

«Цветение» кокколитофорид в Черном море по данным дистанционного зондирования в 1998–2023 годах: интенсивность и частота

Т. Я. Чурилова^{1, ✉}, В. В. Суслин², О. В. Кривенко¹

¹ Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН, Севастополь, Россия

² Морской гидрофизический институт РАН, Севастополь, Россия
✉ tanya.churilova@gmail.com

Поступила в редакцию 22.07.2024; одобрена после рецензирования 31.07.2024;
принята к публикации 12.09.2024.

Аннотация

Цель. Мониторинг массового развития, или так называемого цветения, кокколитофорид актуализируется в связи с влиянием этого процесса на биогеохимические циклы. Проанализированы частота, интенсивность и площадь «цветения» *Gephyrocapsa huxleyi* в различных районах Черного моря, оценено влияние условий среды на интенсивность «цветения» и межгодовую изменчивость.

Методы и результаты. На основе спутниковых данных с использованием региональных алгоритмов были восстановлены значения концентрации хлорофилла *a*, показателя рассеяния света назад взвешенным веществом и показателя поглощения света окрашенным неживым веществом с двухнедельным усреднением для разных районов Черного моря с 1998 по 2023 г. Использование нормализованных аномалий позволило установить годовые циклы изменчивости этих параметров, выявить общие закономерности и особенности вариабельности в отдельных районах моря.

Выводы. Установлено, что в начале июня во всех районах моря регулярно наблюдается массовое развитие *Gephyrocapsa huxleyi*, для которого характерна межгодовая изменчивость интенсивности и площади «цветения». Высокая освещенность в верхнем перемешанном слое моря является ключевым фактором сдвига в структуре фитопланктонного сообщества и перехода к доминированию и «цветению» *Gephyrocapsa huxleyi* благодаря физиологически детерминированной способности этих водорослей расти без угнетения при крайне высокой интенсивности света, ингибирующей рост других водорослей. В большинстве районов Черного моря летнее «цветение» *Gephyrocapsa huxleyi* не сопровождается увеличением биомассы фитопланктона, изменяется только структура сообщества. Исключение составляют прибрежные воды в зоне влияния речного стока, где «цветение» наблюдается на фоне повышения биомассы фитопланктона. В холодный период года (декабрь, февраль) в прибрежных водах иногда наблюдается увеличение численности *Gephyrocapsa huxleyi*, которое может быть связано с уменьшением биогенной обеспеченности на фоне ослабления берегового стока и/или стабилизации водного столба. Снижение обеспеченности фитопланктона питательными веществами способствует конкурентному росту кокколитофорид в сравнении с другими видами фитопланктона. Развитие *Gephyrocapsa huxleyi* в разные сезоны года может отражать генетическую и физиологическую пластичность *Gephyrocapsa huxleyi*.

Ключевые слова: кокколитофориды, *Gephyrocapsa huxleyi*, *Emiliania huxleyi*, «цветение» кокколитофорид, цветение воды, концентрация хлорофилла, рассеяние света, поглощение света, окрашенное неживое вещество, дистанционное зондирование, Черное море

© Чурилова Т. Я., Суслин В. В., Кривенко О. В., 2024

Благодарности: исследования частоты, интенсивности и площади «цветения» *G. huxleyi* в различных районах моря выполнены в рамках государственного задания ФГБУН ФИЦ МГИ по теме № FNNN-2023-0001, внутригодовой и межгодовой изменчивости биооптических показателей вод – в рамках государственного задания ФИЦ ИНБЮМ по теме № 124030100106-2, получение многолетних рядов данных на основе спутниковых данных с использованием региональных алгоритмов – в рамках государственного задания ФГБУН ФИЦ МГИ по теме № FNNN-2024-0012.

Для цитирования: Чурилова Т. Я., Суслин В. В., Кривенко О. В. «Цветение» кокколитофорид в Черном море по данным дистанционного зондирования в 1998–2023 годах: интенсивность и частота // Морской гидрофизический журнал. 2024. Т. 40, № 6. С. 853–877. EDN QNNWJO.

Original article

“Bloom” of Coccolithophores in the Black Sea Based on Remote Sensing Data Obtained in 1998–2023: Intensity and Frequency

T. Ya. Churilova^{1, ✉}, V. V. Suslin², O. V. Krivenko¹

¹ A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, Russian Academy of Sciences, Sevastopol, Russia

² Marine Hydrophysical Institute, Russian Academy of Sciences, Sevastopol, Russia
✉ tanya.churilova@gmail.com

Abstract

Purpose. Monitoring of coccolithophore “blooms” is becoming increasingly important due to their influence on the biogeochemical cycles. The purpose of the study is to analyze the frequency, intensity and area of *Gephyrocapsa huxleyi* “bloom” in different sub-regions of the Black Sea, as well as to assess the affect of environmental factors on the intensity and interannual variability of “bloom”.

Methods and Results. Based on the satellite data and using the regional algorithms, the values of chlorophyll *a* concentration, the particulate backscattering coefficient and the coefficient of light absorption by colored detrital matter were retrieved with a two-week averaging for different Black Sea sub-regions for the period 1998–2023. Application of the normalized anomalies made it possible to reveal the annual cycles of variability of these parameters, as well as to identify their common patterns and variability features in particular sub-regions of the sea.

Conclusions. It has been revealed that in early June in all the regions of the sea, the “bloom” of *Gephyrocapsa huxleyi* was regularly observed; at that it was characterized by a year-to-year variability in its intensity and area. High light intensity in the sea upper mixed layer is a key factor for a shift in the phytoplankton species structure and for the transition to *Gephyrocapsa huxleyi* dominance and “bloom” due to the physiologically determined capacity for of these algae to grow at an extremely high light intensity with no inhibition, whereas at similar light conditions the growth of other plankton microalgae is suppressed. In most sub-regions of the Black Sea, the “bloom” of *Gephyrocapsa huxleyi* is not followed by an increase in the phytoplankton biomass, only species structure of phytoplankton changes. The exception is the coastal waters affected by the river runoffs: the “bloom” there is observed when the phytoplankton biomass increases. In the coastal waters during a cold period (December, February), the *Gephyrocapsa huxleyi* abundance sometimes increases due to a decrease of nutrient supply that results from weakening of the river runoffs and/or increasing stability of the water column. Decrease in phytoplankton supply with nutrients contributes to the competitive growth of coccolithophores as compared to other types of phytoplankton. The development of *Gephyrocapsa huxleyi* “bloom” in different seasons can reflect its genetic and physiological plasticity.

Keywords: coccolithophores, *Gephyrocapsa huxleyi*, *Emiliana huxleyi*, coccolithophore “bloom”, water bloom, chlorophyll concentration, light scattering, light absorption, colored detrital matter, remote sensing, Black Sea

Acknowledgments: The frequency, intensity and area of *Gephyrocapsa huxleyi* “bloom” in different sub-regions of the Black Sea were studied within the framework of state assignment of FSBSI FRC

MHI on theme No. FNNN-2023-0001, annual and interannual variability of bio-optical water features – within the framework of state assignment of FRC IBSS on theme No. 124030100106-2, the long-term data series were obtained based on satellite data and using the regional algorithms within the framework of state assignment of FSBSI FRC MHI on theme No. FNNN-2024-0012.

For citation: Churilova, T.Ya., Suslin, V.V. and Krivenko, O.V., 2024. “Bloom” of Coccolithophores in the Black Sea Based on Remote Sensing Data Obtained in 1998–2023: Intensity and Frequency. *Physical Oceanography*, 31(6), pp. 802-825.

Введение

Кокколитофориды (*Coccolothophyceae*) – это планктонные гаптофитовые водоросли, повсеместно распространенные в Мировом океане [1], отличительным признаком которых являются покрывающие всю поверхность клетки известковые (CaCO_3) пластинки – кокколиты. Наиболее изученным видом этой группы является *Gephyrocapsa huxleyi* (Lohmann) P.Reinhardt, 1972 syn. *Emiliania huxleyi* (Lohmann) W.W.Hay & H.Mohler 1967¹. Массовое развитие этого вида периодически фиксируется в разных районах океана и приводит к мощному цветению моря, покрывающему площади в сотни тысяч квадратных километров [1, 2].

Кокколитофориды являются важными продуцентами органического вещества в океане, их долю в первичной продукции оценивают в 1–10 %, они также играют ключевую роль в образовании CaCO_3 и формировании известковых донных отложений [3, 4]. С накоплением коккосфер и отдельных кокколитов в воде существенно изменяются оптические характеристики моря [2, 3]. Прогнозируется, что текущие климатические изменения могут существенно повлиять на рост кокколитофорид и процессы кальцификации, причем разнонаправленно в низких и высоких широтах [5, 6]. За последние два десятилетия отмечено значительное увеличение численности кокколитофорид в Атлантическом океане [7, 8]. В связи с существенным влиянием этих микроводорослей на глобальный круговорот углерода [5, 6, 9] исследование «цветения» *G. huxleyi* становится еще актуальнее [2].

В наиболее общем виде «цветение» можно определить как накопление биомассы фитопланктона в пределах определенной акватории в результате превышения скорости роста микроводорослей над темпами потерь клеток. Потери клеток связаны с их естественной смертностью и выеданием зоопланктоном. За увеличением биомассы следует период снижения ее значений до значений, близких к базовым [10]. Чаще всего наблюдается вспышка численности одного (моновидовое «цветение») или 2–3 видов микроводорослей, которая сопровождается повышением биомассы фитопланктона и продолжается в основном от недели до месяца [11, 12]. Высокая степень доминирования отдельного таксона является важным признаком «цветения» и определяется способностью определенных видов нарастать быстрее в данных условиях среды по сравнению с другими видами водорослей [11, 13, 14].

¹ URL: <https://www.algaebase.org> (дата посещения: 17.07.2024).
МОРСКОЙ ГИДРОФИЗИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ том 40 № 6 2024

Весеннее «цветение» фитопланктона, которое регулярно наблюдают в средних и высоких широтах, связано с быстрым ростом диатомовых водорослей на фоне благоприятных световых условий, высокой доступности питательных солей и слабого пресса выедания, характерного для этого сезона [15–17]. Благодаря физиологическим особенностям диатомовых водорослей, скорость их роста достигает максимума в условиях интенсивного вертикального перемешивания вод при высоких концентрациях биогенных элементов в среде [13, 18]. Накопление биомассы водорослей происходит до тех пор, пока численность питающегося ими зоопланктона не увеличится в ответ на увеличение пищи и/или не истощится запас питательных веществ [19]. Идентификация «цветения» и анализ его динамики проводится по биомассе фитопланктона, которую зачастую регистрируют с использованием концентрации основного фотосинтетически активного пигмента – хлорофилла *a* – в качестве маркера [11].

В отличие от весеннего «цветения» диатомовых, массовое развитие кокколитофорид чаще всего не сопровождается существенным приростом биомассы фитопланктона [20, 21], поэтому в качестве критерия для идентификации «цветения» кокколитофориды *G. huxleyi* используется ее численность, за пороговое значение которой принимается 1 млн клеток в литре. Обычно «цветение» *G. Huxleyi*¹ наблюдается на фоне высокой солнечной инсоляции и ограниченной биогенной обеспеченности [1–3].

Исследования, которые проводились в Черном море на регулярной основе в течение двух лет, показали изменение видовой структуры фитопланктона в конце весны – начале лета при постоянной концентрации хлорофилла *a* [20]. Основу фитопланктона в мае составляли динофлагелляты, а в июне в сообществе доминировали кокколитофориды, вклад которых в биомассу фитопланктона достигал 80 % [20]. Высокая численность *G. huxleyi*, более миллиона клеток в литре, была зафиксирована в прибрежных и шельфовых водах и в холодный период года [22].

