

УДК 574.583

## СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ЭФФЕКТИВНОСТИ РАБОТЫ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА ФИТОПЛАНКТОНА В ПРИБРЕЖНЫХ РАЙОНАХ ЧЕРНОГО МОРЯ

© 2018 г. В. С. Цилинский<sup>1, \*</sup>, В. В. Суслин<sup>2,</sup>, З. З. Финенко<sup>1, \*\*</sup><sup>1</sup>Институт морских биологических исследований РАН, Севастополь, Россия<sup>2</sup>Морской гидрофизический институт РАН, Севастополь, Россия

\*e-mail: tsilinsky@gmail.com

\*\*e-mail: zosim\_finenko@mail.ru

Поступила в редакцию 30.03.2016 г.

После доработки 07.07.2016 г.

Исследования флуоресцентных характеристик фитопланктона в прибрежных районах Черного моря у берегов Крыма показали, что сезонная динамика активности фотосинтетического аппарата фитопланктона в Севастопольской бухте и на шельфе идентичны. Среднемесячные значения фотохимической эффективности фотосистемы 2 в течение года изменяются в узких пределах и близки к значениям у диатомовых и динофитовых водорослей, выращенных при оптимальных условиях. Фитопланктон в прибрежных районах Черного моря обеспечен биогенными веществами, условия развития близки к оптимальным. Интенсивность света, насыщающая скорость электронного транспорта, увеличивается от зимы к лету в 7 раз. Летом она совпадает с величинами, полученными по измерениям скорости фотосинтеза фитопланктона, зимой различается до 5 раз.

DOI: 10.1134/S0030157418040111

### ВВЕДЕНИЕ

Молекулы хлорофилла а входят в состав пигментной системы всех автотрофных видов водорослей. При облучении хлорофилла светом определенной длины волны он флуоресцирует. Основная доля флуоресценции связана с хлорофиллом, входящим в состав фотосистемы 2. Интенсивность флуоресценции зависит от его количества и доли световой энергии, неусвоенной в процессе фотосинтеза. Усвоенная часть энергии используется в фотохимических процессах фотосистемы 2 (ФС2), которые тесно связаны с фотосинтетической способностью водорослей. Неусвоенная часть энергии частично рассеивается в виде тепла, а частично излучается в виде флуоресценции. Таким образом, по изменениям в флуоресценции можно судить об эффективности фотохимических реакций фотосистемы 2, которая определяет физиологическое состояние водорослей [20]. Такой подход к исследованию фитопланктона позволяет, не разрушая структуру фитопланктонного сообщества, быстро и точно оценивать фотосинтетическую способность водорослей.

Флуоресцентные характеристики чувствительны к световой предыстории клетки и обеспеченности фитопланктона биогенными веществами. При уменьшении облученности скорость фото-

химических реакций увеличивается. Это связано с тем, что реакционные центры “открываются” и приобретают способность утилизировать свет для фотохимических реакций. Активность фотохимических процессов оценивается по различиям флуоресценции при “открытых” и “закрытых” реакционных центрах (РЦ). В стрессовых условиях доля открытых РЦ уменьшается. Для правильной оценки воздействия стрессовых условий необходимо знать флуоресцентные характеристики разных видов водорослей в оптимальных условиях. Изменение флуоресценции при переходе из открытого состояния РЦ в закрытое описывается индукционной кривой. Кроме начального значения и максимума на этой кривой регистрируются перегибы, отвечающие за различные аспекты состояния ФС2. В последние годы разработан ряд моделей для оценки скорости фотосинтеза и определения эффективности работы фотосинтетической системы фитопланктона, в которые входят показатели индукционной кривой [18], [21]. Изучая флуоресценцию фитопланктона при различных световых условиях, можно определить скорость электронного транспорта, которая связана со скоростью фотосинтеза.

Несмотря на широкое применение флуоресцентных методов для оценки эффективности работы фотосинтетического аппарата фитопланк-

