

## Воздействие мезомасштабной вихревой динамики на биопродуктивность морских экосистем (обзор)

А. С. Микаэлян<sup>1</sup>, А. Г. Зацепин<sup>1</sup>, А. А. Кубряков<sup>2, ✉</sup>

<sup>1</sup> *Институт океанологии им. П. П. Ширшова РАН, Москва, Россия*

<sup>2</sup> *Морской гидрофизический институт РАН, Севастополь, Россия*  
✉ [arskubr@ya.ru](mailto:arskubr@ya.ru)

Поступила в редакцию 25.06.2020 г., после доработки – 01.08.2020 г.

Рассмотрены разные типы мезомасштабной вихревой динамики с точки зрения их влияния на количество и таксономическую структуру планктона, в основном фитопланктона. Вихревые структуры всех видов, включая циклонические, антициклонические, линзовидные антициклонические и фронтальные вихри, а также дипольные структуры активно воздействуют на планктон. Рассмотрены теоретические схемы механизмов воздействия, которые проиллюстрированы примерами такого влияния на планктон Черного моря. Анализ отклика морского планктона на вихревую динамику и проведенный обзор литературы однозначно свидетельствуют о важной роли мезомасштабных вихрей в формировании биологической продуктивности в морях и океанах. Вихревая динамика всех без исключения типов способна обогащать планктоном как минимум часть занимаемой акватории. Так, циклонический вихрь создает в своем ядре подъем (куполообразный изгиб) изопикн как в термоклине, так и пикнохалоклине, поднимая нитроклин, что способствует повышению биопродуктивности. В свою очередь, в ядре антициклонического вихря имеет место опускание (прогиб) термоклина и пикнохалоклина, что негативно сказывается на биопродуктивности. При этом на периферии вихря происходит подъем изопикн, что, напротив, способствует увеличению первичной продукции. В отличие от обычного антициклона линзообразный вихрь создает подъем вод выше горизонта максимальной скорости, то есть часто в своей верхней части действует как циклон. Таким образом, в любом круговороте есть участки, где происходит подъем термоклина к поверхности и, следовательно, создаются предпосылки для увеличения биопродуктивности. Сильные ветры не только усиливают воздействие вихрей на биоту, но могут значительно менять характер этого воздействия. Существенно, что долгоживущие вихри меняют механизмы воздействия в зависимости от стадии эволюции. Наконец, вихревые структуры часто способствуют смене доминирующих видов фитопланктона, что может изменять существенным образом поток органического вещества на дно и влиять на глобальный цикл углерода.

**Ключевые слова:** синоптические вихри, фитопланктон, концентрация хлорофилла *a*, кокколитофориды, потоки биогенных элементов, горизонтальный обмен, вертикальный обмен, Черное море.

**Благодарности:** работа выполнена в рамках темы госзадания № 0149-2019-0010 и при финансовой поддержке гранта РФФ № 20-17-00167. Анализ воздействия вихревой динамики на вертикальную структуру фитопланктона выполнен при поддержке гранта РФФИ № 20-05-00068. Влияние субмезомасштабных вихрей на перенос шельфовых вод по спутниковым данным выполнен при поддержке гранта РФФИ 19-05-00479.

**Для цитирования:** Микаэлян А. С., Зацепин А. Г., Кубряков А. А. Воздействие мезомасштабной вихревой динамики на биопродуктивность морских экосистем (обзор) // Морской гидрофизический журнал. 2020. Т. 36, № 6. С. 646–675. doi:10.22449/0233-7584-2020-6-646-675

# Effect of Mesoscale Eddy Dynamics on Bioproductivity of the Marine Ecosystems (Review)

A. S. Mikaelyan<sup>1</sup>, A. G. Zatsepin<sup>1</sup>, A. A. Kubryakov<sup>2,✉</sup>

<sup>1</sup>Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

<sup>2</sup>Marine Hydrophysical Institute, Russian Academy of Sciences, Sevastopol, Russia  
✉ arskubr@ya.ru

Different types of mesoscale eddy dynamics are considered in the paper from the viewpoint of their effect on the plankton (mainly phytoplankton) amount and its taxonomic structure. The eddy structures of all types, including cyclonic, anticyclonic, water-body anticyclonic and frontal ones, as well as the dipole structures, actively affect plankton. Theoretical schemes of the influencing mechanisms, which are illustrated by the examples of such an impact on the plankton in the Black Sea, are examined. The analyzed responses of the marine plankton ecosystems to the eddy dynamics and the scientific literature review unambiguously testify the important role of these processes in formation of biological productivity in the seas and oceans. Thus, a cyclonic eddy forms the isopycn rise (a dome-like bend) in its core both in the thermocline and in the pycno-halocline that elevates nitrocline; it promotes bioproductivity increase. Whereas in the anticyclonic eddy core, the thermocline and pycno-halocline lowering (deflection) takes place; it negatively affects bioproductivity. At that, the isopycn rise occurs at the eddy periphery that, on the contrary, contributes to increase in primary production. In contrast to a conventional anticyclone, a lens-like eddy forms the water rise exceeding the maximum velocity horizon, in other words, in its upper part it often acts like a cyclone. Thus, in any gyre there are the areas where the thermocline rises to the surface and, therefore, the prerequisites for the bioproductivity increase are formed. Strong winds not only enhance the affect of the eddies on biota, but can completely change the nature of this impact. When exposed to wind, the rate of entry of the biogenic elements to the photic layer in the cyclones can decrease, whereas in the lens-like anticyclones it can increase. The important point is that the long-living eddies change the influencing mechanisms depending on the stage of their evolution. At last, the eddy structures often promote changing in the dominant phytoplankton species that can significantly alter the flow of organic matter to the bottom and affect the global carbon cycle.

**Keywords:** mesoscale eddies, phytoplankton, chlorophyll-*a* concentration, coccolithophores, nutrient fluxes, horizontal exchange, vertical exchange, Black Sea.

**Acknowledgements:** the investigation was carried out within the framework of the theme of state task No. 0149-2019-0010 at financial support of the RSF grant No. 20-17-00167. The eddy dynamics affect on the phytoplankton structure was analyzed at support of the RFBR grant No. 20-05-00068. Influence of sub-mesoscale eddies upon the shelf water transfer was analyzed using the satellite data at support of the RFBR grant No. 19-05-00479.

**For citation:** Mikaelyan, A.S., Zatsepin, A.G. and Kubryakov, A.A., 2020. Effect of Mesoscale Eddy Dynamics on Bioproductivity of the Marine Ecosystems (Review). *Physical Oceanography*, [e-journal] 27(6), pp. 590-618. doi:10.22449/1573-160X-2020-6-590-618

## 1. Введение

Многочисленные исследования, рассматривающие воздействия физических процессов на фитопланктон на мезомасштабном и субмезомасштабном уровнях и на синоптической временной шкале, можно в первом приближении разделить на несколько направлений. Большинство работ посвящено влиянию мезомасштабных циклонических и антициклонических вихрей. Каноническая теория предполагает вертикальное поднятие изопикн в циклонических вихрях (так называемая вихревая накачка), которое приводит к увеличению потока биогенных элементов в фотическую зону [1]. В дипольных структурах подъем глубинных вод в циклоническом вихре сопровождается опусканием

вод в соседствующем антициклоническом вихре [2]. Соответственно, в первом случае происходит повышение биологической продукции, во втором – снижение.

Помимо вышеназванных, существует множество особенностей воздействия вихрей на экосистему, связанных с конкретными типами вихрей и их параметрами, а также их взаимодействием с другими динамическими структурами и наличием атмосферного воздействия. Так, среди антициклонических вихрей встречается особый тип – линзовидный вихрь (англ. – *mode-water* или *lens-shaped eddy*). В нем орбитальная скорость максимальна на некоторой глубине, что приводит к образованию внутриводной антициклонической линзы и подъему изопикн к поверхности [3].

Следует выделить фронтальные вихри, т. е. вихри, расположенные на границе с другой водной массой. Эти вихри, образующиеся в меандрах бароклинного течения, имеют сложное физическое строение и нередко представляют собой дипольную структуру. Теоретическая схема такой структуры недавно была продемонстрирована на примере прибрежного фронтального течения в Западном Средиземноморье [4]. Если геострофическая скорость подъема вод в циклоническом вихре составляла порядка  $1 \text{ м}\cdot\text{сут}^{-1}$ , то во фронтальной зоне между циклоническим и антициклоническим вихрями она оценивалась в  $10\text{--}100 \text{ м}\cdot\text{сут}^{-1}$ , причем именно со стороны антициклонического вихря.

Наконец, в шельфовой и склоновой зонах большое значение приобретают субмезомасштабные процессы. Их динамика определяется сильной завихренностью и высокими скоростями деформации, возникающими на масштабе  $0,1\text{--}10,0 \text{ км}$  [5–7]. Они могут порождать вертикальные скорости до  $100 \text{ м}\cdot\text{сут}^{-1}$  и играть решающую роль в транспортировке питательных веществ в фотическую зону.

В литературе рассматриваются три основных механизма влияния вихрей на фитопланктон и первичную продукцию: транспорт биогенных элементов в фотическую зону [4], попадание части глубинного максимума биогенных элементов в фотическую зону вследствие подъема изопикн к поверхности [8] и горизонтальная адвекция более богатых фитопланктоном (биогенными элементами) шельфовых вод в антициклонических вихрях [9–11]. Увеличение биомассы фитопланктона в отдельном циклоническом вихре описано в нескольких работах. Развитие диатомовых водорослей и сдвиг размерного состава фитопланктона в сторону более крупной фракции могут наблюдаться как в верхнем слое вследствие увеличения потока биогенных элементов, так и на глубине, на границе фотической зоны, в результате подъема нитроклина к поверхности [8, 12, 13]. Вихри, порождаемые меандрирующим течением и/или взаимодействующие друг с другом, представляют собой сложные системы с большой гетерогенностью гидрофизических и гидрохимических условий. В случае шельфово-склоновой зоны моря они могут сопровождаться еще и локальными апвеллингами [14, 15].

Кроме того, влияние вихрей на развитие фитопланктона в значительной степени определяется ветровым режимом [5]. Под воздействием экмановской накачки с одной стороны антициклонического вихря может происходить подъем вод и рост фитопланктона, а с другой стороны – опускание вод и ак-

кумуляция зоопланктона [3]. Образование зон подъема воды на периферии антициклонического вихря в совокупности с ветровым воздействием приводит к увеличению потока биогенных элементов в фотический слой, в результате чего фитопланктон развивается по периметру вихря [16].

Наконец, принципиальное значение имеет время существования вихря. В короткоживущих вихрях (с временем жизни около недели) видовая структура фитопланктона не изменяется, варьируется только его количество [17]. В долгоживущих (месяцы) вихрях происходит изменение видовой структуры и биоразнообразия фито- и зоопланктона [18–20].

Все эти процессы могут действовать как отдельно друг от друга, так и одновременно, порождая в каждом конкретном случае различающиеся условия среды и, соответственно, разный отклик планктона. Понять, какой из этих процессов ответствен за развитие планктонных водорослей, каких именно водорослей, в каких ситуациях и как он влияет на гетеротрофные компоненты планктона, – актуальная задача современных исследований в этой области.

Важность научной задачи определяется большой ролью мезомасштабной и субмезомасштабной динамики в создании первичной продукции. Около половины первичной продукции на Земле создается в поверхностном слое океана (в основном фитопланктоном) [21]. Полевые исследования и модельные расчеты указывают на то, что во многих случаях интенсивность этого процесса определяется физическим воздействием именно на мезомасштабном уровне. Несмотря на сравнительно низкие значения вертикальной скорости, годовой поток биогенных элементов в мезомасштабных вихрях может быть весьма существенным, в особенности в олиготрофных областях Мирового океана. Так, например, в северной части Саргассова моря их суммарный поток в верхний фотический слой во время зимней конвекции сопоставим с суммарным потоком, создаваемым мезомасштабными вихрями в течение остальной части года [22].

В настоящей статье мы рассмотрим различные типы мезомасштабной динамики и их воздействие на планктон Черного моря. Давняя история исследований черноморских мезомасштабных вихрей (см., например, работы [23–27]), большой массив имеющихся полевых данных и дистанционных наблюдений позволяют проиллюстрировать примерами различные варианты воздействий вихрей, которые сходным образом «работают» по всему Мировому океану. Следует также отметить, что в регионе наблюдается тенденция интенсификации крупномасштабной и ослабления синоптической динамики вод [28]. Поэтому исследования влияния динамических процессов на экосистему моря необходимы, в том числе для прогноза отклика экосистемы на долговременные изменения климата.

## **2. Различные типы вихревой динамики и их воздействие на морской планктон**

Среди всего многообразия физических механизмов воздействия вихрей на морской планктон можно выделить несколько наиболее часто встречающихся. Одним из наиболее распространенных методов исследования этих

механизмов является анализ биооптических параметров по данным спутниковых измерений [9, 11, 29–32].