Дистанционные методы открывают широкие возможности для исследований качества и продуктивности вод на разных временных и пространственных масштабах. Дистанционная диагностика «цветения» кокколитофорид основана на уникальных оптических характеристиках их клеток – на порядок более высоком, по сравнению с другими микроводорослями, показателем рассеяния света назад (b_{bp}), связанным с высоким показателем преломления света кокколитами и коккосферой [23]. На основе спутниковых данных было показано, что в Черном море «цветение» кокколитофорид наблюдается ежегодно в начале лета [24–28]. Однако внутригодовая динамика концентрации *G. huxleyi* в разных районах Черного моря, связь с концентрацией хлорофилла *a* – маркером биомассы фитопланктона, влияние условий среды на динамику этих показателей исследованы недостаточно.

Созданные для Черного моря региональные спутниковые алгоритмы: 1) восстановления первичных гидрооптических характеристик поверхностного слоя вод [29], в том числе и b_{bp} ; 2) оценки концентрации хлорофилла *a* (C_a) [30] – позволяют анализировать сезонную и межгодовую динамику этих параметров в различных районах моря, их связь с условиями среды, такими как температура поверхности моря (*SST*), глубина верхнего квазиоднородного

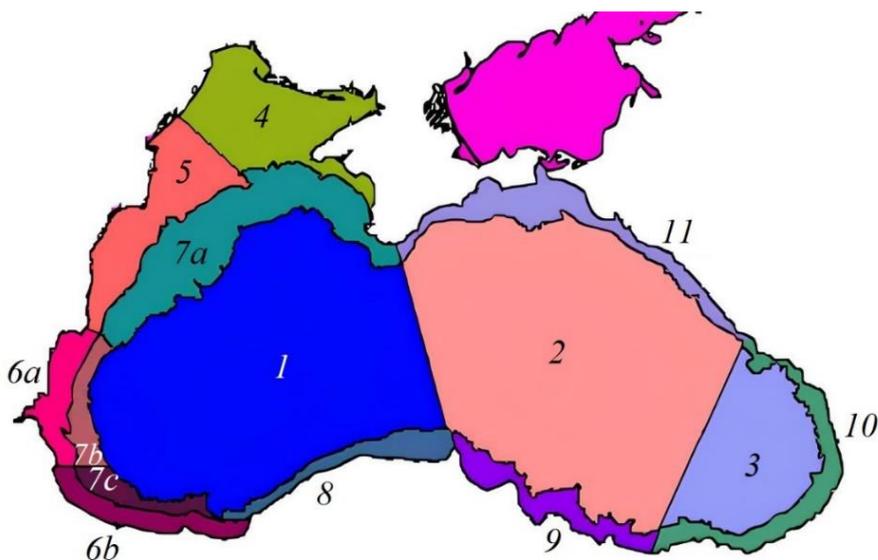
слоя (Z_{UML}) и фотосинтетически активная радиация, падающая на поверхность моря (PAR_0).

Целью настоящего исследования является анализ частоты, интенсивности и площади «цветения» *G. huxleyi* в различных районах Черного моря, а также оценка влияния условий среды на интенсивность «цветения» и его межгодовую изменчивость.

Методы

Оценка показателя b_{bp} на длине волны 555 нм ($b_{bp}(555)$) выполнена на основе спутниковых данных с использованием региональной модели [29]. Концентрацию клеток *G. huxleyi* (NEh) определяли по зависимости NEh от $b_{bp}(555)$, установленной на основе *in situ* данных о NEh [31].

Значения C_a и показателя поглощения света окрашенным неживым веществом на длине волны 490 нм ($a_{CDM}(490)$) определяли на основе спутниковых данных с использованием регионального алгоритма [30]. Значения Z_{UML} были определены в соответствии с [32].



Р и с. 1. Районирование Черного моря по гидродинамическим характеристикам [33]

Fig. 1. Map of the Black Sea sub-regions defined by hydrodynamic features [33]

Для районов Черного моря (рис. 1), выделенных в соответствии с гидрофизическими особенностями [33], рассчитывали средние по району значения исследуемых параметров с двухнедельным осреднением за период 1998–2023 гг. Из анализа была исключена 2-километровая полоса вод вдоль всего черноморского побережья. Для оценки сезонной динамики $b_{bp}(555)$, NEh , SST , C_a , $a_{CDM}(490)$ и Z_{UML} использовали среднемесячную аномалию изменений параметра, нормализованную на стандартное отклонение (X_{ij}^σ), которую рассчитывали по уравнению

$$X_{ij}^{\sigma} = (\bar{X}_{ij} - \bar{\bar{X}}_j) / \sigma \bar{\bar{X}}_j, \quad (1)$$

где X – рассматриваемый параметр; \bar{X}_{ij} – его среднемесячное значение для месяца i и для района j ; $\bar{\bar{X}}_j$ и $\sigma \bar{\bar{X}}_j$ – среднееголетнее значение и стандартное отклонение (SD) параметра для района j .

Межгодовую изменчивость параметра X оценивали с использованием аномалии его изменения, нормализованную на SD (X_{ijy}^{σ}), которую рассчитывали следующим образом:

$$X_{ijy}^{\sigma} = (\bar{X}_{ijy} - \bar{\bar{X}}_{ij}) / \sigma \bar{\bar{X}}_{ij},$$

где \bar{X}_{ijy} – среднемесячное значение для месяца i , года y и района j ; $\bar{\bar{X}}_{ij}$ и $\sigma \bar{\bar{X}}_{ij}$ – среднееголетнее значение и SD для месяца i , района j .

Освещенность в пределах верхнего квазиоднородного слоя определяли по PAR_0 (данные спектрорадиометров *SeaWiFS* и *MODIS*) с использованием соотношения между глубиной зоны фотосинтеза ($Z_{1\%}$) и Z_{UML} . Значения $Z_{1\%}$ оценивали по показателю диффузного ослабления света на длине волны 490 нм, восстановленному на основе спутниковых данных (*SeaWiFS* и *MODIS*) в соответствии с [34].

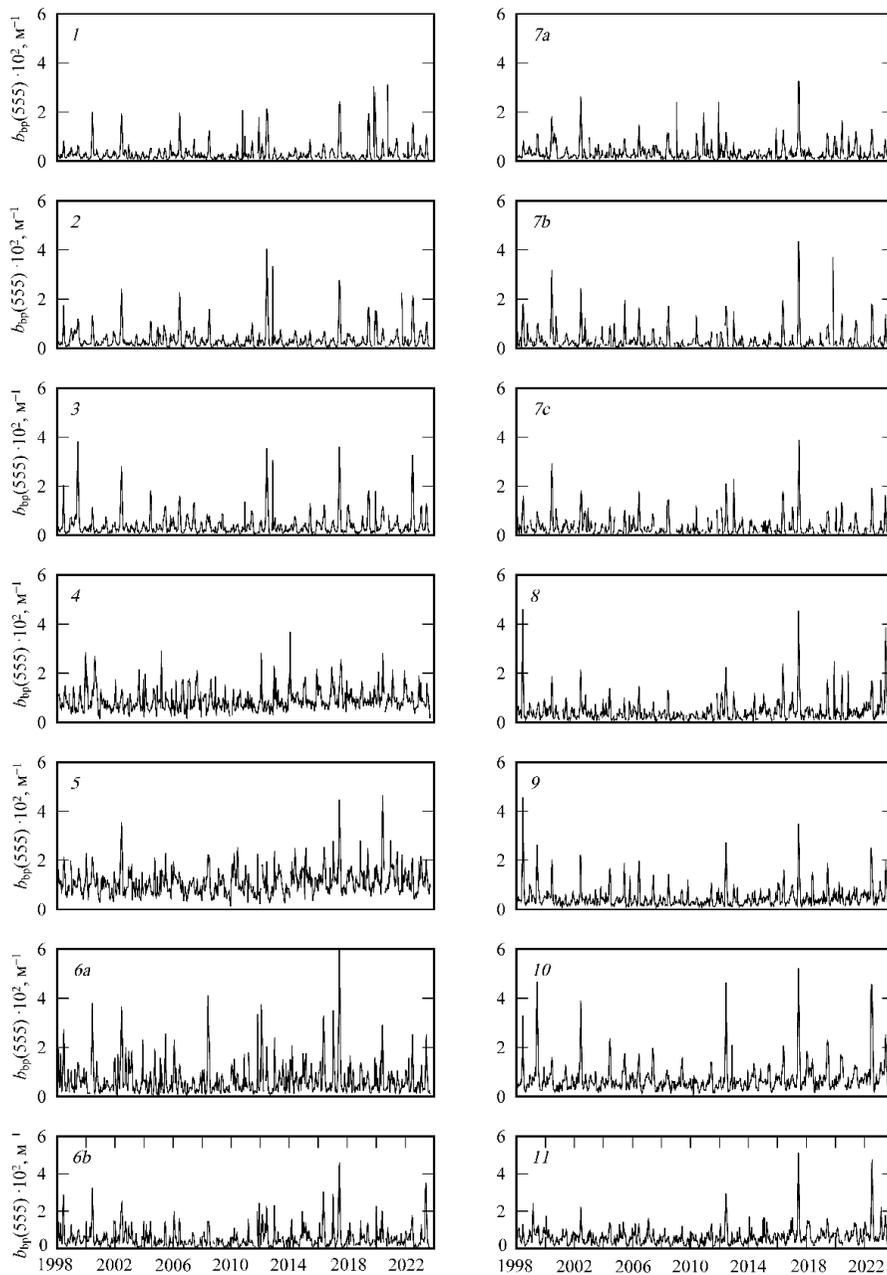
Результаты

Были получены ряды данных ($b_{bp}(555)$, NEh , SST , C_a , $a_{CDM}(490)$, Z_{UML}), рассчитанные с двухнедельным осреднением для каждого района моря (рис. 1) с 1998 по 2023 г. На рис. 2 представлена динамика $b_{bp}(555)$ в каждом районе моря за исследованный период. Во всех районах моря очевидна сезонная и межгодовая изменчивость этого параметра (рис. 2).

Нормализованные аномалии изменения всех параметров позволили выявить их внутригодовую цикличность (рис. 3). Максимум $b_{bp}(555)$ в июне наблюдается с высокой вероятностью (нормированная аномалия более 2) почти во всех районах моря. На северо-западном шельфе (район 4) максимум $b_{bp}(555)$ отмечается в разные месяцы на протяжении лета, что снижает статистическую вероятность его проявления (нормированная аномалия около 1) (рис. 3). В Черном море годовая динамика C_a характеризуется минимумом в летнее время, за исключением прибрежных вод, подверженных влиянию стока рек Дунай, Днепр и Днестр (районы 4, 5 и 6а), где летом прослеживается увеличение C_a (рис. 3).

