

## Зависимость квантового выхода фотосинтеза от поглощения света фитопланктоном: получение количественных связей для оценки первичной продукции в Черном море

Т. Я. Чурилова<sup>1,✉</sup>, В. В. Суслин<sup>2</sup>, Х. М. Сосик<sup>3</sup>

<sup>1</sup> *Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН», Севастополь, Россия*

<sup>2</sup> *Морской гидрофизический институт РАН, Севастополь, Россия*

<sup>3</sup> *Вудсхольский океанографический институт, Вудс-Хол, США*

✉ [tanya.churilova@ibss-ras.ru](mailto:tanya.churilova@ibss-ras.ru)

Поступила в редакцию 05.03.2020 г., после доработки – 25.05.2020 г.

**Цель.** На основе результатов экспедиционных исследований, включающих основные гидрофизические характеристики вод, концентрацию хлорофилла *a*, световые кривые зависимости скорости фотосинтеза, спектральные показатели поглощения света пигментами фитопланктона и спектральную квантовую облученность в водной толще, было проведено исследование зависимости квантового выхода от условий в среде с целью адаптации подхода к оценке квантового выхода фотосинтеза, разработанного для Балтийского моря, к условиям Черного моря.

**Методы и результаты.** Комплексные гидрофизические и биологические исследования проводились на нескольких глубинах зоны фотосинтеза. Спектральные биооптические показатели измеряли в соответствии с современным протоколом NASA (2018). Эксперименты по исследованию световой зависимости скорости фотосинтеза выполняли в температурных и световых условиях, максимально приближенных к условиям *in situ*. Квантовый выход фотосинтеза рассчитывали на основе измеренных параметров фотосинтеза (эффективности фотосинтеза, параметра светового насыщения фотосинтеза) и спектральных показателей поглощения света пигментами фитопланктона. Было показано изменение с глубиной в зоне фотосинтеза основных фотосинтетических характеристик фитопланктона, в том числе максимального квантового выхода фотосинтеза, доли фотопротекторных вспомогательных пигментов в общем поглощении света фитопланктоном, что связано с фотоадаптацией фитопланктона к условиям в среде в период сезонной стратификации вод. Установлена зависимость между квантовым выходом фотосинтеза и количеством квантов солнечной энергии, поглощенных фотосинтетически активными пигментами фитопланктона. В результате проведенных исследований уравнение расчета квантового выхода, разработанное для других акваторий, было модифицировано к условиям Черного моря.

**Выводы.** Впервые проведенные в Черном море комплексные исследования, включающие измерения световых зависимостей фотосинтеза, спектральных показателей поглощения света пигментами фитопланктона и спектральной квантовой облученности на разных глубинах зоны фотосинтеза позволили получить уравнение для расчета квантового выхода фотосинтеза, которое будет использовано для проведения расчетов первичной продукции Черного моря с использованием спектрального подхода как на основе результатов натурных наблюдений, так и с использованием данных дистанционного зондирования.

**Ключевые слова:** фитопланктон, пигменты, квантовый выход, поглощение света, фотосинтез, Черное море

**Благодарности:** работа выполнена в рамках государственного задания по теме АААА-А19-119061190081-9, а также частично при поддержке РФФИ гранта 18-45-920070.

**Для цитирования:** Чурилова Т. Я., Суслин В. В., Сосик Х. М. Зависимость квантового выхода фотосинтеза от поглощения света фитопланктоном: получение количественных связей для оценки первичной продукции в Черном море // Морской гидрофизический журнал. 2021. Т. 37, № 1. С. 73–84. doi:10.22449/0233-7584-2021-1-73-84

© Чурилова Т. Я., Суслин В. В., Сосик Х. М., 2021

# Dependence of the Photosynthesis Quantum Yield on Phytoplankton Light Absorption: Equations for Assessing Primary Production in the Black Sea

T. Ya. Churilova <sup>1,✉</sup>, V. V. Suslin <sup>2</sup>, H. M. Sosik <sup>3</sup>

<sup>1</sup> A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, Russian Academy of Sciences, Sevastopol, Russia

<sup>2</sup> Marine Hydrophysical Institute, Russian Academy of Sciences, Sevastopol, Russia

<sup>3</sup> Woods Hole Oceanographic Institution, Woods Hole, USA

✉ tanya.churilova@gmail.com

**Purpose.** Based on the results of the investigations that were performed during the scientific cruise and included the water hydrophysical characteristics, the chlorophyll *a* concentration, the photosynthesis-light dependences, the spectral light absorption coefficients by phytoplankton, and the spectral quantum downwelling irradiance, the dependence of the photosynthesis quantum yield upon the environmental factors was studied with the purpose of adaptation of the developed for the Baltic Sea approach for assessing the photosynthesis quantum yield, to the Black Sea.

**Methods and Results.** Complex hydrophysical and biological studies were carried out at several depths within the photosynthesis zone. Spectral bio-optical parameters were measured in accordance with the modern NASA protocol (2018). The experiments on studying the photosynthesis-light relationship were performed under the temperature and light conditions close to the *in situ* ones. The quantum yield of photosynthesis was calculated based on the parameters of photosynthesis-light dependences (photosynthesis efficiency, light saturation parameter) and the spectral light absorption coefficients by phytoplankton pigments. It was found out that the main photosynthetic characteristics of phytoplankton including the photosynthesis maximum quantum yield and the portion of photoprotective accessory pigments in the total light absorption by phytoplankton varied with depth within the euphotic zone due to phytoplankton adaptation to the environment factors during the period of water seasonal stratification. The relationship between the photosynthesis quantum yield and the number of solar energy quanta absorbed by the photosynthetically active phytoplankton pigments was revealed. The results of the performed research allowed for modifying the equation for calculating the quantum yield for the Black Sea environment conditions according to the approach developed for the other water areas.

