



УДК [581.132..1 +591.148: 574.52](262.5)

З. З. Финенко¹, докт. биол. наук., зав. отд., **В. В. Суслин**², канд. физ.-мат. наук., ст. н. с.,
Т. Я. Чурилова¹, канд. биол. наук, ст. н. с.

¹Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского Национальной академии наук Украины, Севастополь, Украина

²Морской гидрофизический институт Национальной академии наук Украины, Севастополь, Украина

РЕГИОНАЛЬНАЯ МОДЕЛЬ ДЛЯ РАСЧЁТА ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ЧЁРНОГО МОРЯ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ДАННЫХ СПУТНИКОВОГО СКАНЕРА ЦВЕТА SeaWiFS

Разработана и применена малопараметрическая региональная модель для оценки первичной продукции Чёрного моря с использованием данных спутникового сканера цвета (SeaWiFS) за 1998 – 2004 гг. В модели использованы результаты исследований фотосинтетических характеристик черноморского фитопланктона и вертикального распределения хлорофилла, послужившие основой для обоснования и создания регионально-го алгоритма. Исползованная параметризация учитывает совместное действие плотности светового потока, температуры и концентрации хлорофилла в поверхностном слое на фотосинтетические параметры кривой фотосинтез–свет и их изменение с глубиной. Полученные закономерности соединены с данными спутниковых измерений для оценки пространственно-временной вариабельности фотосинтетических характеристик фитопланктона. Совместное использование спутниковых данных и модельных расчётов позволило получить полную картину пространственно-временной изменчивости продукции фитопланктона для всей акватории моря и оценить её межгодовые различия для отдельных регионов. Средняя величина годовой первичной продукции в глубоководных и прибрежных районах с привлечением спутниковых измерений концентрации хлорофилла составила $212 \text{ гС м}^{-2} \text{ год}^{-1}$, или 81 млн. т С для всей акватории моря.

Ключевые слова: Чёрное море, модель, спутник, первичная продукция, хлорофилл, свет, фитопланктон

Одна из основных задач современной биоокеанологии – оценка скорости фотосинтеза морского фитопланктона, которая необходима для понимания процессов, контролируемых биохимическими циклами углерода в океанических экосистемах в широком диапазоне пространственно-временных масштабов. В ранних исследованиях для этих целей использовали простейшие модели, связывающие концентрации хлорофилла «а» в поверхностном слое с суточной или годовой первичной продукцией, интегрированной по глубине [34, 37]. Однако при таком подходе часто наблюдается слабая связь между выбранными параметрами, а полученные зависимости требуют корректировки, если они распространяются на другие районы и сезоны. Дисперсия существенно уменьшается, когда рассматривается изменение отношения между суточной продук-

цией в эвфотическом слое и концентрацией хлорофилла в нём в зависимости от интенсивности солнечной радиации, падающей на поверхность моря [32, 39]. Привлечение данных, характеризующих оптические свойства морской воды и водорослей, а также других параметров, контролируемых фотосинтезом фитопланктона, привело к развитию сложных моделей, использующих спутниковые измерения концентрации хлорофилла в поверхностном слое, и позволяющих проводить количественную оценку первичной продукции в широком диапазоне пространственных и временных масштабов [32, 30, 48, 53]. Биооптические модели существенно различаются, но все они основаны на том, что скорость фотосинтеза контролируется плотностью светового потока и концентрацией пигмента. Количество световой

энергии, поглощаемой фитопланктоном, изменяется в пространстве и времени и зависит от количества водорослей, их видового состава и скорости протекания процессов, регулирующих фотосинтез. По этой причине невозможно использование одного универсального алгоритма для оценки продукции фитопланктона во всех морях и океанах. Необходимы региональные алгоритмы, основанные на данных натуральных измерений фотосинтетических и оптических свойств фитопланктонного сообщества, подводной освещённости, концентрации пигментов. Для Чёрного моря алгоритмы расчёта первичной продукции с включением спутниковых данных отсутствуют. В то же время благодаря спутниковым наблюдениям изменчивость продуктивности фитопланктона может быть изучена в широком диапазоне пространственно-временных масштабов путём ежедневных наблюдений по всей акватории моря.

Цель работы – создать региональную биооптическую модель для расчёта первичной продукции Чёрного моря, учитывающую пространственно-временные изменения физиологических характеристик фитопланктона и спутниковые данные по концентрации хлорофилла в поверхностном слое; оценить суточные и годовые значения продукции, интегрированной по глубине, её динамику и мезомасштабную вариабельность.

Материал и методы. Определение концентрации хлорофилла в поверхностном слое по спутниковым данным. Эмпирические стандартные алгоритмы обработки данных спутниковых сканеров цвета SeaWiFS [51] дают завышенные концентрации хлорофилла в поверхностном слое Чёрного моря по сравнению с измеренными значениями [45, 46]. Они получены на основании соотношений между биооптическими параметрами и отношением яркостей восходящего излучения для опреде-

Если $I_{490} > 1.586 - 0.530 / I_{510}$ и $I_{490} > 1.661 - 0.5953 / I_{510}$, то

$$X_{л0} = -(0.0395 \cdot I_{490} \cdot I_{510} - 0.0633 \cdot I_{510} + 0.0221) / (0.804 \cdot I_{490} \cdot I_{510} - 1.083 \cdot I_{510} + 0.0487) / 0.03 \quad (1)$$

если $I_{490} < 1.586 - 0.530 / I_{510}$ и $I_{490} < 1.661 - 0.5953 / I_{510}$, то

$$X_{л0} = -(0.0387 \cdot I_{490} \cdot I_{510} - 0.0642 \cdot I_{510} + 0.0226) / (0.132 \cdot I_{490} \cdot I_{510} - 0.281 \cdot I_{510} + 0.218) / 0.03 \quad (2)$$

лённых длин волн. Эти соотношения варьируют в зависимости от состава и количества фитопланктона, детрита, растворённого органического вещества, которые определяют оптические свойства воды. По этой причине алгоритмы, созданные для океанических вод, непригодны для использования в Чёрном море, где содержание растворённого окрашенного вещества больше, чем в океане [45, 46]. По данным натуральных измерений спектральной яркости восходящего от поверхности излучения на спектральных каналах 510 и 550 нм и одновременных определений концентрации хлорофилла был разработан региональный алгоритм [46]. Созданный алгоритм существенно улучшил точность оценки хлорофилла по сравнению с алгоритмом NASA. В настоящее время для оценки концентрации хлорофилла по спутниковым данным в Чёрном море предложено использовать спектральную яркость восходящего от поверхности излучения на спектральных каналах 490, 510 и 550 нм [20]. Расчёты основаны на определении двух индексов, которые вычисляются по нормализованной яркости излучения (nLw) выходящего из воды света на трёх длинах волн: $I_{510} = nLw(555) / nLw(510)$ и $I_{490} = nLw(510) / nLw(490)$. Индексы I_{510} и I_{490} слабо чувствительны к ошибкам атмосферной коррекции и обратному рассеянию света взвесью [20]. Разработанный алгоритм более точно восстанавливает концентрацию хлорофилла по спутниковым данным по сравнению с алгоритмами, использованными ранее [46, 51].

Расчёт концентрации хлорофилла «а» в поверхностном слое (X_л, мг м⁻³) Чёрного моря выполнен по стандартным продуктам второго уровня прибора SeaWiFS и формулам [20], полученным с использованием малопараметрической модели оптических свойств морской воды [6].

Для определения хлорофилла в поверхностном слое использованы данные прибора SeaWiFS с января 1998 по декабрь 2004 гг., полученные из Годдарского центра обработки и хранения данных космических полетов NASA (SeaWiFS GAC level 2, GSFC DAAC). Концентрация хлорофилла измерена по стандартным продуктам второго уровня: nL_w в спектральных каналах 490, 510 и 555 нм с пространственным разрешением 4 км x 4 км в надире. По этим данным рассчитаны индексы I_{510} и I_{490} , которые затем усреднялись на пространственной сетке 0.025 град по широте и 0.035 град по долготе за двухнедельный период. При расчётах средних значений исключались измерения, помеченные флагами 8, 9 и 20. Результаты статистической обработки данных показали, что основные потери спутниковой информации связаны с облачностью: зимой она составляет 75 – 79%, весной – 61 – 65%, летом – 40 – 47% и осенью – 62 – 63%.

Параметры вертикального распределения хлорофилла. Для анализа вертикального распределения хлорофилла использованы первичные материалы, полученные сотрудниками отдела экологической физиологии водорослей Института биологии южных морей НАН Украины в 32 экспедициях [28]. На основании этих материалов создана база данных. В неё вошло около 1000 станций с измерениями вертикального распределения хлорофилла и флуоресценции. Вертикальное распределение хлорофилла выполнено на 656 станциях с дискретностью измерения 5 – 15 м. В большинстве экспедиций концентрация хлорофилла «а» и продуктов его разложения были измерены стандартным флуориметрическим методом после его экстракции 90% ацетоном из фитопланктона, осаждённого на мембранные фильтры с размерами пор 0.4 – 0.6 мк. Для математического описания вертикального распределения хлорофилла «а» использована кривая Гаусса в модификации, предложенной в работе [53]. Параметры уравнения рассчитыва-

лись в программе Sigma Plot for Windows со статистической обработкой в пакете ANOVA.

Измерения непрерывных вертикальных профилей флуоресценции в слое 0 – 200 м позволили составить массив данных из 340 станций, выполненных с января по август [28]. Вертикальные профили флуоресценции использованы для определения глубины залегания максимума флуоресценции, его ширины, отношения между флуоресценцией в максимуме и у поверхности, а также для сравнения с данными прямых измерений.

Параметры зависимости кривой фотосинтез – свет. Исследования выполнены в 12 океанографических рейсах в Чёрном море на станциях, расположенных между 41° 30' – 45° 30' с. ш. в 1988 – 1999 гг. [26, 27]. Всего выполнено 342 эксперимента по влиянию света на фотосинтез фитопланктона. В холодный и тёплый периоды года проведено примерно одинаковое количество измерений. Во всех экспериментах использован единый метод измерения фотосинтетических параметров, основанный на ассимиляции ^{14}C фитопланктоном, как функции интенсивности света. Для определения скорости фотосинтеза пробы воды с определенных глубин экспонировали в течение 2 – 3 ч при 8 – 16 интенсивностях света от 0.5 до 200 Вт м⁻² и температуре, которая наблюдалась на глубине отбора пробы. Источником света служили либо белые флуоресцентные лампы, либо галогеновые со спектральным составом, близким к солнечному свету. Ослабление плотности светового потока, падающего на поверхность склянки, создавалось фильтрами с нейтральной спектральной характеристикой или путём последовательного размещения проб на разном удалении от источника света. Для описания зависимости фотосинтез – свет использовали эмпирическое уравнение, предложенное [52], для расчёта коэффициентов уравнения – стандартный пакет программы "Sigma-Plot".

$$P^B = P_s^B [1 - \exp(\alpha^B E / P_s^B -)] \exp(\beta E / P_s^B), \quad (3)$$

где P^B - интенсивность фотосинтеза ($\text{мгС мг Хл}^{-1} \text{ ч}^{-1}$), при плотности светового потока E , P_s^B - масштабный множитель ($\text{мгС мг Хл}^{-1} \text{ ч}^{-1}$), α^B - начальный наклон кривой [$(\text{мгС мг Хл}^{-1} \text{ ч}^{-1}) / E$], β - параметр фотоингибирования [$(\text{мгС мг Хл}^{-1} \text{ ч}^{-1}) E^{-1}$]. При отсутствии ингибирования фотосинтеза ($\beta = 0$), P_s^B равен максимальной интенсивности фотосинтеза (P_{max}^B).

Определение температуры в поверхностном слое и солнечной радиации, достигающей поверхности моря в диапазоне 400 – 700нм. Оба параметра получены из спутниковых наблюдений взятых из <http://podaac.jpl.nasa.gov/sst/> и <ftp://oceans.gsfc.nasa.gov/SeaWiFS/Mapped/8Day/PAR/> соответственно.

