

Интегральная первичная продукция в глубоководных районах Черного моря в 1998 – 2015 годах

И. В. Ковалёва^{1,✉}, В. В. Суслин²

¹ ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН», Севастополь, Россия

² Морской гидрофизический институт РАН, Севастополь, Россия
✉ ila.82@mail.ru

Поступила в редакцию 15.02.2022; одобрена после рецензирования 19.04.2022; принята к публикации 04.05.2022.

Аннотация

Цель. С помощью математического моделирования по данным спутниковых измерений оценить ежемесячные изменения интегральной первичной продукции в глубоководной зоне Черного моря за 1998–2015 гг. – цель данной работы.

Методы и результаты. По данным спутниковых наблюдений *SeaWiFS* и *MODIS* проведены расчеты интегральной первичной продукции с помощью модифицированной авторами модели. Использовался разработанный в Морском гидрофизическом институте РАН алгоритм для восстановления концентрации хлорофилла *a* по данным спутниковых измерений в видимом диапазоне спектра, полученный на основе измерений *in situ* за период 1997–2015 гг. Применяемые коэффициенты яркости моря для трех длин волн 490, 510 и 555 нм позволяют учесть поглощение окрашенного растворенного вещества, они слабо чувствительны к ошибкам атмосферной коррекции и обратному рассеянию света взвесью. Для расчета интегральной первичной продукции использовалась адаптированная модель Бехренфилда и Фальковского с применением физиологических параметров фитопланктона, полученных по данным *in situ* для Черного моря. Представлены данные сезонной изменчивости осредненных за двухнедельный период величин первичной продукции в центральной части Черного моря за 1998–2015 гг.

Выводы. Продуктивность в столбе воды для глубоководной зоны (от 500 м) за 18 лет в среднем составляла 157–158 гС·м⁻²·год⁻¹. Наблюдаются три периода повышения интегральной первичной продукции в течение годового цикла: зимне-весенний, летний и позднеосенний. Тренды продуктивности за исследованный отрезок времени не наблюдались. Снижение показателей зафиксировано после 2008 г. В восточном и западном глубоководных районах характер изменения первичной продукции был сходен. Полученные величины продуктивности за 1998–2015 гг. согласуются с данными ранних исследований. В Черном море наблюдается смена периодов повышения и снижения продукционных показателей, связанная преимущественно с климатическим воздействием.

Ключевые слова: первичная продукция, Черное море, фитопланктон, модельные расчеты, спутниковые наблюдения

Благодарности: авторы благодарят доктора биологических наук профессора З. З. Финенко за участие в обсуждении результатов. Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме № 121041400077-1 «Функциональные, метаболические и токсикологические аспекты существования гидробионтов и их популяций в биотопах с различным физико-химическим режимом» и частично в рамках государственного задания по теме № 0827-2018-0002 «Развитие методов оперативной океанологии на основе междисциплинарных исследований процессов формирования и эволюции морской среды и математического моделирования с привлечением данных дистанционных и контактных измерений».

Для цитирования: Ковалёва И. В., Суслин В. В. Интегральная первичная продукция в глубоководных районах Черного моря в 1998–2015 годах // Морской гидрофизический журнал. 2022. Т. 38, № 4. С. 432–445. doi:10.22449/0233-7584-2022-4-432-445

Integrated Primary Production in the Deep-Sea Regions of the Black Sea in 1998–2015

I. V. Kovalyova ^{1,✉}, V. V. Suslin ²

¹ A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS,
Sevastopol, Russia

² Marine Hydrophysical Institute, Russian Academy of Sciences, Sevastopol, Russia
✉ ila.82@mail.ru

Abstract

Purpose. The work is aimed at estimating monthly changes in the integrated primary production in the deep-sea zone of the Black Sea in 1998–2015 using mathematical modeling based on the satellite measurements.

Methods and Results. Based on the *SeaWiFS* and *MODIS* satellite observations, the integral primary production was calculated using the model modified by the authors. The algorithm developed in the Marine Hydrophysical Institute, RAS based on the *in situ* measurements performed in 1997–2015, was used for reconstructing the chlorophyll *a* concentration by the satellite measurements in the spectrum visible range. The applied sea brightness coefficients for three wavelengths 490, 510 and 555 nm permitted to take into account the colored solute absorption; they are weakly sensitive to the errors of atmospheric correction and to the light backscattering by suspension. The integral primary production was calculated using the Behrenfeld and Falkowski adapted model that had included the phytoplankton physiological parameters derived from the *in situ* data for the Black Sea. The data on seasonal variability of the fortnight-averaged primary production values for the central part of the Black Sea in 1998–2015 are presented.

Conclusions. Over 18 years, in the deep-sea zone (below 500 m), productivity in the water column averaged 157–158 gC · m⁻²·year⁻¹. In course of an annual cycle, three periods of increase in the integral primary production, namely the winter-spring, summer and late autumn ones were observed. No productivity trends were noted over the time period under study. The decline of indicators was recorded after 2008. In the eastern and western deep-sea regions, the characters of the primary production changes were similar. The productivity values obtained for 1998–2015 are consistent with those of the previous studies. In the Black Sea, observed are the alternating periods of increase and decrease in the production indicators that is conditioned mainly by climatic effects.

