

УДК 581.526.325.4;577.355.3

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ СПУТНИКОВЫХ ДАННЫХ ДЛЯ ОЦЕНКИ УДЕЛЬНОЙ СКОРОСТИ РОСТА ФИТОПЛАНКТОНА В ПОВЕРХНОСТНОМ СЛОЕ ЧЕРНОГО МОРЯ

© 2019 г. З. З. Финенко^{1, *}, И. В. Ковалёва¹, В. В. Суслин²

¹Институт морских биологических исследований РАН, Севастополь 299011, Россия

²Морской гидрофизический институт РАН, Севастополь 299011, Россия

*e-mail: zosim_finenko@mail.ru

Поступила в редакцию 19.06.2018 г.

После доработки 18.10.2018 г.

Принята к публикации 18.10.2018 г.

Предложена региональная модель для оценки удельной скорости роста фитопланктона в поверхностном слое моря с использованием спутниковых данных. Модель основана на скорости фотосинтеза и биомассе фитопланктона в единицах органического углерода. Для расчета скорости фотосинтеза фитопланктона использованы эколого-физиологические характеристики, полученные ранее для Черного моря. Входными параметрами модели являются концентрация хлорофилла в поверхностном слое; температура воды; интенсивность фотосинтетически активной радиации, падающей на поверхность моря; глубина перемешанного слоя и коэффициент диффузного ослабления света. Сезонные изменения удельной скорости роста фитопланктона рассчитаны для глубоководной части моря и придунайского района. Максимальные значения получены в прибрежном районе в мае–июне, минимальные – в глубоководной части моря перед весенним максимумом развития фитопланктона. Максимальные и минимальные значения различались в 5 раз. Измеренные и расчетные значения удельной скорости роста, полученные для отдельных станций и обширных акваторий моря, оказались достаточно близкими. Модель можно использовать для оперативной оценки удельной скорости роста фитопланктона в поверхностном слое моря по спутниковым данным.

Ключевые слова: удельная скорость роста, фитопланктон, Черное море, спутниковые данные, биомасса фитопланктона, концентрация хлорофилла *a*

DOI: 10.1134/S0134347519050115

Удельная скорость роста планктонных микроводорослей наряду с первичной продукцией и биомассой фитопланктона относится к важнейшим показателям, отражающим состояние экосистемы. Знания об изменчивости этих параметров необходимы при изучении многих вопросов, связанных с влиянием климата на продуктивность экосистем, с формированием гидрохимического режима вод, биогеохимическими циклами углерода, азота, фосфора, кремния и других элементов минерального питания фитопланктона. Изменение условий среды приводит к изменению функциональных характеристик как отдельных видов водорослей, так и всего фитопланктонного сообщества.

В зависимости от выбранной единицы времени удельная скорость роста может быть часовой, суточной, месячной и годовой. В настоящее время чаще используются суточные значения, которые дают более точную информацию о динамике процессов роста численности и биомассы организмов в

лабораторных и естественных условиях. Зная удельную скорость роста фитопланктонного сообщества, легко рассчитать его продукцию, которая будет равна произведению биомассы на удельную скорость роста. В зависимости от того, в каких единицах выражена биомасса фитопланктона (органический углерод, азот), продукция будет принимать ту же размерность, что расширяет возможности для анализа циклов биогенных элементов. Сравнивая величины удельной скорости роста фитопланктона в отдельных районах, можно судить об условиях среды, в которых развиваются водоросли.

В настоящее время в лабораторных условиях получены количественные зависимости, характеризующие действие света, основных биогенных веществ и температуры на скорость роста некоторых видов водорослей (Finenko et al., 2003; Chen, Liu, 2010; Мансурова, 2013). Установлено, что скорость роста водорослей зависит не только от внешних факторов среды, но и от размера клеток

и их таксономического положения (Marañón, 2015; Стельмах, Мансурова, 2017). Так, у диатомовых и зеленых водорослей она выше, чем у водорослей других систематических групп. В целом результаты исследований, полученные для некоторых видов водорослей, трудно использовать для оценки скорости роста всего фитопланктонного сообщества по нескольким причинам. В природе скорость роста фитопланктона зависит, во-первых, от совместного действия отдельных факторов среды, во-вторых, от таксономического и размерного состава фитопланктонного сообщества, варьирующего во времени и пространстве. Данных по скорости роста фитопланктона в естественных условиях недостаточно, поэтому моделирование этого показателя с использованием параметров, которые могут быть измерены по спутниковым наблюдениям на больших акваториях и с высокой частотой, крайне важно для понимания процессов, определяющих биосинтез органического вещества автотрофными организмами в море.