**Conclusions.** For the first time, comprehensive studies carried out in the Black Sea and including the measurements of the photosynthesis-light dependences, the spectral light absorption coefficients by phytoplankton and spectral downwelling irradiance at particular optical depths within the euphotic zone enabled to reveal the equation for calculating the photosynthesis quantum yield, which could be applied for calculating primary production of the Black Sea using the spectral approach based both on the results of *in situ* measurements and the remote sensing data.

**Keywords:** phytoplankton, pigments, photosynthesis, quantum yield, light absorption, photosynthesis, Black Sea

**Acknowledgements:** The research was carried out within the framework of the state task on theme AAAA-A19-119061190081-9 and also at partial support of the RFBR grant 18-45-920070.

**For citation:** Churilova, T.Ya., Suslin, V.V. and Sosik, H.M., 2021. Dependence of the Photosynthesis Quantum Yield on Phytoplankton Light Absorption: Equations for Assessing Primary Production in the Black Sea. *Physical Oceanography*, [e-journal] 28(1), pp. 67-77. doi:10.22449/1573-160X-2021-1-67-77

## Введение

Первичная продукция фитопланктона лежит в основе продуктивности водоемов [1–3], что определяет актуальность исследований пространственно-временной изменчивости первичной продукции. Для Черного моря разработан спектральный подход к оценке первичной продукции, который учитывает

спектральные свойства излучения, проникающего в водную толщу, эффективности поглощения доступного света фитопланктоном и эффективности использования поглощенных квантов в процессе первичного синтеза органического вещества [4]. В этой спектральной модели первичная продукция рассчитывается на основе двух фотосинтетических характеристик фитопланктона: спектрального показателя поглощения света фитопланктоном ( $\alpha_{ph}(\lambda)$ ) и квантового выхода фотосинтеза ( $\phi$ ). На основе результатов многолетних исследований получены зависимости  $\alpha_{ph}(\lambda)$  от концентрации хлорофилла  $a$  (*Chl-a*), что позволяет на основе рутинных измерений *Chl-a* восстанавливать спектры  $\alpha_{ph}(\lambda)$  с учетом различий между сезонами и слоями зоны фотосинтеза в Черном море [5, 6]. Для квантового выхода фотосинтеза еще не установлены количественные связи, необходимые для проведения расчетов первичной продукции. Известен подход к оценке квантового выхода на основе данных о спектральном показателе поглощения света фитопланктоном и спектральном квантовом излучении, проникающем в водную толщу ( $E_d(\lambda)$ ) [7, 8]. Для фитопланктона Балтийского моря разработан алгоритм оценки квантового выхода фотосинтеза, учитывающий влияние основных факторов среды. Алгоритм может быть использован в моделях, основанных на данных дистанционного зондирования Земли из космоса [8]. Однако использование этого подхода требует его модификации для условий Черного моря.

Цель настоящей работы состояла в исследовании зависимости квантового выхода фотосинтеза от поглощенной фитопланктоном световой энергии для получения количественных зависимостей квантового выхода от условий среды, что требуется для расчета первичной продукции Черного моря по спектральному алгоритму [4, 8].

### Методы

В работе использовали результаты биооптических измерений, выполненных в международной экспедиции на НИС «Трепанг» в июне 1996 г. В этой экспедиции проводили одновременные измерения спектра  $E_d(\lambda)$ , световых зависимостей скорости фотосинтеза и показателей  $\alpha_{ph}(\lambda)$  на нескольких глубинах в пределах освещенного слоя моря. Подводную облученность измеряли погружным радиометром (*Biospherical Instruments Inc.*) на семи волновых каналах 412,5; 443,5; 489,7; 509,3; 554,4; 665,6 и 683,7 нм. *Chl-a* определяли флуориметрическим методом, детально описанным в работе [9].

Спектральные измерения показателей поглощения света пигментами фитопланктона выполнены по методике из работ [10, 11], что соответствует современному протоколу NASA [12]. Оптические измерения проводили на двухлучевом спектрофотометре *SPECORD M40 (Carl Zeiss Jena)* в диапазоне длин волн от 350 до 750 нм. Для перехода от значений оптической плотности взвеси на фильтре к величинам для суспензии использовали уравнения, полученные в работе [13]. Выделение поглощения пигментами фитопланктона ( $\alpha_{ph}(\lambda)$ ) из общего поглощения света взвешенным веществом выполнено по методу из работы [14].

