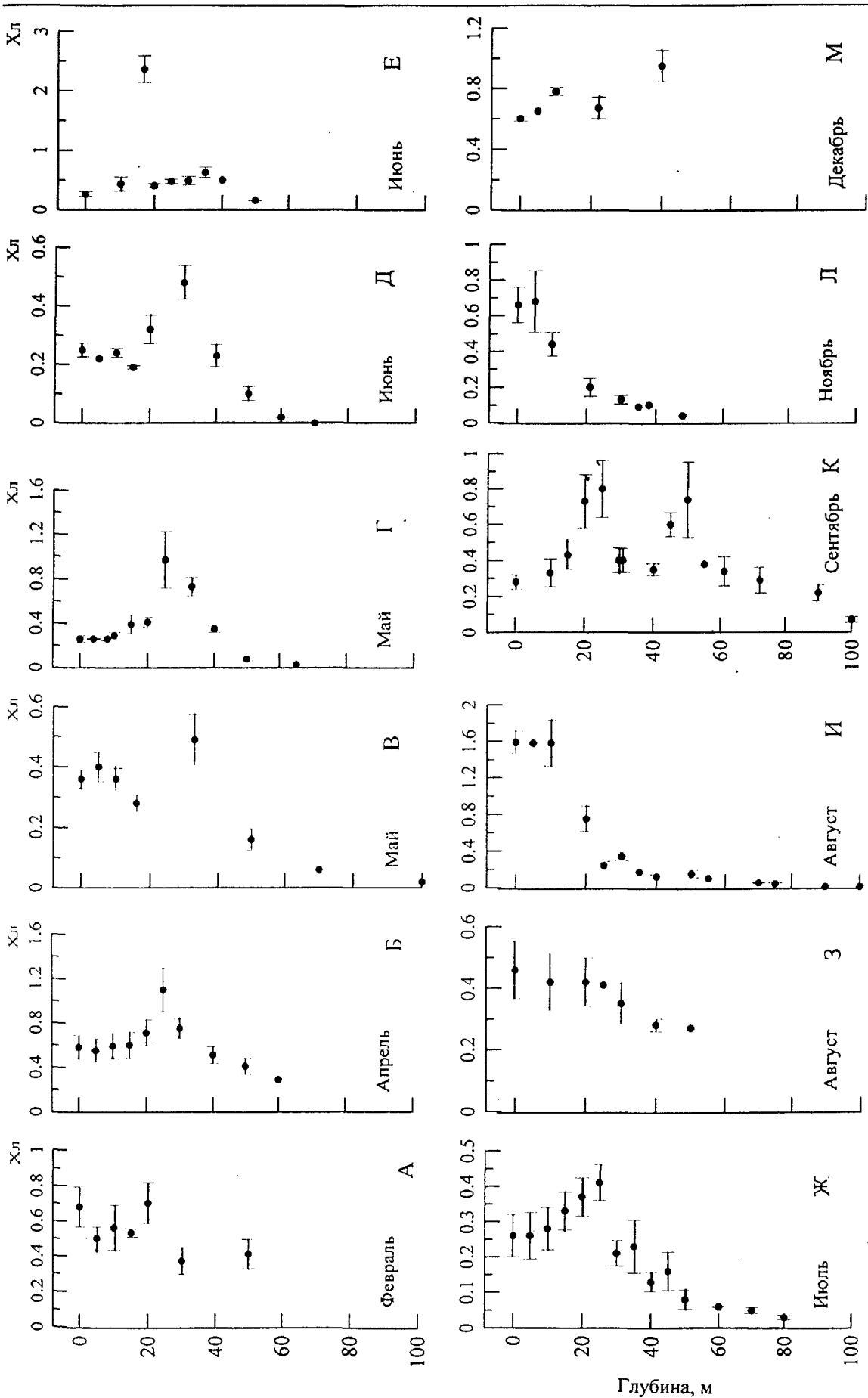


Табл. 4. Значения параметров в уравнениях: 1)  $z_m = b \cdot \ln X_{L_0} + a$ , 2)  $h = c \cdot X_{L_0}^d$ , 3)  $X_{L_m} = e \cdot X_{L_0}^k$  для периода апрель - октябрь

Table 4. Parameter values in equations : 1)  $z_m = b \cdot \ln X_{L_0} + a$ , 2)  $h = c \cdot X_{L_0}^d$ , 3)  $X_{L_m} = e \cdot X_{L_0}^k$  for April – October

Месяц	b	a	r <sup>2</sup>	c	d	r <sup>2</sup>	e	k	r <sup>2</sup>	N
Апрель	-11.6	9.2	0.36	64.7	0.70	0.56	1.00	0.57	0.46	73
Май	-11.8	2.4	0.63	27.4	0.39	0.54	1.2	0.62	0.55	12
Июнь	-9.7	11.4	0.69	55.4	0.62	0.73	1.32	0.39	0.18	69
Июль	-8.9	12.5	0.53	39.8	0.42	0.44	1.34	0.48	0.33	82
Август	-9.4	10.9	33.6	33.6	0.36	0.73	1.35	0.51	0.69	40
Сентябрь	-10.0	16.9	0.51	58.6	0.55	0.73	1.43	0.70	0.59	126
Октябрь	-8.6	8.2	0.19	41.1	0.78	0.35	0.94	0.32	0.28	9

Примечание.

$z_m$  - глубина максимума хлорофилла (м),  $h$  - интегральное содержание хлорофилла в слое максимума (мг/м<sup>2</sup>),  $X_{L_m}$  и  $X_{L_0}$  - концентрация хлорофилла в максимуме и у поверхности (мг/м<sup>3</sup>)  
 $r^2$  - коэффициенты детерминации для уравнений 1, 2 и 3 соответственно.  
 Comments:  $z_m$  - chlorophyll maximum depth (m),  $h$  - total chlorophyll content in maximum layer (mg/m<sup>2</sup>),  $X_{L_m}$  and  $X_{L_0}$  - chlorophyll concentration in maximum and near surface (mg/m<sup>3</sup>),  
 $r^2$  - coefficient of determination for 1, 2, 3 equations, accordingly.

$13 \pm 8$  м при  $X_{L_0} > 1$  мг/м<sup>3</sup>. Так как  $X_{L_0}$  близко к концентрации хлорофилла, измеряемой по спутниковым наблюдениям ( $X_{L_{sat}}$ ), то, подставив выражения (2) и (3) в уравнение (1), найдем общую формулу, связывающую концентрацию хлорофилла на определенной глубине ( $X_{L_z}$ ) с  $X_{L_{sat}}$ :

$$X_{L_z} = ( 55.73 X_{L_{sat}}^{0.56} / \sigma (2\pi)^{1/2} ) \exp[-(z - (11.1 - 10.46 \ln X_{L_{sat}})^2 / 2\sigma^2)] \quad (4)$$

при  $0.02 \leq X_{L_0} \leq 70$ ,  $n = 385$ ,

где  $\sigma$  равна 20 м при  $X_{L_{sat}} < 1$  мг/м<sup>3</sup> и  $\sigma = 13$  м при  $X_{L_{sat}} > 1$  мг/м<sup>3</sup>

Найденное уравнение передает зависимость средней концентрации хлорофилла на определенной глубине от его значения в поверхностном слое. Ошибка линии регрессии ( $\sigma_a$ ) в уравнениях (2) и (3) равна 0.12 и 8.8 соответственно. Принимая, что с вероятностью 0.95 отдельные значения могут отклоняться от средних величин не более чем на  $2\sigma_a$ , получим погрешность  $Y$ , которая составит  $\pm 74\%$  и  $\pm 58\%$  в уравнениях (2) и (3) соответственно. Сравнение измеренных и рассчитанных концентраций хлорофилла в поверхностном слое показало, что различия, достигающие 50 %, наблюдаются только при низких значениях (0.02 - 0.05 мг.хл/м<sup>3</sup>). При значениях хлорофилла в по-

верхностном слое 0.1 - 1.0 мг.хл/м<sup>3</sup>, характерных для большей части акватории Черного моря в летний период, отклонения между измеренными и рассчитанными величинами в этом слое не превышают  $\pm 14\%$ .

