

УДК 59.009: 599.53+599.745

ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ ЧЁРНОГО МОРЯ: СПЕКТРАЛЬНЫЙ ПОДХОД

© 2016 г. **Т. Я. Чурилова**, канд. биол. наук, в. н. с.¹, **О. В. Кривенко**, канд. биол. наук, уч. секр.¹, **В. В. Суслин**, канд. физ.-мат. наук, с. н. с.², **Т. В. Ефимова**, м. н. с.¹, **Н. А. Моисеева**, вед. инж.¹

¹Институт морских биологических исследований им. А. О. Ковалевского РАН, Севастополь, Россия

²Морской гидрофизический институт РАН, Севастополь, Россия

E-mail: tanya.churilova@gmail.com

Поступила в редакцию 23.09.2016 г. Принята к публикации 27.09.2016 г.

Вопросы точной оценки величин первичной продукции (ПП) в море, а также исследования закономерностей её формирования в различных районах Мирового океана до настоящего времени остаются наиболее актуальными проблемами океанографии. На основе массива новых биооптических данных впервые для Чёрного моря создан спектральный алгоритм оценки ПП, который позволяет корректно оценивать количество квантов света, поглощённых фитопланктоном и учитывать эффективность использования поглощённых квантов в процессе фотосинтеза, что определяет точность расчёта ПП при таком подходе. В перспективе моделирование ПП на основе данных дистанционного зондирования открывает возможности создания системы оперативного контроля и прогнозирования состояния первично-продукционного звена пищевой цепи Чёрного моря.

Ключевые слова: биооптические показатели, квантовый выход, первичная продукция, спектральная модель, Чёрное море

Процессы новообразования органического вещества фитопланктоном лежат в основе формирования продуктивности морских экосистем. Проблема оценки первичной продукции (ПП) и исследования закономерностей её формирования в различных районах Мирового океана до настоящего времени остаются очень актуальными. Развитие подходов к моделированию ПП фитопланктона в значительной степени было связано с необходимостью создания алгоритмов оценки скорости фотосинтеза, используя ограниченный набор исходных параметров. Моделирование ПП на основе спутниковой информации, которое активно развивается в последнее время, открывает новые возможности для создания системы оперативного контроля и прогнозирования состояния первично-продукционного звена водной экосистемы.

При всем многообразии моделей ПП [18] можно выделить два принципиально отличающихся подхода: первый — основанный на зависимости скорости фотосинтеза от фотосинтетически активной радиации (ФАР) в целом для видимого диапазона излучения [17], [2]; второй — спектральный, где ПП оценивается на основе характеристик поглощения света пигментами фитопланктона ($\alpha_{ph}(\lambda)$) и квантового выхода фотосинтеза/роста (ϕ) [16], [11]. Принципиальной особенностью спектральной модели ПП является то, что она учитывает: (а) изменение по глубине спектрального состава света; (б) зависимость

поглощения света пигментами фитопланктона ($\alpha_{ph}(\lambda)$) от условий в среде; (в) вариабельность квантового выхода фотосинтеза (ϕ) в зависимости от условий существования фитопланктона. Спектральный подход позволяет корректно оценивать количество квантов света, поглощённых фитопланктоном, а также учитывать эффективность использования поглощённых квантов в процессе синтеза органического вещества, что определяет точность расчёта ПП при таком подходе.

В большинстве моделей скорость фотосинтеза оценивается по содержанию основного фотосинтетически активного пигмента — хлорофилла *a* (C_a) — и по удельным (нормированным на C_a) фотосинтетическим характеристикам фитопланктона. Последние в спектральной модели ПП характеризуются удельными коэффициентами поглощения света ($\alpha_{ph}^*(\lambda)$). Для $\alpha_{ph}^*(\lambda)$ отмечена высокая вариабельность величин в зависимости от состава и концентрации пигментов в клетках, а также от размерной структуры сообщества [9]. Для Чёрного моря нами были получены уравнения, описывающие связь $\alpha_{ph}(\lambda)$ с C_a [6]. Исследования, проведённые в разное время года в глубоководных и прибрежных районах Чёрного моря, позволили выявить сезонные различия параметров зависимости $\alpha_{ph}(\lambda)$ от C_a для верхнего квазиоднородного слоя вод (ВКС). Показано, что они обусловлены адаптивными изменениями в составе пигментов фитопланктона и их внутриклеточной