Результаты. Описание математической модели первичной продукции. Модель первичной продукции Чёрного моря основана на количественных закономерностях, описывающих влияние плотности светового потока, температуры и концентрации хлорофилла на скорость фотосинтеза черноморского фитопланктона [26, 27]. Моделирование вертикального распределения скорости фотосинтеза фитопланктона и концентрации хлорофилла проведено с учётом того, что в Чёрном море физиологические характеристики водорослей тесно связаны с градиентами плотности, температуры, питательных элементов и световым режимом. В зимний период фитопланктонное сообщество постоянно находится в верхнем перемешиваемом слое, в котором градиенты плотности, связанные с температурой или солёностью отсутствуют либо выражены слабо, а питательные элементы в эвфотической зоне распределены равномерно. Напротив, в летний период одна часть фитопланктонного сообщества постоянно находится в верхнем перемешиваемом слое и адаптируется к низкой концентрации биогенных элементов, относительно высокой интенсивности света и температуре, вторая обитает при слабой интенсивности светового потока, низкой температуре и повы-

шенном содержании биогенных элементов. У водорослей, живущих в верхнем перемешиваемом слое и адаптированных к высокой плотности светового потока и температуре, скорость фотосинтеза, нормированная на хлорофилл, максимальна. При адаптации водорослей к субоптимальным плотностям светового потока и относительно низкой температуре максимальная скорость фотосинтеза фитопланктонного сообщества, нормированная на хлорофилл «а», уменьшается с глубиной. В то же время эффективность фотосинтеза в условиях светового лимитирования повышается вследствие более эффективного поглощения квантов света и их ассимиляции в процессе фотосинтеза. В зимний период фотосинтетические параметры с глубиной изменяются слабо [27].

На основании большого количества данных в модели принято, что в пределах эвфотической зоны вертикальное распределение хлорофилла в зимне-весенний период равномерно, а в летне-осеннее время соответствует кривой Гаусса [28]. Для обоих периодов в модели использованы одинаковые зависимости влияния света, температуры и других факторов среды на скорость фотосинтеза фитопланктона, но с разными числовыми значениями коэффициентов для холодного и тёплого периодов. Исходя из климатических условий, астрономический год был разделён на два периода: холодный – с температурой воды $<15^\circ\text{C}$, тёплый – с температурой воды $>15^\circ\text{C}$.

В модель входят четыре параметра, которые определяются по спутниковым измерениям: коэффициент диффузного ослабления света в поверхностном слое при 490 нм ($K_z(490 \text{ нм})$, м^{-1}), суточная солнечная радиация, достигающая поверхности моря в диапазоне ФАР (E , $\text{моль } E \text{ м}^{-2} \text{ сут}^{-1}$), температура (T , $^\circ\text{C}$) и концентрация хлорофилла в поверхностном слое ($X_{\text{л0}}$, мг м^{-3}).

Оптический алгоритм. В этом блоке приведены уравнения, по которым рассчитывалась подводная облучённость. В глубоковод-

ных районах Чёрного моря минимальное ослабление облучённости располагается в длинноволновой части спектра – 525 нм [7]. Для определения ослабления потока солнечной энергии с глубиной на этой длине света использованы данные о спектральном ослаблении света и существующей корреляции между коэффициентами ослабления K_z в диапазоне длин волн 490 и 525 нм.

$$K_z(525) = 0.655 \cdot K_z(490) + 0.03 \quad (4)$$

По ослаблению света при $\lambda = 525$ нм рассчитаны изменения суммарной облучённости в диапазоне фотосинтетически активной радиации (400-700 нм) с глубиной по формуле Н. Ерлова [5], модифицированной для Чёрного моря по результатам измерений спектрального распределения облучённости на различных глубинах [7]. Значения относительной облучённости для 525 нм на глубине z рассчитаны в долях от уровня поверхностной облучённости в том же спектральном диапазоне.

$$E_{\text{омн},z}(525) = \frac{E_{w,z}(525)}{E_{w,0}(525)} = 0.94 \cdot \exp(-K_z(525) \cdot z) \quad (5)$$

При определении глубины, на которой уровень ФАР, достигающий поверхности моря, снижается в определенное количество раз, использованы экспериментальные измерения, приведенные в работе [7].

$$\frac{E_w(z)}{E_w(0)} = E_{\text{омн},z}(525) \cdot \left(0.16 + \frac{5.46}{z + 6.5}\right) \quad (6)$$

Таким образом, зная интегральную облучённость поверхности океана в интервале 400-700 нм и умножив ее на $E_w(z)/E_w(0)$, получим ФАР на заданной глубине.

Алгоритм вертикального распределения концентрации хлорофилла. Для количественного описания вертикального профиля хлорофилла использована кривая Гаусса в следующей модификации [28]:

$$X_{Lz} = (h / \sigma (2\pi)^{1/2}) \exp[-(z - z_m)^2 / 2\sigma^2], \quad (7)$$

где X_{Lz} – концентрация хлорофилла «а» на глубине z , мг м^{-3} , h – общее содержание хлоро-

филла в слое максимума, мг м^{-3} , z_m – глубина максимума хлорофилла, м , σ – показатель ширины глубинного максимума хлорофилла, м .

Анализ вертикальных профилей хлорофилла показал, что изменение значений h и z_m зависит от концентрации хлорофилла в поверхностном слое. В полулогарифмической и двойной логарифмической шкале между z_m и X_{L0} и между h и X_{L0} соответственно наблюдается линейная зависимость [28]. Сходный характер зависимостей для тёплого периода и близость коэффициентов в уравнениях позволило объединить все данные, полученные с апреля по октябрь, и вывести общее уравнение для расчёта z_m и h по концентрации хлорофилла у поверхности.

$$h = (55.73 \pm 1.40) X_{L0}^{0.56 \pm 0.008}, \quad \text{для} \\ 0.02 \leq X_{L0} \leq 70; r^2 = 0.75, \quad n = 385 \quad (8)$$

$$z_m = 11.1 \pm 0.75 - ((10.46 \pm 0.45) \text{Ln} X_{L0}), \quad \text{для} \\ 0.02 \leq X_{L0} \leq 70, r^2 = 0.61, \quad n = 385 \quad (9)$$

Между показателем ширины максимума хлорофилла (σ) и его концентрацией в поверхностном слое достоверной корреляции нет. Ширина максимума в среднем равна 20 ± 10 м при $X_{L0} < 1 \text{мг м}^{-3}$ и 13 ± 8 м при $X_{L0} > 1 \text{мг м}^{-3}$. Так как X_{L0} близок к концентрации хлорофилла, измеряемой по спутниковым наблюдениям ($X_{L\text{sat}}$), то, подставив выражения (8) и (9) в (7) получим уравнение, связывающее концентрацию хлорофилла на глубине z с $X_{L\text{sat}}$:

$$X_{Lz} = (55.73 X_{L\text{sat}}^{0.56} / \sigma (2\pi)^{1/2}) \exp[-(z - (11.1 - 10.46 \text{Ln} X_{L\text{sat}})^2 / 2\sigma^2)], \quad (10)$$

при $0.02 \leq X_{L0} \leq 70$, $n = 385$, где σ равна 20 м при $X_{L\text{sat}} < 1 \text{мг м}^{-3}$ и $\sigma = 13$ м при $X_{L\text{sat}} > 1 \text{мг м}^{-3}$.

Найденное уравнение передаёт зависимость средней концентрации хлорофилла на определённой глубине от его значения в поверхностном слое. Ошибка линии регрессии (σ_a) в уравнениях (8) и (9) равна 0.12 и 8.8% соответственно. Принимая, что с вероятностью

0.95 отдельные значения могут отклоняться от средних величин не более чем на $2\sigma_a$, получим погрешность $\pm 74\%$ и $\pm 58\%$ в уравнениях (8) и (9) соответственно. Сравнение измеренных и рассчитанных концентраций хлорофилла в поверхностном слое показало, что различия, достигающие 50%, наблюдаются только при низких значениях ($0.02 - 0.05 \text{ мг м}^{-3}$). При значениях хлорофилла в поверхностном слое $0.1 - 1.0 \text{ мг м}^{-3}$, характерных для большей части акватории Чёрного моря в летний период, отклонения между измеренными и рассчитанными величинами в этом слое не превышают $\pm 14\%$.

Поздней осенью, зимой и ранней весной (март, первая половина апреля) в результате конвективного перемешивания водной толщи сезонный градиент температуры разрушается и концентрация хлорофилла в слое $0 - 50 \text{ м}$ на большинстве станций (70%) распределена равномерно, на остальных станциях регистрируется один максимум у нижней границы эвфотической зоны, где скорость фотосинтеза фитопланктона крайне мала. Исходя из этих результатов вертикальное распределение хлорофилла в холодный период в слое фотосинтеза принято равномерным.

Алгоритм пространственного и вертикального распределения фотосинтетических параметров. Начальный наклон кривой (α^B) и максимальная скорость фотосинтеза (P_{\max}^B), нормированные на концентрацию хлорофилла «а», - основные параметры, использованные в модели для расчёта зависимости первичной продукции от света по спутниковым данным. Экспериментальным путем установлено, что в поверхностном слое связь скорости фотосинтеза на начальном участке световой кривой (α , $\text{мгС м}^{-3} \text{ ч}^{-1} (\text{Вт м}^{-2})^{-1}$) с концентрацией хлорофилла в широком диапазоне изменений (от 0.07 до 5.0 мг м^{-3}) достоверно отличается от прямолинейной зависимости [26].

Данные, полученные для всех сезонов, показывают, что форма связи α^B с концентра-

цией хлорофилла в интервале $0.05 - 3 \text{ мг м}^{-3}$ подчиняется степенной зависимости. Значения показателя степени и коэффициента пропорциональности в различные периоды года изменяются незначительно ($1.17 - 1.31$ и $0.10 - 0.12$ соответственно) и в модели они были объединены.

$$\alpha_0^B = 0.11 X_0^{0.29} \quad (11)$$

Из уравнения следует, что значения α^B повышаются в 3 раза с ростом концентрации хлорофилла в поверхностном слое от 0.07 до 3.0 мг м^{-3} . В холодный период значения α^B одинаковы в слое, равном двум оптическим глубинам ($0 < \xi \leq 2$, где $\xi = K_z \cdot z$), а с повышением оптической глубины от 2 до 4.6ξ они увеличиваются линейно [27].

$$\alpha_z^B = \alpha_0^B (0.09\xi + 0.94) \quad (12)$$

В тёплый период эффективность фотосинтеза на глубине z равна:

$$\alpha_z^B = \alpha_0^B (0.24\xi + 0.84), \quad (13)$$

для глубин $1 < \xi \leq 4.6$ и для $\xi < 1$, значения $\alpha_z^B = \alpha_0^B$.

Как видно, в тёплый и холодный периоды года величины α_z^B у основания эвфотической зоны примерно равны, тогда как в поверхностном слое они выше в холодный период. Таким образом, α_z^B является функцией концентрации хлорофилла в поверхностном слое и оптической глубины.

Максимальная интенсивность фотосинтеза для поверхностного слоя рассчитана как

$$P_{\max(0)}^B = \alpha_0^B \cdot E_k, \quad (14)$$

где E_k - величина светового насыщения фотосинтеза фитопланктона.

В течение года температурный фактор играет основную роль в изменении величины E_k в поверхностном слое [27].

$$E_k = 17.4 \cdot \exp(0.066 \cdot T) \quad (15)$$

В тёплый и холодный периоды года значения P_{\max}^B одинаковы в слое до одной и двух оптических глубин соответственно. С увеличением ξ от 1 – 2 до 4.6 значения $P_{\max(z)}^B$ уменьшаются [27].

Для холодного периода:

$$P_{\max(z)}^B = P_{\max(0)}^B \cdot (1.2 \cdot \xi^{-0.29}),$$

для $2 < \xi \leq 4.6$, (16)

для тёплого периода:

$$P_{\max(z)}^B = P_{\max(0)}^B \cdot (\xi^{-0.96}), \text{ для } 1 < \xi \leq 4.6. \quad (17)$$

Алгоритм вертикального распределения первичной продукции. Для расчёта изменения скорости фотосинтеза фитопланктона с глубиной (z) использовано гиперболическое уравнение [54], учитывающее ослабления света (k_z), падающего на поверхность (E_0), вертикальное распределение концентрации хлорофилла в эвфотическом слое ($X_l(z)$) и фотосинтетических параметров (α^B и P_m^B).

$$P(z,t) = X_l(z) \cdot P_{\max(z)}^B \{1 - \exp[-(\alpha_z^B \cdot E_0 \cdot \exp^{-k(z) \cdot z}) / P_{\max(z)}^B]\}. \quad (18)$$

Суточная первичная продукция на глубине z ($P_{(z)}$) рассчитана как $P_{(z)} = P_{(z,t)} \cdot D$, где D – длительность дня в часах.

Алгоритм интегральной первичной продукции. Расчёт суточной первичной продукции интегрированной по глубине эвфотической зоны (от E_0 до $1\%E_0$) под единицей площади моря проведён по формуле трапеции.

$$\int_{E(0)}^{1\%E(0)} = ((P_{(z)} + P_{(z-1)}) \cdot (z - (z-1))) / 2$$

(19) Динамика пространственного распределения первичной продукции, интегрированной по глубине. Карты распределения среднемесячной суточной продукции фитопланктона рассчитаны для 1998 – 2004 г. (рис. 1).

