

УДК [581.526.325:574.3](262.5)

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ И ВРЕМЕННАЯ ДИНАМИКА БИОМАССЫ ФИТОПЛАНКТОНА В ПОВЕРХНОСТНОМ СЛОЕ ЧЁРНОГО МОРЯ

© 2023 г. И. В. Ковалёва¹, З. З. Финенко¹, В. В. Суслин²

¹ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,
Севастополь, Российская Федерация

²ФИЦ «Морской гидрофизический институт РАН», Севастополь, Российская Федерация
E-mail: ila.82@mail.ru

Поступила в редакцию 21.07.2021; после доработки 21.09.2021;
принята к публикации 04.08.2023; опубликована онлайн 01.12.2023.

Проведён анализ пространственной и временной изменчивости биомассы фитопланктона в поверхностном слое Чёрного моря за 18-летний период и оценено влияние основных течений в море на пространственную и временную динамику биомассы фототрофного фитопланктона. Используются регулярные многолетние данные концентрации хлорофилла, полученные по спутниковым наблюдениям с помощью приборов SeaWiFS и MODIS-Aqua/Terra за период с 1998 по 2015 г. в Чёрном море. Оценена роль макро- и микроциркуляций в пространственно-временной вариативности биомассы фитопланктона. Усиление ветровой активности и снижение температуры воды с октября по март, приводящие к увеличению глубины перемешивания верхнего слоя и интенсивности основных синоптических циркуляций, становятся существенным фактором, который способствует возникновению зимнего и весеннего цветения фитопланктона. Выявлено, что понижение средней температуры воды в холодный сезон до $+7...+8$ °С на протяжении более чем полутора месяцев в глубоководной зоне приводит к интенсивному развитию биомассы весной. Установлено, что средняя биомасса фитопланктона за 18-летний период в западном и восточном циклонических круговоротах составляет $(38,0 \pm 17,8)$ и $(37,7 \pm 16,8)$ мг С·м⁻³ соответственно, в Батумском антициклоне — $(38,2 \pm 18,0)$ мг С·м⁻³. Основное черноморское течение, как правило, переносит фитопланктон, образовавшийся у шельфовой зоны, вдоль береговой линии, мало смешиваясь с водами глубоководной акватории. В циклонических круговоротах зимне-весеннее цветение фитопланктона наблюдается в среднем на протяжении полутора месяцев. Интенсивное цветение в районе стока северо-западных рек, регистрируемое в мае — июне, распространяется до пролива Босфор, тогда как в холодный сезон может в виде микровихрей проникать в глубоководную зону. В зимние и весенние месяцы Севастопольский антициклонический вихрь выделялся как отдельная зона в развитии биомассы. Роль антропогенной нагрузки наиболее существенна в прибрежной зоне. При этом влияние прибрежных вод на глубоководную зону в некоторой степени возможно поздней осенью и зимой.

Ключевые слова: биомасса фитопланктона, синоптические циркуляции, Чёрное море, пространственная изменчивость биомассы фитопланктона, температура воды, глубина перемешанного слоя

Известно, что одним из важнейших показателей экологического состояния морской экосистемы является уровень биомассы фитопланктона. Её развитие и изменчивость отражают транспорт CO₂ из атмосферы в океан, гидрохимический режим водоёмов и углеродный цикл в них.

На развитие фитопланктона влияет ряд факторов — климат, антропогенная нагрузка и взаимодействие между автотрофными и гетеротрофными организмами. Фитопланктон Чёрного моря широко исследован как в прибрежных районах, так и в глубоководных [Арашкевич и др., 2015; Берсенева и др., 2004; Микаэлян, 2018; Финенко и др., 2018, 2019; Mikaelyan et al., 2015]. Однако анализ пространственных изменений биомассы фототрофного планктона по всей акватории Чёрного моря проведён не был. Не было рассмотрено и влияние основных циркуляций вод в поверхностном слое моря на вариабельность биомассы фитопланктона. Вертикальные конвекционные потоки водных масс, сезонные геострофические циркуляции, а также крупномасштабные циклонические круговороты, антициклонические вихри и Основное черноморское течение (далее — ОЧТ) создают условия для подъёма и переноса биогенных веществ и, соответственно, для образования, переноса и локализации биомассы фитопланктона на отдельных участках акватории. Для оценки влияния макроциркуляций на пространственное распределение фитопланктона требуются регулярные наблюдения в больших акваториях. Наиболее удобны для решения этих задач биооптические модели, разработанные для оценки концентрации хлорофилла с использованием спутниковых данных. Существуют различные способы расчёта биомассы фитопланктона [Eppley et al., 1977; Menden-Deuer, Lessard, 2000]; самым распространённым методом является оценка биомассы по концентрации хлорофилла *a*. Для определения биомассы фитопланктона в углеродных единицах необходимы данные по концентрации хлорофилла *a*, температуре и световым условиям с последующим расчётом величин отношения хлорофилл — органический углерод. Это отношение в водорослях зависит от интенсивности света, таксономического состава водорослей и концентрации биогенных веществ [Finenko et al., 2003; Geider, 1987]. В нашей работе биомасса фототрофного фитопланктона была рассчитана по разработанной ранее модели [Финенко и др., 2018], которая позволяет определять изменение удельного содержания хлорофилла *a* в органическом веществе водорослей в различных районах моря для продолжительных временных рядов. Анализ пространственной и многолетней динамики биомассы фитопланктона даст возможность оценить влияние локальных и глобальных, природных и антропогенных факторов на её изменчивость.

Цель работы — проанализировать пространственную и временную изменчивость биомассы фитопланктона в поверхностном слое Чёрного моря на протяжении 18-летнего периода, а также оценить влияние основных течений в море на пространственную и временную динамику биомассы фототрофного фитопланктона.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Концентрацию хлорофилла *a* рассчитывали по спутниковым наблюдениям для всей акватории Чёрного моря за период с 1998 по 2015 г. Для оценки концентрации хлорофилла использован алгоритм, разработанный для Чёрного моря с включением коэффициента яркости моря в трёх спектральных каналах [Suslin, Churilova, 2016]. Данные второго уровня получены с помощью приборов SeaWiFS (1998–2010 гг.) и MODIS-Aqua/Terra (2000–2015 гг.). Измерения проведены на пространственной сетке $0,025^\circ$ по широте и $0,035^\circ$ по долготе и усреднены за двухнедельный период для всей поверхности моря. Средняя относительная ошибка восстановления концентрации хлорофилла по указанному алгоритму для глубоководной части Чёрного моря по данным MODIS-Aqua/Terra и SeaWiFS составила 40 % [Суслин и др., 2018].

