

Коррекция тушения флуоресценции хлорофилла *a* в верхнем перемешанном слое моря: разработка алгоритма

Н. А. Моисеева^{1,*}, Т. Я. Чурилова¹, Т. В. Ефимова¹, Д. Н. Маторин²

¹Институт морских биологических исследований имени А. О. Ковалевского РАН, Севастополь, Россия

²Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова, Москва, Россия
*E-mail: nataliya-moiseeva@yandex.ru

Поступила в редакцию 30.04.2019 г., после доработки – 21.06.2019 г.

Цель. Для исследования пространственно-временной изменчивости концентрации хлорофилла *a* на больших масштабах широко используются данные погружных датчиков флуоресценции зондирующего комплекса *CTD*, а также данные, полученные с самостоятельно дрейфующих буев *BioArgo*. В этих приборах датчики измерения интенсивности флуоресценции не оборудованы темновой камерой, вследствие чего в светлое время суток под действием света часть реакционных центров фотосистемы 2 находится в неактивном состоянии. Это выражается в уменьшении измеренных значений интенсивности флуоресценции в верхнем перемешанном слое, связанном с процессом тушения флуоресценции, в то время как концентрация хлорофилла *a* может оставаться неизменной. Цель работы – создать алгоритм коррекции тушения флуоресценции, измеряемой в море, с помощью погружных датчиков.

Методы и результаты. Показано, что фотосинтетически активная радиация уменьшается с глубиной в пределах верхнего квазигомогенного слоя почти на порядок. Флуоресценция хлорофилла *a*, измеренная погружным датчиком (без темновой камеры), в этом слое увеличивается с глубиной. Установлена связь между интенсивностью освещения в среде обитания фитопланктона и долей активных реакционных центров фотосистемы 2 в клетках микроводорослей. Связь описывается экспоненциальной зависимостью. Доля активных центров влияет на степень снижения интенсивности флуоресценции и, следовательно, на светоиндуцированное тушение флуоресценции.

Выводы. Предложен универсальный алгоритм коррекции тушения флуоресценции в верхнем квазигомогенном слое. С помощью алгоритма получено почти однородное распределение флуоресценции в этом слое, которое соответствует результатам измерения концентрации хлорофилла *a* спектрофотометрическим методом.

Ключевые слова: флуоресценция, фотохимическое и нефотохимическое тушение, реакционные центры, фотосистема 2, концентрация хлорофилла *a*, фитопланктон, *BioArgo* буи.

Благодарности: работа выполнена по теме государственного задания «Изучение пространственно-временной организации водных и сухопутных экосистем с целью развития системы оперативного мониторинга на основе данных дистанционного зондирования и ГИС-технологий» (гос. рег. № АААА-А19-119061190081-9) и по теме «Комплексные исследования современного состояния экосистемы Атлантического сектора Антарктики» АААА-А19-119100290162-0, а также частично при поддержке РФФИ, грант № 18-45-920070.

Для цитирования: Коррекция тушения флуоресценции хлорофилла *a* в верхнем перемешанном слое моря: разработка алгоритма / Н. А. Моисеева [и др.] // Морской гидрофизический журнал. 2020. Т. 36, № 1. С. 66–74. doi:10.22449/0233-7584-2020-1-66-74

Correction of the Chlorophyll *a* Fluorescence Quenching in the Sea Upper Mixed Layer: Development of the Algorithm

N. A. Moiseeva^{1,*}, T. Ya. Churilova¹, T. V. Efimova¹, D. N. Matorin²

¹*A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, Russian Academy of Sciences, Sevastopol, Russia*

²*Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia*

**e-mail: nataliya-moiseeva@yandex.ru*

Purpose. Data from the immersion fluorescence sensors of the CTD complex and BioArgo floats are widely used for studying spatial and temporal variability of the chlorophyll *a* concentration on large scales. In these devices the fluorescence sensors are not equipped with a dark chamber; as a result, a part of the reaction centers of photosystem 2 is closed due to the sunlight effect. It is manifested in decrease of the measured fluorescence intensity in the upper mixed layer due to fluorescence quenching, while the chlorophyll *a* concentration can remain unchanged. The purpose of the work is to develop the algorithm for correcting the fluorescence quenching.