Измерение световой зависимости скорости фотосинтеза. Скорость фотосинтеза измеряли стандартным радиоуглеродным методом, описанным в работе [15]. Пробы воды экспонировали в течение часа при 16 уровнях облученности от 5 до 1000 мкмоль квантов · м<sup>-2</sup> · с<sup>-1</sup>, используя специальный инкубатор. Разные уровни облученности создавали последовательным размещением склянок на разном расстоянии от источника света – галогеновой лампы. Кроме этого, между склянками устанавливали светофильтры с нейтральной спектральной характеристикой пропускания (K = 50 %). Перед лампой помещали синий фильтр и 5%-ный раствор CuSO<sub>4</sub> для ослабления длинноволнового излучения (выше 700 нм). В экспериментах измеряли облученность внутри склянок с помощью квантометра, оснащенного сферическим датчиком (*QSL-2100 Scalar PAR Irradiance Sensor, Biospherical Instruments Inc.*). Для описания световой зависимости фотосинтеза использовали эмпирическое уравнение [16]

$$P = P_s \left[ 1 - \exp\left(\alpha \cdot I / P_s\right) \right] \exp\left(\beta \cdot I / P_s\right), \quad (1)$$

где  $P$  – скорость фотосинтеза, мгС · м<sup>-3</sup> · ч<sup>-1</sup>, при плотности светового потока  $I$ , мкмоль квантов · м<sup>-2</sup> · с<sup>-1</sup>;  $P_s$  – масштабный множитель, мгС · м<sup>-3</sup> · ч<sup>-1</sup>;  $\alpha$  – эффективность фотосинтеза, которая равняется тангенсу начального угла наклона световой зависимости ((мгС · м<sup>-3</sup> · ч<sup>-1</sup>) / (мкмоль квантов · м<sup>-2</sup> · с<sup>-1</sup>));  $\beta$  – параметр фотоингибирования ((мгС · м<sup>-3</sup> · ч<sup>-1</sup>) / (мкмоль квантов · м<sup>-2</sup> · с<sup>-1</sup>)). При отсутствии ингибирования фотосинтеза ( $\beta = 0$ )  $P_s$  равен максимальной скорости фотосинтеза ( $P_{\max}$ ). Параметр светового насыщения фотосинтеза  $I_k$  (мкмоль квантов · м<sup>-2</sup> · с<sup>-1</sup>) определяли по формуле

$$I_k = P_{\max} / \alpha, \quad (2)$$

где  $P_{\max}$  (мгС · м<sup>-3</sup> · ч<sup>-1</sup>) и  $\alpha$  (мгС · м<sup>-3</sup> · ч<sup>-1</sup>) / (мкмоль квантов · м<sup>-2</sup> · с<sup>-1</sup>) – основные фотосинтетические характеристики, полученные в результате описания экспериментальных данных по световой зависимости фотосинтеза с использованием уравнения (1).

Квантовый выход фотосинтеза определяли на основе результатов измерения световой зависимости скорости фотосинтеза и спектральных показателей поглощения света пигментами фитопланктона [2]. Полученные таким путем значения квантового выхода принято рассматривать как измеренные в связи с отсутствием прямого метода измерения квантового выхода фотосинтеза [2, 3]. Значения квантового выхода фотосинтеза рассчитывают по формуле [17, с. 187; 18, с. 1288]

$$\phi = \phi_{\max} \tanh(K_\phi / PAR), \quad (3)$$

где  $K_\phi$  – коэффициент, соответствующий интенсивности света, при которой  $\phi$  достигает максимальных значений ( $\phi_{\max}$ );  $PAR$  – фотосинтетически активная радиация в условиях существования фитопланктона. В связи с тем, что световое насыщение скорости фотосинтеза связано с изменением квантового выхода, коэффициенты  $K_\phi$  (3) равны  $I_k$  (2). На этом основании в расчетах

значений  $\varphi$  (3) использовали значения  $I_k$ , вычисленные по уравнению (2). Максимальный квантовый выход фотосинтеза ( $\varphi_{\max}$ ) рассчитывали по формуле

$$\varphi_{\max} = \alpha / \bar{\alpha}_{\text{ph}},$$

где  $\bar{\alpha}_{\text{ph}}$  – эффективность поглощения света пигментами фитопланктона, равная количеству поглощенных квантов, нормированных на количество квантов фотосинтетически активной радиации в среде (PAR). Значение  $\bar{\alpha}_{\text{ph}}$  рассчитывается по формуле

$$\bar{\alpha}_{\text{ph}} = \frac{\int_{400}^{700} \alpha_{\text{ph}}(\lambda) \cdot Q(\lambda) d\lambda}{\int_{400}^{700} Q(\lambda) d\lambda},$$

где  $Q(\lambda)$  – квантовая облученность в эксперименте, которую рассчитывали по формуле

$$Q(\lambda) = E(\lambda) \cdot F(\lambda) \cdot S(\lambda),$$

где  $E(\lambda)$  – это спектр квантовой облученности, обеспеченной источником освещения;  $S(\lambda)$  – спектр показателей пропускания света 5%-ным раствором  $\text{CuSO}_4$ ;  $F(\lambda)$  – спектр показателей пропускания света синим фильтром.

Подход к моделированию квантового выхода фотосинтеза, не использующий данные световой зависимости скорости фотосинтеза, учитывает влияние основных факторов среды на изменчивость квантового выхода опосредованно, а именно через удельное (в расчете на единицу *Chl-a*) поглощение света фотосинтетически активными пигментами фитопланктона [7, 8, с. 530]:

$$\varphi(z) = \varphi_{\max} \cdot f(E, T) \cdot 0,6,$$

где  $\varphi_{\max}$  – это теоретический максимум квантового выхода, равный  $0,125 \text{ мольС} \cdot (\text{моль квантов})^{-1}$  [19]; 0,6 – коэффициент, который был предложен в [8] в связи с тем, в природе значение  $\varphi_{\max}$  ниже теоретического максимума;  $f(E, T)$  – коэффициент, учитывающий влияние света и температуры на квантовый выход фотосинтеза.

$$f(E, T) = \left[ 1 - \exp\left(-\frac{PUR_{\text{psp}}^*}{KPUR_{\text{psp}}^*(T)}\right) \right] \cdot \frac{KPUR_{\text{psp}}^*(T)}{PUR_{\text{psp}}^*}, \quad (4)$$

где  $PUR_{\text{psp}}^*$  – количество квантов, поглощенных фотосинтетически активными пигментами, в расчете на единицу *Chl-a* (моль квантов  $\cdot \text{мг}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ );  $KPUR_{\text{psp}}^*(T)$  – коэффициент, характеризующий влияние температуры на удельное поглощение энергии света фитопланктоном.

