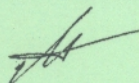


*На правах рукописи*



Микаэлян Александр Сергеевич

**ВРЕМЕННАЯ ДИНАМИКА ФИТОПЛАНКТОНА  
ГЛУБОКОВОДНОГО БАССЕЙНА ЧЕРНОГО МОРЯ**

Специальность 03.02.10 – гидробиология

Автореферат диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

Москва – 2018 г.

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институт океанологии им. П.П. Ширшова Российской академии наук.

#### Официальные оппоненты:

**Макаревич Павел Робертович**, доктор биологических наук, профессор, директор Федерального государственного бюджетного учреждения науки Мурманский морской биологический институт Кольского научного центра Российской академии наук;

**Маторин Дмитрий Николаевич**, доктор биологических наук, профессор, ведущий научный сотрудник кафедры биофизики Биологического факультета Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова;

**Минеева Наталья Михайловна**, доктор биологических наук, главный научный сотрудник Лаборатории альгологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт биологии внутренних вод имени И.Д. Папанина Российской академии наук.

#### Ведущая организация

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт морских биологических исследований имени А.О. Ковалевского РАН

Защита состоится «20» декабря 2018 г. в 14:00 часов на заседании диссертационного совета Д 002.239.01 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институт океанологии им. П.П. Ширшова Российской академии наук по адресу: Нахимовский пр., д. 36, г. Москва, 117997.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте <http://www.ocean.ru/disser/> Института океанологии им. П. П. Ширшова РАН.

Автореферат разослан «18» октября 2018 г.

Ученый секретарь диссертационного совета  
кандидат биологических наук Шука Татьяна Анатольевна

#### ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность исследования.** Одним из наиболее сложных и ключевых объектов гидробиологических исследований является временная динамика гидробионтов, в частности, фитопланктона, базового элемента морских экосистем. По сути, временная динамика есть результирующая воздействия на популяцию всех основных факторов среды, определяющих ее изменения во времени. Знание этих факторов и природных механизмов их воздействия на водоросли, позволяет не только объяснять наблюдаемые временные альтерации в контексте меняющихся условий среды, но и делать качественный прогноз изменений структуры и количества фитопланктона, основываясь на вероятных трендах ключевых параметров окружающей среды.

Фитопланктону Черного моря посвящено большое количество работ, на основании которых были сделаны обзоры видового состава и количественных показателей развития фитопланктона (Георгиева, 1993; Георгиева, Сенчикина, 1996; Sorokin, 2002). Однако, современных знаний о временной динамике черноморского фитопланктона явно не достаточно. Это связано с разными обстоятельствами. Прежде всего, следует отметить, что подавляющее большинство работ было выполнено в прибрежных или шельфовых водах. В глубоководном бассейне временные ряды наблюдений практически отсутствуют. Обобщение разрозненных данных, полученных в экспедициях, с целью сформировать представления о временной динамике фитопланктона, затруднено в связи с ограниченностью материала и не возможностью использовать опубликованные материалы, так как они, как правило, не содержат первичных данных. Кроме того, за последние полвека Черное море испытало мощное антропогенное воздействие, выраженное в сильной эвтрофикации как шельфовых районов (Cociasu, Popa, 2005; Oğuz, Velikova, 2010; Turgul et al., 1992), так и глубоководной части моря (Kononov, Murtay, 2001; Yunev et al., 2005). В последние три десятилетия мощное воздействие на экосистему Черного моря оказало биологическое «загрязнение», а именно, вселение чужеродных видов, прежде всего, гребневиков *Mnemiopsis leidyi* (Виноградов и др., 1989) и *Beroe ovata* (Konsulov, Kamburska, 1998). Оно привело к катастрофическим изменениям в зоопланктоне открытых вод моря и каскадному эффекту на других трофических уровнях (Shiganova et al., 2004; Oğuz, Gilbert, 2007). На фоне этих воздействий, а также климатических изменений в регионе (Oğuz, 2017), обобщения, выполненные на материале 20-летней и более давности, дают ограниченные представления о временной динамике фитопланктона, характерной для последних десятилетий. В настоящей работе, временная динамика фитопланктона была проанализирована с использованием базы данных, созданной на видовом уровне и охватывающей 50-летний период. Это позволило рассмотреть изменения видового состава и количества фитопланктона на разных временных масштабах и проанализировать их в сопоставлении с вариациями разных параметров среды.

Анализ временных изменений фитопланктона в открытых водах Черного моря был ограничен, в основном, рассмотрением суммарных характеристик, таких как численность и биомасса водорослей (Морозова-Водяницкая, 1954; Белогорская, Кондратьева, 1965; Маштакова, Роухияйнен, 1979; Маньковский и др., 1996;

Mikaelyan, 1997; Брянцева, Брянцев, 1999; Vinogradov et al., 1999 и др.). Во многих работах временная динамика была рассмотрена по косвенному показателю суммарной биомассы фитопланктона - концентрации хлорофилла «а». Эти работы были основаны как на полевых наблюдениях (Ведерников, Демидов, 1993, 1997; Демидов, 2008; Yunev et al., 2002), так и на данных, полученных со спутниковых сканеров (Nezlin, Dyakonov, 1998; Nezlin et al., 1999; Kopelevich et al., 2002; Финенко и др., 2014). Однако используемое в этих работах месячное (в одном исследовании двухнедельное) временное разрешение не позволяло рассмотреть особенности таких природных феноменов, как массовое развитие фитопланктона. В настоящей работе, впервые были использованы временные ряды спутниковых данных с высоким 8-дневным разрешением, что позволило исследовать фенологию столь важных для черноморской экосистемы явлений как зимне-весеннее цветение водорослей, раннелетнее цветение кокколитофорид и осеннее массовое развитие фитопланктона.

В настоящий момент отсутствует теоретически обоснованная концепция временной динамики фитопланктона, разработанная на таксономическом уровне. Факторы и природные механизмы, определяющие изменения количества и структуры фитопланктона в ключевые периоды развития фитопланктона, во многих случаях, не определены. Так, например, зимнее цветение фитопланктона, неоднократно выявленное по спутниковым данным (Kopelevich et al., 2002; Ковалёва, 2014; Финенко и др., 2014) не имеет теоретического обоснования, за исключением особого случая цветения диатомовых водорослей на куполах циклонических круговоротов, связанного с высоким положением основного пикноклина (Krupatkina et al., 1991; Микаэлян и др., 1992). Регулярное отсутствие в глубоководной части весеннего цветения (Oğuz et al., 2003) никак теоретически не обосновано. Известно, что интенсивность майско-июньского цветения кокколитофорид зависит от суровости предшествующей зимы (Буренков и др., 2011). Тем не менее, биологический механизм, лежащий в основе этой связи, не известен. Время и интенсивность осеннего цветения диатомовых водорослей в теории связано с эрозией сезонного термоклина (Sorokin, 2002), однако фенология этого явления и конкретные параметры этого процесса не определены.

Данная работа представляет собой обобщение многолетних данных по долговременной, межгодовой и годовой динамике фитопланктона в глубоководном бассейне моря. Она также содержит теоретическое обоснование регулярно наблюдаемых явлений массового развития водорослей, и представляет концепцию сезонных изменений таксономической структуры фитопланктона и количества фитопланктона, что определяет ее актуальность и теоретическую значимость.

**Цель исследования.** Исследовать изменения количества фитопланктона и его таксономической структуры в глубоководном бассейне Черного моря на разных временных шкалах (долговременная, межгодовая и сезонная) и разработать теоретическую основу для анализа временной динамики фитопланктона в связи с вариациями определяющих ее факторов и качественного прогноза развития планктонных водорослей при различных сценариях изменения среды.

Для этого были поставлены следующие задачи:

1. Проанализировать долговременную динамику количества и таксономической структуры фитопланктона в связи с долгосрочными трендами абиотических параметров среды.

2. Исследовать межгодовую динамику в ключевые периоды развития (цветения) фитопланктона, выявить факторы среды и механизмы, определяющие фенологию и масштаб этих явлений.

3. Описать годовую сукцессию количества и таксономической структуры фитопланктона, определить сезоны, выявить связь особенностей хода сукцессии с факторами среды.

4. Определить влияние климатических и синоптических изменений, и антропогенного воздействия на временную динамику фитопланктона.

5. На основании разработанной теории временного развития фитопланктона представить примеры качественного прогноза его изменений.

**Положения, выносимые на защиту.** Долговременная, межгодовая и годовая динамики таксономической структуры и количества фитопланктона в глубоководном бассейне Черного моря определяются, в первую очередь, климатическими и синоптическими изменениями, которые обуславливают фенологию массового развития водорослей, общий ход временных изменений, а также максимальный уровень количественного развития. Во вторую очередь, эти динамики предопределяются изменениями концентрации и состава биогенных элементов в тех источниках, откуда они поступают в зону фотосинтеза, что также задает максимальный уровень количественного развития водорослей и определяет изменения таксономического состава фитопланктона.

**Научная новизна и теоретическая значимость.** 1) Установлено, что непосредственным драйвером резкого увеличения биомассы фитопланктона декадной шкале времени являлась интенсификация потока биогенных элементов в зону фотосинтеза, происходившая во время холодного климатического периода; 2) Выявлено, что за 40 лет произошло резкое увеличение количества кокколитофорид и снижение биомассы силикофлагеллят, что было обусловлено изменениями в концентрации и составе биогенных элементов в пикноклине и холодном промежуточном слое; 3) Показано, что фенология зимне-весеннего развития фитопланктона зависит от зимних метеоусловий. Дано теоретическое обоснование зимнему цветению и регулярному отсутствию весеннего цветения фитопланктона; 4) Установлена зависимость интенсивности ежегодного развития кокколитофорид в мае-июне от количества неорганического фосфора в верхнем слое моря. Показано, что разные драйверы определяют цветение кокколитофорид в центральном глубоководном бассейне и в шельфово-склоновой зоне; 5) Установлено, что наиболее вероятный период формирования осеннего максимума фитопланктона – первая половина ноября. Определено, что это связано с нитратной лимитацией роста водорослей до и световой лимитацией после этого периода; 6) По видовой структуре фитопланктона выявлено пять сезонов после зимы. Показано, что два принципиально разных типа годовой сукцессии фитопланктона реализуются в зависимости от зимних метеоусловий; 7) Определено, что климатические изменения в регионе за последние 50 лет привели к заметному превалированию не

«классического» типа сукцессии фитопланктона и, как следствие, редким весенним цветениям водорослей, а также к большему вкладу осеннего цветения фитопланктона в годовую биомассу фитопланктона.

**Личный вклад.** Создана база данных по фитопланктону Черного моря, охватывающая период за последние 50 лет. Автор участвовал в 20 экспедициях. Разработана и верифицирована оригинальная гипотеза пульсирующего цветения, которая дает теоретическое объяснение регулярному зимнему цветению фитопланктона и отсутствию весеннего цветения в глубоководном бассейне моря. Предложена теоретическая схема ежегодного развития кокколитофорид в мае-июне, показывающая разные движущие факторы этого явления в центральной части и в шельфово-склоновой зоне моря. Проведена параметризация фенологии осеннего развития фитопланктона и выявлены параметры среды, определяющие временной период максимума цветения и его интенсивность. Разработана концепция годовой динамики фитопланктона, основанная на определяющем воздействии зимних метеоусловий на последующий ход изменений видового состава и количества фитопланктона. Выполнена оценка воздействия климатических изменений на общий уровень количественного развития фитопланктона на декадной шкале времени, а также на вероятность разных сценариев годовой сукцессии фитопланктона.

**Практическое значение.** Черное море является главной «стратегической здравницей» Российской Федерации. В 2017 г на берегах Северного Кавказа и Крыма отдыхало около 18 миллионов человек. Вместе с растущей промышленной и сельскохозяйственной активностью в регионе, туризм приводит к быстрому увеличению антропогенной нагрузки на экосистему прибрежных вод. Топография береговой линии с относительно малой изрезанностью, фактическим отсутствием островов и малым числом глубоких бухт и заливов обуславливает интенсивный водообмен между шельфом и глубоководным бассейном моря. Как следствие, экосистема открытых вод, с одной стороны, также подвержена антропогенному воздействию, с другой стороны, она есть главная стабилизирующая и «защитная емкость» Черного моря, определяющая резистентность всего бассейна к внешним воздействиям. В силу этого, оценка и прогноз изменения качества прибрежных вод не возможны без модельных построений, основанных на фундаментальных представлениях о функционировании всей экосистемы Черного моря.

В настоящее время, используемые для этой цели модели, в основном, представляют собой адаптацию моделей, разработанных для других умеренных районов Мирового океана, вследствие чего они не отражают специфические свойства черноморской экосистемы. В частности, ключевое звено функционирования планктонных экосистем, фитопланктон, моделируется без учета уникальных особенностей долговременной и межгодовой динамики, а также годовой сукцессии, характерных для открытых вод моря. Не учитывая этих особенностей, не возможно корректно моделировать экосистему Черного моря и давать хотя бы качественные прогнозы ее развития под воздействием долгосрочных трендов в изменениях окружающей среды. С учетом потепления регионального климата и возрастающего антропогенного давления на экосистему Черного моря, и связанного с этим

ухудшения качества прибрежных вод, данная проблема приобретает острое практическое значение.

Настоящая работа дает теоретическую основу для прогнозирования среднесрочных и долгосрочных изменений фитопланктона открытых вод моря с учетом уникальных свойств бассейна и связанных с ними особенностей развития водорослей.

**Апробация результатов исследования и степень их достоверности.** Достоверность полученных результатов обеспечена обширным материалом, полученным с использованием современных методов исследований, структурированным в связанные базы данных и проанализированным с помощью статистических методов.

Результаты исследований по теме диссертации были многократно доложены на коллоквиумах лабораторий ИО РАН и Южного отделения ИО РАН, а также на международных совещаниях по проектам, на конференциях и симпозиумах, в том числе: International conference «Sensitivity of semi-enclosed and enclosed seas to anthropogenic and climatic changes», октябрь 1995, Варна, Болгария; International Conference NATO TU Black Sea, октябрь 1997, Кацивели, Украина; 2<sup>nd</sup> International conference on «Oceanography of the Eastern Mediterranean and Black Sea: Similarities and differences of two interconnected basins», октябрь 2002, Анкара, Турция; Final conference of NATO science for peace program «Black Sea ecosystem processes, prediction and operational data management», март 2003, Варна, Болгария; International conference «The Mediterranean and the Black Sea ecosystems: anthropogenic and natural impacts», октябрь 2003, Варна, Болгария; 1<sup>st</sup> Bi-annual scientific conference «Black Sea Ecosystem 2005 and Beyond», май 2006, Стамбул, Турция; 2<sup>nd</sup> Bi-annual and Black Sea Scene EC Project joint conference, октябрь 2008, София, Болгария; International symposium «Effects on climate change on the World's Oceans», май 2008, Хихон, Испания; 2<sup>rd</sup> International jellyfish blooms symposium, июль 2010, Мар-дель-Плата, Аргентина; International conference on marine data and information systems. IMDIS 2010, март 2010, Париж, Франция; «SESAME Project General Assembly and final scientific conference», апрель 2011, Афины, Греция; 3<sup>rd</sup> Bi-annual Black Sea conference and UP-Grade BS-SCENE Project joint conference, «Drivers, pressures, state, impact, response and recovery indications toward better governance of the Black Sea environment protection», ноябрь 2011, Одесса, Украина; International conference «Marine Research Horizon 2020», сентябрь 2013, Варна, Болгария; EC Project PERSEUS Training Courses/Summer School «Change of environmental status in coastal waters», июнь 2014, Геленджик, Россия; «49<sup>th</sup> European marine biology symposium», сентябрь 2014, Санкт-Петербург, Россия; «51<sup>st</sup> European marine biology symposium», сентябрь 2016, Родес, Греция.

**Публикации.** 44 работы: 11 статей в рецензируемых журналах из Перечня ВАК, 9 статей в журналах Web of Science и Scopus (в 6-ти соискатель является первым автором); 4 статьи в продолжающейся серии сборников издательства Kluwer Academic Publishers, присутствующих в Web of Science; 10 статей в сборниках издательства "Наука"; 0 статей в других рецензируемых журналах из Перечня ВАК

и журналах РИНЦ; 9 статей в прочих сборниках; 16 тезисов на международных конференциях.

**Объем и структура работы.** Диссертация состоит из введения, 6-ти глав, включающих описание материала, методов и полученных результатов, заключения, выводов, списка литературы и 5-ти приложений. Объем тома 266 страниц, включая 11 таблиц (без приложений) и 71 рисунок. Список литературы насчитывает 321 наименование, в том числе 210 на иностранных языках.

**Методологический подход.** На рассматриваемых временных шкалах общий ход временных изменений фитопланктона, в основном, определяется периодами массового развития водорослей. В настоящей работе, именно таким природным феноменом было уделено основное внимание. Временная динамика фитопланктона рассматривалась как реакция фитопланктона на изменения факторов среды, влияющих на рост водорослей с учетом их физиологических свойств, характерных для данного вида или таксономической группы водорослей.

Главной проблемой в исследованиях временных изменений фитопланктона является отсутствие непрерывных наблюдений. Поэтому в дополнение к полевым данным, фенология цветения и ее межгодовая изменчивость были проанализированы по изменениям концентрации хлорофилла «а» (Хл) и кальция (для кокколитофорид), полученным по спутниковым данным. Причем, впервые для Черного моря было применено не стандартное месячное, а 8-дневное временное разрешение.

Для анализа факторов и природных механизмов, определяющих временную динамику фитопланктона, были использованы временные ряды данных по абиотическим параметрам среды. Созданные связанные базы данных биологических и абиотических параметров, позволили проводить поиск взаимосвязей по всему массиву данных.

## Глава 1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

**Фитопланктон.** Анализ видового и таксономического состава фитопланктона был проведен с помощью базы данных фитопланктона Черного моря, созданной в Институте океанологии РАН (Микаэлян и др., 2007) и поддерживаемой автором. Практически почти все пробы были обработаны 4-мя специалистами, работавшими с черноморским фитопланктоном в течение десятилетий: Л.В. Сеничкиной, Л.В. Георгиевой, Л.А. Паутовой и А.С. Микаэляном (учет нанофитопланктона). Благодаря совместной работе во многих экспедициях и участию в ряде международных проектов, удалось согласовать общий формат данных и написать программное обеспечение, в результате чего была создана база данных по фитопланктону Черного моря. В базу также включено ограниченное количество проб, обработанных Т.А. Завьяловой, В.И. Вавиловой и И.Н. Сухановой.

В базе присутствует материал, собранный в 64 экспедициях с 1968 по 2016 год, которые включали как продолжительные рейсы, так и однодневные выходы в море. Автор лично принимал участие в сборе материала в 20 экспедициях и компьютерной обработке материалов 43 экспедиций. Расположение станций показано на карте-схеме (Рис. 1.1). Подавляющее большинство станций было

выполнено в северной части моря. В настоящей работе, в основном, были использованы данные, собранные в глубоководном бассейне (глубины более 100 м). Всего 583 станции. При сравнительном анализе межгодовой динамики количества кокколитофорид в центре моря и в шельфово-склоновой зоне были дополнительно использованы данные, собранные на Северокавказском шельфе с глубинами 50–100 м.

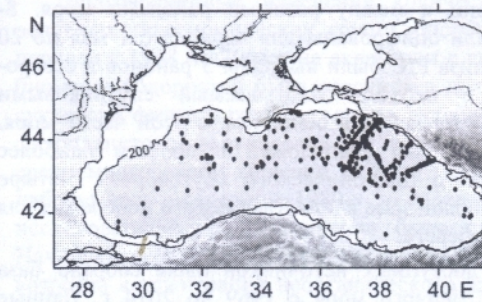


Рисунок 1.1

Карта-схема расположения станций сбора фитопланктона. Многие станции, большинство в северо-восточной части моря, располагались в одних и тех же координатах.