Для иллюстраций в данной статье были использованы снимки спутникового сканера *MODIS-Aqua* (*L2*, разрешение 1 км), показывающие распределение концентрации хлорофилла *a* (Хл) в поверхностном слое. Кроме этого, анализировались снимки яркости восходящего излучения на волне 555 нм (*RRS*). Резкое увеличение *RRS* в центральной части моря является хорошим индикатором высокой концентрации кокколитофорид [33, 34]. Данные были загружены из архива сайта <https://oceancolor.gsfc.nasa.gov/>.

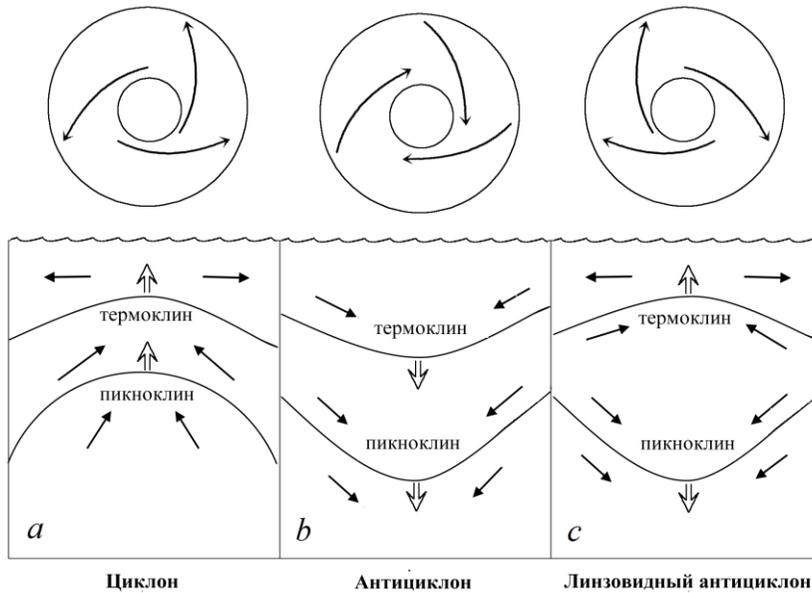
Для описания динамических характеристик вихрей использовался ежесуточный массив картированных альтиметрических данных о геострофических скоростях течений с разрешением 0,125°. Массив был получен на основе регионального массива аномалий уровня моря Черного моря (из архива *Copernicus Marine Environment Monitoring Service*) и средней динамической топографии [35]. Подробное описание и валидация массива были сделаны ранее в работе [11].

Мезомасштабные бароклинные вихри и вихревые структуры, о которых пойдет речь в данной статье, можно разделить по их влиянию на биопродуктивность на несколько типов. Во-первых, классические циклонические и антициклонические квазиизолированные вихри с диаметром 40–100 км и с максимумом орбитальной скорости на поверхности моря. Их размеры сопоставимы с бароклинным радиусом деформации Россби, который составляет 15–25 км [36, 37]. Основным механизмом образования этих вихрей является, по-видимому, бароклинная неустойчивость Основного Черноморского течения (ОЧТ) [38, 39]. Концентрация вихревой энергии максимальна в зоне действия ОЧТ [27], стрежень которого расположен над континентальным склоном Черного моря [36]. Наиболее крупные, или рекуррентные, антициклоны – Батумский и Севастопольский – могут формироваться под влиянием прямой антициклонической завихренности ветрового напряжения трения [26, 40]. Кроме того, важным источником потенциальной энергии вихрей являются опресненные воды шельфа, которые поступают в центральную часть бассейна при ослаблении экмановской накачки. Сдвиговая, или баротропная, неустойчивость течения (особенно в холодный период года) может давать существенный вклад в образование циклонических вихрей [38, 39].

Вихревое движение, как правило, проникает на глубину до 200 м, а в крупных вихрях – до 500–1000 м [23, 32, 41–43]. Время жизни вихрей составляет от нескольких недель до одного года. Антициклонические вихри в среднем крупнее циклонических и существуют более продолжительное время [27]. В теплый период года наблюдается больше антициклонических вихрей, в холодный – больше циклонических [38, 39].

Кроме классических антициклонов в Черном море встречается много антициклонических вихрей, у которых максимум орбитальной скорости находится не на поверхности моря, а в холодном промежуточном слое, на глубине 30–60 м [38]. Такие вихри называют линзовидными. В отличие от вихревых линз [44], которые расположены в области основного пикноклина, максимум орбитальной скорости линзовидных вихрей находится выше него, в проме-

жуточных слоях воды, образующихся в процессе зимнего конвективного перемешивания [45]. Такого рода вихри встречаются в различных районах Мирового океана, в частности в Саргассовом море [46].



**Р и с. 1.** Схема вертикальных деформаций сезонного термоклина и основного пикно-халоклина под воздействием вихрей различного типа: *a* – циклона, *b* – антициклона, *c* – линзовидного антициклона. Черные стрелки показывают направление перемещения воды в разных слоях под действием полоидальной циркуляции в вихре; полые стрелки – направление перемещения градиентных слоев. В верхней части схемы изображено направление течений на поверхности. Схема действительна для интенсифицирующихся вихрей. Для ослабевающих вихрей направление движения меняется на противоположное

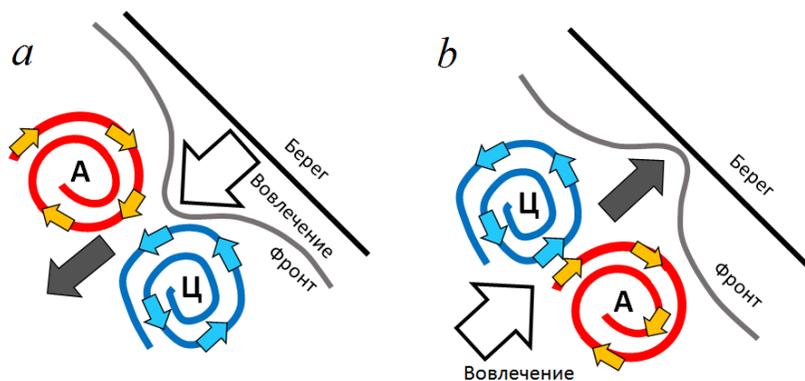
**F i g. 1.** Scheme of vertical deformations of the seasonal thermocline and the main pycno-halocline under the influence of the eddies of various types: *a* – cyclone, *b* – anticyclone, *c* – lens-like anticyclone. Black arrows show the direction of water movement in different layers under the influence of poloidal circulation in the eddy; hollow arrows – direction of movement of the gradient layers. The upper part of the scheme shows direction of the currents on the surface. The diagram is valid for the intensifying eddies. For the weakening eddies, the movement direction is reversed

Трудно сказать, различаются ли механизмы образования антициклонических линзовидных вихрей и классических антициклонов в Черном море. Скорее всего, оба вида антициклонов, как правило, формируются из меандров ОЧТ в процессе развития неустойчивости течения. Очевидно, что в зимний и ранневесенний сезоны, когда термоклин отсутствует, а ОЧТ хорошо развито [47], должны образовываться классические антициклоны. В летний и осенний сезоны, когда имеется термоклин, отделяющий верхний слой от холодного промежуточного слоя (ХПС), ветровое воздействие и термохалинные градиенты могут ослабить динамику вод в верхнем квазиоднородном слое (ВКС), но в ХПС она не испытывает таких влияний. Возможно, поэтому большинство антициклонов в летне-осенний период представляют собой линзовидные вихри. Эта гипотеза нуждается в проверке.

Вихри различного типа вызывают разные деформации термоклина и основного пикно-халоклина (рис. 1). Циклонический вихрь создает в своем ядре подъем (куполообразный изгиб) изопикн как в термоклине, так и пикно-халоклине (рис. 1, *a*). Вследствие этого нитроклин, связанный с плотностной структурой вод в Черном море, в циклонах поднимается ближе к поверхности моря, что может способствовать повышению биопродуктивности. В свою очередь, в ядре антициклонического вихря имеет место опускание (прогиб) термоклина и пикно-халоклина (рис. 1, *b*), что, как правило, негативно сказывается на биопродуктивности. При этом на периферии вихря происходит подъем изопикн (рис. 1, *b*), что, напротив, способствует увеличению первичной продукции в ВКС. В отличие от обычного антициклона линзообразный вихрь создает подъем вод выше горизонта максимальной скорости и их опускание ниже этого горизонта (рис. 1, *c*). Соответственно, термоклин в линзообразном вихре приподнимается как в циклоническом, а пикно-халоклин опускается как в антициклоническом вихре [46]. Таким образом, в любом круговороте есть участки, где происходит подъем термоклина к поверхности (рис. 1) и, следовательно, создаются предпосылки для увеличения биопродуктивности. Отметим, что в Черном море вертикальные смещения пикно-халоклина в вихрях могут достигать нескольких десятков метров [23, 24, 32], а термоклина – в несколько раз меньших значений вследствие того, что градиент плотности в развитом термоклине в несколько раз больше, чем в пикно-халоклине, и его труднее «прогнуть» [38]. Все три типа вихрей характеризуются различными направлениями течений в поверхностном слое (рис. 1), что теоретически позволяет идентифицировать их на спутниковых снимках по трассерам.

Циклоны и антициклоны в Черном море часто встречаются не в квази-изолированном виде, а в виде вихревых диполей (вихревых пар) или мультиполей [48]. При этом антициклоны в вихревой паре могут быть как классическими, так и линзообразными. Вследствие этого в некоторых вихревых диполях наблюдается опускание термоклина в антициклоне и его подъем в циклоне, а в других – подъем термоклина в обоих вихрях.

Дипольные вихревые структуры способны быстро перемещаться по горизонтали благодаря тому, что каждый вихрь «тащит» своего партнера в направлении своего вращения в зоне «вихревой ножки» диполя (рис. 2). В результате вихревой диполь, образовавшийся в зоне ОЧТ, может переместиться в глубоководную часть моря [38, 49], если циклон расположен слева, а антициклон справа по отношению к наблюдателю, созерцающему море с берега (рис. 2, *a*). При обратном расположении вихрей в паре она будет перемещаться по направлению к берегу, прижимаясь к верхней части континентального склона (рис. 2, *b*). В вихревых диполях и мультиполях вихри могут обмениваться между собой как веществом, так и импульсом. Кроме того, соседствующая с ними вода может попадать в эти вихри через «вихревые ножки», что увеличивает водообмен диполей и мультиполей с окружающей средой по сравнению с квазиизолированными вихрями, отделенными от соседствующих вод фронтальными разделами.



**Р и с. 2.** Схема вихревого диполя и направления его перемещения в зависимости от расположения в нем вихрей разного знака вращения: перемещение вихревого диполя от берега (а), к берегу (b). Черная прямая – береговая линия; серая изогнутая линия – фронт между прибрежными и морскими водами; цветные стрелки – направление вращения воды в дипольных вихрях; серые стрелки – направление перемещения вихревого диполя; белые стрелки – приток окружающей воды в «ножку» вихревого диполя; А – антициклонический вихрь; Ц – циклонический вихрь в диполе

**Fig. 2.** Scheme of the eddy dipole and direction of its movement depending on location of the vortices of different signs in it: movement of the eddy dipole from the coast (a), to the coast (b). Black straight line – the coastline, gray curved line – the front between the coastal and sea waters; colored arrows – the direction of water rotation in the dipole eddies; gray arrows – the direction of the eddy dipole motion; white arrows – the inflow of surrounding water to the eddy dipole leg; A – the anticyclonic eddy; C – the cyclonic eddy in the dipole

Важным свойством всех вихрей является способность вовлекать в свое движение окружающие воды и «наматывать их на себя» на периферии вихря. Это в сильнейшей степени способствует горизонтальному водообмену, переносу вод с шельфа в открытое море и наоборот [9, 11, 25, 30, 49, 50]. Вихревой водообмен, связанный как с орбитальным, так и с трансляционным движением, производит кросс-шельфовый обмен в бассейне и способствует гомогенизации вод Черного моря в верхнем слое и вдоль изопикн [37].

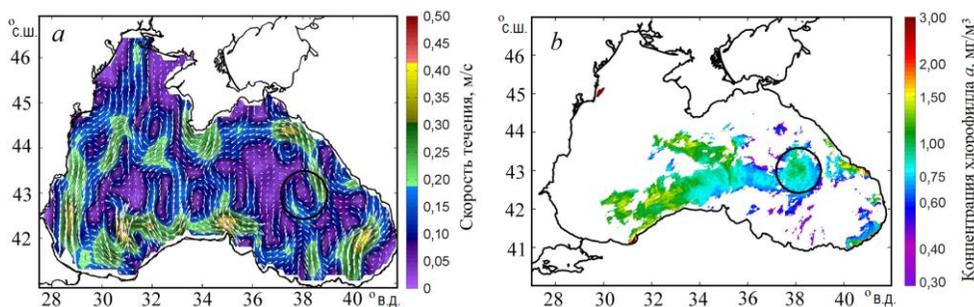
В следующих разделах мы рассмотрим примеры различного типа вихрей и вихревых структур, их влияние на распределение хлорофилла *a* и взвешенного вещества другой природы в Черном море, а также приведем литературный обзор по их воздействию на биоту в Мировом океане.