Значение  $PUR_{\text{psp}}^*$  (моль квантов  $\cdot \text{мг}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ ) определяли из общего количества квантов, поглощенных всеми пигментами фитопланктона ( $PUR$ ), нормированного затем на  $Chl-a$ :

$$PUR_{\text{psp}}^* = k_{\text{psp}} \cdot \frac{PUR}{Chl-a},$$

где  $k_{\text{psp}} = [(1 - NPP) / (1 + NPP)]$  – коэффициент, отражающий вклад фотосинтетических пигментов в поглощение света всеми пигментами и учитывающий весовую долю фотопротекторных пигментов в общем количестве пигментов фитопланктона  $NPP$  ( $\text{г} \cdot \text{г}^{-1}$ ) и почти двукратное превышение удельных показателей поглощения света фотопротекторными пигментами в сравнении с другими пигментами [20]. Индекс  $NPP$  определяли, используя его зависимости от средней за сутки величины освещенности в верхнем перемешанном слое ( $UML$ ) –  $PAR_{\text{uml}}$  [20]:

$$NPP = 0,0842 \cdot (PAR_{\text{uml}} - 0,7), \quad (5)$$

где  $PAR_{\text{uml}}$  имеет размерность  $\text{МДж} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ .

Переход от энергетических величин солнечной радиации ( $\text{МДж} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ ) к квантовым величинам (моль квантов  $\cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ ) выполнен в соответствии со средним соотношением для видимого диапазона излучения [19]: 1 моль квантов = 0,24 МДж. В результате получили

$$NPP = 0,0202 \cdot (PAR_{\text{uml}} - 2,92).$$

Значение  $PAR_{\text{uml}}$  определяли по уравнению из [20, с. 1266]:

$$PAR_{\text{uml}} = PAR_0 \cdot \frac{\left[ 1 - \exp\left(-4,6 \cdot \frac{Z_{\text{uml}}}{Z_{\text{eu}}}\right) \right]}{4,6 \cdot \frac{Z_{\text{uml}}}{Z_{\text{eu}}}},$$

где  $PAR_0$  – падающая на поверхность моря солнечная радиация (результаты измерения на борту судна);  $Z_{\text{uml}}$  и  $Z_{\text{eu}}$  – глубина  $UML$  и зоны фотосинтеза соответственно, которую определяли по глубине проникновения 1 % от величины излучения, падающего на поверхность моря.

Количество поглощенных квантов фотосинтетически активной радиации в море на глубине  $z$  ( $PUR(z)$ ) рассчитывали на основе данных измерения  $E_d(\lambda, z)$  и  $\alpha_{\text{ph}}(\lambda, z)$  по формуле

$$PUR(z) = \int_{400}^{700} E_d(\lambda, z) \cdot \alpha_{\text{ph}}(\lambda, z) d\lambda,$$

где  $E_d(\lambda, z)$  и  $\alpha_{ph}(\lambda, z)$  – результаты измерений на разных глубинах ( $z$ ) в данной экспедиции.

Коэффициент  $KPUR_{psp}^*(T)$  (уравнение (4)) учитывает влияние температуры ( $T$ ) на удельное поглощение света фотосинтетически активными пигментами по закону Аррениуса:

$$KPUR_{psp}^*(T) = KPUR_{psp,0}^* \cdot Q_{10}^{T/10}, \quad (6)$$

где  $KPUR_{psp,0}^*$  – это  $KPUR_{psp}^*$  при  $T = 0$  °C, а  $Q_{10}$  – коэффициент, отражающий увеличение  $PUR_{psp}^*$  при повышении температуры на 10 °C. Для Балтийского моря были определены значения коэффициентов [8, с. 537]:  $KPUR_{psp,0}^* = 5,237 \cdot 10^{-7}$  моль квантов  $\cdot$  м $^{-2}$   $\cdot$  с $^{-1}$  и  $Q_{10} = 2,03$ .