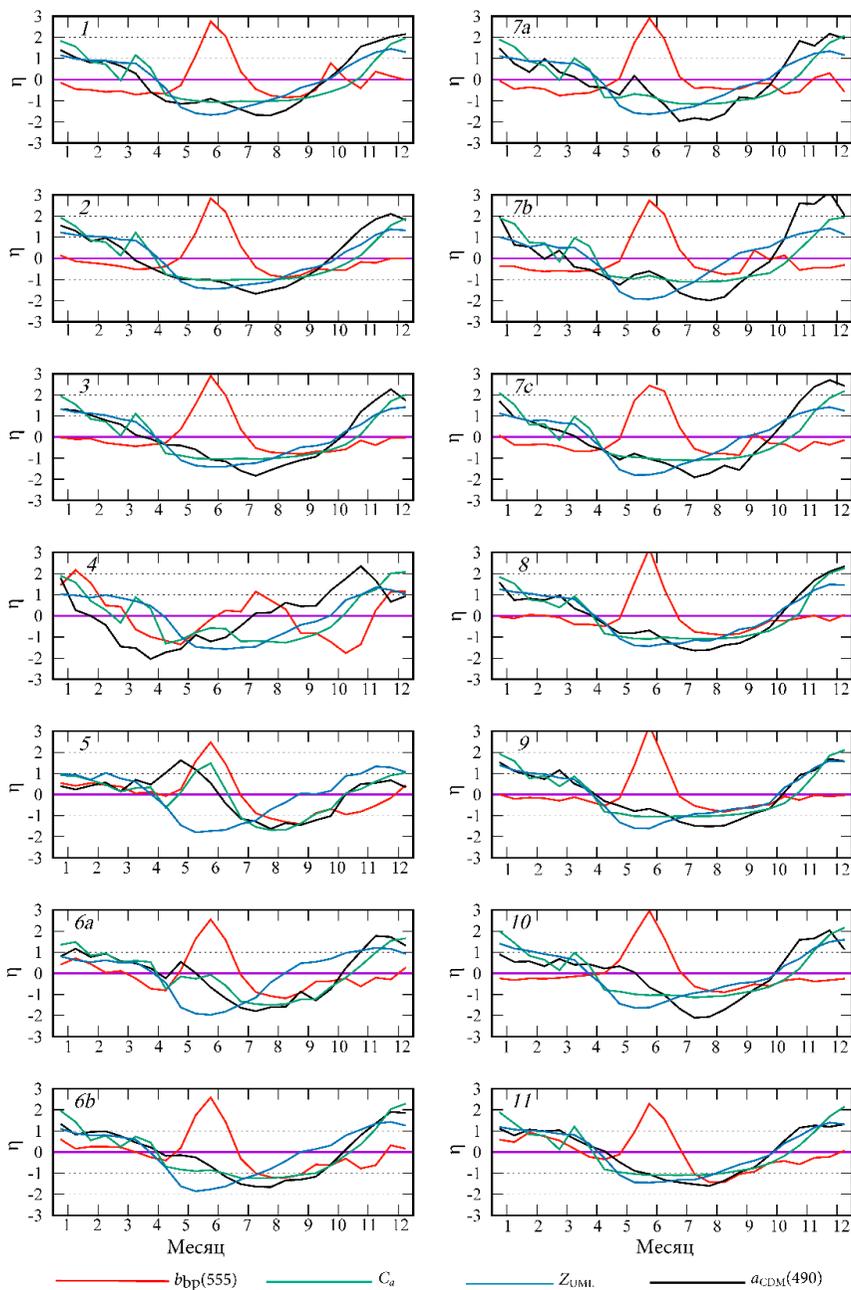
Среднееголетние значения параметров ($\bar{\bar{X}}_j$) и SD ($\sigma \bar{\bar{X}}_j$) (таблица) совместно с годовой динамикой нормированных аномалий (см. рис. 2) позволяют рассчитать средние значения трех параметров для каждого месяца в отдельном районе моря, используя уравнение (1). В глубоководных районах моря (районы 1–3) среднееголетнее значение C_a составляло в июне 0,15–0,25 мг·м⁻³.

Сравнение годовых циклов изменчивости $b_{bp}(555)$ и C_a не выявило связи между этими параметрами (рис. 3). Регулярно наблюдаемый в июне максимум $b_{bp}(555)$ не сопровождается повышением значений C_a во всех районах моря, за исключением прибрежных вод, подверженных стоку рек Дунай, Днепр и Днестр (районы 4, 5, 6а), в которых летний максимум $b_{bp}(555)$ наблюдается на фоне весенне-летнего повышения C_a (рис. 3).



Р и с. 2. Динамика двухнедельных значений показателя рассеяния света назад частицами в море на длине волны 555 нм ($b_{bp}(555) \cdot 10^2$), рассчитанных для всех районов Черного моря (в этом и следующих рисунках номер района обозначен в левом верхнем углу каждого фрагмента)

F i g. 2. Dynamics of two-week averages of particulate back scattering coefficient at wavelength 555 nm ($b_{bp}(555) \cdot 10^2$) calculated for all the regions of the Black Sea (in this and the following figures, the region number is in the upper left corner of each fragment)



Р и с. 3. Нормализованные аномалии η показателя рассеяния света назад частицами в море на длине волны 555 нм ($b_{bp}(555)$), концентрации хлорофилла a (C_a), толщины верхнего квазиоднородного слоя моря (Z_{UML}), показателя поглощения света окрашенным растворенным органическим веществом в сумме с неживым взвешенным веществом на длине волны 490 нм ($a_{CDM}(490)$) в отдельных районах Черного моря

F i g. 3. Normalized anomalies η of the particulate backscattering coefficient at wavelength 555 nm ($b_{bp}(555)$), concentration of chlorophyll a (C_a), thickness of the upper mixed layer (Z_{UML}), coefficient of light absorption by colored detrital matter in total with non-algal particles at wavelength 490 nm ($a_{CDM}(490)$) in particular regions of the Black Sea

Среднегодовое значение концентрации хлорофилла *a* (C_a), $\text{мг}\cdot\text{м}^{-3}$, показателя поглощения света окрашенным растворенным органическим веществом в сумме с неживым взвешенным веществом на длине волны 490 нм ($a_{\text{CDM}}(490)$), м^{-1} , концентрации клеток *G. huxleyi* (NEh), млн кл. $\cdot\text{л}^{-1}$, рассчитанные для поверхностного слоя в разных районах Черного моря
 Long-term average values of chlorophyll *a* concentration (C_a), $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$, light absorption coefficient by colored detrital matter in total with non-algal particles at wavelength 490 nm ($a_{\text{CDM}}(490)$), m^{-1} , and concentration of *G. huxleyi* cells (NEh), $\text{mln cell}\cdot\text{l}^{-1}$ calculated for the water upper layer in different regions of the Black Sea

Район / Region	$a_{\text{CDM}}(490) \pm SD$	$C_a \pm SD$	$NEh \pm SD$
1	0,050 ± 0,045	0,69 ± 0,50	0,32 ± 0,30
2	0,051 ± 0,046	0,69 ± 0,50	0,36 ± 0,38
3	0,056 ± 0,051	0,67 ± 0,49	0,42 ± 0,45
4	0,112 ± 0,107	0,91 ± 0,79	0,91 ± 0,93
5	0,134 ± 0,133	1,43 ± 1,36	1,12 ± 1,17
6a	0,109 ± 0,104	0,96 ± 0,86	0,69 ± 0,71
6b	0,090 ± 0,083	0,75 ± 0,63	0,57 ± 0,59
7a	0,058 ± 0,055	0,68 ± 0,58	0,35 ± 0,37
7b	0,062 ± 0,056	0,66 ± 0,56	0,35 ± 0,35
7c	0,064 ± 0,057	0,64 ± 0,53	0,37 ± 0,38
8	0,077 ± 0,070	0,69 ± 0,56	0,47 ± 0,47
9	0,074 ± 0,069	0,65 ± 0,55	0,48 ± 0,50
10	0,084 ± 0,077	0,68 ± 0,57	0,73 ± 0,79
11	0,068 ± 0,064	0,60 ± 0,50	0,64 ± 0,67

Примечание: SD – среднее квадратическое отклонение.
 Note: SD is standard deviation.

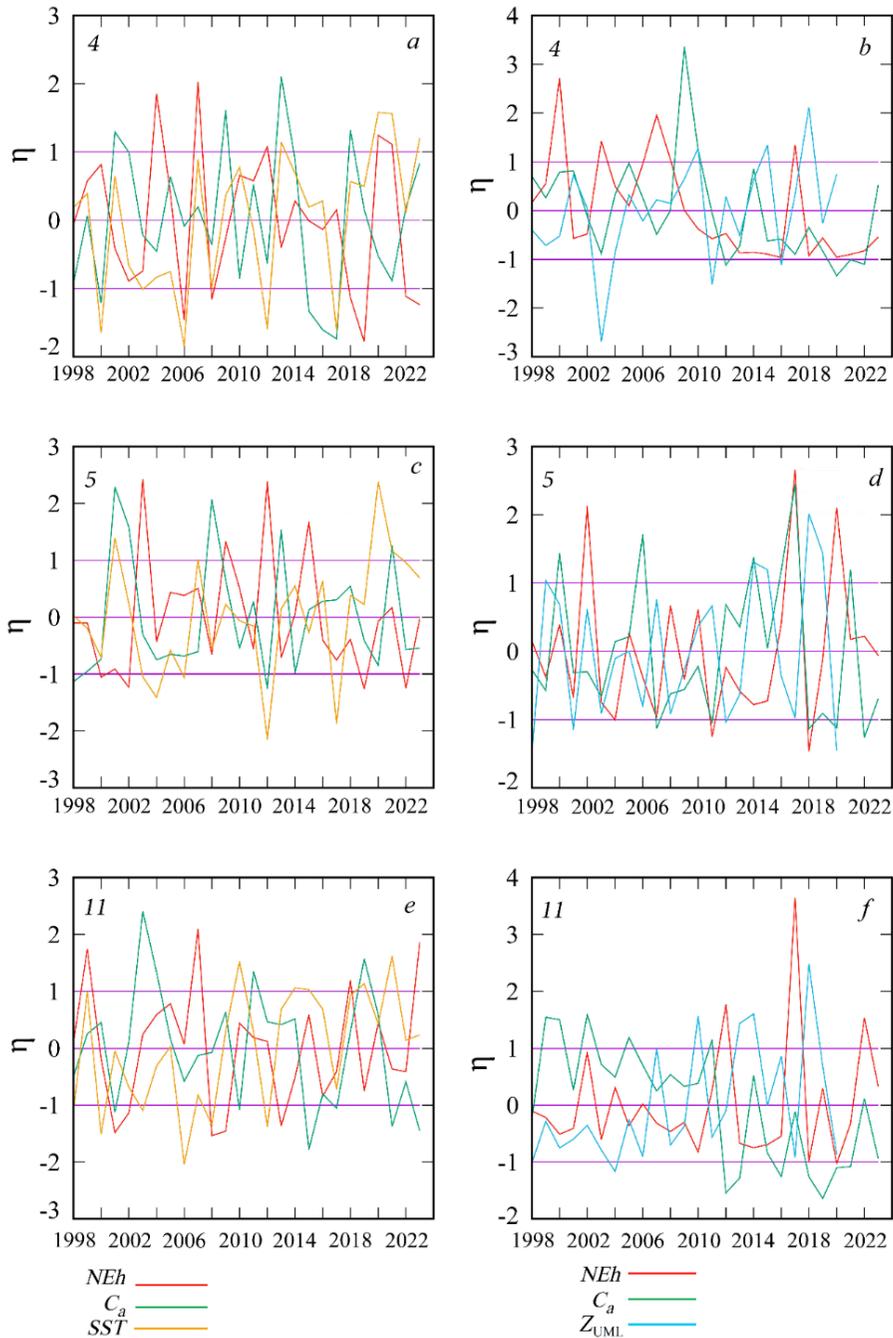
В этих районах (4, 5 и 6a) значения $b_{\text{bp}}(555)$ изменяются обратно пропорционально значениям C_a (рис. 4).

На северо-западном шельфе (район 4) прослеживается локальное повышение C_a и $a_{\text{CDM}}(490)$ в мае – июне (см. рис. 3). Вблизи устья Дуная (район 5) увеличение C_a и $a_{\text{CDM}}(490)$ в мае – июне выражено в большей степени и нормализованные значения аномалий этих параметров превышают 1 (см. рис. 3).