Для расчёта биомассы фитопланктона использована модель, разработанная нами ранее; в её основу положена зависимость между поглощением света в видимой области спектра и удельным содержанием хлорофилла *a* у десяти видов морских планктонных водорослей, принадлежащих к разным таксономическим группам [Финенко и др., 2018]. В модель включены следующие параметры: содержание хлорофилла *a*; интенсивность солнечной радиации, достигающая

поверхности моря; поглощение света водорослями. Биомассу фитопланктона (B) в единицах органического углерода ($\text{мг С}\cdot\text{м}^{-3}$) рассчитывали по уравнению:

$$B = X_{\text{л}_0} / X_{\text{л}} : C,$$

где $X_{\text{л}_0}$ — концентрация хлорофилла в поверхностном слое, которая получена по спутниковым данным, усреднённым за двухнедельный период (1998–2015 гг.) ($\text{мг}\cdot\text{м}^{-3}$);

$X_{\text{л}} : C$ — отношение хлорофилл — органический углерод в водорослях.

Для оценки толщины верхнего квазиоднородного слоя и глубины верхнего перемешиваемого слоя использована модель, приведённая в работе [Dorofeev, Sukhikh, 2017].

Глубина зоны фотосинтеза рассчитана по модели с применением показателя вертикального ослабления света на длине волны 490 нм [Suslin et al., 2017].

Значения температуры в поверхностном слое и интенсивности фотосинтетически активной радиации в диапазоне 400–700 нм получены из спутниковых наблюдений, взятых из стандартных спутниковых продуктов второго уровня — SeaWiFS за 1998–1999 гг. (<http://podaac.jpl.nasa.gov/sst/>) и MODIS-Aqua/Terra за 2000–2015 гг. (<https://oceancolor.gsfc.nasa.gov/>).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Пространственная изменчивость сезонной и межгодовой динамики биомассы фитопланктона в глубоководной части Чёрного моря. Анализ многолетней сезонной динамики биомассы в глубоководной области Чёрного моря с 1998 по 2015 г. выявил два основных, как правило, периода её возрастания — с конца ноября до февраля и в середине весны. Пространственная изменчивость биомассы черноморского фитопланктона в течение года представлена на примере данных 2009 г. (рис. 1).

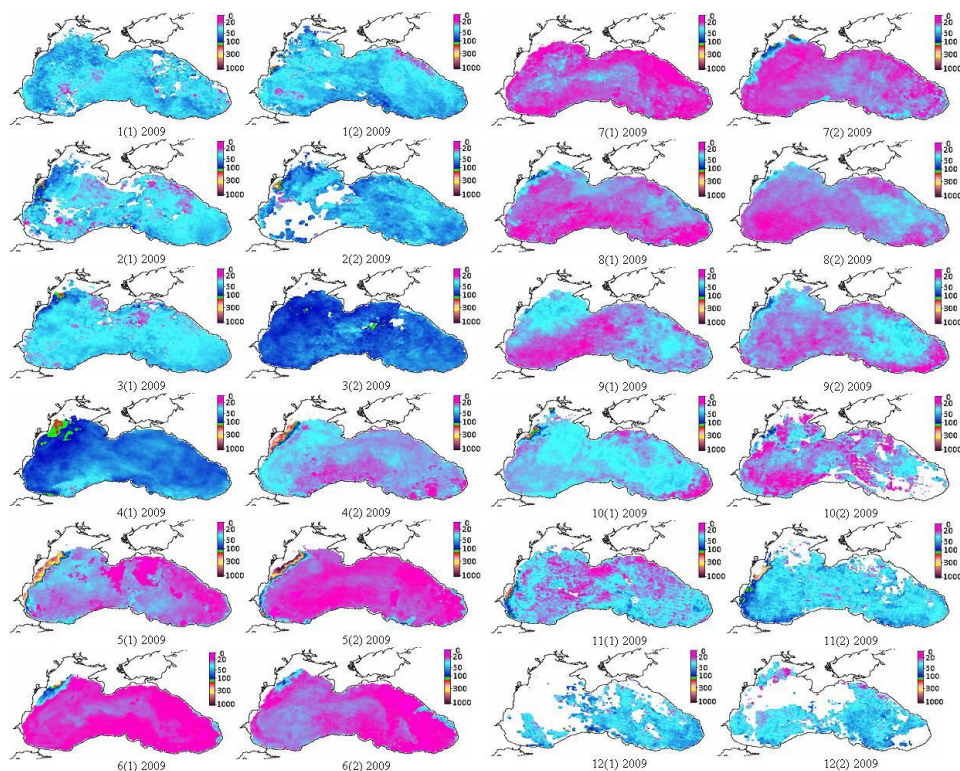


Рис. 1. Сезонная вариабельность биомассы фитопланктона ($\text{мг С}\cdot\text{м}^{-3}$) в течение 2009 г. каждую первую и вторую половину месяца в акватории Чёрного моря

Fig. 1. Seasonal variability of phytoplankton biomass ($\text{mg C}\cdot\text{m}^{-3}$) during 2009 every first and second half of the month in the Black Sea water area

Первое повышение величин биомассы начинается обычно в конце октября — ноябре; в этот период во всей акватории моря наблюдаются локальные пятна фитопланктона. Период ветрового воздействия с конца октября — с ноября, когда глубина перемешанного слоя увеличивается до 19–23 м, предшествует зимнему повышению биомассы фитопланктона. В эти месяцы зарегистрировано мозаичное распределение показателей биомассы фитопланктона почти по всему морю, возникающее в результате как макро-, так и микроциркуляций и варьирующее в течение большинства лет в пределах $20\text{--}70\text{ мг С}\cdot\text{м}^{-3}$ (рис. 1, 2). Немаловажную роль в пространственном распределении фитопланктона осенью и зимой играет западная прибрежная зона, из которой в глубоководную область транспортируется значительная часть его биомассы. Ветровой режим создаёт турбулентные микровихри и меандры в поверхностном слое и перемещает их в пространстве. В холодный период влияние прибрежных районов моря на глубоководные наиболее выражено (рис. 1, 2). Так как температура воды в поверхностном слое в октябре — декабре сохраняется относительно высокой по сравнению с температурой на глубине и термоклин ещё не разрушен полностью, включение в конвекционный поток водных масс, богатых биогенными веществами, и поступление их в эвфотический слой невелики. По этой причине существенного возрастания биомассы раньше декабря не происходит. К концу декабря — январю конвекция в поверхностном слое, по расчётным данным спутниковых измерений, захватывает глубины приблизительно до 25–28 м. В декабре — январе поле биомассы становится практически однородным по всему морю (рис. 2). Обычно максимум биомассы фитопланктона регистрируют в январе, реже — в декабре или феврале.

