

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Федеральный исследовательский центр
«Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»

На правах рукописи

Ефимова Татьяна Владимировна

ДЕЙСТВИЕ СПЕКТРАЛЬНОГО СОСТАВА СВЕТА НА СТРУКТУРНЫЕ И
ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ МИКРОВОДОРОСЛЕЙ

Специальность 1.5.16 – Гидробиология

Диссертация на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
Финенко Зосим Зосимович
доктор биологических наук,
профессор

Севастополь – 2021

ОГЛАВЛЕНИЕ

	Стр.
ВВЕДЕНИЕ.....	5
РАЗДЕЛ 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	14
1.1. Влияние спектрального состава света на структурные характеристики микроводорослей и цианобактерий.....	14
1.1.1. Содержание пигментов в клетках планктонных микроводорослей и цианобактерий.....	14
1.1.2. Отношение содержания хлорофилла <i>a</i> к органическому углероду в клетках планктонных микроводорослей.....	18
1.1.3. Содержание органического углерода и азота в клетках планктонных микроводорослей.....	19
1.2 Влияние спектрального состава света на функциональные характеристики микроводорослей и цианобактерий.....	21
1.2.1. Поглощение световой энергии пигментами микроводорослей и цианобактерий.....	21
1.2.2. Квантовый выход фотосинтеза и роста.....	23
1.2.3. Скорость роста клеток	25
1.3. Заключение	29
РАЗДЕЛ 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	31
2.1. Лабораторные исследования.....	31
2.1.1. Объект исследования.....	31
2.1.2. Питательные среды.....	34
2.1.3. Условия выращивания.....	36
2.2. Полевые исследования.....	40
2.3. Методы измерений.....	43
2.3.1. Определение содержания пигментов в клетках микроводорослей и цианобактерий спектрофотометрическим методом.....	43

2.3.2. Определение концентрации хлорофилла <i>a</i> и феопигментов флуориметрическим методом.....	45
2.3.3. Определение показателей поглощения света пигментами микроводорослей и цианобактерий.....	46
2.3.4. Расчёт квантового выхода роста.....	48
2.3.5. Определение содержания органического углерода и азота в клетках микроводорослей и цианобактерий.....	48
2.3.6. Определение численности, объёма клеток и скорости их деления.....	49
2.3.7. Цитометрические исследования	50
РАЗДЕЛ 3. ВЛИЯНИЕ СПЕКТРАЛЬНОГО СОСТАВА СВЕТА НА СТРУКТУРНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ МИКРОВОДОРОСЛЕЙ И ЦИАНОБАКТЕРИЙ.....	53
3.1. Внутриклеточное содержание пигментов.....	53
3.2. Спектры оптической плотности пигментов в ацетоновых экстрактах (in vitro).....	58
3.3. Размеры клеток	63
3.4. Содержание органического углерода и азота в клетках микроводорослей и цианобактерий.....	65
3.5. Отношение органического углерода к хлорофиллу <i>a</i> в клетках микроводорослей и цианобактерий.....	67
РАЗДЕЛ 4. ВЛИЯНИЕ СПЕКТРАЛЬНОГО СОСТАВА СВЕТА НА ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ МИКРОВОДОРОСЛЕЙ И ЦИАНОБАКТЕРИЙ.....	70
4.1. Скорость роста микроводорослей и цианобактерий.....	70
4.2. Поглощение света микроводорослями и цианобактериями	81
4.3. Квантовый выход роста.....	89
РАЗДЕЛ 5. ХРОМАТИЧЕСКАЯ АДАПТАЦИЯ ФИТОПЛАНКТОННОГО СООБЩЕСТВА.....	92
5.1. Светопоглощающие характеристики природного фитопланктона.....	92
5.2. Вертикальное распределение пигментов и видового состава.....	100

РАЗДЕЛ 6. ОБСУЖДЕНИЕ.....	109
ВЫВОДЫ.....	122
СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ.....	124
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	126

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования и степень её разработанности. Одним из важнейших биологических процессов, постоянно и в огромных масштабах совершающимся на нашей планете, является фотосинтез. Фотосинтез – это процесс превращения растениями и фотосинтезирующими бактериями неорганического углерода в органический за счёт использования энергии света, поглощаемой фотосинтетическими пигментами [43, 103, 116]. В результате фотосинтеза на земном шаре ежегодно образует около 100 млрд. т органического вещества с выделением во внешнюю среду более 115 млрд. т свободного кислорода [40, 199]. Таким образом, жизнь на Земле полностью зависит от фотосинтеза. При этом половина синтезируемого органического вещества приходится на долю фотосинтеза водных растений [42, 87, 199].

Периодически в воде происходит массовое развитие фитопланктона, вызывающее изменение её окраски – цветение воды [16]. Так, при цветении Chlorophyta и Cyanophyta вода окрашивается в зелёный цвет, при цветении Bacillariophyta в желтовато-бурый цвет, Dinophyceae и Rhodophyta – в красный цвет (красные приливы). Цветение воды является важной проблемой природопользования. В последнее время отмечено много случаев цветения токсичных цианобактерий. Массовое развитие цианобактерий в водоёмах приводит к негативным последствиям, связанным с образованием опасных биологически активных веществ (таких как канцерогены, нейротоксины) [13] и повышением значений водородного показателя воды, что является благоприятным условием для развития вирусов полиомиелита, холерного вибриона и других возбудителей болезней человека [44]. С целью обнаружения цветения фитопланктона и слежения за его временными и пространственными изменениями в океане, а также во внутренних водоёмах широко используются методы дистанционного зондирования Земли из космоса [51, 52, 175, 198].

Основным пигментом, используемым в моделях оценки скорости фотосинтеза и роста фитопланктона, является хлорофилл *a* [66, 69, 183]. Однако,

на регистрируемый сканером сигнал влияет поглощение света всеми пигментами фитопланктона: хлорофиллы (ХЛ), каротиноиды (КР) и фикобилипротеины (ФБП) [161, 167]. Эти пигменты определяют спектр света, который может быть использован клетками при фотосинтезе [85, 159]. Основные пики поглощения ХЛ *a* в живых клетках находятся на длинах волн ~ 438 и 678 нм, КР поглощают только синие-зелёную область видимого спектра [113, 161]. Область поглощения ФБП располагается на длинах волн от 495 до 635 нм, где $610 - 635$ нм – это область поглощения аллофикоцианина и С-фикоцианина (ФЦ), $495 - 560$ – область поглощения С-фикоэритрина (ФЭ). ХЛ *a* – основной фотосинтетический пигмент, ФБП – светопоглощающие пигменты в цианобактериях и красных водорослях [85], а КР выполняют функции как поглощения световой энергии для фотосинтеза, так и предотвращения разрушения активного ХЛ кислородом на свету – фотопротекторная функция [68, 80].

Различные таксономические группы водорослей и цианобактерий имеют специфический набор пигментов. ХЛ *a* содержат все фотоавтотрофные организмы. Помимо ХЛ *a* в пигментный комплекс видов, относящихся к отделу Bacillariophyta и классам Dinophyceae (отдел Miozoa) и Prymnesiophyceae (отдел Haptophyta), входят ХЛ c_2 и диадиноксантины. Помимо этого, в пигментный состав Bacillariophyta и Prymnesiophyceae входят также пигменты ХЛ c_1 и фукоксантины. При этом пигментами-маркерами для представителей класса Dinophyceae является перидинин, а для представителей класса Prymnesiophyceae (к которым относятся кокколитофоры) – ХЛ c_3 и 19-гексанолюксифукоксантины [38, 158]. Цианобактерии содержат билипротеины, зеаксантин и β, β -каротин [67, 113]. Благодаря различиям в пигментной системе между таксономическими группами возможна идентификация видов, формирующих цветение, путём анализа спектров восходящего из толщи воды излучения, регистрируемого спутниками, которое зависит от рассеяния и поглощения солнечной радиации в воде пигментами фитопланктона [15, 30, 31, 39, 70, 122].

В природных условиях разнообразие фитопланктона по видовому составу и функциональным характеристикам связано с адаптацией сообщества к условиям

среды, изменяющимся в широком диапазоне. Основными абиотическими факторами среды являются температура воды, биогенная обеспеченность и освещенность [10]. Среди перечисленных факторов свет является наиболее значимым, определяющим основную часть вариативности структурно-функциональных характеристик фитопланктона [117].

В процессе фотосинтеза используются кванты световой энергии в видимом диапазоне от 400 до 700 нм. Эту часть радиации называют фотосинтетически активной радиацией (PAR). В пределах верхнего освещенного слоя воды в водоемах изменяется не только уровень облученности, но и ее спектральный состав. Вода, взвешенное и растворенное вещество поглощают и рассеивают свет, что и приводит к изменению спектральных характеристик солнечного излучения в воде [19, 72, 139]. Вода поглощает длинноволновую часть излучения в диапазоне PAR, а окрашенное растворённое и взвешенное органическое вещество – коротковолновую часть PAR. [37, 173, 198]. Вследствие этого свет, достигающий нижних горизонтов эвфотической зоны, преимущественно состоит из синего или сине-зелёного излучения низкой интенсивности [8, 117]. В прозрачных олиготрофных водах, где фитопланктон существует в диапазоне глубин от 0 до 150 м [131, 177, 200], наиболее глубоко проникает излучение в диапазоне 470 – 500 нм (синий свет) [37, 139, 146]. В менее прозрачных мезотрофных водах коротковолновое излучение из-за селективного поглощения частицами и окрашенным растворенным органическим веществом ослабляется сильнее, чем длинноволновое, и максимум пропускания смещается в сторону более длинных волн [7, 19, 138, 161]. Так, в мезотрофном Чёрном море [27] область минимального ослабления интенсивности света располагается в сине-зелёной области спектра 500 – 560 нм [8, 77], что связано с относительно большим содержанием окрашенного растворенного органического вещества, чем в олиготрофных водах [53, 73]. В эвтрофных водоемах такой сдвиг еще более выражен – проникает более длинноволновое (красное) излучение (до ~ 600 нм) [30].

Фитопланктон в природных водоемах в результате вертикального перемешивания вод попадает в различные условия. При вертикальной

стратификации вод и устойчивости водного столба клетки успевают адаптироваться к условиям среды. В связи с видоспецифичностью адаптивной реакции на смену условий, в частности интенсивности и спектрального состава света, происходит изменение видового состава сообщества фитопланктона. Для понимания закономерностей пространственно-временной изменчивости в структуре сообщества фитопланктона, смены доминирующих таксономических групп и их влияния на первичную продукцию водоёма, необходимо определить специфичность адаптации отдельных таксонов к световым условиям среды.

Процессы световой адаптации изучаются уже в течение многих десятилетий. Наиболее изученной является адаптация микроводорослей и цианобактерий к интенсивности света (без изменения его спектральных свойств) [1, 84, 87, 129, 165]. Исследования хроматической адаптации тоже проводились [58, 86, 88, 98, 104, 107, 109, 112, 114, 151, 155, 172, 174, 187, 194, 196, 201], но в связи с использованной методикой, не исключающей влияния количества квантов света, полученные данные не дают однозначного объяснения адаптивных изменений структурных и функциональных характеристик водорослей и цианобактерий в ответ на изменение спектральных характеристик света в среде их существования. Такие знания необходимы для понимания закономерностей пространственно-временной организации структуры и функциональных свойств первично-продукционного звена водных экосистем, научного обоснования формирования экониш отдельных таксонов планктонных микроводорослей и цианобактерий, и их влияния на продуктивность вод.

Цель работы – исследовать адаптацию цианобактерий и микроводорослей различной таксономической принадлежности к воздействию света разного спектрального состава.

Для достижения поставленной цели решали следующие **задачи**:

1. Исследовать влияние спектрального состава света на структурные характеристики цианобактерий и микроводорослей разных таксономических групп;

2. Исследовать влияние спектрального состава света на фотосинтетические и ростовые характеристики цианобактерий и микроводорослей разных таксономических групп;

3. Изучить вертикальную изменчивость спектральных показателей поглощения света пигментами фитопланктона в Чёрном море и на озере Байкал в зависимости от гидрологических и гидрофизических условий в среде;

4. Оценить изменение доминирующих таксонов в сообществе фитопланктона с глубиной на основе особенностей формы спектров показателей поглощения света пигментами фитопланктона.

Научная новизна. В работе обоснован как единственно правильный и использован подход к анализу хроматической адаптации культур микроводорослей и цианобактерий, который основан на сбалансированности спектральных световых условий по количеству квантов света, поглощаемых пигментами в расчёте на единицу хлорофилла *a*.

Показано, что микроводоросли, не содержащие фикобилиновые пигменты, не способны к комплементарной хроматической адаптации, которая проявляется в повышении относительного содержания вспомогательных пигментов, комплементарных спектральному диапазону света в среде.

Для исследованных видов микроводорослей и цианобактерий получено, что при условии сбалансированности по количеству поглощенных квантов спектральный состав света не влияет на структурные характеристики, такие как отношение органического углерода к хлорофиллу *a* и к азоту в клетках.

Показано, что влияние спектрального состава света на эффективность использования поглощённого света на рост клеток различается у исследованных видов. Для микроводорослей, не содержащих фикобилины, не отмечено влияния «качества света» на ростовые характеристики. Установлена зависимость квантового выхода и скорости роста пикоцианобактерий от спектрального состава света в условиях лимитирующего рост уровня облученности, что связано с влиянием эффективности поглощения света фикобилиновыми пигментами на квантовый выход роста цианобактерий. Видоспецифичность цианобактерий в

использовании квантов солнечной энергии на фотосинтез обусловлена особенностью строения и функционирования фотосинтетического аппарата цианобактерий.

Обосновано, что спектральная зависимость квантового выхода роста клеток фикоцианин-содержащих цианобактерий и более эффективное использование красного света определяют их относительно низкую конкурентную способность к росту на глубинах с преимущественным проникновением синего или сине-зеленого света.

Впервые получены данные об изменчивости спектральных показателей поглощения света пигментами фитопланктона в Чёрном море и озере Байкал с использованием современных методологий (NASA Goddard Space Flight Center. Private communication, 2003.) и технологий (двулучевой спектрофотометр с интегрирующей сферой).

Выявлена вертикальная изменчивость показателей поглощения и формы спектров в пределах зоны фотосинтеза в условиях плотностной стратификации вод в пределах освещенного слоя. Для фитопланктонного сообщества, существующего в нижней части зоны фотосинтеза, куда проникает $\sim 1-0,1\%$ фотосинтетически активной радиации, получены спектры показателей поглощения света с плечом на длине волны ~ 490 нм и локальным максимумом на ~ 550 нм, что соответствует полосам поглощения фикобилинов фикоуробилина и фикоэритробилина, входящих в состав фикобилипротеина фикоэритрина, являющегося пигментом маркером у цианобактерий, красных и криптофитовых водорослей.

Показано, что полосы поглощения света *in vivo* пигментом фикоэритрином соответствуют спектральным свойствам солнечного излучения, проникающего к нижней границе зоны фотосинтеза в Чёрном море и озере Байкал.

Установлено, что благодаря наличию фикоэритрина глубинный фитопланктон поглощает проникающий на глубину сине-зеленый свет (с максимумом на длине волны 500-560 нм) эффективнее (на $\sim 30\%$), в сравнении с фитопланктоном, существующем в верхнем перемешанном слое.

Обосновано, что спектральный состав света в море является ключевым фактором, регулирующим таксономический состав фитопланктона в нижней части зоны фотосинтеза в условиях светового лимитирования при наличии плотностной стратификации вод в пределах освещенного слоя.

Теоретическая и практическая значимость работы. Выявленная видоспецифичность зависимости структурных и функциональных характеристик микроводорослей и цианобактерий от спектрального состава света необходима для понимания закономерностей формирования экониш отдельных таксонов. Установленные особенности спектральных показателей поглощения света пигментами фитопланктона и их различие между слоями зоны фотосинтеза позволят уточнить моделирование светового поля и первичной продукции фитопланктона на основе спектрального подхода, который учитывает влияние обилия и таксономического состава фитопланктона на проникающее излучение, а также на способность фитопланктона использовать солнечный свет в море в процессе фотосинтеза. Данные о спектральных показателях поглощения света фитопланктоном имеют практическую значимость для развития оперативных методов оценки показателей продуктивности вод Чёрного моря и озера Байкал с использованием передовых технологий – дистанционного зондирования Земли из космоса.

Методы исследования. В работе использованы стандартные методы культивирования микроводорослей и цианобактерий; определения размеров и численности клеток под световым микроскопом; спектрофотометрического определения концентрации пигментов хлорофилла *a* (ХЛ *a*) и суммарных каротиноидов (КР) в ацетоновых (90 % раствор ацетона в воде) экстрактах; флуориметрического определения концентрации хлорофилла *a* и феопигментов в ацетоновых экстрактах; «количественного определения на увлажненных фильтрах» спектральных показателей поглощения света пигментами водорослей и цианобактерий; газо-адсорбционного хроматографического анализа внутриклеточного содержания органического углерода и азота; цитометрических определений на проточном цитофлуориметре. Полевые исследования

концентрации хлорофилла *a* и спектральных показателей поглощения света пигментами фитопланктона выполнены в Чёрном море в пяти рейсах НИС «Профессор Водяницкий» с 2014 по 2018 гг., и на озере Байкал в рейсе НИС «Г. Титов» в сентябре 2019 г.

Положения, выносимые на защиту.

1. Структурные и функциональные характеристики клеток микроводорослей, не содержащих пигменты фикобилины, не зависят от спектрального состава света в среде, при условии сбалансированности по количеству поглощенных квантов.

2. В условиях светового лимитирования квантовый выход роста цианобактерий зависит от спектрального состава света.

3. Комплементарность полосы поглощения света пигментом фикоэритрином спектральным свойствам проникающего солнечного излучения обуславливает увеличение удельной эффективности использования света в процессе фотосинтеза клетками фикоэритрин-содержащего фитопланктона.

4. При наличии плотностной стратификации вод в пределах освещенного слоя спектральный состав света является ключевым фактором, контролирующим таксономическую структуру фитопланктона в нижней части зоны фотосинтеза, что проявляется в увеличении численности фикоэритрин-содержащих видов, их доли в биомассе сообщества и заглублении компенсационной глубины (зоны фотосинтеза).

Достоверность данных обеспечена использованием современных методик и статистической обработкой результатов с помощью пакетов компьютерных программ «Microsoft Excel 7.0» и «Grapher-12».

Апробация результатов. По теме диссертации опубликовано 25 печатных работ, в том числе 5 – в журналах, входящих в наукометрические базы Web of Science и/или Scopus, 7 – в журналах, рекомендованных ВАК РФ и ВАК Украины (опубликованные до 2014 г.).

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность научному руководителю д.б.н., профессору З. З. Финенко за руководство и определение стратегии исследований. Особую признательность автор выражает к.б.н.

Т. Я. Чуриловой за постоянное внимание к работе, ценные рекомендации, консультации, всестороннюю помощь и поддержку. Искреннюю благодарность автор приносит А. И. Акимову, совместно с которым выполнена большая часть лабораторных опытов, к.б.н. В. С. Муханову за плодотворное сотрудничество при проведении ряда лабораторных и полевых исследований, а также О. А. Галатоновой и О. Р. Солоницыной за предоставленные культуры водорослей, А. Б. Кожемяке за определение содержания органического углерода и азота в пробах, Алатарцевой О. С. и Харчук И. Н. за фотографии культур микроводорослей и цианобактерий, зав. библиотекой О. А. Акимовой за библиографическую помощь; сотрудникам отдела экологической физиологии водорослей и научно-исследовательского центра геоматики за помощь и поддержку.

РАЗДЕЛ 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Влияние спектрального состава света на структурные характеристики микроводорослей и цианобактерий

1.1.1. Содержание пигментов в клетках планктонных микроводорослей и цианобактерий

Изменение концентрации пигментов в клетках микроводорослей и цианобактерий в зависимости от спектрального состава света принято рассматривать в рамках теории комплементарной хроматической адаптации, предложенной в 1902 г. учёными Энгельманом и Гайдуковым [82] для цианобактерий. Данная теория предполагает увеличение в клетках концентрации тех пигментов, полоса поглощения которых совпадает со спектром падающего света, и уменьшение концентрации пигментов, не поглощающих свет данного спектрального диапазона. Согласно теории комплементарной хроматической адаптации освещение зелёным светом должно вызывать у цианобактерий синтез ФЭ, а красным светом – синтез ФЦ [188]. Комплементарная хроматическая адаптация хорошо изучена на примере ФБП-содержащих видов, относящихся к Cyanobacteria [57, 83, 104, 142, 160, 187], Rhodophyta [18, 60] и Cryptophyta [105, 153, 194].

ФБП в клетках цианобактерий представляют собой комплекс фикобилинов (хромофоров) с белками [171]. Различают четыре вида фикобилинов: фикоуробилин (ФУБ), фикоэритробилин (ФЭБ), фиковиолобилин и фикоцианобилин. ФУБ имеет максимум поглощения света на длине волны ~498 нм, ФЭБ на длине волны ~560 нм, фиковиолобилин на длине волны ~570 нм, и фикоцианобилин в диапазоне длин волн от 590 до 670 нм [46, 158, 167, 190]. В естественной среде обитания ФЭ-содержащие цианобактерии доминируют в олиготрофных и мезотрофных водах, куда проникает излучение синего или зелёного диапазона спектра [3, 72, 86, 123, 145, 154, 197]. Спектральный состав

света влияет на относительное содержание в молекуле ФЭ хромофоров ФУБ и ФЭБ. В водах, в которые проникает в основном синяя часть видимого спектра, присутствуют главным образом штаммы *Synechococcus* с увеличенным отношением ФУБ по отношению к ФЭБ, а в водах с преимущественным проникновением сине-зелёного и зелёного света – штаммы, содержащие в основном ФЭБ [95, 99, 123, 145, 197]. Позднее было показано, что отношение ФУБ к ФЭБ у некоторых штаммов *Synechococcus* увеличивается при адаптации к синему свету [99, 156].

По литературным данным, современная классификация хроматической адаптации цианобактерий выделяет 4 группы [83]. В первую группу входят виды цианобактерий, не обладающие способностью к комплементарной хроматической адаптации. К ним относятся виды, фикобилисомы (ФБС) которых содержат пигмент ФЦ, но не содержат пигмент ФЭ, и некоторые (порядка трети) ФЭ-содержащие цианобактерии. Ко второй группе относят цианобактерии, у которых при адаптации к зелёному свету увеличивается доля ФЭ в ФБС, а количество ФЦ не изменяется. В третью группу объединены виды цианобактерий, которые увеличивают долю ФЭ в ФБС при адаптации к зелёному свету, или долю ФЦ – к красному свету. Цианобактерии четвёртой группы отличаются способностью к изменению отношения между хромофорами ФЭБ и ФУБ в ФЭ в зависимости от спектрального состава света [83].

Исследование хроматической адаптации у микроводорослей в основном проводилось на видах, представляющих отдел Bacillariophyta. Полученные данные оказались разнообразными и противоречивыми. Так, при адаптации к фиолетовому или синему свету только в клетках культуры *Cyclotella nana* увеличилось содержание ХЛ a и уменьшилось содержание КР в сравнении с фоновыми характеристиками, полученными при адаптации к белому свету [196]. У остальных культур внутриклеточное содержание ХЛ a и КР на синем или фиолетовом свету или уменьшалось (*Biddulphia aurita* [109]), или оставалось постоянным (*Cyclotella caspia* [58], *Phaeodactylum tricornutum*, *Thalassiosira gravida* [107] и *Haslea ostrearia* [149]) по отношению к результатам на белом свету. Различаются

экспериментальные данные с использованием сине-зелёного света адаптации. Так, у большинства видов диатомовых (*Stephanopyxis turris*, *Biddulphia aurita*, *Lauderia annulata*, *Cylindrotheca closterium*, *Nitzschia closterium*, *Phaeodactylum tricornutum*, *Asterionella gracialis* и *Gyrosigma* sp.) произошло увеличение внутриклеточного содержания как ХЛ *a*, ХЛ *c*, так и КР (фукоксантина). Однако, у водорослей видов *Thalassiosira gravida*, *Thalassiosira rotula*, *Cyclotella caspia* и *Chaetoceros gracile* не отмечено изменения содержания ХЛ *a* и ХЛ *c* [58, 112, 172, 194]. При этом только у культуры водорослей *C. gracile* было обнаружено уменьшение содержание КР на сине-зелёном свете [172]. При адаптации к зелёному свету у культур *Cyclotella nana* [196], *Biddulphia aurita* [109] и *H. ostrearia* [149] содержание ХЛ в клетках было ниже, чем на белом свете. При этом содержание КР было выше в клетках культуры *C. nana*, меньше в клетках *B. aurita*, а в клетках *H. ostrearia* значительно не изменилось. При адаптации диатомовых к красному свету также не было получено однозначных данных. В клетках культуры *C. caspia* [58] ХЛ *a* был более высоким на красном свете, чем на белом, а в клетках культур *B. aurita* [109] и *H. ostrearia* [149] содержание ХЛ *a* оставалось постоянным. Изменения в содержании КР произошли только у *H. ostrearia*: содержание КР уменьшилось [149].

Исследование хроматической адаптации у водорослей, представляющих другие таксономические группы, было менее многочисленным, и адаптивные изменения пигментного аппарата имели не однотипный характер. Так, в экспериментах с Dinophyceae показано, что при адаптации к фиолетовому, синему и сине-зелёному свету содержание пигментов в клетках как увеличивалось (*Heterocapsa pygmaea* [151], *Gymnodinium* sp., *Amphidinium carterae* и *Prorocentrum micans* [194]), так и уменьшалось (*Prorocentrum mariae-lebouriae* [88], *A. carterae* [109]) по отношению к контрольным условиям (адаптация к белому свету). Адаптация к зелёному свету или не оказывала влияния на содержание ХЛ *a* и КР в клетках (*A. carterae* [109]), или приводила к увеличению их содержания (*P. mariae-lebouriae* [88], *H. pygmaea* [151]). На красном свете у культуры *P. mariae-lebouriae* [88] увеличивалось только внутриклеточное содержание ХЛ *a*, а в клетках культуры *A. carterae* [109] увеличилось содержание и ХЛ *a*, и суммарных КР.

Для видов представителей отдела Haptophyta отмечена разная направленность адаптивного отклика пигментного аппарата клеток. Например, адаптация вида *Crisosphaera carterae* к сине-зелёному свету сопровождалась увеличением внутриклеточного содержания ХЛ *a*, ХЛ *c* и фукоксантина по сравнению с количеством этих пигментов, полученным на белом свете [194]. Для вида *Isochrysis galbana* не было отмечено изменений внутриклеточного содержания ХЛ *a* и ХЛ *c* [194], а в клетках культуры *Emiliania huxleyi* сине-зеленый свет индуцировал уменьшение всех фотосинтетических пигментов [172].

Для представителя отдела Chlorophyta вида *Dunaliella tertiolecta* было отмечено, что при адаптации к синему свету содержание ХЛ *a* в клетках увеличивалось, а содержание КР уменьшалось по отношению к контрольному белому свету [196]. Адаптация этого вида к сине-зелёному свету сопровождалась аналогичным по характеру изменением внутриклеточного содержания ХЛ *a* [194]. В тоже время при адаптации к зелёному свету характер адаптивного изменения содержания пигментов в клетках был противоположным в сравнении с адаптацией к синему и сине-зеленому свету: содержание ХЛ *a* уменьшалось, а КР увеличивалось [196].

Таким образом, данные по пигментным изменениям при адаптации представителей различных отделов микроводорослей к свету различного спектрального состава настолько разнообразны, что не укладываются в единую систему.

Следует отметить, что в описанных выше работах исследовали влияние разного по спектральному составу излучения, но с одинаковой интегральной плотностью потока квантов, то есть с одинаковой квантовой величиной фотосинтетически активной радиации (PAR). PAR определяется как количество световой энергии в видимом диапазоне излучения (от 400 нм до 700 нм), которое поглощается пигментами растений для последующего использования в реакциях фотосинтеза [168]. В связи с квантовой природой фотохимических реакций PAR выражают в квантовых единицах. Часть PAR, которая поглощена пигментами растений и водорослей обозначают как PUR. Анализ изменения внутриклеточного

содержания пигментов у диатомовых *Chaetoceros protuberans* [148] и *Skeletonema costatum* [152] при адаптации к свету с одинаковой величиной PUR, но различного спектрального состава, не подтвердил наличия у них комплементарной хроматической адаптации. В работе [166] было продемонстрировано, что содержание ХЛ *a* в клетках культур *Thalassiosira rotula* и *Dunaliella tertiolecta* было более низким на красном свете, чем на синем и белом. На основании этого авторы сделали вывод, что в водорослях происходит некая хроматическая адаптация, но она отличается от комплементарной хроматической адаптации цианобактерий.

1.1.2. Отношение содержания хлорофилла *a* к органическому углероду в клетках планктонных микроводорослей

Известно, что уменьшение освещённости сопровождается адаптивным увеличением внутриклеточного содержания ХЛ *a*, направленным на повышение способности клеток поглощать PAR [48, 61, 92]. Удобным параметром, с помощью которого можно описать изменение внутриклеточной концентрации пигментов, является количественное отношение органического углерода (C) к ХЛ *a* в клетках (отношение C/ХЛ *a*). Показано, что при постоянной температуре величина отношения C/ХЛ *a* понижается с уменьшением уровня освещенности [90]. В связи с этим, отношение C/ХЛ *a* в фитопланктонных клетках является важным параметром в математических моделях оценки продуктивности водоёмов [69, 78, 79, 204].

Однако, данные о влиянии света различного спектрального состава на отношение C/ХЛ *a* в клетках водорослей весьма малочисленны. Известно исследование, проведённое с культурой диатомовой водоросли *Chaetoceros protuberans*, адаптированной к белому, синему и зелёному свету. Клетки культуры *C. protuberans* исследовались в диапазоне интенсивностей PAR от высокой до низкой освещённости, но интенсивности PAR в каждом диапазоне подбирались таким образом, чтобы величина PUR на клетку была одинаковой для всех спектральных условий адаптации. Было показано, что величина отношения C/ХЛ *a*

повышалась с увеличением PUR и практически не зависела от «качества» поглощаемого излучения [148]. Позднее было проведено похожее исследование с культурой диатомовой водоросли *Skeletonema costatum* [152]. В этой работе показано, что отношение C/ХЛ *a* в клетках культуры *S. costatum* увеличивалось по мере увеличения количества квантов света, поглощённых в расчёте на единицу ХЛ *a*. В работе получено уравнение, описывающее зависимость отношения C/ХЛ *a* от количества поглощённых квантов, независимо от спектральных характеристик падающего света.

1.1.3. Содержание органического углерода и азота в клетках планктонных микроводорослей

Факторы окружающей среды (интенсивность света, температура, pH, концентрация CO₂, солёность) могут вызывать количественные и качественные изменения в углеводах, аминокислотах, органических кислотах и протеинах, образуемых за счёт метаболизма CO₂. Для оценки химического состава клеток используют отношение элементов C к азоту (N). Из числа основных органических структурных веществ клеток (углеводы, белки и липиды) белки выделяются по содержанию N [41]. В связи с этим отношение C/N характеризует направленность биосинтеза и относительное содержание белков в клетках [162].

Логично предположить, что в эвфотической зоне водоёмов химический состав клеток может изменяться с увеличением глубины обитания из-за изменения спектрального состава света в сторону преимущественного проникновения синего или сине-зелёного света. Природа продуктов фотосинтеза может, в свою очередь, влиять на качество и количество продуктов распада и растворённого органического вещества, выделяемых клетками в окружающую среду.

При адаптации культур представителей отдела Bacillariophyta *Phaeodactylum tricornutum* и *Thalassiosira pseudonana* к свету различного спектрального состава наибольшие содержания N в клетках наблюдались на зелёном свете (увеличение более чем на 50 % по сравнению с белым светом). Внутриклеточные содержания N

на синем свету были такими же, как на белом свету у культуры *P. tricornutum*, но на 23 % уменьшились в клетках культуры *T. pseudonana*. Внутриклеточное содержание N на красном свету у культуры *P. tricornutum* увеличилось на 37 %, а в клетках культуры *T. pseudonana* осталось на уровне белого света [201]. В клетках культуры *Skeletonema costatum* содержания N и C на синем, зелёном и красном свету изменялось по сравнению с белым светом не более, чем на 15 %. При этом отношение C/N варьировало в пределах 20 %: от 4,9–6,1 на белом свету до 6,0–6,6 на синем свету адаптации [152]. У культуры *P. tricornutum* количество C в клетках увеличилось при адаптации к синему и красному свету по отношению к белому на 11–52 % и 6–21 % соответственно при различных интенсивностях света [166].

В клетках представителя отдела Haptophyta *Prymnesium parvum* наибольшие содержания N были отмечены на зелёном свету (увеличение на 30 % по сравнению с белым светом), на синем свету содержание N в клетках не отличалось от контроля, и при адаптации к красному свету уменьшилось на 43 % [201].

У Chlorophyta *Dunaliella tertiolecta* при адаптации к зелёному свету содержание N в клетках увеличилось по сравнению с белым светом на 65 %, на синем свету не изменилось, и уменьшилось при адаптации к красному свету на 24 % [201]. Внутриклеточное содержание C у культуры *D. tertiolecta* увеличилось при адаптации к синему и красному свету по отношению к белому на 57–68 % и 28–79 % соответственно при различных интенсивностях света [166].

Ни в одном из представленных выше экспериментов не проводилось измерение размеров клеток. Следовательно, полученные результаты вариabельности внутриклеточного содержания азота могут быть связаны как с изменением размеров клеток, так и непосредственно с изменением внутриклеточной концентрации химических элементов. Влияние размера клеток было исключено в эксперименте с параллельным измерением C и N в клетках культуры *S. costatum*, у которой не было обнаружено изменения отношения C/N при адаптации к свету с различными спектральными характеристиками [152].

1.2. Влияние спектрального состава света на функциональные характеристики микроводорослей и цианобактерий

1.2.1. Поглощение световой энергии пигментами микроводорослей и цианобактерий

Формы спектров показателей поглощения света пигментами фитопланктона зависят от таксономического состава фитопланктонного сообщества. Это обусловлено тем, что водоросли и цианобактерии различной таксономической принадлежности различаются по набору пигментов, имеющих специфические полосы поглощения света [113]. Показатели поглощения света пигментами на разных длинах волн λ ($a_{ph}(\lambda)$, m^{-1}) принято нормировать на концентрацию ХЛ a в сумме с феопигментами (C_a), так как ХЛ a является основным фотосинтетическим пигментом водорослей [199]. Основными характеристиками спектров показателей поглощения света пигментами фитопланктона являются удельные (нормированные на содержание ХЛ a) показатели поглощения света в синем и красном максимумах спектров ($a_{ph/chl}(\lambda)$, $m^2/мг$ ХЛ a) на длинах волн 438 и 678 нм соответственно, вместе с величиной их соотношения ($a_{ph/chl}(438)/a_{ph/chl}(678)$) [106, 185]. Поглощение света в данных диапазонах обусловлено основным светопоглощающим пигментом водорослей ХЛ a и вспомогательными пигментами КР. Помимо этого, в спектрах поглощения света пигментами ФБП-содержащих водорослей и цианобактерий имеются дополнительные пики поглощения на длинах волн, соответствующих поглощению пигментов ФЭ ($a_{ph/chl}(550)$) и ФЦ ($a_{ph/chl}(620)$).

Ранее считалось, что среднее по спектру значение показателя $a_{ph/chl}(\lambda)$ в природном фитопланктоне относительно постоянно и составляет в среднем приблизительно от 0,014 до 0,016 $m^2/мг$ ХЛ a [143]. Однако в дальнейшем было показано, что различные районы мирового Океана различаются по формам спектров показателей поглощения света фитопланктоном *in vivo* и величинам $a_{ph/chl}(\lambda)$. Так у природных популяций фитопланктона имеется тенденция к снижению значения $a_{ph/chl}(438)$ от олиготрофных вод к эвтрофным более чем на

порядок (от 0,18 до 0,01 м²/мг ХЛ *a*) [63, 71]. В мезотрофных водах Чёрного моря [27] величина $a_{\text{ph/chl}}(438)$ в верхнем перемешанном слое (ВКС) варьирует от 0,030 м²/мг ХЛ *a* в зимний период до 0,012 м²/мг ХЛ *a* летом [74]. Помимо этого, показатели поглощения света в максимумах и форма спектров поглощения света переменны в зависимости от глубины обитания фитопланктонного сообщества [50, 185]. Это обусловлено зависимостью от уровня освещенности (значения показателей $a_{\text{ph/chl}}(\lambda)$ по всему спектру увеличиваются с увеличением освещенности, что более заметно в синей его части за счёт увеличения количества фотозащитных пигментов каротиноидов) [56, 142, 148], и от размерного состава клеток в фитопланктонном сообществе [102, 147].

Поглощающая способность клеток микроводорослей и цианобактерий изменяется в зависимости от спектрального состава окружающего света. Удельный показатель поглощения света со специфическими спектральными характеристиками называется спектрально-зависимым показателем поглощения света ($a_{\text{ph/chl}}^*$) и определяется как отношение PUR к PAR [143]. Средний по спектру поглощённых квантов показатель $a_{\text{ph/chl}}^*$ широко используется в биооптических моделях оценки первичной продукции Мирового океана [62, 168, 72]. В работе [152] для культуры диатомовой водоросли *Skeletonema costatum* показано, что величина $a_{\text{ph/chl}}^*$ для красного и синего света различается в 4 раза. Так величина $a_{\text{ph/chl}}^*$ для белого света составила 0,012 м²/мг ХЛ *a*, для красного света – 0,005 м²/мг ХЛ *a*, для зелёного – 0,015 м²/мг ХЛ *a*, а для синего – 0,022 м²/мг ХЛ *a*.

Имеется не много данных о влиянии света различного спектрального состава на показатели поглощения света клетками культур водорослей. При адаптации динофитовой культуры *Heterocapsa pygmaea* к синему и зелёному свету [151] и диатомовой культуры *Chaetoceros protuberans* к белому, синему и зелёному свету [148] не было обнаружено зависимости величины $a_{\text{ph/chl}}(\lambda)$ и формы спектров поглощения света пигментами водорослей от спектрального состава света. В работе по адаптации диатомовой культуры *Skeletonema costatum* к свету с различными спектральными характеристиками [152] было отмечено, что величина показателя $a_{\text{ph/chl}}(678)$ была ниже на красном свету (в пределах 20 %), чем на синем.

Однако данный результат явился следствием соответствующих изменений в величине отношения $C/XЛ\ a$, связанных с изменением интенсивности PAR, а не с изменением спектрального состава света.

1.2.2. Квантовый выход фотосинтеза и роста

Эффективность фотосинтеза часто характеризуют неэнергетической величиной, называемой квантовым выходом фотосинтеза (ϕ) [85]. Иными словами, ϕ показывает эффективность переноса энергии от пигментов к фотосинтетическим системам [42]. Максимальный квантовый выход фотосинтеза ($\phi_{\text{макс}}$) – это максимальная скорость выделения O_2 или фиксации CO_2 на моль поглощённых фотонов [85]. Величиной обратной ϕ является квантовый расход ($1/\phi$). Известно, что минимальный квантовый расход равен 8 квантам поглощённого света на одну молекулу фиксированного CO_2 или выделенного O_2 [43, 103, 116, 199]. То есть, при оптимальных условиях фотосинтеза (световые и температурные условия, физиологическое состояние организмов) $\phi_{\text{макс}}$ должен составлять 0,125 молей фиксированного CO_2 или выделенного O_2 на моль поглощённых квантов. В природных условиях воздействие факторов окружающей среды приводит к более низким величинам $\phi_{\text{макс}}$. [161], что обусловлено фотодыханием [64, 121, 199] и поглощением части света нефотосинтетическими пигментами КР. Так как вспомогательные пигменты КР передают энергию к реакционным центрам с меньшей эффективностью чем ХЛ a , то средний по спектру ϕ обычно меньше, чем ϕ на длинах волн, поглощаемых только ХЛ a [65].

Квантовый выход фотосинтеза является важным параметром в биооптических моделях первичной продукции [62, 69]. Известно, что значения ϕ увеличиваются при уменьшении интенсивности падающей световой энергии [64, 169, 186]. В работе [119] для проб фитопланктона, полученных из поверхностного слоя, получены значения $\phi_{\text{макс}}$ от 0,005 до 0,033 моль C /моль квантов, а для проб, полученных ниже подповерхностного максимума ХЛ a , получены значения до 0,094 моль C /моль квантов, что очень близко к теоретическому максимуму. В

экспедициях, проведённых в северо-восточной части Атлантики, были проведены измерения $\phi_{\text{макс}}$ для трёх районов, представляющих собой типичные эвтрофные, мезотрофные и олиготрофные воды. Было показано, что в эвтрофных и мезотрофных водах, где ВКС простирался глубже эвфотического слоя, значения $\phi_{\text{макс}}$ были постоянны с глубиной и составляли в среднем 0,05 и 0,03 моль С/моль квантов соответственно. В олиготрофных стратифицированных водах, где наблюдался глубинный максимум ХЛ a , $\phi_{\text{макс}}$ увеличивался с примерно 0,005–0,006 моль С/моль квантов в ВКС до 0,063 моль С/моль квантов ниже уровня глубинного максимума ХЛ a [65, 146].

Имеется немного данных по измерению ϕ для клеток водорослей и цианобактерий, адаптированных к различным спектральным условиям. Так, у диатомовой *Chaetoceros gracile* и примнезиофитовой *Emiliania huxleyi*, адаптированных к сине-зелёному свету, формы спектров величин ϕ (моль С/моль квантов), измеренных в видимом диапазоне спектра, примерно соответствовали спектрам поглощения света пигментами эукариотических водорослей: максимальные значения были в красной области спектра, а минимальные в зелёной [172]. У динофитовой культуры *Heterocapsa pygmaea* была рассчитана величина $\phi_{\text{макс}}$ по фиксации CO_2 и по выделению O_2 при адаптации к белому, зелёному, синему и красному свету. Полученные значения $\phi_{\text{макс}}$ для различных спектральных условий освещения, рассчитанные по выделению O_2 и измеренные на белом свету, варьировали в пределах 16% по отношению к белому свету адаптации: максимальные значения $\phi_{\text{макс}}$ соответствовали синему свету адаптации, а минимальные красному. Величины $\phi_{\text{макс}}$ рассчитанные по фиксации CO_2 были значительно ниже (в 1,5–2,5 раза), чем рассчитанные по выделению O_2 , и максимальные $\phi_{\text{макс}}$ наблюдались на белом свету, уменьшаясь на синем, зелёном и красном свету на 23%, 36% и 48% соответственно по отношению к белому свету [121]. Это говорит о том, что в данном случае адаптация к свету различного спектрального состава могла повлиять на биохимическую направленность фотосинтетических процессов.

Для ФЭ- и ФЦ-содержащих цианобактерий WH7803 и WH5701 [124] было показано, что квантовый выход фотосинтеза снижается на свету, поглощаемом только ФС1 (<525 нм, > 625 нм).

В работе же [186] для естественных поверхностных и подповерхностных популяций фитопланктона, отобранных в прибрежных водах Японии, было показано, что величина ϕ на красном свету при любых заданных интенсивностях освещения была наибольшей по сравнению величинами, полученными при адаптации к белому, зелёному и синему свету. При этом разницы между величинами ϕ при адаптации к синему, зелёному и белому свету отмечено не было.

От квантового выхода фотосинтеза следует отличать квантовый выход роста (ϕ_μ). С биогеохимической точки зрения клетки водорослей можно рассматривать как пул молекул органического углерода, увеличивающийся в результате процесса фотосинтеза, если скорость синтеза органических веществ превышает скорость метаболических потерь в результате дыхания, выделения и т.д. Эффективность преобразования энергии света в запасённый в клетке углерод выражает ϕ_μ [116, 148]. Иными словами, ϕ_μ – это количество С, сохранённого в клетке на единицу поглощенной энергии. Величина ϕ_μ (моль сохранённого С на единицу поглощенной энергии) отличается в меньшую сторону от ϕ (моль зафиксированного в процессе фотосинтеза С на единицу поглощенной энергии), поскольку определенная часть зафиксированного С окисляется или выводится из клетки.

На примере диатомовых культур *Chaetoceros protuberans* [148] и *Skeletonema costatum* [152], адаптированных к белому, синему и зелёному свету, было показано, что величина ϕ_μ обратно пропорциональна величине PUR и независима от спектрального состава света.

