

Научная статья

УДК 541.465
EDN: FAYZPG

Моделирование динамики фитопланктона Черного моря на основе расчетов трехмерной численной физико-биохимической модели *NEMO-BFM*

П. Н. Лишаев , Е. А. Кубрякова, А. А. Кубряков

Морской гидрофизический институт РАН, Севастополь, Россия
 pavellish@mail.ru

Поступила в редакцию 28.09.2023; одобрена после рецензирования 06.06.2025;
принята к публикации 10.11.2025.

Аннотация

Цель. Исследовать сезонную, межгодовую, пространственную изменчивость основных биогенных элементов, концентрации хлорофилла *a* и доминантных для Черного моря видов фитопланктона (крупные и мелкие диатомовые водоросли, кокколитофориды) на основе численного моделирования – цель настоящей работы.

Методы и результаты. Численные расчеты проводились при помощи совместной адаптированной к бассейну Черного моря трехмерной модели *NEMO-BFM* за период 2008–2014 гг. Результаты моделирования позволили воспроизвести осеннее и весеннее «цветение» мелких диатомовых водорослей, а также описать особенности пространственной изменчивости фитопланктона в Черном море, в частности доминирование крупных диатомовых на шельфе бассейна. Добавленные в модель параметризации процессов осмотрофии кокколитофорид и фотодеградациии растворенного органического вещества позволили качественно воспроизвести сезонную изменчивость кокколитофорид, характерную для центральной части Черного моря: развитие «цветения» с конца апреля по июль в верхнем 20-метровом слое. «Цветение» по данным модели начинается немного раньше по сравнению с данными контактных наблюдений. Полученная пространственная изменчивость распределения концентрации кокколитофорид на поверхности моря качественно согласуется с данными спутникового зондирования. Летнее «цветение» наиболее интенсивно в центральной части Черного моря, где поступление фосфатов из нутриклина в верхний слой наиболее активно. Затем кокколитофориды с максимальными значениями концентрации смещаются в район континентального склона. В модели удалось воспроизвести зимнее «цветение» кокколитофорид, более слабое по сравнению с летним. Данные особенности изменчивости кокколитофорид согласуются с результатами измерений буями Био-Арго.

Выводы. Разработанная совместная модель *NEMO-BFM* является инструментом, который дает возможность воспроизводить пространственную изменчивость химических и биологических веществ в Черном море и исследовать их связь с воздействием различных физических процессов – ветрового и конвективного перемешивания, крупномасштабной и синоптической динамики вод, распространения речных пломов.

Ключевые слова: Черное море, численное моделирование, кокколитофориды, диатомовые водоросли, зоопланктон, субкислородная зона, окислительно-восстановительные реакции, буи Био-Арго, хлорофилл *a*, *NEMO*, *BFM*

Благодарности: настройка трехмерной биогеохимической модели *BFM* для Черного моря и валидация полученных модельных результатов выполнены в рамках темы государственного задания ФГБУН ФИЦ МГИ FNNN-2024-0012 «Анализ, диагноз и оперативный прогноз состояния гидрофизических и гидрохимических полей морских акваторий на основе математического моделирования с использованием данных дистанционных и контактных методов измерений», исследование влияния вихревой динамики на пространственную и временную изменчивость фитопланктона выполнено в рамках гранта № 23-17-00056. Благодарим за ценные советы А. С. Микаэляна, В. А. Силкина, А. Г. Зацепина, Е. Г. Арашкевич.

Для цитирования: *Лышаев П. Н., Кубрякова Е. А., Кубряков А. А.* Моделирование динамики фитопланктона Черного моря на основе расчетов трехмерной численной физико-биохимической модели *NEMO-BFM* // Морской гидрофизический журнал. 2026. Т. 42, № 1. С. 115–143. EDN FAYZPG.

Original article

Modeling the Phytoplankton Dynamics in the Black Sea Based on Calculations of the Three-Dimensional Numerical Physical-Biochemical Model *NEMO-BFM*

P. N. Lishaev , E. A. Kubryakova, A. A. Kubryakov

Marine Hydrophysical Institute, Russian Academy of Sciences, Sevastopol, Russia
 pavellish@mail.ru

Abstract

Purpose. The purpose of the work is to study the seasonal, interannual, and spatial variability of key nutrients, chlorophyll *a* concentration, and phytoplankton species (large and small diatoms, coccolithophores) dominant in the Black Sea based on numerical modeling.

Methods and Results. Numerical calculations for the period 2008–2014 were performed using the *NEMO-BFM* three-dimensional model adapted to the Black Sea basin. The modeling results made it possible to reproduce the autumn and spring “blooms” of small diatoms, as well as to describe the features of spatial variability of phytoplankton in the Black Sea, particularly the dominance of large diatoms on the basin shelf. Having been added to the model, the parameterizations of coccolithophore osmotrophy and dissolved organic matter photodegradation processes permitted to reproduce qualitatively the coccolithophore seasonal variability characteristic of the central Black Sea, namely summer “bloom” in the upper 20-meter layer from late April to July. The model-derived “bloom” begins somewhat earlier than that obtained from *in situ* observations. The resulting spatial variability in the distribution of coccolithophore concentration at the sea surface qualitatively agrees with the satellite sensing data. Summer “bloom” is most intense in the central Black Sea where the phosphate influx from the nutricline to the upper layer is most active. Then the coccolithophore concentration increases towards the continental slope reaching its highest values there. Moreover, the model has reproduced the winter coccolithophore “bloom” which is weaker as compared to the summer one. The above patterns of coccolithophore variability are consistent with Bio-Argo floats the measurements.

Conclusions. The developed *NEMO-BFM* model is a tool that makes it possible to reproduce the spatial variability of chemical and biological substances in the Black Sea and to study their relations with the impact of various physical processes: wind and convective mixing, large-scale and synoptic water dynamics, and propagation of river plumes.

Keywords: Black Sea, numerical modeling, coccolithophores, diatoms, zooplankton, suboxic zone, oxidation-reduction reactions, Bio-Argo floats, chlorophyll *a*, *NEMO*, *BFM*

Acknowledgments: Setting up a three-dimensional bio-geochemical *BFM* model for the Black Sea basin, as well as validation of the obtained model results were carried out within the framework of theme of state assignment of FSBSI FRC MHI FNNN-2024-0012 “Analysis, diagnosis and operational forecast of the state of hydrophysical and hydrochemical fields of seawater areas based on mathematical

modeling using the data of remote and contact measurement methods”; impact of eddy dynamics on the phytoplankton spatial and temporal variability was studied under the RSF grant No. 23-17-00056. The authors are grateful to A. S. Mikaelyan, V. A. Silkin, A. G. Zatsepin, and E. G. Arashkevich for their valuable advice.

For citation: Lishaev, P.N., Kubryakova, E.A. and Kubryakov, A.A., 2026. Modeling the Phytoplankton Dynamics in the Black Sea Based on Calculations of the Three-Dimensional Numerical Physical-Biochemical Model *NEMO-BFM*. *Physical Oceanography*, 33(1), pp. 127-155.

Введение

Динамика биологических характеристик морских экосистем зависит от множества различных факторов, которые включают: биологические взаимодействия; многообразие физических процессов, влияющих на горизонтальный и вертикальный перенос биогенных элементов; изменчивость условий освещенности; процессы реминерализации органического вещества. Несмотря на более чем 100-летнюю историю биологических исследований в Черном море ¹ [1], данные о пространственно-временной изменчивости даже первого звена трофических сетей – фитопланктона – крайне ограничены.

Контактные биолого-химические измерения нерегулярны по времени и пространству, часто имеют грубое разрешение по вертикали и крайне редки в зимний период. В последние годы в ряде работ была детально описана сезонная изменчивость характеристик экосистем, в частности таксономического состава фитопланктона [2–4]. В указанных работах выделены доминирующие группы фитопланктона Черного моря, предложен ряд гипотез о причинах сезонной сукцессии этих групп. В то же время ряд авторов указывает на значительную короткопериодную изменчивость биологических процессов, связанную с влиянием интенсивного ветрового воздействия, синоптических вихрей и т. д. [5–7]. Оптические измерения демонстрируют наличие резких вертикальных изменений характеристик фитопланктона, которые сложно описать при помощи редких контактных измерений [5, 8].

Новую информацию о вертикальном распределении ряда биооптических характеристик дали измерения буев Био-Арго, которые позволили получить регулярные сведения о многолетней изменчивости вертикальной эволюции «цветения» кокколитофорид [5], условий освещенности, концентрации хлорофилла *a* [9] и кислорода [10, 11]. Следует отметить, что данные о концентрации хлорофилла *a* дают только косвенную информацию о биомассе фитопланктона, без возможности определять его таксономический состав. В условиях резкой изменчивости фитопланктона, которая хорошо видна на поверхности по спутниковым снимкам [12–14], ни контактные измерения, ни данные буев не позволяют описать пространственное распределение биологических характеристик.

Все эти факторы приводят к необходимости развития новых инструментов исследования – физико-биохимических моделей. Работы по моделированию динамики экосистемы Черного моря начались с 1980-х гг. прошлого века ^{2, 3}

¹ Сорокин Ю. И. Черное море: Природа, ресурсы. Москва : Наука, 1982. 217 с.

² Беляев В. И. Моделирование морских систем. Киев : Наукова думка, 1987. 201 с.

³ Виноградов М. Е. Динамические модели пелагических экосистем // Модели океанских процессов. Москва : Наука, 1989. С. 252–259.

[15–17]. В [18–21] на основе одномерной модели была описана сезонная изменчивость планктонных видов. В [20–25] на основе одномерных моделей получены оценки изменчивости средней вертикальной структуры ряда биологических характеристик, например «цветения» диатомовых, динофлагеллят. Изменчивость «цветения» кокколитофорид, которые играют существенную роль в экосистеме бассейна, была проанализирована по данным моделирования только в одной работе [26].

Трехмерные модели использовались для описания экосистемы Черного моря в ограниченном числе работ [23, 27, 28]. В [27] исследовалось влияние условий потепления в 1971–2001 гг. на интенсивность весеннего «цветения» фитопланктона. В [23] в рамках трехмерной модели рассматривались процессы обмена между водами шельфа, континентального склона и центральной части Черного моря и оценивался баланс азота на шельфе и в районе континентального склона. В [28] исследовались изменения в экосистеме Черного моря в результате эвтрофикации и особое внимание было сфокусировано на изучении биогеохимических процессов в анаэробной зоне.

Функционирование экосистемы, смоделированной в большинстве этих работ, базировалось на одном элементе – азоте, лимитирующем рост фитопланктона. Вместе с тем фосфаты могут играть крайне важную роль при «цветении» фитопланктона [4, 29]. Они могут являться важнейшим лимитирующим элементом в центральной части моря, где соотношение Редфилда значительно меньше 16 [30]. Это связано с интенсивными окислительно-восстановительными процессами в субкислородной зоне, описание которых является определенным вызовом для моделирования. Процессы денитрификации в этой зоне могут оказывать существенное влияние на динамику азотных соединений. Моделирование субкислородной и сероводородной зон в Черном море, начатое в работах ⁴ [15, 16, 21, 28, 31–33], имеет большую историю. Согласно последним результатам, существенное влияние на процессы окисления в субкислородной зоне оказывают соединения Mn и Fe, которые вызывают уменьшение потока нитратов [21, 28, 31–33].

