

На правах рукописи



Востокова Анастасия Сергеевна

**ИССЛЕДОВАНИЕ СЕЗОННОЙ И МНОГОЛЕТНЕЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ
ФИТОПЛАНКТОНА В ЧЕРНОМ МОРЕ ПО СПУТНИКОВЫМ И
ЭКСПЕДИЦИОННЫМ ДАННЫМ**

Специальность 1.6.17 – Океанология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание учёной степени

кандидата географических наук

Москва – 2024

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

Научный руководитель: доктор географических наук, член-корреспондент РАН
Завьялов Петр Олегович

Официальные оппоненты: **Погосян Сергей Иосифович**,
доктор биологических наук, профессор, доцент кафедры биофизики Биологического факультета Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова»

Кровнин Андрей Сергеевич,
доктор географических наук, старший научный сотрудник Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии»

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт космических исследований Российской академии наук.

Защита состоится «__» _____ 2023 г. в ___ час. ___ мин. на заседании диссертационного совета 24.1.090.02 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте океанологии им. П.П. Ширшова Российской академии наук по адресу: Нахимовский проспект, д. 36, г. Москва, 117997

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

Автореферат разослан «__» _____ 2024 года.

Ученый секретарь
Диссертационного совета
Кандидат физико-математических наук

Соловьев Дмитрий Александрович

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Фитопланктон – основное продукционное звено морской экосистемы. Состояние и изменчивость сообществ фитопланктона определяет годовой цикл развития экосистемы – ее сезонную сукцессию. Развитие фитопланктона и динамика структурных характеристик популяции определяются как естественными природными факторами среды, так и антропогенным воздействием. В последние десятилетия в структуре планктонных фитоценозов Черного моря на фоне климатических изменений гидрометеорологических параметров среды [Гинзбург и др., 2021] происходят существенные трансформации, которые выражаются в снижении роли диатомовых водорослей и усилении роли кокколитофорид [Чурилова и др., 2012; Mikaelyan et al., 2013, 2015; Yasakova, 2017, 2018; Silkin et al., 2014, 2018]. Вытеснение диатомового комплекса видов кокколитофоридами может существенно повлиять на структуру трофических цепей и перераспределить потоки вещества и энергии в экосистеме Черного моря [Silkin et al., 2014, 2018]. Кокколитофориды играют принципиальную роль в седиментации карбонатов и органического вещества, а также процессах обмена углекислого газа между морем и атмосферой [Silkin et al., 2023]. Поэтому оценка пространственных и временных масштабов изменчивости фитопланктона в Черном море, в том числе, кокколитофорид, является актуальной междисциплинарной задачей, затрагивающей интересы многих научных направлений: гидробиологии, гидрохимии, геохимии, геологии, взаимодействия океана и атмосферы.

Несмотря на длительный период натурных наблюдений, изменчивость фитопланктона в Черном море изучена недостаточно. Причиной является отсутствие регулярных исследований и дискретный характер данных о сезонной и многолетней динамике фитопланктона, особенно в открытых районах моря. Информация о состоянии сообществ фитопланктона в зимний сезон также немногочисленна. Анализ закономерностей изменчивости фитопланктона по спутниковым данным проводился на ограниченном временном интервале [Финенко и др., 2014, 2019, 2022; Юнев и др., 2011; Mikaelyan et al., 2017, 2018; Yunev et al., 2020, 2022; Востокова и др., 2018; Vostokov et al., 2020]. В результате многие важные события и явления в развитии черноморских фитоценозов не были зафиксированы и в достаточной степени изучены [Востокова и др., 2021]. Остаются малоизученными региональные особенности сезонного развития фитопланктона [Финенко и др., 2022; Vostokova et al., 2022], их зависимость от речного стока и эвтрофикации. Ранее не рассматривались многолетние тренды развития фитопланктона в связи с изменениями климата. Недостаточно изучена многолетняя

динамика зимних цветений кокколитофорид [Суханова, 1995; Востокова, 2017; Vostokov et al., 2020; Kubryakova, 2021].

Цели исследования. Целью настоящего исследования является изучение закономерностей сезонной и многолетней изменчивости фитопланктона в Черном море по спутниковым данным за двадцатипятилетний (1998–2023) период дистанционных наблюдений, а также анализ количественных характеристик фитопланктона по данным натурных наблюдений в современный период. Объектом исследования является фитопланктон и условия среды, определяющие его развитие. Предметом исследования – сезонная и многолетняя динамика биооптических характеристик, отражающих уровень развития фитопланктона, а также структурные характеристики и вертикальное распределение фитопланктона в различные сезоны года в современный период.

Для достижения поставленной цели решались следующие **задачи**:

1. Отбор и систематизация спутниковых и экспедиционных данных биооптических и гидрометеорологических характеристик морской среды, определяющих изменчивость фитоценозов в Черном море в современный период.

2. Выявление регулярных и аномальных явлений в развитии фитопланктона Черного моря по данным сканеров цвета SeaWiFS и MODIS-Aqua за двадцатипятилетний (1998–2023) период дистанционного зондирования. Оценка гидрометеорологических условий, сопутствующих аномальным явлениям, по спутниковым и экспедиционным данным.

3. Изучение структурных характеристик фитопланктона в различные сезоны года. Оценка информативности биооптических характеристик поверхностного слоя с учетом эволюции вертикального распределения фитопланктона в цикле сезонной сукцессии.

4. Оценка влияния гидрометеорологических условий на фенологию цветений фитопланктона, в том числе кокколитофорид, по спутниковым данным и натурным наблюдениям. Выявление гидрологических условий инициации и развития цветений.

5. Изучение региональных особенностей сезонного цикла развития фитопланктона по спутниковым данным.

6. Уточнение сроков и продолжительности зимне-весенних, летних и осенних цветений фитопланктона в современный период. Оценка их относительной значимости в годовом продукционном цикле.

7. Выявление многолетних трендов в развитии фитопланктона в связи с изменениями климата.

Методологические и теоретические основы исследования. Количественные характеристики фитопланктона отличаются значительной пространственно-временной

изменчивостью, которая может быть изучена только посредством непрерывных наблюдений на всей акватории моря.

Развитие технологий спутникового зондирования позволяет получать информацию о распределении характеристик фитопланктона с высокой степенью пространственного и временного разрешения. В настоящее время данные дистанционного зондирования являются единственным источником информации, позволяющим анализировать динамику развития фитоценозов в различных пространственных и временных масштабах. Это определяет выбор спутниковых данных как основного источника информации о сезонной и многолетней изменчивости фитопланктона в Черном море. Результаты экспедиционных исследований использованы в работе для верификации спутниковых данных, оценки гидрологических условий и структурных характеристик фитопланктона в ключевые сезоны, выявленные по данным дистанционного зондирования.

В работе использован системный подход, объединяющий комплекс методов и результатов измерений в смежных областях океанологии: дистанционного зондирования, гидрофизики, гидрохимии, гидробиологии и др. Применение мультисенсорного подхода позволяет анализировать динамику биооптических параметров, характеризующих фитопланктон, совместно с гидрометеорологическими условиями морской среды (температура, ветровое перемешивание, волнение, динамика вод), определяющими его изменчивость.

Научная новизна. В работе проанализированы основные закономерности изменчивости фитопланктона в сезонном и многолетнем аспектах, выявленные по спутниковым данным за период 1998–2023 гг., совместно с результатами натурных наблюдений (15 комплексных экспедиций), проведенных в последнее десятилетие. По данным дистанционного зондирования были выявлены регулярные и аномальные события в цикле сезонного развития фитопланктон за двадцатипятилетний период. По экспедиционным данным изучена структура и состояние фитоценозов, а также гидрофизические условия среды, соответствующие различным стадиям сезонной сукцессии. Показано, что сезонное развитие фитопланктона имеет региональные особенности. По многолетним данным выделены четыре типа годовой изменчивости фитопланктона с характерными пиками концентраций хлорофилла «а» в осенне-зимний (октябрь-декабрь), весенний (февраль-март), раннелетний (май) и летний периоды, которые формируются в открытых и прибрежных районах моря при различном сочетании гидрометеорологических факторов, биогенного стока рек и эвтрофикации.