Как видно, продукция фотосинтеза в разных участках моря варьирует в пределах двух порядков величин – от < 0.1 до $5 \text{ гС м}^{-2} \text{ сут.}^{-1}$. В холодный период, включающий зиму

и начало весны, величины продукции повышаются от берега в открытые районы моря. Эти отличия хорошо заметны во время зимне-весеннего цветения фитопланктона, когда в центре моря величины продукции повышаются до $1 - 3 \text{ гС м}^{-2} \text{ сут.}^{-1}$, а в прибрежных районах они не превышают $0.15 \text{ гС м}^{-2} \text{ сут.}^{-1}$. В тёплый период северо-западный шельф и прибрежные районы, расположенные в пределах нескольких миль от берега, характеризуются величинами продукции $1 - 5 \text{ гС м}^{-2} \text{ сут.}^{-1}$. В глубоководных районах продуктивность фитопланктона изменяется от 0.2 до $0.5 \text{ гС м}^{-2} \text{ сут.}^{-1}$. В кратковременные периоды мощного развития водорослей, которое занимает значительную часть акватории, она увеличивается до $1 \text{ гС м}^{-2} \text{ сут.}^{-1}$.

На приведённых картах хорошо видны межгодовые изменения пространственно-временной изменчивости первичной продукции, обусловленные климатическими условиями. Поскольку поддержание высокого уровня продукции определяется скоростью поступления биогенных веществ в эвфотическую зону, определённую роль играют метеорологические условия, среди которых температура воздуха и ветер наиболее важны для формирования гидрологического режима верхнего слоя моря и динамики вод.

В годы с холодными зимами увеличивается повторяемость северных ветров и усиливается подъём глубинных вод к поверхности в центральных частях моря, тем самым создаются благоприятные условия для их обогащения биогенными веществами. В тёплые зимы эти процессы проходят слабо и обеспеченность фитопланктона питательными элементами ухудшается. В исследованный период наиболее холодные зимы наблюдались в 1998, 2003 и 2004 гг., когда по спутниковым данным, средняя температура воды в поверхностном слое в западной и восточной части моря с января по март снижалась до 7.5 и 8°C соответственно.

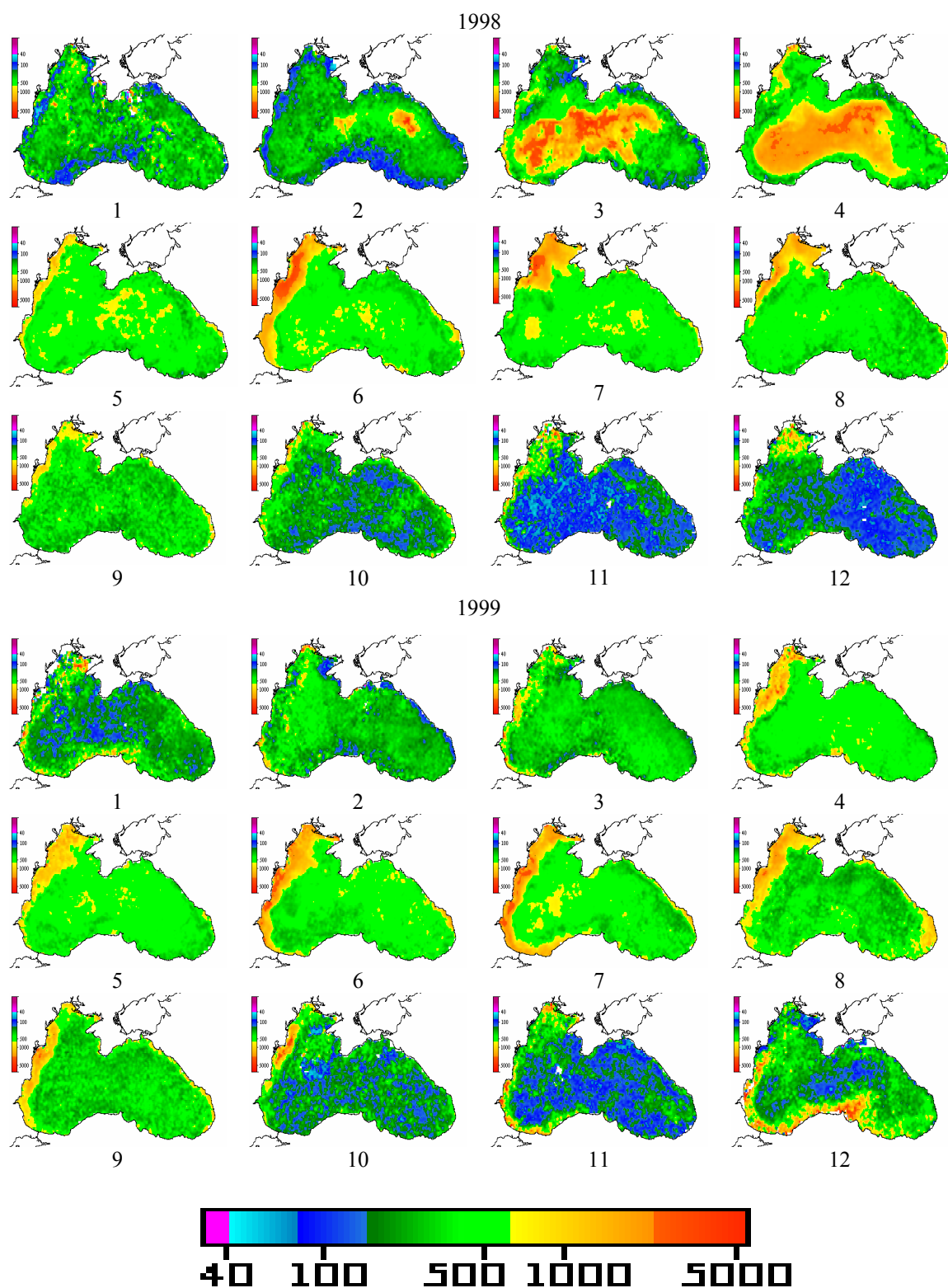


Рис. 1 Среднемесячные значения первичной продукции ($\text{mg C m}^{-2} \text{сут}^{-1}$), рассчитанные по разработанному региональному алгоритму с использованием данных SeaWiFS
 Fig. 1 Average monthly primary production values ($\text{mg C m}^{-2} \text{day}^{-1}$) computed based on the regional algorithm using SeaWiFS data

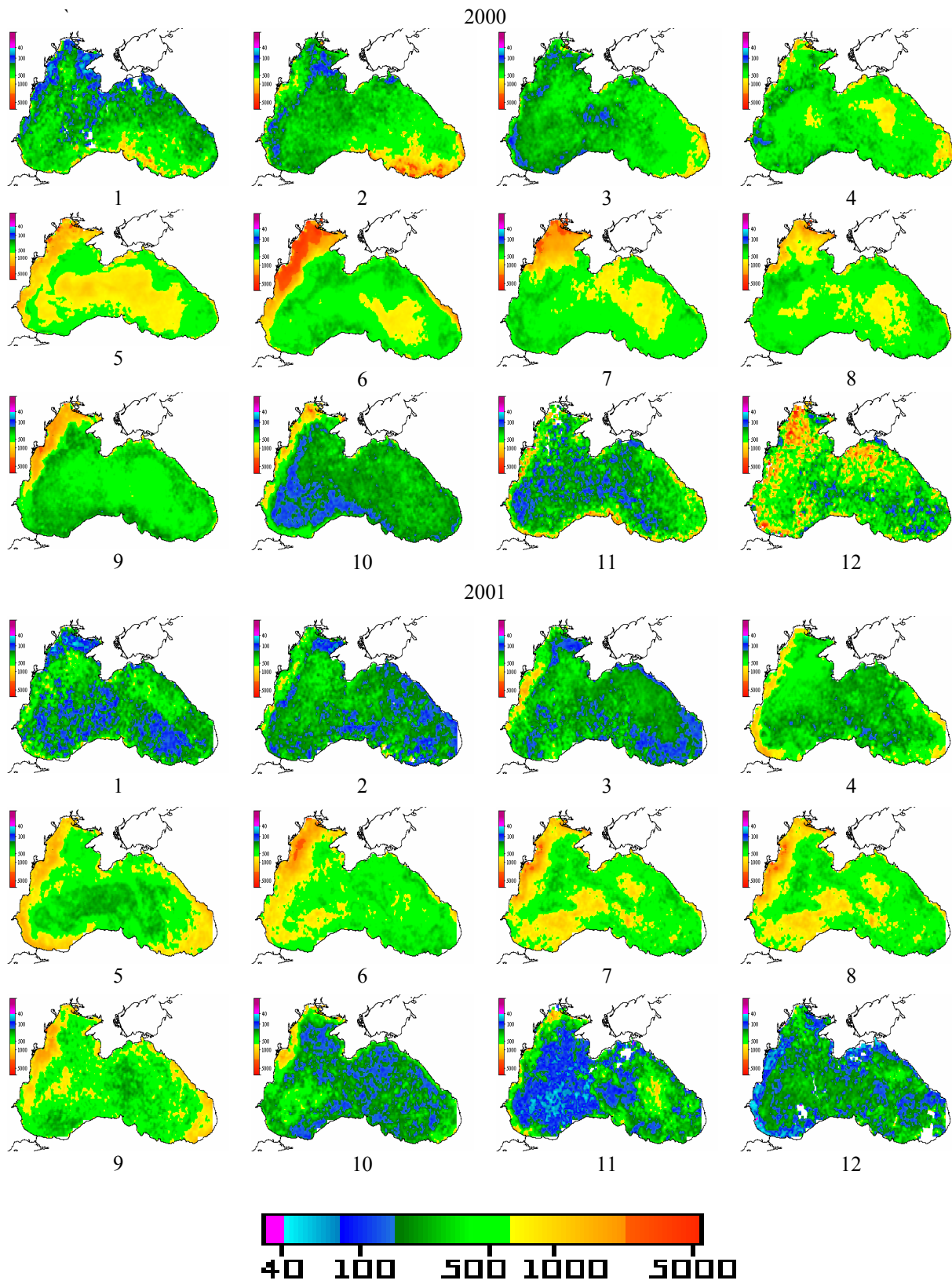


Рис. 1 (продолжение)

Fig. 1 (continuation)

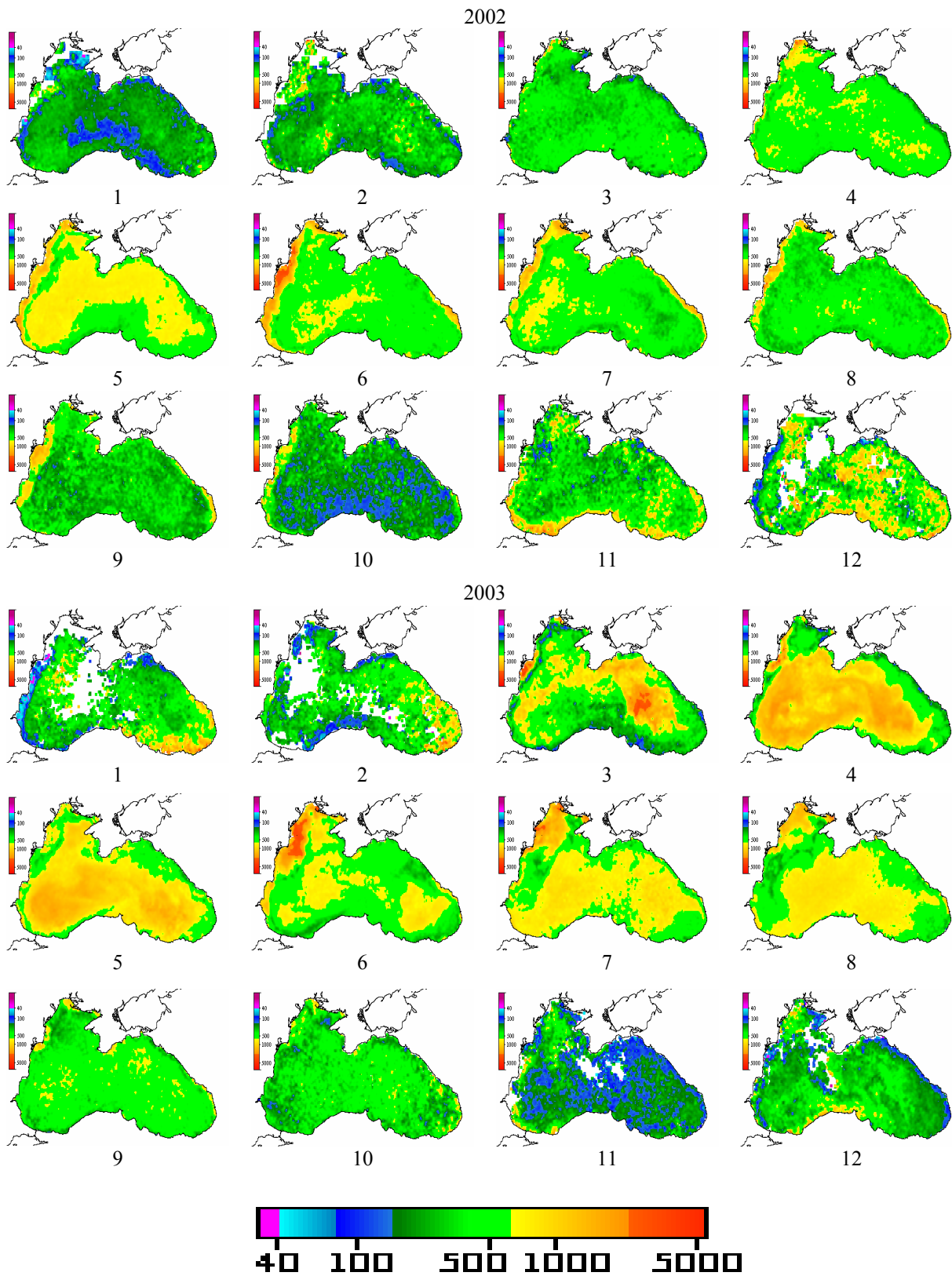


Рис. 1 (продолжение)
Fig. 1 (continuation)