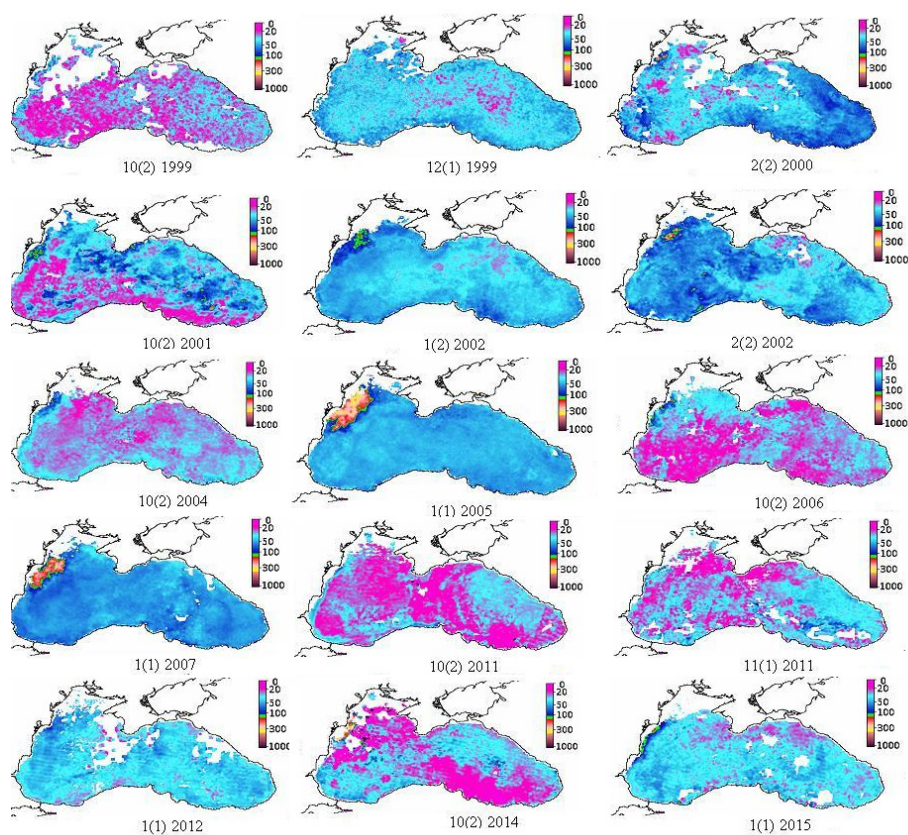


Рис. 2. Пространственная изменчивость биомассы фитопланктона ($\text{мг С}\cdot\text{м}^{-3}$) под влиянием циркуляций в период усиления перемешивания водных масс в осенние месяцы и зимнего повышения биомассы фитопланктона в Чёрном море в различные годы

Fig. 2. Spatial variability of phytoplankton biomass ($\text{мг С}\cdot\text{м}^{-3}$) under the effect of circulations during increased mixing of water masses in autumn months and winter increase in phytoplankton biomass in the Black Sea in different years

Максимальные значения варьируют от 50 до 100 мг С·м⁻³. В среднем для всей глубоководной области за 18-летний период зимой значения биомассы фитопланктона составляют $(51,52 \pm 10,08)$ мг С·м⁻³. С февраля — начала марта происходит снижение биомассы, что может быть связано с вовлечением фитопланктона конвекционными потоками ниже зоны фотосинтеза. На большинстве карт это отражено как мозаичное распределение показателей по всей поверхности Чёрного моря, варьирующее в пределах 20–100 мг С·м⁻³ (рис. 3). Максимальную глубину перемешивания вод, составляющую в среднем 28–30 м, отмечают обычно в феврале. В отдельные годы глубины перемешивания в декабре и феврале превышали 30 м в глубоководной зоне и в области свала глубин; для некоторых районов средние значения достигали (36 ± 6) м. При этом в западном циклоническом круговороте глубины конвективного перемешивания более высокие, чем в восточных районах моря. Появление конвективных потоков во второй половине февраля — начале марта может быть вызвано, кроме ветровой активности, понижением температуры воды и выравниванием температурного градиента между поверхностной и глубоководной зонами. В процесс перемешивания вовлекаются слои из глубин моря, что приводит к повышению в верхнем перемешиваемом слое концентрации биогенных веществ. Холодный промежуточный слой, который отделяет верхний квазиоднородный слой от глубинных вод, богатых биогенами, находится на глубине 30–100 м [Иванов, Белокопытов, 2011]. Между тем верхняя граница слоя максимальных градиентов концентрации нитратов и фосфатов в это время находится на глубине 30–60 м [Кривенко, Пархоменко, 2014]. С конца марта прекращается снижение температуры воды, уменьшается ветровая активность, ослабевают турбулентные потоки, а также увеличивается освещённость, что приводит к весеннему цветению фитопланктона. Таким образом, благодаря подъёму питательных веществ в эвфотический слой во время конвекции в феврале — марте весеннее развитие фитопланктона в глубоководных районах достигает максимальных величин в году, 100 мг С·м⁻³ и более.

