

Спектральный состав света под водой как детерминант вертикальной структуры фитопланктона

© А.С. Нагаева¹, Е.А. Лабунская¹, И.Г. Радченко¹, Ю.Г. Соколовская², В.И. Лобышев², А.Н. Василенко³, С.С. Соловьева^{3,4}, И.П. Нешенко⁵, Р.Ю. Жиба⁵, Е.Д. Краснова¹

¹ Биологический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия

² Физический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия

³ Географический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия

⁴ Институт геохимии и аналитической химии имени В.И. Вернадского РАН, Москва, Россия

⁵ Институт экологии Академии наук Абхазии (АНА), Сухум, Абхазия

e-mail: nastya-nagaewa24@mail.ru

Поступила в редакцию 16.01.2026 г.

В окончательной редакции 19.01.2026 г.

Принята к публикации 27.03.2026 г.

Световой климат — интенсивность и спектральный состав света — является значимым фактором, определяющим жизнедеятельность фитопланктона. Работа посвящена оценке влияния спектрального состава света на распределение фитопланктона в столбе воды на примере модельного стратифицированного водоема — меромиктического озера Скурча. В работе представлены гидрологические характеристики озера, физико-химические параметры водной толщи, результаты измерений подводных спектров солнечного излучения, таксономический состав и биомасса фитопланктона на разных горизонтах. В поверхностной зоне доминировали диатомовые водоросли и неидентифицированные кокки и жгутиконосцы, в зоне 2–3 м преобладали динофлагелляты, и на границе фотической зоны — криптофитовые водоросли. При помощи многомерного множественного регрессионного анализа (Distance-Based Redundancy Analysis) проанализирована зависимость структуры фитопланктона от факторов среды — солёности, температуры, интенсивности света и его спектрального состава. По световому климату выделены три зоны: поверхностная (до глубины 1.5 м) с самым широким спектральным диапазоном, средняя от 2 до 3 м, где исчезает фиолетовая часть спектра, и нижняя от 3.5 до 4 м, в которой исчезает синий свет и снижается доля зеленого. Использование спектрального состава света как фактора в многомерном регрессионном анализе существенно повысило объяснимость вертикальной структуры фитопланктона. Впервые было показано статистически значимое влияние спектрального состава света на структуру фитопланктона в природном стратифицированном водоеме. Показана отрицательная зависимость распределения биомассы фукоксантиносодержащих водорослей от диапазона 560–580 nm и положительная зависимость для водорослей с фикобилинами. Для криптофитовых водорослей выявлена положительная зависимость от диапазона 600–650 nm, который соответствует максимумам поглощения многих фикоцианинов Cryptista. Изменение доли этого диапазона в спектре света под водой на 76.5% объясняет распределение криптофитовых водорослей.

Ключевые слова:

DOI: 10.61011/OS.2026.06.63407.10-26

Введение

Фитопланктон — это совокупность одноклеточных или колониальных микроводорослей, обитающих в толще воды. В водных экосистемах фитопланктон служит основой трофических цепей, принимает участие в круговоротах углерода, азота, кремния и других элементов. На структуру фитопланктона (видовой состав и обилие видов) влияют многие абиотические факторы: солёность, температура, содержание биогенных элементов, а также интенсивность света и его спектральный состав. Распространение света с разными длинами волн в водной среде зависит от способности к поглощению света самой воды, от оптического пути светового лу-

ча (глубины), от растворенных в воде минеральных и органических веществ, а также от взвешенных в толще воды частиц, включая планктонные организмы. Свет в коротковолновом диапазоне ослабляется за счет светорассеяния взвешенными частицами, а также поглощается растворённым органическим веществом (Colored Dissolved Organic Matter, CDOM) [1,2]. Длинноволновый диапазон поглощается молекулами воды [3]. При этом в соленой воде это поглощение выражено сильнее, чем в пресной [4]. Фототрофный планктон также может влиять на спектральный состав проходящего света, поглощая кванты света в отдельных диапазонах, соответствующих спектрам поглощения их пигментов.

Для фотосинтеза важна как интенсивность света, так и его спектральный состав. Последнему фактору до недавнего времени уделяли меньше внимания, чем интенсивности светового потока, выраженной в освещенности либо облученности. Описано влияние спектрального состава света на структуру фитопланктона в лабораторных экспериментах [5–7] и в экспериментах с мезоэкосомом [8]. Оценке влияния спектрального состава света на структуру фитопланктона в природных сообществах в большинстве случаев мешает перемешивание воды, которое приводит к вертикальному переносу клеток. Эта проблема частично может быть решена инкубацией сосудов с фитопланктоном *in situ* в водоеме [7], но вопрос о спектральном составе света как одном из факторов, объясняющих вертикальное распределение фитопланктона, остается открытым. По вертикальному профилю лимитирующим фактором распространения фитопланктона считается глубина фотической зоны. Принято считать, что она ограничена глубиной проникания лучей в диапазоне фотосинтетически активной радиации (ФАР; 400–700 nm), и что для фототрофных эукариот она находится на глубине, куда проникает 1% света, падающего на поверхность [9]. Выход фототрофов за пределы фотического слоя при их оседании или при перемешивании водной массы глубже фотического слоя ведет к лимитированию фотосинтеза. Вертикальная циркуляция воды способствует подъему биогенных элементов в фотическую зону и выравниванию в вертикальном профиле параметров солёности и температуры.

Для изучения световых предпочтений фототрофных организмов и вертикального распределения световых ниш лучше подходят меромиктические водоёмы — особый тип водных объектов с устойчивой вертикальной стратификацией, возникающей из-за разницы в плотности воды на разных горизонтах [10–14]. Ветровое перемешивание и сезонная циркуляция в них затрагивают только верхнюю часть водной толщи — миксолимнион. Пикноклин значительно затрудняет вертикальную миграцию водорослей планктона, что способствует развитию на разной глубине тех видов, которые имеют преимущество в использовании световой энергии и спектрального состава света, дошедшего до данного слоя. В качестве объекта исследований было выбрано озеро Скурча — прибрежный морской меромиктический водоём антропогенного происхождения [15–18] на побережье Черного моря.

Целью настоящей работы является изучение влияния спектрального состава света на изменение структуры фитопланктона в вертикальном профиле стратифицированного озера Скурча.

Материалы и методы

Характеристика района исследования

Озеро Скурча сформировалось из затопленного морскими водами карьера, поверхностный слой которого

впоследствии был распреснен водами р. Кодор, поступающими через канал с запада. Приток морских вод осуществляется по двум каналам. Первый из них располагается в восточной части озера и обладает большей стабильностью и пропускной способностью. Второй соединяет с морем южный плес; судя по космическим снимкам из сервисов „Яндекс-карты“ и „Google Maps“, сделанным в разное время, его местоположение нестабильно. В период проведения исследования он располагался в юго-восточной части плеса (на рис. 1 обозначен красной линией). Канал имеет искусственное происхождение и, по-видимому, периодически заносится или засыпается. Как правило, основная масса солёных вод поступает в озеро Скурча в период штормов и в результате смещения границ плотностного перемешивания в пределах каналов. Таким образом, гидрологическая связь оз. Скурча с Чёрным морем непостоянная. Озеро имеет вытянутую форму, его длина около 2 km, ширина около 0.5 km, площадь 124 га. От берега моря его отделяет 500 m. Озеро состоит из двух плёсов: первый имеет максимальную длину 1.5 km, максимальную ширину 350 m и глубины до 18 m, он связан каналом с одним из отмирающих рукавов р. Кодор; второй плёс расположен севернее первого, субпараллелен ему, имеет максимальную длину около 2 km, максимальную ширину около 530 m и глубины до 26 m (рис. 1). Плёсы связаны в западной части озера проливом шириной около 280 m. В донном рельефе есть три глубокие ямы: две в северном плёсе и одна в южном (рис. 1). Красной линией отмечено место соединения оз. Скурча с Черным морем. Исследования проводили в южном плесе озера Скурча над самой глубокой частью (18 m) (42° 47' 47,5" СШ, 41° 09' 54,0" ВД) в январе 2025 года.