1.2.3. Скорости роста клеток

Известно, что скорость роста (деления) клеток увеличивается с увеличением PAR до некоторой насыщающей интенсивности света, после чего увеличение скорости роста прекращается, и величина скорости роста клеток становится

постоянной (выходит на «плато») [92, 115, 125]. Влияние же света различного спектрального состава на величину скорости роста водорослей и цианобактерий изучено в меньшей степени.

В экспериментах с ФЦ-содержащими цианобактериями более низкие значения скорости роста при адаптации к синему свету, по отношению к белому, были отмечены у клеток культуры *Oscillatoria agardhii* [134]. Скорости роста клеток культур *Oscillatoria bourrellyi* [155] и *Synechocystis* sp. [104] не зависели от адаптации к свету с различными спектральными характеристиками. Клетки пресноводной культуры *Spirulina platensis* [36] и морской культуры *Synechococcus* штамм WH5701 на красном свету адаптации росли быстрее, чем на белом свету, при этом на зелёном свету величина скорости роста у клеток *Synechococcus* WH5701 значительно снижалась. У культуры цианобактерии *Synechococcus leopoliensis* величина скорости роста клеток на зелёном свету также была ниже, чем на белом свету [104].

В экспериментах с ФЭ-содержащими цианобактериями у культуры *Synechococcus* штамм WH7803 величина скорости роста клеток увеличивалась при адаптации к зеленому свету по сравнению с красным светом [104], а у штамма *Synechococcus* 48B66 величина скорости роста на зелёном свету оставалась неизменной по отношению к красному свету [104]. В работе [142] показано, что у культур *Prochlorococcus marinus* штамм SS120, *Prochlorococcus marinus* штамм MED4 и *Synechococcus* штамм WH8103 величина скорости роста на синем свету адаптации возрастала по сравнению с белым [142], а в работе [127] показано, что удельные скорости роста *Synechocystis* sp. PCC 6803 на синем свету были больше, чем на красном.

В работе [180] было показано, что при выращивании в хеостате смеси штаммов цианобактерий из группы *Synechococcus* с различным набором фикобилинов исход конкуренции определялся спектральным составом используемого света: при освещении зелёным светом доминировал ФЭ-содержащий штамм, при освещении красным светом ФЦ-содержащий штамм, а на белом свету ФЦ- и ФЭ-содержащие штаммы росли примерно одинаково.

В исследованиях с культурами представителями отдела Bacillariophyta *Chaetoceros protuberans* [98, 148], *Phaeodactylum tricornutum* [201], *Stephanopyxis turris* [112], *Thalassiosira gravida* [107], *Thalassiosira rotula* [166], *Thalassiosira pseudonana* [201] было показано, что на величину скорости роста по отношению к белому свету адаптации синий и сине-зелёный свет не влиял. Также на величину скорости роста культуры *Biddulphia aurita* не влиял фиолетовый свет [109], и на величину скорости роста культур *Cyclotella nana* [195] и *Skeletonema costatum* [152] не влиял зелёный свет. А красный свет не оказывал влияния на величину скорости роста у культур *S. costatum* [152] и *Haslea ostrearia* [149]. Более быстрый рост по сравнению с белым светом наблюдался на синем свету у клеток культур *C. nana* [195], *Cyclotella caspia* [58], *P. tricornutum* [107] и *H. ostrearia* [149], и на сине-зелёном свету у клеток культуры *Chaetoceros gracile* [172]. У культур *Biddulphia aurita* [109] и *P. tricornutum* [201] красный и зелёный свет адаптации вызвали уменьшение величины скорости роста, по сравнению с белым светом, а величина скорости роста культур *T. pseudonana* и *H. ostrearia* [149] уменьшалась только на зелёном свету [201]. У культуры *S. costatum* величина скорости роста уменьшилась при адаптации к синему свету [152].

Меньшее количество экспериментальных данных имеется по влиянию света различного спектрального состава на величину скорости роста представителей других отделов водорослей. Так клетки водоросли представителя отдела Haptophyta *Prymnesium parvum* на синем свету не изменяли скорости роста по сравнению с белым светом, а на зелёном и красном свету величины скорости роста уменьшались [201]. В клетках культуры *Emiliana huxleyi* сине-зелёный свет адаптации вызывал замедление величины деления клеток [172].

У представителя отдела Chlorophyta *Dunaliella tertiolecta* наблюдалось увеличение величины скорости роста на синем свету по отношению к белому [195, 114]. При адаптации к зелёному свету величина скорости роста уменьшилась в пределах всего 10 %, что можно рассматривать как отсутствие реакции на действие света с различными спектральными характеристиками [195]. В дальнейших экспериментах для клеток культуры *D. tertiolecta* было обнаружено, что синий и

красный свет не влияют на величину скорости роста [201; 166], а зелёный свет её уменьшает [201]. В исследовании [127] было показано, что удельные скорости роста клеток культуры *Chlorella sorokiniana* были одинаковы при адаптации к синему и красному свету, но ниже на оранжевом свету.

Клетки культуры представителя класса Dinophyceae *Prorocentrum mariae-lebouriae* на зелёном свету не изменяли величины скорости роста, по отношению к белому свету, а на синем и красном свету росли быстрее [88]. Иные данные были обнаружены для другой динофитовой культуры *Amphidinium carterae*, которая при адаптации к фиолетовому свету не изменяла скорости роста, а на зелёном и красном свету росла медленнее [109]. На скорость роста клеток динофитовой культуры *Heterocapsa pygmaea* синий и зелёный свет воздействия не оказали [151].

И наконец, скорости роста у клеток культуры представителя отдела Cryptophyta *Cryptomonas* 979/67 при адаптации к белому и зелёному свету не отличалась, на красном свету величина скорости роста уменьшилась, а на синем — увеличилась. При этом у клеток культуры *Cryptomonas* 979/62 наибольшая скорость роста наблюдалась на белом свету, и уменьшалась при адаптации к красному, синему и зелёному свету [155].

Таким образом, имеющиеся литературные данные по влиянию света различного спектрального состава на рост одноклеточных водорослей и цианобактерий различаются у разных исследователей как для разных видов, представляющих один отдел, так и для одинаковых видов.

Следует отметить, что, как описано в главе 1.1., в одних экспериментальных работах данные были получены в условиях одинаковых по интенсивностям облучения, падающего на культуры, а в других работах — в световых условиях равных по количеству квантов света, поглощаемых пигментами водорослей и цианобактерий на единицу ХЛ *a*. В первом случае наблюдалось как увеличение величины скорости роста клеток, адаптированных к различным спектральным условиям освещения, по отношению к контрольному белому свету, так и уменьшение или постоянство значений скорости роста. В работах же основанных на использовании световых условий, уравненных по величине PUR, было показано,

что в большинстве случаев на скорости деления клеток спектральный состав свет не влиял (относится к микроводорослям).

1.3. Заключение

В целом для видов представителей различных отделов одноклеточных водорослей и цианобактерий ранние работы по хроматической адаптации показали, что адаптация клеток к свету различного спектрального состава может влиять на отношение клеточных составляющих, включая пигменты, и на фотосинтетические характеристики клетки.

Так, наличие комплементарной хроматической адаптации у представителей отделов Cryptophyta и Cyanobacteria является известным явлением, при этом у представителей отдела Cyanobacteria были обнаружены как хроматически адаптирующиеся виды, так и не адаптирующиеся. В исследованиях, проведённых с микроводорослями, представляющими отделы Bacillariophyta, Miozoa, Haptophyta и Chlorophyta, не представляется возможным отметить каких-либо структурных особенностей клеток при адаптации к различному спектральному составу света. При этом, в большинстве экспериментов, особенно по хроматической адаптации представителей отдела Bacillariophyta, для сравнения со световыми условиями полного спектрального диапазона (белый свет) использовался, как правило, только синий или сине-зеленый свет. Но даже для такого ограниченного диапазона хроматических условий освещения результаты оказались неоднородными. Таким образом, однозначного ответа о наличии комплементарной хроматической адаптации у микроводорослей получено не было.

Исследование функциональных характеристик водорослей и цианобактерий различной таксономической принадлежности также не выявило однозначных свидетельств наличия или отсутствия адаптивного отклика ростовых и светопоглощающих способностей клеток на изменение спектральных световых условий среды.

Также важно, что, в то время как в одних экспериментах по адаптации клеток к свету различного спектрального состава интенсивность света уравнивалась по интенсивности PAR, то в других по количеству PUR. Так, при исследовании скоростей роста в условиях одинаковых интенсивностей PAR, клетки различных групп водорослей в одних случаях начинали делиться быстрее при адаптации к какому-либо спектру света, по отношению к белому, а в других случаях уменьшали или не изменяли число делений в сутки.

Таким образом, исследование влияния спектрального состава света на структурные и функциональные характеристики водорослей и цианобактерий различной таксономической принадлежности показало разнонаправленную реакцию адаптивного отклика на уровне таксонов и отдельных видов.

РАЗДЕЛ 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1. Лабораторные исследования

2.1.1. Объект исследования

Объектами лабораторных исследований служили культуры морских видов водорослей и цианобактерий, представляющие разные таксономические группы: Bacillariophyceae (*Nitzschia* sp.), Coccolithophyceae (*Isochrysis galbana* Parke), Dinophyceae (*Prorocentrum nanum* J.Schiller) и Cyanophyceae (*Synechococcus* sp. штаммы BS9001 и WH5701), полученные из коллекции отдела экологической физиологии водорослей ФИЦ ИнБЮМ, и культура пресноводного вида представителя класса Cyanophyceae *Synechococcus elongatus* (Nägeli) Nägeli штамм IBSS-80, полученного из коллекции отдела биотехнологий и фиторесурсов ФИЦ ИнБЮМ.

1) *Nitzschia* является крупнейшим и одним из самых распространённых родов диатомовых (Рисунок 2.1), с большим трудом определяется до вида. Многие виды *Nitzschia* экстремофилы. Встречается в основном в холодных арктических водах Атлантического океана, где часто является доминирующим видом диатомовых водорослей. В Чёрном море род *Nitzschia* найден у берегов Карадага и в Севастопольской бухте, массовое цветение наблюдается в октябре. Культура *Nitzschia* sp. выделена из планктона Севастопольской бухты в 2007 г. Клетки неподвижные, одиночные, с пояска и со створки линейные. Размеры клеток различаются в зависимости от вида [38].



Рисунок 2.1 – Внешний вид *Nitzschia* sp.

2) *Isochrysis galbana* Parke, 1949 – морской вид, распространён в прибрежных водах Атлантики. Впервые выделен на морской биологической станции в Порт-Эрин в январе 1938 г., первоначально назывался "Flagellate I". Поступил из IFREMER (г. Брест, Франция) в 1997 г. Благодаря высокому содержанию белка и полиненасыщенных жирных кислот используется в биотехнологии и марикультуре для кормления молоди рыб, ракообразных и личинок двустворчатых моллюсков в питомниках моллюсков [96]. Клетки подвижные, сферические с двумя близко расположенными жгутиками для передвижения, длиной до 7мкм (Рисунок 2.2). Хлоропласт одиночный, жёлто-коричневого цвета [33, 191].



Рисунок 2.2 – Внешний вид *Isochrysis galbana* Parke

3) *Prorocentrum nanum* J.Schiller, 1918 – вид распространён в Северном, Адриатическом, Азовском и Чёрном морях; в Атлантическом океане [32]. Выделен из планктона Севастопольской бухты в 1989 г, идентифицирован н.с. М. И. Сеничевой в 2007 г. Клетки со стороны скорлупки яйцевидные, с наибольшей шириной посередине, сильно сжатые с боков (Рисунок 2.3). Скорлупки толстые, с нежными порами. Два хроматофора [32, 38].

Синонимы в соответствии со Всемирным каталогом морских видов (WoRMS): *Exuviaella pusilla*, *Prorocentrum pusillum*.



Рисунок 2.3 – Внешний вид *Prorocentrum nanum* J.Schiller

4) *Synechococcus elongatus* (Nägeli) Nägeli, 1849 (штамм IBSS–80) – пресноводный вид. Вид выделен в 1999 г., как сопутствующий при выращивании *Spirulina platensis* в отделе биотехнологии и фиторесурсов ФИЦ ИнБЮМ. Клетки эллипсоидные до цилиндрических, одиночные или в небольших колониях (Рисунок 2.4). В колониях клетки располагаются беспорядочно или чаще в виде коротких цепочек [12].



Рисунок 2.4 – Внешний вид *Synechococcus elongatus* (Nägeli) Nägeli

Синонимы: *Synechococcus parvulus* Nageli, 1948, *Synechococcus racemosus* Wolle, 1881, *Synechococcus geitleri* De Toni, 1936.

5) *Synechococcus* sp. штамм BS9001 – содержит в качестве основного вспомогательного пигмента ФЭ. Штамм выделен из черноморского фитопланктона в 1993 г. Клетки эллипсоидные (длина порядка 2 мкм, ширина – 0,85 мкм), одиночные (Рисунок 2.5).



Рисунок 2.5 – Внешний вид *Synechococcus* sp. штамм BS9001

6) *Synechococcus* sp. штамм WH5701 – содержит в качестве основного вспомогательного пигмента ФЦ. Штамм выделен из Атлантического океана в 1990 г., поступил из Лаборатории морских исследований (Шотландия). Клетки одиночные или в парах (Рисунок 2.6).

Синонимы в соответствии с Национальным центром биотехнологической информации (NCBI): *Synechococcus* sp. CCMP1333, *Synechococcus* sp. NEPCC539.

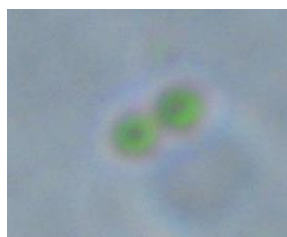


Рисунок 2.6 – Внешний вид *Synechococcus* sp. штамм WH5701

2.1.2. Питательные среды

Питательные среды для выращивания морских культур готовили на стерильной морской воде из открытой части Чёрного моря. Стерилизацию воды проводили в течение 20 минут на водяной бане при 70 – 80 °С в трёхразовой повторности с суточным интервалом. В опытах с Coccolithophyceae *Isochrysis galbana* и Dinophyceae *Prorocentrum nanum* была использована питательная среда Гольдберг в модификации Кабановой Ю.Г. (1958) [29]; в опытах с Cyanophyceae *Synechococcus* sp. (штаммы BS9001, WH5701) – среда f/2 [59, 100, 101]; с Bacillariophyceae *Nitzschia* sp. – среда Гольдберг в модификации Кабановой Ю.Г. с добавлением 50 мк моль Si на литр среды.

Для приготовления питательных сред, используемых в экспериментах, использовали реактивы квалификации х.ч. и ч.д.а.

Для приготовления морской среды f/2 в 950 мл профильтрованной и стерилизованной морской воды последовательно добавляли компоненты, представленные в Таблице 2.1, затем общий объём среды доводили до 1 л.

Таблица 2.1 – Состав питательной среды f/2

Компоненты	Маточный раствор, г/л H ₂ O	Используемое количество	Концентрация в среде, М
NaNO ₃	75	1 мл	$8,82 \cdot 10^{-4}$
NaH ₂ PO ₄ · H ₂ O	5	1 мл	$3,62 \cdot 10^{-5}$
Na ₂ SiO ₃ · 9H ₂ O	30	1 мл	$1,06 \cdot 10^{-4}$
Раствор металлов	см. табл. 2.2.	1 мл	–
Раствор витаминов	см. табл. 2.2.	0,5 мл	–

Для приготовления раствора металлов для среды f/2 в 950 мл дистиллированной воды последовательно растворяли EDTA и другие компоненты, представленные в Таблице 2.2, затем общий объём раствора доводили до 1 л.

Таблица 2.2 – Состав раствора металлов для среды f/2

Компоненты	Маточный раствор, г/л H ₂ O	Используемое количество	Концентрация в среде, М
FeCl ₃ · 6H ₂ O	–	3,15 г	$1,17 \cdot 10^{-5}$
Na ₂ EDTA · 2H ₂ O	–	4,36 г	$1,17 \cdot 10^{-5}$
MnCl ₂ · 4H ₂ O	180,0	1 мл	$9,10 \cdot 10^{-7}$
ZnSO ₄ · 7H ₂ O	22,0	1 мл	$7,65 \cdot 10^{-8}$
CoCl ₂ · 6H ₂ O	10,0	1 мл	$4,20 \cdot 10^{-8}$
CuSO ₄ · 5H ₂ O	9,8	1 мл	$3,93 \cdot 10^{-8}$
Na ₂ MoO ₄ · 2H ₂ O	6,3	1 мл	$2,60 \cdot 10^{-8}$

Для приготовления раствора витаминов для среды f/2 в 950 мл дистиллированной воды растворяли витамин В₁ и по 1 мл маточных растворов витаминов Н и В₁₂, затем общий объём раствора доводили до 1 л (Таблица 2.3). Раствор фильтровали, стерилизовали и хранили замороженным.

Таблица 2.3 – Состав раствора витаминов для среды f/2

Компоненты	Маточный раствор, г/л H ₂ O	Используемое количество	Концентрация в среде, М
Витамин В ₁	–	200 мг	$2,96 \cdot 10^{-7}$
Витамин Н	1,0	1 мл	$2,05 \cdot 10^{-9}$
Витамин В ₁₂	1,0	1 мл	$3,69 \cdot 10^{-10}$

Для приготовления среды Гольдберг готовили маточные растворы:

- Раствор № 1. В 100 мл дистиллированной воды растворяли 10,1 г KNO₃;
- Раствор № 2. В 100 мл дистиллированной воды растворяли 1,3618 г KH₂PO₄ или 1,421 г Na₂HPO₄;
- Раствор №3. В 100 мл дважды дистиллированной воды растворяли 27,03 мг хлорида железа FeCl₃ · 6H₂O, хлорида марганца 19,8 мг MnCl₂ · 4H₂O и хлорида кобальта 23,79 мг CoCl₂ · 6H₂O.

- Раствор № 4. В 100 мл дистиллированной воды растворяли 1,5 г $\text{Na}_2\text{SiO}_3 \cdot 9\text{H}_2\text{O}$ ($C_{\text{Si}} = 100 \text{ мкМ/л}$)

В 950 мл профильтрованной и стерилизованной морской воды добавляли 2 мл раствора № 1, 0,5 мл раствора № 2, 1 мл раствора № 3 и 2 мл раствора № 4. Затем общий объём среды доводили до 1 л.

Для выращивания культуры *Synechococcus elongatus* использовали гидрокарбонатную среду Заррука (Таблица 2.4) [203]. Для приготовления 1 л среды Заррука в 900 мл дистиллированной воды последовательно растворяли навески основного раствора: компоненты 1 – 5. Отдельно в 100 мл растворяли навески: 6 – 9, т. к. компоненты 7 – 9 плохо растворимы в воде, и для улучшения растворимости их необходимо смешать с этилендиаминтетрауксусной кислотой (компонент 6). Затем добавляли 1 мл раствора микроэлементов.

Таблица 2.4 – Состав питательной среды Заррука

Состав среды	г/л	Состав раствора микроэлементов	г/л
1. NaHCO_3	16,8	H_3BO_3	2,86
2. $\text{K}_2\text{HPO}_4 \times 3\text{H}_2\text{O}$	0,66	$\text{MnCl}_2 \times 4\text{H}_2\text{O}$	1,81
3. NaNO_3	2,5	$\text{ZnSO}_4 \times 7\text{H}_2\text{O}$	0,222
4. $\text{K}_2\text{SO}_4 \times 4\text{H}_2\text{O}$	1,0	$\text{Cu SO}_4 \times 5\text{H}_2\text{O}$	0,08
5. NaCl	1,0	MoO_3	0,015
6. Na_2EDTA	0,08	NH_4VO_3	0,023
7. $\text{FeSO}_4 \times 7\text{H}_2\text{O}$	0,01	$\text{CoCl}_2 \times 6\text{H}_2\text{O}$	0,044
8. $\text{CaCl}_2 \times 2\text{H}_2\text{O}$	0,04	$\text{K}_2\text{Cr}_2(\text{SO}_4) \times 24\text{H}_2\text{O}$	0,096
9. $\text{MgSO}_4 \times 7\text{H}_2\text{O}$	0,2		
10. микроэл-ты	1 мл/л		

2.1.3. Условия выращивания

Экспериментальные работы выполняли в отделе экологической физиологии водорослей ФИЦ ИнБЮМ. Альгологически чистые культуры планктонных микроводорослей и цианобактерий до проведения экспериментов хранили в коллекциях отделов экологической физиологии водорослей ФИЦ ИнБЮМ, и

биотехнологий и фиторесурсов ФИЦ ИнБЮМ при естественном освещении и благоприятном температурном режиме от 18 до 20 °С. В коллекциях культуры водорослей и цианобактерий поддерживали в экспоненциальной фазе роста путём периодического разбавления их питательной средой [34].

В лабораторных экспериментах культуры *Nitzschia* sp., *I. galbana*, *P. nanum* и *S. elongatus* выращивали в фотобиореакторе [14], который представляет собой плоскопараллельную кювету из бесцветного стекла. Объём фотобиореактора составлял 1,2 л, рабочая толщина – 20 мм (Рисунок 2.7). Нижняя грань фотобиореактора расположена под углом с целью улучшения перемешивания суспензий микроводорослей и цианобактерий.

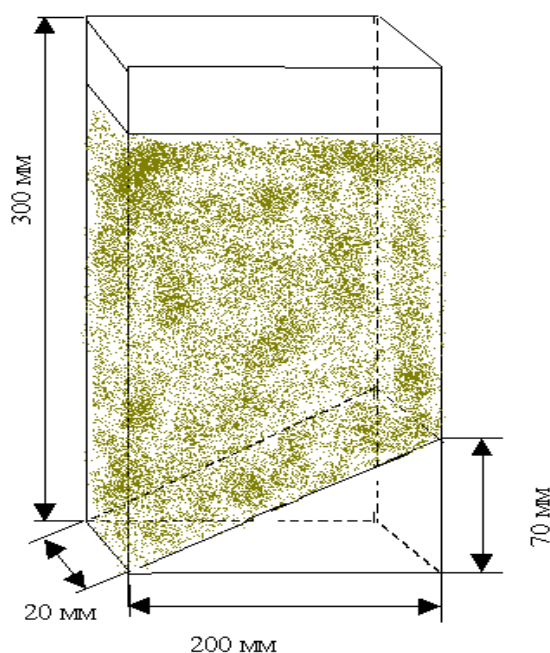


Рисунок 2.7 – Схема вертикального культиватора

Культуры *Synechococcus* sp. штаммы BS9001 и WH5701 выращивали на световой решётке в ёмкостях объёмом 500 мл. Для экспериментов 2 л исходных культур *Synechococcus* sp. BS9001 и WH5701 разливали в четыре стеклянные емкости по 500 мл.

Всего было проведено 6 серий экспериментов. Режим освещения во всех экспериментах был круглосуточным. В качестве источника света для культуры

Nitzschia sp. использовали вертикальную световую решётку, состоящую из люминесцентных ламп белого света Oreol White/15 W. В качестве источника света для культур *S. elongatus*, *P. nanum* и *I. galbana* использовали лампу дневного света LIGHTSKY spiral 60 W. В качестве источника света для культур *Synechococcus* sp. штаммы BS9001 и WH5701 использовали горизонтальную световую решётку, состоящую из люминесцентных ламп дневного света ЛДЦ-30.

Красный, зелёный и синий режимы освещения были получены с путём комбинирования белого света и цветных фильтров. Спектры люминесцентных ламп взяты из справочных данных [45], а спектры пропускания цветных фильтров определены на двухлучевом спектрофотометре *Specord UV-VIS (Karl Zeiss Jena, ГДР)* (Рисунок 2.8).

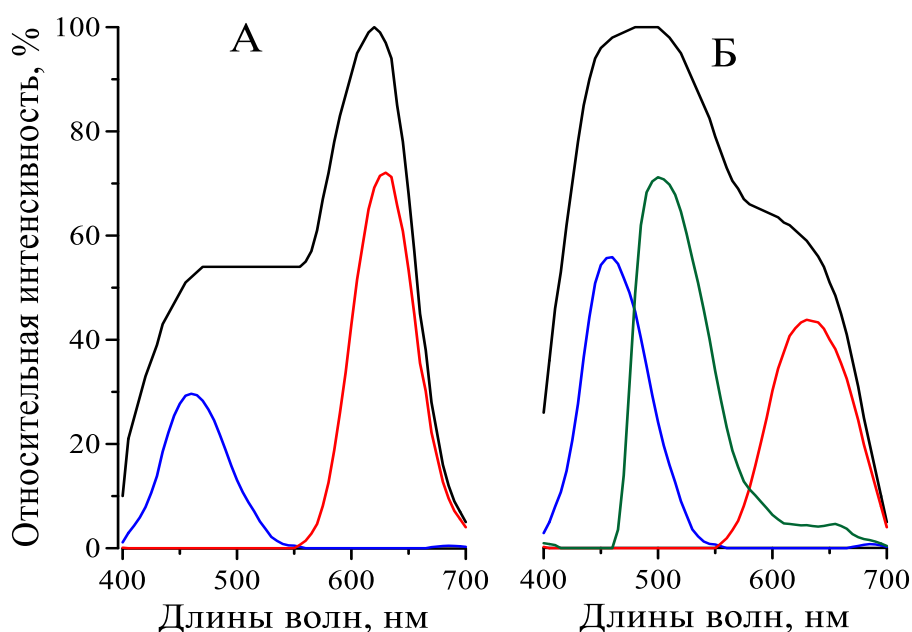


Рисунок 2.8 – Относительные спектры белого (—), синего (—), зелёного (—) и красного (—) источников освещения для: А – *Nitzschia* sp., Б – *S. elongatus*, *Synechococcus* sp. BS9001 и WH5701, *P. nanum* и *I. galbana*

Интенсивность падающего света при постановке экспериментов регулировали путём изменения расстояния между источником освещения и культурами. Ёмкости с культурами водорослей располагали на разном расстоянии от источника освещения, чтобы обеспечить во всех экспериментах одинаковое

количество квантов света, поглощенных пигментами клеток в расчете на единичную концентрацию ХЛ *a* (PUR). Эту задачу решали расчётным способом на основе данных о спектрах пропускания света светофильтрами, удельных (нормированных на концентрацию ХЛ *a*) показателей поглощения света пигментами культур и спектрального распределения квантов источника света. Это делали для того, чтобы исключить влияние различного количества поглощённой световой энергии и выделить влияние света с различными спектральными характеристиками.

Световые условия в культурах измеряли лабораторным квантометром (датчиком освещенности) QSL2101 (Biospherical Instruments Inc.) с сенсором сферической формы (4π), который при измерении погружали внутрь суспензии клеток.

Количество расчётных поглощаемых световых квантов для клеток культур водорослей и цианобактерий, использованных в экспериментах, представлено в Таблице 2.5. При этом величина PAR на свету с различными спектральными характеристиками различалась и варьировала от 14 до 48 мкЭ м⁻² с⁻¹ для культуры *Nitzschia* sp., от 12 до 23 мкЭ м⁻² с⁻¹ для культуры *S. elongatus*, от 2 до 9,3 мкЭ м⁻² с⁻¹ для культуры *Synechococcus* sp. BS9001, от 2,7 до 4,5 мкЭ м⁻² с⁻¹ для культуры *Synechococcus* sp. WH5701, от 7 до 24 мкЭ м⁻² с⁻¹ для культуры *I. galbana* и от 10 до 34 мкЭ м⁻² с⁻¹ для культуры *P. nanum* (Таблица 2.6).

Таблица 2.5 – Расчётное количество PUR, моль (мг ХЛ *a*)⁻¹ час⁻¹) 10⁻³

Культура	Белый свет	Красный свет	Синий свет	Зелёный свет
<i>Nitzschia</i> sp.	1,1 ± 0,1			
<i>I. galbana</i>	0,70 ± 0,1			
<i>P. nanum</i>	0,54 ± 0,05			
<i>S. elongatus</i>	1,1 ± 0,1			
<i>Synechococcus</i> sp. BS9001	0,43 ± 0,04			
<i>Synechococcus</i> sp. WH5701	0,18 ± 0,02			

Таблица 2.6 – Количество падающей на культуры PAR, Е, мкЭ м⁻² с⁻¹.

Культура	Белый свет	Красный свет	Синий свет	Зелёный свет
<i>Nitzschia</i> sp.	30 ± 3	48 ± 4	14 ± 1	–
<i>I. galbana</i>	13 ± 1	24 ± 2	7 ± 1	13 ± 1
<i>P. nanum</i>	19 ± 2	34 ± 3	10 ± 1	18 ± 2
<i>S. elongatus</i>	18 ± 2	15 ± 2	12 ± 1	23 ± 2
<i>Synechococcus</i> sp. BS9001	3 ± 0,3	9,3 ± 0,9	2 ± 0,2	2,7 ± 0,3
<i>Synechococcus</i> sp. WH5701	3 ± 0,3	2,7 ± 0,3	2,7 ± 0,3	4,5 ± 0,5

Температуру в сосудах с культурами поддерживали в пределах 18 – 20 °С. С целью обеспечения постоянства газового состава и рН около 8,5 производили круглосуточный барботаж суспензий микроводорослей и цианобактерий аквариумным компрессором «Atman AT-A 1500» производительностью 2 л/мин (пневматическое перемешивание). Температуру и рН среды контролировали при помощи лабораторного рН метра рН-150 М.

В работе использовали накопительный (периодический) метод культивирования [47]. Периодическим разбавлением культуры водорослей и цианобактерий поддерживали в экспоненциальной фазе роста.

Общий период хроматической адаптации у культуры *Nitzschia* sp. длился 15 дней, у культуры *I. galbana* – 40 дней, у культуры *S. elongatus* – 14 дней, у культуры *Synechococcus* sp. WH5701 – 6 дней, у культуры *Synechococcus* sp. BS9001 – 19 дней и у культуры *P. nanum* – 5 дней.

2.2. Полевые исследования

Полевые исследования в Чёрном море выполнены в пяти рейсах НИС «Профессор Водяницкий» (Таблица 2.7). Исследования проводились в сентябре 2014 и 2015 гг. в восточной глубоководной (глубже 100 м) части моря, в мае 2016 г. в глубоководной западной и восточной частях моря, в июне 2016 г. в прибрежной зоне Чёрного моря вдоль Крымского полуострова, и в ноябре-декабре 2018 г. в

глубоководной западной и восточной частях Чёрного моря (Рисунок 2.9). В рейсах ПВ77 и ПВ86 пробы отбирали с помощью кассеты батометров CTD-зонда Mark-III (Neil Brown Ocean Sensors, Inc.), а в рейсах ПВ79, ПВ85 и ПВ 105 пробы отбирали с помощью кассеты батометров CTD-зонда SBE-911plus (Sea Bird Electronics).

Таблица 2.7 – Сведения об экспедициях в Чёрном море

Рейс	Год	Месяц	Район исследований
ПВ77	2014	3 – 7 сентября	Глубоководная восточная часть Чёрного моря
ПВ79	2015	25 сентября – 1 октября	Глубоководная восточная часть Чёрного моря
ПВ85	2016	26 мая – 30 мая	Глубоководная западная и восточная часть Чёрного моря
ПВ86	2016	8 июня – 18 июня	Прибрежная зона Крымского полуострова
ПВ105	2018	23 ноября – 9 декабря	Глубоководная западная и восточная часть Чёрного моря

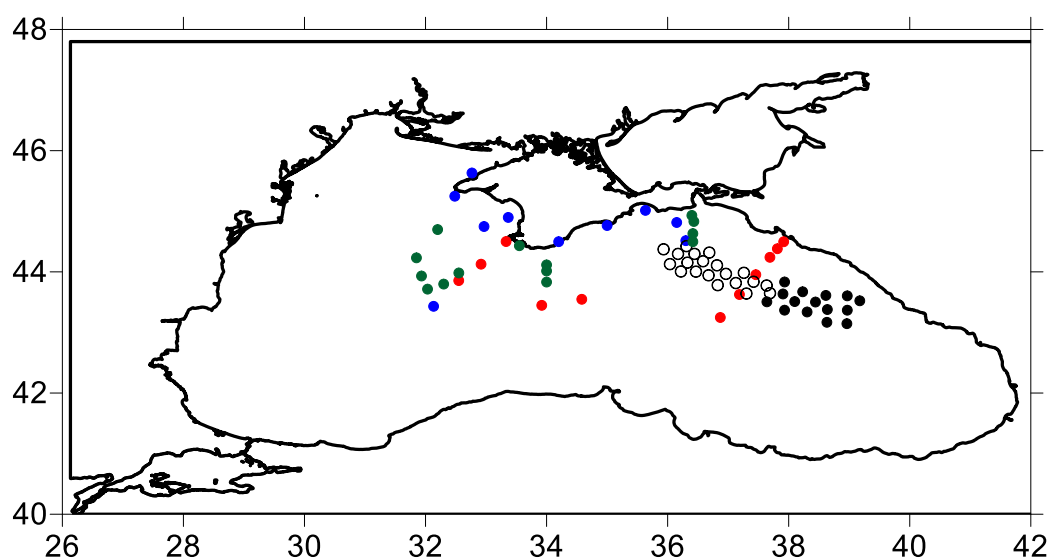


Рисунок 2.9 – Карта расположения станций в рейсах НИС «Профессор Водяницкий»: ПВ77 (●), ПВ79 (○), ПВ85 (●), ПВ86 (●), ПВ105 (●)

Полевые исследования на озере Байкал выполнены с 3 по 11 сентября 2019 г. в рейсе НИС «Г. Титов» на 21 станции (Рисунок 2.10). В экспедиции на НИС «Г. Титов» по озеру Байкал пробы отбирали батометром Нискина, вертикальные

профили температуры, флуоресценции (концентрация ХЛ *a*) и PAR определяли с помощью CTD-зонда JFE Rinko AAQ-177 (Япония).

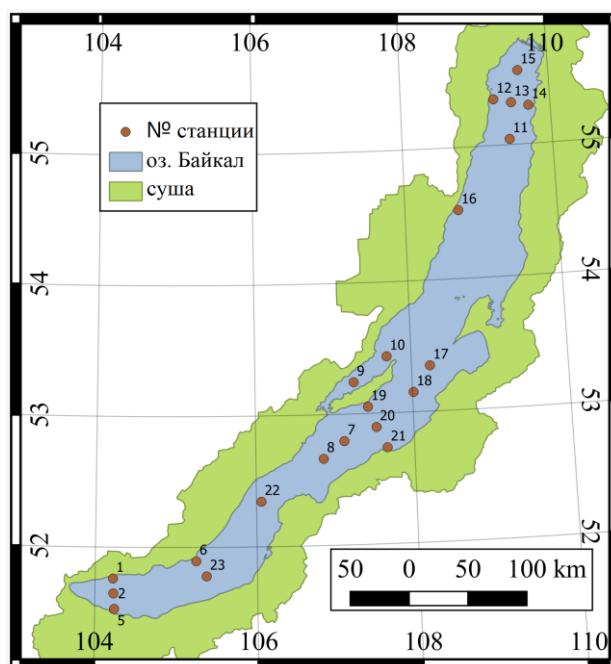


Рисунок 2.10 – Карта расположения станций в рейсе НИС «Г. Титов» по озеру Байкал с 3 по 11 сентября 2019 г.

Пробы отбирали с нескольких горизонтов зоны фотосинтеза, которые выбирали исходя из вертикального изменения температуры и ослабления света с глубиной. В рейсах ПВ77, ПВ79, ПВ85 и ПВ105 прозрачность воды оценивали по глубине видимости диска Секки (Z_s). При отсутствии датчика PAR, глубину зоны фотосинтеза (Z_{eu}), куда проникает 1% PAR, рассчитывали по известной формуле зависимости ослабления света (I) с глубиной (z):

$$I_z = I_0 e^{(-k_d z)}, \quad (1)$$

где I_z – интенсивность света, проникающая на глубину z , $\text{мкЭ м}^{-2} \text{с}^{-1}$;

I_0 – интенсивность света, падающая на поверхность, $\text{мкЭ м}^{-2} \text{с}^{-1}$.

Величину диффузионного коэффициента ослабления света (k_d) в среднем для слоя Z_{eu} рассчитывали по величине Z_s , используя известную зависимость [9]. На основании уравнения (1) рассчитывали глубину зоны фотосинтеза:

$$Z_{eu} = 4.6/k_d \quad (2)$$

В рейсе ПВ86 Z_{eu} определяли по величине k_d , которую измеряли с помощью прозрачномера, разработанного в отделе «Оптики и биофизики моря» МГИ РАН [35].

В экспедиции пробы хранились с соблюдением необходимых условий [179].

2.3. Методы измерений

2.3.1. Определение содержания пигментов в клетках микроводорослей и цианобактерий спектрофотометрическим методом

Концентрацию пигментов в культурах водорослей *Nitzschia* sp., *I. galbana* и *P. nanum*, цианобактерий *S. elongatus* и *Synechococcus* sp. штамм WH5701, в фитопланктоне Чёрного моря (рейсы ПВ 79, ПВ 85, ПВ 86, ПВ105), и озера Байкал (рейс НИС «Г. Титов»), определяли спектрофотометрическим методом [17]. Для определения концентрации ХЛ a (C_a), феопигментов (C_f) и суммарных КР ($C_{кр}$) суспензии клеток сгущали путём фильтрации через стекловолокнистые фильтры (Whatman (GF/C) или (GF/F)) при вакууме не более 0,2 атм. Определение содержания пигментов в клетках культур микроводорослей и цианобактерий проводили сразу после отбора проб. Фильтры с пробами природного фитопланктона заворачивали в фольгу и хранили в сжиженном азоте до измерений в лаборатории.

Пигменты экстрагировали 90 % водным раствором ацетона в течение 18 часов в холодильнике при температуре $+ 8^{\circ} \text{C}$. Полученный экстракт осветляли центрифугированием при скорости 3000 об./мин в течение 10 минут. Оптическую плотность (OD) ацетоновых экстрактов лабораторных культур определяли на двухлучевом регистрирующем спектрофотометре *Specord UV-VIS* (Karl Zeiss Jena, ГДР), OD ацетоновых экстрактов природного фитопланктона определяли на двухлучевом спектрометре *Lambda 35* (PerkinElmer).

C_a культур водорослей и цианобактерий рассчитывали по уравнению [111]:

$$C_a = (11,85 \text{ OD}(664) - 1,54 \text{ OD}(647) - 0,08 \text{ OD}(630)) \frac{V_{\text{экс}}}{V_{\text{пр}} L_k}, \quad (3)$$

где OD – оптическая плотность экстрактов при указанной длине волны с учётом поправки на неспецифическое поглощение на длине волны 750 нм;

$V_{\text{экс}}$ – объём ацетонового экстракта, мл;

$V_{\text{пр}}$ – объём профильтрованной пробы, л;

L_k – длина кюветы, см.

Содержание феопигментов в активно делящихся культурах мало и не превышает 10% [4].

$C_{кр}$ для диатомовых, примнезиофитовых и динофитовых культур рассчитывали по уравнению [181]:

$$C_{кр} = (7,6(\text{OD}(480) - 1,49\text{OD}(510))) \frac{V_{\text{экс}}}{V_{\text{пр}} L_k}. \quad (4)$$

$C_{кр}$ для культур цианобактерий рассчитывали по уравнению [181]:

$$C_{кр} = (4\text{OD}(480)) \frac{V_{\text{экс}}}{V_{\text{пр}} L_k}. \quad (5)$$

Содержание пигментов ХЛ a и КР в клетках определялось путем деления C_a и $C_{кр}$, соответственно, на количество клеток в заданном объёме.

C_a и C_{ϕ} для природного фитопланктона рассчитывали по уравнениям [126]:

$$C_a = (26,7 (\text{OD}(665)_0 - \text{OD}(665)_a)) \frac{V_{\text{экс}}}{V_{\text{пр}} L_k}, \quad (6)$$

$$C_{\phi} = (26,7 (1,7 \text{OD}(665)_0 - \text{OD}(665)_a)) \frac{V_{\text{экс}}}{V_{\text{пр}} L_k}, \quad (7)$$

где $OD(665)_o$ – оптическая плотность экстрактов на длине волны 665 нм с учётом поправки на неспецифическое поглощение на длине волны 750 нм до подкисления;

$OD(665)_a$ – оптическая плотность экстрактов на длине волны 665 нм с учётом поправки на неспецифическое поглощение на длине волны 750 нм после подкисления.

Точность определения содержания пигментов в клетках спектрофотометрическим методом составляет ~10% [4, 17].

2.3.2. Определение концентрации хлорофилла *a* и феопигментов флуориметрическим методом

Содержание пигментов в фитопланктоне в рейсе ПВ77 определяли высокочувствительным флуориметрическим методом [108] в модификации [55]. Пробы объёмом 200 -800 мл осаждали фильтрацией на стекловолокнистые фильтры (GF/F, *Whatman*) при слабом вакууме не более 0.2 атм., которые заворачивали в фольгу и хранили в сжиженном азоте до измерений в лаборатории. В лаборатории пигменты экстрагировали 90 % водным раствором ацетона в течение 18 часов в холодильнике при температуре + 8° С. Полученный экстракт осветляли центрифугированием при скорости 3000 об./мин в течение 10 минут. Флуоресценцию ацетоновых экстрактов определяли до и после подкисления на флуориметре, изготовленном в ИнБЮМ на базе ФЭК-56 [55].

C_a и концентрацию феопигментов (C_ϕ) рассчитывали по уравнениям:

$$C_a = 0.051 \times (F_o - F_a) \times (V_{\text{экс}}/V_{\text{пр}}), \quad (8)$$

$$C_\phi = 0.051 \times (1.71F_a - F_o) \times (V_{\text{экс}}/V_{\text{пр}}), \quad (9)$$

где F_o и F_a – показания прибора до и после подкисления.

2.3.3. Определение показателей поглощения света пигментами микроводорослей и цианобактерий

Спектры показателей поглощения света пигментами клеток измеряли по методике «количественного определения на увлажненных фильтрах» [136, 137]. Оптические измерения проб фитопланктона, полученных в сентябре 2014 г., проводили на двулучевом спектрофотометре *Specord-M40 (Karl Zeiss Jenna)*, а начиная с сентября 2015 г. и далее – на двулучевом спектрометре *Lambda 35 (PerkinElmer)* с интегрирующей сферой. Оптические измерения для культур проводили на двулучевом спектрофотометре *Specord UV-VIS (Carl Zeiss Jena)*.

Для определения OD частиц на фильтре ($OD_{fp}(\lambda)$) пробы сгущали путём фильтрации через стекловолокнистые фильтры (Whatman (GF/C) или (GF/F)) при вакууме не более 0,2 атм. Сначала на увлажнённых средой фильтрах (для сравнения был использован увлажнённый средой чистый фильтр) определяли OD для всей собранной на фильтре взвеси. Затем производили измерение спектров поглощения света обесцвеченными клетками в пробе ($OD_{fd}(\lambda)$). Для определения $OD_{fd}(\lambda)$ пигменты удаляли из взвешенного вещества на фильтрах согласно методикам [119; 137, 189]. В процессе измерений фильтры оставались влажными.

Так как OD частиц на фильтре превышает значения OD данных частиц в суспензии из-за рассеяния фильтром, то были использованы уравнения из [135, 142] для пересчёта $OD_{fp}(\lambda)$ и $OD_{fd}(\lambda)$ в значения OD взвеси ($OD_p(\lambda)$) и детрита ($OD_d(\lambda)$) в суспензии (β – коррекция).

Далее эти данные были использованы в расчёте показателя поглощения света всем взвешенным веществом

$$a_p(\lambda) = 2.3 OD_p(\lambda)/L_g, \text{ м}^{-1}, \quad (10)$$

обесцвеченными клетками

$$a_d(\lambda) = 2.3 OD_d(\lambda)/L_g, \text{ м}^{-1} \quad (11)$$

и пигментами клеток

$$a_{ph}(\lambda) = a_p(\lambda) - a_d(\lambda), \text{ м}^{-1}, \quad (12)$$

где 2.3 – коэффициент для перехода от десятичного логарифма к натуральному; L_g – геометрическая длина пути, м.

$$L_g = V_{пр}/S, \quad (13)$$

где S – рабочая площадь фильтра, м^2 .