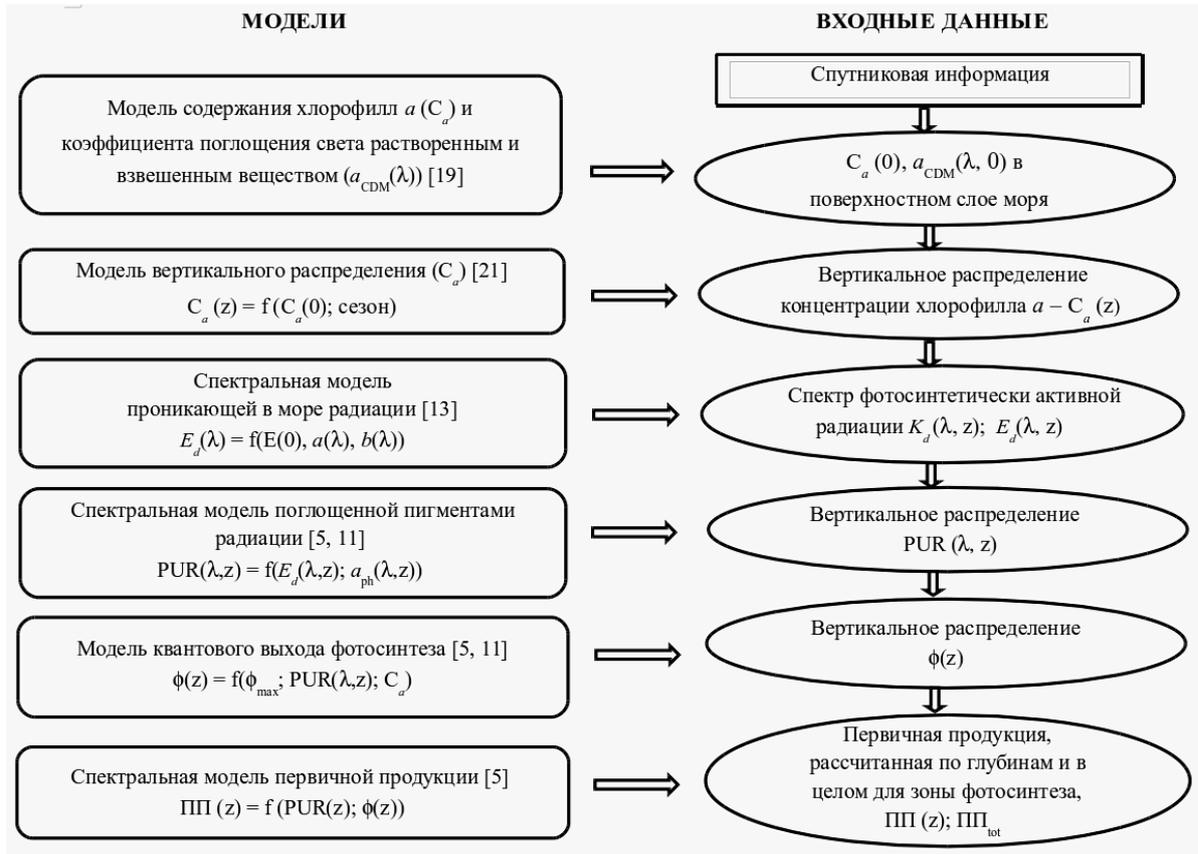


Рис. 1. Блок-схема оценки первичной продукции Чёрного моря по спутниковым данным на основе спектрального подхода, где z — глубина; $\alpha(\lambda)$ и $\beta(\lambda)$ — коэффициенты поглощения и рассеяния света на длине волны — λ ; $K_d(\lambda, z)$ — показатель диффузного ослабления света

Fig. 1. Block-scheme of the Black Sea primary production assessment using spectral approach based on satellite data (z — depth; $\alpha(\lambda)$ and $\beta(\lambda)$ — light absorption and scattering coefficients at wavelength — λ ; $K_d(\lambda, z)$ — light attenuation coefficient)