## 2. 1. Вихри открытого моря

### *Циклонические вихри*

В закрытых морях, таких как Черное море, циклонические вихри, не связанные с вдольбереговыми течениями, встречаются нечасто. Находясь в относительно бедных водах, циклонический вихрь заметно увеличивает биологическую продуктивность. Такой вихрь в октябре 2017 г. вызвал увеличение Хл в поверхностном слое (рис. 3). Как показали полевые наблюдения, это было связано с развитием крупной диатомовой водоросли *Pseudosolenia calcar-avis* [17]. Следует отметить, что механизмы воздействия циклонического вихря на биоту могут быть разные в поверхностном и глубинном слоях. В приведенном примере усиленное поступление биогенных элементов в ВКС

привело к развитию крупных диатомей. В то же время поднятие верхней части ХПС выше уровня 1 % фотосинтетической активной радиации от поверхностной привело к формированию мощного глубинного максимума Хл, образованного мелкими нанофлагеллятами и цианобактериями.



**Р и с. 3.** Влияние циклона на фитопланктон 27 октября 2017 г.: *a* – геострофическое поле поверхностной скорости течения и *b* – распределение Хл. Кругом обозначено положение циклонического круговорота

**F i g. 3.** Influence of the cyclone on phytoplankton on October 27, 2017: *a* – the geostrophic field of the surface current velocity, and *b* – distribution of the chlorophyll *a* concentration. The circle indicates the cyclonic circulation location

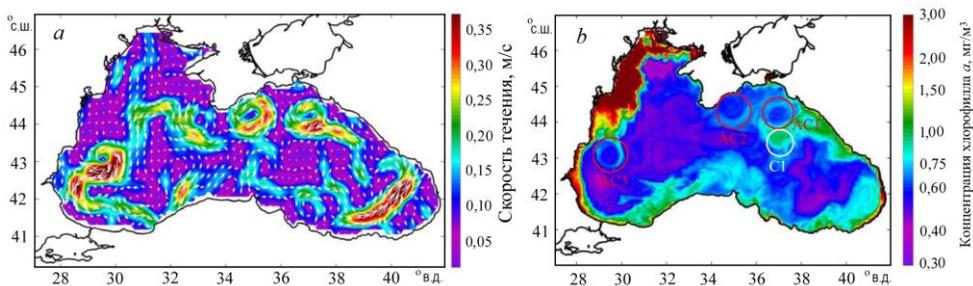
Примеры позитивного воздействия циклонических вихрей на уровень количественного развития фитопланктона многочисленны по всему Мировому океану. Повышенные значения Хл в таких вихрях были зарегистрированы в Южно-Китайском море [51]. В этом же регионе Хл и уровень первичной продукции в циклоническом вихре в 3–35 раз превышали аналогичные показатели в окружающих водах [52]. В вихре доминировали диатомовые водоросли и одноклеточные цианобактерии, в то время как в окружающих водах преобладали типичные для олиготрофных вод нитчатые цианобактерии. В субтропической Пацифике циклонические вихри заметно увеличивали первичную продукцию [1]. В субтропических водах около Гавайских о-вов в циклоне были отмечены повышенные Хл и скорость роста водорослей, а доля продукции, созданная за счет поступления новых биогенных элементов, увеличивалась с 0,2 до 0,8 [53]. Еще в одном циклоне в этом же районе наблюдались не только повышенные значения Хл, но и различия в таксономическом составе фитопланктона [54]. В вихре глубинный максимум Хл был мощнее и расположен выше, чем в окружающих его водах. Внутри вихря развивались мелкие эукариоты, а в окружающих водах преобладал прокариотный пикофитопланктон. В субтропических водах Северной Атлантики циклонический вихрь вызвал развитие на глубине одноклеточных цианобактерий [55]. В 2005 г. мощный циклонический вихрь развился в районе Гавайских о-вов, но в этом случае поднятие глубинного максимума Хл привело к цветению крупных диатомовых водорослей *Rhizosolenia* и *Chaetoceros* вместо доминирующих в окружающих водах цианобактерий [56]. В том же районе олиготрофной Пацифики поднятие изопикн в центре циклонического вихря привело к появлению максимума Хл на глубине 30 м, сформированно-

го прохлорофитовыми бактериями, мелкими зелеными и золотистыми водорослями [57]. Причины столь разного отклика таксономической структуры фитопланктона на воздействие циклонических вихрей в одном и том же регионе океана неясны [2].

Факторы, определяющие доминирование видов в результате вихревого воздействия, почти не исследовались. Здесь можно привести работу [58], в которой было показано, что реакция диатомовых водорослей на вихревой апвеллинг в субтропических регионах зависит от соотношения в воде нитратов и кремния. В Тихом океане (Гавайи), в промежуточном слое, относительно высокая концентрация кремния приводила к развитию диатомовых водорослей, в то время как в субтропическом Саргассовом море на фоне подъема бедной кремнием воды развивался пикофитопланктон.

#### *Антициклонические вихри и линзовидные вихри*

Классическое влияние на распределение биологических объектов демонстрировали три антициклонических вихря АС1, АС2 и АС3, присутствовавшие одновременно в Черном море в июне 2003 г. (рис. 4). В их ядрах Хл была ниже, чем на периферии. В антициклонах вертикальная скорость направлена вниз, что приводит к опусканию нитроклина и препятствует потоку биогенных элементов в фотический слой. Поэтому в ядрах антициклонов должна быть более низкая первичная продукция и пониженная Хл, что часто и наблюдается в действительности.

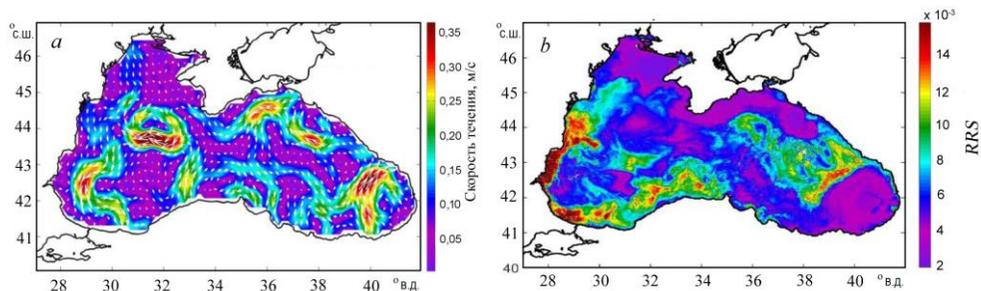


**Р и с. 4.** Серия антициклонов 17 июня 2003 г.: *a* – геострофическое поле поверхностной скорости течения; *b* – распределение Хл под воздействием циклонического вихря (С1) и антициклонических круговоротов (АС1, АС2 и АС3). Кругами обозначено положение вихрей

**F i g. 4.** Series of anticyclones on June 17, 2003: *a* – the geostrophic field of the surface current velocity; *b* – Chl distribution under the influence of a cyclonic eddy (C1) and anticyclonic gyres (AC1, AC2 and AC3). The circles indicate location of the eddied

Наиболее крупным и долгоживущим антициклоном в Черном море является так называемый Батумский вихрь. Он сильно заглубляет изопикны в своем ядре, что приводит к снижению потока новых биогенных элементов в фотический слой. Одновременно увеличенная толщина ВКС приводит к снижению средней освещенности в этом слое, что особенно важно для такой группы водорослей, как кокколитофориды, которые развиваются, как правило, при высокой освещенности. Как следствие, в период доминирования в фитопланктоне этих водорослей (май – июнь) рост фитопланктона в вихре

существенно замедляется и биологическая продукция внутри такого вихря оказывается значительно ниже, чем в окружающих водах (рис. 5). Отметим, что этот процесс характерен для определенной стадии развития вихря, что более подробно будет рассмотрено ниже.



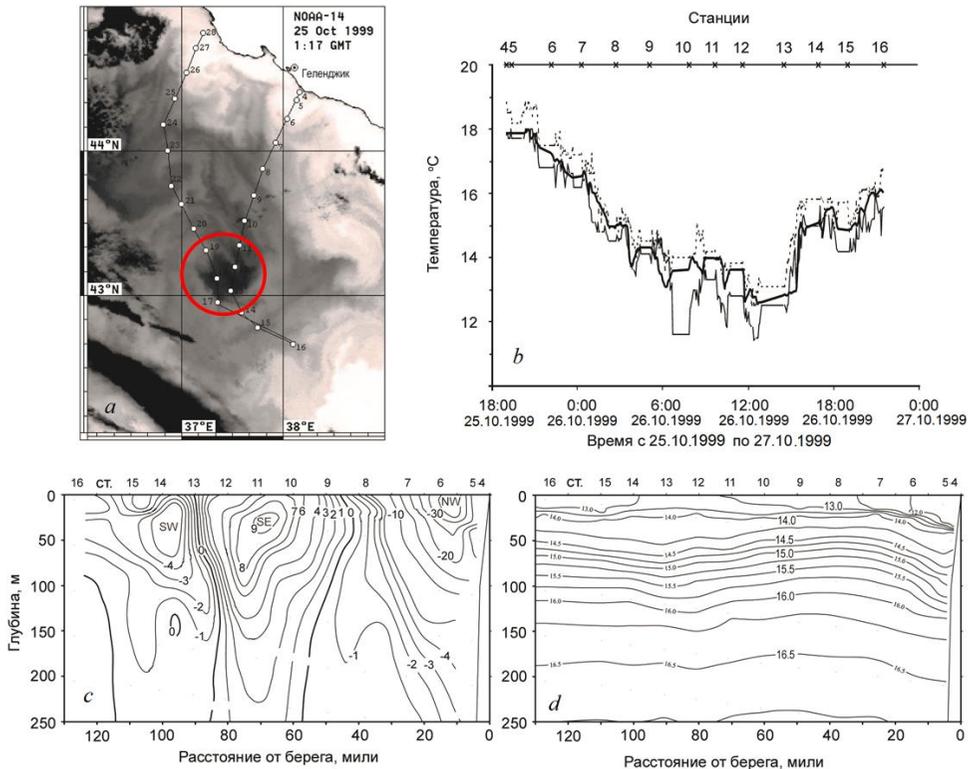
**Рис. 5.** Батумский круговорот 6 июня 2008 г.: *a* – геострофическое поле поверхностной скорости течения  $V$ ; *b* – пространственное распределение яркости  $RRS$  на длине волны 555 нм (яркость отражает интенсивность цветения кокколитофорид)

**Fig. 5.** The Batumi gyre on June 6, 2008: *a* – geostrophic field of the surface current velocity  $V$ ; *b* – spatial distribution of  $RRS$  brightness at the wavelength 555 nm (brightness indicates intensity of coccolithophore bloom)

Однако на основании вышеприведенного примера нельзя делать вывод о том, что обычные антициклоны «работают» только на понижение Хл в приповерхностном слое моря. На рис. 4 видно, что повышенная Хл проявляется на периферии всех трех антициклонических вихрей – АС1, АС2 и АС3. При этом АС3 явно вовлекает и протягивает по своей периферии богатые хлорофиллом воды северо-западного шельфа Черного моря. Этот механизм, описанный ранее в работах [9, 11, 30, 49, 59, 60], является весьма важным для водообмена между шельфом и глубоким морем и будет отдельно рассмотрен ниже.

По данным гидрологических съемок, многие мезомасштабные антициклонические вихри Черного моря имеют линзообразную структуру [24, 59]. В этих вихрях орбитальная скорость достигает максимума в области ХПС на глубине 25–50 м, вследствие чего сезонный термоклин поднимается вверх, а основной пикно-халоклин опускается вниз (см. схему на рис. 1, *b*). Подъем термоклина сопровождается уменьшением температуры моря в приповерхностном слое моря.

Пример поверхностного проявления такого линзообразного антициклонического вихря приведен на рис. 6, *a*, на котором представлено спутниковое изображение поля поверхностной температуры от 25 октября 1999 г. с нанесенным на него маршрутом НИС «Акванавт» и положением станций с  $CTD$ -зондированием. Ядро вихря проявляется на этом снимке в виде темного пятна пониженной температуры. По данным измерений буксируемым термодатчиком (рис. 6, *b*), она составляла менее 13 °С, тогда как за пределами антициклона на севере – более 14 °С и на юго-западе – более 15 °С. Холодное ядро вихря было отделено от окружающих вод резкими фронтами. При этом максимум орбитальной скорости в вихре находился непосредственно под сезонным термоклином на глубине 30 м.