В разных экспедициях пробы фитопланктона были сконцентрированы двумя методами: осаждение и фильтрация (Суханова, Ратькова, 1977). Анализ групповой структуры фитопланктона был проведен по пяти группам водорослей: диатомовые, динофлагелляты, кокколитофориды, силикофлагелляты и нанофлагелляты (мелкие клетки с диаметром от 2 до 12 мкм, не ясной таксономии). При подготовке базы данных к работе автором был проведен контроль качества всех данных. Визуально и с помощью специально написанных программных процедур все 49192 видовых записей были проанализированы на предмет поиска ошибок ввода данных и выпадающих значений.

**Концентрация хлорофилла.** В центральной части Черного моря были выбраны две прямоугольные области для анализа спутниковых данных по Хл. Районы (площадью 19 000 км<sup>2</sup> каждый) охватывали купола западного (Запад) и восточного (Восток) циклонических круговоротов.

Восьмидневные композитные спутниковые изображения были оцифрованы для 20-летнего периода с 1997 по 2017 год. Хл оценивали отдельно для Запада и Востока. Поэтому общее число наблюдений (означает один год в одном районе) удваивалось. Изменения в Хл были рассмотрены с 1 октября по 30 апреля (27 изображений для периода осень-зима-весна). Данные были получены со спутникового сканера MODIS Aqua (уровень 3, разрешение 4 км) с 2003 по 2017 год. С 1997 по 2002 год данные были взяты со сканера SeaWiFS (уровень 3, разрешение 9 км). Для надежности были использованы два алгоритма оценки Хл: коррекция стандартных алгоритмов НАСА для открытых вод Черного моря (Станичный, 2014) и локальные алгоритмы, разработанные в Институте океанологии РАН (Kopelevitch et al., 2011). Связи Хл с абиотическими параметрами принимались за истину в случае, если оба алгоритма показывали значимую корреляцию. В автореферате далее будет анализироваться Хл, полученная по первому алгоритму.

**Концентрация кальция.** Для исследования фенологии цветения кокколитофорид была использована концентрация взвешенного неорганического углерода (PIC). Данные по PIC были получены со спутниковых сканеров (<http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/cgi/l3>). Эти данные не позволяют оценить концентрацию клеток кокколитофорид (Kopelevich et al., 2002; 2014). Однако, такие спутниковые данные, как правило, корректно отражают относительные различия количества кокколитофорид во времени и между разными районами моря. 8-дневные композитные изображения были оцифрованы для периода с 1 мая по 20 июля (10 изображений в год). Для анализа PIC были выбраны 5 районов в северо-восточной части моря, поскольку в период, охватываемый спутниковыми наблюдениями, полевые данные были получены, в основном, в этой части моря. Центральный район (Центр, 9717 км<sup>2</sup>) был расположен в области наиболее вероятного положения центра восточного циклонического круговорота. Четыре района были выбраны в шельфово-склоновой зоне вдоль Кавказского побережья для сравнения с Центром и анализа влияния берега.

**Гидрология и гидрохимия.** Из доступных источников была собрана база данных по гидрологии и гидрохимии Черного моря с 1969 по 2014 г. Данные последних лет с 1999 были получены в основном, в экспедициях, проведенных в северо-восточной и центральной частях моря (Лаборатория гидрохимии ЮО ИО РАН, зав. В. К. Часовников). Исторические данные были взяты из разных источников: проект NATO TuBlack (Ivanov et al., 1998), Атлас гидрохимии Черного моря (Ю. Р. Налбандов, Москва, ИО РАН), проект SESAME, NOAA. В базе содержатся следующие параметры: температура, соленость, плотность, концентрация P-PO<sub>4</sub><sup>3-</sup>, N-NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, N-NO<sub>2</sub><sup>-</sup>, N-NH<sub>4</sub><sup>+</sup>, суммарная концентрация неорганического азота (N) и Si - всего 31000 измерений.

Для зимнего периода были рассчитаны характеристики гидродинамической активности бассейна. Скорость геострофических течений, экмановская накачка и средняя кинетическая энергия течений за 1993-2015 годы были рассчитаны А.А. Кубряковым по ранее разработанным алгоритмам (Kubryakov, Stanichny, 2011). Для анализа вертикальной структуры вод и сравнения с Хл в зимний период были использованы гидрофизические профили, полученные с АРГО флота (<http://www.argodatamgt.org>). Для оценки глубины ВКС было использовано численное моделирование физической динамики с использованием трехмерной модели океанской циркуляции NEMO-SHELF (O'Dea et al., 2012), адаптированной к условиям Черного моря (Zhou et al., 2014). Подробно данная модель описана в работе Г. И. Шапиро с соавторами (Shapiro et al. (2013), которые и провели вычисления. Средняя глубина ВКС была рассчитана для всех дней осеннего периода для районов Запад и Восток с 1997 по 2016 год.

**Оптика и метеорология.** Данные по падающей фотосинтетически активной радиации (ФАР, Э м<sup>2</sup> день<sup>-1</sup>) были взяты со спутниковых сканеров с 1998 по 2015 год. Данные по осадкам были взяты по модели реанализа (<http://nomad3.ncsr.noaa.gov>). Скорость и направление ветра с 1997 по 2012 год (10 м над поверхностью моря, 6-часовые средние) были взяты по модели-реанализа (<http://thredds.jpl.nasa.gov/thredds/catalog.html>).

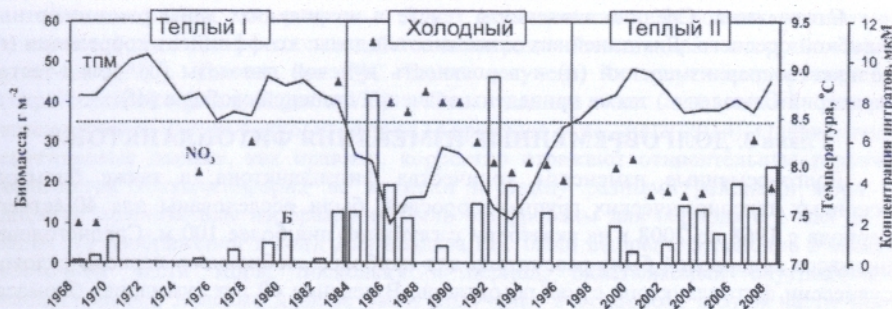
**Статистика.** Средние значения в тексте и на рисунках даны со стандартной ошибкой среднего. Для линейных зависимостей даны: коэффициент корреляции (r), количество пар измерений (n) и вероятность нулевой гипотезы (p). Для t-тестов (критерий Стьюдента) также приведены значения степеней свободы (df).

### Глава 3. ДОЛГОВРЕМЕННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ФИТОПЛАНКТОНА

Долговременные изменения количества фитопланктона, а также биомасса основных таксономических групп водорослей, были исследованы для 40-летнего периода с 1968 по 2008 г на акватории с глубиной дна более 100 м. Среднегодовая биомасса водорослей была рассчитана для наиболее стабильного периода годовой сукцессии фитопланктона с мая по октябрь. В течение 40 лет суммарная биомасса фитопланктона варьировала в широком диапазоне от 1 до 46 г м<sup>-2</sup>, при среднемноголетнем значении 12,2 г м<sup>-2</sup> (Рис. 2.1). Большая биомасса фитопланктона наблюдалась с середины 1980-х до середины 1990-х годов. По мнению некоторых исследователей, это увеличение было следствием антропогенного загрязнения. Начиная с середины 20-го века в северо-западной части моря и на западном шельфе возросла концентрация неорганического азота и фосфора и снизилось содержание растворенного кремния (Cociasu, Popa, 2005; Oguz, Velikova, 2010; Turgul et al., 1992). Наиболее резко эти изменения происходили в 1970-х и 1980-х годах, что привело к мощной эвтрофикации вышеуказанных районов. С некоторой временной задержкой, накопление растворенного азота наблюдалось и в глубоководном бассейне, наиболее явное в период с середины 1970-х до середины 1990-х годов (Kononov, Murray, 2001; Yunev et al., 2005). Рост концентрации нитратов в глубинном максимуме составил от ~ 2 мкМ в 1969 году до ~ 4-5 мкМ в 1970-х годах и до ~ 6-10 мкМ в начале 1990-х годов, при последующем снижении до ~ 5-6 мкМ во второй половине 1990-х годов (Kononov and Murray, 2001; Oguz and Gilbert, 2007; Tugrul et al., 1992; Yunev et al., 2005) и до ~ 4 мкМ в 2000-е годы (Рис. 2.1).

Эти изменения не оказали серьезного влияния на экосистему глубоководной части моря в период с 1970-х и до середины 1980-х годов (Kideys, 2002). Так, резкое увеличение биомассы фитопланктона было отмечено только в середине 1980-х годов (Mikaelyan, 1997). Тогда же наблюдалось увеличение Хл и первичной продукции (Yunev et al., 2002, 2005). Во всяком случае, до этого момента некоторое увеличение биомассы фитопланктона в открытых водах заметно отставало от темпов роста концентрации нитратов в глубинном максимуме (Рис. 2.1). Начиная с середины 1980-х годов, были отмечены резкие изменения в функционировании всей пелагической экосистемы моря (Oguz, Gilbert, 2007).

Эвтрофикация глубоководного бассейна создала потенциал для высокой продуктивности бассейна, однако непосредственным драйвером ее роста был другой фактор. Уже в середине 90-х годов было показано, что резкий рост биомассы фитопланктона совпал с наступлением холодного регионального климатического периода (Mikaelyan, 1997). Из-за уникально высокой стратификации вод в Черном море, обычные зимние метеоусловия не приводят к глубинному конвективному перемешиванию. Для достижения зимней конвекцией верхней части пикноклина необходимо сильное охлаждение верхнего слоя воды, как правило, менее 7 °С и сильное ветровое воздействие, что наблюдается в очень холодные зимы.



**Рисунок 2.1** – Изменения суммарной биомассы фитопланктона (Б), концентрации нитратов в глубинном максимуме ( $\text{NO}_3$ ) и средней (декабрь-март) температуры воды на поверхности моря (ТПМ). Столбцы - среднегодовая суммарная биомасса фитопланктона; треугольники - концентрация нитратов (до 1994 г по Unev et al., 2005); линия - температура воды (по Oguz, 2017 - скользящая средняя по 3-м годам); пунктир - многолетняя средняя ТПМ; вертикальные линии - границы между 3-мя климатическими периодами: Теплый I, Холодный и Теплый II

Такие условия имели место в период с середины 1980-х до середины 1990-х годов (Oguz, Gilbert, 2007), когда холодные зимы следовали одна за другой по два три года подряд. На графике долговременных изменений среднесезонной температуры воды на поверхности моря (ТПМ) выделяются три отчетливо различающихся периода с температурами выше и ниже среднесезонного значения (Рис. 2.1). Основываясь на этих различиях, были выделены три климатических периода: Теплый I (Т1) с 1968 по 1983 г., Холодный (ХП) с 1984 по 1996 г. и Теплый II (Т2) с 1997 по 2008 год. Средняя зимняя температура для этих периодов составляла 8,8, 7,8 и 8,6 °С, соответственно (Рис. 2.2). Сходные различия наблюдались и в холодном промежуточном слое (ХПС), где средняя температура в теплое время года с мая по ноябрь (рассчитанная по данным Belokopytov, 2011) составляла 7,4, 6,7 и 7,4 °С, соответственно. Средняя суммарная биомасса фитопланктона различалась между периодами. Для Т1 она составила  $3,3 \pm 1,0 \text{ г м}^{-2}$  ( $n = 23$ ) и увеличилась в 6 раз в ХП до  $17,3 \pm 2,3 \text{ г м}^{-2}$  ( $n = 91$ ). Далее в Т2 суммарная биомасса снизилась до  $11,4 \pm 1,0 \text{ г м}^{-2}$  ( $n = 64$ ), но этот уровень был в 3 раза выше, чем в Т1. Среднее значение для ХП статистически значимо ( $p < 0,05$ ) отличалось от средних величин как для Т1, так и для Т2.

Многолетние вариации в мощности вертикального транспорта биогенных элементов зависят не только от интенсивности зимней конвекции, но и от изменения их концентрации на глубине. В связи с этим, была рассмотрена динамика концентрации биогенных элементов в тех слоях воды, откуда они поступают в верхний слой моря, а именно из верхней части пикноклина и ХПС. Эти слои были выделены по плотности воды. Ядро ХПС располагалось между 14,3 и 14,9 сигма-т, пикноклин - между 15,2 и 15,6 сигма-т.

В ХПС во время ХП среднее значение N ( $3,34 \pm 0,17 \text{ мкМ}$ , число измерений  $n = 107$ ) было в 3 раза выше по сравнению с предшествующим Т1 ( $1,2 \pm 0,11 \text{ мкМ}$ ,  $n = 34$ ) (Рис. 2.2б). Позднее, в течение Т2 содержание N снизилось в 1,5 раза ( $2,45 \pm 0,28 \text{ мкМ}$ ,  $n = 22$ ), но было в 2 раза выше, чем во время Т1. Среднее значение P не отличалось между Т1 и ХП, однако далее оно значительно возросло на 40% с  $0,27 \pm 0,008 \text{ мкМ}$  ( $n = 860$ ) в ХП до  $0,38 \pm 0,024 \text{ мкМ}$  ( $n = 184$ ) в Т2. Концентрация растворенного кремния резко снизилась с  $20 \pm 0,6 \text{ мкМ}$  ( $n = 123$ ) в Т1 до  $10,7 \pm 0,25 \text{ мкМ}$  ( $n = 864$ ) в ХП и далее оставалась примерно на том же уровне. В целом, изменения концентрации питательных веществ в пикноклине были аналогичны таковым в ядре ХПС. По сравнению с Т1, когда среднее значение N в пикноклине составляло  $5,75 \pm 0,6 \text{ мкМ}$  ( $n = 24$ ), во время ХП оно увеличилось на 30% до  $7,4 \pm 0,16 \text{ мкМ}$  ( $n = 118$ ), а затем уменьшилось на 40% до  $5,3 \pm 0,19 \text{ мкМ}$  ( $n = 104$ ) в Т2. В течение 40-ка лет концентрация фосфатов (P) повысилась на 50% с  $1,02 \pm 0,011 \text{ мкМ}$  ( $n = 853$ ) в ХП до  $1,51 \pm 0,026 \text{ мкМ}$  ( $n = 350$ ) в Т2. Среднее значение Si постепенно снижалось с  $43 \pm 0,78 \text{ мкМ}$  ( $n = 98$ ) в Т1 до  $35 \pm 0,61 \text{ мкМ}$  ( $n = 342$ ) в Т2.

Соотношения биогенных элементов изменялись сходным образом в ХПС и в пикноклине. В ХПС отношение N:P увеличилось с  $6,4 \pm 0,96$  ( $n = 36$ ) в Т1 до  $11,2 \pm 0,6$  ( $n = 95$ ) в ХП, а затем упало до  $8,8 \pm 1,37$  ( $n = 18$ ) в Т2. В пикноклине наблюдалась сходная динамика N:P, но значения были ниже, чем в ВПС. Средние для Т1, ХП и Т2 были равны  $4,92 \pm 0,29$  ( $n = 21$ ),  $6,54 \pm 0,12$  ( $n = 113$ ) и  $3,9 \pm 0,15$  ( $n = 36$ ), соответственно.

Временная динамика основных таксономических групп водорослей различалась по климатическим периодам. Биомасса диатомовых водорослей во время ХП ( $7,5 \pm 1,0 \text{ г м}^{-2}$ ) была значительно выше, чем в Т1 ( $1,3 \pm 3,2 \text{ г м}^{-2}$ ) и Т2 ( $4,6 \pm 0,8 \text{ г м}^{-2}$ ) (Рис. 2.2а). Биомасса динофитовых водорослей изменялась сходным образом (Рис. 2.2б). В ХП ( $7,2 \pm 2,0 \text{ г м}^{-2}$ ) она была значительно выше, чем в Т1 ( $1,3 \pm 0,3 \text{ г м}^{-2}$ ) и Т2 ( $2,2 \pm 0,4 \text{ г м}^{-2}$ ). Количество силикофлагеллят за 40 лет снизилось в 4 раза с  $0,085 \text{ г м}^{-2}$  в Т1 до  $0,02 \text{ г м}^{-2}$  в Т2 (Рис. 2.2в). Обратный тренд продемонстрировали кокколитофориды (Рис. 2.2г). Их количество резко возросло с  $0,05 \text{ г м}^{-2}$  в Т1 до  $1,3 \text{ г м}^{-2}$  в ХП и далее до  $2,6 \text{ г м}^{-2}$  в Т2.

Полученные результаты по величинам N и соотношения N:P согласуются с данными о преобладании азотной лимитации роста водорослей в глубоководном бассейне моря (Yilmaz et al., 2006). Эксперименты, проведенные с естественными сообществами фитопланктона в открытых водах, в целом, показали, что лимитирование роста фитопланктона неорганическим азотом наблюдается в разные сезоны (Кривенко, 2007; Yaula et al., 2001). Долговременные изменения суммарной биомассы фитопланктона (Рис. 2.1), динофитовых и диатомовых водорослей (Рис. 2.2а, б) практически совпадали с соответствующими изменениями N и N:P в ХПС. Эти когерентные изменения указывают на то, что развитие диатомовых и динофитовых водорослей в открытых водах определяется, прежде всего, глубинным потоком неорганического азота в зону фотосинтеза. Примечательно, что изменение биомассы диатомовых водорослей не соответствовало динамике Si. Концентрация кремния постепенно снижалась в пикноклине и резко падала в ХПС. В течение Т2 содержание кремния в ВКС составляло ~ 3-5 мкМ в первой половине года. Эти

значения были выше, чем концентрации (от 1 до 3 мкМ) лимитирующие рост большинства диатомовых видов в экспериментах (Martin-Jézéquel et al., 2000). Эксперименты, проведенные в открытых водах Черного моря, показали, что кремний не является фактором ограничивающим рост фитопланктона (Yilmaz et al., 2006). На основании временной динамики диатомовых водорослей и Si, можно заключить, что снижение Si не сказалось на долговременных изменениях их количества.

Снижение численности силикофлагеллят совпало с падением содержания кремния в пикноклине и ХПС (Рис. 2.2в). Эти водоросли обладают внутренним кремниевым скелетом и подобно диатомовым поглощают растворенный кремний из окружающей среды. Однако для этой группы водорослей сведения о N, P и Si, лимитирующих их рост, не известны. Имеются данные о том, что Si менее 1 мкМ существенно снижает скорость роста силикофлагелляты *Synura petersenii* (Klaveness, Guillard, 1975). Также известно, что морфология силикофлагеллят чувствительна к содержанию кремния и при низких концентрациях их скелет становится тоньше вплоть до полного исчезновения (Sandgren et al., 1996). Силикофлагелляты развиваются преимущественно в районах со средним и высоким уровнем питательных веществ (McCartney, 1993), что указывает, по всей вероятности, на адаптацию к высоким Si. На основании этих сведений, можно предположить, что в отличие от диатомовых водорослей, многолетнее снижение Si в пикноклине и ХПС и, как следствие, в фотической зоне вполне могло привести к ограничению роста силикофлагеллят в глубоководном бассейне.