Определение физико-химических параметров воды и спектральных характеристик водоема

Физико-химические параметры воды определяли от поверхности до дна с шагом по вертикали 50 cm. Температуру измеряли с помощью погружного зонда Multi 3620 IDS (WTW, Германия). Солёность воды измеряли рефрактометром RHS-10ATS (Kelilong Electron, Китай). Подводные измерения общей освещенности выполнены 31.01.2025 около 13 h дня с таким же шагом до глубины 6 m погружным люксметром LuxLiner LMI 20 (MetroniX, Китай). Для подводных измерений спектрального состава света использовали спектрометр Ocean Optics USB4000 (Ocean Insight, США), соединенный с компьютером и с погружаемым волоконно-оптическим зондом типа 7×UV200/220/290A1 с полосой пропускания 200–1300 nm (Art Photonics, Германия). Измерения выполняли в трех повторностях с интервалом 10–15 min. Поскольку погрешность измерений очень мала (менее 1%), мера вариации на графиках не отражена. Для остальных параметров их изменчивость по вертикали значительно превышает возможную инструментальную погрешность, и для целей настоящего исследования в повторных измерениях не было необходимости.

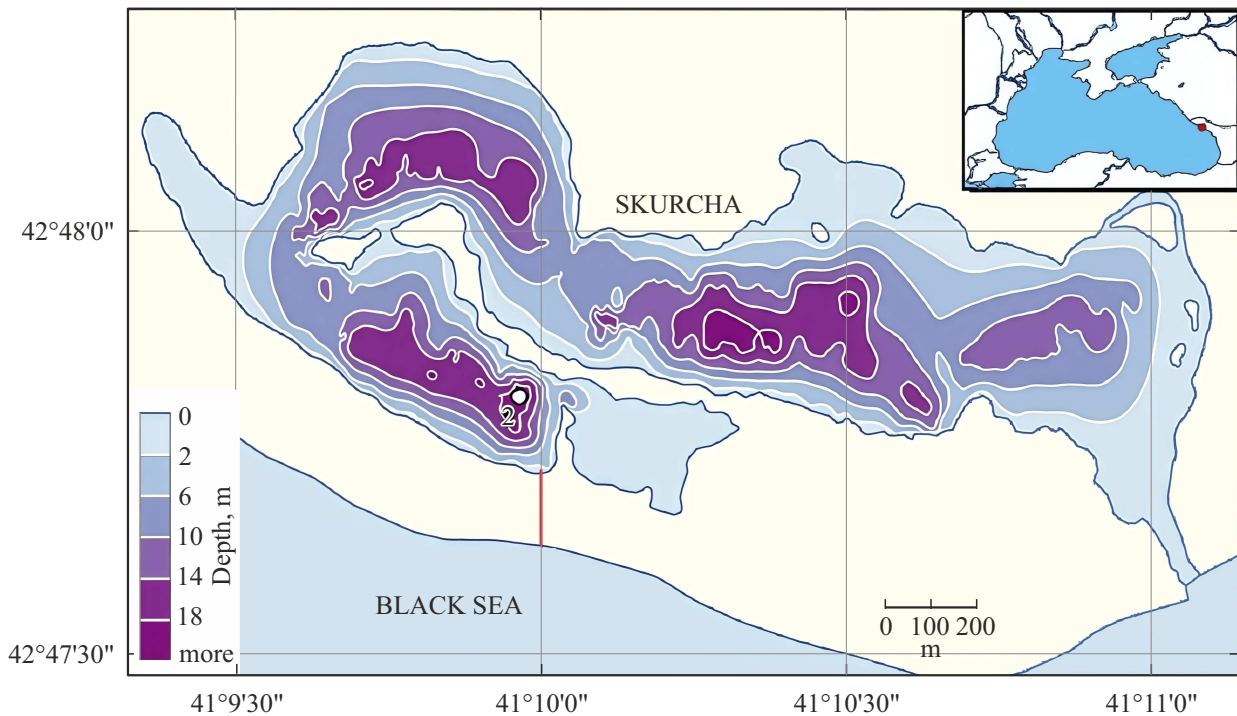


Рис. 1. Батиметрическая карта озера Скурча (красным выделено положение единственного канала на момент полевых работ).

Обработку данных по спектральному составу света проводили в программе GraphPad Prism 8.0.1 (Insight Partners, США): спектры нормировали по максимальному значению, проводили коррекцию базовой линии путем вычитания средних значений, соответствующих базовой линии, из всех значений по ординате. Для каждого горизонта определяли границы полуширины спектральной линии и середину ее максимума, как было описано нами ранее [19]. Для каждого спектра определяли доли света различных спектральных диапазонов от всего светового потока как отношение площади под кривой, соответствующей выбранному диапазону, к площади под всей спектральной линией. Для регистрации CDOM использовали оптическую плотность воды, профильтрованной через нейлоновые шприцевые фильтры с диаметром пор $0.22\ \mu\text{m}$. Спектры поглощения измеряли при комнатной температуре относительно дистиллированной воды на спектрофотометре Solar PB2201 (Беларусь) в диапазоне длин волн от 200 до 700 nm с шагом сканирования 1 nm, использовали стандартные кварцевые кюветы с длиной оптического пути 1 cm.

Анализ структуры фитопланктона

Пробы воды для идентификации водорослей планктона отбирали с нескольких глубин с шагом 50 cm, начиная с 0.5 m и до хемоклина, с помощью погружного насоса Whale Premium GP1352 (Whale Marine, США). Пробы объемами 0.46.2.11 фиксировали раствором Люголя и концентрировали отстойным методом [20] до 10–70 ml в зависимости от плотности фитопланктона.

Водоросли идентифицировали и подсчитывали в камере Нажотта (объем 0.05 ml) под световым микроскопом MICMED-6 (ЛОМО, Россия) при увеличении в 400 раз в трех повторностях. Для идентификации водорослей использовали определители [21–29] и статьи [30–32]. Для верификации видовой принадлежности диатомовых водорослей использовали сканирующий электронный микроскоп (Camscan S-2 Cambridge Scanning Electron Microscope, Великобритания) в Центре коллективного пользования МГУ им. М.В. Ломоносова; препараты готовили согласно методике [33]. Водоросли по возможности определяли до вида или рода. Неидентифицированные клетки были объединены в группу НКЖ (неидентифицированные коккоидные и жгутиковые) с градацией по размерам: 5–6, 7–8 и 10–11 μm .

Для расчёта биомассы измеряли линейные размеры клеток и аппроксимировали их формы простыми геометрическими фигурами, используемыми для расчета объема клеток различных таксономических групп водорослей по электронной базе данных „Nordic Microalgae“ [34]. Объемы клеток использовали для расчета углеродной биомассы (B_C) по уравнениям [35], предполагая, что $1\ \mu\text{m}^3$ соответствует 1 pg (10^{-12} g) биомассы клетки [20].

Статистический анализ данных

Статистический анализ выполняли с использованием пакета программ „PRIMER (v. 6.1.13) и PERMANOVA+ (v. 1.0.3)“ [36,37]. В качестве характеристики структуры фитопланктона в пробе рассматривали значение суммарной B_C всех видов или видов определенных отделов и

