

ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ ЧЕРНОГО МОРЯ: ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ФИТОПЛАНКТОНА

На основании данных, полученных в отделе экологической физиологии водорослей, дано полное описание пространственно-временной изменчивости первичной продукции, концентрации хлорофилла в планктоне, фотосинтетических и биооптических характеристик фитопланктона в Черном море. Исследован характер сезонной динамики фитопланктона и его фотосинтетических свойств. Показано, что они имеют противоположный характер изменения. Сезонный цикл развития фитопланктона в глубоководных районах моря имеет U-образную форму с максимумами в зимний и осенний периоды и минимумом в июле-августе. Напротив, сезонные изменения максимальной интенсивности фотосинтеза и удельного коэффициента поглощения света фитопланктоном характеризуются куполообразной кривой с максимумом в летний период.

В биоокеанологических исследованиях последних лет большое внимание уделяется изучению первичной продукции. Хотя сама проблема не нова, однако теперь она рассматривается с новых позиций и изучается новыми методами. В конце 20 века в океанологии произошел качественный скачок. Главная причина этого – появление искусственных спутников Земли, оснащенных приборами, позволяющими измерить интенсивность отраженного с поверхности моря дневного света на определенных длинах волн, по которым можно оценить концентрацию хлорофилла в поверхностном слое. Использование спутниковых данных впервые позволило в буквальном смысле увидеть временные и пространственные изменения фитопланктона на масштабах от десятков до тысячи километров практически одновременно во всем Мировом океане. Исполнилось 20 лет космической эры исследования продуктивности океана. В течение этого срока информация о цвете океана была использована не только для построения карт распределения хлорофилла в поверхностном слое Мирового океана, но и для оценки величин первичной продукции. За короткое время исследования продуктивности фитопланктона по спутниковым данным получили широкое признание, хотя многие методические трудности, встречающиеся при этих измерениях, еще не решены. Основная трудность связана с тем, что они дают косвенную оценку. Обращение измеренных оптических характеристик в концентрацию пигментов и затем в продукцию фитопланктона требует привлечения дополнительной информации, которую можно получить только путем прямых измерений в океане. Особенно большие трудности возникают при восстановлении вертикальных профилей хлорофилла и продукции по результатам измерений в поверхностном слое. Только рассматривая все стороны проблемы дистанционных и прямых методов изучения продуктивности океана можно найти оптимальное решение. Широкий фронт исследований, которые проводятся в настоящее время в этом направлении, обусловлен тем, что они необходимы для решения многих проблем, связанных с продуктивностью конечных звеньев пищевой цепи моря, химическим режимом вод и биотическим круговоротом вещества. Скорость новообразования органического вещества в процессе фотосинтеза регулирует обмен углекислого газа и кислорода между океаном и атмосферой и оказывает существенное влияние на климат планеты.

Прямые измерения продукционных характеристик черноморского фитопланктона радиоуглеродным методом были начаты в 1960 г. [5]. В начале этот метод применялся в опытах *in situ* (3 - 5, 17 - 19) и в модификации, предложенной Ю.И.Сорокиным [12, 13, 17]. Эти исследования, выполненные в летне-осенний период, позволили определить границы изменчивости величин первичной продукции в характерных районах моря. Они показали, что суточная продукция в разных районах моря различается в пределах порядка. Максимальные значения $1-3 \text{ гС м}^{-2}$ характерны для районов с высоким содержанием неорганических соединений азота и фосфора ($>1 \text{ мг.ат. л}^{-1}$), расположенных в мелководных районах западной и северо-западной части моря, в бухтах и заливах, минимальные – для глубоководных районов $- 0.1-0.3 \text{ гС м}^{-2}$, где концентрация биогенных элементов $< 0.1 \text{ мг.ат.л}^{-1}$. Исследования, выполненные в течение 1980-х годов, подтвердили основные черты пространственной изменчивости продукции фитопланктона в