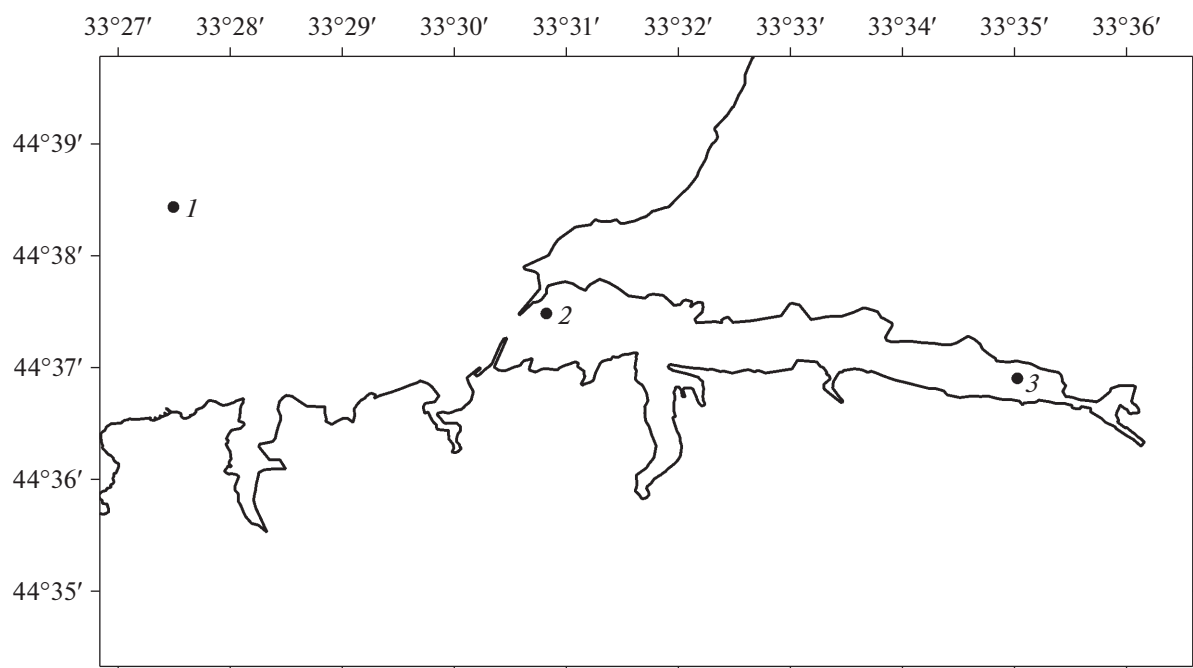


Рис. 1. Схема станций отбора проб. 1, 2, 3 – Номера станций.

тона, сезонная динамика флуоресцентных показателей изучена недостаточно. Существуют лишь единичные работы, рассматривающие изменения показателей флуоресценции во времени [9].

Цель работы — определить сезонную динамику фотохимической эффективности фотосистемы 2 ( $F_v/F_m$ ) и скорости электронного транспорта в фотосинтетическом аппарате фитопланктонного сообщества, обитающего в поверхностном слое в Севастопольской бухте и на шельфе у Севастополя.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в 2013–2014 гг. на трех станциях: ст. 1 располагалась в шельфовом районе в 2 милях от б. Круглой, ст. 2 находилась у выхода из Севастопольской бухты, ст. 3 — в ее кутовой (рис. 1) части.

Пробы воды отбирали 1–2 раза в месяц в слое воды 0–2 м 5-литровым батометром. Глубина на станциях составляла 60, 18, 10 м соответственно. До измерения показателей флуоресценции пробы находились в темноте в течение 3–4 часов. Исследования суточной ритмики  $F_v/F_m$  проводились летом 2013 г. на океанографической платформе на южном берегу Крыма (поселок Качивели). Измерения проводили после 30 минут адаптации водорослей к темноте. В применявшемся в данной работе флуориметре “МЕГА-25” реализован метод измерения уровня переменной флуоресценции в темноте  $F_0$  при помощи коротких зондирующих вспышек, индукционной кривой и максимально-

го уровня  $F_m$  при помощи насыщающей вспышки длительностью в 1.5 секунды [5]. Прибор “МЕГА-25” позволяет регулировать интенсивность сигнала флуоресценции при помощи изменений мощности насыщающего импульса и напряжения на ФЭУ. Для измерений была выбрана яркость импульса в  $3035 \text{ мкмоль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$ , как в работе [2]. Измерения проводились в диапазоне напряжений от 366 В до 588 В. Для сравнения значений  $F_0$  при помощи измерений интенсивности сигнала ацетонного экстракта фотосинтетических пигментов при различных напряжениях была построена калибровочная кривая, с помощью которой значения приводились к 474 В. Поправки на флуоресценцию растворенной органики проводили вычитанием из полученных результатов значения флуоресценции воды, профильтрованной через нуклеопоровый фильтр с диаметром пор 0.2 мкм. Для оценки относительной облученности на различных глубинах определяли относительную прозрачность по диску Секки.

При регистрации переменной флуоресценции фитопланктона для адаптированной в течение 3–4 часов к темноте пробы определялась индукционная кривая флуоресценции, которая характеризуется следующими показателями: начальным уровнем переменной флуоресценции ( $F_0$ ), максимальным уровнем переменной флуоресценции ( $F_m$ ), уровнями переменной флуоресценции на перегибах кривой ( $F_j$ ,  $F_l$ ). По измеренным показателям рассчитывали переменную флуоресценцию  $F_v = F_m - F_0$  и фотохимическую эффектив-

ность фотосистемы  $2 F_v/F_m$  — это соотношение отражает долю открытых реакционных центров от общего количества РЦ в темноте.