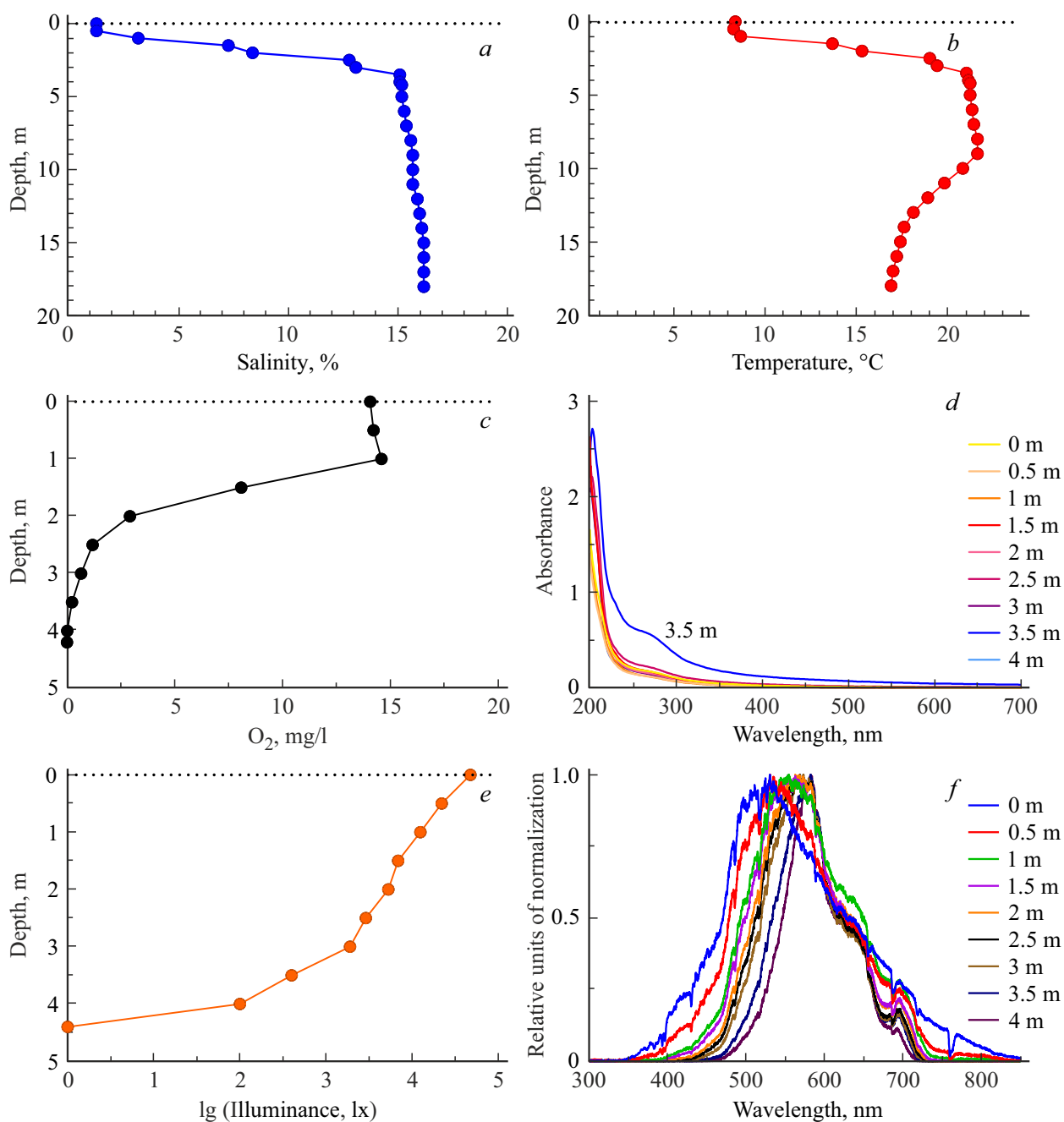


Рис. 2. Некоторые абиотические параметры в оз. Скурча. Вертикальные профили: *a* — солёности воды, *b* — температуры, *c* — содержания O_2 ; *d* — спектры поглощения света профильтрованной водой с разной глубины; *e* — вертикальный профиль подводной освещённости в логарифмической шкале; *f* — нормированные усредненные спектры солнечного излучения на разных глубинах, стандартная ошибка среднего по выборке $\leq 1\%$ от выборочного среднего арифметического значения.

классов водорослей на конкретной глубине. Матрица сходства структуры фитопланктона была построена с использованием индекса Брэя-Кертиса, который предполагает, что вклад каждого вида пропорционален его биомассе в выборке. Для оценки возможного влияния на динамику структуры фитопланктона в качестве переменных выбрали следующие абиотические факторы: солёность и температуру воды, освещённость и долю света в каждом из шести спектральных диапазо-

нов (440–460, 461–480, 540–559, 560–580, 600–650, 660–680 nm) от всего светового потока на заданной глубине. Диапазоны соответствуют полосам поглощения пигментов и антенных пигмент-белковых комплексов: 1 — FCP с фукоксантином, 2 — PCP с перидинином, 3 — фикоэритрина 545 (PE545), 4 — фикоцианинов 569, 577 (PC577) и Cr-PE566 рода *Cryptomonas*, 5 — фикоцианинов PC612, PC620, PC630, PC645, аллофикоцианина (650 nm), хлорофиллов *c*, *b* — хлорофилла *a* [19,38,39].

Влияние оценивали с помощью регрессионного анализа на основе матрицы сходства (Distance-Based Linear Models, DistLM), где объясняющие переменные отбирали двумя способами: проводили *marginal tests* для объяснения действия факторов независимо друг от друга и *sequential tests* для оценки факторов при совместном воздействии, а в качестве критерия выбора использовали скорректированный R^2 . Для упорядочения значений из этой модели применяли основанный на расстояниях анализ избыточности (Distance-Based Redundancy Analysis, dbRDA). Для отделов и семейств водорослей, представленных в пробах одним видом, невозможно провести процедуру анализа DistLM. В таких случаях вклад абиотических факторов определяли с помощью коэффициента корреляции Спирмена и в качестве критерия выбора использовали долю объяснённой дисперсии (*partial R²*).

Для группировки горизонтов по спектральным признакам был проведен кластерный анализ; достоверность группировок определяли при помощи перестановочного теста SIMPROF (SIMILARITY PROFILES).

Результаты

Гидрологические характеристики

По вертикали в озере выделены три основные водные массы: 1) опресненная приповерхностная (0–1 м) с температурой $T = 8.4^\circ\text{C}$ и соленостью $S = 1.5\text{‰}$; 2) галоклин (1–4 м), совпадающий с термоклином и оксиклином, где S и T возрастали до 15.5‰ и 21°C соответственно, 3) аноксийный слой соленой воды (4–11.5 м) с незначительным нарастанием S до 16.2‰ и уменьшением T до 17°C ко дну (рис. 2, *a–c*). Спектры поглощения света приведены на рис. 2, *d*, ось ординат соответствует значениям оптической плотности среды. На графике видно, что с ростом длины волны оптическая плотность уменьшалась, начиная с 205–210 nm. При этом около 260–270 nm заметно небольшое „плечо“, характерное для растворенного органического вещества природной воды [40,41] и обусловленное присутствием фенольных групп или ароматических аминокислот. Иных пиков поглощения в спектральном диапазоне до 800 nm в образцах отмечено не было. На глубине 3.5 м абсолютная величина оптической плотности больше, чем на других глубинах, что, вероятно, свидетельствует о повышенном содержании CDOM в этом слое воды.

Световой климат под водой

Вертикальный профиль интенсивности света (рис. 2, *e*) характеризовался падением освещенности в первом метре толщи воды, монотонным уменьшением между 1 и 3 м и резким снижением интенсивности света ниже 3 м. В диапазоне ФАР 1% от интенсивности света на поверхности достигал глубины приблизительно 3.5 м. Резкое падение освещенности между 3 и 4 м,

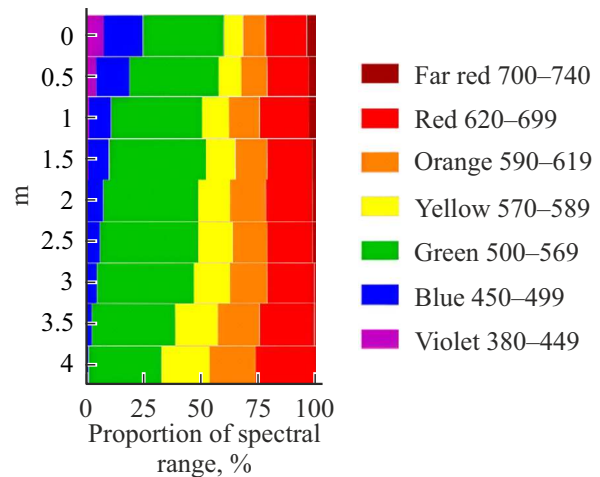


Рис. 3. Спектральные характеристики света на разной глубине в оз. Скурча: процентное соотношение спектральных диапазонов.

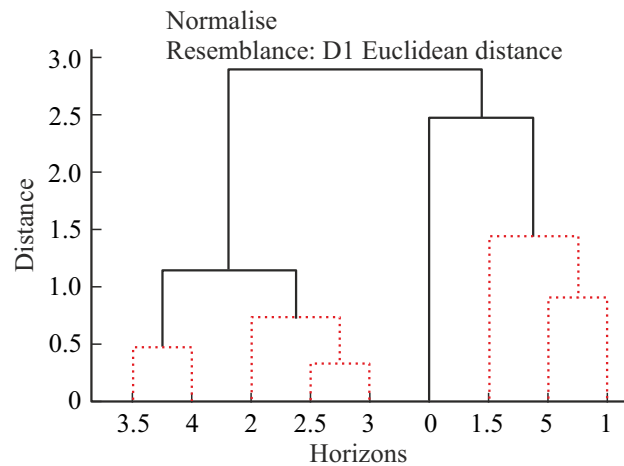


Рис. 4. Кластерный анализ горизонтов озера, основанный на спектральных характеристиках и долях разных частей спектра, проведенный методом невзвешенного попарного среднего. Пунктирными красными линиями объединены горизонты, не имеющие достоверных различий (3.5 и 4 м, 2, 2.5 и 3 м, 0.5, 1 и 1.5 м).

по всей вероятности, связано с развитием в этом слое планктонных микроорганизмов.

В спектрах солнечного излучения (рис. 2, *f*) в вертикальном профиле водоема коротковолновая (левая) граница полуширины спектра смещалась вправо, длинноволновая (правая) немного сдвигалась влево, и, таким образом спектр проходящего света сужался. При этом середина спектрального максимума смещалась в сторону коротких волн.