летний и осенний сезоны и они достаточно хорошо согласуются ($0,2-0,4 \text{ гС м}^{-2}\text{сутки}^{-1}$) с ранее полученными результатами [4, 21]. Первые оценки годовой продукции фитопланктона были основаны на предположении, что определения, выполненные в период летнего минимума и осеннего максимума развития фитопланктона, могут быть усреднены и использованы для расчета среднегодовых величин (14, 29). Однако исследования, проведенные в январе и марте 1988 г. в западной части моря на регулярной сетке станций, показали, что в это время наблюдается интенсивное развитие диатомовых водорослей с максимумом в марте [23]. С января по март концентрация хлорофилла увеличилась в 2-3 раза. В глубоководной западной части моря она изменялась $0,5$ до $1,5 \text{ мг м}^{-3}$ в январе, в марте – от 1 до $2,5 \text{ мг м}^{-3}$. В среднем для всей исследованной акватории продукция фитопланктона в январе составила $0,4 \text{ гС м}^{-2}\text{сутки}^{-1}$, в марте – $0,6 \text{ гС м}^{-2}\text{сутки}^{-1}$, а максимальные значения превышали $1 \text{ гС м}^{-2}\text{сутки}^{-1}$. Если учесть, что с января по март образуется около 30% от годовой продукции [4, 20], то за год она будет равна 150 гС м^{-2} . Обобщение всех данных, полученных в Черном море в глубоководных районах моря в течение 1978 - 1992 гг., приводит к близкой величине годовой продукции – $130-140 \text{ гС м}^{-2}$ [5, 35]. Оценивая реальность расчетов годовой первичной продукции, следует иметь в виду, что эти величины получены в результате осреднения разрозненных измерений в разные годы и сезоны и не учитывают межгодовых изменений в развитии фитопланктона, которые обнаруживаются по прямым и спутниковым определениям концентрации хлорофилла в поверхностном слое Черного моря [9, 36]. Данных по сезонному изменению первичной продукции в глубоководных районах моря, выполненных в течение одного года, до настоящего времени нет. Поэтому, несмотря на относительно большое количество исследований, трудно ответить на простой вопрос: каковы особенности сезонного хода первичной продукции в районах с разными гидрологическими условиями, которые зависят от температуры воздуха, силы и направленности ветра, потока пресных вод с рек и атмосферных осадков.

Для изучения некоторых особенностей развития фитопланктона в характерных районах Черного моря мы использовали данные радиометра CZCS (1980 - 1982 гг.) третьего уровня, т.е. концентрацию хлорофилла, рассчитанную из оптических характеристик поверхностного слоя [30]. Обработка спутниковых наблюдений выполнена сотрудниками Института прикладных дистанционных измерений Европейского сообщества (г. Испра, Италия). По этим данным были рассчитаны среднемесячные концентрации хлорофилла для шести районов моря. Сезонные изменения концентрации хлорофилла в поверхностном слое циклонических круговоротов в западной и восточной части моря и в зоне между круговоротами имеют одинаковую форму. Максимальные значения характерны для холодного периода года, минимальные – в августе-сентябре. Сравнивая эти районы, можно отметить, что концентрация хлорофилла в зимне-весенний период в циклональных круговоротах выше, чем в осенний период, тогда как в зоне между круговоротами они примерно одинаковы. В восточном циклональном круговороте зимне-весеннее развитие фитопланктона в эти годы проходило более интенсивно, чем в западной части моря. Такой же характер сезонного изменения концентрации хлорофилла в среднем для всей глубоководной части Черного моря ($>1500 \text{ м}$) получен по данным SeaWiFS с сентября 1997 по март 2000 гг. [9]. Особенно важно здесь отметить, что в этот период (1998 - 1999 гг.) были проведены прямые измерения концентрации хлорофилла в поверхностном слое с интервалом 1-2 недели на двух фиксированных станциях: одна - в центральной западной части моря, вторая - в 13 милях от мыса Херсонес [25, 26]. Сезонная динамика концентрации хлорофилла по прямым измерениям совпадает с данными SeaWiFS. Сопоставление данных показывает, что спутниковые измерения в зимний период занижают, а в летний завышают концентрацию хлорофилла по сравнению с прямыми определениями. Тем не менее, если суммировать результаты прямых и спутниковых измерений, то становится ясным, что в глубоководных районах моря сезонный цикл развития фитопланктона имеет U-образную форму с максимумами в зимний и осенний периоды и минимумом в июле-августе. Такой тип изменения больше характерен для субтропиков, чем умеренных широт. Причины интенсивного развития фитопланктона в зимний период связаны с особенностями плотностной стратификации вод Черного моря.