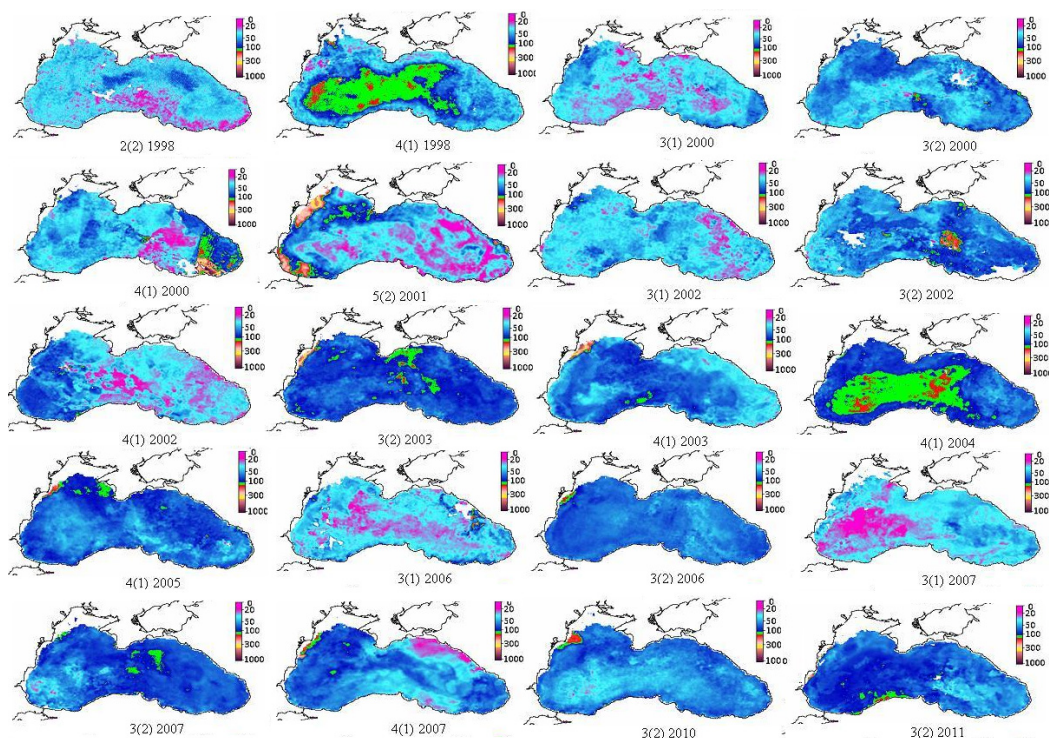


Рис. 3. Пространственная изменчивость биомассы фитопланктона (мг С·м⁻³) под влиянием циркуляций в период весеннего повышения биомассы фитопланктона в Чёрном море в различные годы

Fig. 3. Spatial variability of phytoplankton biomass (mg C·m⁻³) under the effect of circulations during the spring increase in phytoplankton biomass in the Black Sea in different years

Весной максимальные значения биомассы фитопланктона в течение большинства лет наблюдали ближе к центрам циклонических круговоротов. По результатам данных спутниковых наблюдений, осреднённых для западного и восточного циклонических круговоротов, установлено следующее. В годы, в которые средняя температура воды в глубоководной части моря в холодный сезон опускается ниже $+8\text{ }^{\circ}\text{C}$ на полтора месяца и больший период, наблюдается интенсивное развитие биомассы фитопланктона в весенний сезон. В годы со средней температурой воды выше $+8\text{ }^{\circ}\text{C}$ либо с понижением её до значений ниже $+8\text{ }^{\circ}\text{C}$ на период не более одного месяца зимой обычно отмечен слабый рост биомассы весной. При этом весеннее цветение менее выражено в годы с продолжительными средними температурами воды ниже $+7\text{ }^{\circ}\text{C}$ в холодный сезон, чем в случае длительного периода зимних температур на уровне $+7\text{...}+8\text{ }^{\circ}\text{C}$. Соответственно, наиболее благоприятными условия для конвективного перемешивания и поступления биогенных веществ в зону фотосинтеза оказываются тогда, когда температура в верхнем квазиоднородном слое сравнивается с температурой в холодном промежуточном слое. В случае более низких температур холодные поверхностные воды могут образовывать зоны с сильными нисходящими потоками, что приводит к заглублению зоны верхнего квазиоднородного слоя значительно ниже зоны фотосинтеза. Вследствие этого уменьшаются концентрация хлорофилла и биомасса фитопланктона. В центральной части моря перемешивание, вероятно, ограничено пикноклином. Также, возможно, происходит уплотнение холодного промежуточного слоя. В этот период большое значение имеют ветровое воздействие и динамические процессы в водных массах. Например, в 2003 г. температура воды зимой опускалась ниже $+7\text{ }^{\circ}\text{C}$ на два месяца только в западном циклоническом круговороте, тогда как в восточном снижении продолжалось не более месяца. Соответственно, в центре восточного круговорота весной возникло цветение, превышающее по своей интенсивности приблизительно в два раза цветение в западном круговороте. Указанные наблюдения свидетельствуют о том, что условием интенсивного развития фитопланктона весной является средняя температура воды в диапазоне $+7\text{...}+8\text{ }^{\circ}\text{C}$ на протяжении более чем полутора месяцев в холодный сезон.

С конца апреля — с мая в глубоководной части моря величины биомассы фитопланктона снижаются. На протяжении всего лета и начала осени, по осреднённым данным для района, они обычно находятся в пределах $12\text{--}42\text{ мг С}\cdot\text{м}^{-3}$. Повышение средних значений в некоторые годы до $27\text{--}42\text{ мг С}\cdot\text{м}^{-3}$ можно отметить как слабый третий максимум в сезонной динамике биомассы. В исследовании [Финенко и др., 2018] указано наличие трёх максимумов биомассы — зимнего, весеннего и охватывающего лето и начало осени; при этом последний максимум наблюдался не ежегодно, а величины в среднем для района зачастую не достигали $40\text{ мг С}\cdot\text{м}^{-3}$. В глубоководной зоне формируется температурная и плотностная стратификация, и обмен водных масс с шельфовыми водами минимален.

Влияние синоптических циркуляций на распределение биомассы фитопланктона. Примерно через месяц после весеннего цветения начинается снижение биомассы, которое постепенно распространяется по акватории с циклическими изменениями от восточной области к западной. Цветение фитопланктона в глубоководной зоне длится обычно около месяца [Финенко и др., 2018]. Цикличность в изменении биомассы фитопланктона, две недели — месяц, может определяться движением воды в больших циклонических круговоротах, западном и восточном. Такая вариабельность соответствует сезонному циклу геострофической циркуляции [Белокопытов, 2004]. Циркуляция имеет единое циклоническое движение с переменным центром в западной или восточной части моря либо с двумя выраженными круговоротами [Белокопытов, 2004]. Цикличность, наблюдающаяся в течение всего года, особенно заметно влияет на изменчивость биомассы поздней осенью, зимой и в весенние месяцы с наиболее выраженными процессами новообразования и последовательного отмирания фитопланктона (рис. 2, 3). Из этого цикла циркуляций следует, что выделенные нами периоды с мозаичным распределением показателей биомассы фитопланктона в ноябре — декабре и феврале — марте, возникающие перед зимним и весенним