В противоположность диатомовым и динофитовым водорослям количество кокколитофорид и их доля в биомассе фитопланктона резко увеличились на 1,5 порядка (Рис. 2.2г). Этот тренд, в целом, совпал с ростом концентрации фосфатов и ХПС и пикноклине. Такая же положительная связь между изменениями биомассы кокколитофорид и P была выявлена за последние десятилетия в верхнем 15-метровом слое. До 1992 года средняя летняя концентрация P составляла 0,21 мкМ, а после 1991 года она увеличивалась до 0,4 мкМ. Биомасса кокколитофорид за те же периоды составляла в среднем 45 мкг л<sup>-1</sup> и 175 мкг л<sup>-1</sup>, соответственно. Серия экспериментов, проведенных в течение нескольких лет, как на шельфе, так и в открытых водах, также подтвердила P-лимитирование роста кокколитофорид в период их массового развития в мае-июне (Silkin et al., 2009). Доля этой группы водорослей в суммарной биомассе фитопланктона составляла 56-69% в годы с концентраций фосфатов от 0,5 до 0,8 мкМ и 20-30%, при P от 0,05 до 0,3 мкМ. Эксперименты показали, что лимитирующие концентрации (константы полунасыщения в кинетике поглощения питательных веществ) очень низки, как для нитратов, так и для аммония и варьируют от 0,1 до 0,2 мкМ (Erpley et al., 1969). Напротив, для фосфатов они значительно выше и варьируют от 0,3 до 0,5 мкМ в зависимости от скорости роста (Riegman et al., 2000). Сходство долговременной динамики P и кокколитофорид и экспериментальные данные, полученные в Черном море (Mikaelyan et al., 2015), подтверждают вывод о том, что, также как и в большинстве районах Мирового океана, рост кокколитофорид здесь регулируется, прежде всего, доступностью P, по крайней мере, в периоды их массового развития.

Средние для климатических периодов доли основных групп водорослей в суммарной биомассе фитопланктона, также свидетельствуют о значительной трансформации его структуры. В течение T1 диатомовые водоросли преобладали в фитопланктоне. Их доля составляла более 50%. Существенный вклад (40%) в суммарную биомассу фитопланктона вносили динофитовые водоросли. На долю силикофлагеллят приходились заметные 3%. Во время ХП диатомовые и динофитовые водоросли вносили равный вклад в биомассу фитопланктона. Силикофлагелляты не играли существенной роли, а кокколитофориды составляли уже 8% от суммарной биомассы фитопланктона. В T2 диатомовые водоросли сохранили доминирующую роль. Их вклад составлял 40% от суммарной биомассы фитопланктона. В то же время, доля динофитовых водорослей резко сократилась до 20%. При этом кокколитофориды составляли уже 23% от суммарной биомассы фитопланктона.

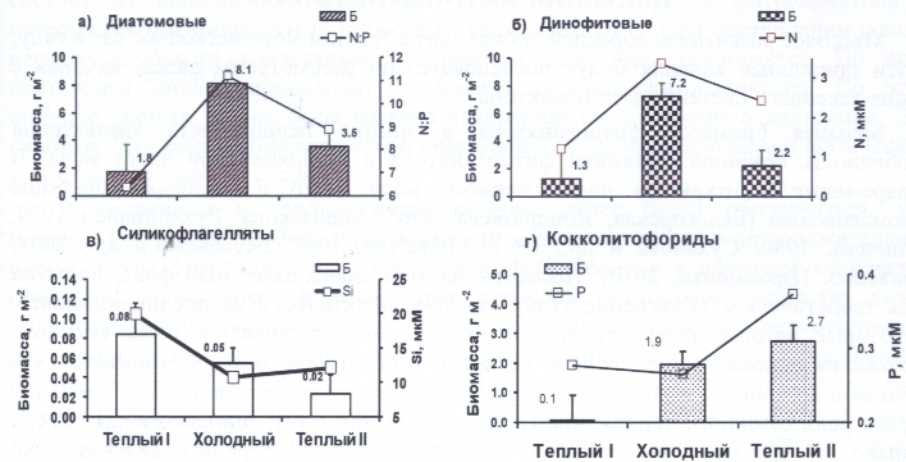


Рисунок 2.2 – Средняя для периода май-октябрь биомасса (г м<sup>-2</sup>) четырех таксономических групп фитопланктона и концентрации биогенных элементов в холодном промежуточном слое в течение трех климатических периодов.

На основании рассмотренной долговременной динамики фитопланктона и текущего гидрохимического фона в глубоководном бассейне моря можно сделать качественный среднесрочный прогноз изменений фитопланктона. В Черноморском регионе теплые и холодные климатические периоды сменяются с различной периодичностью в диапазоне от 15 до 25 лет (Овчинников и Попов, 1987; Kazmin, Zatsepin, 2007; Oguz, Gilbert, 2007). После окончания холодного периода в середине 1990-х годов уже прошло более 20 лет и вероятность наступления следующего холодного периода, даже с учетом сильного тренда потепления в регионе (Oguz, 2017), достаточна высока. В настоящее время потенциал восходящего потока неорганического азота ниже, чем в ХП (Рис. 2.5). По данным экспедиций последних лет 2016 и 2017 годов концентрация неорганического азота в пикноклине составляет



примерно 5 мкМ (личное сообщение В.К. Часовникова), что существенно ниже, чем 7-8 мкМ, имевших место в ХП. Соотношение N:P варьирует в пределах 4-5, что также значительно ниже этого соотношения в ХП. Исходя из этого, можно предположить, что в случае наступления нового холодного климатического периода суммарная биомасса фитопланктона, а также биомасса диатомовых водорослей и динофлагеллят увеличатся, но, не достигнут уровня наблюдаемого во время ХП. При этом высокая концентрация фосфатов в ХПС (0,44 мкМ в 2016 и 2017 гг.) позволяет ожидать дальнейший рост интенсивности цветения кокколитофорид и увеличения их доли в общей биомассе фитопланктона, в то время как относительно низкое содержание кремния будет определять незначительную роль силикофлагеллят.

### Глава 3. МЕЖГОДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ. ЗИМНЕ-ВЕСЕННЕЕ ЦВЕТЕНИЕ ФИТОПЛАНКТОНА

Массовое развитие водорослей происходит в Черном море несколько раз в году, и эти природные явления будут последовательно рассмотрены далее, начиная с зимне-весеннего цветения фитопланктона.

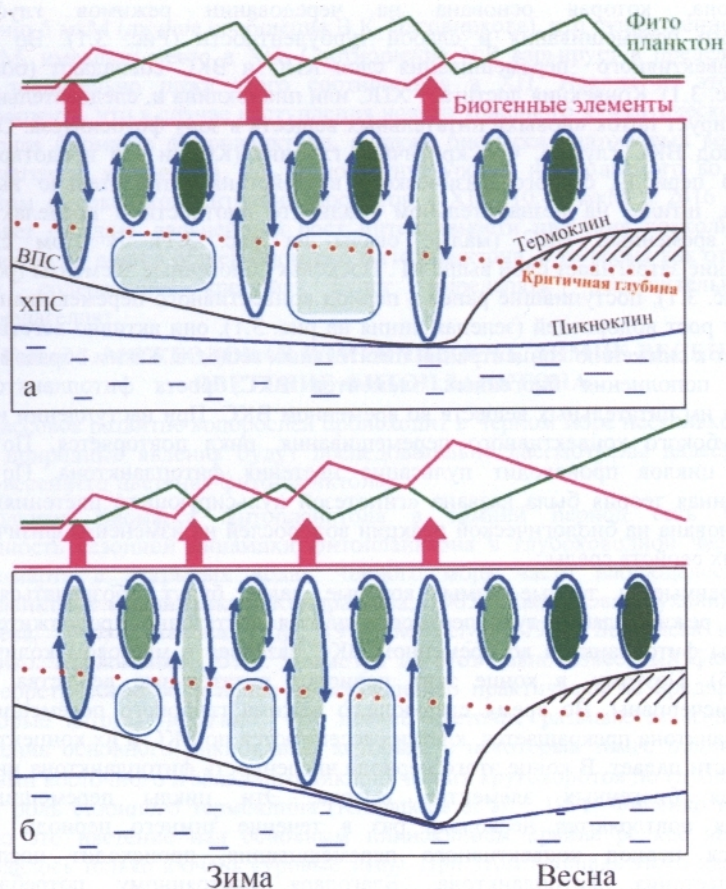
Большая биомасса фитопланктона в зимний период есть характерная особенность сезонной динамики фитопланктона в глубоководной части моря. В январе-марте в открытых водах Черного моря часто наблюдалось цветение фитопланктона (Белогорская, Кондратьева, 1965; Маштакова, Рухайинайен 1979, Сеничева, 1980; Суханова и др., 1991; Mikaelyan, 1995; Берсенева и др., 2004; Кривенко, Пархоменко, 2010). Несмотря на этот давно известный факт, попытки дать теоретическое объяснение этому явлению практически не предпринимались. Некоторые авторы полагают, что зимнее цветение развивается из-за высокого положения основного пикноклина, который, в некоторые зимы, поднимается над куполами восточного и западного циклонических круговоротов до глубин 20–30 м и играет роль сезонного термоклина (Krupatkina et al., 1991; Финенко и др., 2014). Однако это цветение над основным пикноклином крайне редкое явление. Оно наблюдалось только в очень суровые зимы. При этом площадь этого цветения была ограничена куполами западного и восточного циклонических круговоротов (Mikaelyan 1995; Демидов, 1999).

Очевидно, что зимнее развитие и регулярное отсутствие весеннего цветения водорослей должно определяться столь же регулярно действующим природным механизмом. Это потребовало разработки соответствующего теоретического обоснования, представленного ниже, которое было основано на уже известных теоретических моделях цветения водорослей, в частности, на гипотезе критичной глубины (Sverdrup, 1953) и некоторых более поздних ее усовершенствований (Huisman, 1999; Chiswell, 2011; Lindemann, 2014).

Для Черного моря характерна сильная вертикальная стратификация вод и не глубокий зимний конвективно перемешиваемый слой (КПС). В таких условиях при ослаблении конвекции на небольших плотностных градиентах образуются временные ВКС (Franks, 2014). Основываясь на гидрофизических особенностях бассейна, можно представить концептуальную схему зимне-весеннего цветения

фитопланктона, которая основана на чередовании режимов глубокого конвективного перемешивания и слабой турбулентности (Рис. 3.1). Во время периода конвективного перемешивания слой КПС и ВКС совпадают (большие овалы на рис. 3.1). Конвекция достигает ХПС или пикноклина и, следовательно, это интенсифицирует поток «новых» питательных веществ в зону фотосинтеза. Однако в этот период ВКС глубже, чем критическая глубина (КГ), и это предотвращает цветение. В периоды слабого физического воздействия (относительно высокая температура, штиль) на незначительном градиенте плотности в пределах КПС образуется временный ВКС (малые овалы на рис. 3.1). В этом случае, перемешивание затрагивает слой выше КГ. Поскольку биогенные элементы (розовая линия на рис. 3.1), поступившие ранее в период конвективного перемешивания, не лимитируют рост водорослей (зеленая линия на рис. 3.1), они активно вегетируют, что приводит к снижению концентрации питательных веществ. Таким образом, цикл состоит из пополнения биогенных элементов ВКС, роста фитопланктона и потребления им питательных веществ во временном ВКС. При наступлении нового периода глубокого конвективного перемешивания, цикл повторяется. По мере повторения циклов происходит пульсация цветения фитопланктона. По этой причине, данная теория была названа «гипотезой пульсирующего цветения». Эта гипотеза основана на биологической реакции водорослей на изменения физических и химических свойств среды.

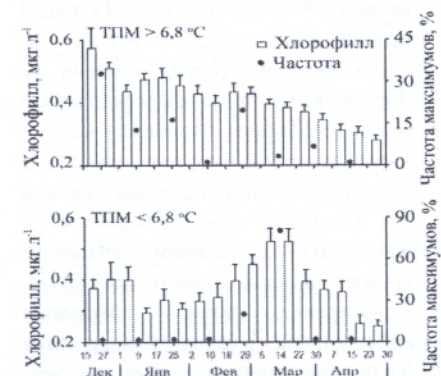
В умеренные и теплые зимы, которые далее будут обозначаться, как регулярные, режим слабой турбулентности длится достаточно продолжительное время, чтобы фитопланктон во временном ВКС развился в массовом количестве (Рис. 3.1, б). Поэтому, в конце этих периодов питательные вещества почти полностью исчерпаны. Во время следующего режима глубокого перемешивания рост фитопланктона прекращается, клетки рассеиваются по ВКС и их концентрация на поверхности падает. В конце этого периода численность фитопланктона низка, а концентрация биогенных элементов высока. Эти циклы перемешивание-стабилизация повторяются несколько раз в течение зимнего периода. Когда заканчивается период конвективного перемешивания, происходит последняя вспышка цветения фитопланктона. Благодаря постоянному потреблению, концентрация питательных веществ низка в конце зимы. Соответственно, над формирующимся сезонным термоклином весеннее цветение водорослей не развивается.



**Рисунок 3.1** – Концептуальная схема гипотезы пульсирующего цветения. Динамика цветения водорослей в (а) регулярные и (б) холодные зимы. Большие овалы обозначают режим глубокого конвективного перемешивания (КПС – черная линия), малые овалы – режим слабой турбулентности (временный верхний квазиоднородный слой - ВКС). Градацией зеленого цвета обозначена разная концентрация фитопланктона. Округлые прямоугольники показывают фитопланктон, остающийся под временными ВКС в периоды слабой турбулентности. Красные точки показывают положение критической глубины. Синяя линия показывает положение верхней границы пикноклина. Штриховка иллюстрирует положение сезонного термоклина. КПС - холодный промежуточный слой. Розовые стрелки обозначают потоки биогенных элементов в КПС. Розовая и зеленая линия обозначают изменения концентрации питательных веществ и количество фитопланктона в ВКС

В холодные зимы низкие температуры сопровождаются частыми сильными ветрами (Титов, 2004), что увеличивает частоту периодов глубокого конвективного перемешивания (Рис. 3.1, б). Такие события обеспечивают более интенсивный поток биогенных элементов сначала из КПС, а затем и из пикноклина. При этом, продолжительность существования временных ВКС короче, чем в регулярные зимы, что ограничивает время развитие фитопланктона и предотвращает полное почти потребление питательных веществ во временном ВКС. Оба фактора, более интенсивный поток биогенных элементов и их ограниченное потребление действуют в одном направлении. В результате биомасса фитопланктона зимой низка, а количество питательных веществ в фотической зоне по мере пульсаций накапливается к концу периода охлаждения. Это предопределяет ярко выраженное весеннее цветение.

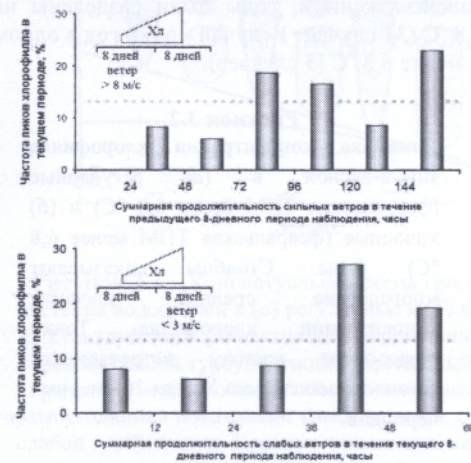
Действенность гипотезы пульсирующего цветения должна быть подтверждена фактическим материалом. Для этого следует сопоставить с натурными данными особенности зимне-весеннего цветения фитопланктона, которые должны наблюдаться согласно выдвинутой гипотезе. Среди характерных черт, основными являются: различная фенология зимне-весеннего цветения фитопланктона в холодные и регулярные годы; развитие фитопланктона во временных ВКС; влияние циклов перемешивание-стабилизация на рост водорослей; пульсирующий характер цветения фитопланктона. Наиболее ярко различия в фенологии будут проявляться при сравнении экстремально холодных и остальных зим. Охлаждение моря в феврале до  $6,8^{\circ}\text{C}$  и ниже практически гарантирует достижение конвекцией верхней части пикноклина. Основываясь на вышеизложенном, годы были разделены на регулярные с февральской ТПМ более  $6,8^{\circ}\text{C}$  (31 случай: 1 случай - один год в одном районе) и холодные с февральской ТПМ менее  $6,8^{\circ}\text{C}$  (5 случаев).



Временная динамика Хл отличалась в холодные и регулярные годы. Осреднение за 18-летний период с 1998 по 2015 год показало, что в регулярные зимы Хл была максимальна в декабре (Рис. 3.2а), постепенно снижаясь до апреля. Никакого весеннего пика не наблюдалось. В холодные годы значения Хл были ниже

в декабре-феврале по сравнению с регулярными зимами (Рис. 3.2b). В среднем различия составляли 33% (t-тест:  $df = 250$ ,  $p < 0,01$ ). В холодные годы заметный весенний пик Хл наблюдался в марте. Наибольшие значения Хл отмечали с 6 по 21 марта, после чего наблюдалось снижение. В этот пиковый период Хл была на 33% выше, чем в регулярные годы (t-тест:  $df = 69$ ;  $p < 0,01$ ). В разные временные интервалы Хл была связана с ТПМ по-разному. Значимая положительная корреляция наблюдалась между Хл (с 2 по 17 февраля) и февральской ТПМ ( $r = 0,33$ ,  $n = 36$ ,  $p < 0,05$ ). Следует подчеркнуть, что это полностью согласуется с гипотезой пульсирующего цветения, т.к. чем выше температура воды, тем слабее конвективные процессы и тем больше продолжительность существования временных ВКС, в которых развивается фитопланктон в феврале (Рис. 3.1). При этом корреляция Хл (с 6 по 21 марта) с февральской ТПМ была «классически» отрицательной ( $r = -0,54$ ,  $n = 36$ ,  $p < 0,01$ ).

Воздействие циклов перемешивание-стабилизация на рост водорослей прослеживается при сравнении пиков Хл и ветровой активности. С середины декабря до конца февраля, как правило, наблюдалось несколько пиков Хл. Пик был определен как увеличение Хл, которое превышало предыдущее значение в 1,3 раза. Следует отметить, что такие пики Хл весьма существенны, принимая во внимание 8-дневное осреднение на площади 19000 км<sup>2</sup>. В течение зимы наблюдали от нуля до четырех таких пиков. Два пика и более наблюдались в 50% случаев. Величина определенных таким образом пиков Хл варьировала от 1,32 до 1,87 раза, со средним значением  $1,55 \pm 0,04$  ( $n = 28$ ).

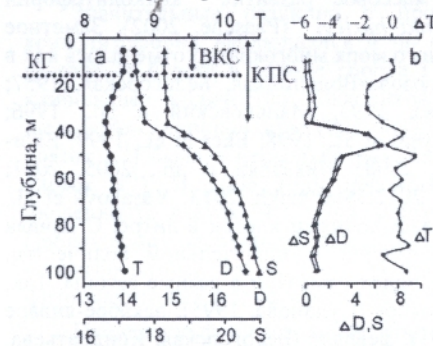


Влияние продолжительности сильного ветра ( $> 8 \text{ м с}^{-1}$ ) в предшествующий период времени и слабого ветра ( $< 3 \text{ м с}^{-1}$ ) в текущий период времени на формирование пиков хлорофилла (Хл) в январе-феврале. Столбцы - частота пиков, определенная как отношение числа 8-ми дневных периодов с пиками Хл к общему числу периодов (в процентах) в данном диапазоне суммарной продолжительности ветра. Пунктирная линия показывает многолетнюю среднюю частоту пиков Хл по всем данным

Гипотеза пульсирующего цветения предполагает, что рост фитопланктона в зимнее время должен стимулироваться циклами перемешивание-стабилизация. Отношение количества 8-дневных периодов с пиком Хл к общему числу периодов можно рассматривать как частоту встречаемости (или вероятность появления) пика. В среднем по всем последовательным парам 8-дневных периодов за январь-февраль

частота встречаемости пиков была равна 13%. При не большой суммарной продолжительности сильного ( $> 8 \text{ м с}^{-1}$ ) ветра (менее 72 часов в течение 8 дней) в предшествующий период времени частота встречаемости пиков Хл была ниже средней (13%). При большей продолжительности сильного ветра она существенно превышала среднее значение (Рис. 3.3a). Точно также, при низкой суммарной продолжительности слабого ( $< 3 \text{ м с}^{-1}$ ) ветра (менее 36 часов) в текущий период времени вероятность появления пиков Хл была низка и резко возрастала с увеличением продолжительности штилевой погоды (Рис. 3.3b). Таким образом, циклы перемешивание-стабилизация в соответствии с гипотезой пульсирующего цветения стимулируют развитие фитопланктона в зимний период.

