



УДК 581.526.325(262.5.04/.05:292.471)

РАЗВИТИЕ ФИТОПЛАНКТОНА В ЗИМНЕ-ВЕСЕННИЙ ПЕРИОД В ПРИБРЕЖНЫХ ВОДАХ КРЫМА

© 2021 г. З. З. Финенко, И. М. Мансурова, И. В. Ковалёва, Е. Ю. Георгиева

Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей
имени А. О. Ковалевского РАН», Севастополь, Российская ФедерацияE-mail: zosim_finenko@mail.ruПоступила в редакцию 10.10.2019; после доработки 20.03.2020;
принята к публикации 11.03.2021; опубликована онлайн 23.03.2021.

Исследование фитопланктона в зимне-весенний период имеет важное значение для изучения особенностей его годовой динамики и функционирования экосистемы Чёрного моря в целом. Состояние фитопланктона в шельфовой зоне в зимне-весенний период по сравнению с таковым в летне-осенний сезон изучено слабо, поэтому проведение подобного исследования особенно важно для решения ряда проблем, связанных с продуктивностью конечных звеньев пищевой цепи, формированием гидрохимического режима вод и циклом углерода в море. Цель работы — оценить влияние сезонных условий на развитие фитопланктона и его продукционные показатели в зимне-весенний период в прибрежных водах Крыма. В статье представлены результаты исследований гидрофизических (температура, плотность, относительная прозрачность воды) и биологических параметров (концентрация хлорофилла *a*, его флуоресценция, таксономический состав и продукционные характеристики фитопланктона) в шельфовой зоне Чёрного моря в январе — апреле 2016–2019 гг. Исследования проведены на 50 станциях, расположенных в прибрежных водах Крыма от Каркинитского залива до Керченского пролива. Концентрация хлорофилла *a* определена стандартным флуориметрическим методом, видовой состав — с помощью микроскопирования; удельная скорость роста фитопланктона рассчитана по разработанной ранее модели. Зимой (январь — февраль) концентрация хлорофилла *a* и глубина верхнего квазиоднородного слоя были максимальными ($0,42\text{--}0,52\text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$ и 44–58 м соответственно), весной (март — апрель) — в 2–3 раза ниже. В январе — феврале доминировала примнезиевая водоросль *Emiliania huxleyi* (Lohmann) W. W. Nau & H. P. Mohler, 1967; в марте — апреле в разные годы преобладали динофитовые и диатомовые водоросли либо примнезиевые, динофитовые и диатомовые. Зимой вертикальное распределение хлорофилла *a* на большинстве станций было равномерным; весной преобладали одномодальные профили с глубинным максимумом, расположение которого не было связано с градиентами температуры и плотности. Относительное изменение концентрации хлорофилла *a* и флуоресценции с глубиной имело, как правило, одинаковый характер. Продукция фитопланктона и суточный коэффициент P/B (production/biomass ratio) повышались от зимы к весне. Корреляция между величинами интегральной продукции, биомассой и максимальной удельной скоростью роста водорослей отсутствовала. Максимальная удельная скорость роста была наименее изменчивым показателем. В течение зимне-весеннего периода водоросли в зоне фотосинтеза делились в среднем 1 раз в 2–5 суток.

Ключевые слова: таксономический состав, численность и биомасса фитопланктона, хлорофилл *a*, флуоресценция, максимальная удельная скорость роста водорослей, температура, плотность воды, Чёрное море

Зимне-весенний период — один из наиболее важных сезонов для экосистемы Чёрного моря: именно в это время происходят конвективное перемешивание его верхнего слоя и активный транспорт биогенных веществ из более глубоких слоёв моря в зону фотосинтеза, где питательные вещества, потребляемые фитопланктоном, переходят из растворённого состояния во взвешенное (Кривенко и Пархоменко, 2014). В результате этого процесса образуется новая продукция, которая обеспечивает рост гетеротрофных организмов (Krivenko et al., 1998). Интенсивность её образования зависит от климатических условий. Считается, что в холодные, суровые зимы происходит более интенсивный вынос биогенных веществ и формируются более благоприятные условия для биосинтеза органического вещества в процессе фотосинтеза, чем в мягкие зимы (Финенко и др., 2009; Mikaelyan et al., 2017). Первичная продукция, образованная в зимне-весенний период, определяет регенерационные процессы в течение всего года, в том числе в тёплый сезон.

Широкий фронт исследований фитопланктонного сообщества необходим для решения ряда проблем, связанных с продуктивностью конечных звеньев пищевой цепи, а также с формированием гидрохимического режима вод и циклом углерода в море. Количество сезонных исследований фитопланктона, выполненных в районе Крымского полуострова, огромно, однако состояние планктонных водорослей в зимне-весенний период изучено мало (Арашкевич и др., 2015; Стельмах, 2010; Finenko et al., 2019; Mikaelyan et al., 2017). Отсутствуют ряды длительных наблюдений, без которых трудно понять, как климатические условия влияют на уровень развития планктонных водорослей. В то же время результаты прямых и спутниковых измерений концентрации хлорофилла *a* в поверхностном слое свидетельствуют о наличии межгодовых изменений в развитии фитопланктона (Finenko et al., 2014; Yunev et al., 2002). Физико-географические условия сказываются на развитии планктонного сообщества, в глубоководных и мелководных районах моря оно может иметь свои особенности, однако данных для проведения биогеохимического районирования явно недостаточно.

Цель работы — оценить влияние сезонных условий на уровень развития фитопланктона и на его продукционные показатели в зимне-весенний период в прибрежных водах Крыма.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования фитопланктона проведены на НИС «Профессор Водяницкий» (83, 84, 93, 106-й рейсы) в водах вокруг полуострова Крым от Каркинитского залива до Керченского пролива на станциях общей глубиной 16–93 м, а также на трёх разрезах, которые начинались у мыса Тарханкут, Южного берега Крыма и Керченского пролива и заканчивались в глубоководной части моря, в январе — мае 2016–2019 гг. (рис. 1). Измерения концентрации хлорофилла *a* (далее — Хл), его флуоресценции, температуры, плотности и относительной прозрачности воды выполнены на 52, 11, 38, 23 и 34 станциях соответственно (табл. 1). Вертикальные профили этих параметров определены на 75–100 % от общего количества станций.

Пробы отбирали одиночным пластиковым батометром или кассетой батометров STD зонда Neil Brown Mark III. Выбор глубин осуществляли с учётом вертикального профиля флуоресценции либо температуры [данные, получаемые с зондов Neil Brown Mark III или Ocean Seven 320 Plus (Idronaut)] и относительной прозрачности воды. В зоне шельфа непрерывное зондирование флуоресценции проводили во всей толще, в глубоководных районах — до 100–150 м. Данные по температуре и солёности, измеренные высокоточными погружаемыми цифровыми зондами, вертикально интерполировали с шагом 1 м и использовали для расчёта потенциальной плотности по формуле ЮНЕСКО. Нижняя граница верхнего квазиоднородного слоя (далее — ВКС) определена как глубина, на которой потенциальная плотность воды превышает значения плотности воды у поверхности на $0,07 \text{ кг}\cdot\text{м}^{-3}$ (Кубряков и др., 2019). Глубину перемешиваемого слоя для каждой станции оценивали по глубине залегания максимального градиента

плотности воды. Относительную прозрачность воды определяли с помощью диска Секки в дневное время суток. В тех случаях, когда облучённость на разных глубинах не измеряли, глубину эвфотической зоны (Z , м) оценивали следующим образом:

$$Z = 3 \times S, \quad (1)$$

где S — глубина видимости диска Секки, м.