Затем была проведена нормировка на C_a для культур водорослей и цианобактерий, и на концентрацию ХЛ a в сумме с феопигментами для природного фитопланктона ($C_{a+\phi}$), в результате чего были получены удельные показатели поглощения света пигментами клеток $a_{ph/chl}(\lambda)$, $\text{м}^2/\text{мг}$ ХЛ a .

Средний по спектру поглощённых квантов показатель поглощения света пигментами, нормированный на содержание ХЛ a ($a_{ph/chl}^*$), который учитывает как спектральные характеристики света, так и количество фактически поглощаемых квантов света (Таблица 2.8), был рассчитан согласно [143]:

$$a_{ph/chl}^* = \frac{\int_{400}^{700} a_{ph/chl}(\lambda) E(\lambda) d\lambda}{\int_{400}^{700} E(\lambda) d\lambda}, \quad (14)$$

где E – величина падающей световой энергии, моль $\text{м}^{-2} \text{с}^{-1}$.

Таблица 2.8–Расчётные значения спектрально-зависимого показателя поглощения света пигментами, нормированного на содержание ХЛ a , $a_{ph/chl}^*$, $\text{м}^2/\text{мг}$ ХЛ a

Культура	Белый свет	Красный свет	Синий свет	Зелёный свет
<i>Nitzschia sp.</i>	$0,010 \pm 0,001$	$0,006 \pm 0,001$	$0,021 \pm 0,002$	–
<i>I. galbana</i>	$0,014 \pm 0,001$	$0,009 \pm 0,001$	$0,026 \pm 0,002$	$0,014 \pm 0,001$
<i>P. nanum</i>	$0,008 \pm 0,001$	$0,005 \pm 0,001$	$0,015 \pm 0,002$	$0,008 \pm 0,001$
<i>S. elongatus</i>	$0,017 \pm 0,002$	$0,021 \pm 0,002$	$0,027 \pm 0,003$	$0,014 \pm 0,001$
<i>Synechococcus sp</i> WH5701	$0,018 \pm 0,002$	$0,021 \pm 0,002$	$0,020 \pm 0,003$	$0,012 \pm 0,001$
<i>Synechococcus sp</i> BS9001	$0,044 \pm 0,004$	$0,013 \pm 0,001$	$0,063 \pm 0,006$	$0,050 \pm 0,005$

2.3.4. Расчёт квантового выхода роста

Квантовый выход роста определяли по формуле:

$$\phi_{\mu} = 3.47 \times 10^{-6} \times \left(\frac{C}{X_{\text{Л}} a} \right) \times \mu / \text{PUR}. \quad (15)$$

Количество PUR определяли по формуле:

$$\text{PUR} = a_{\text{ph/chl}}^* \cdot \text{PAR}, \quad (16)$$

2.3.5. Определение содержания органического углерода и азота в клетках водорослей и цианобактерий

У всех исследованных видов, за исключением штаммов цианобактерий *Synechococcus* sp., содержание органического С и N определяли методом газо-адсорбционного хроматографического анализа на CHN-1 анализаторе. Предварительно суспензии водорослей и цианобактерий сгущали путём фильтрации через Whatman GF/C стекловолокнистые фильтры при разрежении не более 0,2 атм. Затем фильтры с навесками культур водорослей и цианобактерий сжигали в CHN-1 анализаторе после обработки 15 % соляной кислотой [133]. Фильтры перед фильтрованием предварительно прокаливали в муфельном шкафу при 300 °С в течение 24 часов. Собранные на фильтрах пробы микроводорослей и цианобактерий просушивали и хранили до сжигания в эксикаторе в присутствии обезвоженного хлористого кальция.

Для анализа в CHN-1 анализаторе использовали газ носитель гелий, насадочную колонку с неподвижной фазой Porapak-Q и стандартный образец р-нитроанилин. Содержание N и С в стандартном образце составляло 20,27 % и 52,12 % соответственно. Содержание N и С в навеске рассчитывали по разнице содержания N и С в высушенных фильтрах с навеской культуры и в пустых

фильтрах по калибровочным кривым, полученным при сжигании навесок стандартного образца (коэффициент корреляции определения для N составил 0,97, для C–0,95).

Работа по сжиганию в CHN-1 анализаторе фильтров с навеской культуры водорослей выполнялась ведущим инженером отдела экологической физиологии водорослей ФИЦ ИнБЮМ Кожемякой А. Б.

У цианобактерий *Synechococcus* sp. штаммы BS9001 и WH5701 величину внутриклеточного углерода рассчитывали в зависимости от объема клеток в соответствии с [132]:

$$C = 0.216 \times V^{0.939}, \text{ пкг C/клетка} \quad (17)$$

где V – объём клеток.

2.3.6. Определения численности, объёма клеток и скорости их деления

В течение экспериментов микроскопически измеряли численность клеток водорослей *Nitzschia* sp. и *I. galbana*, и цианобактерии *S. elongatus* методом прямого счёта в капле объёмом 1 мл на предметном стекле, или в объёме 0,1 мкл в камере Горяева [11]. Для проведения анализов аликвоты из экспериментальных сосудов отбирали в трёхкратной повторности. При подсчёте числа клеток в аликвотах плотностью более $1,0\text{--}2,0 \cdot 10^6/\text{см}^3$ суспензии водорослей и цианобактерий разводили до указанного объёма с целью уменьшения трудоёмкости и увеличения точности подсчёта.

Скорость деления клеток определяли по изменению их численности в ходе эксперимента в соответствие с общепринятой формулой [59]:

$$\mu = \frac{\text{Log}_2 N_t - \text{Log}_2 N_0}{t}, \quad (18)$$

где μ – количество делений в сутки;

t – время между измерениями, сутки;

N_0 – концентрация клеток в культуре в начальный момент времени;

N_t – концентрация клеток в культуре через t суток.

Объём клеток (V) культуры *Nitzschia* sp. определяли микроскопическим методом в десяти повторностях. Для этого под микроскопом оценивали ширину и длину клеток. Клетки приравнивали к близким им по форме геометрическим фигурам, а затем рассчитывали их объёмы по известным формулам [6, 182]. Для культуры *Nitzschia* sp. таковой фигурой принят эллиптический конус, и V рассчитывали по формуле [5]:

$$V = 0.2618 \cdot (D)^2 \cdot H, \quad (19)$$

где D – диаметр основания конуса, мкм;

H – высота конуса, мкм.

2.3.7. Цитометрические исследования

Численность, размерный спектр клеток и содержание пигментов (ХЛ a и ФЭ) в относительных единицах в клетках *Synechococcus* sp. штаммы BS9001 и WH5701, и в клетках фототрофного пикопланктона из природных проб, определяли с помощью проточного цитометра Cytomics™ FC 500 (Beckman Coulter, США), оборудованного 488 нм однофазным аргоновым лазером, и программного обеспечения СХР, в соответствии с [130, 170]. Обработку цитометрических данных проводили с помощью программы Flowing Software v. 2.5.0 (Perttu Terho, Turku Centre for Biotechnology, University of Turku, Finland, www.flowingsoftware.com).

Общую численность клеток *Synechococcus* spp. определяли в неокрашенных пробах с помощью выделения популяции клеток на 2-параметрических цитограммах рассеяния света вперед (FS) и автофлуоресценции ХЛ a (FL4) в красной (675 нм) области спектра на безразмерных логарифмических шкалах (Рисунок 2.11).

Концентрацию клеток рассчитывали по скорости протока пробы (60 мкл/мин), времени счёта (60-120 с) и количеству клеток, зарегистрированных в этот промежуток времени (более 10000 клеток).

Контроль качества измерений проводили с помощью калибровочных флуоросфер Flow-CheckTM (Beckman Coulter) с известной концентрацией в пробе.

Кластер штамма *Synechococcus* WH5701 (Рисунок 2.11) имеет вытянутую форму, что вероятно связано с присутствием в культуре, как одиночных клеток, так и групп клеток, преимущественно – парных клеток. Кластер, представленный одиночными клетками, можно условно выделить в область данных R-1, а кластер парных клеток – в область данных R-2.

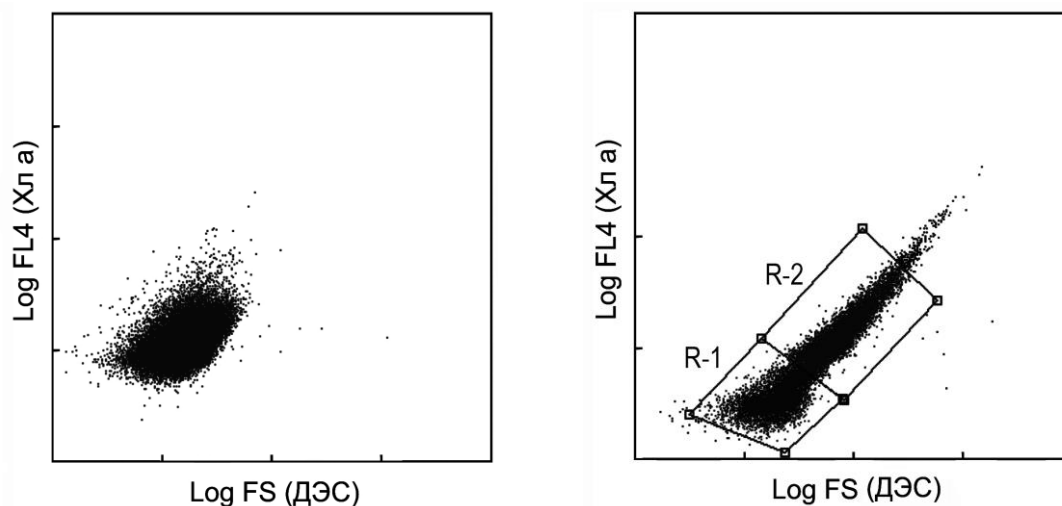


Рисунок 2.11 – Кластеры штаммов *Synechococcus* spp. BS9001 (левый график) и WH5701 (правый график) для белого света, и выделенные области данных для анализа в координатах прямого светорассеивания (FS), автофлуоресценции в красной (FL4) области спектра.

Анализ численности клеток, их размерного спектра и содержания пигментов в клетках штамма *Synechococcus* WH5701 проводили отдельно для областей данных R-1 и R-2. Значения скоростей роста для кластера R-2 удваивали для оценки общего числа одиночных клеток и скорости их деления.

Размеры клеток *Synechococcus* spp. рассчитывали на основе данных канала FS как величину «диаметра эквивалентной сферы» (ДЭС), объём которой равен объёму клетки независимо от её морфологии. Калибровку цитометрических измерений размеров клеток по каналу FS проводили с помощью разноразмерных (0,2 – 10 мкм) флуоресцентных микросфер (Beckman Coulter, Molecular Probes, США).

Оценку относительного содержания ХЛ *a* и ФЭ в клетках *Synechococcus* spp. проводили в относительных единицах на 2-параметрических цитограммах по интенсивности автофлуоресцентного свечения на длинах волн 675 нм (канал FL4) и 575 нм (канал FL2), соответственно.

Цитометрические пробы отбирали в морских экспедициях ПВ79 и ПВ85, и фиксировали формалином (с конечной концентрацией 2 %) сразу после отбора. Затем цитометрические пробы замораживали в сжиженном азоте при температуре –180 °С, и хранили при температуре –20 °С до проведения анализов в лаборатории.

РАЗДЕЛ 3. ВЛИЯНИЕ СПЕКТРАЛЬНОГО СОСТАВА СВЕТА НА СТРУКТУРНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ МИКРОВОДОРОСЛЕЙ И ЦИАНОБАКТЕРИЙ

3.1. Внутриклеточное содержание пигментов

Отбор проб в эксперименте с культурой диатомовой водоросли *Nitzschia* sp. производился двукратно в периоды экспоненциальной фазы роста клеток на 6-е сутки адаптации и на 15-е сутки адаптации, что соответствует 2-м суткам после разведения. Внутриклеточное содержание ХЛ *a* и суммарных КР у культуры *Nitzschia* sp. на красном и белом свете адаптации на протяжении всего эксперимента достоверно не изменялись [20]. При адаптации к синему свету отмечалось превышение внутриклеточного содержания ХЛ *a* и суммарных КР по сравнению с белым светом адаптации на ~25–30 % (Таблица 3.1).

Таблица 3.1 – Внутриклеточное содержание хлорофилла *a* (ХЛ *a*) и суммарных каротиноидов (КР) у разных видов водорослей и цианобактерий в зависимости от адаптации к свету различного спектрального состава, пг/клетка

Культура	дни		Белый свет	Красный свет	Синий свет	Зелёный свет
<i>Nitzschia</i> sp.	6	ХЛ <i>a</i>	$0,28 \pm 0,01$	$0,32 \pm 0,05$	$0,37 \pm 0,04$	–
		КР	$0,15 \pm 0,002$	$0,16 \pm 0,02$	$0,19 \pm 0,02$	–
	15	ХЛ <i>a</i>	$0,34 \pm 0,01$	$0,36 \pm 0,02$	$0,42 \pm 0,03$	–
		КР	$0,16 \pm 0,001$	$0,16 \pm 0,004$	$0,20 \pm 0,02$	–
<i>I. galbana</i>	4–5	ХЛ <i>a</i>	$0,68 \pm 0,05$	$0,67 \pm 0,05$	$0,46 \pm 0,05$	$0,48 \pm 0,05$
		КР	$0,43 \pm 0,05$	$0,43 \pm 0,05$	$0,29 \pm 0,05$	$0,32 \pm 0,05$
	40	ХЛ <i>a</i>	$0,29 \pm 0,01$	$0,29 \pm 0,01$	$0,17 \pm 0,01$	$0,19 \pm 0,05$
		КР	$0,19 \pm 0,02$	$0,19 \pm 0,01$	$0,11 \pm 0,004$	$0,13 \pm 0,001$
<i>S. elongatus</i>	5	ХЛ <i>a</i>	$0,068 \pm 0,006$	$0,060 \pm 0,006$	$0,063 \pm 0,006$	$0,065 \pm 0,006$
		КР	$0,021 \pm 0,002$	$0,020 \pm 0,002$	$0,022 \pm 0,002$	$0,021 \pm 0,002$
<i>Synechococcus</i> sp. WH5701	6	ХЛ <i>a</i>	$0,042 \pm 0,004$	$0,039 \pm 0,004$	$0,045 \pm 0,005$	$0,040 \pm 0,003$
		КР	$0,019 \pm 0,002$	$0,016 \pm 0,002$	$0,031 \pm 0,003$	$0,018 \pm 0,001$

Однако, отношение содержания пигментов суммарных КР к содержанию ХЛ *a* (отношение КР/ХЛ *a*) в клетках культуры диатомовой водоросли *Nitzschia* sp., которое отражает относительное изменение содержания пигментов в клетках, не изменялось в зависимости от адаптации к свету с различными спектральными характеристиками (Таблица 3.2).

Таблица 3.2 – Отношение суммарных каротиноидов к хлорофиллу *a* (КР/ХЛ *a*) у разных видов водорослей и цианобактерий в зависимости от адаптации к свету различного спектрального состава, г/г

Культура	дни	Белый свет	Красный свет	Синий свет	Зелёный свет
<i>Nitzschia</i> sp.	6	0,54 ± 0,05	0,50 ± 0,05	0,51 ± 0,05	–
	15	0,47 ± 0,05	0,44 ± 0,04	0,48 ± 0,05	–
<i>I. galbana</i>	4–5	0,63 ± 0,06	0,64 ± 0,06	0,63 ± 0,06	0,67 ± 0,07
	40	0,66 ± 0,07	0,66 ± 0,07	0,65 ± 0,07	0,68 ± 0,07
<i>P. nanum</i>	5	0,52 ± 0,05	0,48 ± 0,05	0,49 ± 0,05	0,50 ± 0,05
<i>S. elongatus</i>	5	0,31 ± 0,03	0,30 ± 0,03	0,35 ± 0,03	0,32 ± 0,03
<i>Synechococcus</i> sp. WH5701	6	0,45 ± 0,04	0,41 ± 0,04	0,69 ± 0,06	0,45 ± 0,03

В экспериментах по хроматической адаптации культуры примнезиофитовой водоросли *I. galbana* отбор проб производился также двукратно в период экспоненциальной фазы роста:

1. на 4-й (белый и красный свет) и 5-й дни адаптации (синий и зелёный свет);
2. на 40-й день адаптации (на 6-й день после разбавления культуры питательной средой).

Получено, что содержание ХЛ *a* в клетках культуры *I. galbana* уменьшалось на ~30–40% при адаптации к зелёному и синему свету. Также было отмечено уменьшение содержания суммарных КР в клетках при адаптации к зелёному свету на ~25–30%, и при адаптации к синему свету на ~30–40%, по отношению к белому свету. При адаптации к красному свету изменений внутриклеточного содержания

ХЛ *a* и КР отмечено не было (Таблица 3.1). При этом, отношение КР/ХЛ *a* в клетках культуры *I. galbana*, как и у культуры *Nitzschia* sp., на протяжении эксперимента оставалось постоянным и не зависело от спектральных условий освещения (Таблица 3.2).

Внутриклеточное содержание пигментов у культуры динофитовой водоросли *P. nanum* не рассчитывали, так как для данной культуры не производили измерения изменения численности клеток в пробе. Производилось определение только концентрации ХЛ *a* и суммарных КР в 1 мл культуры микроводорослей спектрофотометрическим методом. Посчитанная таким образом величина отношения КР/ХЛ *a* в 1 мл культуры при адаптации к свету с различными спектральными характеристиками оставалась неизменной (Таблица 3.2).

Таким образом, показано, что при адаптации к свету с различными спектральными характеристиками отдельных видов микроводорослей, представляющих классы Bacillariophyceae, Coccolithophyceae и Dinophyceae, у данных видов водорослей не было отмечено однонаправленного изменения содержания в клетках основного фотосинтетического пигмента ХЛ *a* и вспомогательных пигментов КР, и величина отношения суммарных КР к ХЛ *a* в клетках культур оставалась постоянной.

У культур представителей ФЦ-содержащих Cyanophyceae *S. elongatus* и *Synechococcus* sp. штамм WH5701 не наблюдалось зависимости внутриклеточного содержания ХЛ *a* от адаптации к свету различного спектрального состава (Таблица 3.1) [22; 26]. При этом, у культуры *Synechococcus* sp. WH5701 величина оцениваемого по уровню автофлуоресценции внутриклеточного содержания ХЛ *a* составила 36 ± 2 отн.ед. (Рисунок 3.1). Содержание суммарных КР в клетках *S. elongatus* также варьировало не значительно, а у *Synechococcus* sp. WH5701 оно изменялось (Таблица 3.1). Так, содержание суммарных КР в клетках при адаптации к белому, красному и зелёному свету равнялось в среднем 0,018 пг/клетка, что было практически в два раза меньше значений, отмеченных при адаптации к синему свету (0,031 пг/клетка). Таким образом, отношение КР/ХЛ *a* у культуры *S. elongatus* при росте на красном, синем и зелёном свету, относительно роста на белом свету,

значимо не отличалось, а у *Synechococcus* sp. WH5701 отношение КР/ХЛ *a* увеличилось при адаптации к синему свету (Таблица 3.2).

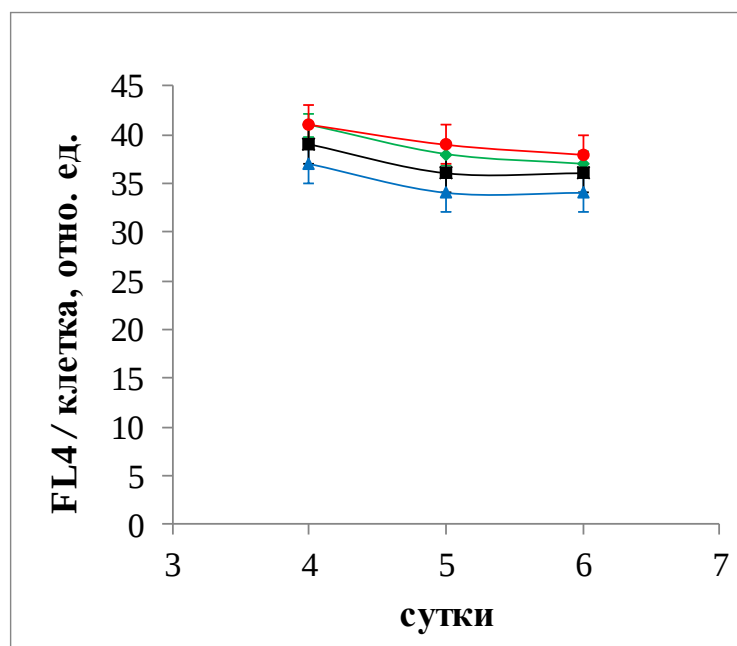


Рисунок 3.1 – Динамика хлорофилла *a* (ХЛ *a*) (в относительных единицах автофлуоресценции) в клетках *Synechococcus* sp. WH5701 при адаптации к свету различного спектрального состава: ■ — белый свет, ● — красный свет, ▲ — синий свет, ◆ — зелёный свет

У ФЭ-содержащего штамма *Synechococcus* sp. BS9001 внутриклеточное содержание пигментов ХЛ *a* и ФЭ, оцениваемое по уровню автофлуоресценции, в течение эксперимента уменьшилось (Рисунки 3.2, 3.3). При этом содержание ФЭ и ХЛ *a* в клетках при адаптации к красному и синему свету в конце эксперимента уменьшилось по сравнению с белым светом на 25 % и 20 %, соответственно. Отношение пигментов ФЭ/ХЛ *a* в клетках штамма *Synechococcus* sp. BS9001 к заключительному дню эксперимента составляло в среднем $2,0 \pm 0,1$ отн.ед./отн.ед. против $1,3 \pm 0,05$ отн.ед./отн.ед. отмеченных в начале эксперимента [25].

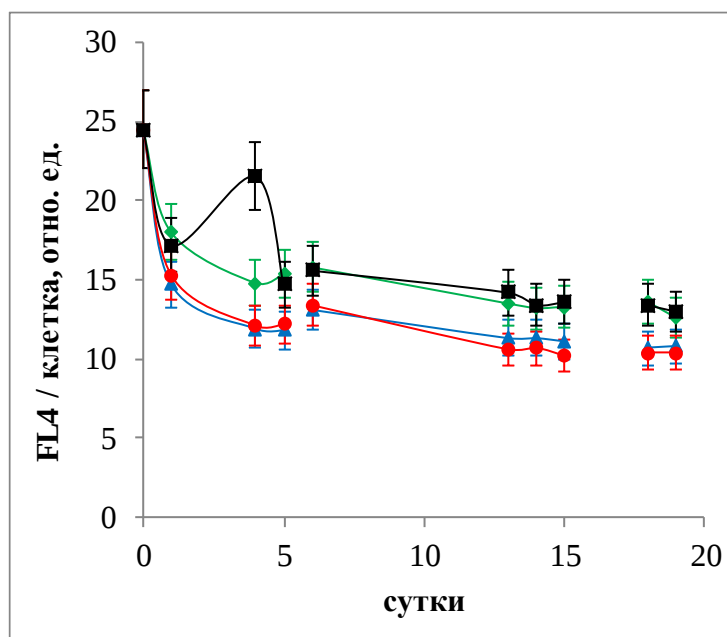


Рисунок 3.2 – Динамика хлорофилла *a* (ХЛ *a*) (в относительных единицах автофлуоресценции) в клетках *Synechococcus* sp. BS9001 при адаптации к свету различного спектрального состава (■ — белый, ● — красный, ▲ — синий, ◆ — зелёный)

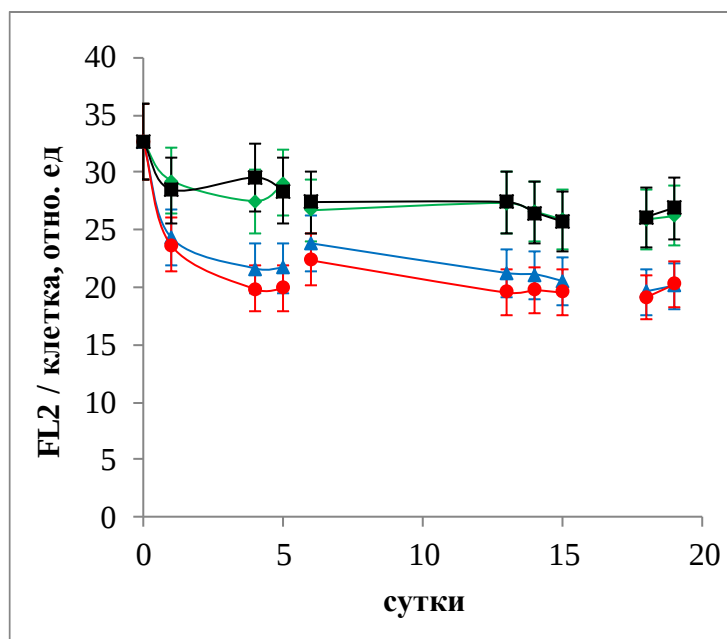


Рисунок 3.3 – Динамика фикоэритрина (ФЭ) (в относительных единицах автофлуоресценции) в клетках *Synechococcus* sp. BS9001 при адаптации к свету различного спектрального состава (■ — белый, ● — красный, ▲ — синий, ◆ — зелёный)

Таким образом, в экспериментах по хроматической адаптации микроводорослей различных таксономических групп к свету с различными спектральными характеристиками, интенсивности которого были подобраны таким образом, чтобы PUR имела одинаковые значения независимые от PAR, у культуры диатомовой водоросли *Nitzschia* sp отмечено увеличение внутриклеточного содержания пигментов хлорофилла *a* и суммарных каротиноидов на синем свете, по отношению к контрольному белому свету. При этом, у культуры примнезиофитовой водоросли *I. galbana* было отмечено уменьшение внутриклеточного содержания хлорофилла *a* и каротиноидов при адаптации к синему и зелёному свету, по сравнению с белым. При адаптации к красному свету у обоих видов водорослей изменений внутриклеточного содержания пигментов не произошло. Но так как изменения пигментного содержания при росте на свету различного спектрального состава были равнозначны, то величина отношения суммарных каротиноидов к хлорофиллу *a* в клетках культур микроводорослей в зависимости от спектрального состава света изменялась не значительно. У видов одноклеточных *Cyanobacteria*, также не отмечено изменения отношения содержания их основных светопоглощающих пигментов фикобилинов к хлорофиллу *a* в клетках. Таким образом, у исследованных культур микроводорослей и цианобактерий не отмечено комплементарной хроматической адаптации, которая заключается в относительном увеличении в клетках содержания пигментов, диапазон поглощения света которых соответствует спектральным характеристикам падающего света.

3.2. Спектры оптической плотности пигментов в ацетоновых экстрактах (*in vitro*)

Показано, что в экспериментах с культурами микроводорослей формы спектров оптической плотности (OD) ацетоновых экстрактов пигментов, нормированных на значение OD на длине волны красного максимума в спектре ~664 нм (OD(664)), не зависели от спектральных характеристик окружающего

света. Так, форма спектров $OD(\lambda)$ ацетоновых экстрактов пигментов культуры диатомовой водоросли *Nitzschia* sp., нормированных на $OD(664)$, в течение 15-ти дней адаптации к свету с различными спектральными характеристиками не изменялись (Рисунок 3.4) [20].

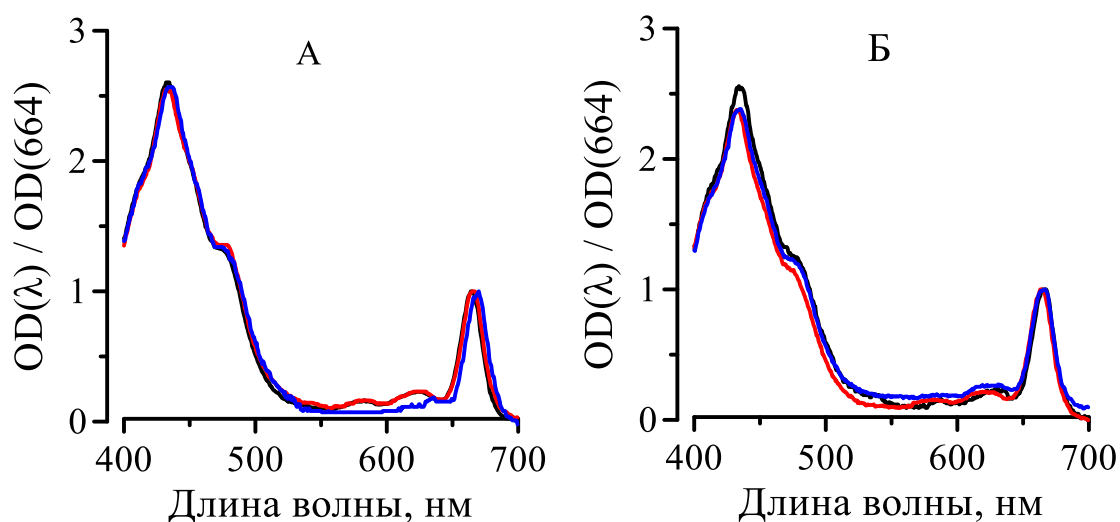


Рисунок 3.4 – Спектры оптической плотности пигментов культуры *Nitzschia* sp. в ацетоновом экстракте ($OD(\lambda)$), нормированные на OD на длине волны 664 нм ($OD(664)$), при адаптации к свету различного спектрального состава (— белый, — красный, — синий): А – 6 день адаптации, Б – 15 день адаптации (2 сутки после разбавления)

Величина отношения OD в синей части спектра (максимум спектра на длине волны ~ 430 нм $OD(430)$) к $OD(664)$ ($OD(430)/OD(664)$) (R_{ac}) при адаптации к белому, красному и синему свету культуры диатомовой водоросли *Nitzschia* sp. на 6-й и 15-й дни эксперимента составляла в среднем 2,5 (Таблица 3.3). Неизменность величины R_{ac} отражает постоянство соотношения между содержанием в клетках фотосинтетического пигмента ХЛ *a* и суммарных КР. Это связано с тем, что пик поглощения в синей области видимого спектра на длине волны ~ 430 нм связан с поглощением света ХЛ *a* и суммарными КР, а пик в красной области спектра на длине волны ~ 664 нм связан только с ХЛ *a*.

Таблица 3.3 – Величина отношения оптической плотности (OD) ацетоновых экстрактов пигментов на длинах волн ~ 430 нм и 664 нм (R_{ac})

Культура	Дни	Белый свет	Красный свет	Синий свет	Зелёный свет
<i>Nitzschia sp.</i>	6	$2,6 \pm 0,1$	$2,5 \pm 0,1$	$2,6 \pm 0,01$	—
	15	$2,5 \pm 0,1$	$2,4 \pm 0,1$	$2,4 \pm 0,1$	—
<i>I. galbana</i>	4–5	$3,4 \pm 0,1$	$3,6 \pm 0,1$	$3,3 \pm 0,1$	$3,8 \pm 0,2$
	40	$3,5 \pm 0,1$	$3,6 \pm 0,1$	$3,3 \pm 0,1$	$3,3 \pm 0,1$
<i>P. nanum</i>	5	$2,3 \pm 0,1$	$2,2 \pm 0,1$	$2,3 \pm 0,1$	$2,3 \pm 0,1$
<i>S. elongatus</i>	5	$1,9 \pm 0,1$	$1,9 \pm 0,1$	$2,0 \pm 0,1$	$2,0 \pm 0,1$
<i>Synechococcus sp.</i> WH5701	6	$2,5 \pm 0,2$	$2,2 \pm 0,1$	$2,9 \pm 0,2$	$2,5 \pm 0,2$

Формы спектров $OD(\lambda)$ ацетоновых экстрактов пигментов культур примнезиофитовой водоросли *I. galbana* (Рисунок 3.5) и динофитовой водоросли *P. nanum* (Рисунок 3.6), нормированных на $OD(664)$, в течение всего периода хроматической адаптации также достоверно не отличались.

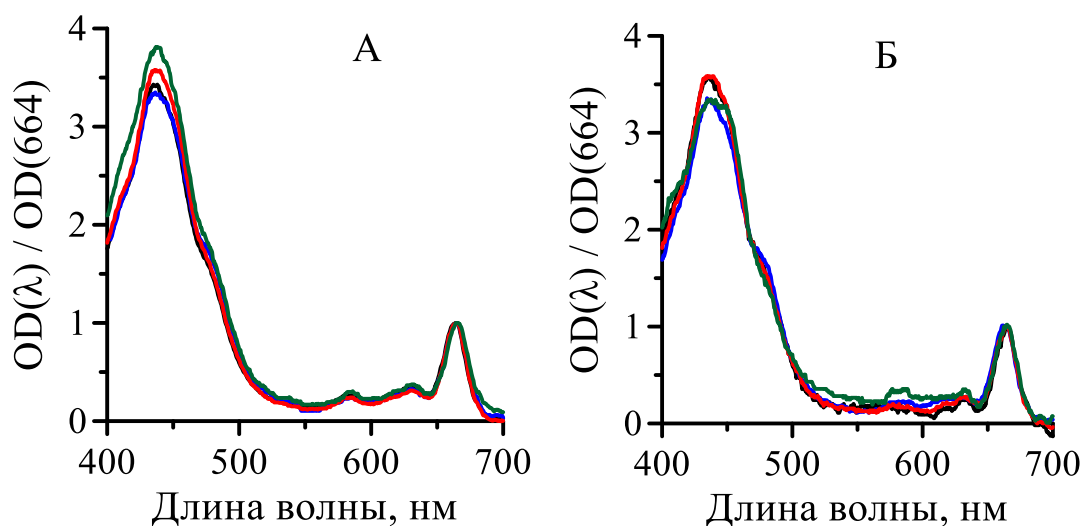


Рисунок 3.5 – Спектры оптической плотности пигментов культуры *I. galbana* в ацетоновом экстракте ($OD(\lambda)$), нормированные на OD на длине волны 664 нм ($OD(664)$), при адаптации к свету различного спектрального состава (— белый, — красный, — синий, — зелёный): А – 4–5 день адаптации, Б – 40 день адаптации (6 день после разбавления)

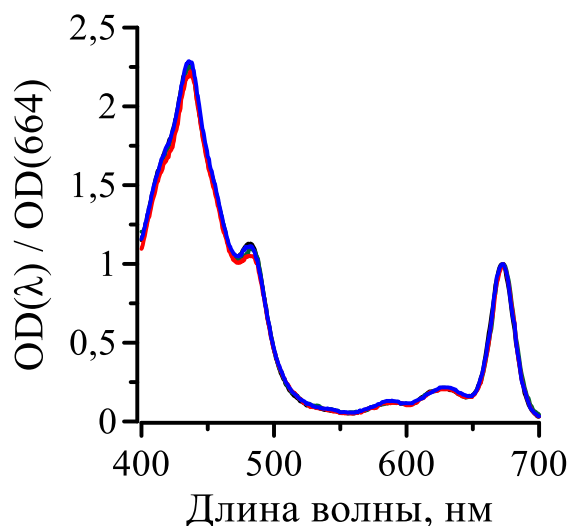


Рисунок 3.6 – Спектры оптической плотности пигментов культуры *P. nanum* в ацетоновом экстракте ($OD(\lambda)$), нормированные на OD на длине волны 664 нм ($OD(664)$), при адаптации к свету различного спектрального состава (— белый, — красный, — синий, — зелёный)

Соответствующие величины R_{ac} для белого, красного, зелёного и синего света адаптации составили для клеток культуры *I. galbana* в среднем 3,5 [20], а для клеток культуры *P. nanum* 2,3 (Таблица 3.3).

Таким образом, неизменная форма спектров оптической плотности ацетоновых экстрактов пигментов при адаптации к различным хроматическим условиям освещения у диатомовых, динофитовых и примнезиофитовых культур говорит о постоянстве относительного содержания в клетках микроводорослей основных фотосинтетических и вспомогательных пигментов.

Формы спектров $OD(\lambda)$ ацетоновых экстрактов пигментов пресноводной ФЦ-содержащей цианобактерии *S. elongatus*, нормированных на $OD(664)$, почти совпадали на разном свету хроматической адаптации [22] и представлены на Рисунке 3.7. При этом, при адаптации к синему, красному и зелёному свету было отмечено некоторое отличие от адаптации к белому свету. А именно, в области ~480 нм (область поглощения света вспомогательными пигментами каротиноидами) наблюдалось незначительное увеличение поглощения света, которое, однако, не привело к значительному различию в отношении КР/ХЛ a на

белом и цветном свете (Таблица 3.3). Величины R_{ac} для белого, красного, зелёного и синего света составили в среднем 1,9.

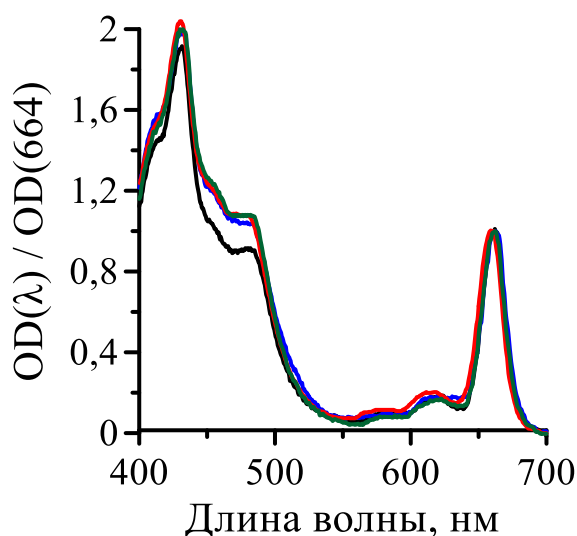


Рисунок 3.7 – Спектры оптической плотности пигментов культуры *S. elongatus* в ацетоновом экстракте ($OD(\lambda)$), нормированные на OD на длине волны 664 нм ($OD(664)$), при адаптации к свету различного спектрального состава (— белый, — красный, — синий, — зелёный)

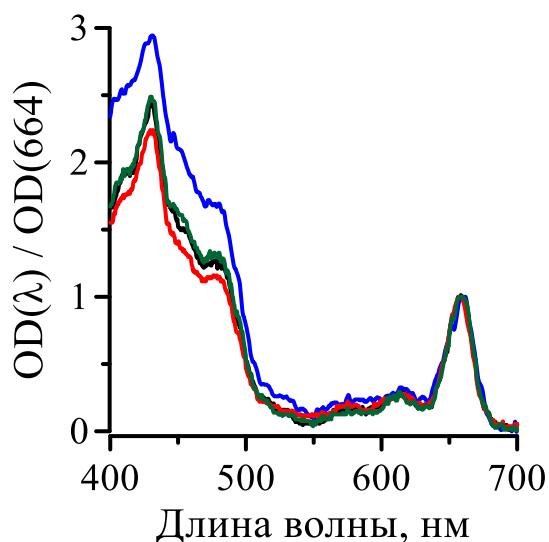


Рисунок 3.8 – Спектры оптической плотности пигментов культуры *Synechococcus* sp. WH5701 в ацетоновом экстракте ($OD(\lambda)$), нормированные на OD на длине волны 664 нм ($OD(664)$), при адаптации к свету разного спектрального состава (— белый, — красный, — синий, — зелёный)

У штамма морской цианобактерии *Synechococcus* sp. WH5701 на спектрах оптической плотности ($OD(\lambda)$) ацетоновых экстрактов пигментов, нормированных на величину $OD(664)$, проявилось увеличение величины R_{ac} на 20% при адаптации клеток к синему свету в сравнении с белым светом, что свидетельствует об увеличении внутриклеточного содержания пигментов суммарных КР по отношению к ХЛ a (Таблица 3.3, Рисунок 3.8) [26].

3.3. Размеры клеток

Были определены линейные размеры и рассчитаны объёмы клеток у культуры диатомовой водоросли *Nitzschia* sp. с использованием микроскопа, и у двух цианобактерий *Synechococcus* sp. WH5701 и *Synechococcus* sp. BS9001 цитофлуориметрическим методом.

У культуры диатомовой водоросли *Nitzschia* sp. объём клеток, измеренный в первую неделю хроматической адаптации, на красном свете значимо не изменялся по сравнению с белым светом. На синем свете объём клеток был в два раза выше, чем на белом свете (Таблица 3.4). Между объёмом клеток и содержанием в клетках органического углерода существует определённая зависимость [132], а следовательно изменение объёма клеток при хроматической адаптации является причиной изменения содержания органического углерода в клетках водорослей.

Таблица 3.4 – Объём клеток микроводорослей и цианобактерий в зависимости от адаптации к свету различного спектрального состава, $\mu\text{км}^3$

Культура	Дни	Белый свет	Красный свет	Синий свет	Зелёный свет
<i>Nitzschia</i> sp.	6	50 ± 5	58 ± 6	98 ± 10	–
<i>Synechococcus</i> sp. WH5701	6	$1,2 \pm 0,01$	$1,3 \pm 0,01$	$1,3 \pm 0,01$	$1,2 \pm 0,01$
<i>Synechococcus</i> sp. BS9001	19	$1,1 \pm 0,01$	$1,1 \pm 0,01$	$1,1 \pm 0,01$	$1,1 \pm 0,01$

Объёмы клеток культуры цианобактерии *Synechococcus* sp. штамм WH5701 на свету с различными спектральными характеристиками не изменялись и составляли в среднем $1,3 \pm 0,081$ мкм³ (Рисунок 3.9) [26]. Объёмы клеток культуры цианобактерии *Synechococcus* sp. штамм BS9001 также изменялись не значительно (изменения в пределах 16 %), за исключением первых суток хроматической адаптации, когда объём клеток на синем свету была на 24% меньше, чем на белом свету (Рисунок 3.9) [25]. К заключительному дню эксперимента по хроматической адаптации объёмы клеток сравнивались на свету с различными спектральными характеристиками (в среднем $1,1 \pm 0,01$ мкм³). При этом при завершении эксперимента было отмечено уменьшение объёмов клеток *Synechococcus* sp. штамм BS9001 по сравнению с начальными значениями, которые составляли в среднем $1,5 \pm 0,02$ мкм³.

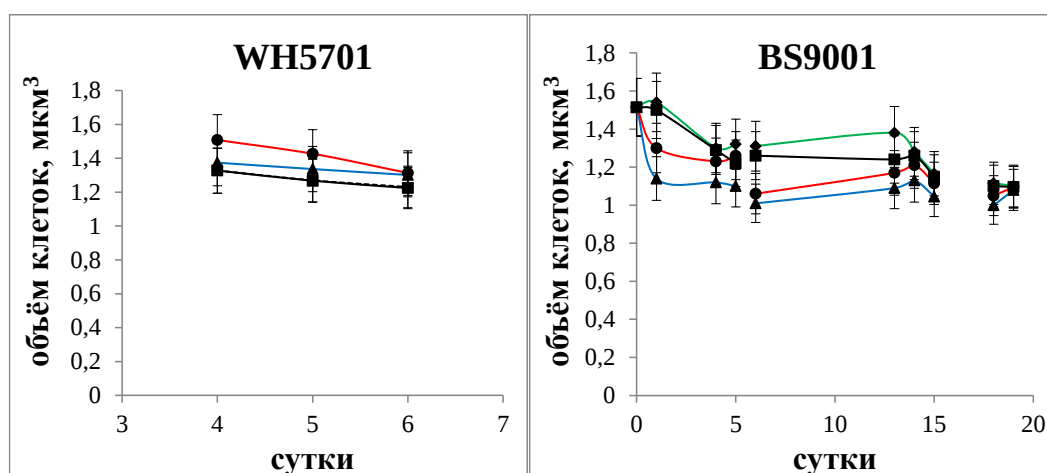


Рисунок 3.9 – Динамика объёмов клеток культур *Synechococcus* spp. штаммы WH5701 и BS9001 при адаптации к свету различного спектрального состава (■ — — белый, ● — красный, ▲ — синий, ◆ — зелёный)

Таким образом, у культуры диатомовой водоросли *Nitzschia* sp. отмечено увеличение объёмов клеток при росте на синем свету по сравнению с белым и красным светом, что отражало изменение в содержании внутриклеточного органического углерода, а у культур цианобактерий *Synechococcus* spp. WH5701 и BS9001 объёмы клеток не зависели от спектрального состава света при адаптации.

3.4. Содержание органического углерода и азота в клетках микроводорослей и цианобактерий

Спектральный состав света при хроматической адаптации по-разному влиял на содержание органического углерода (C) и азота (N) в клетках видов, представляющих различные отделы водорослей, однако величина отношения углерода к азоту (C/N) не зависела от спектрального состава света.