Холодные зимы сопровождались зимне-весенним цветением фитопланктона, которое охватывало практически всю акваторию центральных районов моря в течение 2 – 2.5 мес. (рис. 1а, 1с). Различие между максимальными величинами продукции во время цветения и минимальными перед его началом достигало 10 раз, что указывает на малую скорость выедания фитопланктона зоопланктоном.

В тёплые зимы со средней температурой воды в январе феврале $> 8^{\circ}\text{C}$ зимне-весеннее цветение в центральных частях моря отсутствовало, или проходило в течение короткого времени поздней весной на ограниченной акватории у юго-восточных и восточных берегов моря (рис. 1а). Летние месяцы независимо от тёплых или холодных зим характеризуются средним уровнем продуктивности, которое может нарушаться в июне – июле развитием кокколитофорид [3]. В целом из приведённых данных следует, что в холодный

период уровень первичной продукции в глубоководных районах находится в тесной зависимости от метеоусловий, которые подвержены межгодовым колебаниям.

Северо-западная часть моря по уровню первичной продукции – зона средней и высокой продуктивности. Однако, в связи с нестабильностью гидрологического режима в разные годы, она варьирует в широких пределах. Наиболее сильные колебания отмечаются в приустьевых районах в весенне-летний период. В зависимости от интенсивности речного стока, направленности и силы ветра размеры акваторий с высокой продуктивностью могут как расширяться, так и сжиматься до узких пределов.

Сезонные изменения первичной продукции. Для сравнения динамики продукции фитопланктона вся акватория моря была разделена на 11 районов: 2 из них находились в западном и восточном циклональном круговоротах, 1 – в антициклональном круговороте, остальные – в прибрежных районах (рис. 2).

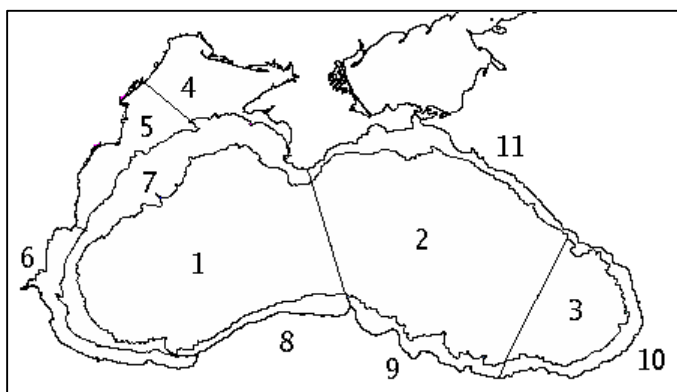
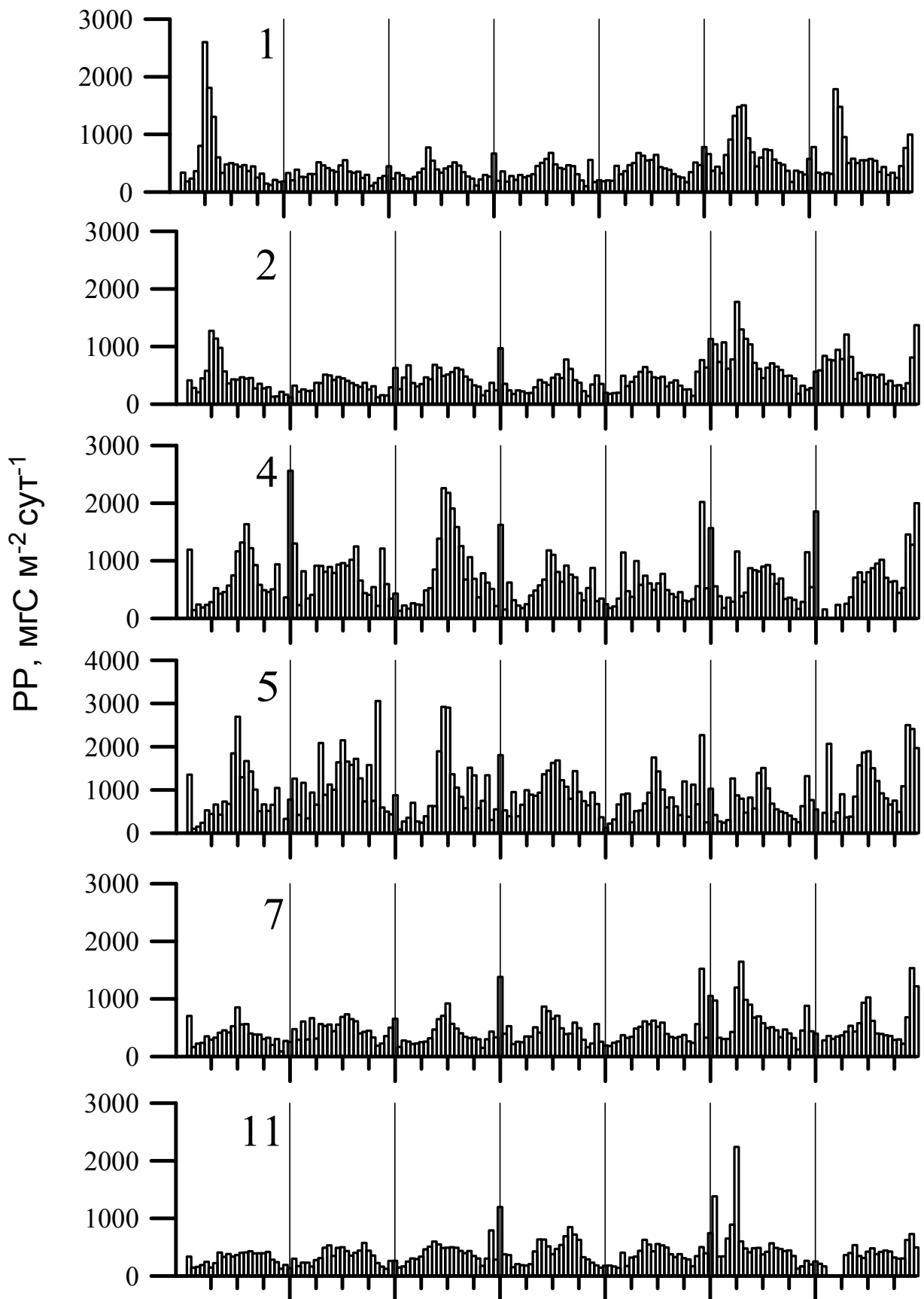


Рис. 2 Районы, выбранные для расчёта средне-сезонных и годовых значений первичной продукции
Fig.2 The regions selected for computing of seasonal mean and annual values of primary production

Для каждого из районов рассчитаны средние величины первичной продукции за двухнедельный период в течение 7 лет. В западном и восточном глубоководном районах динамика продукционного цикла имеет синхронный характер и отличается большой амплитудой изменения (рис. 3). Диапазон колебаний средних значений продукции составляет порядок величин. В годы с относительно холодными зимами кривые сезонных изменений первичной продукции имеют один весенний максимум, амплитуда которого в 5 – 10 раз

превосходит зимние величины, в годы с тёплыми зимами он выражен слабо. Продукция фитопланктона в летний период в среднем в 2 раза ниже, чем весной. Для этого времени характерны небольшие максимумы продукции, обусловленные кратковременным увеличением концентрации хлорофилла. В течение осени первичная продукция снижается и достигает зимнего минимума. Динамика продукционного цикла в районе западного континентального склона и прилегающей глубоководной части моря одинакова (рис. 3).



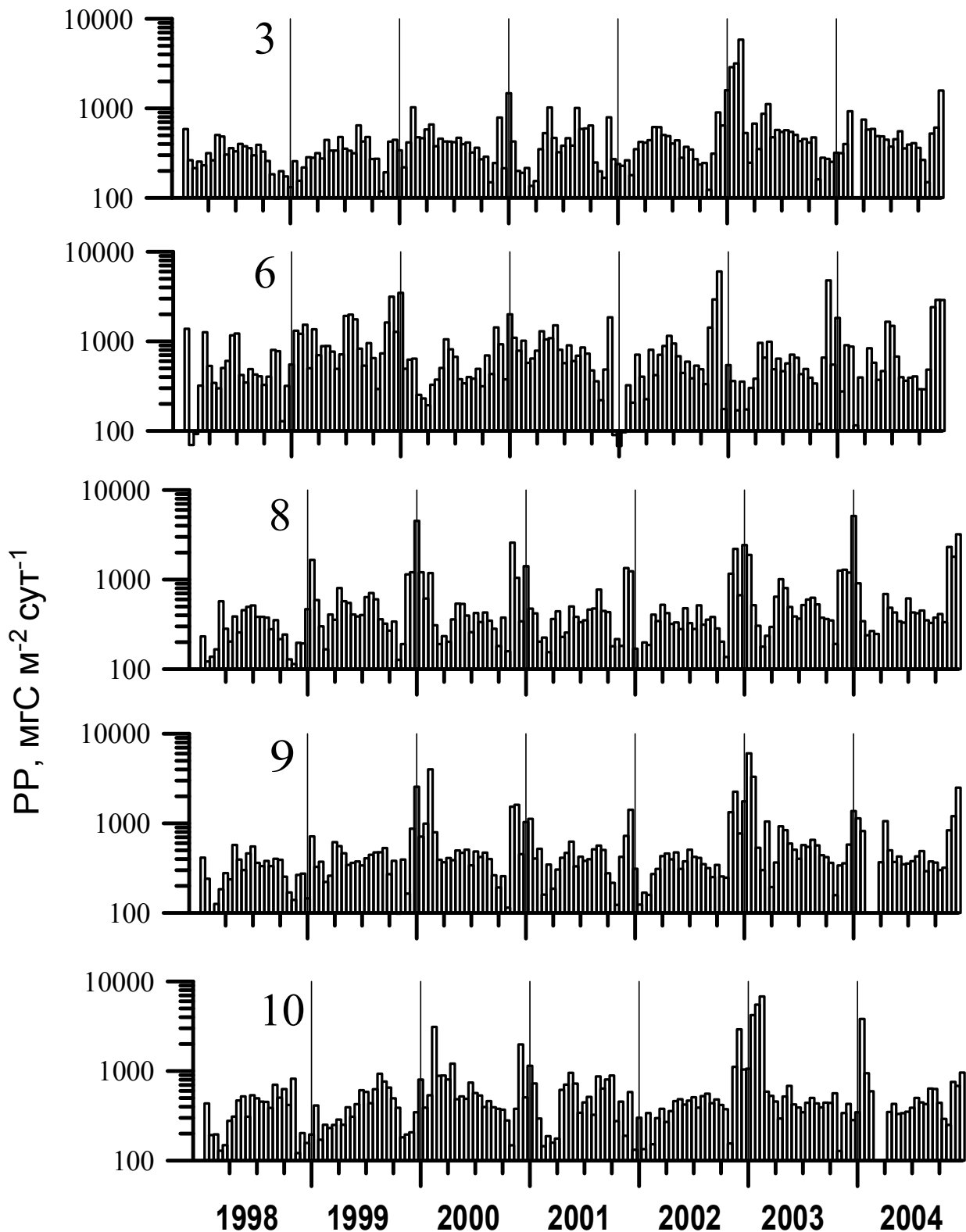


Рис. 3 Сезонные изменения первичной продукции ($\text{mgC m}^{-2} \text{сутки}^{-1}$) в 11 районах (см. рис. 2), рассчитанные по разработанному региональному алгоритму с использованием данных SeaWiFS с 1998 по 2004 г
 Fig. 3 Seasonal variability of primary production ($\text{mgC m}^{-2} \text{day}^{-1}$) in 11 regions (see Fig. 2) computed based on the developed regional algorithm using SeaWiFS data from 1998 to 2004

Как видно, в глубоководных частях моря не наблюдается кратковременного увеличения величин первичной продукции, связанного разрушением температурного градиента в осенний период. В восточном антициклональном круговороте увеличение продукции происходит в зимние месяцы, а в годы с тёплыми зимами чётко выявляется осенний пик. Отметим, что в этом районе холодная зима 1998 г. мало повлияла на уровень продукции, в то время как холодной зимой 2003 г. он был максимальным за весь исследованный период (рис. 3).