По спутниковым данным впервые выявлены все случаи цветений фитопланктона за двадцатипятилетний период, в том числе аномальных летних цветений диатомового

планктона и зимних цветений кокколитофорид. Определены районы, гидрометеорологические условия инициации и развития зимних цветений кокколитофорид. В результате дополнены представления о влиянии гидрометеорологических условий на сезонную динамику фитопланктона. Проведен анализ влияния мезомасштабных вихревых образований на развитие и распределение фитопланктона, в том числе кокколитофорид. Впервые изучены климатическая изменчивость среднегодовых концентраций хлорофилла «а» и численности кокколитофорид за двадцатипятилетний период спутниковых наблюдений. Выявлены пороговые значения температуры поверхности моря в зимний и летний сезоны, сочетание которых обеспечивает высокую вероятность развития аномальных по интенсивности цветений кокколитофорид. Отмечена перестройка географии летних цветений кокколитофорид, происходящая во вторую декаду 2021 века, которая заключается в смещении зоны наибольшего развития из центральных районов моря на периферию бассейна. Результаты спутниковых исследований сопоставлены со структурными характеристиками фитопланктона, вертикальным распределением планктонных водорослей и гидрофизическими характеристиками в период инициации и развития цветений.

Теоретическая и практическая значимость исследования. Полученные результаты выявляют ключевые закономерности изменчивости фитопланктона в Черном море в сезонном и многолетнем временных масштабах, их связь с изменениями климата, текущими гидрометеорологическими условиями и антропогенным воздействием. Комплексный подход к изучению динамики фитопланктона позволит оценить масштабы трансформации черноморских фитоценозов в современный период, выявить их основные причины, оценить их возможное влияние на функционирование экосистемы и состояние биоресурсов.

Результаты могут быть использованы в качестве научной основы для планирования хозяйственной деятельности в различных районах моря с целью минимизации возможного ущерба морской среде, а также прогноза состояния биоресурсов и рекреационного потенциала морской среды.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Впервые обобщены многолетние (1998–2023 гг.) данные спутниковых наблюдений по сезонной изменчивости концентраций хлорофилла «а», взвешенного неорганического углерода, численности кокколитофорид и температуры поверхностного слоя в различных районах Черного моря. Построены карты и диаграммы изменчивости параметров развития фитопланктона за двадцатипятилетний период. Подтвержден вывод о наибольшем уровне

развитии фитопланктона в холодный период года с преобладанием в осенне-зимний сезон. Показано, что в аномально холодные годы в Черном море могут развиваться летние цветения фитопланктона (преимущественно диатомового), не связанные с массовой вегетацией кокколитофорид. Установлено, что мезомасштабные вихревые образования могут стимулировать или подавлять развитие фитопланктона.

2. По осредненным многолетним данным выделены четыре типа сезонной изменчивости фитопланктона с характерными пиками концентраций хлорофилла «а» в различные сезоны года. Они формируются в водах западного и восточного круговоротов (1), прибрежных районах северо-восточной части моря (2), акваториях находящихся под влиянием речного стока (3) и эвтрофицированных водах северо-западного шельфа (4).

3. Показано, что на протяжении двадцатипятилетнего периода массовое развитие кокколитофорид в Черном море происходит ежегодно в летний период (с мая по июнь) и достигает пиковых значений с периодичностью 4–5 лет. Отмечено, что зависимость амплитуды летних цветений кокколитофорид от интенсивности конвекции предшествующих зим, выявленная ранее по материалам 2003–2015 гг., устойчиво воспроизводится в многолетнем цикле развития фитопланктона по настоящее время. Обнаружено, что климатические флуктуации могут приводить к замещению летних цветений кокколитофорид массовым развитием других видов фитопланктона, преимущественно диатомовых, а также к существенному сдвигу (более чем на месяц) сроков летних цветений.

4. Выявлено, что в последние два десятилетия зимние цветения кокколитофорид в Черном море стали регулярным явлением в сезонной динамике фитопланктона. Основными районами инициации зимних цветений являются восточная и северо-восточная части моря. В противоположность диатомовому комплексу видов, кокколитофориды, в холодный период года, в большинстве случаев достигают наибольшего развития в зимне-весенний сезон. Показано, что в последнее десятилетие на фоне общего потепления и осолонения поверхностного слоя моря происходит перестройка географии летних цветений кокколитофорид со смещением зоны наибольшего развития из открытой части моря на периферию бассейна.

Степень достоверности научных результатов. Достоверность научных результатов и выводов работы обеспечивается качеством спутниковых измерений, использованием современного программного обеспечения для обработки спутниковых данных, высокоточного измерительного оборудования при выполнении комплексных экспедиционных исследований и сертифицированных методов анализа количественных характеристик фитопланктона.

Апробация. Исследование было поддержано грантом РФФИ № 20-35-90125 («Аспиранты»). Основные результаты и положения диссертационной работы были представлены на следующих российских и международных конференциях:

II Всероссийская научная конференция молодых ученых «Комплексные исследования Мирового океана», Москва, 10–14 апреля 2017 г.; XV Всероссийская открытая конференция «Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса», Москва, 13–17 ноября 2017 г.; XXII Международная научная конференция (Школа) по морской геологии, Москва, 20–24 ноября 2017 г.; XVI Всероссийская открытая конференция «Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса», Москва, 12–16 ноября 2018 г.; XXIII Международная научная конференция (Школа) по морской геологии, Москва, 18–22 ноября 2019 г.; XXVIII Международный симпозиум «Оптика атмосферы и океана. Физика атмосферы». Томск, 04–08 июля 2022 г. (Онлайн-формат); XXI Международная конференция «Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса». Москва, 13–17 ноября 2023 г.

Личный вклад. Автор принимала участие во всех этапах работы (постановка задачи, подготовка и проведение экспедиционных исследований, интерпретация полученных результатов, подготовка результатов к публикации). В трех морских экспедициях автор проводила определения хлорофилла «а», измерения флуоресценции, сбор и консервацию проб фитопланктона, сбор метеорологических данных, обработку данных гидрофизического зондирования. Данные дистанционного зондирования полностью обработаны и проанализированы автором, создано более 600 карт распределения хлорофилла «а» и взвешенного неорганического углерода.

Публикации. Материалы диссертации полностью изложены в работах, опубликованных соискателем. Всего опубликовано 14 научных работ по теме диссертации, в том числе 3 статьи в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК, 3 статьи в других российских и международных рецензируемых изданиях и 8 тезисов докладов на российских и международных научных конференциях.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из 5 глав, введения, заключения и дополнительных материалов, включая среднемесячные карты распределения хлорофилла «а» и взвешенного неорганического углерода за весь период спутниковых наблюдений с 1998 по 2023 гг. Объем работы включает 130 страниц, которые содержат 9 таблиц, 72 рисунка и 2 приложения. Список цитируемой литературы включает 218 наименований.

Благодарности. Автор выражает благодарность научному руководителю Завьялову П.О., сотрудникам Лаборатории оптики океана Салинг И.А и Шеберстову С.В.

за помощь в численной обработке спутниковых данных, Силкину В.А и Паутовой Л.А. за обработку проб фитопланктона и помощь в анализе данных, а также Микаэлян А.С, Костяному А.Г., Зацепину А.Г, Глуховцу Д.И. и Иванову А.Ю. за критику и полезное обсуждение результатов.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во **Введении** представлена общая характеристика работы, включающая обоснование актуальности темы, основную цель исследования, поставленные задачи, основные положения, выносимые на защиту, достоверность полученных результатов, научную и практическую значимость, личный вклад автора и апробацию результатов исследования.