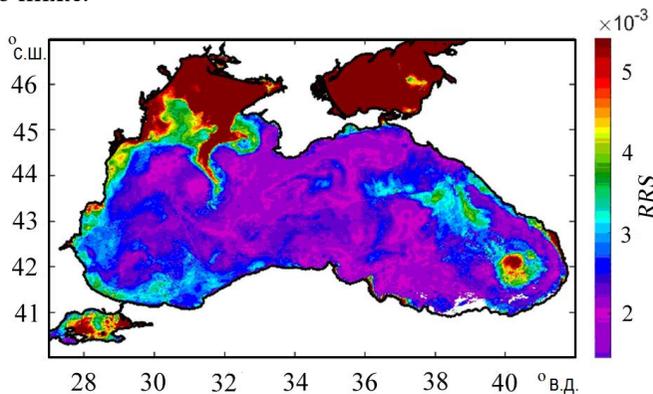
**Р и с. 6.** Пример линзообразного антициклона: *a* – поле поверхностной температуры с нанесенным маршрутом НИС «Акванавт» в октябре 1999 г. (красный круг указывает на холодное пятно над куполом вихря); *b* – изменение поверхностной температуры по данным буксируемого за судном термодатчика (сплошная толстая линия), по спутниковым ночным (сплошная тонкая линия) и дневным (штриховая тонкая линия) наблюдениям на разрезе через вихрь; *c* – вертикальное распределение геострофической скорости течения; *d* – плотности вод на разрезе через антициклонический линзовидный вихрь

**Fig. 6.** The example of a lens-like anticyclone: *a* – surface temperature field including the plotted route of the R/V “Akvanavt” in October, 1999 (red circle indicates the cold spot above the eddy dome); *b* – change of surface temperature based on the data of the towed thermal sensor (thick line), and from the satellite night-time (thin line) and day-time (thin dashed line) observations at the section across the eddy; *c* – vertical distribution of the geostrophic current velocity; *d* – water densities at the section across the anticyclonic lens-like eddy

Понижение температуры в центре антициклона было обусловлено подъемом изотерм (изохалин, изопикн) в верхнем, примерно 20-метровом слое и их выклиниванием на поверхности при опускании в нижележащем слое (рис. 6, *c*, *d*). Очевидно, что в осенний сезон года над верхними куполами линзообразных антициклонов происходит наиболее быстрое выхолаживание и разрушение сезонного термоклина. Этот процесс должен сопровождаться усилением потока биогенных элементов в верхний слой и повышением биомассы, что в случае А1 получило подтверждение [18, 19].

Следует отметить, что вихри этого типа воздействуют по-разному на биоту в зависимости от стадии развития [3]. На стадии активизации он действует

подобно циклоническому вихрю, на стадии релаксации – как обычный антициклонический вихрь. Поэтому иногда в центрах линзовидных антициклонических вихрей регистрируют повышенные концентрации фитопланктона, а иногда, наоборот, в них формируются олиготрофные условия [61]. В приведенном примере на рис. 7 в центре квазистационарного Батумского антициклонического вихря в августе 2008 г. наблюдалось цветение кокколитофорид. Это явление хорошо объясняется предположением о линзовидной структуре этого вихря. В данном случае поднятие изопикн в его центре снижает толщину ВКС, что приводит к увеличению средней освещенности в этом слое, что, в свою очередь, является мощным стимулирующим фактором развития и преобладания в фитопланктоне именно кокколитофорид, имеющих конкурентное преимущество при высокой освещенности [17]. Однако это воздействие временно. Довольно быстро биогенные элементы заканчиваются, рост водорослей и биологическая продукция резко снижаются. А при затухании воздействие вихря оказывается таким же, как и у обычного антициклона. Временная динамика цветения кокколитофорид в Батумском антициклоне, связанная с изменением его активности, будет рассмотрена более подробно ниже.



**Рис. 7.** Цветение кокколитофорид по измерениям яркости  $RRS$  в центре Батумского антициклонического вихря 9 июля 2008 г.

**Fig. 7.** Coccolithophores bloom based on the  $RRS$  brightness measurements performed in the center of the Batumi anticyclonic eddy on July 9, 2008

Воздействие линзовидных вихрей может быть очень мощным и даже превосходить воздействие циклонических вихрей. Так, в Субтропической Атлантике в центре такого антициклона сформировалось мощное глубинное цветение диатомовых водорослей *Chaetoceros spp.* [55]. Хл достигла рекордного значения для этого района  $1,4 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$  и существенно превышала незначительно повышенную Хл в соседнем циклоническом вихре. В Бискайском заливе в центре линзовидного вихря Хл в два раза превышала значения на окраинах вихря и в окружающих водах [62]. В таком же вихре, отделившемся от Восточно-Австралийского течения, Хл в центре превышала значения на его периферии в 1,5–2 раза [63]. В центре вихря основу биомассы фитопланктона составляла диатомовая водоросль *Nitzschia seriata*, на периферии – динофлагелляты и нанофитопланктон.

Надо отметить, что в линзовидных вихрях можно ожидать существенные различия в таксономической структуре планктона в верхнем слое и в линзе, так как вверху поток воды направлен к периферии вихря, а в линзе, наоборот, в центр (см. рис. 1, *b*). Это может приводить к механической аккумуляции определенных видов зоопланктона в линзе. Например, в таком антициклоническом вихре в Черном море состав и количество зоопланктона на глубине нахождения линзы явно отличались от аналогичных показателей в окружающих водах [18].

Существует еще один механизм увеличения биологической продуктивности, присущий обычным антициклонам. Высокая Хл на периферии антициклонических вихрей АС1 и АС2 (см. рис. 4, *a*), по-видимому, может быть частично связана с подъемом нитроклина вблизи внешних границ антициклонов и усилением притока биогенных элементов в фотический слой. То же самое можно сказать и про мористую периферию Батумского вихря (см. рис. 5, *a*). Фактически периферия антициклона представляет собой фронтальную зону, характеризуемую выклиниванием изопикн к поверхности моря и наличием интенсивного сдвигового течения, где формируются субмезомасштабные циклонические вихри, в ядрах которых вертикальная скорость, направленная к поверхности, достигает максимальной величины [7, 64]. Иной раз это приводит к кольцеобразному распределению Хл на поверхности вихря. Например, в антициклоническом вихре к западу от Бразильского течения Хл была повышена на периферии вихря по сравнению с ядром и окружающими водами [65]. Такие же ситуации наблюдали и в других районах Мирового океана [3], включая Антарктику [16].

Поскольку в центре обычного антициклонического вихря вертикальный поток в фотическую зону минимальный, с наибольшей вероятностью можно ожидать, что сообщество находится на последних стадиях сукцессии с преобладанием гетеротрофной составляющей. Так, например, в районе Канарского течения в антициклонах отмечались большая биомасса и активность гетеротрофного бактериопланктона по сравнению с циклонами и окружающими водами [66].

#### *Вихревые диполи и мультиполи*

Циклонические вихри в Черном море часто (особенно в теплый сезон года) встречаются в дипольных или мультипольных вихревых структурах, в которых они присоединены к антициклоническому вихрю [38, 48]. Пример такой дипольной вихревой структуры можно увидеть на рис. 4. Здесь циклонический мезомасштабный вихрь С1 соседствует с антициклоническим мезомасштабным вихрем АС1. Эта вихревая пара, обладая свойством самодвижения [38, 48], перемещается от побережья в центральную часть моря, отчетливо демонстрируя различное влияние вихревой динамики на распределение Хл в приповерхностном слое моря. Так, в циклоне С1 Хл выше, чем в окружающих его водах, а в антициклоне АС1 – меньше. При этом Хл в циклоне более чем в два раза превышает Хл в антициклоне. Очевидной причиной является разнонаправленность вертикальных движений воды в циклонах и антициклонах (рис. 1), обуславливающая различия в мощности потоков биогенных элементов в фотический слой и в уровне первичной продукции.

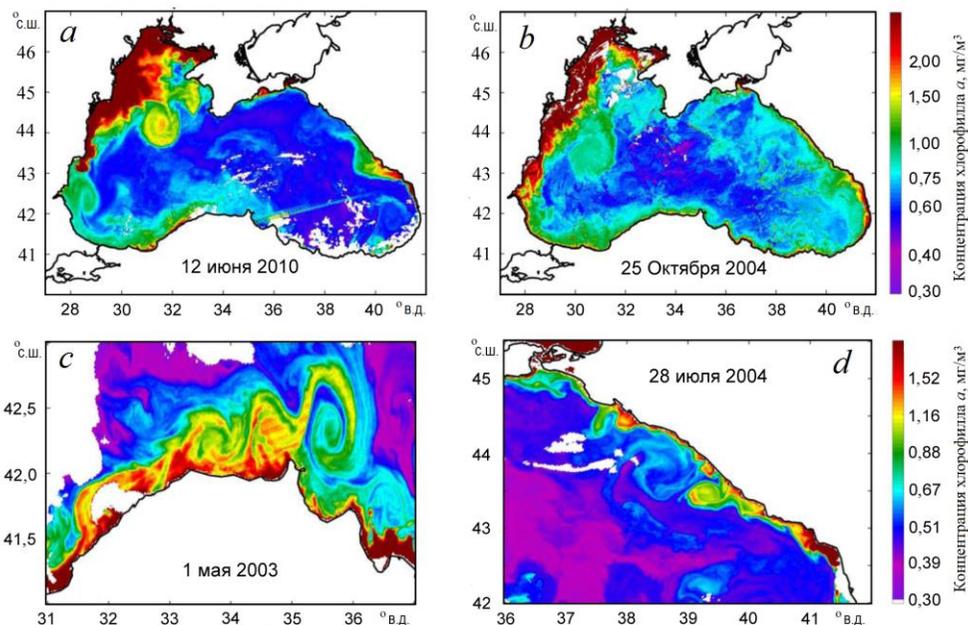
В теории диполи предполагают выраженные различия в структуре и биомассе планктона в его вихрях (с большей продуктивностью в циклоне). Однако в случае линзовидного антициклонического вихря может наблюдаться и обратная картина. Не исключено, что именно линзовидностью можно объяснить атипичное распределение планктона в вихревом диполе в восточной части Индийского океана [67]. В центре антициклона в глубинном максимуме преобладали диатомовые водоросли, рост которых сдерживали гетеротрофные динофлагелляты. При этом в циклоническом вихре глубинный максимум был сформирован типичными для олиготрофных вод пикопланктонными водорослями, которые потреблялись в основном инфузориями. Однако есть и прямо противоположные наблюдения. Так, в Черном море в вихревой паре в октябре 1999 г. ни биомасса фитопланктона, ни его таксономический состав не различались в дипольных вихрях, зато резко контрастировали с окружающими водами [19].

## **2. 2. Вихри меандрирующего течения или фронтальных разделов**

Вихри, образующиеся на границе двух водных сред с разным содержанием планктона, воздействуют на биоту посредством двух механизмов, которые можно условно обозначить как смешение [68] и захват. В первом случае вихрь заносит часть богатых вод в бедные и наоборот [3]. Во втором случае вихрь, сформировавшись, например, в богатых планктоном водах, внедряется в бедные воды. Безусловно, в любом случае происходит смешение вод. Часто отделяющиеся от фронта антициклональные вихри имеют спиральную форму и проявляются на поверхности чередованием полос с высокой и низкой Хл (рис. 8). Это характерно для таких вихрей по всему Мировому океану, например в Средиземном море [69].

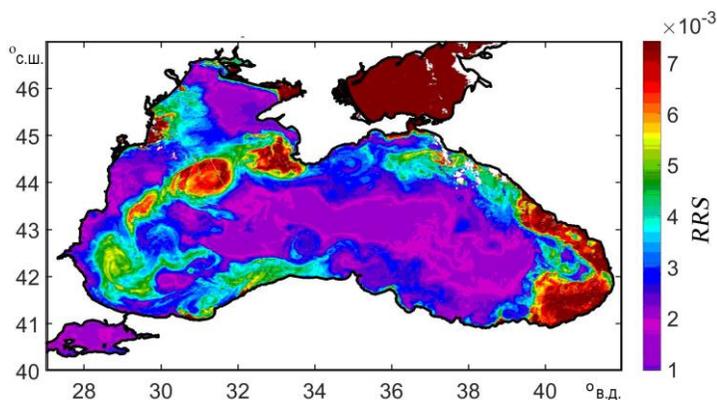
Распределение Хл в таких вихрях показывает тренд снижения при продвижении от периферии к центру. Однако существенно то, что хотя Хл в этих антициклонах ниже, чем на их периферии, но она больше, чем в окружающих водах и центральной части бассейна (рис. 8). Это, в частности, связано со способностью антициклонов аккумулировать не только планктон шельфовых вод, но и биогенные элементы, поскольку их количество, как правило, существенно выше на шельфе. В результате биологическая динамика превалирует над механическими процессами [70].

Например, на фронтах вихревых структур в Черном море в летний период по оптическим данным можно наблюдать значительное усиление цветения кокколитофорид (рис. 9). При этом область цветения часто занимает промежуточное положение между шельфовой зоной и центральной частью моря. Одним из возможных механизмов этого феномена является увеличение стабильности вод в зоне сопряжения шельф – открытое море, связанное с натоканием пресных вод шельфа на соленые воды центральной части. В результате ВКС уменьшается и средняя освещенность в нем возрастает, благоприятствуя развитию кокколитофорид. Впоследствии ВКС в центрах круговоротов опускается, и цветение идет на спад.