Methods and Results. It is shown that photosynthetically available radiation decreases with depth within the upper mixed layer by almost an order, and the chlorophyll *a* fluorescence measured by the immersion sensor (without a dark chamber), increases with depth in this layer. Relationship between light intensity and share of open reaction centers of photosystem 2 in cell of microalgae was revealed. The relationship is described by the exponential function. The share of open centers effects on the degree of fluorescence intensity decreasing and therefore on fluorescence quenching induced by light.

Conclusions. The universal algorithm for correcting fluorescence quenching in the upper mixed layer is proposed. Due to its correction, almost uniform fluorescence distribution is obtained in the upper mixed layer which is in a good consistence with the results of chlorophyll *a* concentration measurements in situ.

Keywords: fluorescence, photochemical and non-photochemical quenching, reaction centers, photosystem 2, chlorophyll *a* concentration, phytoplankton, BioArgo floats.

Acknowledgments: the research was carried out according to the themes “Study of Spatial and Temporal Organization of Aquatic and Land Ecosystems Aimed at Development of Operational Monitoring System based on the Remote Sensing Data and GIS Technologies” (No. AAAA-A19-119061190081-9) and “Comprehensive Studies of the Current State of the Ecosystem of the Atlantic Sector of the Antarctic” (No. AAAA-A19-119100290162-0) as well as at partial RFBR support, grants No. 18-45-920070.

For citation: Moiseeva, N.A., Churilova, T.Ya., Efimova, T.V. and Matorin, D.N., 2020. Correction of the Chlorophyll *a* Fluorescence Quenching in the Sea Upper Mixed Layer: Development of the Algorithm. *Physical Oceanography*, [e-journal] 27(1), pp. 60-68. doi:10.22449/1573-160X-2020-1-60-68

Введение

Концентрация хлорофилла *a* (C_a) – основного фотосинтетически активного пигмента – используется для расчета первичной продукции (ПП) и оценки трофического статуса акватории. Стандартный спектрофотометрический метод определения C_a ¹ трудоемкий, требует специального оборудования и проводится только в лабораторных условиях. В настоящее время в качестве альтернативного подхода к оценке C_a широкое распространение получил флуориметрический метод определения C_a , основанный на соотношении между C_a и флуоресценцией [1, 2]. Точность флуориметрического метода расчета C_a определяется корректностью оценки этого соотношения, что особенно важно для мезотрофных вод [3].

¹ ГОСТ 17.1.4.02-90. Методика спектрофотометрического определения хлорофилла *a*. Введ. 1991-01-01. ИПК Издательство стандартов, 1999. 14 с.

В природных водоемах измеряют профиль интенсивности флуоресценции (F) с помощью специального датчика, который укрепляют на гидрологическом комплексе *CTD*. Для проведения долговременных наблюдений с высоким пространственным разрешением используются разные дрейфующие буи, в том числе и буй проекта *Biogeochemical-Argo (BGC-Argo)*. Современные модели позволяют измерять вертикальные профили гидрофизических/гидрохимических параметров, в том числе и флуоресценции хлорофилла a . *BGC-Argo* буи широко применяются для исследований в разных районах Мирового океана, включая и Черное море (<http://biogeochemical-argo.org/>).

Известно [4], что в естественных условиях интенсивность флуоресценции хлорофилла a (F , $\text{мкЭ}\cdot\text{м}^{-3}\cdot\text{с}^{-1}$) зависит от световых условий среды (фотосинтетически активная радиация ($\Phi\text{АР}$), $\text{мкЭ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$), концентрации хлорофилла a (C_a , $\text{мг}\cdot\text{м}^{-3}$) и физиологических характеристик фитопланктона ($a_{\text{ph}}^*(\lambda)$, Φ_F):

$$F = \Phi\text{АР} \cdot C_a \cdot \bar{a}_{\text{ph}}^* \cdot Q_a^* \cdot \Phi_F, \quad (1)$$

где \bar{a}_{ph}^* – среднее по спектру значение показателя удельного (нормированного на C_a) поглощения света пигментами фитопланктона $a_{\text{ph}}^*(\lambda)$, $\text{м}^2\cdot\text{мг}^{-1}$; Φ_F – квантовый выход флуоресценции, моль испускаемых фотонов / моль поглощенных фотонов; Q_a^* – коэффициент внутриклеточной реабсорбции флуоресценции, безразмерный.