концентрации в ответ на изменение условий существования водорослей в ВКС [3], [4]. Также установлено изменение параметров зависимости $\alpha_{ph}(\lambda)$ от C_a по вертикали в пределах зоны фотосинтеза [6]. Для теплого периода года, когда зона фотосинтеза разделена сезонным термоклином на два специфических по условиям слоя, выявлены различия в величинах удельных коэффициентов поглощения света и форме спектров, которая описывается зависимостью $\alpha_{ph}(\lambda)$ от C_a , характерных для ВКС и для вод под термоклином. Показано, что вертикальная неоднородность в способности фитопланктона поглощать свет связана с изменением состава и степени упаковки пигментов в клетках. Такие изменения могут быть обусловлены как процессами акклимации на уровне вида, так и адапционными изменениями в видовой структуре фитопланктонного сообщества. Адаптация на уровне сообщества определяется изменением спектрального состава света с глубиной и сезонной стратификацией вод, когда термоклин «запирает» фитопланктон в нижней части эвфотической зоны, что приводит к смене доминирующей в сообществе таксономической группы: под термоклином развиваются пре-

имущественно сине-зелёные водоросли, в то время как в ВКС доминируют относительно крупные динофлагелляты [6], [3].

На основе массива новых биооптических данных впервые для Чёрного моря создан спектральный алгоритм оценки ПП [5], который учитывает внутригодовую динамику условий среды в ВКС и их изменение в пределах зоны фотосинтеза в период сезонной стратификации вод. Модель обеспечивает более точную оценку количества поглощённых фитопланктоном квантов солнечной энергии, что в целом повышает точность модельных оценок ПП (рис. 1).

Квантовый выход фотосинтеза (ϕ) в моделях используется как спектрально независимый показатель [15]. Максимальная величина $\phi(\phi_m)$, наблюдаемая в условиях светового лимитирования фотосинтеза, зависит от эффективности работы реакционных центров (РЦ) фотосистемы-2, которая снижается в условиях слабой биогенной обеспеченности водорослей, а также вследствие фотодеструкции РЦ [1], [7]. Для природного фитопланктона получены значения ϕ_m , которые отличаются от

теоретического максимума ϕ_m ($0,125 \text{ Моль С} \cdot (\text{Э})^{-1}$) [14] и не превышают ($0,05\text{--}0,1 \text{ Моль С} \cdot (\text{Э})^{-1}$) [7], [10]. Установлено, что вариабельность ϕ в основном (на 80 %) обусловлена уровнем освещённости в среде, а точнее количеством поглощённых пигментами водорослей квантов света [8], [20], что послужило основой для развития нового подхода к оценке ϕ [20]. Для Чёрного моря на основе параллельных биооптических и фотосинтетических измерений [10], которые позволяли рассчитать ϕ , выполнена адаптация [11] алгоритма, предложенного для Балтийского моря [20], воды которого также относятся к типу 2.

Использование спектральной модели ПП для ассимиляции спутниковых данных позволило получить для различающихся по гидрофизическим и гидрохимическим условиям районов Чёрного моря многолетние ряды показателей продуктивности и качества вод [12]. Были выявлены существенные различия между контрастными по трофности районами (глубоководным и придунайским): (а) в световых условиях ВКС; (б) в спектральном составе света, достигающего нижней границе зоны фотосинтеза; (в) в ассимиляционной активности хлорофилла а в поверхностном слое; (г) в интегральной для освещённого слоя удельной эффективности использования на фотосинтез падающей на поверхность солнечной радиации, обусловленные различиями в биооптических свойствах вод этих районов.

В перспективе эти результаты будут использованы для развития системы оперативного мониторинга и прогнозирования состояния экосистемы Чёрного моря с использованием данных дистанционного зондирования на основе региональных биооптических моделей [13], [19], [11].