Как известно, в Черном море наблюдается два основных слоя с высоким вертикальным градиентом плотности: один связан с сезонным градиентом температуры, второй — с градиентом солености на глубинах 50-200 м [16]. Зимняя конвекция охватывает лишь тонкий поверхностный слой до галоклина (≈ 100 м) и в этот период наблюдается хорошо выраженная куполообразность изоперхностей гидрологических и гидрохимических характеристик вследствие подъема постоянного галоклина, который в циклональных круговоротах поднимается до глубин 20-35 м, а на периферии опускается до 60-100 м [23]. В центре циклональных образований фитопланктонное сообщество постоянно находится в эвфотической зоне, которая в зимний период ограничивается глубиной 30-35 м. На периферии круговоротов мощность перемешиваемого слоя достаточно высока и клетки большую часть времени находятся при слабом освещении. Однако слабый свет и низкая температура не приводят к снижению интенсивности фотосинтеза. В то же время при низкой температуре снижается обмен зоопланктона и его пищевые потребности [15]. Кроме того, годовой цикл численности и биомассы зоопланктона в Черном море характеризуется одновершинной кривой с максимумом летом и минимумом зимой. В результате этого можно ожидать, что в холодный период скорость роста водорослей выше скорости их выедания зоопланктоном, а метаболизм планктонного сообщества при низкой температуре сдвинут в сторону автотрофного обмена. Это может быть одной из причин зимнего максимума фитопланктона. Летом, в период максимальной температурной стратификации вод, содержание биогенных элементов в поверхностном слое достигает аналитического нуля и усиливается потребление водорослей зоопланктоном, что приводит к уменьшению биомассы фитопланктона. В дальнейшем по мере разрушения сезонного термоклина и поступления биогенных элементов в верхние слои воды наступает осенний период развития водорослей, который плавно переходит в зимний максимум.

В прибрежных районах обычно наблюдаются два максимума биомассы фитопланктона, характерных для умеренных широт: больший — весной и меньший — осенью. В северо-западной части моря максимумы биомассы фитопланктона наблюдаются в мае-июне и сентябре-октябре. Как видно, сезонный цикл развития фитопланктона в прибрежных и глубоководных районах моря различается. Основная причина заключается в различии механизмов, регулирующих транспорт биогенных элементов в зону фотосинтеза. В прибрежных водах они пополняются в основном за счет регенерации из донных осадков, которая повышается с увеличением температуры, и материкового стока.

Долгое время метод расчета продукции фитопланктона по содержанию хлорофилла не привлекал должного внимания исследователей. Однако после запуска на орбиту CZCS (сканер цвета прибрежной зоны) положение коренным образом изменилось. Для этого периода характерно тщательное исследование всех основных предпосылок расчета первичной продукции по содержанию хлорофилла в планктоне, точности оценок, реальных преимуществ и недостатков по сравнению с распространенными методами в гидробиологии. Обобщение этих данных привело к развитию биооптических моделей, позволяющих по оптическим характеристикам вод, фотосинтетическим характеристикам фитопланктона, концентрации хлорофилла и немногим другим данным оценить первичную продукцию по концентрации хлорофилла в поверхностном слое океана, которая определяется по спутниковым данным.

Основными параметрами, определяющими зависимость скорости фотосинтеза (P) от света (I), являются начальный наклон кривой α ($\Delta P / \Delta I$) и максимальная скорость фотосинтеза ($P_{\max}$), которая с повышением плотности светового потока возрастает до некоторой асимптотической величины. Эти параметры, нормированные на концентрацию хлорофилла (α^B и $P_{\max}^B$), обычно используются в моделях для оценки первичной продукции по спутниковым измерениям хлорофилла и определения влияния факторов среды на удельную продукцию фитопланктона.