Keywords: primary production, Black Sea, phytoplankton, model calculations, satellite observations

Acknowledgements: the authors thank PhD (biol.) Professor Z. Z. Finenko for participating in discussion of the results. The study was carried out within the framework of the state assignment of the Federal Research Center IBSS on theme No. 121041400077-1 “Functional, metabolic and toxicological aspects of existence of hydrobionts and their populations in biotopes with different physical-chemical regimes”, and partially within the framework of the state assignment on theme No. 0827-2018-0002 “Development of operational oceanology methods based on interdisciplinary research of the processes of marine environment formation and evolution, and on mathematical modeling using the data of remote and contact measurements”.

For citation: Kovalyova, I.V. and Suslin, V.V., 2022. Integrated Primary Production in the Deep-Sea Regions of the Black Sea in 1998–2015. *Physical Oceanography*, 29(4), pp. 404-416. doi:10.22449/1573-160X-2022-4-404-416

Введение

Исследование продуктивности фитопланктона – первого звена в трофической цепи водных экосистем – одна из важных задач в океанологии. Про-

цесс фотосинтеза является ключевой частью биогеохимического цикла, в ходе которого происходит обмен углекислым газом и кислородом между океаном и атмосферой, что оказывает влияние на климат. Оценки показателя продуктивности за длительные периоды необходимы для прогнозирования экологического состояния экосистемы водоемов. Особый интерес представляет интегральная первичная продукция в столбе воды, которая отражает суммарное новообразование органического вещества в слое фотосинтеза. Такие исследования для Черного моря проводились ранее [1–11] с использованием как прямых измерений радиоуглеродным методом, так и расчетных с привлечением данных спутниковых наблюдений. Сложность проведения прямых измерений интегральной первичной продукции, требующих больших временных и материальных затрат, стала причиной сведения к минимуму таких исследований. Поэтому основной массив данных прямых измерений получен преимущественно в прошлом столетии. На сегодняшний день в основном используются расчетные методы с включением в модели более доступных характеристик фитопланктона, а также данных со спутников. В то же время спутниковые измерения позволили вывести исследования на новый уровень и стали толчком к интенсивному развитию расчетных моделей и исследованиям в глобальных масштабах.

Моделированию интегральной первичной продукции в Мировом океане и в Черном море посвящено немало работ [3, 8, 10–15]. Однако оценка интегральной первичной продукции в различных районах Черного моря в отличие от продуктивности в поверхностном слое проводилась нечасто как в прошлом столетии [1, 3, 16], так и после 2000 г. [5, 7, 8, 11, 17]. Поэтому актуальной задачей является анализ изменчивости величин интегральной первичной продукции с использованием модельных расчетов и спутниковых данных за последние два десятилетия.

Материалы и методы исследования

В работе использовались спутниковые данные (*SeaWiFS*\R2018.0\MLAC\Level-2, *MODIS-Aqua*\R2018.0\LAC\Level-2 и *MODIS-Terra*\R2018.0\LAC\Level-2) второго уровня, которые включают время измерения, географическую привязку, спектр коэффициента яркости моря, концентрацию хлорофилла *a*, рассчитанную на основе алгоритма, разработанного в Морском гидрофизическом институте РАН (для *SeaWiFS* и *MODIS*) [18, 19]. Средняя относительная ошибка восстановления концентрации хлорофилла *a* по использованному алгоритму составила ~ 30% [20]. Измерения спутниковыми сканерами проводились с пространственным разрешением ~ 1 км в надире для *MODIS* и ~ 4 км для *SeaWiFS*. Концентрация хлорофилла *a* получена на пространственной сетке 0,025° по широте и 0,035° по долготы. Измерения спутниковым сканером *SeaWiFS* проводились в 1998–2008 гг., приборами *MODIS-Aqua* и *MODIS-Terra* – в 2008–2015 гг. (URL: <https://oceancolor.gsfc.nasa.gov/>). Данные о температуре в поверхностном слое за период 1998–2000 гг. взяты с сайта <http://podaac.jpl.nasa.gov/sst/>, за период 2000–2015 гг. – с сайта <https://oceancolor.gsfc.nasa.gov/>. Данные о фотосинтетически активной радиации (ФАР), достигающей поверхности моря, взяты с сайта

<https://oceancolor.gsfc.nasa.gov/> для трех оптических сканеров *SeaWiFS*¹ и *MODIS-Aqua/Terra*².

Концентрация хлорофилла *a* и показатель диффузного ослабления света, полученные по снимкам разных сканеров, рассчитывались по единому алгоритму [18, 19]. Различие в расчете величин заключалось в использовании констант (показатели поглощения света чистой морской воды, отношение показателей поглощения фитопланктона, поглощение растворенного органического вещества, солнечная постоянная), так как разные сканеры имели отличный друг от друга набор спектральных каналов в диапазоне 480–560 нм. Точность восстанавливаемого спутникового продукта концентрации хлорофилла *a* считалась одинаковой [20].

Расчет интегральной первичной продукции проводился по адаптированной для Черного моря модели Бехренфилда и Фальковского [21]:

$$PP = P_{opt}^B DL Chl_0 Z_{eu} \frac{0,66E_0}{E_0 + 4.1}, \quad (1)$$

где *PP* – чистая интегральная суточная первичная продукция ($\text{мгС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$); P_{opt}^B – максимальная часовая скорость фотосинтеза, нормированная на хлорофилл ($\text{мгС} \cdot \text{мгХл}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$); *DL* – длительность светового дня (ч); *Chl*₀ – концентрация хлорофилла *a* в поверхностном слое ($\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$); *Z*_{eu} – глубина эвфотической зоны (м); *E*₀ – количество солнечной энергии, падающей на поверхность моря (моль квантов $\cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$). Суть адаптации заключалась в использовании входящих в уравнение расчетных параметров, полученных для черноморского фитопланктона по экспедиционным данным³.