Одной из ключевых предпосылок, на которой основывается гипотеза пульсирующего цветения, является наличие временного ВКС, образующегося внутри КПС в зимнее время. Такой слой должен быть виден на STD-профилях. В качестве примера рассмотрим вертикальное распределение гидрофизических характеристик в январе холодного 2012 года (Рис. 3.4). На данном профиле КПС хорошо выделяется по плотности и солёности. Кривые плотности (без коррекции давления) и солёности слегка возрастали с глубиной внутри КПС, глубина которого составляла 35 м (Рис. 3.4a). Нижняя граница КПС четко выделялась по градиенту солёности  $2 \times 10^{-3} \text{ м}^{-1}$  (Рис. 3.4b). Анализ 90 STD-профилей АРГО флота показал, что глубина КПС изменялась от 25 до 75 м, со средними значениями  $43 \pm 1,6$  и  $47 \pm 1,3$  м в январе и феврале, соответственно.



**Рисунок 3.4**

Вертикальные профили: (a) температуры (Т, °С), солёности (S), плотности (D, сигма-т) и (b) градиентов температуры ( $\Delta T$ ,  $^{\circ}\text{C} \times 10^{-3} \text{ м}^{-1}$ ), солёности ( $\Delta S$ ,  $\times 10^{-3} \text{ м}^{-1}$ ) и плотности ( $\Delta D$ ,  $\text{сигма-т} \times 10^{-3} \text{ м}^{-1}$ ) 8 января 2012 года по данным АРГО буя. ВКС - временный верхний квазиоднородный слой, КПС - конвективно перемешанный слой. Пунктирная линия показывает критическую глубину (КГ)

В верхней части КПС часто наблюдались пики градиентов плотности, солёности и температуры, указывающие на наличие временных ВКС наиболее заметных на профилях температуры. В приведенном примере его глубина составляла 15 м (Рис. 3.4b). Глубина временных ВКС изменялась от 5 до 45 м, со средним значением  $20 \pm 1,3$  м. В холодные ( $23 \pm 2$  м) и регулярные годы ( $18 \pm 1,7$  м) средняя для января-февраля глубина ВКС различалась, но не столь существенно как медианы (25 и 15 м, соответственно). С точки зрения возможности роста водорослей ключевым параметром является не наличие временного ВКС как такового, а его положение относительно КГ. В холодные зимы КГ находилась глубже, чем временный ВКС в 26% рассмотренных АРГО профилей. В регулярные зимы такая ситуация наблюдалась в 47% профилей.

Таким образом, корректность гипотезы пульсирующего цветения подтверждается разными и независимыми фактами: наличие временных ВКС в зимнее время, расположенных выше КГ; влияние циклов перемешивания-стабилизация на появление пиков Хл; наличие «пульсов» цветения в течение зимы; разная фенология цветения фитопланктона в холодные и регулярные зимы.

Как и любая теория временной динамики, гипотеза пульсирующего цветения должна обладать прогностическими способностями. Крайне удачно, что после ее разработки, последующие 2016 и 2017 годы были диаметрально противоположными по зимним метеословиям. В теплое 2016 г (ТПМ в феврале 8,0 и 8,7 °С на Западе и Востоке), как и ожидалось, наибольшие величины Хл наблюдались в январе на Западе и в начале февраля на Востоке. Весенний пик отсутствовал. В холодном 2017 г (ТПМ в феврале 6,7 и 7,0 °С на Западе и Востоке) в обоих регионах, в соответствии с гипотезой пульсирующего цветения наблюдалась выраженные пики Хл в конце февраля - начале марта. Данные прогностические возможности могут быть использованы при моделировании сезонных изменений экосистемы Черного моря. Опираясь на среднесрочный прогноз региональной погоды, можно прогнозировать наличие или отсутствие весеннего пика развития фитопланктона и уровень количественного развития водорослей в зимнее время.

#### Глава 4. МЕЖГОДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ. РАНИЕЛЕТНЕЕ ЦВЕТЕНИЕ КОККОЛИТОФОРИД

Во всех районах Мирового океана массовое развитие кокколитофорид происходит благодаря одному виду *Emiliania huxleyi* (Paasche, 2002). Заметное присутствие *E. huxleyi* в фитопланктоне Черного моря многократно отмечалось как в шельфовых, так и в открытых водах (Морозова-Водяницкая, Белогорская, 1957; Белогорская, Кондратьева, 1965; Георгиева, 1993, Маньковский и др., 1996; Суханова, 1995; Moncheva, Krastev, 1997; Uysal et al., 1998; Eker et al., 1999; Eker-Develi, Kideys, 2003; Теренько, Теренько, 2008, Микаэлян и др., 2005, 2011; Стельмах и др., 2009; Ясакова, Станичный, 2012; Stel'makh, 2013; Yasakova et al., 2017). Их численность в максимуме измерялась сотнями клеток в литре. С начала 1980-х гг. кокколитофориды все чаще появлялись в значительном количестве. Большую численность *E. huxleyi* в открытых водах отмечали в разные сезоны. Так, массовое развитие *E. huxleyi* наблюдали в ноябре (Суханова, 1995), декабре-январе (Берсенева и др., 2004; Krupatkina et al., 1991), феврале (Белогорская, Кондратьева, 1965; Сорокин, 1982) марте (Никишина и др., 2017), апреле (Морозова-Водяницкая, Белогорская, 1957; Eker-Deverli, Kideys, 2003). Эти явления наблюдали не регулярно. При этом, максимальная численность *E. huxleyi*, как правило, не превышала  $1 \times 10^6$  клеток  $л^{-1}$ .

По данным спутниковых наблюдений, массовое развитие кокколитофорид регистрируется каждый год со значительными различиями в интенсивности и охвате морской акватории (Cokacar et al., 2001, 2004; Kopelevitch et al., 2008, 2012, 2014; Буренков и др., 2011). Площадь, занимаемая массовым развитием кокколитофорид, занимает от 40 до 60% акватории моря. Полевые наблюдения показали, что в мае-июне практически всегда максимальная численность превышает  $1 \times 10^6$  клеток  $л^{-1}$ , а в некоторые годы, как на шельфе, так и в открытых водах она достигает  $4-10 \times 10^6$

клеток  $л^{-1}$  (Eker-Deverli, Kideys, 2003; Берсенева и др., 2004; Микаэлян и др., 2005, 2011; Ясакова, Станичный, 2012). Цветение начинается в середине мая и после июньского пика идет на спад.

Согласно спутниковым данным по содержанию кальцита (PIC), полученным с 1998 по 2013 г для района Центр, массовое развитие кокколитофорид наблюдалось в мае-июне во все годы. Самые интенсивные цветения были отмечены в восточной части моря. В некоторые годы цветение начиналось в центре моря и распространялось к берегам. Однако чаще цветение развивалось на шельфе и в зоне континентального склона в восточной и северо-восточной частях моря, иногда захватывая часть турецкого побережья.

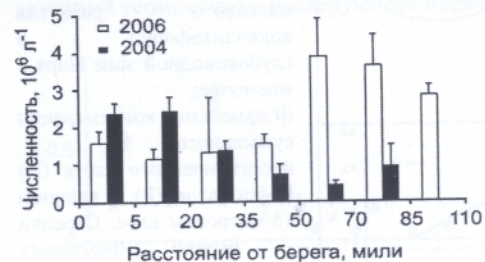


Рисунок 4.1

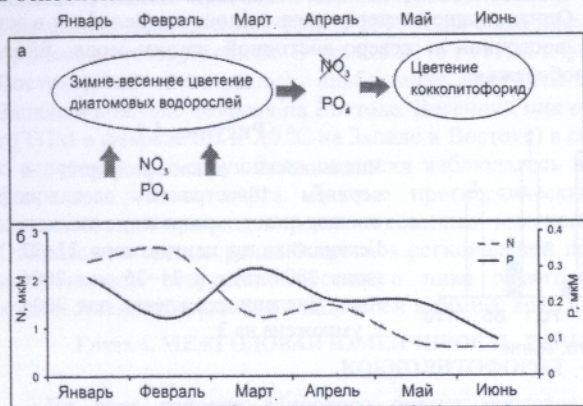
Численность кокколитофорид в верхнем 10-метровом слое на стандартном разрезе от г. Геленджика до центра моря 21–22 июня 2004 года и 24–25 мая 2006 года. Численность клеток для 2004 г. умножена на 3

Значительные различия в пространственном распределении численности кокколитофорид наблюдались и по полевым наблюдениям. Так, в 2004 году, на разрезе от берега в районе города Геленджика до центра восточной части моря, наибольшее количество кокколитофорид было зарегистрировано в 30-мильной шельфово-склоновой зоне (Рис. 4.1). Численность клеток в этом районе ( $0,7 \times 10^6$  клеток  $л^{-1}$ ) была в несколько раз выше, чем в центральной части моря ( $0,2 \times 10^6$  клеток  $л^{-1}$ ). В 2006 году наблюдалось обратное распределение. Наибольшая численность клеток ( $4,1 \times 10^6$  клеток  $л^{-1}$ ) была отмечена в 60 милях от берега. Наблюдаемая особенность цветения кокколитофорид в Черном море указывает на вероятно разные драйверы и/или природные механизмы определяющие динамику фитопланктона в шельфово-склоновой зоне и центральных районах моря.

Проведенный в настоящей работе 16-летний анализ межгодовой изменчивости PIC, а также полевые данные, показали, что цветение кокколитофорид на периферии моря развивается независимо от центральных районов. Только в течение 5 лет из 16 (30%) высокие значения PIC наблюдались в Центре, тогда как в шельфово-склоновой зоне цветение кокколитофорид наблюдалось почти каждый год. Поэтому, анализ факторов, определяющих межгодовую изменчивость майско-июньского развития кокколитофорид, был проведен отдельно для шельфово-склоновых районов и центральной части моря.

**Центральная часть моря.** С учетом физиологических свойств кокколитофорид и особенностей гидрохимической структуры глубоководного бассейна Черного моря, теоретическая схема массового развития кокколитофорид в мае-июне может быть представлена следующим образом (Рис. 4.2а). Зимой, благодаря

конвективному перемешиванию, в верхний слой из глубины идет поток «новых» биогенных элементов, на которых развивается зимне-весеннее цветение диатомовых водорослей. Однако, этот поток сильно дисбалансирован в сторону фосфора т.к. соотношение N:P в пикноклине составляет 5-7 (Глава 2). Это означает, что азот находится в относительном минимуме и, в первую очередь, потребляется в верхнем слое к концу зимнего или весеннего цветения водорослей. В то же время P остается в относительном избытке.



**Рисунок 4.2**

а) Теоретическая схема массового развития кокколитофорид в глубоководной зоне моря в мае-июне;  
б) изменение концентрации суммарного неорганического азота (N) и фосфатов (P) в верхнем 15-метровом слое. Стрелки - потоки биогенных элементов в зоне фотосинтеза

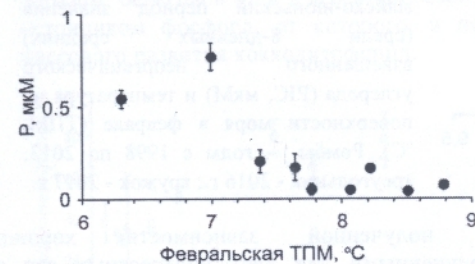
Далее экосистема переходит на регенерационные потоки, потребляя и возобновляя биогенные элементы в соотношении близком к соотношению Редфилда 16:1. При этом P продолжает оставаться высокой в верхнем слое. Благодаря этой избыточной P и формируется массовое развитие кокколитофорид, которые потребляют его в не пропорционально большом количестве (Riegman et al., 2000; Litchman et al., 2006). После цветения кокколитофорид в мае-июне избыточное количество фосфора исчезает из верхних слоев воды. Соответственно, чем холоднее зима, тем интенсивнее поток «новых» биогенных элементов в зону фотосинтеза и тем интенсивнее цветение кокколитофорид в мае-июне.

Данной схеме соответствуют изменения в составе и количестве биогенных элементов в верхнем слое моря в первой половине года. Многолетнее осреднение за период с 1984 по 2014 год показало, что значения N максимальны в зимний период (Рис. 4.2б). Основная доля, около 60%, приходится на нитратный азот. В марте-апреле N резко снижается. Поток глубинных нитратов практически прекращается, регенерационный поток возрастает (Кривенко, Пархоменко, 2015). В результате доля аммонийного азота в N составляет 85%. При этом N остается высокой, более 1 мкМ (Рис. 4.2б). И только к маю органическое вещество в массе уходит из ВКС. Как следствие, N резко снижается до уровня 0,5 мкМ. На этом фоне значения P, начиная с зимы и до июня, находятся в пределах 0,2-0,3 мкМ. И только в июне, после массового потребления P кокколитофоридами, концентрация фосфатов в верхнем слое падает до летнего минимума 0,1 мкМ.

Представленная схема развития кокколитофорид в центральной части моря (Рис. 4.2) находит свое подтверждение во взаимосвязях между вышеописанными природными процессами. Так, сильная отрицательная корреляция была установлена между P и февральской ТПМ ( $r = -0,78$ ,  $n = 9$ ,  $p = 0,01$ ). После холодной зимы с февральской ТПМ менее  $7^\circ\text{C}$ , концентрация P достигала 0,5-0,8 мкМ, тогда как в остальные годы значения P были ниже 0,25 мкМ (Рис. 4.3). Это сказывалось и на отношении N:P, которое в очень холодный 2006 год было равно 2. В другие годы оно варьировало от 5 до 36. Таким образом, эта зависимость подтверждает, что чем холоднее зима и интенсивнее поток биогенных элементов в КПС, тем больше фосфатов содержится в верхнем фотосинтетически активном слое (ФАС = ВКС + сезонный термоклин) в последующие месяцы.

**Рисунок 4.3**

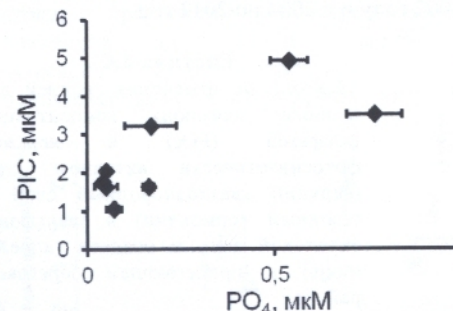
Зависимость концентрации фосфатов (P, мкМ) в верхнем 25-метровом слое в апреле-мае от интенсивности зимней конвекции (февральская температура на поверхности моря, ТПМ) в северо-восточной части моря



В течение 7 лет, для которых имелись данные по P, средняя PС варьировала от 1 до 5,1 мкМ (Рис. 4.4). Между среднегодовой PС и концентрацией фосфатов в ФАС была установлена положительная статистически значимая корреляция ( $r = 0,78$ ,  $n = 7$ ,  $p = 0,04$ ). Самые высокие значения PС наблюдались в годы с P, превышающей 0,4 мкМ, что соответствует концентрации, не лимитирующей рост *Emiliana huxleyi* (Riegman et al., 2000).

**Рисунок 4.4**

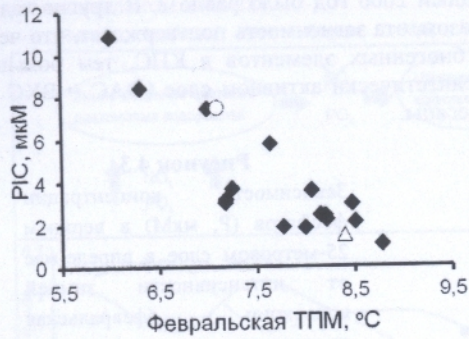
Зависимость межгодовых вариаций интенсивности цветения кокколитофорид от концентрации фосфатов. Среднее значение за май-июнь взвешенного неорганического углерода (PС, мкМ) и концентрации фосфатов ( $\text{PO}_4$ , мкМ) в фотосинтетически активном слое (верхний квази-однородный слой + сезонный термоклин) в центральной части моря



Таким образом, положительная зависимость P от интенсивности зимней конвекции (Рис. 4.3), с одной стороны, и зависимость количества кокколитофорид от P (Рис. 4.4), с другой стороны, подтверждают действенность предложенной

теоретической схемы массового развития кокколитофорид в мае-июне (Рис. 4.2). Этот механизм настолько определяет развитие кокколитофорид, что он проявляется и в непосредственной связи между зимней температурой воды и интенсивностью цветения водорослей (Рис. 4.5;  $r = -0,86$ ,  $n = 16$ ,  $p < 0,01$ ). Эта связь была отмечена ранее (Буренков и др., 2011; Mikaelyan et al., 2015), однако, ее теоретическое обоснование предложено впервые.

Рисунок 4.5



Зависимость межгодовых вариаций интенсивности цветения кокколитофорид от интенсивности зимней конвекции. Максимальные за майско-июньский период значения (среди 8-дневных средних) взвешенного неорганического углерода (PIC, мкМ) и температура на поверхности моря в феврале (ТПМ, °C). Ромбы - годы с 1998 по 2013; треугольник - 2016 г.; кружок - 2017 г

Прогностические возможности полученной зависимости хорошо иллюстрируется данными по PIC, полученными для двух контрастных лет с разными зимами 2016 и 2017. Величины максимальных PIC за 2016 и 2017 годы хорошо укладываются в ранее полученную зависимость PIC от зимней температуры (Рис. 4.5), что позволяет использовать ее в качестве регрессии для прогноза интенсивности раннелетнего цветения кокколитофорид.

**Шельфово-склоновая зона моря.** Исследования межгодовых изменений фитопланктона были проведены в районе шельфа и континентального склона с глубиной дна от 50 м до 1500 м у Кавказского побережья (Глава 1). Данные были собраны в течение 10 лет в мае-июне в 2002 году и с 2004 по 2012 год.

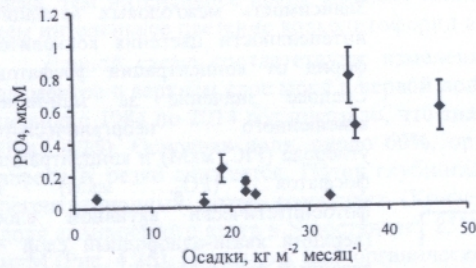


Рисунок 4.6

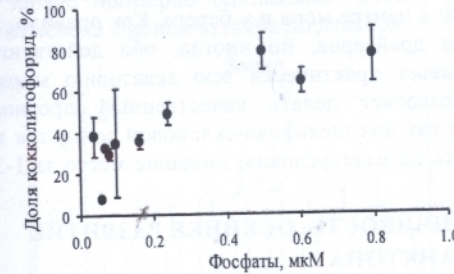
Межгодовые изменения средней для периода май-июнь концентрации фосфатов ( $PO_4$ ) в верхнем фотосинтетически активном слое (верхний квазигомогенный слой + сезонный термоклин) в шельфово-склоновой зоне и осадков (апрель-июнь) в прилегающем береговом районе

Теоретическая схема развития кокколитофорид в мае-июне в центральной зоне моря предполагает связь концентрации фосфатов в верхнем слое с интенсивностью зимней конвекции (Рис. 4.6). Зимняя конвекция проходит и на периферии глубоководного бассейна, хотя и с меньшей интенсивностью (Oğuz, 2008;

Belokopytov, 2011), что делает теоретически возможным существование сходной зависимости. Однако никакой корреляции между этими параметрами не наблюдалось ( $r = -0.1$ ). В то же время, концентрация фосфатов в апреле-июне в шельфово-склоновой зоне в районе г. Геленджик была положительно связана с осадками в прилегающем береговом районе (Рис. 4.6;  $r = 0,72$ ,  $n = 10$ ,  $p < 0,02$ ).