Отношение между концентрацией хлорофилла и биомассой фитопланктона. В феврале во время интенсивного перемешивания верхнего слоя между биомассой фитопланктона в единицах углерода и содержанием хлорофилла в слое 0-30 м наблюдалась линейная зависимость (рис.10). Вертикальное распределение удельного содержания хлорофилла в фитопланктоне было одинаковым и в среднем составило 0.025 мг Хл/мгС. В фитопланктонном сообществе преобладали диатомовые водоросли, их доля составляла 30 - 75% от суммарной биомассы.

На рис.11 в качестве примера приведены результаты одновременных измерений вертикального распределения биомассы фитопланктона и концентрации хлорофилла, полученные в июне в глубоководных районах моря. Летом по численности преобладали Prymnesiophyceae и Dinophyceae, по биомассе доминировали мелкие Dinophyceae – 50 – 80 % от общей биомассы фитопланктона. Основная масса фитопланктона была сконцентрирована

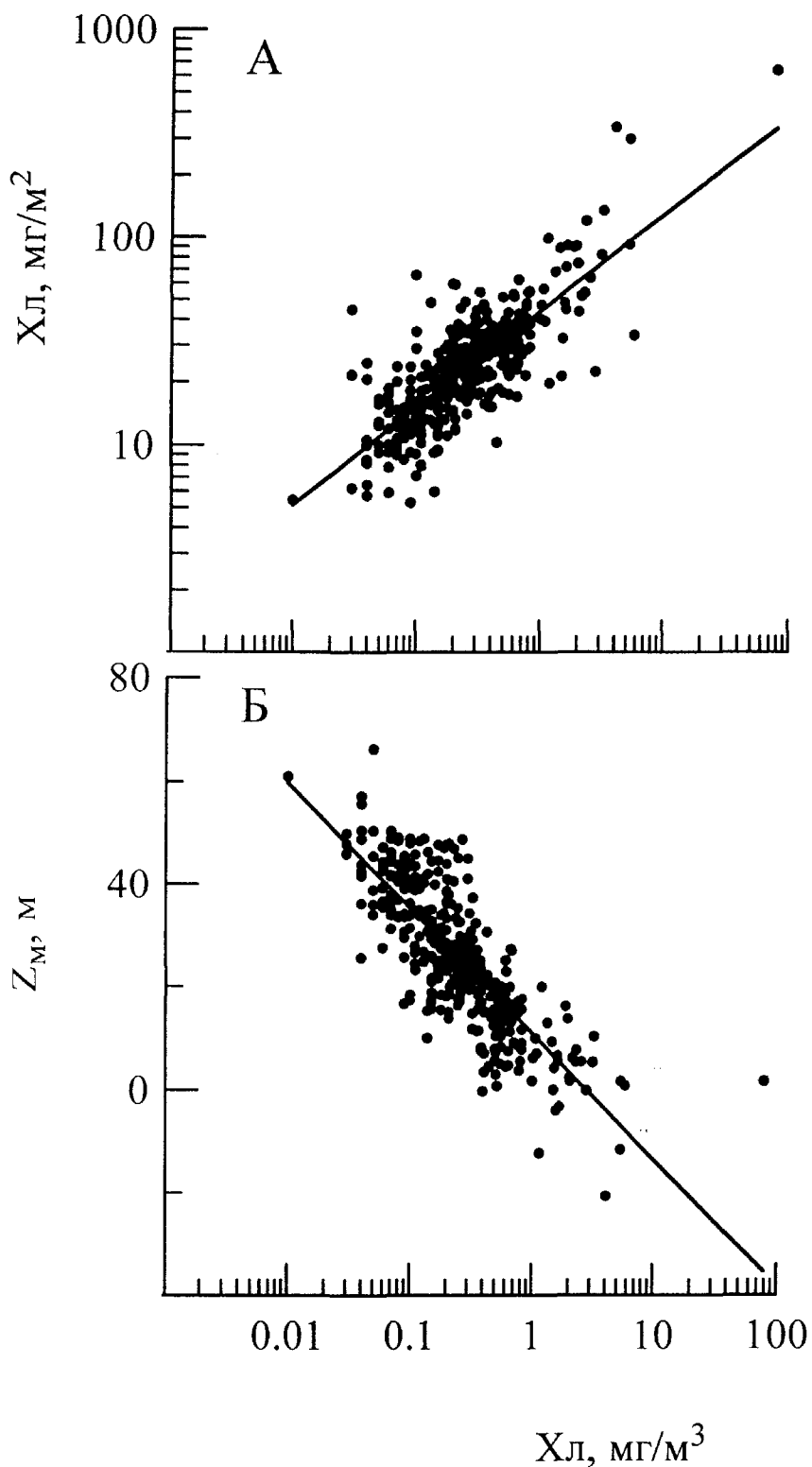


Рис. 9. Зависимости интегрального содержания хлорофилла *a* в слое максимума (А) и глубины расположения максимума хлорофилла *a* -  $Z_m$  (Б) от концентрации хлорофилла *a* в поверхностном слое.

Fig. 9. Relationships between total content of chlorophyll *a* in maximum layer (А), chlorophyll maximum depth (Б) and surface chlorophyll *a* concentration

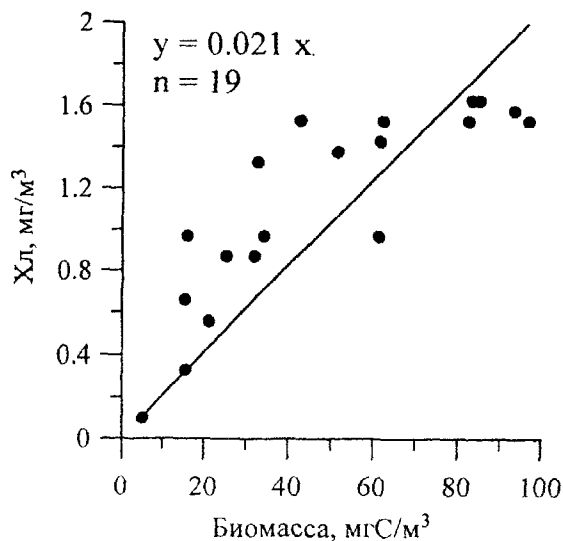


Рис. 10. Связь между биомассой фитопланктона и концентрацией хлорофилла *a* в слое 0 – 30 м зимой  
Fig. 10. Correlation between phytoplankton biomass and chlorophyll *a* concentration for 0 – 30 m layer in winter

в верхнем 30 – 40 м слое с максимум на глубинах 5 – 20 м. Как видно, вертикальное распределение концентрации хлорофилла и биомассы фитопланктона не совпадают. Они различаются по глубине расположения максимумов и их амплитуде. Максимум хлорофилла находится глубже максимума фитопланктона на 10 – 15 м, а амплитуда максимума фитопланктона в 1.5 – 2 раза меньше, чем у хлорофилла. Эти различия обусловлены изменением внутриклеточной концентрации хлорофилла у водорослей, обитающих при разных световых условиях. При высоких интенсивностях света в верхнем однородном по температуре слое отношение хлорофилл-углерод (*Хл:С*) в фитопланктоне минимально (табл. 5). В слое термоклина оно монотонно повышается, достигая максимальных значений на глубинах, куда проникает в среднем 0.4% света, что соответствует 5.5 оптической глубинам. С увеличением оптической глубины от 5.5 до 13, хлорофилл-углерод

отношение снижается в 1.5 раза. Как видно, зависимость хлорофилл-углерод отношения в фитопланктоне от оптической глубины (*kz*) имеет колоколообразный характер. Для описания такой зависимости мы использовали также уравнение Гаусса. В численной форме оно имеет следующий вид:

$$\text{Хл:С}(z)=0.006+0.028*\exp(-(kz-6.42)^2/16.93) \quad (5)$$

Чтобы выразить вертикальное распределение биомассы фитопланктона в единицах углерода через концентрацию хлорофилла в поверхностном слое, примем значения 0.1, 0.3 и 0.5 мг.хл/м³ и коэффициенты ослабления света 0.13, 0.19 и 0.25 м<sup>-1</sup> характерные для этих концентраций хлорофилла. Применяя эти значения параметров в уравнениях (4) и (5), получим вертикальное распределение хлорофилла и *Хл:С* отношения. Разделив концентрацию хлорофилла на *Хл:С* отношение, получим вертикальный профиль биомассы фитопланктона (рис.12).