Глубина эвфотической зоны рассчитывалась по степенному уравнению, полученному для Черного моря [22]:

$$Z_{eu} = 7,0 / (k_d(490))^{0,69} + 3,0, \quad (2)$$

где $k_d(490)$ – показатель диффузного ослабления света (м^{-1}), рассчитанный по алгоритму, адаптированному для Черного моря [23]. Разработанный способ расчета $k_d(490)$ учитывает «цветение» диатомовых и тем самым лучше описывает сезонный ход. Погрешность уравнения (2) составляет ~ 20% [23].

По результатам, приведенным в [4], были рассчитаны средние значения P_{opt}^B для температур 5–26°C с интервалом один градус. По полученным данным рассчитано общее уравнение, связывающее P_{opt}^B с температурой (*T*) [13]:

$$P_{opt}^B = a \exp(bT), \quad (3)$$

где $a = 1,4 \pm 0,2$ и $b = 0,06 \pm 0,01$ – безразмерные коэффициенты. Коэффициент детерминации для уравнения (3) $r^2 = 0,77$, уровень значимости $p < 0,0001$.

¹ URL: <https://oceancolor.gsfc.nasa.gov/data/10.5067/ORBVIEW-2/SEAWIFS/L2/OC/2018/> (дата обращения: 05.07.2022).

² URL: <https://oceancolor.gsfc.nasa.gov/data/10.5067/AQUA/MODIS/L2/OC/2018/> (дата обращения: 06.07.2022), URL: <https://oceancolor.gsfc.nasa.gov/data/10.5067/TERRA/MODIS/L2/IOP/2018/> (дата обращения: 05.07.2022).

³ Ковалёва И. В. Моделирование сезонной и многолетней изменчивости первичной продукции фитопланктона в Черном море : дис. ... канд. биол. наук. Севастополь, 2017. 147 с.

Однако уравнение (3) будет менее точным, если глубина нахождения максимума хлорофилла *a* и максимума фотосинтеза будет совпадать или когда максимум хлорофилла *a* будет находиться в поверхностном слое и резко уменьшаться с глубиной. В таком случае по расчетным данным продукция будет несколько завышена³. Погрешность модели в таком виде для Черного моря – менее 30%. При сопоставлении расчетных и измеренных радиоуглеродным методом данных $r^2 = 0,77 - 0,88$ для указанной модели [13].

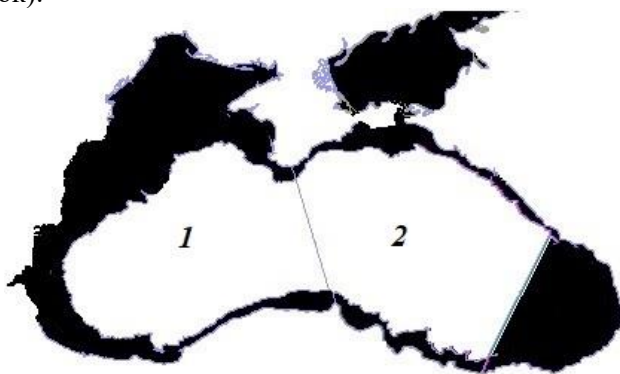
Оценка статистических показателей осуществлялась в программах *SigmaPlot*, *Grapher*, *Excel*.

Для акватории Черного моря сканер *SeaWiFS* давал одну сцену в сутки, *MODIS-Aqua* и *MODIS-Terra* – от одной до двух сцен в сутки. В настоящей работе рассмотрен период 1998–2015 гг.: в 1998–2000 гг. ежесуточное покрытие Черного моря составляло один снимок, с 2000 г. по июль 2002 г. – от двух до трех снимков, с июля 2002 г. по декабрь 2008 г. – от трех до пяти снимков, в 2009–2015 гг. – от двух до четырех снимков. В связи с этим для осреднения данных выбран период, составляющий две недели, что является компромиссным решением при выборе между количеством данных второго уровня и процентом заполнения данными акватории Черного моря в условиях облачности.

В среднем в течение 1998–2015 гг. обеспеченность двухнедельных данных по пространству с учетом облачности зависела от сезона: с марта по октябрь – 70% и выше, с ноября по февраль – 40% и выше. Подробный анализ обеспеченности спутниковыми продуктами приведен в работе [19].

По данным сканеров *SeaWiFS*, *MODIS-Aqua*, *MODIS-Terra* для каждой ячейки сетки, покрывающей регион, считалось среднее значение соответствующего регионального продукта (концентрация хлорофилла *a*, показатель вертикального ослабления света на длине волны 490 нм) за двухнедельный период, а затем определялось среднее по пространству. Для нахождения объединенного (*merge*) продукта рассчитывалось среднее значение для всех сканеров, которые работали в рассматриваемый период времени³.

Расчеты проводились для глубоководной области Черного моря (от 500 м) (рисунок).



Р и с у н о к. Исследуемые районы Черного моря: 1 – глубоководная часть, включающая западный циклональный круговорот; 2 – глубоководная часть, включающая восточный циклональный круговорот

Figure. The Black Sea regions under study: 1 – deep-sea part including the western cyclonic gyre; 2 – deep-sea part including the eastern cyclonic gyre

Результаты

Проведены расчеты первичной продукции в столбе воды для глубоководной части Черного моря. Осредненные значения за каждые две недели за 18-летний период представлены в табл. 1.