Максимум $b_{\text{bp}}(555)$, регулярно наблюдаемый во всех районах моря в начале лета, связан с «цветением» *G. huxleyi*, что подтверждается данными натурных наблюдений. Концентрацию клеток *G. huxleyi* (N , млн кл. $\cdot\text{л}^{-1}$) можно оценить достаточно точно на основании параметров зависимости между значениями $b_{\text{bp}}(555)$, м^{-1} , рассчитанными по спутниковым данным, и численностью клеток кокколитофорид, определенной непосредственно в пробах морской воды [31]:

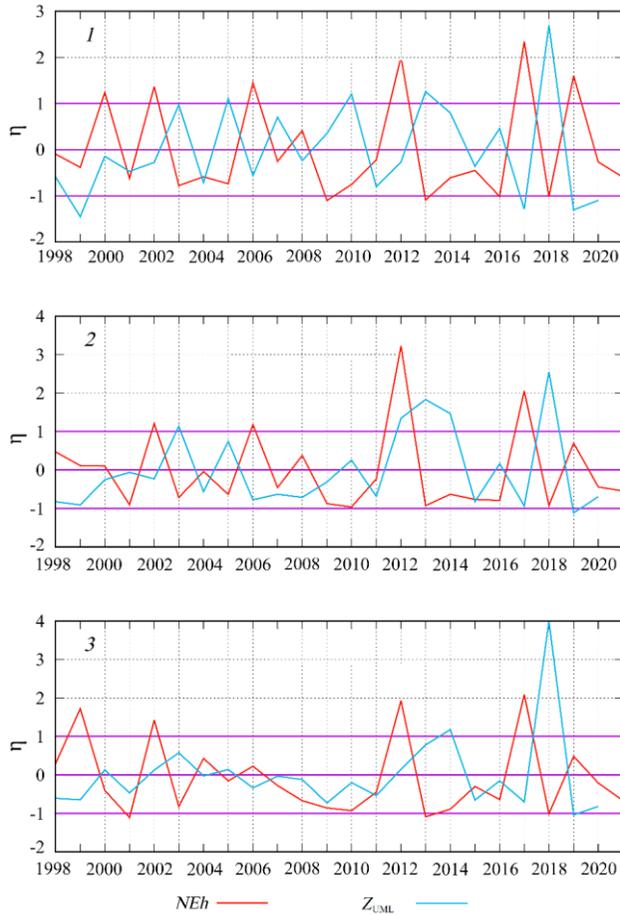
$$N = 160 \cdot b_{\text{bp}}(555) - 0,32, n = 36, r^2 = 0,82.$$

Анализ межгодовой динамики NEh и Z_{UML} , рассчитанной на основе нормализованных значений аномалий, показывает, что экстремумы двух кривых в большинстве случаев находятся в противофазе (рис. 5). Сравнение средних для июня значений Z_{UML} и NEh , полученных в разные годы, свидетельствует об обратной зависимости между этими параметрами, которая наиболее выражена при значениях NEh менее 1 (рис. 6).

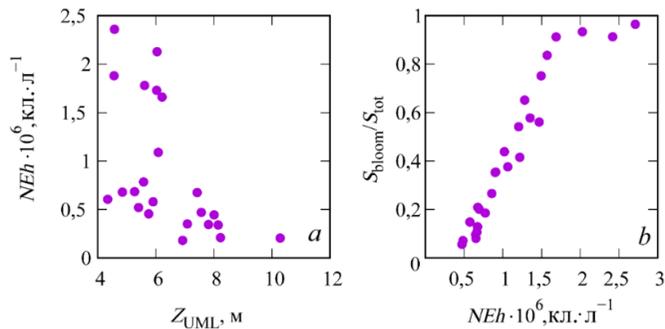


Р и с. 4. Межгодовая изменчивость η нормализованных аномалий численности *G. huxleyi* (NEh), концентрации хлорофилла *a* (C_a), температуры поверхностного слоя моря (SST) и толщины верхнего квазиоднородного слоя моря (Z_{UML}) в феврале (*a, c, e*), июне (*d, f*) и августе (*b*) в районах 4, 5 и 11

Fig. 4. Interannual variability η of normalized anomalies of *G. huxleyi* cell abundance (NEh), chlorophyll *a* concentration (C_a), sea surface temperature (SST) and thickness of the upper mixed layer (Z_{UML}) in February (*a, c, e*), June (*d, f*) and August (*b*) in regions 4, 5 and 11



Р и с. 5. Межгодовая изменчивость η нормализованных аномалий численности клеток *G. huxleyi* (*NEh*) и толщины верхнего квазиоднородного слоя (*Z_{UML}*) в июне в районах 1, 2 и 3 Черного моря
F i g. 5. Interannual variability η of normalized anomalies of *G. huxleyi* cell abundance (*NEh*) and thickness of the upper mixed layer (*Z_{UML}*) in June in regions 1, 2 and 3 in the Black Sea



Р и с. 6. Зависимость между толщиной верхнего квазиоднородного слоя моря в июне (*Z_{UML}*) и численностью клеток *G. huxleyi* (*NEh*) в западной глубоководной части моря (район 1) (а), между *NEh* в глубоководной части моря (район 1 и 2) и площадью «цветения» относительно площади моря (*S_{bloom}/S_{tot}*) (б)
F i g. 6. Relationship between the upper mixed layer thickness (*Z_{UML}*) in June and the *G. huxleyi* cell abundance (*NEh*) in the western deep-sea part (region 1) (а), and between *NEh* in the deep part of the sea (region 1 and 2) and “bloom” area relative to the total sea area (*S_{bloom}/S_{tot}*) (б)

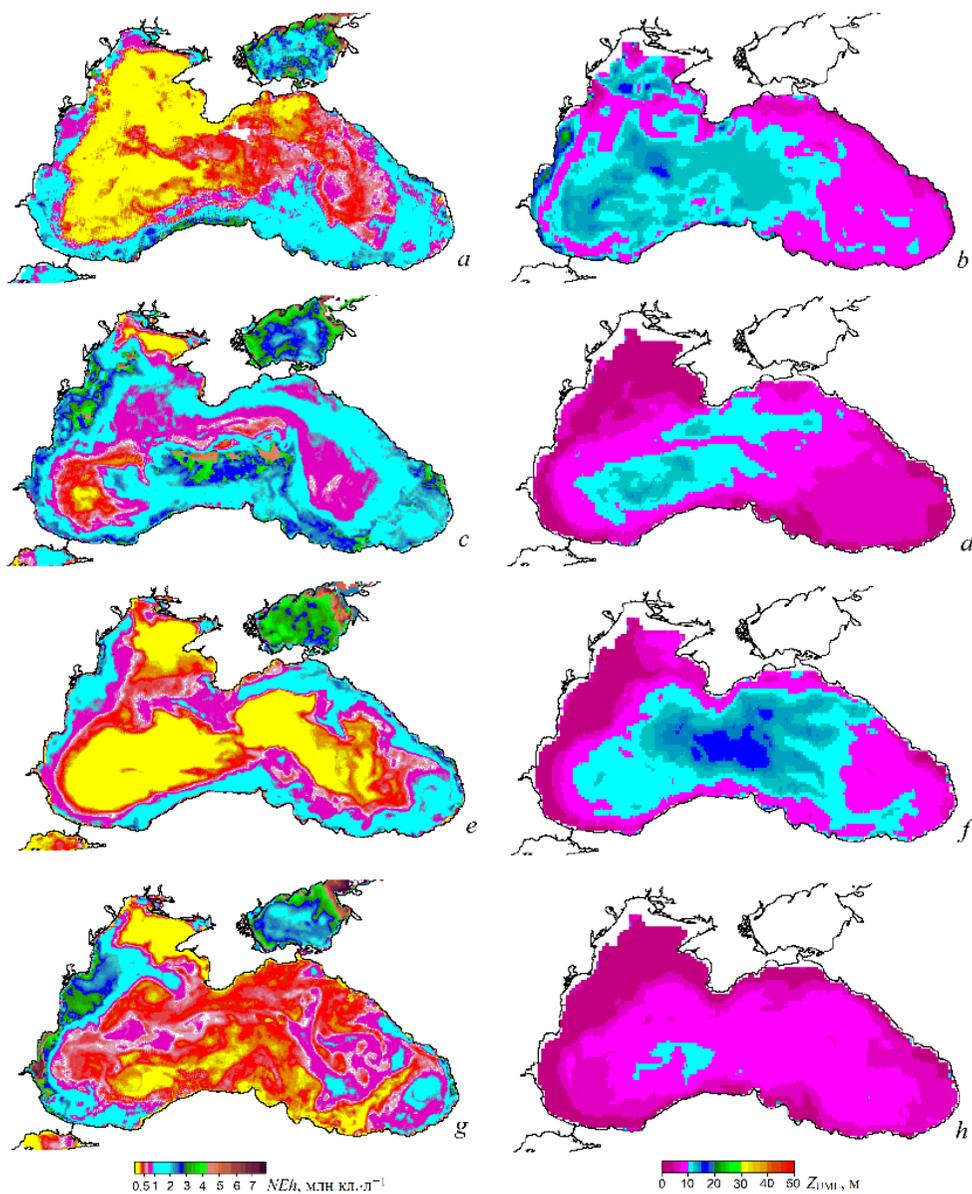
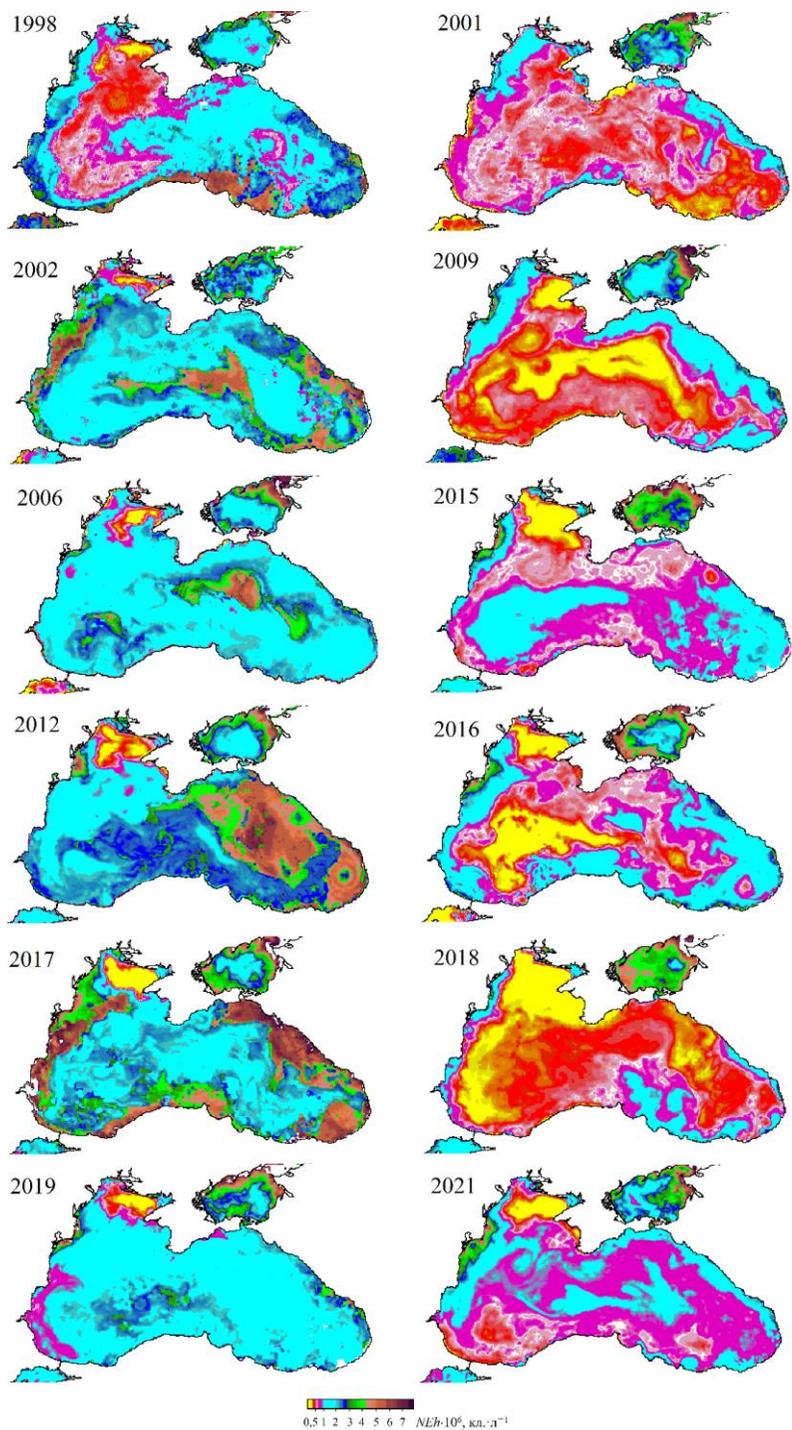