Цель настоящего исследования состояла в оценке межгодовой и сезонной динамики биомассы и скорости роста фитопланктона в поверхностном слое глубоководных центральных районов и мелководной северо-западной части Черного моря. В связи с этим решали следующие задачи: 1) разработка модели для оценки первичной продукции в поверхностном слое по спутниковым данным и фотосинтетическим параметрам фитопланктона, измеренным в Черном море; 2) создание алгоритма для оценки удельной скорости роста фитопланктона в поверхностном слое моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Ключевыми параметрами в моделировании удельной скорости роста являются концентрация хлорофилла a , интенсивность солнечной радиации, достигающей поверхности моря, и количество фотосинтетически активной радиации, поглощенной фитопланктоном. Для определения концентрации хлорофилла в поверхностном слое использовали спутниковые наблюдения, полученные с аппаратов SeaWiFS, MODIS-Aqua и MODIS-Terra (http://doi.org/10.5067/ORBVIEWS-2/SEAWIFS_OC.2014.0..10.5067/AQUA/MODIS_OC.2014.0..10.5067/TERRA/MODIS_OC.2014.0; <https://oceancolor.gsfc.nasa.gov/atbd/irs/>; https://oceancolor.gsfc.nasa.gov/atbd/chlor_a/). Измерения спутниковым сканером SeaWiFS, которые проводились с 1998 по 2008 г. и с 2002 по 2015 г., были дополнены данными, полученными с помощью приборов MODIS-Aqua и MODIS-Terra. Расчет хлорофилла базировался на двух индексах: $I_{510} = nLw(555)/nLw(510)$ и $I_{490} = nLw(510)/nLw(490)$, которые усреднялись на пространственной сетке 0.025 градуса по широте и 0.035 градуса по долготе. Алгоритм расчета кон-

центрации хлорофилла и критерии отбора нормализованной спектральной яркости водной поверхности (nLw) на длинах волн 490, 510 и 555 нм подробно описаны в работе Суслина и Чуриловой (Suslin, Churilova, 2016). Индексы I_{510} и I_{490} учитывают изменение поглощения окрашенного растворенного вещества, слабо чувствительны к ошибкам атмосферной коррекции и обратному рассеянию света взвесью, а также более точно восстанавливают концентрацию хлорофилла по спутниковым данным по сравнению с алгоритмами, которые использовались ранее. Сравнение результатов, полученных с помощью трех спутниковых сканеров SeaWiFS, MODIS-Aqua и MODIS-Terra, показало, что алгоритм Морского гидрофизического института РАН дает наименьшую относительную ошибку (~30%) (Суслин и др., 2008), поэтому он был применен нами для восстановления концентрации хлорофилла a по спутниковым данным. Для расчета удельной скорости роста использовали входные параметры спутниковых наблюдений: X_{l_0} — концентрация хлорофилла в поверхностном слое, мг/м³; T — температура воды, °C; E_0 — интенсивность фотосинтетически активной радиации, падающей на поверхность моря, моль квантов/(м² сут); z_p — глубина перемешанного слоя, м; k_d — коэффициент диффузного ослабления света водой, м⁻¹. В нашем случае это ежедневные с 4-километровым пространственным разрешением данные, усредненные за двухнедельный период.

Удельная скорость роста фитопланктона рассчитана для трех районов моря; два из них находились в глубоководной части, а один район располагался в прибрежной области северо-западной части Черного моря (рис. 1).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Модель для оценки удельной скорости роста сообщества фитопланктона

Значения удельной скорости роста (μ) рассчитывали как:

$$\mu = \log_a(B_T/B_0),$$

где μ — удельная скорость роста, делений/сут; B_0 — начальная биомасса фитопланктона, мгС/м³; B_T — биомасса через сутки, мгС/м³; a — основание логарифма, которое может принимать следующие значения: 2, 2.71, 10.

Если весь органический углерод, образованный в процессе фотосинтеза, используется на рост водорослей, то B_T можно определить как: $B_T = B_0 + \Delta P$, где ΔP — чистая продукция фито-

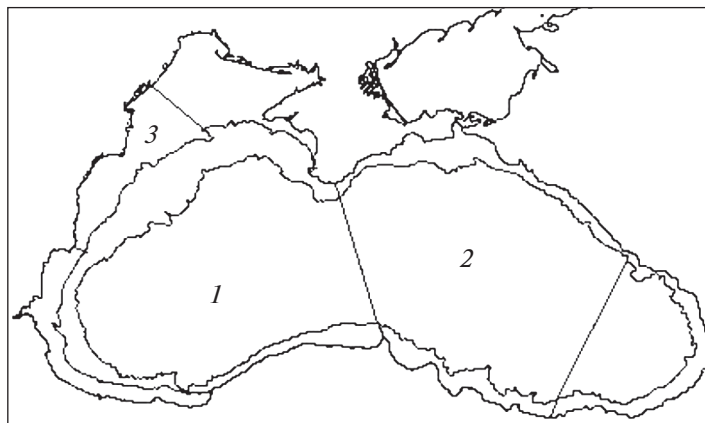


Рис. 1. Схема расположения 1, 2 и 3-го районов исследования.