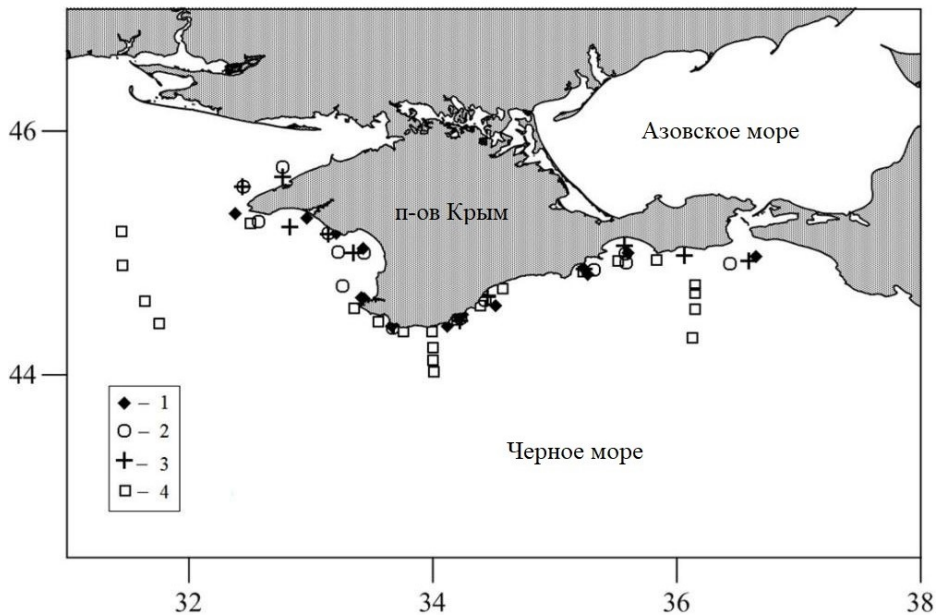


Рис. 1. Карта станций, на которых выполнены работы: 1 — с 27 января по 03 февраля 2016 г.; 2 — с 19 по 25 апреля 2016 г.; 3 — с 28 марта по 04 апреля 2017 г.; 4 — с 18 апреля по 13 мая 2019 г.

Fig. 1. Map of the stations, where the work was carried out: 1 – 27 January to 03 February, 2016; 2 – 19 to 25 April, 2016; 3 – 28 March to 04 April, 2017; 4 – 18 April to 13 May, 2019

Таблица 1. Сведения о работах, выполненных в водах вокруг полуострова Крым в зимне-весенний период

Table 1. Data on the work, carried out in the coastal waters of Crimea in the winter-spring period

№ рейса	Даты	Общее количество станций					
		Количество станций с вертикальными профилями					
		с определением:					
		глубины видимости диска Секки	темпе- ратуры	плотности	хлоро- филла <i>a</i>	флюо- ресценции	фито- планктона
83	27 января — 3 февраля 2016 г.	10	15	8	16	7	14
		10	15	8	14	7	0
84	19–25 апреля 2016 г.	12	13	5	14	4	13
		11	13	5	13	4	0
93	28 марта — 4 апреля 2017 г.	–	–	–	–	–	13 0
106	19 апреля — 1 мая 2019 г.	12	10	10	22	–	–
		7	10	10	11	–	–
Итого		34 28	38 38	23 23	52 39	11 11	40 0

Пробы морской воды объёмом 0,25–1,50 л немедленно после отбора фильтровали при вакууме не более 0,2 атм через мембранные фильтры Sartorius с диаметром пор 0,65 мкм и диаметром рабочей поверхности 47 мм или через стекловолоконные фильтры GF/F (Whatman) с рабочей поверхностью 22 мм. Сравнение результатов, полученных на использованных фильтрах двух типов, показало, что они практически одинаковы. Фильтры подсушивали на фильтровальной бумаге в темноте в течение 15 минут, складывали вчетверо осадком внутрь и заворачивали в фольгу, после чего хранили в морозильной камере при температуре -18°C не более трёх недель. Концентрацию пигментов измеряли в лабораторных условиях на берегу. Экстракцию Хл проводили 3–5 мл 90%-ного водного раствора ацетона. Для улучшения экстракции пигментов фильтры механически растирали стеклянной палочкой и выдерживали в холодильнике в темноте при температуре $+8^{\circ}\text{C}$ в течение 18 ч (Phytoplankton Pigments in Oceanography..., 1997). Затем фильтры снова растирали и центрифугировали на лабораторной клинической центрифуге ОПН-3 УХЛ 4.2 при скорости 3000 об·мин⁻¹ в течение 5 минут. Ацетоновые экстракты перенесли в кварцевую кювету, в которой измеряли флуоресценцию до и после подкисления двумя каплями 1,2 М HCl. Измерения флуоресценции выполнены на лабораторном флуориметре. Источником возбуждения флуоресценции пигментов служила галогенная лампа КГМ 12-100. Возбуждение флуоресценции осуществляли с помощью синего светофильтра СС8 с максимумом пропускания 440–450 нм. Регистрацию флуоресценции производили фотоумножителем ФЭУ-27, питающимся от стабилизированного источника напряжения типа ВС-22. Для регистрации сигнала флуоресценции использовали красный светофильтр КС17 с длиной волны 670 нм. Сигнал с сопротивления нагрузки ФЭУ через предварительный усилитель подавали на вход цифрового мультиметра УТ60А, применяемого в качестве регистрирующего прибора. Флуориметр предварительно откалибровали, как в работах (Юнев и Берсенева, 1986 ; Lorenzen, 1967), по хроматографически чистому хлорофиллу *a* производства Sigma (США), исходную концентрацию которого определили на спектрофотометре Specord UV-Vis с использованием удельного коэффициента поглощения света 87,67 л·г⁻¹·см⁻¹ (Phytoplankton Pigments in Oceanography..., 1997).

Для расчёта продукционных показателей фитопланктона — биомассы, удельной скорости роста, максимальной и интегральной скорости фотосинтеза — применены модели, описанные нами ранее (Финенко и др., 2018 ; Finenko at al., 2019).