Рис. 7. Карты численности *G. huxleyi* (NEh) (*a, c, e, g*) и глубины верхнего перемешанного слоя (Z_{UML}) (*b, d, f, h*) в начале «цветения» во второй половине мая 1998 (*a, b*), 2002 (*c, d*), 2004 (*e, f*), 2008 гг. (*g, h*) (источник данных о Z_{UML} – работа [32])

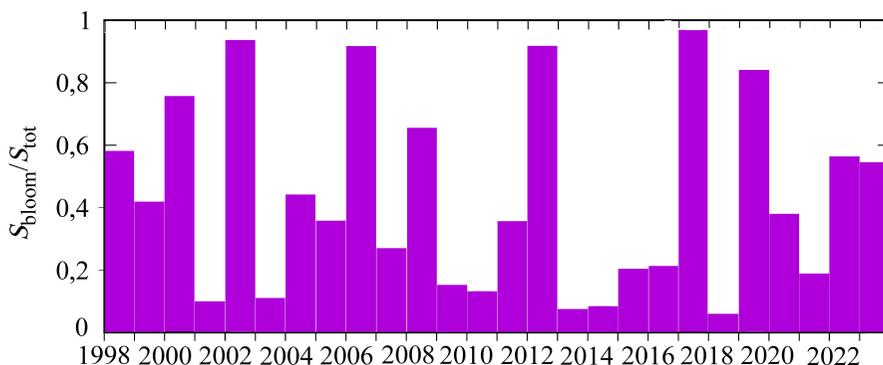
Fig. 7. Maps of *G. huxleyi* cell abundance (NEh) (*a, c, e, g*) and upper mixed layer thickness (Z_{UML}) (*b, d, f, h*) at the onset of “bloom” in the second half of May, 1998 (*a, b*), 2002 (*c, d*), 2004 (*e, f*), 2008 (*g, h*) (data on Z_{UML} are from [32])



Р и с. 8. Карты пространственного распределения концентрации клеток *G. huxleyi* (*NEh*) в поверхностном слое Черного моря в первой половине июня в 1998, 2002, 2005, 2006, 2012 и 2017 (слева), 2001, 2009, 2011, 2015, 2016, 2018, 2021 гг. (справа)

Fig. 8. Maps of spatial distribution of *G. huxleyi* cell concentration (*NEh*) in the Black Sea surface layer: in the first half of June in 1998, 2002, 2005, 2006, 2012, 2017 (left), 2001, 2009, 2011, 2015, 2016, 2018, 2021 (right)

На картах пространственного распределения NEh в конце мая, на который приходится начало «цветения», видно, что участки с более высокой численностью кокколитофорид совпадают с областями более тонкого верхнего квазиоднородного слоя (рис. 7). Такая особенность пространственного распределения NEh может свидетельствовать о влиянии Z_{UML} на инициацию «цветения» $G. huxleyi$. В 1998, 2002, 2006, 2012, 2017 и 2019 гг. при относительно узком верхнем квазиоднородном слое в июне наблюдалось более интенсивное «цветение» $G. huxleyi$: значения NEh превышали 2 млн кл.·л⁻¹, достигая в отдельные годы 6 млн кл.·л⁻¹. И напротив, в 2001, 2009, 2015, 2016, 2018, 2021 гг. при относительно заглубленном верхнем квазиоднородном слое отмечалось менее интенсивное развитие кокколитофорид (NEh менее 1,2 млн кл.·л⁻¹) (рис. 8). Оценка межгодовой изменчивости площади «цветения» $G. huxleyi$ с 1998 по 2022 г. показала, что самые большие площади, более 80 % поверхности моря, зафиксированы в 2002, 2006, 2012, 2017 и 2019 гг. (рис. 9). При этом площадь моря, занятая «цветением» в отдельные годы, была прямо пропорциональна средним значениям NEh в глубоководной части моря (см. рис. 6, b).



Р и с. 9. Межгодовая изменчивость площади (S_{bloom}/S_{tot}) «цветения» $G. huxleyi$ в июне
F i g. 9. Interannual variability of $G. huxleyi$ "bloom" area (S_{bloom}/S_{tot}) in June

На северо-западном шельфе (район 4), кроме максимума $b_{bp}(555)$ в начале лета, выраженное повышение $b_{bp}(555)$ отмечается в декабре и феврале, а у восточного побережья (район 11) повышенные значения аномалии годового хода (нормированная аномалия более 1) прослеживаются в феврале (см. рис. 3). В этих районах зимний и летний максимумы $b_{bp}(555)$ являются статистически значимыми, так как нормализованная аномалия равна 1 или более. В отличие от летнего максимума $b_{bp}(555)$, который отмечается на фоне годового минимума концентрации хлорофилла a , зимний максимум наблюдается в период высоких значений C_a .

Обсуждение

Анализ временных рядов нормализованных среднемесячных аномалий численности клеток $G. huxleyi$ показал, что во всех районах Черного моря «цветение» регулярно происходит в начале июня (см. рис. 3). Во всем море, за ис-

ключением отдельных районов северо-западного шельфа (4, 5 и 6а), «цветение» *G. huxleyi* наблюдается на фоне пониженных значений аномалий концентрации хлорофилла *a* (см. рис. 3) и существенного сдвига в видовой структуре фитопланктона [20, 21]. Такие изменения обычно являются результатом резкого увеличения численности одного вида по сравнению с другими [11]. Прирост численности определяется превышением скорости роста водорослей над скоростью потерь клеток. Потери клеток связаны с их естественной смертностью и выеданием зоопланктоном [14, 16, 35, 36]. Поэтому увеличение доли *G. huxleyi* в структуре фитопланктона может быть результатом преимущественного (в сравнении с другими видами) роста и/или менее интенсивного их выедания.

Скорость роста планктонных водорослей регулируется комплексом факторов: освещенностью, температурой, обеспеченностью элементами минерального питания [37, 38]. При этом свет в наибольшей степени влияет на изменение ростовых характеристик фитопланктона [39]. Стратегия адаптации микроводорослей к световым условиям состоит в поддержании постоянной скорости роста в широком диапазоне интенсивности света в среде [40]. Световое насыщение скорости роста диатомовых и динофитовых водорослей наступает при освещенности 50–80 мкЭ·м⁻²·с⁻¹ [40]. Насыщение скорости роста *G. huxleyi* в ранних исследованиях отмечали при интенсивности света 100–200 мкЭ·м⁻²·с⁻¹ [41, 42]. В более поздних исследованиях [43] световое насыщение скорости роста наблюдали при 65 мкЭ·м⁻²·с⁻¹, что соответствует значениям, характерным для динофитовых и диатомовых водорослей [40]. Постоянная скорость роста (так называемое плато световой кривой) наблюдается вплоть до ~800 мкЭ·м⁻²·с⁻¹. Свет более высокой интенсивности ингибирует рост микроводорослей разной таксономической принадлежности [44]. Но для *G. huxleyi* это «плато» распространяется вплоть до 1200 мкЭ·м⁻²·с⁻¹ [43, 45].

Ингибирование скорости роста клеток связано с деструкцией реакционных центров фотосистем в клетках, а именно с повреждением *D1*-белка в реакционном центре фотосистемы II [46]. Детальное исследование структуры пигментного комплекса и функциональных характеристик *G. huxleyi* показало, что высокая интенсивность света не приводит к ингибированию роста благодаря активной фотопротекторной функции пигментно-белкового комплекса. Фотопротекторы способствуют устойчивости к яркому свету благодаря минимизации накопления активных форм кислорода и предотвращения окислительного повреждения [9], в результате чего повышается устойчивость реакционных центров фотосистемы II к воздействию света высокой интенсивности [43]. Кроме этого, кокколиты, покрывающие клетку *G. huxleyi*, способствуют более эффективному рассеиванию света по сравнению с другими видами микроводорослей ($b_{\text{вп}}$ различается почти на порядок) [23], что дополнительно защищает фотосинтетический аппарат кокколитофорид [2].

Период июньского «цветения» *G. huxleyi* в Черном море характеризуется самой высокой в годовом цикле инсоляцией поверхности моря ($50 \pm 4,3 \text{ Э}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$) [47, 48] и самым тонким верхним квазиоднородным слоем (см. рис. 3), что связано с появлением ступенчатой структуры стратификации в процессе прогрева поверхности моря [21, 33, 49]. Ступенчатую температурную стратификацию по-

верхностных вод отмечали в начале лета в период «цветения» *G. huxleyi* в разных регионах Мирового океана [50–53], при этом освещенность в пределах верхнего квазиоднородного слоя была экстремально высокой в годовом цикле (около $1000 \text{ мкЭ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$) [1, 21, 53–57].

В этих условиях особенности морфологии и устойчивость фотосинтетического аппарата кокколитофорид обеспечивают им преимущество в скорости роста по сравнению с другими планктонными водорослями. В результате численность кокколитофорид начинает расти, развивается «цветение», в пике которого биомасса фитопланктона в Черном море может быть представлена в основном (до ~ 80 %) одним видом – *G. huxleyi* [20, 21].

Максимальная скорость роста водорослей (область «плато» на световой кривой) снижается при ограничении их роста недостатком биогенных элементов [37, 58–60]. С формированием сезонной стратификации вод ограничиваются восходящие потоки биогенных элементов в поверхностные воды из нижележащих богатых минеральными солями слоев. Это может приводить к снижению уровня биогенной обеспеченности фитопланктона в поверхностных водах [5]. Многочисленные исследования показывают, что *G. huxleyi* способна более эффективно расти при низких концентрациях неорганических соединений азота и фосфора в среде по сравнению с другими таксонами микроводорослей. При этом конкурентные преимущества роста *G. huxleyi* в условиях дефицита минерального фосфора в среде проявляются в большей степени, чем при недостатке минерального азота [44, 61–63]. Это может давать дополнительные преимущества для развития *G. huxleyi* в Черном море в начале лета, когда в условиях формирования сезонной стратификации поверхностных вод на фоне истощения запасов минеральных солей в холодном промежуточном слое моря в результате зимней конвекции восходящий поток биогенных элементов в зону фотосинтеза резко сокращается [64]. В планктонном сообществе происходит перестройка с внешних на внутренние источники минерального питания [65], и на этом фоне может наблюдаться дисбаланс потоков их поступления и потребления в зоне фотосинтеза, в большей степени проявляющийся именно в отношении фосфора [66]. В результате *G. huxleyi* получает дополнительные преимущества для роста по сравнению с водорослями других таксономических групп.

Предполагается, что некоторые кокколитофориды могут вести миксотрофный или фагоцитарный образ жизни, о чем говорит их присутствие за пределами зоны фотосинтеза [67]. Экспериментальные исследования на культурах водорослей показали, что миксотрофия обеспечивает выживание клеток кокколитофорид при значениях интенсивности света ниже компенсационной точки фотосинтеза (скорость фотосинтеза компенсируется скоростью дыхания) за счет использования органических соединений в качестве источников энергии и/или углерода [68]. При этом в поверхностном, хорошо освещенном слое моря кокколитофориды *G. huxleyi*, очевидно, являются типичными автотрофами.

Кокколитофориды служат пищей как для микро-, так и для мезозoopланктона, а известковый панцирь слабо защищает их от выедания [69]. Однако уровень выедания фитопланктона при увеличении доли кокколитофорид в составе сообщества, скорее всего, снижается. Исследования в Черном море показали, что доля кокколитофорид в рационе copepod очень небольшая, но для фильтрато-

ров *Oikopleura dioica* и гетеротрофной динофлагелляты *Noctiluca scintillans* *G. huxleyi* может составлять даже основу питания [70]. Таким образом, при увеличении доли кокколитофорид в фитопланктоне степень его выедания мезозoopланктоном может уменьшаться, если в составе последнего доминирует рачковый планктон.

