

Сезонная изменчивость биомассы и удельной скорости роста фитопланктона в 2016–2020 годах в глубоководной зоне Чёрного моря

И. В. Ковалёва¹, В. В. Суслин²

¹ *Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН
Севастополь, 299011, Россия
E-mail: ilya.82@mail.ru*

² *Морской гидрофизический институт РАН, Севастополь, 299011, Россия
E-mail: slava.suslin@mhi-ras.ru*

Впервые представлены среднесезонные величины биомассы и удельной скорости роста фитопланктона для обширных акваторий трёх глубоководных районов (от 500 м) Чёрного моря в 2016–2020 гг. Оценки показателей фитопланктона проводились по модельным расчётам и данным спутниковых наблюдений MODIS-Aqua/Terra. По результатам расчёта для лет с холодными зимами (при опускании зимней температуры ниже 8 °С) отмечено зимнее и весеннее или весеннее повышение показателей фитопланктона. Заметное осеннее повышение исследуемых характеристик фитопланктона отмечено в год после тёплой зимы. Полученные результаты согласуются с оценками более ранних исследований годовой сукцессии микроводорослей под влиянием температурного режима воды. За пятилетний период максимальные значения биомассы наблюдались обычно зимой, а минимальные — летом. Максимальные значения удельной скорости роста отмечались в разные сезоны в рассмотренные годы. Полученные различия в сезонной и межгодовой изменчивости биомассы и удельной скорости роста фитопланктона могут свидетельствовать о неоднотипности годовой сукцессии в глубоководной части моря в разные годы. Статистически значимых тенденций к увеличению или снижению удельной скорости роста и биомассы фитопланктона за 2016–2020 гг. не выявлено.

Ключевые слова: Чёрное море, биомасса фитопланктона, удельная скорость роста фитопланктона, спутниковые наблюдения, модельные расчёты

Одобрена к печати: 16.08.2023

DOI: 10.21046/2070-7401-2023-20-4-250-262

Введение

Последние годы в ряде исследований приводятся оценки биомассы фитопланктона в различных районах Чёрного моря с использованием данных как спутниковых наблюдений, так и прямых измерений (Абакумов, Пак, 2021; Микаэлян, 2018; Пархоменко, Кривенко, 2010; Селифонова, Ясакова, 2012; Стельмах, 2017, 2019; Стельмах и др., 2020; Финенко и др., 2018, 2022; Yunev et al., 2021, 2022). В зависимости от задач существуют разные подходы, с помощью которых определяют биомассу. Каждый метод имеет свои допущения. Различные методики и локализации измерений или расчётных определений часто создают затруднения при сопоставлении результатов. Данные *in situ*, к сожалению, не регулярны в пространстве и во времени. Поэтому для вычисления биомассы делаются попытки создания алгоритмов расчёта отношения органического углерода к хлорофиллу на основе легкодоступных измеряемых параметров (Абакумов, Пак, 2021; Финенко и др. 2011, 2018; Behrenfeld et al., 2005; Geider et al., 1997). Биомасса фитопланктона зависит от освещённости, температуры воды, обеспеченности питательными веществами, видового состава фитопланктонного сообщества.

Важной функциональной характеристикой фитопланктона является также удельная скорость роста, изменчивость которой кроме абиотических факторов среды существенно зависит от таксономической и размерной структуры (Chen, Liu, 2010) микроводорослей.

Данный показатель в Чёрном море определялся обычно в экспедиционных исследованиях или на прибрежных станциях (Крашенинникова и др., 2019; Стельмах, 2017; 2018;

Stelmakh, Kovrigina, 2021). Удельная скорость роста определяется наиболее распространённым методом разведения проб (Landry, Hassett, 1982) или радиоуглеродным методом скорости фотосинтеза (Eppley, 1972).

Совершались попытки моделирования удельной скорости роста для Мирового океана (Behrenfeld et al., 2005; Geider et al., 1997). Для анализа соотношения органического углерода к хлорофиллу на больших пространственных масштабах приходится использовать модели и привлекать данные спутниковых наблюдений. Ранее на основе экспериментов, проведённых на культурах, и зависимостей, полученных в экспедициях, была разработана модель для расчёта биомассы фитопланктона (Финенко и др., 2018) и удельной скорости роста в Чёрном море (Finenko et al., 2019). Представленные алгоритмы удобны в применении со спутниковыми измерениями. Модельные расчёты биомассы (Финенко и др., 2018), показали хорошую согласованность с данными прямых измерений (Селифонова, Ясакова, 2012; Стельмах, 2017, 2019), а удельной скорости роста (Finenko et al., 2019) — с результатами полевых исследований (Стельмах, 2017) на протяжении большей части года. Нами приводились результаты анализа долговременной (1998–2015) сезонной и многолетней динамики биомассы фитопланктона и соотношения хлорофилла *a* и органического углерода в различных районах Чёрного моря (Ковалева, Суслин, 2022; Финенко и др., 2018, 2022), рассчитанные по этой модели. Биомасса фитопланктона часто используется для оценки экологического состояния морской планктонной системы, а также может применяться в экологических моделях в случаях определения антропогенной нагрузки (Соловьёва, 2021; Solovjova, 2019, 2020). Поэтому важны регулярные наблюдения и определения этого показателя. На обширных акваториях расчётов удельной скорости роста по данным спутниковых наблюдений практически не проводилось. Используя модель (Finenko et al., 2019), можно оценивать удельную скорость роста фитопланктона по всей поверхности моря. Параллельный анализ двух показателей позволит более полно рассмотреть годовую и межгодовую изменчивость фитопланктона и механизмы этой изменчивости. В наших исследованиях были проведены расчёты вариаций биомассы фитопланктона и удельной скорости роста за последние годы для глубоководной части Чёрного моря с применением спутниковых данных.

Цель работы: определить сезонную динамику биомассы фитопланктона и удельной скорости роста в глубоководной части Чёрного моря и её изменение в пространстве в 2016–2020 гг.

Материалы и методы

Для расчёта биомассы фитопланктона использовались входные данные со спутников (сенсоров) MODIS-Aqua\R2022.0\LAC\Level-2 (*англ.* Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer) и MODIS-Terra\R2022.0\LAC\Level-2 (<https://oceancolor.gsfc.nasa.gov/>). Температура в поверхностном слое и интенсивность фотосинтетически активной радиации (ФАР) в диапазоне 400–700 нм получены из спутниковых наблюдений MODIS-Aqua/Terra и осреднены за двухнедельный период. Концентрация хлорофилла рассчитывалась на основе алгоритма, разработанного в Морском гидрофизическом институте (для MODIS) (Suslin, Churilova, 2016), который позволяет лучше учитывать «цветение» диатомовых водорослей в весенний период и определяет коэффициент поглощения света всем фитопланктоном. Модель слабо чувствительна к ошибкам атмосферной коррекции и обратному рассеянию света взвесью. Также учитывается изменение поглощения окрашенного растворённого вещества. По результатам статистического анализа алгоритм даёт относительную ошибку (~30–40 %) (Суслин и др., 2018).