После измерения темновых значений  $F_v/F_m$  пробы адаптировали к 5–6 различным интенсивностям света в течение 10 минут для оценки чувствительности фотосинтетического аппарата к свету по значениям минимальной флуоресценции на свету ( $F_0'$ ), максимальной флуоресценции на свету ( $F_m'$ ) и переменной флуоресценции на свету ( $F_v'$ ) при 4–5 интенсивностях света от 50 до 900 мкмоль м<sup>-2</sup> с<sup>-1</sup>. Затем по этим измерениям определялась относительная скорость электронного транспорта ( $rETR$ ) по уравнению:  $rETR = F_v'/F_m' * E$ , где  $E$  — интенсивность света, при которой проводились измерения [19]. Зависимость электронного транспорта от интенсивности света описывалась по уравнению:

$$rETR(E) = rETR_S \times \left[ 1 - \exp\left(-\frac{\alpha E}{rETR_S}\right) \right] \exp\left(-\frac{\beta E}{rETR_S}\right),$$

где  $\alpha$  — тангенс начального угла наклона кривой,  $rETR_S$  — максимальное значение электронного транспорта,  $\beta$  — угол наклона кривой на снижающемся участке. При  $\beta = 0$  уравнение упрощается до:

$$rETR(E) = rETR_S \left[ 1 - \exp\left(-\frac{\alpha E}{rETR_S}\right) \right].$$

По параметрам этого уравнения вычислялась насыщающая электронный транспорт интенсивность освещения  $E_k$ , при которой нарастание скорости электронного транспорта прекращалось:

$$E_k = rETR_S \left( \frac{1}{\alpha + \beta} \right) \left( \frac{\beta}{\alpha + \beta} \right)^{\beta/\alpha}.$$

При  $\beta = 0$  формула упрощается до:

$$E_k = \frac{rETR_S}{\alpha}.$$

Величина среднего эффективного сечения поглощения света пигментами одного РЦ ( $\sigma_{PSII}$ ) для прибора типа “МЕГА-25” оценивалась методом, предложенным в работе [2]. На индукционной кривой определялось время достижения пика  $J(\tau_1)$  на графике и проводились вычисления по следующей формуле:

$$\sigma_{PSII} = \frac{1/\tau_1}{F_v/F_m I_0},$$

где  $I_0$  — интенсивность насыщающего импульса в приборе. Для определения значений  $\sigma_{PSII}$  было выполнено 15 измерений на станции 3 в зимне-весенний период 2013–2014 гг., когда чувстви-

тельность прибора была достаточна для ее измерения.

Количество фотосинтетически активной радиации измерялось на крыше лабораторного корпуса МГИ на мысе Хрустальный на высоте 80 м. Непрерывные измерения проводились квантометром QSL-2100 в течение суток [6]. Также использовались результаты, полученные с установленного на спутниках прибора MODIS [http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/cgi/browse.pl?sen=am]. Между измеренными и рассчитанными среднесуточными значениями, полученными в разные сезоны, наблюдалась тесная корреляция. В дни, когда прямые измерения не проводились, для оценки использовались скорректированные спутниковые данные по полученной зависимости.

### РЕЗУЛЬТАТЫ

Значения  $F_0$  внутри бухты и на шельфе изменялись в пределах одного порядка величин (0.05–0.5). На шельфе максимальные значения  $F_0$  наблюдались в период весеннего развития фитопланктона: в 2013 г. в марте–апреле, в 2014 г. — в апреле–мае в течение 3 недель (рис. 2). В летний период они уменьшались до 5 раз.

Слабый осенний максимум зарегистрирован в сентябре–октябре. Зимой они изменялись в пределах 0.1–0.2. На выходе из бухты характер сезонной динамики отличался от данных, полученных на шельфе. В весенний и летний (март–июнь) период наблюдалось три максимума значений  $F_0$ , которые по абсолютным величинам были в 1.5–2 раза выше. Осенью зарегистрировано два максимума: амплитуда первого, наблюдавшегося в сентябре, — была сравнима с весенней, в октябре — в 2 раза ниже. В кутовой части бухты сезонная динамика  $F_0$  была такой же, как и на выходе из бухты, хотя абсолютные значения были несколько выше. Сезонная динамика в течение 2-х лет была сходна. Между величинами  $F_0$  и концентрацией хлорофилла наблюдалась линейная зависимость с высоким коэффициентом детерминации:

$$[chl] = 6.1F_0 + 0.25,$$

где  $[chl]$  — концентрация хлорофилла, мг/м<sup>3</sup>. Коэффициент детерминации  $R^2$  составил 0.81, количество проб  $N = 36$ .

Рассчитанные по этому уравнению сезонные значения концентрации хлорофилла приведены в таблице. Концентрация хлорофилла варьировала от 0.38 до 5.4 мг/м<sup>3</sup>.

На всех станциях в течение двух лет между  $F_0$  и  $F_m$  наблюдалась тесная корреляция с коэффициентами детерминации 0.93–0.95. В то же время, отношение  $F_v/F_m$  изменяется в течение года (рис. 3).