Шельф северо-западной части моря характеризуется высоким уровнем первичной продукции. В районах, подверженных влиянию стока р. Днепра и Дуная, продукционный цикл имеет два максимума: один отмечается летом, другой – осенью (рис. 3). Летний максимум начинается во второй половине весны и заканчивается в августе – сентябре. Максимальная продукция фитопланктона превосходит минимальную в 5 – 10 раз. Осенний максимум продукции по амплитуде сравним с летней продукцией, однако по длительности он значительно короче, начинается в октябре и достигает пика в ноябре. Прибрежные районы у анатолийского побережья характеризуются двумя чётко выраженными пиками продукции зимой и весной. В сентябре – октябре развивается третий максимум, который по амплитуде в 2 раза меньше зимне-весеннего. Вдоль кавказских и крымских берегов продукционный цикл выражен менее чётко по сравнению с южными районами. Временная динамика сезонных изменений имеет несколько максимумов: первый соответствует весеннему развитию фитопланктона, второй отмечается летом и по амплитуде чаще выше весеннего, третий, менее выраженный максимум наблюдается в сентябре – октябре и характеризуется малой амплитудой изменений.

Таким образом, результаты проведённых исследований позволили впервые дать полноценную картину сезонной динамики

продукции фитопланктона для черноморской экосистемы. Они выявили резкие колебания продукции во времени, особенно в районах, подверженных стоку рек и в глубоководной области, где продукционный цикл фитопланктонного сообщества связан с межгодовыми климатическими различиями.

Среднесезонная и годовая продукция фитопланктона. Среднесезонные суточные значения первичной продукции приведены в табл. 1. Зимой в глубоководных районах она составляет в среднем около 20% годовой продукции, но в разные годы сильно варьирует. Так, в холодные зимы 2003 и 2004 гг. в циклональных круговоротах значения продукции были в 2 – 4 раза, а в восточном антициклональном круговороте в 10 раз выше, чем в остальные годы. Напротив, в южных прибрежных районах у анатолийского побережья средние значения продукции зимой выше, чем в другие сезоны года. В этих районах доля продукции, создаваемая зимой, составляет 34 – 38% от суммарной годовой продукции фотосинтеза.

Весной в глубоководных районах средние значения продукции фитопланктона в 1.5 – 2 раза выше, чем зимой, а в годы с холодной зимой – в 4 раза. В неритических областях весной создаётся в среднем 28% годовой продукции, в пелагиали – 33 – 38%. Летом продуктивность фитопланктона в центральной части моря в среднем в 1.5 раза меньше, чем весной, а у западных берегов летний максимум продукции выше весеннего. В других прибрежных районах уровень первичной продукции весной и летом различается незначительно. Повышение продуктивности фитопланктона осенью характерно для прибрежных районов Болгарии и анатолийского побережья, в других районах его не наблюдали. В весенний и летний сезоны создается в среднем около 60% годовой продукции. Максимальная межгодовая вариабельность продукции фитопланктона отмечена для зимнего и весеннего периодов – 65 и 33 % соответственно, летом она минимальна – 18%.

Табл. 1 Среднесезонные значения первичной продукции в 11 районах Черного моря ($\text{мгС м}^{-2}\text{сутки}^{-1}$)
 Table1 The seasonal mean values of primary production ($\text{mgCm}^{-2}\text{day}^{-1}$) in 11 regions of the Black Sea

Год / Район	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Зима											
1998	279	339	330	442	462	466	333	165	220	238	207
1999	258	218	203	937	717	906	367	563	343	237	211
2000	302	447	487	261	456	1128	347	1507	1658	1012	232
2001	325	370	453	527	770	975	519	512	616	501	430
2002	236	269	255	412	432	249	251	383	409	226	203
2003	507	872	2446	596	419	296	548	999	2119	3201	641
2004	439	633	443	852	825	757	1302	1347	977	1197	207
Среднее	335	450	660	575	583	683	524	782	906	945	305
CV, %	30	51	120	42	31	50	68	65	80	113	56
Весна											
1998	1242	816	351	417	579	591	376	360	328	340	290
1999	379	400	332	788	1118	850	512	516	434	320	354
2000	426	478	495	620	676	448	362	343	421	734	458
2001	300	283	444	426	952	1061	456	325	390	556	379
2002	491	491	503	629	638	575	474	370	397	396	406
2003	1131	1122	623	666	801	631	972	581	662	485	850
2004	936	789	579	473	757	529	449	438	544	362	411
Среднее	701	626	475	574	789	669	514	419	454	456	450
CV, %	56	47	23	24	24	32	41	23	25	33	41
Лето											
1998	456	416	355	1168	1657	679	548	406	404	506	390
1999	405	387	426	956	1669	1291	607	516	419	660	436
2000	426	545	408	1644	1610	498	572	365	437	517	466
2001	510	525	526	900	1310	738	572	464	435	523	574
2002	496	415	389	528	1038	700	464	79	398	481	453
2003	627	609	528	785	945	578	513	505	542	418	468
2004	512	471	430	830	1367	828	624	433	382	459	409
Среднее	490	481	437	973	1371	759	557	438	431	509	457
CV, %	15	17	15	36	22	34	10	14	12	15	13
Осень											
1998	249	234	243	595	679	474	268	209	270	450	310
1999	234	227	293	570	1202	1235	330	399	307	354	313
2000	246	302	351	672	971	715	305	772	661	590	392
2001	347	333	441	529	900	687	388	467	378	533	396
2002	310	385	348	663	1009	1959	551	728	780	913	331
2003	373	363	343	437	566	1135	441	638	346	391	298
2004	421	418	387	832	1318	1130	564	928	566	509	450
Среднее	312	323	344	614	949	1048	407	592	473	534	356
CV, %	23	23	18	20	28	47	29	42	42	35	16

Как видно, изменение климатических условий практически не отражается на уровне первичной продукции летом (табл. 1).

Среднегодовая продукция фитопланктона в 11 районах моря в течение семилетнего

периода находилась в пределах 111 – 410 гС м^{-2} и в среднем составила 212 гС м^{-2} (табл. 2). Максимальные значения получены в районах, расположенных у западных берегов (250 – 337 гС м^{-2}), минимальные – в

Табл. 2 Годовые значения первичной продукции (гС м^{-2}) в 11 районах Черного моря
Table 2 The annual values of primary production in 11 regions of the Black Sea (гС м^{-2})

Год/Район	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1998	200	159	111	273	314	201	137	109	111	138	108
1999	122	122	122	264	433	450	175	259	183	155	123
2000	131	166	173	308	355	218	153	212	260	268	156
2001	127	128	152	199	330	282	157	156	170	174	145
2002	153	161	162	226	296	326	173	196	193	209	139
2003	235	257	334	231	250	266	218	297	326	388	196
2004	222	228	192	278	422	323	286	254	235	248	147
Среднее	170	174	178	254	343	295	186	212	211	226	145
Ст. откл.	44	46	74	37	66	83	51	65	69	86	28
CV, %	26	27	42	15	19	28	27	31	33	38	19

глубоководной области ($168 - 175 \text{ гС м}^{-2}$). В других прибрежных районах она в среднем составила около 200 гС м^{-2} , причём в водах вдоль кавказского и крымского побережья величины продукции были на треть меньше, чем в водах у анатолийского берега. Межгодовые различия среднегодовой первичной продукции для всей акватории не превышали 1.5 раз, в отдельных районах моря они достигали 2 – 3 раз. За весь период наблюдений 2003-й год

был наиболее продуктивным: первичная продукция в расчёте на всю акваторию моря составила в среднем 274 гС м^{-2} . Минимальная продуктивность отмечена в 1999 и 2001 гг. – 200 гС м^{-2} в год.

Для оценки суммарной продукции фитопланктона Чёрного моря были рассчитаны площади районов и соответствующие им среднесуточные годовые величины продуктивности за 7 лет (табл. 3).

Табл. 3 Площадь районов, среднегодовая и общая продукция фитопланктона Черного моря
Table 3 The surface of regions, mean annual and total primary production of the Black Sea phytoplankton

Район	Площадь		Первичная продукция		
	10^3 км^2	% общей площади	Среднегодовая, $\text{г С м}^{-2} \text{ сутки}^{-1}$	$10^6 \text{ г С год}^{-1}$	% суммарной продукции
1	116	27	0.46	19	24
2	120	29	0.48	21	26
3	29	7	0.47	5	6
4	27	6	0.64	6	8
5	20	5	0.91	7	8
6	14	3	0.80	4	5
7	39	9	0.51	7	9
8	26	6	0.58	5	7
9	7	2	0.58	2	2
10	9	2	0.62	2	3
11	15	3	0.40	2	2
Сумма	423			81	

Примечание: 1 – западный глубоководный район, 2 – восточный глубоководный район, 3 – восточный антициклональный круговорот, 4 – северо-западный прибрежный район (Днепр-бугский район), 5 – западный прибрежный район (Дунай), 6 – западный и юго-западный прибрежный район, 7 – западный и юго-западный склон шельфа, 8 – южный шельф (от 30 до 35^0 в.д.), 9 – южный шельф (от 35 до 40^0 в.д.), 10 – восточный шельф, 11 – северный шельф

Comments: 1 – western deep-waters region, 2 – eastern deep-waters region, 3 – eastern anticyclone gyre, 4 – north-western coastal region (Dnepr-Bug region), 5 – western coastal region (Danube), 6 – western and south-western coastal region, 7 – western and south-western continental slope, 8 – southern shelf (from 30 to 35^0 E), 9 – southern shelf (from 35 to 40^0 E), 10 – eastern shelf, 11 – northern shelf

Малопродуктивные глубоководные районы занимают 63% площади моря и дают 57% общей продукции. На долю продуктивных районов у западных берегов моря приходится 14%, и они дают 21% суммарной продукции. Общая первичная продукция Чёрного моря составляет в среднем 81 млн. т органического углерода в год.

Обсуждение. Физиологические основы построения модели. При построении модели первичной продукции Чёрного моря принят подход, предложенный Т. Платтом с соавторами [53], который включает параметризацию спутниковых измерений и физиологических свойств фитопланктонного сообщества. Для вычисления продукции фитопланктона по модели [53] необходима информация о подводной облучённости, вертикальном распределении хлорофилла и фотосинтетических параметрах, характеризующих зависимость фотосинтез-свет, в биогеохимических провинциях. Предполагается, что в выделенных 57 биогеохимических провинциях Мирового океана [48] имеется необходимая информация для проведения расчётов; средние значения физиологических параметров в течение одного сезона изменяются в узких пределах, поэтому продукция фитопланктона внутри провинции определяется вариабельностью концентрации хлорофилла. Результаты исследований последних лет показывают, что с изменчивостью концентрации хлорофилла связано менее 40% изменчивости суммарной первичной продукции. В то же время мезо-масштабная вариабельность фотосинтетических параметров в слое фотосинтеза довольно высока, и её необходимо учитывать в биооптических моделях [47, 50]). Также предполагается, что фотосинтетические параметры α^B и P_m^B не зависят от глубины, а их пространственное изменение учитывается косвенно, путём определения среднесезонных значений P_m^B для определённых провинций. Такой подход содержит несколько принци-

альных ограничений, связанных с тем, что для многих провинций отсутствует необходимая информация, границы провинций не имеют строго фиксированного положения в пространстве и времени, а физиологические параметры фитопланктона в течение сезона могут существенно измениться. В нашей модели, в отличие от модели [53], изменение вертикального распределения хлорофилла является функцией его поверхностной концентрации, а изменение фотосинтетических параметров фитопланктона (α^B и P_m^B) в период температурной стратификации – функцией оптической глубины.