Как видно, максимум биомассы фитопланктона при концентрациях хлорофилла в поверхностном слое 0.1 – 0.3 мг/м³ располагается выше максимума хлорофилла на 10 – 15 м, что согласуется с прямыми измерениями биомассы фитопланктона (рис.11).

Из уравнений (4) и (5) следует, что с увеличением концентрации хлорофилла и уменьшением прозрачности воды максимальные концентрации хлорофилла и биомассы фитопланктона будут подниматься к поверхности. Уравнения (4) и (5) дают представления об ожидаемом среднем вертикальном распределении хлорофилла и фитопланктона и не учитывают возможных отклонений, связанных с особенностями среды на разных глубинах. Данные, приведенные в табл. 5, показывают, что хлорофилл-углерод отношения на глубинах с близкими значениями оптической глубины варьируют значительно. Это может быть связано как с ошибками определения численности водорослей, органического углерода в

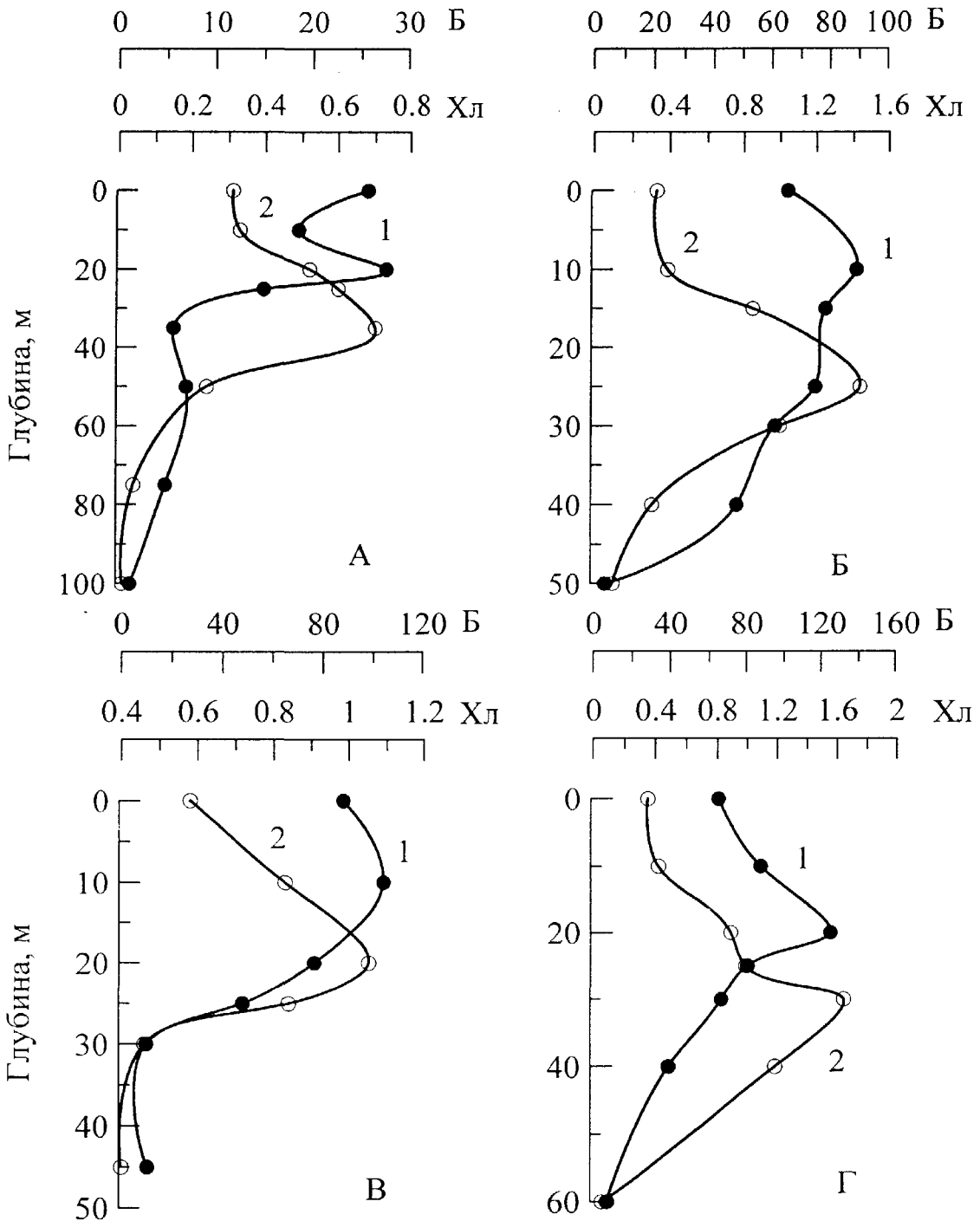


Рис. 11 Характерные профили вертикального распределения биомассы фитопланктона [Б, мг/м³ (1)] и концентрации хлорофилла *a* [Xл, мг/м³ (2)] в летний период в глубоководных районах моря

Fig. 11. Typical vertical profiles of phytoplankton biomass [Б, mg/m³ (1)] and chlorophyll *a* concentration [Xл, mg/m³ (2)] in deep-water regions in summer

Табл. 5. Отношение хлорофилл *a* – углерод (*Хл:С*) в фитопланктоне для разных оптических глубин (KZ)  
 Table 5. Chlorophyll *a* – carbon ratio (*Хл:С*) of phytoplankton at different optical depths (KZ)

Глубина, м	KZ	<i>Хл:С</i>	NO <sub>3</sub> , мкМ	N
1	0.16	0.008	0.08	9
(0)	(0.03)	(0.003)	(0.03)	
1 - 1	0.11 - 0.23	0.004 - 0.014	0.03 - 0.13	
5	0.85	0.007	-	1
10	1.54	0.013	0.08	9
(0)	(0.23)	(0.006)	(0.02)	
10 - 10	1.15 - 1.88	0.004 - 0.019	0.06 - 0.10	
15	2.47	0.018	0.10	7
(4)	(0.35)	(0.009)	(0.03)	
10 - 20	2.0 - 2.8	0.008 - 0.033	0.07 - 0.14	
25	3.39	0.022	0.09	7
(4)	(0.19)	(0.01)	(0.01)	
20 - 30	3.1 - 3.6	0.01 - 0.04	0.08 - 0.10	
30	4.50	0.033	2.09	13
(6)	(0.30)	(0.02)	(3.6)	
25 - 40	4.0 - 4.8	0.01 - 0.12	0.1 - 7.53	
35	5.50	0.035	2.00	9
(6)	(0.33)	(0.03)	(3)	
30 - 45	5.0 - 5.8	0.02 - 0.07	0.23 - 5.50	
44	6.65	0.031	2.56	7
(5)	(0.50)	(0.015)	(1.68)	
40 - 50	6.0 - 7.0	0.02 - 0.05	1.30 - 4.45	
51	9.08	0.025	3.35	6
(5.5)	(0.45)	(0.014)	(2.93)	
45 - 60	8.50 - 9.66	0.01 - 0.04	0.19 - 5.97	
75	13.0	0.021		3
(0)	(2.85)	(0.016)		
75 - 75	10.0 - 15.0	0.01 - 0.04		

Примечание. Первая строка – среднее значение, вторая – среднее квадратическое отклонение, третья – минимальное и максимальное значения соответственно.