Для расчёта биомассы использовался алгоритм, описанный в работе (Финенко и др., 2018). В основе алгоритма лежит зависимость между поглощением света в видимой области спектра и отношением хлорофилла *a* к углероду у десяти массовых видов морских планктонных водорослей, принадлежащих к разным таксономическим группам (диатомовые, динофитовые, золотистые и зелёные).

Уравнения для расчёта биомассы фитопланктона представлены в последней коррекции:

$$B = \frac{X_{л_0}}{X_{л:С}},$$

где $X_{л_0}$ — концентрация хлорофилла в поверхностном слое (мг/м^3); $X_{л:С} = 0,0072(E_{\text{ср}} a_{ph})^{-0,395}$; $a_{ph} = 0,017X_{л_0}^{-0,29}$; $E_{\text{ср}}$ — средняя облучённость в квазиоднородном слое ($\text{моль}\cdot\text{квант}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$),

$$E_{\text{ср}} = \frac{(0,95(E_0/k_d)) \cdot \{\exp(-k_d) - \exp(-k_d \cdot z_p)\}}{z_p},$$

где E_0 — интенсивность ФАР, падающей на поверхность моря ($\text{моль}\cdot\text{квант}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$); k_d — коэффициент диффузного ослабления света (м^{-1}); z_p — глубина перемешанного слоя (м). Для уравнения расчёта отношения $X_{л:С}$ — $r^2 = 0,78$.

Для определения глубины верхнего перемешанного слоя z_p использовали критерий:

$$\rho(z) - \rho(0) < 0,1 \text{ кг/м}^3,$$

где $\rho(0)$ и $\rho(z)$ — плотность морской воды на поверхности и глубине z . Модель расчёта критерия в последней коррекции представлена в работах (Дорофеев и др., 2017; Dorofeyev, Sukhikh, 2017).

Удельная скорость роста фитопланктона оценивалась по модели, подробно описанной в работе (Finenko et al., 2019):

$$\mu = \log_2(B_T/B),$$

где μ — удельная скорость роста (сут^{-1}); B — начальная биомасса фитопланктона (мгС/м^3); B_T — биомасса через сутки (мгС/м^3).

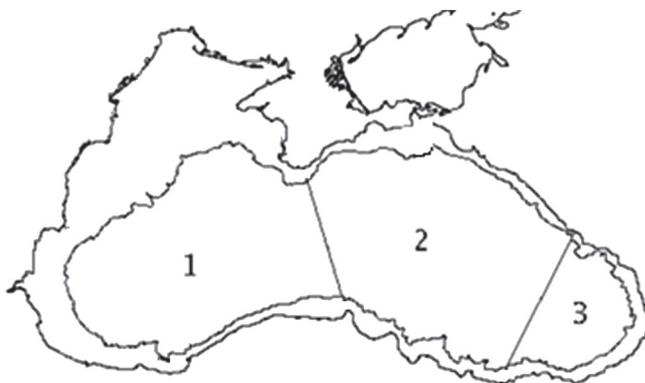


Рис. 1. Карта исследуемых районов. 1 — западный и 2 — восточный глубоководные районы от 500 м, включающие западный и восточный циклонические круговороты; 3 — район, включающий Батумский антициклон

Районы, для которых проводился анализ сезонной динамики биомассы фитопланктона, выделены на рис. 1.

Результаты

Изменения биомассы и удельной скорости роста фитопланктона, осреднённые в каждый сезон за 5-летний период, а также экстремальные значения за двухнедельные интервалы времени в течение сезона с 2016 по 2020 г. для указанных районов (см. рис. 1) представлены в табл. 1 и 2.

Таблица 1. Среднесезонная B биомасса фитопланктона (мгС/м^3), минимальная B_{\min} и максимальная B_{\max} биомасса фитопланктона за сезон в трёх глубоководный районах Чёрного моря

Год	Сезон	Район 1			Район 2			Район 3		
		B	B_{\min}	B_{\max}	B	B_{\min}	B_{\max}	B	B_{\min}	B_{\max}
2016	Зима	50,9	40,7	61,3	48,6	38,1	61,3	45,3	33,9	57,1
	Весна	36,6	16,4	68,4	40,8	14,8	86,6	39,4	14,2	79,0
	Лето	18,8	16,5	23,4	18,8	15,2	23,2	20,6	14,2	31,0
	Осень	29,7	22,5	39,2	33,8	21,6	46,1	31,6	22,6	42,2
2017	Зима	44,2	33,6	55,0	47,3	35,0	61,6	48,1	35,6	63,7
	Весна	35,2	14,6	78,0	38,0	14,4	75,9	35,7	13,6	70,8
	Лето	15,8	13,5	17,5	16,3	13,8	19,6	15,3	13,8	19,8
	Осень	27,9	17,8	46,4	28,7	19,8	44,8	29,4	20,2	46,9
2018	Зима	52,9	45,7	63,3	53,0	43,9	67,4	50,5	39,4	61,5
	Весна	37,0	14,5	84,4	31,8	15,6	53,4	32,8	15,9	65,0
	Лето	17,8	15,8	20,5	17,6	14,2	22,9	17,1	14,2	24,7
	Осень	27,2	24,0	36,4	27,3	21,7	36,5	26,5	20,7	36,1
2019	Зима	55,0	45,9	67,7	49,2	37,3	61,8	45,8	28,9	61,5
	Весна	38,0	14,3	82,8	35,9	14,7	85,7	36,6	14,3	85,2
	Лето	16,8	13,4	20,2	16,8	13,9	19,5	16,0	13,5	23,4
	Осень	31,9	19,2	49,2	29,8	20,5	42,5	30,7	21,3	46,9
2020	Зима	48,3	38,4	59,3	51,1	37,2	60,7	51,2	33,6	62,2
	Весна	28,5	14,2	54,2	29,5	14,4	61,7	30,3	12,2	65,1
	Лето	15,5	14,4	17,7	16,1	13,8	20,3	15,9	13,0	22,9
	Осень	38,1	17,7	59,5	36,0	19,3	58,4	36,2	22,9	52,9

Таблица 2. Среднесезонная μ удельная скорость роста фитопланктона (сут^{-1}), минимальная μ_{\min} и максимальная μ_{\max} удельная скорость роста фитопланктона за сезон в трёх глубоководный районах Чёрного моря