Т а б л и ц а 1
T a b l e 1

Значения интегральной первичной продукции $\langle PP \rangle$ ($\text{мгС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$) в глубоководных районах Черного моря, осредненной за период 1998–2015 гг., для первой (1) и второй (2) половины месяца, стандартное отклонение (SD), минимальная (PP_{\min}) и максимальная (PP_{\max}) величины интегральной первичной продукции
Values of integral primary production $\langle PP \rangle$ ($\text{mgC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$) in the Black Sea deep-sea regions averaged over 1998–2015 for the first (1) and the second (2) halves of a month, standard deviation (SD), minimum (PP_{\min}) and maximum (PP_{\max}) values of integral primary production

Месяц / Month	Район 1 / Region 1				Район 2 / Region 2			
	$\langle PP \rangle$	SD	PP_{\min}	PP_{\max}	$\langle PP \rangle$	SD	PP_{\min}	PP_{\max}
Январь (1) / January (1)	390	85	261	539	409	80	291	559
Январь (2) / January (2)	380	77	253	603	400	99	293	704
Февраль (1) / February (1)	339	42	266	441	374	51	258	457
Февраль (2) / February (2)	388	95	251	626	389	91	221	549
Март (1) / March (1)	320	71	204	482	344	76	216	496
Март (2) / March (2)	688	197	392	1149	701	179	318	990
Апрель (1) / April (1)	679	282	366	1450	568	222	222	1105
Апрель (2) / April (2)	343	168	178	872	319	131	168	680
Май (1) / May (1)	334	118	173	726	320	89	182	522
Май (2) / May (2)	322	78	178	467	306	64	188	408
Июнь (1) / June (1)	348	73	213	450	351	75	245	452
Июнь (2) / June (2)	413	91	252	547	399	67	274	517
Июль (1) / July (1)	511	90	330	657	471	83	294	617
Июль (2) / July (2)	536	84	367	683	532	78	349	622
Август (1) / August (1)	565	72	442	676	547	76	389	653
Август (2) / August (2)	526	60	382	656	540	62	429	647
Сентябрь (1) / September (1)	470	75	379	649	479	59	375	640
Сентябрь (2) / September (2)	437	79	328	593	442	61	366	602
Октябрь (1) / October (1)	404	78	301	610	406	70	259	551
Октябрь (2) / October (2)	369	62	261	497	371	46	296	448
Ноябрь (1) / November (1)	376	75	224	546	374	68	272	483
Ноябрь (2) / November (2)	434	96	260	597	412	100	244	614
Декабрь (1) / December (1)	439	104	279	645	440	100	274	591
Декабрь (2) / December (2)	384	53	258	470	413	94	245	628

В указанных районах максимальная первичная продукция наблюдалась в период весеннего «цветения» во второй половине марта – первой половине апреля. По неосредненным данным, в указанные месяцы продуктивность в основном повышалась, но в отдельные годы «цветение» могло начинаться с февраля. Также в холодный период (январь – март) в единичных случаях

встречались довольно высокие значения максимальных величин *PP*. Эти увеличения обусловлены главным образом высокими концентрациями хлорофилла *a*.

Второй выраженный максимум наблюдался в июле – августе. В диапазоне вариаций в этот период минимальные значения продукции держались на довольно высоком уровне, как и максимальные, хотя и ниже значений весеннего периода. Летний пик может быть связан с высокой скоростью ассимиляции, высокой температурой и освещенностью.

Появление слабого осеннего пика можно отметить в конце ноября – начале декабря, он вызван, по-видимому, усилением ветрового воздействия и осадков, способствующих увеличению конвективных потоков биогенных веществ в эвфотический слой в еще относительно теплой воде. После этого максимума с наступлением периода минимальной освещенности и понижения температуры воды происходило кратковременное снижение первичной продукции. С января интегральная первичная продукция начинала снова постепенно повышаться.

Согласно осредненным данным, в восточном районе зимние значения интегральной первичной продукции до начала весеннего «цветения» выше, чем в западном; с апреля, наоборот, в западном районе средняя продуктивность выше, несмотря на синхронное снижение средних величин до минимальных значений в мае – начале июня. До начала августа в западном глубоководном районе моря значения средней интегральной продукции несколько выше, чем в восточном. В конце августа – сентябре наблюдается более заметное увеличение в восточном районе, после чего продуктивность в столбе воды изменяется приблизительно одинаково в двух районах. Однако если рассматривать ежегодную динамику по двухнедельным данным, можно отметить, что в масштабах осредняемых акваторий закономерные смены зон с высокой продукцией явно не прослеживаются. В западной области средне-годовые величины незначительно выше, чем в восточной, но в целом в течение года в указанных районах продукционные показатели изменяются приблизительно одинаково.

Таким образом, годовой цикл первичной продукции в столбе воды по осредненным двухнедельным данным за 1998–2015 гг. имеет два характерных максимума – зимне-весенний и летний, а также третий – слабый осенний. При этом динамика величин в различные годы может меняться, несколько смещая основные пики максимумов и минимумов по срокам и длительности. А также в редких случаях в зависимости от комплексного влияния факторов в столбе воды могут проявляться не характерные пики или минимумы в динамике продуктивности.