В **Главе 1** приведен исторический обзор литературных данных по изменчивости фитопланктона и гидрометеорологических условий среды, определяющих динамику водорослей. В **разделе 1.1** изложена краткая история экспедиционных исследований фитопланктона в Черном море. Несмотря на длительный период натурных наблюдений [Морозова-Водяницкая, 1948, 1950, 1954, 1957; Пищук, 1954; Роухияйнен, 1975; Зернова и др., 1980, 1981, 1983; Нестерова и др., 1991; Сорокин, 1982; Суханова и др., 1987, 1991; Ратькова, 1989; Ратькова и др., 1989; Микаэлян и др., 1992, 2002], изменчивость фитопланктона в Черном море изучена недостаточно. Причиной является отсутствие регулярных экспедиционных исследований и дискретный характер данных о сезонной и многолетней динамике фитопланктона, особенно в открытых районах моря. В результате многолетних натурных наблюдений многие важные события и явления в развитии Черноморских фитоценозов не были зафиксированы и в достаточной степени изучены [Востокова и др., 2021].

В **разделе 1.2** приводится краткая история дистанционных исследований фитопланктона в Черном море. Развитие технологий спутникового зондирования позволяет получать информацию о распределении характеристик фитопланктона с высокой степенью пространственного и временного разрешения. Данные дистанционного зондирования являются единственным источником информации, позволяющим анализировать динамику развития фитоценозов как в отдельных районах, так и на всей акватории моря, выявлять региональные особенности и многолетние тренды. Это приобретает особое значение в условиях текущей экологической ситуации в море [Mikaelyan et al., 2013, 2015; Yasakova, 2017, 2018; Silkin et al., 2014, 2018] и климатических изменений [Гинзбург и др., 2021]. Анализ сезонной изменчивости фитопланктона по спутниковым данным в предшествующий период проводился на

ограниченном временном интервале [Финенко и др., 2014, 2019, 2022; Юнев и др., 2011; Mikaelyan et al., 2017, 2018; Yunev et al., 2020, 2022]. В последние годы были подробно изучены отдельные важные события в развитии фитопланктона [Kubryakov et al., 2019, 2020, 2021]. При этом исследований, охватывающих весь период спутниковых наблюдений, по настоящее время не проводилось. В результате недостаточно изучены случаи аномального развития фитопланктона [Востокова и др., 2018; Vostokov et al., 2020; Востокова и др. 2023]. На данном этапе крайне мало исследований, отражающих региональную специфику сезонной изменчивости черноморских фитоценозов. Остается нерешенным вопрос о влиянии мезомасштабной вихревой циркуляции разного знака на формирование цветений диатомовых и кокколитофорид [Микаэлян и др. 2020; Mikaelyan et al., 2023; Vostokov et al., 2020]. Также мало изучен вопрос о взаимосвязи летних и зимних цветений кокколитофорид в течение года и их зависимости от годового хода гидрометеорологических процессов. Остается нереализованным подход к созданию сезонных алгоритмов. Недостаточно изучена возможность применения спутниковых данных для выявления районов антропогенной эвтрофикации.

В **Главе 2** представлены методы и оборудование, которые применялись в диссертационной работе для получения и анализа данных спутниковых (**раздел 2.1**) и экспедиционных (**раздел 2.2**) исследований.

В **Главе 3** представлены результаты исследования сезонной и многолетней изменчивости фитопланктона по концентрации хлорофилла «а» в глубоководных районах моря, рассматриваются аномальные явления в развитии фитопланктона, зафиксированные за двадцатипятилетний период спутниковых исследований. В **разделе 3.1** приведены результаты многолетних спутниковых наблюдений за динамикой хлорофилла «а» в поверхностном слое моря (рисунок 1а, б).

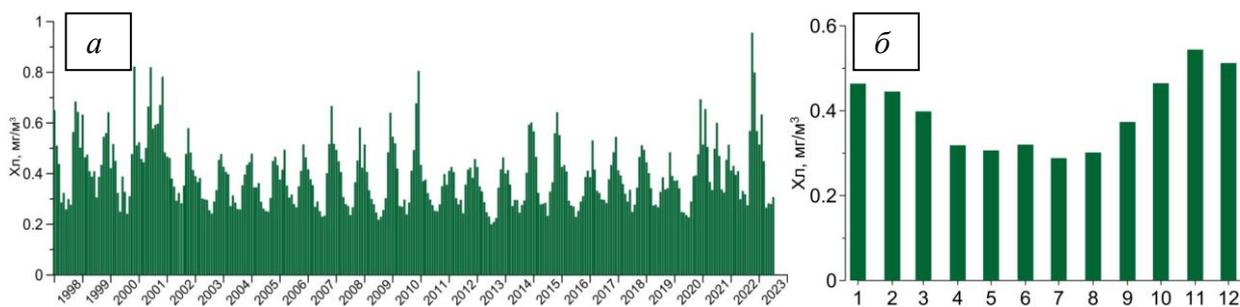


Рисунок 1. Изменчивость концентраций хлорофилла «а» в период с 1998 по 2023 г в глубоководных районах моря по данным сканеров SeaWiFS и MODIS-Aqua; (а) – среднемесячные значения, (б) – средние многолетние значения

На основе осредненных за двадцатипятилетний период среднемесячных концентраций хлорофилла «а» рассматривается сезонная и многолетняя динамика

фитопланктона в глубоководных районах моря. Анализ данных по динамике хлорофилла «а» показывает, что в сезонном цикле развития фитопланктона (преимущественно диатомового) наиболее продуктивным является холодный период года с преобладанием осенне-зимнего сезона (рисунок 1б). Таким образом, подтверждается вывод, сделанный ранее на основе анализа спутниковых данных в период с 2003 по 2015 гг. [Mikaelyan, 2017, 2018]. Развитие фитопланктона в осенне-зимний сезон происходит при сохранении термоклина, препятствующего выносу клеток из слоя фотосинтеза. Запас биогенных элементов в поверхностном слое пополняется в этот период за счет интенсивного турбулентного перемешивания во время сезонных штормов. Показано, что данная гидрологическая ситуация приводит к более высокому уровню развития фитопланктона осенью, чем в зимне-весенний период, когда разрушается сезонный термоклин и глубина конвективного перемешивания может превышать глубину компенсационной точки фотосинтеза.

В разделе 3.2 рассматриваются региональные особенности сезонной изменчивости хлорофилла «а» в Черном море. Полученные результаты позволяют выделить четыре основных типа сезонного развития фитопланктона (рисунок 2).

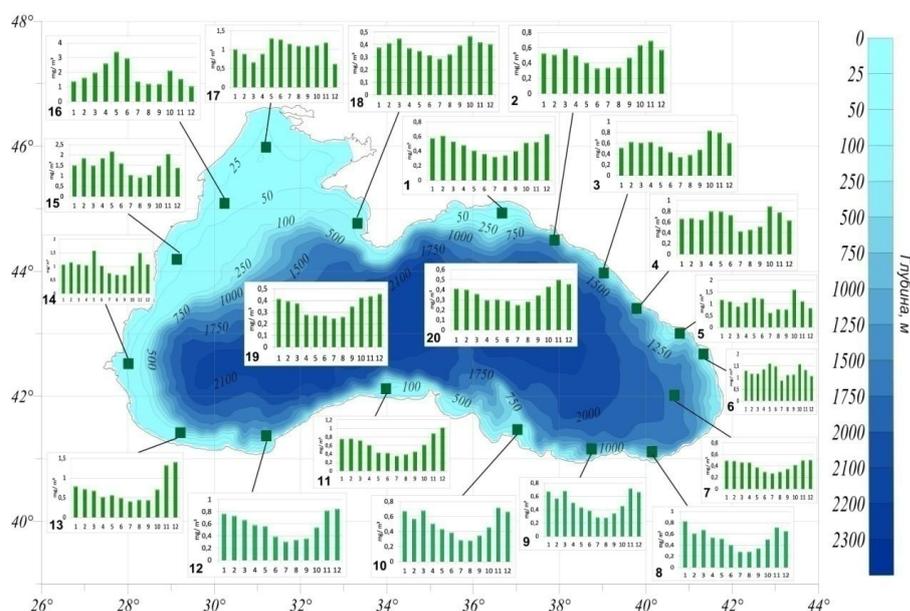


Рисунок 2. Региональные особенности сезонной изменчивости фитопланктона в единицах хлорофилла «а» ($\text{мг}/\text{м}^3$) в Черном море (осредненные данные 1998–2022 гг.)