цветениями, совпадают с объединением двух циклонических круговоротов, сменой центра циклонического вращения и общим повышением скоростей течения [Иванов, Белокопытов, 2011]. В январе — феврале, согласно гидрофизическим данным, сильнее выражен восточный круговорот. Однако повышенные скорости движения вод и перемешивание, по-видимому, препятствуют тому, чтобы организмы фитопланктона, образовавшие биомассу во время зимнего цветения, локализовались отдельно в круговороте либо в его центре. Фитопланктон обычно разносится по периферии круговорота или распространяется по всему морю. Так как в слое до 200 м горизонтальная структура течений сильно взаимосвязана по вертикали, циркуляция во всей толще вод имеет общие черты [Иванов, Белокопытов, 2011], и в указанные месяцы наблюдается сезонная корреляция между поверхностными и глубинными течениями [Korotaev et al., 2006]. Это может способствовать распределению фитопланктона в столбе воды на большие глубины и за пределы зоны фотосинтеза. Во время весеннего цветения, наоборот, биомасса чаще концентрируется в круговоротах. На протяжении большинства лет величины биомассы фитопланктона, отмеченные в восточной части моря, в конце марта — апреле распространялись в западную часть моря (рис. 3). Для лета, в связи с высокой стратификацией в столбе воды, а также с низкими скоростями течений [Иванов, Белокопытов, 2011], характерно однородное поле невысоких концентраций биомассы фитопланктона. Между тем в некоторые месяцы тёплого сезона можно наблюдать перенос вод с низкой концентрацией фитопланктона в соответствии с центрами вращения циклонических круговоротов. Таким образом, из нашего анализа следует, что биомасса фитопланктона образуется, переносится и локализуется под влиянием сезонных циклов попеременного изменения интенсивности восточных и западных циклонических круговоротов.

Необходимо отметить, что распределение и образование биомассы фитопланктона в Чёрном море происходит также в локальных антициклонических вихрях по ходу ОЧТ и движения больших циклонических круговоротов. Например, Севастопольский антициклонический вихрь [Иванов, Белокопытов, 2011] выделяют как отдельную зону. Во время весеннего цветения на этом участке регистрируют более низкие либо более высокие концентрации фитопланктона, во время зимнего — обычно более низкие. Интенсивное развитие фитопланктона в данной зоне было отмечено во второй половине марта или в первой половине апреля (в 1999, 2000, 2003, 2005, 2010, 2011 и 2012 гг.). Цветение в Севастопольском микрокруговороте длилось, как правило, не более двух недель, при этом значения биомассы были выше в 2–2,5 раза, чем в западном циклоническом круговороте (рис. 3). Только в 2013 и 2015 гг. концентрация фитопланктона в Севастопольском круговороте была вдвое ниже, чем в глубоководной зоне. Существенное повышение биомассы зафиксировано один раз — в 2001 г., во второй половине мая; предположительно, на него оказало влияние обширное распространение дунайского паводка (рис. 3). В остальные годы весной изменения рассматриваемого показателя происходили так же, как и в глубоководной зоне. Зимой на данном участке акватории фиксируют однородное поле биомассы с западным круговоротом, что может свидетельствовать о сильном смешивании этих двух зон и о временном исчезновении антициклона как отдельной зоны развития биомассы фитопланктона. За весь исследуемый период лишь в 2001, 2012, 2014 и 2015 гг. Севастопольский антициклон характеризовался пониженными значениями биомассы в некоторые зимние месяцы. В летний сезон он, как правило, не выделяется как отдельная зона, в нём отмечены более низкие концентрации биомассы фитопланктона, чем в глубоководной области. В Батумском антициклоне, по данным 18-летних исследований, величины биомассы отличались от таковых в остальной глубоководной части моря в первой половине апреля 2000 и 2006 гг., в первой половине мая 2001 г., а также зимой 2003 г. В эти годы происходило интенсивное цветение фитопланктона на фоне невысоких значений биомассы в глубоководной области. В остальные годы варибельность величин была сходной. В 2000 г. в апреле вспышка фитопланктона отмечена как в прибрежной зоне вдоль Восточно-Понтийских гор (величины достигали $1000 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-3}$), так и в Батумском

круговороте (значения составляли $300 \text{ мг С}\cdot\text{м}^{-3}$). В мае 2001 г. в шельфовой зоне в районе Батуми биомасса возрастала до $200 \text{ мг С}\cdot\text{м}^{-3}$. В указанные месяцы в 2003 и 2006 гг. значения не превышали $100 \text{ мг С}\cdot\text{м}^{-3}$, но были приблизительно вдвое больше, чем в восточном циклоническом круговороте. В западном циклоническом круговороте биомасса фитопланктона составляла, по осреднённым данным для района за 18 лет, $(38,0 \pm 17,8) \text{ мг С}\cdot\text{м}^{-3}$, в восточном циклоническом круговороте — $(37,7 \pm 16,8) \text{ мг С}\cdot\text{м}^{-3}$, в Батумском антициклоне — $(38,2 \pm 18,0) \text{ мг С}\cdot\text{м}^{-3}$.

Важность циркуляций в возникновении цветения фитопланктона была рассмотрена и другими авторами [Kubryakov et al., 2019]. В августе 2015 г. в юго-восточной части моря отмечены резкое нарушение физической структуры вод и изопикническое перемешивание, которое было вызвано сдвигом инерционных течений под влиянием сильных ветровых явлений, что привело к повышению концентрации хлорофилла [Kubryakov et al., 2019]. Однако, по нашим расчётам и по данным спутниковых наблюдений (рис. 4), в августе 2015 г. зафиксировано незначительное возрастание биомассы фитопланктона в восточном антициклоническом круговороте, до $27 \text{ мг С}\cdot\text{м}^{-3}$ в среднем для района, на фоне $13\text{--}20 \text{ мг С}\cdot\text{м}^{-3}$ в июне и июле. Только в центре антициклона значения повысились до $50 \text{ мг С}\cdot\text{м}^{-3}$. При этом существенного увеличения биомассы в восточной части моря не отмечено. Развитие фитопланктона происходило так же, как и в течение большинства лет. За 18-летний период в глубоководной зоне наибольшее повышение биомассы зарегистрировано в 2001 г. на протяжении всего лета (в частности, до $38 \text{ мг С}\cdot\text{м}^{-3}$ в августе), но причины этого явления необходимо исследовать отдельно. Также для глубоководной области отмечена внезапная вспышка развития фитопланктона в конце августа — начале сентября 2012 г. (рис. 4).