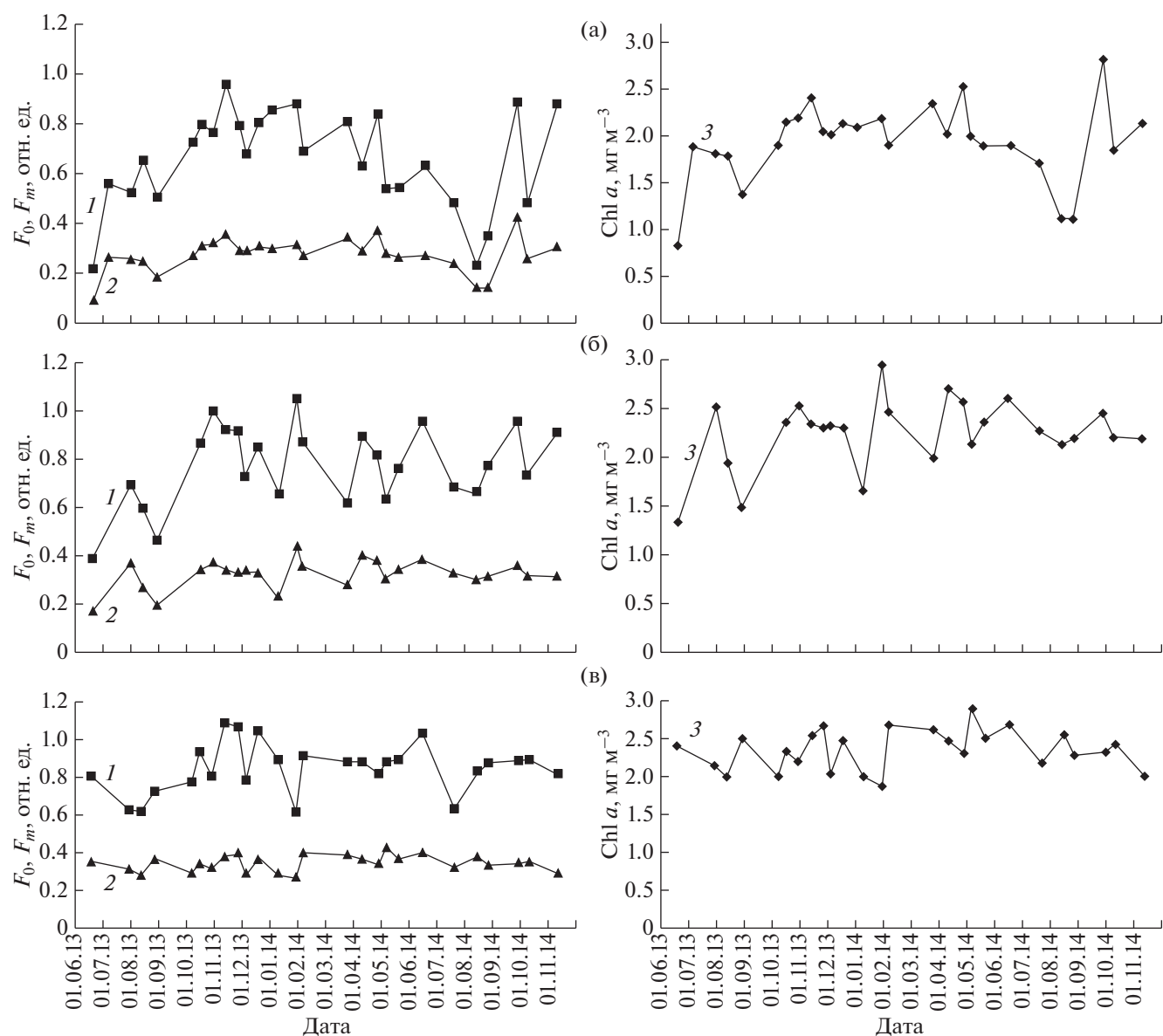


Рис. 2.  $F_0$ ,  $F_m$  и концентрация хлорофилла (Хл "а") на ст. 1(а), ст. 2(б), ст. 3(в). 1 –  $F_m$ , 2 –  $F_0$ , 3 – концентрация хлорофилла.

Максимальные значения зафиксированы в зимний период, минимальные – в летний.

Различия между зимними и летними величинами составляли 20–30%. Весной и осенью средние отношения  $F_v/F_m$  для всех станций равны 0.54–0.6 (таблица). В целом сезонные величины близки к величинам, наблюдаемым в культурах водорослей, выращенных при оптимальных условиях минерального питания (0.65) [20].

Достоверной корреляции между  $F_v/F_m$ , интенсивностью солнечного света и температурой не выявлено.

Результаты измерения суточной ритмики  $F_v/F_m$  показали, что в течение светлого времени значе-

ния варьировали от 0.4 до 0.45, в ночное время – в 1.5 раза выше (рис. 4).

В целом восстановление ФС2 после фотоингибирования в светлое время суток происходило в течение нескольких часов. Резкое увеличение значений наблюдалось с 18 до 22 часов. Таким образом, внутригодовое изменение этого параметра не связано с ингибированием освещением, температурой и обеспеченностью биогенными элементами. Есть веские основания предположить, что максимальное значение, наблюдаемое в зимний период, связано с развитием диатомовых водорослей, а минимум в летний период – с развитием динофитовых, у которых этот параметр меньше [3].

