

На правах рукописи

ЕФИМОВА Татьяна Владимировна

**ДЕЙСТВИЕ СПЕКТРАЛЬНОГО СОСТАВА СВЕТА НА СТРУКТУРНЫЕ И
ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ МИКРОВОДОРОСЛЕЙ**

1.5.16 – Гидробиология

Автореферат

диссертации на соискание учёной степени

кандидата биологических наук

Севастополь – 2021

Работа выполнена в отделе экологической физиологии водорослей и в научно-исследовательском центре геоматики Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН», г. Севастополь

Научный руководитель:

Финенко Зосим Зосимович – доктор биологических наук, профессор

Официальные оппоненты:

Соловченко Алексей Евгеньевич – доктор биологических наук, профессор кафедры биоинженерии биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, г. Москва

Микаэлян Александр Сергеевич – доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории структуры и динамики планктонных сообществ Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН», г. Москва

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Тихоокеанский океанологический институт им. В.И. Ильичева Дальневосточного отделения Российской академии наук РАН» (ТОИ ДВО РАН), г. Владивосток

Защита диссертации состоится «25» февраля 2022 года в 10:00 часов на заседании диссертационного совета Д 24.1.221.01 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Федеральном исследовательском центре «Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН», по адресу: 299011, РФ, г. Севастополь, проспект Нахимова, 2. E-mail: dissovet@ibss-ras.ru

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке ФИЦ ИнБЮМ по адресу: 299011, РФ, г. Севастополь, проспект Нахимова, 2, или на сайте: <https://ibss-ras.ru/science/dissertation-council/announcement/index.php>

Автореферат разослан «__» _____ 20 г.

Ученый секретарь диссертационного совета, кандидат биологических наук

Поспелова Наталья Валериевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования и степень её разработанности.

Разнообразие фитопланктона по видовому составу и функциональным характеристикам связано с адаптацией фитопланктонного сообщества к условиям среды. Основными абиотическими факторами среды являются температура воды, биогенная обеспеченность и освещенность (Винберг, 1960). Среди перечисленных факторов свет является наиболее значимым, определяющим основную процент вариабельности структурно-функциональных характеристик фитопланктона (Kirk, 2011). 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 (Ерлов, 1980). Вода поглощает длинноволновую часть излучения в диапазоне фотосинтетически активной радиации (PAR), а окрашенное растворённое и взвешенное органическое вещество – коротковолновую часть PAR (Schofield et al., 2004; Werdell et al., 2018). Вследствие этого свет, достигающий нижних горизонтов эвфотической зоны, преимущественно состоит из синего или сине-зелёного излучения низкой интенсивности (Kirk, 2011; Вазюля, Шеберстов, 2017). В олиготрофных водах наиболее глубоко проникает излучение в диапазоне 470-500 нм (синий свет) (Маньковский, 1996; Morel et al., 1996). 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 – 500-560 нм (Вазюля, Копелевич, 2012; Prezelin et al., 1991). В эвтрофных водоемах такой сдвиг еще более выражен – проникает более длинноволновое (красное) излучение (до ~600 нм).

Фитопланктон в водоемах в результате вертикального перемешивания вод попадает в различные условия. При вертикальной стратификации вод клетки успевают адаптироваться к условиям среды. 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 водорослей и цианобактерий к интенсивности света (без изменения его спектральных свойств) (Falkowski, Raven, 2007). Исследования хроматической адаптации тоже проводились (Kirk, 2011), но в связи с использованной методикой, не исключающей влияние 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 экотипов 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 ~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 ~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 эконих 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.

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.).

Личный вклад соискателя. Диссертационная работа является самостоятельным научным исследованием. Автором выполнен анализ имеющихся литературных данных, спланирован и проведён комплекс экспериментальных и лабораторных работ. Соискатель принимал участие в полевых исследованиях и обработке экспедиционных проб. Полученные результаты, качественно обобщенные и проанализированные автором, явились основой для публикаций регионального и международного уровней. Соискателем самостоятельно сформулированы выводы работы и защищаемые положения.

Структура и объём работы. Диссертация включает введение, 6 глав, выводы, список использованной литературы (204 источника). Общий объём работы 150 страниц. Работа содержит 51 рисунок, 27 таблиц, 19 формул.

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.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во введении обоснована актуальность научного исследования, сформулированы цель и задачи, описана научная новизна работы, изложена практическая и теоретическая значимость исследования, сформулированы положения, выносимые на защиту, указаны сведения о степени достоверности данных и апробации результатов.

Раздел 1. Обзор литературы

В Разделе 1 приводится обзор литературных данных по влиянию света различного спектрального состава (СРСС) на: содержание пигментов, органического углерода и азота в клетках водорослей и цианобактерий, отношение содержания ХЛ *a* к органическому углероду в клетках, поглощение световой энергии пигментами водорослей, квантовый выход фотосинтеза и роста, скорости роста клеток. Показано, что фикобилипротеин-содержащие виды, относящиеся к Cryptophyta и Cyanobacteria, способны к комплементарной хроматической адаптации (КХА). 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. Это

обусловлено тем, что экспериментальные исследования в основном проводились без исключения влияния количества PAR, что не позволило отделить фактор «качества» света и оценить его воздействие.

Раздел 2. Материал и методы исследований

Лабораторные 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, и культура пресноводного вида представителя класса Cyanophyceae *Synechococcus elongatus* (Nägeli) Nägeli штамм IBSS-80, полученного из коллекции отдела биотехнологий и фиторесурсов ФИЦ ИнБЮМ.