Как следствие, может наблюдаться прирост биомассы *G. huxleyi*, за которым можно ожидать увеличение численности видов фильтраторов. В то же время в большинстве районов Черного моря в мае – июне наблюдается снижение общей биомассы мезозoopланктона, которое происходит на фоне изменений в структуре сообщества. Холодолюбивые представители рачкового планктона, составлявшие основу сообщества в марте – апреле, начинают замещаться теплолюбивыми видами, интенсивный рост которых начинается в июне [71, 72]. Поэтому снижение пресса выедания кормовым зоопланктоном в начале лета может способствовать приросту биомассы фитопланктона в этот период.

Микрзоопланктон также может влиять на численность клеток *G. huxleyi* [73]. В ряде исследований указывается, что динофлагелляты являются более приоритетным объектом питания для простейших по сравнению с кокколитофоридами [74–76]. Поэтому можно допускать некоторое ослабление пресса выедания при доминировании *G. huxleyi* в составе фитопланктона и со стороны микрзоопланктона. В совокупности все вышеперечисленные факторы могут обеспечивать регулярный всплеск численности *G. huxleyi* в раннелетний период в большинстве районов Черного моря.

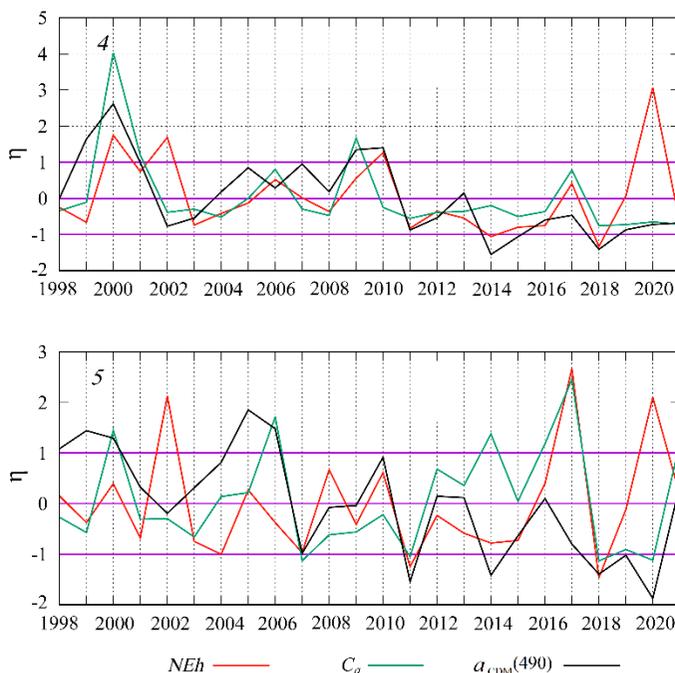


Рис. 10. Межгодовая изменчивость нормализованных аномалий интенсивности «цветения» *Gephyrocapsa huxleyi* (NEh), концентрации хлорофилла a (C_a) и показателя поглощения света неживым взвешенным и растворенным органическим веществом ($a_{CDM}(490)$) в июне в районах 4 и 5 Черного моря

Fig. 10. Interannual variability of normalized anomalies of *G. huxleyi* “bloom” intensity (NEh), chlorophyll a concentration (C_a) and light absorption index by non-algal suspended and dissolved organic matter ($a_{CDM}(490)$) in June in regions 4 and 5 in the Black Sea

В прибрежных водах, подверженных влиянию стока рек Дунай, Днепр и Днестр (район 4, 5, 6а), летний максимум $b_{bp}(555)$ наблюдается на фоне увеличения биомассы фитопланктона (см. рис. 3). Межгодовая изменчивость C_a как маркера биомассы фитопланктона в этих водах тесно связана с $a_{CDM}(490)$ (рис. 10).

Следует отметить, что величина $a_{CDM}(490)$ в приустьевых районах в основном определяется количеством взвешенных и растворенных веществ, поступающих с речным стоком [77]. Кроме этого, речные воды несут большое количество различных минеральных соединений, необходимых для развития фитопланктона [78], поэтому вариабельность интенсивности речного стока в период половодья определяет межгодовую вариабельность C_a (биомассы фитопланктона) в начале лета (рис. 10).

Наблюдаемое в это время увеличение $b_{bp}(555)$ связано преимущественно с повышением содержания кокколитофорид и кокколит, так как взвесь органической природы, включая и другие виды фитопланктона, характеризуется на порядок меньшими показателями $b_{bp}(555)$ [23]. Мы минимизировали влияние неживой взвеси на расчеты $b_{bp}(555)$ путем исключения из анализа 2-километровой полосы прибрежных вод, где оседает основная часть минеральной взвеси, привносимая с речным стоком.

Следует отметить, что нормализованные аномалии $b_{bp}(555)$ для данных районов изменяются в разные годы в противофазе со значениями аномалий C_a и $a_{CDM}(490)$ (рис. 10). На основании такой динамики можно предполагать, что на фоне более низкого уровня речного стока и, соответственно, меньшего объема поступления минеральных солей создаются благоприятные условия для конкурентного роста кокколитофорид, которые способны поддерживать высокие скорости роста при значительно меньшем содержании неорганического азота и фосфора в воде по сравнению с другими видами, особенно диатомовыми водорослями [1, 13].

На мелководном северо-западном шельфе (район 4) значимо высокие аномалии сезонного хода $b_{bp}(555)$ наблюдаются не только в июне, но и в зимние месяцы (см. рис. 3). Сопоставление межгодовой изменчивости февральских значений аномалий $b_{bp}(555)$ и C_a показало (см. рис. 4), что в большинстве случаев экстремумы этих двух кривых находятся в противофазе. Это означает что вспышки развития кокколитофорид на северо-западном шельфе наблюдаются на фоне снижения общей биомассы фитопланктона в эти годы и, соответственно, угнетения роста типично зимнего комплекса видов фитопланктона, для которого характерно доминирование диатомей.

Регулярный мониторинг 1998–2000 гг. позволил сравнить внутригодовую динамику структуры сообщества фитопланктона в западной глубоководной части моря в годы с холодной и теплой зимой [20]. В холодную зиму 1998 г. фитопланктон был представлен комплексом диатомовых видов, и в начале марта наблюдали резкое увеличение биомассы фитопланктона на фоне интенсивного «цветения» *Proboscia alata*.

В условиях относительно теплой зимы 1999 г. отмечалась большая численность кокколитофориды *G. huxleyi*, вклад которой в общую биомассу фитопланктона в центре западной глубоководной части и в районе свала глубин достигал 40–70 % [20]. После теплой зимы не наблюдалось весеннего «цветения» диатомовых водорослей [20]. Обилие *G. huxleyi* в фитопланктоне во

время теплой зимы можно объяснить более высокой стабильностью водного столба, вследствие чего снижаются скорости восходящих потоков минеральных солей, которые в холодный период являются основным источником биогенных элементов для фитопланктона в зоне фотосинтеза [64, 65]. Соответственно, при снижении уровня неорганического азота и фосфора в среде *G. huxleyi* получает преимущество и может достигать максимальных скоростей роста при значительно более низких концентрациях минеральных солей по сравнению с диатомовыми [1, 79–81]. В сочетании с благоприятными световыми условиями из-за слабого вертикального перемешивания вод это закономерно приводит к обильному развитию *G. huxleyi* в теплые зимы. Активное перемешивание вод в холодные зимы существенно ухудшает световые условия в зоне фотосинтеза, однако интенсифицирует восходящие потоки биогенных элементов в зону фотосинтеза, что создает благоприятные условия для развития диатомовых водорослей, так как уровень светового насыщения роста у них существенно ниже, чем у кокколитофорид [3, 22, 82].

Развитие *G. huxleyi* в разные сезоны года отражает генетическую и физиологическую пластичность *G. Huxleyi* [1]. Молекулярно-генетические исследования показали, что в составе *G. huxleyi* выделяется, по крайней мере, две генетические группы, различающиеся последовательностями митохондриального генома. Эти группы имеют разные температурные предпочтения: холодноводная группа из субарктических вод Северной Атлантики и Тихого океана и тепловодная группа, встречающаяся в субтропических водах Атлантического и Тихого океанов, а также в Средиземном море [81]. Связь между отдельными генетическими линиями *G. huxleyi* и физическо-химическими условиями в местах их обитания показана на основе обобщения данных из разных районов Мирового океана [83]. Внутривидовая генетическая изменчивость может проследиваться не только между штаммами *G. huxleyi* из различных районов, но и при исследованиях в границах отдельного «цветения». Эта изменчивость связана с характеристиками ключевых физиологических процессов в клетках, включая скорости кальцификации, фотосинтеза, биохимической трансформации серы и липидов, ассимиляции азота и фосфора, которые в конечном итоге влияют на функционирование всей экосистемы [84]. Поэтому целевые генетические исследования черноморской популяции *G. huxleyi* становятся важнейшей задачей для выявления закономерностей динамики «цветения» этого вида или, возможно, комплекса видов.

Выводы

На основе спутниковых данных с использованием региональных алгоритмов были восстановлены значения концентрации хлорофилла *a*, показателя рассеяния света назад взвешенным веществом и показателя поглощения света окрашенным растворенным органическим веществом в сумме с неживым взвешенным веществом с двухнедельным осреднением для разных районов Черного моря в период с 1998 по 2023 г.

На основе анализа изменчивости нормализованных аномалий этих параметров были установлены годовые циклы, выявлены общие закономерности и особенности их временной динамики в отдельных районах моря. Показано,

что в начале июня во всех районах моря регулярно наблюдается массовое развитие кокколитофорид с межгодовыми различиями в интенсивности и площади их «цветения». «Цветение» *G. huxleyi* наблюдается ежегодно в начале лета во многих районах Мирового океана при как минимум одном общем условии – максимально высокой освещенности в пределах верхнего перемешанного слоя (около $1000 \text{ мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$). Этот фактор, очевидно, является ключевым для сдвига в структуре фитопланктонного сообщества и перехода к доминированию кокколитофорид (в частности, *G. huxleyi*) благодаря физиологически детерминированной возможности этих водорослей расти без угнетения при крайне высоких значениях интенсивности света, ингибирующей рост большинства других водорослей.

Показано, что в большинстве районов Черного моря «цветение» *G. huxleyi* в начале лета не сопровождается увеличением концентрации фотосинтетически активных пигментов в воде и, соответственно, биомассы фитопланктона, происходит замена видов водорослей на *G. huxleyi*. В прибрежных водах, подверженных влиянию речного стока, интенсивное развитие *G. huxleyi* наблюдается на фоне повышения биомассы фитопланктона. Межгодовые колебания речного стока могут влиять на особенности весеннего развития фитопланктона в этих районах Черного моря. Более интенсивное развитие кокколитофорид наблюдается в годы, когда средние значения концентрации хлорофилла *a* уменьшаются. Массовое развитие кокколитофорид в Черном море может происходить и в холодный период года, но интенсивность и временная шкала таких процессов существенно меняются по акватории в разные годы, поэтому значимых пиков на кривой сезонного хода нормализованных аномалий рассеяния света назад частицами взвеси в большинстве районов не наблюдается. Только на северо-западном шельфе происходит значимое и достаточно регулярное увеличение этого показателя в холодный период года (с декабря по февраль), при этом интенсивное развитие *G. huxleyi* отмечается на фоне снижения общей биомассы фитопланктона.