Существенным источником P и N в весенний сезон в прибрежной зоне является речной сток. В целом, в сезон паводка суммарный сток кавказских рек достаточно велик, чтобы вызвать заметное распреснение вод в прибрежных и шельфовых водах. В случае продолжительных осадков, соленость в поверхностном слое заметно снижается на обширной акватории до 40 км от берега более чем на 1 (Кривошея и др., 2004). Это распреснение сопровождается выносом биогенных элементов. Таким образом, береговой сток в весенний сезон, по всей вероятности, является основным источником фосфора, от которого, в первую очередь, зависит интенсивность массового развития кокколитофорид.

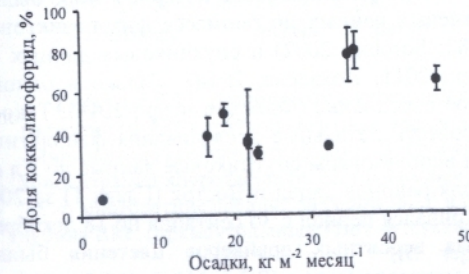
Рисунок 4.7



Межгодовая зависимость среднесезонной (май-июнь) доли кокколитофорид в суммарной биомассе фитопланктона от концентрации фосфатов в верхнем фотосинтетически активном слое (верхний квазигомогенный слой + сезонный термоклин) в шельфово-склоновой зоне

Так же как и в центральных районах моря, количество кокколитофорид и их представительство в суммарной биомассе фитопланктона зависели от концентрации фосфатов (Рис. 4.7;  $r = 0,89$ ,  $n=10$ ,  $p < 0,01$ ). Благодаря зависимости от берегового стока, проявляется непосредственная связь интенсивности цветения кокколитофорид с уровнем осадков в регионе. Так, доля кокколитофорид в суммарной биомассе фитопланктона положительно зависела от количества осадков в прилегающем береговом районе (Рис. 4.8;  $r = 0,88$ ,  $n = 10$ ,  $p < 0,01$ ).

Рисунок 4.8



Зависимость среднесезонной (май-июнь) доли кокколитофорид в суммарной биомассе фитопланктона в верхнем фотосинтетически активном слое (верхний квазигомогенный слой + сезонный термоклин) в шельфово-склоновой зоне от среднего (апрель-июнь) количества осадков в прилегающем береговом районе

Таким образом, можно заключить, что независимо от источника происхождения и в центральных районах и в шельфово-склоновой зоне северо-восточной части моря ключевым фактором, определяющим интенсивность развития кокколитофорид в мае-июне, является неорганический фосфор. Однако непосредственные драйверы межгодовой изменчивости интенсивности цветения этих водорослей в этих районах разные. В шельфово-склоновой зоне моря (до изобаты 1500 м или 15-20 км от берега) его источником, в основном, служит береговой сток, влияние которого ослабевает по мере удаления от берега. В центральной части моря, пополнение запасов неорганического фосфора в зоне фотосинтеза происходит за счет зимней конвекции. Как следствие, цветение кокколитофорид на шельфе и в центре моря происходит независимо друг от друга. Это заключение подтверждается данными, полученными после разработки данной теоретической схемы. В конце мая 2016 г был выполнен разрез от центра восточного циклонического круговорота до шельфа в районе г. Геленджика. В распределении численности кокколитофорид вдоль разреза выделялись две области с повышенной концентрацией водорослей: в центре моря и у берега. Как правило, в определенный год доминирует один из драйверов, но иногда, оба действуют одновременно, и тогда цветение охватывает практически всю акваторию моря. Разработанная теоретическая схема позволяет делать качественный прогноз интенсивности цветения кокколитофорид как для шельфово-склоновой зоны, так и для центральной акватории моря, опираясь на метеоусловия, имевшие место за 1-3 месяца до начала данного явления.

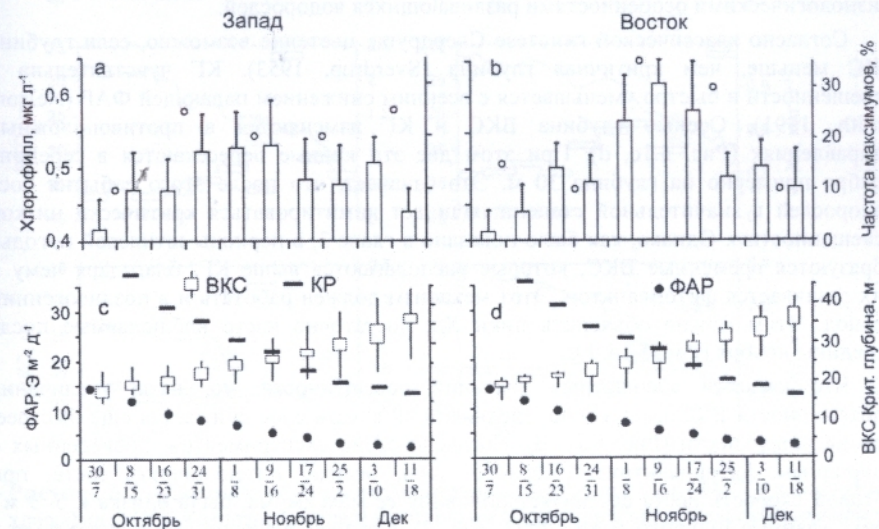
### Глава 5. МЕЖГОДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ. ОСЕННЕЕ РАЗВИТИЕ ФИТОПЛАНКТОНА

В отличие от зимне-весеннего цветения фитопланктона и раннелетнего развития кокколитофорид, физические процессы, лежащие в основе осеннего цветения хорошо известны. Это заглупление ВКС, размытие сезонного термоклина и интенсификация потока биогенных элементов. Однако, хотя осеннее цветение водорослей и рассматривалось ранее, детальное исследование фенологии и параметризация этого природного феномена не проводились. Большинство исследований было выполнено в прибрежных водах и лишь немногие в открытом море (см. обзоры: Sorokin, 2002; Нестерова и др., 2008).

Общие представления о осеннем цветении фитопланктона в Черном море были получены с помощью разрозненных полевых данных по биомассе фитопланктона (обзоры: Сорокин, 1982; Георгиева, 1983; Sorokin, 2002) и спутниковых данных с месячным осреднением (Буренков и др., 2011; Ковалёва, 2014). Только в одной работе было использовано двухнедельное осреднение (Финенко и др., 2014). Такое временное разрешение не позволяло провести детальные исследования фенологии этого явления. В настоящей работе были использованы спутниковые данные по Хл с 8-дневным разрешением, полученные для районов Запад и Восток (Глава 1) за 20-летний период с 1997 по 2016 г. Рассматривался период с 30 сентября по 18 декабря (10 изображений в год). Для анализа вероятных драйверов цветения были использованы данные по концентрации макроэлементов ( $PO_4^{+}$ ,  $NO_3^{-}$ ,  $NO_2^{-}$ ,  $NH_4^{+}$  и Si), которые были получены с сентября по ноябрь на станциях с глубиной дна более

1000 м. Такие данные имелись для 10 лет (1998 – 2001, 2004, 2007, 2008, 2011-2013) на 196 станциях. Ежедневная глубина ВКС для всего рассмотренного 20-летнего периода была рассчитана по численной модели (Глава 1).

Средние значения Хл для периода с октября по декабрь варьировали по годам в 3,3 раза от 0,29 до 0,86  $мгг\ л^{-1}$ . Многолетнее осреднение показало, что значения Хл постепенно увеличивались с начала октября, достигая максимума в первой половине ноября как на Западе, так и на Востоке (Рис. 5.1а, б). Средняя величина Хл для периода максимума, приходящегося на 1-16 ноября, составляла  $0,59 \pm 0,02\ мгг\ л^{-1}$  для Запада и  $0,53 \pm 0,02\ мгг\ л^{-1}$  для Востока, что на 39% и 20% было выше, чем для периода 1-15 октября (оба t-теста,  $df = 78$ ,  $p < 0,05$ ). Осенний максимум Хл в конкретный год мог приходиться на любой из 8-дневных периодов с октября по декабрь. При этом среднестатистический максимум Хл чаще всего наблюдался в ноябре и декабре (Рис. 5.1а, б). Самая высокая частота встречаемости максимума (30-35%) на Востоке была зафиксирована в первой половине ноября, тогда как на Западе примерно одинаковая частота встречаемости максимума (20-25%) была отмечена с конца октября по декабрь.



**Рисунок 5.1** – Динамика концентрации хлорофилла, фотосинтетически активной радиации (ФАР) и глубины верхнего квазиоднородного слоя (ВКС) на Западе и Востоке. Многолетние средние (столбцы) и частота встречаемости максимумов (пустые кружки) концентрации хлорофилла (а, б), где каждый столбец есть среднее за 20 лет наблюдений; (с, д) многолетние средние значения ФАР в среднем для ВКС (черные точки), расчетная глубина ВКС (прямоугольники «Box-Whisker»: мин., 0,25, 0,75, макс.) и критическая глубина (КГ, черточки)

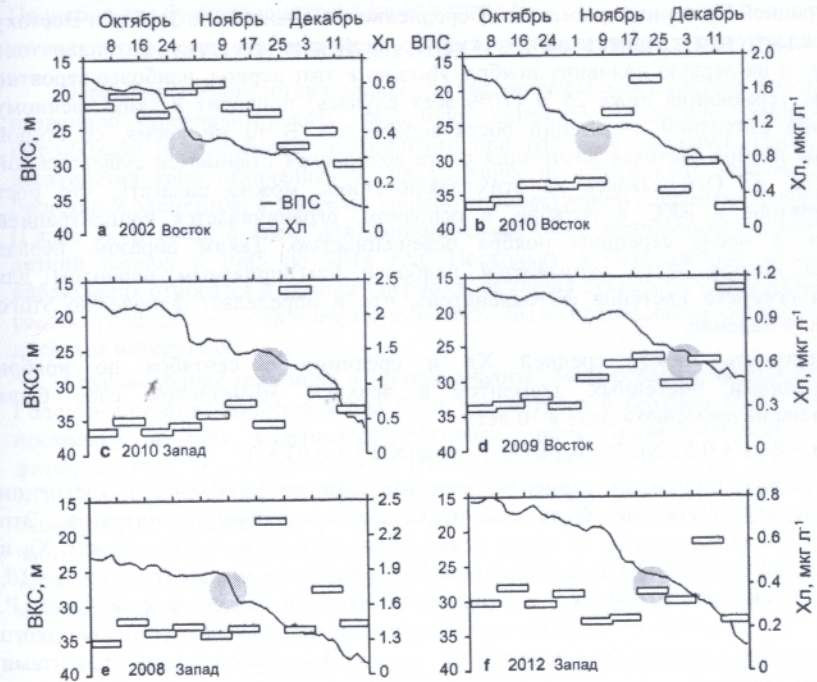
В течение осени происходило заметное снижение падающей ФАР. Она снижалась в 3,3 раза с  $29 \pm 0,9 \text{ Э м}^{-2} \text{ день}^{-1}$  в начале октября до  $13 \pm 0,5 \text{ Э м}^{-2} \text{ день}^{-1}$  в середине ноября и до  $8,7 \pm 0,4 \text{ Э м}^{-2} \text{ день}^{-1}$  в середине декабря. За тот же период времени средняя ФАР в ВКС снижалась еще резче в 5,7 раз с  $13,7 \text{ Э м}^{-2} \text{ день}^{-1}$  в начале октября до  $2,4 \text{ Э м}^{-2} \text{ день}^{-1}$  в середине декабря (Рис. 5.1с, d). КГ уменьшалась с 40 м в середине октября до 17 м в середине декабря (Рис. 5. 1с, d).

В предыдущих исследованиях, основанных на ежемесячном осреднении, осенний максимум Хл, в основном, отмечали в ноябре (Буренков и др., 2011; Демидов, 2008; Копелевич и др., 2002; Oğuz et al., 2003; Unev et al., 2002) и менее часто в сентябре и октябре (Chu et al., 2005; Unev et al., 2002). Результаты настоящего исследования, основанные на 8-дневном осреднении, соответствуют этим наблюдениям, но позволяют точнее определить период максимальных Хл - первая половина ноября. Среднестатистический пик осеннего цветения фитопланктона в первой половине ноября является характерной чертой фенологии этого явления. Следовательно, приуроченность пика цветения к этому периоду должна быть обусловлена определенными свойствами окружающей среды и физиологическими особенностями развивающихся водорослей.

Согласно классической гипотезе Свердрупа, цветение возможно, если глубина ВКС меньше, чем критическая глубина (Sverdrup, 1953). КГ чувствительна к освещенности и быстро уменьшается с осенним снижением падающей ФАР (Nelson, Smith, 1991). Осенью глубина ВКС и КГ изменяются в противоположных направлениях (Рис. 5.1с, d). При этом две эти кривые пересекаются в середине ноября примерно на глубине 30 м. Это означает, что после этого события рост водорослей в значительной степени начинает лимитироваться критически низкой освещенностью. Однако, как было показано в главе 3, в периоды штилевой погоды, образуются временные ВКС, которые располагаются выше КГ, благодаря чему в них развивается фитопланктон. Этот механизм должен работать и в позднеосенний период. Этим можно объяснить пики Хл, достаточно часто наблюдаемые после середины ноября (Рис. 5.1а, b).

Что касается абсолютных значений освещенности, то, из-за увеличения протяженности ВКС по глубине, средняя ФАР в этом слое снижается еще быстрее, чем на поверхности (Рис. 5.1с, d). Согласно серии экспериментов, проведенных с природным фитопланктоном Черного моря, осенью интенсивность света, при которой скорость роста составляет половину ее максимума, была близка к  $5 \text{ Э м}^{-2} \text{ день}^{-1}$  (данные Финенко и др., 2002, рис. 2). Среднее значение этого показателя в ВКС до середины ноября превышало  $5 \text{ Э м}^{-2} \text{ день}^{-1}$ . Это означает, что освещенность в этот период существенно не лимитировала рост фитопланктона в ВКС. Во второй половине ноября и начале декабря среднее значение ФАР в ВКС снижалось до  $3,2 \text{ Э м}^{-2} \text{ день}^{-1}$ . При таком освещении скорость роста фитопланктона составляет примерно одну десятую от максимума (Финенко и др., 2002), что указывает на очень сильную световую лимитацию роста водорослей. Это также свидетельствует в пользу предположения о развитии фитопланктона во временном мелком ВКС в этот период. По-видимому, только таким образом, водоросли могут избежать негативного воздействия низкой освещенности.

К началу ноября глубина ВКС достигала 25 м (Рис. 5.2с, d). Анализ вертикального распределения абиотических параметров показывает, что это событие может являться критической точкой для развития осеннего цветения. Так, согласно осредненному профилю для октября, концентрация нитратов незначительно возрастает с 0,4 до 0,5 мкМ в верхнем 25-м слое. Ниже глубины 25 м концентрация нитратов резко увеличивается до 0,8 мкМ. Следовательно, эрозия термоклина ниже этой глубины в начале ноября приводит к заметному росту концентрации питательных веществ в ВКС.



**Рисунок 5.2** – Динамика глубины верхнего квазиоднородного слоя (ВКС) и концентрации хлорофилла (Хл) в западном (Запад) и восточном (Восток) районах. Полосы показывают 8-дневные средние Хл. Линия обозначает нижнюю границу ВКС. Серая область показывает период времени, когда эрозия сезонного термоклина заглублялась ниже 25 м

Таким образом, достижение нижней границы ВКС глубины 25 м принципиально меняет гидрохимические условия среды с точки зрения роста водорослей. Этот процесс можно увидеть при сопоставлении Хл на поверхности моря и глубины ВКС в осенний период. Такой анализ был проведен для всех лет (по 20 лет для Востока и Запада). Примеры такого сопоставления наглядно иллюстрируют взаимосвязь между определенной глубиной ВКС и пиками Хл (Рис. 5.2). В большинстве (70%) случаев за заглублением ВКС ниже 25 м следовал



осенний максимум Хл, который наблюдался в течение текущего или следующего 8-дневного временного интервала (Рис. 5.2а-г). Семь из восьми цветений фитопланктона с величиной Хл более  $1 \text{ мкг л}^{-1}$  происходили именно в такой ситуации. Фактически, эрозия термоклина ниже глубины 25 м определяла фенологию осеннего цветения водорослей. Существенно, что в 70% случаев заглупление ВКС ниже 25 м происходило в период с 1 по 16 ноября.

Таким образом, фенология осеннего развития фитопланктона определяется комбинацией двух факторов лимитирующих рост водорослей: освещенностью и концентрацией биогенных элементов. Осреднение всех данных по Западу и Востоку подтверждает, что среднестатистический осенний пик цветения фитопланктона приходится на первую половину ноября. Именно в этот период, наиболее вероятно размытие термоклина ниже 25 м (70% всех случаев) приводит к существенному смягчению нитратной лимитации роста водорослей. В то же время, со второй половины ноября световая лимитация роста водорослей становится существенной (Рис. 5.1с, d). Основываясь на этих заключениях, можно полагать, что рост фитопланктона в ВКС в октябре, в основном, ограничивается концентрацией нитратов, а после середины ноября освещенностью. Таким образом, первая половина ноября часто оказывается наиболее благоприятным периодом для развития осеннего цветения фитопланктона, что и определяет фенологию этого природного явления.

Зависимость между средней Хл и средними с сентября по ноябрь концентрациями биогенных элементов в верхнем 30-метровом слое была исследована на временном ряде в 10 лет:

$$\text{Хл} = 0.24 + 0.55(\text{NO}_3) + 0.24(\text{PO}_4) - 0.06(\text{NH}_4) + 0.03(\text{Si}).$$

Среди всех биогенных элементов максимальные коэффициенты в уравнении множественной регрессии были получены для концентрации нитратов. Это указывает на определяющее влияние этого соединения азота на Хл. Между Хл и концентраций нитратов была найдена прямая линейная зависимость ( $r = 0.69$ ,  $n = 10$ ,  $p < 0.05$ ). Также положительное, но, меньшее по величине, воздействие оказывала Р. Отметим, что в отличие от нитратов этот эффект был обнаружен только для одного из алгоритмов расчета Хл. Связи Хл с другими биогенными элементами установлено не было.

В случае осеннего цветения значения Хл часто превышают таковые для марта. Цветение наблюдается по всей глубоководной акватории моря, что свидетельствует о общечерноморском масштабе этого явления (Mikaelyan et al., 2017). Поскольку цветение диатомового планктона не может основываться только на регенерированных азотных соединениях (Harrison, 1980), в фотическую зону должны в больших количествах поступать «новые» биогенные элементы. Это подтверждается сильной положительной зависимостью, которая была установлена между Хл и долей нитратов в суммарном неорганическом азоте в верхнем 30-метровом слое ( $r = 0.71$ ,  $n = 10$ ,  $p < 0.05$ ). В основном, эта зависимость была обеспечена областью наиболее высоких значений Хл. Они наблюдались в случаях, когда доля нитратов в суммарном неорганическом азоте превышала 40%. Это согласуется с тем, что рост фитопланктона в поверхностном слое в открытых водах

Черного моря лимитирован, прежде всего, неорганическим азотом (Кривенко, 2008; Yaulya et al., 2001). Кроме того, нитраты являются единственным биогенным элементом, чья концентрация влияет на световые кривые фотосинтеза в поверхностном слое Черного моря (Финенко и др., 2002). Поэтому любое повышение концентрации нитратов стимулирует рост фитопланктона, и, в первую очередь, крупноклеточных диатомовых водорослей. Однако механизм, определяющий межгодовую изменчивость концентрации нитратов в верхнем слое в осеннее время, не совсем ясен и обсуждается в настоящее время на уровне гипотезы. Подробно она будет рассмотрена ниже в главе 6.