### Результаты и обсуждение

В период исследований толщина слоя *UML* составляла в среднем  $10,0 \pm 2,5$  м, а зона фотосинтеза  $Z_{eu}$  равнялась  $34 \pm 13$  м. Световую зависимость скорости фотосинтеза определяли для поверхностного слоя (0,2 оптическая глубина) и на глубинах с 10%-ным уровнем *PAR* (оптическая глубина 2,3) и с 1%-ным уровнем *PAR* (оптическая глубина 4,6). Исследования показали, что значения максимального квантового выхода фотосинтеза изменялись от 0,0064 до 0,047 моль С  $\cdot$  (моль квантов) $^{-1}$ . Наименьшие значения были отмечены в поверхностном слое моря (таблица), где величина *PAR* в среднем составляла  $49 \pm 14$  моль квантов  $\cdot$  м $^{-2}$   $\cdot$  с $^{-1}$ . Адаптация фитопланктона к такому высокому уровню освещенности сопровождалась изменением параметров, описывающих световую зависимость скорости фотосинтеза, в частности параметра светового насыщения фотосинтеза  $I_k$ . В поверхностном слое значение  $I_k$  изменялось в пределах от 250 до 740 мкмоль квантов  $\cdot$  м $^{-2}$   $\cdot$  с $^{-1}$  и в среднем составляло  $470 \pm 170$  мкмоль квантов  $\cdot$  м $^{-2}$   $\cdot$  с $^{-1}$  (таблица). Для фитопланктона, существовавшего в нижней части зоны фотосинтеза, были характерны более низкие значения этого параметра. На оптической глубине 2,3 значение  $I_k$  изменялось от 60 до 200 мкмоль квантов  $\cdot$  м $^{-2}$   $\cdot$  с $^{-1}$ , составляя в среднем  $120 \pm 51$  мкмоль квантов  $\cdot$  м $^{-2}$   $\cdot$  с $^{-1}$ . Вблизи нижней границы зоны фотосинтеза (оптическая глубина 4,6) значение этого параметра варьировало в пределах от 40 до 120 мкмоль квантов  $\cdot$  м $^{-2}$   $\cdot$  с $^{-1}$  и в среднем составляло  $60 \pm 21$  мкмоль квантов  $\cdot$  м $^{-2}$   $\cdot$  с $^{-1}$ . Отмеченное снижение с глубиной  $I_k$  связано с адаптацией фитопланктона к уменьшению облученности в пределах зоны фотосинтеза (таблица), что согласуется с известными закономерностями адаптивного изменения этой фотосинтетической характеристики фитопланктона, обусловленными сменой условий в среде обитания – освещенности, температуры и обеспеченности фотосинтеза биогенными элементами [2, 21].

В процессе адаптивных преобразований структуры пигментного аппарата клеток планктонных водорослей и их фотосинтетических характеристик наиболее критичными являются световые условия, что обусловлено не только

спецификой влияния света [2, 3], но высокой степенью изменчивости света в среде обитания фитопланктона. Уровень облученности в слое фотосинтеза меняется на два порядка. Кроме этого, с глубиной изменяются и спектральные свойства облученности [20, 22].

Максимальный квантовый выход фотосинтеза, полученный по результатам экспериментальных оценок световых зависимостей скорости фотосинтеза, изменялся в пределах от 0,0064 до 0,047 моль С · (моль квантов)<sup>-1</sup>, что согласуется с диапазоном варибельности этого параметра, отмеченным в Черном море [23]. Эти значения  $\phi_{\max}$  получены для поглощения света всеми пигментами клеток. В летний период, особенно в июне, поверхность Черного моря находится под влиянием высокого уровня солнечной инсоляции (таблица). В этих световых условиях в пигментном комплексе клеток увеличивается доля вспомогательных пигментов – фотопротекторов, которые выполняют защитную роль для реакционных центров фотосистемы клетки, поглощая избыточные кванты энергии и высвобождая эту энергию в виде тепловой или световой (флуоресценция) энергии [2, 24, 25]. Полученные результаты по влиянию высокого уровня облученности на максимальный квантовый выход фотосинтеза согласуются с известными результатами исследований варибельности этого параметра в водах разной трофности [19].

**Средние значения и стандартные квадратические отклонения (указаны в скобках) параметров: концентрация хлорофилла *a Chl-a* (мг · м<sup>-3</sup>), квантовый выход фотосинтеза  $\phi$  (моль С · (моль квантов)<sup>-1</sup>), его максимальная величина  $\phi_{\max}$  (моль С · (моль квантов)<sup>-1</sup>), параметр светового насыщения фотосинтеза  $I_k$  (мкмоль квантов · м<sup>-2</sup> · с<sup>-1</sup>), доля фотопротекторов *NPP*, средняя за световой день фотосинтетически активная радиация  $\overline{PAR}$  (мкмоль квантов · м<sup>-2</sup> · с<sup>-1</sup>) и суточная величина *PAR* (моль квантов · м<sup>-2</sup> · с<sup>-1</sup>)**

**Mean values and standard deviations (in bracket) of the following parameters: chlorophyll *a* concentration (*Chl-a*, mg m<sup>-3</sup>), quantum yield of photosynthesis ( $\phi$  Mol C (Mol quanta)<sup>-1</sup>), its maximum value ( $\phi_{\max}$ , Mol C (Mol quanta)<sup>-1</sup>), light saturation parameter ( $I_k$ ,  $\mu$ Mol quanta m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>), share of photoprotective pigments (*NPP*), daily averaged photosynthetic available radiation ( $\overline{PAR}$ ,  $\mu$ Mol quanta m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) and daily value (*PAR*, (Mol quanta m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>))**

Оптическая глубина / Optical depth	<i>Chl-a</i>	$\phi_{\max}$	$\phi$	$I_k$	<i>NPP</i>	$\overline{PAR}$	<i>PAR</i>
0,2	0,36 (0,17)	0,011 (0,0029)	0,0031 (0,0010)	470 (170)	0,44 (0,17)	1500 (435,0)	49,0 (14,00)
2,3	0,75 (0,28)	0,022 (0,0076)	0,0200 (0,0087)	120 (51)	0	72 (72,0)	2,3 (2,40)
4,6	0,85 (0,43)	0,032 (0,0088)	0,0320 (0,0088)	60 (21)	0	12 (4,5)	0,38 (0,15)