С учетом приведенной выше зависимости (1) в верхнем квазиоднородном слое (ВКС) с однородным распределением C_a и a_{ph} интенсивность флуоресценции должна быть постоянной в пределах ВКС. Следует отметить конструктивную особенность датчиков, используемых с комплексом *CTD* и в *BGC-Argo* буях: в них отсутствует темновая камера. В таких датчиках измерение F *in vivo* происходит без предварительной темновой адаптации фитопланктона, необходимой для открытия всех реакционных центров (РЦ) фотосистемы 2 (ФС 2), с которой связаны процессы разложения H_2O и выделения O_2 . В светлое время суток в результате действия солнечного света часть РЦ ФС 2 переходит в неактивное состояние и развивается нефотохимическое тушение флуоресценции, что приводит к занижению значений F в подповерхностном слое моря [5]. Нефотохимическое тушение флуоресценции связано с рядом светоиндуцированных процессов, таких как образование электрохимического протонного градиента на тилакоидных мембранах, тушение флуоресценции каротиноидами (зеаксантин) и, наконец, фоторазрушение РЦ ФС 2 [6].

Цель работы – создать алгоритм, который позволит корректировать тушение флуоресценции хлорофилла a , измеряемой в море с помощью погружных датчиков. Тестирование разработанного алгоритма выполняется на примере Черного моря.

Методы

Работы проводились с 24 по 28 октября 2017 г., когда наблюдалась сезонная стратификация вод в глубоководной части Черного моря. В качестве

зондирующего комплекса использовали зонд *SBE 911plus* (*Sea-Bird Electronics*) с датчиками температуры, солености, плотности и флуоресценции хлорофилла *a* (*F*).

Световые условия существования фитопланктона на разных глубинах во всем эвфотическом слое определяли, используя уравнение ослабления света Бугера – Ламберта [7]:

$$\Phi AP_z = \Phi AP_0 \cdot e^{-K_d \cdot z}, \quad (2)$$

где ΦAP_z – ΦAP , проникающая на глубину z ; ΦAP_0 – ΦAP , падающая на поверхность моря; K_d – показатель диффузионного ослабления света, который оценивали на основе данных видимости белого диска Секки (Z_S) [8]:

$$K_d = 1,08 Z_S^{-0,79}.$$

Глубину зоны фотосинтеза (Z_{eu}) принимали равной глубине проникновения 1 % от величины ΦAP_0 . Значение Z_{eu} определяли по формуле [8]

$$Z_{eu} = 4,6 / K_d,$$

где 4,6 соответствует оптической глубине ($K_d \cdot z$), на которую проникает 1 % ΦAP_0 .

Величину E_0 оценивали по формуле [9, с. 5] с учетом степени облачности в день измерений. Для ВКС рассчитывали среднее значение освещенности для всего слоя ($\Phi AP_{ВКС}$) в соответствии с работой [10, с. 1266]:

$$\overline{\Phi AP_{ВКС}} = \overline{\Phi AP_0} \frac{\left[1 - e^{-4,6 \frac{Z_{ВКС}}{Z_{eu}}} \right]}{4,6 \frac{Z_{ВКС}}{Z_{eu}}}.$$

Проводили также эксперименты в лаборатории на борту научно-исследовательского судна, чтобы оценить параметры переменной флуоресценции фитопланктона, адаптированного к разным световым условиям существования в ВКС. Интенсивность флуоресценции измеряли лабораторным флуориметром с высокой чувствительностью «МЕГА-25», разработанным на кафедре биофизики биологического факультета МГУ [11]. Прибор позволяет с высокой чувствительностью на природном фитопланктоне определять значения флуоресценции хлорофилла *a*: F_0 (постоянная флуоресценция при открытых РЦ ФС 2), F_m (максимальная флуоресценция при закрытых РЦ ФС 2), F_v / F_m (квантовый выход использования энергии света открытыми РЦ ФС 2) после темновой адаптации, а также F_t (квазистационарный уровень флуоресценции у адаптированного к свету объекта) и F_m' (максимальная флуоресценция после продолжительного освещения) на постоянном свете – и рассчитывать коэффициенты фотохимического и нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла, индуцированного светом в эксперименте. Значения