Comment: First line – mean value, second line - standard deviation, third line – minimum and maximum values.

фитопланктоне, рассчитанного по объему клеток, так и с тем, что не учитывались другие факторы среды, влияющие на изменение удельного содержания хлорофилла в водорослях. Для оценки совместного действия трех независимых переменных - оптической глубины, концентрации нитратов (NO<sub>3</sub>) и температуры (T) на отношение хлорофилл-углерод в эвфотической зоне использован метод множественной регрессии.

где  $a = 0.038$ ,  $b = 0.0017$ ,  $c = -0.001$ ,  $d = -0.0016$ ;  $r^2 = 0.96$ ,  $Sd = 0.004$ ;  $n=65$

Роль всех трех факторов в изменение отношений *Хл:С* достаточно высока, но оптическая глубина вместе с температурой оказывают наибольшее влияние. Совместное действие трех факторов объясняет 96 % общей дисперсии *Хл:С* отношения, а ошибка модельных расчетов на середине шкалы составляет 10 %.

$$Хл:С = a + b * kz + c * NO_3 + d * T \quad (6)$$

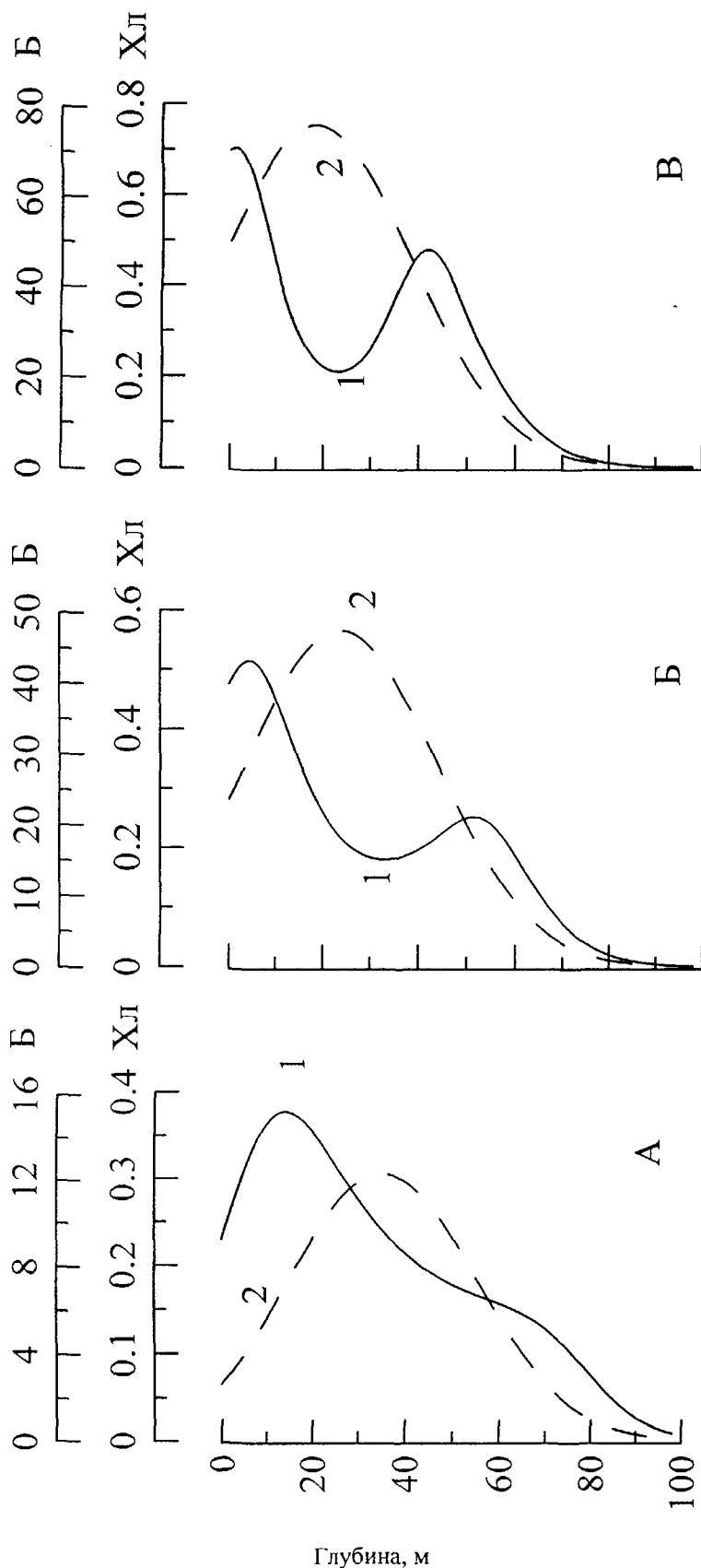


Рис. 12. Вертикальные профили биомассы фитопланктона [Б, мгС/м<sup>3</sup> (1)] и концентрации хлорофилла а [Хл, мг/м<sup>3</sup> (2)], рассчитанные по уравнениям (4) и (5).  
 Fig. 12. Vertical profiles of phytoplankton biomass [Б, mgC/m<sup>3</sup> (1)] and chlorophyll a concentration [Хл, mg/m<sup>3</sup> (2)] computed from equations (4) and (5).

**Обсуждение.** По характеру вертикального распределения хлорофилла в Черном море можно выделить несколько периодов: 1) холодный - с декабря по март; 2) теплый - с мая по октябрь; 3) переходный - от холодного к теплу (апрель) и от теплого к холодному (ноябрь). Для холодного периода характерны вертикальные профили 1-го и 2-го типов, для теплого - профили 2-го и 3-го, в переходный - профили 1-го, 2-го и 4-го типов (рис.2).

В холодный период однородное вертикальное распределение хлорофилла отмечено на 75% станций, расположенных по периферии западного и восточного круговоротов, в водах основного черноморского течения и районах северо-западного шельфа. Второй тип распределения характерен в основном для центров циклональных круговорот, где устойчивость водного столба выше, чем по периферии круговоротов [21]. В январе - марте глубина максимума хлорофилла часто залегает над верхней границей основного пикноклина, куда проникает около 1 % солнечного света [12, 33]. По оптическим данным нижняя граница эвфотической зоны, куда проникает 0,5 - 1 % ФАР, залегает на глубинах 30 - 35 м [5, 17, 20, 33]. Сопоставление вертикального распределения концентрации хлорофилла с профилями суммарной биомассы фитопланктона показало, что в феврале во время конвективного перемешивания верхнего слоя в центрах циклональных круговоротов биомасса фитопланктона в слое максимума хлорофилла не повышается [12]. Это позволяет предполагать, что формирование глубинного максимума хлорофилла было связано с повышением его внутриклеточного содержания, которое обусловлено более высокой скоростью адаптации фитопланктона к свету по сравнению со скоростью вертикального перемешивания в верхнем слое. Косвенным доказательством этого могут служить данные, полученные в зимне-весенний период, по вертикальному распределению флуоресценции клеток *Nitzschia delicatula* [18]. При