В опытах с культурами *I. galbana* и *P. nanum* была использована среда Гольдберг в модификации (Кабанова, 1958); с *Nitzschia* sp. – среда Гольдберг в модификации Кабановой Ю.Г. с добавлением 50 мкмоль Si на литр среды; с *Synechococcus* sp. – среда f/2 (Andersen, 2005); с *S. elongatus* – среда Заррука (Zarrouk, 1966). Культуры выращивали с периодическим разбавлением, поддерживая их в экспоненциальной фазе роста.

В качестве источника света для культуры *Nitzschia* sp. использовали вертикальную световую решётку из люминесцентных ламп белого света Oreol White/15 W, для культур *S. elongatus*, *P. nanum* и *I. galbana* лампу дневного света LIGHTSKY spiral 60 W, для культур *Synechococcus* sp. горизонтальную световую решётку из люминесцентных ламп дневного света ЛДЦ-30. Цветные режимы освещения были получены с помощью цветных фильтров. Световые условия измеряли лабораторным квантометром QSL2101 (Biospherical Instruments Inc.) с сенсором сферической формы (4π). Ёмкости с культурами располагали на разном расстоянии от источника освещения, чтобы обеспечить одинаковое количество поглощенных квантов света в расчете на единичную концентрацию ХЛ *a* (PUR).

Температуру в сосудах с культурами поддерживали в пределах 18-20 °С. С целью обеспечения постоянства газового состава и рН производили круглосуточный барботаж суспензий микроводорослей и цианобактерий аквариумным компрессором «Atman AT-A 1500». Температуру и рН контролировали при помощи лабораторного рН метра рН-150 М.

Полевые исследования. Полевые исследования концентрации ХЛ *a* и спектральных показателей поглощения света пигментами фитопланктона выполнены в Чёрном море в пяти рейсах НИС «Профессор Водяницкий» (ПВ77, ПВ79, ПВ85, ПВ86, ПВ105) с 2014 по 2018 гг., и на озере Байкал в рейсе НИС «Г. Титов» в сентябре 2019 г.

В рейсах ПВ77 и ПВ86 пробы отбирали с помощью кассеты батометров STD-зонда Mark-III (Neil Brown Ocean Sensors, Inc.), а в рейсах ПВ79, ПВ85 и ПВ105 пробы отбирали с помощью кассеты батометров STD-зонда SBE-911plus (Sea Bird Electronics). В экспедиции на НИС «Г. Титов» по озеру Байкал пробы отбирали батометром Нискина, профили температуры, флуоресценции и PAR определяли с помощью STD-зонда JFE Rinko AAQ-177 (Япония).

Пробы отбирали с нескольких горизонтов зоны фотосинтеза, 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. При отсутствии датчика PAR, глубину зоны фотосинтеза (Z_{eu}) рассчитывали по зависимости ослабления света с глубиной (Ведерников, 1989). В июне 2016 г. Z_{eu} определяли по величине диффузного коэффициента ослабления света, которую измеряли с помощью прозрачномера (Латушкин, 2013).

В экспедициях пробы хранили с соблюдением необходимых условий (Sosik, 1999).

Методы измерений. Оптические измерения рейсовых проб, полученных в 2014 г., проводили на спектрофотометре *Specord-M40* (Karl Zeiss Jena), а проб, полученных в 2015 г. и далее, на спектрофотометре *Lambda 35* (PerkinElmer) с интегрирующей сферой. Оптические измерения в лабораторных экспериментах проводили на спектрофотометре *Specord UV-VIS* (Carl Zeiss Jena).

Концентрацию пигментов в культурах водорослей и цианобактерий, в фитопланктоне Чёрного моря (ПВ79, ПВ85, ПВ86, ПВ105), и озера Байкал определяли спектрофотометрическим методом (ГОСТ 17.1.4.02-90, 1999; Lorenzen, 1967). Содержание пигментов в фитопланктоне в рейсе ПВ77 определяли флуориметрическим методом (Holm-Hansen et al., 1965) в модификации (Юнев, Берсенева, 1986).

Спектры показателей поглощения света пигментами клеток (a_{ph}) измеряли по методике «количественного определения на увлажненных фильтрах» (Mitchell, Kieffer, 1988). Пигменты удаляли из взвешенного вещества на фильтрах согласно методикам (Kishino et al., 1985; Tassan, Ferrari, 1995). Коррекцию поглощения (β -correction) выполняли в соответствии с (Mitchell, 1990; Moore et al., 1995). Средний по спектру поглощённых квантов показатель поглощения света пигментами, нормированный на содержание ХЛ a ($a_{ph/chl}^*$) был рассчитан согласно (Morel, 1978).

У всех исследованных видов, за исключением штаммов цианобактерий *Synechococcus* sp., содержание органического углерода и азота определяли методом газо-адсорбционного хроматографического анализа (Grasshoff et al., 1983) на CHN-1 анализаторе. У цианобактерий *Synechococcus* sp. штаммы BS9001 и WH5701 величину внутриклеточного углерода рассчитывали в зависимости от объема клеток в соответствии с (Menden-Deuer, Lessard, 2000).

Численность и объём клеток измеряли с помощью светового микроскопа. Скорость роста клеток определяли по изменению их численности (Andersen, 2005).

Численность, размер клеток и содержание ХЛ a и фикоэритрина (ФЭ) в относительных единицах в клетках *Synechococcus* sp. BS9001 и WH5701, и в клетках 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 (Marie et al., 1999; Schapira et al., 2010). Обработку данных проводили с помощью программы Flowing Software v. 2.5.0 (Perttu Terho, Turku Centre for Biotechnology, University of Turku, Finland, www.flowingsoftware.com).