В течение последних лет активные усилия были направлены на расширение представлений о характере изменений фотосинтетических параметров фитопланктона. Во многих работах (список этих работ можно найти в [24]), рассматривается изменение

параметров α^B и $P_{\max}^B$ в связи с сезонными и региональными особенностями, суточной периодичностью, разнообразием таксономического и размерного состава фитопланктона, температурной и световой адаптацией. Результаты проведенных исследований показали, что величины фотосинтетических параметров в Мировом океане варьируют в широких пределах: $P_{\max}^B$ от 1 до 24 мгС мг хл⁻¹ ч⁻¹ и α^B от 0,03 до 0,3 мгС мг хл⁻¹ ч⁻¹ / Вт м⁻². Минимальные значения характерны для высоких широт, максимальные - для прибрежных сообществ субтропических и тропических вод. Они не подтверждают гипотезу, что α^B - постоянная величина, поскольку начальный наклон световых кривых является функцией фотохимических реакций, которые не зависят от температуры и видового состава фитопланктона. Однако вариабельность эффективности фотосинтеза (α^B) меньше максимальной интенсивности фотосинтеза ($P_{\max}^B$).

Трудно ожидать, что изменение фотосинтетических параметров в природных популяциях фитопланктона контролируется только одним фактором при оптимальности всех остальных. Одним из способов изучения совокупности факторов, действующих на изменение α^B и $P_{\max}^B$, может служить сопоставление их значений в районах с разными условиями среды. Обобщение огромного числа данных позволило выделить в Мировом океане 4 обширных области: полярную, области западных и пассатных ветров и прибрежную, внутри которых выделены провинции [33, 34]. Классификация провинций основана на различиях некоторых физических факторов, действующих на динамику фитопланктонного сообщества, фотосинтетические параметры и параметры, определяющие вертикальное распределение хлорофилла. В результате были выделены провинции, в которых фотосинтетические параметры в отдельные сезоны изменяются в относительно узких пределах. Использование этих данных, совместно с результатами измерений концентрации хлорофилла по спутниковым наблюдениям, дало возможность авторам рассчитать первичную продукцию для отдельных районов и Мирового океана в целом. Точность таких оценок пока невелика. Для открытых вод океана она составляет 60 %, в прибрежных возрастает до 100 % [31]. Величина ошибки, связанная с расчетом фотосинтетических параметров внутри провинций, в среднем равна 30%. Это связано с тем, что используемое для расчетов первичной продукции количество Р-І экспериментов ограничено, и они не позволяют оценить пространственную и временную изменчивость параметров во всех выделенных провинциях. Так, для расчетов продукции в обширной пассатной области Атлантического океана использовано только 23 эксперимента [34]. Кроме того, в океане границы районов не имеют строго фиксированного положения, они меняют свое положение по сезонам и от года к году, что затрудняет использование постоянных параметров, описывающих скорость фотосинтеза фитопланктона от света. Экстраполяция измеренных на отдельных станциях значений α^B и $P_{\max}^B$ на масштабы, сопоставимые с неоднородностью распределения концентрации хлорофилла по спутниковым наблюдениям, еще не решена. Это может быть сделано только путем привлечения экспериментальных данных эко-физиологического характера для изучения взаимосвязи фотосинтетических параметров с особенностями среды, изменением пигментного состава, физиологическими и морфологическими характеристиками водорослей.