Была проведена оценка трендов интегральной первичной продукции по регулярным двухнедельным данным за 18 лет. Выборка таких данных соответствует нормальному распределению (согласно критерию Шапиро-Уилка). Анализировался угол наклона линейной регрессии сезонного цикла продуктивности фитопланктона, и с помощью метода наименьших квадратов (МНК) были получены коэффициенты. Кроме того, определялись аномалии для каждого года как разность между средним за полмесяца значением и средне-голетним, а также коэффициенты регрессионных уравнений (табл. 2). Ис-

пользовались статистические показатели: критерий Фишера, критерий Стьюдента, уровень значимости ($p < 0,1$). По результатам проведенного анализа сезонных вариаций по двухнедельным данным для глубоководной части Черного моря, а также по расчетам аномалий сезонных изменений интегральной первичной продукции за 18 лет статистически значимого тренда мы не обнаружили. На более коротких временных интервалах (1998–2008 гг.) при положительном наклоне линии регрессии статистически значимые тренды отсутствовали. Тенденция к снижению наблюдалась в двух районах после 2008 г. (при уровне значимости $p < 0,005$), что может быть связано с климатическими особенностями последних лет и теплыми зимами. Однако на общий тренд за 18-летний период это не повлияло.

Т а б л и ц а 2
Table 2

Коэффициенты линейной регрессии $y = c + ax$, статистические показатели для сезонных значений (PP), аномалий (PP_{an}) и изменений PP за 2009 – 2015 гг. (PP^*) при оценке тренда интегральной первичной продукции
Coefficients of linear regression $y = c + ax$, statistical indicators for the seasonal values (PP), anomalies (PP_{an}) and PP variations over 2009–2015 (PP^*) in assessing the trend of integral primary production

Тип данных / Type of data	c	a	SD_a	F	t	p
Район 1 / Region 1						
PP	438,6	-0,026	0,057	0,202	0,451	0,653
PP_{an} / PP_{an}	5,9	-0,027	0,041	0,452	0,672	0,502
PP^*	480,9	-0,630	0,214	8,664	2,943	0,004
Район 2 / Region 2						
PP	438,1	-0,040	0,051	0,609	0,780	0,436
PP_{an} / PP_{an}	9,0	-0,041	0,036	1,307	1,143	0,254
PP^*	480,0	-0,687	0,213	10,368	3,220	0,002

Пр и м е ч а н и е. SD_a – стандартное отклонение для коэффициента a ; F – критерий Фишера; t – критерий Стьюдента для коэффициента a ; p – вероятность.

Note. SD_a is a standard deviation for coefficient a ; F is the Fisher criterion; t is the Student criterion for coefficient a ; p is probability.

Таким образом, можно сделать вывод, что в 1998–2015 гг. в глубоководной зоне тренд интегральной первичной продукции не наблюдается. В период 1998–2008 гг. при слабой тенденции к повышению статистически значимый тренд отсутствовал. Снижение происходило преимущественно после 2008 г., что свидетельствует о чередовании недлительных циклов повышения и понижения продуктивности.

Обсуждение результатов

В сезонной динамике интегральной первичной продукции, описанной в ранних исследованиях, в глубоководных районах моря в феврале – апреле выделялся, как правило, зимне-весенний максимум [3, 4, 8, 17]. В зависимо-

сти от количества измерений и количества лет, включенных в осреднение, а также от масштаба участков исследуемой акватории средние величины изменялись приблизительно в диапазоне $500\text{--}750 \text{ мгС}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$ [1, 3, 4]. По данным разрозненных измерений, проведенных в экспедициях в 1960–1991 гг., «цветение» отмечалось в феврале – марте. Однако в различные годы зимне-весеннее развитие фитопланктона происходило не одинаково. По данным [7, 10], в 80-е гг. повышение интегральной продукции достигало своего максимума в марте; согласно [8, 16], в 1998–2004 гг. по расчетным данным повышение происходило в марте – начале апреля. В исследованиях сезонной динамики развития биомассы фитопланктона указывался также период «цветения» в феврале – апреле [14, 24]. Биомасса фитопланктона имеет прямую связь с первичной продукцией, но при этом динамика биомассы фитопланктона, первичной продукции в поверхностном слое и интегральной первичной продукции может не совпадать, так как на каждый из показателей влияют еще дополнительные факторы. Поздnezимний и весенний периоды «цветения» связывают с интенсивным развитием диатомовых водорослей [25].

По результатам моделирования и обобщения данных спутниковых наблюдений за 1998–2015 гг. (табл. 1) со второй половины марта до начала апреля отмечен весенний максимум интегральной продуктивности, составляющий в среднем $568\text{--}701 \text{ мгС}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$. Увеличение продуктивности по осредненным величинам наблюдалось также в январе и конце февраля, однако оно было ниже весеннего, так как зимние пики были не каждый год и возникали в зависимости от существенного возрастания концентрации хлорофилла *a*. Полученные величины продуктивности в столбе воды (табл. 1) для января близки к значениям ($350\text{--}430 \text{ мгС}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$), определенным радиоуглеродным методом в 70–90-х гг. [2, 4, 17], тогда как февральские средние значения, по нашим данным за 1998–2015 гг., были немного меньше. Минимум продуктивности в зоне фотосинтеза в мае – начале июня также согласуется с данными экспедиционных исследований *in situ* [4]. По осредненным данным, после 1998 г. он выше, чем в 80-х гг.