Раздел 3. Влияние спектрального состава света на структурные характеристики микроводорослей и цианобактерий

Внутриклеточное содержание пигментов. В клетках микроводорослей величина отношения пигментов КР к ХЛ *a* (КР/ХЛ *a*) при адаптации к СРСС составляла для культуры *Nitzschia* sp. $0,49 \pm 0,07$ г/г, для культуры *I. galbana* - $0,65 \pm 0,1$ г/г и для культуры *P. Nanum* - $0,50 \pm 0,07$ г/г. У Цианобактерия КХА заключается в изменении отношения их основных светопоглощающих пигментов фикобилинов. У фикоэритрин (ФЭ)-содержащего вида *Synechococcus* BS9001 отношение пигментов ФЭ/ХЛ *a* в клетках не изменялось при адаптации к СРСС и составляло $2,0 \pm 0,1$. Виды цианобактерий, фикобилисомы которых содержат фикоцианин (ФЦ), но не содержат ФЭ (штамм WH5701), не обладают способностью к КХА (Everroad et al., 2006).

Спектры оптической плотности пигментов в ацетоновых экстрактах (*in vitro*). Формы спектров оптической плотности ($OD(\lambda)$) ацетоновых экстрактов пигментов, нормированных на значение OD на длине волны красного максимума в спектре ~ 664 нм ($OD(664)$), и величина отношения OD в синем максимуме спектра на длине волны ~ 430 нм ($OD(430)$) к $OD(664)$ (R_{ac}), отражающая изменение соотношения КР/ХЛ *a* в клетках, у культур микроводорослей не зависели от спектральных характеристик света (Рис. 1).

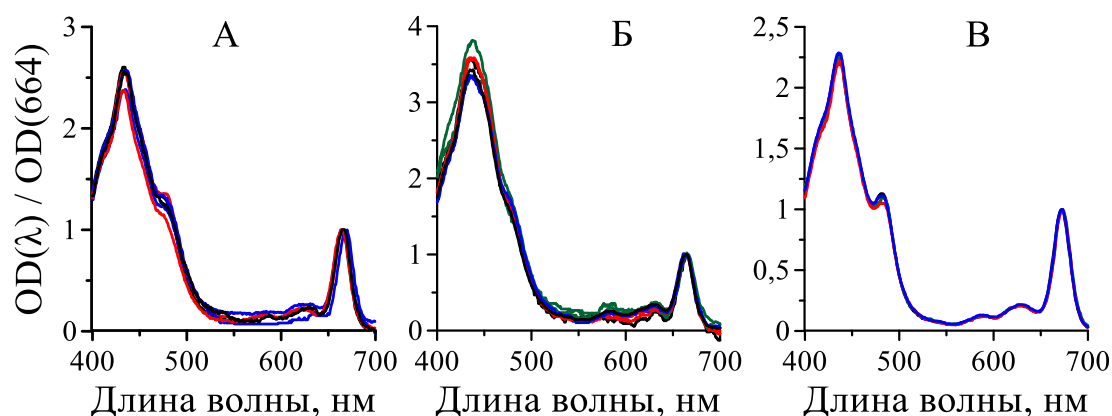


Рисунок 1 – Спектры оптической плотности пигментов в ацетоновом экстракте, нормированные на OD на длине волны 664 нм, при адаптации культур к свету различного спектрального состава (— белый, — красный, — синий, — зелёный): А – *Nitzschia* sp., Б – *Isochrysis galbana*, В – *Prorocentrum nanum*

Размеры клеток. У культуры микроводоросли *Nitzschia* sp. отмечено увеличение объёма клеток при адаптации к синему свету (98 ± 10 мкм³) по сравнению с белым (50 ± 5 мкм³) светом, что сопровождалось увеличением содержания органического углерода (С) в клетках. У культур цианобактерий *Synechococcus* spp. WH5701 и BS9001 объёмы клеток не зависели от адаптации к СРСС и составляли в среднем $1,3 \pm 0,081$ мкм³ и $1,1 \pm 0,01$ мкм³, соответственно.

Содержание органического углерода и азота в клетках микроводорослей и цианобактерий. Изменения внутриклеточного содержания С и азота (N) коррелировали с изменениями содержания пигментов в клетках водорослей и цианобактерий, и были обусловлены изменением объёма клеток. При этом величина отношения С/N не зависела от спектрального состава света в период экспоненциальной фазы роста, и составляла для *Nitzschia* sp. $6,9 \pm 0,9$ г/г, для *I. galbana* $6,0 \pm 0,9$ г/г, для *P. nanum* $5,4 \pm 0,6$ г/г, для *S. elongatus* $5,8 \pm 0,4$ г/г. В связи с тем, что N–содержащим структурным элементом клетки является белок, то неизменность отношения С/N позволяет сделать вывод о постоянстве направленности биосинтеза клетки при росте на СРСС.

Отношение органического углерода к хлорофиллу *a* в клетках микроводорослей и цианобактерий. Не обнаружено изменения величины отношения С/ХЛ *a* в клетках, которая для культуры *Nitzschia* sp. составляла в среднем 33 ± 6 г/г, для *I. galbana* – 56 ± 10 г/г, для *P. nanum* – 29 ± 5 г/г, для *S. elongatus* – 35 ± 6 г/г и для *Synechococcus* sp. WH5701 – $6,5 \pm 0,7$ г/г.