Для определения таксономического состава и количественных характеристик фитопланктона пробу воды объёмом 2 л сгущали методом обратной фильтрации через трековые мембранные фильтры с диаметром пор 1 мкм. Полученный концентрат (40–50 мл) фиксировали 0,1 мл раствора Люголя. Пробы хранили в холодильнике при температуре $+8^{\circ}\text{C}$. Определение видового состава и размера клеток фитопланктона проводили под световым тринокулярным микроскопом ХУ-В2, используя камеру Наумана. Биомассу рассчитывали по объёму клеток стандартным методом (Радченко и др., 2010).

РЕЗУЛЬТАТЫ

*Содержание хлорофилла *a* в верхнем квазиоднородном слое и доминирующие виды фитопланктона.* В январе — феврале в шельфовой зоне у западных берегов Крыма от мыса Тарханкут до мыса Фиолент ВКС распространялся от поверхности до дна (16–90 м, в среднем — (44 ± 34) м), и только на одной станции в Каламитском заливе (глубина 26 м) толщина ВКС составила 14 м. В зимний период во всех исследованных районах доминировала примнезиевая водоросль *Emiliania huxleyi* (Lohmann) W. W. Hay & H. P. Mohler, 1967 (52–94 % от численности суммарного фитопланктона). Её доля в общей биомассе составляла 24–57 %. На нескольких станциях восточного района по численности и биомассе преобладала *Skeletonema costatum* (Greville) Cleve, 1873 (60–70 и 26–30 % соответственно).

Содержание Хл в ВКС варьировало от 0,40 до 0,60 мг·м⁻³, в среднем составляя (0,47 ± 0,07) мг·м⁻³. У Южного берега Крыма с диапазоном глубин 70–80 м толщина ВКС изменялась от 50 до 80 м; в глубоководном районе значение показателя равнялось 37 м, в среднем — (58 ± 18) м. Средняя концентрация Хл для этого района в ВКС — (0,42 ± 0,11) мг·м⁻³. В районе восточного побережья с глубиной станций 25–60 м нижняя граница ВКС находилась в среднем на (31 ± 9) м, а содержание Хл составляло (0,52 ± 0,18) мг·м⁻³. В целом средние значения Хл в ВКС во всех исследованных районах достоверно не различались. Между глубиной ВКС и средней концентрацией Хл в нём связи не обнаружено.

Исследования, выполненные в конце апреля 2016 г. на шельфе у западного побережья Крыма, показали, что толщина ВКС и концентрация Хл в нём по сравнению с таковыми зимнего периода заметно снизились — до (15 ± 12) м и (0,15 ± 0,08) мг·м⁻³ соответственно. У южных и восточных берегов Крыма средние значения ВКС и концентрации Хл в нём были одинаковыми — (16 ± 2) м и (14 ± 4) м и (0,22 ± 0,04) и (0,22 ± 0,09) мг·м⁻³ соответственно. Как видно, средние значения содержания Хл в этих районах несколько выше, чем у западных берегов.

В конце апреля — начале мая 2019 г. толщина ВКС в прибрежных и глубоководных районах по сравнению с таковой 2016 г. снизилась и составила в среднем (9 ± 4) м. Концентрация Хл в восточном районе моря, у Керченского пролива, не изменилась за это время, однако в западном районе она была почти в 1,5 раза выше, а в центральном — в 2 раза выше, чем весной 2016 г.

Таким образом, в прибрежных водах Крыма в зимний период, как правило, были отмечены более высокие значения Хл, чем весной.

Ранней весной 2017 г. у южных берегов Крыма по численности преобладала *E. huxleyi* (47–57 %), в остальных районах доминировали разные виды Flagellata (36–69 %). В ранневесенний период на подавляющем большинстве станций западного района и на отдельных станциях центрального и восточного районов по биомассе доминировала динофитовая водоросль *Heterocapsa triquetra* (Ehrenberg) F. Stein, 1883 (18–59 %), а также диатомовые *Coscinodiscus janischii* A. W. F. Schmidt, 1878 (29–64 %), *Chaetoceros curvisetus* Cleve, 1889 (23 %) и *Pseudosolenia calcar-avis* (Schultze) B. G. Sundström, 1986 (29 %).

В конце апреля 2016 г. в большей части акватории по численности снова доминировала *E. huxleyi* (41–96 %); только на двух станциях преобладала диатомея *Pseudo-nitzschia delicatissima* (Cleve) Heiden, 1928 (35–36 %). В западном и центральном районах по биомассе доминировали водоросли разных таксономических групп: примнезиевая *E. huxleyi* (22–50 %), динофитовые *Ceratium furca* (Ehrenberg) Claparède & Lachmann, 1859 (46–51 %) и *Ceratium tripos* (O. F. Müller) Nitzsch, 1817 (20 %), диатомовые *P. delicatissima* (13 %) и *P. calcar-avis* (27–43 %). В восточном районе повсеместно преобладала *P. calcar-avis* (23–32 %).

Вертикальное распределение концентрации хлорофилла а. В зимний и весенний периоды вертикальное распределение Хл исследовано по его содержанию на отдельных глубинах и по непрерывно регистрируемой флуоресценции. Сравнение показало, что в 64 % случаев относительное изменение концентрации Хл и флуоресценции с глубиной имеет одинаковый характер, а в 36 % оно разнонаправлено (рис. 2). Причина этого расхождения, возможно, заключается в том, что с увеличением содержания Хл с глубиной относительная флуоресценция (нормированная на единицу хлорофилла) уменьшается. В большинстве случаев вертикальные профили флуоресценции Хл менее изменчивы, чем профили его концентрации. Следует отметить, что для всего массива данных между содержанием Хл и его флуоресценцией достоверной зависимости не обнаружено.

Зимой нижняя граница перемешиваемого слоя почти достигала дна либо находилась на 10–20 м выше. Температурные и плотностные градиенты в столбе воды были слабыми: они, как правило, не превышали 0,1 град·м⁻¹ и находились в пределах 0,01–0,10 кг·м⁻³·м⁻¹

соответственно. При таких условиях вертикальное распределение Хл на 60 % от общего числа станций было равномерным; в остальных случаях концентрация Хл увеличивалась либо уменьшалась с глубиной. На отдельных станциях максимальное содержание отмечено в слое 0–10 м (на большей глубине значения уменьшались).