В настоящей работе впервые для описания многолетней изменчивости экосистемы Черного моря используется адаптированная трехмерная модель *NEMO-BFM*, которая учитывает циклы азота, фосфора и углерода. Модель *BFM* ранее успешно применялась для моделирования изменчивости экосистем таких акваторий, как Белое, Балтийское, Средиземное моря [34–37]. В модель были включены реакции, позволяющие воспроизвести «цветение» кокколитофорид (реакции перехода растворенного органического вещества (РОВ) под действием солнечной радиации в лабильное состояние, а также способность кокколитофорид к его поглощению) и окислительно-восстановительные реакции в субкислородной зоне. Для описания эволюции физических полей была применена модель *NEMO*, которая широко используется в последнее время для исследования физики Черного моря на различных пространственных масштабах [38, 39].

⁴ *Совга Е. Е.* Особенности механизмов функционирования черноморских экосистем шельфа и пелагиали : дис. ... д-ра геогр. наук. Севастополь, 2002. 308 с.

Цель работы – исследовать на различных временных и пространственных масштабах изменчивость основных биогенных элементов, концентрации хлорофилла *a* и доминантных для Черного моря видов фитопланктона на основе данных численного моделирования.

Материалы и методы

Гидродинамический блок

Для восстановления гидродинамики вод Черного моря была использована модель *NEMO* [40, 41]. Шаг на регулярной сетке составляет $1/10^\circ$ в меридиональном и зональном направлениях. По вертикали задавали 65 горизонтов с неравномерным шагом. Для описания тонкой химической структуры в верхнем 200-метровом слое шаг между вертикальными горизонтами задавался специальной функцией и менялся следующим образом: 1,25, 3,75, 6,25, ..., 80, 83, ..., 95, 99, 103, 107, 112, 117, 123, 130, 138, 147, 158, 171, 186, 205 м. Поля атмосферного воздействия взяты из реанализа *ERA5* [42] за 2008–2014 гг.

Параметризация основных биологических процессов

Модель *BFM* [43] включает в себя три группы живых организмов (фитопланктон, зоопланктон и бактериопланктон), каждая из которых описывается набором дифференциальных уравнений, их количество зависит от набора элементов (C, N, P, Si, Fe и *Chl*), участвующих в процессах жизнедеятельности групп. Каждая группа живых и неживых составляющих модели может содержать выбранный пользователем набор переменных – уже включенных в начальную версию модели, а также совершенно новый набор.

Уравнения *BFM* подробно описаны в работе [43], каждая переменная математически представлена в виде многомерного массива, содержащего концентрации, выраженные через эталонные химические элементы (углерод, азот, фосфор и т. д.). В адаптированной версии модели разрешаются уравнения для трех различных групп фитопланктона (мелкие и крупные диатомовые водоросли, кокколитофориды), трех групп зоопланктона (микро- и мезозоопланктон, который в свою очередь разделяется на всеядный и хищный типы), бактериопланктона, а также неорганических переменных (фосфаты, нитраты, аммоний, силикаты, кислород, диоксид углерода, сероводород и др.). Группы фитопланктона были выбраны согласно результатам детальных фитопланктонных исследований, изложенным в [2–4]. Отметим, что в текущей версии модели не учтены динофитовые. Функционирование экосистемы в рамках предложенной модели лимитируется содержанием азота и фосфора. В качестве начальных условий для биологического блока принимаются равные малые концентрации ($0,005$ ммоль/м³) всех компонентов до глубины 50 м, ниже этой глубины значения нулевые.

Взаимосвязь между физическими и биогеохимическими параметрами реализуется в явном виде через адвективные слагаемые поля скоростей течений, а также диффузионные слагаемые. Кроме этого, присутствует связь скорости биологических реакций, освещенности морской поверхности и температуры окружающей среды. Температурный режим регулирует несколько физиологических процессов, и в модели эта зависимость представлена в виде коэффициента следующего вида:

$$f^T = Q_{10}^{\frac{T-10}{10}},$$

где $Q_{10} = 2,5$ – коэффициент, зависящий от вида функциональной группы.

Фотосинтетически активная радиация (ФАР), проникающая в глубины морской среды, параметризуется в модели в соответствии с формулировкой Ламберта – Бера. Поток коротковолновой радиации берется из полей атмосферного воздействия (ERA5). При распространении света в воде происходит его поглощение присутствующим взвешенным веществом, фоновым поглощением воды и биологическими частицами. В модель была добавлена параметризация ослабления света растворенным органическим веществом, которая в исходной версии отсутствовала:

$$I = \varepsilon_{PAR} Q_S \exp^{\lambda_w z + \int_z^0 \lambda_{bio}(z') dz'}, \quad (1)$$

где ε_{PAR} – доступная часть солнечной радиации для фотосинтеза; Q_S – коротковолновая радиация (берется из атмосферного форсинга (ERA5) гидродинамической модели); λ_w – фоновый коэффициент поглощения водой; λ_{bio} – коэффициент поглощения света, включающий биологические компоненты (концентрацию хлорофилла a в каждом виде фитопланктона, детрит, РОВ); z – глубина.

На основе литературных данных [44] и измерений буев Био-Арго [9] были подобраны фоновый коэффициент ослабления ФАР водами Черного моря (0,08 1/м), коэффициент ослабления света растворенным органическим веществом (0,05 1/м), коэффициент поглощения света хлорофиллом a (0,1 1/м).

Биологические реакции в экологическом моделировании обычно записываются в виде дифференциального уравнения, в правой части которого представлены основные биогеохимические процессы. Например, для фитопланктона уравнение в общем виде будет выглядеть следующим образом:

$$\frac{dP}{dt} = Uptake - Exudation - Lysis - Respiration - Grazing, \quad (2)$$

где $\frac{dP}{dt}$ – изменение концентрации фитопланктона во времени.

Каждая группа фитопланктона описывается одинаковыми примитивными уравнениями, которые отличаются значениями физиологических параметров. В модели фитопланктон описывается через шесть элементов (C, N, P, Si, Fe, Chl) и для каждого из них существует дифференциальное уравнение.

Фотосинтез контролируется уравнением, включающим в себя зависимость от проникающего солнечного света, температуры воды и константы, определяющей максимальную продуктивность фитопланктона при 10 °C:

$$P = p_sum \cdot \exp\left(\log(p_q10) \cdot \frac{T-10}{10}\right) \cdot \left(1 - \exp\left[-\alpha^B I / P_S^B\right]\right) \cdot \exp\left[-\beta I / P_S^B\right], \quad (3)$$

где p_sum – максимальная скорость фотосинтеза; p_q10 – продуктивность фитопланктона при 10 °C; α^B – коэффициент, отвечающий за начальный наклон кривой P-E; β – коэффициент, отвечающий за фотоингибирование; T – температура воды; I – световой поток.

Отметим, что в модель был добавлен член, отвечающий за фотоингибирование процесса фотосинтеза [45], который в исходной версии отсутствовал. Константы, входящие в параметризацию фотосинтеза, приведены в табл. 1, значения параметров взяты из анализа серий экспериментальных расчетов, в которых использовались диапазоны значений из литературных источников [3, 43, 46–51].

Т а б л и ц а 1
T a b l e 1

Коэффициенты для уравнения состояния различных групп фитопланктона
(P_1 – мелкие диатомовые, P_2 – кокколитофориды, P_3 – крупные диатомовые)
Coefficients for the equation of state of various groups of phytoplankton
(P_1 – small diatoms, P_2 – coccolithophores, P_3 – large diatoms)

Параметр / Parameter	P_1	P_2	P_3
Коэффициент Q_{10} (p_q10) / Coefficient $Q_{10}(p_q10)$	2,0	2,0	3,0
Максимальная скорость фотосинтеза (p_sum), 1/сут / Maximum rate of photosynthesis (p_sum), 1/day	2,0	2,0	1,0
Скорость дыхания при 10 °C (p_srs), 1/сут / Respiratory rate at 10 °C (p_srs), 1/day	0,01	0,15	0,01
Максимальная скорость лизиса при экстремальных концентрациях питательных веществ (p_sdmo), 1/сут / Maximum lysis rate at extreme nutrient concentrations (p_sdmo), 1/day	0,05	0,35	0,01
Выделяемая фракция первичной продукции (p_pu_ea) / Isolated fraction of primary production (p_pu_ea)	0,2	0,4	0,05
Активное дыхание (p_pu_ra) / Active respiration (p_pu_ra)	0,1	0,25	0,1
Коэффициент поглощения фитопланктоном лабильного РОВ ($p_suhpR2c$) / Absorption coefficient of labile DOM by phytoplankton ($p_suhpR2c$)	0	1,1	0,6
Пропускная способность клетки для N (p_qun), м ³ /мгС/сут / Cell throughput for N (p_qun), m ³ /mgC/day	0,25	0,025	0,025
Пропускная способность клетки для P (p_qup), м ³ /мгС/сут / Cell throughput for P (p_qup), m ³ /mgC/day	0,025	0,25	0,025
Коэффициент увеличения жирового запаса (p_xqp) / Coefficient of increase in fat reserves (p_xqp)	2,0	2,0	10,0
α^B (начальный наклон кривой P-E) (p_alpha_chl), мгС м ² /мгХл Вт / α^B (initial slope of curve P-E) (p_alpha_chl), mgC m ² /mgChl W	0,15	0,12	0,1
β (параметр, характеризующий фотоингибирование) (p_beta_chl), мгС м ² /(мгХл ч Вт) / β (parameter characterizing photoinhibition) (p_beta_chl), mgC m ² /(mgChl h W)	0,015	0	0,007
Отношение содержания хлорофилла a и углерода в клетке [43] (p_qlcPPy), мгХл/мгС / Ratio of chlorophyll a and carbon contents in a cell [43] (p_qlcPPy), mgChl/mgC	0,025	0,02	0,007

Концентрация хлорофилла a (Chl) в модели рассчитывается следующим образом:

$$Chl = p_qlcPPy(i) \cdot P_c(i),$$

где $p_qlcPPy(i)$ – отношение содержания хлорофилла a и C в клетке [мгХл/мгС] для каждого i -го типа фитопланктона из работы [43]; $P_c(i)$ – концентрация фитопланктона в единицах углерода.

Основное конкурентное преимущество мелких диатомовых водорослей в модели заключается в их большой скорости потребления биогенных элементов и скорости роста. Для крупных диатомовых основной особенностью является их малая скорость смертности, связанная со способностью накапливать жиры, и малое потребление зоопланктоном. В результате этот тип фитопланктона менее восприимчив к изменению характеристик среды – освещенности и количеству биогенных элементов. В то же время он характеризуется относительно малой скоростью роста. Кроме этого, для крупных диатомовых в модель добавлен член, отвечающий за потребление РОВ, что также способствует их росту.

Параметризация зоопланктона взята из работ [52, 53]. Для зоопланктона включен процесс «каннибализма», поедание членов сообщества собственной функциональной группы. Зоопланктон описывается процессами роста за счет поглощения и потерь в ходе выделений, смертности, дыхания и поедания его же группами. Каждая живая группа зоопланктона описывается тремя функциональными группами, состоящими из азота, углерода и фосфора. Общее количество пищи, доступное для вида зоопланктона, рассчитывается с учетом набора возможных «жертв». В табл. 2 приведены значения коэффициентов потребления одного вида другим, полученные путем подбора на основе анализа численных экспериментов и литературных источников [54–56].

Из табл. 2 видно, что крупные и мелкие диатомовые в основном выедаются мезозоопланктоном (Z_2), тогда как кокколитофорида – основная пища для микрозоопланктона (Z_3). Доступность того или иного вида для зоопланктона определяется качеством «добычи» и в основном зависит от ее номинальных размеров (чем больше размер предполагаемой «жертвы», тем менее она «съедобна»/качественна). При этом бактериопланктон (B) потребляется только микрозоопланктоном, а хищный мезозоопланктон (Z_1) питается своим видом и всеядным мезозоопланктоном (Z_2).