F_m и F'_m определяли при освещении насыщающей вспышкой (продолжительностью 0,8 с, интенсивностью $5000 \text{ мкЭ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$). Понижение интенсивности флуоресценции, обусловленное использованием энергии света в фотосинтетических реакциях, называется фотохимическим тушением флуоресценции, вызываемым действующим светом, и характеризует активность РЦ ФС 2:

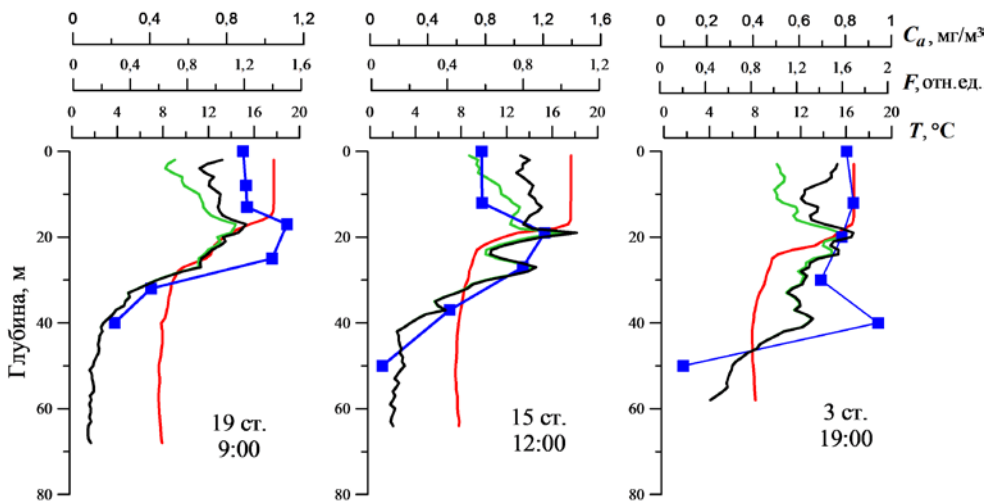
$$q_P = \frac{F'_m - F_t}{F'_m - F_0}, \quad (3)$$

где F_0 – постоянная флуоресценция после световой адаптации фитопланктона.

Снижение сигнала флуоресценции в результате тепловой диссипации энергии возбуждения называется нефотохимическим тушением. Эти параметры позволяют оценивать соотношение активных и неактивных центров фотосинтеза на свету. Методика измерения приведенных параметров и их физический смысл подробно описаны в работах [6, 12].

Результаты

В середине светового дня в слое ВКС значения F , измеренные около поверхности моря, были меньше значений, зафиксированных в нижней части ВКС (рис. 1, зеленая линия).



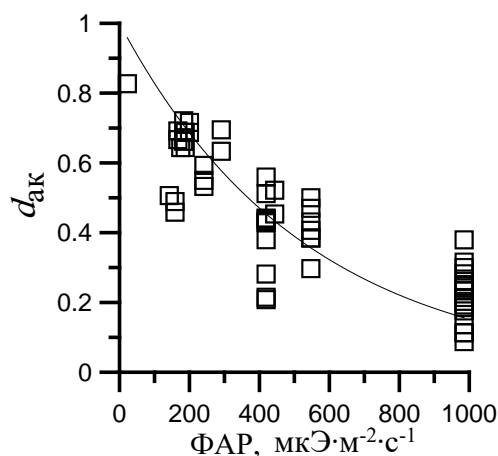
Р и с. 1. Профили вертикального распределения температуры T (красная линия), интенсивности флуоресценции F , измеренной погружным датчиком зонда *SBE 911plus* (зеленая линия); профиль F , восстановленный с учетом интенсивности освещения (черная линия); концентрация хлорофилла a C_a (синие квадраты) на отдельных станциях в разное время суток, октябрь 2017 г.