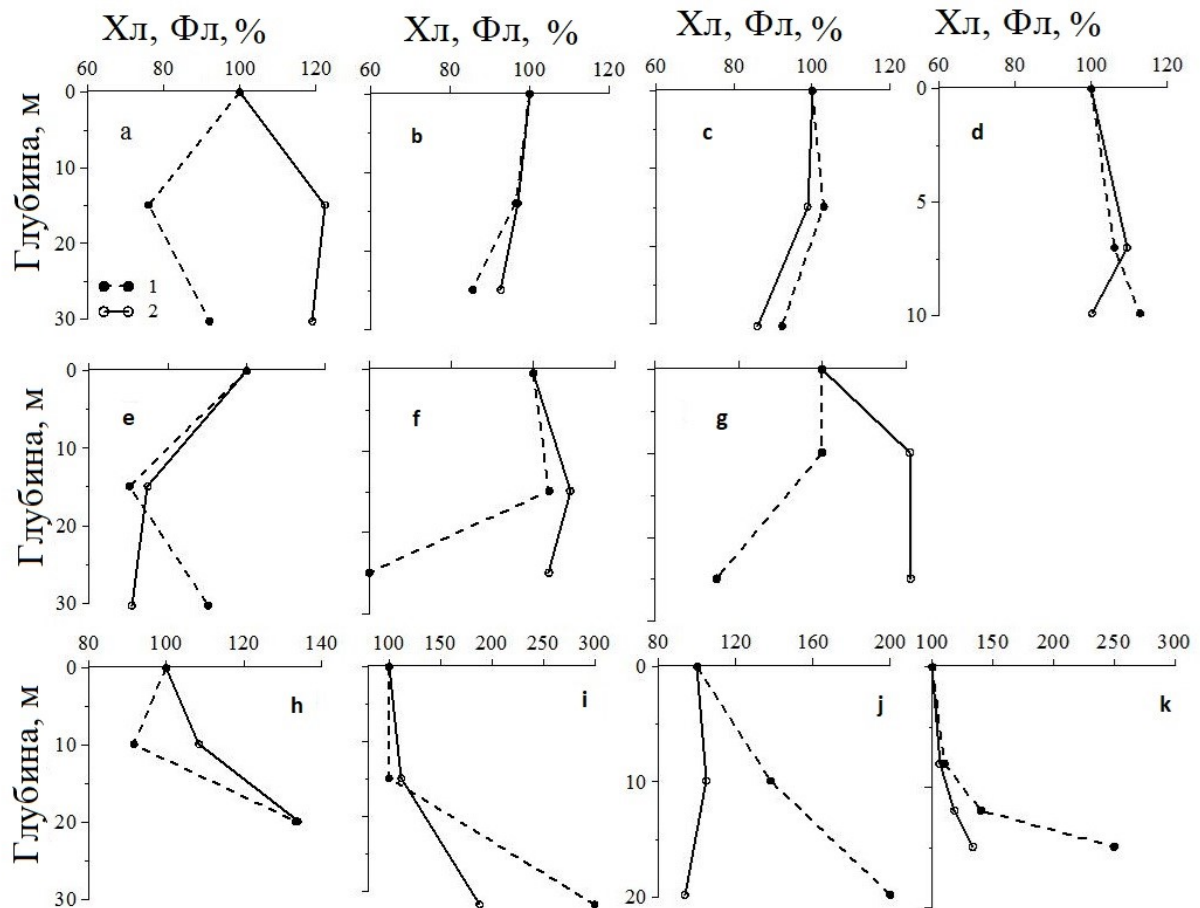


Рис. 2. Вертикальное распределение концентрации хлорофилла *a* (1) и флуоресценции (2) в относительных единицах (% от значений у поверхности) в январе — феврале 2016 г. (а — у мыса Тарханкут; б — в Каламитском заливе; с — у мыса Фиолент; д — у берегов Евпатории; е, ф — в районе Ялты; г — в районе Алушты) и в конце апреля 2016 г. (h, i — в Каркинитском заливе; j — в Каламитском заливе; k — у берегов Евпатории)

Fig. 2. Vertical distribution of chlorophyll *a* concentration (1) and fluorescence (2) in relative units (% of surface values) in January – February 2016 (a – at Cape Tarkhankut; b – in the Kalamitsky Bay; c – at Cape Fiolent; d – off the coast of Yevpatoriya; e, f – in Yalta area; g – in Alushta area) and at the end of April 2016 (h, i – in the Karkinitsky Bay; j – in the Kalamitsky Bay; k – off the coast of Yevpatoriya)

Весной устойчивость водного столба повысилась, и в результате толщина ВКС уменьшилась в среднем в 3 раза по сравнению с таковой зимнего периода 2016 г., при этом температурный и плотностной градиенты оставались слабыми. В этих условиях распределение Хл по глубинам было равномерным лишь в 30 % случаев; на остальных станциях его содержание в основном увеличивалось от поверхности к нижней границе зоны фотосинтеза. Зимой 2016 г. слой фотосинтеза в среднем составлял (25 ± 5) м; весной — от 21 до 51 м, в среднем — (35 ± 10) м. В зимний период в этом слое содержится $12 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-2}$ Хл, что составляет 63 % от интегральной величины в ВКС. Иными словами, 37 % от общей концентрации Хл находится за пределами зоны фотосинтеза. Весной общее содержание Хл в зоне фотосинтеза составляет в среднем $7 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-2}$, он весь находится в эвфотическом слое. Весной 2019 г. устойчивость водного столба была выше, чем весной 2016 г.;

толщина ВКС в среднем составила (9 ± 4) м; температурный и плотностный градиенты оставались на прежнем уровне. Между тем уменьшение толщины ВКС не привело к повышению концентрации Хл в поверхностном слое. На большинстве станций зарегистрировано одномодальное вертикальное распределение Хл. В слое 0–20 м его содержание изменялось слабо; далее отмечено увеличение с максимумом на глубине 30–48 м, в среднем — (38 ± 6) м (рис. 3). Как правило, максимумы Хл находились на глубине, куда проникает 0,2–1,0 % света от поверхности. Концентрация Хл в максимуме достигала $1,23 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ и в среднем была в 2,8 раза выше, чем содержание Хл в ВКС. Максимумы не связаны с градиентами температуры и плотности; они могут быть следствием адаптации водорослей к низким интенсивностям света, которая возможна только при слабом турбулентном перемешивании.

Из приведённых данных следует, что в весенний период межгодовые различия по содержанию Хл в ВКС составляли 1,5–2,0 раза для западной и южной части моря. В этот период начинает формироваться вертикальная структура Хл с глубинным максимумом. В отдельных случаях водоросли способны адаптироваться к крайне низким условиям облучённости ($0,06 \text{ моль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$). У Южного берега Крыма содержание Хл в зоне фотосинтеза и за её пределами было одинаковым; в восточной части только 30 % находилось в освещённой зоне.

Зимой на станциях в диапазоне глубин 16–50 м ВКС в 70 % случаев распространялся до дна; на двух станциях он находился на глубине 14 и 31 м. В то же время вертикальное распределение концентрации Хл только в 60 % случаев было равномерным, а в остальных — или увеличивалось с глубиной, или уменьшалось. На станциях в диапазоне глубин 50–100 м нижняя граница ВКС либо достигала дна, либо находилась на 42–53 м. В случаях, когда ВКС достигал дна, вертикальное распределение Хл было равномерным или концентрации были максимальными в поверхностном слое и уменьшались с глубиной.