Раздел 4. Влияние спектрального состава света на функциональные характеристики микроводорослей и цианобактерий

Скорость роста микроводорослей и цианобактерий. Не обнаружено влияния СРСС на скорость роста (μ) клеток микроводорослей. У культуры *Nitzschia* sp. в период экспоненциальной фазы роста значения μ на белом свету составляли $1,1 \pm 0,2$ деления/сутки, на красном свету – $1,2 \pm 0,2$ деления/сутки и на синем свету – $1,0 \pm 0,2$ деления/сутки. У культуры *I. galbana* значения μ на белом свету составляли $1,1 \pm 0,1$ деления/сутки, на красном свету – $1,0 \pm 0,1$ деления/сутки,

на синем свете – $1,0 \pm 0,2$ деления/сутки и на зелёном свете – $1,1 \pm 0,2$ деления/сутки.

У цианобактерий значение μ было наибольшим в условиях освещения светом, комплементарным по своим спектральным характеристикам с полосой поглощения фикобилинов. У ФЦ-содержащих цианобактерий в период экспоненциальной фазы роста показатели μ на красном свете составляли в среднем $1,2 \pm 0,2$ деления/сутки, и были в ~ 2 раза больше, чем на синем свете. У ФЭ-содержащей цианобактерии значения μ на зелёном свете составляли в среднем $0,6 \pm 0,1$ деления/сутки, и на 50% превышали μ на синем свете.

Поглощение света микроводорослями и цианобактериями. У культур микроводорослей всех исследованных таксономических групп (Bacillariophyceae, Coscolithophyceae и Dinophyceae) формы спектров показателей поглощения света ($a_{ph}(\lambda)$) не различались при адаптации к СРСС (Рис. 2 А-В). Величины удельных (нормированных на содержание хлорофилла *a*) показателей поглощения света ($a_{ph/chl}(\lambda)$) в красном максимуме спектра на длине волны ~ 678 нм ($a_{ph/chl}(678)$) и в синем максимуме на длине волны ~ 438 нм ($a_{ph/chl}(438)$) у культуры *Nitzschia* sp. составляли $0,020 \pm 0,003$ м²/мг ХЛ *a* и $0,029 \pm 0,004$ м²/мг ХЛ *a*, у культуры *I. galbana* $0,018 \pm 0,003$ м²/мг ХЛ *a* и $0,033 \pm 0,006$ м²/мг ХЛ *a*, и у культуры *P. nanum* $0,015 \pm 0,002$ м²/мг ХЛ *a* и $0,022 \pm 0,003$ м²/мг ХЛ *a*, соответственно. Полученные данные свидетельствует о неизменности пигментного состава и степени упаковки пигментов в клетках в условиях вариабельности «качества» света в среде.

У культур цианобактерий не обнаружено изменения формы спектров показателей $a_{ph}(\lambda)$, которое отображало бы изменение доли светопоглощающих пигментов фикобилинов в общем пигментном составе клеток (Рис. 2Г-3Е). У ФЦ-содержащей цианобактерии *S. elongatus* величины удельных показателей $a_{ph/chl}(678)$, $a_{ph/chl}(438)$ и $a_{ph/chl}(620)$ (соответствует полосе поглощения света пигментом ФЦ) составили $0,026 \pm 0,004$, $0,044 \pm 0,007$ и $0,025 \pm 0,003$ м²/мг ХЛ *a*, соответственно. У ФЦ-содержащей цианобактерии *Synechococcus* sp. WH5701 величина $a_{ph/chl}(438)$ на синем свете ($0,052 \pm 0,005$ м²/мг ХЛ *a*) увеличилась в $\sim 1,5$ раза, по сравнению с белым светом ($0,033 \pm 0,003$ м²/мг ХЛ *a*), что обусловлено увеличением содержания в клетках пигментов КР на синем свете, а величины

$a_{\text{ph/chl}}(620)$ и $a_{\text{ph/chl}}(678)$ составляли $0,018 \pm 0,003$ м²/мг ХЛ *a* и $0,022 \pm 0,004$ м²/мг ХЛ *a*, соответственно. Отсутствие У ФЭ- и ФЦ- содержащих цианобактерий значимых изменений в отношении пиков поглощения, соответствующих пигментам фикобилинам и ХЛ *a*, подтверждает неизменность соотношения пигментов ХЛ *a*/ФЭ и ХЛ *a*/ФЦ в клетках.