планктона за сутки, $\text{мгС}/\text{м}^3$. Для фитопланктона поверхностного слоя моря ΔP равно:

$$\Delta P = X_{L_0} P_m [\text{th}(\alpha^B E_0 / P_m)],$$

где P_m — максимальная скорость фотосинтеза, нормированная на единицу хлорофилла, $\text{мгС}/(\text{мгХл сут})$; α^B — тангенс угла наклона кривой фотосинтез — свет, нормированный на концентрацию хлорофилла и интенсивность света, $\text{мгС}/(\text{мгХл моль квантов м}^2)$; E_0 — фотосинтетически активная радиация (ФАР), моль квантов/(м сут). Исходя из равенства $E_k = P_m / \alpha^B$, можно записать: $P_m = \alpha^B E_k$, где E_k — начало светового насыщения фотосинтеза, моль квантов/(м^2 сут). По экспериментальным данным, полученным для поверхностного слоя Черного моря для температуры 7–26°C (Finenko et al., 2002; Финенко и др., 2009), $E_k = s \exp(bT) sDL$, где T — температура, °C; DL — продолжительность дня, ч; s и b — коэффициенты, полученные экспериментально: $s = 17.4$, $b = 0.066$. Коэффициент перехода от единиц измерения в ваттах к единицам измерения в молях квантов s равен 0.018. Тангенс угла наклона кривой фотосинтез — свет $\alpha^B = w(X_{L_0}^v) / s$, где коэффициенты w и v получены экспериментально: $w = 0.11$, $v = 0.29$.

Начальная биомасса фитопланктона (B_0) рассчитана как: $B_0 = X_{L_0} / (X_{L_0} : C)$, где $X_{L_0} : C$ — удельное содержание хлорофилла a в органическом углероде фитопланктона: $X_{L_0} : C = r(E_{cp} a_{ph})^{-g}$, где $X_{L_0} : C$ — безразмерная величина; r и g — коэффициенты, полученные в экспериментах с фитопланктоном, обитающим в поверхностном слое ($r = 0.0072$, $g = 0.395$); a_{ph} — удельное поглощение света фитопланктоном, нормированное на хлорофилл a ($\text{м}^2/\text{мгХл}_0$), рассчитанное как: $a_{ph} = dX_{L_0}^{-f}$, где коэффициент $d = 0.015$, коэффициент $f = 0.29$

(Churilova et al., 2004). Среднесуточная облученность в верхнем перемешиваемом слое рассчитана как: $E_{cp} = (0.95E_0/k_d)(\exp(-k_d z_p)) / z_p$, где E_{cp} — средняя облученность в квазиоднородном слое, моль квантов/(м^2 сут); z_p — глубина перемешанного слоя, м; k_d — коэффициент диффузного ослабления света водой, м^{-1} .

Таким образом, используя полученные уравнения и спутниковые данные по концентрации хлорофилла, температуре воды, интенсивности солнечной радиации и коэффициенту диффузного ослабления света водой, были рассчитаны максимальные удельные скорости роста фитопланктона в поверхностном слое моря.

Сезонная динамика удельной скорости роста фитопланктонного сообщества в контрастных районах моря, рассчитанная по модели

В западном циклональном круговороте глубоководной части Черного моря удельная скорость роста фитопланктона в поверхностном слое (0–1 м) в течение года варьировала в пределах трех раз (рис. 2). В этом районе межгодовая динамика сезонных изменений (1998–2015 гг.) практически не различалась. В течение года наблюдали три максимума удельной скорости роста: первый — в начале зимнего периода (декабрь), второй — весной в период весеннего развития (вторая половина марта, апрель), третий — в конце лета (август). Минимальные значения μ зарегистрированы перед началом весеннего цветения фитопланктона.