Количество внутриклеточного C и N у культуры диатомовой водоросли *Nitzschia* sp., при адаптации к свету с различными спектральными характеристиками, на 6-е сутки эксперимента (экспоненциальная фаза роста) на синем свету было выше более чем на 40 % по сравнению с белым светом (Таблица 3.5). При этом, при адаптации к красному свету содержание C и N в клетках культуры *Nitzschia* sp. почти не изменялось по сравнению с белым светом. На 15 сутки адаптации (также экспоненциальная фаза роста) количество внутриклеточного C и N на красном и белом свету практически не изменилось по сравнению с началом эксперимента, на синем свету количество внутриклеточного C и N было больше, чем на белом, в пределах ~20-30 %. (Таблица 3.5).

Таблица 3.5 – Содержание углерода (C) и азота (N) в клетках водорослей и цианобактерий в зависимости от адаптации к свету различного спектрального состава, пг/клетка

Культура	Дни		Белый свет	Красный свет	Синий свет	Зелёный свет
<i>Nitzschia</i> sp.	6	C	$9,0 \pm 0,3$	11 ± 2	13 ± 2	—
		N	$1,5 \pm 0,1$	$1,7 \pm 0,2$	$2,2 \pm 0,2$	—
	15	C	$11,0 \pm 1$	11 ± 1	14 ± 1	—
		N	$1,5 \pm 0,2$	$1,3 \pm 0,2$	$2,0 \pm 0,1$	—
<i>I. galbana</i>	40	C	17 ± 1	14 ± 1	10 ± 1	11 ± 1
		N	$2,7 \pm 0,3$	$2,3 \pm 0,2$	$1,7 \pm 0,1$	$2,1 \pm 0,1$
<i>S. elongatus</i>	5	C	$2,3 \pm 0,2$	$1,8 \pm 0,2$	$2,5 \pm 0,1$	$2,3 \pm 0,3$
		N	$0,41 \pm 0,01$	$0,32 \pm 0,01$	$0,41 \pm 0,02$	$0,38 \pm 0,01$
<i>Synechococcus</i> sp. WH5701	6	C	$0,26 \pm 0,01$	$0,28 \pm 0,1$	$0,28 \pm 0,1$	$0,26 \pm 0,01$
		N	—	—	—	—
<i>Synechococcus</i> sp. BS9001	19	C	$0,24 \pm 0,01$	$0,23 \pm 0,01$	$0,24 \pm 0,01$	$0,24 \pm 0,01$
		N	—	—	—	—

Таким образом, так как изменения величины отношения C/N в клетках культуры *Nitzschia* sp. были практически равнозначными, то величина отношения C/N в клетках также значимо не изменялась. Так, отношение C/N в клетках в первую неделю хроматической адаптации варьировало в пределах ~10%, а к концу второй недели в пределах ~20% (Таблица 3.6).

Таблица 3.6 – Величина отношения содержания углерода к азоту (C/N) в клетках микроводорослей и цианобактерий в зависимости от адаптации к свету различного спектрального состава, г/г

Культура	Дни	Белый свет	Красный свет	Синий свет	Зелёный свет
<i>Nitzschia</i> sp.	6	$6,0 \pm 0,5$	$6,5 \pm 0,6$	$5,9 \pm 0,6$	–
	15	$7,3 \pm 0,7$	$8,5 \pm 0,8$	$7,0 \pm 0,7$	–
<i>I. galbana</i>	40	$6,3 \pm 0,6$	$6,1 \pm 0,6$	$5,9 \pm 0,6$	$5,2 \pm 0,6$
<i>P. nanum</i>	5	$5,0 \pm 0,1$	$5,8 \pm 0,2$	$5,0 \pm 0,1$	$5,9 \pm 0,1$
<i>S. elongatus</i>	5	$5,6 \pm 0,2$	$5,6 \pm 0,2$	$6,0 \pm 0,2$	$6,0 \pm 0,2$

Количество внутриклеточного С у культуры *I. galbana* представителя отдела Haptophyta в период экспоненциальной фазы роста, при адаптации к синему свету уменьшалось на ~40 % относительно контрольного белого света, при адаптации к зелёному свету на ~35 %, а при адаптации к красному – менее чем на 20 %. При этом при адаптации к синему свету было отмечено уменьшение количества N в клетках на 37 % по отношению к белому свету, при адаптации к зелёному свету – уменьшение на 22 %, а при адаптации к красному свету – на 15 % (Таблица 3.5). Величина отношения C/N в клетках *I. galbana* в итоге варьировала в пределах 15 % в зависимости от спектрального состава света при адаптации и составила в среднем 5,7 (Таблица 3.6).

Количество внутриклеточного С и N у культуры *P. nanum* представителя отдела Dinophyta не рассчитывалось, а величина отношения содержания С к N в 1 мл культуры была независима от спектрального состава света при адаптации и составляла в среднем 5,4 (Таблица 3.6).

Проведённые расчёты внутриклеточного содержания С и N у культуры цианобактерии *S. elongatus* показали, что значимых изменений данных величин при адаптации к синему и зелёному свету по отношению к белому не произошло, но наблюдалось ~20 % уменьшение содержания С и N в клетках на красном свете относительно белого (Таблица 3.5). Величина отношения C/N в клетках культуры *S. elongatus* при всех хроматических вариантах адаптации значимо не изменялась и составляла в среднем 5,8 г/г (Таблица 3.6).

У культур цианобактерий *Synechococcus* sp. WH5701 и *Synechococcus* sp. BS9001 количество С в клетках рассчитывалось на основании объёмов их клеток. Рассчитанное таким образом содержание С в клетках культур не зависело от спектрального состава света при адаптации, и составило в среднем $0,27 \pm 0,01$ пг/клетка для культуры *Synechococcus* sp. WH5701 [26] и $0,24 \pm 0,01$ пг/клетка для культуры *Synechococcus* sp. BS9001 [25] (Таблица 3.5).

Таким образом, несмотря на различие между таксонами адаптивного отклика на спектральный состав света по внутриклеточному содержанию углерода и азота, обусловленное изменением объёма клеток, величина отношения C/N в клетках в период экспоненциальной фазы роста оставалась постоянной. В связи с тем, что N-содержащим структурным элементом клетки является белок, то отмеченная неизменность отношения C/N позволяет сделать вывод о постоянстве направленности биосинтеза клетки в условиях различного спектрального освещения.

3.5. Отношение органического углерода к хлорофиллу *a* в клетках микроводорослей и цианобактерий

Отношение между содержанием в клетках органического углерода и хлорофилла *a* (C/XЛ *a*) является важной физиологической характеристикой, отражающей адаптивное изменение внутриклеточного содержания основного фотосинтетически активного пигмента в ответ на такие условия в среде, как свет, температура, обеспеченность биогенными элементами. При адаптации культур

микроводорослей к свету с различными спектральными характеристиками, получено, что отношение $C/XЛ a$ в клетках культуры диатомовой водоросли *Nitzschia* sp. практически не зависело от спектрального состава окружающего света. Так, значение отношения $C/XЛ a$ на 6-е сутки адаптации (экспоненциальная фаза роста) для синего и красного света составляло 35 ± 3 г/г, а для белого света 32 ± 3 г/г. На 15-е сутки адаптации (также экспоненциальная фаза роста) значение отношения $C/XЛ a$ в клетках на синем и красном свете незначительно уменьшилась и составило 33 ± 3 г/г и 31 ± 3 г/г, соответственно, а на белом свете не изменилось, по сравнению с предыдущим измерением (Таблица 3.7). Эти значения отношения $C/XЛ a$ получены при соответствующем количестве поглощённого света в диапазоне от $1,1 \cdot 10^{-3}$ до $1,3 \cdot 10^{-3}$ моль (мг $XЛ a$) $^{-1}$ час $^{-1}$.

Таблица 3.7 – Значение отношения содержания органического углерода к содержанию хлорофилла a ($C/XЛ a$) в клетках микроводорослей и цианобактерий в зависимости от адаптации к свету различного спектрального состава, г/г

Культура	Дни	Белый свет	Красный свет	Синий свет	Зелёный свет
<i>Nitzschia</i> sp.	6	32 ± 3	35 ± 4	35 ± 3	—
	15	32 ± 3	31 ± 3	33 ± 3	—
<i>I. galbana</i>	40	59 ± 5	48 ± 5	59 ± 5	58 ± 5
<i>P. nanum</i>	5	32 ± 3	28 ± 3	27 ± 3	28 ± 3
<i>S. elongatus</i>	5	34 ± 3	30 ± 2	40 ± 3	35 ± 3
<i>Synechococcus</i> sp. WH5701	6	$6,3 \pm 0,06$	$7,1 \pm 0,07$	$6,2 \pm 0,06$	$6,5 \pm 0,06$

Аналогично диатомовой культуре водоросли *Nitzschia* sp., для культур другой таксономической принадлежности (примнезиофитовой водоросли *I. galbana*, динофитовой *P. nanum*, и цианобактерий *S. elongatus* и *Synechococcus* sp. WH5701) получено, что величина отношения $C/XЛ a$ в клетках при адаптации к синему, красному и зелёному свету варьировала в пределах не более 20% относительно контрольного белого света (Таблица 3.7). При этом количество

поглощённых квантов света у культуры примнезиофитовой водоросли *I. galbana* составляло в среднем $0,75 \pm 0,1$ моль (мг ХЛ *a*)⁻¹ час⁻¹, а у культуры цианобактерий *S. elongatus* $1,2 \pm 0,1$ моль (мг ХЛ *a*)⁻¹ час⁻¹.

У другой культуры цианобактерий *Synechococcus* sp. WH5701 количество поглощённых квантов света на синем свете, за счёт увеличения внутриклеточной квоты пигментов КР при адаптации к синему свету (Таблица 3.1), увеличилось почти в два раза, и составило $0,26 \pm 0,02$ моль (мг ХЛ *a*)⁻¹ час⁻¹ против $0,14 \pm 0,01$ моль (мг ХЛ *a*)⁻¹ час⁻¹ в среднем на белом, зелёном и красном свете. При этом значение отношения *C/XL a* в клетках *Synechococcus* sp. WH5701 на свету различного спектрального состава осталось без изменений (Таблица 3.7). Следует отметить, что наиболее низкие величины отношения *C/XL a* в клетках *Synechococcus* sp. WH5701 (в среднем 6,5 г/г) [26], по сравнению с другими культурами микроводорослей и цианобактерий в экспериментах, соответствуют значениям для тенеадаптированных клеток [90], так как данная культура адаптировалась к экстремально низким интенсивностям PAR в диапазоне от 2,7 до 4,5 мкЭ м⁻² с⁻¹ (Таблица 2.6).

Таким образом, у всех исследованных видов не обнаружено зависимости величины отношения *C/XL a* в клетках в зависимости от адаптации к свету с различными спектральными характеристиками.

РАЗДЕЛ 4. ВЛИЯНИЕ СПЕКТРАЛЬНОГО СОСТАВА СВЕТА НА ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ МИКРОВОДОРОСЛЕЙ И ЦИАНОБАКТЕРИЙ

4.1. Скорость роста микроводорослей и цианобактерий

У культуры диатомовой водоросли *Nitzschia* sp. при адаптации к свету с различными спектральными характеристиками, уравненному по количеству PUR поглощаемой клетками водорослей на единицу ХЛ a , в начале эксперимента наблюдалось замедление скоростей роста при адаптации к синем свету, с последующим выравниванием ростовых характеристик клеток на белом, синем и красном свету адаптации.

Так, культуру диатомовой водоросли *Nitzschia* sp. выращивали в накопительном режиме роста в течение пятнадцати суток. В течение всего периода адаптации клеток к свету с различными спектральными характеристиками производилось периодическое разбавление культуры питательной средой для поддержания клеток в экспоненциальной фазе роста (Рисунок 4.1).

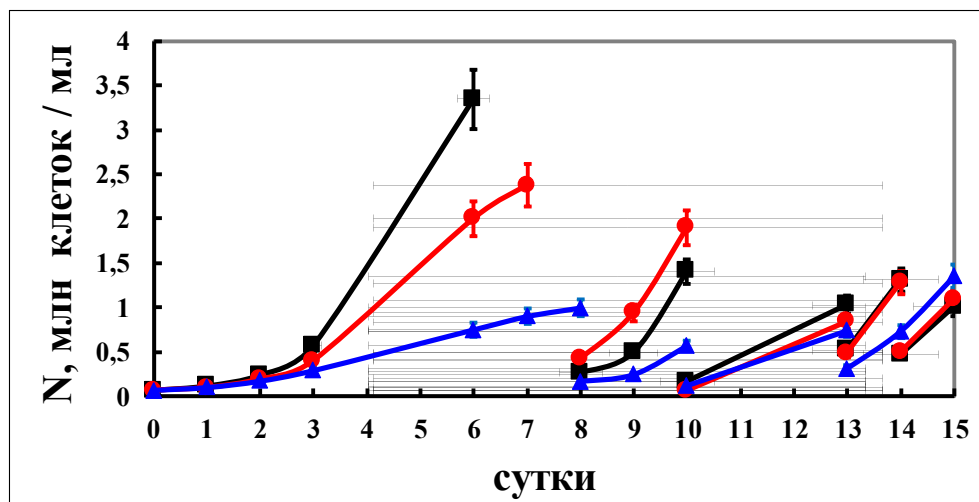


Рисунок 4.1 – Динамика концентрации клеток (N) в культуре *Nitzschia* sp. при адаптации к свету различного спектрального состава (■ — белый свет, ● — красный свет, ▲ — синий свет). Полунепрерывная культура

В первую неделю хроматической адаптации максимальная скорость роста клеток культуры *Nitzschia* sp. наблюдалась на белом свете, а минимальная скорость роста на синем свете (Таблица 4.1). После последующей серии разведений культуры питательной средой скорости роста клеток на белом и красном свете достоверно не различались, на синем свете скорость роста увеличилась и практически сравнялась со скоростями роста на белом и красном свете. Таким образом, к завершению эксперимента по адаптации культуры *Nitzschia* sp. к свету различного спектрального состава произошло увеличение и уравнивание скоростей роста клеток на белом, красном и синем свете [21].

Таблица 4.1 – Скорости роста клеток водоросли *Nitzschia* sp. при адаптации к свету различного спектрального состава, деления/сутки.

Условия	Длительность адаптации (сутки)	Белый свет	Красный свет	Синий свет
Начало адаптации	1	$0,8 \pm 0,04$	$0,5 \pm 0,03$	$0,5 \pm 0,03$
	2	$1,1 \pm 0,06$	$1,0 \pm 0,05$	$0,8 \pm 0,04$
	3	$1,3 \pm 0,07$	$1,1 \pm 0,06$	$0,8 \pm 0,04$
Разведение: 1-е	8 – 10	$1,2 \pm 0,06$	$1,1 \pm 0,06$	$0,8 \pm 0,04$
2-е	10 – 13	$0,9 \pm 0,06$	$1,2 \pm 0,07$	$0,9 \pm 0,05$
3-е	14	$1,3 \pm 0,07$	$1,4 \pm 0,07$	$1,2 \pm 0,06$
4-е	15	$1,1 \pm 0,06$	$1,1 \pm 0,07$	$1,0 \pm 0,05$

На скорости роста культуры примнезиофитовой водоросли *I. galbana* влияния света различного спектрального состава одинакового по количеству поглощённого света на мг ХЛ *a* в час также отмечено не было. Так, культуру *I. galbana* в экспериментах по хроматической адаптации выращивали в полупротоном режиме культивирования с периодическим разбавлением питательной средой. Общий период хроматической адаптации длился 40 дней, и за это время было произведено два разведения: после 15-ти и 34-х дней роста.

В течение первых 15-ти дней максимальные скорости роста клеток культуры *I. galbana* при адаптации к синему и зелёному свету наблюдались на 3–5-е сутки

эксперимента, при адаптации к красному свету на 4-е сутки эксперимента, и при адаптации к белому свету – на 2–4-е сутки эксперимента. В целом, изменения величин скоростей роста клеток на свету с различными спектральными характеристиками в экспоненциальной фазе роста находились в пределах доверительного интервала. Начиная с 5-х суток хроматической адаптации стали проявляться различия в величинах скоростей роста клеток *I. galbana*. Так, в то время как на синем и зелёном свету культуры находились ещё в экспоненциальной фазе роста, то на белом и красном свету уже перешли в фазу замедления роста (Таблица 4.2).

Таблица 4.2 – Скорости роста клеток водоросли *I. galbana* при адаптации к свету различного спектрального состава, деления/сутки. 1 – 15 сутки адаптации

Длительность адаптации (сутки)	Белый свет	Красный свет	Синий свет	Зелёный свет
1	$0,3 \pm 0,03$	$0,8 \pm 0,08$	$0,1 \pm 0,01$	$0,2 \pm 0,02$
2	$1,1 \pm 0,1$	$0,9 \pm 0,09$	$0,9 \pm 0,09$	$1,0 \pm 0,1$
3	$1,1 \pm 0,1$	$0,9 \pm 0,09$	$1,1 \pm 0,1$	$1,3 \pm 0,1$
4	$1,1 \pm 0,1$	$1,0 \pm 0,1$	$1,1 \pm 0,1$	$1,3 \pm 0,1$
5	$0,7 \pm 0,07$	$0,6 \pm 0,06$	$1,1 \pm 0,1$	$1,3 \pm 0,1$
6	$0,6 \pm 0,06$	$0,5 \pm 0,05$	$0,2 \pm 0,02$	$0,3 \pm 0,03$
7	$0,6 \pm 0,06$	$0,5 \pm 0,05$	$0,2 \pm 0,02$	$0,3 \pm 0,03$
8	$0,5 \pm 0,05$	$0,5 \pm 0,05$	$0,2 \pm 0,02$	$0,2 \pm 0,02$
9 – 10	$0,5 \pm 0,05$	$0,5 \pm 0,05$	$0,2 \pm 0,02$	$0,2 \pm 0,02$
11	$0,4 \pm 0,04$	$0,5 \pm 0,05$	$0,2 \pm 0,02$	$0,2 \pm 0,02$
12	$0,4 \pm 0,04$	$0,5 \pm 0,05$	$0,2 \pm 0,02$	$0,1 \pm 0,01$
13	$0,4 \pm 0,04$	$0,5 \pm 0,05$	$0,2 \pm 0,02$	$0,1 \pm 0,01$
14	$0,2 \pm 0,02$	$0,4 \pm 0,04$	$0,1 \pm 0,01$	$0,1 \pm 0,01$
15	$0,2 \pm 0,02$	$0,3 \pm 0,03$	$0,1 \pm 0,01$	0

В течение последующих 6–15 суток хроматической адаптации клеток культуры *I. galbana* абсолютные значения скоростей роста уменьшились при всех характеристиках спектрального состава света в связи с выходом культуры из

экспоненциальной фазы роста. При этом на белом и красном свете адаптации скорости роста клеток были почти равны между собой, а на синем и зелёном свете адаптации скорости роста клеток были в два раза меньше, по отношению к белому свету (Таблица 4.2). В итоге, отмеченное уменьшение числа делений клеток закономерно привело к уменьшению численности клеток *I. galbana* на синем и зелёном свете адаптации в 5,8 и 2,7 раз, соответственно, по сравнению с белым светом адаптации (Рисунок 4.2).

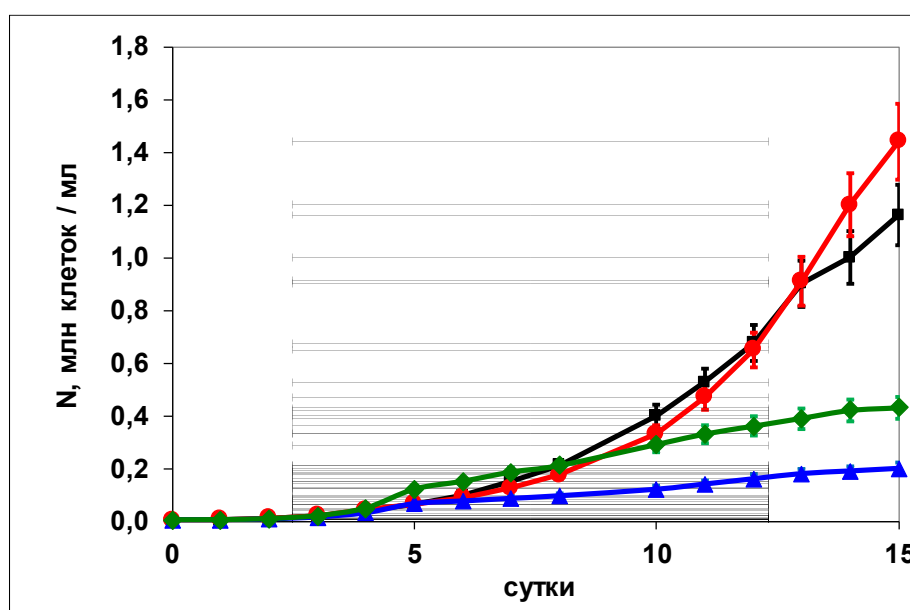


Рисунок 4.2 – Динамика концентрации клеток (N) в культуре *I. galbana* при адаптации к свету различного спектрального состава в 1–15 сутки эксперимента (■ — белый свет, ● — красный свет, ▲ — синий свет, ◆ — зелёный свет)

После разбавления культур питательной средой, наибольшая скорость роста клеток культуры *I. galbana* в экспоненциальной фазе роста при адаптации к свету различного спектрального состава в течение 16–34 дней эксперимента наблюдалась при адаптации к зелёному свету, а наименьшая скорость роста при адаптации к синему свету. При этом максимальная скорость роста клеток на синем свете адаптации была в два раза меньше, чем на зелёном свете (Таблица 4.3). Максимальные скорости роста клеток культуры *I. galbana* при адаптации к белому свету отмечались на 19–22-е сутки эксперимента (4–7-е сутки после разведения

питательной средой), при адаптации к красному свету на 17–20-е сутки (2–5-е сутки после разведения питательной средой), при адаптации к синему свету на 23–33-е сутки (6–15-е сутки после разведения питательной средой), и при адаптации к зелёному свету на 22–27-е сутки (2–7 сутки после разведения питательной средой).

Таблица 4.3 – Скорости роста клеток водоросли *I. galbana* при адаптации к свету различного спектрального состава, деления/сутки. 16 – 34 сутки адаптации

Длительность адаптации (сутки)	Белый свет	Красный свет	Синий свет	Зелёный свет
16 – 18	$0,4 \pm 0,04$	$0,6 \pm 0,06$	–	–
19	$0,5 \pm 0,05$	$0,6 \pm 0,06$	$0,2 \pm 0,09$	–
20	$0,6 \pm 0,06$	$0,7 \pm 0,07$	$0,2 \pm 0,02$	–
21	$0,6 \pm 0,06$	$0,3 \pm 0,03$	$0,2 \pm 0,02$	$0,3 \pm 0,03$
22	$0,5 \pm 0,05$	$0,3 \pm 0,03$	$0,2 \pm 0,02$	$0,6 \pm 0,06$
23 – 25	$0,4 \pm 0,04$	$0,3 \pm 0,03$	$0,4 \pm 0,04$	$0,7 \pm 0,07$
26	$0,4 \pm 0,04$	$0,3 \pm 0,03$	$0,4 \pm 0,04$	$0,7 \pm 0,07$
27	$0,4 \pm 0,04$	$0,3 \pm 0,03$	$0,4 \pm 0,04$	$0,8 \pm 0,08$
28	$0,3 \pm 0,03$	$0,3 \pm 0,03$	$0,4 \pm 0,04$	$0,3 \pm 0,03$
29	$0,3 \pm 0,03$	$0,3 \pm 0,03$	$0,4 \pm 0,04$	$0,3 \pm 0,03$
30 – 33	$0,2 \pm 0,02$	$0,3 \pm 0,03$	$0,4 \pm 0,04$	–
34	$0,1 \pm 0,01$	$0,2 \pm 0,02$	–	–

За счёт того, что при адаптации клеток культуры *I. galbana* к красному и белому свету после 7-х суток после разведения культуры во всех экспериментальных сосудах уже вышли из экспоненциальной фазы роста, и интенсивность деления клеток начала постепенно уменьшаться, а при адаптации к синему свету культура начала относительно интенсивно расти только с 6-х суток после разведения и продолжала в течение последующих 10 дней, то к 34-му дню эксперимента численность клеток культуры *I. galbana* на синем свету сравнялась с численностями клеток на красном и белом свету (Рисунок 4.3).

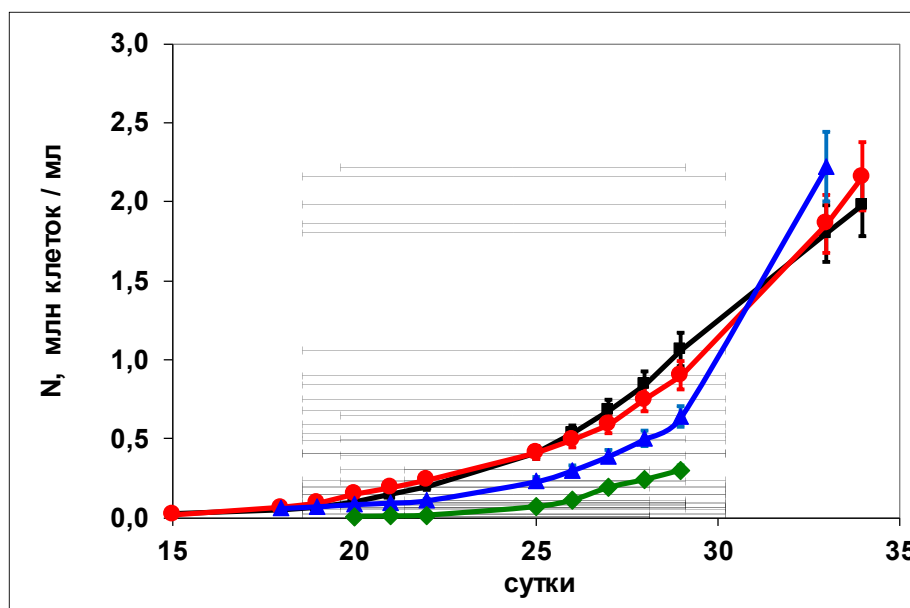


Рисунок 4.3 – Динамика концентрации клеток (N) в культуре *I. galbana* при адаптации к свету различного спектрального состава в 16–34 сутки эксперимента (■ — белый свет, ● — красный свет, ▲ — синий свет, ◆ — зелёный свет)

После повторного разведения питательной средой культур водорослей *I. galbana* (Рисунок 4.4), максимальные скорости роста клеток в экспоненциальной фазе роста при адаптации к свету с различными спектральными характеристиками в течение 35–40-ка дней эксперимента достоверно не отличались и составили 0,4–0,5 деления/сутки (Таблица 4.4). Эти величины экспоненциальных скоростей роста были меньше, чем после первого разведения питательной средой на 15-й день эксперимента (Таблица 4.3), и в два раза меньше, чем скорости деления клеток в экспоненциальную фазу роста в первую неделю эксперимента (Таблица 4.2) [23].

Таблица 4.4 – Скорости роста клеток водоросли *I. galbana* при адаптации к свету различного спектрального состава, деления/сутки. 35 – 43 сутки адаптации

Длительность адаптации (сутки)	Белый свет	Красный свет	Синий свет	Зелёный свет
35	$0,4 \pm 0,04$	$0,3 \pm 0,03$	$0,4 \pm 0,03$	$0,2 \pm 0,02$
36 – 39	$0,5 \pm 0,05$	$0,3 \pm 0,03$	$0,5 \pm 0,05$	$0,4 \pm 0,04$
40	$0,4 \pm 0,05$	$0,5 \pm 0,05$	$0,4 \pm 0,06$	$0,4 \pm 0,06$

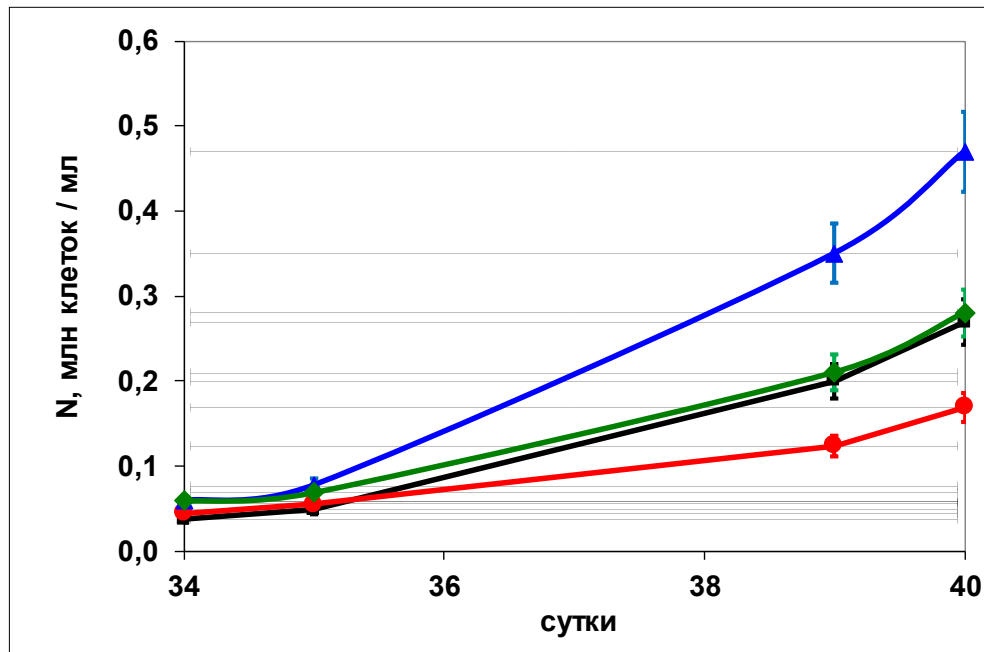


Рисунок 4.4 – Динамика концентрации клеток (N) в культуре *I. galbana* при адаптации к свету различного спектрального состава в 35–43 сутки эксперимента (■ — белый свет, ● — красный свет, ▲ — синий свет, ◆ — зелёный свет)

В отличие от микроводорослей, у цианобактерий было обнаружено влияние спектральных условий освещения на скорость метаболических процессов.

Так, культуру ФЦ-содержащей пресноводной цианобактерии *S. elongatus* адаптировали к свету различного спектрального состава в течение двух недель. При адаптации к красному свету лаг-фаза была минимальной, скорость роста клеток достигла максимальных значений на вторые сутки эксперимента, и культура оставалась в экспоненциальной фазе роста по 6-е сутки. При этом скорость роста на красном свете, комплементарном полосе поглощения света пигментом ФЦ, превысила скорость роста на белом свете на ~40 %. При адаптации к синему свету скорости роста были наименьшими, и максимальные скорости роста клеток наблюдались на 4–10-е сутки эксперимента. В этот период значения скоростей роста и концентрации клеток (Рисунок 4.5) были примерно в два раза меньше, чем при адаптации к красному свету, и на ~25 % ниже, чем при адаптации к белому свету (Таблица 4.5) [22].

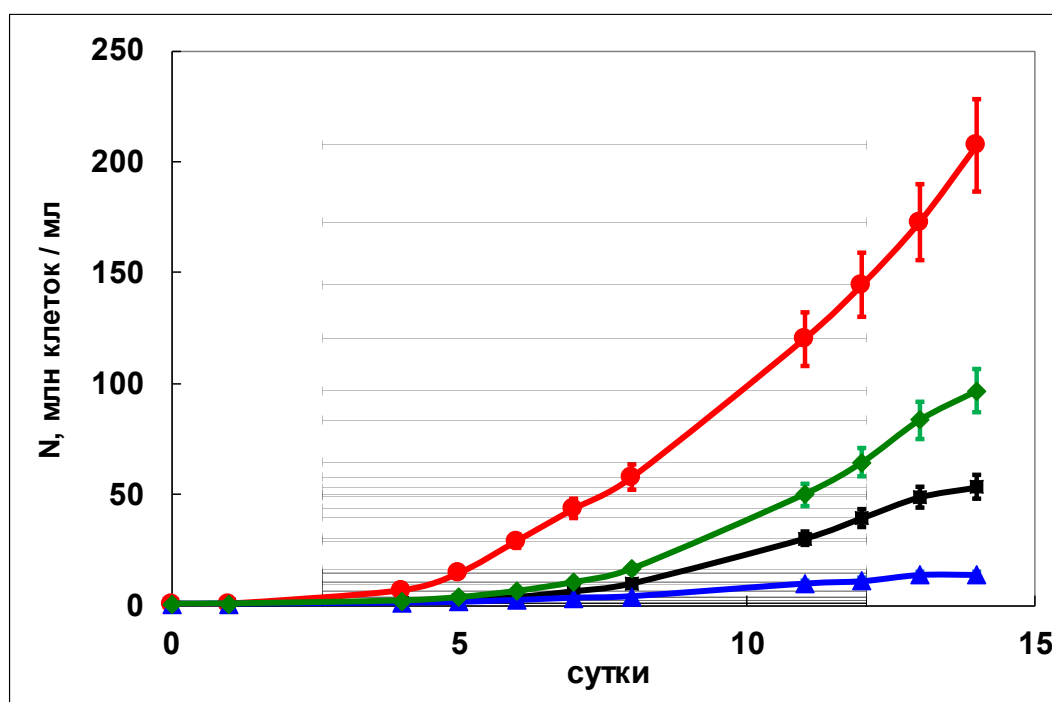


Рисунок 4.5 – Динамика концентрации клеток (N) в культуре *S. elongatus* при адаптации к свету различного спектрального состава (■ — белый свет, ● — красный свет, ▲ — синий свет, ◆ — зелёный свет)

Таблица 4.5 – Скорости роста клеток цианобактерии *S. elongatus* при адаптации к свету различного спектрального состава, деления/сутки

Длительность адаптации (сутки)	Белый свет	Красный свет	Синий свет	Зелёный свет
1	0,1 ± 0,01	0,4 ± 0,04	0,1 ± 0,01	0,2 ± 0,02
2 – 3	0,4 ± 0,04	1,1 ± 0,1	0,3 ± 0,03	0,6 ± 0,06
4 – 5	0,8 ± 0,08	1,1 ± 0,1	0,4 ± 0,04	0,8 ± 0,08
6	0,8 ± 0,08	1,0 ± 0,1	0,5 ± 0,05	0,9 ± 0,09
7 – 8	0,7 ± 0,07	0,6 ± 0,06	0,6 ± 0,06	0,7 ± 0,07
9 – 10	0,5 ± 0,05	0,4 ± 0,04	0,4 ± 0,04	0,5 ± 0,05
11 – 12	0,4 ± 0,04	0,3 ± 0,03	0,2 ± 0,02	0,4 ± 0,04
13	0,3 ± 0,03	0,3 ± 0,03	0,3 ± 0,03	0,4 ± 0,04
14	0,1 ± 0,01	0,3 ± 0,03	0	0,2 ± 0,02

Культуру морского ФЦ-содержащего штамма *Synechococcus* sp. WH5701 адаптировали к свету различного спектрального состава в течение 6-ти суток. В

исследуемый период в эксперименте было отмечено однотипное изменение концентрации клеток в культуре в зависимости от хроматических условий адаптации как для одиночных (область данных R-1), так и для удвоенных клеток (область данных R-2) (Рисунок 4.6).

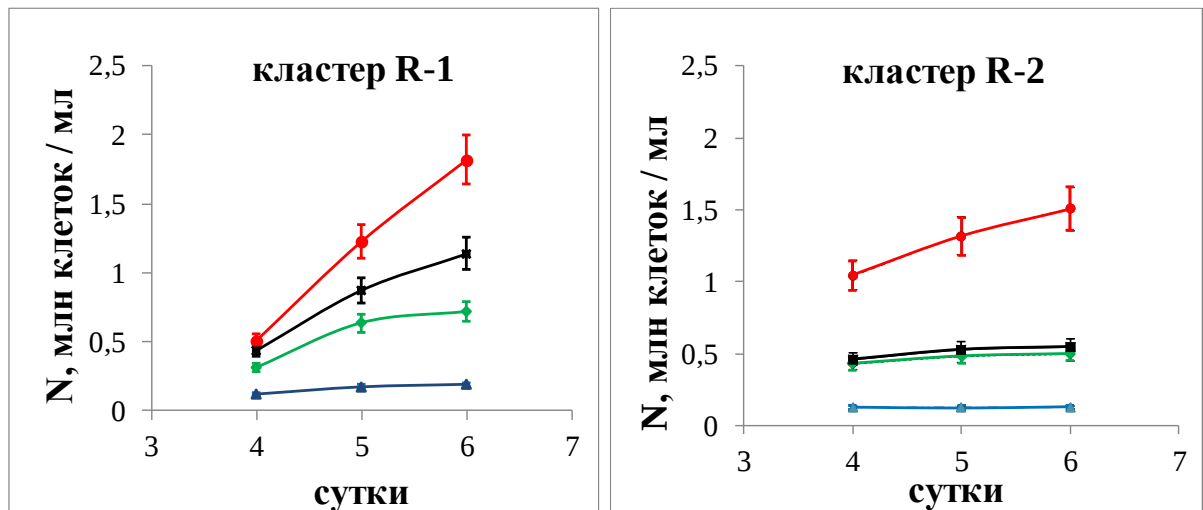


Рисунок 4.6 – Динамика концентрации клеток (N) в культуре *Synechococcus* sp.

WH5701 (на 4–6 сутки хроматической адаптации) при адаптации к свету различного спектрального состава (■ — белый свет, ● — красный свет, ▲ — синий свет, ◆ — зелёный свет).

Максимальная величина скорости роста клеток морского штамма *Synechococcus* sp. WH5701, как и у пресноводной культуры *S. elongatus*, была отмечена при адаптации к красному свету, комплементарному полосе поглощения вспомогательного пигмента ФЦ. Так, на красном свете скорость роста была примерно на 30% больше, чем скорость роста на белом свете (Таблица 4.6). Медленнее всего клетки штамма WH5701 росли при адаптации к синему свету, который не поглощается пигментом ФЦ. Так, величина скорости роста на синем свете была на ~40-50% меньше значений, полученных в эксперименте на белом свете. При адаптации к зелёному свету клетки цианобактерии делились со скоростью, не значительно отличающейся от скорости роста, отмеченной на белом свете (Таблица 4.6).

Таблица 4.6 – Скорости роста клеток цианобактерии *Synechococcus* sp. WH5701 при адаптации к свету различного спектрального состава, деления/сутки

Длительность адаптации (сутки)	Белый свет	Красный свет	Синий свет	Зелёный свет
область данных R-1				
5	$1,0 \pm 0,1$	$1,3 \pm 0,1$	$0,5 \pm 0,05$	$1,0 \pm 0,1$
6	$0,4 \pm 0,04$	$0,6 \pm 0,1$	$0,1 \pm 0,01$	$0,2 \pm 0,02$
область данных R-2				
5	$0,2 \pm 0,02$	$0,3 \pm 0,03$	0	$0,2 \pm 0,02$
6	$0,1 \pm 0,01$	$0,2 \pm 0,02$	0	0

Культуру морского ФЭ-содержащего штамма *Synechococcus* sp. BS9001 адаптировали к свету различного спектрального состава в течение 19 дней. На 5-й и 15-й дни эксперимента производилось разведение культуры питательной средой для поддержания клеток культуры в экспоненциальной фазе роста (Рисунок 4.7).

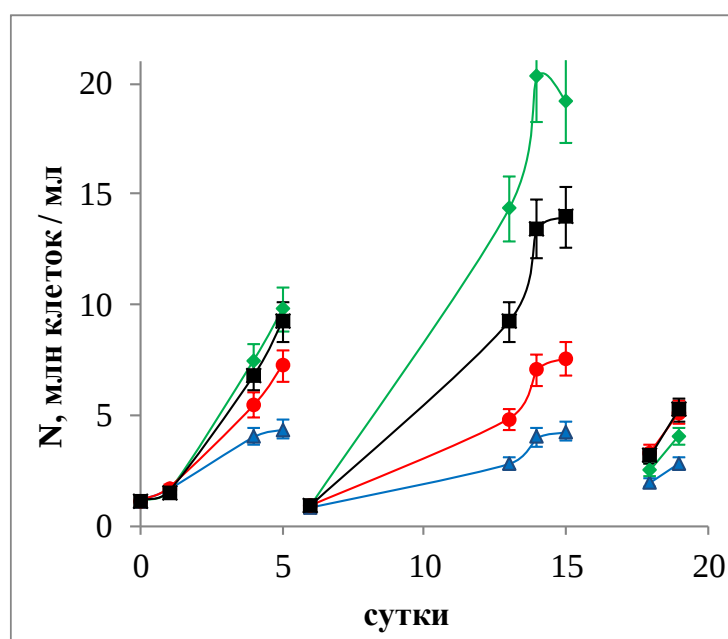


Рисунок 4.7 – Динамика концентрации клеток (N) в культуре *Synechococcus* sp. BS9001 при адаптации к свету различного спектрального состава (■ — белый свет, ● — красный свет, ▲ — синий свет, ◆ — зелёный свет)

При адаптации культуры *Synechococcus* sp. штамм BS9001 к зелёному свету скорости роста клеток в экспоненциальной фазе роста составляли в среднем 0,6 деления/сутки (Таблица 4.7). При адаптации к белому и красному свету величины экспоненциальных скоростей роста составляли в среднем 0,5 деления/сутки. А при адаптации клеток культуры *Synechococcus* sp. BS9001 к синему свету, не комплементарному полосе поглощения пигмента ФЭ, значения экспоненциальных скоростей роста составляли в среднем 0,4 деления/сутки, что на 50% меньше, чем на зелёном свету.

Таблица 4.7 – Скорости роста клеток цианобактерии *Synechococcus* sp. BS9001 при адаптации к свету различного спектрального состава, деления/сутки

Длительность адаптации (сутки)	Белый свет	Красный свет	Синий свет	Зелёный свет
1	0,4 ± 0,04	0,6 ± 0,06	0,5 ± 0,05	0,4 ± 0,04
4	0,7 ± 0,07	0,6 ± 0,06	0,4 ± 0,04	0,8 ± 0,08
5	0,4 ± 0,04	0,4 ± 0,04	0,1 ± 0,01	0,4 ± 0,04
13	0,5 ± 0,05	0,4 ± 0,04	0,3 ± 0,03	0,6 ± 0,06
14	0,5 ± 0,05	0,5 ± 0,05	0,5 ± 0,05	0,5 ± 0,05
15	0,1 ± 0,01	0,1 ± 0,01	0,1 ± 0,01	0
18	0,4 ± 0,04	0,4 ± 0,04	0,2 ± 0,02	0,4 ± 0,04
19	0,7 ± 0,07	0,6 ± 0,06	0,5 ± 0,05	0,7 ± 0,07

Таким образом, в экспериментах с культурами микроводорослей не обнаружено влияния спектрального состава света на скорость роста клеток, а у цианобактерий обнаружено. Так, у ФЦ-содержащих цианобактерий максимальные скорости роста наблюдались на красном свету, комплементарном полосе поглощения пигмента ФЦ, и были примерно в два раза больше, чем на синем свету. У ФЭ-содержащих цианобактерий максимальные скорости роста наблюдались на зелёном свету и белом свету, где поглощает пигмент ФЭ, и на 60% превышали максимальные скорости роста на синем свету, не комплементарном полосе поглощения ФЭ.

4.2. Поглощение света микроводорослями и цианобактериями

Средний по спектру поглощённых квантов показатель поглощения света, нормированный на содержание ХЛ a ($a_{\text{ph/chl}}^*$) и рассчитанный с учётом спектральных характеристик света, значительно различался для видов водорослей и цианобактерий, адаптированных к белому, синему, красному и зелёному свету. Так, у микроводорослей наибольшие значения $a_{\text{ph/chl}}^*$ наблюдались при адаптации к синему свету, а наименьшие значения $a_{\text{ph/chl}}^*$ были на красном свету. При адаптации клеток культур микроводорослей к белому и зелёному свету $a_{\text{ph/chl}}^*$ были близки по значениям. У видов представителей ФЦ-содержащих цианобактерий *S. elongatus* и *Synechococcus* sp. WH5701 наибольшие значения $a_{\text{ph/chl}}^*$, как и у микроводорослей, наблюдались при адаптации к синему свету (при этом у *S. elongatus* величина $a_{\text{ph/chl}}^*$ на красном свету практически равнялась $a_{\text{ph/chl}}^*$ на синем), а наименьшие величины $a_{\text{ph/chl}}^*$ наблюдались при адаптации к зелёному свету (Таблица 4.8).