Согласно нашим данным, с июля до начала сентября наблюдается второй максимум интегральной продукции фитопланктона с наибольшими значениями в конце июля – августе. По результатам работ [4, 8, 16, 17] отмечалось повышение первичной продукции в летний период, связанное с «цветением» кокколитофорид и динофлагеллят, которое начиная с 90-х гг. стало более интенсивнее развиваться в центральной части моря [3]. Диапазон вариаций величин был сходным с нашими данными (табл. 1) за июнь – июль. Однако в августе – сентябре средние значения, по нашим расчетам ($565\text{--}437 \text{ мгС}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$ соответственно), были выше приблизительно в 1,5 раза по сравнению с литературными данными [4], хотя по более поздним исследованиям, полученным расчетным путем, эта разница оказалась меньше [8, 16]. Каждый год рассмотренного периода летнее «цветение» происходило по-разному (изменяясь в диапазоне $294\text{--}683 \text{ мгС}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$ в обоих районах), в отдельные годы оно могло практически отсутствовать в указанные месяцы. По некоторым данным [26, 27], начиная с 2000-х гг. в Черном море с июля по сентябрь наблюдалось интенсивное «цветение» диатомовых водорослей *Pseudosolenia calcaravis*, которые развиваются при низкой концентрации биогенных веществ.

Первичная продукция в столбе воды в летний период в большей степени определяется температурой и освещенностью, благодаря чему возникает второй максимум продуктивности при невысоких концентрациях хлорофилла *a*. Температурный градиент удерживает фитопланктонное сообщество в пределах эвфотической зоны. В связи с установившейся стратификацией в столбе воды количество питательных веществ, обеспечивающих продукцию фитопланктона, определяется в основном количеством веществ, которые остались после периода зимней конвекции. Они проникли из глубинных слоев моря и не были потреблены во время весеннего «цветения». Кроме того, первичная продукция фитопланктона может также определяться в этот период регенерационной продукцией, т. е. веществами, экскретируемыми гетеротрофными организмами. Поэтому максимумы и минимумы в диапазоне вариаций различаются незначительно, что можно видеть по небольшим стандартным отклонениям для указанных месяцев (табл. 1). Крайние максимальные значения величин продуктивности в летний период ниже зимних и весенних. Также следует допустить, что с 80–90-х гг. произошла перестройка фитопланктонного сообщества, вследствие чего годовая динамика интегральной первичной продукции несколько изменилась, в том числе в летний период.

Согласно осредненным данным за 18-летний период, во второй половине сентября – октябре наблюдалось снижение величин, а затем со второй половины ноября – незначительное возрастание, которое в других исследованиях выделяется как осенний максимум [4, 8, 16]. В осенний период также развивались преимущественно диатомовые водоросли и динофлагелляты [28]. Однако осенний максимум обычно длится недолго. В различные годы его можно наблюдать с первой половины ноября до первой половины декабря. Дальнейшее снижение продуктивных показателей происходит во второй половине декабря. Величины интегральной первичной продукции для октября – декабря, рассчитанные по адаптированной нами модели (1) и полученные в работах [1, 4, 8, 16], согласуются. В некоторых исследованиях указаны более низкие значения продуктивности в столбе воды для декабря [4], что может быть связано с особенностью процессов, протекающих в отдельные годы, и с количеством собранных данных, а также с областью осреднения. Спутниковые наблюдения позволяют регулярно проводить измерения с высокой плотностью покрытия, что проблематично делать в экспедициях. Также имеют значение области, на которых проводится осреднение данных, регулярность осредняемых данных и анализируемые годы. При сопоставлении все это влияет на различия полученных величин в разных исследованиях. Отсутствие экспедиционных исследований по интегральной первичной продукции за последние годы не позволяет объективно сравнить данные расчетов и измерений и ввести необходимые поправки для корректирования модели. Однако исследования, проведенные нами и опубликованные в работах [2, 4, 8, 16, 17], по своим оценкам близки между собой.

Среднегодовая величина за 18-летний период, по нашим расчетам с использованием спутниковых данных, для западного глубоководного района составляет $433,1 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$, для восточного $429,5 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$, т. е. $157\text{--}158 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$. Указанные величины продукции выше, чем в ранее приведенных исследованиях [1, 4, 5], но несколько ниже ($170\text{--}186 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$),

чем в исследованиях 1998–2004 гг. [16]. Можно предположить, что расчеты (табл. 1), проведенные по адаптированной для Черного моря модели, могут завышать первичную продукцию, так как не учитывается фотоингибирование скорости фотосинтеза фитопланктона. По результатам верификации использованной нами модели, завышение интегральной первичной продукции по сравнению с ее измеренными значениями возможно до 30% [13], по-видимому, преимущественно за счет завышения летом и ранней осенью. Исходя из того, что в столбе воды не было обнаружено достоверных положительных трендов продуктивности, следует, что за последние 18 лет первичная продукция не увеличилась. А в 2008–2015 гг. наблюдалось ее слабое снижение, приблизительно на $1 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$ в каждом регионе за 7 лет. Поэтому полученные оценки первичной продукции могут быть сопоставимы с оценками из [14, 25] с учетом масштаба осредняемой акватории, плотности покрытия анализируемых измерений и способа определения величин интегральной продукции.