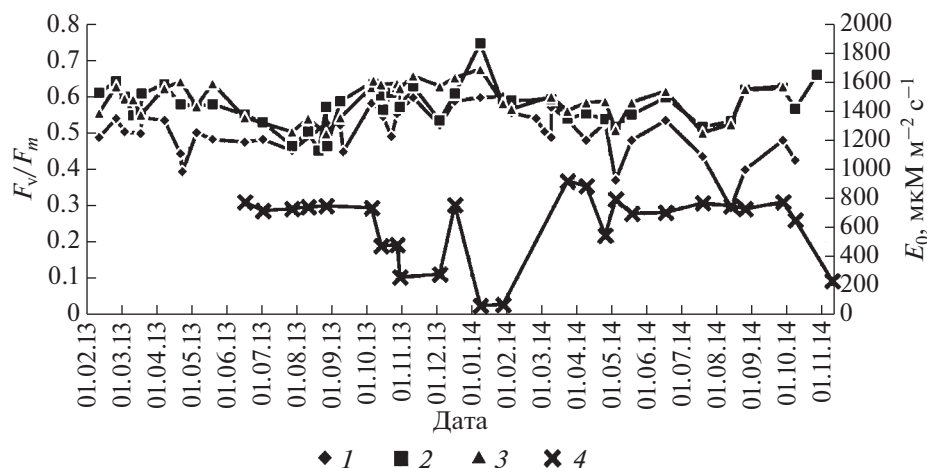


Рис. 3. Динамика фотохимической эффективности фотосистемы 2 в акватории Севастополя в 2013–2014 гг. 1 – ст. 1, 2 – ст. 2, 3 – ст. 3, 4 – средняя облученность в световой день.

Значения  $\sigma_{PSII}$  в зимний и весенний сезоны варьировали в пределах от 300 до 450 Å<sup>2</sup> со средним значением 370 Å<sup>2</sup>, достоверно не различавшимся между годами. Значение  $E_k$  изменялось в течение года от 77 до 466 мкмоль м<sup>-2</sup> с<sup>-1</sup>. Минимальные величины наблюдались в зимний период, максимальные – летом (рис. 5).

ОБСУЖДЕНИЕ

Севастопольская бухта подвержена действию стока бытовых вод и реки Черной. Удельный водосбор (отношение площади бассейна к площади водоема) для бухты достигает 60, что говорит об огромном влиянии суши на воды бухты. 80% стока реки Черной приходится на зиму и весну. Концентрации биогенных элементов в ней превыша-

ют концентрации в морской воде в 5–7 раз для аммония, 1.5–2 раза для нитритов, 1.6 для нитратов, 7–9 для фосфатов [1]. По совокупному влиянию биогенных элементов антропогенного происхождения ст. 1 отнесена к условно чистой, ст. 2 – к зоне слабого загрязнения, а кутовая часть, ст. 3, наиболее сильно подверженная влиянию стока реки Чёрной и антропогенному действию, – к зоне умеренного загрязнения.

Несмотря на разный гидрохимический режим, величины  $F_v/F_m$  на всех станциях оказались относительно высокими (0.45–0.65), характерными для микроводорослей, выращенных при оптимальных условиях света и минерального питания [21]. Так, у морских диатомовых водорослей они находятся в пределах 0.5–0.7 (в среднем 0.6), у динофитовых – 0.45–0.6 (в среднем 0.5), у приме-

Среднесезонные значения показателей активной флуоресценции фитопланктона и абиотические факторы среды

номер станции	Фотохимическая эффективность фотосистемы 2 ( $F_v/F_m$ )			Насыщающая электронный транспорт радиация ( $E_k$ ), мкмоль м <sup>-2</sup> с <sup>-1</sup>			Хл “а”, мг/м <sup>3</sup>			Глубина видимости диска Секки, м			Температура, °С		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Весна 2013 г.	0.54	0.58	0.60	–	–	–	1.2	2.4	2.6	18	8	4	10.3	8.9	11.3
Лето 2013 г.	0.57	0.51	0.53	350	437	431	0.7	1.9	3.0	17	8	6	23.6	23.8	24.9
Осень 2013 г.	0.62	0.61	0.62	186	249	199	0.9	2.0	2.3	14	7	3	15.4	15.3	14.8
Зима 2013/2014 гг.	0.62	0.61	0.59	99	211	224	1.1	1.5	1.5	10	8	3	9.7	9.2	10.3
Весна 2014 г.	0.53	0.55	0.54	126	100	102	1.2	2.6	3.4	9	7	4	9.6	9.3	11.2
Лето 2014 г.	0.52	0.57	0.56	160	228	229	0.5	2.5	3.0	13	8	5	24.7	24.9	25.2
Осень 2014 г.	0.54	0.62	0.61	238	340	347	0.8	2.0	2.7	14	8	3	14.9	14.8	15.7

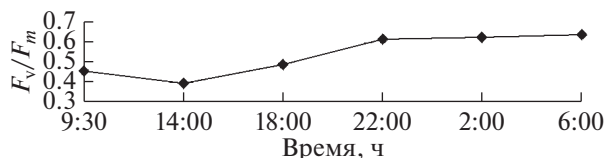


Рис. 4. Суточный ход фотохимической эффективности фотосистемы 2 на океанографической платформе в поселке Качивели. 1 – Фотохимическая эффективность фотосистемы 2.

зиофитовых – 0.4–0.6 (в среднем 0.5) [20]. Наибольшие различия между видами зарегистрированы у синезеленых водорослей – от 0.1 до 0.6.