Т а б л и ц а 2
T a b l e 2

Коэффициенты потребления одного вида другим
Consumption coefficients of one species by another

Жертва / Victim	Хищник / Predator		
	Z_1	Z_2	Z_3
P_1	0,0	1,0	0,05
P_2	0,0	0,1	0,3
P_3	0,0	0,7	0,0
B	–	–	0,4
Z_1	0,2	0,0	–
Z_2	2,0	1,0	–
Z_3	0,0	0,2	1,0

Уравнения для бактериопланктона записаны аналогично уравнениям для групп фитопланктона и зоопланктона. Бактериопланктон описывается тремя дифференциальными уравнениями для С, N и P [57, 58], в которых учитываются также анаэробные процессы и денитрификация. Основным источником углерода для бактериопланктона является совокупность органических веществ, состоящих из частиц взвешенного детрита и РОВ.

Усовершенствование модели *BFM* для описания «цветения» кокколитофорид

Согласно литературным и натурным данным, развитие кокколитофорид в Черном море начинается после весеннего «цветения» диатомовых в мае – июне в водах, обедненных биогенными элементами¹ [29]. Эти водоросли развиваются в верхнем слое в период максимальной освещенности и тонкого верхнего квазиоднородного слоя (ВКС), когда интенсивное излучение подавляет образование хлорофилла *a* в клетках большинства других видов фитопланктона вследствие фотоингибирования [59]. Для существования в этом слое кокколитофориды образуют большее количество известковых кокколит, защищающих их от избыточной солнечной радиации. Однако в верхнем слое в это время находится очень малое количество неорганического азота, т. е. мало доступных биогенных элементов.

Среди возможных причин развития кокколитофорид в этот период выделяют их способность потребления растворенного органического вещества – осмотрофию [60, 61]. В большом количестве РОВ выделяется в процессе жизнедеятельности и в результате отмирания мелких диатомовых. Выделенное РОВ далее трансформируется под влиянием различных физических процессов. Мы предполагаем, что под действием интенсивного излучения в верхнем слое РОВ фотодegradирует до лабильного состояния [62].

Для описания этого процесса в уравнение для фитопланктона было добавлено слагаемое:

$$\left. \frac{dP_n}{dt} \right|_{\text{bio}} = \sum_{j=3,4} \left. \frac{dP_n}{dt} \right|_{N_j}^{\text{upt}} - \sum_{j=1,6} \left. \frac{dP_n}{dt} \right|_{R_n^{(j)}}^{\text{lys}} - \frac{P_n}{P_c} \sum_{k=2,3} \left. \frac{dP_c}{dt} \right|_{Z_c^{(k)}}^{\text{prd}} + R(P_n^i), \quad (4)$$

где N^3 – нитраты; N^4 – аммоний; $R_n^{(1)}$ – растворенное органическое вещество; $R_n^{(6)}$ – детрит; $Z_c^{(k)}$ – зоопланктон (диапазон чисел для j и k представлен под знаком суммы для каждого слагаемого); $R(P_n^i)$ – источник роста фитопланктона при поглощении лабильного РОВ:

$$R(P_n^i) = \text{insw_vector}(p_xqn \cdot p_qncPPy(i) \cdot [P_c(i) - P_n(i)]),$$

где insw_vector – функция, равная единице при значении аргумента больше нуля и равная нулю – в остальных случаях; p_xqn – коэффициент увеличения жирового запаса; $p_qncPPy(i)$ – отношение содержания N:C в i -м виде фитопланктона; $P_c(i)$, $P_n(i)$ – концентрация i -го вида фитопланктона в единицах углерода/азота.

В верхнем слое под воздействием солнечной радиации в процессе фотодegradации РОВ становится лабильным (ЛРОВ). Для описания этого процесса уравнение для РОВ было дополнено слагаемым R_{photo} :

$$\left. \frac{dDOM_i}{dt} \right|_{\text{bio}} = \sum_{j=1}^3 \left. \frac{dP_i^{(j)}}{dt} \right|_{DOM_i}^{\text{exu}} - \left. \frac{DOM_i dB_c}{DOM_c dt} \right|_{DOM_c}^{\text{upt}} + \sum_{k=2,3} \left. \frac{Z_i^{(k)}}{Z_c^{(k)}} \frac{dZ_c^{(k)}}{dt} \right|_{DOM_c}^{\text{rel}} + R_{\text{photo}}, \quad (5)$$

где i – NO_3 , PO_4 ; $j = 1, 2, 3$; $k = 2, 3$ (индексы); R_{photo} – переход DOM в лабильное органическое вещество при значениях освещенности выше 200 Вт/м^2 :

$$R_{\text{photo}} = k_1 \cdot DOM_N \cdot r_1,$$

где $k_1 = 0,03$ – коэффициент; $r_1 = \max\left(0, \frac{I}{I_{\text{min}}} - 1\right)$ – лимитирующий фактор, I – освещенность, Вт/м^2 , I_{min} – минимальные значения освещенности, при которых начинается процесс фотодеградациии.

Параметризация процессов в субкислородной зоне

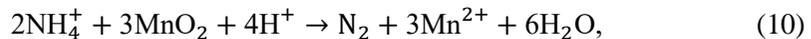
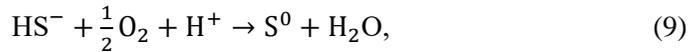
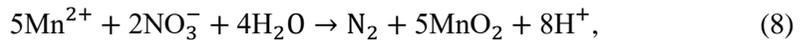
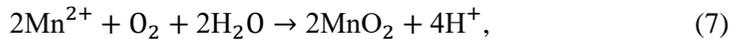
Одной из особенностей Черного моря является наличие субкислородной зоны, для описания которой в модель *BFM* была включена параметризация окислительно-восстановительных реакций. Эти процессы значительно влияют на трансформацию всех соединений неорганического азота.

На поверхности моря потоки веществ отсутствуют, за исключением потока кислорода, который задается следующим образом:

$$O_2^{\text{flux}} = f \cdot ([O_2^{\text{sat}}] - [O_2]), \quad (6)$$

где f – функция, зависящая от скорости ветра, числа Шмидта (соотношение между кинематической вязкостью и молекулярной диффузией); O_2^{sat} – концентрация насыщения кислородом, рассчитанная через значения температуры и солености [63].

Изучению окислительно-восстановительных процессов в Черном море посвящен ряд работ ⁵ [21, 32, 64]. В модели параметризация таких процессов задавалась, согласно [33], следующими уравнениями:



Начальные поля кислорода (O_2), фосфатов (PO_4^-), нитратов (NO_3^-), марганца (Mn^{2+}), аммония (NH_4^+), сероводорода (HS^-) заданы согласно данным ⁵ [65] и значениям из базы данных МГИ [66] с учетом начального поля плотности.

Коэффициенты для уравнения рассчитываемых групп фитопланктона приведены в табл. 1.

⁵ Кубрякова Е. А. Моделирование процессов горизонтального и вертикального транспорта соли и биогенных элементов в Черном море : дис. ... канд. физ.-мат. наук. Севастополь, 2019. 179 с.

Результаты и обсуждение

Валидация результатов гидродинамической модели

Для оценки работы гидродинамического блока совместной модели рассмотрим диаграммы межгодовой и сезонной изменчивости температуры, осредненной по площади бассейна (рис. 1, *a*, *b*). Как видно, за расчетный период 2008–2014 гг. для Черного моря в модели воспроизводится холодный промежуточный слой (верхняя граница 35–45 м, нижняя 80–85 м), а также летний прогрев с максимальными значениями температуры в августе (средние сезонные значения 25 °С) и зимнее выхолаживание (январь – март).

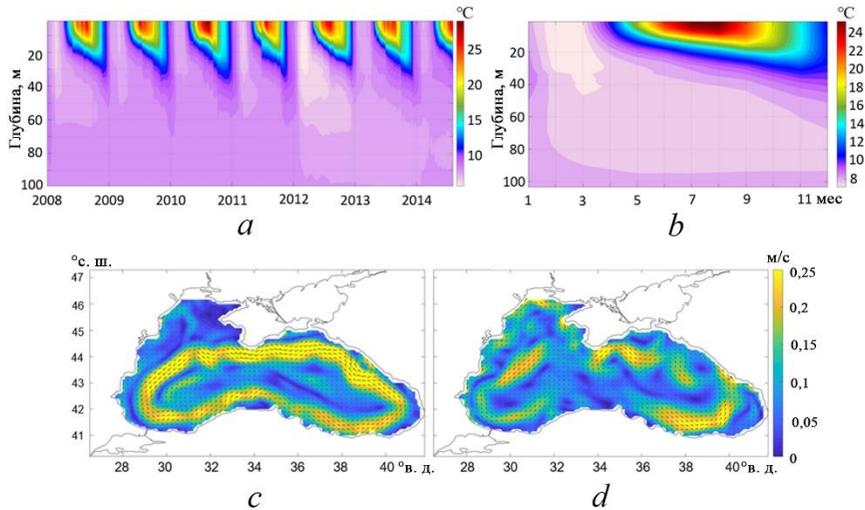


Рис. 1. Межгодовая и сезонная изменчивость модельной температуры (*a*, *b*), амплитуда скоростей течений за 27 марта (*c*) и 4 июля (*d*) 2008 г.

Fig. 1. Interannual and seasonal variability of model temperature (*a*, *b*), and amplitude of current velocities for March 27 (*c*) and July 4 (*d*), 2008

Модель также успешно воспроизводит особенности динамики вод бассейна. Отметим наличие весной сильного Основного Черноморского течения (ОЧТ), а также отдельных антициклонических вихрей (Севастопольского и Кавказского) на его периферии. В летний сезон при уменьшении завихренности ветра ОЧТ распадается на отдельные вихревые структуры, что согласуется с данными измерений [67, 68]. Таким образом, восстановленные в модели поля течений качественно воспроизводят основную динамику вод Черного моря.

Кислород, субкислородная зона

Кислород является одним из важнейших параметров состояния моря, поскольку обеспечивает возможность существования живых организмов, а также определяет интенсивность окислительных процессов в морской среде. Рассматривая сезонную изменчивость растворенного кислорода, отметим, что максимум его концентрации наблюдается в феврале – марте в слое от поверхности до 40 м (рис. 2, *b*).

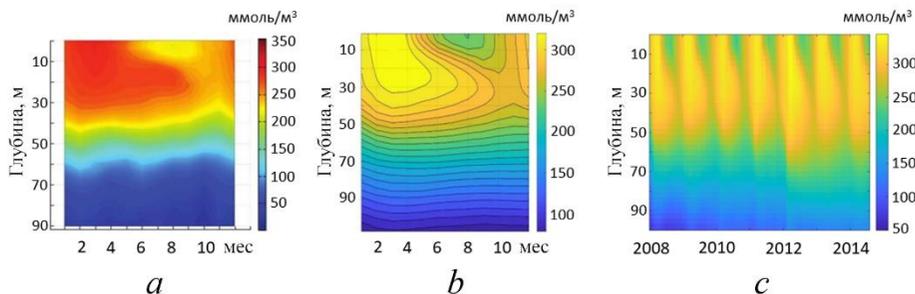


Рис. 2. Сезонная (*a, b*) и межгодовая (*c*) изменчивость кислорода по данным буев Био-Арго (*a*) и численного моделирования (*b, c*)

Fig. 2. Seasonal (*a, b*) and interannual (*c*) oxygen variability based on Bio-Argo float data (*a*) and numerical modeling (*b, c*)

В эти месяцы среднее по горизонту значение концентрации O_2 достигает 300 ммоль/м^3 (в отдельных профилях оно может составлять $\sim 350 \text{ ммоль/м}^3$). Затем максимум концентрации O_2 занимает подповерхностный слой 10–40 м. Подповерхностный максимум наблюдается в течение весенне-летнего периода и связан с фотосинтетической активностью фитопланктона. Концентрация кислорода уменьшается до декабря и составляет $260\text{--}270 \text{ ммоль/м}^3$. Стоит отметить летний подповерхностный (0–20 м) минимум концентрации O_2 ($230\text{--}240 \text{ ммоль/м}^3$) в августе – сентябре, когда значения температуры максимальны. Высокие температуры приводят к уменьшению растворимости атмосферного кислорода, а рост фитопланктона и биологическая продукция кислорода подавляется под влиянием высоких значений ФАР и низкого содержания биогенных элементов и хлорофилла *a*. Сезонная изменчивость вертикального распределения растворенного кислорода, полученная в модельном расчете, качественно совпадает с данными контактных измерений [11, 30] (рис. 2, *a*). В межгодовой изменчивости (рис. 2, *c*) отметим период после 2012 г., когда глубина проникновения высоких значений концентраций кислорода увеличилась в среднем на 10–15 м (в 2008–2011 гг. глубина залегания изолинии 250 ммоль/м^3 составляла ~ 55 м, после 2011 г. 65–70 м), что согласуется с анализом данных буев Био-Арго [11, 69].