Таблица 4.8 – Фактически полученные значения спектрально-зависимого показателя поглощения света, нормированного на содержание ХЛ a , при адаптации к свету различного спектрального состава $a_{\text{ph/chl}}^*$, м²/мг ХЛ a

Культура	Дни	Белый свет	Красный свет	Синий свет	Зелёный свет
<i>Nitzschia</i> sp.	6	0,010 ± 0,001	0,006 ± 0,001	0,023 ± 0,002	—
	15	0,012 ± 0,001	0,006 ± 0,001	0,021 ± 0,002	—
<i>I. galbana</i>	4–5	0,013 ± 0,001	0,007 ± 0,001	0,027 ± 0,001	0,012 ± 0,002
	40	0,015 ± 0,001	0,009 ± 0,001	0,029 ± 0,001	0,017 ± 0,002
<i>P. nanum</i>	5	0,008 ± 0,001	0,005 ± 0,001	0,015 ± 0,002	0,008 ± 0,001
<i>S. elongatus</i>	5	0,017 ± 0,002	0,020 ± 0,002	0,021 ± 0,002	0,011 ± 0,001
<i>Synechococcus</i> sp. WH5701	6	0,014 ± 0,001	0,014 ± 0,001	0,030 ± 0,003	0,010 ± 0,001

Однако, как адаптационную реакцию клеток водорослей и цианобактерий на действие различного спектрального состава света надо рассматривать изменение

их светопоглощающей способности не по величине показателей $a_{\text{ph/chl}}^*$, а по изменениям удельных (нормированных на содержание ХЛ a) показателей поглощения света клетками ($a_{\text{ph/chl}}(\lambda)$).

У культуры диатомовой водоросли *Nitzschia* sp. спектры показателей поглощения света пигментами водорослей измерялись в период экспоненциальной фазы роста культуры на 6-е и 15-е сутки хроматической адаптации. Величины удельных показателей поглощения света пигментами $a_{\text{ph/chl}}(\lambda)$ на длине волны ~438 нм ($a_{\text{ph/chl}}(438)$) и на длине волны ~678 нм ($a_{\text{ph/chl}}(678)$) варьировали в пределах доверительного интервала вне зависимости от спектрального состава света при адаптации (Таблица 4.9).

Таблица 4.9 – Удельные (нормированные на содержание ХЛ a) показатели поглощения света пигментами водорослей и цианобактерий на длинах волн 678 нм ($a_{\text{ph/chl}}(678)$) и 438 нм ($a_{\text{ph/chl}}(438)$) при адаптации к свету различного спектрального состава, м²/мг ХЛ a

Свет	Дни		Белый	Красный	Синий	Зелёный
Культура						
<i>Nitzschia</i> sp.	6	$a_{\text{ph/chl}}(678)$	$0,020 \pm 0,001$	$0,019 \pm 0,001$	$0,023 \pm 0,001$	—
		$a_{\text{ph/chl}}(438)$	$0,029 \pm 0,001$	$0,028 \pm 0,001$	$0,032 \pm 0,001$	—
	15	$a_{\text{ph/chl}}(678)$	$0,021 \pm 0,001$	$0,019 \pm 0,001$	$0,020 \pm 0,001$	—
		$a_{\text{ph/chl}}(438)$	$0,030 \pm 0,002$	$0,027 \pm 0,002$	$0,028 \pm 0,001$	—
<i>I. galbana</i>	4–5	$a_{\text{ph/chl}}(678)$	$0,017 \pm 0,001$	$0,017 \pm 0,001$	$0,017 \pm 0,001$	$0,015 \pm 0,001$
		$a_{\text{ph/chl}}(438)$	$0,033 \pm 0,003$	$0,032 \pm 0,003$	$0,033 \pm 0,003$	$0,027 \pm 0,003$
	40	$a_{\text{ph/chl}}(678)$	$0,019 \pm 0,002$	$0,019 \pm 0,002$	$0,019 \pm 0,002$	$0,023 \pm 0,002$
		$a_{\text{ph/chl}}(438)$	$0,032 \pm 0,003$	$0,031 \pm 0,003$	$0,035 \pm 0,03$	$0,039 \pm 0,003$
<i>P. nanum</i>	5	$a_{\text{ph/chl}}(678)$	$0,015 \pm 0,001$	$0,014 \pm 0,001$	$0,015 \pm 0,001$	$0,016 \pm 0,001$
		$a_{\text{ph/chl}}(438)$	$0,022 \pm 0,001$	$0,021 \pm 0,001$	$0,021 \pm 0,001$	$0,024 \pm 0,001$
<i>S. elongatus</i>	5	$a_{\text{ph/chl}}(678)$	$0,026 \pm 0,003$	$0,026 \pm 0,003$	$0,026 \pm 0,003$	$0,027 \pm 0,003$
		$a_{\text{ph/chl}}(438)$	$0,047 \pm 0,005$	$0,043 \pm 0,004$	$0,040 \pm 0,004$	$0,047 \pm 0,004$
<i>Synechococcus</i> sp. WH5701	6	$a_{\text{ph/chl}}(678)$	$0,017 \pm 0,002$	$0,016 \pm 0,002$	$0,020 \pm 0,002$	$0,018 \pm 0,002$
		$a_{\text{ph/chl}}(438)$	$0,033 \pm 0,003$	$0,031 \pm 0,003$	$0,052 \pm 0,005$	$0,035 \pm 0,004$

Формы спектров показателей поглощения света пигментами культуры *Nitzschia* sp. при адаптации к белому, красному и синему свету света как на 6 день эксперимента, так и на 15 день эксперимента, по форме не различались и представлены на Рисунке 4.8.

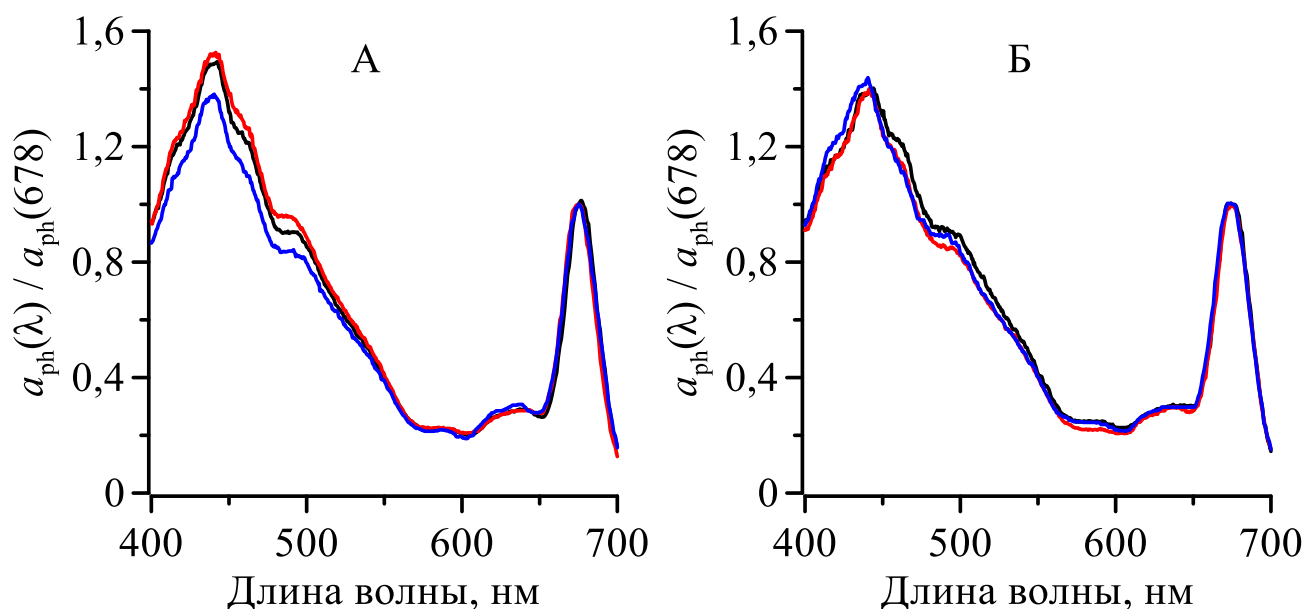


Рисунок 4.8 – Спектры показателей поглощения света пигментами культуры *Nitzschia* sp., нормированные на поглощение на длине волны 678 нм ($a_{ph}(\lambda)/a_{ph}(678)$), при адаптации к свету различного спектрального состава (— белый свет, — красный свет, — синий свет): А – 6-й день адаптации, Б – 15-й день адаптации

Показателем, отражающим изменение доли вспомогательных пигментов каротиноидов в общем пигментном составе клеток [148], и изменение объёмов клеток, является величина R , которая определяется как соотношение показателей поглощения света в синем и красном максимумах спектров показателей поглощения света пигментами ($R = a_{ph}(438)/a_{ph}(678)$). Соответствующие величины R у культуры диатомовой водоросли *Nitzschia* sp. при адаптации к свету с различными спектральными характеристиками в первом и втором измерениях составили в среднем 1,5 (Таблица 4.10)

Таблица 4.10 – Соотношение показателей поглощения света в синем и красном максимумах спектров показателей поглощения света пигментами культур водорослей и цианобактерий при адаптации к свету различного спектрального состава (R)

Культура	Дни	Белый свет	Красный свет	Синий свет	Зелёный свет
<i>Nitzschia sp.</i>	6	$1,5 \pm 0,2$	$1,5 \pm 0,2$	$1,4 \pm 0,1$	–
	15	$1,4 \pm 0,1$	$1,4 \pm 0,1$	$1,4 \pm 0,1$	–
<i>I. galbana</i>	4–5	$1,9 \pm 0,2$	$1,9 \pm 0,2$	$1,9 \pm 0,2$	$1,8 \pm 0,2$
	40	$1,7 \pm 0,2$	$1,6 \pm 0,2$	$1,8 \pm 0,2$	$1,7 \pm 0,2$
<i>P. nanum</i>	5	$1,5 \pm 0,2$	$1,5 \pm 0,2$	$1,4 \pm 0,1$	$1,5 \pm 0,2$
<i>S. elongatus</i>	5	$1,8 \pm 0,2$	$1,6 \pm 0,2$	$1,7 \pm 0,2$	$1,7 \pm 0,2$
<i>Synechococcus sp.</i> WH5701	6	$1,9 \pm 0,2$	$1,9 \pm 0,2$	$2,6 \pm 0,3$	$1,9 \pm 0,2$
<i>Synechococcus sp.</i> BS9001	19	$2,9 \pm 0,3$	$3,4 \pm 0,3$	$3,3 \pm 0,3$	$3,0 \pm 0,3$

Спектры показателей поглощения света клетками культуры представителя класса Prymnesiophyceae *I. galbana* измерялись в период экспоненциальной фазы роста на 4–5-й и 40-й (6-й день после разбавления) дни адаптации к свету с различными спектральными характеристиками. Величины удельных показателей $a_{ph/chl}(438)$ и $a_{ph/chl}(678)$ варьировали в пределах доверительного интервала, и не зависели от спектрального состава света (Таблица 4.9). Формы спектров показателей поглощения света пигментами культуры на 4–5-й и 40-й дни адаптации достоверно не отличались (Рисунок 4.9). Соответствующие величины R при адаптации к белому, красному, зелёному и синему свету на 4–5 день составили в среднем 1,9, а на 40-й день – 1,7 [23] (Таблица 4.10).

У представителя класса Dinophyceae культуры *P. nanum* величины удельных показателей $a_{ph/chl}(438)$ и $a_{ph/chl}(678)$ варьировали незначительно (Таблица 4.9). Формы спектров показателей поглощения света пигментами культуры в зависимости от спектрального состава света совпадали во всём видимом диапазоне

от 400 до 700 нм (Рисунок 4.10). Соответствующие величины R при адаптации к белому, красному, синему и зелёному свету составили в среднем 1,5 (Таблица 4.10).

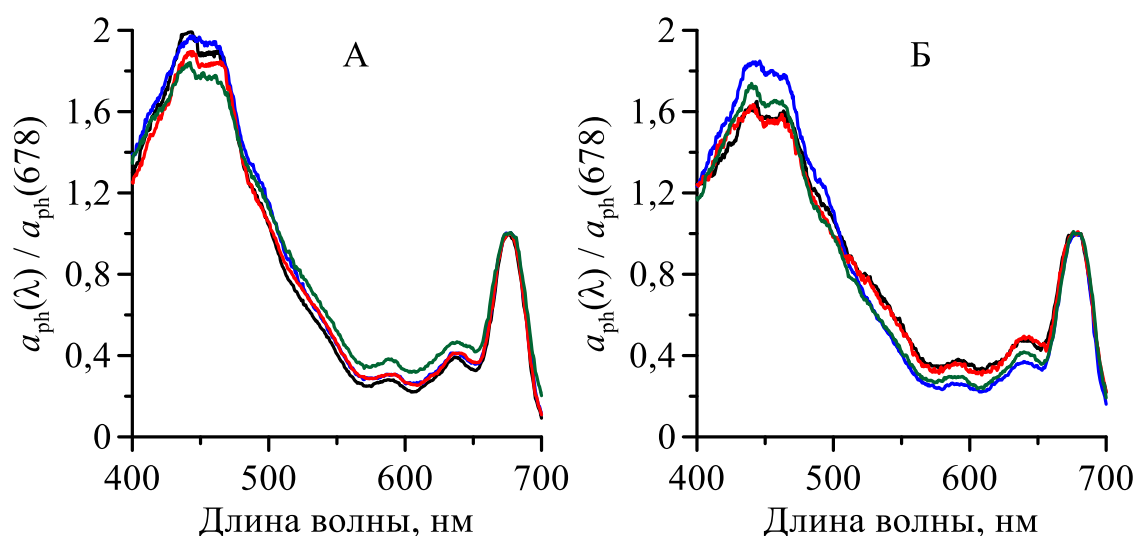


Рисунок 4.9 – Спектры показателей поглощения света пигментами культуры *I. galbana*, нормированные на поглощение на длине волны 678 нм ($a_{ph}(\lambda)/a_{ph}(678)$), при адаптации к свету различного спектрального состава (— белый свет, — красный свет, — синий свет, — зелёный свет): А – 4–5 день адаптации, Б – 40-й день адаптации (6-й день после разбавления)

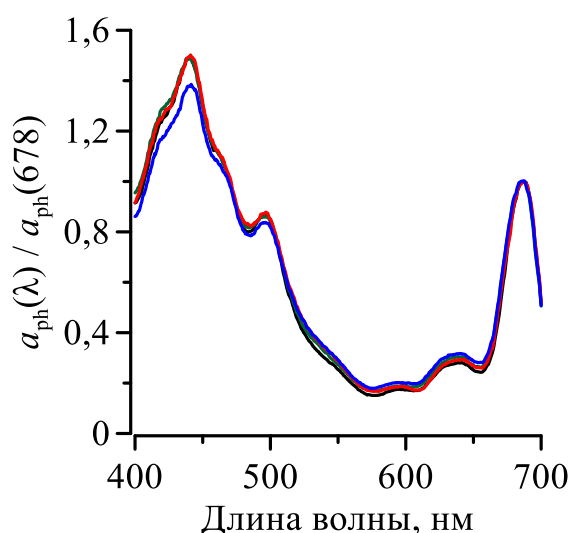


Рисунок 4.10 – Спектры показателей поглощения света пигментами культуры *R. palmit*, нормированные на поглощение на длине волны 678 нм ($a_{ph}(\lambda)/a_{ph}(678)$), при адаптации к свету различного спектрального состава (— белый свет, — красный свет, — синий свет, — зелёный свет)

Таким образом, так как в относительном содержании пигментов суммарные КР/ХЛ *a* в клетках микроводорослей при условии одинакового количества поглощённых квантов света на единицу ХЛ *a* изменения не произошло (как описано в Разделах 3.1, 3.2), то соответственно не было и изменений в поглощающей способности клеток при адаптации к свету с различными спектральными характеристиками.

В эксперименте, проведённом с пресноводной ФЦ-содержащей культурой цианобактерий *S. elongatus*, получено, что величины удельных показателей $a_{ph/chl}(438)$ и $a_{ph/chl}(678)$ при адаптации клеток к свету с различными спектральными характеристиками варьировали в пределах доверительного интервала (Таблица 4.9). Формы спектров показателей поглощения света пигментами культуры *S. elongatus* практически совпадали во всём диапазоне видимого спектра излучения (Рисунок 4.11 А). Величины R для белого, красного, зелёного и синего света адаптации составили в среднем 1,7 (Таблица 4.10).

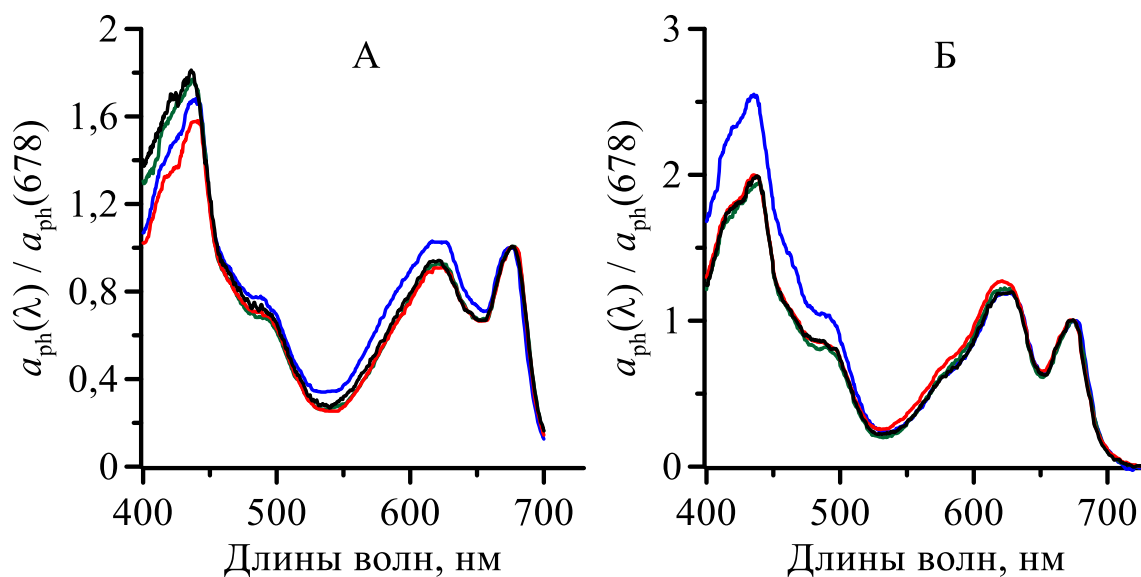


Рисунок 4.10 – Спектры показателей поглощения света пигментами культур, нормированные на поглощение на длине волны 678 нм ($a_{ph}(\lambda)/a_{ph}(678)$), при адаптации к свету различного спектрального состава (— белый свет, — красный свет, — синий свет, — зелёный свет): А – *S. elongatus*, Б – *Synechococcus* sp. WH5701

В случае с ФЦ-содержащими цианобактериями ещё более важным показателем, чем величина удельных показателей $a_{\text{ph/chl}}(438)$ и $a_{\text{ph/chl}}(678)$, является величина удельного показателя $a_{\text{ph/chl}}(\lambda)$ на длине волны ~ 620 нм, соответствующей поглощению света пигментом ФЦ ($a_{\text{ph/chl}}(620)$). У культуры цианобактерии *S. elongatus* величина удельного показателя $a_{\text{ph/chl}}(620)$ на белом и зелёном свете адаптации составила $0,025 \pm 0,002$ м²/мг ХЛ *a*, на красном свете адаптации $0,023 \pm 0,002$ м²/мг ХЛ *a*, и на синем свете $0,026 \pm 0,002$ м²/мг ХЛ *a*. Соотношение удельных показателей $a_{\text{ph/chl}}(620)$ и $a_{\text{ph/chl}}(678)$, отражающее содержания пигмента ФЦ в клетках относительно ХЛ *a* на белом, красном и зелёном свете составило $0,9 \pm 0,1$, и на синем свете $1,0 \pm 0,1$. Полученное небольшое увеличение отношения $a_{\text{ph/chl}}(620)/a_{\text{ph/chl}}(678)$ при адаптации к синему свету не относится к комплементарной хроматической адаптации, так как полоса синего излучения не соответствует диапазону поглощения света пигментом ФЦ.

У морской ФЦ-содержащей цианобактерии *Synechococcus* sp. штамм WH5701 величины удельных показателей $a_{\text{ph/chl}}(438)$ при адаптации к синему свету были в $\sim 1,5$ раза больше, чем при адаптации к белому свету (Таблица 4.9). Величины удельных показателей $a_{\text{ph/chl}}(620)$ и $a_{\text{ph/chl}}(678)$ на свету различного спектрального состава варьировали в пределах 20%. Величины удельных показателей $a_{\text{ph/chl}}(678)$ представлены в Таблице 4.9, а величины удельных показателей $a_{\text{ph/chl}}(620)$ при адаптации к белому и красному свету составили $0,020 \pm 0,002$ м²/мг ХЛ *a*, к зелёному свету – $0,022 \pm 0,002$ м²/мг ХЛ *a*, и к синему свету – $0,024 \pm 0,002$ м²/мг ХЛ *a*. Значение R на белом, зелёном и красном свету равнялось в среднем 2,0, а на синем свету 2,6, что объясняется увеличением внутриклеточного содержания пигментов КР на синем свету (Таблица 3.1). Соотношение удельных показателей $a_{\text{ph/chl}}(620)$ и $a_{\text{ph/chl}}(678)$ составляло $1,2 \pm 0,1$, что отражает неизменность содержания пигмента ФЦ в клетках исследуемой цианобактерии. Таким образом, у культуры *Synechococcus* sp. штамм WH5701 отмечено увеличение внутриклеточного содержания КР при адаптации к синему свету, при отсутствии влияния света с различными спектральными характеристиками на содержание ФЦ (Рисунок 4.11 Б).

У культуры черноморской ФЭ-содержащей цианобактерии *Synechococcus* sp. штамм BS9001 соотношение показателей $a_{ph}(438)/a_{ph}(678)$ поглощения света пигментами водорослей равнялось в среднем 3,2 (Таблица 4.10). Отношения показателей поглощения света в зелёном, соответствующем полосе поглощения пигмента ФЭ, и красном максимумах спектров ($a_{ph}(550)/a_{ph}(678)$) при адаптации к белому и зелёному свету составили $2,7 \pm 0,2$, к красному свету $2,6 \pm 0,2$, и при адаптации к синему свету $2,5 \pm 0,2$ (Рисунок 4.12). Расчёт значений удельных показателей $a_{ph/chl}(\lambda)$ не производился, так как нет данных по концентрации ХЛ *a*.

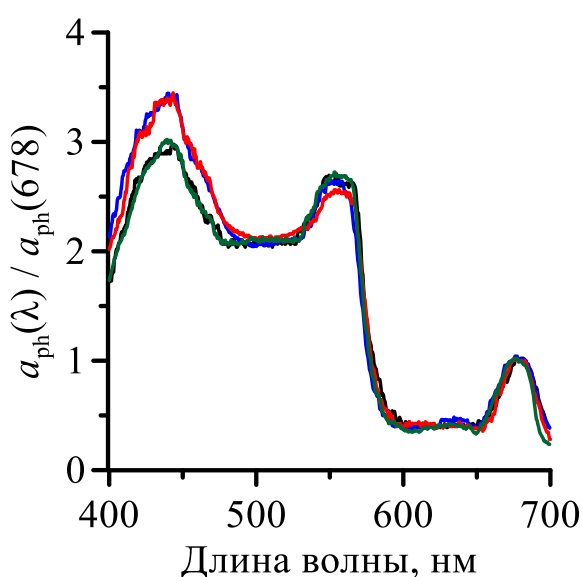


Рисунок 4.12 – Спектры показателей поглощения света пигментами культуры *Synechococcus* sp. штамм BS9001, нормированные на поглощение на длине волны 678 нм ($a_{ph}(\lambda)/a_{ph}(678)$), при адаптации к свету различного спектрального состава (— белый свет, — красный свет, — синий свет, — зелёный свет)

Таким образом, как у ФЦ-содержащих, так и у ФЭ-содержащих цианобактерий при адаптации к свету с различными спектральными характеристиками не обнаружено адаптивного изменения формы спектров поглощения света пигментами клеток, которое отображало бы относительное увеличение или уменьшение доли светопоглощающих пигментов фикобилинов в общем пигментном составе.

4.3. Квантовый выход роста

Фактически полученные величины количества поглощённых квантов света на единицу количества ХЛ *a* у водорослей и цианобактерий, представляющих классы Bacillariophyceae, Coscolithophyceae и Cyanophyceae, и адаптированных в экспериментах к свету одинаковой расчётной величины PUR, представлены в Таблице 4.11.

Таблица 4.11. Фактическое количество PUR при адаптации к свету различного спектрального состава, моль (мг ХЛ *a*)⁻¹ час⁻¹) 10⁻³

Культура	Дни	Белый свет	Красный свет	Синий свет	Зелёный свет
<i>Nitzschia</i> sp.	6	1,1 ± 0,1	1,1 ± 0,1	1,2 ± 0,1	—
	15	1,3 ± 0,1	1,1 ± 0,1	1,1 ± 0,1	—
<i>I. galbana</i>	40	0,71 ± 0,1	0,79 ± 0,1	0,74 ± 0,1	0,77 ± 0,1
<i>S. elongatus</i>	5	1,3 ± 0,1	1,1 ± 0,1	1,1 ± 0,1	1,1 ± 0,1
<i>Synechococcus</i> sp. WH5701	6	0,14 ± 0,01	0,13 ± 0,01	0,26 ± 0,02	0,16 ± 0,01

У культуры диатомовой водоросли *Nitzschia* sp. фактическое количество поглощённых квантов света в экспериментах при адаптации к свету с различным спектральным составом варьировало в не более пределах 20 %, и составило в среднем 1,1 моль (мгХЛ *a*)⁻¹ час⁻¹) 10⁻³. Величина квантового выхода роста при адаптации культуры к синему свету на 6-е сутки роста была на ~40 % меньше, чем при адаптации к белому и красному свету. При этом, скорость роста клеток *Nitzschia* sp. на синем свету была также меньше, чем на белом и красном свету. В продолжении эксперимента, на 15 сутки адаптации, когда скорости роста клеток на свету с различными спектральными характеристиками сравнивались, величины квантового выхода роста также сравнивались и составили в среднем 0,11 моль С/моль квантов (Таблица 4.12). У культуры примнезиофитовой водоросли *I. galbana* количество фактически поглощённых квантов на свету с различными

спектральными характеристиками также варьировало незначительно, и составило в среднем $0,75 \text{ моль (мг ХЛ } a)^{-1} \text{ час}^{-1} \cdot 10^{-3}$ (Таблица 4.11). При этом, значения квантового выхода роста варьировали в пределах не более 20 % и составили, как и у культуры *Nitzschia* sp., в среднем 0,11 моль С/моль квантов.

Таблица 4.12. Квантовый выход роста при адаптации к свету различного спектрального состава, моль С/моль квантов

Культура	Дни	Белый свет	Красный свет	Синий свет	Зелёный свет
<i>Nitzschia</i> sp.	6	$0,085 \pm 0,01$	$0,091 \pm 0,01$	$0,051 \pm 0,01$	—
	15	$0,10 \pm 0,01$	$0,11 \pm 0,01$	$0,11 \pm 0,01$	—
<i>I. galbana</i>	40	$0,11 \pm 0,01$	$0,10 \pm 0,01$	$0,11 \pm 0,01$	$0,10 \pm 0,01$
<i>S. elongatus</i>	5	$0,071 \pm 0,01$	$0,11 \pm 0,01$	$0,050 \pm 0,01$	$0,90 \pm 0,01$
<i>Synechococcus</i> sp. WH5701	6	$0,060 \pm 0,01$	$0,11 \pm 0,01$	$0,011 \pm 0,001$	$0,026 \pm 0,003$

Фактическая величина PUR у ФЦ-содержащего штамма цианобактерии *Synechococcus* sp. штамм WH5701 для белого, красного и зелёного света адаптации различалась незначительно и составила в среднем $0,14 \text{ моль (мг ХЛ } a)^{-1} \text{ час}^{-1} \cdot 10^{-3}$, а на синем свете величина PUR увеличилась по отношению к белому свету почти в два раза. При этом, величина квантового выхода роста при адаптации к синему свету была минимальной (меньше, чем на белом свете в $\sim 5,5$ раз), а при адаптации к красному свету наибольшей (больше, чем на белом свете в ~ 2 раза). При адаптации культуры *Synechococcus* sp. WH5701 к зелёному свету величина квантового выхода роста была в ~ 2 раза меньше, чем при адаптации к белому свету.

У другой ФЦ-содержащей культуры цианобактерий *S. elongatus* фактическая величина PUR на свету с различными спектральными характеристиками изменялась не значительно, и составила в среднем $1,1 \text{ моль (мг ХЛ } a)^{-1} \text{ час}^{-1} \cdot 10^{-3}$. При этом величина квантового выхода роста при адаптации к красному свету, как и у культуры *Synechococcus* sp. WH5701, была максимальной, превышая значения для белого света на ~ 50 %. При адаптации к синему свету величина квантового

выхода роста у *Synechococcus* sp. WH5701, как и у культуры *S. elongatus*, была наименьшей, уменьшившись по отношению к белому свету на 30 %.

Таким образом, у ФЦ-содержащих цианобактерий, в отличие от культур микроводорослей, отмечено увеличение квантового выхода роста на красном свете адаптации, комплементарном полосе поглощения пигмента фикоцианина, и уменьшение квантового выхода роста на синем свете, который не поглощается фикоцианином. Такой зависимостью квантового выхода роста от спектральных характеристик окружающего света может быть обусловлено увеличение скоростей роста клеток ФЦ-содержащих цианобактерий на красном свете, и уменьшение скоростей роста на синем свете.

РАЗДЕЛ 5. ХРОМАТИЧЕСКАЯ АДАПТАЦИЯ ФИТОПЛАНКТОННОГО СООБЩЕСТВА

5.1. Светопоглощающие характеристики фитопланктона

Экспедиционные данные по Чёрному морю были получены в тёплый период года (с мая по сентябрь), когда световые условия существования фитопланктона характеризуются относительно высоким уровнем падающей на поверхность моря солнечной радиации [184]. Отбор проб на озере Байкал производился в теплый период года – в первой половине сентября. Все пробы были отобраны в период стратификации вод, когда слой существования фитопланктона был разделен термоклином на два квазиизолированных слоя: ВКС и слой нижней части зоны фотосинтеза, расположенный под термоклином. В Чёрном море биооптические исследования проводились также и в холодный период года (ноябрь-декабрь), когда уровень солнечной радиации минимален [184]. Пробы отбирали с разных глубин зоны фотосинтеза, которая включала ВКС и нижележащий слой плотностного градиента.

В сентябре 2014 и 2015 гг. в восточной глубоководной части Чёрного моря наблюдалась сезонная стратификация вод с максимальным градиентом температуры на глубине ~10–15 м в 2014 г., и на глубине ~7–13 м в 2015 г. Видимость диска Секки (Z_s) в 2014 г. изменялась между станциями от 12 до 17 м, в 2015 г. – от 16 до 19,5 м. Следовательно, зона фотосинтеза распространялась в сентябре 2014 на глубинах от 26 м до 36 м, и в сентябре 2015 г. на глубинах от 20 м до 32 м [24, 25, 50, 74].

Форма спектров показателей поглощения света пигментами фитопланктона ($a_{ph}(\lambda)$) изменялась с глубиной в пределах зоны фотосинтеза (Рисунки 5.1, 5.2). Для всех спектров показателей $a_{ph}(\lambda)$ были характерны два основных пика: в синем максимуме спектра на длине волны ~438 нм и в красном максимуме спектра на длине волны ~678 нм.

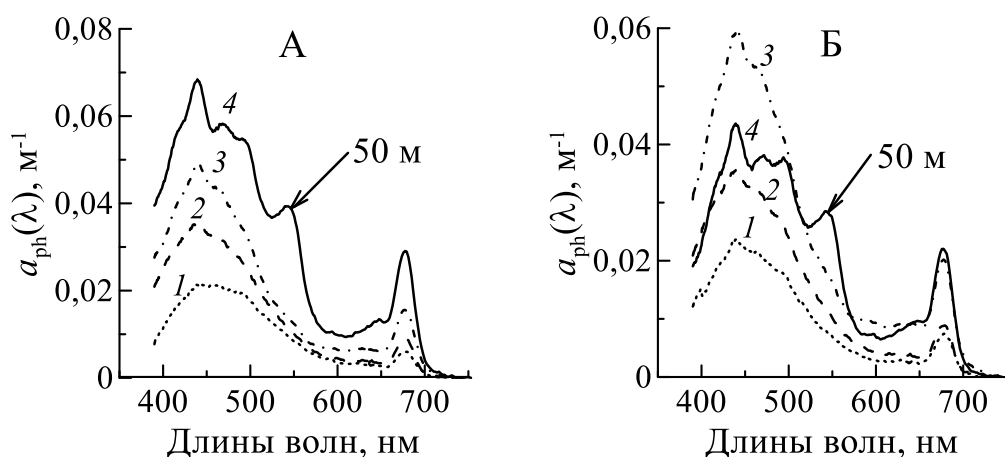


Рисунок 5.1 – Спектры показателей поглощения света пигментами фитопланктона ($a_{ph}(\lambda)$) на разных глубинах в слое 0–50 м глубоководной восточной части Чёрного моря в сентябре 2014 г. (1 – поверхностной слой, 2 – термоклин, 3 – на глубине 25 м, 4 – на глубине 50 м.): А – термоклин располагается на глубине 9 м; Б – термоклин располагается на глубине 12 м

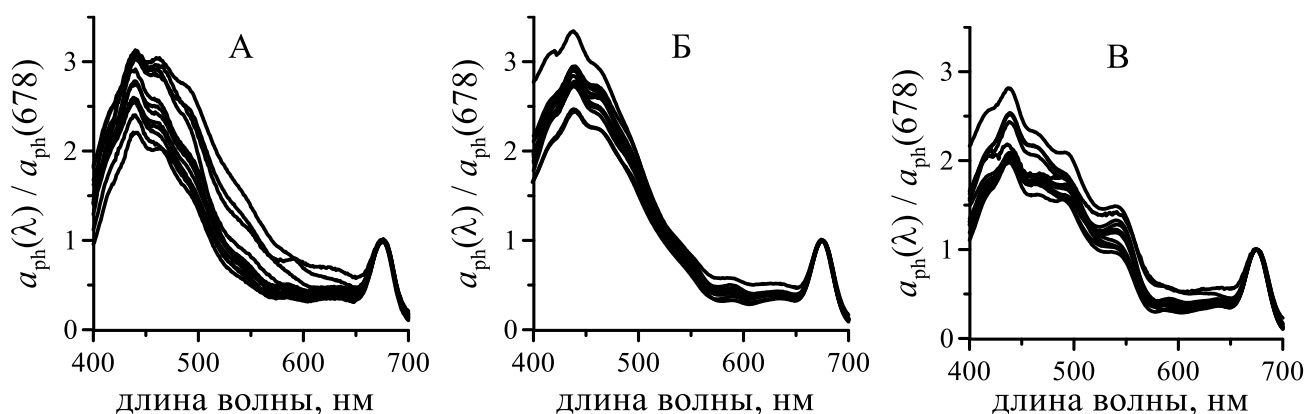


Рисунок 5.2 – Спектры показателей поглощения света пигментами фитопланктона, нормированные на поглощение на длине волны ~ 678 нм ($a_{ph}(\lambda)/a_{ph}(678)$), на разных глубинах в слое 0–50 м глубоководной восточной части Чёрного моря в сентябре 2015 г.: А – в поверхностном слое, Б – в термоклине (7–13 м), В – под термоклином (25–40 м)

Отмечено, что в 2014 г. величина соотношения показателей поглощения света в синем и красном максимумах спектров $a_{ph}(438)/a_{ph}(678)$ (R) в поверхностном слое составляла $3,0 \pm 0,33$, а в термоклине $2,6 \pm 0,22$. В 2015 г. величина R в поверхностном слое и в термоклине практически не различалась и

составляла $2,8 \pm 0,44$ и $2,9 \pm 0,19$, соответственно. Различие между годами, вероятно связано с более заглубленным термоклином в сентябре 2014 года в сравнении с 2015 годом. С увеличением глубины обитания фитопланктона до 25 м и ниже было отмечено уменьшение величины R до близких значений: $2,3 \pm 0,58$ и $2,2 \pm 0,27$ в 2014 и 2015 гг., соответственно. На спектрах показателей $a_{ph}(\lambda)$, полученных для нижней части зоны фотосинтеза при $\sim 0,1-1\%$ PAR, появились плечо на длине волны ~ 490 нм и локальный пик на длине волны ~ 550 нм [24, 25, 50, 76].

Гидрологическая структура вод в мае и июне 2016 года была аналогична отмеченной в сентябре 2014 и 2015 гг., когда сезонная стратификация вод делила зону фотосинтеза на два квазиизолированных слоя: ВКС и слой ниже термоклина [140]. Так, в конце мая 2016 г. верхний перемешанный слой в глубоководном районе западной и восточной частей Чёрного моря не превышал 10 м, максимальный градиент температуры располагался на глубине примерно от 10 до 15 м. В июне 2016 г. на мелководных станциях прибрежной зоны Крымского полуострова (глубина меньше ~ 20 м) распределение температуры до дна было практически однородным, за исключением некоторых станций, где температурная стратификация наблюдалась чуть выше дна. Прозрачность воды на мелководных станциях значительно варьировала: видимость Z_s изменялась от 8 м до 14 м. В результате глубина зоны фотосинтеза находилась в диапазоне от 22 до 34 метров и совпадала с перемешанным слоем. На станциях с глубиной свыше 20 м наблюдался четко сформированный термоклин, глубина залегания которого изменялась от 12 м до 20 м. Глубина эвфотического слоя при этом достигала от 37 м до 45 м.

Показатели поглощения света пигментами фитопланктона и форма их спектров в конце мая и июне 2016 г., как и в сентябре 2014, 2015 гг., заметно менялись по глубине в пределах зоны фотосинтеза (Рисунок 5.3). Так, в конце мая - июне 2016 г. соотношение R в поверхностном слое Чёрного моря находилось в диапазоне от 2,8 до 4,2 (в среднем $3,6 \pm 0,6$). Формы спектров показателей $a_{ph}(\lambda)$, полученных для нижней части зоны фотосинтеза при $\sim 0,1-1\%$ PAR, также как и в сентябре 2014, 2015 гг., были более сглаженные, чем в верхнем перемешанном слое, и величина R составляла в среднем $2,3 \pm 0,3$. При этом на спектрах показателей

$a_{ph}(\lambda)$ для слоя, расположенного ниже сезонного термоклина, также появились плечо на длине волны ~ 490 нм и локальный максимума на длине волны ~ 550 нм, которые становились более выраженными с увеличением глубины обитания фитопланктона (Рисунок 5.3) [140].

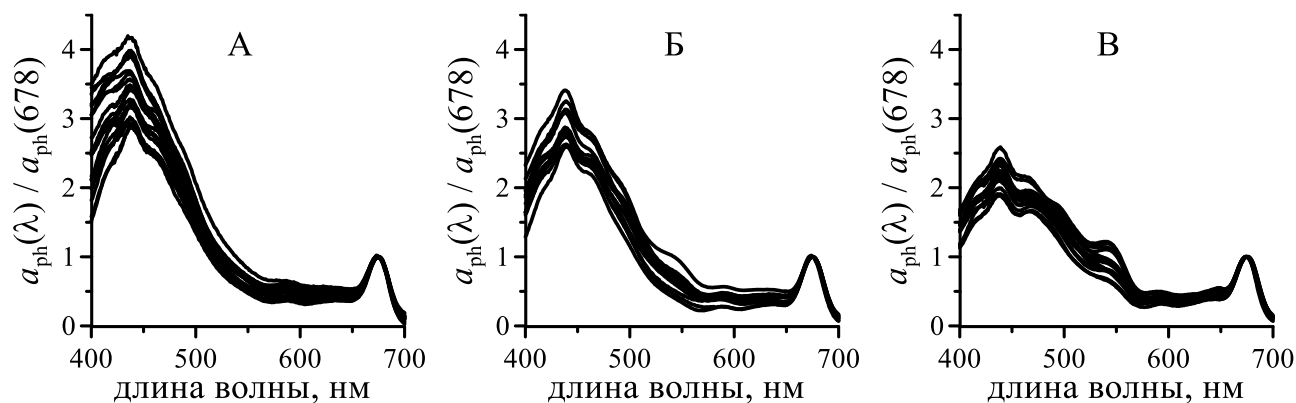


Рисунок 5.3 – Спектры показателей поглощения света пигментами фитопланктона, нормированные на поглощение на длине волны ~ 678 нм ($a_{ph}(\lambda)/a_{ph}(678)$), на разных глубинах в слое 0–50 м глубоководных западной и восточной частей Чёрного моря в мае 2016 г., и прибрежной зоны Крымского полуострова в июне 2016 г.: А – в поверхностном слое, Б – в термоклине 10–20 м, В – под термоклином (35–50 м)

В ноябре – декабре 2018 г. гидрологическая структура вод в Чёрном море соответствовала сравнительно теплой зиме. Так, температура в поверхностном слое моря на большинстве станций составляла 11–12,5 °С. В прибрежных водах Крымского полуострова на поверхности моря была зафиксирована температура 14 °С. Величина максимального температурного градиента изменялась между станциями от 0,24 до 2,04 °С м⁻¹. Толщина ВКС на большинстве станций варьировала от 23 м до 42 м, за исключением одной прибрежной станции, где ВКС был заглублен до 69 м. Видимость Z_s изменялась между станциями от 9 м до 13 м. Оценка глубины зоны фотосинтеза по Z_s показала, что она изменялась в узком диапазоне от 24 м до 32 м. На большинстве станций зона фотосинтеза включала и слой плотностной стратификации вод.

Показатели поглощения света пигментами фитопланктона и форма спектров показателей ($a_{ph}(\lambda)$) в ноябре–декабре 2018 г. в пределах ВКС практически не изменялись (Рисунок 5.4). Величина R в ВКС варьировала в узком диапазоне от 1,8 до 2,4, что на ~25 % меньше, чем наблюдалось в сентябре, и на ~40 % меньше, чем в мае-июне, когда величина солнечной инсоляции максимальна. Минимальное значение величины R было получено на станции с ВКС заглубленным до 69 м, что, вероятно, является результатом самого низкого уровня освещенности в ВКС на этой станции, что привело к более низкому соотношению пигментов КР к ХЛ *a* в фитопланктоне. Отмеченные временные изменения формы спектров (величины R) для ВКС связаны с влиянием световых условий на внутриклеточное содержание пигментов (соотношение КР к ХЛ *a*) и на степень упаковки пигментов в клетках микроводорослей. На большинстве станций для слоя термоклина, где освещенность составляла ~1-0,1 % PAR, были получены спектры показателей $a_{ph}(\lambda)$, форма которых отличалась от формы $a_{ph}(\lambda)$, отмеченных в ВКС наличием локального максимума на длине волны ~550 нм (Рисунок 5.4) [81].