Год	Сезон	Район 1			Район 2			Район 3		
		μ	μ_{\min}	μ_{\max}	μ	μ_{\min}	μ_{\max}	μ	μ_{\min}	μ_{\max}
2016	Зима	0,63	0,50	0,79	0,63	0,51	0,76	0,66	0,47	0,85
	Весна	0,49	0,40	0,61	0,50	0,39	0,65	0,51	0,41	0,66
	Лето	0,69	0,55	0,79	0,70	0,53	0,81	0,75	0,54	0,90
	Осень	0,67	0,64	0,71	0,66	0,62	0,71	0,69	0,63	0,76
2017	Зима	0,60	0,43	0,71	0,60	0,46	0,71	0,62	0,46	0,77
	Весна	0,44	0,34	0,58	0,46	0,33	0,60	0,45	0,36	0,56
	Лето	0,63	0,52	0,69	0,65	0,52	0,74	0,67	0,54	0,77
	Осень	0,65	0,57	0,79	0,65	0,55	0,76	0,69	0,63	0,76
2018	Зима	0,70	0,56	0,81	0,74	0,63	0,85	0,73	0,60	0,85
	Весна	0,49	0,39	0,61	0,52	0,42	0,60	0,56	0,46	0,65
	Лето	0,70	0,59	0,77	0,70	0,58	0,74	0,73	0,65	0,79
	Осень	0,69	0,60	0,81	0,69	0,62	0,77	0,73	0,64	0,86
2019	Зима	0,66	0,52	0,78	0,68	0,51	0,85	0,70	0,51	0,90
	Весна	0,46	0,35	0,64	0,46	0,37	0,63	0,48	0,37	0,65
	Лето	0,69	0,59	0,80	0,68	0,62	0,73	0,69	0,64	0,79
	Осень	0,69	0,62	0,83	0,64	0,55	0,74	0,70	0,62	0,80

Год	Сезон	Район 1			Район 2			Район 3		
		μ	μ_{\min}	μ_{\max}	μ	μ_{\min}	μ_{\max}	μ	μ_{\min}	μ_{\max}
2020	Зима	0,65	0,49	0,82	0,69	0,53	0,81	0,72	0,52	0,84
	Весна	0,43	0,34	0,58	0,45	0,35	0,66	0,49	0,37	0,69
	Лето	0,62	0,48	0,69	0,63	0,51	0,68	0,67	0,55	0,76
	Осень	0,78	0,69	0,88	0,78	0,68	0,94	0,82	0,69	0,98

На рис. 2, 3 (см. с. 255) выборочно представлены среднемесячные изменения биомассы фитопланктона и удельной скорости роста в течение пяти лет в различные сезоны, отражающие особенности сезонной динамики показателей.

По результатам модельных расчётов среднесезонные величины биомассы и удельной скорости роста фитопланктона в течение пяти лет в различные сезоны варьировали в близких пределах. Статистически значимых повышений или понижений показателей фитопланктона не выявлено. Наблюдавшаяся в предыдущие годы, с 1998 по 2015, тенденция к снижению биомассы фитопланктона (Финенко и др., 2022), по нашим данным, в период с 2016 по 2020 г. не была выражена и незначима статистически.

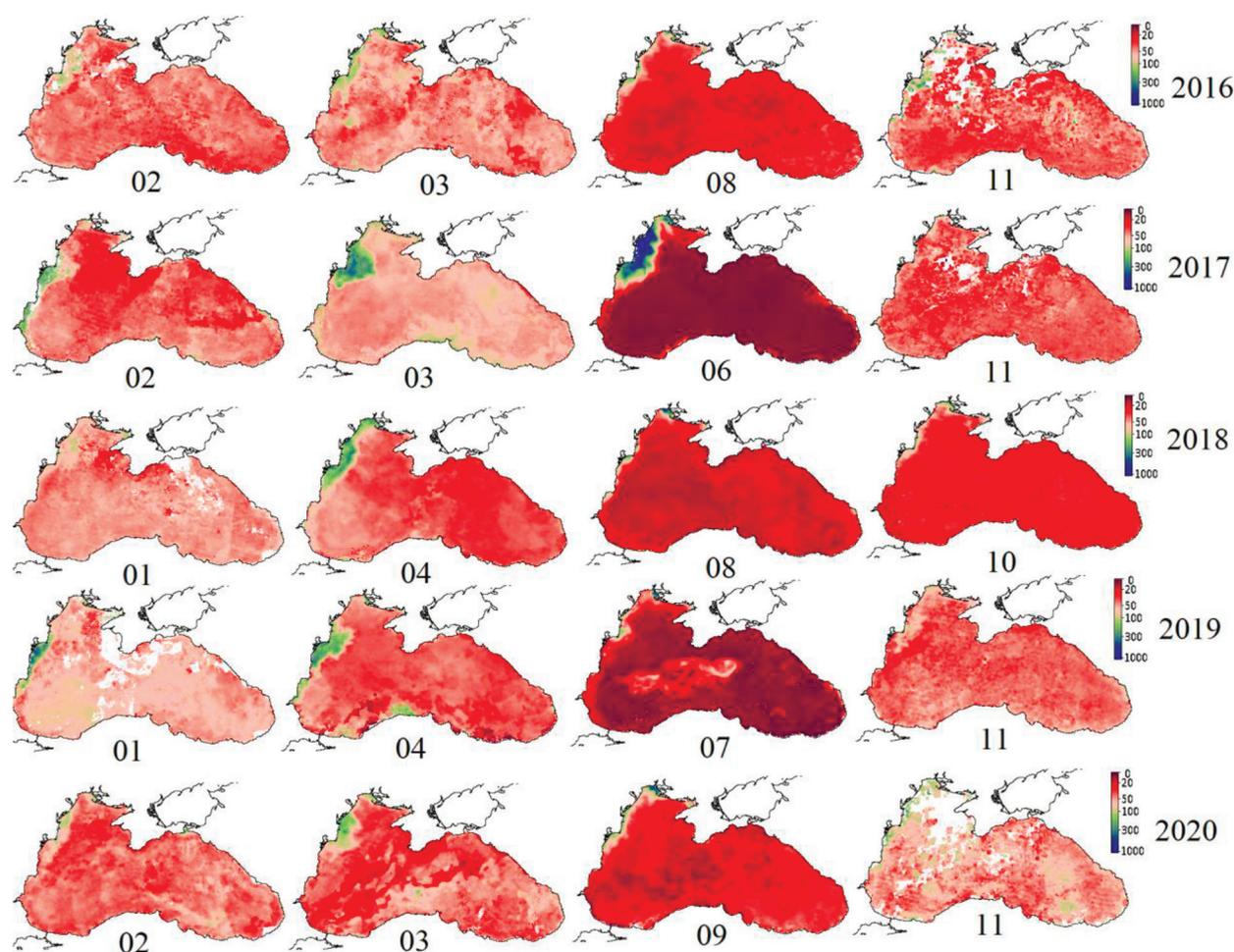


Рис. 2. Среднемесячные изменения биомассы фитопланктона в отдельные месяцы за 2016–2020 гг.