Изменчивость концентрации основных биогенных элементов

Основной особенностью межгодовой и сезонной изменчивости концентрации основных биогенных элементов в центральной части моря (глубины более 500 м) является короткопериодное поступление нитратов в верхние слои в зимний период (февраль, март) в результате вертикального вовлечения из слоя нутриклина (рис. 3). Такие процессы носят короткопериодный характер и связаны с действием выхолаживания и штормов. В результате в верхнем слое концентрации нитратов могут незначительно возрастать до $0,01 \text{ ммоль/м}^3$, как, например, в 2012 г. Наиболее интенсивное вовлечение биогенных элементов происходит в холодные зимы, когда плотность верхнего слоя приобретает максимальные значения. В частности, в холодную зиму 2012 г. (рис. 4, *a*) концен-

трация вовлеченных нитратов в верхний слой была в 20 раз выше. Такой интенсивный рост концентрации доступных биогенных элементов явился одной из причин экстремально сильного «цветения» кокколитофорид в этом году, которое фиксировалось по спутниковым данным [70].

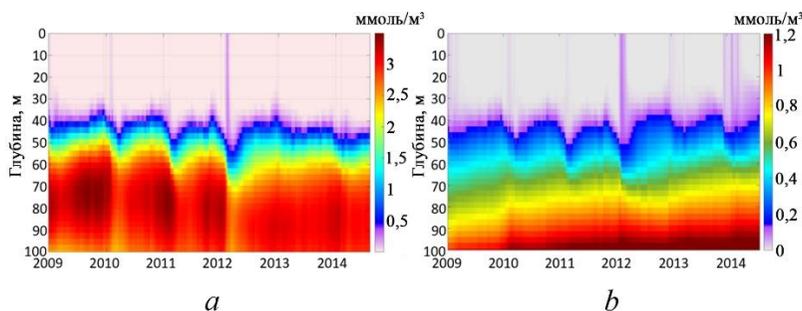


Рис. 3. Межгодовая изменчивость вертикального распределения нитратов (a) и фосфатов (b) в верхнем 100-метровом слое центральной части Черного моря

Fig. 3. Interannual variability of vertical distribution of nitrates (a) and phosphates (b) in the upper 100-m layer of the central Black Sea

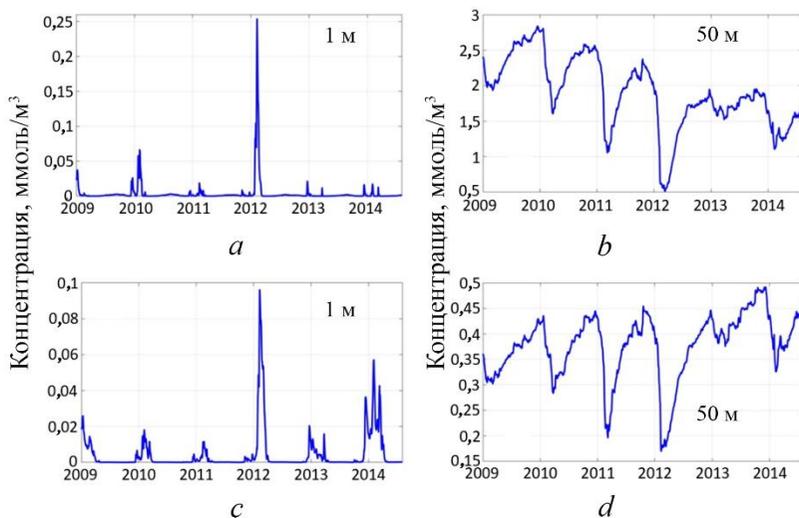


Рис. 4. Временная изменчивость концентрации нитратов (a, b) и фосфатов (c, d) в центральной части Черного моря

Fig. 4. Temporal variability of nitrate (a, b) and phosphate (c, d) concentrations in the central Black Sea

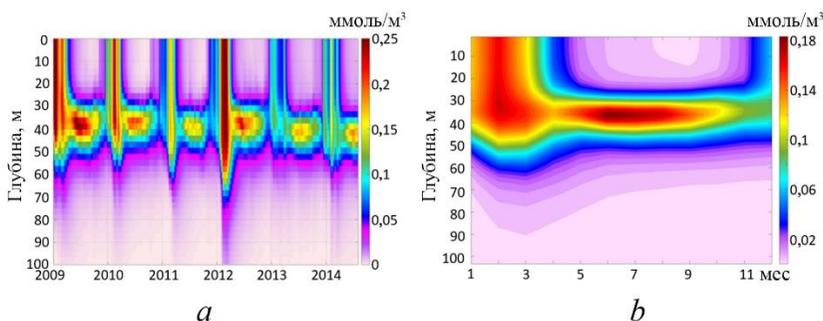
Для нижнего слоя нутриклина характерно резкое уменьшение NO_3 в зимне-весенний период (январь – апрель), вызванное его эрозией под действием вертикального перемешивания. При этом NO_3 снижается на значительно бóльшую величину, 1–1,4 ммоль/м³, что в 10 раз выше, чем его прирост в верхнем слое. Такое различие связано с тем, что бóльшая часть вовлеченных в верхний слой биогенных элементов быстро трансформируется в результате потребления фитопланктоном и переходит в органическую форму. При этом в конце года, в осенне-зимний период, в нитроклине наблюдается максимум

концентрации нитратов, т. е. происходит накопление биогенных элементов, связанное с реминерализацией оседающего органического вещества, образованного в течение года.

Аналогичная изменчивость прослеживается и для фосфатов (рис. 3, *b*). Для них также характерно короткопериодное вовлечение в верхний слой и резкое уменьшение в слое нутриклина (40–60 м) в весенне-зимний период. Отметим однако, что высокие концентрации фосфатов более длительное время наблюдаются в верхнем слое. Это связано с тем, что в центральной части Черного моря отношение N:P составляет 5–6, что гораздо ниже значения соотношения Редфилда (16), необходимого для развития фитопланктона [30]. В результате часть фосфатов остается в верхнем слое вплоть до апреля – мая, когда они активно потребляются во время интенсивного «цветения» кокколитофорид [4]. В шельфовой части моря вследствие интенсивного речного стока наблюдается избыток нитратов и недостаток фосфатов (высокое соотношение N:P). Эта особенность может вносить существенный вклад в функционирование экосистемы бассейна, в частности в динамику «цветения» кокколитофорид на шельфе.

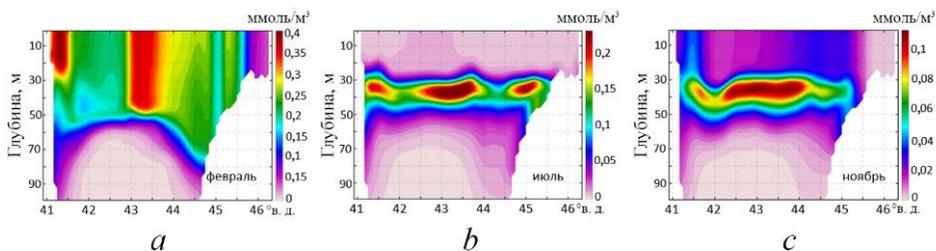
Биологический блок модели

Мелкие диатомовые (P_1). Согласно контактными измерениям, интенсивное поступление биогенных элементов в освещенные слои в зимний период вызывает в первую очередь бурный рост мелких диатомовых (P_1) [2], поскольку они обладают наибольшей скоростью роста. Максимальная концентрация диатомовых наблюдается в феврале (рис. 5, *b*), когда фитопланктон с высокими значениями концентрации занимает наибольшую толщу вод (0–50 м). Разрез на рис. 6 показывает, что максимальные концентрации отмечаются в районе крупных циклонических круговоротов, где нутриктин поднимается ближе всего к поверхности. Еще один максимум фиксируется в районе южного континентального склона, куда в период интенсификации ОЧТ выносятся биогенные элементы с северо-западного шельфа (СЗШ).



Р и с. 5. Межгодовая (*a*) и сезонная (*b*) изменчивость вертикального распределения мелких диатомовых водорослей в верхнем 100-метровом слое центральной части Черного моря

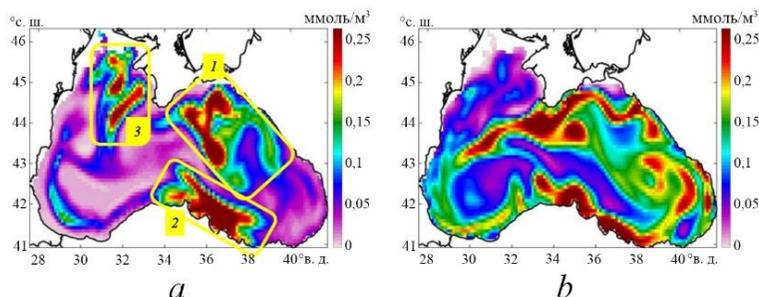
F i g. 5. Interannual (*a*) and seasonal (*b*) variability of vertical distribution of small diatoms in the upper 100-m layer in the central Black Sea



Р и с. 6. Концентрация мелких диатомовых водорослей на разрезе через западный циклонический круговорот (31° в. д.), осредненная за февраль (*a*), июль (*b*) и ноябрь (*c*)
F i g. 6. Concentration of small diatoms along the section through the western cyclonic gyre (31° E) averaged over February (*a*), July (*b*), and November (*c*)

В летний период концентрация диатомовых в верхнем слое уменьшается до сезонного минимума в августе, что связано со снижением количества доступных биогенных элементов и чрезмерно интенсивной освещенностью. В это время высокие концентрации диатомовых наблюдаются только в нижней части эвфотической зоны (30–40 м), частично определяя развитие летнего подповерхностного максимума хлорофилла *a* [8, 9]. В этот слой биогенные элементы способны поступать в летний период при интенсивном гидродинамическом воздействии, например после сильных штормов [5]. Разрез на рис. 6, *b* демонстрирует, что максимальные концентрации летом отмечаются в центральной части моря и в мористой части склона.

Заглубление ВКС и вертикальное вовлечение биогенных элементов приводит к началу осеннего «цветения» мелких диатомовых в слое 0–35 м в октябре – ноябре. Наиболее резко ВКС увеличивается в районе континентального склона, где стратификация ослаблена [71]. В результате, как видно на разрезе рис. 6, в этом районе вовлечение клеток диатомовых из их подповерхностного максимума происходит быстрее, здесь отмечается первоначальный рост концентрации мелких диатомовых на поверхности.