относительно небольшой глубине верхнего гомотермного слоя низкие значения флуоресценции наблюдались в поверхностном слое, а с глубиной они повышались в 1.5 - 3 раза. Максимальные значения зарегистрированы у клеток, находящихся в слое пикноклина. В Саргассовом море Хл:С отношение в зимний период у основания эвфотической зоны в 3 раза выше, чем у поверхности [45]. Различия между средними фотосинтетическими характеристиками фитопланктона у поверхности и на нижней границе эвфотической зоны не превышают зимой 25 % [34]. Поскольку относительное содержание хлорофилла в водорослях может повышаться с глубиной, можно полагать, что скорость адаптации фитопланктона к свету во время зимней конвекции выше скорости вертикального перемешивания воды в слое фотосинтеза. Очевидно, это может наблюдаться только в относительно спокойные периоды динамической активности вод, которая зависит от силы ветра над поверхностью моря в зимний период. По нашим данным, во время сильных штормов в январе-феврале удельное содержание хлорофилла в фитопланктоне варьировало закономерно и в среднем составило  $0.024 \pm 0,08$  мгХл/мгС (рис.10). В исследованиях, проведенных в начале зимы в районе свала глубин в восточной части моря и в зимне-весенний период в Севастопольской бухте относительное содержание хлорофилла в зоне фотосинтеза и поверхностном слое находится в пределах 0,018 - 0,028 мгХл/мгС [6, 27, 31]. На основе имеющихся данных, можно принять, что в пределах эвфотической зоны относительное содержание хлорофилла в черноморском фитопланктоне близко к 0,025 мг Хл/мгС. При толщине зоны фотосинтеза 30 - 35 м, равномерном распределении хлорофилла с концентрациями 1 - 6 мг/м<sup>3</sup>, которые типичны для зимне-весеннего периода [12, 33], биомасса фитопланктона составит 1.5 - 8.5 гС/м<sup>2</sup>. При обычном допущении, что биомасса фитопланктона, выраженная в сыром весе, в десять



раз больше веса органического углерода, этим величинам будут соответствовать значения 15 - 85 г/м<sup>2</sup>. Величины суммарной биомассы фитопланктона, полученные методом прямого микроскопирования, составляют в зимне-весенний период 10 - 126 г/м<sup>2</sup> [18, 19, 28]. Несмотря на ориентировочность расчетов, рассчитанные величины неплохо соответствуют данным прямых наблюдений.

В мае оформляется слой сезонного термоклина и формируется хорошо известный по многим исследованиям глубинный максимум хлорофилла [1, 7, 9, 30] – общий биологический признак морских экосистем, расположенных в тропических и субтропических районах океана и в летнее время в умеренных широтах [39, 41, 46]. Долгое время сведения о подповерхностном максимуме хлорофилла в Черном море были отрывочными и не позволяли выявить общих закономерностей его формирования. Лишь исследования, проведенные в последние десятилетия в районах с различным физико-химическим режимом и биологической продуктивностью, позволили получить обширный массив данных, пригодный для решения такой задачи. Обобщение этих данных показало, что в Черном море, как в тропических и субтропических районах Мирового океана, преобладает одномодальный тип вертикального распределения хлорофилла. Вместе с тем стало ясно, что глубина максимума хлорофилла и его амплитуда зависят от условий обитания фитопланктона. Летом в глубоководных районах Черного моря, как и в олиготрофных водах, расположенных в тропических и субтропических районах Мирового океана, глубина максимума хлорофилла часто совпадает с верхней границей нитратоклина и находится в слое, куда проникает 0.5 – 3 % света [42, 46, 47, 60]. В океане и Черном море концентрация хлорофилла и интенсивность флуоресценции в слое максимума в 2 - 5 раз выше, чем у поверхности. Форма вертикального профиля хлорофилла изменяется и зависит

от прозрачности воды. В тропических и субтропических районах, где фитопланктон играет доминирующую роль в определении оптических свойств воды [61], изменение глубины максимума хлорофилла ( $Z_m$ ) от его концентрации в поверхностном слое передается степенным уравнением [42, 47]:

$$Z_m = 20X_{л_0}^{-0.6} \quad (7)$$

Из уравнений (3) и (7) следует, что при одинаковых значениях  $X_{л_0}$  отношение между глубинами максимума хлорофилла в Атлантическом океане (от 0 до 40<sup>0</sup> с.ш) и Черном море находится в пределах 1.8 - 2.0. Причина этих расхождений заключается в более высокой прозрачности океанических вод, по сравнению черноморскими. Полученные результаты демонстрируют общность основных процессов формирования глубинного максимума хлорофилла в самых различных условиях Мирового океана. Есть много оснований считать, что увеличение концентрации хлорофилла с глубиной связано с фотоадаптацией водорослей. В стратифицированных водах относительное содержание хлорофилла в фитопланктоне является функцией глубины [37, 39, 45, 49]. В олиготрофных субтропических районах Тихого и Атлантического океанов оно изменяется в поверхностном слое от 0.004 до 0.008, на глубинах, куда проникает около 1 % света, – от 0,024 до 0,04 мгХл/ мгС. Летом в Черном море  $X_{л_0}:C$  отношение в фитопланктоне, находящемся в верхнем перемешиваемом слое, в среднем составляет  $0.008 \pm 0.003$ , а у основания зоны фотосинтеза –  $0.035 \pm 0.003$  (табл. 5). Увеличение внутриклеточного содержания хлорофилла может быть связано как с уменьшением интенсивности света, так и с улучшением условий минерального питания водорослей. Эти два основных фактора, регулирующих внутриклеточное содержание хлорофилла, изменяются в противоположных направлениях: свет уменьшается с глубиной, а обеспеченность фито-

планктона питательными веществами повышается, поскольку в процессе турбулентной диффузии они переносятся из нижних слоев в верхние. В то же время сравнение значений  $Хл:С$  отношения в поверхностном слое, полученных при высоких величинах солнечной радиации в олиготрофных водах, истощенных питательными веществами, и мезотрофных водах Черного моря, где их концентрация в несколько раз выше, показывает, что средние значения  $Хл:С$  варьируют в относительно узких пределах - от 0.005 до 0.008. Поэтому можно предположить, что в исследованных районах содержание биогенных веществ не оказывало заметного влияния на  $Хл:С$  отношение в фитопланктоне. Судя по результатам наблюдений в Севастопольской бухте, изменение концентрации нитратов в среде оказывает слабое влияние на  $Хл:С$  отношение по сравнению с интенсивностью света [27]. Измерения относительной скорости роста фитопланктона в олиготрофных тропических и субтропических водах также подтверждают слабую зависимость скорости роста фитопланктона от содержания биогенных веществ [35, 51]. Концентрации неорганических соединений азота и фосфора, лимитирующие скорость роста водорослей, зависят от размера клеток: самые низкие значения характерны для видов с малым размером клеток [32, 38, 41]. Летом в Черном море содержание азота и фосфора не превышает нескольких десятков нанограммов в литре [10]. В этих условиях доминируют водоросли, имеющие малые размеры клеток [11, 24], или способные активно двигаться, а лимитирующие концентрации питательных веществ, ограничивающих их скорость роста, близки к концентрациям в воде. Очевидно, ограниченный запас питательных веществ может лимитировать рост только отдельных видов водорослей, но не фитопланктонного сообщества в целом, так как в нем всегда присутствует виды, не нуждающиеся в высокой концентрации биогенов. При истощении питательных ве-

ществ преимущество получают виды, для которых низкие концентрации не являются лимитирующими. С другой стороны, как известно из лабораторных исследований, относительное содержание хлорофилла в клетках разных таксономических групп водорослей отличается [43]. При одинаковых условиях различия между средними значениями относительного содержания хлорофилла у диатомовых и пиррофитовых водорослей могут достигать 2 раз. Поэтому есть основания предполагать, что при смене видового состава водорослей может изменяться и относительное содержание хлорофилла в фитопланктоне. Таким образом, при изучении вопроса, чем определяется вертикальное распределение хлорофилла и его относительное содержание в водорослях, необходимо знать не только физиологические характеристики водорослей и их изменение от основных факторов среды, но и располагать данными по видовой структуре фитопланктонного сообщества.