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Маторин Д. Н., Рубин А. Б. *Флуоресценции хлорофилла высших растений и водорослей*. Ижевск : ИКИ-РХД, 2012. 256 с. [Matorin D. N., Rubin A. B. *Fluorescences of higher plants and algae*. Izhevsk: IKI-RKhd, 2012, 256 p. (in Russ.).]
2. Финенко З. З., Суслин В. В., Чурилова Т. Я. Региональная модель для расчета первичной продукции Чёрного моря с использованием данных спутникового сканера цвета SeaWiFS // *Морской экологический журнал*. 2009. Т. 8, № 1. С. 81–106. [Finenko Z. Z., Suslin V. V., Churilova T. Ya. The regional model to calculate the Black Sea primary production using satellite color scanner SeaWiFS. *Morskoi ekologicheskii zhurnal*, 2009, vol. 8, no. 1, pp. 81–106. (in Russ.).]
3. Чурилова Т. Я., Джулай А. А., Суслин В. В., Кривенко О. В., Ефимова Т. В., Муханов В. С., Рылкова О. А., Манжос Л. А. Биооптические показатели вод глубоководной части Чёрного моря: параметризация поглощения света фитопланктоном в осенний и летний периоды // *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа*. 2014. Вып. 28. С. 320–333. [Churilova T. Ya., Dzhulai A. A., Suslin V. V., Krivenko O. V., Efimova T. V., Mukhanov V. S., Rylkova O. A., Manzhos L. A. Bioopticheskie pokazateli vod glubokovodnoi chasti Chernogo morya: parametrizatsiya pogloshcheniya sveta fitoplanktonom v osennii i letnii periody. *Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnoi i shel'fovoi zon i kompleksnoe ispol'zovanie resursov shel'fa*, 2014, iss. 28, pp. 320–333. (in Russ.).]
4. Чурилова Т. Я., Ефимова Т. В., Джулай А. А., Суслин В. В., Муханов В. С., Кривенко О. В. Биооптические характеристики вод Чёрного моря в зимний период // *Современные проблемы оптики естественных вод* : труды VIII междунар. конф. (Санкт-Петербург, 8–12 сент, 2015 г.). Санкт-Петербург, 2015. С. 140–145. [Churilova T. Ya., Efimova T. V., Dzhulai A. A., Suslin V. V., Mukhanov V. S., Krivenko O. V. Bioopticheskie kharakteristiki vod Chernogo morya v zimnii period. In: *Sovremennye problemy optiki estestvennykh vod: trudy VIII mezhdunar. konf.* (Sankt-Peterburg, 8–12 Sept, 2015). Sankt-Peterburg, 2015, pp. 140–145. (in Russ.).]
5. Чурилова Т. Я., Суслин В. В., Кривенко О. В., Ефимова Т. В., Моисеева Н. А. Спектральный подход к оценке скорости фотосинтеза фитопланктона в Чёрном море по спутниковой информации: методологические аспекты развития региональной модели // *Журнал Сибирского Федерального университета. Серия: Биология*. 2016, в печати. [Churilova T. Ya., Suslin V. V., Krivenko O. V., Efimova T. V., Moiseeva N. A. Spektral'nyi podkhod k otsenke skorosti fotosinteza fitoplanktona v Chernom more po sputnikovoi informatsii: metodologicheskie aspekty razvitiya regional'noi modeli. *Zhurnal Sibirskogo Federal'nogo universiteta. Seriya: Biologiya*, 2016 (in press.) (in Russ.).]
6. Чурилова Т. Я., Суслин В. В., Рылкова О. А. Параметризация поглощения света основными оптически активными компонентами в Чёрном море // *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа*. 2008. Вып. 16. С. 190–201. [Churilova T. Ya., Suslin V. V., Rylkova O. A. Parameterization of light absorption by all optically active components in the Black Sea. *Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnoi i shel'fovoi zon i kompleksnoe ispol'zovanie resursov shel'fa*, 2008, iss. 16, pp. 190–201. (in Russ.).]
7. Babin M., Morel A., Claustre H., Bricaud A., Kolber Z., Falkowslu P. G. Nitrogen- and irradiance-dependent variations of the maximum quantum yield of carbon fixation in eutrophic, mesotrophic and oligotrophic marine systems. *Deep-Sea Research Part I*, 1996, vol. 43, iss. 8, pp. 1241–1272.
8. Bidigare R. R., Smith R. C., Baker K. S., Marra I. Oceanic primary production estimates from measurements of spectral irradiance and pigment concentrations. *Global Biogeochemical Cycles*, 1987, vol. 1, iss. 3, pp. 171–186.