**Р и с. 8.** Вихри фронтальных разделов. Вовлечение шельфовых вод в орбитальные движения мезомасштабных и субмезомасштабных антициклонов, видимое по распределению Хл: на границе с северо-западным шельфом (*a* и *b*); у турецкого шельфа (*c*); у Северного Кавказа (*d*)

**F i g. 8.** Eddies of the frontal interfaces. Involvement of shelf waters in the orbital motions of the mesoscale and sub-mesoscale anticyclones manifested due to distribution of the chlorophyll *a* concentration ( $\text{mg}/\text{m}^3$ ): at the boundary of the northwestern shelf (*a* and *b*); nearby the Turkish shelf (*c*); near the North Caucasus (*d*)



**Р и с. 9.** Карта *RRS* в апреле 2016 г., отражающая особенности пространственного распределения кокколитофорид под воздействием антициклонических фронтальных вихрей

**F i g. 9.** *RRS* map for April, 2016 showing the features of the coccolithophores spatial distribution resulted from the affect of the anticyclonic frontal eddies

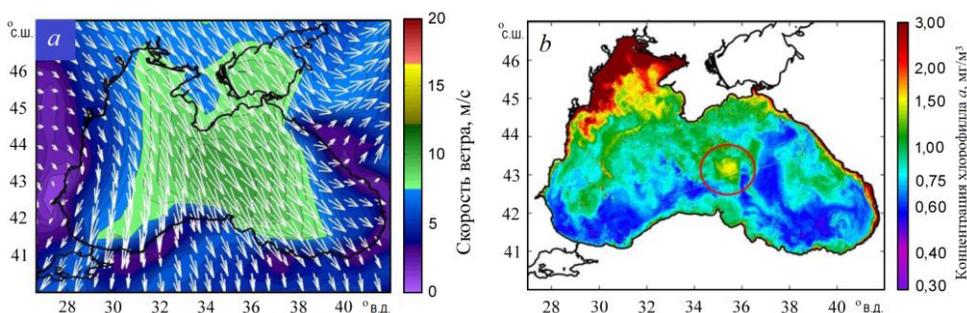
Воздействие фронтальных вихрей на биоту во многом зависит от их происхождения и возраста. Видовая структура фитопланктона может долго сохраняться в антициклонических вихрях, отделившихся от другой водной

массы. В Южно-Китайском море в антициклоническом круговороте, отделившемся от течения Куроисио, преобладали цианобактерии, а в вихре, сформировавшемся на севере Южно-Китайского моря, доминировали кокколитофориды [71]. У берегов Западной Австралии видовая структура фитопланктона в долгоживущем (пять месяцев) антициклоническом вихре соответствовала прибрежной структуре [10]. В заливе Аляска антициклонические вихри, сформированные на шельфе, выносили в глубокие воды шельфовый фитопланктон и зоопланктон [72]. При этом неритические и шельфовые виды фитопланктона составляли основу сообщества в течение нескольких месяцев. А следовые количества шельфовых видов зоопланктона наблюдались даже после года существования вихря [73].

### 2. 3. Вихри под влиянием ветрового воздействия

В поверхностных слоях Черного моря в теплый период года формируется относительно тонкий ВКС, в котором количество биогенных элементов и Хл малы. Спутниковые измерения фиксируют в это время сезонный минимум Хл. Это связано частично с низким содержанием питательных веществ и частично с процессами фотоакклимации, в результате которых клеточное содержание хлорофилла *a* минимально. В связи этим воздействие вихревой динамики на биоту слабо проявляется на поверхности моря.

Вместе с тем в слое сезонного термоклина и под ним сохраняется относительно высокая концентрация биогенных элементов. Это позволяет развиваться глубинному фитопланктону, что часто проявляется в глубинном максимуме Хл. Из-за таких особенностей вертикального распределения влияние вихревой динамики проявляется на поверхности после действия интенсивных штормов или резкого выхолаживания. Эти процессы заглубляют ВКС и приводят к вовлечению в него питательных веществ и водорослей, что, в свою очередь, приводит к увеличению Хл и к неоднородностям в ее распределении, которые можно видеть на спутниковых снимках.

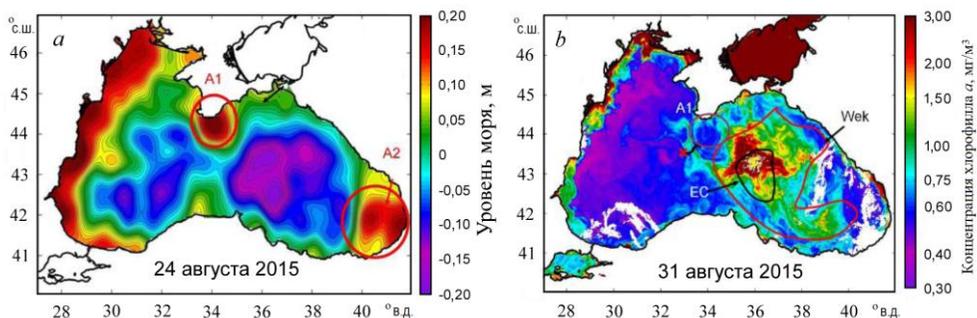


**Р и с. 10.** Воздействие сильного ветра на фитопланктон в восточной части Черного моря в сентябре 2009 г.: *a* – карта скорости ветра; *b* – область высокой Хл в циклоническом вихре (обозначена кругом)

**F i g. 10.** Impact of strong wind upon phytoplankton in the eastern Black Sea in September, 2009: *a* – the wind speed map; *b* – the area of high chlorophyll *a* concentration in the cyclonic eddy (indicated by a circle)

Воздействие ветра наиболее четко проявляется в случае циклонических вихрей. В сентябре 2007 г. в центральной части Черного моря после действия северо-западного ветра в результате ветрового перемешивания и обнажения сезонного термоклина проявилась область с очень высокими значениями Хл (более  $1,5 \text{ мг/м}^3$ ) в центре бассейна (красный круг на рис. 10, *b*). Пространственное распределение Хл указывает на то, что эта область соответствует положению циклонического вихря. Подъем термоклина и нитроклина в циклоне и их эрозия под действием шторма привела к увеличению Хл более чем в два раза по сравнению с окружающими водами.

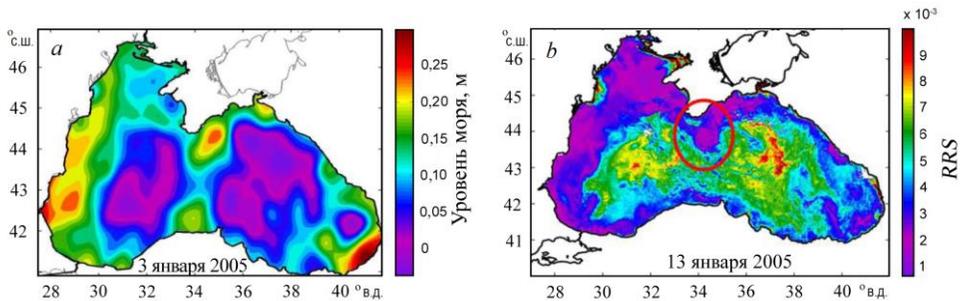
Отсутствие такого эффекта и даже обратное ему снижение Хл проявляется на спутниковых снимках в антициклонах после частичного разрушения термоклина и гомогенизации верхнего слоя. Яркое проявление этого эффекта наблюдалось в августе 2015 г. Действие четырех сильных штормов привело к мощному цветению фитопланктона в восточной части Черного моря [60]. Максимальная Хл наблюдалась в центре циклонического круговорота в области поднятия нитроклина (рис. 11). Повторяющееся ветровое воздействие приводило к усилению циклонической циркуляции и интенсификации перемешивания, что вызывало дальнейший рост водорослей в этой зоне. Вместе с тем это воздействие не смогло стимулировать рост водорослей в антициклоне А1, находившемся у Южного берега Крыма. Вероятно, это было связано с низким содержанием в нем фитопланктона и биогенных элементов, которое распространялось до больших глубин. Кроме того, нитроκлин в антициклонах может опускаться более чем на 50 м [32], что подавляет вертикальный поток питательных веществ. В результате даже при сильной турбулизации верхнего слоя эрозии глубоко расположенного нитроκлина не происходит и цветение фитопланктона не возникает.



**Р и с. 11.** Цветение фитопланктона после серии штормов летом 2015 г.: *a* – активный циклон в центре восточной части моря по данным альтиметрии; *b* – повышенная Хл в зоне циклона спустя неделю. Красным контуром обозначена область максимальной экмановской накачки (Wek); черным – положение восточного циклонического круговорота; кругами – Крымский (A1) и Батумский (A2) антициклоны

**F i g. 11.** Phytoplankton bloom after a series of storms in summer, 2015: *a* – active cyclone in the center of the eastern part of the sea based on the altimetry data; *b* – increased chlorophyll *a* concentration in the cyclone zone after a week. Red contour indicates the region of the maximum Ekman pumping (Wek); black one – the location of the eastern cyclonic circulation; circles – the Crimean (A1) and the Batumi (A2) anticyclones

Подобный эффект подавления цветения в антициклонических вихрях можно наблюдать и в зимний период с характерными сильными ветрами. В январе 2005 г. зимнее цветение кокколитофорид развивалось в восточной и западной центральных частях моря (рис. 12). Однако к югу от Крыма цветение отсутствовало и значения  $RRS$  были в пять раз ниже, чем в центре моря. Альтиметрические данные показывают, что в это время здесь находился достаточно интенсивный антициклон, круглая форма которого хорошо видна и по оптическим данным. Подавление цветения в нем может быть связано, как и в предыдущем случае, с опусканием нитроклина, в результате чего термическая конвекция в зимний период его не достигает и поток питательных веществ в фотическую зону минимален. Еще одной дополнительной причиной может являться глубокий ВКС. В антициклонах в зимний период его образование связано с заглужением пикноклина и конвергенцией однородных вод в их ядрах [74]. В результате средняя освещенность в таком ВКС снижается и может быть недостаточной для компенсации потерь клеток на дыхание, что почти останавливает рост фитопланктона [75].



**Р и с. 12.** Подавление цветения кокколитофорид после штормов в январе 2005 г.: *a* – антициклон у берега Крыма по данным альтиметрии; *b* – уменьшение концентрации кокколитофорид в антициклоне (красный овал) по измерениям  $RRS$

**F i g. 12.** Suppression of the coccolithophores bloom after the storms in January, 2005: *a* – the anticyclone nearby the Crimea coast based on the altimetry data; *b* – decrease in the coccolithophores concentration in the anticyclone (red oval) based on the  $RRS$  measurements

Сильные ветры не только усиливают воздействие вихрей на биоту, но могут полностью менять характер этого воздействия [3]. Так, например, в Субтропической Атлантике многолетние измерения показали, что в линзовидных вихрях регулярно наблюдаются цветения диатомовых водорослей, значительно превосходящие по размаху развитие фитопланктона в циклонических вихрях [55]. Была выдвинута гипотеза, согласно которой при воздействии ветра скорость поступления биогенных элементов в фотический слой в циклонах снижается, а в линзовидных антициклонах возрастает. Модельные расчеты и эксперименты с трассером  $SF_6$  демонстрируют, что при ветровом воздействии вертикальные скорости в антициклоне существенно выше, чем в циклоне. Это, в частности, согласуется с развитием диатомовых водорослей в центре антициклонического вихря (вероятно, линзовидного), отделившегося от течения Гольфстрим после воздействия шторма [76]. Предположительно аномальное цветение фитопланктона в ядре линзовидного антициклониче-

ского вихря в Северной Атлантике также было следствием мощной экмановской накачки [77]. В южной части Индийского океана многолетние спутниковые наблюдения показали, что в зимнее время с характерными сильными ветрами именно в антициклонических вихрях наблюдается повышенная Хл [78].