Значение квантового выхода  $\phi$  изменялось с глубиной в пределах зоны фотосинтеза в широком диапазоне: в среднем от  $0,0031 \pm 0,0010$  моль С · (моль квантов)<sup>-1</sup> на поверхности моря до  $0,032 \pm 0,0088$  моль С · (моль квантов)<sup>-1</sup> на оптической глубине 4,6 (таблица). В связи с тем, что расчеты квантового выхода

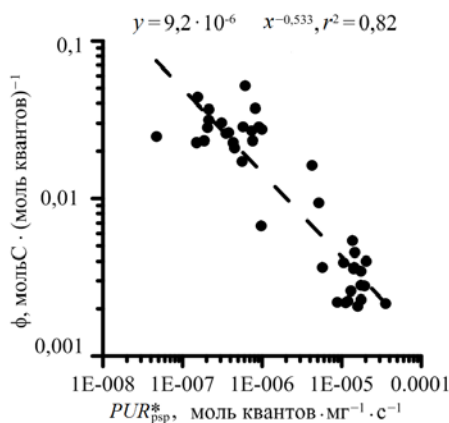


были сделаны на основе результатов экспериментальных исследований световых зависимостей фотосинтеза (условия были максимально приближены к естественным), это дает основание рассматривать значения квантового выхода как измеренные *in situ*.

Следует отметить, что в процессе фотосинтеза участвуют кванты световой энергии, поглощенные только фотосинтетически активными пигментами, хотя в клетках микроводорослей присутствуют фотопротекторы. В большей степени это относится к фитопланктону, существующему в верхнем высоко освещенном слое. В связи с этим требовалось оценить содержание фотопротекторов в пигментном аппарате планктонных микроводорослей. В период исследований световые условия в пределах *UML* в среднем составляли  $27 \pm 9,3$  моль квантов  $\cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ . Для таких световых условий в результате расчетов (уравнение (5)) было вычислено значение *NPP* в пигментном комплексе фитопланктона, существующего в *UML*, равное  $0,44 \pm 0,17$  мг  $\cdot$  мг<sup>-1</sup>. В этом случае значение коэффициента  $K_{\text{psp}}$  равнялось  $0,41 \pm 0,18$ . В результате была сделана поправка поглощения на долю фотопротекторов в пигментном комплексе водорослей и получены значения, соответствующие поглощению света только фотосинтетически активными пигментами в клетках фитопланктона.

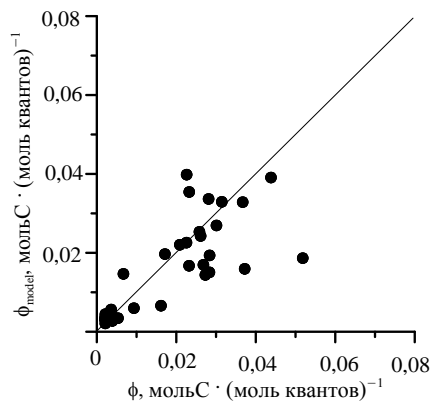
Значения квантового выхода фотосинтеза, рассчитанные по результатам экспериментальных измерений световой зависимости фотосинтеза, сравнили с количеством квантов, поглощенных фотосинтетически активными пигментами в расчете на единицу концентрации хлорофилла *a* ( $PUR_{\text{psp}}^*$ ). В результате была установлена корреляционная связь между этими параметрами, которая описывается степенной зависимостью (рис. 1).

Сопоставление измеренных значений квантового выхода (рассчитанных на основе измеренных фотосинтетических характеристик фитопланктона) с модельными, полученными в соответствии с подходом к моделированию этого параметра на основе спутниковых данных [8], показало необходимость изменения значения коэффициента  $KPUR_{\text{psp},0}^*$  (уравнение (6)) для условий Черного моря. Этот подход к моделированию квантового выхода фотосинтеза был разработан на основе многочисленных результатов исследований в Атлантическом океане [26]. Для океанических вод было получено, что коэффициент  $KPUR_{\text{psp},0}^* = 8,545 \cdot 10^{-7}$  моль квантов  $\cdot$  мг<sup>-2</sup>  $\cdot$  с<sup>-1</sup> [26, 27]. Для расчетов квантового выхода в Балтийском море было установлено значение этого коэффициента  $5,237 \cdot 10^{-7}$  моль квантов  $\cdot$  мг<sup>-2</sup>  $\cdot$  с<sup>-1</sup> [8]. Для Черного моря значение коэффициента  $KPUR_{\text{psp},0}^*$  ( $0,99 \cdot 10^{-7}$  моль квантов  $\cdot$  мг<sup>-2</sup>  $\cdot$  с<sup>-1</sup>) было получено в результате сравнения измеренных значений  $\phi$  с рассчитанными по модели [8], когда достигалась максимальная корреляция между ними (коэффициент детерминации  $r^2 = 0,75$ ) (рис. 2).