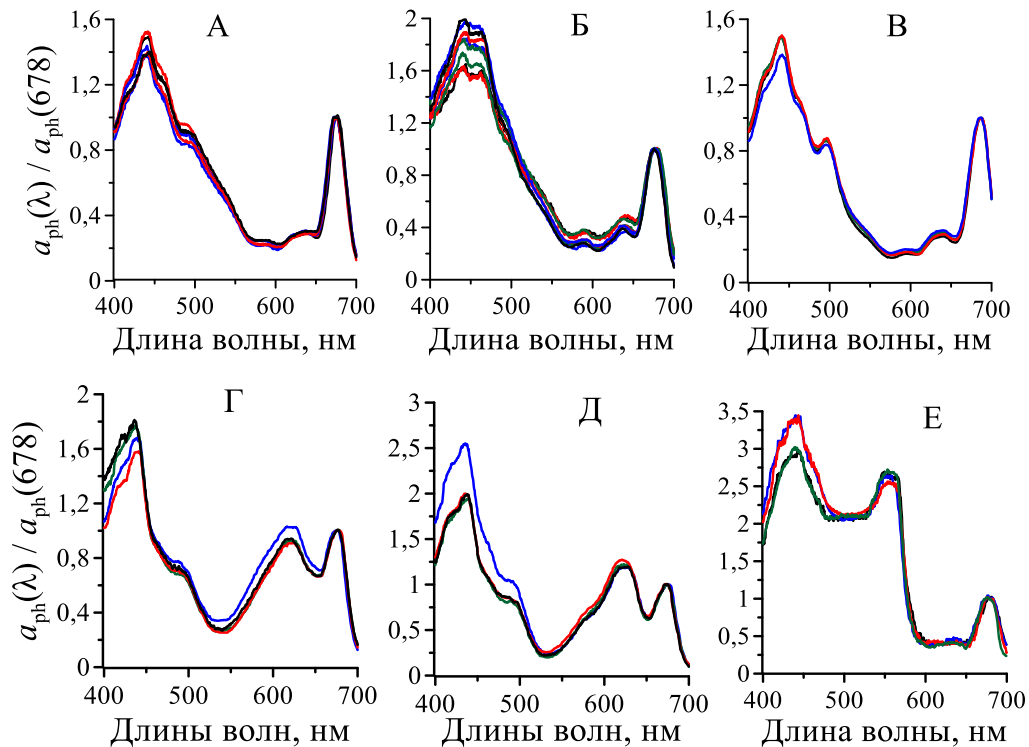


Рисунок 2 – Спектры показателей поглощения света пигментами водорослей и цианобактерий ($a_{\text{ph}}(\lambda)$), нормированные на значение $a_{\text{ph}}(\lambda)$ на длине волны 678 нм ($a_{\text{ph}}(\lambda)/a_{\text{ph}}(678)$), при адаптации культур к свету различного спектрального состава (— белый, — красный, — синий, — зелёный): А – *Nitzschia* sp., Б – *Isochrysis galbana*, В – *Prorocentrum nanum*, Г – *Synechococcus elongatus*, Д – *Synechococcus* sp. WH5701, Е – *Synechococcus* sp. BS9001

Квантовый выход роста. У ФЦ-содержащих цианобактерий, в отличие от микроводорослей, отмечено увеличение квантового выхода роста (ϕ_{μ}) при адаптации к красному свету ($0,11 \pm 0,01$ моль С/моль квантов), комплементарному полосе поглощения ФЦ, и уменьшение ϕ_{μ} при адаптации к синему свету ($0,050 \pm 0,01$ и $0,011 \pm 0,001$ моль С/моль квантов у *S. elongatus* и *Synechococcus* sp. WH5701, соответственно), не поглощаемом ФЦ.

Раздел 5. Хроматическая адаптация фитопланктонного сообщества Чёрного моря

Светопоглощающие характеристики фитопланктона. В период исследований термоклин (ТК) разделял слой существования фитопланктона на два квазиизолированных слоя: верхний квазиоднородный слой (ВКС) и слой нижней части зоны фотосинтеза. В ВКС на спектрах $a_{ph}(\lambda)$ отмечено два максимума: на длинах волн ~ 438 нм и ~ 678 нм (Рис. 3).

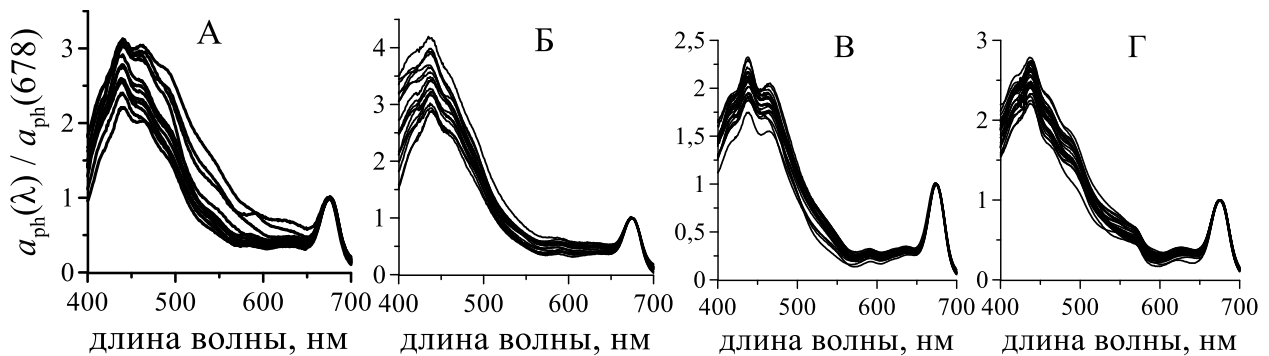


Рисунок 3 – Спектры показателей поглощения света пигментами фитопланктона в поверхностном слое вод, нормированные на поглощение на длине волны ~ 678 нм ($a_{ph}(\lambda)/a_{ph}(678)$): А – в Чёрном море в сентябре 2015 г., Б – в Чёрном море в мае-июне 2016 г., В – в Чёрном море в ноябре-декабре 2018 г., Г – в озере Байкал в сентябре 2019 г.