Первый тип отмечен в открытых районах Черного моря и зоне действия Основное черноморское течение ОЧТ вдоль северо-восточного, южного и северо-западного побережий моря. Для него характерен период летней стагнации и максимальное развитие фитопланктона в холодный период года с октября по март, с преобладанием осенне-зимнего периода вегетации.

Второй тип сезонной динамики фитопланктона характерен для прибрежных районов северо-восточной и южной частей моря. Он сохраняет черты первого типа и отличается отдельным пиком развития фитопланктона в марте, отсутствующим в открытых водах.

Третий тип отмечается в прибрежных зонах моря, подверженных влиянию биогенного стока рек. Его отличительной чертой является пик развития фитопланктона в мае, соответствующий периоду весеннего паводка. Для этих районов также характерен период летней стагнации и активная вегетация фитопланктона в осенне-зимний сезон. Данный тип сезонной изменчивости встречается как на западном шельфе моря, так и в зонах речного влияния в северо-восточных, восточных и южных районах моря.

Четвертый тип характерен для обширной мелководной акватории северо-западного шельфа моря, подверженной влиянию речного стока и эвтрофикации. Здесь период высоких концентраций хлорофилла «а» наблюдается в течение всего теплого периода года с мая по ноябрь, что свидетельствует о постоянной подпитке сообщества биогенными элементами за счет речного стока и бактериальной регенерации органического вещества речных вод и морских осадков.

В разделе 3.3 анализируются аномальные явления в развитии фитопланктона за двадцатипятилетний период спутниковых наблюдений (1997–2023 гг.). Среди аномальных явлений выделяются цветения 2001, 2010, 2015, 2021 и 2022 гг., наблюдавшиеся в поле хлорофилла «а» в разные сезоны года (рисунок 3).

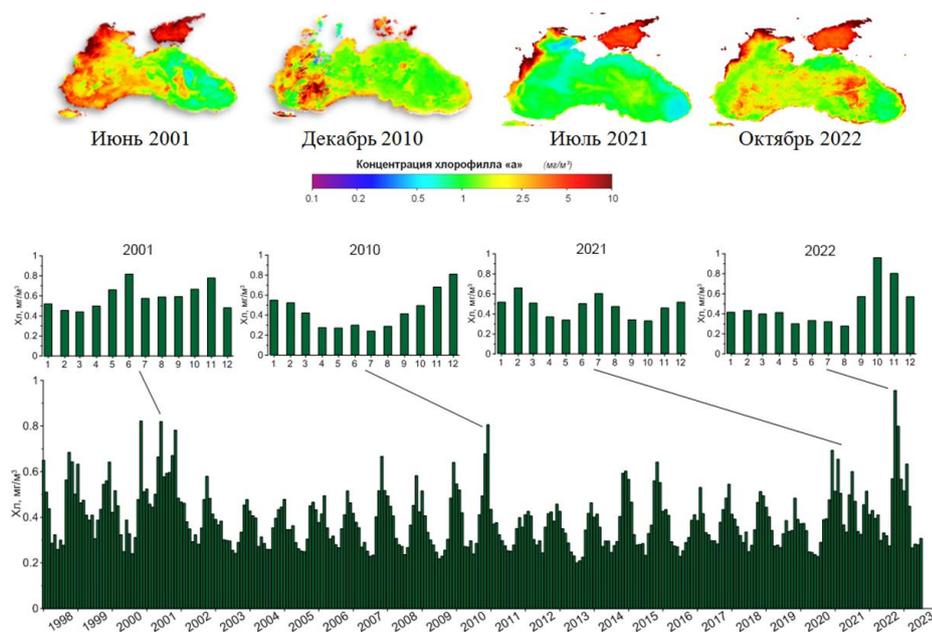


Рисунок 3. Аномальные цветения фитопланктона, отразившиеся в поле хлорофилла «а» по данным сканеров SeaWiFS и MODIS-Aqua

Наиболее яркой аномалией в сезонном развитии фитопланктона в летний сезон является цветение в июне 2001 года, не связанное с массовым развитием кокколитофорид. В наибольшей степени оно было выражено в западной части моря. Максимальные концентрации хлорофилла «а» летом 2001 г. были соизмеримы с максимальными величинами, характерными для зимнего продукционного периода. При анализе многолетней изменчивости температурного режима Черного моря по спутниковым данным выяснилось, что летнее цветение 2001 года развивалось в условиях значительной отрицательной аномалии летней температуры (рисунок 4).

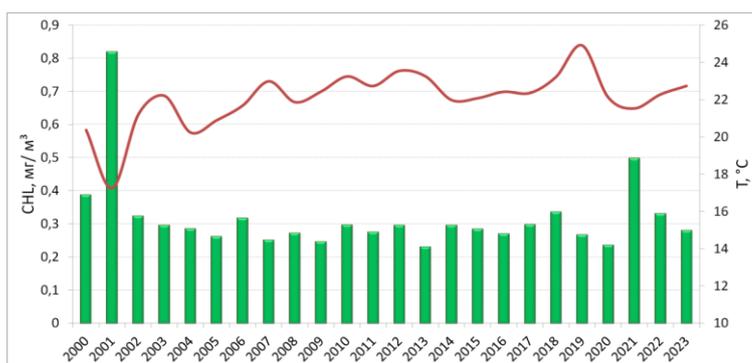


Рисунок 4. Многолетняя динамика концентрации хлорофилла «а» и температуры поверхностного слоя центральной части Черного моря в июне по данным сканеров SeaWiFS и MODIS-Aqua

Аномальное цветение, наблюдавшееся в поле хлорофилла «а» летом 2021 года (рисунок 4), было также связано с отрицательной аномалией температуры поверхности моря. Натурные наблюдения [Микаэлян и др., 2023] зафиксировали, что цветение 2021 г. формировалось благодаря образованию циклонического вихря и последующего многократного ветрового воздействия, которое усилило процессы вертикального обмена и поток биогенных элементов в поверхностный слой моря.

Летом 2015 г., по данным сканера MODIS-Aqua (рисунок 5), в поле хлорофилла «а» было зафиксировано локальное цветение в восточной части моря [Востокова и др., 2018].

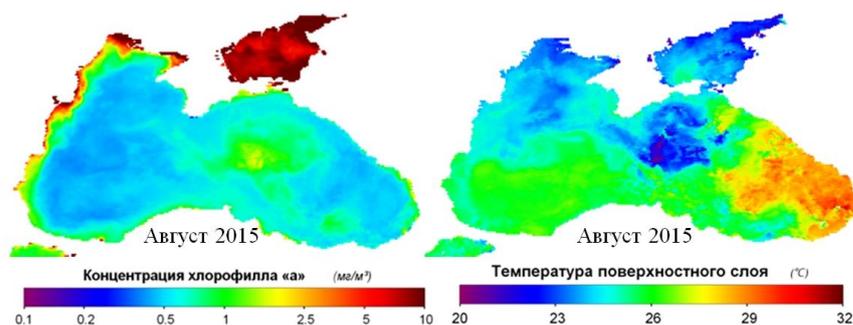


Рисунок 5. Локальное цветение фитопланктона в августе 2015 года (слева) и температура поверхностного слоя (справа)

Цветение развивалось в районе циклонического вихря, индуцированного сильным ветровым воздействием. В поле температуры циклонический вихрь проявлялся в виде обширного холодного пятна (рисунок 5), что свидетельствовало о характере циркуляции в области цветения.

В разделе 3.4 с целью выявления многолетних трендов в развитии фитопланктона в условиях изменения климата анализируется изменчивость средних концентраций хлорофилла «а» за двадцатипятилетний период спутниковых наблюдений (рисунок 6).