**Р и с. 1.** Зависимость значений квантового выхода фотосинтеза ( $\phi$ , моль С · (моль квантов) $^{-1}$ ), рассчитанных на основе экспериментально измеренных параметров световой зависимости скорости фотосинтеза и спектральных показателей поглощения света, от количества квантов, поглощенных фотосинтетически активными пигментами в расчете на единицу концентрации хлорофилла  $a$  ( $PUR_{psp}^*$ , моль квантов · мг $^{-2}$  · с $^{-1}$ )

**Fig. 1.** Dependence of the photosynthesis quantum yield ( $\phi$ , Mol C · (Mol quanta) $^{-1}$ ) calculated based on the parameters of the measured photosynthesis–irradiance relationship and the spectral light absorption coefficients upon the light quanta absorbed by the photosynthetic pigments normalized on the chlorophyll  $a$  concentration ( $PUR_{psp}^*$ , Mol quanta · mg $^{-2}$  · s $^{-1}$ )



**Р и с. 2.** Сравнение значений квантового выхода ( $\phi$ , моль С · (моль квантов) $^{-1}$ ), рассчитанных на основе экспериментально измеренных параметров световой зависимости скорости фотосинтеза и показателей поглощения света пигментами фитопланктона, со значениями квантового выхода, полученными по модели [8], адаптированной к условиям Черного моря ( $\phi_{model}$ , моль С · (моль квантов) $^{-1}$ )

**Fig. 2.** Comparison of the measured quantum yield of photosynthesis ( $\phi$ , Mol C · (Mol quanta) $^{-1}$ ) with the values calculated in accordance with the approach to modeling proposed by Wozniak et al. [8] and adapted to the Black Sea environment ( $\phi_{model}$ , Mol C · (Mol quanta) $^{-1}$ )

## Выводы

На основе результатов экспедиционных исследований, включающих определение основных гидрологических характеристик вод, концентрации хлорофилла  $a$ , параметров световой зависимости скорости фотосинтеза, спектральных показателей поглощения света пигментами фитопланктона и спектральной квантовой облученности, было показано влияние световых условий на основные фотосинтетические характеристики фитопланктона, установлена зависимость между квантовым выходом фотосинтеза и количеством квантов солнечной энергии, поглощенных фотосинтетически активными пигментами фитопланктона. Проведена модификация уравнения расчета квантового выхода к условиям Черного моря в соответствии с подходом, разработанным Б. Возняком с соавторами для других акваторий [8]. Полученная для Черного моря зависимость необходима для проведения расчетов первичной продукции Черного моря на основе спектрального подхода с использованием спутниковых данных [4].

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Primary productivity of planet earth: biological determinants and physical constraints in terrestrial and aquatic habitats / R. J. Geider [et al.] // *Global Change Biology*. 2001. Vol. 7, iss. 8. P. 849–882. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2001.00448.x>
2. *Falkowski P. G. Raven J. A. Aquatic photosynthesis*. Princeton: Princeton University Press, 2007. 488 p. doi:10.2307/j.ctt4cgbxs
3. *Phytoplankton productivity: Carbon assimilation in marine and freshwater Ecosystems* / Eds: P. J. le B. Williams, D. N Thomas., C. S. Reynolds. Garsington: Blackwell Science Ltd, 2002. 400 p. doi:10.1002/9780470995204
4. Спектральный подход к оценке скорости фотосинтеза фитопланктона в Черном море по спутниковой информации: методологические аспекты развития региональной модели / Т.Я. Чурилова [и др.] // *Журнал Сибирского федерального университета. Биология*. 2016. Т. 9, № 4. С. 367–384. <https://doi.org/10.17516/1997-1389-2016-9-4-367-384>
5. Light Absorption by Phytoplankton in the Upper Mixed Layer of the Black Sea: Seasonality and Parametrization / T. Churilova [et al.] // *Frontiers in Marine Science*. 2017. Vol. 4. 90. <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00090>
6. Phytoplankton light absorption in the deep chlorophyll maximum layer of the Black Sea / T. Churilova [et al.] // *European Journal of Remote Sensing*. 2019. Vol. 52, iss. suppl. 1. P. 123–136. <https://doi.org/10.1080/22797254.2018.1533389>
7. *Smyth T. J., Tilstone G. H., Groom S. B.* Integration of radiative transfer into satellite models of ocean primary production // *Journal of Geophysical Research: Oceans*. 2005. Vol. 110, iss. C10. C10014. <https://doi.org/10.1029/2004JC002784>
8. Quantum yield of photosynthesis in the Baltic: a new mathematical expression for remote sensing applications / B. Woźniak [et al.] // *Oceanologia*. 2007. Vol. 49, iss. 4. P. 527–542. URL: <http://www.iopan.gda.pl/oceanologia/494wozni.pdf> ()
9. Чурилова Т. Я. Поглощение света фитопланктоном и детритом в Черном море в весенний период // *Океанология*. 2001. Т. 41, № 5. С. 719–727.
10. *Yentsch C. S.* Measurement of visible light absorption by particulate matter in the ocean // *Limnology and Oceanography*. 1962. Vol. 7, iss. 2. P. 207–217. <https://doi.org/10.4319/lo.1962.7.2.0207>
11. *Mitchell B., Kiefer D. A.* Chlorophyll a specific absorption and fluorescence excitation spectra for light-limited phytoplankton // *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*. 1988. Vol. 35, iss. 5. P. 639–663. [https://doi.org/10.1016/0198-0149\(88\)90024-6](https://doi.org/10.1016/0198-0149(88)90024-6)
12. IOCCG Ocean Optics and Biogeochemistry Protocols for Satellite Ocean Colour Sensor Validation. Volume 1.0 : Inherent Optical Property Measurements and Protocols: Absorption Coefficient / Eds.: A. R. Neeley, A. Mannino. Dartmouth, NS, Canada : IOCCG, 2018. 78 p. <http://dx.doi.org/10.25607/OBP-119>
13. *Mitchell B. G.* Algorithms for determining the absorption coefficient for aquatic particulates using the quantitative filter technique // *Proceedings of SPIE: Ocean Optics X*. 1990. Vol. 1302. P. 137–148. <https://doi.org/10.1117/12.21440>
14. Estimation of the spectral absorption coefficients of phytoplankton in the sea / M. Kishino [et al.] // *Bulletin of Marine Science*. 1985. Vol. 37, no. 2. P. 634–642.
15. Изменчивость фотосинтетических параметров фитопланктона в поверхностном слое Черного моря / З. З. Финенко [и др.] // *Океанология*. 2002. Т. 42, № 1. С. 60–75.
16. Photosynthesis and photoadaptation of marine phytoplankton in the arctic / T. Platt [et al.] // *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*. 1982. Vol. 29, iss. 10. P. 1159–1170. [https://doi.org/10.1016/0198-0149\(82\)90087-5](https://doi.org/10.1016/0198-0149(82)90087-5)
17. *Bidigare R. R., Prézelin B. B., Smith R. C.* Bio-optical models and the problems of scaling // *Primary productivity and biogeochemical cycles in the sea* / Eds. P. G. Falkowski, A. D. Woodhead, K. Vivirito. Boston, MA : Springer, 1992. P. 175–212. [https://doi.org/10.1007/978-1-4899-0762-2\\_11](https://doi.org/10.1007/978-1-4899-0762-2_11)
18. Pigment absorption and quantum yields in the Arabian Sea / J. Marra [et al.] // *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. 2000. Vol. 47, iss. 7–8. P. 1279–1299. [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(99\)00144-7](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(99)00144-7)