В ранних исследованиях, проведенных в Черном море, зависимость интенсивности фотосинтеза от света была измерена в опытах *in situ* на отдельных станциях в глубоководных районах моря и Севастопольской бухте в течение двух лет [19, 20]. Соотношение между максимальной скоростью фотосинтеза и концентрацией хлорофилла в поверхностном слое по этим данным повышалось от зимы к лету и затем снижалось. Главная цель последующих исследований состояла в изучении внутригодовой и пространственной изменчивости фотосинтетических характеристик фитопланктона Черного моря от физических, химических и биологических переменных, рассматриваемых в качестве основы для создания алгоритмов расчета первичной продукции по спутниковым данным [24]. Для решения этой задачи в 1988 - 1995 гг. были проведены исследования в

12 океанографических рейсах. На большинстве станций выполнены измерения концентрации хлорофилла и биогенных элементов, температуры, солнечной радиации, падающей на поверхность моря, и ее ослабления водой, проведены эксперименты по влиянию света на скорость фотосинтеза. Использование достаточно большого количества экспериментальных данных позволило впервые для Черного моря установить временные и региональные изменения фотосинтетических параметров и выявить особенности их поведения от факторов, регулирующих их вариабельность [24]. Из анализа данных следует, что в течение года средние значения фотосинтетических параметров фитопланктона изменяются в пределах одного порядка величин: $P_{\max}^B$ от 1 до 11 мгС мг хл⁻¹ час⁻¹ и α^B от 0.04 до 0.25 мгС мг хл⁻¹ час/ Вт м⁻². Сезонная динамика $P_{\max}^B$ характеризуется ростом величин от зимы к лету и их снижением к концу года, что согласуется с результатами ранних исследований. Временные изменения концентрации хлорофилла в поверхностном слое и максимальной интенсивности фотосинтеза имеют противоположный характер. Внутригодовые изменения $P_{\max}^B$ контролируются температурой и мало зависят от адаптации фитопланктона к падающей солнечной радиации. Доля температуры в общей изменчивости $P_{\max}^B$ составляет 56 – 70 % и изменение этого параметра от температуры описывается экспоненциальной функцией. Временная динамика α^B не связана с температурой и падающей солнечной радиацией, но зависит от концентрации нитратов и концентрации хлорофилла. Сравнение характера изменений α^B и удельного поглощения света фитопланктоном (ac^*) позволило нам впервые оценить временные изменения максимального квантового выхода фотосинтеза ($F_{\max}$) для природных популяций фитопланктона в Черном море и показать, что величины $F_{\max}$ растут с повышением концентрации хлорофилла, в то время как значения ac^* уменьшаются [24].

Для расчетов первичной продукции по концентрации хлорофилла и плотности светового потока на различных глубинах необходимо знать не только поведение фотосинтетических параметров поверхностного фитопланктона, но и их изменение с глубиной. Адаптация фитопланктона к ослаблению света и росту концентрации биогенных элементов с глубиной наблюдается при температурной стратификации вод в летний период и сопровождается повышением эффективности фотосинтеза (α^B) и понижением $P_{\max}^B$ в среднем 2 раза [1]. Летом фотосинтетические параметры фитопланктона в зоне термоклина и под ним по своим характеристикам близки к зимнему сезону.

При изучении вопроса, чем определяется жизнедеятельность фитопланктона, необходимо знать не только действие условий среды на физиологические характеристики водорослей, но и располагать знаниями об эффективности утилизации солнечной энергии и биогенных элементов фитопланктоном. Для суждения об эффективности использования солнечной радиации необходимо знать скорость фотосинтеза и спектральные характеристики поглощения света фитопланктоном. Спектральные определения оптических характеристик черноморского фитопланктона были начаты в 1995 г. [2, 26]. Результаты систематических наблюдений, проведенных в глубоководном и прибрежном районах моря, показали, что форма спектров поглощения света фитопланктоном в поверхностном слое изменяется в течение года и зависит от условий среды и таксономического состава водорослей. [26, 27] Соотношение максимумов поглощения света в синей и красной областях спектра, которое характеризует форму спектра, повышается от зимы к лету в 2 раза. Установлены зависимости коэффициентов поглощения света фитопланктоном от концентрации хлорофилла a для синего и красного максимумов, а также интегрального поглощения в видимой области спектра (ФАР), которые описываются степенными уравнениями. Весьма существенно, что по данным, полученным в течение двух лет, коэффициенты в степенных уравнениях для черноморского и океанического фитопланктона, которые были получены при обобщении многочисленных данных, получен-