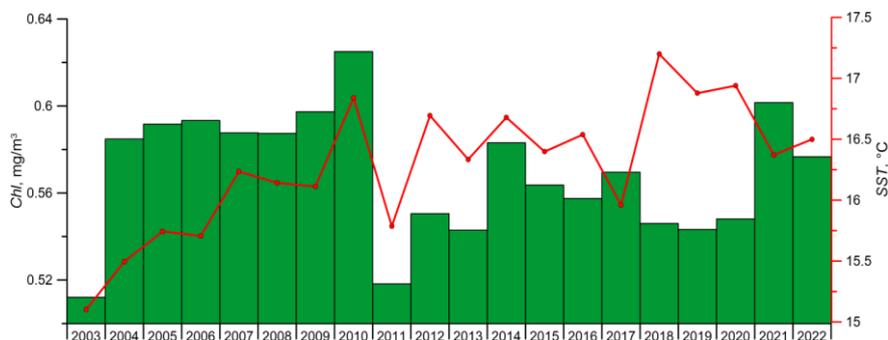


Рисунок 6. Изменение среднегодовых концентраций хлорофилла «а» (Chl , мг/м³) на акватории Черного моря. Красная линия – среднегодовые значения температуры поверхности моря (SST , °C) по данным сканера MODIS-Aqua

Результаты не позволяют уверенно говорить о климатических трендах в развитии фитопланктона на фоне очевидного тренда потепления моря. При этом на двадцатилетнем временном масштабе выделяются характерные периоды с высоким и низким уровнем концентраций фитопланктона. Также фиксируются годы минимального и максимального развития фитопланктона, связанные с аномалиями температуры. Период с 2004 по 2010 гг. характеризуется равномерно высоким уровнем концентраций, который наблюдается на фоне поступательного роста средней температуры поверхности моря. В период 2012–2020 гг., после резкого падения температуры и содержания хлорофилла «а» в 2011 году, наблюдаются колебания средних концентраций на относительно низком уровне.

В 2021 и 2022 годах концентрации хлорофилла «а» восстанавливаются до уровня 2004–2010 гг., что, возможно, является началом очередного периода.

Раздел 3.5 посвящен обсуждению проблемы использования данных дистанционного зондирования для расчета запаса хлорофилла «а» в слое фотосинтеза. Проблема связана с эволюцией вертикального распределения и структуры сообщества фитопланктона в цикле сезонной сукцессии. В разделе приводятся характерные типы вертикального распределения хлорофилла «а» (рисунок 7) и гидрофизических параметров в слое фотосинтеза в разные сезоны года.

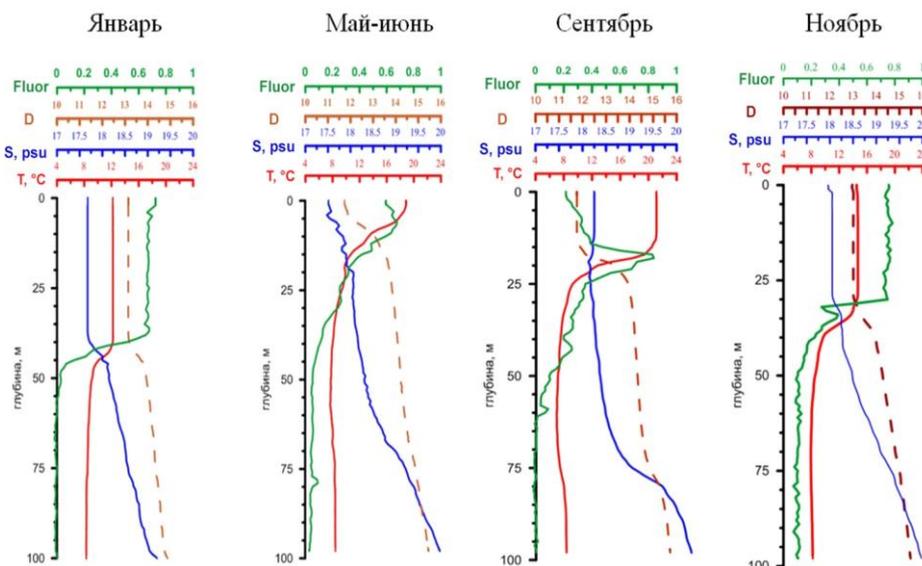


Рисунок 7. Распределение флуоресценции (fluor), плотности (D), солености (S) и температуры (t) в разные сезоны года в северо-восточной части Черного моря

Отмечено, что в летний период формируется подповерхностный максимум фитопланктона, что затрудняет оценку запаса хлорофилла «а» по спутниковым данным.

В **Главе 4** анализируется сезонная и многолетняя динамика кокколитофорид в глубоководных районах Черного моря, региональные особенности сезонной динамики водорослей, зимние цветения и климатическая изменчивость кокколитофорид в Черном море. Оценивается влияние мезомасштабной вихревой циркуляции на развитие фитопланктона, в том числе кокколитофорид.

В **разделе 4.1** приведены результаты анализа многолетней изменчивости кокколитофорид в глубоководных районах Черного моря. Показано, что массовое развитие кокколитофорид в Черном море происходит ежегодно в мае-июне и достигает пиковых значений с периодичностью 4–5 лет. Среди летних цветений кокколитофорид за двадцатипятилетний период выделяются годы (2006, 2012, 2017 и 2022) с пиковым (аномальным) уровнем развития. Совместный анализ спутниковых данных по межгодовой динамике взвешенного неорганического углерода (Particulate inorganic carbon - PIC) и температуры поверхностного слоя (T, °C) показал, что аномальным летним цветениям кокколитофорид предшествовали наиболее холодные зимы (рисунок 8).

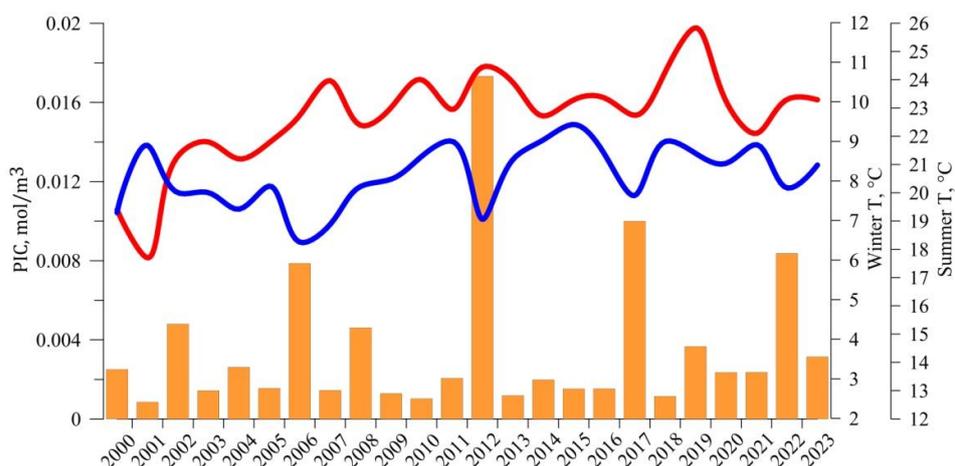


Рисунок 8. Динамика летних цветений кокколитофорид (средние значения PIC за июнь), минимальных зимних температур (синяя линия, февраль) и летних температур (красная линия, июнь) в восточной части Черного моря по данным SeaWiFS и MODIS-Aqua

В данном случае температура воды является показателем интенсивности зимней конвекции, которая определяет обогащение поверхностных вод биогенными элементами и создает запас питательных веществ, определяющий развитие фитопланктона в теплый период года.

На уровень развития кокколитофорид влияет также и фактическая летняя температура. Обнаружено, что в отдельные годы в условиях аномально низких температур летняя вегетация кокколитофорид выражена слабо (2004 г.), либо замещается развитием диатомовых (2001 г.), что является аномальным событием в многолетней динамике фитопланктона.

В разделе 4.2 изучены закономерности распределения кокколитофорид в период летней вегетации. В годы максимального летнего развития кокколитофорид (2006, 2012, 2022 гг.) инициация цветений в мае также происходила преимущественно в восточной половине моря, после чего цветения распространялись на всю акваторию (рисунок 9).