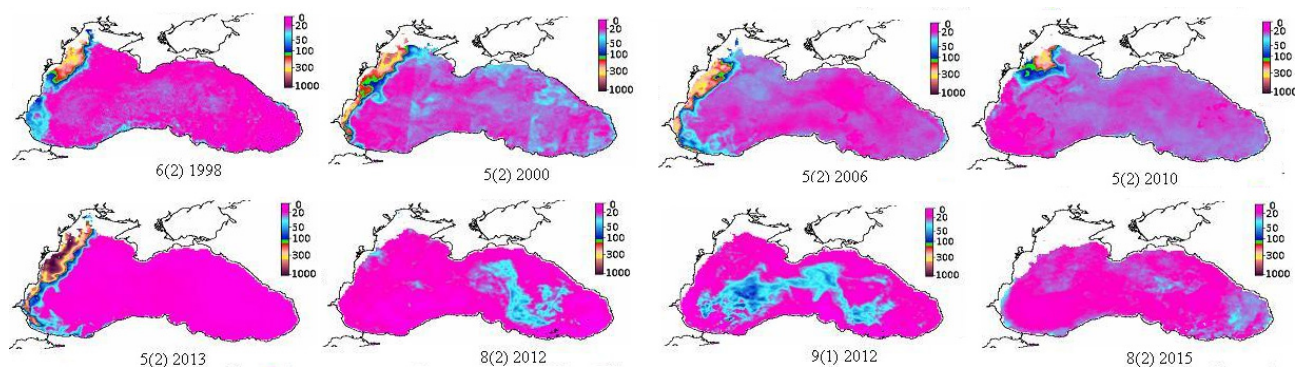


Рис. 4. Пространственная изменчивость биомассы фитопланктона ($\text{мг С}\cdot\text{м}^{-3}$) под влиянием циркуляций в летние месяцы и в период дунайского паводка в Чёрном море в различные годы

Fig. 4. Spatial variability of phytoplankton biomass ($\text{mg C}\cdot\text{m}^{-3}$) under the effect of circulations during summer months and in the Danube flood period in the Black Sea in different years

Цветение началось ориентировочно в центре восточного циклонического круговорота и в течение двух недель распространилось в западный. Максимальные значения в центре западного циклонического вращения достигали $70\text{--}80 \text{ мг С}\cdot\text{м}^{-3}$. При этом, согласно осреднённым данным для всего района, величины составляли не более $35 \text{ мг С}\cdot\text{м}^{-3}$, и это не привело к повышению биомассы в целом за летний период. Напротив, с 2012 г. летом биомасса фитопланктона стала уменьшаться и сократилась в среднем в 1,4 раза в глубоководной части моря и в 1,2–1,4 раза в области свала глубин западной части моря, а также почти вдоль всей шельфовой зоны (по сравнению с таковой предыдущих лет). В глубоководной зоне за 18-летний период весной и летом были отмечены отрицательные тренды значений биомассы фитопланктона, зимой и осенью достоверных трендов не обнаружено [Финенко и др., 2019]. Это снижение, как указано

в исследовании [Финенко и др., 2019], не связано с изменением температурного и светового режимов. Исключениями стали только область у стока реки Дунай, в которой в последние годы в летний сезон произошло повышение биомассы фитопланктона в 1,3 раза, и район в акватории Бургасского залива с увеличением значения в 1,14 раза. За 18 лет в придунайском районе, согласно круглогодичным регулярным двухнедельным данным, биомасса возросла на 33 % по сравнению с первоначальным уровнем при высокой вариабельности показателя (при оценке критерия Фишера при $p \leq 0,1$). Это может свидетельствовать о повышении трофности данного района, обусловленной, вероятно, увеличением антропогенной нагрузки.

Обычно повышенные значения биомассы распространялись до границ циклонических круговоротов и области свала глубин, в отдельных случаях — до берегов Крыма. Однако, по многолетним наблюдениям, из-за различий в плотности и солёности шельфовых вод и вод центральной части моря происходило их разделение, и это не привело к возрастанию биомассы фитопланктона в глубоководной области.

Роль Основного черноморского течения в формировании особенностей развития фитопланктона в шельфовых водах. В прибрежной области, преимущественно в районе стока реки Дунай, несколько меньше в районе рек Днестр и Днепр, с конца апреля — с мая происходит существенное увеличение биомассы, вызванное весенними паводками. В течение двух месяцев повышенная биомасса фитопланктона, следуя по ходу движения ОЧТ, достигает пролива Босфор, но дальше на восток, как правило, не распространяется (см. рис. 4). Основная часть распреснённых вод выносится в Мраморное море.

Период летнего цветения у западного шельфа длился до сентября — октября. На фоне повышенных концентраций регистрировали обычно два пика: в мае — июне и в сентябре — октябре (вдвое меньший). В отдельных случаях значения биомассы достигали 300–1000 мг С·м⁻³, а в среднем вблизи стока реки Дунай в летний сезон составляли около 100 мг С·м⁻³. По мере продвижения водных масс к проливу Босфор биомасса фитопланктона снижается. Повторное повышение её значений в западной прибрежной зоне происходит зимой, но с меньшими концентрациями и областью распространения, чем в конце весны. Отметим, что довольно высокие величины биомассы фитопланктона в этом районе сохраняются на протяжении всего года, тогда как уровень биомассы в остальных прибрежных районах в зимнее время обычно ниже, чем в глубоководных. Изменения у южного и восточного шельфов происходят на протяжении большинства лет так же, как и в глубоководной зоне, и концентрации фитопланктона варьируют в тех же пределах. Только у северо-восточного берега зафиксированы самые низкие значения биомассы на протяжении всего года, особенно в летний период. Это может быть связано с наиболее высокой скоростью ОЧТ [Иванов, Белокопытов, 2011] на данном участке акватории и с маленькой глубиной перемешиваемого слоя [по нашим расчётам, в среднем $(5,0 \pm 3,7)$ м]. Максимум хлорофилла и биомассы у крымского и кавказского побережья в летний период находится в среднем на глубине 29 м. Наибольшая скорость течения отмечена в приповерхностном слое, 10–25 м [Иванов, Белокопытов, 2011], что, вероятно, приводит к расслоению вод по скоростям движения и к слабому перемешиванию.