## Глава 6. ГОДОВАЯ СУКЦЕССИЯ ФИТОПЛАНКТОНА

Осреднение многолетних данных по таксономическому составу фитопланктона позволило проанализировать сезонную динамику. Решение данной задачи потребовало определенных ограничений при работе с данными. Последние три десятилетия явно отличались от предыдущих по глубинным запасам и составу биогенных элементов, а также по уровню количественного развития фитопланктона (Глава 2). В связи с этим, для данной задачи были использованы данные за 30-летний период с 1985 по 2014 год. Поскольку в базе данных лишь счетные наблюдения относятся к зимнему периоду, сезонная сукцессия фитопланктона была рассмотрена для периода с марта по ноябрь. Было использовано осреднение по 15-дневным интервалам.

Глубоководная зона моря в данном анализе была ограничена изобатой 200 м. Годовая динамика фитопланктона была рассмотрена в верхнем 50-метровом слое, поскольку в нем содержится основная часть физиологически активного фитопланктона. Этот слой включал ВКС, сезонный термоклин до ХПС и частично ХПС в центральной части моря. Среди биогенных элементов, основное внимание было уделено соединениям неорганического азота. В теплый период года основная часть первичной продукции создается в ВКС и в верхней части сезонного термоклина (Ведерников, Демидов, 1997). Обычно эти слои занимают верхний 25-метровый слой. Поэтому сезонные изменения содержания биогенных элементов были рассмотрены в этом слое.

Численность и биомасса водорослей быстро меняются в ответ на изменения среды. Эпизодические полевые наблюдения могут прийти на уникальные пиковые значения количественных показателей развития фитопланктона. Поэтому осреднение численных показателей за короткий период времени может существенно исказить средние значения. В отличие от абсолютных количественных показателей, видовая (или групповая) структура фитопланктона является более стабильным и надежным параметром для сравнения сообществ планктонных водорослей по сезонам. Этот нормированный параметр (доля в суммарной биомассе) был использован для выделения сезонов в годовой сукцессии. Полумесечные периоды были сгруппированы по доле 48 основных видов водорослей в суммарной биомассе фитопланктона. На диаграмме сходства выделяются пять сезонов с близкой видовой структурой (Рис. 6.1): «Весна», «Поздняя весна», «Раннее лето», «Лето» и «Осень». Далее в тексте, для отличия от календарных сезонов, название выделенных сезонов будет начинаться с прописных букв.

Фенология многих явлений массового развития водорослей, которые определяют общий ход годовой сукцессии фитопланктона, в первую очередь, обусловлена метеословиями в зимний период (Глава 3, 4). Следовательно, можно ожидать, что и сезонные изменения количества и структуры фитопланктона будут, в значительной степени, связаны с интенсивностью зимней конвекции. В качестве индикатора интенсивности этого процесса была использована средняя за февраль ТПМ (самый холодный месяц). Зимы были определены как «холодные», если средняя ТПМ в феврале была ниже 25%-го перцентиля температур за весь период наблюдений. Поскольку западная и восточная части моря несколько отличаются по зимней температуре, эта граница составила 6,2 °С для Запада и 6,67 °С для Востока. Остальные 75% зим считались «регулярными».

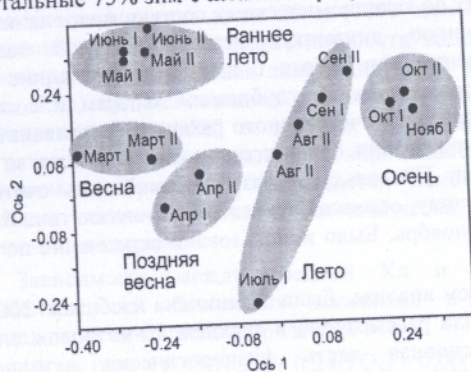


Рисунок 6.1

Диаграмма сходства (многочерное шкалирование, индекс сходства Брей-Кертис) полумесячных периодов, сгруппированных по доле основных видов в суммарной биомассе фитопланктона. Дни месяца: от 1 до 15 (I), от 16 до 31 (II). Овалы показывают разные сезоны годовой сукцессии: Весна, Поздняя весна. Раннее лето. Лето и Осень

Зависимость годовой динамики видового состава фитопланктона от зимних погодных условий ранее не исследовалась. Согласно полученным результатам, разные виды преобладали в холодные и регулярные годы в большинстве сезонов (Табл. 6.1). Самая заметная разница была характерна для Весны. В холодные годы мелкие колониальные диатомовые водоросли, входящие в комплекс видов *Pseudo-nitzschia delicatissima* (средний объем клеток 620 мкм<sup>3</sup>), формировали цветение. Это соответствует I-ой стадии (из трех) сукцессии фитопланктона, характерной для умеренных районов (Margalef, 1958, 1978). В регулярные годы цветение фитопланктона происходит зимой (Глава 3). Это цветение формируется, как правило, также диатомовыми водорослями, что ранее неоднократно наблюдалось в январе-феврале (Георгиева, 1993; Mikaelyan, 1995; Churilova et al., 2017). Анализ долговременных изменений Хл в центральной части моря показал, что в холодные годы весеннее цветение водорослей происходит в конце февраля или в марте, тогда как в регулярные годы оно практически отсутствует, а массовое развитие фитопланктона происходит в декабре-январе (Глава 3). Таким образом, в регулярные годы I-я стадия сукцессии проходит еще зимой.

В холодные годы, стадия II, представленная диатомовыми водорослями со средними или большими по объему клетками, такими как *Ditylum brightwellii* (67000 мкм<sup>3</sup>), *Coscinodiscus granii* (560000 мкм<sup>3</sup>) и *Chaetoceros curvisetus* (1820 мкм<sup>3</sup>), наблюдалась совместно со I-ой стадией Весной и Поздней Весной. В регулярные

годы стадия II в весенний период практически отсутствовала. Только немногие виды диатомовых водорослей, такие как *Chaetoceros compressus* (2400 мкм<sup>3</sup>) и *Proboscia alata* (36000 мкм<sup>3</sup>), присутствовали в фитопланктоне в качестве субдоминантов (Табл. 6.1). Следует отметить, что многие авторы отмечали преобладание крупных диатомовых водорослей *P. alata*, *Pseudosolenia calcar-avis* (115000 мкм<sup>3</sup>) в марте и апреле (Суханова и др., 1991; Krupatkina et al., 1991; Георгиева, 1993; Mikaelyan, 1995; Eker-Develi, Kideys, 2003; Берсенева и др., 2004). Эти исследования проводились, главным образом, в период холодного регионального климата с середины 1980-х до середины 1990-х годов, когда преобладали холодные зимы (Рис. 2.1). Вполне закономерно, что эти наблюдения соответствуют описанной схеме для холодных лет, когда диатомовые водоросли определяют структуру фитопланктона Весной и Поздней Весной.

Таблица 6.3 – Доминирующие таксоны и субдоминанты, их средняя доля в суммарной биомассе фитопланктона (% Б) и индекс разнообразия Шеннона-Уивера (Н\*) в течение 5 выделенных сезонов в холодные и регулярные годы.

Сезон	Холодные годы			Регулярные годы		
	Таксон	% Б	Н	Таксон	% Б	Н
Весна	<i>Pseudo-nitzschia delicatissima</i>	42.4	2.6	<i>Scrippsiella trochoidea</i>	18.1	3.3
	<i>Scrippsiella trochoidea</i>	6.8		<i>Emiliania huxleyi</i>	15.0	
	<i>Coccolithophore sp.</i>	6.4		<i>Ceratium tripos</i>	8.3	
	<i>Ditylum brightwellii</i>	3.7		<i>Chaetoceros compressus</i>	7.1	
Поздняя весна	<i>Scrippsiella trochoidea</i>	24.8	2.8	<i>Akashiwo sanguinea</i>	24.3	2.8
	<i>Pseudo-nitzschia delicatissima</i>	11.7		<i>Ceratium tripos</i>	12.5	
	<i>Glennodinium sp.</i>	8.2		<i>Scrippsiella trochoidea</i>	6.6	
Раннее лето	<i>Coscinodiscus granii</i>	7.9		<i>Emiliania huxleyi</i>	6.0	
	<i>Emiliania huxleyi</i>	38.9	2.5	<i>Emiliania huxleyi</i>	37.9	2.8
	<i>Proboscia alata</i>	19.5		<i>Proboscia alata</i>	14.1	
	<i>Glennodinium sp.</i>	6.7		Нанофлагелляты 4-6 мкм	6.7	
Лето	<i>Ceratium fusus</i>	5.7		<i>Akashiwo sanguinea</i>	6.5	
	<i>Pseudosolenia calcar-avis</i>	19.1	3.4	<i>Pseudosolenia calcar-avis</i>	34.6	2.8
	<i>Glennodinium sp.</i>	11.4		<i>Proboscia alata</i>	9.3	
	<i>Ceratium fusus</i>	7.7		<i>Ceratium fusus</i>	6.5	
Осень	<i>Emiliania huxleyi</i>	4.4		<i>Dactyliosolen fragilissimus</i>	4.4	
	<i>Pseudosolenia calcar-avis</i>	30.9	2.4	<i>Pseudosolenia calcar-avis</i>	42.7	2.3
	<i>Ceratium fusus</i>	20.9		<i>Prorocentrum micans</i>	12.3	
	<i>Prorocentrum sp.</i>	7.5		Нанофлагелляты 8-12 мкм	5.4	
	Нанофлагелляты 4-6 мкм	4.8		<i>Prorocentrum cordatum</i>	4.2	

\* индекс Шеннона-Уивера рассчитан по доли основных таксонов (81) в суммарной биомассе фитопланктона.

Стадия III годовой сукцессии, представленная жгутиковыми водорослями, главным образом, динофлагеллятами, в холодные годы была характерна для Поздней весны. Она проходила одновременно со стадией II. Ключевым видом была динофитовая водоросль *Scrippsiella trochoidea* (Табл. 6.1). В регулярные годы, стадия III, с элементами II-й стадии, наблюдалась уже Весной. В этом случае *S. trochoidea* также доминировала в фитопланктоне. Преобладание этого вида типично для марта и апреля (Георгиева, 1993; Eker et al., 1999). В Регулярные годы III-я

стадия была более продолжительной. Она продолжалась до Раннего лета со сменой доминирующих видов на *Akashiwo sanguinea*, *Ceratium tripos* и других динофлагеллят. Для регулярных лет также было характерным появление в заметном количестве *Emiliana huxleyi* Весной и Поздней весной.

В сезоне Раннее лето, в фитопланктоне преобладала кокколитофорид *Emiliana huxleyi* (Табл. 6.1). Этот соответствует многочисленным наблюдениям, зафиксировавшим массовое развитие этого вида в мае-июне (Ратькова, 1989; Георгиева, 1993; Eker-Develi, Kideys, 2003; Берсенева и др., 2004). По результатам настоящего исследования, существенной разницы в степени преобладания *Emiliana huxleyi* в холодные и регулярные годы не наблюдалось. В то же время, следует отметить, что в холодные годы вклад этого вида в суммарную биомассу фитопланктона часто достигал 90-95%, тогда как в регулярные годы он не превышал 60-70%. Еще одной характерной особенностью этого сезона было развитие диатомовой водоросли *Proboscia alata*.

Летом и Осенью в фитопланктоне преобладала крупноклеточная диатомовая водоросль *Pseudosolenia calcar-avis* (Табл. 6.1). В регулярные годы диатомовые водоросли были также представлены *Proboscia alata* и *Dactyliosolen fragilissimus*. Субдоминанты включали представителей всех основных групп водорослей: Субдоминанты включали представителей всех основных групп водорослей: динофлагеллят, нанофлагеллят и кокколитофорид. Преобладание *P. calcar-avis* неоднократно отмечали для летне-осеннего периода (Морозова-Водяницкая, 1957; Завьялова, Микаэлян, 1997; Eker et al., 1999; Берсенева и др., 2004). Часто этот вид сопровождался развитием *D. fragilissimus* (Суханова, Беляева, 1980; Микаэлян и др., 2002; Берсенева и др., 2004). В то же время, в летне-осенний сезон иногда доминировали мелкие жгутиковые водоросли (Ратькова, 1989) и динофлагелляты, в основном, из родов *Prorocentrum*, *Gymnodinium*, *Protoperidinium* (Суханова, Беляева, 1980; Uysal et al., 1996; Берсенева и др., 2004; Churilova et al., 2017). Несмотря на высокую изменчивость видового состава, можно сделать вывод о том, что пара диатомовых водорослей *P. calcar-avis* и *D. fragilissimus* часто составляли ядро биомассы фитопланктона в летне-осенний сезон.

Годовой ход биомассы основных групп фитопланктона заметно отличался в течение холодных и регулярных лет (Рис. 6.2 и 6.3). В холодные годы, после относительно небольшого развития фитопланктона зимой (Глава 3), диатомовые водоросли формировали мощное весеннее цветение с большой биомассой (в среднем около  $600 \text{ мкг л}^{-1}$ ). Далее, биомасса диатомовых водорослей уменьшалась к началу Раннего лета и оставалась на низком уровне в течение Лета с последующим увеличением Осенью (Рис. 6.2). Изменения биомассы диатомовых водорослей, в целом, хорошо соответствовали временной динамике  $\text{NO}_3$  и  $\text{NO}_3/\text{N}$  в верхнем 25-метровом слое. Оба параметра изменялись сходным образом, снижаясь от зимы к Раннему лету и увеличиваясь Осенью (Рис. 6.2).

В регулярные годы биомасса диатомовых водорослей была низкой Весной и Поздней весной (Рис. 6.3). Далее, в отличие от холодных лет, она увеличивалась, достигая больших величин Ранним Летом и Летом. Среднегодовая (без зимы) биомасса диатомовых водорослей в холодные годы ( $233 \text{ мкг л}^{-1}$ ) была в 2,4 раза выше, чем в регулярные годы ( $97 \text{ мкг л}^{-1}$ ). Весной уровень  $\text{NO}_3$  в холодные годы

(около  $0,3 \text{ мкМ}$ ) был выше, чем в регулярные годы (около  $0,2 \text{ мкМ}$ ). Отношение  $\text{NO}_3/\text{N}$  различалось аналогичным образом, составляя в эти годы  $0,42$  и  $0,13$ , соответственно. В регулярные годы увеличение биомассы диатомовых водорослей во второй половине года совпадало с увеличением как  $\text{NO}_3$ , так и  $\text{NO}_3/\text{N}$ . В среднем для периода с Раннего лета по Осень,  $\text{NO}_3$  и  $\text{NO}_3/\text{N}$  в течение регулярных лет были выше ( $0,47 \text{ мкМ}$  и  $0,37$ , соответственно), чем во время холодных лет ( $0,16 \text{ мкМ}$  и  $0,21$ , соответственно).

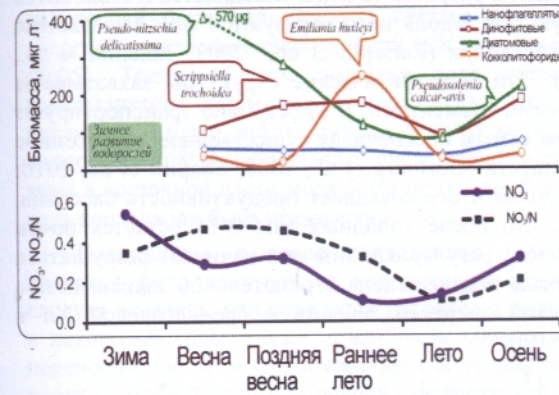


Рисунок 6.2

Холодные годы. Изменения биомассы основных групп водорослей, концентрации нитратов ( $\text{NO}_3$ ,  $\text{мкМ}$ ) и их доли в суммарном неорганическом азоте ( $\text{NO}_3/\text{N}$ ) в верхнем 25-метровом слое. На выносках показаны основные виды, формирующие биомассу. Зеленые прямоугольники обозначают уровень биомассы фитопланктона зимой

Массовое развитие диатомовых водорослей в открытых водах в летнее время отмечалось еще в 1940-1950-е годы (Морозова-Водяницкая, 1948; 1957). Однако, причина установлена не была. В регулярные годы это природное явление хорошо объясняется необычно высокими концентрациями  $\text{NO}_3$  и отношением  $\text{NO}_3/\text{N}$  в верхнем слое (Рис. 6.3), свидетельствующим о наличии природного механизма обеспечивающего приток нового азота в зону фотосинтеза.

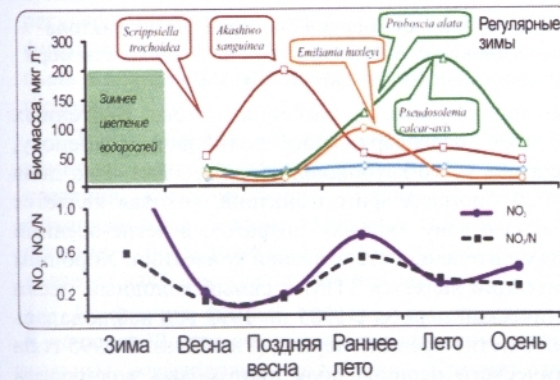
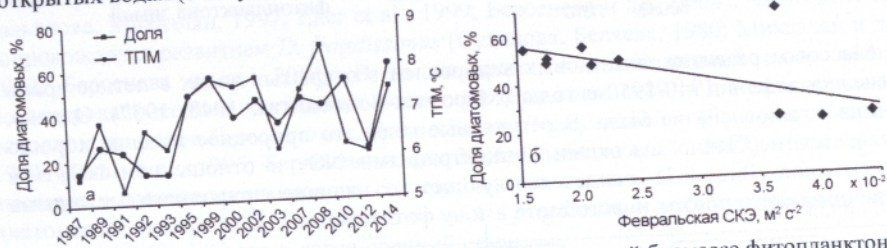


Рисунок 6.3

Регулярные годы. Изменения биомассы основных таксономических групп водорослей, концентрации нитратов ( $\text{NO}_3$ ,  $\text{мкМ}$ ) и их доли в суммарном неорганическом азоте ( $\text{NO}_3/\text{N}$ ) в верхнем 25-метровом слое. На выносках показаны основные виды, формирующие биомассу. Зеленые прямоугольники обозначают уровень биомассы фитопланктона в зимний период

Загадка появления новых нитратов в зоне фотосинтеза в летнее время года в регулярные годы может быть связана с особенностями мезомасштабной циркуляции в Черном море. Гипотеза о зависимости межгодовой изменчивости свойств

экосистем от гидродинамики бассейна была предложена ранее (Kubryakov et al., 2016). В глубоководном бассейне экмановская накачка в зимнее время, в основном, определяет интенсивность геострофических течений на протяжении почти всех следующих сезонов года (Зацепин и др., 2010; Kubryakov, Stanichny, 2015). Мощная экмановская накачка, характерная для холодных зим (Титов, 2004), разгоняет основное черноморское течение (ОЧТ) до максимальных скоростей. В первой половине года оно действует как динамический барьер между шельфом и глубоководным бассейном. Со временем скорость течения замедляется и становится бароклинно неустойчивым. В результате, вдоль него образуются мезомасштабные бароклинные и антициклонические вихри (Zatsepin et al., 2003; Зацепин и др., 2005; Kubryakov, Stanichny, 2015). Эти гидрофизические структуры захватывают шельфовую воду, богатую биогенными элементами, и эффективно транспортируют ее в центральный бассейн моря, тем самым обеспечивая существенное аллохтонное пополнение запаса питательных веществ (Ginsburg et al., 2000; Shapiro et al., 2010; Kubryakov et al., 2016), что в конечном итоге повышает продуктивность бассейна. Ключевым моментом является то, что после холодных зим ОЧТ остается почти ламинарным до осени, тогда как после регулярных зим оно начинает разрушаться уже в конце весны. Эта гипотеза была подтверждена отрицательной зависимостью между зимней средней кинетической энергией течений и среднегодовой Хл в открытых водах (Kubryakov et al., 2016).