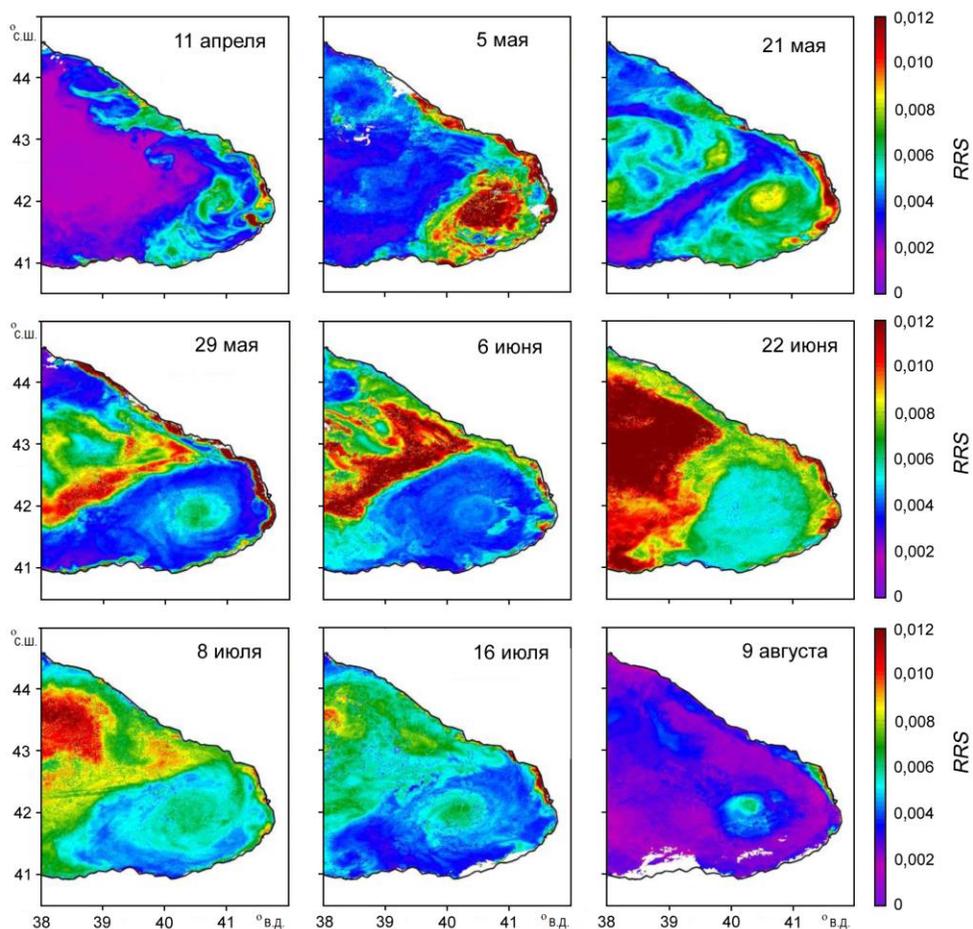
#### **2. 4. Долгоживущие вихри и их влияние на временную динамику фитопланктона (на примере Батумского антициклона)**

Временная эволюция вихря и смена механизмов воздействия на биоту являются ключевыми регуляторами происходящих в нем биогеохимических процессов [55]. В Черном море временные изменения во влиянии вихря на биопродуктивность можно проследить на примере квазистационарного Батумского антициклонического круговорота [36]. Этот вихрь имеет диаметр, нередко превышающий 100 км, и орбитальную скорость вращения до 0,8 м/с и даже выше. По-видимому, он может реализовываться в виде как классического антициклона с максимумом скорости на поверхности моря, так и линзообразного вихря с максимумом скорости ниже сезонного термоклина. Основной пикно-халоклин в ядре этого вихря опускается на несколько десятков метров по сравнению с окружающими водами, а ХПС имеет наибольшую толщину во всем Черном море [36]. Сезонный термоклин в этом вихре может быть заглублен относительно окружающих вод, если вихрь имеет классический для антициклона вид, или поднят в случае его линзообразной структуры.

Как отмечается в работе [79], основанной на численном моделировании черноморской циркуляции, в области Батумского антициклона весьма активны процессы бароклинной неустойчивости. Эти процессы могут приводить к потере им осесимметричной формы и к образованию присоединенных циклонических вихрей, т. е. к преобразованию вихря в мультипольную вихревую структуру и даже к распаду вихря на два или три более мелких антициклона [80]. Поскольку бароклиновая неустойчивость вихрей сопровождается расходом потенциальной энергии вихря, то термоклин и пикно-халоклин при этом могут приподниматься вверх, изменяя тем самым и условия существования биоты.

В качестве факторов, определяющих образование Батумского антициклона, разными авторами рассматривались антициклоническая завихренность поля ветра, превышение осадков над испарением, замедление распространяющихся по периметру моря топографических волн в данном районе и слияние нескольких вихрей (см. обзор [81], а также [82]). Согласно результатам ассимиляции альтиметрических измерений в модели циркуляции Черного моря [83], антициклонический вихрь здесь формируется в основном в марте и существует до конца октября – начала ноября. Однако, как показывает анализ изображений ИК- и видимого диапазонов спектра, различные вихри (один или несколько) наблюдаются здесь во все сезоны [84]. Батумский антициклон не является стационарным. На основании анализа спутниковых данных, включая альтиметрию, было установлено, что после образования в прибрежной юго-восточной части Черного моря он перемещается на северо-запад со скоростью 1–5 см/с, иногда достигая северо-восточной части бассейна [39]. При этом время существования вихря может достигать одного года.

Развитие водорослей внутри Батумского круговорота может проходить по разным сценариям в зависимости от стадии эволюции вихря. В приведенном примере в середине апреля – начале мая 2008 г. рост кокколитофорид начался в центре вихря (рис. 13, 11 апреля). В начале мая антициклон стал расширяться и захватывать в свое ядро большое количество шельфовых вод (рис. 13, 5 мая).



**Р и с. 13.** Эволюция развития цветения кокколитофорид в районе Батумского антициклона в апреле – августе 2008 г. по измерениям *RRS*

**F i g. 13.** Evolution of development of the coccolithophores bloom in the region of the Batumi anticyclone in April – August, 2008 based on the *RRS* measurements

В этом районе в море впадает несколько рек, которые выносят на шельф определенное количество фосфатов и нитратов [85]. Возможно, вовлечение этих пресных вод в антициклон приводит к усилению халинной стратификации и формированию тонкого ВКС с повышенным содержанием биогенных элементов, который быстро прогревается в весенний период. Отметим, что на юго-востоке бассейна в этот период ветры минимальны из-за ветровой тени Кавказских гор и температура воды на поверхности достигает наибольших

для моря значений. Можно также предположить, что в данном случае антициклонический круговорот был линзовидного типа и находился в стадии подъема вод в центре, где толщина ВКС была минимальной. Как уже отмечалось выше, это особенно важно для развития такой группы водорослей, как кокколитофорида, которые имеют конкурентное преимущество при высокой освещенности в этом слое [86].

В результате в центре антициклона возникают благоприятные условия для цветения кокколитофорид. В начале мая 2008 г. здесь наблюдалась зона максимальных значений  $RRS$  – более 0,012. В то же время в окружающих водах цветение еще не началось и значения были менее 0,005. Значительно позже, через две недели, к 21 мая  $RRS$  в центре моря достигла таких же высоких значений, как в Батумском антициклоне (0,009). В конце мая цветение кокколитофорид уже занимало центральную часть бассейна, а на континентальном склоне оно отсутствовало.

В самом антициклоне цветение начало угасать, в июне значения снизились и были намного ниже, чем за пределами круговорота. Кроме того, в конце мая – начале июня вихрь вовлекал бедные кокколитофоридами воды континентального склона в свои орбитальные движения. В результате яркость на северной периферии круговорота снизилась до фоновых значений (рис. 13, 29 мая, 6 июня). Далее уже на всей периферии антициклона образовалась зона с минимальной яркостью, которая окружала ядро вихря, где еще наблюдалось развитие кокколитофорид. Отметим, что в окружающих водах наиболее сильное цветение часто наблюдается у фронта вихря, что, возможно, связано с фронтальными процессами (см. раздел 2.1). К началу июня цветение в центре антициклона почти исчезло. В то же время в окружающих водах оно продолжало развиваться и к концу июня достигло своего максимума (рис. 13, 22 июня). В это время Батумский круговорот выглядел как овальная область с наиболее низкими значениями  $RRS$ .

Характерно, что в ядре антициклона почти постоянно присутствовала область с повышенным содержанием кокколитофорид. Вопрос о причинах такого длительного развития этих водорослей остается открытым. Возможно, это связано с линзовидностью вихря и мелким ВКС в его центре. Именно в центре вихря биогенные элементы могли наиболее активно проникать в ВКС во время ветрового перемешивания. Не исключено, что постоянное вовлечение шельфовых вод (в основном в слое термоклина) также играло роль, пополняя запас биогенных элементов и в центре вихря.

В итоге во второй половине июля, когда на остальной акватории моря цветение кокколитофорид пошло на спад, значения  $RRS$  в вихре опять стали сопоставимыми со значениями в зоне цветения к северу от него (рис. 13, 16 июля). В августе цветение кокколитофорид наблюдалось только в ядре Батумского круговорота, так же как и в апреле (рис. 13, 9 августа). Таким образом, в вышеописанном примере цветение кокколитофорид в Батумском антициклоне началось на месяц раньше, чем в окружающих водах, и закончилось также раньше на месяц, а затем снова развилось и продлилось до наиболее позднего времени.

В целом понятно, что воздействие вихрей на биоту в значительной степени зависит от времени их существования и от стадии, на которой они нахо-

дятся. Так, из теоретических представлений следует, что, например, циклонический вихрь в стадии активного развития повышает биологическую продуктивность, а на стадии затухания, наоборот, способствует ее снижению [3]. Для описания принципиального воздействия циклонических и линзовидных антициклонических вихрей на планктон была предложена концептуальная модель [46]. Она состояла из семи стадий жизни вихря, включающих периоды формирования, интенсификации вертикального потока биогенных элементов, повышения первичной продукции, экспорта органического вещества из фотической зоны, затухания и исчезновения.

Иногда динамика воздействия оказывается более сложной. Так, 12-летние спутниковые наблюдения за Хл внутри 4564 антициклонических вихрей и 3675 циклонических вихрей у Восточной Австралии на разных стадиях развития показали, что самый низкий уровень Хл наблюдался в последней стадии разрушения антициклонических вихрей [61]. В то же время Хл вблизи центра циклонических вихрей уменьшалась от первой до средней стадии, а затем увеличивалась до максимума на последней стадии. Сходная картина наблюдалась в антициклоническом вихре вблизи течения Гольфстрим [76]. В начальной стадии в центре вихря доминировали диатомовые водоросли, затем мелкие фитофлагелляты, затем снова диатомовые водоросли, но представленные другими видами.

Влияние длительности воздействия вихревой динамики на видовой состав планктонных организмов, в отличие от количественного уровня развития фитопланктона, исследовано очень слабо. Например, анализ шести разных антициклонических и циклонических вихрей в Саргассовом море показал, что структура фитопланктона зависела от возраста вихря [46]. В молодых линзовидных вихрях фитопланктон состоял из комбинации диатомовых водорослей, динофлагеллят, празиофитов и пелагофитов. В более старых циклонических вихрях преобладали цианобактерии.

Некоторые из немногочисленных работ на эту тему были выполнены в Черном море. Было показано, что короткоживущие (2–3 недели) циклонические вихри увеличивают биомассу фитопланктона, но не меняют ни видовой состав, ни доминирующие виды [17]. В то же время долгоживущие (несколько месяцев) вихри принципиально изменяют набор доминирующих видов [19]. При этом даже столь долгоживущие вихри не оказывают однозначного влияния на состав зоопланктона [18]. В южной части Атлантического океана таксономический состав фитопланктона в антициклонических вихрях отличался в зависимости от стадии их развития [87]. В молодом вихре доминировали мелкие жгутиковые водоросли (в основном, пелагофиты), в более старых антициклонах развивались цианобактерии. К западу от Австралии, наоборот, в старом антициклоническом вихре (78 дней) преобладала кокколитофориды *Emiliania huxleyi*, а в более молодом (43 дня) – цианобактерии [71]. В Бискайском заливе в центре антициклонического линзовидного вихря, существующего несколько месяцев, на глубине в массе развивалась диатомовая водоросль *Pseudo-nitzschia delicatissima*, в то время как в окружающих водах доминировали цианобактерии [62]. Пожалуй, воздействие разных стадий вихревых образований на видовую структуру планктона остается наименее понятным и малоисследованным вопросом.

### 3. Заключение

Приведенный обзор основных механизмов воздействия вихревой динамики на планктонную компоненту морских экосистем, прежде всего, показывает, что эти механизмы воздействия чрезвычайно многообразны. Более того, они не всегда очевидны, особенно в случае антициклонических вихрей и тем более, если на вихревую динамику накладывается ветровое или фронтальное воздействие. Кроме того, долгоживущие вихри способны изменять механизмы воздействия на биологические организмы по мере прохождения разных стадий своей эволюции. При этом практически все варианты воздействия в самых разных регионах Мирового океана так или иначе существенно изменяют уровень биологической продуктивности – как правило, в большую сторону по сравнению с окружающими водами.

Следует признать, что на уровне общих показателей биомассы планктона, таких как Хл, достаточно многочисленные (десятки) исследования в целом охватили все возможные физические механизмы воздействия. Однако воздействие на биоту субмезомасштабных структур, порождаемых мезомасштабными образованиями, остается почти не изученным. Еще одним слабым местом в современных знаниях о воздействии вихревой динамики является отклик видовой структуры планктонных сообществ. Как показал приведенный обзор публикаций, эта реакция хорошо выражена, но крайне разнообразна, часто противоречива и плохо поддается анализу. Почти нет исследований, посвященных анализу факторов, ответственных за развитие тех или иных видов. В частности, совершенно отсутствуют исследования роли света в формировании видовой структуры фитопланктона в вихрях. Отметим, что видовая структура является важным звеном такого процесса, как глобальный круговорот углерода на планете. Например, при доминировании динофитовых водорослей, пико- и нанофитопланктона углерод почти не экспортируется из фотической зоны. И, наоборот, развитие в вихрях диатомовых водорослей (и особенно кокколитофорид) увеличивает поток углерода на дно на порядки.