F i g. 1. Profiles of vertical distribution of temperature T (red line), fluorescence intensity F measured by the immersion sensor of probe *SBE 911plus* (green line); profile F reconstructed with account of light intensity (black line); chlorophyll a concentration C_a (blue squares) at the individual stations in different periods of a day, October 2017

В исследуемый период $\PhiАР_0$ составляла $\sim 20 \text{ Э}\cdot\text{м}^2\cdot\text{сут}^{-1}$ (на четырех станциях) и $\sim 15 \text{ Э}\cdot\text{м}^2\cdot\text{сут}^{-1}$ (на шести станциях), что с учетом 9,6-часовой продолжительности светового дня равнялось 580 и 450 $\text{мкЭ}\cdot\text{м}^2\cdot\text{с}^{-1}$ соответственно. Однородное распределение C_a в ВКС позволяет предположить, что фитопланктон в ВКС перемешивается достаточно быстро и не успевает адаптироваться к условиям на конкретной глубине слоя ВКС. При этом физиологические характеристики фитопланктона ($a_{\text{ph}}^*(\lambda)$, φ_F) отражают его адаптацию к $\PhiАР_{\text{ВКС}}$. Значение $\PhiАР_{\text{ВКС}}$ изменялось между станциями от 140 до 290 $\text{мкЭ}\cdot\text{м}^2\cdot\text{с}^{-1}$. На нижнюю границу ВКС ($\sim 18 \text{ м}$) проникало $\sim 8\%$ ($\sim 1,4 \text{ Э}\cdot\text{м}^2\cdot\text{сут}^{-1}$) от величины $\PhiАР_0$, что свидетельствует о высоком градиенте $\PhiАР$ в пределах ВКС. С учетом однородности ВКС по температуре, величинам C_a и $a_{\text{ph}}(455)$ [13], уменьшение F (по данным погружного зонда) в пределах ВКС связано с изменением под влиянием $\PhiАР$ доли активных РЦ ФС 2 ($d_{\text{ак}}$) клеток водорослей и соответствует q_p . Значение $d_{\text{ак}}$ уменьшается с ростом уровня $\PhiАР$ в среде обитания фитопланктона. При постоянном свете $d_{\text{ак}}$ можно определить по формуле (3) [14, с. 724], где F_t – квазистационарный уровень флуоресценции фитопланктона, адаптированного к свету, соответствующему естественным условиям существования.

По данным измерений на отдельных глубинах ВКС между $d_{\text{ак}}$ и $\PhiАР$ получена связь (рис. 2), которая описывается экспоненциальной зависимостью (при $\PhiАР = 0$ все РЦ активны, соответственно $d_{\text{ак}} = 1$):

$$d_{\text{ак}} = e^{-0,0019\PhiАР}. \quad (4)$$



Р и с. 2. Зависимость величины доли открытых РЦ ФС 2 ($d_{\text{ак}}$) от интенсивности света ($\PhiАР$) в слое ВКС в Черном море в октябре 2017 г.

F i g. 2. Dependence of the value of a portion of the open reaction centers (photosystem 2) ($d_{\text{ак}}$) upon light intensity (photosynthetically available radiation) in the Black Sea upper mixed layer in October, 2017

На основе данных о ΦAP_0 и K_d с использованием уравнений (2) и (4) были рассчитаны $d_{ак}$ для ВКС с высокой дискретностью по глубине (1 м):

$$d_{ак}(z) = e^{-0,0019(\Phi AP_0 \cdot e^{-K_d \cdot z})}. \quad (5)$$

В связи с отсутствием темновой адаптации фитопланктона при измерении F *in vivo* получаемые данные соответствуют величине F_t , которая отражает интенсивность флуоресценции фитопланктона, адаптированного к свету (естественные условия освещения). В этих условиях в клетках фитопланктона есть активные и неактивные реакционные центры фотосинтеза. Долю неактивных РЦ ($d_{неак}$), то есть РЦ, не участвующих в фотосинтезе и обладающих высоким уровнем нефотохимического тушения флуоресценции, определяли по формуле

$$d_{неак} = 1 - d_{ак}.$$

Потенциальная F неактивных РЦ, которая не регистрируется погружными датчиками (без темновой камеры), используемыми в комплексе с *CTD* и в *BGC-Argo* буях, определяется выражением

$$F_{неак} = F_t \cdot d_{неак}.$$

Для нивелирования светоиндуцированного снижения F в ВКС и восстановления профиля реальной F ($F_{реал}$) необходимо учитывать $F_{неак}$:

$$F_{реал} = F_t + \left(F_t \left(1 - e^{-0,0019(\Phi AP_0 \cdot e^{-K_d \cdot z})} \right) \right),$$

$$F_{реал} = F_t \left(2 - e^{-0,0019\Phi AP_0 \cdot e^{-K_d \cdot z}} \right). \quad (6)$$

Пересчитанные по уравнению (6) профили флуоресценции и данные зонда представлены на рис. 1.