ных во все сезоны в разных районах Мирового океана, практически совпали. Зная закономерности изменения максимальной интенсивности фотосинтеза и поглощения света фитопланктоном от концентрации хлорофилла, можно рассчитать максимальный квантовый выход фотосинтеза (мольС/моль, поглощенных квантов). Результаты соответствующих расчетов показывают, что для черноморского фитопланктона он составляет 5 – 50 % от теоретического максимума. С ростом концентрации хлорофилла квантовый выход фотосинтеза повышается [24]. Возможно, это связано с разной обеспеченностью фитопланктона биогенными элементами при низких и высоких концентрациях хлорофилла. Недостаток азота снижает активность реакционного центра фотосистемы и отношение реакционных центров фотосистемы II к пигментам. В результате свет, поглощенный фитопланктоном, с меньшей эффективностью трансформируется в химическую энергию.

Общее количество биогенных элементов, поступающих в эвфотическую зону с подъемом глубинных вод и в результате регенерации органического вещества гетеротрофными организмами, влияет не только на эффективность утилизации света в процессе фотосинтеза, но и на соотношение между новой и регенерационной продукцией. Новая продукция создается за счет поступления нитратов из глубинных слоев в открытых районах моря. Она обеспечивает увеличение биомассы фитопланктона и поток органического вещества на дно. Регенерационная продукция образуется за счет поглощения аммония, который экскретируется гетеротрофными организмами в виде аммиака и мочевины, и поддерживает уровень биомассы фитопланктона при определенных сложившихся условиях. В этом состоит принципиальное отличие новой и регенерационной продукции. Оценить их соотношение можно только по скорости потребления разных форм азота, которые довольно трудоемки и их сделано немного. В начале 1990-х годов впервые на Черном море были начаты работы по изучению скоростей потребления неорганических соединений азота микропланктоном с использованием тяжелого изотопа ^{15}N . Новая продукция в глубоководных районах моря в зимне-весенний период составляет 45 – 50 %, а летом – 15 – 30 % от общей продукции [8, 32]. Таким образом, первичная продукция в Черном море в основном поддерживается регенерацией биогенных элементов в пределах эвфотической зоны. Анализ функциональных зависимостей между удельными скоростями потребления нитратов и аммония микропланктоном и концентрацией этих соединений в среде показал, что они могут лимитировать развитие фитопланктона в открытых районах на протяжении большей части года, за исключением зимнего периода [8]. В среднем скорости потребления, как нитратов, так и аммония микропланктоном составляют 30 – 50 % от максимальных значений. С продукционной точки зрения наибольший интерес представляет то, что низкие концентрации азота в среде способны ограничить продукцию фитопланктона лишь в 2-3 раза. Сопоставляя содержание фосфатов в Черном море с концентрациями, лимитирующими скорость роста водорослей [22] и скорость их поглощения фитопланктоном [10,11], мы приходим к такому же выводу.

Обобщая изложенное, можно заключить, что физиологические особенности морских планктонных водорослей позволяют им успешно развиваться при низких концентрациях биогенных элементов в воде. Лимитирующие концентрации азотных и фосфорных соединений зависят в основном от размеров клетки, поэтому в летний сезон, когда содержание неорганических соединений азота и фосфора не превышает нескольких микрограммов в литре, доминируют водоросли, имеющие малый размер клеток; напротив, в зимне-весенний и осенний периоды доминируют диатомовые с более крупными размерами клеток. Это позволяет выделить размеры и массу клетки как основные факторы, определяющие скорость поглощения биогенных элементов водорослями и их метаболизм в целом. Для трофических взаимоотношений также большое значение имеют размерные классы продуцентов и консументов.

1. Акимов А.И., Стельмах Л.В., Чурилова Т.Я., Финенко З.З. Адаптация морского фитопланктона к свету // Океанология. - 1992. - 32, 1. - С. 84 - 91.