Таким образом, основным фактором, обеспечивающим преимущество *G. huxleyi* в развитии на протяжении всего года в Черном море, очевидно, является способность кокколитофорид поддерживать высокие скорости роста при низких концентрациях биогенных элементов в воде. Поэтому доля *G. huxleyi* в фитопланктоне в различных районах моря периодически возрастает при ухудшении условий минерального питания, в частности при снижении потоков биогенных элементов в результате повышения стабильности водного столба и/или уменьшения уровня берегового стока. Но в начале лета ключевым фактором, определяющим регулярное массовое развитие *G. huxleyi* по всей акватории Черного моря, как и в других районах Мирового океана, является способность кокколитофорид расти с максимальной скоростью в широком диапазоне значений освещенности, вплоть до экстремально высокой освещенности, ингибирующей рост всех остальных групп микроводорослей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Representing key phytoplankton functional groups in ocean carbon cycle models: Coccolithophorids / M. D. Iglesias-Rodriguez [et al.] // Global Biogeochemical Cycles. 2002. Vol. 16, iss. 4. 1100. <https://doi.org/10.1029/2001GB001454>

2. *Balch W. M.* The Ecology, Biogeochemistry, and Optical Properties of Coccolithophores // Annual Review of Marine Science. 2018. Vol. 3, iss. 10. P. 71–98. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-121916-063319>
3. *Balch W. M., Holligan P. M., Kilpatrick K. A.* Calcification, photosynthesis and growth of the bloom-forming coccolithophore, *Emiliana huxleyi* // Continental Shelf Research. 1992. Vol. 12, iss. 12. P. 1353–1374. [https://doi.org/10.1016/0278-4343\(92\)90059-s](https://doi.org/10.1016/0278-4343(92)90059-s)
4. Relating coccolithophore calcification rates to phytoplankton community dynamics: regional differences and implications for carbon export / A. J. Poulton [et al.] // Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography. 2007. Vol. 54, iss. 5–7. P. 538–557. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2006.12.003>
5. Coccolithophore growth and calcification in a changing ocean / K. M. Krumhardt [et al.] // Progress in Oceanography. 2017. Vol. 159, iss. 23. P. 276–295. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2017.10.007>
6. Coccolithophore Growth and Calcification in an Acidified Ocean: Insights from Community Earth System Model Simulations ocean / K. M. Krumhardt [et al.] // Journal of Advances in Modeling Earth Systems. 2019. Vol. 11, iss. 5. P. 1418–1437. <https://doi.org/10.1029/2018MS001483>
7. Apparent increase in coccolithophore abundance in the subtropical North Atlantic from 1990 to 2014 / K. M. Krumhardt [et al.] // Biogeosciences. 2016. Vol. 13, iss. 4. P. 1163–1177. <https://doi.org/10.5194/bg-13-1163-2016>
8. Poleward expansion of the coccolithophore *Emiliana huxleyi* / A. Winter [et al.] // Journal of Plankton Research. 2014. Vol. 36, iss. 2. P. 316–325. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbt110>
9. Pan genome of the phytoplankton *Emiliana* underpins its global distribution / B. Read [et al.] // Nature. 2013. Vol. 499. P. 209–213. <https://doi.org/10.1038/nature12221>
10. Sedimentation of phytoplankton during a diatom bloom: rates and mechanisms / T. Kiørboe [et al.] // Journal of Marine Research. 1996. Vol. 54, iss. 6. P. 1123–1148. <https://doi.org/10.1357/0022240963213754>
11. *Smayda T. J.* What is a bloom? A commentary // Limnology and Oceanography. 1997. Vol. 42, iss. 5. P. 1132–1136. https://doi.org/10.4319/lo.1997.42.5_part_2.1132
12. Toxic and Harmful Microalgae of the World Ocean / P. Lassus [et al.]. Nantes : International Society for the Study of Harmful Algae/Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, 2016. 523 p. (IOC manuals and Guides ; vol. 68).
13. Nutrient enrichment alters phytoplankton biomass and composition via silicon limitation / K. Makareviciute-Fichtner [et al.] // Frontiers in Marine Science. 2024. Vol. 11. 1289768. <https://doi.org/10.3389/fmars.2024.1289768>
14. *Richardson K.* Harmful or Exceptional Phytoplankton Blooms in the Marine Ecosystem // Advances in Marine Biology. 1997. Vol. 31. P. 301–385. [https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(08\)60225-4](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(08)60225-4)
15. *Kahru M., Nommann S.* The phytoplankton spring bloom in the Baltic Sea in 1985, 1986: Multitude of spatiotemporal scales // Continental Shelf Research. 1990. Vol. 10, iss. 4. P. 329–354. [https://doi.org/10.1016/0278-4343\(90\)90055-Q](https://doi.org/10.1016/0278-4343(90)90055-Q)
16. *Carstensen J., Henriksen P., Heiskanen A.-S.* Summer algal blooms in shallow estuaries: Definition, mechanisms, and link to eutrophication // Limnology and Oceanography. 2007. Vol. 52, iss. 1. P. 370–384. <https://doi.org/10.4319/lo.2007.52.1.0370>
17. *Paerl H. W.* Nuisance phytoplankton blooms in coastal, estuarine and inland waters // Limnology and Oceanography. 1988. Vol. 33, iss. 4, part 2. P. 823–843. <https://doi.org/10.4319/lo.1988.33.4part2.0823>
18. *Margalef R.* Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment // Oceanologica Acta. 1978. Vol. 1, iss. 4. P. 493–509.

19. *Isles P. D., Pomati F.* An operational framework for defining and forecasting phytoplankton blooms // *Frontiers in Ecology and the Environment*. 2021. Vol. 19, iss. 8. P. 443–450. <https://doi.org/10.1002/fee.2376>
20. *Berseneva G., Churilova T., Georgieva L.* Seasonal variability in pigment concentration, taxonomic structure of phytoplankton community in western part of the Black Sea // *Oceanology*. 2004. Vol. 44, iss. 3. P. 362–371. <https://doi.org/10.1594/PANGAEA.762833>
21. *Pautova L. A., Mikaelyan A. S., Silkin V. A.* Structure of plankton phytozoenoses in the shelf waters of the northeastern Black Sea during the *Emiliania huxleyi* bloom in 2002-2005 // *Oceanology*. 2007. Vol. 47, iss. 3. P. 408–417. <https://doi.org/10.1134/S0001437007030101>
22. Phytoplankton blooms in Black Sea and Mediterranean coastal ecosystems subjected to anthropogenic eutrophication: similarities and differences / S. Moncheva [et al.] // *Estuarine Coastal and Shelf Science*. 2001. Vol. 53, iss. 3. P. 281–295. <https://doi.org/10.1006/ecss.2001.0767>
23. *Stramski D., Kiefer D. A.* Light scattering by microorganisms in the open ocean // *Progress in Oceanography*. 1991. Vol. 28, iss. 4. P. 343–383. [https://doi.org/10.1016/0079-6611\(91\)90032-h](https://doi.org/10.1016/0079-6611(91)90032-h)
24. *Cokacar T., Oguz T., Kubilay N.* Satellite-detected early summer coccolithophore blooms and their interannual variability in the Black Sea // *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*. 2004. Vol. 51, iss. 8. P. 1017–1031. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2004.03.007>
25. Satellite monitoring of coccolithophore blooms in the Black Sea from ocean color data / O. Kopelevich [et al.] // *Remote Sensing of Environment*. 2014. Vol. 146. P. 113–123. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2013.09.009>
26. *Kubryakov A. A., Mikaelyan A. S., Stanichny S. V.* Summer and winter coccolithophore blooms in the Black Sea and their impact on production of dissolved organic matter from Bio-Argo data // *Journal of Marine Systems*. 2019. Vol. 199. P. 103220. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2019.103220>
27. Regional algorithm for estimating high coccolithophore concentration in the northeastern part of the Black Sea / S. Vazyulya [et al.] // *Remote Sensing*. 2023. Vol. 15, iss. 9. P. 2219. <https://doi.org/10.3390/rs15092219>
28. *Cazzaniga I., Zibordi G., Mélin F.* Spectral variations of the remote sensing reflectance during coccolithophore blooms in the Western Black Sea // *Remote Sensing of Environment*. 2021. Vol. 264. P. 112607. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2021.112607>
29. The Black Sea IOPs based on SeaWiFS data / V. Suslin [et al.] // *Proceedings of SPIE. Tomsk, 2016. Vol. 10035 : XXII International Symposium «Atmospheric and Ocean Optics: Atmospheric Physics»*. 1003531. <https://doi.org/10.1117/12.2248332>
30. *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, iss. 18. P. 4380–4400. <https://doi.org/10.1080/01431161.2016.1211350>
31. *Чурилова Т. Я., Суслин В. В.* О причинах доминирования *Emiliania huxleyi* в фитопланктоне глубоководной части Черного моря в начале лета // *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа*. Севастополь, 2012. Вып. 26, т. 2. С. 195–203. EDN VWSEIL.
32. *Dorofeev V. L.* Modeling of decadal variations in the Black-Sea ecosystem // *Physical Oceanography*. 2009. Vol. 19, iss. 6. P. 400–409. <https://doi.org/10.1007/s11110-010-9062-6>
33. *Иванов В. А., Белокопытов В. Н.* Океанография Черного моря. Севастополь : НАН Украины, Морской гидрофизический институт, 2011. 212 с. EDN XPERZR.
34. *Суслин В. В., Чурилова Т. Я.* Упрощенный метод расчета спектрального диффузного коэффициента ослабления света в верхнем слое Черного моря на основе спутниковых данных // *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа*. Севастополь, 2010. Вып. 22. С. 47–60. EDN WTBHRN.
35. *Behrenfeld M. J.* Abandoning Sverdrup's Critical Depth Hypothesis on phytoplankton blooms // *Ecology*. 2010. Vol. 91, iss. 4. P. 977–989. <https://doi.org/10.1890/09-1207.1>