В результате коррекции тушения флуоресценции получено (рис. 1), что $F_{реал}$ превышает измеренную F в пределах всего ВКС. Наибольшие различия между $F_{реал}$ и F получены в поверхностном слое (37–51 %). Таким образом, использование разработанного авторами алгоритма привело к увеличению флуоресценции в поверхностном слое в ~1,4–1,5 раза. Корректность вносимого изменения зависит от точности оценки световых условий. В связи с тем, что мы использовали средний для светового дня уровень облученности, наибольшую точность восстановления получили для дневных зондирований.

Обсуждение

При работе с данными измерения флуоресценции хлорофилла a , регистрируемыми с помощью погружного зонда, не оснащенного камерой для темновой адаптации фитопланктона, следует учитывать влияние света в слое ВКС на долю неактивных реакционных центров фотосинтеза, что определяет

нефотохимическое тушение флуоресценции (уравнение (1)). Ранее для *BGC-Argo* буев с целью нивелирования влияния освещенности на величину F предлагалось использовать данные F , полученные в ночное время [15]. Однако такой подход (исключение дневных измерений F) ограничивает объем данных F , следовательно, лимитирует биологические исследования на основе измерений с помощью буев. При этом следует отметить, что измерение прозрачности вод и ФАР, которые являются важными факторами среды, определяющими первично-продукционные характеристики фитопланктона, возможно осуществлять только в светлое время суток.

В настоящем исследовании на основе полученной зависимости доли неактивных РЦ ФС 2 от ФАР разработан алгоритм коррекции тушения флуоресценции хлорофилла a в ВКС. Использование этого алгоритма позволяет восстанавливать реальный профиль концентрации хлорофилла a . Фактически с помощью алгоритма мы получаем значения флуоресценции для случая, когда все РЦ ФС 2 открыты и активны и, следовательно, тушение F отсутствует (равно 0). Зависимость соотношения активных и неактивных центров от ФАР (уравнение (5)) имеет общий характер, поэтому алгоритм, основанный на этой зависимости, может быть использован для восстановления вертикального профиля флуоресценции, а, следовательно, и концентрации хлорофилла a в разных акваториях. Коэффициент экспоненциальной зависимости (уравнение (5)) получен для величины ФАР, осредненной за световой день. С целью уточнения алгоритма в дальнейшем планируется исследовать, как меняется значение этого коэффициента в течение светового дня.

Выводы

Предложен алгоритм, с помощью которого можно корректировать влияние уровня облученности на соотношение между активными и неактивными РЦ фотосинтеза и, как следствие, восстанавливать профиль флуоресценции по данным измерения погружными датчиками, не оснащенными специальными камерами для темновой адаптации фитопланктона.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Falkowski P. G., Raven J. A.* Aquatic Photosynthesis. Princeton : Princeton University Press, 2007. 488 p.
2. *Suggett D. J., Prášil O., Borowitzka M. A.* Chlorophyll a Fluorescence in Aquatic Sciences: Methods and Applications. Dordrecht : Springer, 2010. 323 p. doi:10.1007/978-90-481-9268-7
3. *Сорокин Ю. И.* Черное море: Природа, ресурсы. М. : Наука, 1982. 217 с.
4. *Babin M.* Phytoplankton fluorescence: theory, current literature and *in situ* measurement // Real-time Coastal Observing Systems for Marine Ecosystem Dynamics and Harmful Algal Blooms: Theory, Instrumentation and Modelling / Eds. M. Babin, C. S. Roesler, J. J. Cullen. Paris : UNESCO Publishing, 2008. P. 237–280.
5. *Pogosyan S. I., Matorin D. N.* Variability in the state of the photosynthetic system of the Black Sea phytoplankton // Oceanology. 2005. Vol. 45, suppl. 1. P. S139–S148. URL: <http://www.library.biophys.msu.ru/matorin/3385.pdf> (date of access: 10/11/2019).
6. *Schreiber U., Bilger W., Neubauer C.* Chlorophyll fluorescence as a nonintrusive indicator for rapid assessment of *in vivo* photosynthesis // Ecophysiology of Photosynthesis / E. D. Schulze, M. M. Caldwell (eds). Berlin : Springer, 1995. P. 49–70. (Springer Study Edition ; vol. 100). https://doi.org/10.1007/978-3-642-79354-7_3