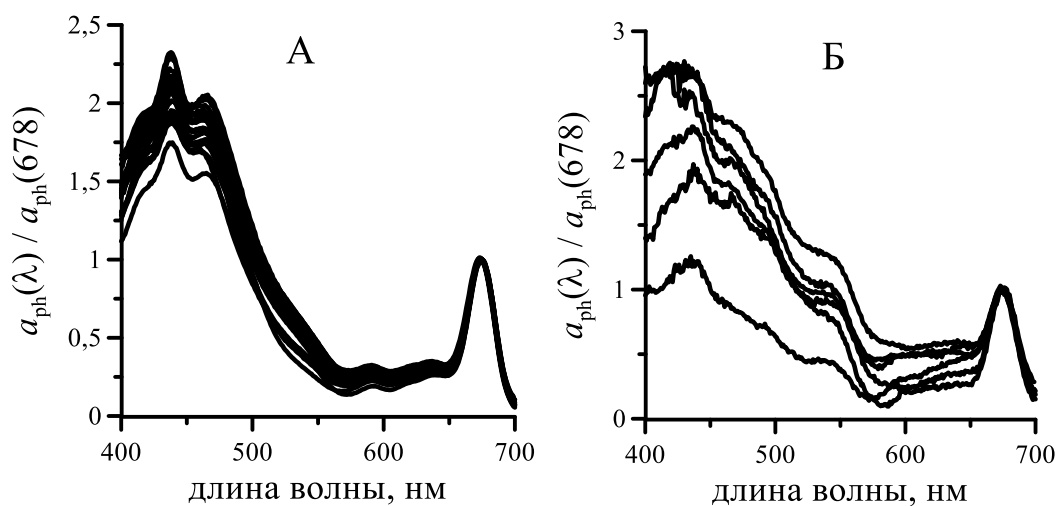


Рисунок 5.4 – Спектры показателей поглощения света пигментами фитопланктона, нормированные на поглощение на длине волны ~678 нм ($a_{ph}(\lambda)/a_{ph}(678)$), на разных глубинах в слое 0–50 м глубоководных западной и восточной частей Чёрного моря в ноябре-декабре 2018 г.: А – в верхнем квазиоднородном (0–32 м) слое, Б – в слое под термоклинном (33–50 м)

В озере Байкал температура в поверхностном слое вод в первой половине сентября 2019 г. изменялась от 10 до 18 °С в зависимости от района исследований. Разброс глубин ВКС был более широким, чем в Чёрном море, и глубина ВКС изменялась между станциями от 5 м до 20 м, за исключением трех станций с глубиной ВКС менее 3 м, и одной станции с глубиной ВКС достигающей 28 м [141]. При этом глубина зоны фотосинтеза варьировала от 15 м до 26 м.

Величина R в ВКС варьировала от 2,2 до 2,8, и от 2,0 до 2,6 в нижнем слое зоны фотосинтеза, куда проникает 1% PAR и менее. При этом, для фитопланктонного сообщества озера Байкал, как и ранее для черноморского фитопланктона, было отмечено влияние стратификации вод на светопоглощающую способность клеток. Так, в более глубоком слое эвфотической зоны (слой ниже термоклина) форма спектров показателей $a_{ph}(\lambda)$ имела специфическую особенность – локальный максимум на длине волны ~550 нм, по сравнению со спектрами поглощения света пигментами фитопланктона в верхнем освещённом слое (Рисунок 5.5) [74].

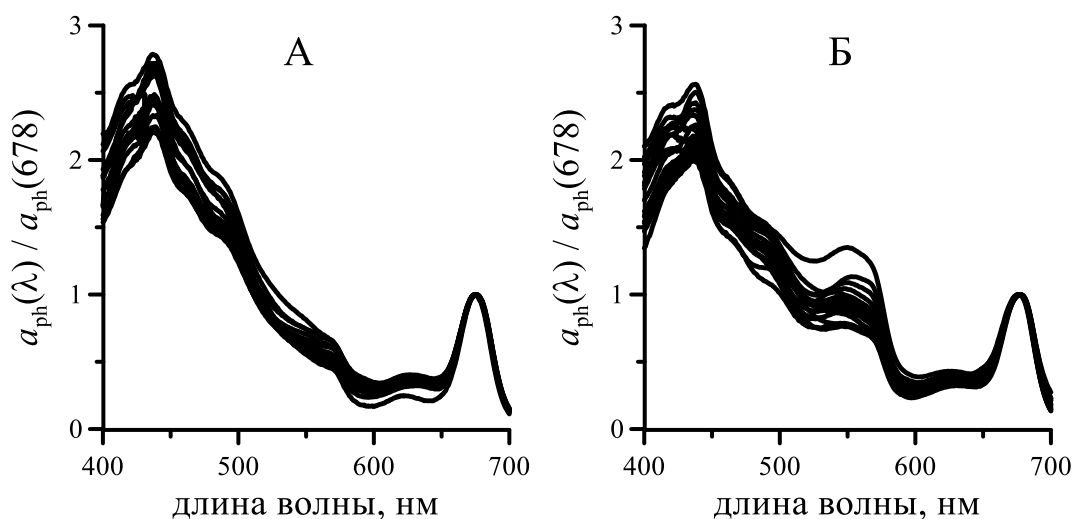


Рисунок 5.5 – Спектры показателей поглощения света пигментами фитопланктона, нормированные на поглощение на длине волны ~678 нм ($a_{ph}(\lambda)/a_{ph}(678)$), на разных глубинах в слое 0–50 м озера Байкал в сентябре 2019 г.: А – в поверхностном слое, Б – в слое под термоклином (15–50 м)

Известно, что эффективность поглощения солнечной радиации клетками фитопланктона зависит от удельных показателей поглощения света пигментами и формы их спектров. Спектральные удельные показатели поглощения света фитопланктоном изменяются в связи с влиянием состава пигментов и степени их упаковки в клетках. Степень упаковки пигментов зависит от их внутриклеточной концентрации, а также от видовой и размерной структуры сообщества [49]. Следует отметить, что в исследуемые периоды условия существования фитопланктона в зоне фотосинтеза по уровню падающей на поверхность моря солнечной радиации различались от относительно высоких значений в летний период года (май–июнь) до низких значения зимой (декабрь) [184]. При этом во всех случаях наблюдалась вертикальная плотностная стратификация вод. Эти факторы определяют условия существования фитопланктона в среде, и, как следствие, адаптацию фитопланктонного сообщества к различающимся условиям существования в ВКС, в слое термоклина и в нижней части зоны фотосинтеза, расположенной под термоклинном. Наблюдаемое в Чёрном море в период максимальной солнечной радиации, падающей на поверхность моря, уменьшение R с глубиной (рисунок 5.3) связано с фотоадаптивным уменьшением доли вспомогательных пигментов, которые поглощают свет в синей части спектра [128, 129]. Так, отношение R в слое ниже термоклина совпадают с отношениями R для фитопланктона, обитающего в ВКС зимой (Рисунок 5.4) [74].

Однако, в существовании фитопланктона под термоклинном существенную роль играет не только ослабление интенсивности света, но и изменение его спектрального состава с глубиной. Так, в Чёрном море свет в нижней части зоны фотосинтеза представлен только сине-зеленой частью видимого спектра в диапазоне от 500 до 560 нм [8]. Таким образом, в проведённых исследованиях получено, что в ВКС в спектрах показателей $a_{ph}(\lambda)$ отмечено два основных максимума: в синей (на длине волны ~ 438 нм) и красной (на длине волны ~ 678 нм) областях видимого диапазона излучения. А в водных массах, расположенных глубже слоя сезонной стратификации вод (на глубинах от 20 м в Чёрном море и от 15 м в озере Байкал, и до $\sim 1-0,1$ % PAR), на спектрах показателей $a_{ph}(\lambda)$ появляется плечо на длине волны

~490 нм и локальный максимум на длине волны ~550 нм, соответствующие полосам поглощения света фикобилинами ФУБ и ФЭБ, входящими в состав молекулы ФЭ. Следует отметить, что эти изменения в спектре (pigment signature) становятся более выраженными по мере увеличения глубины обитания фитопланктона от термоклина к нижней границе зоны фотосинтеза.

Сделана оценка эффективности поглощения света глубинным фитопланктоном в Чёрном море и в озере Байкал в сравнении с поверхностным фитопланктоном (Рисунок 5.6). Оценка показала, что изменения в форме спектров показателей $a_{ph}(\lambda)$ приводят к увеличению (относительно поверхностного фитопланктона) показателей поглощения света в том волновом диапазоне, который соответствует свету (сине-зеленый свет), проникающему к нижней границе зоны фотосинтеза [8, 74]. Очевидно, что способность фитопланктонного сообщества к поглощению сине-зеленого света заметно увеличивалась с глубиной.

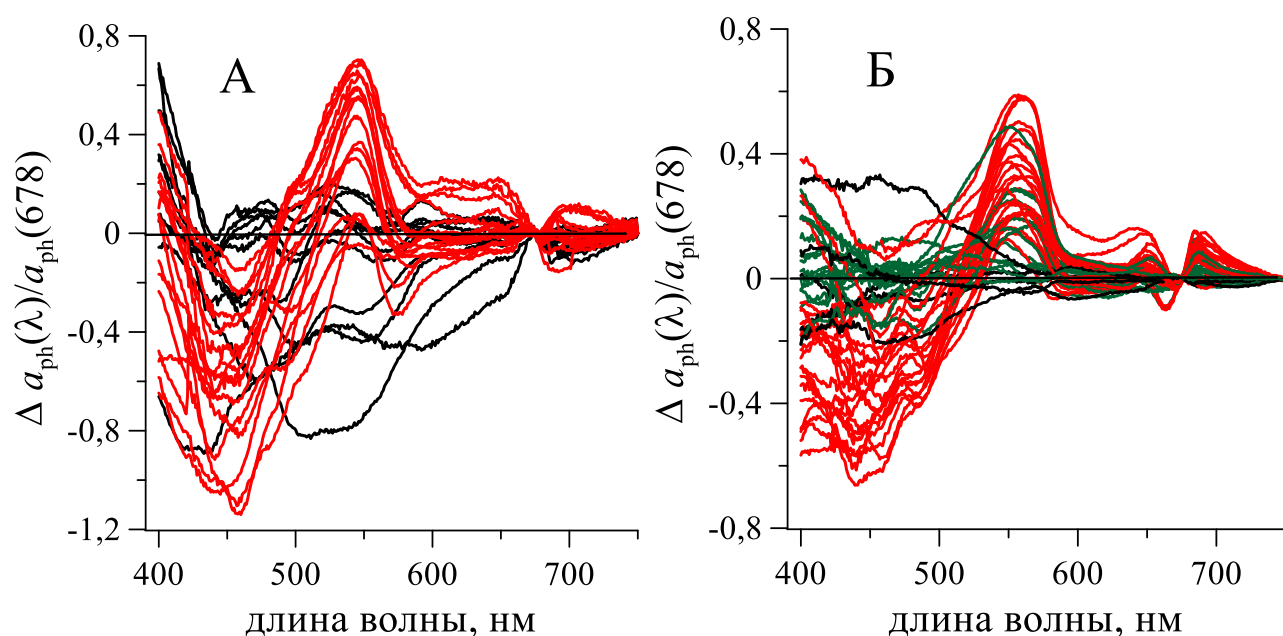


Рисунок 5.6 – Разница ($\Delta (a_{ph}(\lambda)/a_{ph}(678))$) в спектральном составе спектров поглощения света пигментами фитопланктона ($a_{ph}(\lambda)$) между поверхностным слоем и глубиной (каждый спектр сначала был нормирован на $a_{ph}(\lambda)$ в красном максимуме спектра (678 нм)): А – в сентябре 2015 г. в Чёрном море (— в слое 7-13 м, — в слое 25-40 м), Б – в сентябре 2019 г. в озере Байкал (— в слое 3-5 м, — в слое 6-15 м, — в слое 16-35 м)

5.2. Вертикальное распределение пигментов и видового состава

В сентябре 2014 и 2015 гг. в восточной глубоководной части Чёрного моря отмечено неоднородное распределение концентрации ХЛ *a* в сумме с феопигментами ($C_{a+\phi}$) в исследованном слое от 0 до 50 м. Распределение $C_{a+\phi}$ по вертикали и гидрологические данные показаны на Рисунках 5.7., 5.8. В обоих случаях в поверхностном слое наблюдалась наименьшая величина $C_{a+\phi}$, которая изменялась от 0,20 до 0,38 мг/м³. На горизонтах, расположенных под слоем сезонной стратификации вод, отмечены более высокие концентрации пигмента ХЛ *a* [74]. Так, в сентябре 2014 г. измеренные максимальные величины $C_{a+\phi}$ были отмечены на глубинах в диапазоне от 35 до 50 м, где величина $C_{a+\phi}$ изменялась от 0,2 до 1,1 мг/м³ (Рисунок 5.7) [50], а в сентябре 2015 г. – в термоклизе (величина $C_{a+\phi}$ изменялась от 0,59 до 2,9 мг/м³) (Рисунок 5.8) [24]. Отсутствие вертикального профиля флуоресценции ХЛ *a* и невысокая дискретность проб по глубине не позволяют более точно описать профиль вертикального распределения ХЛ *a* в исследованный период.

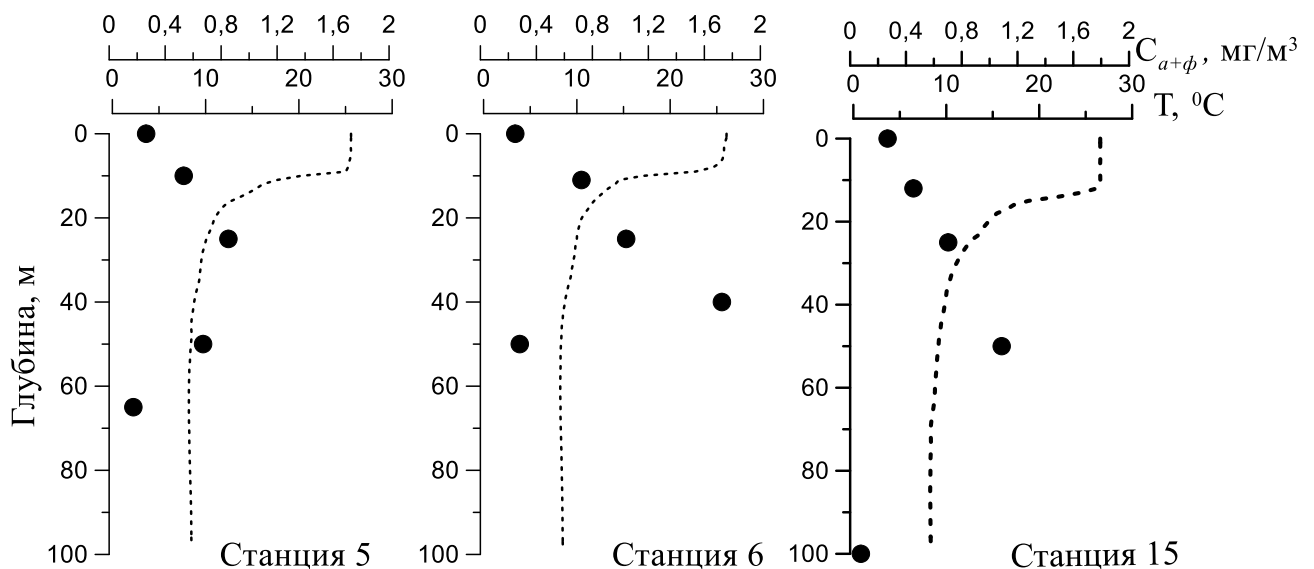


Рисунок 5.7 – Типичное вертикальное распределение концентрации хлорофилла *a* в сумме с феопигментами ($C_{a+\phi}$) (●) и температуры (T) (- - -) в восточной глубоководной части Чёрного моря в сентябре 2014 г.

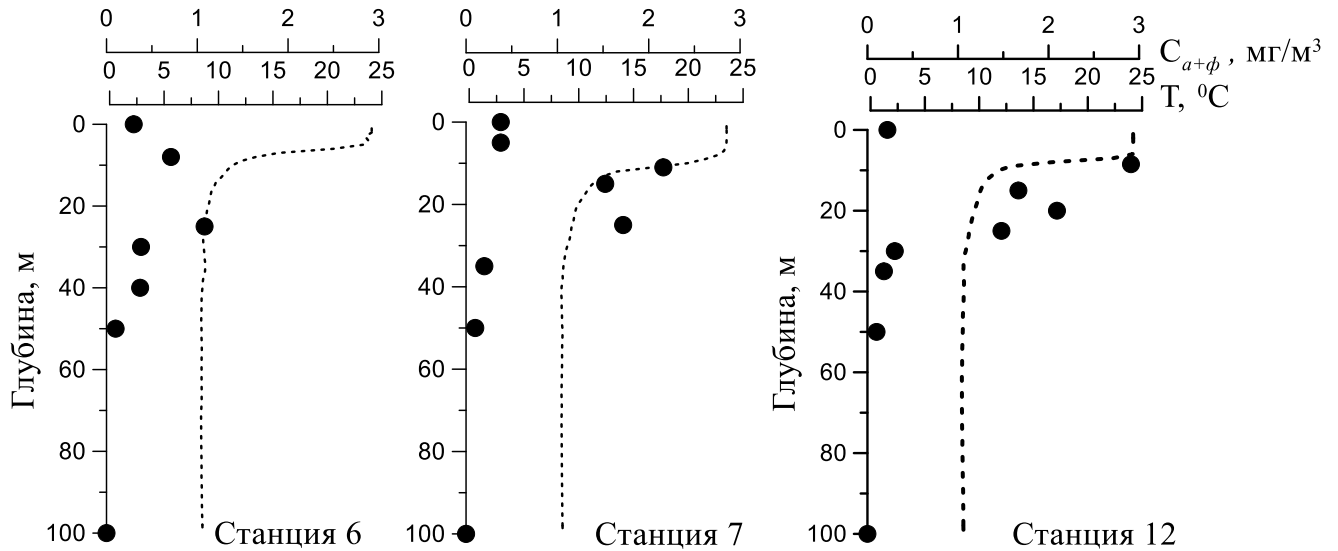


Рисунок 5.8 – Типичное вертикальное распределение концентрации хлорофилла a в сумме с феопигментами ($C_{a+\phi}$) (●) и температуры (T) (---) в восточной глубоководной части Чёрного моря в сентябре 2015 г.

В конце мая и июне 2016 г. вертикальное распределение $C_{a+\phi}$ на глубоководных станциях (с глубиной более 20 м) характеризовалось наличием глубинного максимума ХЛ a , который был расположен, как правило, в нижней части термоклина и эвфотического слоя около $\sim 1\%$ PAR, и где значения $C_{a+\phi}$ в 2 – 3 раза превышали значения $C_{a+\phi}$ в поверхностном слое моря [76]. Так, величина $C_{a+\phi}$ в конце мая 2016 г. в поверхностном слое варьировался от 0,31 до 0,64 мг/м³, а в слое глубинного максимума хлорофилла от 0,81 до 1,4 мг/м³ (Рисунок 5.9). На нескольких станциях были обнаружены небольшие максимумы флуоресценции хлорофилла ниже глубинного максимума хлорофилла. В термоклине в районе максимальных градиентов температуры наблюдались локальные пики флуоресценции. Вертикальные профили распределения $C_{a+\phi}$ в июне 2016 г. в прибрежных водах Крыма различалось в зависимости от глубины станций (Рисунок 5.10). На всех станциях величина $C_{a+\phi}$ в поверхностном слое изменялась от 0,28 до 0,47 мг/м³, и достигала значения 0,95 мг/м³ в слое глубинного максимума хлорофилла [140]. На мелководных станциях (с глубиной ≤ 20 м) наблюдалось квазиоднородное распределение $C_{a+\phi}$ с увеличением в придонном слое, и на отдельных станциях величина $C_{a+\phi}$ достигала максимальных значений $\sim 1,5$ мг/м³.

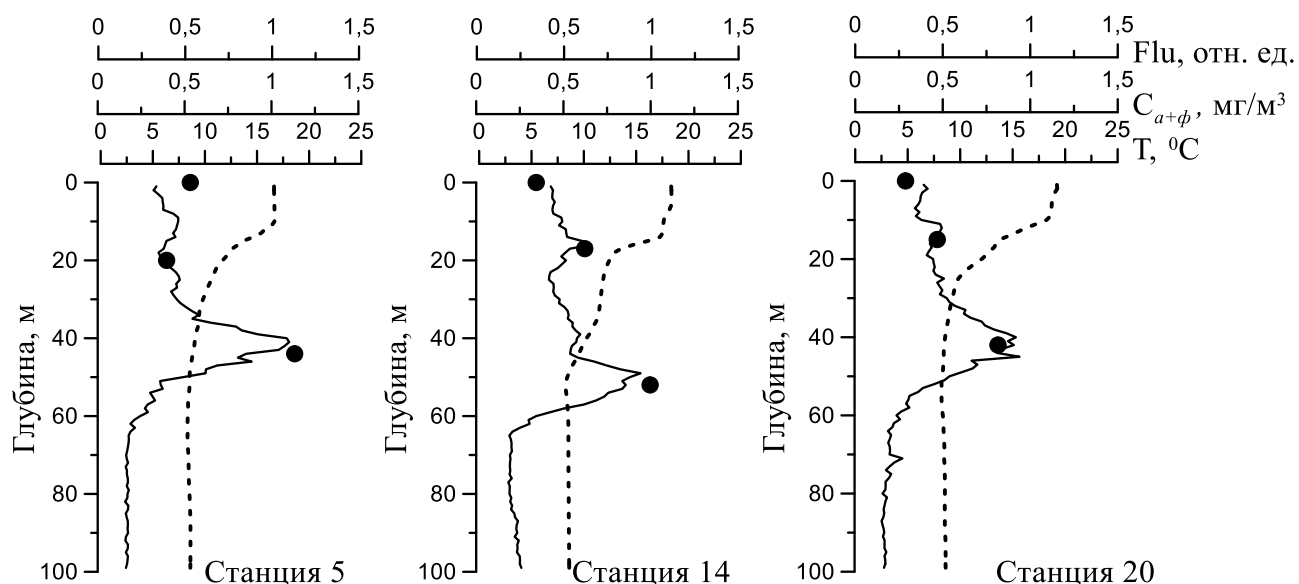


Рисунок 5.9 – Типичные профили вертикального распределения концентрации хлорофилла *a* в сумме с феопигментами (C_{a+f}) (●), интенсивности флуоресценции хлорофилла *a* по данным зонда SBE-911plus (Sea Bird Electronics) (Flu) (—) и температуры (T) (- - -) в глубоководных западной и восточной частях Чёрного моря в конце мая 2016 г.

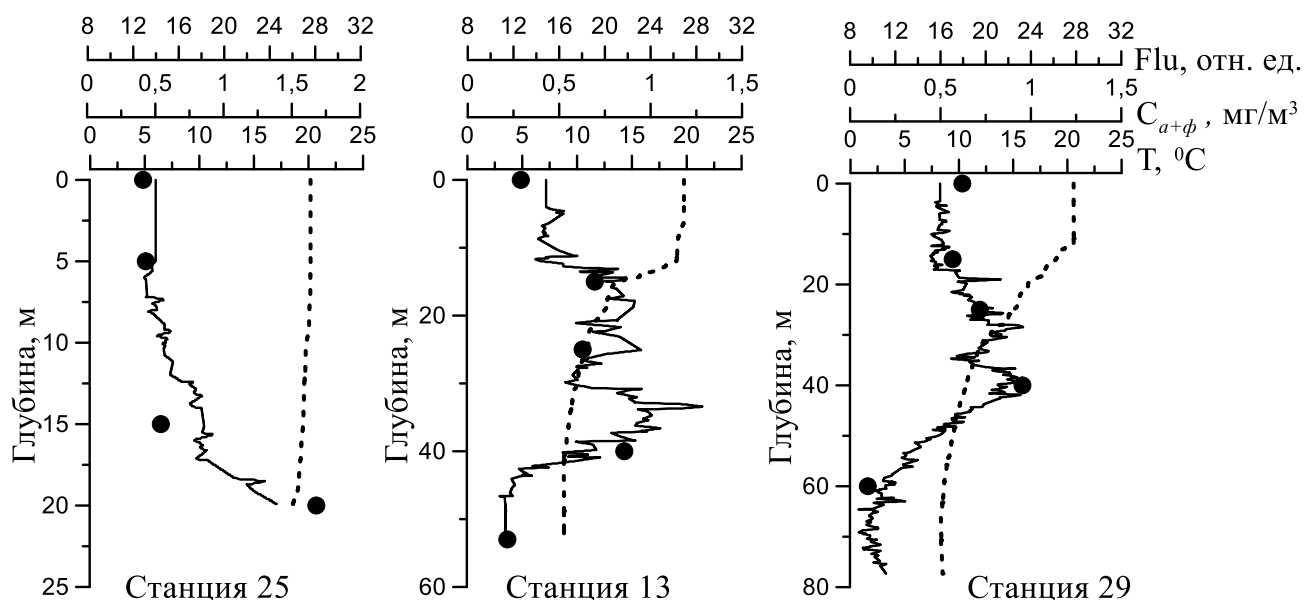


Рисунок 5.10 – Типичные профили вертикального распределения концентрации хлорофилла *a* в сумме с феопигментами (C_{a+f}) (●), температуры (T) (- - -) и интенсивности флуоресценции хлорофилла *a* по данным зонда Mark-3 (Flu) (—), на мелководных (станция 25) и глубоководных (станции 13 и 29) станциях в прибрежных водах Крыма в июне 2016 г.

В ноябре–декабре 2018 г. в Чёрном море было отмечено сравнительно однородное вертикальное распределение C_{a+f} в пределах ВКС, ограниченного снизу слоем максимального температурного градиента: значение C_{a+f} варьировало между станциями от 0,80 до 1,8 мг/м³. В слое под термоклином величина C_{a+f} была на порядок меньше, чем в ВКС, и варьировала от 0,060 до 0,25 мг/м³ (Рисунок 5.11) [81].

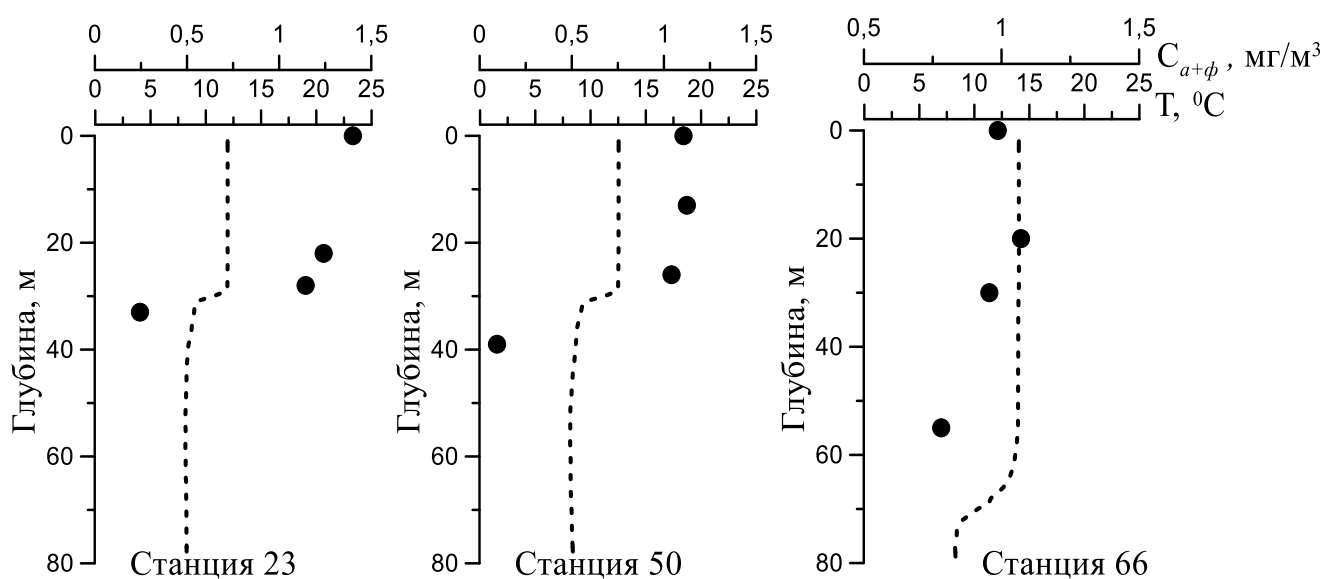


Рисунок 5.11 – Типичное вертикальное распределение концентрации хлорофилла *a* в сумме с феопигментами (C_{a+f}) (●) и температуры (T) (- - -) в западной и восточной глубоководных частях Чёрного моря в конце ноября–декабре 2018 г.

В озере Байкал в первой половине сентября 2019 г. значения C_{a+f} в поверхностном слое варьировали от 0,90 до 2,7 мг/м³. Вертикальное распределение C_{a+f} , как и в Чёрном море, зависело от гидрофизических характеристик, в частности от температурной стратификация толщи воды (Рисунок 5.12). В случаях наличия термоклина в пределах эвфотической зоны вертикальное распределение C_{a+f} характеризовалось профилем с глубинным максимумом ХЛ *a* в слое под термоклином. Глубинным максимумом ХЛ *a* располагался вблизи нижней границы эвфотической зоны при $\sim 1\%$ PAR, и значения C_{a+f} в глубинном максимуме были

в 1,5–6 раз больше, чем в поверхностном слое. На нескольких станциях наблюдалось бимодальное распределение ХЛ a : появился второй максимум $C_{a+\phi}$ в термоклине. А на станциях с термоклинном, заглубленным до нижней границы эвфотической зоны, наблюдалось относительно однородное распределение $C_{a+\phi}$ в пределах зоны фотосинтеза (Рисунок 5.12) [74].

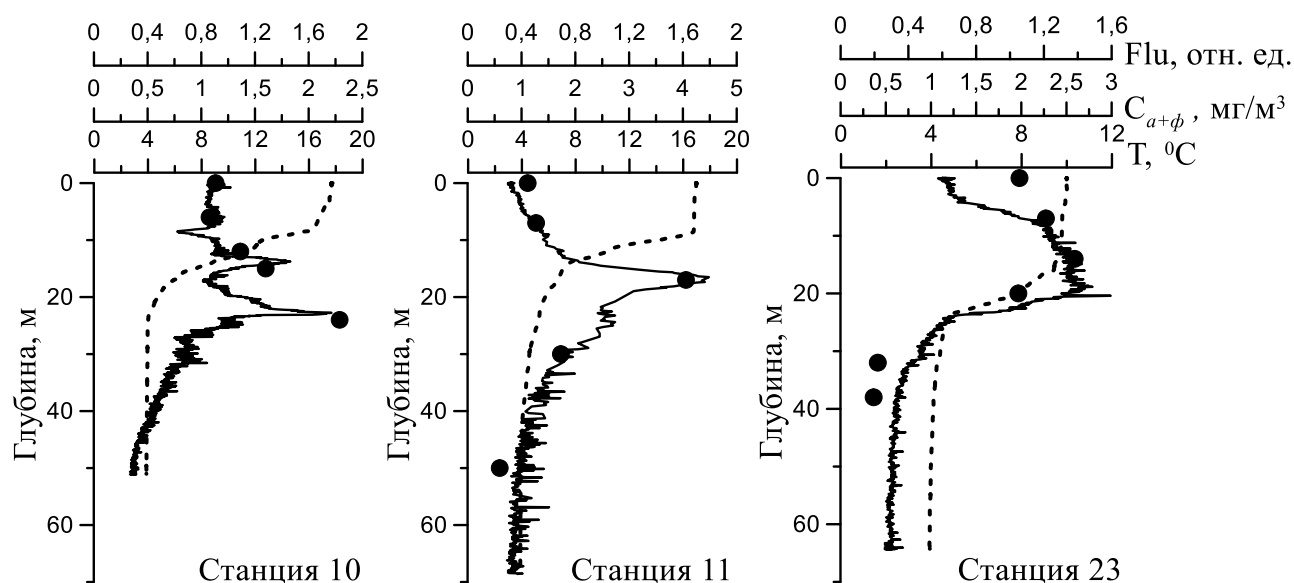


Рисунок 5.12 – Типичные профили вертикального распределения концентрации хлорофилла a в сумме с феопигментами ($C_{a+\phi}$) (●), температуры (T) (---) и интенсивности флуоресценции хлорофилла a по данным CTD-зонда JFE Rinko AAQ-177 (Flu) (—) в озере Байкал в сентябре 2019 г.

Известно, что в глубоководной части Чёрного моря в результате летней сезонной стратификации (градиенты плотности/температуры) [110], ограничивающей вертикальное перемешивание морской воды и поступление питательных веществ из глубинного слоя в поверхностный слой Чёрного моря [202], фототрофный фитопланктон в ВКС и в слое под термоклинном существует в разных условиях. Слой ВКС характеризуется более высокой температурой и освещенностью, но меньшей обеспеченностью биогенными элементами, чем слой под термоклинном. Для слоя под термоклинном характерны более низкие температура [28, 192] и освещённость [8, 77], и лучшая обеспеченность биогенными элементами [91,

120]. Различные условия существования фототрофного фитопланктона являются причиной изменений структурных и функциональных характеристик фитопланктона по вертикали [91, 129]. Так, образование глубинного максимума ХЛ *a* под термоклином, вероятно, является результатом увеличения концентрации ХЛ *a* в клетках глубинного фитопланктона по сравнению с поверхностным фитопланктоном из-за акклиматизации/адаптации фитопланктона к низкой интенсивности света на глубине [87].

Помимо низкой интенсивности света, слой под термоклином характеризуется также измененным спектральным составом света [8]. В частности, в Чёрном море с глубиной происходит изменение спектра проникающей солнечной радиации в сторону сине-зеленой части спектра (500 – 560 нм) [73, 77]. Наличие стратификации вод приводит к «запиранию» фитопланктонного сообщества в слое под термоклином при специфическом спектральном составе света. Наличие у ФЭ-содержащих пикоцианобактерий пигментов маркеров ФУБ и ФЭБ, входящих в состав молекулы ФЭ [54, 176, 190], позволяет им эффективно поглощать кванты сине-зеленого света, проникающие к нижней границе эвфотической зоны. Так, в исследованиях, проведённых в Чёрном море в сентябре 2014 и 2015 гг., и в мае 2016 г. с помощью проточной цитометрии, цианобактерии были обнаружены во всей толще воды от поверхности до ~ 70 м [25, 50, 76]. Численность фототрофного пикопланктона варьировался от 0,12 до 46×10^9 клеток/м³ в сентябре 2014 г. [25], от 0,2 до 69×10^9 клеток/м³ в сентябре 2015 г. [74], и от 0,02 до 11×10^9 клеток/м³ в мае 2016 г. [74], но их численность зависела от глубины. Вертикальное распределение фототрофного пикопланктона в сентябре 2014 г. характеризовалось наличием небольшого его количества в ВКС и значительным увеличением численности клеток пикопланктона с глубиной. В фитопланктонном сообществе в ВКС преобладали (составляли 50–70% биомассы) виды водорослей, относящихся к классу Dinophyceae (*Gymnodinium fungiform* и *Gymnodinium paululum*), а вклад пикопланктона в общую биомассу фитопланктона составлял <1% [74]. Оценка содержания ФЭ в клетках фототрофного пикопланктона по флуоресценции (FL2) выявила увеличение ФЭ с глубиной. Относительное увеличение содержания ФЭ в

клетках пикопланктона было отмечено в слое 40 – 50 м, который находится ниже слоя максимума ХЛ *a* и глубже 1%-го уровня PAR (Рисунок 5.13) [25, 50].

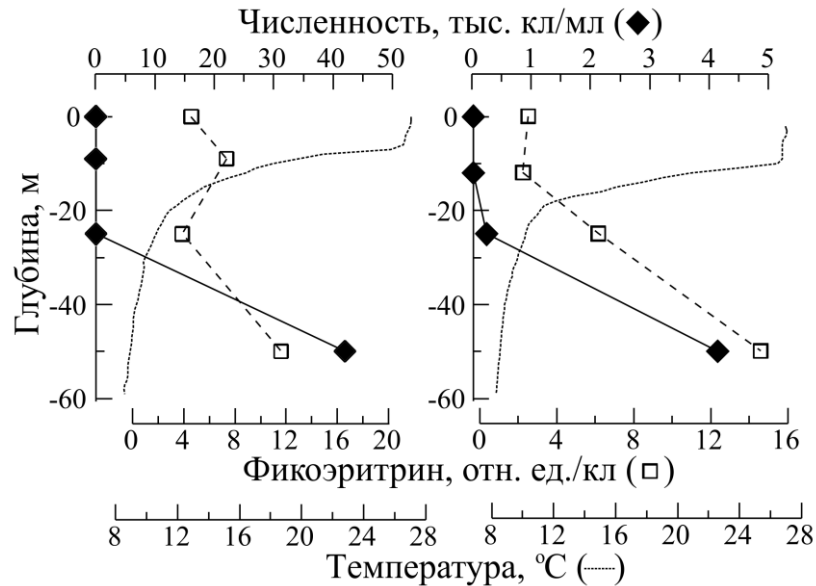


Рисунок 5.13 – Вертикальные распределения температуры воды, численности клеток фототрофного пикопланктона и показателя содержания С-фикоэритрина в клетках пикопланктона в слое 0 – 50 м глубоководной восточной части Чёрного моря в сентябре 2014 г. [25]

Экспериментальные данные, полученные в августе 2011 г., в сентябре 2015 г. и в мае 2016 г. также показывают, что во время сезонной стратификации вод максимум численности цианобактерий отмечался в нижней части эвфотической зоны на глубине 30–50 м (Рисунок 5.14) [76]. Увеличение численности цианобактерий начиналось под слоем максимального температурного градиента и распространялось почти до глубины, на которую проникает ~0,1% от интенсивности излучения, падающего на поверхность моря. Используемые данные по численности ФЭ-содержащих цианобактерий в поверхностном слое Чёрного моря и особенностям их вертикального распределения в исследуемый период согласуются с результатами более ранних исследований, проведённых в Чёрном море [54, 89, 193].

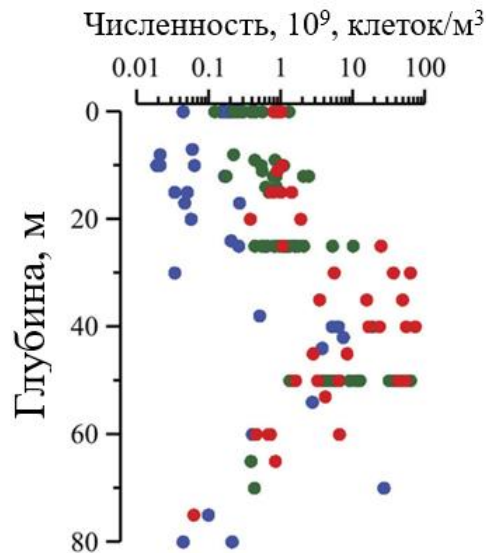


Рисунок 5.14 – Вертикальное распределение численности клеток пикоцианобактерий (*Synechococcus* spp.) в глубоководных районах Чёрного моря в августе 2011 г. (●), в сентябре 2015 г. (●) и в мае 2016 г. (●), полученные с помощью аналитической проточной цитометрии [76]

Результаты исследований на озере Байкал [74] свидетельствуют, что виды ФЭ-содержащих микроводорослей, относящихся к отделу Cryptophyta, тоже могут доминировать в глубинном сообществе фитопланктона под термоклином у нижней границы зоны фотосинтеза.

На основании вышеизложенного можно сделать вывод, что спектры показателей поглощения света пигментами фитопланктона, полученные в зимнее время в Чёрном море, также свидетельствуют о том, что и в зимний период в слое плотностной стратификации вод увеличивается относительное количество ФЭ-содержащих видов водорослей, что отражает адаптацию фитопланктонного сообщества, локализованного в нижней части зоны фотосинтеза, к «качеству» доступного света [81].

Таким образом, можно сделать вывод, что цианобактерии и микроводоросли, содержащие в качестве светопоглощающего пигмента ФЭ, за счёт специфического пигментного состава получают конкурентные преимущества перед другими таксонами в глубинном сообществе фитопланктона за счёт более эффективного

поглощением света в спектральном диапазоне излучения ~500–560 нм, проникающего в нижнюю часть зоны фотосинтеза. Вероятно, это является причиной увеличения их численности, и доминирования в сообществе фитопланктона около нижней границы зоны фотосинтеза. Изменение структуры сообщества рассматривается в связи с его хроматической адаптацией.

РАЗДЕЛ 6. ОБСУЖДЕНИЕ

Ценность представленных экспериментальных исследований по изучению адаптации микроводорослей и цианобактерий к свету различного спектрального состава заключается в том, что они были проведены в по методике, которая позволила исключить влияние количества поглощенных квантов и выделить воздействие только спектрального состава света на структурные и функциональные характеристики микроводорослей и цианобактерий. Используемый методический подход отличается от того, что применялся в подавляющем большинстве имеющихся работ по хроматической адаптации, где световые условия уравнивали по количеству падающей на поверхность экспериментальных сосудов фотосинтетически активной радиации (PAR) [58, 86, 88, 98, 104, 107, 109, 112, 114, 151, 155, 172, 174, 187, 194, 196, 201].

Целесообразность выбранного метода объясняется тем, что для участия в процессе фотосинтеза фотоны света должны быть поглощены пигментами клеток. Однако, пигменты поглощают свет с высокой спектральной избирательностью, которая специфична для конкретного пигмента [167]. При сравнении спектров показателей поглощения света пигментами отдельных видов водорослей и цианобактерий (используя культуры) со спектрами подводной освещённости становится видно, что поглощающие способности клеток в условиях освещения с различными спектральными характеристиками различаются [76, 77]. В прозрачных олиготрофных водах наибольшая проникающая способность солнечного излучения отмечается в спектральной области ~450–480 нм (синий свет) [144], где приблизительно располагается максимум поглощения света вспомогательными пигментами клеток. Также данный спектральный диапазон проникающего солнечного излучения совпадает с полосой поглощения фикобилина ФУБ, что объясняет обилие в прозрачных синих водах видов цианобактерий *Prochlorococcus* [145] и *Synechococcus* с увеличенным отношением ФУБ/ФЭБ [156]. В эвтрофных водах на глубину проникает излучение в спектральной области ~560–600 нм [53] – диапазон длин волн, минимально поглощаемых пигментами водорослей. Близко

находится только полоса поглощения ФЦ (~620 нм) – основного светопоглощающего пигмента ФЦ-содержащий цианобактерий, массовое развитие которых часто встречается в эвтрофных водоемах [3]. Спектральная зависимость величины показателя поглощения света пигментами водорослей и цианобактерий приводит к значительному различию в количестве поглощённых квантов света: на красном свете поглощается наименьшее количество квантов света, а на синем – наибольшее.

Таким образом, исследование адаптационного отклика клеток микроводорослей и цианобактерий на действие света различного спектрального состава, при условии одинаковых падающих на поверхность экспериментального сосуда PAR, не является корректным, так как структурные и функциональные изменения в клетках могут быть связаны не только со спектральным составом света, но и с количеством фактически поглощённых квантов света. Так, известно, что клетки реагируют на изменение интенсивности света изменением внутриклеточного содержания ХЛ *a* [61, 117] и скорости фотосинтеза [87, 117]. Для обнаружения эффекта влияния именно спектрального состава света на структурные и функциональные характеристики водорослей и цианобактерий необходимо исключить влияние «количества» квантов на исследуемые параметры. Поэтому в лабораторных экспериментах производилось уравнивание световых условий выращивания культур по количеству квантов, используемых в фотосинтезе (PUR), которые представляют собой часть PAR, поглощённую пигментами водорослей и цианобактерий. PUR зависит как от пигментного состава клеток культур, так и от спектрального состава PAR в среде.

В результате использования предложенной методики, получили постоянную величину внутриклеточной концентрации хлорофилла *a* (оценивали по отношению C/ХЛ *a*) у водорослей разной таксономической принадлежности – диатомовых (*Nitzschia* sp.), примнезиофитовых (*I. galbana*), динофитовых (*P. nanum*) и цианобактерий (*S. elongatus* и *Synechococcus* sp. WH5701). Отношение C/ХЛ *a* является критерием фотоадаптации [84], и постоянство C/ХЛ *a* при изменении

спектральных характеристик света в среде является следствием равенства по количеству поглощённых квантов.

Относительное содержание каротиноидов (отношение КР/ХЛ a), которое для микроводорослей является индикатором комплементарной хроматической адаптации, не изменялось при адаптации к спектрально различному свету (Таблица 3.2, 3.3, Рисунки 3.4-3.6). На этом основании можно сделать вывод об отсутствии у микроводорослей адаптивных изменений в пигментном комплексе, соответствующих комплементарной хроматической адаптации.

У цианобактерий вспомогательными специфическими пигментами являются фикобилины [97], поэтому у цианобактерий индикатором комплементарной хроматической адаптации является изменение относительного содержания фикобилинов. При этом известно, что цианобактерии, ФБС которых содержат ФЦ, но не имеют включают ФЭ, как *S. elongatus* и *Synechococcus* sp. WH5701, относятся к видам цианобактерий, не обладающим способностью к комплементарной хроматической адаптации [83]. Результаты экспериментов с культурой ФЭ-содержащего вида цианобактерии *Synechococcus* sp. BS9001 свидетельствуют об отсутствии у *Synechococcus* sp. BS9001 комплементарной хроматической адаптации, так как отношение ФЭ/ХЛ a не зависело от спектральных характеристик света в среде.