В пределах фотической зоны спектральный состав света (рис. 3) содержал все части диапазона ФАР. Ниже ее границы отсутствовала коротковолновая часть ФАР — синий свет.

Кластерный анализ, основанный на спектральных характеристиках и долях разных частей спектра в световом потоке (рис. 4), указывает на существование зон, различающихся по спектральным характеристикам. Больше всего отличался от остальных поверхностный слой, где световой спектр практически был такой же, как солнечный. От 0.5 до 1.5 м находилась однородная по световому климату зона с самым широким спектральным диапазоном. Чуть ниже (от 2 до 3 м) световые условия были немного иные — исчезла фиолетовая часть спектра (рис. 3). Начиная с 3.5 м световой климат сильно изменился: доля синего света на глубине 3.5 м уменьшилась до < 1.5%, а ниже он практически исчез, уменьшилась доля зеленого. На глубине 3.5 м свет содержал 28 и 29% зеленого и красного света соответственно, 22% оранжевого, 18% желтого (рис. 3). Середина максимума спектра приходилась на 585 нм. Полуширина спектра солнечного излучения на этой глубине включала диапазон 535–632 нм.

Таксономическая структура и биомасса фитопланктона

Всего обнаружено 33 таксона, из которых до вида и рода идентифицировано 29, принадлежащих 5 отделам: Chlorophyta, Dinoflagellata, Cyanobacteriophyta, Cryptista, Heterokontophyta (Chrysophyceae, Dictyochophyceae и Bacillariophytina), а также разнообразная группа неидентифицированных кокков или жгутиконосцев (НКЖ). По вертикальному профилю водоёма биомасса водорослей из разных отделов и классов, а также НКЖ распределена неравномерно (рис. 5, табл. 1 Приложения). Диатомовые водоросли присутствовали на всех глубинах, достигая наибольшего обилия на глубине 1.0 м. Динофлагелляты и криптонады отсутствовали на поверхности и вегетировали только на глубине 1.5 м и глубже. При этом динофлагелляты достигали максимального обилия на глубине 2.0 м, составляя 97% от суммарной биомассы фитопланктона в этом горизонте, криптонады — на 3.5 м (76% от суммарной биомассы в горизонте). Хризифитовые водоросли были приурочены к верхним слоям толщи воды и не встречались глубже 3.0 м. Цианобактерии, наоборот, были обнаружены только ниже 2.0 м. Единственная диктиоховая водоросль *Pseudopedinella pyriformis* достигала значительного обилия только на глубине 1.5 м (52% от общей биомассы в горизонте). Зеленые водоросли (*Koliella longiseta*, *Geminella planctonica*) встречались только на поверхности и глубинах 1.5–2 м. НКЖ присутствовали во всей толще воды, наибольшее их обилие отмечено на глубине 1.0 м (35% от биомассы в этом горизонте). Горизонт 2.5 м характеризовался наименьшими значениями общей биомассы фитопланктона (табл. 1 Приложения). В целом пресноводные виды населяли горизонты от 0.5 м до 1.5 м; солоноватоводные виды были встречены на горизонтах 0.5–2.5 м; морские виды населяли горизонты ниже 1.5 м.

Влияние факторов среды на структуру фитопланктона

DistLM (marginal tests) показал (рис. 1, а Приложения), что освещенность, температура и соленость определяли изменчивость структуры фитопланктона примерно на 30% с одинаковым уровнем значимости P (0.001). DistLM (sequential tests) исключил все факторы, кроме температуры (рис. 1, а Приложения), показав, что из трех факторов только этот является определяющим в формировании сообществ фитопланктона. На следующем этапе мы включили в анализ части спектра, соответствующие диапазонам поглощения антенных комплексов основных отделов фотосинтезирующих организмов (см. раздел Материалы и методы), и проанализировали их влияние на структуру фитопланктона вместе с влиянием температуры и солёности. По результатам DistLM (marginal tests) все использованные в анализе диапазоны длин волн дали примерно равный статистически значимый вклад в объяснение распределения биомассы видов фитопланктона (табл. 2 Приложения). Тем не менее DistLM (sequential tests) в анализе выбранных диапазонов, солености и температуры определил статистически значимый результат только для температуры (рис. 1, б Приложения). В дальнейшем мы решили разделить суммарную B_c видов на 4 группы, объединенные по составу антенных фотосинтетических комплексов: 1) водоросли с фукоксантином — Heterokontophyta; 2) содержащие фикобилины (Cryptista и Cyanobacteriophyta); 3) с перидином (Dinoflagellata); 4) водоросли с хлорофиллами a и b в антеннах (Chlorophyta). Для первой группы выявлена статистически значимая отрицательная зависимость вертикального распределения биомассы от доли диапазона 560–580 нм в спектре, объясняющая 45% изменчивости биомассы ($p = 0.003$) (рис. 1, с Приложения). Для группы фикобилинсодержащих водорослей выявлена прямая зависимость от этого же диапазона — он объясняет 56% изменчивости биомассы ($p = 0.004$) (рис. 1, d Приложения). Для Chlorophyta (табл. 3 Приложения) и водорослей с перидином (Dinoflagellata) статистически значимого влияния всех шести выделенных диапазонов волн, а также солености и температуры не обнаружено. Поскольку группа фикобилинсодержащих фототрофных организмов включает водоросли и цианобактерии с разными спектральными характеристиками фикобилинов, мы проанализировали Cryptista и Cyanobacteriophyta по отдельности. ВС криптофитовых водорослей на 76.5% зависела от доли в спектре диапазона 600–650 нм ($p = 0.063$) (рис. 1, e Приложения). На Cyanobacteriophyta тестируемые факторы влияли поразному (табл. 3 Приложения). В независимых тестах достоверными были отрицательная зависимость от коротковолновых диапазонов (440–480 нм) и положительная связь с длинноволновыми диапазонами поглощения фикобилинов (560–580 и 600–650 нм). Кроме того, положительную связь показали факторы солёности и температуры.

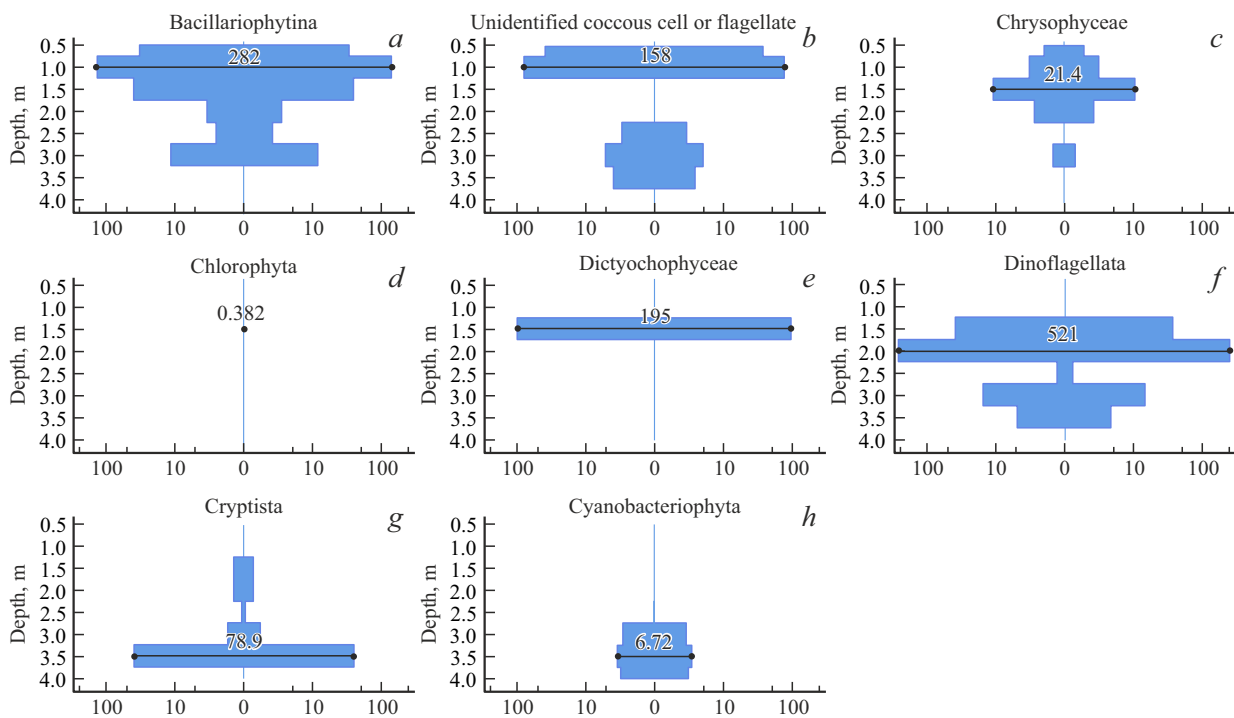


Рис. 5. Вертикальные профили углеродной биомассы (B_c , $\mu\text{gC/l}$) разных таксонов, а также НКЖ в логарифмической шкале.