**Рисунок 6.4** – Доля диатомовых водорослей в суммарной биомассе фитопланктона (доля) в период с августа по ноябрь в сравнении с: а) температурой на поверхности моря (ТПМ), б) средней кинетической энергией течений (СКЭ) в феврале

Гипотеза значительного для продуктивности бассейна потока биогенных элементов в центральную часть моря благодаря кросс-шельфовому переносу, находит свое подтверждение в масштабе всего глубоководного бассейна. Так, доля диатомовых водорослей в суммарной биомассе фитопланктона, которая является индикатором поступления в фотическую зону «новых» нитратов, в летне-осенний период отрицательно коррелировала с интенсивностью зимней конвекции. Хорошим показателем мощности зимней конвекции является ТПМ в самый холодный месяц года - февраль. В холодный климатический период с 1985 по 1993 год наблюдалась низкая доля диатомовых водорослей в летне-осенний период (Рис. 6.4а). С 1995 года и далее во время теплого климатического периода доля диатомовых водорослей увеличилась в 2 раза. В то же время, в холодные зимы 2003 и 2012 годов она снизилась. По всему массиву данных была установлена значимая положительная

корреляция между долей диатомовых водорослей в августе-ноябре и февральской ТПМ ( $r = 0,63$ ,  $n = 15$ ,  $p < 0,01$ ).

В Черном море, зимой температурные и ветровые условия тесно связаны. В периоды охлаждения скорость ветра обычно высокая, что увеличивает экмановскую накачку (Титов, 2004). Доля диатомовых водорослей в суммарной биомассе фитопланктона в летне-осенний период отрицательно зависела от экмановской накачки в феврале ( $r = -0,64$ ,  $n = 15$ ,  $p < 0,01$ ). Аналогично, доля диатомовых водорослей была отрицательно связана со средней по бассейну кинетической энергией геострофических течений (СКЭ) в феврале (Рис. 6.4б;  $r = -0,67$ ,  $n = 11$ ,  $p < 0,05$ ). Таким образом, высокая доля диатомовых водорослей в биомассе фитопланктона летом-осенью наблюдалась после регулярных зим. Единственное исключение было зафиксировано в 2008 году, когда большая доля диатомовых водорослей (68%) наблюдалась после регулярной зимы. Следует отметить, что эта зима в восточной части моря была прохладной с февральской ТПМ 7,1 °C. Без 2008 года корреляция была чрезвычайно сильной ( $r = -0,97$ ).

Возвращаясь к ранее приведенной зависимости интенсивности осеннего цветения фитопланктона от концентрации нитратов в верхнем слое (Глава 5), следует заметить, что появление нитратов в большом количестве в открытых водах в некоторые годы, также может быть обусловлено усиленным кросс-шельфовым переносом. Об этом свидетельствует значимая положительная связь Хл в пиковый период в первой половине ноября с февральской ТПМ. Как и следовало ожидать эта связь слабая ( $r = 0,35$ ,  $n = 40$ ,  $p = 0,025$ ), так как слишком большой временной период отделяет ноябрь от февраля. Тем не менее, на сорока точках (по 20 лет на Востоке и Западе) она статистически значима.

Несмотря на существующий усиленный кросс-шельфовый перенос биогенных элементов в центральную часть моря в регулярные годы, это не компенсировало снижение уровня количественного развития фитопланктона. Интегральная суммарная биомасса фитопланктона сильно различалась между холодными и регулярными годами. Для всех сезонов, за исключением Лета, биомасса фитопланктона была выше в холодные годы. Среднегодовая (март-ноябрь) биомасса была в два раза выше в течение холодных лет ( $23 \text{ г м}^{-2}$ ) по сравнению с обычными годами ( $11 \text{ г м}^{-2}$ ).

Таким образом, зимние погодные условия определяют не только фенологию зимне-весеннего цветения диатомовых водорослей (Глава 3) и раннелетнего цветения кокколитофорид (Глава 4), но и весь ход годовой сукцессии фитопланктона. Поэтому изменение климата, которое наблюдаются в черноморском регионе в последние десятилетия (Oğuz, 2017), прежде всего, в зимний период, является наиболее критичным для экосистемы открытых вод.

Изменения зимней температуры воздуха над поверхностью моря (ТПВ) за последние 52 года в западном и восточном центральных районах демонстрировали сильные межгодовые колебания. Среднее значение ТПВ в январе-феврале варьировало от 0,93 до 8,24 °C. Сильный положительный тренд наблюдался как на Западе, так и на Востоке с начала 1990-х годов (Рис. 6.5). В среднем за последние 25 лет ТПВ увеличилась примерно на 4 градуса. С 1960-х по 2010-е годы частота

холодных зим уменьшилась в два раза с 30 до 15%, тогда как частота теплых зим увеличилась в 2,4 раза с 18 до 43%.

Среди возможных последствий повышения температуры для морских экосистем отмечали следующие: временной сдвиг начала весеннего цветения, его продолжительность и амплитуды (Sharples et al., 2013); изменение количества и видового состава фитопланктона (Thomas et al., 2012; Beardall, Raven, 2004); расхождение во времени пиков развития на разных трофических уровнях (Cushing, 1990; Edwards, Richardson, 2004). Основываясь на проведенном анализе, можно сделать вывод о том, что существует еще одно последствие изменения климата, ранее не известное. Это преобладание определенного типа годовой сукцессии фитопланктона, в зависимости от изменения частоты холодных зим, как это происходит в открытых водах Черного моря.



**Рисунок 6.5**

Изменения температуры поверхностного воздуха (ТПВ) в январе-феврале (скользящие средние по трем точкам) в восточном (Восток) и западном (Запад) центральных районах Черного моря. Частота встречаемости (%) за десятилетие холодных (треугольники) и теплых (квадраты)

Снижение частоты холодных зим и преобладание вследствие этого не «классического» типа сукцессии в Черном море привело к изменению соотношения интенсивности весеннего и осеннего цветений фитопланктона. До 1990-х годов весенняя биомасса фитопланктона (согласно данным по Хл) была значительно выше, чем осенняя. В целом, значения Хл весной были в 2-4 раза выше, чем осенью (Демидов, 1999; Ведерников, Демидов, 1993; Unev et al., 2002; и др.). С 1995 по 2002 год весенние величины Хл были близки к осенним значениям (Oğuz et al., 2003). За последние два десятилетия средняя величина Хл в ноябре была на 35% выше, чем в марте. Такая многолетняя динамика свидетельствует об устойчивой тенденции возрастания интенсивности осеннего цветения по сравнению с весенним. В настоящее время осеннее развитие фитопланктона вносит все больший вклад в годовую биомассу и продукцию фитопланктона в глубоководном бассейне моря.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования позволили детально рассмотреть временную динамику фитопланктона в глубоководном бассейне Черного моря на разных временных шкалах: долговременной, межгодовой и годовой. Для этого была использована специально созданная база данных по фитопланктону Черного моря, а также были подобраны соответствующие многолетние ряды данных по концентрации хлорофилла и кальция, ветровой активности, падающей радиации, химическим измерениям и гидрофизическим зондированиям. Это позволило в совместном анализе не только описать наблюдаемые временные изменения

фитопланктона, но и вскрыть определяющие их природные механизмы. Проведенный анализ показал, что временная динамика фитопланктона на рассмотренных шкалах времени обусловлена одними и теми же факторами, которые можно структурировать в иерархическом порядке, в зависимости от силы их влияния.

**Таблица 7.1.** Иерархия факторов, определяющих временную динамику фитопланктона в глубоководном бассейне Черного моря

Фактор	Обуславливает	Определяет
1-го порядка	Необходимые условия для роста водорослей: перемешивание и/или стабилизация водного	Фенологию массового развития водорослей и общий ход временных изменений
Климат и метеоусловия		
2-го порядка	Интенсивность потока биогенных элементов в зону фотосинтеза	Максимальный уровень количественного развития
Биогенные элементы в тех источниках, откуда они поступают в зону фотосинтеза: концентрация и состав		
3-го порядка	Соотношение биогенных элементов в зоне фотосинтеза	Таксономический состав фитоценоза
Биотические факторы: выедание, отмирание (лизис клеток, вирусные и паразитические атаки), аллопатическое воздействие	Скорость роста и убыли водорослей	Реальный уровень количественного развития

Независимо от масштаба рассмотренных временных изменений фактором 1-го порядка, воздействующим на развитие фитопланктона, следует признать изменения климата и погодные условия в рассматриваемый временной период (Табл. 7.1). В долговременной динамике фитопланктона роль климатического фактора отчетливо проявилась на фоне интенсивной эвтрофикации глубоководного бассейна, имевшей место в 1970-1980-х годах. Именно наступление холодного климатического периода, когда холодные зимы шли чередой, вызывая интенсивную зимнюю конвекцию, позволило реализовать накопленный в глубинных слоях воды запас биогенных элементов. Вследствие чрезвычайно сильной плотностной стратификации вод в Черном море, только низкотемпературное и сильное ветровое воздействие в зимний период обуславливают достижение конвекцией верхней части нутриклина. Это определяет мощность потока биогенных элементов в верхний слой моря, и как следствие, их доступность в зоне фотосинтеза, что, в свою очередь, задает максимальный уровень количественного развития фитопланктона и продуктивности бассейна на протяжении всего года. Таким образом, изменения

климата, в первую очередь, в зимний сезон, определяют долговременную динамику биомассы водорослей.

На шкале межгодовых изменений, погодные условия воздействуют определяющим образом на фенологию массового развития водорослей. Прежде всего, сезонные метеосостояния создают необходимые условия для роста водорослей, причем физическая основа этого механизма отличается в разные сезоны года. Так, принципиальная возможность развития водорослей в зимнее время обусловлена возникновением временного квазигомогенного слоя. Согласно выдвинутой гипотезе пульсирующего цветения, это связано с расположением этого слоя выше критической глубины. Существенной спецификой этого процесса является наличие физических циклов: перемешивание-стабилизация, которые возникают вследствие периодических метеорологических воздействий. В итоге, особенности зимних метеосостояний определяют фенологию развития водорослей в зимне-весенний период: наличие или отсутствие весеннего цветения фитопланктона, равно как и приуроченность годового максимума биомассы водорослей к зимнему сезону. Одновременно, ветровое и температурное воздействия определяют мощность зимнего потока глубинных питательных веществ в зону фотосинтеза, тем самым задавая максимальный уровень количественного развития фитопланктона.

Как показали исследования, интенсивность зимней конвекции, определяет не только зимнее и весеннее развитие фитопланктона, но и последующее регулярное майско-июньское цветение кокколитофорид. Его интенсивность также определяется мощностью зимнего конвективного перемешивания, после которого в зоне фотосинтеза остается повышенное содержание фосфатов к началу мая, что и обеспечивает бурный рост кокколитофорид. Примечательно, что и в шельфово-обсечно-зоне моря, интенсивность цветения кокколитофорид также определяется предшествующими метеосостояниями. Однако, в данном случае, источником фосфатов служит терригенный сток, который, в свою очередь, зависит от количества осадков в прибрежном районе. Таким образом, и в данном случае фактор метеосостояний, хотя и совершенно отличающийся от такового в открытых водах, определяет развитие фитопланктона и его таксономическую структуру. Фенология развития кокколитофорид также определяется погодными условиями, а именно стабилизацией водного столба. Она достигает максимальных значений в мае-июне, при минимальной ветровой активности и максимальной средней освещенности в ВКС. Как следствие, именно в таких условиях, кокколитофориды получают конкурентное преимущество перед остальными водорослями, что и определяет временной период регулярного массового развития этой группы.

Наиболее вероятное время наступления осеннего пика биомассы водорослей приходится на первую половину ноября и определяется заглублением ВКС ниже 25 м. Глубже концентрация нитратов резко возрастает, а, следовательно, увеличивается и поток этих химических соединений в верхний слой, что и обуславливает интенсивный осенний рост водорослей. Так же как и в случае с зимне-весенним цветением, этот процесс регулируется ветровым режимом. Сильный продолжительный ветер стимулирует рост диатомовых водорослей. При этом, в отличие от зимнего периода, стабилизация водного столба не является

необходимым условием роста водорослей, поскольку примерно до середины ноября ВКС находится выше критической глубины.

Наконец, тип годовой динамики фитопланктона определяется зимними метеосостояниями. Согласно разработанной концепции годовой сукцессии фитопланктона, после холодным зим изменения структуры фитоценоза идет по «классическому сценарию»: диатомовые → динофитовые → кокколитофориды → динофитовые → диатомовые. В остальные годы последовательность иная: динофитовые → кокколитофориды → диатомовые. При этом весеннее цветение диатомовых водорослей отсутствует. Вместо этого они доминируют в летне-осеннее время, что обусловлено потоком нитратного азота в фотическую зону, связанного с усилением кросс-шельфового переноса биогенных элементов в открытые воды. В свою очередь интенсивность этого переноса зависит от средней кинетической энергии течений, которая определяется в зимний период, прежде всего, ветровым воздействием.

Таким образом, так или иначе, каждая из рассмотренных временных динамик фитопланктона от долговременной до годовой, формируется, в первую очередь, под воздействием метеорологических факторов, которые создают необходимые условия для роста водорослей. В одних случаях это перемешивание водного столба, в других это стабилизация, в третьих это чередование этих процессов, в четвертых это уровень осадков, в пятых это изменение гидрологического режима моря за счет изменения кинетической энергии течений. В конечном счете, это определяет фенологию массового развития водорослей и общий ход временных изменений, а также максимальный уровень количественного развития фитопланктона.

Фактор 2-го порядка, определяющий развитие фитопланктона на всех рассмотренных масштабах временных изменений, есть концентрация и состав биогенных элементов в тех источниках, откуда они поступают в зону фотосинтеза (Табл. 7.1). Так, накопленный в процессе эвтрофикации запас биогенных элементов в глубоководном бассейне моря был реализован в холодный климатический период и обеспечил наибольшую биомассу фитопланктона за 40-летний период наблюдений. В то же время, изменения состава биогенных элементов в сторону возрастания концентрации неорганического фосфора и снижения содержания кремния, привели к кардинальным изменениям структуры фитоценоза: уменьшение представительства силикофлагеллят и увеличение вклада кокколитофорид в суммарную биомассу фитопланктона. В последнем случае большое значение имеет стехеометрический состав химических соединений. Низкое отношение N:P в глубинном зимнем потоке биогенных элементов по мере развития цветения водорослей определяет исчерпание, в первую очередь, нитратного азота. После цветения диатомового планктона в воде содержится unrealized неорганический фосфор, который и обеспечивает развитие кокколитофорид. Соответственно, чем интенсивнее глубинный поток биогенных элементов, тем мощнее цветение кокколитофорид. Следовательно, многолетний тренд роста концентрации фосфатов на глубине, в конечном счете, определил такой же тренд увеличения количества кокколитофорид. Наконец, интенсивность осеннего развития фитопланктона определяется непосредственно концентрацией доступных

биогенных элементов, в первую очередь, нитратного азота поступающего либо из под термоклина, либо вместе с шельфовыми водами. Последний источник особенно существен в регулярные годы. Это означает, что концентрация нитратов на внешнем шельфе, особенно на северо-западном и западном, влияет на развитие диатомовых водорослей в летне-осеннее время в открытых водах.

Таким образом, независимо от источника поступления биоогенных элементов в зону фотосинтеза в глубоководном бассейне, будь то воды ХПС или пикноклина, шельфовые воды или терригенный сток, количество в них питательных веществ определяет максимум развития водорослей. Стехеометрический состав биоогенных элементов обуславливает конкурентные преимущества тех или иных водорослей, и, в конечном счете, таксономическую структуру фитопланктона.

Биотические факторы, корректирующие скорость роста и убыли водорослей не рассматривались в данной работе. Однако можно заключить, что не они определяли общий ход временной динамики фитопланктона на шкале долговременных, межгодовых и годовых изменений. Это следует из того факта, что все три наблюдаемые вышеуказанные динамики фитопланктона удалось объяснить исходя только из воздействия климата, сезонных метеоусловий и изменений химического режима. Кроме того, анализ изменений факторов 1-го и 2-го порядка позволил качественно предсказывать такие принципиально важные для экосистемы моря явления как наличие или отсутствие весеннего цветения водорослей, интенсивность майско-июньского развития кокколитофорид, пик осеннего цветения фитопланктона при достижении определенной глубины ВКС. Наконец, эти факторы определяют разные сценарии годовой сукцессии фитопланктона. Основываясь на этом, можно заключить, что разнообразные биотические факторы, такие как выедание, отмирание, аллопатическое воздействие и пр. относятся к факторам 3-го порядка (Табл. 7.1). Следует отметить, что данное заключение справедливо в отношении трех рассмотренных динамик фитопланктона. На других временных шкалах, например, таких как суточные изменения, роль биотических факторов может быть определяющей.

Поскольку метеоусловия в зимний период есть фактор 1-го порядка, изменения регионального климата, затрагивающие погоду в этот сезон, сказываются на всех рассмотренных типах динамик самым существенным образом. Изменения климата на декадной шкале времени определяли ход долговременной динамики фитопланктона, резко повысив уровень количественного развития фитопланктона в холодный климатический период. Изменения зимних метеоусловий в регионе за последние 50 лет существенно повлияли на годовую сукцессию фитопланктона посредством двукратного снижения частоты холодных зим. Это привело к ранее не известным последствиям климатических изменений для морских экосистем. В течение двух последних десятилетий стал заметно преобладать не «классический» тип годовой сукцессии фитопланктона. В годовой сукцессии фитопланктона реже присутствует весеннее цветение водорослей. Отмечается более высокая интенсивность осеннего цветения фитопланктона, которая в среднем в последние два десятилетия на 35% превышает весенний уровень. Такие изменения фенологии и интенсивности регулярных цветений, видового состава и доминирующих видов

фитопланктона на протяжении всего года, могут значимо влиять на все трофические уровни экосистемы открытых вод Черного моря.

## ВЫВОДЫ

1. За 40 лет с 1968 по 2008 г, средняя для сезона с мая по октябрь биомасса фитопланктона в Черном море изменялась более чем на порядок от 1 до 46 г м<sup>-2</sup>. Максимальные величины были обусловлены холодным климатическим периодом с 1984 по 1996 год с сопутствующей интенсивной зимней конвекцией, вовлекавшей в фотический слой глубокий запас биоогенных элементов.

2. Изменения биомассы и таксономической структуры фитопланктона определялись содержанием и составом биоогенных элементов в глубоких слоях водной толщи, в пикноклине и в холодном промежуточном слое, откуда они поступали в зону фотосинтеза в процессе зимней конвекции. В течение холодного климатического периода с 1984 по 1996 гг. увеличение суммарной биомассы фитопланктона в 6 раз было связано с 3-х кратным увеличением концентрации неорганического азота в холодном промежуточном слое по сравнению с предшествующим теплым периодом. Рост за 40 лет на 2 порядка биомассы кокколитофорид был вызван 50% ростом концентрации фосфатов.

3. Разработана гипотеза пульсирующего цветения фитопланктона в Черном море, согласно которой, его развитие зимой происходит во временном верхнем квазиоднородном слое. В регулярные годы это приводит к исчерпанию биоогенных элементов и подавлению последующего весеннего цветения. В холодные годы, эти временные слои, благодаря частой и интенсивной вертикальной зимней конвекции, существуют менее продолжительное время, что ограничивает рост водорослей и снижает сопутствующее потребление биоогенных элементов в зимнее время. В этом случае, при благоприятных условиях минерального питания весеннее цветение водорослей (конец февраля - март) развивается над сформировавшимся сезонным термоклином. Такое развитие зимне-весеннего цветения происходит при охлаждении поверхности моря в феврале ниже 6,8 °С.