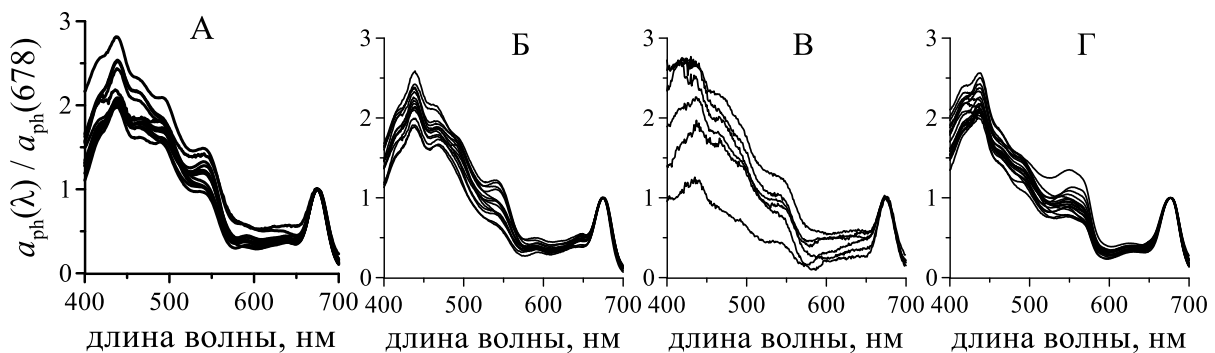


Рисунок 4 – Спектры показателей поглощения света пигментами фитопланктона под термоклинном, нормированные на поглощение на длине волны ~ 678 нм ($a_{ph}(\lambda)/a_{ph}(678)$): А – в Чёрном море в сентябре 2015 г., Б – в Чёрном море в мае-июне 2016 г., В – в Чёрном море в ноябре-декабре 2018 г., Г – на озере Байкал в сентябре 2019 г.

На глубинах под ТК (от 20 м в Чёрном море и от 15 м в озере Байкал, и до глубин с уровнем облученности $\sim 1-0,1\%$ PAR) на спектрах $a_{ph}(\lambda)$ появился локальный максимум на длине волны ~ 550 нм. По мере заглубления и приближения к нижней границе зоны фотосинтеза локальный пик на ~ 550 нм становится более выраженными и появляется пик на ~ 490 нм (Рис. 4). Эти пики соответствуют полосам поглощения света фикобилинами фикоуробилином (~ 490 нм) и фикоэритробилином (~ 550 нм).

Оценка эффективности поглощения света глубинным фитопланктоном в сравнении с поверхностным (Рис. 5) показала, что изменения в форме спектров показателей $a_{ph}(\lambda)$ приводят к увеличению поглощения света в волновом диапазоне, соответствующем сине-зеленому свету, проникающему к нижней границе зоны фотосинтеза (Вазюля, Шеберстов, 2017). Способность фитопланктона к поглощению сине-зеленого света заметно увеличивалась с глубиной.

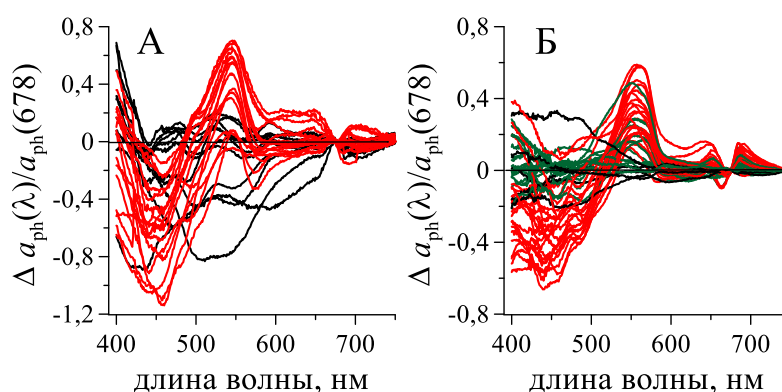


Рисунок 5 – Разница ($\Delta(a_{ph}(\lambda)/a_{ph}(678))$) в спектральном составе спектров поглощения света пигментами фитопланктона ($a_{ph}(\lambda)$) между поверхностным слоем и глубиной (каждый спектр был нормирован на $a_{ph}(\lambda)$ в красном максимуме спектра (678 нм)): А – в сентябре 2015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

Вертикальное распределение пигментов и видового состава. В тёплый период года концентрация ХЛ a в сумме с феопигментами ($C_{a+\phi}$) в поверхностном

слое Чёрного моря в сентябре 2014 и 2015 гг. варьировала от 0,20 до 0,38 мг/м³. Под ТК величины $C_{a+\phi}$ были выше, и максимальные значения $C_{a+\phi}$ в 2014 г. достигали 1,1 мг/м³, в 2015 г. – 2,9 мг/м³. В конце мая–июне 2016 г. величина $C_{a+\phi}$ в поверхностном слое изменялась от 0,28 до 0,64 мг/м³, а в глубинном максимуме ХЛ *a* величина $C_{a+\phi}$ достигала 1,4 мг/м³ в мае и 0,95 мг/м³ в июне.

В зимний период (ноябрь–декабрь 2018 г.) отмечено сравнительно однородное вертикальное распределение $C_{a+\phi}$ в пределах ВКС, и значения $C_{a+\phi}$ были в ~3 раза выше, чем в тёплый период года (от 0,80 до 1,8 мг/м³). В слое под ТК величина $C_{a+\phi}$ была на порядок меньше, чем в ВКС, и составляла 0,060–0,25 мг/м³.

В озере Байкал в сентябре 2019 г. значения $C_{a+\phi}$ в поверхностном слое варьировали от 0,90 до 2,7 мг/м³. При наличии ТК в пределах Z_{eu} , наблюдался глубинный максимум ХЛ *a* в слое под ТК, где значения $C_{a+\phi}$ были в 1,5–6 раз больше, чем в поверхностном слое. На станциях с ТК, заглубленным до нижней границы Z_{eu} , наблюдалось относительно однородное распределение $C_{a+\phi}$ в пределах Z_{eu} .