Продукционные показатели фитопланктона. Основные продукционные характеристики фитопланктонного сообщества в зимний и весенний периоды значительно различались (табл. 2). Зимой физиологическая активность фитопланктона была низкой: первичная продукция в среднем равнялась $94 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$, а суточный коэффициент Р/В (production/biomass ratio) для слоя фотосинтеза — 0,2. В то же время показатели максимальной удельной скорости роста фитопланктона и концентрации Хл были относительно высокими. Низкая интенсивность солнечной радиации, минимальная температура и относительно небольшая глубина зоны фотосинтеза были основными лимитирующими факторами, в результате действия которых водоросли в зоне фотосинтеза делились 1 раз в 5 суток.

Весной средняя интенсивность солнечной радиации увеличилась почти в 4 раза, а протяжённость зоны фотосинтеза — в среднем в 1,4 раза. В результате в 2016 г. величины первичной продукции и суточного коэффициента Р/В возросли в среднем в 2 раза по сравнению с зимними значениями. В 2019 г. первичная продукция и биомасса в столбе воды по сравнению с таковыми весны 2016 г. увеличились почти в 2 раза; в итоге Р/В и максимальная удельная скорость роста фитопланктона остались на прежнем уровне. Сделан вывод о том, что не всегда наблюдается

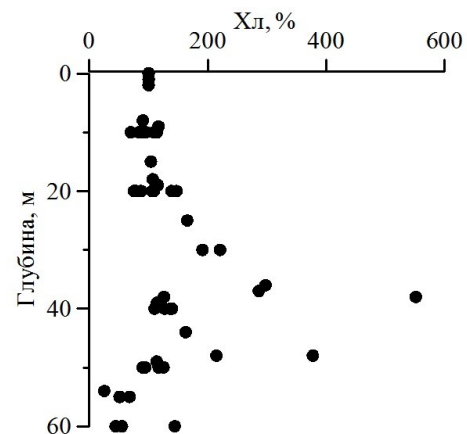


Рис. 3. Вертикальное распределение концентрации хлорофилла *a* в относительных единицах (% от значений у поверхности) весной 2019 г.

Fig. 3. Vertical distribution of chlorophyll *a* concentration in relative units (% of surface values) in spring of 2019

синхронность в изменении продукции, биомассы и максимальной скорости роста фитопланктона в течение зимне-весеннего периода. Весной в зоне фотосинтеза водоросли совершают почти 1 деление в 2 суток. Величины P/V и максимальной удельной скорости роста различаются незначительно, что указывает на то, что начало светового насыщения по скорости роста наблюдается при крайне низкой облучённости.

Таблица 2. Продукционные показатели фитопланктона в прибрежных районах Крыма в зимне-весенний период (числитель — минимальное и максимальное значения; знаменатель — среднее значение \pm стандартное отклонение)

Table 2. Phytoplankton production estimates in the coastal waters of Crimea in the winter-spring period (numerator denotes minimum and maximum values; denominator denotes mean value \pm standard deviation)

Сезон	ПП, мг С·м ⁻² ·сут ⁻¹	Б, мг С·м ⁻³	Б _и , мг С·м ⁻²	P/V, сут ⁻¹	μ , сут ⁻¹
Зима (2016)	49,8–143,3	10,4–26,9	218,0–659,3	0,21–0,24	0,59–0,73
	93,9 \pm 29,2	15,8 \pm 4,3	412,1 \pm 127,3	0,23 \pm 0,01	0,66 \pm 0,04
Весна (2016)	50,6–315,1	4,7–18,0	118,2–735,1	0,35–0,52	0,41–0,68
	174,1 \pm 71,9	11,8 \pm 4,5	411,1 \pm 200,1	0,44 \pm 0,07	0,50 \pm 0,08
Весна (2019)	208,2–522,4	14,2–36,9	450,5–1283,4	0,39–0,46	0,49–0,58
	309,1 \pm 123,9	22,4 \pm 9,0	752,1 \pm 353,8	0,44 \pm 0,03	0,55 \pm 0,03

Примечание: ПП — интегральная первичная продукция фитопланктона; Б — средняя биомасса фитопланктона в зоне фотосинтеза; Б_и — интегральная биомасса в зоне фотосинтеза; P/V — суточный коэффициент для зоны фотосинтеза (P/V ratio); μ — максимальная удельная скорость роста фитопланктона.

Note: PП is phytoplankton integral primary production; Б is phytoplankton mean biomass in the photosynthetic zone; Б_и is integral biomass in the photosynthetic zone; P/V is daily production/biomass ratio for the photosynthetic zone; μ is phytoplankton maximum specific growth rate.

ОБСУЖДЕНИЕ

В прибрежных водах Крыма концентрация Хл в ВКС в зимний период изменялась в узких пределах, составив в среднем $(0,47 \pm 0,12)$ мг·м⁻³. Эти значения в 2,0–2,5 раза ниже, чем в глубоководных районах моря (Финенко и др., 2017). Различия в величинах Хл могут быть обусловлены разными механизмами поступления биогенных веществ в зону фотосинтеза. В глубоководной части они поступают в основном с подъёмом глубинных вод, а в прибрежных районах — за счёт берегового стока и минерализации органического вещества гетеротрофными организмами. Зимой, при низких температурах воды, их метаболизм минимален, в результате чего скорость минерализации невысока. Слабый поток биогенных веществ определяет низкие концентрации Хл и значения биомассы фитопланктона в прибрежной части. Напротив, в глубоководных районах моря зимой устойчивость водного столба ослабевает, а динамическая активность вод увеличивается; в результате создаются благоприятные условия для поступления биогенов в зону фотосинтеза.

Зимой толщина перемешиваемого слоя в прибрежных водах Крыма достигала 75 м. В этих условиях отмечено максимальное содержание Хл и зарегистрированы три типа его вертикального распределения. На большинстве станций (60 %) оно было равномерным. На остальных станциях максимальная концентрация Хл либо увеличивалась с глубиной, либо уменьшалась. В этот период для глубоководных районов моря характерно равномерное распределение Хл в ВКС, который ограничен основным пикноклином и составляет 30–40 м (Финенко и др., 2005). Ниже перемешиваемого слоя концентрация Хл резко снижается.

Весной в глубоководных районах моря отмечена относительно высокая межгодовая изменчивость концентрации Хл, средние значения которой в апреле варьируют, по спутниковым данным, от 0,28 до 1,48 мг·м⁻³ (Finenko et al., 2014). В прибрежных районах варибельность

концентрации Хл в этот период была ниже, её средние значения находились в пределах $0,19\text{--}0,33\text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$. В это время ВКС уменьшается в среднем в 3,5 раза по сравнению со значением зимнего периода, а устойчивость водного столба повышается. Считается, что такие условия способствуют весеннему развитию фитопланктона (Chiswell, 2011), однако в прибрежных водах Крыма в 2016 г. оно не зарегистрировано. Результаты гидрохимических измерений показали, что количество неорганических соединений азота и фосфора в ВКС является низким: средняя концентрация нитратов — $(0,21 \pm 0,11)$ мкМ, фосфатов — $(0,04 \pm 0,02)$ мкМ. В Чёрном море константы полунасыщения Михаэлиса — Ментен (Ks) для нитратов составляют в среднем весной $(0,15 \pm 0,05)$ мкМ (Кривенко, 2008), для фосфатов — $(0,035 \pm 0,010)$ мкМ (Пархоменко, 2009). Как видно, концентрации этих веществ в воде и величины Ks примерно одинаковы. Следовательно, они могли оказывать лимитирующее действие на развитие фитопланктона.