Так, например, при анализе спутниковых данных за 1998–2008 гг. [5] также не было выявлено достоверных трендов продуктивности в слое фотосинтеза, хотя характер вариаций первичной продукции был сходным. В указанном исследовании использовались другие области осреднения в глубоководной части моря, а глубина зоны фотосинтеза определялась по связи с концентрацией хлорофилла *a*, которая несколько занижала значения; остальные расчеты проводились по модели, применяемой нами в настоящей работе. Характер трендов в 1998–2008 гг. по новым расчетам был аналогичен предыдущему для указанных лет, тогда как средние величины продукции в столбе воды оказались выше. Использованное нами уравнение для расчета глубины зоны фотосинтеза, в которое входит коэффициент диффузного ослабления света, более точное. Вышеописанное подчеркивает важность масштабов осредняемых областей при сравнении и является одной из причин различий конечных средних значений. При анализе процессов, протекающих в экосистеме, и выявлении характерных тенденций важно также проводить оценки одним способом.

Анализ межгодовых вариаций и трендов интегральной первичной продукции свидетельствует о смене периодов возрастания и снижения показателей. В 80-х – начале 90-х гг. наблюдалось повышение продукционных характеристик [5, 9, 24], а с середины 90-х гг. – их спад. В период 1998–2008 гг. статистически значимые тренды отсутствовали, хотя намечалась тенденция к возрастанию интегральной первичной продукции, после 2008 г. началось ее снижение. Выявленные вариации связаны более всего с климатическими циклами, изменением температур и ветровым воздействием. Подобные циклы рассматривались в работе [29].

Сопоставляя западный и восточный глубоководные районы моря, необходимо отметить, что величины первичной продукции и их изменения находились приблизительно на одном уровне. Повышение средней за 18 лет интегральной продуктивности в январе – апреле в восточной части моря было более значительным, чем в западной, а в апреле – августе в западной части более значительным, чем в восточной, это согласуется с сезонным циклом географической циркуляции, рассчитанной по климатическим термохалинным

полям [30]. Такая смена периодов усиления западного и восточного циклонических круговоротов, вероятно, способствует усилению потока биогенных веществ с глубинных слоев моря и приводит к незначительному повышению продуктивности в столбе воды (табл. 1).

Заключение

По модельным расчетам с использованием спутниковых наблюдений оценены и впервые представлены ежемесячные, осредненные за двухнедельный период, величины интегральной первичной продукции для восточного и западного глубоководных районов Черного моря за 1998–2015 гг. Согласно осредненным данным за 18 лет, величины первичной продукции в столбе воды составляли $157\text{--}158 \text{ гС}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{год}^{-1}$ в двух районах. В сезонной динамике продуктивности наиболее значимыми являются зимне-весенний и летний максимумы, а также слабый осенний. Полученные значения хорошо согласуются с данными других исследований, проведенных ранее для иных временных интервалов. Статистически значимых трендов интегральной первичной продукции в глубоководной зоне за 18 лет не наблюдалось. Отмечены тенденции к снижению после 2008 г. Происходит чередование недлительных периодов повышения и понижения продукционных показателей. Усиление циклональных круговоротов, согласно сезонным циклам геострофических циркуляций, приводит к незначительному повышению средней интегральной первичной продукции в соответствующем районе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Ведерников В. И., Демидов А. Б.* Первичная продукция и хлорофилл в глубоководных районах Черного моря // *Океанология*. 1993. Т. 33, № 2. С. 229–235.
2. *Ведерников В. И., Демидов А. Б.* Вертикальное распределение первичной продукции и хлорофилла в различные сезоны в глубоководных районах Черного моря // *Океанология*. 1997. Т. 37, № 3. С. 414–423.
3. *Ведерников В. И., Демидов А. Б.* Долговременная и сезонная изменчивость хлорофилла и первичной продукции в восточных районах Черного моря // *Комплексные исследования северо-восточной части Черного моря* / Отв. ред. А. Г. Зацепин, М. В. Флинт. Москва : Наука, 2002. С. 212–247.
4. *Демидов А. Б.* Сезонная изменчивость и оценка годовых величин первичной продукции фитопланктона в Черном море // *Океанология*. 2008. Т. 48, № 5. С. 718–733.
5. *Ковалева И. В.* Межгодовые и сезонные изменения концентрации хлорофилла *a* и первичной продукции в глубоководной части Черного моря // *Гидробиологический журнал*. 2014. Т. 50, № 3. С. 38–50.
6. *Финенко З. З.* Первичная продукция Черного моря: экологические и физиологические характеристики фитопланктона // *Экология моря*. 2001. Вып. 57. С. 60–67.
7. *Финенко З. З., Суслин В. В., Чурилова Т. Я.* Оценка продуктивности фитопланктона Черного моря по спутниковым данным // *Доклады Академии наук*. 2010. Т. 432, № 6. С. 845–848.
8. *Финенко З. З., Суслин В. В., Чурилова Т. Я.* Региональная модель для расчета первичной продукции Черного моря с использованием данных спутникового сканера цвета SeaWiFS // *Морской экологический журнал*. 2009. Т. VIII, № 1. С. 81–106.
9. *Юнев О. А.* Эвтрофикация глубоководной части Черного моря: многолетние изменения годовой первичной продукции фитопланктона // *Системы контроля окружающей среды. Средства, информационные технологии и мониторинг*. Севастополь : НПЦ «ЭКОСИ-Гидрофизика», 2009. С. 407–413.