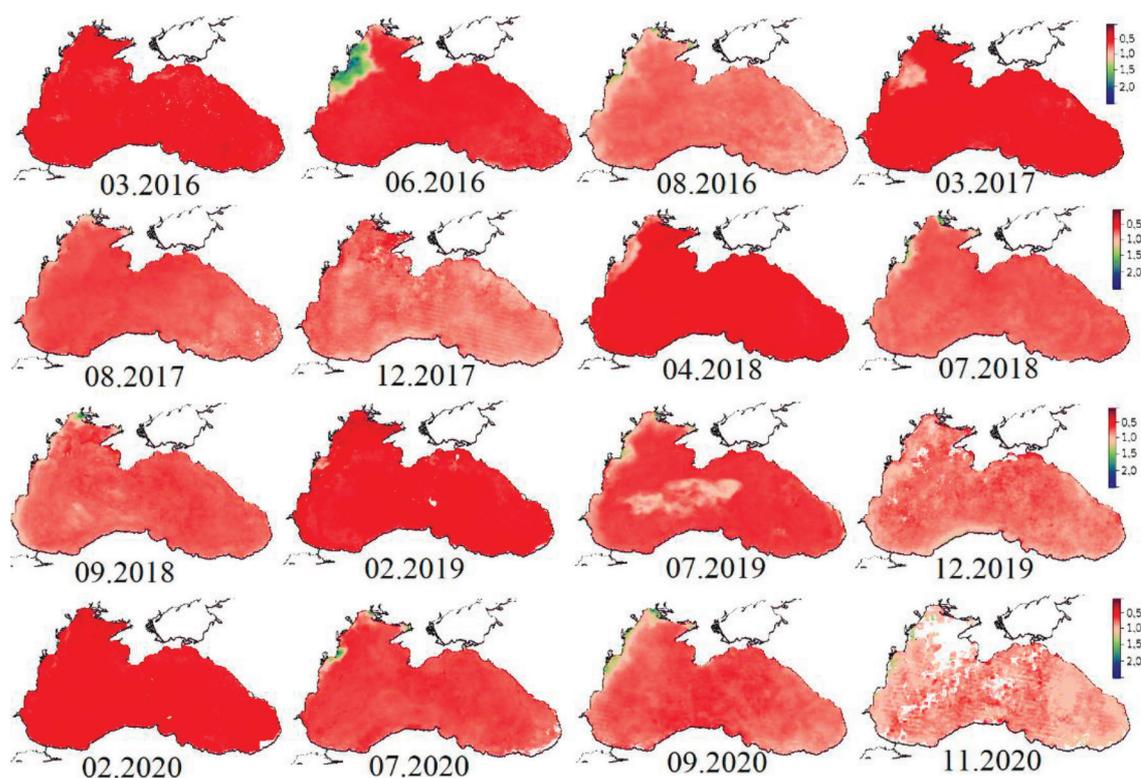


Рис. 3. Среднемесячные изменения удельной скорости роста фитопланктона в отдельные месяцы за 2016–2020 гг.

Зимой для всей глубоководной зоны наибольшие среднесезонные значения биомассы, как и удельной скорости роста за 5-летний период, отмечены в 2018 г., наименьшие — в 2017 г. По среднемесячным данным в 2018 и 2019 гг., повышенные значения биомассы зимой сохранялись продолжительнее, чем в другие рассмотренные годы. Весной самые низкие среднесезонные значения биомассы были в 2020 г., тогда как наибольшие — в 2016 г. (см. табл. 1). Также по среднемесячным данным отмечено весеннее «цветение» в 2017 г. в марте (см. рис. 2). Наибольшие среднесезонные величины удельной скорости роста весной отмечены в 2018 г., наименьшие — в 2017 г. (см. табл. 2). Максимальные летние величины как биомассы, так и удельной скорости роста в глубоководных районах за пятилетний период наблюдались в 2016 г., минимальные — в 2017 и 2020 гг. (см. табл. 1, 2). Повышение показателей фитопланктона происходило в июле–августе (см. рис. 2, 3). В июне характерно «цветение» в придунайском районе, однако в глубоководную зону оно не распространялось (см. рис. 2, 3).

В осенний период наибольшая среднесезонная биомасса фитопланктона была в 2020 г., наименьшая — в 2018 г. (см. табл. 1). За исследуемые годы осенью удельная скорость роста была максимальной также в 2020 г., тогда как минимальной — в 2017 г. Наиболее высокие показатели биомассы обычно достигались в ноябре (см. рис. 2), удельной скорости роста — в сентябре и ноябре (см. рис. 3). Подобные сезонные различия между биомассой и удельной скоростью роста от года к году могут объясняться доминированием разных видов и свидетельствовать о неповторяющейся в разные годы сезонной динамике их «цветения».

Обсуждение результатов

Ранее проведённые исследования показывают, что в зависимости от температурного режима, преимущественно в зимний период, может меняться годовая сукцессия фитопланктона (Микаэлян, 2018; Стельмах, 2017). Видовой состав, температурные и световые условия, циркуляция вод влияют на удельную скорость роста и, соответственно, на биомассу фитопланктона.

Из выполненного анализа за пятилетний период можно выделить 2018 и 2019 гг. со среднесезонным зимним повышением (зимой в 2019 г. максимальные значения биомассы были только в западном глубоководном районе) и наиболее высокими весенними величинами биомассы и удельной скорости роста фитопланктона (см. табл. 1, 2). Подобная изменчивость фитопланктона характерна при «цветении» диатомовых водорослей в холодный сезон (Микаэлян, 2018). Температура воды в холодный период в эти годы в западном глубоководном районе опускалась ниже 8 °С, в восточном была около 8 °С. В Батумском антициклоне температура воды была обычно несколько выше, чем в глубоководной зоне с циклоническим круговоротом. В 2016 г. при меньших, чем в 2018 и 2019 гг., величинах биомассы и удельной скорости роста зимой, проявленных по среднесезонным данным, отмечалось весеннее и летнее повышение показателей фитопланктона. Понижение температуры воды в холодный сезон в 2016 г. было таким же, как в 2018–2019 гг. В данном случае можно предположить, что причина различий в развитии и росте фитопланктона в эти годы состоит в различиях ветровых условий и циркуляции вод.

Наиболее выраженное осеннее «цветение» наблюдалось в 2020 г. при невысокой биомассе весной и летом (см. рис. 2). Температура воды зимой в 2020 г. не опускалась ниже 8 °С и была в среднем выше, чем в ранее рассмотренные годы. Отмечено также повышение зимних величин биомассы фитопланктона и удельной скорости роста при относительно тёплой зиме, однако весеннее «цветение» в этот год почти отсутствовало. Последние десятилетия в осенний период наблюдается «цветение» диатомовой водоросли *P. calcar-avis* (*Pseudosolenia calcar-avis* (Schultze) B.G. Sundström, 1986) (Стельмах, 2022). Указанный вид интенсивно развивается даже в условиях с низким содержанием питательных веществ и имеет высокую удельную скорость роста, хотя концентрация хлорофилла при этом может оставаться довольно низкой (Стельмах, 2022). По данным исследования (Микаэлян, 2018), в годы с тёплыми зимами характерно осеннее «цветение» за счёт преобладания *P. calcar-avis* и других диатомовых водорослей. Наша модель не позволяет определить виды, но проявившееся по результатам расчётов осеннее повышение биомассы фитопланктона в 2020 г. соответствует тенденциям в годовой динамике, описанной А. С. Микаэляном (2018).

Самые низкие показатели фитопланктона в течение года отмечены для 2017 г. (см. рис. 1, 2), при этом температура воды в глубоководной зоне по осреднённым данным опускалась ниже 7 °С. Исключение составляла биомасса фитопланктона зимой в районе Батумского антициклона, которая была выше, чем в большинстве исследуемых лет, и где температура воды в 2017 г. составила в среднем 7,05 °С. В восточной части моря также наблюдалось весеннее повышение биомассы фитопланктона в марте (см. рис. 2). В данном случае для районов 1 и 2 сильное заглупление холодных вод (Кубряков и др., 2019) могло вовлекать фитопланктон ниже зоны фотосинтеза, что, по-видимому, создало в дальнейшем, после формирования термоклина, неблагоприятные условия в целом для развития фитопланктона в другие сезоны.