Результаты измерений скорости фотосинтеза, выполненные радиоуглеродным методом, наглядно показывают, что вертикальные профили P_{\max}^B и α^B в Чёрном море, как и в других районах Мирового океана, имеют противоположный характер изменения [27, 60]. Величины P_{\max}^B уменьшаются с глубиной, α^B – увеличиваются. Такой же характер изменения эффективности фотосинтеза получен по переменной флуоресценции в период устойчивой стратификации вод глубоководных районах [14, 15]. В периоды интенсивного перемешивания вод и в эвтрофных районах изменение фотосинтетических характеристик фитопланктона с глубиной уменьшается (27, 14, 60).

Пространственно-временные изменения фотосинтетических параметров фитопланктона в поверхностном слое зависят от комбинированного действия биотических (видовой и пигментный состав фитопланктона, внутриклеточная концентрация хлорофилла «а» и других пигментов) и абиотических факторов (свет, температура, питательные вещества), влияние которых трудно разделить и прогнозировать. Очень вероятно, что факторы, контролирующие физиологические характеристики фитопланктона, изменяются в зависимости от района, сезона и способности видов адаптироваться к определённым условиям среды. Например, на основании многочисленных

экспериментальных исследований в лабораторных условиях и теории ферментативной активности в цикле Кальвина следует, что P_m^B строго контролируется температурой, однако в природных условиях этот эффект может быть замаскирован влиянием других факторов. Так, средние значения P_m^B для океанического фитопланктона с увеличением температуры от -1 до 20 °С повышаются, а при температурах >20°С снижаются, вследствие лимитирования скорости фотосинтеза питательными веществами [33]. У фитопланктона, обитающего в Южном океане, максимальная скорость фотосинтеза, нормированная на хлорофилл, отмечена при температуре -1°С, а в тёплых водах (+8 °С) она на порядок меньше. [42]. В целом, на уровне крупномасштабной изменчивости корреляция между P_m^B и температурой слабая или вообще отсутствует. В то же время в отдельные периоды года изменения P_m^B тесно связаны с температурой и описываются показательной функцией [26, 36]. В отличие от значения P_m^B , величина плотности светового потока (Ек), при котором наблюдается световое насыщение фотосинтеза, контролируется температурой в течение всех сезонов [26]

Эффективность фотосинтеза (a^B) фитопланктона в целом и эукариотных водорослей в частности слабо зависит от температуры и света [26, 49]. При ограничении скорости роста водорослей минеральным азотом значение a^B у одних видов остаётся постоянным, у других уменьшается до 2 раз по сравнению с оптимальными условиями питания [40]. В то же время межвидовые различия значений a^B при одинаковых условиях лимитирования водорослей достигают 5 раз [40]. Во временных сериях и вертикальном распределении значения a^B фитопланктонного сообщества повышаются в 3 – 4 раза с увеличением концентрации нитратов до 2мкМ [26, 27, 56]. Обобщение многочисленных измерений, выполненных в тропических и субтропических районах Мирового

океана, показало, что на больших масштабах с увеличением концентрацией хлорофилла в поверхностном слое от ≤ 0.1 мг м⁻³ до 0.1 – 1.0 мг м⁻³ средние значения a^B повышаются вдвое, а P_m^B - в 1.25 раза [60]. В Чёрном море рост значений a^B в тех же пределах наблюдался при изменении концентрации хлорофилла в 10 раз, от 0.1 до 1мг м⁻³ (уравнение 6). Эффективность фотосинтеза черноморского фитопланктона, определённая по переменной флуоресценции, также растёт с повышением концентрации хлорофилла [15]. Можно предположить, что с увеличением концентрации хлорофилла улучшаются условия минерального питания фитопланктона. Подтверждением этому служат результаты определений биомассы фитопланктона в единицах углерода и концентрации хлорофилла по спутниковым данным [31]. Согласно полученным данным, с увеличением концентрации хлорофилла в районах апвеллинга, в зонах дивергенции течений растут его внутриклеточное содержание, максимальная скорость роста и фотосинтеза фитопланктона.

В настоящее время нет легкодоступного метода, позволяющего с необходимой точностью быстро измерить фотоадаптивные параметры фитопланктона, поэтому во всех моделях используются зависимости, отражающие связь фотосинтетических характеристик фитопланктона с параметрами среды, которые могут быть определены по спутниковым наблюдениям. Определение связи максимальной скорости фотосинтеза с температурой и светом, а эффективности ассимиляции СО₂ фитопланктоном с концентрацией хлорофилла правомерно с физиологической точки зрения, поскольку P_m^B параметр кривой фотосинтез-свет регулируется активностью ферментов в цикле Кальвина, а a^B - эффективностью первичных процессов фотосинтеза, зависящих от поглощения света пигментами и их концентрации. Зависимости физиологических характеристик фитопланктона от света, температуры и питательных

веществ интенсивно исследовалась в лабораторных экспериментах с культурами водорослей [38]. Показано, что действие одного фактора среды на изменение физиологических свойств водорослей отчётливо регистрируется, когда другие факторы среды остаются постоянными. Результаты этих исследований послужили основой для развития параметризации в моделях первичной продукции. Однако такая параметризация недостаточна для условий, в которых действие одного фактора среды зависит от уровня другого. В этом случае типы взаимодействия фитопланктона с условиями среды могут быть весьма разнообразными. Используемая нами параметризация учитывает совместное действие плотности светового потока, температуры и концентрации хлорофилла в поверхностном слое, как показателя обеспеченности фитопланктона биогенными веществами.

Анализ ошибок. В период исследований не проводилось определений первичной продукции в Чёрном море, поэтому нет возможности сравнить рассчитанные и измеренные значения и определить суммарную ошибку. В первом приближении она может быть оценена по ошибкам экспериментального определения основных параметров модели. Некоторые неопределённости вычисления первичной продукции начинаются с методики определения фотосинтетических параметров фитопланктона радиоуглеродным методом. Для уменьшения ошибки, связанной с выделением $^{14}\text{CO}_2$ в процессе дыхания и экскреции синтезированного органического вещества в процессе фотосинтеза, опыты проводились в течение 2 – 3 ч [26]. В наших исследованиях относительная погрешность определения a^B и

P_m^B составила в среднем ± 17 и $\pm 10\%$ соответственно [26]. Другой источник ошибок связан с восстановлением пространственно-временной изменчивости фотосинтетических параметров. Коэффициент вариации для a^B , рассчитанный по измерениям, выполненным в различных районах моря, находился в пределах 7 – 23%, для

величин P_m^B – в пределах 10 – 35% [26]. Значения, рассчитанные по уравнениям (10 – 12) и (13), не выходили за пределы указанных от-

клонений от среднемесячных величин. Ошибка, связанная с расчётом солнечной радиации, падающей на поверхность моря, составляет $\pm 6\%$ [41]. Сопоставление измеренных значений концентраций хлорофилла «а» с рассчитанными по спутниковым измерениям и уравнениям (1 – 2) показало, что средняя относительная ошибка равна $\pm 55\%$ [20]. Она намного превышает ошибки определения параметров уравнения (9), используемого для определения вертикального профиля концентрации хлорофилла. Вариабельность вертикального профиля хлорофилла с максимумом у нижней границы эвфотического слоя вносит незначительную ошибку в определение интегрированной по глубине первичной продукции [32, 33]. Предполагая, что все ошибки независимы, находим суммарную относительную ошибку определения первичной продукции с использованием спутниковых измерений, как сумму ошибок, возведенных в квадрат и извлеченных из квадратного корня [59]:

$$\sqrt{(0.17)^2 + (0.10)^2 + (0.06)^2 + (0.55)^2} =$$

58%. Близкие значения относительной ошибки (42 – 54%) определения продукции фитопланктона из космоса получены для океанических вод при использовании биооптических моделей. [33, 43, 55].

Суммарная годовая продукция фитопланктона Чёрного моря. Наши оценки первичной продукции Чёрного моря с использованием спутниковых данных выполнены впервые. В среднем за 7-летний период величина первичной продукции для всей акватории моря составила 0.08 млрд т С год⁻¹. Согласно В. Г. Дацко, продукция фитопланктона в Чёрном море составляет 1 млрд. т сырой биомассы фитопланктона в год [4]. Если принять коэффициент пересчёта сырой биомассы фитопланктона в единицы углерода равным 0.08,

то полученные результаты совпадут. Основой для расчётов В. Г. Дацко послужили данные Н. В. Морозовой-Водяницкой, которая по немногочисленным измерениям приняла среднегодовую величину биомассы фитопланктона во всём море равной 0.18 г м^{-3} , и среднегодовой коэффициент П/Б, равным 300 [11]. По результатам определений первичной продукции радиоуглеродным методом, выполненных Ю. И. Сорокиным по всей акватории моря в августе и октябре 1960 г., она составила 46.5 млн т в год, что примерно в два раза ниже приведённых выше значений [16, 17]. Позднее при расчётах первичной продукции Чёрного моря Ю. И. Сорокин счёл целесообразным умножить полученные им результаты измерений продукции фотосинтеза под 1 м^2 на коэффициент, равный 1.43, считая, что в эвфотической зоне 43% ассимилированного радиоактивного углерода выделяется водорослями в виде растворённой органики в воду [18]. Определение первичной продукции в глубоководных районах моря было повторено нами в сентябре 1964 г. [22]. Для оценки среднегодового уровня продукции фитопланктона данные, полученные в августе и октябре 1960 и сентябре 1964 гг., были усреднены и умножены на поправочный коэффициент 1.5, исходя из предположения, что весной значения продукции в 2 раза больше, чем в августе – октябре [18]. Отсюда была рассчитана суммарная годовая первичная продукция, составившая 90 млн т С. Хотя эта величина совпадает с нашей оценкой продуктивности моря, необходимо иметь в виду, что она получена путём сугубо ориентировочных предположений и расчётов. Несколько сот измерений продукции фитопланктона, выполненные радиоуглеродным методом, покрывают крайне малую часть поверхности Чёрного моря и не позволяют корректно оценить его продуктивность. В то же время, определение концентрации хлорофилла по спутниковым наблюдениям дало возможность с высокой частотой сканировать поверхность моря и определить достоверно

средние значения первичной продукции на масштабах десятки – сотни километров.

Годовая продукция фитопланктона в районах, различающихся по уровню продуктивности. Первые оценки годовой продукции фитопланктона были основаны на усреднении значений, измеренных в августе и октябре [16]: средняя годовая продукция фотосинтеза фитопланктона Чёрного моря составила 112 гСм^{-2} . По данным, полученным в течение всех сезонов, но в разные годы (1972 – 1992 гг.), среднемноголетняя годовая продукция фитопланктона в глубоководных районах моря составила 140 гСм^{-2} [1, 58]. Близкие значения продукции фотосинтеза получены нами для западной глубоководной части моря $120 – 170 \text{ гСм}^{-2}$ [25]. В восточной половине моря среднемноголетняя величина годовой продукции на шельфе и в районе континентального склона составила 115 гСм^{-2} , в глубоководном районе моря – 112 гСм^{-2} [2]. По нашим расчётам такие величины отмечены в 1998 – 1999 гг.; в среднем за 7-летний период продукция фитопланктона в районе восточного шельфа равна 143 гСм^{-2} в год. Близкие значения были установлены по результатам измерений сезонной динамики в открытых прибрежных водах у Севастополя и Геленджика [23, 24, 29]. Как видно, среднемноголетние данные, полученные по измерениям скорости фотосинтеза фитопланктона, достаточно хорошо согласуются со среднегодовой первичной продукцией, рассчитанной по модели с включением спутниковых измерений.

Динамика первичной продукции. Исследование временной динамики первичной продукции в Чёрном море ранее проводилось только в прибрежных районах, расположенных у Севастополя и Геленджика [23, 24, 29]. Поэтому, несмотря на относительно большое количество измерений, до настоящего времени было трудно ответить на вопрос: каковы особенности продукционного цикла в других районах моря, и как он изменяется в зависимости климатических условий?