9. Bricaud A., Claustre H., Ras J., Oubelkheir K. Natural variability of phytoplanktonic absorption in oceanic waters: Influence of the size structure of algal populations. *Journal of Geophysical Research*, 2004, vol. 109, iss. C11, pp. 11010c.
10. Churilova T., Finenko Z., Tugrul S. Light absorption and quantum yield of photosynthesis during autumn phytoplankton bloom in the western Black Sea. *Morskoi ekologicheskii zhurnal*, 2008, vol. 7, no. 3, pp. 75–86. (in English).
11. Churilova T., Suslin V. Parameterization of light absorption by all in-water optically active components in the Black Sea: Impact for underwater irradiance and primary production modelling In: *Coastal to Global Operational Oceanography: Achievements and Challenges: Proceedings of the fifth international conference on EuroGOOS*. Exeter, UK: EuroGOOS Office, 2010, vol. 28, pp. 199–205.
12. Churilova T., Suslin V. Seasonal and inter-annual variability in waters transparency, chlorophyll a content and primary production in the Black Sea simulated by spectral bio-optical models based on satellite data (SeaWiFS). In: *Ocean Optics XXI*, Glasgow, Scotland, October 8–12, 2012, CD, 9 p. [OO121107_Suslin_Vyacheslav_Vladimirovich_OO121107.pdf](#)
13. Churilova T. Ya., Suslin V. V., Sosik H. M. A spectral model of underwater irradiance in the Black Sea. *Physical Oceanography*, 2009, vol. 19, iss. 6, pp. 366–378. [doi:10.1007/s11110-010-9060-8](#)
14. Kok B. *A critical consideration of the quantum yield of Chlorella photosynthesis*. Amsterdam: W. Junk, 1948, 56 p.
15. Lewis M. R., Warnock R. E., Platt T. Absorption and photosynthetic action spectra for natural phytoplanktonic population: implication for production in the open ocean. *Limnology and Oceanography*, 1985, vol. 30, iss. 4, pp. 794–806. [doi:10.4319/lo.1985.30.4.0794](#)
16. Morel A. Light and marine photosynthesis: A spectral model with geochemical and climatological implications. *Progress in Oceanography*, 1991, vol. 26, iss. 3, pp. 263–306. [doi:10.1016/0079-6611\(91\)90004-6](#)
17. Platt T., Caverhill C., Sathyendranath S. Basin scale estimates of ocean primary production by remote sensing: The North Atlantic. *Journal of Geophysical Research*, 1991, vol. 96, iss. C8, pp. 15147–15149. [doi:10.1029/91JC01118](#)
18. Saba V. S., Friedrichs M. A. M., Antoine D., Armstrong R. A., Asanuma I., Behrenfeld M. J., Ciotti A. M., Dowell M., Hoepffner N., Hyde K. J. W., Ishizaka J., Kameda T., Marra J., M'elin F., Morel A., O'Reilly J., Scardi M., Smith Jr. W. O., Smyth T. J., Tang S., Uitz J., Waters K., Westberry T. K. An evaluation of ocean color model estimates of marine primary productivity in coastal and pelagic regions across the globe. *Biogeosciences*, 2011, vol. 8, iss. 2, pp. 489–509. [doi:10.5194/bg-8-489-2011](#)
19. Suslin V., Churilova T. The Black Sea regional algorithm of separation of light absorption by phytoplankton and colored detrital matter using ocean color scanner's bands from 480–560 nm. *International Journal of Remote Sensing*, 2016, vol. 37, iss. 18, pp. 4380–4400. [doi.org/10.1080/01431161.2016.1211350](#)
20. Wozniak B., Ficek D., Ostrowska M., Majchrowski R., Dera J. Quantum yield of photosynthesis in the Baltic: a new mathematical expression for remote sensing applications. *Oceanologia*, 2007, vol. 49, iss. 4, pp. 527–542.
21. Finenko Z., Churilova T., Lee R. Dynamics of the Vertical Distributions of Chlorophyll and Phytoplankton Biomass in the Black Sea. *Oceanology*, 2005, vol. 45, suppl. 1, pp. 112–126.

Primary production of the Black Sea: spectral approach

T. Churilova¹, O. Kryvenko¹, V. Suslin², T. Efimova¹, N. Moiseeva¹

¹Kovalevsky Institute of Marine Biological Research RAS, Sevastopol, Russian Federation

²Marine Hydrophysical Institute RAS, Sevastopol, Russian Federation

E-mail: tanya.churilova@gmail.com

Primary production (PP) determines productivity of marine ecosystem, that's why accuracy of PP assessment and investigation of regularities of primary synthesis of organic matter in World Ocean remain crucial. Based on new biooptical dataset spectral model of PP of the Black Sea has been developed for the first time. The model provides correct assessment of amount of light quanta absorbed by phytoplankton pigments and efficiency of their utilization in photosynthesis, which determines accuracy of PP assessment by this approach. In perspectives PP modelling using remote sensed data gives unique opportunity for development of operative monitoring and forecasting of state primary production chain of the Black Sea foodweb.

Keywords: bio-optical properties, quantum yield, primary production, spectral model, Black Sea