Весной в прибрежных районах и глубоководной части моря начинает формироваться глубинный максимум Хл (Финенко и др., 2005). В этот период количество станций с равномерным распределением Хл было в 2 раза меньше, чем зимой; на остальных станциях распределение было в основном одномодальным. Глубинный максимум располагался при средней температуре $(9,0 \pm 0,6)$ °С и условной плотности $(14,3 \pm 0,2)$ и в среднем в 2,8 раза превышал концентрацию Хл в ВКС. По результатам флуоресцентных измерений в южной части моря, максимум флуоресценции отмечен на глубинах с температурой $(6,9 \pm 0,3)$ °С и условной плотностью $(14,4 \pm 0,1)$; значение интенсивности флуоресценции в максимуме было в среднем в 2,7 раза выше, чем у поверхности (Кривенко и др., 2008). Положение максимума было тесно связано с началом слоя нитратоклина. В целом в южной части моря и у берегов Крыма глубинный максимум находится при одинаковой условной плотности и имеет одинаковую интенсивность развития; он не связан с градиентами плотности.

Максимальная удельная скорость роста фитопланктона зависит от абиотических факторов, размерного и таксономического состава фитопланктона (Chen & Liu, 2010). В прибрежных районах значения удельной скорости роста, рассчитанные для слоя с оптимальными световыми условиями, в исследуемые периоды варьировали в узких пределах. В зимний период доминировала примезиевая водоросль *E. huxleyi*, имеющая малый размер клеток; максимальная скорость роста составляла в среднем $(0,66 \pm 0,04)$ сут⁻¹. Весной после мягких зим в большинстве случаев преобладали относительно крупные водоросли: на половине станций — диатомовая *P. calcar-avis*, на четверти — динофитовые рода *Ceratium*. При таком таксономическом составе сообщества фитопланктона максимальная скорость роста снизилась, составив в среднем $(0,50 \pm 0,08)$ сут⁻¹; точный коэффициент P/V для слоя фотосинтеза повысился в среднем в 2 раза. Зимой в слое фотосинтеза скорость деления водорослей в 3 раза меньше, чем у поверхности. В весенний период эти величины различались слабо. Одна из причин разнонаправленного изменения заключается в том, что в зимний период интенсивность солнечной радиации является низкой и скорость роста водорослей быстро убывает с глубиной. Весной интенсивность солнечной радиации возрастает в несколько раз и скорость роста в зоне фотосинтеза изменяется слабо; в результате значение P/V оказывается выше, чем зимой, и приближается к величинам максимальной скорости роста. Максимальные показатели скорости роста, измеренные в январе — апреле в бухте Севастопольская (Финенко и др., 2017) и рассчитанные нами в прибрежных водах Крыма, были одинаковыми, в то время как таксономический состав сообщества фитопланктона различался. В бухтах у г. Севастополя в феврале — апреле при доминировании диатомовых водорослей максимальная скорость роста варьировала от 0,40 до 0,75 сут⁻¹, в среднем составляя 0,50 сут⁻¹, а в открытом побережье напротив бухты Омега она была несколько выше — в среднем 0,85 сут⁻¹ (Стельмах и др., 2009). В бухте Севастопольская при доминировании динофитовых водорослей в сообществе скорость роста была в среднем в 1,5 раза ниже, чем при преобладании диатомовых (Стельмах, 2016). Таким образом, значения удельной скорости роста, полученные методом разведения

и рассчитанные нами, оказались достаточно близкими. Разработанную нами ранее модель оценки удельной скорости роста фитопланктона можно использовать для оперативного определения функциональной активности фитопланктонного сообщества.

Выводы:

1. В зимний период в прибрежных водах Крыма концентрация хлорофилла *a* и глубина верхнего квазиоднородного слоя были максимальными, содержание Хл в ВКС достоверно не различалось у западного, южного и восточного побережья. В это время в большей части исследованной акватории доминировала примнезиевая водоросль *E. huxleyi*. Весной концентрация Хл и глубина ВКС были в 2–3 раза ниже, чем зимой. В марте — апреле в разные годы в сообществе фитопланктона преобладали динофитовые и диатомовые водоросли либо примнезиевые, динофитовые и диатомовые.
2. Зимой вертикальное распределение концентрации Хл на большинстве станций было равномерным. Весной преобладали одномодальные профили с глубинным максимумом, расположение которого не было связано с градиентами температуры и плотности; содержание Хл в нём было в среднем в 3 раза выше, чем в ВКС. В большинстве случаев относительное изменение концентрации Хл и флуоресценции с глубиной имеет одинаковый характер. Вертикальные профили флуоресценции Хл менее изменчивы, чем профили его содержания; для всего массива данных между ними не обнаружено достоверной зависимости.
3. Величины продукции фитопланктона и суточного коэффициента Р/В повышаются от зимы к весне. Величины интегральной продукции, биомассы и удельной скорости роста изменяются непропорционально друг другу. Функциональные показатели фитопланктонного сообщества в прибрежной и глубоководной части примерно равны. В весенний период в зоне фотосинтеза водоросли совершают почти 1 деление в 2 суток. Величины Р/В и максимальной удельной скорости роста различаются незначительно, что указывает на то, что начало светового насыщения по скорости роста наблюдается при крайне низкой облучённости.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Функциональные, метаболические и токсикологические аспекты существования гидробионтов и их популяций в биотопах с различным физико-химическим режимом» (№ гос. регистрации АААА-А18-118021490093-4), а также в рамках проекта РАН «Влияние физико-химических процессов на смену видового состава и продуктивность морского фитопланктона» (№ гос. регистрации АААА-А18-118020790209-9).