2. Берсенева Г.П., Чурилова Т.Я. Хлорофилл и оптические характеристики фитопланктона в шельфовых водах Черного моря у побережья Крыма // Морской гидрофизический журнал. - 2001. - №2. - С. 44 - 58.
3. Ведерников В.И. Первичная продукция в Черном море весной 1984 г. // Современное состояние экосистемы Черного моря. - М.: Наука, 1987. - С. 105 - 118.
4. Ведерников В.И. Первичная продукция и хлорофилл в Черном море в летне-осенний период // Структура и продукционные характеристики планктонных сообществ Черного моря. - М.: Наука, 1989. - С. 65 - 83.
5. Ведерников В.И., Демидов А.Б. Вертикальное распределение первичной продукции и хлорофилла в разные сезоны в глубоководных районах Черного моря // Океанология. - 1997. - 37, №5. - С. 376 - 384.
6. Винберг Г.Г., Муравлева Е.П., Финенко З.З. Некоторые данные по содержанию хлорофилла в планктоне и первичной продукции Черного моря // Труды Севастопольской биологической станции АН СССР, 1962, 17. - С. 212 - 220.
7. Кондратьева Т.М. Первичная продукция фитопланктона в Черном море // Комплексные исследования Черного моря. - Севастополь: МГИ НАНУ. - 1979. - С. 151 - 161.
8. Кривенко О.В., Лукьянова А.И. Потребление минерального азота микропланктоном Черного моря в связи с гидрохимическими условиями. // Океанология. - 1994. - 34, 2. - С. 3 - 12.
9. Незлин Н.П. Необычное цветение Черного моря в 1998-1999 гг. (Анализ спутниковых данных) // Океанология. - 2001. - 41, 3. - С. 394 - 399.
10. Пархоменко А.С. Поглощение фосфатов микропланктоном в эвфотической зоне Черного и Средиземного морей: автореф. дис. ... канд. биол. наук. - Севастополь. - 1989. - 17 с.
11. Пархоменко А.С. Количественная оценка потребления фосфатов микропланктоном в Черном море в зимний период // Экология моря. - 2000. - Вып. 5. - С. 14 - 19.
12. Сорокин Ю.И. Первичная продукция фитопланктона в Черном море // ДАН СССР. - 1962. - 144. - С. 914 - 917.
13. Сорокин Ю.И. Первичная продукция фотосинтеза в Черном море // Изв. АН СССР. Сер. биол. - 1964. - №5. - С. 749 - 757.
14. Сорокин Ю.И. Черное море. - М.: Наука, 1982. - 216 с.
15. Суценья Л.М. Количественные закономерности питания ракообразных. - Минск: Наука и техника, 1975. - 206 с.
16. Филипов Д.М. Циркуляция и структура вод Черного моря. - М.: Наука, 1968. - 260 с.
17. Финенко З.З. Первичная продукция в Черном, Азовском морях и тропической части Атлантического океана // Дисс. канд. биол. наук. - Минск, 1966. - 180 с.
18. Финенко З.З. Первичная продукция в южных морях // Вопросы биоокеанографии. - Киев: Наук. думка, 1967. - С. 69 - 74.
19. Финенко З.З. Расчет продукции фитопланктона в Черном море по содержанию хлорофилла // Биология моря. - 1967. - С. 69 - 74.
20. Финенко З.З. Продукция фитопланктона // Основы биологической продуктивности Черного моря. - К.: Наук. думка, 1979. - С. 88 - 98.
21. Финенко З.З. Первичная продукция в летний период // Динамика вод и продуктивность Черного моря. - М.: АН СССР, 1988. - С. 315 - 322.
22. Финенко З.З., Крупаткина-Акинина Д.К. Влияние неорганического фосфора на скорость роста диатомовых водорослей // Биологическая продуктивность южных морей. - Киев: Наук. думка. - 1974. - С. 120 - 136.
23. Финенко З.З., Крупаткина Д.К. Первичная продукция в Черном море в зимне-весенний период // Океанология. - 1993. - 33, 1. - С. 97 - 104.
24. Финенко З.З., Чурилова Т.Я., Бастюрк О., Сосик Х. Вариабельность фотосинтетических параметров фитопланктона в поверхностном слое Черного моря // Океанология. - 2001 (в печ.)
25. Чурилова Т.Я. Поглощение света фитопланктоном и детритом в Черном море в весенний период // Океанология. - 2001. - №5. - С. 1 - 10.
26. Чурилова Т.Я., Берсенева Г.П., Георгиева Л.В., Брянцева Ю.В. Биооптические характеристики фитопланктона в период зимне-весеннего «цветения» в Черном море // Морской гидрофизический журнал. - 2001. - №5. - (в печ.)
27. Churilova T.I., Berseneva G.P., Georgieva L.V. Light absorption by phytoplankton, detritus during early-spring diatom bloom in the Black Sea // Oceanography of the Eastern Mediterranean and Black Sea: Similarities and Differences of two inter-connected Basins. (Athens, February, 23-26, 1999) - Athens: Inst. Oceanogr., Nat. Centre Res., 1999. - P. 61.
28. Churilova T.I., Berseneva G.P., Georgieva L.V., Stanichny S.V. Light absorption by phytoplankton, detritus and dissolved organic substances during diatom and coccolithophore blooms in the Black