Исследование относительного содержания в клетках азота (отношение С/Н) показало его независимость от спектрального состава света у всех исследованных водорослей и цианобактерий. Это позволяет сделать вывод о постоянстве направленности биосинтеза клетки в условиях различного спектрального освещения.

Процессы физиологической адаптации микроводорослей и цианобактерий к условиям в среде существования включают изменения не только содержания пигментов, но и функциональных характеристик. В отличие от единообразия в характере влияния «качества» света на относительное содержание пигментов в клетках исследованных видов – а именно отсутствие хроматической адаптации, то

по влиянию на функциональные характеристики микроводорослей и цианобактерий получено отличие между эукариотами и прокариотами.

Способность микроводорослей и цианобактерий всех исследованных видов поглощать свет, которая характеризуется спектральными удельными (нормированными на содержание хлорофилла *a*) показателями поглощения света, не зависела от «качества» света в среде. Это обусловлено тем, что внутриклеточная концентрация и соотношение пигментов в экспериментах не изменялось, а, следовательно, оставалась постоянной степень упаковки пигментов в клетках, что и определило постоянство удельных показателей поглощения света [93, 147]. Величины удельных показателей поглощения и соотношение значений показателей в синем и красном максимумах спектров соответствовали значениям для тенеадаптированных клеток [76, 93, 136, 142].

Исследование скоростей роста у культур микроводорослей не показало зависимости от спектральных условий освещения при адаптации. Напротив, было получено, что скорость роста цианобактерий зависела от спектральных условий освещения. ФЭ-содержащая цианобактерия *Synechococcus* sp. (штамм BS9001) быстрее всего росла на зелёном свете (~ от 460 нм до 590 нм), совпадающим по диапазону поглощения с ФЭ (полоса поглощения от 595 нм до 560 нм), и медленнее на синем свете (~ от 400 нм до 540 нм). ФЦ-содержащие цианобактерии *S. elongatus* и *Synechococcus* sp. (штамм WH5701) быстрее всего росли на красном свете (~ от 550 нм до 700 нм), комплементарном полосе поглощения пигмента ФЦ (полоса поглощения от 610 нм до 635 нм), и медленнее всего на синем свете, который не поглощается ФЦ. При этом у *Synechococcus* sp. штамм WH5701 наименьшие скорости роста наблюдались при адаптации к синему свету, не смотря на произошедшее увеличение концентрации пигментов КР в клетках.

Известно, что в условиях светового лимитирования все физиологические процессы в клетках направлены на повышение эффективности поглощения падающей световой энергии и её утилизации. В условиях светового лимитирования скорость роста пропорциональна содержанию хлорофилла *a* в клетках, показателю удельного поглощения света и квантовому выходу роста [117].

В условиях светового лимитирования величина квантового выхода максимальная [129]. Отмеченное снижение квантового выхода роста у ФЦ-содержащих цианобактерий от красного света адаптации к синему связано с тем, что в спектральной области, где большая часть падающего света поглощается ФЦ (красный свет), энергия возбуждения используется на фотосинтез и скорость роста с наибольшим квантовым выходом, который снижается с уменьшением доли поглощения света пигментом ФЦ в общем поглощении света всеми пигментами (Рисунок 6.1 А).

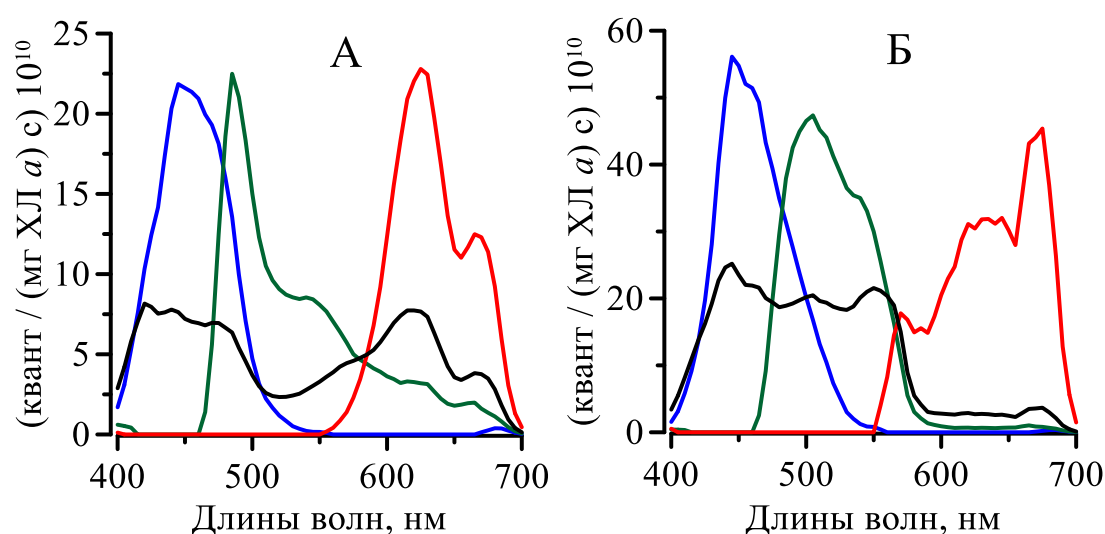


Рисунок 6.1 – Спектры количества квантов света поглощенных пигментами культур, нормированных на концентрацию хлорофилл *a*, и адаптированных к свету различного спектрального состава (— белый свет, — красный свет, — зелёный свет, — синий свет): А – *Synechococcus* sp. WH5701, Б – *Synechococcus* sp. BS9001

Полученные для цианобактерий изменения величины скорости роста клеток в зависимости от спектральных условий освещения связаны с особенностью строения и функционирования фотосинтетического аппарата цианобактерий. Известно, что в растительных клетках фотосистема 2 (ФС2), окисляя воду, поставляет электроны в электрон-транспортную цепь хлоропласта, откуда они затем используются фотосистемой 1 (ФС1). Каждая фотосистема включает

внутренние (коровые) и внешние светособирающие комплексы и фотохимический реакционный центр [117]. Светособирающие комплексы высших растений и водорослей расположены в мембранах тилакоидов, и содержат пигменты ХЛ и КР. Внешние антенны поглощают кванты света и передают энергию возбуждения к внутренним кор-комплексам, которые затем передают её специальным хлорофиллам реакционных центров, непосредственно включенным в фотосинтетический транспорт электронов. У цианобактерий, в отличие от эукариотов, весь ХЛ *a* сосредоточен в кор-комплексах [97], а роль основного светосборщика выполняют ФБС (Рисунок 6.2), примыкающие к комплексам фотосистем и находящиеся на поверхности тилакоидной мембраны.

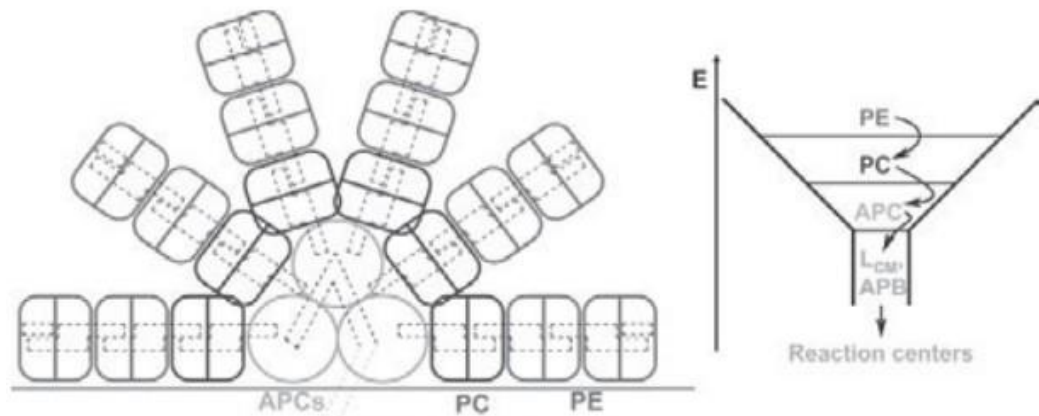


Рисунок 6.2 – Структурная модель (слева) и энергетическая воронка (справа) фикобилисомы. Структурная модель представляет собой фикобилисом, содержащий трицилиндрическое ядро, состоящее из аллофикоцианина (APC), и шесть стержней, содержащих хромофоры фикоцианин (PC) и фикоэритрин (PE). Связующие элементы в центре стержней и в сердечнике обозначены пунктирной линией. Горизонтальная сплошная линия обозначает поверхность мембраны [158].

Энергия передаётся по направлению от хромофоров с более высокой энергией (фикоэритрин) к хромофорам с более низкой энергией (фикоцианин), далее к ядру ФБС (аллофикоцианин APC), и далее через концевые хромофоры-эмиттеры (L_{CM} и аллофикоцианин В (APB)) к реакционным центрам в

фотосинтетической мембране (хлорофилл) (Рисунок 6.2) [46, 158]. Общее число ФБС хромофоров в несколько раз превышает число молекул хлорофилла.

В нашем случае при выращивании клеток ФЦ-содержащих цианобактерий на синем свете (~ от 400 до 540 нм) пигмент ФЦ, поглощающий в диапазоне длин волн от 610 до 635 нм, не участвовал в поглощении света, и кванты света поглощались только КР и ХЛ (Рисунок 6.1). Известно, что у цианобактерий ХЛ *a* сосредоточен в основном в ФС1 [118, 163, 178], а фикобилины являются светособирающими пигментами как для ФС1, так и для ФС2 [150, 163]. Поэтому при росте клеток цианобактерий на синем свете, где фикобилины не поглощают, возникает дефицит энергии, передаваемой на реакционный центр ФС2. Так, в работе [127] было показано, что у цианобактерии *Synechocystis* sp. PCC 6803 на синем свете, по сравнению с красным светом, наблюдалось более низкое соотношение ФС1 к ФС2 (ФС1 : ФС2) и относительно большее количество фикобилисом, связанных с ФС2. Эти результаты подтверждают предположение о том, что синий свет, который не поглощается фикобилисомами, создает дисбаланс между двумя фотосистемами цианобактерий с избытком энергии в ФС1 и дефицитом в ФС2. Это приводит к уменьшению эффективности использования поглощённых синих квантов в фотосинтезе и росте цианобактерий, и приводит к снижению квантового выхода роста на синем свете. Ранее в исследованиях [124] было показано, что квантовый выход фотосинтеза ФЭ- и ФЦ-содержащих цианобактерий *Synechococcus* sp. штаммы WH7803 и WH5701 снижается на свету в диапазоне длин волн до 525 нм и от 625 нм, где поглощает только ФС1. Это отражается на спектрах действия фотосинтеза, полученных в результате умножения показателей $a_{ph}(\lambda)$ на квантовый выход фотосинтеза штаммов *Synechococcus* sp. WH7803 и WH5701, в виде слабой или полностью отсутствующей фотосинтетической активности ХЛ *a*, несмотря на поглощение квантов ХЛ *a* [124].

Таким образом, у цианобактерий в отличие от микроводорослей скорость роста и фотосинтеза клеток зависит не от общего количества квантов, поглощённых всеми пигментами, а только от квантов, поглощёнными фикобилиновыми пигментами, что связано с особенностью строения и

функционирования фотосинтетического аппарата цианобактерий. Эта специфика фотосинтетического аппарата цианобактерий определяет различие между прокариотами и эукариотами по изменению функциональных характеристик в зависимости от спектрального состава света.

В природных водоемах планктонные микроводоросли вертикально перемещаются, увлекаемые водой как пассивная примесь. В зависимости от гидрологической структуры вод, фитопланктон попадает и существует при освещенности, изменяющейся на несколько порядков: от 100% PAR в поверхностном слое до 1-0,1% PAR вблизи нижней границы зоны фотосинтеза. Вместе с ослаблением облученности с глубиной изменяется спектральный состав проникающего в водную толщу солнечного излучения.

Изменение спектрального состава света в проведенных экспериментах моделирует в некоторой степени (если рассматривать «синий»/«зеленый» свет экспериментов) изменение спектрального состава излучения с глубиной [52]. Так как адаптация к свету с различными спектральными характеристиками у исследованных видов микроводорослей не содержащих пигментов фикобилинов не приводит к изменениям пигментного состава, соответствующим комплементарной хроматической адаптации (приспособительное увеличение количества пигментов, соответствующих по поглощению спектральному составу падающего света), то это затрудняет для них возможность к фотосинтезу в нижних слоях эвфотической зоны, куда проникает преимущественно сине-зелёный свет низкой интенсивности.

Вероятно, цианобактерии, имеющие специфический пигментный набор по фикобилинам и не проявляющие способности к физиологической комплементарной хроматической адаптации, в природных условиях адаптированы к существованию в конкретных спектральных световых условиях, комплементарных полосе поглощения их фикобилинов. Отсутствие способности к физиологической адаптации, вероятно связано с тем, что адаптивные изменения закреплены на генетическом уровне видов [156]. Низкая эффективность использования ФЦ-содержащими цианобактериями в фотосинтезе квантов света, не

доступных для поглощения ФЦ, возможно является причиной их малой конкурентной способности к росту на глубинах с преимущественным проникновением синего или сине-зеленого излучения. Это согласуется с тем, что «цветение» ФЦ-содержащих цианобактерий, у которых дополнительный светопоглощающий пигмент ФЦ поглощает красные лучи в диапазоне 610–635 нм, встречается в верхнем слое эвтрофных водоёмов [3, 15, 164]. В мезотрофных водах ФЦ-содержащие цианобактерии практически не встречаются в открытой глубоководной части, но могут достигать значительной численности в поверхностных водах прибрежных более трофных районов [193], где образуют пятна «цветения» в период массового развития [2].

Появление на спектрах показателей $a_{ph}(\lambda)$, полученных под термоклином, локального пика на длине волны ~ 550 нм объясняется увеличением численности ФЭ-содержащих пикоцианобактерий и их вклада в биомассу глубинного сообщества фитопланктона. Полевые исследования видовой структуры фитопланктонного сообщества, проведённые в Чёрном море в сентябре 2014, 2015 гг. и в мае 2016 г., показали, что фракция ФЭ-содержащих пикоцианобактерий около нижней границы зоны фотосинтеза (на глубинах, куда проникает примерно 1–0,1% падающей на поверхность PAR) составляла порядка 40–60% от общей биомассы фитопланктона [74, 76]. Результаты исследований на Байкале [74] свидетельствуют, что виды микроводорослей, которые содержат в своём пигментном составе ФЭ, тоже могут доминировать в глубинном сообществе фитопланктона.

Фактором, определяющим обилие ФЭ-содержащего фитопланктона на глубинах около нижней границы зоны фотосинтеза, является именно спектральный состав света, достигающего данной глубины. Совпадение полосы поглощения ФЭ со спектральными свойствами проникающего на глубину света в море определяет способность ФЭ-содержащего фитопланктона более эффективно поглощать сине-зелёный свет низкой интенсивности, что приводит к увеличению численности такого фитопланктона в глубинном сообществе. Так расчёты, проведённые для одной из станций в Чёрном море в сентябре месяце, показывают, что увеличение поглощения

света пигментами фитопланктона на единицу ХЛ a за счёт поглощения света пигментом ФЭ на глубине, соответствующей 0,1% PAR, составляет 33 % (Рисунок 6.3 А). Аналогичные расчёты, произведённые для сентября месяца для озера Байкал показывают на глубине, соответствующей 0,1% PAR, увеличение поглощения света пигментами фитопланктона на единицу ХЛ a за счёт поглощения света пигментом ФЭ на 20 % (Рисунок 6.3 Б).

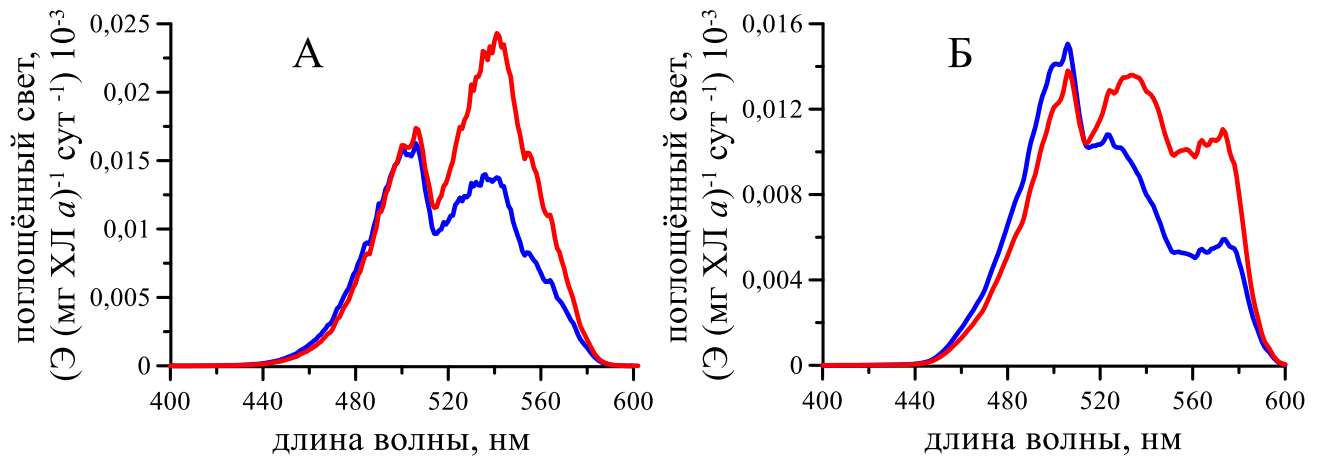


Рисунок 6.3 – Поглощение света пигментами фитопланктона на единицу хлорофилла a на глубине, соответствующей 0,1% PAR (— для спектров удельных показателей поглощения света пигментами фитопланктона ($a_{ph/chl}(\lambda)$) без пика на длине волны ~ 550 нм, — для спектров $a_{ph/chl}(\lambda)$ с выраженным пиком на длине волны ~ 550 нм): А – в Чёрном море в сентябре 2015 г., Б – в озере Байкал в сентябре 2019 г.

Расчёты поглощения света пигментами фитопланктона на единицу ХЛ a проведены для падающей на поверхность воды интенсивности света $40 \text{ Э м}^{-2} \text{ сут}^{-1}$. При характерной для данного периода года падающей на поверхность моря интенсивности PAR $\sim 35\text{-}45 \text{ Э м}^{-2} \text{ сут}^{-1}$, что соответствует $\sim 800\text{-}1000 \text{ мкЭ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$ [184], на глубину, соответствующую 1 % PAR, которую принято считать за нижнюю границу зоны фотосинтеза (компенсационная глубина, на которой фотосинтетическая фиксация углерода уравнивает потери фитопланктона на дыхание [87]) проникает соответственно 8-10 $\text{мкЭ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$. Однако фактическая компенсационная

глубина непостоянна и трудна для измерения [157]. Для Чёрного моря исследования формы спектров показателей $a_{ph}(\lambda)$ показали, что увеличение доли ФЭ-содержащих цианобактерий в фитопланктонном сообществе наблюдается именно на глубинах ниже слоя глубинного максимума ХЛ a и 1%-го уровня PAR [76] (Рисунок 6.4 А). На примере станции 6 рейса ПВ79 (сентябрь 2015 г.) показано относительное увеличение амплитуды локального пика на длине волны ~ 550 нм на глубине 40 м, находящейся ниже 1% PAR, который находился на глубине 30 м (Рисунок 6.5 А). На спектрах показателей $a_{ph}(\lambda)$, полученных в сентябре 2019 г. в озере Байкал, также отмечены выраженные локальные пики на длине волны ~ 550 нм на глубинах (Рисунок 6.4 Б), находящихся ниже 1% PAR и локального максимума ХЛ a (Рисунок 6.5 Б). Это свидетельствует о том, что у ФЭ-содержащих видов значение компенсационной глубины больше, чем у других таксонов в сообществе фитопланктона.

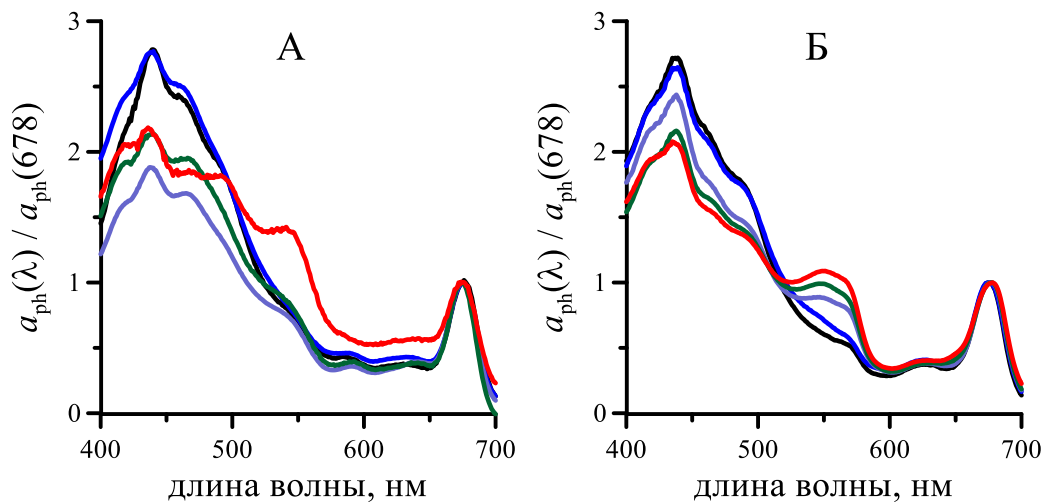


Рисунок 6.4 – Спектры показателей поглощения света пигментами фитопланктона, нормированные на поглощение на длине волны ~ 678 нм ($a_{ph}(\lambda)/a_{ph}(678)$) на разных глубинах: А – в сентябре 2015 г. в Чёрном море на станции № 6 рейса ПВ79 (— 0 м, — 8 м, — 25 м, — 30 м, — 40 м), Б – в сентябре 2019 г. в озере Байкал на станции № 1 (— 0 м, — 8,5 м, — 17 м, — 25,5 м, — 37 м)

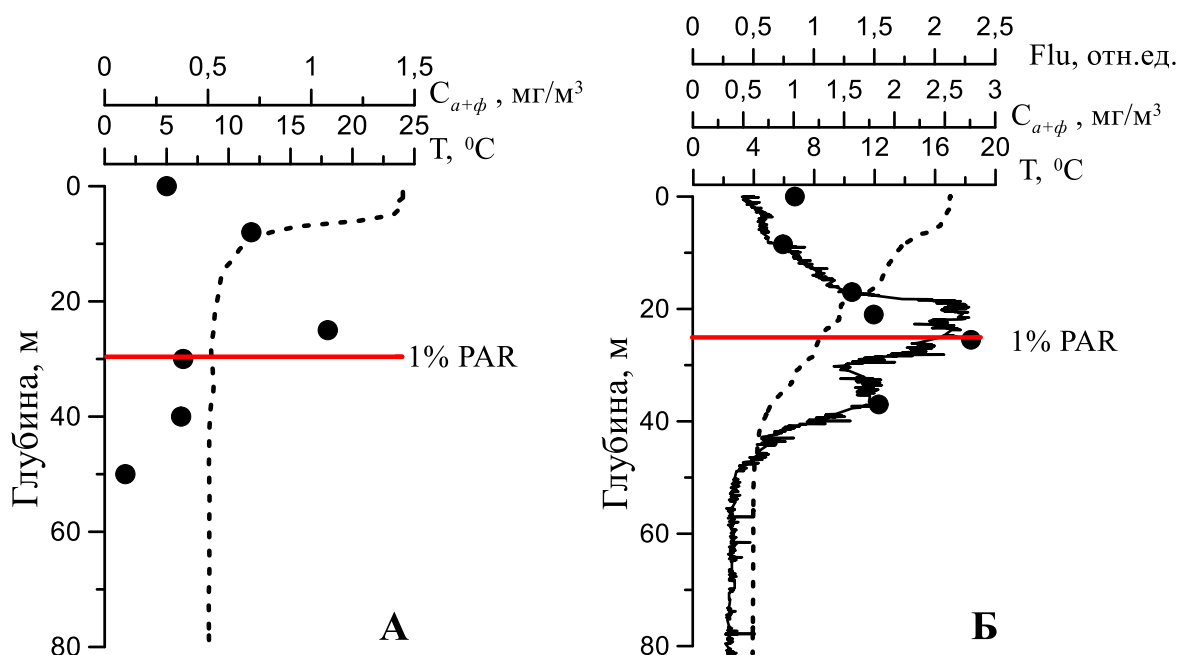


Рисунок 6.5 – Вертикальное распределение концентрации хлорофилла a в сумме с феопигментами ($C_{a+\phi}$) (●), температуры (T) и интенсивности флуоресценции хлорофилла a по данным CTD-зонда (- - -): А – в сентябре 2015 г. в Чёрном море на станции № 6 рейса ПВ79, Б – в сентябре 2019 г. в озере Байкал на станции № 1

Таким образом, видоспецифическая способность ФЭ-содержащего фитопланктона поглощать сине-зеленый свет даёт ему конкурентное преимущество перед другими таксономическими группами фитопланктона (*Bacillariophyceae*, *Coccolithophyceae*) в скорости фотосинтеза и роста в данных спектральных условиях при низкой интенсивности света. Необходимым условием для развития хроматической адаптации сообщества фитопланктона на глубине является стратификация вод, которая «запирает» микроводоросли и цианобактерии в слое со специфическими спектральными характеристиками облучённости. Тот факт, что благодаря ФЭ цианобактерии и криптофитовые водоросли поглощают свет в коротковолновой части спектра более эффективно, чем другие таксоны водорослей, является основой для преимущественного развития ФЭ-содержащих видов в нижней части зоны фотосинтеза, причем слой их обилия заглубляется относительно слоя глубинного максимума ХЛ a .

Таким образом, исследования вертикальной изменчивости спектральных показателей поглощения пигментами фитопланктона в отдельные сезоны в сравнении с гидрологической структурой вод и спектральными характеристиками проникающего в водную толщу солнечного излучения выявили наличие хроматической адаптации сообщества в нижней части зоны фотосинтеза, ограниченной сверху плотностной стратификацией вод. За счёт комплементарности полосы поглощения света фикобилинами свету, проникающему в море, ФЭ-содержащие водоросли и цианобактерии в условиях светового лимитирования получают преимущество в эффективности поглощения квантов солнечной энергии и использования их на рост/фотосинтез в сравнении с другими видами, что приводит к относительному росту численности ФЭ-содержащих видов в глубинном сообществе фитопланктона и определяет смену доминирующих видов в сообществе с глубиной в пределах зоны фотосинтеза.

ВЫВОДЫ

1. Микроводоросли, не содержащие фикобилины, не способны к комплементарной хроматической адаптации, которая заключается в увеличении относительного содержания вспомогательных пигментов, комплементарных спектральному диапазону света в среде.

2. При условии сбалансированности по количеству поглощенных квантов спектральный состав света не влияет на структурные характеристики водорослей и цианобактерий, такие как отношение органического углерода к хлорофиллу *a* и к азоту в клетках всех исследованных видов.

3. Влияние спектрального состава света на эффективность использования поглощённого света на рост клеток различается у исследованных видов: у цианобактерий, в отличие от микроводорослей, не содержащих фикобилины, эффективность использования поглощённого света в процессе роста зависит от его спектрального состава. На свету, комплементарном полосе поглощения соответствующих фикобилинов, поглощённая энергия используется в процессе синтеза органического вещества и роста клеток с максимальным квантовым выходом, что связано с особенностью строения и функционирования фотосинтетического аппарата цианобактерий.

4. Анализ вертикальной изменчивости формы спектров показателей поглощения света пигментами фитопланктона выявил увеличение доли фикоэритрин содержащих видов в общей биомассе фитопланктона в нижней части зоны фотосинтеза в условиях плотностной стратификации вод в пределах освещенного слоя.

5. Установлена комплементарность полосы поглощения света фикоэритрином спектральным свойствам солнечного излучения, проникающего к нижней границе зоны фотосинтеза Чёрного моря и озера Байкал, что приводит к увеличению удельной эффективности использования света в процессе фотосинтеза. Наличие фикоэритрина в составе пигментного комплекса цианобактерий и криптофитовых водорослей позволяет фитопланктону более

эффективно поглощать проникающий к нижней части зоны фотосинтеза синезеленый свет в диапазоне длин волн 500-560 нм.

6. Спектральный состав света является ключевым фактором, влияющим на развитие определенных таксонов фитопланктона в нижней части зоны фотосинтеза в условиях светового лимитирования при наличии плотностной стратификации вод в пределах освещенного слоя. В результате хроматической адаптации фикоэритрин-содержащие виды фитопланктона могут достигать значительной численности и составлять более 50 % биомассы сообщества фитопланктона на глубинах с освещенностью 1% – 0,1% от уровня солнечной инсоляции поверхности моря.

7. Увеличение численности фикоэритрин-содержащих видов фитопланктона, их доли в биомассе фитопланктона и удельной эффективности поглощения света наблюдается на горизонтах ниже слоя глубинного максимума флуоресценции хлорофилла *a*, приуроченного к 1%-ому уровню фотосинтетически активной радиации, что свидетельствует о большем показателе компенсационной глубины у фикоэритрин-содержащих видов, в сравнении с другими таксонами в сообществе фитопланктона.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ

ВКС	верхний перемешанный слой;
КР	каротиноиды;
ФБП	фикобилипротеины;
ФБС	фикобилисомы;
ФС1	фотосистема 1;
ФС2	фотосистема 2;
ФУБ	фикоуробилин;
ФЦ	С-фикоцианин;
ФЭ	С-фикоэритрин;
ФЭБ	фикоэритробилин;
ХЛ <i>a</i>	хлорофилл <i>a</i> ;
С	углерод;
C_a	концентрация хлорофилла <i>a</i> ;
$C_{a+\phi}$	концентрация хлорофилла <i>a</i> в сумме с феопигментами;
$C_{кр}$	концентрация суммарных каротиноидов;
C_{ϕ}	концентрация феопигментов;
FL2	уровень автофлуоресцентного сигнала на длине волны 575 нм;
FL4	уровень автофлуоресцентного сигнала на длине волны 675 нм;
FS	рассеяние света вперед;
k_d	показатель диффузионного ослабления света;
N	азот;
OD	оптическая плотность;
$OD_d(\lambda)$	оптическая плотность обесцвеченных клеток в суспензии;
$OD_{fd}(\lambda)$	оптическая плотность обесцвеченных клеток на фильтре;
$OD_{fp}(\lambda)$	оптическая плотность частиц на фильтре;
$OD_p(\lambda)$	оптическая плотность взвеси в суспензии;
PAR	фотосинтетически активная радиация;
PUR	радиация, используемая в фотосинтезе;

- R соотношение показателей поглощения света в синем и красном максимумах спектров поглощения света пигментами;
- R_{ac} величина отношения оптической плотности ацетоновых экстрактов пигментов на длинах волн ~ 430 нм и 664 нм;
- Z_s глубина видимости диска Секки;
- $a_{ph}(\lambda)$ показатель поглощения света пигментами водорослей;
- $a_{ph/chl}(\lambda)$ удельный (нормированный на содержание хлорофилла a) показатель поглощения света пигментами;
- $a_{ph/chl}(438)$ удельный (нормированный на содержание хлорофилла a) показатель поглощения света пигментами на длине волны 438 нм.
- $a_{ph/chl}(678)$ удельный (нормированный на содержание хлорофилла a) показатель поглощения света пигментами на длине волны 678 нм.
- $a^*_{ph/chl}$ средний по спектру поглощённых квантов показатель поглощения света, нормированный на содержание хлорофилла a ;
- λ длина волны;
- ϕ квантовый выход фотосинтеза;
- ϕ_μ квантовый выход роста.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Акимов А. И., Стельмах Л. В., Чурилова Т. Я., Финенко З. З. Адаптация морского фитопланктона к свету // Океанология. – 1992. – Т. 32, № 1. – С. 84-91.
2. Александров Б. Г., Теренько Л. М., Нестерова Д. А. Первый случай "цветения" воды в Черном море водорослью *Nodularia spumigena* Mert. ex Bornet et Flahault (Cyanoprokaryota) // Альгология. – 2012. – Т. 22, № 2. – С. 152-165.
3. Андреева Н. А., Мельников В. В., Снарская Д. Д. Роль цианобактерий в морских экосистемах // Биология моря. – 2020. Т. 46, № 3. – С. 161–173.
4. Берсенева Г. П., Сергеева Л. М., Финенко З. З. Адаптация морских планктонных водорослей к свету // Океанология. – 1978. – Т. 18, № 2. – С. 298-306.
5. Брянцева Ю. В., Курилов А. В. Расчёт объёмов клеток микроводорослей и планктонных инфузорий чёрного моря. – Севастополь, 2003. – 20 с. – (Препринт / НАН Украины, Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского).
6. Брянцева Ю. В., Лях А. М., Сергеева А. В. Расчёт объёмов и площадей поверхности одноклеточных водорослей Чёрного моря. – Севастополь, 2005. – 25 с. – (НАН Украины, Института биологии южных морей им. А. О. Ковалевского).
7. Вазюля С. В., Копелевич О. В. Сравнительные оценки баланса фотосинтетически активной радиации в Баренцевом, Белом, Карском и Чёрном морях по данным судовых и спутниковых измерений // Фундаментальная и прикладная гидрофизика. – 2012. – Т. 5, № 4. – С. 47-53.
8. Вазюля С. В., Шеберстов С. В. Вторичная обработка данных натурных измерений спектральной подводной облученности в видимом диапазоне // Современные проблемы оптики естественных вод (ONW'2017) : труды IX Междунар. конф., Санкт-Петербург, Россия 20-22 сентября 2017 г. – Москва : ИОРАН, 2017. – С. 229-234.

9. Ведерников В. И. Первичная продукция и хлорофилл в Чёрном море в летне - осенний период // Структура и продукционные характеристики планктонных сообществ Чёрного моря. – Москва : Наука, 1989. – С. 65 – 83.
10. Винберг Г. Г. Первичная продукция водоемов. – Минск : Изд-во АН БССР, 1960. – 328 с.
11. Владимирова М. Г., Семененко В. Е. Интенсивная культура одноклеточных водорослей. – Москва : Академия наук СССР, 1962. – 60 с.
12. Водоросли. Справочник / под ред. С. П. Вассер [и др.]. – Киев : Наукова думка, 1989. – 608 с.
13. Волошко Л. Н., Сафронова Т. В. Цианобактериальные «цветения» в Финском заливе Балтийского моря // Астраханский вестник экологического образования. – 2015. – Т. 32, № 2. – С. 65-73.
14. Геворгиз Р. Г., Шахматов А. П. Установка для культивирования морских микроводорослей // Экология моря. – 2005. – Вып. 67. – С. 44-47.
15. Глуховец Д. И., Копелевич О. В., Салинг И. В., Артемьев В. А., Паутова Л. А., Ланге Е. К., Кравчишна М. Д. Биооптические характеристики вод поверхностного слоя Балтийского, Норвежского и Баренцева морей по судовым и спутниковым данным летом 2014–2016 гг. // Океанология. – 2017. – Т 57, № 3. – С. 454-463.
16. ГОСТ 17.1.1.01-77 Охрана природы (ССОП). Гидросфера. Использование и охрана вод. Основные термины и определения (с Изменениями N 1, 2). – Москва : ИПК Издательство стандартов, 2001.
17. ГОСТ 17.1.4.02-90. Вода. Методика спектрофотометрического определения хлорофилла *a*. – Москва : ИПК Издательство стандартов, 1999.
18. Гудвиллович И. Н. Влияние условий культивирования на рост и содержание фикобилипротеинов красной микроводоросли *Porphyridium purpureum* (обзор) // Экология моря. – 2010. – Вып. 81. – С. 28-36.
19. Ерлов Н. Г. Оптика моря. – Ленинград : Гидрометеиздат, 1980. – 248 с.

20. Ефимова Т. В. Влияние спектрального состава света на содержание пигментов в клетках микроводорослей // Морской экологический журнал. – 2011. – Отд. вып., № 2. – С. 22-28.
21. Ефимова Т. В., Акимов А. И. Влияние спектрального состава света на рост и фотосинтез диатомовой водоросли *Nitzschia* sp. // Экология моря. – 2009. – Вып. 77. – С. 11-16.
22. Ефимова Т. В. Акимов А. И. Влияние спектрального состава света на рост и содержание пигментов в *Synechococcus elongates* Nägeli // Морской экологический журнал. – 2010. – Т. 9, № 1. – С. 33-38.
23. Ефимова Т. В. Влияние спектрального состава света на фотобиологические характеристики *Isochrysis galbana* Parke, 1949 // Морской экологический журнал – 2013. – Т. 12, № 4. – С. 37-44.
24. Ефимова Т. В., Моисеева Н. А., Чурилова Т. Я. и др. Поглощение света оптически активными компонентами среды в зоне фотосинтеза глубоководной части Чёрного моря (сентябрь 2015 года) // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. – 2016. – №. 4. – С. 30-34.
25. Ефимова Т. В., Чурилова Т. Я., Муханов В. С., Сахонь Е.Г. Хроматическая адаптация С-фикоэритрин-содержащих черноморских цианобактерий *Synechococcus* sp. // Вода: химия и экология. – 2018. – Т. 4-6. – С. 106-115.
26. Ефимова Т. В., Чурилова Т. Я., Муханов В. С. Влияние света разного спектрального состава на фотосинтетические характеристики С-фикоцианинсодержащей цианобактерии *Synechococcus* sp. WH5701 // Биология моря. – 2020. – Т. 46, № 2. – С. 126-134.
<https://doi.org/10.31857/S0134347520020047>
27. Заика В. Е. О трофическом статусе пелагических экосистем в разных регионах Чёрного моря // Морской экологический журнал. — 2003. — Т. 2, № 1. — С. 5-11.
28. Иванов В. А., Белокопытов В. Н. Океанография Чёрного моря. Севастополь : НАН Украины, Морской гидрофизический институт, 2011 – 212 с.

29. Кабанова Ю. Г. Органический фосфор, как источник питания фитопланктона: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Москва, 1958. – 25 с.
30. Карабашев Г. С., Евдошенко М. А. Спектральные признаки цветения цианобактерий в Балтийском море по данным сканера MODIS // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. – 2015. – Т 12, № 3. – С. 158-170.
31. Коросов А. А., Морозов Е. А., Поздняков Д. В., Петтерссон Л. Х., Грассл Х. Идентификация и картирование ареалов цветения кокколитофоров в Бискайском заливе по спутниковым данным // Исследование Земли из космоса. – 2009. – № 3. – С. 67–78.
32. Крахмальный А. Ф. Динофитовые водоросли Украины (иллюстрированный определитель) / отв. ред. П. М. Царенко. – Киев: Альтерпрес, 2011. – 444 с.
33. Ладыгина Л. В. Биохимическая характеристика микроводорослей – кормовых объектов двустворчатых моллюсков // Рыбное хозяйство Украины. – 2005. – № 7. – С. 97-100.
34. Ланская Л. А. Культивирование водорослей // Экологическая физиология морских планктонных водорослей. – Киев : Наукова думка, 1971. – С. 5 – 22.
35. Латушкин А. А. Многоканальный измеритель коэффициента ослабления света для проведения океанографических подспутниковых исследований // Управление и механотронные системы. – Севастополь : МГИ НАН Украины, 2013. – С. 231-236.
36. Лось С. И., Фомишина Р. Н., Васильченко С. Н. и др. Действие красного света на фотосинтетический аппарат при авто- и фотогетеротрофном росте *Spirulina platensis* (Nordst.) Geitl. (Cyanophyta) // Альгология. — 2007. — Т. 17, № 4. — С. 450-457.
37. Маньковский В. И. Основы оптики океана. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 1996. – 119 с.
38. Микроводоросли Чёрного моря: проблемы сохранения биоразнообразия и биотехнологического использования / под ред. Ю. Н. Токарев, З. З. Финенко, Н. В. Шадрин. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2008. – 454 с.

39. Морозов Е. А., Поздняков Д. В., Сычёв В. И. Спутниковые наблюдения многолетних вариаций некоторых показателей состояния экосистемы Бискайского залива // Ученые записки Российского государственного гидрометеорологического университета. – 2010. – № 14. – С. 147-161.
40. Найдыш В. М. Концепции современного естествознания. – Москва : Альфа-М; ИНФРА-М, 2004. – 622 с.
41. Овчинников Ю.А. Биоорганическая химия. – Москва : Просвещение, 1987. — 815 с.
42. Парсонс Т. Р., Такахаши М., Харгрейв Б. Биологическая океанография. – Москва : Лёгкая и пищевая промышленность, 1982. – 432 с.
43. Рабинович Е. Фотосинтез. Пер. с англ. – Москва : Изд-во иностранной литературы, 1953. – Т. 2. – 651 с.
44. Румянцев В. А., Крюков Л. Н. «Цветение» воды – угроза экологической безопасности // Известия русского географического общества. – 2013. – Т. 145, вып. 2. – С. 1-9.
45. Справочная книга по светотехнике / под ред. Ю. Б. Айзенберг. – Москва : Энергоатомиздат, 1995. – 526 с.
46. Стадничук И. Н., Красильников П. М., Зленко Д. В. Фикобилисомы и фикобилипротеины цианобактерий // Микробиология. – 2015. – Т. 84, № 2. – С. 131-143.
47. Тренкеншу Р. П. Простейшие модели роста микроводорослей 1. Периодическая культура // Экология моря. – 2005. – № 67. – С. 89-97.
48. Финенко З. З., Чурилова Т. Я., Сосик Х. М., Бастюрк О. Изменчивость фотосинтетических параметров фитопланктона в поверхностном слое Чёрного моря // Океанология. – 2002. – Т. 42, № 1. – С. 60-75.
49. Чурилова Т. Я. Поглощение света фитопланктоном и детритом в Чёрном море в весенний период // Океанология – 2001. – Т. 41, № 5. – С. 719-727.
50. Чурилова Т. Я., Джулай А. А., Суслин В. В., Кривенко О. В., Ефимова Т. В., Муханов В. С., Рылькова О. А., Манжос Л. А. Биооптические показатели вод глубоководной части Чёрного моря: параметризация поглощения света

фитопланктоном в осенний и летний периоды // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа : сборник научных трудов / НАН Украины, Морской Гидрофизический институт.