Оценка содержания ФЭ в клетках пикопланктона в Чёрном море в сентябре 2014 г. выявила его небольшое количество в ВКС и значительное увеличение в слое 40-50 м, находящемся ниже слоя максимума ХЛ *a* и глубже 1% уровня PAR. В сентябре 2015 г. и мае 2016 г. максимум численности ФЭ-содержащего пикопланктона также отмечался в нижней части Z_{eu} . Результаты исследований на о. Байкал свидетельствуют, что виды ФЭ-содержащих микроводорослей тоже могут доминировать в глубинном сообществе фитопланктона.

В мезотрофных водах к нижней границе Z_{eu} проникает преимущественно синезеленая часть спектра (Вазюля, Шеберстов, 2017), и стратификация вод приводит к «запиранию» фитопланктонного сообщества в слое под ТК при специфическом спектральном составе света. ФЭ-содержащие виды за счёт специфического пигментного состава получают конкурентные преимущества перед другими видами в глубинном сообществе и более эффективно поглощают свет в диапазоне излучения ~500-560 нм, что является причиной увеличения их численности и доминирования в сообществе фитопланктона около нижней границы Z_{eu} .

Раздел 6. Обсуждение

В условиях светового лимитирования физиологические процессы в клетках направлены на повышение эффективности основных процессов фотосинтеза: поглощения световой энергии и её утилизации (Falkowski, Raven, 2007). В этих условиях величина μ пропорциональна содержанию ХЛ *a* в клетках, показателю $a_{ph/chl}(\lambda)$ и ϕ_{μ} (Kirk, 2011). Следовательно, при неизменной внутриклеточной концентрации ХЛ *a* и сбалансированности по количеству поглощенных квантов величина μ изменялась в связи с влиянием квантового выхода. Так, при росте ФЦ-содержащих цианобактерий на синем свете пигмент ФЦ, эффективный в красном диапазоне, не участвовал в поглощении света. В связи с тем, что у цианобактерий ХЛ *a* сосредоточен в основном в фотосистеме 1 (ФС1), а фикобилины являются светособирающими пигментами для обеих фотосистем (Rakhimberdieva al., 2001), на синем свете, где фикобилины не работают, возникает дефицит энергии, передаваемой на реакционный центр фотосистемы 2 (ФС2). Уменьшение линейного транспорта электронов от ФС2 к ФС1 лимитирует эффективность использования поглощённых синих квантов в фотосинтезе и росте цианобактерий, и приводит к снижению квантового выхода роста на синем свете. Таким образом, у цианобактерий, в отличие от микроводорослей, в условиях светового лимитирования скорость роста зависит не от общего количества квантов, поглощённых пигментами, а только от доли квантов, поглощённых фикобилинами, что связано с особенностью строения и функционирования фотосинтетического аппарата цианобактерий (Стадничук и соавт., 2015).

У цианобактерий, имеющих специфический пигментный набор по фикобилинам и не способных к КХА, адаптация к спектральным световым условиям, комплементарным полосе поглощения их фикобилинов, вероятно, закрепляется на генетическом уровне (Palenik, 2001). Низкая эффективность использования ФЦ-содержащими цианобактериями в фотосинтезе квантов света, не доступных для поглощения ФЦ, может являться причиной их малой конкурентной способности к росту на глубинах с преимущественным проникновением синего или сине-зеленого излучения. Так, «цветение» ФЦ-содержащих цианобактерий встречается в верхнем слое эвтрофных водоёмов (Андреева и соавт., 2020). В

мезотрофных водах ФЦ-содержащие цианобактерии могут достигать значительной численности в поверхностных водах прибрежных районов (Uysal., 2000).

Появление на спектрах показателей $a_{ph}(\lambda)$ под ТК пика на длине волны ~ 550 нм связано с доминированием ФЭ-содержащего фитопланктона. Совпадение полосы поглощения ФЭ со спектральными свойствами проникающего на глубину света определяет способность ФЭ-содержащих микроводорослей и цианобактерий более эффективно поглощать сине-зелёный свет низкой интенсивности. Расчёты показывают, что на глубине, соответствующей 0,1% PAR, увеличение поглощения света пигментами фитопланктона на единицу ХЛ a за счёт поглощения света пигментом ФЭ возрастает на 20-30% (Рис. 6).

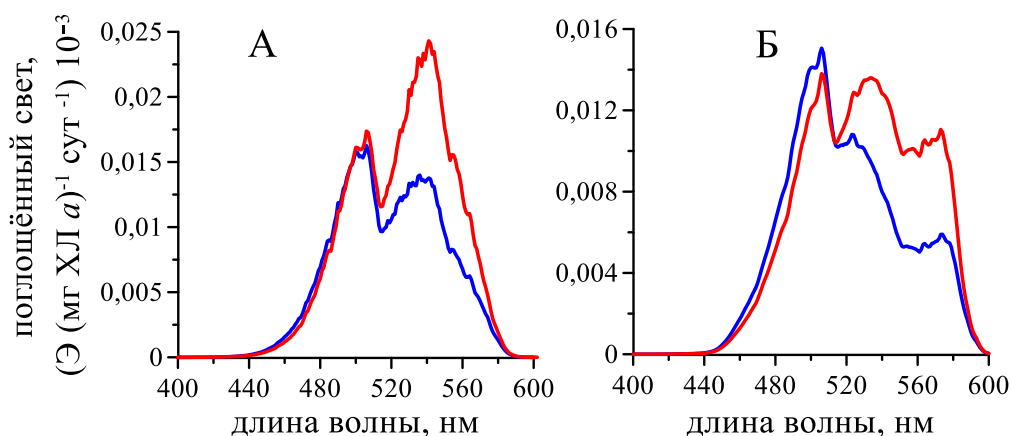


Рисунок 6 – Поглощение света пигментами фитопланктона на глубине, соответствующей 0,1% PAR (— для спектров удельных показателей поглощения света пигментами фитопланктона ($a_{ph/chl}(\lambda)$) без пика на длине волны ~ 550 нм, — для спектров $a_{ph/chl}(\lambda)$ с выраженным пиком на длине волны ~ 550 нм): А – в Чёрном море в сентябре 2015 г., Б – в озере Байкал в сентябре 2019 г.