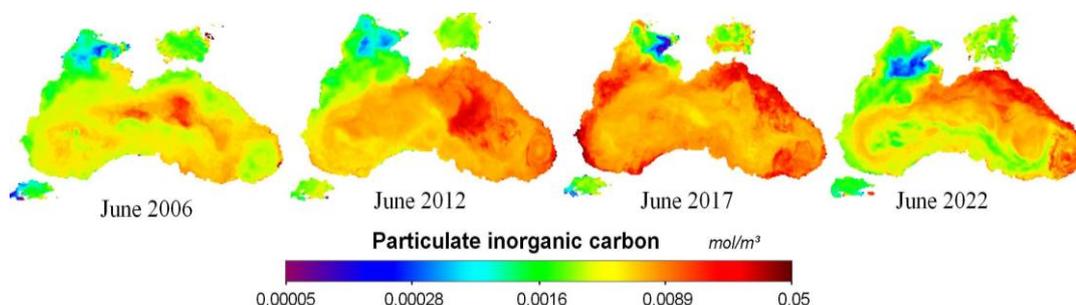


Рисунок 9. Распределение PIC в Черном море в период цветений кокколитофорид в июне 2006, 2012, 2017 и 2022 гг. по данным сканера MODIS-Aqua (среднемесячные данные)

Массовое развитие кокколитофорид летом 2017 года существенно отличалось от пиковых цветений 2006 и 2012 годов по пространственному распределению и районам инициации. Прежде всего, это отличие заключается в том, что в период инициации цветения в мае 2017 г. вегетация водорослей наблюдалась по всему периметру бассейна и не фиксировалась в водах центральных круговоротов. В период наибольшего развития в июне 2017 г. обширные области и пятна цветения также располагались в основном на периферии моря, в зоне действия ОЧТ аналогичные тенденции наблюдались в 2022 году.

В разделе 4.3 рассматриваются региональные особенности сезонной динамики кокколитофорид (рисунок 10).

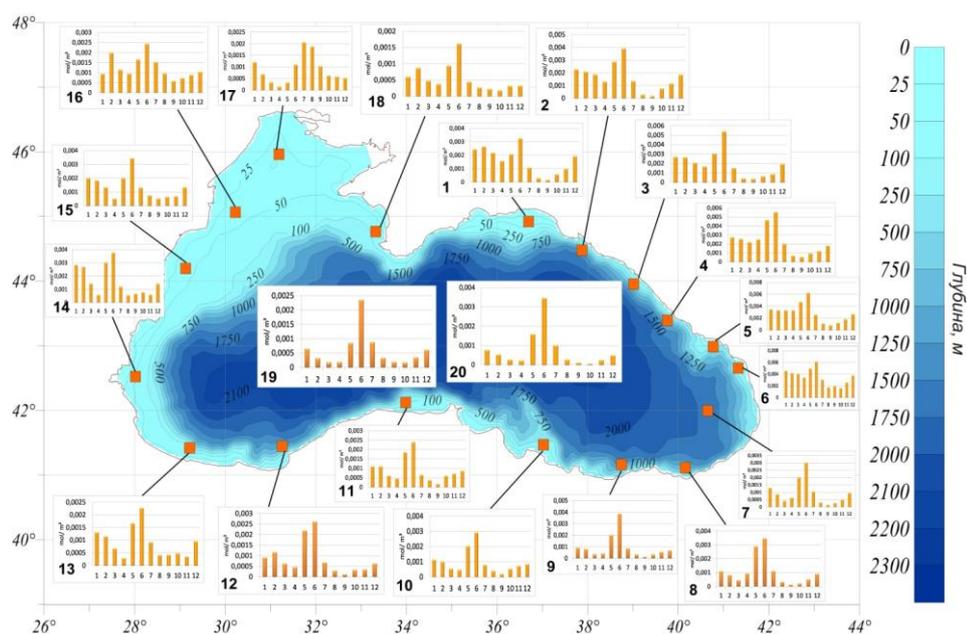


Рисунок 10. Региональные особенности сезонной изменчивости PIC в Черном море

По усредненным данным сезонное развитие кокколитофорид в открытых районах моря в восточном и западном циклонических круговоротах, Батумском антициклоне и южной периферии моря (Полигоны №19-20, 7-12) во многом идентичны. При этом в прибрежной зоне юго-восточной части моря выделяются районы, отличающиеся выраженной зимней вегетацией кокколитофорид соизмеримой по уровню концентраций PIC с летними цветениями (Полигоны №1-6). Так, зимнее развитие кокколитофорид в наиболее теплом секторе на юго-востоке моря (Полигоны №5, 6) характеризуется максимальными для моря значениями PIC ($0.003\text{--}0.004$ моль/м³). Похожая ситуация наблюдается и на юго-западе моря в районе Босфора (Полигоны №13, 14), где концентрации PIC в январе и феврале практически достигают летних значений. Вдоль южного побережья моря зимняя вегетация кокколитофорид выражена слабо. Здесь характерные концентрации PIC не превышают 0.001 моль/м³ (Полигоны №7-12).

Необходимо отметить, что для всех исследованных регионов преобладание летнего максимума кокколитофори (по концентрации РІС) в июне является неизменной общей закономерностью. Существенные региональные различия фиксируются в большей степени для уровня зимней вегетации кокколитофорид, которая определяется различными гидрометеорологическими условиями в районах западной и восточной акваториях моря, а также в прибрежных и глубоководных районах. Эти различия во многом определяют локальный характер зимних цветений кокколитофорид в Черном море.

В разделе 4.4 рассматриваются зимние цветения кокколитофорид. Ретроспективный анализ спутниковых данных указывал на многочисленные признаки зимних цветений кокколитофорид в период 1998 по 2023 гг. Сопоставление данных натурных наблюдений в период зимней вегетации кокколитофорид с материалами дистанционного зондирования позволило более определенно интерпретировать многочисленные признаки массового развития кокколитофорид в холодный период года, выявленные по спутниковым данным. В результате были идентифицированы зимние цветения кокколитофорид, которые имели место в Черном море (2001, 2003, 2005 2006, 2007, 2011, 2012, 2014, 2022–2023 гг.), либо в отдельных его акваториях (1998, 1999, 2001, 2002, 2004, 2009, 2013, 2015-2019 гг.). Анализ спутниковых и экспедиционных данных показал, что зимняя вегетация кокколитофорид происходит, как правило, теплыми маловетренными зимами в периоды с устойчивой стратификацией поверхностного слоя. Необходимо отметить, что, в отличие от летних, зимние цветения кокколитофорид не всегда охватывают всю акваторию моря. В первую очередь это связано с меньшей стабильностью гидрологических условий в зимний период, необходимых для массовой вегетации водорослей. В большинстве случаев, наблюдаются локальные цветения преимущественно в северо-восточной и восточной частях моря. Эти районы моря являются своеобразным теплым сектором и защищены от воздействия холодных северо-восточных ветров, усиливающих зимнюю конвекцию и разрушающих стратификацию поверхностного слоя. В зависимости от текущих гидрометеорологических условий года, благоприятных для вегетации кокколитофорид, область зимнего цветения может располагаться в восточной, южной, юго-восточной или северо-восточной частях моря (рисунок 11).

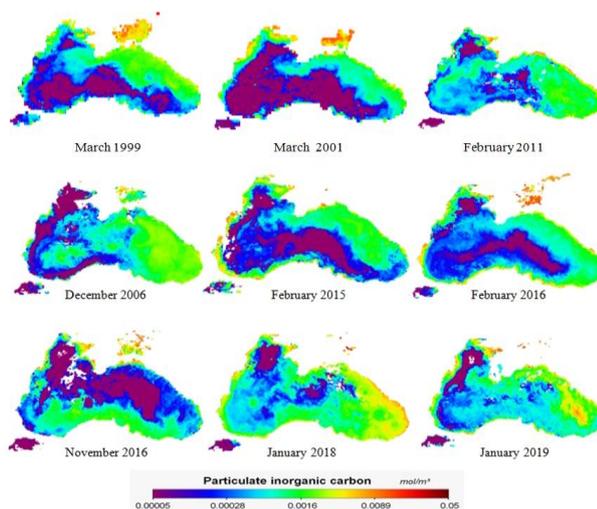


Рисунок 11. Развитие кокколитофорид в Черном море в зимний период по данным сканера MODIS-Aqua

В зависимости от климатических особенностей и текущих гидрометеорологических условий, формируются два различных типа сезонной сукцессии кокколитофорид. В условиях суровых зим и активной зимней конвекции, массового развития кокколитофорид, как правило, не наблюдается. При стабилизации водной толщи теплыми и маловетренными зимами создаются условия для активной вегетации кокколитофорид. При этом абсолютные значения температуры воды, характерные как для теплых ($8-10^{\circ}\text{C}$), так и холодных ($6-8^{\circ}\text{C}$) зим, не являются фактором, ограничивающим массовое развитие водорослей данного вида. Динамика развития кокколитофорид в годы с теплыми и холодными зимами представлена на рисунке 12 а,б.