Новые версии моделей учитывают изменчивость многих физиологических характеристик водорослей, включая скорость фотосинтеза и адаптации фитопланктона, и позволяют воспроизводить сезонные изменения концентрации хлорофилла, его вертикального распределения, продуктивности фитопланктона и относительного содержания хлорофилла в водорослях [40, 52]. Анализ чувствительности модели к выбору начальных условий и функциональных характеристик фитопланктона показал, что на расположение глубины максимума хлорофилла достаточно сильно влияет смертность водорослей, скорость потока и регенерация биогенных веществ. С увеличением скорости потока питательных веществ увеличивается концентрация хлорофилла в поверхностном слое и уменьшается количество света, проникающего на глубину, в результате максимум хлорофилла поднимается к поверхности. Скорость поступления питательных веществ зави-

сит как от их регенерации, связанной с выеданием фитопланктона, так и проникновения элементов из глубины в верхний перемешиваемый слой.

Наши исследования показали, что в летний период содержание хлорофилла и биомассы фитопланктона изменяются с глубиной не прямо пропорционально. Максимум биомассы фитопланктона в единицах углерода располагается на меньшей глубине, чем максимум хлорофилла. Наши расчеты показывают, что с повышением концентрации хлорофилла в поверхностном слое от 0.1 до 0.5 мг/м<sup>3</sup> глубина максимум биомассы фитопланктона поднимается с 15 до 1 м. Современные оптические измерения подтверждают, что подповерхностные максимумы взвешенного органического углерода и концентрации хлорофилла часто находятся на разных глубинах [50, 62]. Результаты модельных расчетов, учитывающих адаптацию фитопланктона к низким интенсивностям светового потока, показали, что различие между глубиной максимумов биомассы фитопланктона и концентрации хлорофилла достигает в океанических условиях 50 м [40].

В слое 0 - 100 м относительное содержание хлорофилла в фитопланктоне составило в среднем 0.023, а в слое фотосинтеза – 0.019 мгХл/мгС (табл.5). Используя уравнение (4) и средние Хл:С отношение (0.023), рассчитана зависимость между интегральной биомассой фитопланктона (В) в слое 0 - 100м (мгС/м<sup>2</sup>) и концентрацией хлорофилла в поверхностном слое (Хл<sub>0</sub>):

$$B = 1897X_{л_0}^{0.5} \quad (8)$$

Летом в глубоководных районах Черного моря концентрация хлорофилла в поверхностном слое обычно находится в пределах 0.2 - 0.4 мг/м<sup>3</sup>. При таких значениях хлорофилла биомасса фитопланктона по уравнению (8) со-

ставляет 0.9 - 1.2 гС/м<sup>2</sup>, что соответствует 9-12 г/м<sup>2</sup> сырой биомассы, а при микроскопическом определении она изменяется от 9 до 16 г/м<sup>2</sup> в слое 0-100м [24, 26, 29]. Как видно, рассчитанные и измеренные величины мало отличаются. Однако, в конце лета биомасса фитопланктона может достигать 20 – 27 г/м<sup>2</sup> [11, 22], что, по мнению [10], обусловлено прохождением обширных циклонов. При таких значениях биомассы концентрация хлорофилла в поверхностном слое, рассчитанная по уравнению (8) и Хл:С отношению в слое 0-100 м равном 0.023, должна соответствовать 1.0 - 1.5 мг/м<sup>3</sup>. По данным, полученным в августе 1990 г., такие концентрации встречались в районе континентального склона (>500 м) в западной части моря. В целом, полученная зависимость (8) позволяет с достаточной для многих практических целей точностью рассчитывать интегральную биомассу фитопланктона по концентрации хлорофилла в поверхностном слое.

В заключение следует отметить, что полученные количественные закономерности вертикального распределения хлорофилла и биомассы фитопланктона, открывают широкие возможности для моделирования показателей продуктивности в разных пространственных и временных шкалах по спутниковым наблюдениям.

1. Берсенева Г. Сезонная динамика концентрации хлорофилла *a* / Планктон Черного моря. - Ред. А. В. Ковалев, З. З. Финенко. - Киев: Наук. думка, 1993. - С. 92 - 109.
2. Берсенева Г. П., Финенко З. З. Количественное определение хлорофиллов *a* и *c* в морских планктонных водорослях при помощи бумажной хроматографии // Океанология. - 1975. - 15, вып.1. - С. 176 - 180.
3. Вайнерман Б. А., Нейумин Г. Г. Прибор для измерения подводной облученности / Экспериментальные методы исследования океана. - Севастополь: МГИ АНУССР, 1978. - С. 144 - 150.
4. Ведерников В. И. Первичная продукция и хлорофилл в Черном море в летне-осенний период / Структура и продукционные характеристики планктонных сообществ Черного моря. - Ред. М. Е. Виноградов, М. В. Флинт. - М: Наука, 1989. - С. 65 - 83.
5. Ведерников В. И. Распределение первичной продукции и хлорофилла в черном море в весенний и летний периоды. / Изменчивость экосистем Черного моря: естественные и антропогенные факторы. - Ред. М. Е. Виноградов. - М: Наука, 1991. - С. 128 - 147.
6. Ведерников В. И., Коновалов Б. В., Коблец-Мишке О. И. Сезонные изменения пигментов фитопланктона в прибрежных водах северо-восточной части Черного моря / Сезонные изменения черноморского планктона. Ред. Ю. И. Сорокин, В. И. Ведерников. - М: Наука, 1983. - С. 66 - 84.
7. Ведерников В. И., Демидов А. Б., Корнеева Г. А. Особенности распределения продукционных характеристик фитопланктона и скорость гидролиза природных полимеров в Черном море в осенний период // Океанология. - 1996. - 36, №2. - С. 250 - 259.
8. Ведерников В. И., Демидов А. Б. Вертикальное распределение первичной продукции и хлорофилла в различные сезоны в глубоководных районах Черного моря // Океанология. - 1997. - 37, №3. - С. 414 - 423.
9. Вишберг Г. Г., Муравлева Е. П., Финенко З. З. Некоторые данные по содержанию хлорофилла в планктоне и первичной продукции Черного моря / Тр. Севастоп. биол. ст. - 1964. - 17. - С. 212 - 220.
10. Виноградов М. Е., Сапожников В. В., Шушкина Э. А. / Экосистема Черного моря. - М: Наука, 1992. - 111 с.
11. Георгиева Л. В. Видовой состав и динамика фитоценоза. / Планктон Черного моря. Ред. А. В. Ковалев, З. З. Финенко. - Киев: Наукова Думка, 1993. - С. 31 - 54.
12. Демидов А. Б. Пространственно-временная изменчивость хлорофилла «а» в Черном море в зимне-весенний период // Океанология. - 1999. - 39, №5. - С. 755 - 767.
13. Карабашев Г. С. Флюоресценция в океане. - Л.: Гидрометеоздат, 1987. - 200 с.
14. Крупаткина Д. К., Кириллов И. В. Центральные районы моря, летний период 1980 г. / Динамика вод и продуктивность планктона Черного моря. - Ред. В. И. Зац, З. З. Финенко. - М: Координационный центр стран-членов СЭВ, 1988. - С. 231 - 239.
15. Левин И. М., Николаев В. П. Об оценке вертикального ослабления квантовой облученности в области фотосинтетически активной радиации в Черном море // Океанология. - 1992. - 32, №2. - С. 240 - 245.
16. Макарова Н. П., Чурилова Т. Я., Жоров С. В. Пространственно-временное распределение хлорофилла «а» и его соотношение с феофитином: северо-западная часть моря, осенний период 1983 г. / Динамика вод и продуктивность планктона Черного моря. - Ред. В. И. Зац, З. З. Финенко. - М: Координационный центр стран-членов СЭВ, 1988. - С. 272 - 282.
17. Маньковский В. И. Метод определения спектральных величин подводной квантовой облученности в области фотосинтетически активной радиации по глубине видимости белого диска // Мор. Гидрофиз. Журнал. 1999. - №3. - С. 84 - 88.
18. Микаэлян А. С., Нестерова Д. А., Георгиева Л. В. Зимнее «цветение» *Nitzschia delicatula* в открытых водах Черного моря / Зимнее состояние экосистемы открытой части Черного моря. Ред. М. Е. Виноградов. - Москва: ИОРАН, 1992. - С. 58 - 71.
19. Нестерова Д. А., Георгиева Л. В. Вертикальное распределение фитопланктона Черного моря в феврале / Зимнее состояние экосистемы открытой части Черного моря. - Ред. М. Е. Виноградов. - Москва: ИОРАН, 1992. - С. 51 - 57.
20. Николаев В. П., Сасин В. Д. Оптическая структура вод Черного моря в феврале-марте 1991 г. / Зимнее состояние экосистемы открытой части Черного моря. - Ред. М. Е. Виноградов. - Москва: ИОРАН, 1992. - С. 29 - 37.
21. Овчинников И. М., Москаленко Л. В., Попов Ю. И. и др. Некоторые особенности зимней гидрологической структуры Черного моря / Изменчивость экосистем Черного моря: естественные и антропогенные факторы. Ред. М. Е. Виноградов. - М: Наука, 1991. - С. 8 - 25.
22. Ратькова Т. Н. Фитопланктон открытой части Черного моря / Структура и продукционные ха