В исследованных нами районах  $F_v/F_m$  в зимний и осенний период в среднем были равны 0.61 и 0.62 соответственно (табл. 1). В весенний и летний период они были ниже: 0.53–0.57. Таким образом, условия среды были благоприятными для развития фитопланктона в поверхностном слое воды. Различия между минимальными и максимальными величинами  $F_v/F_m$  в течение года составили 15%. Следует отметить, что наши измерения проводились через 3–4 ч после отбора проб. Известно, что при переносе фитопланктона в темноту прекращают работу механизмы, рассеивающие избыточную энергию в виде тепла, и начинается ресинтез поврежденных белков фотосинтетического аппарата. Если в начальный момент значения  $F_v/F_m$  в пробах, отобранных в полдень и вечером, различались в 10 раз, то после нахождения в темноте в течение трех часов различия не превышали 15% [4]. Это говорит о том, что снижение флуоресценции вследствие фотоингибирования, наблюдаемое при высокой интенсивности солнечной радиации, носит обратимый ха-

рактер. Если бы на фотосинтетический аппарат фитопланктона действовали токсические вещества или недостаток минерального питания, величина  $F_v/F_m$  не восстанавливалась бы так быстро. На основании этого можно предположить, что в прибрежных районах Черного моря концентрация биогенных веществ не лимитировала эффективность работы ФС2 у фитопланктона.

В районе устья реки Дунай, где постоянно происходит пополнение биогенными веществами, в сентябре значения  $F_v/F_m$  были максимальными и полностью совпали с величинами для этого времени в бухте. По-видимому, различия в величинах между летним и зимним периодами в большей мере связаны с изменением таксономического состава водорослей, чем с концентрацией биогенных веществ. Таким образом, измерения, выполненные в Севастопольской бухте и прибрежных районах у берегов Крыма, а также в устье Дуная и в северо-западной части Черного моря показывают, что активность фотосинтетического аппарата водорослей не подвергалась стрессовому воздействию и была близка к активности водорослей, выращенных в оптимальных условиях в культурах [7]. Такие же высокие значения были получены в других прибрежных районах [14].

Следует отметить, что при сравнении результатов крайне важно учитывать суточную ритмику и длительность темновой адаптации фитопланктона. При непрерывной регистрации этого параметра в течение суток максимальные значения наблюдались в ночное время и были примерно в 2 раза выше, чем днем [18]. Схожие результаты получены нами при исследовании суточного хода  $F_v/F_m$  в Черном море. Так как измерения проводились спустя 3–4 ч после отбора проб, когда фо-

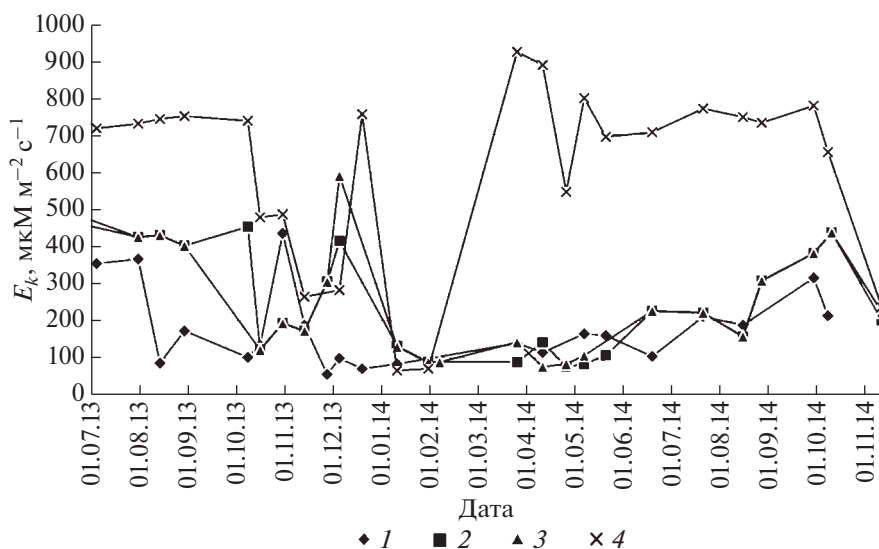


Рис. 5. Сезонная динамика интенсивности облучения, насыщающей электронный транспорт ( $E_k$ ) в 2013–2014 годах. 1 – ст. 1, 2 – ст. 2, 3 – ст. 3, 4 – средняя облученность в световой день.

тосинтетический аппарат полностью восстанавливался, мы не могли получить корреляции между  $F_v/F_m$  и солнечной радиацией. При мгновенных измерениях при помощи проточного флуориметра  $F_v/F_m$  достигает максимальных значений в ночное время, и они примерно в 2 раза ниже, чем днем.

Сезонная динамика  $F_v/F_m$  в Черном море и в субтропических водах одинакова. Так, исследования в районе Гавайских островов в течение 2 лет показали, что максимальные значения наблюдаются в январе–феврале, а минимальные — в августе–сентябре [10]. Все измерения проводились в ночное время, когда трудно было ожидать последствий фотоингибирования  $F_v/F_m$  [11]. Различия между максимальными величинами в зимний и минимальными в летний период в верхнем перемешанном слое достигали 1.5 раз. Авторы предполагают, что низкие значения связаны с недостатком биогенных веществ. В то же время, более поздние исследования показывают, что у разных видов цианобактерий, преобладавших в этом районе, значения  $F_v/F_m$  при полной обеспеченности водорослей питательными веществами могут различаться. У *Synechococcus* значения не превышают 0.3 [22], у цианобактерий, способных ассимилировать свободный азот, они достигают 0.7 [9]. Поэтому без анализа видового состава фитопланктона трудно судить о влиянии биогенных элементов на активность фотосинтетического аппарата.