36. The onset of the spring phytoplankton bloom in the coastal North Sea supports the Disturbance Recovery Hypothesis / R. González-Gil [et al.] // *Biogeosciences*. 2022. Vol. 19, iss. 9. P. 2417–2426. <https://doi.org/10.5194/bg-19-2417-2022>
37. Photoacclimation of photosynthesis irradiance response curves and photosynthetic pigments in microalgae and cyanobacteria / H. L. MacIntyre [et al.] // *Journal of Phycology*. 2002. Vol. 38, iss. 1. P. 17–38. <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.2002.00094.x>
38. Primary productivity and biogeochemical cycles in the sea / Ed. P. G. Falkowski, A. D. Woodhead, K. Vivirito. New York : Springer, 1992. 550 p. <https://doi.org/10.1007/978-1-4899-0762-2>
39. *Falkowski P. G., Raven J. A.* Aquatic photosynthesis. New Jersey : Princeton University Press, 2007. 488 p. <https://doi.org/10.1515/9781400849727>
40. *Richardson K., Beardall J., Raven J. A.* Adaptation of unicellular algae to irradiance: an analysis of strategies // *New Phytologist*. 1983. Vol. 93. P. 157–191. <https://doi.org/10.1111/J.1469-8137.1983.TB03422.X>
41. Cell and growth characteristics of types A and B of *Emiliania huxleyi* (Prymnesiophyceae) as determined by flow cytometry and chemical analyses / J. D. van Bleijswijk [et al.] // *Journal of Phycology*. 1994. Vol. 30, iss. 2. P. 230–241. <https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1994.00230.x>
42. *Nielsen M. V.* Growth, dark respiration and photosynthetic parameters of the coccolithophorid *Emiliania huxleyi* (Prymnesiophyceae) acclimated to different day length-irradiance combinations // *Journal of Phycology*. 1997. Vol. 33, iss. 5. P. 818–822. <https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1997.00818.x>
43. The trade-off between the light-harvesting and photoprotective functions of fucoxanthin-chlorophyll proteins dominates light acclimation in *Emiliania huxleyi* (clone CCMP 1516) / B. A. McKew [et al.] // *New Phytologist*. 2013. Vol. 200, iss. 1. P. 74–85. <https://doi.org/10.1111/nph.12373>
44. *Paasche E.* A review of the coccolithophorid *Emiliania huxleyi* (Prymnesiophyceae) with particular reference to growth, coccolith formation, and calcification–photosynthesis interactions // *Phycologia*. 2002. Vol. 40, iss. 6. P. 503–529. <https://doi.org/10.2216/i0031-8884-40-6-503.1>
45. *Gafar, N. A., Schulz K. G.* A three-dimensional niche comparison of *Emiliania huxleyi* and *Gephyrocapsa oceanica*: reconciling observations with projections // *Biogeosciences*. 2018. Vol. 15, iss. 11. P. 3541–3560. <https://doi.org/10.5194/bg-15-3541-2018>
46. *Raven J. A.* The cost of photoinhibition // *Physiologia Plantarum*. 2011. Vol. 142, iss. 1. P. 87–104. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2011.01465.x>
47. *Neumann G., Pierson W. J.* Principles of physical oceanography. Englewood Cliffs : Prentice-Hall, 1966. P. 230–233.
48. Photosynthetically available radiation on surface of the Black Sea based on ocean color data / V. V. Suslin [et al.] // *Proceedings of SPIE. Tomsk, 2015. Vol. 9680 : 21st International Symposium Atmospheric and Ocean Optics: Atmospheric Physics. 96800T.* <https://doi.org/10.1117/12.2203660>
49. Концентрация хлорофилла «а» и поглощение света окрашенным растворенным органическим веществом в черном море зимой (2018) и летом (2020) / Т. Я. Чурилова [и др.] // *Фундаментальная и прикладная гидрофизика*. 2024. № 3 (в печати).
50. *Napp J. M., Hunt G. L. J.* Anomalous conditions in the south-eastern Bering Sea 1997: linkages among climate, weather, ocean and biology // *Fish Oceanography*. 2001. Vol. 10, iss. 1. P. 61–68. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2419.2001.00155.x>
51. Ecology of coccolithophores in the Indian sector of the Southern Ocean / R. Mohan [et al.] // *Marine Micropaleontology*. 2008. Vol. 67, iss. 1–2. P. 30–45. <https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2007.08.005>
52. Calcite production by coccolithophores in the south east Pacific Ocean / L. Beaufort [et al.] // *Biogeosciences*. 2008. Vol. 5, iss. 4. P. 1101–1117. <https://doi.org/10.5194/bg-5-1101-2008>

53. O'Brien, C. J., Vogt M., Gruber N. Global coccolithophore diversity: Drivers and future change // Progress in Oceanography. 2016. Vol. 140. P. 27–42. <https://doi.org/10.1016/j.poccean.2015.10.003>
54. Oguz T., Merico A. Factors controlling the summer *Emiliana huxleyi* bloom in the Black Sea: A modeling study // Journal of Marine Systems. 2006. Vol. 59, iss. 3–4. P. 173–188. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2005.08.002>
55. Nanninga H., Tyrrell T. Importance of light for the formation of algal blooms by *Emiliana huxleyi* // Marine Ecology Progress Series. 1996. Vol. 136. P. 195–203. <https://doi.org/10.3354/meps136195>
56. Карабаев Г. С., Шеберстов С. В., Якубенко В. Г. Июньский максимум нормализованной яркости и его связь с гидрологическими условиями и цветением кокколитофорид в Черном море // Океанология. 2006. Т. 46, № 3. С. 331–343. EDN HUBJRF.
57. Summer Blooming of Coccolithophorids in the Northeastern Black Sea / A. S. Mikaelyan [et al.] // Oceanology. 2005. Vol. 45. P. S127–S138.
58. Geider R. J., Macintyre H. L., Kana T. Dynamic model of phytoplankton growth and acclimation: Responses of the balanced growth rate and the chlorophyll *a*:carbon ratio to light, nutrient-limitation and temperature // Marine Ecology Progress Series. 1997. Vol. 148, iss. 1–3. P. 187–200. <https://doi.org/10.3354/meps148187>
59. Iron limits primary productivity during spring bloom development in the central North Atlantic / C. M. Moore [et al.] // Global Change Biology. 2006. Vol. 12, iss. 4. P. 626–634. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01122.x>
60. Cullen J. J., Yang X., MacIntyre H. L. Nutrient limitation of marine photosynthesis // Primary Productivity and Biogeochemical Cycles in the Sea / Ed. P. G. Falkowski, A. V. Woodhead. NY : Plenum Press, 1992. P. 69–88. https://doi.org/10.1007/978-1-4899-0762-2_5
61. Reigman R., Noordeloos A. A. M., Cadée G. C. Phaeocystis blooms and eutrophication of the continental coastal zones of the North Sea // Marine Biology. 1992. Vol. 112, iss. 3. P. 479–484. <https://doi.org/10.1007/BF00356293>
62. Egge J. K., Heimdal B. R. Blooms of phytoplankton including *Emiliana huxleyi* (Haptophyta). Effects of nutrient supply in different N:P ratios // Sarsia. 1994. Vol. 79, iss. 4. P. 333–348. <https://doi.org/10.1080/00364827.1994.10413565>
63. Tyrrell T., Taylor A. H. A modelling study of *Emiliana huxleyi* in the NE Atlantic // Journal of Marine Systems. 1996. Vol. 9, iss. 1–2. P. 83–112. [https://doi.org/10.1016/0924-7963\(96\)00019-x](https://doi.org/10.1016/0924-7963(96)00019-x)
64. Кривенко О. В. Содержание и потребление неорганических соединений азота в Черном море // Морской экологический журнал. 2008. Т. 7, № 4. С. 13–26. EDN TYNYTZ.
65. Кривенко О. В. Основные закономерности формирования «новой» и регенерационной продукции в Черном море // Морской гидрофизический журнал. 2006. № 6. С. 29–43. EDN YOFQSD.
66. Кривенко О. В., Пархоменко А. В. Восходящий и регенерационный потоки неорганических соединений азота и фосфора в глубоководной области Черного моря // Журнал общей биологии. 2014. Т. 75, № 5. С. 394–408. EDN SNHZID.
67. Coccolithophore ecology in the tropical and subtropical Atlantic Ocean: new perspectives from the Atlantic meridional transect (AMT) programme / A. J. Poulton [et al.] // Progress in Oceanography. 2017. Vol. 158. P. 150–170. <https://doi.org/10.1016/j.poccean.2017.01.003>
68. Godrijan J., Drapeau D. T., Balch W. M. Osmotrophy of dissolved organic carbon by coccolithophores in darkness // New Phytologist. 2022. Vol. 233, iss. 2. P. 781–794. <https://doi.org/10.1111/nph.17819>
69. The possession of coccoliths fails to deter microzooplankton grazers / K. M. J. Mayers [et al.] // Frontiers in Marine Science. 2020. Vol. 7. 569896. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.569896>
70. Питание массовых видов растительного планктона черного моря и их роль в потреблении кокколитофорид / А. Б. Амелина [и др.] // Океанология. 2017. Т. 57, № 6. С. 894–905. EDN ZVRIBH.

71. Грезе В. Н., Федорина А. И. Численность и биомасса зоопланктона // Основы биологической продуктивности Черного моря / под ред. В. Н. Грезе. Киев : Наукова думка, 1979. С. 157–164.
72. Многолетняя динамика мезозоопланктона в Севастопольской бухте (1976-1996) на примере Copepoda / А. Д. Губанова [и др.] // Океанология. 2002. Т. 42, № 4. С. 537–545.
73. Rost B., Riebesell U. Coccolithophores and the biological pump: responses to environmental changes // Coccolithophores: from molecular processes to global impact / Ed. H. R. Thierstein, J. R. Young. Heidelberg ; Berlin : Springer, 2004. P. 99–125. https://doi.org/10.1007/978-3-662-06278-4_5
74. Müller M. N. On the genesis and function of coccolithophore calcification // Frontiers in Marine Science. 2019. Vol. 6. 49. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00049>
75. Influence of the calcium carbonate shell of coccolithophores on ingestion and growth of a dinoflagellate predator / M. Haunost [et al.] // Frontiers in Marine Science. 2021. Vol. 8. 664269. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.664269>
76. Why marine phytoplankton calcify / F. M. Monteiro [et al.] // Science Advances. 2016. Vol. 2, iss. 7. e1501822. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1501822>
77. Nelson N. B., Siegel D. A. The Global distribution and dynamics of chromophoric dissolved organic matter // Annual Review of Marine Science. 2013. Vol. 5, iss. 1. P. 447–476. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-120710-100751>
78. State of the Environment of the Black Sea (2001 - 2006/7) / Ed. T. Oguz. Istanbul : Commission on the Protection of the Black Sea Against Pollution, 2008. 488 p.
79. Tozzi S., Schofield O., Falkowski P. Historical climate change and ocean turbulence as selective agents for two key phytoplankton functional groups // Marine Ecology Progress Series. 2004. Vol. 274. P. 123–132. <https://doi.org/10.3354/meps274123>
80. Estrada M., Alcaraz M., Marrase C. Effects of turbulence on the composition of phytoplankton assemblages in marine microcosms // Marine Ecology Progress Series. 1987. Vol. 38, iss. 3. P. 267–281. <https://doi.org/10.3354/meps038267>
81. Why is the land green and the ocean red? // Coccolithophores: from molecular processes to global impact / P. Falkowski [et al.] / Ed. H. R. Thierstein, J. R. Young. Heidelberg ; Berlin : Springer, 2004. P. 429–453. https://doi.org/10.1007/978-3-662-06278-4_16
82. New Evidence for Morphological and Genetic Variation in the Cosmopolitan Coccolithophore *Emiliana Huxleyi* (Prymnesiophyceae) from the *Cox1b-Atp4* Genes / K. Hagino [et al.] // Journal of Phycology. 2011. Vol. 47, iss. 5. P. 1164–1176. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2011.01053.x>
83. Rapid diversification underlying the global dominance of a cosmopolitan phytoplankton / E. M. Bendif [et al.] // ISME Journal. 2023. Vol. 17, iss. 4. P. 630–640. <https://doi.org/10.1038/s41396-023-01365-5>
84. Wheeler G. L., Sturm D., Langer G. *Gephyrocapsa huxleyi* (*Emiliana huxleyi*) as a model system for coccolithophore biology // Journal of Phycology Journal of Phycology. 2023. Vol. 59, iss. 6. P. 1123–1129. <https://doi.org/10.1111/jpy.13404>

Об авторах:

Чурилова Татьяна Яковлевна, ведущий научный сотрудник, руководитель лаборатории фотосинтеза и биооптики моря, ФГБУН ФИЦ ИнБЮМ (299011, Россия, г. Севастополь, пр. Нахимова, д. 2), кандидат биологических наук, **ORCID ID: 0000-0002-0045-7284**, **Scopus Author ID: 6603622802**, **ResearcherID: O-8437-2016**, **SPIN-код: 2238-9533**, tanya.churilova@ibss-ras.ru

Суслин Вячеслав Владимирович, ведущий научный сотрудник, руководитель отдела динамики океанических процессов, ФГБУН ФИЦ МГИ (299011, Россия, г. Севастополь, ул. Капитанская, д. 2), кандидат физико-математических наук, **ORCID ID: 0000-0002-8627-7603**, **Scopus Author ID: 6603566261**, **ResearcherID: B-4994-2017**, **SPIN-код: 1681-7926**, slava.suslin@mhi-ras.ru

Кривенко Ольга Валериевна, ведущий научный сотрудник, руководитель лаборатории функциональной геномики, ФГБУН ФИЦ ИнБЮМ (299011, Россия, г. Севастополь, пр. Нахимова, д. 2), кандидат биологических наук, **ORCID ID: 0000-0001-6292-5293**, **Scopus AuthorID: 6602415951**, **ResearcherID: O-8541-2016**, **SPIN-код: 1828-7516**, krivenko@ibss-ras.ru