При характерной для данного периода года падающей на поверхность моря интенсивности PAR $\sim 800-1000$ мкЭ $m^{-2} c^{-1}$ (Suslin et al., 2015) 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 (Falkowski, Raven, 2007)) проникает соответственно 8-10 мкЭ $m^{-2} c^{-1}$. Однако фактическая компенсационная глубина непостоянна и трудна для измерения (Platt et al., 1990).

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. На спектрах показателей $a_{ph}(\lambda)$, полученных в озере Байкал, также отмечены выраженные локальные пики на длине волны ~550 нм на глубинах, находящихся ниже 1% PAR и локального максимума ХЛ a . Это свидетельствует о том, что у ФЭ-содержащих цианобактерий и микроводорослей значение компенсационной глубины больше, чем у других таксонов в сообществе фитопланктона.

Таким образом, видоспецифическая способность ФЭ-содержащего фитопланктона поглощать сине-зеленый свет даёт ему конкурентное преимущество перед другими таксономическими группами фитопланктона (*Bacillariophyceae*, *Soccolithophyceae*) 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 облученности. Тот факт, что благодаря ФЭ цианобактерии и криптофитовые водоросли поглощают свет в коротковолновой части спектра более эффективно, чем другие таксоны, является основой для преимущественного развития ФЭ-содержащих видов в нижней части зоны фотосинтеза, причем слой их обилия заглубляется относительно слоя глубинного максимума ХЛ a .

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 сине-зеленый 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 бóльшем показателе компенсационной глубины у фикоэритрин-содержащих видов, в сравнении с другими таксонами в сообществе фитопланктона.

Список основных работ, опубликованных автором по теме диссертационного исследования:

в изданиях из списка Web of Science и/или Scopus:

1. 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, article 90. – 14 p.

2. 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, suppl. 1. – P. 123-136.

3. 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.

4. **Efimova T. V.**, Churilova T. Y., Mukhanov V. S. The Influence of Light of Different Spectral Qualities on the Photosynthetic Characteristics of C-Phycocyanine-Containing Cyanobacteria *Synechococcus* sp. WH5701 // *Russian Journal of Marine Biology*. – 2020. – Vol. 46, iss. 2. – P. 105-112.

5. 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 Черного моря // *Фундаментальная и прикладная гидрофизика*. – 2020. – Т. 13, № 2. – С. 43-50.

в рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК РФ и ВАК Украины (опубликованные до 2014 г.):

6. **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.

7. **Ефимова Т. В.**, Акимов А. И. Влияние спектрального состава света на рост и содержание пигментов в цианобактерии *Synechococcus elongatus* Nägeli // *Морской экологический журнал*. – 2010. – Т. 9, № 1. – С. 33 – 38.

8. **Ефимова Т. В.** Влияние спектрального состава света на содержание пигментов в клетках микроводорослей // *Морской экологический журнал*. – 2011. – Т. 10, № 2. – С. 22 – 28.

9. **Ефимова Т. В.** Влияние спектрального состава света на фотобиологические характеристики *Isochrysis galbana* Parke, 1949 // *Морской экологический журнал*. – 2013. – Т. 12, № 4. – С. 37 – 44.

10. 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.

11. 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.

12. **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. – № 4-6. – С. 106-115.

в других изданиях:

13. 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 Черного моря: параметризация поглощения света фитопланктоном в осенний и летний периоды // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. – 2014. – Вып. 28. – С. 320-333.

14. **Ефимова Т. В.**, Чурилова Т. Я. Адаптация динофитовой микроводоросли *Prorocentrum nanum* к свету различного спектрального состава // Современные вопросы экологического мониторинга водных и наземных экосистем : материалы Междунар. науч. конф. молодых ученых (Ростов-на-Дону, 26 - 29 октября 2015 г.). – Ростов-на-Дону : ФГБНУ «АзНИИРХ», 2015. – С. 91-96.

15. **Ефимова Т. В.**, Моисеева Н. А., Чурилова Т. Я., Кривенко О. В. 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.

16. **Ефимова Т. В.**, Чурилова Т. Я., Акимов А. И., Моисеева Н. А. Хроматическая адаптация микроводорослей Чёрного моря // Океанологические исследования : материалы VII конф. молодых ученых (Владивосток, 16 – 20 мая 2016 г.). – Владивосток : Дальнаука, 2016. – С. 152-155.

17. 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. 104664C. – 11 p.

18. **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. – 2019. – Vol. 11208. – P. 112084V.

19. 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. – iss. 4. – P. 281-285.

20. 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.

21. **Ефимова Т. В.**, Чурилова Т. Я., Моисеева Н. А., Скороход Е. Ю. Хроматическая адаптация фитопланктонного сообщества // *Океанологические исследования : материалы IX конф. молодых ученых (Владивосток, 29–30 апреля 2021 г.)*. – Владивосток : ТОИ ДВО РАН, 2021 – С. 140-144.

Научное издание

Ефимова Татьяна Владимировна

**Действие спектрального состава света на структурные и функциональные
характеристики микроводорослей**

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Подписано в печать 14.12.2021