Анализ проведенных исследований в мире однозначно подтверждает значимость мезомасштабных вихревых процессов в формировании первичной продукции в морях и океанах. Особенно это относится к таким закрытым морям, как Черное море, где вихревая динамика охватывает значительную акваторию на протяжении почти всего года. Со всей очевидностью можно утверждать, что, например, математические построения, не учитывающие вихревых воздействий на биоту, обречены воспроизводить лишь крайне обобщенные модели функционирования морских экосистем, едва ли позволяющие исследовать и прогнозировать их реакцию на антропогенный стресс и климатические изменения. Однако текущий уровень знаний не позволяет полноценно провести параметризацию воздействия на планктон даже самого простого одиночного вихря. Из этого следует, что исследования воздействия вихревой динамики на биоту могут и должны стать частью мировой стратегии изучения океана в ближайшие годы, объявленные ООН Десятилетием наук об океане.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Role of eddy pumping in enhancing primary production in the ocean / P. Falkowski [et al.] // *Nature*. 1991. Vol. 352, iss. 6330. P. 55–58. <https://doi.org/10.1038/352055a0>
2. Influence of mesoscale eddies on new production in the Sargasso Sea / D. J. McGillicuddy [et al.] // *Nature*. 1998. Vol. 394, iss. 6690. P. 263–266. <https://doi.org/10.1038/28367>
3. *McGillicuddy Jr. D. J.* Mechanisms of Physical–Biological–Biogeochemical Interaction at the Oceanic Mesoscale // *Annual Review of Marine Science*. 2016. Vol. 8. P. 125–159. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010814-015606>
4. *Oguz T., Macias D., Tintore J.* Ageostrophic frontal processes controlling phytoplankton production in the Catalano-Balearic Sea (Western Mediterranean) // *PLoS One*. 2015. Vol. 10, iss. 6. e0129045. doi:10.1371/journal.pone.0129045
5. *Levy M., Klein P., Treguier A.-M.* Impact of sub-mesoscale physics on production and subduction of phytoplankton in an oligotrophic regime // *Journal of Marine Research*. 2001. Vol. 59, no. 4. P. 535–565. URL: <https://archimer.ifremer.fr/doc/00000/800/> (date of access: 05.10.2020).
6. *Mahadevan A.* The Impact of Submesoscale Physics on Primary Productivity of Plankton // *Annual Review of Marine Science*. 2016. Vol. 8. P. 161–184. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010814-015912>
7. Physical mechanisms of submesoscale eddies generation: evidences from laboratory modeling and satellite data in the Black Sea / A. Zatsepin [et al.] // *Ocean Dynamics*. 2019. Vol. 69, iss. 2. P. 253–266. <https://doi.org/10.1007/s10236-018-1239-4>
8. Diatoms in the desert: Plankton community response to a mesoscale eddy in the subtropical North Pacific / S. L. Brown [et al.] // *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. 2008. Vol. 55, iss. 10–13. P. 1321–1333. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2008.02.012>
9. *Oguz T., Deshpande A. G., Malanotte-Rizzoli P.* The role of mesoscale processes controlling biological variability in the Black Sea coastal waters: inferences from SeaWiFS-derived surface chlorophyll field // *Continental Shelf Research*. 2002. Vol. 22, iss. 10. P. 1477–1492. [https://doi.org/10.1016/S0278-4343\(02\)00018-3](https://doi.org/10.1016/S0278-4343(02)00018-3)
10. Phytoplankton variability off the Western Australian Coast: Mesoscale eddies and their role in cross-shelf exchange / T. S. Moore [et al.] // *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. 2007. Vol. 54, iss. 8–10. P. 943–960. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2007.02.006>
11. Long-term variations of the Black Sea dynamics and their impact on the marine ecosystem / A. A. Kubryakov [et al.] // *Journal of Marine Systems*. 2016. Vol. 163. P. 80–94. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2016.06.006>
12. *Lima I. D., Olson D. B., Doney S. C.* Biological response to frontal dynamics and mesoscale variability in oligotrophic environments: Biological production and community structure // *Journal of Geophysical Research: Oceans*. 2002. Vol. 107, iss. C8. 3111. <https://doi.org/10.1029/2000JC000393>
13. *Goldman J. C., McGillicuddy Jr. D. J.* Effect of large marine diatoms growing at low light on episodic new production // *Limnology and Oceanography*. Vol. 48, iss. 3. P. 1176–1182. <https://doi.org/10.4319/lo.2003.48.3.1176>
14. Variability in the spatio-temporal distribution and size–structure of phytoplankton across an upwelling area in the NW-Alboran Sea, (W-Mediterranean) / A. Reul [et al.] // *Continental Shelf Research*. 2005. Vol. 25, iss. 5–6. P. 589–608. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2004.09.016>
15. *Hanson C. E., Pattiaratchi C. B., Waite A. M.* Sporadic upwelling on a downwelling coast: Phytoplankton responses to spatially variable nutrient dynamics off the Gascoyne region of Western Australia // *Continental Shelf Research*. 2005. Vol. 25, iss. 12–13. P. 1561–1582. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2005.04.003>
16. Eddies enhance biological production in the Weddell-Scotia Confluence of the Southern Ocean / M. Kahru [et al.] // *Geophysical Research Letters*. 2007. Vol. 34, iss. 14. L14603. <https://doi.org/10.1029/2007GL030430>

17. The impact of physical processes on taxonomic composition, distribution and growth of phytoplankton in the open Black Sea / A. S. Mikaelyan [et al.] // *Journal of Marine Systems*. 2020. Vol. 208. 103368. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2020.103368>
18. Распределение мезозоопланта в связи с особенностями циркуляции в северо-восточной части Черного моря // Е. Г. Арашкевич [и др.] // *Комплексные исследования северо-восточной части Черного моря* / Отв. ред. А. Г. Зацепин, М. В. Флинт. М. : Наука, 2002. С. 257–272.
19. Влияние мезомасштабной динамики на фитопланктонные сообщества Черного моря / А. С. Микаэлян [и др.] // *Комплексные исследования северо-восточной части Черного моря* / Отв. ред. А. Г. Зацепин, М. В. Флинт. М. : Наука, 2002. С. 248–257.
20. Phytoplankton diversity and community structure affected by oceanic dispersal and mesoscale turbulence / M. Lévy [et al.] // *Limnology and Oceanography: Fluids and Environments*. 2014. Vol. 4, iss. 1. P. 67–84. <https://doi.org/10.1215/21573689-2768549>
21. Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components / C. B. Field [et al.] // *Science*. 1998. Vol. 281, iss. 5374. P. 237–240. doi:10.1126/science.281.5374.237
22. Siegel D. A., McGillicuddy Jr. D. J., Fields E. A. Mesoscale eddies, satellite altimetry, and new production in the Sargasso Sea // *Journal of Geophysical Research: Oceans*. 1999. Vol. 104, iss. C6. P. 13359–13379. <https://doi.org/10.1029/1999JC900051>
23. Латун В. С. Роль антициклонических круговоротов во внутрисезонной эволюции термохалинной структуры и геострофической циркуляции вод // *Исследование и моделирование гидрофизических процессов в Черном море* / [А. В. Алексеев и др.]; Под ред. С. П. Левикова. М. : Гидрометеиздат : Моск. отд-ние, 1989. Раздел 2.1. С. 40–49.
24. Особенности динамики вод и гидрологической структуры северо-восточной части Черного моря осенью 1993 г. / В. Г. Кривошея [и др.] // *Океанология*. 1997. Т. 37, № 3. С. 352–358.
25. Вихревые структуры и горизонтальный водообмен в Черном море / А. Г. Зацепин [и др.] // *Комплексные исследования северо-восточной части Черного моря* / Отв. ред. А. Г. Зацепин, М. В. Флинт. М. : Наука, 2002. С. 55–81.
26. Seasonal, interannual, and mesoscale variability of the Black Sea upper layer circulation derived from altimeter data / G. Korotaev [et al.] // *Journal of Geophysical Research: Oceans*. 2003. Vol. 108, iss. C4. 3122. <https://doi.org/10.1029/2002JC001508>
27. Кубряков А. А., Станичный С. В. Синоптические вихри в Черном море по данным спутниковой альтиметрии // *Океанология*. 2015. Т. 55, № 1. С. 65–77. doi:10.7868/S0030157415010104
28. Kubryakov A. A., Stanichny S. V., Volkov D. L. Quantifying the impact of basin dynamics on the regional sea level rise in the Black Sea // *Ocean Science*. 2017. Vol. 13, iss. 3. P. 443–452. <https://doi.org/10.5194/os-13-443-2017>
29. Anticyclonic eddies in the northwestern Black Sea / A. I. Ginzburg [et al.] // *Journal of Marine Systems*. 2002. Vol. 32, iss. 1–3. P. 91–106. [https://doi.org/10.1016/S0924-7963\(02\)00035-0](https://doi.org/10.1016/S0924-7963(02)00035-0)
30. Shapiro G. I., Stanichny S. V., Stanychna R. R. Anatomy of shelf–deep sea exchanges by a mesoscale eddy in the North West Black Sea as derived from remotely sensed data // *Remote Sensing of Environment*. 2010. Vol. 114, iss. 4. P. 867–875. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2009.11.020>
31. Karimova S. Spiral eddies in the Baltic, Black and Caspian seas as seen by satellite radar data // *Advances in Space Research*. 2012. Vol. 50, iss. 8. P. 1107–1124. <https://doi.org/10.1016/j.asr.2011.10.027>
32. Thermohaline structure, transport and evolution of the Black Sea eddies from hydrological and satellite data / A. A. Kubryakov [et al.] // *Progress in Oceanography*. 2018. Vol. 167. P. 44–63. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2018.07.007>
33. Biological and optical properties of mesoscale coccolithophore blooms in the Gulf of Maine / W. M. Balch [et al.] // *Limnology and Oceanography*. 1991. Vol. 36, iss. 4. P. 629–643. <https://doi.org/10.4319/lo.1991.36.4.0629>

34. *Cokacar T., Kubilay N., Oguz T.* Structure of *Emiliana huxleyi* blooms in the Black Sea surface waters as detected by SeaWiFS imagery // *Geophysical Research Letters*. 2001. Vol. 28, iss. 24. P. 4607–4610. <https://doi.org/10.1029/2001GL013770>
35. *Kubryakov A. A., Stanichny S. V.* Mean dynamic topography of the Black Sea, computed from altimetry, drifter measurements and hydrology data // *Ocean Science*. 2011. Vol. 7, iss. 6. P. 745–753. <https://doi.org/10.5194/os-7-745-2011>
36. Изменчивость гидрофизических полей Черного моря / [А. С. Блатов и др.]; Под ред. Б. А. Нелепо. Л. : Гидрометеиздат, 1984. 240 с.
37. Циркуляция вод и характеристики разномасштабных течений в верхнем слое Черного моря по дрейтерным данным / В. М. Журбас [и др.] // *Океанология*. 2004. Т. 44, № 1. С. 34–48.
38. Observations of Black Sea mesoscale eddies and associated horizontal mixing / A. G. Zatsepin [et al.] // *Journal of Geophysical Research: Oceans*. 2003. Vol. 108, iss. C8. 3246. <https://doi.org/10.1029/2002JC001390>
39. *Kubryakov A. A., Stanichny S. V.* Seasonal and interannual variability of the Black Sea eddies and its dependence on characteristics of the large-scale circulation // *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*. 2015. Vol. 97. P. 80–91. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2014.12.002>
40. *Stanev E. V.* On the mechanisms of the Black Sea circulation // *Earth–Science Reviews*. 1990. Vol. 28, iss. 4. P. 285–319. [https://doi.org/10.1016/0012-8252\(90\)90052-W](https://doi.org/10.1016/0012-8252(90)90052-W)
41. Circulation in the surface and intermediate layers of the Black Sea / T. Oguz [et al.] // *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*. 1993. Vol. 40, iss. 8. P. 1597–1612. [https://doi.org/10.1016/0967-0637\(93\)90018-X](https://doi.org/10.1016/0967-0637(93)90018-X)
42. Mesoscale circulation and thermohaline structure of the Black Sea observed during Hydro-Black '91 / T. Oguz [et al.] // *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*. 1994. Vol. 41, iss. 4. P. 603–628. [https://doi.org/10.1016/0967-0637\(94\)90045-0](https://doi.org/10.1016/0967-0637(94)90045-0)
43. *Korotaev G., Oguz T., Riser S.* Intermediate and deep currents of the Black Sea obtained from autonomous profiling floats // *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. 2006. Vol. 53, iss. 17–19. P. 1901–1910. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2006.04.017>
44. *Филошкин Б. Н., Лебедев К. В., Кожелупова Н. Г.* Обнаружение промежуточных средиземноморских вод в Атлантическом океане по наблюдениям поплавков Арго // *Океанология*. 2017. Т. 57, № 6. С. 847–857.
45. *Worthington L. V.* Genesis and evolution of water masses // *Causes of Climatic Change / J. M. Mitchell (ed.)*. Boston, MA : American Meteorological Society, 1968. P. 63–67. (Meteorological Monographs; Vol. 8).
46. *Sweeney E. N., McGillicuddy Jr. D. J., Buesseler K. O.* Biogeochemical impacts due to mesoscale eddy activity in the Sargasso Sea as measured at the Bermuda Atlantic Time-series Study (BATS) // *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. 2003. Vol. 50, iss. 22–26. P. 3017–3039. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2003.07.008>
47. Effect of bottom slope and wind on the near-shore current in a rotating stratified fluid: Laboratory modeling for the Black Sea / A. G. Zatsepin [et al.] // *Oceanology*. 2005. Vol. 45, suppl. 1. P. S13-S26.
48. *Гинзбург А. И.* Процессы горизонтального обмена в приповерхностном слое Черного моря // *Исследование Земли из космоса*. 1994. № 2. С. 75–83.
49. Отделение прибрежных антициклонических вихрей от Кавказского берега и их трансформации в вихри открытого моря / А. И. Гинзбург [и др.] // *Комплексные исследования северо-восточной части Черного моря / Отв. ред. А. Г. Зацепин, М. В. Флинт*. М. : Наука, 2002. С. 82–91.
50. Бассейновая циркуляция и мезомасштабная динамика Черного моря под ветровым воздействием / А. Г. Зацепин [и др.] // *Современные проблемы динамики океана и атмосферы : сборник статей, посвященный 100-летию со дня рождения проф. П. С. Линейкина / Под ред. А. В. Фролова, Ю. Д. Реснянского*. М. : Триада, 2010. С. 347–368.