В исследовании (Микаэлян, 2018) указывалось, что в годы с температурой воды ниже 8 °С общая биомасса диатомовых выше, чем после тёплых зим. В годы с тёплыми зимами биомасса диатомовых водорослей в открытых районах Чёрного моря в тёплый период года в отдельных случаях повышалась по причине увеличения концентрации NO_3 , что могло приводить к цветению (Микаэлян, 2018). В тёплый период года существенный вклад в биомассу фитопланктона вносят динофитовые водоросли (Микаэлян, 2018; Стельмах, 2017). Они могут развиваться и в холодный сезон при относительно высокой температуре воды (Стельмах, 2017). Динофлагелляты, доминирующие обычно в тёплый сезон, потребляют аммонийный азот и растворённое органическое вещество (Стельмах, 2017). Однако удельная скорость роста у них ниже, чем у диатомовых водорослей (Стельмах, 2017). Описанные различия для показателей фитопланктона для разных групп водорослей по расчётным данным, полученным нами с использованием спутниковых наблюдений, могут отражаться на различиях в повышении удельной скорости роста и биомассы фитопланктона в одни и те же сезоны в разные годы (см. табл. 1, 2, рис. 2, 3) и отчасти свидетельствовать о доминировании тех или иных групп водорослей. В целом по результатам исследований (Микаэлян, 2018; Стельмах, 2017) численность как диатомовых, так и динофитовых водорослей в тёплый сезон обычно выше после

холодных зим, что также согласуется с модельными расчётами биомассы фитопланктона (см. табл. 1) для исследованных лет.

Стоит отметить, что на фоне максимальной биомассы фитопланктона в зимний период в годовой динамике во все исследуемые годы максимальная удельная скорость роста в различные годы могла наблюдаться как зимой, так летом или осенью. Это определяет удельную скорость роста фитопланктона как величину относительную и зависящую от относительных изменений концентрации питательных веществ, а также видового состава водорослей. В естественных условиях при совместном действии ряда факторов определить влияние на удельную скорость роста водорослей какого-то одного из них довольно сложно. Однако тёплые и холодные зимы отражаются на годовой сукцессии водорослей (Микаэлян, 2018), что, соответственно, отражается и на удельной скорости роста. По модельным расчётам (см. табл. 2) в рассмотренные годы с различным температурным режимом годовая динамика удельной скорости роста различалась. Однако по результатам экспедиционных исследований (Стельмах, 2017, 2022) прямой зависимости удельной скорости роста от температуры в море обнаружено не было, что объяснялось сменой видов. Это свидетельствует о косвенном влиянии температурного режима в холодный период на удельную скорость роста.

Более половины из учтённых в нашей модели видов принадлежат к группе *Bacillariophyceae*, так как она обычно доминирует на протяжении большей части года либо присутствует в качестве субдоминанты (Микаэлян, 2018; Селифонова, Ясакова, 2012; Стельмах 2017). Данные, полученные по модели, хорошо согласуются с данными, полученными *in situ* для тех же показателей для большей части года (Селифонова, Ясакова, 2012; Стельмах, 2017, 2019). Только в конце лета и осенью расчётные величины соотношения хлорофилла *a* и органического углерода были несколько ниже по сравнению с экспедиционными исследованиями (Стельмах, 2017). Незначительно различались и оценки концентрации хлорофилла, что может быть связано, в некоторой степени, с малым количеством прямых измерений, а в случае расчётных величин — с осреднением регулярных данных по пространству и невозможностью учесть все присутствующие виды. Однако модель опирается на концентрацию хлорофилла, что отчасти сглаживает нюансы видовых различий. Точное сравнение расчётных и измеренных данных провести проблематично из-за нехватки необходимых измерений *in situ*. Однако даже в таком виде проведённая с помощью моделей оценка биомассы и удельной скорости роста согласуется с выявленными ранее (Микаэлян, 2018; Стельмах, 2017) тенденциями сезонных изменений биомассы по данным прямых измерений и с теорией «пульсирующего цветения» (Микаэлян, 2018).

По данным модельных расчётов для трёх глубоководных зон Чёрного моря за период 2016–2020 гг. в среднем удельная скорость роста фитопланктона для холодного периода (ноябрь – апрель) составляла $0,61 \pm 0,14 \text{ сут}^{-1}$, для тёплого (май – октябрь) — $0,64 \pm 0,14 \text{ сут}^{-1}$, а средняя за 5 лет — $0,63 \pm 0,12 \text{ сут}^{-1}$. Биомасса фитопланктона для холодного сезона составляла $46,5 \pm 15,5 \text{ мгС/м}^3$, для тёплого — $19,9 \pm 5,9 \text{ мгС/м}^3$, среднегодовая за 5 лет — $33,2 \pm 10,7 \text{ мгС/м}^3$. В различные годы в отдельные сезоны более высокая биомасса фитопланктона могла наблюдаться либо в западной, либо в восточной части моря и в течение года могла происходить смена районов с повышенными значениями. В три года из рассмотренных лет с холодными зимами более высокие средние величины биомассы в холодный период наблюдались в районе 1. В один тёплый год из пятилетнего периода большие величины зимой отмечены в районах 2 и 3. Для удельной скорости роста выраженной смены районов с повышенными или пониженными значениями в различные сезоны не наблюдалось. Лишь в один год с тёплой зимой более высокая удельная скорость роста отмечена в районе 3.

Заключение

По модельным расчётам с использованием спутниковых данных получены и впервые представлены среднесезонные и среднемесячные изменения показателей фитопланктона для обширных акваторий Чёрного моря, включающих области западного и восточного циклонического круговорота и Батумского антициклона, за 2016–2020 гг. По расчётным данным

при понижении зимней температуры ниже 8 °С в 2018, 2019 гг. отмечено выраженное зимнее и весеннее повышение показателей фитопланктона, а в 2016, 2017 гг. — весеннее. В 2020 г. наблюдалось осеннее повышение биомассы и удельной скорости роста после тёплой зимы. Это согласуется с результатами других, более ранних исследований годовой сукцессии микроводорослей под влиянием температурного режима воды в холодный период, а также с теорией пульсирующего цветения. Для исследованных лет характерна максимальная биомасса зимой и минимальная — летом. Сезоны с максимальной удельной скоростью роста могли различаться от года к году, тогда как с минимальной отмечались обычно весной. Полученные различия в сезонной изменчивости биомассы и удельной скорости роста фитопланктона, а также различия в межгодовой динамике этих показателей свидетельствуют о неоднотипности годовой сукцессии в глубоководной части Чёрного моря в разные годы, что может определяться изменением факторов среды и видового состава фитопланктонного сообщества. Статистически значимых тенденций к увеличению или уменьшению удельной скорости роста и биомассы фитопланктона за исследуемые годы не выявлено. За пятилетний период среднегодовые значения биомассы фитопланктона составляли $33,2 \pm 10,7$ мгС/м³, удельной скорости роста — $0,63 \pm 0,12$ сут⁻¹.