В восточном циклональном круговороте скорость роста и ее сезонная динамика имели тот же характер (рис. 2). В то же время круговороты различались по температурному режиму. В западном циклональном круговороте зарегистрировано восемь холодных зим (температура воды в поверхностном слое ниже 7°C), тогда как в восточном циклональном круговороте — только три. Однако

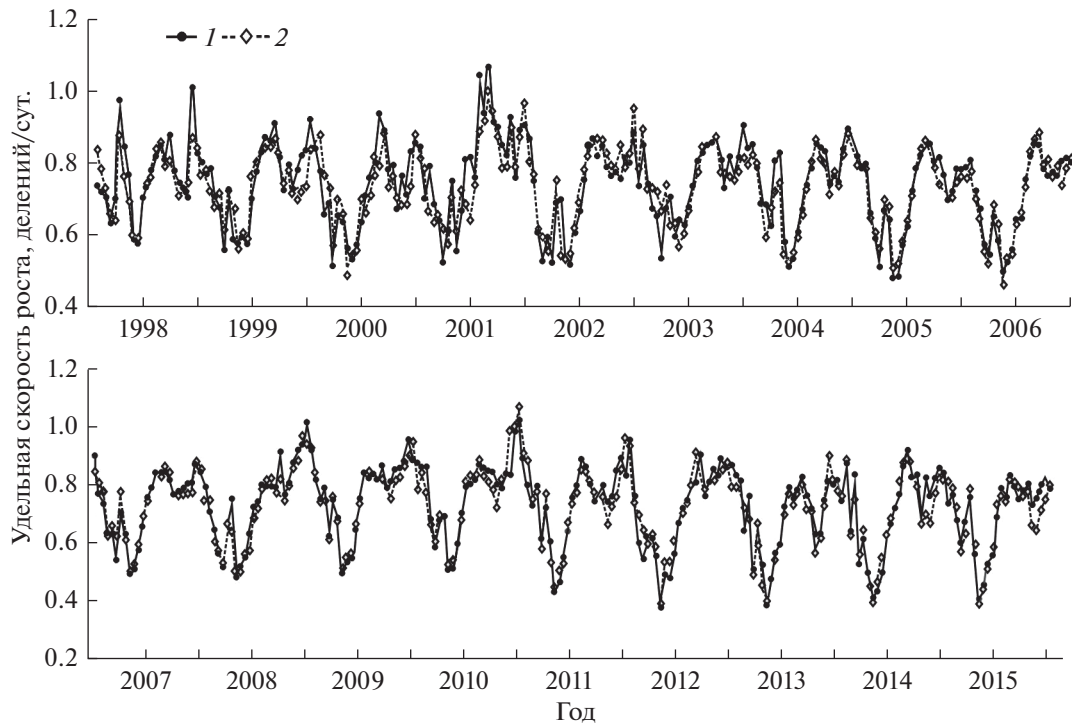


Рис. 2. Сезонная и многолетняя динамика удельной скорости роста фитопланктона в западном (1) и восточном (2) круговоротах Черного моря.

эти различия не отразились на годовой динамике скорости роста. В двух рассматриваемых глубоководных районах весной отмечены минимальные значения μ (в среднем за сезон 0.58/сут). Остальную часть года среднесезонные величины удельной скорости роста находились приблизительно на одном уровне, наибольших значений они достигали осенью в западном циклональном круговороте (0.78/сут) и летом – в восточном (0.77/сут).

В прибрежном районе, находящемся под действием стока р. Дунай, значения удельной скорости роста фитопланктона были заметно выше, чем в глубоководной части моря (рис. 3). В зимний период при колебании температуры от 3.5 до 12°C значения μ варьировали от 0.44 до 1.18/сут. После весеннего паводка скорость роста фитопланктона увеличивалась в несколько раз. Максимум зарегистрирован в июне, когда скорость роста в среднем за 18 лет составила 1.61 ± 0.26 /сут, изменяясь от 1.07 до 1.98/сут. Летом она оставалась довольно высокой, в среднем 1.12/сут. Второй максимум скорости роста отмечен осенью. Как правило, он был ниже первого и наблюдался 13 раз за 18 лет. Зимний максимум удельной скорости роста зарегистрирован всего 4 раза за весь исследованный период, в среднем он составил 1.07 ± 0.09 /сут. В целом в зимний период в прибрежном районе отмечены наиболее низкие значения μ по сравнению с таковыми в другие сезоны 1998–2015 гг. Среднемноголетние значения интенсивности

солнечной радиации и температуры в глубоководной и прибрежной зонах моря были приблизительно одинаковы, тогда как концентрация биогенных веществ различалась на порядок (Гаркавая, Богатова, 2006). Среднегодовые значения скорости роста фитопланктона в течение исследованного периода в прибрежном районе были на 20–25% выше, чем в глубоководной части моря.

ОБСУЖДЕНИЕ

Особенности внутригодовой изменчивости скорости роста фитопланктона обусловлены сменой лимитирующих факторов и таксономического состава фитопланктона. В конце лета максимальные значения μ определяются высокой температурой, при которой повышается удельная скорость фотосинтеза при оптимальной облученности, и относительно высокими концентрациями неорганического азота (Pakhomova et al., 2014). С октября по декабрь температура снижается и ослабевает температурный градиент в столбе воды, а скорость поступления биогенных веществ из более глубоких слоев к поверхности увеличивается. В этот период наблюдаются высокие концентрации неорганического азота (Pakhomova et al., 2014) и развиваются диатомовые водоросли, характеризующиеся малым размером клеток и высокой скоростью роста. В результате биомасса фитопланктона и значения μ повышаются.