Обсуждение

В многослойной структуре меромиктического озера Скурча световой климат различается в разных частях водного столба. В аноксийной зоне фитопланктона нет, но она обычно содержит большое количество биогенных веществ [12], недоступных для автотрофов миксолимниона. В стратифицированных водоемах возле редокс-границы за счет восходящей диффузии часто формируется прослойка с массовым развитием фототрофов. В беломорских прибрежных меромиктических водоемах это могут быть криптофитовые водоросли, в частности *Rhodomonas* с красным пигментом фикоэритрином [42–44], эвгленовые [45,46], динофлагелляты [47], иногда зеленые [44]. В озере Скурча в январе 2025 г. биомасса фототрофов в этом слое была не так велика и сформирована криптофитовыми водорослями с антенными пигментами, способными усваивать свет низкой интенсивности [47].

Кластеризация горизонтов по спектральному составу и характеристикам спектров света выделила зоны в водной толще, различающиеся по световому климату (рис. 3). В опресненном поверхностном слое воды (0.5–1.0 м) обитают таксоны, способные жить при небольшой солености, высокой световой нагрузке, доступном синем и красном свете, возбуждающем хлорофиллы (Chlorophyta), а также при сине-зеленой части спектра — Heterokontophyta с фукоксантином, поглощающим свет в диапазоне 400–550 нм. Эти горизонты, а также 1.5 м характеризуются высокими значениями биомассы фитопланктона. В солоноватоводной части

водного столба (от 1.5 до 3 м включительно) располагается сообщество из морских видов Dinoflagellata. Перидинин динофлагеллят поглощает свет в диапазоне 400–550 нм с пиком на 476 нм, и такой свет действительно доступен в зоне их обитания. Невысокое содержание пигментов у этой группы [48] и небольшая суммарная B_c остальных водорослей приводят к формированию однородной по спектральным характеристикам зоны от 2 до 3 м. Горизонты 3.5 и 4 м по спектральным характеристикам отделяются от других и находятся на нижней границе фотической зоны и под ней — в дисфотической зоне. Здесь Dinoflagellata сменяются на Cryptista, приспособленных к низкой освещенности благодаря фикобилинам, входящим в состав их фотосинтетических антенн. Желто-оранжевая часть светового спектра, в сумме составляющая более половины светового диапазона на этой глубине, может усваиваться фикоцианинами — антенными пигментами криптофитовых водорослей. Повышение CDOM в горизонте 3.5 м (рис. 2, d) может указывать в этом слое на микробную активность микроорганизмов, неучтенных в настоящем исследовании, которые, возможно, влияют на снижение количества света под ним.

Спектральный состав света на разной глубине не одинаков и в разной степени подходит для таксонов с разными типами пигментов. Анализ взаимосвязи распределения фитопланктона с долями определенных спектральных диапазонов, которые подходят для их антенных пигментов, позволил выявить следующие закономерности. Фукоксантиносодержащим водорослям необходим сине-зеленый диапазон (400–550 нм), а также красный,

соответствующий максимумам поглощения хлорофиллов *a* и *c*. По-видимому, эта вариативность повлияла на статистическую значимость конкретных диапазонов. Отрицательная зависимость биомассы фукоксантинсодержащих водорослей со светом в диапазоне 560–580 nm связана с тем, что уменьшается доля нужного им света — синего и красного.

Фикобилины имеют в своем составе разные типы хромофоров: для цианобактерий это фикоциано-, эритро-, уро- и фиковиолобилины, для криптофитовых водорослей — фикоэритро- и цианобилины (фикоэритрины PE545, 555, 566, фикоцианины 569, 577, 612, 630, 645) [49]. Положительная корреляция распределения биомассы *Cryptista* с интенсивностью света в диапазоне 600–650 nm усиливается с глубиной (рис. 1, *e* Приложения). Возможно, в верхних и нижних горизонтах обитают криптофитовые водоросли с разными фикобилинами: те, что находятся внизу, где велика доля желтого и оранжевого света, могут иметь в своем составе фикоцианины, поглощающие свет в диапазоне 600–650 nm, а в верхних слоях — обладающие фикоэритринами.

Для некоторых групп мы не выявили статистически значимых подтверждений того, что спектральные характеристики среды обитания влияют на их вертикальное распределение. Группа *Chlorophyta* представлена всего лишь двумя видами, встреченными только на трех горизонтах и с крайне низкой биомассой, недостаточной для статистического анализа. Что касается перидининсодержащих *Dinoflagellata*, подавляющее большинство найденных видов в той или иной степени миксотрофны, что снижает их зависимость от светового климата.

Факторы среды, традиционно используемые в анализе распределения фитопланктона в меромиктических водоемах — соленость, pH, температура, освещенность, длина светового дня — объясняют изменение структуры фитопланктона не более чем на 44% [50–52]. Включение в анализ спектрального состава света значительно увеличило объяснимость распределения фитопланктона — начиная от 44% для группы водорослей с фукоксантином и до 76.5% для криптофитовых водорослей. Существенное влияние спектрального состава света связано с тем, что он важен не только для обеспечения фотосинтетической функции водорослей с антенными комплексами разного типа [3], но и для фоторегуляции процессов жизнедеятельности, реализуемой через фоторецепторы [53].

Заключение

1. Озеро Скурча характеризуется типичной для меромиктических озер гидрологической структурой с опресненным (1.5‰) миксолимнионом до глубины 1 m, галоклином (1–4 m) и монимолимнионом с соленостью 16.2‰ и сульфидной аноксией в придонной зоне. В январе 2025 г. граница анаэробной зоны находилась на глубине 4 m. Граница фотической зоны, куда проходит 1% света, находилась на глубине 3.5 m.

2. Спектральный состав света на разной глубине различался. Выделены три зоны с разным световым климатом: 1) в поверхностной (до глубины 1.5 m) представлен самый широкий спектральный диапазон; 2) от 2 до 3 m исчезает фиолетовая часть спектра; 3) начиная с 3.5 m сильно ослабевает, а потом исчезает синий свет и уменьшается доля зеленого. Полуширина спектра солнечного излучения на этой глубине включала диапазон 535–632 nm.

3. Распределение фитопланктона согласуется со световым климатом в разных частях фотической зоны водоема. Биомасса максимальна в поверхностной зоне, где доминируют диатомовые водоросли и неидентифицированные кокки и жгутиконосцы, в зоне 2.3 m преобладают динофлагелляты и на границе фотической зоны — криптофитовые водоросли.

4. Фукоксантинсодержащая группа водорослей зависит от доступа сине-зеленого и красного света, поэтому биомасса этой группы демонстрирует обратную зависимость от доли желтого света. Световой климат объясняет значимую часть вертикального распределения фикобилинсодержащих организмов: цианобактерий и криптофитовых водорослей, диапазон 560–580 nm, поглощаемый фикоцианинами, обнаруживает положительную связь с их биомассой. При отдельном рассмотрении *Cryptista* достоверное влияние показано для диапазона 600–650 nm, который может усваиваться целым рядом фикоцианинов криптофитовых водорослей.

5. Использование спектрального состава света как фактора в многомерном регрессионном анализе существенно повышает объяснимость вертикальной структуры фитопланктона. Соленость и температура не показали статистически достоверного влияния, тогда как доли определенных диапазонов в спектре под водой смогли достоверно объяснить 45%, 56% и 76.5% изменчивости для водорослей планктона с фукоксантином, фикобилинами и *Cryptista* соответственно.

Финансирование работы

Работа по анализу проб в сканирующем электронном микроскопе выполнена на оборудовании ЦКП Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова при финансовой поддержке Министерства образования и науки РФ.

Работа выполнена в рамках Государственного задания МГУ им. М.В. Ломоносова лаборатории водных экосистем (тема № 121032300135-7), кафедры физиологии растений (тема № 121032300068-8), ББС МГУ им. Н.А. Перцова (тема № 121032500077-8), Государственного задания кафедры гидрологии суши МГУ им. М.В. Ломоносова (№ 121051400038-1).