В течение года, особенно в летний период, ОЧТ [Иванов, Белокопытов, 2011] способствует распространению биомассы вдоль шельфовой зоны, причём практически без смешивания с глубоководной областью. Исключением могут быть образования вихревых циркуляций, переносимых в открытое море поздней осенью и зимой, поэтому влияние прибрежных вод на глубоководную зону возможно именно в данный период. Весной, во время паводка, величины биомассы фитопланктона высоки, такие значения могут распространяться до свала глубин, однако температурные и плотностные различия, а также низкая ветровая активность препятствуют смешиванию шельфовых вод и вод глубоководной акватории.

Вывод. Движение основных поверхностных течений и процессы перемешивания играют важную роль в пространственном распределении биомассы фитопланктона в Чёрном море. Нами показано влияние больших синоптических круговоротов на периодичность смещения цветения из одного циклонического круговорота в другой с продолжительностью около месяца. Глубинные вертикальные циркуляции вод, вызванные температурным и ветровым режимами в зимний период, определяют возникновение зимнего и весеннего максимума биомассы фитопланктона. Одним из важных условий его интенсивного цветения в глубоководной зоне весной является снижение средней температуры воды в холодный сезон до +7...+8 °С на протяжении более чем полутора месяцев. Эти условия способствуют увеличению вертикальных циркуляций водных масс и поступлению биогенных веществ в эвфотический слой. По данным пространственных изменений за 18-летний временной интервал, весенне-летнее цветение в шельфовой зоне не выходило за границы свала глубин и не проникало в глубоководную область. Только в отдельных случаях высокие концентрации фитопланктона во время обильных весенних паводков на северо-западном шельфе наблюдались у берегов Крыма, а на юго-восточном — проникали в Батумский антициклон. В тёплый сезон основная доля биомассы фитопланктона, образующаяся у стока северо-западных рек, распространяется до пролива Босфор и выносится из Чёрного моря. Осенью, с октября, и в зимний период цветение может распространяться в западный циклонический круговорот и вносить свой вклад в развитие фитопланктона в поверхностном слое центральной акватории Чёрного моря.

Работа выполнена в рамках государственного задания по теме «Функциональные, метаболические и токсикологические аспекты существования гидробионтов и их популяций в биотопах с различным физико-химическим режимом» (№ гос. регистрации 121041400077-1, ФИЦ ИнБЮМ), частично по теме «Развитие методов оперативной океанологии на основе междисциплинарных исследований процессов формирования и эволюции морской среды и математического моделирования с привлечением данных дистанционных и контактных измерений» (№ 0827-2018-0002, ФИЦ МГИ), а также частично по проекту РФФИ и города Севастополя «Стратегии адаптации фитопланктона и его потребление микрзоопланктоном под влиянием климатических изменений и антропогенной нагрузки на прибрежные экосистемы Чёрного моря (район Севастополя)» (№ 20-45-920002).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Арашкевич Е. Г., Луппова Н. Е., Никишина А. Б., Паутова Л. А., Часовников В. К., Дриц А. В., Подымов О. И., Романова Н. Д., Станичная Р. Р., Зацепин А. Г., Куклев С. Б., Флинт М. В. Судовой экологический мониторинг в шельфовой зоне Чёрного моря: оценка современного состояния пелагической экосистемы // *Океанология*. 2015. Т. 55, № 6. С. 964–970. [Arashkevich E. G., Lopyrova N. E., Nikishina A. B., Pautova L. A., Chasovnikov V. K., Drits A. V., Podymov O. I., Romanova N. D., Stanichnaya R. R., Zatsypin A. G., Kuklev S. B., Flint M. V. Marine environmental monitoring in the shelf zone of the Black Sea: Assessment of the current state of the pelagic ecosystem. *Okeanologiya*, 2015, vol. 55, no. 6, pp. 964–970. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.7868/S0030157415060015>
2. Белокопытов В. Н. *Термохалинная и гидролого-акустическая структура вод Чёрного моря* : автореф. дис. ... канд. геогр. наук : 11.00.08 / МГИ НАН Украины. Севастополь, 2004. 24 с. [Belokopytov V. N. *Termokhalinnaya i gidrologo-akusticheskaya struktura vod Chernogo morya* : avtoref. dis. ... kand. geogr. nauk : 11.00.08 / MGI NAN Ukrainy. Sevastopol, 2004, 24 p. (in Russ.)]
3. Берсенева Г. П., Чурилова Т. Я., Георгиева Л. В. Сезонная изменчивость хлорофилла и биомассы фитопланктона в западной части Чёрного моря // *Океанология*. 2004. Т. 44, № 3. С. 389–398. [Berseneva G. P., Churilova T. Ya., Georgieva L. V. Seasonal variability of the chlorophyll and phytoplankton biomass in the western part of the Black Sea. *Okeanologiya*, 2004, vol. 44, no. 3, pp. 389–398. (in Russ.)]