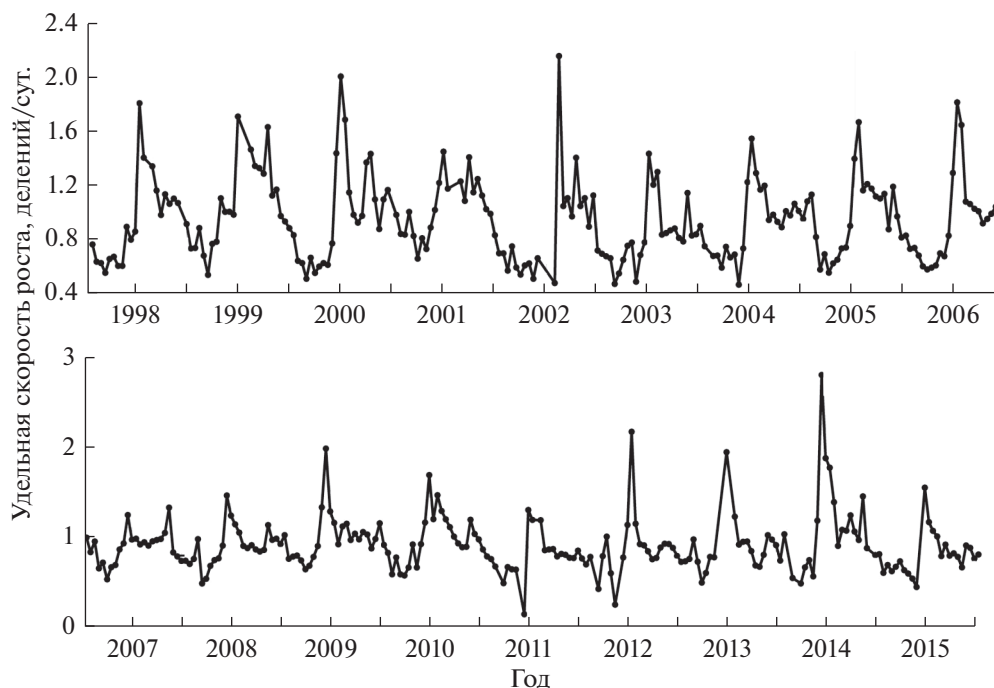


Рис. 3. Сезонная и многолетняя динамика удельной скорости роста фитопланктона в прибрежном районе северо-западной части Черного моря (район 3).

В феврале–марте при высоком конвективном перемешивании и минимальной температуре воды в поверхностном слое содержание хлорофилла, биомасса фитопланктона и удельная скорость роста снижаются. В это время рост лимитируется низкой температурой, а уменьшение биомассы связано с переносом водорослей в более глубокие слои. В начале весны интенсивность конвективного перемешивания воды ослабевает, что позволяет фитопланктону находиться в поверхностном слое. Это приводит к кратковременному повышению концентрации хлорофилла и удельной скорости роста, которые снижаются в апреле. В мае при повышении температуры и формировании сезонного пикноклина значения μ вновь увеличиваются.

В настоящее время используется два подхода для определения удельной скорости роста фитопланктонного сообщества. Первый подход основан на определении скорости фотосинтеза, измеряемой методом C^{14} , и биомассы фитопланктона в единицах органического углерода (Behrenfeld et al., 2005; Marañón, 2008), второй – на методе разведения (Landry, 1993). Оба подхода имеют свои допущения. При определении скорости фотосинтеза фитопланктона радиоуглеродным методом не учитываются потери углерода в процессе дыхания и экскреции органического вещества водорослями. Предполагается, что радиоуглеродным методом определяется чистая первичная продукция, однако ее значения находятся в пределах между

валовой и чистой продукцией. При втором подходе не учитывается фотоакклимация водорослей. Предполагается, что скорость выедания водорослей прямо пропорциональна разведению пробы чистой морской водой. В целом значения удельной скорости роста фитопланктона при использовании обоих подходов довольно близки (Calbet, 2001; Calbet, Landry, 2004; Landry, Calbet, 2005).