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Приложение

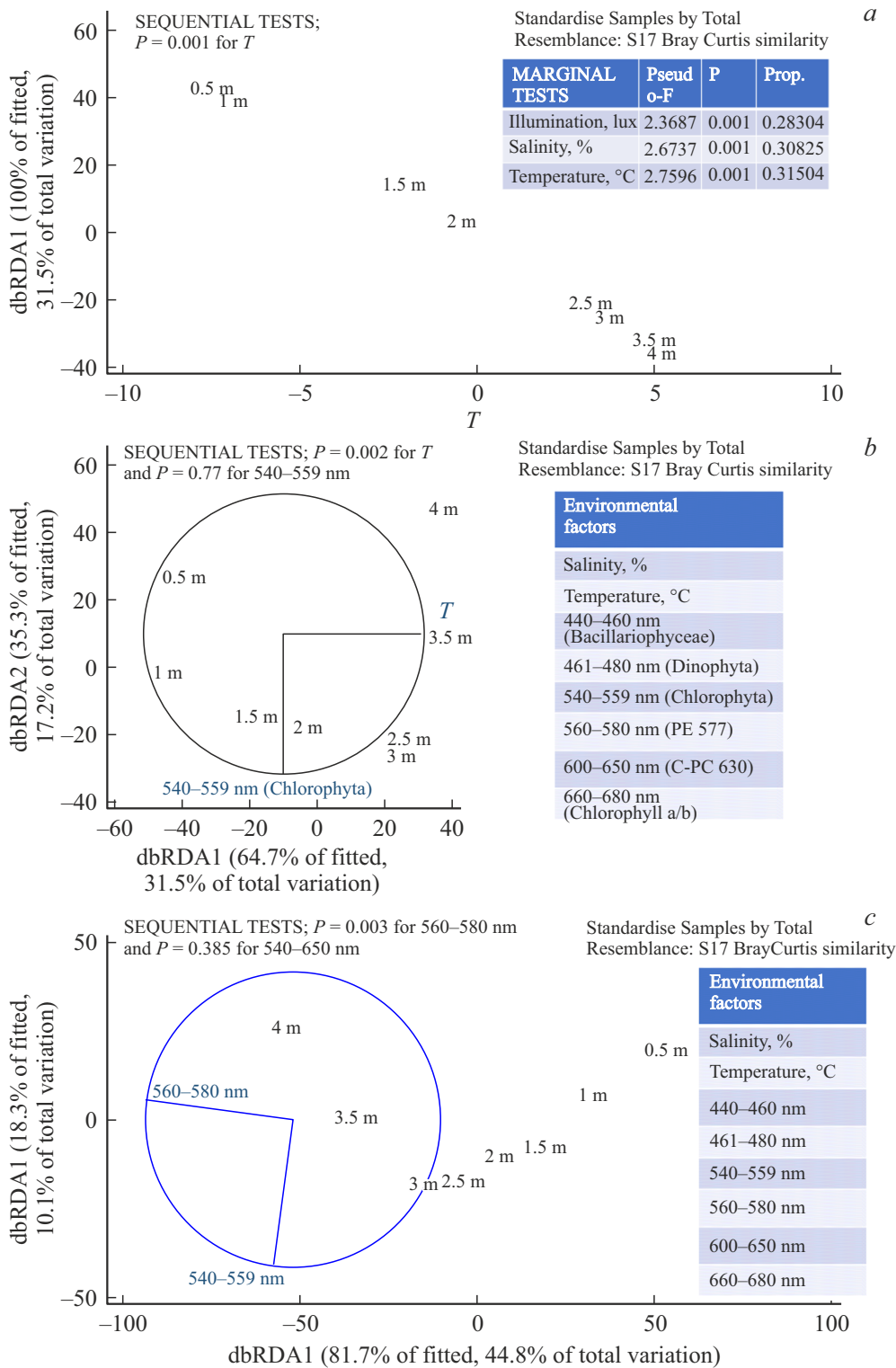


Рис. 1. Приложение. Последовательность dbRDA (анализ избыточности на основе расстояния), описывающая зависимость структуры фитопланктона от освещённости, солёности и температуры (a); от доли диапазонов в спектре солнечного света в горизонте, солёности и температуры (b); зависимость биомассы фукоксантиносодержащих водорослей Heterokontophyta (c), фикобилиносодержащих фитопланктонных водорослей Стуртиста и Суанобактериофита (d), Стуртиста (e) от доли диапазонов в спектре солнечного света в горизонте, солёности и температуры.

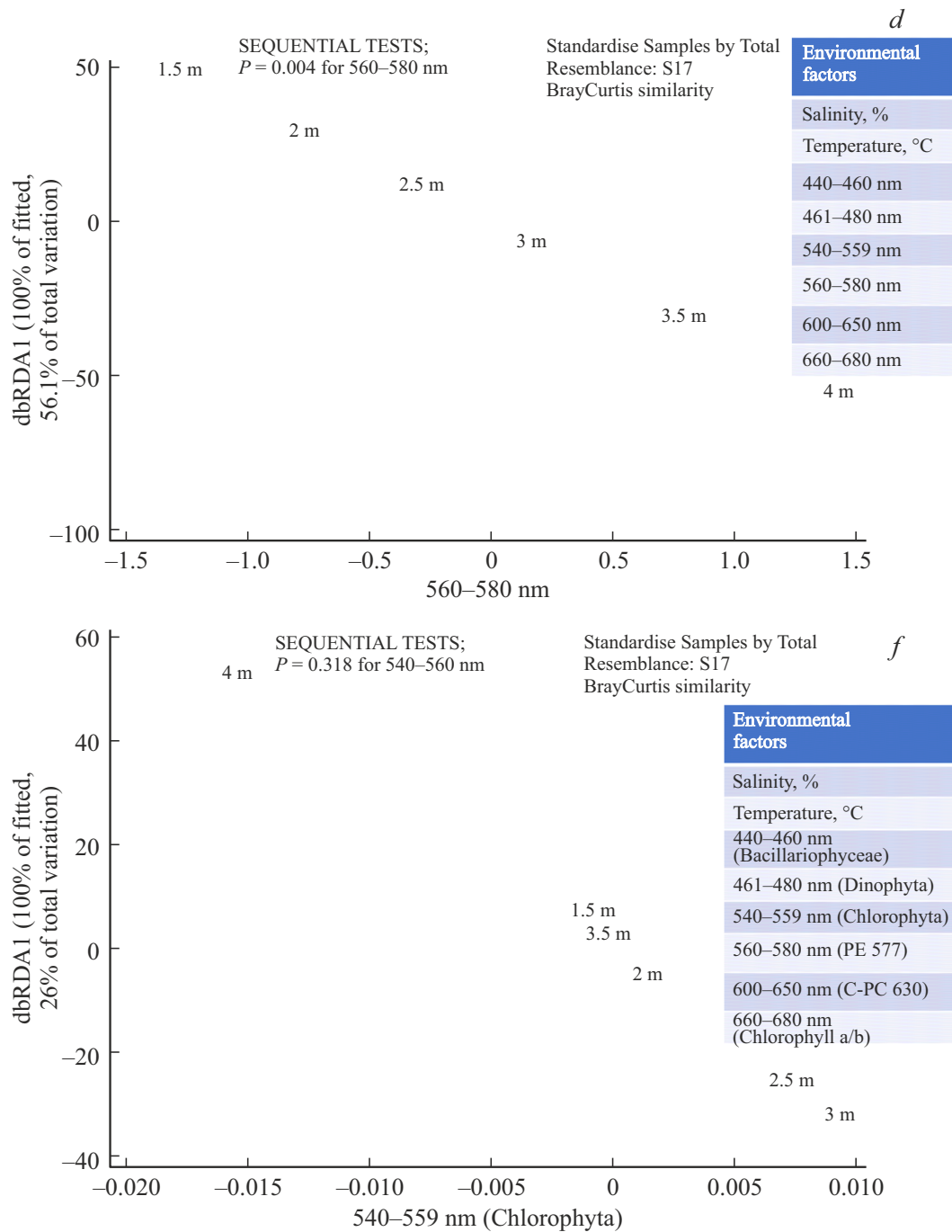


Рис. 1. Приложение. (продолжение.)

Таблица 1. Абсолютные значения углеродной биомассы (B_c , гС/л) для выделенных таксонов. В скобках указана доля (в процентах) углеродной биомассы таксона от суммарной углеродной биомассы фитопланктона в горизонтах оз. Скурча.