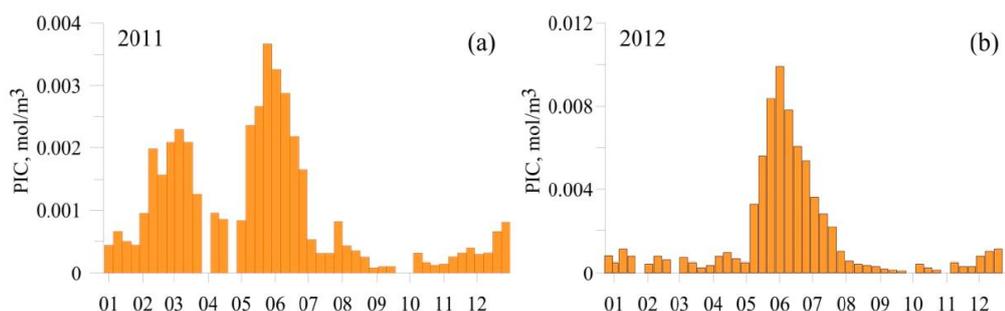


Рисунок 12. Динамика развития кокколитофорид (PIC) в 2011 году с теплой (а) и в 2012 г. с холодной (б) зимами по данным сканера MODIS-Aqua

Многолетние спутниковые и натурные наблюдения показали, что в летний период практически на всей акватории Черного моря создаются благоприятные гидрометеорологические условия для массового развития кокколитофорид. Летние цветения, как правило, развиваются в период активного прогрева поверхностного слоя и формирования сезонного термоклина.

На рисунке 13 (а,б) отражено вертикальное распределение биомассы и структуры фитопланктона в периоды летнего (2011 г.) и зимнего (2010 г.) цветения кокколитофорид, а также гидрофизические характеристики поверхностного слоя.

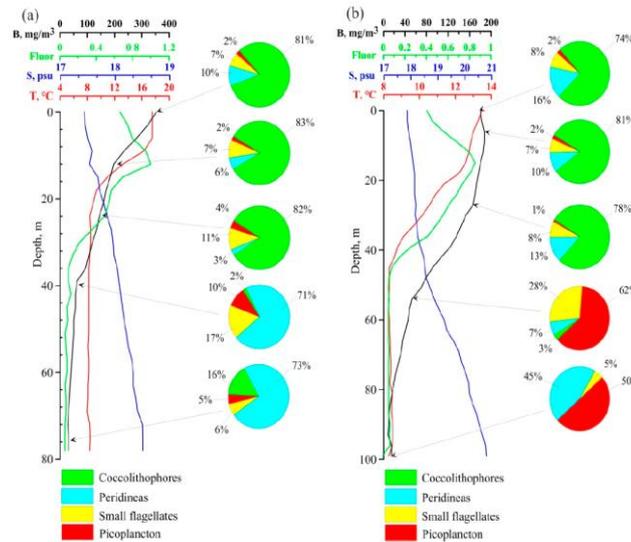


Рисунок 13. Вертикальное распределение температуры, солености, флуоресценции, общей биомассы и структуры фитоценоза в период летней (а) и зимней (б) вегетации 2011 г. в северо-восточной части Черного моря

В разделе 4.5 рассматривается климатическая изменчивость кокколитофорид в Черном море. В последние десятилетия в Черном море наблюдается устойчивый тренд потепления поверхностного слоя моря [Гинзбург и др., 2021]. Тем не менее, анализ многолетней динамики кокколитофорид по показателю PIC выраженных трендов не обнаружил (рисунок 14).

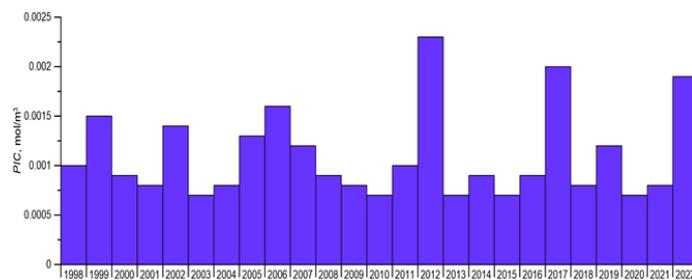


Рисунок 14. Динамика среднегодовых концентраций PIC (мол/м³) в Черном море

При этом за последнее десятилетие кардинально изменился характер распределения кокколитофорид в период летней вегетации. По осредненным спутниковым данным в первую декаду столетия кокколитофорида развивались преимущественно в открытой части моря. Во вторую декаду произошла кардинальная перестройка географии летних цветений кокколитофорид со смещением зоны наибольшего развития на периферию бассейна (рисунок 15|).

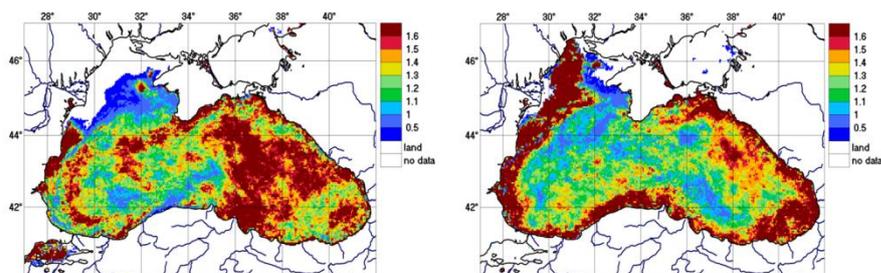


Рисунок 15. Распределение численности кокколитофорид ($N_{\text{coc}} 10^6$) в период летних цветений 2002–2012 гг. (слева) и 2013–2023 гг. (справа), осредненные данные

В разделе 4.6 анализируется влияние мезомасштабной вихревой циркуляции на развитие и распределение фитопланктона. Квазистационарные вихри могут создавать благоприятные условия для вегетации кокколитофорид, либо подавлять их развитие. Влияние мезомасштабных вихрей на фитопланктон также зависит от типа вихревого образования и стадии его развития [Микаэлян, 2020]. Так в зоне действия стационарного антициклонического вихря в восточной части моря (Батумский антициклон) в разные годы были отмечены противоположные варианты развития кокколитофорид в период летних цветений (рисунок 16).

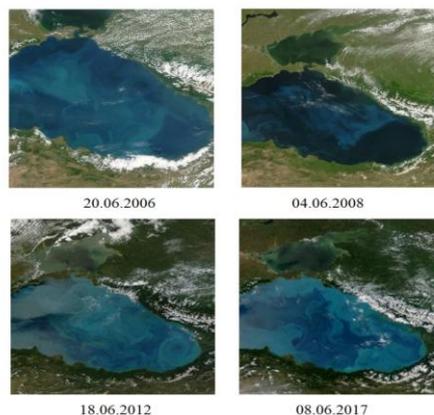


Рисунок 16. Развитие кокколитофорид в зоне Батумского антициклона в период летних цветений 2006, 2008, 2012, 2017 гг. Источник (<https://visibleearth.nasa.gov/images>)

Помимо межгодовых различий в отдельные годы в Батумском круговороте зафиксированы кардинальные изменения в характере распределения и уровне развития кокколитофорид, происходящие в течение двух месяцев летней вегетации.