Сравнение значений удельной скорости роста фитопланктона, рассчитанных по разработанной нами модели и полученных методом разведения (Стельмах и др., 2004; Стельмах, 2010), показало идентичный характер динамики в течение года, а также достаточно близкие значения в северо-западной части моря и в прибрежных районах вблизи Севастополя. Среднегодовое значение скорости роста фитопланктона в придунайском районе по модельным расчетам составило 0.93 деления/сут, а в прибрежных водах Крыма, включая бухты, – 0.91 деления/сут. В глубоководных районах показатели несколько различались. Так, среднее значение μ в мае и августе в западной глубоководной части Черного моря, полученное методом разведения на небольшом материале, составило 1.5 деления/сут. По нашим модельным расчетам, основанным на огромном фактическом материале, скорость роста составила 0.7 деления/сут. Эти различия, вероятно, связаны с разным объемом выборки. Таким образом, модельные расчеты, основанные на скорости фотосинтеза и биомассе фитопланктона, дают верные представления об

удельной скорости роста и ее пространственно-временной изменчивости.

Бехренфилд с соавторами (Behrenfeld et al., 2005) разработали модель расчета удельной скорости роста фитопланктона в Мировом океане, основанную на спутниковых данных по концентрации хлорофилла, а также на расчетах взвешенного органического углерода и скорости фотосинтеза. В умеренных широтах Атлантического океана максимальная удельная скорость роста фитопланктона достигала около 1 деления/сут и наблюдалась в летний период, зимой она составляла около 0.2 деления/сут. В тропических и субтропических районах удельная скорость роста фитопланктона в течение года изменялась от 0.2 до 0.5 деления/сут, в экваториальных районах — от 1 до 2 делений/сут. Следовательно, в Черном море удельная скорость роста фитопланктона в зимний период значительно выше, чем в океанических водах. Эти различия связаны с особенностями плотностной и гидрохимической структуры вод и определяются глубиной залегания основного пикноклина. Он является нижней границей обитания фитопланктона, от которой зависит увеличение вертикального потока биогенных веществ в зону фотосинтеза в зимний период (Виноградов и др., 1992; Финенко, Крупаткина, 1992; Ведерников, Демидов, 2002). Высокое положение основного пикноклина в Черном море, верхняя граница которого располагается вблизи зоны фотосинтеза, позволяет фитопланктону находиться внутри эвфотического слоя, а поток питательных веществ из более глубоких слоев приводит к быстрому размножению водорослей. В океанических водах умеренных широт основной пикноклин залегает на значительно больших глубинах. В результате часть фитопланктона постоянно увлекается турбулентной диффузией ниже зоны фотосинтеза, и роста биомассы зимой в поверхностном слое не наблюдается.

Бликие результаты получены при использовании модели, основанной на скорости фотосинтеза, измеренной по S^{14} , на концентрации хлорофилла по спутниковым данным и на концентрации взвешенного органического углерода, измеренного *in situ* (Sathyendranath et al., 2009). Биомасса фитопланктона рассчитана по концентрации хлорофилла и отношению C : Хл. Для определения отношения C : Хл использован метод квантильной линейной регрессии между взвешенным органическим углеродом и хлорофиллом. Максимальные значения удельной скорости роста (0.07–0.1/ч) получены в мае у берегов Гренландии и Канады, в открытых районах океана значения были примерно в 2 раза ниже. Минимальные сходные значения в мае получены нами для прибрежных и глубоководных районов Черного моря.

Удельная скорость роста фитопланктона зависит как от абиотических факторов, так и от среднего размера клеток в фитопланктоне (Chen, Liu, 2010; Marañón, 2015). В океанических водах умеренных широт максимальная скорость роста характерна для нанофитопланктона (Chen, Liu, 2010). В океане и Черном море удельная скорость роста фитопланктона уменьшается от прибрежных районов к открытой части. Различия между прибрежными и глубоководными районами зависят от сезона и района исследований. Можно полагать, что они обусловлены разными процессами, определяющими скорость поступления биогенных веществ в зону фотосинтеза, а также особенностями видового и размерного состава фитопланктона.

Таким образом, предложена региональная модель для оценки удельной скорости роста фитопланктона в поверхностном слое Черного моря с использованием спутниковых данных. Модель включает оценку скорости фотосинтеза и биомассы фитопланктона в единицах органического углерода. Входными параметрами модели являются концентрация хлорофилла в поверхностном слое; температура воды; интенсивность фотосинтетически активной радиации, падающей на поверхность моря, и коэффициент диффузного ослабления света, которые определены по спутниковым данным.

Модельные расчеты удельной скорости роста фитопланктона показали, что в глубоководных районах Черного моря величины варьировали от 0.37 до 1.07 деления/сут в течение 18-летнего периода. Максимальные значения, как правило, наблюдались в августе–сентябре и в декабре, минимальные — перед весенним максимумом развития фитопланктона. В придунайском районе удельная скорость роста изменялась от 0.44 до 1.98 деления/сут, максимальные значения отмечены в мае–июне. Измеренные и расчетные значения удельной скорости роста, полученные для отдельных станций и обширных акваторий моря, были достаточно близкими.