Результаты, приведённые на рис. 3, дают полноценную картину временной динамики продуктивности фитопланктона, полученной в течение 7-летнего периода в глубоководной части моря и прибрежных районах. В центральной северо-западной части моря имеется два максимума продукции фитопланктона: основной летний и дополнительный осенний; в циклонических образованиях мощный весенний максимум отмечается в суровые зимы, в тёплые – слабый весенний и летний максимумы, а в южных прибрежных районах – зимний и осенний максимумы. Есть основания полагать, что характер продукционного цикла определяется двумя главными причинами: взаимодействием хищника и жертвы и влиянием климатических условий. Большая амплитуда продукции фитопланктона может быть связана с задержкой выедания водорослей зоопланктоном, или условиями, обеспечивающими высокую скорость роста водорослей. Особенности пространственного распределения продукции фитопланктона дают основание считать, что в поздnezимний и весенний периоды над куполами циклонических круговоротов создаются благоприятные условия для развития диатомовых [10, 19, 25]. К таким условиям относятся: 1) поднятие основного пикноклина и, соответственно, биогенных веществ к поверхности; 2) уменьшение глубины гомотермного слоя над основным пикноклином и образование градиента плотности, которое удерживает фитопланктонное сообщество на глубинах с достаточным количеством света и препятствует выносу водорослей за пределы эвфотической зоны; 3) увеличение продолжительности дня и солнечной радиации. В холодные зимы преобладает ветер северных румбов, усиливающий циклоническую циркуляцию и соответственно подъём глубинных вод к поверхности [21]. Напротив, в тёплые зимы повторяемость и сила северных ветров уменьшаются, а повторяемость южных ветров увеличивается, что приводит к ослаблению циклонической циркуля-

ции и подъёму пикноклина к поверхности. Анализ многолетней динамики фитопланктона в восточной половине моря показал, что в годы с холодными и штормовыми зимами биомасса фитопланктона в зимне-весенний период значительно выше, чем в годы с тихой и тёплой зимой [8,9]. В годы с аномально холодными зимами в центре циклонических образований пикноклин поднимается до 25 – 30 м или достигает поверхности, а по периферии образований опускается до 60 – 80 м [13]. Над куполами циклонических образований, где скорость потока биогенных веществ из холодного промежуточного слоя к поверхности относительно высока, величины продукции в несколько раз выше, чем в прибрежных районах, где зимняя конвекция захватывает поверхностный слой. Одна из причин заключается в различии механизмов, обуславливающих транспорт биогенных элементов в зону фотосинтеза, вторая – в мощности перемешиваемого слоя. В прибрежных водах они пополняются в основном за счёт регенерации из донных осадков, которая при низкой температуре протекает медленно. Толщина перемешиваемого слоя в зимний период превышает критическую глубину фотосинтеза, в результате часть фитопланктонного сообщества находится на глубинах ниже компенсационной точки. В приустьевых участках, где биогенные вещества поступают со стоком круглый год, продукция фитопланктона в зимне-весенний период всегда ниже, чем летом, из-за недостатка света, связанного с низкой прозрачностью вод и слабой освещённостью.

Таким образом, в суровые зимы при выхолаживании поверхностного слоя скорость конвективного перемешивания возрастает и достигает максимальных значений над куполами циклонических образований, где происходит наиболее интенсивное обогащение эвфотической зоны биогенными веществами и начинается весеннее развитие фитопланктонного сообщества, которое быстро распространяется от центра к периферии круговоротов.

Описанная выше схема увеличения уровня первичной продукции в весенний период изменяется под воздействием климатических условий, связанных с чередованием холодных и тёплых зим, обуславливающих изменение повторяемости северных и южных ветров, и, как следствие, температурного режима вод и интенсификации циклонических круговоротов. В летний период вариабельность первичной продукции низка, её средние значения в холодные и тёплые зимы различаются в пределах 10 – 20%. В центральных частях уровень продукции летом ниже, чем весной только в холодные зимы, в тёплые они различаются слабо. В антициклональном круговороте независимо от температурных условий в зимний период продуктивность фитопланктона изменяется от 0.3 до 0.5 гС м² сут.⁻¹. В восточной половине моря среднелетнее значение продукции, измеренное в опытах *in situ* в разных районах и в разные годы (с 1973 по 1997 гг.), составило в среднем 0,35 [2], по нашим данным – 0,48 гС м² сут.⁻¹. Следует отметить, что в глубоководных районах с начала 90-х годов и по настоящее время в июне или июле отмечается кратковременный рост концентрации хлорофилла во время обильного развития кокколитофорид и динофлагеллят [2], которое, как видно из приведённых данных, сопровождается повышением продуктивности фитопланктона. Более низкие значения продукции, по сравнению с летними, получены осенью для глубоководных районов, в восточной половине моря они совпадают с данными *in situ*, измеренными в 1973 – 1997 гг. [2]. В центральных районах северо-западного шельфа обычно наблюдается два максимума продукции фитопланктона: более высокий – летом или поздней весной, меньший – осенью. Повышение продуктивности фитопланктона от зимнего минимума к летнему максимуму обусловлено в основном ростом солнечной радиации, температуры и установлением температурного градиента на глубинах 10 – 15 м. Температурный градиент удерживает фитопланк-

тонное сообщество в достаточно освещённых слоях воды выше компенсационной глубины. Продукционный цикл отличается высокой амплитудой колебания (до 10 раз) и продолжительностью, достигающей 4 – 6 мес. Осенний максимум по амплитуде и продолжительности значительно меньше, а форма кривых сезонных изменений численности и биомассы фитопланктона в целом сходны с динамикой первичной продукции [12].

В южных районах моря у анатолийского побережья сезонные изменения имеют два максимума: первый – зимой, второй – осенью. Неожиданно высокие величины первичной продукции, достигающие 2 – 5 гС м⁻² сут.⁻¹, получены зимой 2003 г. в антициклональном круговороте глубоководной части моря и прилегающем прибрежном районе в 2003–2004 гг. (рис. 3). В отличие от западной глубоководной области, максимумы характеризовались высокой амплитудой и малой продолжительностью цикла.

По временной динамике продуктивности фитопланктона в Чёрном море может быть выделено три продукционных цикла. Первый из них характерен для северо-западной части моря, где продукционный цикл имеет максимумы летом и осенью. Второй характерен для циклонических образований в западной и восточной части, где кривые сезонных изменений первичной продукции имеют один весенний максимум, третий наблюдается в южных прибрежных районах и антициклональном круговороте и характеризуются двумя чётко выраженными пиками продукции зимой и весной.

В течение исследованного периода продукционные циклы в каждом районе повторяются, но в зависимости от климатических условий они различаются в амплитуде колебания продукции фитопланктона и длительности циклов.

Трофический статус Чёрного моря. По результатам первых измерений первичной продукции в низких широтах Мирового океана,

выполненных радиоуглеродным методом. Стеман-Нильсен и Иенсен выделили 4 типа вод [57], которые по своей продуктивности соответствовали: олиго-, мезо-, эвтрофным и высокоэвтрофным районам.

На современном этапе изученности первичной продукции, благодаря улучшению методов исследования [44], развитию новых подходов для оценки продуктивности вод на обширных акваториях [33, 54], верхние и нижние границы в выделенных типах вод расширились и их необходимо уточнить. В малопродуктивных олиготрофных водах чистая продукция фитопланктона, по последним данным, достигает 100 гС м^{-2} в год, что почти в 5 раз превышает ранее установленный уровень [48]. Верхняя граница продуктивности мезотрофных вод, где постоянно происходит перемешивание глубинных вод с поверхностными, расширена до 250 гС м^{-2} в год, а эвтрофных вод, расположенных в прибрежье и зонах апвеллинга, - до 500 гС м^{-2} в год. Максимальные значения первичной продукции ($699 - 730 \text{ гС м}^{-2}$ в год), характерные для высокоэвтрофных вод, зарегистрированы в прибрежных водах континентального шельфа северо-восточной Атлантики и районе сезонного апвеллинга у берегов Гвинеи [48].

Таким образом, если судить о трофии водных систем по годовым величинам первичной продукции, следует признать, что большая часть акватории Чёрного моря относится к типично мезотрофным водам, к эвтрофному типу принадлежат прибрежные воды у западных и юго-восточных берегов. Отметим, что в морях Средиземного моря годовая продукция фитопланктона составляет $100 - 244 \text{ гС м}^{-2}$, а в среднем для всего бассейна - 135 гС м^{-2} [35].

Заключение. Разработана и применена малопараметрическая региональная модель для оценки первичной продукции Чёрного моря с использованием данных спутникового

сканера цвета (SeaWiFS) с 1998 по 2004 гг. Данные спутниковых измерений использованы для расчёта температуры, концентрации хлорофилла в поверхностном слое и фотосинтетически активной радиации, достигающей поверхности моря. Для параметризации модели привлечены результаты анализа обширной базы данных по вертикальному распределению хлорофилла и фотосинтетическим параметрам фитопланктона. При моделировании первичной продукции использованы достоверные количественные закономерности, отражающие связь концентрации хлорофилла и эффективности фотосинтеза на определённой глубине с его концентрацией в поверхностном слое, рассчитанной по спутниковым измерениям.

Совместное использование спутниковых данных и модельных расчётов позволило впервые дать полную картину пространственно-временной изменчивости продукции фитопланктона для всей акватории моря и оценить её межгодовые различия для отдельных регионов. Сопоставление данных с результатами предшествующих исследований показало, что средняя величина годовой первичной продукции в глубоководных районах моря с привлечением спутниковых измерений концентрации хлорофилла выше, чем считалось ранее. Эти различия связаны с усовершенствованием методических особенностей определения фотосинтетических характеристик фитопланктонного сообщества и с уменьшением дискретности измерений, обусловивших более корректное определение пространственно-временной изменчивости продукции фитопланктона по сравнению с экспедиционными исследованиями.

1. *Ведерников В. И., Демидов А. Б.* Сезонная изменчивость первичной продукции и хлорофилла в открытых районах Чёрного моря / Зимнее состояние экосистемы открытой части Чёрного моря. - Ред. М. Е.Виноградов. - М: РАН ИО им. П. П.Ширшова, 1992. - С. 71 - 89.
2. *Ведерников В.И., Демидов А.Б.* Долговременная и сезонная изменчивость хлорофилла и первичной продукции в восточных районах Чёрного моря / Комплексные исследования северо-восточной части Чёрного моря. - Ред. А. Г. Зацепин, М.В.Флинт. - М: Наука, 2002.- С. 212-234.
3. *Виноградов М.Е, Сапожников В.В Шушкина Э.А.* Экосистема Чёрного моря. - М: Наука, 1992.-112 с.
4. *Дацко В.Г.* Органическое вещество в водах южных морей СССР. - М: АН СССР, 1959. - 271с.
5. *Ерлов Н.* Оптическая океанография. - М: Мир, 1970. - 224 с.
6. *Копелевич О. В.* Мало-параметрическая модель оптических свойств морской воды / Оптика океана, 1: Физическая оптика океана. Ред. А.С. Монин. - М: Наука, 1983. - С. 208 - 234.
7. *Левин И. М., Николаев В. П.* Об оценке вертикального ослабления квантовой облученности в области фотосинтетически активной радиации в Чёрном море // Океанология - 1992. - **32**, вып.2. С.241-245.
8. *Маштакова Г.П.* Сезонная динамика фитопланктона в восточной части Чёрного моря // Тр. АзЧерНИРО - 1968. - вып.27. С.52-59.
9. *Маштакова Г.П., Роухияйнен М.И.* Сезонная динамика фитопланктона // Основы биологической продуктивности Чёрного моря. - Ред. В. Н. Грезе. - Киев: Наук. думка, 1979. - С. 85-88.
10. *Микаэлян А.С., Нестерова Д.А., Георгиева Л.В.* Зимнее «цветение» *Nitzschia delicatula* в открытых водах Чёрного моря / Зимнее состояние экосистемы открытой части Чёрного моря. - Ред. М.Е.Виноградов. - М: РАН ИО им. П. П.Ширшова, 1992. - С. 58-71.
11. *Морозова-Водяницкая Н.В.* Фитопланктон в Чёрном море и его количественное развитие. // Тр.Севаст.биолог.станции. - 1957. - **9**. - С. 3-13.
12. *Нестерова Д. А.* Открытые районы / Северо-западная часть Чёрного моря: биология и экология.- Ред. Зайцев Ю.П., Александров Б. Г., Миничева Г. Г.- Киев: Наук. думка, 2006. - С. 175-184.
13. *Овчинников И.М., Попов Ю.И.* Формирование холодного промежуточного слоя в Чёрном море //Океанология. - 1987. - **27**, №5. - С. 739 - 746.
14. *Погосян С. И.* Состояние растительных организмов в природных условиях и окислительное повреждение фотосинтетического аппарата // Диссерт. на соискание уч. степени доктора биол. наук в форме научного доклада. М: МГУ, биол. факультет, 2003. - 53 с.
15. *Погосян С.И., Маторин Д.Н., Волкова Э.В. и др.* Флуоресцентные методы оценки состояния фитопланктона в Чёрном море / Комплексные исследования северо-восточной части Чёрного моря.- Ред. А.Г.Зацепин, М.В.Флинт. - М: Наука, 2002. - С.436 - 447
16. *Сорокин Ю.И.* Продукция фитопланктона в Чёрном море // ДАН СССР. - 1962. - **144**. - С.914-917.
17. *Сорокин Ю.И.* Первичная продукция фотосинтеза в Чёрном море // Изв. АН СССР, серия биол. - 1964. - №5. - С. 749 - 757.
18. *Сорокин Ю.И.* Чёрное море. - М: Наука, 1982. - 216 с.
19. *Сорокин Ю.И., Сухомлин А. В, Сорокина О.В.* Первичная продукция фитопланктона в Чёрном море в конце зимы - начале весны 1991 / Зимнее состояние экосистемы открытой части Чёрного моря. Ред. М.Е.Виноградов. - М.: РАН ИО им. П.П. Ширшова, 1992. - С. 72 - 77.
20. *Суслин В. В., Чурилова Т.Я., Сосик Х.М.* Региональный алгоритм расчёта концентрации хлорофилла *a* в Чёрном море по спутниковым данным SeaWiFS //Морск. экол. журн. - 2008. - **7**, №2. - С.24 - 42.
21. *Титов В.Б.* Сезонная и многолетняя изменчивость климатических условий над акваторией Чёрного моря / Комплексные исследования северо-восточной части Чёрного моря. - Ред. А. Г. Зацепин, М. В.Флинт. - М: Наука, 2002. - С.9 - 20.
22. *Финенко З. З.* Первичная продукция южных морей / Вопросы биоокеанографии.- Киев: Наук. думка, 1967. - С.74-82.
23. *Финенко З. З.* Расчёт продукции фитопланктона в Чёрном море по содержанию хлорофилла // Биология моря.- 1970. - вып.19.- С.74-82.
24. *Финенко З. З.* Продукция фитопланктона / Основы биологической продуктивности Чёрного моря. - Ред. В. Н. Грезе. - Киев: Наук. думка,
25. *Финенко З. З., Крупаткина Д. К.* Первичная продукция в Чёрном море в зимне-весенний период //Океанология. - 1993.- **33**, №1. - С. 97 - 104.
26. *Финенко З.З., Чурилова Т.Я., Сосик Х.М. и др.* Изменчивость фотосинтетических параметров фитопланктона в поверхностном слое Чёрного моря // Океанология. - 2002.- **42**, №1. - С. 60 - 75.
27. *Финенко З. З., Чурилова Т. Я., Сосик Х. М.* Вертикальное распределение фотосинтетических