51. Чурилова Т. Я., Кривенко О. В., Суслин В. В., Ефимова Т. В., Моисеева Н. А. Первичная продукция Черного моря: спектральный подход // Морской биологический журнал. – 2016. – Т. 1, № 3. – С. 50-53. <https://doi.org/10.21072/mbj.2016.01.3.08>.
52. Чурилова Т. Я., Суслин В. В., Кривенко О. В., Ефимова Т. В., Моисеева Н. А. Спектральный подход к оценке скорости фотосинтеза фитопланктона в Черном море по спутниковой информации: методологические аспекты развития региональной модели // Журнал сибирского федерального университета. Серия: Биология. – 2016. – Т. 9, № 4. – С. 367-384. <https://doi.org/10.17516/1997-1389-2016-9-4-367-384>.
53. Чурилова Т. Я., Суслин В. В., Ефимова Т. В., Моисеева Н. А., Скороход Е. Ю. Влияние взвешенного и растворенного органического вещества на спектральные характеристики облученности и эффективность поглощения света пигментами фитопланктона в прибрежных водах Чёрного моря // Фундаментальная и прикладная гидрофизика. – 2020. – Том 13, № 2. – С. 43-50. <https://doi.org/10.7868/S2073667320020057>
54. Шалапенко Л. С., Шалапенко А. А. Пространственное распределение и гетерогенность состава популяций пикопланктонных цианобактерий *Synechococcus* sp. в Чёрном море // Океанология. – 1997. – Т. 37, № 4. – С. 547-552.
55. Юнев О. А., Берсенева Г. П. Флуориметрический метод определения концентрации хлорофилла "а" и феофитина "а" в фитопланктоне // Гидробиологический журнал. – 1986. – Т. 2, № 2. – С. 89-95.
56. Agirbas E., Karadeniz M. N. Phytoplankton pigment indices and pigment-based phytoplankton size classes along the south-eastern Black Sea // Regional Studies in

- Marine Science. – 2020. – Vol. 39, art. no. 101393 (23 p.).
<https://doi.org/10.1016/j.rsma.2020.101393>.
57. Ahluwalia A. S., Rai R. K., Kumar H. D. Chromatic adaptation and photoreversal in blue-green alga *Calothrix clavata* West // Journal of Biosciences. – 1980. – Vol. 2, iss. 1. – P. 63-68. <https://doi.org/10.1007/BF02703135>.
 58. Aidar E., Ganesella-Galvao S. M. F., Sigaud T. C. S., Asano C. S., Liang T. H., Rezende K. R. V., Oishi M. K., Aranha F. J., Milani G. M., Sandes M. A. L. Effects of light quality on growth biochemical composition and photosynthetic production in *Cyclotella caspia* Grunov and *Tetraselmis gracilis* (Kylin) Butcher // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. – 1994. – Vol. 180, iss. 2. – P. 175-187. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(94\)90065-5](https://doi.org/10.1016/0022-0981(94)90065-5)
 59. Algal culturing techniques / R. A. Andersen (Ed). – New York : Elsevier, 2005 – 596 p.
 60. Algarra P., Vina G., Niell J. Effects of light quality and irradiance level interactions on short-term pigment response of the red alga *Corallina elongata* // Marine Ecology Progress Series. – 1991. – Vol. 74. – P. 27-32.
 61. Anning T., MacIntyre H. L., Pratt S. M., Sammes J., Gibb S., Geider R. J. Photoacclimation of the marine diatom *Skeletonema costatum* // Limnology and Oceanography. – 2000. – Vol. 45, iss. 8. – P. 1807-1817. <https://doi.org/10.4319/lo.2000.45.8.1807>
 62. Arbones B., Figueiras F. G., Varela R. Action spectrum and maximum quantum yield of carbon fixation in natural phytoplankton populations: implications for primary production estimates in the ocean // Journal of Marine Systems – 2000. – Vol. 26, iss. 1. – P. 97-114. [https://doi.org/10.1016/S0924-7963\(00\)00042-7](https://doi.org/10.1016/S0924-7963(00)00042-7)
 63. Babin M., Therriault J.-C., Legendre L., Condal A. Variations in the specific absorption coefficient for natural phytoplankton assemblages: Impact on estimates of primary production // Limnology and Oceanography. – 1993. – Vol. 38, iss. 1. – P. 154-177. <https://doi.org/10.4319/lo.1993.38.1.0154>
 64. Babin M., Therriault J.-C., Legendre L., Nieke B., Reuter R., Condal A. Relationship between the maximum quantum yield of carbon fixation and the minimum quantum

- yield of chlorophyll a in vivo fluorescence in the Gulf of St. Lawrence // *Limnology and Oceanography*. – 1995. – Vol. 40, iss. 5. – P. 956-968. <https://doi.org/10.4319/lo.1995.40.5.0956>
65. Babin M., Morel A., Claustre H., Bricaud A., Kolber Z., Falkowski P. G. Nitrogen- and irradiance dependent variations of the maximum quantum yield of carbon fixation in eutrophic, mesotrophic and oligotrophic marine systems // *Deep-sea Research. Part I: Oceanographic Research Papers*. – 1996. – Vol. 43, iss. 3. – P 1241-1272. [https://doi.org/10.1016/0967-0637\(96\)00058-1](https://doi.org/10.1016/0967-0637(96)00058-1)
66. Behrenfeld M. J., Falkowski P. G. Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentration // *Limnology and Oceanography*. – 1997. – Vol. 42, iss. 1. – P. 1-20. <https://doi.org/10.4319/lo.1997.42.1.0001>
67. Bidigare R. R., Iriarte J. L., Kang S.-H., Karentz D., Ondrusek M. E., Fryxell G. A. Phytoplankton: quantitative and qualitative assessment // *Foundations for Ecological Research West of the Antarctic Peninsula* / Eds : R. M. Ross, E. E. Hofmann, L. B. Queti. – Washington, DC : American Geophysical Union, 1996. — P. 173-198. – (Antarctic Research Series ; vol. 70). <https://doi.org/10.1029/AR070p0173>
68. Bidigare R. R., Ondrusek M. E., Morrow J. H., Kiefer D. A. In vivo absorption properties of algal pigments // *Proceedings of Society of Photo-Optical Instrumentation Engineers (SPIE)*. – 1990. – Vol. 1302. – P. 290-302. <https://doi.org/10.1117/12.21451>
69. Bidigare R. R., Prezelin 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. – (Environmental Science Research ; vol 43). https://doi.org/10.1007/978-1-4899-0762-2_11
70. Blondeau-Patissier D., Gower J. F., Dekker A. G., Phinn S. R., Brando V. E. A review of ocean color remote sensing methods and statistical techniques for the detection, mapping and analysis of phytoplankton blooms in coastal and open oceans // *Progress in Oceanography*. – 2014. – Vol. 123. – P. 123-144. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2013.12.008>

71. Bricaud A., Babin M., Morel A., Claustre H. Variability in the chlorophyll – specific absorption coefficients of natural phytoplankton: analysis and parameterization // Journal of Geophysical Research. Oceans. – 1995. – Vol. 100, iss. C7. – P. 13321-13332. <https://doi.org/10.1029/95JC00463>
72. Bricaud A., Morel A. MERIS potential for ocean color studies in the open ocean // International Journal of Remote Sensing. – 1999. – Vol. 20, iss. 9. – P. 1757-1769. <https://doi.org/10.1080/014311699212461>
73. Churilova T. Ya., Suslin V. V., Sosik H. M. A spectral model of underwater irradiance in the Black Sea // Physical Oceanography. – 2009. – Vol. 19, iss. 6. – P. 366-378. <https://doi.org/10.1007/s11110-010-9060-8>
74. Churilova T., Suslin V., Krivenko O., Efimova T., Moiseeva N., Mukhanov V., Smirnova L. Light Absorption by Phytoplankton in the Upper Mixed Layer of the Black Sea: Seasonality and Parametrization // Frontiers in Marine Science. – 2017. – Vol. 4, art. no. 90 (14 p.). <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00090>
75. Churilova T., Moiseeva N., Efimova T., Skorokhod E., Sorokovikova E., Belykh O., Usoltseva M., Blinov V., Makarov M., Gnatovsky R. Study of absorption characteristics of phytoplankton, particles and colored dissolved organic matter in Lake Baikal (July 2018 and September 2019) // Limnology and Freshwater Biology. – 2020. – iss. 2. – P. 387-390. <https://doi.org/10.31951/2658-3518-2019-A-4-281>
76. Churilova T., Suslin V., Sosik H. M., Efimova T., Moiseeva N., Moncheva S., Mukhanov V., Rylkova O., Krivenko O. Phytoplankton light absorption in the deep chlorophyll maximum layer of the Black Sea // European Journal of Remote Sensing. – 2019. – Vol. 52, iss. sup. 1. – P. 123-136. <https://doi.org/10.1080/22797254.2018.1533389>
77. Churilova T. Y., Suslin V. V., Moiseeva N. A., Efimova T. V. Phytoplankton Bloom and Photosynthetically Active Radiation in Coastal Waters // Journal of Applied Spectroscopy. – 2020. – Vol. 86, iss. 6. – P 1084-1091. <https://doi.org/10.1007/s10812-020-00944-0>
78. Cloern J. E., Grenz C., Videgar-Lucas L. An empirical model of the phytoplankton chlorophyll : carbon ratio – the conversion factor between productivity and growth

- rate // Limnology and Oceanography. – 1995. – Vol. 40, iss. 7. – P. 1313-1321. – <https://doi.org/10.4319/lo.1995.40.7.1313>
79. Cullen J. J. On models of growth and photosynthesis in phytoplankton // Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers. – 1990. – Vol. 37, iss. 4. – P. 667-683. [https://doi.org/10.1016/0198-0149\(90\)90097-F](https://doi.org/10.1016/0198-0149(90)90097-F)
80. Demers S., Roy S., Gagnon R., Vignault C. Rapid light-induced changes in cell fluorescence and in xanthophyll-cycle pigments of *Alexandrium excavatum* (Dinophyceae) and *Thalassiosira pseudonana* (Bacillariophyceae): a photo-protection mechanism // Marine Ecology Progress Series. – 1991. – Vol. 76. – P. 185-193. <https://doi.org/10.3354/MEPS076185>
81. Efimova T., Churilova T., Moiseeva N., Zemlianskaia E. Spectral features of particulate light absorption in the Black Sea in winter // Proceedings of SPIE : 25th International Symposium on Atmospheric and Ocean Optics: Atmospheric Physics, 18 December, 2019, Novosibirsk, Russian Federation. – [Novosibirsk], 2019. – Vol. 11208. - Art. no. 112084V (6 p.). <https://doi.org/10.1117/12.2540799>
82. Engelmann T. W. Ueber experimentelle Erzeugung zweifachmassiger Aenderungen der Färbung pflanzenlicher Chromophylle durch farbiges Licht // Archiv für Anatomie und Physiologie. Physiologische abt. – 1902. – P. 333-335.
83. Everroad C., Six C., Partensky F., Thomas J. C., Holtzendorff J., Wood A. M. Biochemical bases of type IV chromatic adaptation in marine *Synechococcus* sp. // Journal of Bacteriology. – 2006. – Vol. 188, iss. 9. – P. 3345-3356. <https://doi.org/10.1128/JB.188.9.3345-3356.2006>
84. Falkowski P. G. Light-shade adaptation in marine phytoplankton // Primary productivity in the Sea / Ed. P. Falkowski. – New-York, London : Plenum Press, 1980. – P. 99-119.
85. Falkowski P. G., Knoll A. H. Evolution of Primary Producers in the Sea. – Boston : Elsevier Academic Press, 2007. – 471 p.
86. Falkowski P. G., LaRoche J. Acclimation to spectral irradiance in algae // Journal of Phycology. – 1991. – Vol. 27, iss. 1. – P. 8-14. <https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1991.00008.x>

87. Falkowski P. G., Raven J. A. Aquatic Photosynthesis. Second edition. – Princeton, New Jersey : Princeton University Press, 2007. – 484 p.
<https://doi.org/10.1515/9781400849727>
88. Faust M. A., Sager J. C. Meeson B. W. Response of *Prorocentrum Mariae* – *Lebouriae* (Dinophyceae) to light of different spectral qualities and irradiances: growth and pigmentation // Journal of Phycology. – 1982. – Vol. 18, iss. 3. – P. 349-356. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1982.tb03195.x>
89. Feyzioglu A. M., Kurt I., Boran M., Sivri N. Abundance and distribution of cyanobacteria *Synechococcus* spp in the south-eastern black sea during 2001 summer // Indian Journal of Marine Sciences. – 2004. – Vol. 33, iss. 4. – P. 365-368.
90. Finenko Z. Z., Hoepffner N., Williams R., Piontkovski S. A. Phytoplankton carbon to chlorophyll a ratio: response to light, temperature and nutrient limitation // Morskoj ekologicheskiy zhurnal. – 2003. – Vol. 2, no. 2. – C. 40-64.
91. Finenko Z., Churilova T., Lee R. Dynamics of the vertical distributions of chlorophyll and phytoplankton biomass in the Black Sea // Oceanology. – 2005. – Vol. 45, iss. 1. – P. 112-126.
92. Fisher T., Berner T., Iluz D., Dubinsky Z. The kinetics of the photoacclimation response of *Nannochloropsis* sp. (Eustigmatophyceae): a study of changes in ultrastructure and PSU density // Journal of Phycology. – 1998. – Vol. 34, iss. 5. – P. 818-824. <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.1998.340818.x>
93. Fujiki T., Taguchi S. Variability in chlorophyll *a* specific absorption coefficient in marine phytoplankton as a function of cell size and irradiance // Journal of Plankton Research. – 2002. – Vol. 24, iss. 9. – P. 859-874.
<https://doi.org/10.1093/plankt/24.9.859>
94. Geider R. J., MacIntyre H. L., Kana T. M. A dynamic regulatory model of phytoplanktonic acclimation to light, nutrients, and temperature // Limnology and Oceanography. – 1998. – Vol. 43, iss. 4. – P. 679-694.
<https://doi.org/10.4319/lo.1998.43.4.0679>
95. Glover H. E., Keller M. D., Spinrad R. W. The effects of light quality and intensity on photosynthesis and growth of marine eukaryotic and prokaryotic phytoplankton

- clones // Journal Experimental Marine Biology and Ecology. – 1987. – Vol. 105, iss. 2-3. – P. 137-159. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(87\)90168-7](https://doi.org/10.1016/0022-0981(87)90168-7)
96. Godet S., Loiseau C., Pencreac'h G., Ergon F., Hérault J. Isolation and sequence analysis of a cDNA encoding a novel putative esterase from the marine microalga *Isochrysis galbana* (Prymnesiophyceae, Haptophyta) // Journal of Phycology. – 2010. – Vol. 46, iss. 4. – P. 679-684. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2010.00838.x>
 97. Golbeck J. H. Photosystem I in cyanobacteria // The Molecular Biology of Cyanobacteria / Ed. D. A. Bryant. – Dordrecht, The Netherlands : Kluwer Academic Publishers, 1994. – Vol. 2. – P. 319-360.
 98. Gostan J., Lechuga-Deveze C., Lazarra L. Does blue light affect the growth of *Chaetoceros protuberans* Bacillariophyceae? // Journal of Phycology. – 1986. – Vol. 22, iss. 1. – P. 63-71. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1986.tb02516.x>
 99. Grébert T., Doré H., Partensky F., Farrant G. K., Boss E. S., Picheral M., Guidi L., Pesant S., Scanlan D. J., Wincker P., Acinas S. G., Kehoe D. M., Garczarek L. Light color acclimation is a key process in the global ocean distribution of *Synechococcus* cyanobacteria // PNAS. – 2018. – Vol. 115, iss. 9. – P. E2010-E2019. <https://doi.org/10.1073/pnas.1717069115>
 100. Gullard R. R. L. Culture of phytoplankton for feeding marine invertebrates // Culture of Marine Invertebrate Animals / Eds: W. L. Smith, M. H. Chanley. – New York : Plenum Press, 1975. – P. 26-60.
 101. Gullard R. R. L., Ryther J. H. Studies of marine planktonic diatoms. I. *Cyclotella nana* Hustedt and *Detonula confervacea* Cleve // Canadian Journal of Microbiology. – 1962. – Vol. 8. – P. 229-239. <https://doi.org/10.1139/m62-029>
 102. Haardt H., Maske H. Specific in vivo absorption coefficient of chlorophyll *a* at 675 nm // Limnology and Oceanography. – 1987. – Vol. 32, iss. 3. – P. 608-619. <https://doi.org/10.4319/lo.1987.32.3.0608>
 103. Hall D. O., Rao K. K. Photosynthesis (Studies in Biology). Sixth edition. – Cambridge : Cambridge University Press, 1999. – 214 p.

104. Hauschild C. A., McMurter H. G., Pick F. R. Effects of spectral quality on growth and pigmentation of picocyanobacteria // *Journal of Phycology*. – 1991. – Vol. 27, iss. 6. – P. 698-702. <https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1991.00698.x>
105. Heidenreich K. M., Richardson T. L. Photopigment, absorption, and growth responses of marine cryptophytes to varying spectral irradiance // *Journal of Phycology*. – 2020. – Vol. 56, iss. 2. – P. 507-520. <https://doi.org/10.1111/jpy.12962>
106. Hoepffner N., Sathyendranath S. Bio-optical characteristics of Coastal waters: absorption spectra of phytoplankton and pigment distribution in the Western north Atlantic // *Limnology and Oceanography*. – 1992. – Vol. 37, iss. 8. – P. 1660-1679. <https://doi.org/10.4319/lo.1992.37.8.1660>
107. Holdsworth E. S. Effect of growth factor and light quality on the growth, pigmentation and photosynthesis of two diatoms, *Thalassiosira gravida* and *Phaeodactylum tricornutum* // *Marine Biology*. – 1985. – Vol. 86. – P. 253-262. <https://doi.org/10.1007/BF00397512>
108. Holm-Hansen O., Lorenzen C. J., Holmes R. W., Strickland J. D. H. Fluorometric determination of chlorophyll // *ICES Journal of Marine Science*. – 1965. – Vol. 30, iss. 1. – P. 3-15. <https://doi.org/10.1093/icesjms/30.1.3>
109. Humphrey G. F. The effect of the spectral composition of light on the growth, pigments, and photosynthetic rate of unicellular marine algae // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. – 1983. – Vol. 66, iss. 1. – P. 49-67. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(83\)90027-8](https://doi.org/10.1016/0022-0981(83)90027-8)
110. Ivanov V. A., Belokopytov V. N. *Oceanography of the Black Sea*. – Sevastopol : ECOSI-Gidrofizika, 2011. – 210 p.
111. Jeffrey S. W., Humphrey G. F. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c₁ and c₂ in higher plants, algae and phytoplankton // *Biochemie und Physiologie der Pflanzen*. – 1975. – Vol. 167, iss. 2. – P. 191-197. [https://doi.org/10.1016/S0015-3796\(17\)30778-3](https://doi.org/10.1016/S0015-3796(17)30778-3)
112. Jeffrey S. W., Veski M. Effect of blue-green light on photosynthetic pigments and chloroplast structure in the marine diatom *Stephanopyxis turris* // *Journal of*

- Phycology. – 1977. – Vol. 13, iss. 3. – P. 271-279. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1977.tb02927.x>
113. Jeffrey S. W., Vesk M. Introduction to marine phytoplankton and their pigment signatures // *Phytoplankton Pigments in Oceanography: Guidelines to Modern Methods* / Eds: S. W. Jeffrey, R. F. C. Mantoura, S. W. Wright. – Paris : UNESCO Publishing, 1997. – P. 37-84.
 114. Jones T. W., Galloway R. A. Effect of light quality and intensity on glycerol content in *Dunaliella tertiolecta* (Chlorophyceae) and the relationship to cell growth/osmoregulation // *Journal of Phycology*. – 1979. – Vol. 15, iss. 1. – P. 101-106. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1979.tb02969.x>
 115. Kana T. M., Geider R. J., Critchley C. Regulation of photosynthetic pigments in micro-algae by multiple environmental factors: a dynamic balance hypothesis // *New Phytology*. – 1997. – Vol. 137, iss. 4. – P. 629-638. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1997.00857.x>
 116. Ke B. *Photosynthesis: Photobiochemistry and Photobiophysics*. – Dordrecht : Kluwer Academic Publishers, 2001 – 763 p.
 117. Kirk J. T. O. *Light and photosynthesis in aquatic ecosystems*. Third edition. – Cambridge : Cambridge University Press, 2011. – 649 p.
 118. Kirilovsky D. Modulating energy arriving at photochemical reaction centers: orange carotenoid protein-related photoprotection and state transitions // *Photosynthesis research*. – 2015. – Vol. 126, iss. 1. – P. 3-17. <https://doi.org/10.1007/s11120-014-0031-7>
 119. Kishino M., Takahashi N., Okami N., Ichimura S. Estimation of the spectral absorption coefficients of phytoplankton in the sea // *Bulletin of Marine Science*. – 1985. – Vol. 37, no. 2. – P. 634-642.
 120. Krivenko O. B., Parkhomenko A. B. Upward and regeneration fluxes of inorganic nitrogen and phosphorus of the deep-water areas of the Black Sea // *Biology Bulletin Reviews*. – 2015. – Vol. 5, iss. 3. – P. 268-281. <https://doi.org/10.1134/S2079086415030044>

121. Kroon B., Prezelin B. B., Schofield O. Chromatic regulation of quantum yields for photosystem II charge separation, oxygen evolution, and carbon fixation in *Heterocapsa pygmaea* Pyrrophyta // *Journal of Phycology*. – 1993. – Vol. 29, iss. 4. – P. 453-462. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1993.tb00146.x>
122. Kutser T. Passive optical remote sensing of cyanobacteria and other intense phytoplankton blooms in coastal and inland waters // *International Journal of Remote Sensing*. – 2009. – Vol. 30, iss. 17. – P. 4401-4425. <https://doi.org/10.1080/01431160802562305>
123. Lazarra L., Bricaud A., Claustre H. Spectral absorption and fluorescence excitation properties of phytoplanktonic populations at a mesotrophic and an oligotrophic site in the tropical North Atlantic (EUMELI program) // *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*. – 1996. – Vol. 43, iss. 8. – P. 1215-1240. [https://doi.org/10.1016/0967-0637\(96\)00057-X](https://doi.org/10.1016/0967-0637(96)00057-X)
124. Lewis M. R., Warnock R. E., Platt T. Photosynthetic Response of Marine Picoplankton at Low Photon Flux // *Photosynthetic picoplankton*. – Ottawa : Canadian Department of Fisheries and Oceans, 1986. – P. 235-250.
125. Litchman E. Growth rates of phytoplankton under fluctuating rates // *Freshwater Biology*. – 2000. – Vol. 44, iss. 2. – P. 223-235. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2000.00559.x>
126. Lorenzen C. J. Determination of chlorophyll and phaeopigments: Spectrophotometric equations // *Limnology and Oceanography*. – 1967. – Vol. 12, iss. 2. – P. 343–346. <https://doi.org/10.4319/lo.1967.12.2.0343>
127. Luimstra V. M., Schuurmans J. M., Verschoor A. M., Hellingwerf K. J., Huisman J., Matthijs H. C. P. Blue light reduces photosynthetic efficiency of cyanobacteria through an imbalance between photosystems I and II // *Photosynthesis Research*. – 2018. – Vol. 138. – P. 177-189. <https://doi.org/10.1007/s11120-018-0561-5>
128. Lutz V. A., Sathyendranath S., Head E. J. H., Li W. K. W. Variability in pigment composition and optical characteristics of phytoplankton in the Labrador Sea and the

- Central North Atlantic // Marine Ecology Progress Series. – 2003. – Vol. 260. – P. 1-18. <https://doi.org/10.3354/meps260001>
129. MacIntyre H. L., Kana T. M., Anning T., Geider R. J. Photoacclimation of photosynthesis irradiance response curves and photosynthetic pigments in microalgae and cyanobacteria // Journal of Phycology. – 2002. – Vol. 38, iss. 1. – P. 17-38. <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.2002.00094.x>
130. Marie D., Partensky F., Vaultot D., Brussaard C. P. D. Numeration of phytoplankton, bacteria and viruses in marine samples // Current protocols in cytometry. Supplement 10. – New York : John Wiley and Sons Inc., 1999. – p. 11.11.1–11.11.15. <https://doi.org/10.1002/0471142956.cy1111s10>
131. McManus G. B., Dawson R. Phytoplankton pigments in the deep chlorophyll maximum of the Caribbean Sea and the western Tropical Atlantic Ocean // Marine Ecology Progress Series – 1994. – Vol. 113, iss. 1-2. – P.199-206.
132. Menden-Deuer S., Lessard E. J. Carbon to volume relationships for Dinoflagellates, Diatoms and other protist plankton // Limnology and Oceanography. – 2000. – Vol. 45, iss. 3. – P. 569-579. <https://doi.org/10.4319/lo.2000.45.3.0569>
133. Methods of seawater analysis / Eds: K. Grasshoff, M. Ehrhardt, K. Kremling. – Weinheim ; Deerfield Beach, Florida ; Basel : Verlag Chemie, 1983. – 419 p.
134. Millie D. F., Ingram D. A., Dionigi C. P. Pigment and photosynthetic responses of *Oscillatoria agardhii* (Cyanophyta) to photon flux density and spectral quality // Journal of Phycology. – 1990. – Vol. 26, iss. 4. – P. 660-666. <https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1990.00660.x>
135. Mitchell B. G. Algorithms for determining the absorption coefficient of aquatic particulates using the quantitative filter technique (QFT) // Ocean Optics X : Proceedings of Society of Photo-Optical Instrumentation Engineers (SPIE). – 1990. – Vol. 1302. – P. 137-148. <https://doi.org/10.1117/12.21440>
136. Mitchell B. G., Kieffer 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)

137. Mitchell B. G., Kahru M., Wieland J., Stramska M. Determination of spectral absorption coefficient of particles, dissolved material and phytoplankton for discrete water samples // Ocean Optics Protocols for Satellite Ocean Colour Sensor Validation / Eds: G. S. Fargion, J. L. Mueller, C. R. McClain. Greenbelt : NASA Goddard Space Flight Centre, 2003. – P. 39-64.
138. Mobley C. D. A numerical model for the radiance distributions in natural waters with wind-roughened surfaces // Limnology and Oceanography. – 1989. – Vol. 34, iss. 8. – P. 1473-1483. <https://doi.org/10.4319/lo.1989.34.8.1473>
139. Mobley C. D., Stramski D., Bissett W. P., Boss E. Optical modeling of ocean waters: Is the Case 1 - Case 2 classification still useful? // Oceanography. – 2004. – Vol. 17, no. 2. – P. 60-67. <https://doi.org/10.5670/oceanog.2004.48>
140. Moiseeva N. A., Churilova T. Ya., Efimova T. V., Kryvenko O. V., Latushkin A. A. Light absorption by phytoplankton pigments, suspended particles and colored dissolved organic matter in the Crimea coastal water (the Black sea) in June 2016 // Proceedings of SPIE : 23rd International Symposium on Atmospheric and Ocean Optics: Atmospheric Physics. – 2017. – Vol. 10466. – Article 104664C (11 p.). <https://doi.org/10.1117/12.2288351>
141. Moiseeva N. A., Efimova T. V., Churilova T. Ya., Makarov M. M., Gnatovsky R. Yu. Influence of solar radiation on chlorophyll *a* concentration assessment using fluorescence measured by the submersible sensor in Lake Baikal // Limnology and Freshwater Biology. – 2019. – No. 4. – P. 281-285. <https://doi.org/10.31951/2658-3518-2019-A-4-281>
142. Moore L. R., Goericke R., Chisholm S. W. Comparative physiology of *Synechococcus* and *Prochlorococcus*: influence of light and temperature on growth, pigments, fluorescence and absorptive properties // Marine Ecology Progress Series. – 1995. – Vol. 116, no. 1/3. – P. 259-275.
143. Morel A. Available, usable, and stored radiant energy in relation to marine photosynthesis // Deep-Sea Research. – 1978. – Vol. 25, iss. 8. – P. 673-688. [https://doi.org/10.1016/0146-6291\(78\)90623-9](https://doi.org/10.1016/0146-6291(78)90623-9)

144. Morel A. Consequences of a *Synechococcus* bloom upon the optical properties of oceanic (case 1) waters // *Limnology and Oceanography*. – 1997 – Vol. 42, iss. 8. – P. 1746-1754. <https://doi.org/10.4319/lo.1997.42.8.1746>
145. Morel A., Ahn Y.-H., Partensky F., Vaultot D., Claustre H. *Prochlorococcus* and *Synechococcus*: a comparative study of their optical properties in relation to their size and pigmentation // *Journal of Marine Research*. – 1993. – Vol. 51, no. 3. – P. 617-649. <https://doi.org/10.1357/0022240933223963>
146. Morel A., Antoine D., Babin M., Dandonneau Y. Measured and modeled primary production in the northeast Atlantic (EUMELI JGOFS program): the impact of natural variations in photosynthetic parameters on model predictive skill // *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*. – 1996. – Vol. 43, iss. 8. – P 1273-1304. [https://doi.org/10.1016/0967-0637\(96\)00059-3](https://doi.org/10.1016/0967-0637(96)00059-3)
147. Morel A., Bricaud A. Theoretical results concerning light absorption in a discrete medium and application to specific absorption of phytoplankton // *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*. – 1981. – Vol. 28, iss. 11. – P. 1375-1393. [https://doi.org/10.1016/0198-0149\(81\)90039-X](https://doi.org/10.1016/0198-0149(81)90039-X)
148. Morel A., Lazzara L., Gostan J. Growth rate and quantum yield time response for a diatom to changing irradiances (energy and color) // *Limnology and Oceanography*. – 1987. – Vol. 32, iss. 5. – P. 1066-1084. <https://doi.org/10.4319/lo.1987.32.5.1066>
149. Mouget J.-L., Rosa P., Tremblin G. Acclimation of *Haslea ostrearia* to light of different spectral qualities - confirmation of 'chromatic adaptation' in diatoms // *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*. – 2004. – Vol. 75, iss. 1-2. – P. 1-11. <https://doi.org/10.1016/j.jphotobiol.2004.04.002>
150. Mullineaux C. W. Phycobilisome-reaction centre interaction in cyanobacteria // *Photosynthesis research*. – 2008. – Vol. 95, iss. 2. – P. 175-182. <https://doi.org/10.1016/j.jphotobiol.2004.04.002>
151. Nelson N. B, Prezelin B. B. Chromatic light effects and physiological modeling of absorption properties of *Heterocapsa pygmaea* (= *Glenodinium* sp.) // *Marine Ecology Progress Series*. – 1990. – Vol. 63, no. 1. – P. 37-46.

152. Nielsen M. V., Sakshaug E. Photobiological studies of *Skeletonema costatum* adapted to spectrally different light regimes // Limnology and Oceanography. – 1993. – Vol. 38, iss. 7. – P. 1576-1581. <https://doi.org/10.4319/lo.1993.38.7.1576>
153. Novarino G. A companion to the identification of cryptomonad flagellates (Cryptophyceae = Cryptomonadea) // Hydrobiologia. – 2003. – Vol. 502, iss. 1-3. – P. 225-270. <https://doi.org/10.1023/B:HYDR.00000004284.12535.25>
154. Nunes S., Perez G. L., Latasa M., Zamanillo M., Delgado M., Ortega-Retuerta E., Marrasé C., Simó R., Estrada M. Size fractionation, chemotaxonomic groups and bio-optical properties of phytoplankton along a transect from the Mediterranean Sea to the SW Atlantic Ocean // Scientia Marina. – 2019. – Vol. 83, no. 2. – P. 87-109. <https://doi.org/10.3989/scimar.04866.10A>
155. Ojala A. The influence of light quality on growth and phycobiliprotein/chlorophyll *a* fluorescence quotients of some species of freshwater algae in culture // Phycologia. – 1993. – Vol. 32, iss. 1. – P. 22-28. <https://doi.org/10.2216/i0031-8884-32-1-22.1>
156. Palenik B. Chromatic adaptation in marine *Synechococcus* strains // Applied and Environmental Microbiology. – 2001. – Vol. 67, iss. 2. – P. 991-994. <https://doi.org/10.1128/AEM.67.2.991-994.2001>
157. Platt T., Sathyendranath S., Ravidran P. Primary production by phytoplankton: analytic solution for daily rates per unit area of water surface // Proceedings of the Royal Society B. Biological Science. – 1990. – Vol. 241, iss. 1301. – P. 101-111. <https://doi.org/10.1098/rspb.1990.0072>
158. Phytoplankton pigments: characterization, chemotaxonomy, and applications in oceanography / Eds: S. Roy, C. A. Llewellyn, E. S. Egeland, G. Johnsen. – New York : Cambridge University Press, 2011. – 892 p.
159. Phytoplankton pigments in oceanography: guidelines to modern methods / Eds: S. W. Jeffrey, R. F. C. Mantoura, S. W. Wright. – Paris : UNESCO Publishing, 1997. – 661 p.
160. Prezelin B. B., Glover H. E., Ver Horen B., Steinberg D., Matlick H. A., Schofield O., Nelson N., Wyman M., Campbell L. Blue-green light effects on light-

- limited rates of photosynthesis: relationship to pigmentation and productivity estimates for *Synechococcus* populations from the Sargasso Sea // Marine Ecology Progress Series. – 1989. – Vol. 54. – P. 121-136. <https://doi.org/10.3354/meps054121>
161. Prezelin B. B., Tilzer M. M., Schofield O., Haese C. The control of the production process of phytoplankton by the physical structure of the aquatic environment with special reference to its optical properties // Aquatic Sciences. – 1991. – Vol. 53, iss. 2/3 – P. 136-186. <https://doi.org/10.1007/BF00877058>
162. Radalje D. G., Laws E. A. The effects of environmental factors on growth and the chemical and biochemical composition of marine diatoms // Journal of Experimental Marine Ecology. – 1983. – Vol. 68, iss. 1. – P. 59-79. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(83\)90013-8](https://doi.org/10.1016/0022-0981(83)90013-8)
163. Rakhimberdieva M. G., Boichenko V. A., Karapetyan N. V., Stadnichuk I. N. Interaction of phycobilisomes with photosystem II dimers and photosystem I monomers and trimers in the cyanobacterium *Spirulina platensis* // Biochemistry. – 2001. – Vol. 40, iss. 51. – P. 15780-15788. <https://doi.org/10.1021/bi010009t>
164. Reynolds C. S. The Ecology of Phytoplankton. – Cambridge : Cambridge University Press, 2006. – 535 p.
165. Richardson K., Beardall J., Raven J. A. Adaptation of unicellular algae to irradiance: an analysis of strategies // New Phytologist. – 1983. – Vol. 93, iss. 2. – P. 157-191. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1983.tb03422.x>
166. Rivkin R. B. Influence of irradiance and spectral quality on the carbon metabolism of phytoplankton. I. Photosynthesis, chemical composition and growth // Marine Ecology Progress Series. – 1989. – Vol. 55. – P. 291-304.
167. Rowan K. S. Photosynthetic pigments of algae. – Cambridge : Cambridge University Press, 1989. – 266 p.
168. Sakshaug E., Bricaud A., Dandonneau Y., Falkowski P. G., Kiefer D. A., Legendre L., Morel A., Parslow J., Takahashi M. Parameters of photosynthesis: definitions, theory and interpretation of results // Journal of Plankton Research. – 1997. – Vol. 19, iss. 11. – P. 1637-1670. <https://doi.org/10.1093/plankt/19.11.1637>

169. Sathyendranath S., Platt T., Stuart. V, Irwin B. D., Veldhuis M. J. W., Kraay G. W., Harrison W. G. Some bio-optical characteristics of phytoplankton in the NW Indian Ocean // *Marine Ecology Progress Series*. – 1996. – Vol. 132. – P. 299-311.
170. Schapira M., Buscot M-J., Pollet T., Leterme S. C., Seuront L. Distribution of picophytoplankton communities from brackish to hypersaline waters in a South Australian coastal lagoon // *Saline Systems*. – 2010. – Vol. 6, art. no. 2. – P. 2-16.
<https://doi.org/10.1186/1746-1448-6-2>
171. Scheer H., Zhao K.-H. Biliprotein maturation: the chromophore attachment // *Molecular Microbiology*. – 2008. – Vol. 68, iss. 2. – P. 263-276.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2958.2008.06160.x>
172. Schofield O. R., Bidigare R., Prezelin B. Spectral photosynthesis, quantum yield and blue-green light enhancement of productivity rates in the diatom *Chaetoceros gracile* and the Prymnesinophyta *Emiliania huxleyi* // *Marine Ecology Progress Series*. – 1990. – Vol. 64. – P. 175-186. <https://doi.org/10.3354/meps064175>
173. Schofield O., Arnone R. A., Bissett W. P., Dickey T. D., Davis C. O., Finkel Z., Oliver M., Moline M. A. Watercolors in the coastal zone: What can we see? // *Oceanography*. – 2004. – Vol. 17, no. 2. – P. 24-31.
<https://doi.org/10.5670/oceanog.2004.44>
174. Senge M., Senger H. Functional changes in the photosynthetic apparatus during light adaptation of the green alga *Chlorella fusca* // *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*. – 1990. – Vol. 8, iss. 1. – P. 63-71.
[https://doi.org/10.1016/1011-1344\(90\)85188-3](https://doi.org/10.1016/1011-1344(90)85188-3)
175. Siegel D. A., Behrenfeld M. J., Maritorena S., McClain C. R., Antoine D., Bailey S. W., ... & Eplee Jr R. E. Regional to global assessments of phytoplankton dynamics from the SeaWiFS mission // *Remote Sensing of Environment*. – 2013. – Vol. 135. – P. 77-91. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2013.03.025>
176. Six C., Thomas J.-C., Garczarek L., Ostrowski M., Dufresne A., Blot N., Scanlan D. J, Partensky F. Diversity and evolution of phycobilisomes in marine *Synechococcus* spp.: a comparative genomics study // *Genome Biology*. – 2007. – Vol. 8, iss. 11. – Art. no. R259 (22 p.). <https://doi.org/10.1186/gb-2007-8-12-r259>

177. Smith R. C., Marra J., Perry M. J., Baker K. S., Swift E., Buskey E., Kiefer D. A. Estimation of a photon budget for the upper ocean in the Sargasso Sea // *Limnology and Oceanography*. – 1989. – Vol. 34, iss. 8. – P. 1673-1693. <https://doi.org/10.4319/lo.1989.34.8.1673>
178. Solhaug K. A., Xie L., Gauslaa Y. Unequal allocation of excitation energy between photosystem II and I reduces cyanolichen photosynthesis in blue light // *Plant and Cell Physiology*. – 2014. – Vol. 55, iss. 8. – P. 1404-1414.
179. Sosik H. M. Storage of marine particulate samples for light-absorption measurements // *Limnology and Oceanography*. – 1999. – Vol. 44, iss. 4. – P. 1139-1141. <https://doi.org/10.4319/lo.1999.44.4.1139>
180. Stomp M., Huisman J., Jong F., Veraart A. J., Gerla D., Rijkeboer M., Ibelings B. W., Wollenzien U. I. A., Stal L. J. Adaptive divergence in pigment composition promotes phytoplankton biodiversity // *Nature*. – 2004. – Vol. 432. – P. 104-107. <https://doi.org/10.1038/nature03044>
181. Strickland J. D., Parsons T. R. Pigment analysis: spectrophotometric determination of chlorophylls and total carotenoids // Strickland J. D., Parsons T. R. *A practical handbook of seawater analysis*. – Ottawa : Fisheries Research Board of Canada, 1972. – P. 185-193.
182. Sun J., Liu D. Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton // *Journal of Plankton Research*. – 2003. – Vol. 25, iss. 11. – P. 1331-1346. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbg096>
183. Suslin V., Churilova T. A regional algorithm for separating light absorption by chlorophyll-a and colored detrital matter in the Black Sea using 480-560 nm bands from ocean color scanners // *International Journal of Remote Sensing*. – 2016. – Vol. 37, iss. 18. – P. 4380-4400. <https://doi.org/10.1080/01431161.2016.1211350>
184. Suslin V. V., Korolev S. N., Kucheryaviy A. A., Churilova T. Ya., Krivenko O. V. Photosynthetically available radiation on surface of the Black Sea based on ocean color data // *Proceedings of SPIE : 21st International Symposium on Atmospheric and Ocean Optics: Atmospheric Physics*. – 2015. – Vol. 9680. – P. 96800T. <https://doi.org/10.1117/12.2203660>

185. Suzuki K., Kishino M., Sasaoka K., Saitoh S.-I., Saino T. Chlorophyll-specific absorption coefficients and pigments of phytoplankton off Sanriku, Northwestern North Pacific // *Journal of Oceanography*. – 1998. – Vol. 54. – P. 517-526. <https://doi.org/10.1007/BF02742453>
186. Takahashi M., Ichimura S., Kishino M., Okami N. Shade and chromatic adaptation of phytoplankton photosynthesis in a thermally stratified sea // *Marine Biology*. – 1989. – Vol. 100, iss. 3. – P. 401-409. <https://doi.org/10.1007/BF00391156>
187. Tandeau de Marsac N. Occurrence and nature of chromatic adaptation in cyanobacteria // *Journal of Bacteriology*. – 1977. – Vol. 130, iss. 1. – P. 82-91. <https://doi.org/10.1128/jb.130.1.82-91.1977>
188. Tandeau de Marsac N., Houmard J. Complementary chromatic adaptation: physiological conditions and action spectra // *Methods in Enzymology*. – 1988. – Vol. 167. – P. 318-328. [https://doi.org/10.1016/0076-6879\(88\)67037-6](https://doi.org/10.1016/0076-6879(88)67037-6)
189. Tassan S., Ferrari G. An alternative approach to absorption measurements of aquatic particles retained on filters // *Limnology and Oceanography*. – 1995. – Vol. 40, iss. 8. – P. 1358-1368. <https://doi.org/10.4319/lo.1995.40.8.1358>
190. Ting C. S., Rocap G., King J., Chisholm S. W. Cyanobacterial photosynthesis in the oceans: the origins and significance of divergent light-harvesting strategies // *Trends in Microbiology*. – 2002. – Vol. 10, iss. 3. – P. 134-142. [https://doi.org/10.1016/S0966-842X\(02\)02319-3](https://doi.org/10.1016/S0966-842X(02)02319-3)
191. Tomas C. R. Identifying marine phytoplankton. – San Diego ; New York ; Boston : Academic press, 1997. – 858 p.
192. The Black Sea Environment / Eds : A. G. Kostianoy, A. N. Kosarev. – Berlin ; Heidelberg : Springer-Verlag, 2008. – 457 p.
193. Uysal Z. Pigments, size and distribution of *Synechococcus* spp. in the Black Sea // *Journal of Marine Systems*. – 2000. – Vol. 24, iss. 3-4. – P. 313-326. [https://doi.org/10.1016/S0924-7963\(99\)00092-5](https://doi.org/10.1016/S0924-7963(99)00092-5)
194. Veski M., Jeffrey S. W. Effect of blue-green light on photosynthetic pigments and chloroplast structure in unicellular marine algae from six classes // *Journal of*

- Phycology. – 1977. – Vol. 13, iss. 3. – P. 280-288. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1977.tb02928.x>
195. Wallen D. G., Geen G. H. Light quality in relation to growth, photosynthetic rates and carbon metabolism in two species of marine plankton algae // Marine Biology. – 1971. – Vol. 10. – P. 34-43. <https://doi.org/10.1007/BF02026764>
 196. Wallen D. G., Geen G. H. Light quality and concentration of proteins RNA, DNA, and photosynthetic pigments in two species of marine plankton algae // Marine Biology. – 1971. – Vol. 10. – P. 44-51. <https://doi.org/10.1007/BF02026765>
 197. Waterbury J. B., Watson F. W., Valois F. W., Franks D. G. Biological and ecological characterization of the marine unicellular cyanobacterium *Synechococcus* // Photosynthetic picoplankton. – Ottawa : Canadian Department of Fisheries and Oceans, 1986. – P. 71-120.
 198. Werdell P. J., McKinnon L. I. W., Boss E., Ackleson S. G., Craig S. E., Gregg W. W., Lee Z., Maritorena S., Roesler C. S., Rousseaux C. S., Stramski D., Sullivan J. M., Twardowski M. S., Tzortziou M., Zhang X. An overview of approaches and challenges for retrieving marine inherent optical properties from ocean color remote sensing // Progress in Oceanography. – 2018. – Vol. 160. – P. 186-212. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2018.01.001>
 199. Williams P. J. B, Thomas D. N., Reynolds C. S. Phytoplankton productivity: carbon assimilation in marine and freshwater ecosystems. – Oxford : Blackwell Science, 2002. – 402 p.
 200. Wozniak B., Dera J., Koblentz–Mishke O. J. Modeling the relationship between primary production, optical properties and nutrients in the sea (as a basis for indirectly estimating primary production // Ocean Optics XI : Proceedings of Society of Photo-Optical Instrumentation Engineers (SPIE). – 1992. – Vol. 1750. – P. 246-275. <https://doi.org/10.1117/12.140655>
 201. Wynne D., Rhee G. Y. Effects of light intensity and quality on the relative N and P requirements (the optimum N : P ratio) of marine algae // Journal of Plankton Research. – 1986. – Vol. 8, iss. 1. – P. 91-103. <https://doi.org/10.1093/plankt/8.1.91>

202. Yunev O. A., Moncheva S., Carstensen J. Longterm variability of vertical chlorophyll a and nitrate profiles in the open Black Sea: Eutrophication and climate change // Marine Ecology Progress Series. – 2005. – Vol. 294. – P. 95-107. <https://doi.org/10.3354/meps294095>
203. Zarrouk C. Contribution à l'étude d'une cyanophycée. Influence de divers facteurs physiques et chimiques sur la croissance et la photosynthèse de *Spirulina maxima* (Stech. et Gardner) Geitler. Ph.D. thesis. – Paris, 1966. – 138 p.
204. Zonneveld C. Light-limited microalgal growth: a comparison of modelling approaches // Ecological Modelling. – 1998. – Vol. 113B iss. 1-3. – P. 41-54. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(98\)00133-1](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(98)00133-1)