Модель можно использовать для оперативной оценки удельной скорости роста фитопланктона в поверхностном слое моря по спутниковым данным.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Настоящая статья не содержит описания каких-либо исследований с использованием людей и животных в качестве объектов.

ФИНАНСОВАЯ ПОДДЕРЖКА

Работа подготовлена при поддержке программы Президиума РАН № 49 “Взаимодействие физических, химических и биологических процессов в Мировом океане”; частично при поддержке проекта РФФИ “Альтернативный подход к оценке биомассы и скорости роста фитопланктона в Черном море с использованием спутниковых данных” (номер гос. регистрации 16-05-00076), по теме государственного задания ФГБУН ИМБИ РАН “Функциональные, метаболические и токсикологические аспекты существования гидробионтов и их популяций в биотопах с различным физико-химическим режимом” (Регистрационный номер НИОКТР АААА-А18-118021490093-4), а также по теме государственного задания ФГБУН МГИ “Развитие методов оперативной океанологии на основе междисциплинарных исследований процессов формирования и эволюции морской среды и математического моделирования с привлечением данных дистанционных и контактных измерений” (номер гос. регистрации 0827-2018-0002).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ведерников В.И., Демидов А.Б.* Долговременная и сезонная изменчивость хлорофилла и первичной продукции в восточных районах Черного моря // Комплексные исследования северо-восточной части Черного моря. М.: Наука. 2002. С. 212–234.
- Виноградов В.И., Сапожников В.В., Шушкина Э.А.* Экосистема Черного моря. М.: Наука. 1992. 112 с.
- Гаркавая Г.П., Богатова Ю.И.* Гидрохимические исследования // Северо-западная часть моря; биология и экология. Киев: Наукова думка. 2006. С. 60–83.
- Мансурова И.М.* Влияние света на удельную скорость роста динофитовых водорослей Чёрного моря // Мор. экол. журн. 2013. Т. 12. С. 73–78.
- Стельмах Л.В.* Удельная скорость роста фитопланктона в глубоководной части Черного моря в различные сезоны года // Мор. экол. журн. 2010. Т. 9. № 3. С. 83–87.
- Стельмах Л.В., Губанов В.И., Бабич И.И.* Сезонные изменения скорости роста и лимитирование фитопланктона питательными веществами в прибрежных водах Черного моря в районе Севастополя // Мор. экол. журн. 2004. Т. 3. № 4. С. 55–73.
- Стельмах Л.В., Мансурова И.М.* Унимодальная зависимость скорости роста от объема клеток в культурах черноморских видов микроводорослей // Вопр. современной альгологии. 2017. № 1 (13). URL: <http://algology.ru/1101>.
- Суслин В.В., Чурилова Т.Я., Сосик Х.М.* Региональный алгоритм расчета концентрации хлорофилла *a* в Черном море по спутниковым данным SeaWiFS // Мор. экол. журн. 2008. Т. 7. № 2. С. 24–42.
- Финенко З.З., Крупаткина Д.К.* Первичная продукция в Черном море в зимне-весенний период // Океанология. 1992. Т. 32. № 1. С. 97–104.
- Финенко З.З., Суслин В.В., Чурилова Т.Я.* Региональная модель для расчета первичной продукции Черного моря с использованием данных спутникового сканера цвета Sea WiFS // Мор. экол. журн. 2009. Т. 8. № 1. С. 81–106.
- 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. P. 1–14.
- Calbet A.* Mesozooplankton grazing effect on primary production: a global comparative analysis in marine ecosystems // Limnol. Oceanogr. 2001. V. 46. P. 1824–1830.
- Calbet A., Landry M.R.* Phytoplankton growth, microzooplankton grazing, and carbon cycling in marine systems // Limnol. Oceanogr. 2004. V. 49. P. 51–57.
- Chen B., Liu H.* Relationships between phytoplankton growth and cell size in surface oceans: interactive effects of temperature, nutrients and grazing // Limnol. Oceanogr. 2010. V. 55. P. 965–972.
- Churilova T., Berseneva G., Georgieva L.* Variability in the biooptical characteristics of phytoplankton in the Black Sea // Oceanology. 2004. V. 44. № 2. P. 192–204.
- Finenko Z.Z., Churilova T.Ya., Sosik H.M., Basturk O.* Variability of photosynthetic parameters of the surface phytoplankton in the Black Sea // Oceanology. 2002. V. 42. № 1. P. 53–67.
- Finenko Z.Z., Hoepffner N., Williams R., Piontkovski S.A.* Phytoplankton carbon to chlorophyll *a* ratio: response to light, temperature and nutrient limitation // Мор. экол. журн. 2003. V. 2. № 2. С. 40–64.
- Landry M.R.* Estimating rates of growth and grazing mortality of phytoplankton by the dilution method / Handbook of methods in aquatic microbial ecology. Eds. Kemp P.F., Sherr B.F., Sherr E.B., Cole J.J. Ann Arbor: Lewis Publishers. 1993. P. 715–722.
- Landry M.R., Calbet A.* Reality checks on microbial food web interactions in dilution experiments: responses to the comments of Dolan and McKeon // Ocean Sci. 2005. V. 1. P. 39–44.
- Marañón E.* Inter-specific scaling of phytoplankton production and cell size in the field // J. Plankton Res. 2008. V. 30. № 2. P. 157–163.
- Marañón E.* Cell size as a key determinant of phytoplankton metabolism and community structure // Annu. Rev. Mar. Sci. 2015. V. 7. P. 241–264.
- NASA Goddard Space Flight Center, Ocean Ecology Laboratory, Ocean Biology Processing Group. Sea-viewing Wide Field-of-view Sensor (SeaWiFS) Ocean Color Data; 2014 Reprocessing. https://doi.org/10.5067/ORBVIEW-2/SEAWIFS_OC.2014.0
- NASA Goddard Space Flight Center, Ocean Ecology Laboratory, Ocean Biology Processing Group. Moderate-resolution Imaging Spectroradiometer (MODIS) Aqua Ocean Color Data; 2014 Reprocessing. NASA OB.DAAC, Greenbelt, MD, USA. https://doi.org/10.5067/AQUA/MODIS_OC.2014.0
- NASA Goddard Space Flight Center, Ocean Ecology Laboratory, Ocean Biology Processing Group. Moderate-resolution Imaging Spectroradiometer (MODIS) Terra Ocean Color Data; 2014 Reprocessing. NASA OB.DAAC, Greenbelt, MD, USA. https://doi.org/10.5067/TERRA/MODIS_OC.2014.0