Благодарность. Авторы выражают благодарность вед. инж. Н. В. Мининой за сбор проб и определение концентрации хлорофилла *a* в 106-м рейсе НИС «Профессор Водяницкий», а также вед. инж. Н. Ю. Родионовой — за определение гидрохимических параметров в 84-м рейсе НИС «Профессор Водяницкий».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Арашкевич Е. Г., Луппова Н. Е., Никишина А. Б., Паутова Л. А., Часовников В. К., Дриц А. В., Подымов О. И., Романова Н. Д., Станичная Р. Р., Зацепин А. Г., Куклев С. Б., Флинт М. В. Судовой экологический мониторинг в шельфовой зоне Чёрного моря: оценка современного состояния пелагической экосистемы // *Океанология*. 2015. Т. 55, № 6. С. 964–970. [Arashkevich E. G., Luppova N. E., Nikishina A. B., Pautova L. A., Chasovnikov V. K., Drits A. V., Podymov O. I., Romanova N. D., Stanichnaya R. R., Zaitsepin A. G., Kuklev S. B., Flint M. V. Marine environmental monitoring in the shelf zone of the Black Sea: Assessment of the current state of the pelagic ecosystem. *Oceanologiya*, 2015, vol. 55, no. 6, pp. 964–970. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.7868/S0030157415060015>
2. Кривенко О. В. Содержание и потребление неорганических соединений азота в Чёрном море // *Морской экологический журнал*. 2008. Т. 7, № 4. С. 13–26. [Krivenko O. V. Contents

- and uptake of inorganic nitrogen in the Black Sea. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2008, vol. 7, no. 4, pp. 13–26. (in Russ.)]
3. Кривенко О. В., Геворгиз Н. С., Финенко З. З. Пространственное распределение флуоресценции хлорофилла в южной части Чёрного моря в поздневесенний период // *Морской экологический журнал*. 2008. Т. 7, № 1. С. 31–45. [Krivenko O. V., Gevorgiz N. S., Finenko Z. Z. Spatial distribution of the chlorophyll fluorescence in the Southern Black Sea during late spring. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2008, vol. 7, no. 1, pp. 31–45. (in Russ.)]
 4. Кривенко О. В., Пархоменко А. В. Восходящий и регенерационный потоки неорганических соединений азота и фосфора в глубоководной области Чёрного моря // *Журнал общей биологии*. 2014. Т. 75, № 5. С. 394–408. [Krivenko O. V., Parkhomenko A. V. Upward and regeneration fluxes of inorganic nitrogen and phosphorus in the deep-water areas of the Black Sea. *Zhurnal obshchei biologii*, 2014, vol. 75, no. 5, pp. 394–408. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.1134/S2079086415030044>
 5. Кубряков А. А., Белокопытов В. Н., Зацепин А. Г., Станичный С. В., Пиотух В. Б. Изменчивость толщины перемешанного слоя в Чёрном море и её связь с динамикой вод и атмосферным воздействием // *Морской гидрофизический журнал*. 2019. Т. 35, № 5. С. 449–468. [Kubryakov A. A., Belokopytov V. N., Zatsepin A. G., Stanichnyi S. V., Piotukh V. B. The Black Sea mixed layer depth variability and its relation to the basin dynamics and atmospheric forcing. *Morskoy gidrofizicheskij zhurnal*, 2019, vol. 35, no. 5, pp. 449–468. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.22449/0233-7584-2019-5-449-468>
 6. Пархоменко А. В. Сезонная изменчивость поглощения минерального фосфора микропланктоном в глубоководной области Чёрного моря // *Морской экологический журнал*. 2009. Т. 8, № 2. С. 5–23. [Parkhomenko A. V. Seasonal variability of mineral phosphorus uptake by microplankton in deep-water area of the Black Sea. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2009, vol. 8, no. 2, pp. 5–23. (in Russ.)]
 7. Радченко И. Г., Капков В. И., Федоров В. Д. *Практическое руководство по сбору и анализу проб морского фитопланктона* : учебно-методическое пособие для студентов биологических специальностей университетов. Москва : Мордвинцев, 2010. 60 с. [Radchenko I. G., Kapkov V. I., Fedorov V. D. *Prakticheskoe rukovodstvo po sboru i analizu prob morskogo fitoplanktona* : uchebno-metodicheskoe posobie dlya studentov biologicheskikh spetsial'nostei universitetov. Moscow : Mordvintsev, 2010, 60 p. (in Russ.)]
 8. Стельмах Л. В. Влияние размеров клеток на сезонную изменчивость скорости роста фитопланктона поверхностных прибрежных вод Чёрного моря // *Морские биологические исследования: достижения и перспективы* : в 3 т. : сб. материалов Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием, приуроч. к 145-летию Севастопольской биологической станции, Севастополь, 19–24 сентября 2016 г. Севастополь, 2016. Т. 2. С. 451–454. [Stelmakh L. V. Cell size effect on seasonal variability of phytoplankton growth rate in surface coastal waters of the Black Sea. In: *Morskije biologicheskie issledovaniya: dostizheniya i perspektivy* : v 3 t. : sb. materialov Vseros. nauch.-prakt. konf. s mezhdunar. uchastiem, priuroch. k 145-letiyu Sevastopol'skoi biologicheskoi stantsii, Sevastopol, 19–24 Sept., 2016. Sevastopol, 2016, vol. 2, pp. 451–454. (in Russ.)]
 9. Стельмах Л. В. Удельная скорость роста фитопланктона в глубоководной части Чёрного моря в различные сезоны года // *Морской экологический журнал*. 2010. Т. 9, № 3. С. 83–87. [Stelmakh L. V. Specific phytoplankton growth rate in deep-water of the Black Sea in different seasons. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2010, vol. 9, no. 3, pp. 83–87. (in Russ.)]
 10. Стельмах Л. В., Куфтаркова Е. А., Бабич И. И. Сезонная изменчивость скорости роста фитопланктона в прибрежных водах Чёрного моря (район Севастополя) // *Морской экологический журнал*. 2009. Т. 8, № 1. С. 67–80. [Stelmakh L. V., Kufarkova E. A., Babich I. I. Seasonal variations of phytoplankton growth rate in coastal waters of the Black Sea (near Sevastopol). *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2009, vol. 8, no. 1, pp. 67–80. (in Russ.)]
 19. Финенко З. З., Мансурова И. М., Суслин В. В. Динамика концентрации хлорофилла *a* в Чёрном море по спутниковым измерениям // *Морской биологический журнал*.