10. Long-term variations of surface chlorophyll a and primary production in the open Black Sea / O. A. Yunev [et al.] // *Marine Ecology Progress Series*. 2002. V. 230. P. 11–28. doi:10.3354/meps230011
11. *Agirbas E., Bakirci M.* Size-fractionated primary production in the south-eastern Black Sea // *Oceanologia*. 2022. Vol. 64, iss. 2. P. 244–266. <https://doi.org/10.1016/j.oceano.2021.11.002>
12. Первичная продукция Черного моря: спектральный подход / Т. Я. Чурилова [и др.] // *Морской биологический журнал*. 2016. Т. 1, № 3. С. 50–53. doi:10.21072/mbj.2016.01.3.08
13. *Ковалёва И. В.* Сравнение алгоритмов расчета первичной продукции Черного моря по концентрации хлорофилла в поверхностном слое, интенсивности солнечной радиации и температуре // *Морской экологический журнал*. 2010. Т. IX, № 2. С. 62–73.
14. *Финенко З. З., Чурилова Т. Я., Суслин В. В.* Оценка биомассы фитопланктона и первичной продукции в Черном море по спутниковым данным // *Промысловые биоресурсы Черного и Азовского морей* / Под ред. В. Н. Еремеева и др. Севастополь : НПЦ «ЭКОСИ-Гидрофизика», 2011. С. 221–236.
15. *Oguz T., Dippner J. W., Kaymaz Z.* Climatic regulation of the Black Sea hydro-meteorological and ecological properties at interannual-to-decadal time scales // *Journal of Marine Systems*. 2006. Vol. 60, iss. 3–4. P. 235–254. doi:10.1016/j.jmarsys.2005.11.011
16. *Юнев О. А.* Эвтрофикация и годовая первичная продукция фитопланктона глубоководной части Черного моря // *Океанология*. 2011. Т. 51, № 4. С. 1–10.
17. Peculiarities of seasonal variability of primary production in the Black Sea / L. V. Stelmakh [et al.] // *Ecosystem modeling as a management tool for the Black Sea* / Eds. U. Ivanov, T. Oguz. Dordrecht : Kluwer Academic Publishers. 1998. Vol. 1. P. 93–104.
18. *Суслин В. В., Чурилова Т. Я., Сосик Х. М.* Региональный алгоритм расчета концентрации хлорофилла *a* в Черном море по спутниковым данным SeaWiFS // *Морской экологический журнал*. 2008. Т. VII, № 2. С. 24–42.
19. *Suslin V., Churilova T.* A regional algorithm for separating light absorption by chlorophyll-*a* and coloured detrital matter in the Black Sea, using 480–560 nm bands from ocean colour scanners // *International Journal of Remote Sensing*. 2016. Vol. 37, iss. 18. P. 4380–4400. <http://dx.doi.org/10.1080/01431161.2016.1211350>
20. Концентрация хлорофилла *a* в Черном море: сравнение спутниковых алгоритмов / В. В. Суслин [и др.] // *Фундаментальная и прикладная гидрофизика*. 2018. Т. 11, № 3. С. 64–72. doi:10.7868/S2073667318030085
21. *Behrenfeld M. J., Falkowski P. G.* A consumer's guide to phytoplankton primary productivity models // *Limnology and Oceanography*. 1997. Vol. 42, iss. 7. P. 1479–1491.
22. *Suslin V. V., Slabakova V. K., Churilova T. Ya.* Diffuse attenuation coefficient for downwelling irradiance at 490 nm and its spectral characteristics in the Black Sea upper layer: modeling, *in situ* measurements and ocean color data // *Proc. SPIE 10466, 23rd International Symposium on Atmospheric and Ocean Optics: Atmospheric Physics, 104663H (30 November 2017)*. 2017. <https://doi.org/10.1117/12.2287367>
23. *Суслин В. В., Чурилова Т. Я.* Упрощенный метод расчета спектрального диффузного коэффициента ослабления света в верхнем слое Черного моря на основе спутниковых данных // *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа*. 2010. Вып. 22. С. 47–60.
24. *Кривенко О. В., Пархоменко А. В.* Пространственная и временная изменчивость биомассы фитопланктона в Черном море за период 1948–2000 гг. // *Морской экологический журнал*. 2010. Т. IX, № 4. С. 5–24.
25. *Финенко З. З., Крупаткина Д. К.* Первичная продукция в Черном море в зимне-весенний период // *Океанология*. 1993. Т. 33, № 1. С. 97–104.
26. Скорость роста фитопланктона и его выедание зоопланктоном в западной части Черного моря в осенний период / Л. В. Стельмах [и др.] // *Океанология*. 2009. Т. 49, № 1. С. 90–100.

27. *Брянцева Ю. В., Горбунов В. П.* Пространственное распределение основных параметров фитопланктона в северной части Черного моря // Экосистемы, их оптимизация и охрана. 2012. Вып. 7. С. 126–137.
28. The impact of physical processes on taxonomic composition, distribution and growth of phytoplankton in the open Black Sea / A. S. Mikaelyan [et al.] // Journal of Marine Systems. 2020. Vol. 208. 103368. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2020.103368>
29. *Platt T.* Primary production of the ocean water column as a function of surface light intensity: algorithms for remote sensing // Deep Sea Research Part. A. Oceanographic Research Papers. 1986. Vol. 33. iss. 2. P. 149–163.
30. *Иванов В. А., Белокопытов В. Н.* Океанография Черного моря. Севастополь : НПЦ «ЭКОСИ-Гидрофизика», 2011. 212 с.

Об авторах:

Ковалёва Илона Васильевна, научный сотрудник, отдел экологической физиологии водорослей, ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН» (299011, Россия, г. Севастополь, пр. Нахимова, д. 2), кандидат биологических наук, **ORCID ID: 0000-0001-5430-2002**, **Scopus Author ID: 56405274600**, **WoS ResearcherID: AAB-4397-2019**, ila.82@mail.ru

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