Р и с. 7. Значительная пространственная изменчивость мелких диатомовых водорослей в районе их подповерхностного максимума, обусловленная различными физическими факторами, за 14 сентября 2009 г. (*a*) и 26 мая 2010 г. (*b*)
F i g. 7. Significant spatial variability of small diatoms in the area of their subsurface maximum conditioned by various physical factors for September 14, 2009 (*a*) and May 26, 2010 (*b*)

Физические факторы оказывают важнейшее влияние на развитие «цветения» фитопланктона и его пространственную изменчивость. Для примера на

рис. 7, *a* приведена карта концентрации подповерхностного максимума мелких диатомовых в середине сентября 2009 г. на горизонте 30 м. На ней выделяются три различных максимума, каждый из которых связан с определенным процессом: максимум 1 в центральной части – с действием штормов и вертикальным подъемом биогенных элементов в районе циклонических круговоротов; максимум 2 в южной части моря – с интенсивным Анатолийским апвеллингом; максимум 3 – с адвекцией шельфовых вод из района СЗШ под действием Севастопольского антициклона.

Другой пример (рис. 7, *b*) демонстрирует еще более сложное пространственное распределение на глубине 30 м в мае 2010 г., которое связано как с влиянием вертикальной адвекции в синоптических циклонах/антициклонах, так и с переносом продуктивных вод в струе ОЧТ из мест поступления биогенных элементов под действием интенсивной штормовой активности и прибрежных апвеллингов.

РОВА и кокколитофориды. В результате лизиса и отмирания диатомовых в фотическом слое образуется большое количество растворенного органического азота (РОА). В настоящей модели образованный РОА частично расходуется на потребление бактериопланктоном и частично переходит в высоколабильную форму (ЛРОА) под действием фотодеградации.

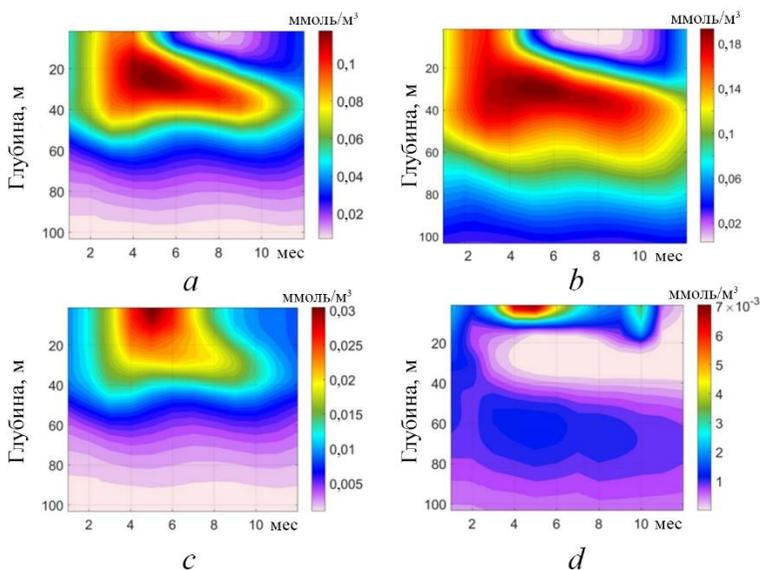


Рис. 8. Сезонная изменчивость растворенного органического азота (*a*), бактериопланктона (*b*), растворенного органического фосфора (*c*) и высоколабильной формы растворенного органического азота (*d*)

Fig. 8. Seasonal variability of dissolved organic nitrogen (*a*), bacterioplankton (*b*), dissolved organic phosphorus (*c*) and highly labile form of dissolved organic nitrogen (*d*)

Пик концентрации РОА приходится на апрель – май и наблюдается в слое 10–30 м (рис. 8, *a*). Далее наибольшие концентрации РОА смещаются в нижние слои и наблюдаются в районе подповерхностного максимума фитопланктона

на глубинах 20–30 м. Основным потребителем РОА является бактериопланктон, их вертикальная изменчивость сходна: максимум наблюдается в феврале – апреле в слое 0–50 м, постепенное заглубление на глубины 30–40 м происходит в летний сезон (рис. 8, *b*).

В верхнем 10-метровом слое в результате действия интенсивного солнечного излучения происходит переход РОА в высоколабильное состояние (рис. 8, *d*). Процесс перехода занимает 1–2 мес и ЛРОА имеет самое высокое значение в верхнем максимально освещенном слое в апреле – мае. В настоящей модели ЛРОА потребляется не только бактериопланктоном, но и кокколитофиридами, а также крупными диатомовыми в результате их способности к осмотрофии. За счет потребления остатков фосфатов после зимнего выхолаживания и ЛРОА в апреле – мае возникает интенсивное поверхностное «цветение» кокколитофорид (рис. 9, *a, c*). Отметим, что часть ЛРОА остается непотребленной и скапливается в районе континентального склона, где впоследствии под действием нисходящих движений опускается в глубинные неосвещенные слои. Этим обусловлен максимум ЛРОА на глубинах 50–80 м (рис. 8, *d*).

Такой механизм роста кокколитофорид согласуется с гипотезами, предложенными ранее в работах [4, 29], в которых отмечается важная роль низкого соотношения N:P и фосфатов для «цветения» кокколитоофорид.

Отметим, что в данном расчете максимум концентрации кокколитофорид приходится на апрель – май (рис. 9, *b*), что несколько раньше, чем по спутниковым измерениям (май) и по данным прямых измерений (май – июнь) [72]. Наиболее высокие концентрации кокколитофорид в начале «цветения» наблюдаются в верхнем 20-метровом слое, затем происходит их постепенное заглубление (рис. 9, *b*).

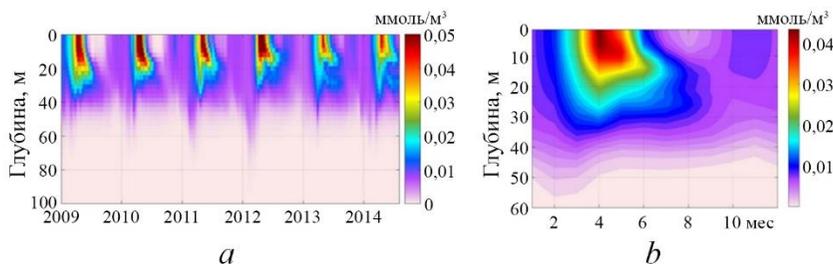


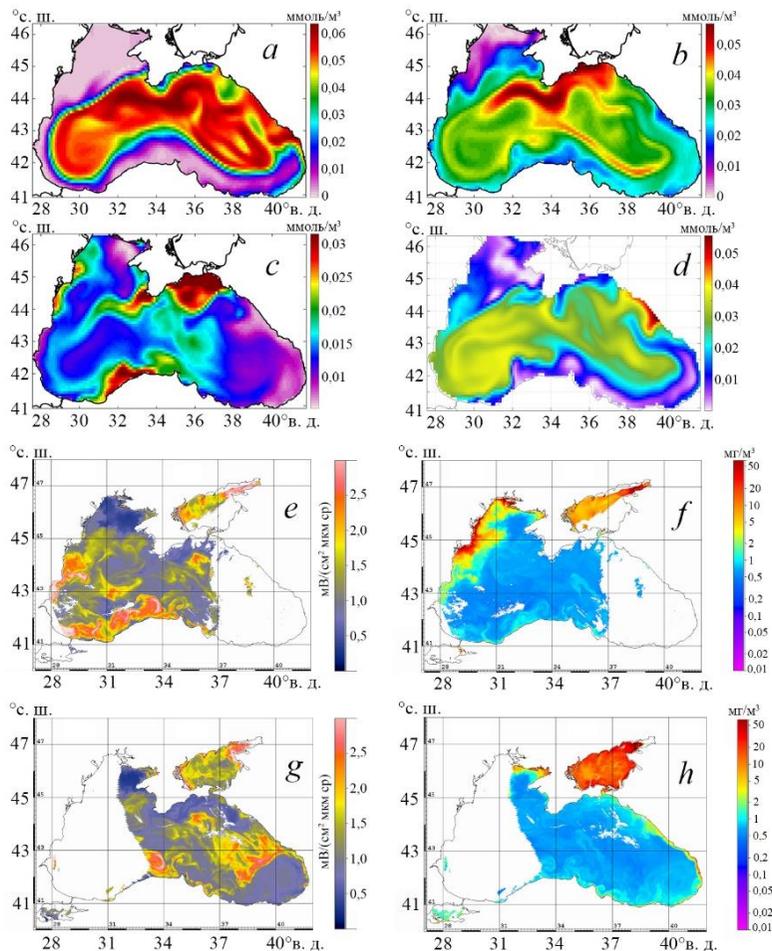
Рис. 9. Межгодовая (*a*) и сезонная (*b*) изменчивость вертикального распределения концентрации кокколитофорид в центральной части Черного моря по данным модели

Fig. 9. Interannual (*a*) and seasonal (*b*) variability of vertical distribution of coccolithophore concentration in the central Black Sea based on the model data

В результате в июле – августе максимум кокколитофорид наблюдается в подповерхностном слое на глубинах 20–30 м. Такой же процесс – начало «цветения» в верхнем 20-метровом слое и постепенное погружение в нижние слои – наблюдается по измерениям показателя обратного рассеяния на основе данных буев Био-Арго [5].

Спутниковые измерения показывают, что летнее «цветение» кокколитофорид после холодных зим наиболее интенсивно в центральной части моря. Данные численного моделирования успешно воспроизводят эти особенности – максимальный рост кокколитофорид в центральной циклонической части

моря (где фосфаты из нутриклина наиболее активно вовлекаются в верхний слой), а также их минимум на СЗШ (рис. 10, *a*). В то же время оба типа данных фиксируют относительно низкие значения на востоке СЗШ и в юго-восточной части моря.



Р и с. 10. Концентрация кокколитофорид по данным моделирования на горизонте 25 м (*a – d*); коэффициент яркости моря по данным *MODIS* (*e, g*); концентрация хлорофилла *a* по спутниковым данным (*f, h*)

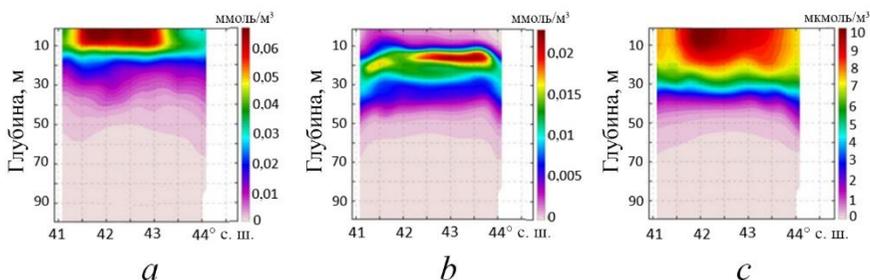
F i g. 10. Coccolithophore concentration based on modeling data at the 25-m horizon (*a – d*); remote sensing reflectance of sea based on the *MODIS* data (*e, g*); chlorophyll *a* concentration based on satellite data (*f, h*)

Интересно, что при ослаблении «цветения» в июне – июле его максимум смещается в район континентального склона и наблюдается там несколько позднее (рис. 10, *b, c*). В это время в зоне смешения шельфовых вод и вод центральной части возникают благоприятные условия для «цветения» кокколитофорид (рис. 10, *d*). Полученные результаты согласуются со спутниковыми измерениями

ями. Для иллюстрации пространственного распределения «цветения» кокколитофорид были использованы данные *MODIS* об отражательной способности поверхности воды (*Rrs*) на длине волны 469 нм. Данные были получены по измерениям *MODIS* из архива *OceanColor* (<http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/>). Обратное рассеяние кокколитофоров увеличивает коэффициент отражения *Rrs* во всех оптических каналах, оно проявляется в спутниковых измерениях сканера *MODIS* [70]. Для примера на рис. 10, *e*, *g* показаны карты яркости за 3 и 4 июня 2008 г. Хорошо видны области повышенных значений яркости в центральной и западной частях моря и сниженные значения в районе СЗШ и юго-восточной части моря. Такое распределение качественно согласуется с результатами расчета (рис. 10, *d*).