Следует отметить, что при сравнении результатов крайне важно учитывать время суток, когда проводились измерения, и длительность темновой адаптации фитопланктона. При непрерывной регистрации этого параметра в течение суток максимальные значения в Черном море наблюдались в ночное время и были примерно в 2 раза выше, чем днем [18]. Близкие результаты получены в северной части Тихого Океана [23], и нами в Черном море (рис. 4). В то же время, при недостатке биогенных веществ суточный ход  $F_v/F_m$  отличается. Обобщение 140000 измерений, проведенных в тропической части Тихого океана, показало, что наблюдаются три режима суточных изменений  $F_v/F_m$ . В дневное время режимы выделены по двум признакам — снижению  $F_v/F_m$  ночью и максимуму на рассвете. Первый тип — преимущественно для субтропической зоны и характеризуется небольшим ночным снижением и значительным рассветным максимумом. Он связан с недостатком макроэлементов. Второй режим распространён в тропической зоне и характеризуется сильным снижением в ночное время и значительным максимумом на рассвете, что обусловлено одновременным лимитированием по железу и макроэлементам. Третий режим описывается значительным ночным снижением и

небольшим максимумом на рассвете, и наблюдается при недостатке железа в условиях обеспеченности макроэлементами [8].

Размеры реакционных центров  $\sigma_{PSII}$  зависят от таксономического состава водорослей [17]. В ряду “цианобактерии—диатомовые—динофитовые” величины  $\sigma_{PSII}$  увеличиваются. Размеры реакционных центров зависят также от стратегии адаптации водорослей к условиям освещения. Одни виды, адаптируясь к свету, увеличивают размер  $\sigma_{PSII}$ , у других он остается постоянным. При первом типе адаптации увеличивается “размер” антенны фотосистемы 2, рассчитанный на единицу поглощенного углерода, растет количество пигментов и возрастает  $\sigma_{PSII}$ . При втором — увеличивается количество реакционных центров, а размеры антенны и  $\sigma_{PSII}$  остаются постоянными [15].

Абсолютная скорость электронного транспорта зависит от  $\sigma_{PSII}$ ,  $F_v'/F_m'$  и интенсивности облучения. Изменения относительного электронного транспорта и скорости фотосинтеза от интенсивности света имеют одинаковый характер. При полностью индуцированном фотосинтезе скорость роста электронного транспорта превышает скорость фотосинтеза, измеренного по выделению кислорода. Если фотосинтез не индуцирован полностью, рост скорости электронного транспорта может идти параллельно росту скорости фотосинтеза или отставать от нее [12]. В течение года величины  $E_k$  с увеличением температуры от 8 до 20°C повышались почти в 7 раз. В летний период величины, полученные по изменению скорости электронного транспорта и скорости фотосинтеза от света, совпадали [13]. Зимой значения  $E_k$  по скорости фотосинтеза превышали значения, полученные по электронному транспорту. По-видимому, это связано с тем, что в зимнее время фитопланктон адаптирован к низкой величине освещенности, а в летнее — к более интенсивному свету.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 16-05-00076).

Авторы благодарят рецензента за ценные замечания, значительно улучшившие первоначальный вариант статьи.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Иванов В.А., Овсяный Е.И., Репетин Л.Н. и др. Гидролого-гидрохимический режим Севастопольской бухты и его изменения под воздействием климатических и антропогенных факторов: Препринт. Севастополь: МГИ НАН Украины, 2006.
2. Колюхов И.В. Изменение параметров флуоресценции диатомовой водоросли *Thalassiosira weissflogii* в процессе роста при разных условиях облучения и минерального питания. Дисс. ... канд биол. наук.: 03.00.02 М., 2009. 102 с.