Работа выполнена в рамках государственного задания Федерального исследовательского центра «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН» 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 FNNN-2021-0003 «Развитие методов оперативной океанологии на основе междисциплинарных исследований процессов формирования и эволюции морской среды и математического моделирования с привлечением данных дистанционных и контактных измерений» (шифр «Оперативная океанология»).

Литература

1. *Абакумов А. И., Пак С. Я.* Моделирование процесса фотосинтеза и оценка динамики биомассы фитопланктона на основе модели // *Мат. биология и биоинформатика.* 2021. Т. 16. № 2. С. 380–393. DOI: 10.17537/2021.16.380.
2. *Дорофеев В. Л., Кортаев Г. К., Сухих Л. И.* Система диагноза-прогноза состояния экосистемы Черного моря // *Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем.* 2017. Т. 28. № 2. С. 71–85. DOI: 10.21513/0207-2564-2017-2-71-85.
3. *Ковалёва И. В., Суслин В. В.* Сезонная динамика биомассы фитопланктона в различные годы в шельфовой зоне северной и северо-западной части Черного моря в трех районах // *Материалы 20-й Международ. конф. «Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса».* 2022. С. 174. DOI: 10.21046/20DZZconf-2022a.
4. *Крашенинникова С. Б., Минкина Н. И., Самышев Э. З., Шокурова И. Г.* Влияние комплекса факторов среды на биомассу фитопланктона и зоопланктона в Черном море в весенний период // *Экология и строительство.* 2019. № 4. С. 14–21. DOI: 10.35688/2413-8452-2019-04-002.
5. *Кубряков А. А., Белокопытов В. Н., Зацепин А. Г. и др.* Изменчивость толщины перемешанного слоя в Черном море и ее связь с динамикой вод и атмосферным воздействием // *Морской гидрофиз. журн.* 2019. Т. 35. № 5(209). С. 449–468. DOI: 10.22449/0233-7584-2019-5-449-468.
6. *Микаэлян А. С.* Временная динамика фитопланктона глубоководного бассейна Черного моря: дис. ... д-ра биол. наук. М., 2018. 266 с.
7. *Пархоменко А. В., Кривенко О. В.* Межгодовая изменчивость биомассы фитопланктона в Чёрном море за период 1948–2001 гг. // *Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету ім. Володимира Гнатюка. Сер.: Біологія. Спец. вип. «Гідроекологія».* 2010. Т. 44. № 3. С. 198–201.
8. *Селифонова Ж. П., Ясакова О. Н.* Фитопланктон акваторий портовых городов северо-восточного шельфа Чёрного моря // *Морской эколог. журн.* 2012. Т. 11. № 4. С. 67–77. <https://www.researchgate.net/publication/320866124>.
9. *Соловьева Н. В.* Метод модельных оценок экологического риска для экосистем Арктического шельфа различной продуктивности // *Океанология.* 2021. Т. 61. № 2. С. 220–232. DOI: 10.31857/S0030157421020179.

10. *Стельмах Л. В.* Закономерности роста фитопланктона и его потребление микрозоопланктоном в Черном море: дис. ... докт. биол. наук. Севастополь, 2017. 310 с.
11. *Стельмах Л. В.* Сезонная изменчивость удельной скорости роста фитопланктона в прибрежных поверхностных водах Черного моря // Системы контроля окружающей среды. 2018. № 11(31). С. 101–109. DOI: 10.33075/2220-5861-2018-1-101-109.
12. *Стельмах Л. В.* Влияние адаптации фитопланктона на распределение его биомассы и концентрации хлорофилла *a* в поверхностном слое Черного моря // Системы контроля окружающей среды. 2019. № 1(35). С. 106–114. DOI: 10.33075/2220-5861-2019-1-106-114.
13. *Стельмах Л. В.* Особенности структурных и функциональных характеристик диатомовой водоросли *Pseudosolenia calcar-avis* // Биология внутренних вод. 2022. № 3. С. 300–309. DOI: 10.31857/S0320965222030184.
14. *Стельмах Л. В., Мансурова И. М.* Многолетняя динамика биомассы фитопланктона и концентрации хлорофилла *a* в поверхностном слое прибрежных вод Черного моря (район Севастополя) // Вопросы современной альгологии. 2020. № 1(22). С. 66–81. DOI: 10.33624/2311-0147-2020-1(22)-66-81.
15. *Суслин В. В., Чурилова Т. Я., Ли М. Е. и др.* Концентрация хлорофилла *a* в Черном море: Сравнение спутниковых алгоритмов // Фундаментальная и прикладная гидрофизика. 2018. Т. 11. № 3. С. 64–72. DOI: 10.7868/S2073667318030085.
16. *Финенко З. З., Чурилова Т. Я., Суслин В. В.* Первичная продукция как основа промысловой продуктивности. Оценка биомассы фитопланктона и первичной продукции в Чёрном море по спутниковым данным // Промысловые биоресурсы Черного и Азовского морей / ред. В. Н. Еремеев, А. В. Гаевская, Г. Е. Шульман, Ю. А. Загородняя. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. 367 с. Гл. 7. С. 221–236.
17. *Финенко З. З., Ковалева И. В., Суслин В. В.* Новый подход к оценке биомассы фитопланктона и ее вариабельности в поверхностном слое Черного моря по спутниковым данным // Успехи современной биологии. 2018. Т. 138. № 3. С. 294–307. DOI: 10.7868/S0042132418030079.
18. *Финенко З. З., Мансурова И. М., Суслин В. В.* Временная динамика биомассы фитопланктона в поверхностном слое Черного моря по данным спутниковых наблюдений // Океанология. 2022. Т. 62. № 3. С. 416–427. DOI: 10.31857/S0030157422030042.
19. *Behrenfeld M. J., Boss E., Siegel D. A., Shea D. M.* Carbon-Based Ocean Productivity and Phytoplankton Physiology from Space // Global Biogeochem. Cycles. 2005. V. 19. Iss. 1. 14 p. <https://doi.org/10.1029/2004GB002299>.
20. *Chen B., Liu H.* Relationships between phytoplankton growth and cell size in surface oceans: Interactive effects of temperature, nutrients and grazing // Limnology and Oceanography. 2010. V. 55. Iss. 3. P. 965–972. <https://doi.org/10.4319/lo.2010.55.3.0965>.
21. *Dorofeyev V. L., Sukhikh L. I.* Study of Long-Term Variability of Black Sea Dynamics on the Basis of Circulation Model Assimilation of Remote Measurements // Izvestiya, Atmospheric and Oceanic Physics. 2017. V. 53. No. 2. P. 224–232. <https://doi.org/10.1134/S0001433817020025>.
22. *Eppley R. W.* Temperature and phytoplankton growth in the sea // Fishery Bull. 1972. V. 70. P. 1063–1085.
23. *Finenko Z. Z., Kovalyova I. V., Suslin V. V.* Use of Satellite Data for the Estimation of the Specific Growth Rate of Phytoplankton in the Surface Layer of the Black Sea // Russian J. Marine Biology. 2019. V. 45, No. 4. P. 313–319. DOI: 10.1134/S1063074019040059.
24. *Geider R. J., MacIntyre L., Kana T. M.* Dynamic model of phytoplankton growth and acclimation responses of the balanced growth rate and the chlorophyll *a*: carbon ratio to light, nutrient-limitation and temperature // Marine Ecology Progress Ser. 1997. V. 148. P. 187–200. DOI: 10.3354/meps148187.
25. *Landry M. R., Hassett R. P.* Estimating the Grazing Impact of Marine Micro-Zooplankton // Marine Biology. 1982. V. 67. P. 283–288. <https://doi.org/10.1007/BF00397668>.
26. *Solovjova N. V.* Ecological risk modelling in developing resources of ecosystems characterized by varying vulnerability levels // Ecological Modelling. 2019. V. 406(C). P. 60–72. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2019.05.015.
27. *Solovjova N. V.* Risk assessment simulation for shelf ecosystems based on the ecoscreening and dynamic methods synthesis // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 2020. V. 243. Article 106881. DOI: 10.1016/j.ecss.2020.106881.
28. *Stelmakh L., Kovrigina N.* Phytoplankton Growth Rate and Microzooplankton Grazing under Conditions of Climatic Changes and Anthropogenic Pollution in the Coastal Waters of the Black Sea (Sevastopol Region) // Water. 2021. V. 13. Iss. 22. Article 3230. DOI: 10.3390/w13223230.
29. *Suslin V. V., Churilova T. Ya.* Regional algorithm for separating light absorption by chlorophyll-*a* and colored detrital matter in the Black Sea, using 480–560 nm bands from ocean color scanners // Intern. J. Remote Sensing. 2016. V. 37. No. 18. P. 4380–4400. DOI: 10.1080/01431161.2016.1211350.
30. *Yuney O. A., Carstensen J., Stelmakh L. V. et al.* Reconsideration of the phytoplankton seasonality in the open Black Sea // Limnology and Oceanography Letters. 2021. V. 6. Iss. 1. P. 51–59. DOI: 10.1002/lo12.10178.