После отмирания кокколитофорид в воде появляется большое количество растворенного органического фосфора, который имеет отличный от РОА сезонный ход с максимумом в мае в поверхностных слоях (рис. 8, *c*).

В Черном море отмечается не только летнее, но и достаточно сильное осенне-зимнее «цветение» кокколитофорид. Такое «цветение» детально рассмотрено, оно наблюдалось, в частности, в октябре 2005 г. и в ноябре 2014 г. [70]. В эти годы и в целом по спутниковым данным зимнее «цветение» кокколитофорид чаще фиксируется в южной части Черного моря, реже – во всей его центральной части. Предложенная модель позволяет также воспроизвести этот второй пик, который отмечается по данным моделирования в октябре – ноябре (рис. 11, *c*). В это время повышенные концентрации кокколитофорид занимают весь осенний ВКС на глубинах 0–40 м, что соответствует данным Био-Арго [5, 70].



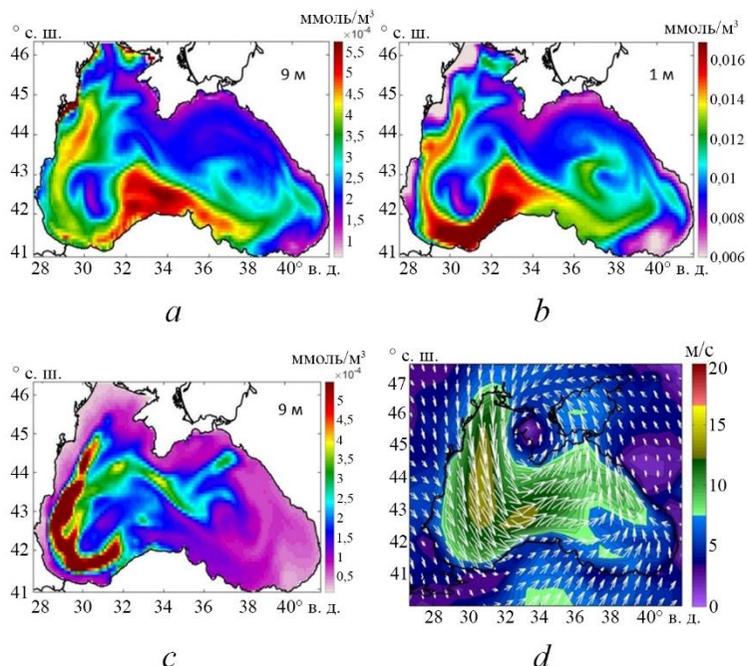
Р и с. 11. Распределение концентрации кокколитофорид на разрезе через восточный циклонический круговорот (39 °в. д.), усредненной за апрель (*a*), июль (*b*) и ноябрь (*c*)

F i g. 11. Distribution of coccolithophore concentration along the section through the eastern cyclonic gyre (39 °E) averaged over April (*a*), July (*b*) and November (*c*)

Важной причиной такого «цветения» является вынос вод СЗШ под действием ОЧТ. Часть ЛРОА, интенсивно образующаяся здесь летом, далее в течение летне-осеннего сезона выносится с ОЧТ в южную часть моря. Пример такого процесса показан на рис. 12. В этот период происходит усиление штормового воздействия (рис. 12, *c*), которое, согласно анализу спутниковых данных, является одним из важных триггеров зимнего «цветения» кокколитофорид.

Действительно, согласно результатам моделирования, такие штормы в конце сентября 2010 г. вызвали вовлечение фосфатов в верхний слой (рис. 12, *d*). В результате большого количества ЛРОА (рис. 12, *a*) и фосфатов

в зоне выноса ОЧТ на континентальном склоне возникло осеннее-зимнее «цветение» кокколитофорид, которое наиболее интенсивно в южной части моря (рис. 12, *b*). В это время вследствие увеличения ВКС ЛРОА распространяется вглубь, занимая больший слой и частично скапливаясь в глубинных слоях бассейна.

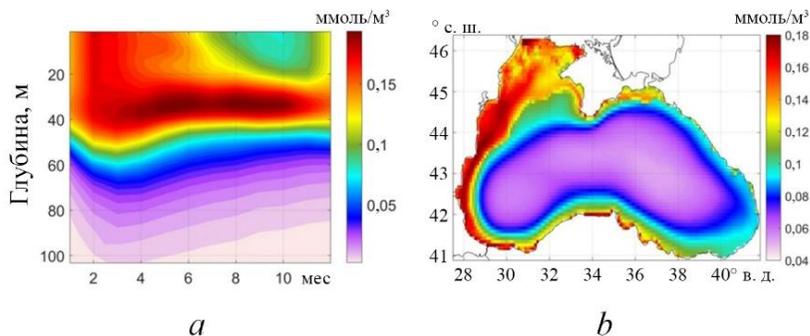


Р и с. 12. Развитие зимнего «цветения» кокколитофорид в южной части континентального склона в октябре 2010 г.: среднемесячные значения ЛРОА (*a*), кокколитофорид (*b*) и фосфатов (*c*); амплитуда и направление ветра на 30 сентября 2010 г. (*d*)

Fig. 12. Development of winter coccolithophore “bloom” on the southern continental slope in October 2010: monthly mean values of LDON (*a*), coccolithophores (*b*) and phosphates (*c*); wind amplitude and direction on September 30, 2010 (*d*)

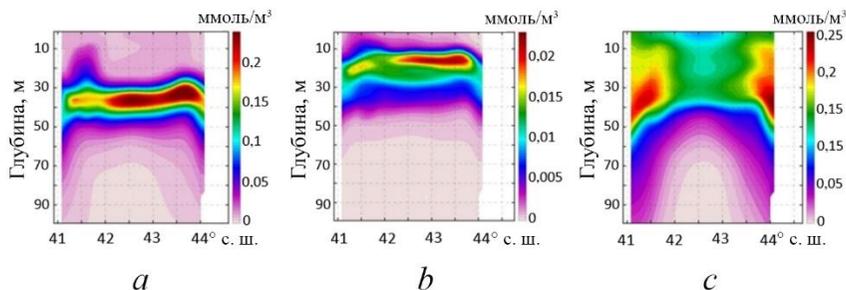
Крупный диатомовый фитопланктон. Еще одной важной функциональной группой фитопланктона в Черном море являются крупные диатомовые (например *Pseudosolenia calcar-avis*). По ограниченным контактными измерениями, эта группа фитопланктона наиболее часто фиксируется в прибрежной зоне и в районе континентального склона бассейна [2]. Аналогичное распределение получено и по данным моделирования (рис. 13, *b*), согласно которому максимальные концентрации этой группы фитопланктона сосредоточены на СЗШ и в районе ОЧТ, а минимум наблюдается в центральной части моря.

Для примера на рис. 14 показана среднеиюльская концентрация различных групп фитопланктона на разрезе через западный циклонический круговорот. Крупные диатомовые наиболее интенсивно развиваются в большом слое на континентальном склоне (0–50 м) с максимумом в нижних слоях. В то же время для двух других групп характерно наиболее интенсивное развитие в центральной части моря: для диатомовых – в нижней части эвфотической зоны (30–50 м), для кокколитофорид – на глубинах 10–30 м.



Р и с. 13. Осредненные сезонная изменчивость вертикального распределения (*a*) и концентрация в слое 0–100 м (*b*) крупных диатомовых водорослей, рассчитанные за период численного эксперимента

F i g. 13. Averaged seasonal variability of vertical distribution (*a*) and concentration (*b*) of large diatoms in the 0–100-m layer calculated over the period of numerical experiment



Р и с. 14. Осредненная за июль концентрация мелких диатомовых водорослей (*a*), кокколитофорид (*b*) и крупных диатомовых (*c*) на разрезе через западный циклонический круговорот (31° в. д.)

F i g. 14. Concentrations of small diatoms (*a*), coccolithophores (*b*) and large diatoms (*c*) along the section through the western cyclonic gyre (31° E) averaged over July

Согласно результатам моделирования, крупные диатомовые характеризуются максимумом на континентальном склоне в летний период в слое 10–40 м (рис. 14, *c*), что согласуется с натурными наблюдениями [2]. Кроме этого, в некоторые годы, например в 2010 г., максимум активно развивался в зимний период и занимал большую толщу вод (0–40 м), соответствующую слою ВКС. Минимум для этой группы наблюдается в верхнем 20-метровом слое летом – осенью (рис. 13, *a*) (минимум в значениях внутригодовой динамики, но в то же время эти значения достаточно велики в абсолютных величинах).

Согласно данным моделирования, развитие крупных диатомовых в нижней части эвфотической зоны на склоне может быть вызвано действием двух процессов: во-первых, влиянием нисходящих движений на перенос биогенных элементов, аммония и ЛРОА из районов шельфа (в настоящей модели крупные диатомовые являются эффективными потребителями аммония и ЛРОВ, что способствует их росту в этой области); во-вторых, эффективным вовлечением биогенных элементов в результате интенсификации ОЧТ и большой толщиной ВКС на склоне. В настоящей модели крупные диатомовые имеют низкие зна-

чения смертности (благодаря запасам жира) и менее восприимчивы к изменениям освещенности. Поэтому они могут существовать зимой в глубинной части континентального склона даже при глубоком ВКС, где рост других групп фитопланктона ограничен.

Перенос шельфовых вод под действием синоптических вихрей является важной причиной проникновения этой группы фитопланктона в центральную часть моря. Такой процесс был зафиксирован по контактными измерениями в работе [2], согласно которой действие антициклона привело к росту концентрации фитопланктона в восточной части Черного моря. Аналогичный процесс хорошо наблюдается и по данным моделирования на примере за 11 августа и 19 мая 2009 г. На рис. 15, *a* хорошо видно, как крупный Севастопольский антициклон в северо-западной части моря привел к поступлению большого количества фитопланктона в его центральную часть. На рис. 15, *b* максимум концентрации также отмечается в ядре антициклона, который перед этим активно захватывал воды шельфа.

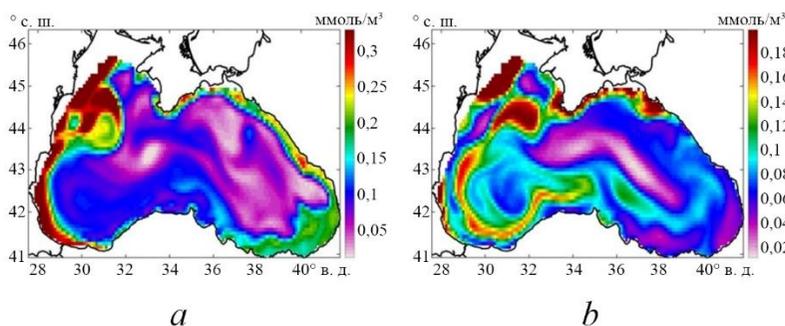


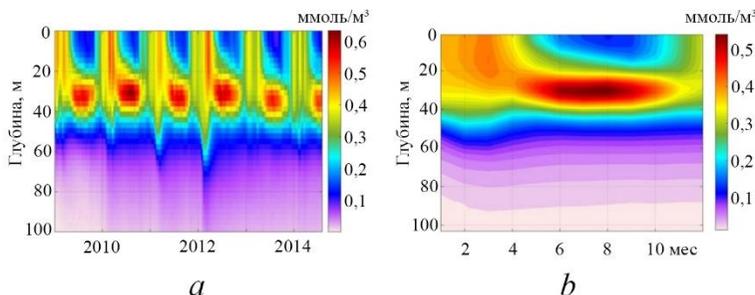
Рис. 15. Влияние синоптических вихрей на перенос фитопланктона в центральную часть моря. Концентрация крупных диатомовых на горизонте 40 м за 11 августа (*a*) и 19 мая (*b*) 2009 г.