- рактеристики планктонных сообществ Черного моря. – Ред. М. Е. Виноградов, М. В. Флинт. М: Наука, 1989. – С. 38 – 52.
23. Руководство по гидрологическим работам в океанах и морях. – Л: Гидрометеиздат, 1977. – 775 с.
  24. Сеничкина Л. Г., Георгиева Л. В., Нестерова Д. А. и др. Фитопланктон Черного моря летом 1989: биомасса и ее связь с гидрологическими условиями / Изменчивость экосистем Черного моря: естественные и антропогенные факторы. – Ред. М. Е. Виноградов. – М., 1991. – С. 104 – 116.
  25. Современные методы количественной оценки распределения морского планктона. Ред. М.Е. Виноградов. – М: Наука, 1983. – 279 с.
  26. Сорокин Ю. И. Черное море. – Ред. М. Е. Виноградов. – М: Наука, 1982. – 216 с.
  27. Стельмах Л. В., Бабич И. И. Сезонные изменения отношения органического углерода к хлорофиллу «а» в фитопланктон прибрежных вод Черного моря в районе Севастополя // Океанология. – 2003. – 43, №6. – С. 875 – 884.
  28. Суханова И. Н., Погосян С. П., Вишивцев В. С. Временные изменения структуры популяций массовых видов весеннего цветения / Изменчивость экосистем Черного моря: естественные и антропогенные факторы. – Ред. М. Е. Виноградов. – М: Наука, 1991. – С. 117 – 127.
  29. Суханова И. Н., Георгиева Л. В., Микаэлян А. С., Сергеева О. М. Фитопланктон открытых вод Черного моря в поздневесенний период / Современное состояние экосистемы Черного моря. Ред. М. Е. Виноградов, М. В. Флинт. – М: Наука, 1987. – С. 86 – 97.
  30. Финенко З. З. Содержание хлорофилла в планктоне Черного и Азовского морей // Океанология. – 1964. – 4, вып.3. – С. 462 – 469.
  31. Финенко З. З. Расчет продукции фитопланктона в Черном море по содержанию хлорофилла // Биология моря. – 1970. – Вып.19. – С. 74 – 82.
  32. Финенко З. З., Крупаткина-Акинина Д. К. Влияние неорганического фосфора на скорость роста диатомовых водорослей / Биологическая продуктивность южных морей. – Ред. В.Н.Грезе. – Киев: Наук. Думка, 1974. – С. 120 – 135.
  33. Финенко З. З., Крупаткина Д. К. Первичная продукция в Черном море в зимне-весенний период // Океанология. – 1993. – 33, №1. – С. 97 – 104.
  34. Финенко З. З., Чурилова Т. Я., Сосик Х. М. Вертикальное распределение фотосинтетических характеристик фитопланктона в Черном море // Океанология. – 2004. – 44, №2. – С. 222 – 237.
  35. Allen C. B., Kanda J. E., Laws A. New production and photosynthetic rates within and outside a cyclonic mesoscale eddy in the North Pacific Subtropical Gyre // Deep-Sea Res. – 1996. – 43. – P. 917 – 936.
  36. Bienfang P. K., Harrison P. J. Sinking-rate and pigment responses to light-limitation in marine diatom: Implications to dynamics of chlorophyll maximum layers // Oceanol. Acta. – 1984. – 6. – P.55 – 62.
  37. Campbell L., Nolla H. A., Vaultot D. The importance of *Prochlorococcus* to community structure in the central North Pacific Ocean // Limnol. Oceanogr. – 1994. – 39. – P. 954 – 961.
  38. Chisholm S. W. Phytoplankton size / Primary productivity and biogeochemical cycles in the sea. Ed. P. Falkowski and A. Woodhead. – New York: Plenum Press, 1992. – P. 213 – 237.
  39. Cullen J. J. The deep chlorophyll maximum: comparing vertical profiles of chlorophyll *a* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1982. – 39. – P. 791 – 803.
  40. Fennel K., Boss E. Subsurface maxima of phytoplankton and chlorophyll: Steady-state solutions from a simple model // Limnol. Oceanogr. – 2003. – 48, № 4. – P. 1521 – 1534.
  41. Finenko Z. Z. Production in plant populations // Marine ecology – Ed. O. Kinne. – New York: John Wiley & Sons, 1978. – 5. – P. 13 – 87.
  42. Finenko Z. Z. Satellite determination of the vertical structure of phytoplankton biomass and primary production in the north east Atlantic ocean. Tech. Note № 1 / Commission of the European Communities, 1994.
  43. Finenko Z. Z., Hoepffner N., Williams R., Puiontkovski S. A.. Phytoplankton carbon to chlorophyll *a* ratio: response to light, temperature and nutrient limitation // Mar. Ecol. Journ. – 2003. – 2, №2. – P.40 – 64.
  44. Furuya K. Subsurface chlorophyll maximum in the tropical and subtropical western Pacific Ocean: vertical profiles of phytoplankton biomass and its relationship with chlorophyll *a* and particulate organic carbon // Marine Biology. – 1990. – 107. – P. 529 – 539.
  45. 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.
  46. Herbland A. Le maximum de chlorophyll dans l'Atlantique tropical oriental: description, écologie, interpretation // Océanogr. Trop. – 1983. – 18. – №2. – P. 295 – 316.
  47. Hoepffner N, Sturm B., Finenko Z., Larkin D. Depth-integrated primary production in the eastern tropical and subtropical North Atlantic basin from ocean colour imagery // Int. J. Remote Sens. – 1999. – 20. – P. 1435 – 1456.