31. Yunev O., Carstensen J., Stelmakh L. et al. Temporal changes of phytoplankton biomass in the western Black Sea shelf waters: Evaluation by satellite data (1998–2018) // *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 2022. V. 271. Article 107865. DOI: 10.1016/j.ecss.2022.107865.

Seasonal variability of biomass and specific growth rate of phytoplankton for 2016–2020 in the deep-water zone of the Black Sea

I. V. Kovalyova¹, V. V. Suslin²

¹ A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas RAS
Sevastopol 299011, Russia
E-mail: ila.82@mail.ru

² Marine Hydrophysical Institute RAS, Sevastopol 299011, Russia
E-mail: slava.suslin@mhi-ras.ru

The seasonal average values of biomass and the specific growth rate of phytoplankton for three vast deep-water areas (from 500 m) of the Black Sea for 2016–2020 are presented for the first time. Estimates of phytoplankton indicators were carried out using model calculations and data from Aqua/Terra MODIS satellite observations. According to the calculation results, for years with cold winters (with a decrease in winter temperatures below 8 °C), a winter and spring or spring increase in phytoplankton indicators was noted. A noticeable autumn increase in the studied characteristics of phytoplankton was noted in the year after a warm winter. The results obtained are consistent with the estimates of earlier studies of the annual succession of microalgae under the influence of water temperature regime. During the five-year period, the maximum values of biomass were usually observed in winter, and the minimum values in summer. The maximum values of the specific growth rate were observed in different seasons in the years considered. The obtained differences in the seasonal and inter-annual variability of biomass and the specific growth rate of phytoplankton may indicate that the annual succession in the deep sea is not the same in different years. In 2016–2020, no statistically significant increasing or decreasing trends in the specific growth rate and biomass of phytoplankton were revealed.

Keywords: Black Sea, phytoplankton biomass, specific growth rate of phytoplankton, satellite observations, model calculations

Accepted: 16.08.2023

DOI: 10.21046/2070-7401-2023-20-4-250-262

References

1. Abakumov A. I., Pak S. Ya., Modeling of Photosynthesis Process and Assessing of Phytoplankton Dynamics Based on Droop Model, *Matematicheskaya Biologiya i Bioinformatika*, 2021, Vol. 16, No. 2, pp. 380–393 (in Russian), DOI: <https://DOI.org/10.17537/2021.16.380>.
2. Dorofeyev V. L., Korotaev G. K., Sukhikh L. I., Analysis-forecast system of the Black Sea ecosystem state, *Problems of Ecological Monitoring and Ecosystem Modelling*, 2017, Vol. 28, No. 2, pp. 71–85 (in Russian), DOI: 10.21513/0207-2564-2017-2-71-85.
3. Kovalyova I. V., Suslin V. V., Seasonal dynamics of phytoplankton biomass in different years in the shelf zone of the northern and northwestern parts of the Black Sea in three regions, *Materialy 20th Mezhdunarodnoi konferentsii "Sovremennye problemy distantsionnogo zondirovaniya Zemli iz kosmosa"* (Proc. 20th Intern. Conf. "Current Problems in Remote Sensing of the Earth from Space"), 2022, p. 176 (in Russian), DOI: 10.21046/20DZZconf-2022a.
4. Krashenninnikova S. B., Minkina N. I., Samyshev E. Z., Shokurova I. G., The influence of the complex of environmental factors on the phytoplankton and zooplankton biomass in the Black Sea in spring, *Ekologiya i stroitelstvo*, 2019, No. 4, pp. 14–21 (in Russian), DOI: 10.35688/2413-8452-2019-04-002.