Fig. 15. Impact of synoptic eddies on phytoplankton transport to the central part of the sea. Concentration of large diatoms at the 40-m horizon for August 11 (*a*) and May 19 (*b*), 2009

Концентрация хлорофилла *a*

Вертикальная изменчивость концентрации хлорофилла *a* характеризуется интенсивным максимумом в марте в слое 0–30 м, летним подповерхностным максимумом и ее ростом в верхнем слое в осенний период (рис. 16, 17). Минимальные значения хлорофилла *a* отмечаются в верхнем 15-метровом слое в теплый период года, что связано с недостатком биогенных элементов и влиянием фотоингибирования. Эти особенности, полученные по модели, хорошо согласуются с натурными измерениями и данными буев Био-Арго [9, 73, 74].

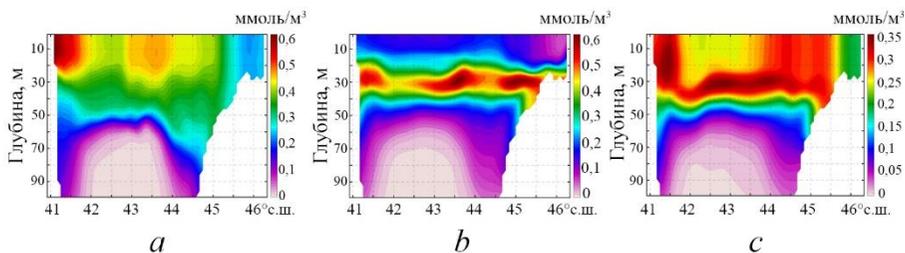
Максимум хлорофилла *a* в марте связан в первую очередь с развитием мелких диатомовых после зимней конвекции. Значения хлорофилла *a* в это время высоки в слое 0–30 м, что согласуется с данными Био-Арго. Рост хлорофилла *a* во всей толще вод приводит к сезонному максимуму его интегральной концентрации. «Цветение» кокколитофорид в апреле – мае вносит значительно меньший вклад в рост хлорофилла *a* в верхнем слое в это время.



Р и с. 16. Межгодовая (*a*) и сезонная (*b*) изменчивость концентрации хлорофилла *a* в глубоководной части Черного моря по данным моделирования

F i g. 16. Interannual (*a*) and seasonal (*b*) variability of chlorophyll *a* concentration in the deep part of the Black Sea based on modeling data

Летний подповерхностный максимум хлорофилла *a* определяется влиянием различных групп фитопланктона. В нижней части этого максимума (30–50 м) основной вклад вносят мелкие диатомовые, эта группа определяет концентрацию хлорофилла *a* в центральной части моря. В районе континентального склона, особенно в глубинных слоях, основной вклад в развитие максимума хлорофилла *a* вносят крупные диатомовые. Так же, как и для мелких диатомовых, рост хлорофилла *a* в верхнем слое в осенний период первоначально фиксируется в районе склона, где ВКС быстрее достигает положения максимума хлорофилла *a* и происходит вовлечение клеток фитопланктона в верхний слой.



Р и с. 17. Концентрация хлорофилла *a* на разрезе через западный циклонический круговорот (31° в. д.), осредненная за февраль (*a*), июль (*b*) и ноябрь (*c*)

F i g. 17. Chlorophyll *a* concentration along the section through the western cyclonic gyre (31° E) averaged over February (*a*), July (*b*), and November (*c*)

Выводы

В работе представлены результаты моделирования биохимических процессов на основе объединенной трехмерной модели *NEMO-BFM* для Черного моря. Модель *BFM* была адаптирована для Черного моря и объединена с ранее настроенной гидродинамической моделью *NEMO* для этого региона с разрешением 10 км. Одной из особенностей Черного моря является наличие субкислородной зоны, для описания которой в модель были включены окислительно-восстановительные реакции с учетом кислорода, сероводорода, марганца. Полученные результаты вертикального распределения и сезонной изменчивости основных биогенных элементов, кислорода, сероводорода согласуются с данными предыдущих исследований.

Используемая конфигурация включает расчет концентраций крупных и мелких диатомовых водорослей, кокколитофорид, которые определяют суммарную концентрацию хлорофилла *a* в бассейне. Выбор этих групп основан на работах, в которых проводился анализ большого статистического массива контактных измерений в северо-восточной части Черного моря. Полученные по данным численного моделирования особенности пространственной и временной изменчивости концентрации хлорофилла *a* хорошо согласуются с натурными измерениями и данными буев Био-Арго. Результаты моделирования позволили воспроизвести осеннее и весеннее «цветение» мелких диатомовых, однако глубинный максимум в нижних слоях фотической зоны в летний период, воспроизведенный в модели, вероятнее всего, связан с отсутствием других типов фитопланктона, характерных для бассейна Черного моря (в частности динофитовых водорослей).

Данные моделирования позволили описать доминирование крупных диатомовых на шельфе бассейна. Они наиболее интенсивно развиваются на континентальном склоне в слое 0–50 м с максимумом на нижних горизонтах. При этом в сезонном ходе максимум развития крупных диатомовых приходится на летний период, что согласуется с данными натурных наблюдений.

В модели впервые были воспроизведены особенности пространственной изменчивости и вертикального распределения «цветения» кокколитофорид. Для этого была использована предложенная гипотеза о важной роли осмотрофии для их развития, т. е. потребления растворенного органического вещества, которое образуется после весеннего цветения диатомовых. Эта гипотеза позволила воспроизвести сезонную изменчивость концентрации кокколитофорид, характерную для центральной части Черного моря: развитие «цветения» с конца апреля по июль в верхнем 20-метровом слое. Стоит отметить, что согласно модели, «цветение» кокколитофорид начинается несколько раньше, чем по данным прямых наблюдений. Кроме этого, в модели удалось воспроизвести более слабое зимнее «цветение» кокколитофорид, что согласуется с данными буев Био-Арго.

Результаты модели дают возможность воспроизводить существенную пространственно-временную изменчивость химических и биологических веществ в Черном море, связанную с воздействием различных физических процессов.

Отметим, что данная модель в первую очередь нацелена на воспроизведение качественных характеристик изменчивости первых трофических уровней экосистемы Черного моря. Для более точных данных необходимы значительные усилия по получению долговременных рядов характеристик фито- и зоопланктона, которые могут быть использованы для настройки таких моделей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Георгиева Л. В., Сеничкина Л. Г.* Фитопланктон Черного моря: современное состояние и перспективы исследований // Экология моря. 1996. Т. 45. С. 6–13. EDN W1ACZR.
2. Regional climate and patterns of phytoplankton annual succession in the open waters of the Black Sea / A. S. Mikaelyan [et al.] // Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers. 2018. Vol. 142. P. 44–57. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2018.08.001>
3. *Mikaelyan A. S., Pautova L. A., Fedorov A. V.* Seasonal evolution of deep phytoplankton assemblages in the Black Sea // Journal of Sea Research. 2021. Vol. 178. 102125. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2021.102125>

4. Drivers of phytoplankton blooms in the northeastern Black Sea / V. A. Silkin [et al.] // Marine Pollution Bulletin. 2019. Vol. 138. P. 274–284. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2018.11.042>
5. 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>
6. 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>
7. Stanichny S. V., Kubryakova E. A., Kubryakov A. A. Quasi-tropical cyclone caused anomalous autumn coccolithophore bloom in the Black Sea // Biogeosciences. 2021. Vol. 18, iss. 10. P. 3173–3188. <https://doi.org/10.5194/bg-18-3173-2021>
8. Финенко З. З., Чурилова Т. Я., Сосик Х. М. Вертикальное распределение фотосинтетических характеристик фитопланктона в Черном море // Океанология. 2004. Т. 44, № 2. С. 221–237. EDN OWJSYR.
9. Seasonal stages of chlorophyll-a vertical distribution and its relation to the light conditions in the Black Sea from Bio-Argo measurements / A. A. Kubryakov [et al.] // Journal of Geophysical Research: Oceans. 2020. Vol. 125, iss. 12. e2020JC016790. <https://doi.org/10.1029/2020JC016790>
10. Mixing in the Black Sea detected from the temporal and spatial variability of oxygen and sulfide – Argo float observations and numerical modelling / E. V. Stanev [et al.] // Biogeosciences. 2014. Vol. 11, iss. 20. P. 5707–5732. <https://doi.org/10.5194/bg-11-5707-2014>
11. Decline of the Black Sea oxygen inventory / A. Capet [et al.] // Biogeosciences. 2016. Vol. 13, iss. 4. P. 1287–1297. <https://doi.org/10.5194/bg-13-1287-2016>
12. 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)
13. 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)
14. Kubryakov A. A., Stanichny S. V., Zatsepin A. G. Interannual variability of Danube waters propagation in summer period of 1992–2015 and its influence on the Black Sea ecosystem // Journal of Marine Systems. 2018. Vol. 179. P. 10–30. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2017.11.001>
15. Беляев В. И., Совга Е. Е. Математическая модель экосистемы сероводородной зоны Черного моря // Морской гидрофизический журнал. 1991. № 6. С. 42–53.
16. Lyubartseva S. P., Lyubartsev V. G. Modeling of the Black Sea Anoxic Zone Processes // NATO Science Series. 1998. Vol. 47, iss. 2. P. 385–396.
17. Studies of Structural Parameters of Planktonic Communities of the Open Part of the Black Sea Relevant to Ecosystem Modeling / E. A. Shushkina [et al.] // Ecosystem Modeling as a Management Tool for the Black Sea. Vol. 1 / Eds. L. I. Ivanov, T. Oguz. Netherlands : Kluwer Academic Publishers, 1998. P. 311–326. (NATO Science Series 2 Environmental Security, vol. 47).
18. Lebedeva L. P., Shushkina E. A. The Model Investigation of the Black Sea Plankton Community Changes Caused by Mnemiopsis // Okeanologiya. 1994. Vol. 34, iss. 1. P. 79–87.
19. Oguz T., Murray J. W., Callahan A. E. Modeling redox cycling across the suboxic–anoxic interface zone in the Black Sea // Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers. 2001. Vol. 48, iss. 3. P. 761–787. [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(00\)00054-6](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(00)00054-6)
20. Simulation of annual plankton productivity cycle in the Black Sea by a one-dimensional physical-biological model / T. Oguz [et al.] // Journal of Geophysical Research: Oceans. 1996. Vol. 101, iss. C7. P. 16585–16599. <https://doi.org/10.1029/96JC00831>
21. Oguz T., Ducklow H. W., Malanotte-Rizzoli P. Modeling distinct vertical biogeochemical structure of the Black Sea: Dynamical coupling of the oxic, suboxic, and anoxic layers // Global Biogeochemical Cycles. 2000. Vol. 14, iss. 4. P. 1331–1352. <https://doi.org/10.1029/1999GB001253>