4. Два разных драйвера определяют межгодовую динамику цветения кокколитофорид в Черном море в мае-июне в прибрежных и центральных районах моря. При этом в обоих случаях концентрация неорганического фосфора является основным фактором, определяющим высокую интенсивность цветения, которая достигается при концентрации фосфатов в поверхностном слое > 0,4 мкМ. В глубоководном бассейне после зимне-весеннего цветения диатомовых водорослей в верхнем слое сохраняется высокая концентрация фосфатов при низком соотношении N:P, что формирует благоприятные конкурентные условия для развития кокколитофорид. Таким образом, интенсивность цветения определяется мощностью зимнего конвективного перемешивания. В прибрежных районах фосфаты поступают с терригенным стоком, интенсивность которого определяют вклад кокколитофорид в биомассу фитопланктона.

5. Осенний пик цветения фитопланктона приходится на первую половину ноября, что связано с ослаблением нитратного лимитирования роста водорослей, характерного для октября. Для пикового периода характерно заглубление верхнего квазиоднородного слоя ниже 25 м, глубины, ниже которой происходит резкий рост

концентрации нитратов, и они вовлекаются ветровым перемешиванием в верхний слой. Развитие водорослей во второй половине ноября лимитируется низкой средней освещенностью в верхнем квазиоднородном слое. При этом интенсивность цветения задается концентрацией нитратов в верхних слоях воды.

6. Годовые изменения таксономической структуры фитопланктона позволяют выделить пять сукцессионных сезонов после зимы: весенний, поздневесенний, раннелетний, летний и осенний. В зависимости от степени зимнего охлаждения и ветрового воздействия в Черном море реализуются два различных типа годовой сукцессии фитопланктона. В холодные годы сукцессия идет по сценарию: диатомовые → динофитовые → кокколитофориды → динофитовые. В регулярные годы последовательная смена доминирующих таксономических групп иная: динофитовые → кокколитофориды → диатомовые. При отсутствии весеннего цветения диатомовых водорослей, оно происходит в летне-осеннее время, что обусловлено интенсивным кросс-шельфовым потоком нитратного азота в глубоководный бассейн моря.

7. Двукратное снижение частоты холодных зим с 3 до 1,5 в десятилетие, связанное с климатическими процессами в регионе в последние 50 лет, существенно повлияло на годовую сукцессию фитопланктона. В последние десятилетия преобладает не характерный для умеренных вод тип сукцессии. Снижился среднегодовой уровень количественного развития водорослей. Роль осеннего развития водорослей возросла и по интенсивности (концентрации хлорофилла на поверхности моря) оно на 35% превышает весеннее цветение фитопланктона.

8. В Черном море одни и те же факторы определяют декадную, межгодовую и годовую динамику фитопланктона. Изменения климата и сезонные погодные условия являются фактором 1-го порядка, посредством физических процессов перемешивания-стабилизации верхнего слоя моря и горизонтальной адвекции, определяющим необходимые условия для роста водорослей, фенологию цветений, временную динамику и максимальный уровень количественного развития фитопланктона. Фактором 2-го порядка является концентрация и соотношение биогенных элементов, в тех источниках, откуда они поступают в зону фотосинтеза в глубоководном бассейне. Этот фактор определяет максимальный уровень развития фитопланктона и его таксономическую структуру.

#### ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Ведерников, В. И. Учет морского фитопланктона с использованием ядерных фильтров / В. И. Ведерников, А. С. Микаэлян // *Океанология*. – 1981. – Т. 21, № 5. – С. 614–618.
2. Столбова, Н. Г. Суточный ритм клеточного деления динофлагеллят в Черном море. / Н. Г. Столбова, В. И. Ведерников, А. С. Микаэлян // *Океанология*. – 1982. – Т. 22, № 3. – С. 365–369.
3. Налбандов, Ю.Р. Безнасосный шланговый метод отбора проб морской воды для химических и биологических анализов / Ю.Р. Налбандов, В.И. Ведерников, А.С. Микаэлян, В.В. Винтовкин // *Сезонные изменения планктона в Черном море* / ред. Ю.И. Сорокин, В.И. Ведерников. – М.: Наука, 1983. – С. 128–133.

4. Ведерников, В. И. Метод шлангового отбора проб / В. И. Ведерников, А. С. Микаэлян, Ю. Р. Налбандов // *Современные методы количественной оценки распределения морского планктона* / ред. М. Е. Виноградов. М.: Наука, 1983. – С. 79–90.

5. Микаэлян, А. С. Оценка концентрации мелких фитофлагеллят / А. С. Микаэлян, В. И. Ведерников. // *Современные методы количественной оценки распределения морского планктона* / ред. М. Е. Виноградов. – М.: Наука, 1983. – С. 106–114.

6. Микаэлян, А. С. Суточные изменения количества фитопланктона в северо-восточной части Черного моря : дис. ... канд. биол. наук : 03.00.16 / Микаэлян, Александр Сергеевич. – М., 1984. – 160 с.

7. Микаэлян, А. С. Фитопланктон Бургасского залива / А. С. Микаэлян // *Структура и функционирование прибрежной экосистемы в западной части Черного моря* : сб. / ред. М. Е. Виноградов. – М.: Наука, 1985. – С. 99–111.

8. Шушкина, Е. А. Структурные и функциональные характеристики планктонных сообществ в Бургасском заливе летом 1981 года. / Е. А. Шушкина, В. И. Ведерников, А. С. Микаэлян, Е. И. Мусаева, И. Н. Суханова // *Структура и функционирование прибрежной экосистемы в западной части Черного моря* : сб. / ред. М. Е. Виноградов. – М.: Наука, 1985. – С. 112–131.

9. Ведерников, В. И. Суточные изменения фитопланктона в прибрежных водах в северо-восточной части Черного моря / В. И. Ведерников, А. Микаэлян, Н. Г. Столбова // *Изучение океанического фитопланктона* : сб. / ред. Г. И. Семина. – М.: Институт океанологии. АН СССР, 1985. – С. 77–92.

10. Микаэлян, А. С. Вертикальное распределение фитопланктона Черного моря. / А. С. Микаэлян, В. И. Ведерников // *Изучение океанического фитопланктона* : сб. / ред. Г. И. Семина. – М.: Институт океанологии. АН СССР, 1985. – С. 93–101.

11. Микаэлян, А. С. Оценка суточных изменений выедание разных размерных групп фитопланктона зоопланктоном в северо-восточной части Черного моря / А. С. Микаэлян // *Экология фауны и флоры прибрежных зон океана* : сб. / ред. А. П. Кузнецов. – М.: Институт океанологии. АН СССР, 1985. – С. 114–128.

12. Суханова, И. Н. Фитопланктон открытых вод Черного моря в поздне-весенний сезон / И. Н. Суханова, Л. В. Георгиева, А. С. Микаэлян, О. М. Сергеева // *Современное состояние экосистемы Черного моря* : сб. / ред. М. Е. Виноградов. – М.: Наука, 1987. – С. 86–96.

13. Суханова, И. Н. Фитопланктон Болгарских прибрежных вод Черного моря в поздне-весенний сезон / И. Н. Суханова, Л. В. Георгиева, А. С. Микаэлян, О. М. Сергеева // *Современное состояние экосистемы Черного моря* : сб. / ред. М. Е. Виноградов. – М.: Наука, 1987. – С. 97–105.

14. Микаэлян, А. С. Фракционирование фитопланктона: проблемы и возможности. / А. С. Микаэлян, В. И. Ведерников // *Структурные и продукционные характеристики планктонных сообществ Черного моря* : сб. / ред. М. Е. Виноградов, М. В. Флинт. – М.: Наука, 1989. – С. 53–64.

15. Ведерников, В. И. Структурные и функциональные характеристики различных размерных групп фитопланктона Черного моря / В. И. Ведерников, А. С. Микаэлян // *Структурные и продукционные характеристики планктонных*



- сообществ Черного моря : сб. / ред. М. Е. Виноградов, М. В. Флинт. – М. : Наука, 1989. – С. 84–104.
16. Суханова, И. Н. Концентрация фитопланктона / И. Н. Суханова, А. С. Микаэлян // Прибрежные экосистемы западной части Черного моря : сб. / М. Е. Виноградов, Г. Г. Дечев (ред.). – М. : ВНИРО, 1992. – С. 9–30.
17. Суханова, И. Н. Фитопланктон Бургасского залива / И. Н. Суханова, А. С. Микаэлян, Т. Н. Раткова // Прибрежные экосистемы западной части Черного моря : сб. / М. Е. Виноградов, Г. Г. Дечев (ред.). – М. : ВНИРО, 1991. – С. 100–112.
18. Микаэлян, А. С. Зимнее цветение *Nitzschia delicatula* в открытых водах Черного моря / А. С. Микаэлян, Д. А. Нестерова, Л. Г. Георгиева // Зимнее состояние экосистемы Черного моря : сб. / ред. М. Е. Виноградов. – М. : Институт океанологии, 1992. – С. 58–72.
19. Кокуркина, Е. Н. Состав и распределение пикофитопланктона Черного моря зимой / Е. Н. Кокуркина, А. С. Микаэлян // Океанология. – 1994. – Т. 34, № 1. – С. 111–119.
20. Mикаэлян, А. S. Winter bloom of the diatom *Nitzschia delicatula* in the open waters of the Black sea / A. S. Mикаэлян // Marine Ecology – Progress Series. – 1995. – Vol. 129. – P. 241–251.
21. Kaurov, Yu. N. Chlorophyll thermochemiluminescence as an indicator of the life activity of natural phytoplankton (evaluated in the course of the 23rd voyage of the research vessel Vityaz) / Yu. N. Kaurov, S. I. Pogosyan, A. S. Mикаэлян, B. Woznyak, R. Hapter // Russian Journal of Plant Physiology. – 1996. – Т. 43, № 4. – P. 552–559.
22. Mикаэлян, А. S. 1997. Longtime variability in phytoplankton community of the open part of the Black Sea related to environmental and anthropogenic changes / A. S. Mикаэлян // Sensitivity of semi-enclosed and enclosed seas to anthropogenic and climatic changes / E. Ozsoy, A. Mикаэлян (eds.). – Kluwer Academic Publishers, 1997. – P. 105–116.
23. Завьялова, Т. А. Гетеротрофный фитопланктон Черного моря в летний сезон / Т. А. Завьялова, А. С. Микаэлян // Океанология. – 1997. – Т. 37, № 3. – С. 424–431.
24. Ivanov, L. I. Physical, Chemical and Biological Data Sets of the TU Black Sea Data Base: Description and Evaluation / L. I. Ivanov, S. Kononov, V. Melnikov, A. Mикаэлян et al., // NATO Tu-Black Sea Project ecosystem modeling as a management tool for the Black Sea, symposium on scientific result / L. Ivanov, T. Oguz (eds.). – Kluwer Academic Publishers, 1998. – P. 11–37.
25. Завьялова, Т. А. Вертикальное распределение гетеротрофного фитопланктона в Черном море в летний период / Т. А. Завьялова, А. С. Микаэлян // Океанология. – 1999. – Т. 5, № 39 (6). – С. 813–820.
26. Vinogradov, M. E. Temporal (Seasonal and Interannual) changes of ecosystem of the open waters of the Black Sea / M. E. Vinogradov, E. A. Shuskina, A. S. Mикаэлян, N. P. Nezhlin // Environmental degradation of the Black Sea: Challenges and remedies / S. T. Besiktepe, U. Unluata, A. S. Bologna (eds.). – Kluwer Academic Publishers, 1999. – Vol. 56. – P. 109–130.
27. Микаэлян, А. С. Влияние мезомасштабной динамики на фитопланктонные сообщества Черного моря / А. С. Микаэлян, Г. А. Беляева, Л. В. Георгиева, Т. А.

- Завьялова, Л. Г. Сеничкина. // Комплексные исследования северо-восточной части Черного моря. – М. : Наука, 2002. – С. 248–257.
28. Mикаэлян, А. S. Influence of mesoscale dynamics on phytoplankton communities in the Black Sea / A. S. Mикаэлян, L. G. Senichkina, L. V. Georgieva, T. A. Zavyalova / Oceanography of the Eastern Mediterranean and Black Sea: Similarities and Differences of Two Interconnected Basins / A. Yulmaz (ed.). – Turkey, Ankara, 2003. – P. 123–132.
29. Shiganova, T. A. Interactions between the invading ctenophores *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) and *Beroe ovata* Mayer 1912, and their influence on the pelagic ecosystem of the northeastern Black Sea / T. A. Shiganova, H. J. Dumond, A. S. Mикаэлян, et al. // Aquatic invasions in the Black, Caspian and Mediterranean Seas // H. Dumond (eds), et al. – Kluwer Ac. Publ., 2004. – P. 33–70.
30. Микаэлян, А. С. Летнее цветение кокколитофорид в северо-восточной части Черного моря / А. С. Микаэлян, Л. А. Паутова, С. И. Погосян, И. Н. Суханова // Океанология. – 2005. – Т. 45, № 1. – С. 127–138.
31. Микаэлян, А. С. База данных по фитопланктону Черного моря / А. С. Микаэлян, Л. А. Паутова, Л. В. Георгиева, В. Ю. Дьяконов // Океанология. – 2007. – Т. 47, № 3. – С. 477–480.
32. Паутова, Л. А. Структура планктонных фитоценов шельфовых вод северо-восточной части черного моря в период массового развития *Emiliania huxleyi* в 2002–2005 гг. / Л. А. Паутова, А. С. Микаэлян, В. А. Силкин // Океанология. – 2007. – Т. 47, № 3. – С. 408–417.
33. Nesterova, D. The state of phytoplankton / D. Nesterova, S. Moncheva, A. S. Mикаэлян, et al. // State of the Environment of the Black Sea (2001 – 2006/7) / ed. by Temel Oguz. – Publications of the Commission on the Protection of the Black Sea against Pollution (BSC). V. 3. – Turkey, Istanbul, 2008. – P. 173–200.
34. Silkin, V. A. Role of phosphorus in regulation of *Emiliania huxleyi* (Lohm.). Hay et Mohl. (Haptophyta) blooms in the northeastern Black Sea / V. A. Silkin, L. A. Pautova, S. Mикаэлян // International Journal of Algae. – 2009. – Vol. 11, № 3. – P. 211–221.
35. Микаэлян, А. С. Развитие кокколитофорид в Черном море: межгодовые и многолетние изменения / А. С. Микаэлян, В. А. Силкин, Л. А. Паутова // Океанология. – 2011. – Том 51, № 1. – С. 45–53
36. Silkin, V. A. Coexistence of Nonnative and Black Sea Phytoplankton Species: Discussion of Invasion Hypotheses / V. A. Silkin, A. I. Abakumov, L. A. Pautova, A. S. Mикаэлян, V. K. Chasovnikov, T. A. Lukasheva // Russian Journal of Biological Invasions. – 2011. – Vol. 2, N 4. – P. 256–264.
37. Pautova, L. A. The growth of new species in the Black Sea: *Chaetoceros throssenii* (Marino, Montesor & Zingone) Marino, Montesor & Zingone in Natural and Experimental Conditions / L. A. Pautova, V. A. Silkin, A. S. Mикаэлян, T. A. Lukashova // International Journal of algae. – 2011. – N 13 (3). – P. 277–288.
38. Силкин, В. А. Климатические изменения и факторы лимитирующие развитие фитопланктона / В. А. Силкин, О. И. Прокопов, Л. А. Паутова, А. С. Микаэлян, В. К., Часовников Т. А. Лукашева // Комплексные исследования Черного моря / ред. Н. В. Есин, Б. С. Ломазов. – М. : Научный мир, 2011. – С. 269–284.

39. Mikaelyan, A. S. Long-term changes in nutrient supply of phytoplankton growth in the Black Sea / A. S. Mikaelyan, A. G. Zatsepin, V. K. Chasovnikov // *Journal of Marine Systems*. – 2013. – P. 117–118, 53–64.
40. Mikaelyan, A. S. Populations of the red tide forming dinoflagellate *Noctiluca scintillans* (Macartney): a comparison between the Black Sea and the northern Adriatic Sea. / A. S. Mikaelyan, A. Malej, T. A. Shiganova, V. Turk, A. E. Sivkovitch, E. I. Musaeva, T. Kogovšek, T. A. Lukasheva // *Harmful Algae*. – 2014. – N 33. – P. 29–40.
41. Mikaelyan, A. S. Alternation of diatoms and coccolithophores in the northeastern Black Sea: a response to nutrient changes / A. S. Mikaelyan, L. A. Pautova, V. K. Chasovnikov, S. A. Mosharov, V. A. Silkin // *Hydrobiologia*. – 2015. – N 755. – P. 89–105.
42. Tinta, T. Microbial transformation of jellyfish organic matter affects the nitrogen cycle in the marine water column – A Black Sea case study / T. Tinta, T. Kogovšek, V. Turk, T. A. Shiganova, A. S. Mikaelyan, A. Malej // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. – 2016. – N 475. – P. 19–30.
43. Mikaelyan, A. S. Phenology and drivers of the winter-spring phytoplankton bloom in the open Black Sea: the application of Sverdrup's hypothesis and its refinements / A. S. Mikaelyan, V. K. Chasovnikov, A. A. Kubryakov, S. V. Stanichny // *Progress in Oceanography*. – 2017. – N 151. – P. 163–176.
44. Mikaelyan, A. S. Drivers of the autumn phytoplankton development in the open Black Sea / A. S. Mikaelyan, G. I. Shapiro, V. K. Chasovnikov, F. Wobus, M. Zanacny // *Journal of Marine Systems*. – 2017. – N 174. – P. 1–11.

## СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

N	Концентрация суммарного неорганического азота
n	Число измерений
P	Вероятность нулевой гипотезы
P	Концентрация фосфатов
PC	Концентрация взвешенного неорганического углерода (кальцита)
r	Коэффициент корреляции
Si	Концентрация растворенного кремния
t-тест	Критерий Стьюдента оценки достоверности разности средних
АРГО флот	Автоматический буй, записывающий вертикальные профили гидрофизических характеристик воды раз в 5-8 дней и передающий их в режиме on-line посредством спутниковой связи.
ВКС	Верхний квазиоднородный слой
Восток	Район в центре восточной части моря для анализа спутниковых данных по концентрации хлорофилла "a"
Запад	Район в центре западной части моря для анализа спутниковых данных по концентрации хлорофилла "a"
КГ	Критичная глубина
КПС	Конвективно перемешиваемый слой
мкМ	Концентрация вещества в микромолях на литр.
ОЧТ	Основное черноморское течение
ПП	Первичная продукция
СКЭ	Средняя кинетическая энергия геострофических течений
T1	Теплый I климатический период с 1968 по 1983 г.
T2	Теплый II климатический период с 1997 по 2008 г.
ТПВ	Температура воздуха у поверхности моря
ТПМ	Температура на поверхности моря
ТУ-берег	Район на берегу вблизи г. Туапсе для анализа скорости выпадения осадков
ФАР	Фотосинтетически активная радиация
ФАС	Фотосинтетически активный слой, под которым понимается слой объединяющий верхний квазиоднородный слой и термоклин.
Хл	Концентрация хлорофилла
ХП	Холодный климатический период с 1984 по 1996 г.
ХПС	Холодный промежуточный слой, ограниченный изотермой 8 °C сверху и снизу.
Цветение	Качественная характеристика массового развития водорослей, означающая резкое повышение уровня количественного развития фитопланктона
Центр	Район в центре восточной части моря для анализа спутниковых данных по концентрации взвешенного неорганического углерода (кальцита)
Э	Эйнштейн, один моль фотонов света