2019. Т. 4, № 2. С. 87–95. [Finenko Z. Z., Mansurova I. M., Suslin V. V. Dynamics of chlorophyll *a* concentration in the Black Sea on satellite data. *Morskoy biologicheskij zhurnal*, 2019, vol. 4, no. 2, pp. 87–95. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/mbj.2019.04.2.09>
12. Финенко З. З., Стельмах Л. В., Мансурова И. М., Георгиева Е. Ю., Цилинский В. С. Сезонная динамика структурных и функциональных показателей фитопланктонного сообщества в Севастопольской бухте // *Системы контроля окружающей среды*. 2017. № 9. С. 73–82. [Finenko Z. Z., Stelmakh L. V., Mansurova I. M., Georgieva E. Ju., Tsilinsky V. S. Seasonal dynamics of structural and functional characteristics of the phytoplankton community in the Sevastopol Bay. *Sistemy kontrolya okruzhayushchei sredy*, 2017, no. 9, pp. 73–82. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.33075/2220-5861-2017-3-73-82>
 13. Финенко З. З., Суслин В. В., Чурилова Т. Я. Региональная модель для расчёта первичной продукции Чёрного моря с использованием данных спутникового сканера цвета SeaWiFS // *Морской экологический журнал*. 2009. Т. 8, № 1. С. 81–106. [Finenko Z. Z., Suslin V. V., Churilova T. Ya. The regional model to calculate the Black Sea primary production using satellite color scanner SeaWiFS. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2009, vol. 8, no. 1, pp. 81–106. (in Russ.)]
 14. Финенко З. З., Чурилова Т. Я., Ли Р. И. Вертикальное распределение хлорофилла и флуоресценции в Чёрном море // *Морской экологический журнал*. 2005. Т. 4, № 1. С. 15–46. [Finenko Z. Z., Churilova T. Ya., Lee R. I. Vertical distribution of chlorophyll and fluorescence in the Black Sea. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2005, vol. 4, no. 1, pp. 15–46. (in Russ.)]
 15. Финенко З. З., Ковалева И. В., Суслин В. В. Новый подход к оценке биомассы фитопланктона и её вариабельности в поверхностном слое Чёрного моря по спутниковым данным // *Успехи современной биологии*. 2018. Т. 138, № 3. С. 294–307. [Finenko Z. Z., Kovalyova I. V., Suslin V. V. A new approach to estimate phytoplankton biomass and its variability in the Black Sea surface water layer based on satellite data. *Uspekhi sovremennoi biologii*, 2018, vol. 138, no. 3, pp. 294–307. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.7868/S0042132418030079>
 16. Юнев О. А., Берсенева Г. П. Флуориметрический метод определения концентрации хлорофилла *a* и феофитина *a* в фитопланктоне // *Гидробиологический журнал*. 1986. Т. 22, № 2. С. 89–95. [Yunev O. A., Berseneva G. P. Fluorimetric method of determination of chlorophyll *a* and pheophytin *a* concentration in phytoplankton. *Gidrobiologicheskii zhurnal*, 1986, vol. 22, no. 2, pp. 89–95. (in Russ.)]
 17. Chen B., Liu H. Relationships between phytoplankton growth and cell size in surface oceans: Interactive effects of temperature, nutrients and grazing. *Limnology and Oceanography*, 2010, vol. 55, pp. 965–972. <https://doi.org/10.4319/lo.2010.55.3.0965>
 18. Chiswell S. M. Annual cycles and spring blooms in phytoplankton: Don't abandon Sverdrup completely. *Marine Ecology Progress Series*, 2011, vol. 443, pp. 39–50. <https://doi.org/10.3354/meps09453>
 19. Finenko Z. Z., Kovalyova I. V., Suslin V. V. Use of satellite data for the estimation of the specific growth rate of phytoplankton in the surface layer of the Black Sea. *Russian Journal of Marine Biology*, 2019, vol. 45, iss. 4, pp. 313–319. <https://doi.org/10.1134/S1063074019040059>
 20. Finenko Z. Z., Suslin V. V., Kovaleva I. V. Seasonal and long-term dynamics of the chlorophyll concentration in the Black Sea according to satellite observations. *Oceanology*, 2014, vol. 54, no. 5, pp. 596–605. <https://doi.org/10.1134/S0001437014050063>
 21. Krivenko O. V., Burlakova Z. P., Ereemeeva L. V. Basic characteristics of biotic nitrogen cycle in the open western part of the Black Sea. In: *Ecosystem Modeling as a Management Tool for the Black Sea* / L. I. Ivanov, T. Oguz (Eds). Dordrecht, Netherlands : Springer, 1998, pp. 121–136.
 22. Lorenzen C. V. Determination of chlorophyll and phaeopigments: Spectrophotometric equations. *Limnologica*, 1967, no. 12, pp. 343–346.
 23. Mikaelyan A. S., Chasovnikov V. K., Kubryakov A. A., Stanichny S. V. Phenology and drivers of the winter–spring phytoplankton bloom in the open Black Sea: The application of Sverdrup's hypothesis and its refinements. *Progress in Oceanography*, 2017, vol. 151, pp. 163–176. <https://doi.org/10.1016/j.pocan.2016.12.006>

24. *Phytoplankton Pigments in Oceanography: Guidelines to Modern Methods* / S. W. Jeffrey, R. F. C. Mantoura, S. W. Wright (Eds). Paris : UNESCO Publishing, 1997, 661 p. (Monographs on oceanographic methodology ; 10).
25. Yunev O. A., Vedernikov V. I., Basturk O., Yilmaz A., Kideys A. E., Moncheva S., Kononov S. K. Long-term variations of surface chlorophyll *a* and primary production in the open Black Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 2002, vol. 230, pp. 11–28. <https://doi.org/10.3354/meps230011>

DEVELOPMENT OF PHYTOPLANKTON IN THE WINTER-SPRING PERIOD IN THE COASTAL WATERS OF CRIMEA

Z. Z. Finenko, I. M. Mansurova, I. V. Kovalyova, and E. Yu. Georgieva

A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation
E-mail: zosim_finenko@mail.ru

The analysis of phytoplankton in the winter-spring period is important for investigating peculiarities of its annual dynamics and the Black Sea ecosystem overall functioning. Phytoplankton state in the winter-spring period in the Black Sea shelf zone is less studied than that of the summer-autumn season; conducting such a research is especially important for solving several problems, related to the productivity of the last links of the food chain, the formation of water hydrochemical regime, and the carbon cycle in the sea. The aim of the work is to assess the effect of seasonal conditions on the development of phytoplankton and its production estimates in the winter-spring period in the coastal waters of Crimea. The article presents the results of studies of hydrophysical (water temperature, density, and relative transparency) and biological indicators (chlorophyll *a* concentration, its fluorescence, taxonomic composition, and phytoplankton production estimates) in the Black Sea shelf zone in January – April 2016–2019. The studies were carried out at 50 stations, located in the coastal waters of Crimea from the Karkinitzky Bay to the Kerch Strait. Chlorophyll *a* concentration was measured by the standard fluorometric method, species composition was determined by microscopy, and phytoplankton specific growth rate was calculated according to the previously developed model. In winter (January – February), the values of chlorophyll *a* content and upper mixed layer depth were the highest (0.42–0.52 mg·m⁻³ and 44–58 m, respectively); in spring (March – April) they were 2–3 times lower. In January – February, the coccolithophore species *Emiliania huxleyi* (Lohmann) W. W. Hay & H. P. Mohler, 1967 predominated; in March – April, in different years, either dinoflagellates and diatoms or coccolithophores, dinoflagellates, and diatoms prevailed. In winter, chlorophyll *a* vertical distribution at most stations was uniform; in spring, unimodal profiles with a depth maximum prevailed, the location of which was not related to temperature and density gradients. Relative changes in chlorophyll *a* concentration and fluorescence with depth were usually the same. Phytoplankton production and daily production/biomass ratio (P/B) increased from winter to spring. There was no correlation between the values of integral production, biomass, and maximum specific growth rate of algae. Maximum specific growth rate was the least variable indicator. During the winter-spring period, algae in the photosynthetic zone divided on average once every 2–5 days.

Keywords: taxonomic composition, phytoplankton abundance and biomass, chlorophyll *a*, fluorescence, algae maximum specific growth rate, temperature, water density, Black Sea