5. Kubryakov A. A., Belokopytov V. N., Zatsepin A. G. et al., The Black Sea Mixed Layer Depth Variability and Its Relation to the Basin Dynamics and Atmospheric Forcing, *Physical Oceanography*, 2019, Vol. 26, No. 5, pp. 397–413, DOI: 10.22449/1573-160X-2019-5-397-413.
6. Mikaelyan A. S., *Vremennaya dinamika fitoplanktona glubokovodnogo basseina Chornogo morya: Diss. dokt. biol. nauk* (Time dynamics of phytoplankton in the deep-water basin of the Black Sea: Dr. biol. sci. thesis), Moscow, 2018, 266 p. (in Russian).
7. Parkhomenko A. V., Krivenko A. V., Inter-year variability of phytoplankton biomass in the Black Sea for the period 1948–2001, *Naukovi zapiski Ternopil'skogo natsionalnogo pedagogicheskogo universitetu im. Volodimira Gnatuka, Ser.: Biology, Special Issue "Hydroecology"*, 2010, Vol. 44, No. 3, pp. 198–201 (in Russian).
8. Selifonova Zh. P., Yasakova O. N., Phytoplankton of areas of the seaports of the northeastern the Black Sea, *Morskiy Ekologichnyy J.*, 2012, Vol. 11, No. 4, pp. 67–77 (in Russian), <https://www.researchgate.net/publication/320866124>.
9. Solovjova N. V., Method of model assessments of ecological risk for Arctic shelf ecosystems of different productivity, *Oceanology*, 2021, Vol. 61, pp. 193–203, <https://doi.org/10.1134/S0001437021020168>.
10. Stelmakh L. V., *Zakonomernosti rosta fitoplanktona i ego potreblenie mikrozooplanktonom v Chernom more: Diss. doct. biol. nauk* (Patterns of phytoplankton growth and its consumption by microzooplankton in the Black Sea: Dr. biol. sci. thesis) Sevastopol, 2017, 310 p. (in Russian).
11. Stelmakh L. V., Seasonal variability of specific phytoplankton growth rate in coastal surface waters of the Black Sea, *Sistemy kontrolya okruzhayushchei sredy*, 2018, No. 11(31), pp. 101–109 (in Russian), DOI: 10.33075/2220-5861-2018-1-101-109.
12. Stelmakh L. V., Effect of phytoplankton adaptation on the distribution of its biomass and chlorophyll *a* concentration in the surface layer of the Black Sea, *Sistemy kontrolya okruzhayushchei sredy*, 2019, No. 1(35), pp. 106–114 (in Russian), DOI: 10.33075/2220-5861-2019-1-106-114.
13. Stelmakh L. V., Features of the Structural and Functional Characteristics of the Diatom *Pseudosolenia calcar-avis*, *Inland Water Biology*, 2022, Vol. 15, No. 3, pp. 315–323, DOI: 10.1134/S1995082922030154.
14. Stelmakh L. V., Mansurova I. M., Long-term dynamics of phytoplankton and chlorophyll *a* concentration in the surface layer of the coastal waters of the Black Sea (Sevastopol region), *Voprosy sovremennoi algologii*, 2020, No. 1(22), pp. 66–81 (in Russian), DOI: 10.33624/2311-0147-2020-1(22)-66-81.
15. Suslin V. V., Churilova T. Ya., Li M. E. et al., Comparison of the black sea Chlorophyll *a* algorithms for seawifs and MODIS instruments, *Fundamental and Applied Hydrophysics*, 2018, Vol. 11, No. 3, pp. 64–72 (in Russian), DOI: 10.7868/S2073667318030085.
16. Finenko Z. Z., Churilova T. Ya., Suslin V. V., Primary products as the basis of commercial productivity. Assessment of phytoplankton biomass and primary production in the Black Sea using satellite data, In: *Promyslovye resursy Chernogo i Azovskogo morei* (Biological resources of the Black Sea and Sea of Azov), V. N. Eremeev, A. V. Gaevskaya, G. E. Shulman, Yu. A. Zagorodnyaya (eds.), Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 2011, 367 p., Ch. 7, pp. 221–236 (in Russian).
17. Finenko Z. Z., Kovaleva I. V., Suslin V. V., A New Approach to Estimate Phytoplankton Biomass and Its Variability in the Black Sea Surface Water Layer Based on Satellite Data, *Uspekhi sovremennoi biologii*, 2018, Vol. 138, No. 3, pp. 294–307 (in Russian), DOI: 10.7868/S0042132418030079.
18. Finenko Z. Z., Mansurova I. M., Suslin V. V., Temporal Dynamics of Phytoplankton Biomass in the Surface Layer of the Black Sea According to Satellite Observations, *Oceanology*, 2022, Vol. 62, No. 3, pp. 358–368, DOI: 10.1134/S0001437022030043.
19. Behrenfeld M. J., Boss E., Siegel D. A., Shea D. M., Carbon-Based Ocean Productivity and Phytoplankton Physiology from Space, *Global Biogeochem. Cycles*, 2005, Vol. 19, Issue 1, 14 p., <https://doi.org/10.1029/2004GB002299>.
20. Chen B., Liu H., Relationships between phytoplankton growth and cell size in surface oceans: Interactive effects of temperature, nutrients and grazing, *Limnology and Oceanography*, 2010, Vol. 55, Issue 3, pp. 965–972, <https://doi.org/10.4319/lo.2010.55.3.0965>.
21. Dorofeyev V. L., Sukhikh L. I., Study of Long-Term Variability of Black Sea Dynamics on the Basis of Circulation Model Assimilation of Remote Measurements, *Izvestiya, Atmospheric and Oceanic Physics*, 2017, Vol. 53, No. 2, pp. 224–232, DOI: 10.1134/S0001433817020025.
22. Eppley R. W., Temperature and phytoplankton growth in the sea, *Fishery Bull.*, 1972, Vol. 70, pp. 1063–1085.
23. Finenko Z. Z., Kovalyova I. V., Suslin V. V., Use of Satellite Data for the Estimation of the Specific Growth Rate of Phytoplankton in the Surface Layer of the Black Sea, *Russian J. Marine Biology*, 2019, Vol. 45, No. 4, pp. 313–319, DOI: 10.1134/S1063074019040059.
24. Geider R. J., MacIntyre L., Kana T. M., Dynamic model of phytoplankton growth and acclimation responses of the balanced growth rate and the chlorophyll *a*: carbon ratio to light, nutrient-limitation and temperature, *Marine Ecology Progress. Ser.*, 1997, Vol. 148, pp. 187–200, DOI: 10.3354/meps148187.
25. Landry M. R., Hassett R. P., Estimating the Grazing Impact of Marine Micro-Zooplankton, *Marine Biology*, 1982, Vol. 67, pp. 283–288, <https://doi.org/10.1007/BF00397668>.

26. Solovjova N. V., Ecological risk modelling in developing resources of ecosystems characterized by varying vulnerability levels, *Ecological Modelling*, 2019, Vol. 406(C), pp. 60–72, DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2019.05.015.
27. Solovjova N. V., Risk assessment simulation for shelf ecosystems based on the ecoscreening and dynamic methods synthesis, *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2020, Vol. 243, Article 106881, DOI: 10.1016/j.ecss.2020.106881.
28. Stelmakh L., Kovrigina N., Phytoplankton Growth Rate and Microzooplankton Grazing under Conditions of Climatic Changes and Anthropogenic Pollution in the Coastal Waters of the Black Sea (Sevastopol Region), *Water*, 2021, Vol. 13, Issue 22, Article 3230, DOI: 10.3390/w13223230.
29. Suslin V. V., Churilova T. Ya., Regional algorithm for separating light absorption by chlorophyll-a and colored detrital matter in the Black Sea, using 480–560 nm bands from ocean color scanners, *Intern. J. Remote Sensing*, 2016, Vol. 37, No. 18, pp. 4380–4400, DOI: 10.1080/01431161.2016.1211350.
30. Yunev O. A., Carstensen J., Stelmakh L. V. et al., Reconsideration of the phytoplankton seasonality in the open Black Sea, *Limnology and Oceanography Letters*, 2021, Vol. 6, Issue 1, pp. 51–59, DOI: 10.1002/lol2.10178.
31. Yunev O., Carstensen J., Stelmakh L. et al., Temporal changes of phytoplankton biomass in the western Black Sea shelf waters: Evaluation by satellite data (1998–2018), *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2022, Vol. 271, Article 107865, DOI: 10.1016/j.ecss.2022.107865.