48. Jeffrey S. W., Welschmeyer N. A. Spectrophotometric and fluorometric equations in common use in oceanography / Phytoplankton pigments in oceanography: guidelines to modern methods. – Eds. S. W. Jeffrey, R. F. Mantoura, S. W. Wright. – UNESCO, 1997. – P.597 – 615.
49. Jones D. R, Karl D. M., Laws E. A.. Growth rates and production of heterotrophic bacteria and phytoplankton in the North Pacific subtropical gyre // Deep-Sea Res. Part I. – 1996. – 43. – P. 1567 – 1580.
50. 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. 20237 – 20246.
51. Laws E. A., DiTullio G. R., Betzer P. B., Karl D. M., Carder K. L. Autotrophic production and elemental fluxes at 26°N, 155°W in the North Pacific Subtropical Gyre // Deep-Sea Res. – 1989. – 36. – P. 120 – 130.
52. Lefevre N, Taylor A., Gilbert F. 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, №5. – P. 1796 – 1807.
53. Lerman, A., Lal D., Dacey M. F. Stokes settling and chemical reactivity of suspended particles in natural waters / Suspended solids in water. – R. J. Gibbs (ed.). – Plenum. – 1974. – P. 17 – 47.
54. Li W.K.W., Harrison W. G. Chlorophyll, bacteria and phytoplankton in ecological province of the North Atlantic // Deep-Sea Res. Part II. – 2001. – 48. – P. 2271 – 2293.
55. Longhurst A. Ecological geography of the sea. – London: Academic Press, 1998.
56. Lorenzen, C. J. Surface chlorophyll as an index of the depth, chlorophyll content and primary productivity of the euphotic layer // Limnol. Oceanogr. – 1970. – 15. – P. 479 – 480.
57. Lorenzen C. J. A method for the continuous measurement of in vivo chlorophyll concentration // Deep-Sea Res. – 1966. – 14. – P. 735 – 745.
58. Menden-Deuer S., Lessard E. J. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton // Limnol. Oceanogr. – 2000. – 45, №3. – P.569 – 579.
59. Methods of seawater analysis. – Eds. K. Grasshoff et al. – Verlag Chemie, 1983. – 419 p.
60. Morel A., Berthon J. F. Surface pigments, algal biomass profiles, and potential production of the euphotic layer: relationships reinvestigated in view of remote-sensing applications // Limnol. And Oceanogr. – 1989. – 34, №8. – P.1545 – 1562.
61. Morel A. Optical modeling of the upper ocean in relation to its biogenous matter content (case I waters) // J. Geophys. Res. – 1988. – 93, No C9. – P. 10749 – 10768.
62. Pak H., Kieffer D. A., Kitchen J. C. Meridional variations in the concentration of chlorophyll and microparticles in the North Pacific Ocean // Deep-Sea Res. Part I. – 1988. – 35. – P. 1151 – 1171.
63. Platt T., Caverhill C., Sathyendranath S. Basin-scale estimates of oceanic primary production by remote sensing: the north Atlantic // J. Geophys. Res. – 1991. – 96, No.C8. – P. 15147 – 15159.
64. Platt T., Herman A. W. Remote sensing of phytoplankton in the sea: surface layer chlorophyll as an estimate of water-column chlorophyll and primary production // Int. J. Remote Sens. – 1983. – 4. – P. 343 – 351.
65. Platt T., Sathyendranath S., Caverhill C. M., Lewis M. R. Ocean primary production and available light: Further algorithms for remote sensing // Deep-Sea Res. – 1988. – 35. – P. 855 – 879.
66. Sathyendranath S., Longhurst A., Caverhill C. M., Platt T. Regionally and seasonally differentiated primary production in the North Atlantic // Deep-Sea Res. – 1995. – 42, №10. – P. 1173 – 1802.
67. Steele J., Yentsch C. S. The vertical distribution of chlorophyll // J. Mar. Biol. Assoc. (U.K.) – 1960. – 39. – P. 217 – 226.
68. Steele J. A study of production in the Gulf of Mexico // J. Mar. Res. – 1964. – 3. – P. 211 – 222.

Поступила 12 ноября 2004 г.

**Вертикальний розподіл хлорофілу і флуоресценції в Чорному морі. З. З. Фіненко, Т. Я. Чурилова, Р. І. Лі.** На підставі узагальнення великої кількості даних, отриманих у результаті досліджень багатьох авторів, встановлені тимчасові і регіональні зміни вертикального розподілу концентрації хлорофілу, флуоресценції. У холодний період (із грудня по березень), коли вертикальне перемішування поверхневого шару відбувається досить активно, концентрація хлорофілу в глибоководних районах моря розподілена відносно рівномірно в шарі до 40 - 50м. У теплий період (із травня по жовтень), після встановлення температурної стратифікації у верхньому шарі, переважають профілі з одним максимумом хлорофілу. Глибина розташування максимуму хлорофілу міняється в широких межах і залежить від його концентрації. Збільшення змісту хлорофілу в планктоні приводить до зниження прозорості води і кількості світла, що проникає у водну товщу, унаслідок чого зменшується зона фотосинтезу і піднімається максимум хлорофілу. Адаптація фітопланктону до світла і швидкість потоку біогенних речовин із глибинних шарів до поверхні є основними факторами, що регулюють форму вертикального профілю хлорофілу і його відносний вміст у фітопланктоні. У літній період вертикаль

ний розподіл концентрації хлорофілу і біомаси фітопланктону не збігаються. Вони розрізняються по глибині розташування максимумів і їхній амплітуді. Ці розходження обумовлені зміною внутрішньоклітинної концентрації хлорофілу у водоростей, що живуть при різних світлових умовах. Влітку в поверхневому шарі відношення хлорофілу до органічного вуглецю у фітопланктоні ( $Chl:C$ ) у середньому складає 0.007, на нижній межі евфотичної зони - 0.035. У зимовий період  $Chl:C$  відношення у верхньому перемішаному шарі не змінюється з глибиною й у середньому складає 0,025. Описані закономірності дозволяють з достатньою для багатьох практичних задач точністю відновлювати вертикальний профіль хлорофілу і біомаси фітопланктону по концентрації хлорофілу в поверхневому шарі, що відкриває нові можливості для ефективного використання супутникових даних при рішенні екологічних задач, пов'язаних із продуктивністю і евтрофікацією Чорного моря.

**Ключові слова:** Чорне море, флуоресценція, хлорофіл  $a$ , фітопланктон, біогенні речовини, світло

**Vertical distribution of chlorophyll and fluorescence in the Black Sea. Z. Z.Finenko, T. Ya. Churilova, R. I. Lee.** Temporal and regional changing of vertical distribution of chlorophyll and fluorescence have been revealed using big massive of data obtained by many investigators. In the cold period (December – March) when vertical mixing of upper layer is very intensive the uniform vertical distribution of chlorophyll  $a$  concentration is typical for 0-50 m layer in deep-water regions of sea. In warm period (May – October), when the temperature stratification was formed in upper layer, the vertical profiles with one maximum prevailed. The depth of chlorophyll maximum varied significantly and depended on chlorophyll concentration. Increasing of chlorophyll content in plankton results in decreasing of water transparency and irradiance penetration into water layer. It leads to narrow euphotic zone and shallow chlorophyll maximum. Photoadaptation of phytoplankton and rate of nutrients flux from deeper layer to surface are appeared main factors regulating the shape of chlorophyll vertical profile and relative chlorophyll content in phytoplankton. In summer chlorophyll profile differs from phytoplankton biomass profile in amplitude and depth of maximum. These differences due to changing of intracellular chlorophyll concentration ( $Chl:C$ ), because algae adapt to different ambient irradiance. In summer the mean  $Chl:C$  ratio is 0.007 in surface layer and 0.035 – near the bottom of euphotic zone. In winter in mixed layer  $Chl:C$  ratio doesn't change with depth and is equal 0.025 on average. Obtained relationships allow to retrieved vertical profile of chlorophyll and phytoplankton biomass based on surface chlorophyll concentration, which give new opportunity for effective using of remote sensing data for solving ecological problems related to productivity and eutrophication in marginal seas.

**Key words:** The Black Sea, chlorophyll  $a$ , fluorescence, phytoplankton, nutrients, irradiance