Taxa name	0.5 m	1 m	1.5 m	2 m	2.5 m	3 m	3.5 m	4 m
Bacillariophytina (Bacillariophyceae, Mediaphyceae, Coscinodiscophyceae)	65.64 (44.90)	281.87 (63.26)	78.54 (21.03)	6.90 (1.29)	5.00 (29.20)	23.13 (30.76)	0.70 (0.67)	0.09 (1.04)
UCF (Unidentified Cocci and Flagellates)	76.69 (52.46)	157.57 (35.36)	0.02 (0.01)	0.026 (0.00)	5.85 (34.17)	10.12 (13.46)	7.74 (7.45)	0.08 (1.00)
Chrysophyceae	3.73 (2.55)	6.13 (1.38)	21.35 (5.72)	5.24 (0.98)	0.02 (0.10)	2.85 (3.79)	0.00 (0.00)	0.00 (0.00)
Chlorophyta	0.14 (0.09)	0.00 (0.00)	0.38 (0.10)	0.00 (0.00)	0.00 (0.00)	0.00 (0.00)	0.00 (0.00)	0.00 (0.00)
Dinoflagellata	0.00 (0.00)	0.00 (0.00)	75.83 (20.31)	521.47 (97.12)	2.54 (14.86)	30.09 (40.03)	9.90 (9.52)	0.57 (6.90)
Cryptista	0.00 (0.00)	0.00 (0.00)	2.74 (0.73)	2.70 (0.50)	2.04 (11.88)	3.33 (4.42)	78.95 (75.91)	1.30 (15.79)
Dictyochophyceae	0.00 (0.00)	0.00 (0.00)	194.60 (52.11)	0.24 (0.04)	0.00 (0.00)	0.06 (0.07)	0.00 (0.00)	0.04 (0.44)
Цyanobacteriophyta	0.00 (0.00)	0.00 (0.00)	0.00 (0.00)	0.33 (0.06)	1.67 (9.79)	5.61 (7.47)	6.72 (6.46)	6.18 (74.84)
Total biomass	146.1897 (100)	445.58 (100)	373.462 (100)	536.90 (100)	17.13 (100)	75.18 (100)	104.00 (100)	8.25 (100)

Таблица 2. Результаты маргинального теста DistLM, проведенного для углеродной биомассы видов фитопланктона и нижеприведённым факторам внешней среды. В скобках указано соответствие диапазона полосам поглощения антенных пигментов

Variable	SS(trace)	Pseudo-F	P_{value}	Prop.
440–460 nm (FCP)	7453.7	2.2634	0.001	0.27391
461–480 nm (PCP)	7810.3	2.4153	0.002	0.28701
540–559 nm (PE545)	5878.5	1.6533	0.078	0.21602
560–580 nm (PE 577)	8253.2	2.6119	0.001	0.30329
600–650 nm (C-PC 630)	7223.4	2.1682	0.019	0.26544
660–680 nm (Chlorophyll <i>a/b</i>)	5457.1	1.505	0.105	0.20054
Salinity, ‰	8388.3	2.6737	0.002	0.30825
Temperature, °C	8573	2.7596	0.001	0.31504

Таблица 3. Результаты проведения теста корреляции Спирмена для таксонов, представленных одним видом

<i>Koliella longiseta</i> (Chlorophyta)	spearman_r	P_{value}	partial R^2
440–460 nm (FCP)	0.592306	0.121835	0.004041
461–480 nm (PCP)	0.592306	0.121835	0.135905
540–559 nm (PE545)	–0.452023	0.260830	0.069059
560–580 nm (PE 577)	–0.592306	0.121835	0.069137
600–650 nm (C-PC 630)	–0.732589	0.038731	0.079481
660–680 nm (Chlorophyll a/b)	0.062348	0.883400	0.050050
Salinity, ‰	–0.5959	0.1190	0.1517
Temperature, °C	–0.5923	0.1218	0.1368
<i>Pseudopedinella pyriformis</i> (Dictiochophyceae)	spearman_r	P_{value}	partial R^2
440–460 nm (FCP)	–0.088786	0.834400	0.000180
461–480 nm (PCP)	–0.088786	0.834400	0.161243
540–559 nm (PE 545)	0.253673	0.544374	0.068694
560–580 nm (PE 577)	0.088786	0.834400	0.077773
600–650 nm (C-PC 630)	0.063418	0.881409	0.079119
660–680 nm (Chlorophyll a/b)	–0.393193	0.335223	0.057198
Salinity, ‰	0.0574	0.8926	0.0287
Temperature, °C	0.0888	0.8344	0.0269
<i>Oscillatoria sp.</i> (Cyanobacteria)	spearman_r	P_{value}	partial R^2
440–460 nm (FCP)	–0.913223	0.001529	0.5336
461–480 nm (PCP)	–0.913223	0.001529	0.6612
540–559 nm (PE 545)	0.253673	0.544374	0.0435
560–580 nm (PE 577)	0.913223	0.001529	0.7505
600–650 nm (C-PC 630)	0.849805	0.007545	0.6548
660–680 nm (Chlorophyll a/b)	–0.202939	0.629808	0.0559
Salinity, ‰	0.9315	0.0008	0.7101
Temperature, °C	0.9132	0.0015	0.6839

Список литературы

- [1] T. Holtrop, J. Huisman, M. Stomp, L. Biersteker, J. Aerts, T. Grébert, F. Partensky, L. Garczarek, H.J. van der Woerd. *Nature Ecology & Evolution*, **5** (1), 55 (2020). DOI: 10.1038/s41559-020-01330-x
- [2] S.A. Ahonen, R.I. Jones, J. Seppälä, K.M. Vuorio, M. Tiirola, A.V. Vähätalo. *Limnol. Oceanogr.*, **70** (5), 1359 (2025). DOI: 10.1002/lno.70034
- [3] J.T.O. Kirk. *Light and Photosynthesis in Aquatic Ecosystems* (Cambridge University Press, Cambridge, 2010). DOI: 10.1017/CBO9781139168212
- [4] W. Pegau, D. Gray, J. Zaneveld. *Appl. Opt.*, **36** (24), 6035 (1997). DOI: 10.1364/AO.36.006035
- [5] M. Stomp, J. Huisman, F. de Jongh, A.J. Veraart, D. Gerla, M. Rijkeboer, B.W. Ibelings, U.I.A. Wollenzien, L.J. Stal. *Nature*, **432**, 104 (2004). DOI: 10.1038/nature03044
- [6] V. Marzetz, A. Katz, J. Wuthe, M. Striebel, A. Wacker. *Limnol. Oceanogr.*, **70** (8), 2097 (2025). DOI: 10.1002/lno.70086
- [7] S. Neun, A. Wacker, M. Striebel. *J. Ecology*, **113** (11), 3313 (2025). DOI: 10.1111/1365-2745.70161
- [8] N.H. Hintz, M. Zeising, M. Striebel. *Limnol. Oceanogr.*, **66** (9), 3327 (2021). DOI: 10.1002/lno.11882
- [9] C.S. Reynolds. *The Ecology of Phytoplankton* (Cambridge University Press, Cambridge, 2006). DOI: 10.1017/CBO9780511542145
- [10] G.E. Hutchinson. *A treatise on Limnology* (London., Chapman and Hall, 1957), vol. 1. DOI: 10.1017/S0016756800062634
- [11] K.M. Stewart, K.F. Walker, G.E. Likens. *Meromictic lakes. Encyclopedia of inland waters*. (Oxford, Acad Press., 2009). DOI: 10.1016/B978-012370626-3.00027-2
- [12] *Ecology of meromictic lakes*, ed. by R.D. Gulati, E.S. Zedereev, A.G. Degermendzhi (Springer, Cham, 2017), vol. 228. DOI: 10.1007/978-3-319-49143-1
- [13] E.D. Krasnova. *Water Resour.*, **48**, 427 (2021a). DOI: 10.1134/S009780782103009X
- [14] E.D. Krasnova. *Water Resour.*, **48**, 588 (2021b). DOI: 10.1134/S0097807821040096
- [15] Р.С. Дбар, В.В. Медведовский, Р.Ю. Жиба. *Вестн. Академии наук Абхазии*, **4**, 145 (2012).
- [16] Н.М. Мингазова, Р.С. Дбар, В.М. Иванова, Д.Ю. Мингазова, Э.Г. Набева, Ф.З. Валиуллина, Р.Р. Мингалиев. В сб.: *Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: материалы V Международной научной конференции 12–17 сентября 2016 г., Минск–Нарочь*, под ред. Т.М. Михеева (Издательский центр БГУ, Минск, 2016), с. 94–96. [Электронный ресурс]. URL: <https://elib.bsu.by/handle/123456789/163617>
- [17] З.Р. Хуснуллина. В сб.: *Модернизация профессиональной подготовки специалистов в области естественнонаучного образования. Материалы Международной*