7. Kirk J. T. O. Light and Photosynthesis in Aquatic Ecosystems. Cambridge : Cambridge University Press, 2011. 649 p.
8. Водерников В. И. Первичная продукция и хлорофилл в Черном море в летне-осенний период // Структура и продукционные характеристики планктонных сообществ Черного моря / Отв. ред. М. Е. Виноградов, М. В. Флинт. М. : Наука, 1989. С. 65–83.
9. Photosynthetically available radiation on surface of the Black Sea based on ocean color data / V. V. Suslin [et al.] // SPIE Proceedings. SPIE, 2015. Vol. 9680 : 21st International Symposium Atmospheric and Ocean Optics: Atmospheric Physics. 96800T. doi:10.1117/12.2203660
10. Nitrogen- and irradiance-dependent variations of the maximum quantum yield of carbon fixation in eutrophic, mesotrophic and oligotrophic marine systems / M. Babin [et al.] // Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers. 1996. Vol. 43, iss. 8. P. 1241–1272. [https://doi.org/10.1016/0967-0637\(96\)00058-1](https://doi.org/10.1016/0967-0637(96)00058-1)
11. Применение флуориметра «МЕГА-25» для определения количества фитопланктона и оценки состояния его фотосинтетического аппарата / С. И. Погосян [и др.] // Вода: Химия и экология. 2009. № 6(12). С. 34–40.
12. Variability of the specific fluorescence of chlorophyll in the ocean. Part 1. Theory of classical in situ chlorophyll fluorometry / M. Ostrowska [et al.] // Oceanologia. 2000. Vol. 42, iss. 2. P. 203–219. URL: <https://www.iopan.pl/oceanologia/Art5.pdf> (date of access: 20.11.2019).
13. Концентрация и флуоресценция хлорофилла а в период сезонной стратификации вод в Черном море / Н. А. Моисеева [и др.] // Морской гидрофизический журнал. 2019. Т. 35, № 5. С. 481–495. doi:10.22449/0233-7584-2019-5-481-495
14. Falkowski P., Kiefer D. A. Chlorophyll *a* fluorescence in phytoplankton: relationship to photosynthesis and biomass // Journal of Plankton Research. 1985. Vol. 7, iss. 5. P. 715–731. <https://doi.org/10.1093/plankt/7.5.715>
15. Use of bio-optical profiling float data in validation of ocean colour satellite products in a remote ocean region / B. Wojtasiewicz [et al.] // Remote Sensing of Environment. 2018. Vol. 209. P. 275–290. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2018.02.057>

Об авторах:

Моисеева Наталья Александровна, младший научный сотрудник, научно-исследовательский центр геоматики, ФИЦ ИнБЮМ (299011, Россия, Севастополь, пр. Нахимова, 2), **ORCID ID: 0000-0003-1356-7981**, **Scopus Author ID: 57194431032**, **Author ID: 959717 SPIN-код: 8946-3315**, moiseeva@ibss-ras.ru

Чурилова Татьяна Яковлевна, ведущий научный сотрудник, руководитель научно-исследовательского центра геоматики, ФИЦ ИнБЮМ (299011, Россия, Севастополь, пр. Нахимова, 2), кандидат биологических наук, **ORCID ID: 0000-0002-0045-7284**, **Scopus Author ID: 6603622802**, **ResearcherID: O-8437-2016**, **AuthorID: 888565 SPIN-код: 2238-9533**, tanya.churilova@ibss-ras.ru

Ефимова Татьяна Владимировна, младший научный сотрудник, научно-исследовательский центр геоматики, ФИЦ ИнБЮМ (299011, Россия, Севастополь, пр. Нахимова, 2), **ORCID ID: 0000-0003-3908-4160**, **Scopus Author ID: 57194423783**, **AuthorID: 766926 SPIN-код: 1668-0742**, tefimova@ibss-ras.ru

Маторин Дмитрий Николаевич, ведущий научный сотрудник, кафедра биофизики, Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова (119192, Россия, Москва, ул. Ленинские Горы, 1), доктор биологических наук, профессор, **ResearcherID: S-5443-2016**, **Scopus Author ID: 6701647993**, matorin@biophys.msu.ru