19. *Kirk J. T. O.* Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. 3<sup>d</sup> ed. Cambridge : Cambridge University Press, 2011. 662 p. <https://doi.org/10.1017/CBO9781139168212>
20. 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)
21. *Финенко З. З., Чурилова Т. Я., Сосик Х. М.* Вертикальное распределение фотосинтетических характеристик фитопланктона в Черном море // *Океанология*. 2004. Т. 44, № 2. С. 222–237.
22. Dissolved and suspended matter variability in coastal waters: photosynthetic available light / T. Churilova [et al.] // *Proceedings of SPIE: 24th International Symposium on Atmospheric and Ocean Optics: Atmospheric Physics*. 2018. Vol. 10833. Article 1083365. <https://doi.org/10.1117/12.2504637>
23. *Churilova T., Finenko Z., Tugrul S.* Light absorption and maximum quantum yield of photosynthesis during autumn phytoplankton bloom in the western Black Sea // *Морской экологический журнал*. 2008. Vol. 7, no. 3. P. 75–86. URL: [https://repository.marine-research.org/bitstream/299011/975/1/MEJ\\_Churilova\\_et\\_al\\_2007\\_corrected.pdf](https://repository.marine-research.org/bitstream/299011/975/1/MEJ_Churilova_et_al_2007_corrected.pdf) (дата обращения: 20.12.2020).
24. Photoacclimation of photosynthesis irradiance response curves and photosynthetic pigments in microalgae and cyanobacteria / H. L. MacIntyre [et al.] // *Journal of Phycology*. 2002. Vol. 38, iss. 1. P. 17–38. <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.2002.00094.x>
25. *Чурилова Т. Я., Финенко З. З., Акимов А. И.* Пигменты микроводорослей // *Микроводоросли Черного моря: проблемы сохранения биоразнообразия и биотехнологического использования*. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2008. С. 301–319. URL: <http://repository.marine-research.org/handle/299011/5521> (дата обращения: 20.12.2020).
26. Dependence of the photosynthesis quantum yield in oceans on environmental factors / B. Woźniak [et al.] // *Oceanologia*. 2002. Vol. 44, iss. 4. P. 439–459. URL: <https://www.iopan.pl/oceanologia/444wozni.pdf> (date of access: 20.11.2020).
27. *Ficek D.* Modelling the quantum yield of photosynthesis in various marine systems. Sopot : Institute of Oceanology PAS, 2001. 224 p. (Rozprawy i Monografie IO PAN ; Issue 14).

*Об авторах:*

**Чурилова Татьяна Яковлевна**, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, руководитель научно-исследовательского центра Геоматики, ФГБУН ФИЦ ИнБЮМ имени А. О. Ковалевского (299011, Россия, г. Севастополь, пр. Нахимова, 2), **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](mailto:tanya.churilova@ibss-ras.ru)

**Суслин Вячеслав Владимирович**, кандидат физико-математических наук, ведущий научный сотрудник, руководитель отдела динамики океанических процессов, ФГБУН ФИЦ МГИ (299011, Россия, г. Севастополь, ул. Капитанская, 2), **ORCID ID: 0000-0002-8627-7603**, **Scopus Author ID: 6603566261**, **ResearcherID: B-4994-2017**, **AuthorID: 825673** SPIN-код: **1681-7926**, [slava.suslin@mhi-ras.ru](mailto:slava.suslin@mhi-ras.ru)

**Sosik Heidi Maria**, Senior Scientist, Biology Department, Woods Hole Oceanographic Institution (266 Woods Hole Rd, MS#32, Woods Hole, MA 02543), Ph. D. (Oceanography), **ORCID ID: 0000-0002-4591-2842**, **Scopus Author ID: 35570113500**, [hsosik@whoi.edu](mailto:hsosik@whoi.edu)