4. Иванов В. А., Белокопытов В. Н. *Океанография Чёрного моря*. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. 212 с. [Ivanov V. A., Belokopytov V. N. *Oceanography of the Black Sea*. Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2011, 212 p. (in Russ.)]
5. Кривенко О. В., Пархоменко А. В. Восходящий и регенерационный потоки неорганических соединений азота и фосфора в глубоководной области Чёрного моря // *Журнал общей биологии*. 2014. Т. 75, № 5. С. 394–408. [Krivenko O. V., Parkhomenko A. V. Upward and regeneration fluxes of inorganic nitrogen and phosphorus of the deep-water areas of the Black Sea. *Zhurnal obshchei biologii*, 2014, vol. 75, no. 5, pp. 394–408. (in Russ.)]
6. Микаэлян А. С. *Временная динамика фитопланктона глубоководного бассейна Чёрного моря* : дис. ... докт. биол. наук : 03.02.10. Москва, 2018. 266 с. [Mikaelyan A. S. *Vremennaya dinamika fitoplanktona glubokovodnogo basseina Chernogo morya*. [dissertation]. Moscow, 2018, 266 p. (in Russ.)]
7. Суслин В. В., Чурилова Т. Я., Ли М. Е., Мончева С., Финенко З. З. Концентрация хлорофилла *a* в Чёрном море: сравнение спутниковых алгоритмов // *Фундаментальная и прикладная гидрофизика*. 2018. Т. 11, № 3. С. 64–72. [Suslin V. V., Churilova T. Ya., Lee M., Moncheva S., Finenko Z. Z. Comparison of the Black Sea chlorophyll *a* algorithms for SeaWiFS and MODIS instruments. *Fundamental'naya i prikladnaya gidrofizika*, 2018, vol. 11, no. 3, pp. 64–72. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.7868/S2073667318030085>
8. Финенко З. З., Ковалёва И. В., Суслин В. В. Новый подход к оценке биомассы фитопланктона и её variability в поверхностном слое Чёрного моря по спутниковым данным // *Успехи современной биологии*. 2018. Т. 138, № 3. С. 294–307. [Finenko Z. Z., Kovalyova I. V., Suslin V. V. A new approach to estimate phytoplankton biomass and its variability in the Black Sea surface water layer based on satellite data. *Uspekhi sovremennoi biologii*, 2018, vol. 138, no. 3, pp. 294–307. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.7868/S0042132418030079>
9. Финенко З. З., Мансурова И. М., Суслин В. В. Динамика концентрации хлорофилла *a* в Чёрном море по спутниковым измерениям // *Морской биологический журнал*. 2019. Т. 4, № 2. С. 87–95. [Finenko Z. Z., Mansurova I. M., Suslin V. V. Dynamics of chlorophyll *a* concentration in the Black Sea on satellite data. *Morskoj biologicheskij zhurnal*, 2019, vol. 4, no. 2, pp. 87–95. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/mbj.2019.04.2.09>
10. Dorofeev V. L., Sukhikh L. I. Study of long-term variability of Black Sea dynamics on the basis of circulation model assimilation of remote measurements. *Izvestiya. Atmospheric and Oceanic Physics*, 2017, vol. 53, no. 2, pp. 224–232. <https://doi.org/10.1134/S0001433817020025>
11. Eppley R. W., Harrison W. G., Chisholm S. W., Stewart E. Particulate organic matter in surface waters off Southern California and its relationship to phytoplankton. *Journal of Marine Research*, 1977, vol. 35, pp. 671–696.
12. Finenko Z. Z., Hoepffner N., Williams R., Piontkovski S. A. Phytoplankton carbon to chlorophyll *a* ratio: Response to light, temperature and nutrient limitation. *Morskoj ekologicheskij zhurnal*, 2003, vol. 2, no. 2, pp. 40–64. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/707>
13. Geider R. J. Light and temperature dependence of the carbon to chlorophyll *a* ratio in microalgae and cyanobacteria: Implications for physiology and growth of phytoplankton. *New Phytologist*, 1987, vol. 106, iss. 1, pp. 1–34. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1987.tb04788.x>
14. Korotaev G., Oguz T., Riser S. Intermediate and deep currents of the Black Sea obtained from autonomous profiling floats. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2006, vol. 53, iss. 17–19, pp. 1901–1910. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2006.04.017>
15. Kubryakov A. A., Zatsepin A. G., Stanichny S. V. Anomalous summer–autumn phytoplankton bloom in 2015 in the Black Sea caused by several strong wind events. *Journal of Marine Systems*, 2019, vol. 194, pp. 11–24. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2019.02.004>
16. Menden-Deuer S., Lessard E. J. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton. *Limnology and Oceanography*, 2000, vol. 45, iss. 3, pp. 569–579. <https://doi.org/10.4319/lo.2000.45.3.0569>
17. Mikaelyan A. S., Pautova L. A., Chasovnikov V. K., Mosharov S. A., Silkin V. A.

- Alternation of diatoms and coccolithophores in the north-eastern Black Sea: A response to nutrient changes. *Hydrobiologia*, 2015, vol. 755, iss. 1, pp. 89–105. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2219-z>
18. Suslin V., Churilova T. A regional algorithm for separating light absorption by chlorophyll-a and coloured detrital matter in the Black Sea, using 480–560 nm bands from ocean colour scanners. *International Journal of Remote Sensing*, 2016, vol. 37, no. 18, pp. 4380–4400. <https://doi.org/10.1080/01431161.2016.1211350>
19. Suslin V. V., Slabakova V. K., Churilova T. Ya. Diffuse attenuation coefficient for downwelling irradiance at 490 nm and its spectral characteristics in the Black Sea upper layer: Modeling, *in situ* measurements and ocean color data. *Proceedings of SPIE : 23rd International Symposium on Atmospheric and Ocean Optics: Atmospheric Physics*, 2017, vol. 10466, art. no. 104663H (13 p.). <https://doi.org/10.1117/12.2287367>

SPATIAL AND TEMPORAL DYNAMICS OF THE PHYTOPLANKTON BIOMASS IN THE SURFACE LAYER OF THE BLACK SEA

I. V. Kovalyova¹, Z. Z. Finenko¹, and V. V. Suslin²

¹A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation

²Marine Hydrophysical Institute of RAS, Sevastopol, Russian Federation

E-mail: ila.82@mail.ru

The spatial and temporal variability of phytoplankton biomass in the surface layer of the Black Sea during an 18-year period is analyzed, and the effect of the main currents in the sea on the spatial and temporal dynamics of phototrophic phytoplankton biomass is assessed. Regular long-term chlorophyll concentration data were used, obtained from satellite observations with SeaWiFS and MODIS-Aqua/Terra instruments in the Black Sea for 1998–2015. The role of macro- and microcirculations in the spatial and temporal variability of phytoplankton biomass is estimated. A gain in wind activity and a drop in water temperature from October to March, which lead to an increase in the depth of the mixed upper layer and the intensity of the main synoptic circulations, become a significant factor promoting winter–spring phytoplankton bloom. As revealed, a decrease in the mean water temperature in the cold season to +7...+8 °C, lasting for more than six weeks in the deep-water zone, leads to the intensive biomass development in spring. It was established that the mean phytoplankton biomass for 18 years in the western and eastern cyclonic cycles is (38.0 ± 17.8) and (37.7 ± 16.8) mg C·m⁻³, respectively, and in the Batumi anticyclone, (38.2 ± 18.0) mg C·m⁻³. As a rule, the Rim Current carries phytoplankton formed at the shelf zone along the coastline and almost does not mix with deep waters. In the cyclonic cycles, winter–spring phytoplankton bloom is observed on average for six weeks. Intensive bloom in the area of the flow of northwestern rivers, recorded in May–June, extends to the Bosphorus, while in the cold season, it can penetrate into the deep-sea area in the form of micro-eddies. In winter and spring, the Sevastopol anticyclonic eddy stood out as a separate zone in terms of biomass development. The role of anthropogenic load is most significant in the coastal zone. However, the effect of coastal waters on the deep-sea area is possible in late autumn and winter.

Keywords: phytoplankton biomass, synoptic circulation, Black Sea, spatial variability of phytoplankton biomass, water temperature, depth of the mixed layer