- NASA Goddard Space Flight Center, Ocean Ecology Laboratory, Ocean Biology Processing Group. Remote Sensing Reflectance (Rrs). <https://oceancolor.gsfc.nasa.gov/atbd/rrs/>
- NASA Goddard Space Flight Center, Ocean Ecology Laboratory, Ocean Biology Processing Group. Chlorophyll a (chlor_a) / Algorithm Description. https://oceancolor.gsfc.nasa.gov/atbd/chlor_a/
- Pakhomova S., Vinogradova E., Yakushev E. et al.* Interannual variability of the Black Sea Proper oxygen and nutrients regime: the role of climatic and anthropogenic forcing // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2014. V. 140. P. 134–145.
- Sathyendranath S., Stuart V., Nair A. et al.* Carbon-to-chlorophyll ratio and growth rate of phytoplankton in the sea // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2009. V. 383. P. 73–84.
- Suslin V., Churilova T.Ya.* A regional algorithm for separating light absorption by chlorophyll-a and coloured detrital matter in the Black Sea, using 480–560 nm bands from ocean colour scanners // *Int. J. Remote Sens.* 2016. V. 37. № 18. P. 4380–4400.

Use of Satellite Data for the Estimation of the Specific Growth Rate of Phytoplankton in the Surface Layer of the Black Sea

Z. Z. Finenko^a, I. V. Kovalyova^a, and V. V. Suslin^b

^a*Institute of Marine Biological Research, Russian Academy of Sciences, Sevastopol, 299011, Russia*

^b*Marine Hydrophysical Institute, Russian Academy of Sciences, Sevastopol, 299011, Russia*

A regional model is proposed for the estimation of the specific growth rate of phytoplankton in the sea surface layer using satellite data. The model is based on phytoplankton photosynthesis rate and biomass in organic carbon units. The phytoplankton photosynthesis rate was calculated based on ecological and physiological characteristics that were previously obtained for the Black Sea. The input parameters of the model are the chlorophyll concentration in the surface layer, water temperature, the intensity of the photosynthetic active radiation falling on the sea surface, the depth of the mixed layer, and the diffuse light attenuation coefficient. Seasonal variations in specific growth rate of phytoplankton were estimated for deep-water and near-Danube areas. The maximum values were found in the coastal area in May–June, the minimum values were observed in deep waters before the spring maximum of phytoplankton. The maximum and minimum values differed by a factor 5. The measured and calculated values of phytoplankton specific growth rate at individual stations and in selected extensive areas of the sea were fairly close. The model can be used for rapid estimation of the specific growth rate of phytoplankton in the sea surface layer using satellite data.

Keywords: specific growth rate, phytoplankton, Black sea, satellite data, phytoplankton biomass, chlorophyll a concentration