- характеристик фитопланктона в Чёрном море // Океанология. - 2004. - **44**, №2. - С. 222-237.
28. Финенко З.З., Чурилова Т.Я., Ли Р.И. Вертикальное распределение хлорофилла и флуоресценции в Чёрном море // Морск. экол. журн.- 2005.- **4**, №1. - С.15-45.
 29. Чеботарев Ю.С., Мусеев Е.В., Копылов А.И. Сезонные изменения биогенов и первичной продукции фитопланктона в прибрежной зоне Чёрного моря в районе Геленджикской бухты / Сезонные изменения черноморского планктона. – М: Наука, 1983. – С. 84 - 91.
 30. Antoine D., Morel A. Oceanic primary production. 1. Adaptation of spectral light-photosynthesis model in view of application to satellite chlorophyll observations // Global Biogeochemical cycles. - 1996. - **10**, №1. - P. 43 - 55.
 31. Behrenfeld M. J., Boss E., Siegel D. et al. Carbon-based ocean productivity and phytoplankton physiology from space // Global Biogeochemical Cycles. - 2005. – **19**, GB1006. - P.1-14
 32. Behrenfeld M. J., Falkowski P.G. A consumer's guide to phytoplankton primary productivity models // Limnol. Oceanogr. - 1997.- **42**, № 7.- P. 1479-1491.
 33. Behrenfeld M. J., Falkowski P.G. Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentration // Limnol. Oceanogr. - 1997. - **42** , № 1. - P. 1 - 20.
 34. Berger W. N. Appendix - Global maps of ocean productivity // Productivity of the Ocean Present and Past. - Eds. W. H. Berger, V.S. Smetacek and G. Wfer. John Wiley & Sons, New-York, 1989. - P. 429 - 455.
 35. Bosc E., Bricaud A., Antoine D. Seasonal and interannual variability in algal biomass and primary production in the Mediterranean Sea, as derived from 4 years of SeaWiFS observations // Global Biogeochem. Cycles - 2004. – **18**, Gb1005. - P.1-15
 36. Claustre H., Babin M., Merien D. Toward a taxon-specific parameterization of bio-optical of primary production: A case study in the North Atlantic // J. Geophys. Res. - 2005. – **110**, CO7S12. - P. 1-17.
 37. Eppley R., Stewart W. E., Abbot R. M., Heyman V. Estimating ocean primary production from satellite chlorophyll, introduction to regional differences and statistics for the Southern California Bight // J. Plankton Res. – 1985.- **7**. – P. 57-70
 38. Falkowski P.G., Raven J.A. Aquatic photosynthesis in biogeochemical cycles / Aquatic photosynthesis. –Eds. P.G. Falkowski and J.A Raven. - Blackwell Science, 1997. – P. 300-335
 39. Falkowski P. G. Light-shade adaptation and assimilation numbers // J. Plankton Res. - 1981. - **3**. – P. 203-217.
 40. Geider R.J. Quantitative phytoplankton physiology: implications for primary production and phytoplankton growth // ICES mar. Sci. Symp . - 1993. - **197**. - P. 52 - 62.
 41. Gregg W.W., Garder K.L. A simple spectral solar irradiance model for cloudless maritime atmospheres // Limnol. Oceanogr. – 1990. – **35**. – P. 1657-1675
 42. Hiscock M. R., et al. Primary productivity and its regulation in the Pacific Sector of the Southern Ocean // Deep-Sea Res. II. - 2003. - **50**. - P.533-558.
 43. Hoepffner N., Sturm B., Finenko Z., et al. Depth-integrated primary production in the eastern tropical and subtropical North Atlantic basin from ocean color imagery // J. Remote sensing. - 1999. - **20**, No 7. - P. 1435 - 1456.
 44. JGOFS Protocols // Protocols for the Joint Global Ocean Flux Study (JGOFS) Core Measurements.Manual and Guides. - 1994. - **29**. – P. 1 - 100.
 45. Kopelevich O.V., Burenkov V.I., Vazyulya S.V. et al. Bio-optical characteristics of the seas of Russia from data of the satellite ocean color scanner // CD-ROM.M. - SIO RAS. -2003.
 46. Kopelevich O.V., Burenkov V.I., Ershova S.V. et al. Application of SeaWiFS data for studying variability of bio-optical characteristics in the Barents, Black and Caspian Seas // Deep-Sea Res. Part II. - 2004. – **51**. – P.1063-1091.
 47. Kyewalyanga M. N., Platt T., Sathyendranath S., et al. Seasonal variations in physiological parameters of phytoplankton across the North Atlantic // J. Plankton Res. - 1998. – **20**, №1. - P.17 - 42.
 48. Longhurst A., Sathyendranath S., Platt T., Caverhill C. An estimate of global primary production in the ocean from satellite radiometer data // J. Plankton Res. - 1995. – **17**, No6. - P.1245-1271.
 49. MacIntyre H.L., Kanaq T.M., Anning T., et al. Photoacclimation of photosynthesis irradiance response curves and photosynthetic pigments in microalgae and cyanobacteria // J. Phycol. – 2002. – **38**. – P. 17-38
 50. Maranon E., Holligan P.M. Photosynthetic parameters of phytoplankton from 50°N to 50°S in the Atlantic Ocean // Mar.Ecol.Prog.Ser. -1999. - **176**. - P.191-203.
 51. O'Reilly J.E., Maritorena S., Mitchell B.G. et al. Ocean color chlorophyll algorithms for SeaWiFS // J. Geophys. Res. - 1998. – **103**, NoC11. - P.24,937-24,953.
 52. Platt T., Gallegos C.L., Harrison W.G. Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton // J.Mar.Res. - 1980. - **38**, No4. - P.687 – 701.

53. Platt T., Gallegos C.L., Satyendranath S. Basin-scale estimates of oceanic primary production by remote sensing: the North Atlantic // *J. Geophysical Res.* - 1991. - **96**, NoC8. - P. 15,147 – 15,159.
54. Platt T., Satyendranath S. Biological production models as elements of coupled, atmosphere ocean models for climate research // *J. Geophysical Res.* - 1991. - **96** – P. 25,85 -25,92.
55. Platt T., Satyendranath S., Caverhill C.M., Lewis M. R. Ocean primary production and available light: further algorithms for remote sensing // *Deep-Sea Res.* - 1988. - **35**, No6. - P. 855 - 879.
56. Platt T., Satyendranath S., Ulloa O. et al. Nutrient control of phytoplankton photosynthesis in the Western North Atlantic // *Nature.* -1992. - **356**. - P. 229 - 231.
57. Steemann Nielsen E., Jensen A. Primary oceanic production the autotrophic production of organic matters in the oceans // “Galathea” Rep. - 1957. - **1**. - P. 49 - 136.
58. Stelmakh L.V., Yunev O. A., Finenko Z.Z. et al. Peculiarities of seasonal variability of primary production in the Black Sea / Ecosystem modeling as a management tool for the Black Sea. - Eds. Ivanov L.I., Oguz T. - Dordrecht: Kluwer Ac.Publish, 1998. - **1**. - P.93-103.
59. Topping J. Errors of observation and their treatment. – London: Chapman and Hall, 1962. -119 pp.
60. Uitz J, Huot Y, Bruyant F et al. Relating phytoplankton photophysiological properties to community structure on large scales // *Limnol. Oceanogr.* - 2008. – **53**, No 2.- P. 614 - 630.

Поступила 26 июня 2008 г.

Регіональна модель для розрахунку первинної продукції Чорного моря з використанням даних супутникового сканера кольору SeaWiFS. З. З. Фіненко, В. В. Суслин, Т. Я. Чурилова. Розроблена і застосована малопараметрична регіональна модель для оцінки первинної продукції Чорного моря з використанням даних супутникового сканера кольору (SeaWiFS) з 1998 по 2004 р. У моделі використані результати досліджень фотосинтетичних характеристик чорноморського фітопланктону і вертикального розподілу хлорофілу, які були основою для обґрунтування та створення регіонального алгоритму. Використана параметризація враховує спільну дію щільності світлового потоку, температури і концентрації хлорофілу у поверхневому шарі на фотосинтетичні параметри кривої фотосинтезу – світло та їх зміну з глибиною. Одержані закономірності були поєднані з даними супутникових вимірювань вказаних вище параметрів для оцінки просторово-часової мінливості фотосинтетичних характеристик фітопланктону. Спільне використання супутникових даних і модельних розрахунків дозволило уперше дати повну картину просторово-часової мінливості продукції фітопланктону для усієї акваторії моря та оцінити її міжрічні відмінності для окремих регіонів. Середня величина річної первинної продукції в глибоководних і прибережних районах моря з залученням супутникових вимірювань концентрації хлорофілу склала $212 \text{ гС м}^{-2} \text{ рік}^{-1}$ або 81 млн. т С для усієї акваторії моря.

Ключові слова: Чорне море, модель, супутник, первинна продукція, хлорофіл, світло, фітопланктон

The regional model to calculate the Black Sea primary production using satellite color scanner SeaWiFS. Z. Z. Finenko, V.V. Suslin, T.Ya. Churilova. The low parametric regional model to calculate the Black Sea primary production using satellite color scanner SeaWiFS was developed and applied for computation the primary production values for the period of 1998 - 2004. In the model the results of study of the photosynthetic characteristics of the Black Sea phytoplankton as well as vertical chlorophyll distribution were used that was the base of the regional algorithm development. Under applied parameterization simultaneous effect of photon flux density, temperature and chlorophyll concentration in the surface layer on photosynthetic parameters of photosynthesis- light curve and their variability with depth were taken into consideration. The regularities founded were united with satellite data of these parameters to estimate the spatial-temporal variability of the phytoplankton photosynthetic characteristics. Joint application of the satellite data and the model calculations allowed for the first time to have the full picture of the spatial-temporal variability of the phytoplankton production for the whole basin and to estimate its inter - annual dynamics for the special regions. The value mean of the primary production in all the Black Sea obtained from our computations is given as $212 \text{ gC m}^{-2} \text{ year}^{-1}$, or 81 million ton C for the whole basin.

Key words: Black Sea, model, satellite, primary production, chlorophyll, light, phytoplankton