3. Лопухина О.А., Манжос Л.А. Фитопланктон Севастопольской бухты (Черное море) в теплый и холодный периоды 2001–2002 гг. // Экология моря. 2005. Вып. 69. С. 25–31.
4. Осипов В.А. Зависимость флуоресцентных параметров микроводорослей от факторов среды, включая антропогенные загрязнения. Автореф. дисс. ... канд биол. наук: 03.00.16, 03.00.02 М., 2006. 31 с.
5. Погосян С.И., Гальчук С.В., Казимирко Ю.В. и др. Применение флуориметра “Мега-25” для определения количества фитопланктона и оценки состояния его фотосинтетического аппарата // Вода: химия и экология. 2009. № 2. С. 34–40.
6. Суслин В.В., Шокуров М.В., Чурилова Т.Я., и др. Фотосинтетически активная радиация в г. Севастополь: измерения и численные расчеты // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа под ред. Иванова В.А. Севастополь: МГИ НАН Украины, 2014. Вып. 28. С. 345–355.
7. Цилинский В.С. Максимальная эффективность фотосинтеза фитопланктона Черного моря в осенний период // Материалы научно-практической конференции “Экологические проблемы Азово-Черноморского региона и комплексное управление прибрежной зоной” (29 сентября–5 октября 2014 г.) / Под ред. Рубцовой С.И., Севастополь: ЭКОСИ – Гидрофизика, 2014. 231 с.
8. Behrenfeld M.J., Wohrington R., Sherrell R.M. et al. Controls on tropical Pacific Ocean productivity revealed through nutrient stress diagnostics // Nature. 2006. № 7106. V. 442. P. 1025–1028.
9. Berman-Frank I., Quigg A., Finkel Z.V. et al. Nitrogen fixation strategies and Fe requirements in cyanobacteria // Limnol. Oceanogr. 2007. № 5. V. 52. P. 2260–2269.
10. Corno G., Retelier R.M., Abbott M.R., Karl D.M. Assessing primary production variability in the North Pacific Subtropical Gyre: a comparison of fast repetition rate fluorometry and 14 C measurements // J. Phycol. 2006. № 1. V. 42. P. 51–60.
11. Corno G., Retelier R.M., Abbott M.R., Karl D.M. Temporal and vertical variability in photosynthesis in the North Pacific Subtropical Gyre // Limnol. Oceanogr. 2008. № 4. V. 53. P. 1252–1265.
12. Enríquez S., Rodríguez-Román A. Effect of water flow on the photosynthesis of three marine macrophytes from a fringing-reef lagoon // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2006. V. 323. P. 119–132.
13. Finenko Z.Z., Churilova T.Ya., Sosik H.M., Bastruk O. Variability of photosynthetic parameters of the surface phytoplankton in the Black Sea // Oceanology. 2002. № 1. V. 42. P. 53–67.
14. Konyukhov I.V., Selina M.S., Morozova T.V. et al. Experience of continuous fluorimetric monitoring of phytoplankton at a mooring station // Oceanology. 2012. № 1. V. 52. P. 130–140.
15. Kolber Z., Falkowski P.G. Use of active fluorescence to estimate phytoplankton photosynthesis in situ // Limnol. Oceanogr. 1993. № 8. V. 38. P. 1646–1665.
16. Kolber Z.S., Prášil O., Falkowski P.G. Measurements of variable chlorophyll fluorescence using fast repetition rate techniques: defining methodology and experimental protocols // BBA Bioenergetics. 1998. № 1. V. 1367. P. 88–106.
17. Moore C.M., Suggest D.J., Hickman A.E. et al. Phytoplankton photoacclimation and photoadaptation in response to environmental gradients in a shelf sea // Limnol. Oceanogr. 2006. № 2. V. 51. P. 936–949.
18. Pogosyan S.I., Matorin D.N. Variability in the Condition of the Photosynthetic System of the Black Sea Phytoplankton // Oceanology. 2005. V. 45. P. 139–148.
19. Sónia Cruz, Seródio J. Relationship of rapid light curves of variable fluorescence to photoacclimation and non-photochemical quenching in a benthic diatom // Aquatic Botany. 2008. № 3. V. 88. P. 256–264.
20. Strasser R.J., Tsimilli-Michael M., Srivastava A. Analysis of the chlorophyll a fluorescence transient // Chlorophyll a fluorescence: a signature of photosynthesis ed. Papageorgiou Dordrecht: Springer, 2004. P. 321–362.
21. Suggest D.J., Moore C.M., Hickman A.E., Geider R.J. Interpretation of fast repetition rate (FRR) fluorescence: signatures of phytoplankton community structure versus physiological state // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2009. V. 376. P. 1–19.
22. Suggest D.J., MacIntyre H.L., Geider R.J. Evaluation of biophysical and optical determinations of light absorption by photosystem II in phytoplankton // Limnol. Oceanogr.: Methods. 2004. № 10. V. 2. P. 316–332.
23. Suzuki K., Liu H., Saino T. et al. East-west gradients in the photosynthetic potential of phytoplankton and iron concentration in the subarctic Pacific Ocean during early summer // Limnol. Oceanogr. 2002. № 6. V. 47. P. 1581–1594.

## Seasonal Dynamics of Efficiency of Phytoplankton Photosynthetic Apparatus Action in the Coastal Regions of the Black Sea

V. S. Tsilinsky, V. V. Suslin, Z. Z. Finenko

Study of phytoplankton fluorescent characteristics in the coastal regions off Crimean coasts of the Black Sea revealed that seasonal dynamics of phytoplankton photosynthetic apparatus activity is identical both in Sevastopol Bay and in inshore waters. Average monthly values of photochemical efficiency of photosystem 2 over a year vary in tight limits and close to values of Diatoms and Dynophyceae that were raised in the optimal conditions. Phytoplankton in the Black Sea coastal regions is provided with nutrients and developmental conditions close to the optimal ones. The light intensity that saturates the rate of electronic transport, increases from winter to summer by 7 times. In summer, it coincides with the data obtained from measurements of the rate of phytoplankton photosynthesis, in winter it varies up to 5 times.