- Sea: impact on algorithms for remote sensing // IUGG 99.- Birmingham:- Abstracts. (26 July - 30 July). - Birmingham, 1999. - Week.B. - P.B235.
29. *Finenko Z.Z.* Production in Plant Populations// New-York. Marine Ecology. - 1978. - 4. - P. 13 - 87.
 30. *Finenko Z.Z.* Seasonal phytoplankton cycle in the contrastic ecosystems of the Black Sea // Oceanography. - 1998. - 11, 2. - Suppl. - P. 46.
 31. *Hoepffner N., Sturm B., Finenko Z.Z., Larkin D.* Depth-integrated primary production in the eastern tropical and subtropical North Atlantic basin from ocean colour imagery. // Int. J.Remote sensing. - 1999. - 20. - P. 1435 - 1456.
 32. *Krivenko O.V., Burlakova Z.P., Ereemeeva L.V.* Basic characteristics of biotic nitrogen cycle in the open western part of the Black Sea? // Ecosystem modeling as a management tool for the Black Sea.- Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1998. - 1. - P. 121 - 136.
 33. *Longhurst A., Sathyendranath S.* et al. An estimate of global primary production in the ocean from satellite radiometer data // Deep Sea Res. I. - 1995. - 40. - P. 903 - 924.
 34. *Sathyendranath S., Longhurst A., Caverhill C.* Regionally and seasonally differentiated primary production in the North Atlantic // Deep-Sea Res. - 1995. - 42, 10. - P. 1773 - 1802.
 35. *Stelmakh L.V., Yunev O.A., Finenko Z.Z.* et al. Peculiarities of seasonal variability of primary production in the Black Sea.// Ecosystem modeling as a management tool for the Black Sea.- Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1998. - 1. - P. 93 - 104.
 36. *Yunev O.A., Vedernikov V.I., Basturk O.* et al. Long-term variations in surface chlorophyll-a and primary production in the open Black-Sea: Changes in the pelagic ecosystems over the last decades // Mar.Ecol.Prog.Ser. - 2001. - (in press)

Институт биологии южных морей НАНУ,
г. Севастополь

Получено 04.09.2001

Z. Z. FINENKO

PRIMARY PRODUCTION OF THE BLACK SEA: THE ECOLOGICAL AND PHYSIOLOGICAL CHARACTERISTICS OF A PHYTOPLANKTON

Summary

On the basis of the data obtained in department of ecological physiology of alga, the full description of spatially - temporary variability of primary production, of chlorophyll concentration in a plankton, photosynthetic and biooptical characteristics of phytoplankton in the Black Sea is given. The character of seasonal phytoplankton dynamics and his photosynthetic properties are researched. It's shown that they have inverse character of change. The seasonal cycle of development of phytoplankton in deep sea areas has U-form with maximum in winter and autumn and minimum in July - August. The seasonal changes of maximum photosynthetic rate and specific absorption coefficient of light by phytoplankton have the dome-shaped form about a maximum in summer.