51. Eddy effects on surface chlorophyll in the northern South China Sea: mechanism investigation and temporal variability analysis / Q. He [et al.] // *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*. 2016. Vol. 112. P. 25–36. <http://dx.doi.org/10.1016/j.dsr.2016.03.004>
52. Effects of cold eddy on phytoplankton production and assemblages in Luzon strait bordering the South China Sea / Y.-L. L. Chen [et al.] // *Journal of Oceanography*. 2007. Vol. 63, iss. 4. P. 671–683. <https://doi.org/10.1007/s10872-007-0059-9>
53. *Allen C. B., Kanda J., Laws E. A.* New production and photosynthetic rates within and outside a cyclonic mesoscale eddy in the North Pacific subtropical gyre // *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*. 1996. Vol. 43, iss. 6. P. 917–936. [https://doi.org/10.1016/0967-0637\(96\)00022-2](https://doi.org/10.1016/0967-0637(96)00022-2)
54. Impact of a cyclonic eddy on phytoplankton community structure and photosynthetic competency in the subtropical North Pacific Ocean / R. D. Vaillancourt [et al.] // *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*. 2003. Vol. 50, iss. 7. P. 829–847. [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(03\)00059-1](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(03)00059-1)
55. Eddy/wind interactions stimulate extraordinary mid-ocean plankton blooms / D. J. McGillicuddy Jr. [et al.] // *Science*. 2007. Vol. 316, iss. 5827. P. 1021–1026. [doi:10.1126/science.1136256](https://doi.org/10.1126/science.1136256)
56. Mesoscale Eddies Drive Increased Silica Export in the Subtropical Pacific Ocean / C. R. Benitez-Nelson [et al.] // *Science*. 2007. Vol. 316, iss. 5827. P. 1017–1021. [doi:10.1126/science.1136221](https://doi.org/10.1126/science.1136221)
57. Eddy-induced oscillations of the pycnocline affect the floristic composition and depth distribution of phytoplankton in the subtropical Pacific / M. Olaizola [et al.] // *Marine Biology*. 1993. Vol. 116, iss. 4. P. 533–542. <https://doi.org/10.1007/BF00355471>
58. *Bibby T. S., Moore C. M.* Silicate: nitrate ratios of upwelled waters control the phytoplankton community sustained by mesoscale eddies in sub-tropical North Atlantic and Pacific // *Biogeosciences*. 2011. Vol. 8, iss. 3. P. 657–666. <https://doi.org/10.5194/bg-8-657-2011>
59. *Sur H. I., Ilyin Yu. P.* Evolution of satellite derived mesoscale thermal patterns in the Black Sea // *Progress in Oceanography*. 1997. Vol. 39, iss. 2. P. 109–151. [https://doi.org/10.1016/S0079-6611\(97\)00009-8](https://doi.org/10.1016/S0079-6611(97)00009-8)
60. *Kubryakov A. A., Zatsepin A. G., Stanichny S. V.* Anomalous summer-autumn phytoplankton bloom in 2015 in the Black Sea caused by several strong wind events // *Journal of Marine Systems*. 2019. Vol. 194. P. 11–24. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2019.02.004>
61. Influence on phytoplankton of different developmental stages of mesoscale eddies off eastern Australia / F. Liu [et al.] // *Journal of Sea Research*. 2018. Vol. 137. P. 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2018.03.004>
62. Phytoplankton and pigment distributions in an anticyclonic slope water oceanic eddy (SWODDY) in the southern Bay of Biscay / F. Rodríguez [et al.] // *Marine Biology*. 2003. Vol. 143, iss. 5. P. 995–1011. <https://doi.org/10.1007/s00227-003-1129-1>
63. *Jeffrey S. W., Hallegraeff G. M.* Studies of phytoplankton species and photosynthetic pigments in a warm core eddy of the East Australian Current. I. Summer populations // *Marine Ecology Progress Series*. 1980. Vol. 3, no. 4. P. 285–294. [doi:10.3354/meps003285](https://doi.org/10.3354/meps003285)
64. On the nature of short-period oscillations of the main Black Sea pycnocline, submesoscale eddies, and response of the marine environment to the catastrophic shower of 2012 / A. G. Zatsepin [et al.] // *Izvestiya, Atmospheric and Oceanic Physics*. 2013. Vol. 49, iss. 6. P. 659–673. <https://doi.org/10.1134/S0001433813060145>
65. Multi-sensor satellite and in situ measurements of a warm core ocean eddy south of the Brazil–Malvinas Confluence region / R. B. de Souza [et al.] // *Remote Sensing of Environment*. 2006. Vol. 100, iss. 1. P. 52–66. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2005.09.018>
66. Mesoscale eddies: hotspots of prokaryotic activity and differential community structure in the ocean / F. Baltar [et al.] // *The ISME Journal*. 2010. Vol. 4, iss. 8. P. 975–988. <https://doi.org/10.1038/ismej.2010.33>

67. *Paterson H. L., Knott B., Waite A. M.* Microzooplankton community structure and grazing on phytoplankton, in an eddy pair in the Indian Ocean off Western Australia // *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. 2007. Vol. 54, iss. 8–10. P. 1076–1093. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2006.12.011>
68. Stirring of the northeast Atlantic spring bloom: A Lagrangian analysis based on multisatellite data / Y. Lehahn [et al.] // *Journal of Geophysical Research: Oceans*. 2007. Vol. 112, iss. C8. C08005. <https://doi.org/10.1029/2006JC003927>
69. Variability of the Cyprus warm core Eddy during the CYCLOPS project / G. Zodiatis [et al.] // *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. 2005. Vol. 52, iss. 22–23. P. 2897–2910. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2005.08.020>
70. *Srokosz M. A., Martin A. P., Fasham M. J. R.* On the role of biological dynamics in plankton patchiness at the mesoscale: An example from the eastern North Atlantic Ocean // *Journal of Marine Research*. 2003. Vol. 61, no. 4. P. 517–537. <https://doi.org/10.1357/002224003322384915>
71. Phytoplankton community at warm eddies in the northern South China Sea in winter 2003/2004 / B. Huang [et al.] // *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. 2010. Vol. 57, iss. 19–20. P. 1792–1798. <http://dx.doi.org/10.1016/j.dsr2.2010.04.005>
72. *Batten S. D., Crawford W. R.* The influence of coastal origin eddies on oceanic plankton distributions in the eastern Gulf of Alaska // *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. 2005. Vol. 52, iss. 7–8. P. 991–1009. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2005.02.009>
73. *Mackas D. L., Galbraith M. D.* Zooplankton distribution and dynamics in a North Pacific eddy of coastal origin: I. Transport and loss of continental margin species // *Journal of Oceanography*. 2002. Vol. 58, iss. 5. P. 725–738. <https://doi.org/10.1023/A:1022802625242>
74. Изменчивость толщины перемешанного слоя в Черном море и ее связь с динамикой вод и атмосферным воздействием / А. А. Кубряков [и др.] // *Морской гидрофизический журнал*. 2019. Т. 35, № 5. С. 449–468. [doi:10.22449/0233-7584-2019-5-449-468](https://doi.org/10.22449/0233-7584-2019-5-449-468)
75. *Sverdrup H. U.* On conditions for the vernal blooming of phytoplankton // *ICES Journal of Marine Science*. 1953. Vol. 18, iss. 3. P. 287–295. <https://doi.org/10.1093/icesjms/18.3.287>
76. *Gould Jr. R. W., Fryxell G. A.* Phytoplankton species composition and abundance in a Gulf Stream warm core ring. I. Changes over a five month period // *Journal of Marine Research*. 1988. Vol. 46, no. 2. P. 367–398. <https://doi.org/10.1357/002224088785113649>
77. *Martin A. P., Richards K. J.* Mechanisms for vertical nutrient transport within a North Atlantic mesoscale eddy // *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. 2001. Vol. 48, iss. 4–5. P. 757–773. [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(00\)00096-5](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(00)00096-5)
78. Satellite observations of chlorophyll, phytoplankton biomass, and Ekman pumping in nonlinear mesoscale eddies / P. Gaube [et al.] // *Journal of Geophysical Research: Oceans*. 2013. Vol. 118, iss. 12. P. 6349–6370. <http://dx.doi.org/10.1002/2013jc009027>
79. *Demyshev S. G., Dymova O. A.* Numerical analysis of the Black Sea currents and mesoscale eddies in 2006 and 2011 // *Ocean Dynamics*. 2018. Vol. 68, iss. 10. P. 1335–1352. <https://doi.org/10.1007/s10236-018-1200-6>
80. *Kostianoy A. G., Zatsepin A. G.* Laboratory experiments with baroclinic vortices in a rotating fluid // *Mesoscale/Synoptic Coherent structures in Geophysical Turbulence* / Edited by J. C. J. Nihoul, B. M. Jamart. Amsterdam : Elsevier, 1989. P. 691–700. (Elsevier oceanography series ; Vol. 50). [https://doi.org/10.1016/S0422-9894\(08\)70215-0](https://doi.org/10.1016/S0422-9894(08)70215-0)
81. Комплексный спутниковый мониторинг морей России / О. Ю. Лаврова [и др.]. М. : ИКИ РАН, 2011. 480 с. URL: <http://www.iki.rssi.ru/books/2011monitoring.pdf> (дата обращения: 01.10.2020).
82. *Mityagina M. I., Lavrova O. Y., Karimova S. S.* Multi-sensor survey of seasonal variability in coastal eddy and internal wave signatures in the north-eastern Black Sea // *International Journal of Remote Sensing*. 2010. Vol. 31, iss. 17–18. P. 4779–4790. <https://doi.org/10.1080/01431161.2010.485151>
83. Динамика антициклонов в Черном море по данным спутниковых альтиметрических измерений / Г. К. Коротаев [и др.] // *Исследование Земли из Космоса*. 2002. № 6. С. 60–69.

84. Кубряков А. А., Станичный С. В. Динамика Батумского антициклона по спутниковым данным // Морской гидрофизический журнал. 2015. № 2. С. 67–78. doi:10.22449/0233-7584-2015-2-67-78
85. Гидрофизические и гидрохимические характеристики морских акваторий у устьев малых рек российского побережья Черного моря / П. О. Завьялов [и др.] // Океанология. 2014. Т. 54, № 3. С. 293–308. doi:10.7868/S0030157414030150
86. *Paasche E.* A review of the coccolithophorid *Emiliana huxleyi* (Prymnesiophyceae), with particular reference to growth, coccolith formation, and calcification-photosynthesis interactions // *Phycologia*. 2001. Vol. 40, iss. 6. P. 503–529. <https://doi.org/10.2216/i0031-8884-40-6-503.1>
87. The impact of mesoscale eddies on the phytoplankton community in the South Atlantic Ocean: HPLC-CHEMTAX approach / A. D. C. D. O. Carvalho [et al.] // *Marine Environmental Research*. 2019. Vol. 144. P. 154–165. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2018.12.003>

*Об авторах:*

**Микаэлян Александр Сергеевич**, ведущий научный сотрудник, ФГБУН ИО им. П. П. Ширшова РАН (117997, Россия, Москва, Нахимовский пр., д. 5), доктор биологических наук

**Зацепин Андрей Георгиевич**, руководитель лаборатории, ФГБУН ИО им. П. П. Ширшова РАН (117997, Россия, Москва, Нахимовский пр., д. 5), доктор физико-математических наук, **ORCID ID: 0000-0002-5527-5234**, [zatsepina@ocean.ru](mailto:zatsepina@ocean.ru)

**Кубряков Арсений Александрович**, старший научный сотрудник, отдел дистанционных методов исследования, ФГБУН ФИЦ МГИ (299011, Россия, Севастополь, ул. Капитанская, д. 2), кандидат физико-математических наук, **ORCID ID: 0000-0003-3561-5913**, [arskubr@mhiras.ru](mailto:arskubr@mhiras.ru)