- научно-практической конференции, г. Минск, 25 апреля 2022 г., под ред. Е.В. Васильковцева (Изд-во Белорус. гос. пед. ун-та им. М. Танка, Минск, 2022), с. 181–183.
- [18] А.Н. Быстрова, А.Н. Василенко, В.Ю. Григорьев, М.С. Домнина, И.А. Кенсовский, И.А. Кузнеценко, Е.А. Лабунская, В.А. Ломов, В.М. Мащенко, П.Н. Милонидова, А.С. Нагаева, Т.А. Никитина, Д.С. Первых, Т.А. Пойменова, С.В. Подгорный, Е.Д. Птицына, У.А. Романова, А.А. Сазонов, Ю.Г. Соколовская, С.С. Соловьева, Я.В. Сорокоумова, А.Д. Теплякова, Н.И. Халилова В сб.: *Исследования молодых географов: Сборник статей участников зимних студенческих экспедиций*, под ред. М.С. Савоскул, Н.Л. Фроловой (ИП Ерхова И.М., Москва, 2025), с. 62–73.
- [19] Е.А. Лабунская, Д.А. Воронов, В.И. Лобышев, Е.Д. Краснова. *Биофизика*, **69** (3), 627 (2024). DOI: 10.31857/S0006302924030188 [E.A. Labunskaya, D.A. Voronov, V.I. Lobyshev, E.D. Krasnova. *Biophysics*, **69** (3), 533 (2024). DOI: 10.1134/S000635092470060X].
- [20] *Phytoplankton manual*, ed. by A. Sournia (United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization, Paris, 1978).
- [21] *Диатомовый анализ. Определитель ископаемых и современных диатомовых водорослей*, под ред. А.Н. Криштофовича (Геолиздат, Л., 1949), книга 2.
- [22] *Диатомовый анализ. Определитель ископаемых и современных диатомовых водорослей*, под ред. А.Н. Криштофовича (Геолиздат, Л., 1950), книга 3.
- [23] И.А. Киселев. *Панцирные жгутиконосцы (Dinoflagellata) морей и пресных вод СССР* (Наука, Л., 1950).
- [24] *Identifying of Marine Phytoplankton*, ed. by C.R. Thomas (Academic Press, San Diego, 1997).
- [25] С.И. Генкал. *Современные пресноводные центрические диатомовые водоросли России* (Филигрань, Ярославль, 2020) [S.I. Genkal. *The Recent Freshwater Centric Diatoms of Russia* (Filigran, Yaroslavl, 2020)].
- [26] Г.В. Коновалова, М.С. Селина. *Динофитовые водоросли (Dinophyta)* (Дальнаука, Владивосток, 2010).
- [27] *Водоросли, вызывающие цветение водоемов Северо-Запада России*, под ред. К.Л. Виноградова (Товарищество научных изданий КМК, М., 2006).
- [28] *Freshwater algae of North America: Ecology and Classification*, ed. by J.D. Wehr, R.G. Sheath, J.P. Kociolek, 2nd ed. (Academic Press, San Diego, 2015). DOI: 10.1016/B978-0-12-385876-4.09989-8
- [29] *Определитель пресноводных водорослей СССР*, под ред. М.М. Голлербах (Советская наука, Москва, 1954), вып. 3.
- [30] M. Iwataki. *Plankton and Benthos Research*, **3** (3), 135 (2008). DOI: 10.3800/pbr.3.135
- [31] H. Kuosa. *Archiv Fur Protistenkunde*, **135** (1–4), 45 (1988). DOI: 10.1016/S0003-9365(88)80052-6
- [32] B.Y. Jo, J.I. Kim, P. Škaloud, P.A. Siver, W. Shin. *Europ. J. Phycology*, **51** (4), 413 (2016). DOI: 10.1080/09670262.2016.1201700
- [33] О.В. Камзолкина, А.Г. Богданов, В.С. Рылеева, А.В. Моисеенко. *Методическое пособие по микроскопии в исследованиях грибов и водорослей*, 2-е изд. (ООО Товарищество научных изданий КМК, Москва, 2025).
- [34] Nordic Microalgae. [Электронный ресурс]. URL: <http://nordicmicroalgae.org>
- [35] S. Menden-Deuer, E.J. Lessard. *Limnol. Oceanogr.*, **45** (3), 569 (2000). DOI: 10.4319/lo.2000.45.3.0569
- [36] K.R. Clarke, R.N. Gorley. *PRIMER v6: User Manual/Tutorial (Plymouth Routines in Multivariate Ecological Research)* (PRIMER-E, Plymouth, UK, 2006).
- [37] M.J. Anderson, R.N. Gorley, K.R. Clarke. *PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to Software and Statistical Methods* (PRIMER-E: Plymouth, UK, 2008).
- [38] C. Zhou, Y. Feng, Z. Li, L. Shen, X. Li, Y. Wang, G. Han, T. Kuang, C. Liu, J.-R. Shen, W. Wang. *Plant Communications*, **5** (11), 101041 (2024). DOI: 10.1016/j.xplc.2024.101041
- [39] J. Jiang, H. Zhang, Y. Kang, D. Bina, C.S. Lo, R.E. Blankenship. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) . Bioenergetics*, **1817** (7), 983 (2012). DOI: 10.1016/j.bbabi.2012.03.027
- [40] D.A. Khundzhua, S.V. Patsaeva, V.A. Terekhova, V.I. Yuzhakov. *J. Spectroscopy*, **2013**, 1 (2013). DOI: 10.1155/2013/53860824
- [41] Ю.Г. Соколовская, А.А. Жильцова, Е.Д. Краснова, Д.А. Воронов, С.В. Пацаева. *Опт. и спектр.*, **131** (6), 872 (2023). DOI: 10.21883/OS.2023.06.55924.111-23
- [42] E.B. Khromechek, Y.V. Barkhatov, D.Y. Rogozin. *Aquat. Ecol.*, **44**, 497 (2010). DOI: 10.1007/s10452-010-9332-x
- [43] Е.Д. Краснова, А.Н. Пантюлин, Д.Н. Маторин, Д.А. Тодоренко, Т.А. Белевич, И.А. Милотина, Д.А. Воронов. *Микробиол.*, **83** (3), 346 (2014). DOI: 10.7868/S0026365614030100 [E.D. Krasnova, A.N. Pantyulin, D.N. Matorin, D.A. Todorenko, T.A. Belevich, I.A. Milyutina, D.A. Voronov. *Microbiology*. **83**, 270 (2014). DOI: 10.1134/S0026261714030102].
- [44] E.D. Krasnova, D.N. Matorin, T.A. Belevich, L.E. Efimova, A.V. Kharcheva, N.M. Kokryatskaya, G.N. Losyuk, D.A. Todorenko, D.N. Voronov, S.V. Patsaeva. *J. Ocean. Limnol.*, **36**, 1962 (2018). DOI: 10.1007/s00343-018-7323-2
- [45] E.D. Krasnova, A.V. Kharcheva, I.A. Milyutina, D.A. Voronov, S.V. Patsaeva. *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, **95** (8), 1579 (2015). DOI: 10.1017/S0025315415000582
- [46] Е.Д. Краснова, Д.А. Воронов. В сб.: *Труды XI Международной научно-практической конференции Морские исследования и образование (MARESEDU)-2022* (ООО ПолиПРЕСС, Тверь, 2022), т. 3, с. 81–84.
- [47] F. Gervais. *Freshwater Biol.*, **39** (1), 61 (1998). DOI: 10.1046/j.1365-2427.1998.00260.x
- [48] E.P.Y. Tang. *J. Phycol.*, **32** (1), 80 (1996). DOI: 10.1111/j.0022-3646.1996.00080.x
- [49] I.N. Stadnichuk, V.V. Kusnetsov. *Int. J. Mol. Sci.*, **24** (3), 2290 (2023). DOI: 10.3390/ijms24032290
- [50] D.A. Ivanova, E.D. Krasnova, D.A. Voronov, I.G. Radchenko. *Oceanology*, **62** (2), 207 (2022). DOI: 10.1134/S0001437022020084
- [51] I.G. Radchenko, V.A. Aksenova, D.A. Voronov, D.V. Rostanets, E.D. Krasnova. *Sea Diversity*, **15** (9), 1009 (2023). DOI: 10.3390/d15091009
- [52] D.A. Ivanova, I.G. Radchenko, D.A. Voronov, E.D. Krasnova. *J. Ocean. Limn.*, (2025). DOI: 10.1007/s00343-025-5054-8
- [53] C. Duchêne, J.P. Bouly, J.J. Pierella Karlusich, E. Vernay, J. Sellés, B. Bailleul, C. Bowler, M. Ribera d'Alcalá, A. Falciale, M. Jaubert. *Nature*, **637**, 691 (2025). DOI: 10.1038/s41586-024-08301-3