В Главе 5 представлены результаты изучения количественных характеристик фитопланктона по экспедиционным данным в современный период. Рассматриваются таксономический состав, численность и биомасса фитопланктона в разные сезоны года. В период раннелетнего цветения кокколитофориды *Emiliana huxleyi* (раздел 5.1), которое развивалось в верхнем 25-метровом слое воды над сезонным термоклинном, основная масса кокколитофорид была сосредоточена в верхнем 10-метровом слое, где они

составляли свыше 80% биомассы фитопланктона верхнего продуцирующего слоя. Перидинеи играли существенную роль ниже термоклина. Наименьшую роль в биомассе фитопланктона в этом сезоне играли диатомовые. В разделе 5.2 изучено диатомовое цветение в водах северо-восточной части моря, развивающееся в раннеосенний период. Общая сырая биомасса фитопланктона достигала в этот сезон величин, характерных для эвтрофных вод (свыше $1,2 \text{ г/м}^3$). При этом в фитопланктоне верхнего продуцирующего слоя преобладала диатомея *Pseudosolenia calcar-avis*, вклад которой в общую биомассу превышал 90%. В зимний период 2010 г. (раздел 5.3) в открытых районах моря и в зоне ОЧТ наблюдалось массовое развитие кокколитофориды *Emiliana huxleyi*, соответствующее уровню цветения (до $1,3 \times 10^6$ кл/л). Биомасса сообщества фитопланктона достигала в этот период 330 мг/м^3 , что является характерным для мезотрофных вод. Вклад кокколитофорид в общую биомассу достигал 85%. Цветение происходило в слое 0–25 м, над сезонным термоклином, при температуре, превышающей 12°C . Доминирование кокколитофориды *Emiliana huxleyi* в зимний период при слабом развитии других систематических групп, прежде всего диатомей, является необычным явлением для Черного моря и объясняется способностью данного вида успешно развиваться при низких концентрациях нитратов. Отсутствие конкуренции со стороны диатомовых и фотосинтезирующих динофлагеллят из-за недостаточного поступления азота из глубинных слоев и устойчивая стратификация в пределах фотической зоны являлись основными факторами массового развития кокколитофорид в зимний сезон 2010 г.

В **Заключении** приведены основные результаты диссертационной работы:

1. В открытых и прибрежных водах Черного моря фитопланктон достигает наибольшего развития в холодный период года, что определяется массовым развитием диатомового комплекса видов. Сезонное развитие фитопланктона имеет региональные особенности, связанные с различным гидрологическим режимом акваторий, а также с речным воздействием и эвтрофикацией. По осредненным многолетним данным, выделяется четыре типа сезонной изменчивости в различных регионах моря. В водах западного и восточного циклонических круговоротов и зоне ОЧТ наиболее высокий уровень развития фитопланктона наблюдается в осенне-зимний сезон. Для прибрежных районов северо-восточной части моря также характерен весенний пик, связанный с цветением фитопланктона в марте, который редко фиксируется в открытых водах. В прибрежных районах, испытывающих влияние биогенного стока рек, отмечается дополнительный максимум хлорофилла «а» в период весеннего паводка в мае. В эвтрофицированных водах северо-западного шельфа высокий уровень развития фитопланктона прослеживается в течение всего теплого периода с мая по октябрь.

2. В аномально холодные годы в Черном море могут наблюдаться летние цветения диатомовых водорослей. В летний период в поле хлорофилла «а» также фиксируются локальные цветения, причиной которых являются циклонические вихри, индуцированные сильным ветровым воздействием. Установлено, что мезомасштабные вихревые образования могут стимулировать или подавлять развитие фитопланктона.

3. Массовое развитие кокколитофорид в Черном море происходит ежегодно с мая по июль и достигает пиковых значений с периодичностью 4–5 лет. Наиболее интенсивные цветения кокколитофорид в летний период происходят в годы с максимальной отрицательной аномалией температуры предшествующих зим. Эта закономерность, выявленная по данным 2003–2015 гг., устойчиво воспроизводится по настоящее время. В отдельные годы в условиях холодного лета вегетация кокколитофорид может значительно ослабевать или замещаться массовым развитием диатомовых. Существуют пороговые значения минимальной зимней ($8\text{ }^{\circ}\text{C}$) и фактической летней температуры поверхности моря ($22\text{ }^{\circ}\text{C}$), сочетание которых обеспечивает высокую вероятность развития аномальных по интенсивности цветений кокколитофорид в летний период.

4. В последние десятилетия зимние цветения кокколитофорид в Черном море стали регулярным явлением в сезонной динамике фитопланктона. Определяющими факторами для развития зимних цветений являются стабильность поверхностного слоя и достаточная освещенность. Зоной инициации зимних цветений является, в основном, восточная часть Черного моря, которая является теплым сектором моря и испытывает наименьшую ветровую нагрузку по сравнению с другими районами. В противоположность диатомовому комплексу видов, кокколитофориды более активно развиваются в зимне-весенний сезон, что связано с большим количеством солнечных дней с маловетреной погодой, а также конкурентными взаимоотношениями с диатомовыми. В годы развитых зимних цветений последующая летняя вегетация кокколитофорид выражена слабо.

5. Зимние цветения кокколитофорид играют существенную роль в процессе замещения диатомового комплекса в годовом цикле развития фитопланктона. Они могут значительно изменить функционирование пищевых цепей, а также режим седиментации органического вещества и карбонатов в условиях слабой стратификации вод в зимний период.

6. В многолетнем цикле развития фитопланктона отмечаются изменения климатического масштаба. За последние десятилетия происходит кардинальная перестройка географии цветений кокколитофорид с трендом смещения зоны наибольшего развития из открытой части моря на периферию бассейна.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи, опубликованные в изданиях из перечня ВАК:

1. Востоков С.В. Сезонная и многолетняя изменчивость фитопланктона в Черном море по данным дистанционного зондирования и контактными измерениями хлорофилла «а» / Востоков С.В., Лобковский Л.И., **Востокова А.С.**, Соловьев Д.М. // Доклады РАН. Науки о Земле. 2019. № 1. С. 99–103. (Scopus, WoS). Q3.
2. **Востокова А.С.** Аномальные явления в развитии фитопланктона Черного моря, зафиксированные методами дистанционного зондирования / Востокова А.С., Лобковский Л.И., Востоков С.В. // Доклады РАН. Науки о Земле. 2021. № 1. С. 69–73. (Scopus, WoS). Q3.
3. Vostokov S.V. Seasonal and long-term variability of coccolithophores in the Black Sea according to remote sensing data and the results of field investigations / Vostokov S.V., **Vostokova A.S.**, Vazyulya S.V. // Journal of Marine Science and Engineering. 2022. 10(1). P. 97. <https://doi.org/10.3390/jmse10010097> (Scopus, WoS). Q1-Q2.

Статьи, опубликованные в других рецензируемых изданиях:

4. **Vostokova A.S.** Regional features of seasonal variability of phytoplankton in the Black Sea studied by remote sensing data / **Vostokova A.S.**, Vostokov S.V., Sahling I.V. // Proc. SPIE 12341, 28th International Symposium on Atmospheric and Ocean Optics: Atmospheric Physics, 1234150 (7 December 2022); <https://doi.org/10.1117/12.2645216> (Scopus, WoS).
5. Якубенко В.Г. [и др.] Гидрофизические условия формирования цветения кокколитофорид в водах Абхазского сектора северо-восточной части Черного моря в марте 2011 г. / Якубенко В.Г., Востоков С.В., Силкин В.А., Паутова Л.А., **Востокова А.С.** // Экология гидросферы. 2018. №1 (2). С. 6–20. URL: <http://hydrosphere-ecology.ru/106>
6. Якубенко В.Г. [и др.] Гидрофизические факторы формирования интенсивного «цветения» кокколитофориды *Emiliania huxleyi* в Абхазском секторе Черного моря в конце мая 2013 г. / Якубенко В.Г., Востоков С.В., Силкин В.А., Паутова Л.А., **Востокова А.С.** // Экология гидросферы. 2019. № 1 (3). С. 52–67. URL: <http://hydrosphere-ecology.ru/141>

Также по теме диссертации автором опубликовано 8 тезисов докладов на российских и международных научных конференциях.