22. *Staneva J., Stanev E., Oguz T.* On the sensitivity of the planktonic cycle to physical forcing. Model study on the time variability of the black sea ecological system // *Ecosystem Modeling as a Management Tool for the Black Sea*. Vol. 2 / Eds. L. I. Ivanov, T. Oguz. Netherlands : Kluwer Academic Publishing, 1998. Vol. 2. P. 301–322. (NATO Sci. Partnership Sub-ser. 2, vol. 47).
23. *Grégoire M., Lacroix G.* Exchange processes and nitrogen cycling on the shelf and continental slope of the Black Sea basin // *Global Biogeochemical Cycles*. 2003. Vol. 17, iss. 2. 1073. <https://doi.org/10.1029/2002GB001882>
24. *Grégoire M., Friedrich J.* Nitrogen budget of the northwestern Black Sea shelf inferred from modeling studies and *in situ* benthic measurements // *Marine Ecology Progress Series*. 2004. Vol. 270. P. 15–39. <https://doi.org/10.3354/meps270015>
25. *Кубрякова Е. А., Кубряков А. А., Станичный С. В.* Влияние зимнего выхолаживания на вертикальное вовлечение вод и интенсивность цветения фитопланктона в Черном море // *Морской гидрофизический журнал*. 2018. Т. 34, № 3. С. 206–222. EDN VLPZDY. <https://doi.org/10.22449/0233-7584-2018-3-206-222>
26. *Oguz T., Merico A.* Factors controlling the summer *Emiliania huxleyi* bloom in the Black Sea: A modeling study // *Journal of Marine Systems*. 2006. Vol. 59, iss. 3–4. P. 173–188. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2005.08.002>
27. *Дорофеев В. Л., Коротаев Г. К., Сухих Л. И.* Моделирование эволюции экосистемы Черного моря в течение трех деkad (1971–2001 годы) // *Морской гидрофизический журнал*. 2012. № 3. С. 61–74. EDN TMJXER.
28. *Grégoire M., Soetaert K.* Carbon, nitrogen, oxygen and sulfide budgets in the Black Sea: A biogeochemical model of the whole water column coupling the oxic and anoxic parts // *Ecological Modelling*. 2010. Vol. 221, iss. 19. P. 2287–2301. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2010.06.007>
29. Populations of the red tide forming dinoflagellate *Noctiluca scintillans* (Macartney): A comparison between the Black Sea and the northern Adriatic Sea / A. S. Mikaelyan [et al.] // *Harmful Algae*. 2014. Vol. 33. P. 29–40. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2014.01.004>
30. *Konovalov S. K., Murray J. W.* Variations in the chemistry of the Black Sea on a time scale of decades (1960–1995) // *Journal of Marine Systems*. 2001. Vol. 31, iss. 1–3. P. 217–243. [https://doi.org/10.1016/S0924-7963\(01\)00054-9](https://doi.org/10.1016/S0924-7963(01)00054-9)
31. Современное представление о вертикальной гидрохимической структуре редокс-зоны Черного моря / Е. В. Якушев [и др.] // *Комплексные исследования северо-восточной части Черного моря*. Москва : Наука, 2002. С. 119–133.
32. Processes controlling the redox budget for the oxic/anoxic water column of the Black Sea / S. K. Konovalov [et al.] // *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. 2006. Vol. 53, iss. 17–19. P. 1817–1841. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2006.03.013>
33. *Kubryakova E. A., Korotaev G. K.* Influence of vertical motions on maintaining the nitrate balance in the Black Sea based on numerical simulation // *Oceanology*. 2016. Vol. 56, iss. 1. P. 25–35. <https://doi.org/10.1134/S0001437016010082>
34. Temporal scales of variability in the Mediterranean Sea ecosystem: Insight from a coupled model / V. Di Biagio [et al.] // *Journal of Marine Systems*. 2019. Vol. 197. 103176. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2019.05.002>
35. *Edman M. K., Anderson L. G.* Effect on pCO₂ by phytoplankton uptake of dissolved organic nutrients in the Central and Northern Baltic Sea, a model study // *Journal of Marine Systems*. 2014. Vol. 139. P. 166–182. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2014.06.004>
36. Hydrodynamical and biogeochemical spatiotemporal variability in the White Sea: A modeling study / I. Chernov [et al.] // *Journal of Marine Systems*. 2018. Vol. 187. P. 23–35. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2018.06.006>
37. *Chernov I., Tolstikov A.* The White Sea: Available Data and Numerical Models // *Geosciences*. 2020. Vol. 10, iss 11. 463. <https://doi.org/10.3390/geosciences10110463>

38. Мизюк А. И., Коротаев Г. К. Черноморские внутритропикночные линзы по результатам численного моделирования циркуляции бассейна // Известия Российской академии наук. Физика атмосферы и океана. 2020. Т. 56, № 1. С. 112–122. EDN MHXSSO.
39. Kubryakov A. A., Mizyuk A. I., Stanichny S. V. Stationarity and separation of the Sevastopol eddies in the Black Sea: The role of eddy-topographic interaction and submesoscale dynamics // Journal of Marine Systems. 2024. Vol. 241. 103911. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2023.103911>
40. Долгопериодная изменчивость термохалинных характеристик Азовского моря на основе численной вихреразрешающей модели / А. И. Мизюк [и др.] // Морской гидрофизический журнал. 2019. Т. 35, № 5. С. 496–510. EDN XHZXAR. <https://doi.org/10.22449/0233-7584-2019-5-496-510>
41. Трехмерная идентификация синоптических вихрей Черного моря по расчетам численной модели NEMO / А. А. Кубряков [и др.] // Морской гидрофизический журнал. 2018. Т. 34, № 1. С. 20–28. EDN YWNTQU. <https://doi.org/10.22449/0233-7584-2018-1-20-28>
42. The ERA5 global reanalysis / H. Hersbach [et al.] // Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society. 2020. Vol. 146, iss. 730. P. 1999–2049. <https://doi.org/10.1002/qj.3803>
43. Vichi M., Pinardi N., Masina S. A generalized model of pelagic biogeochemistry for the global ocean ecosystem. Part I: Theory // Journal of Marine Systems. 2007. Vol. 64, iss. 1–4. P. 89–109. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2006.03.006>
44. Маньковский В. И., Соловьев М. В. Климатические карты гидрооптических характеристик Черного моря в период 1922–1985 гг. // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. 2003. № 8. С. 23–47. EDN ZAQMQH.
45. Jassby A. D., Platt T. Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton // Limnology and Oceanography. 1976. Vol. 21, iss. 4. P. 540–547. <https://doi.org/10.4319/lo.1976.21.4.0540>
46. On the coupling of benthic and pelagic biogeochemical models / K. Soetaert [et al.] // Earth-Science Reviews. 2000. Vol. 51, iss. 1–4. P. 173–201. [https://doi.org/10.1016/S0012-8252\(00\)00004-0](https://doi.org/10.1016/S0012-8252(00)00004-0)
47. Seasonal and Inter-Annual Variability of the Phytoplankton Dynamics in the Black Sea Inner Basin / S. Miladinova [et al.] // Oceans. 2020. Vol. 1, iss. 4. P. 251–273. <https://doi.org/10.3390/oceans1040018>
48. Kawamiya M., Kishi M. J., Suginozono N. An ecosystem model for the North Pacific embedded in a general circulation model: Part I: Model description and characteristics of spatial distributions of biological variables // Journal of Marine Systems. 2000. Vol. 25, iss. 2. P. 129–157. [https://doi.org/10.1016/S0924-7963\(00\)00012-9](https://doi.org/10.1016/S0924-7963(00)00012-9)
49. An iron-based ecosystem model of the central equatorial Pacific / C. L. Leonard [et al.] // Journal of Geophysical Research: Oceans. 1999. Vol. 104, iss. C1. P. 1325–1341. <https://doi.org/10.1029/1998JC900049>
50. Variability of Photosynthetic Parameters of the Surface Phytoplankton in the Black Sea / Z. Z. Finenko [et al.] // Oceanology. 2002. Vol. 42, iss. 1. P. 53–67.
51. Biogeochemical modelling of the tropical Pacific Ocean. I: Seasonal and interannual variability / J. R. Christian [et al.] // Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography. 2001. Vol. 49, iss. 1–3. P. 509–543. [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(01\)00110-2](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(01)00110-2)
52. Baretta-Bekker J. G., Baretta J. W., Rasmussen E. K. The microbial food web in the European Regional Seas Ecosystem Model // Netherlands Journal of Sea Research. 1995. Vol. 33, iss. 3–4. P. 363–379. [https://doi.org/10.1016/0077-7579\(95\)90053-5](https://doi.org/10.1016/0077-7579(95)90053-5)
53. Modelling the dynamics of the North Sea's Mesozooplankton / N. Broekhuizen [et al.] // Netherlands Journal of Sea Research. 1995. Vol. 33, iss. 3–4. P. 381–406. [https://doi.org/10.1016/0077-7579\(95\)90054-3](https://doi.org/10.1016/0077-7579(95)90054-3)
54. Phytoplankton Growth Rate and Zooplankton Grazing in the Western Part of the Black Sea in the Autumn Period / L. V. Stel'makh [et al.] // Oceanology. 2009. Vol. 49, iss. 1. P. 83–92. <https://doi.org/10.1134/S000143700901010X>

55. *Stelmakh L., Georgieva E.* Microzooplankton: The Trophic Role and Involvement in the Phytoplankton Loss and Bloom-Formation in the Black Sea // *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2014. Vol. 14. P. 955–964. http://dx.doi.org/10.4194/1303-2712-v14_4_15
56. Microzooplankton Grazing Impact on Phytoplankton Blooms in the Coastal Seawater of the Southern Crimea (Black Sea) / L. V. Stelmakh [et al.] // *International Journal of Marine Science*. 2013. Vol. 3, iss. 15. P. 121–127. <https://doi.org/10.5376/ijms.2013.03.0015>
57. Calibration and validation of a one-dimensional complex marine biogeochemical flux model in different areas of the northern Adriatic shelf / M. Vichi [et al.] // *Annales Geophysicae*. 2003. Vol. 21, iss. 1. P. 413–436. <https://doi.org/10.5194/angeo-21-413-2003>.
58. *Vichi M., Ruardij P., Baretta J. W.* Link or sink: a modelling interpretation of the open Baltic biogeochemistry // *Biogeosciences*. 2004. Vol. 1. P. 79–100. <https://doi.org/10.5194/bgd-1-219-2004>
59. *Tyrrell T., Merico A.* *Emiliana huxleyi*: bloom observations and the conditions that induce them // *Coccolithophores* / Eds. H. R. Thierstein, J. R. Young. Berlin, Heidelberg : Springer, 2004. P. 75–97. https://doi.org/10.1007/978-3-662-06278-4_4
60. *Benner L., Passow U.* Utilization of organic nutrients by coccolithophores // *Marine Ecology Progress Series*. 2010. Vol. 404. P. 21–29. <https://doi.org/10.3354/meps08474>
61. *Godrijan J., Drapeau D., Balch W. M.* Mixotrophic uptake of organic compounds by coccolithophores // *Limnology and Oceanography*. 2020. Vol. 65, iss. 6. P. 1410–1421. <https://doi.org/10.1002/lno.11396>
62. *De Lange H. J., Morris D. P., Williamson C. E.* Solar ultraviolet photodegradation of DOC may stimulate freshwater food webs // *Journal of Plankton Research*. 2003. Vol. 25, iss. 1. P. 111–117. <https://doi.org/10.1093/plankt/25.1.111>
63. *Weiss R. F.* The solubility of nitrogen, oxygen and argon in water and seawater // *Deep Sea Research and Oceanographic Abstracts*. 1970. Vol. 17, iss. 4. P. 721–735. [https://doi.org/10.1016/0011-7471\(70\)90037-9](https://doi.org/10.1016/0011-7471(70)90037-9)
64. Analysis of the water column oxic/anoxic interface in the Black and Baltic seas with a numerical model / E. V. Yakushev [et al.] // *Marine Chemistry*. 2007. Vol. 107, iss. 3. P. 388–410. <https://doi.org/10.1016/j.marchem.2007.06.003>
65. *Дорофеев В. Л., Сухих Л. И.* Оценка влияния циркуляции в Черном море на потоки биогенов с шельфа в центральную часть на основе результатов реанализа // *Моря России: фундаментальные и прикладные исследования : тезисы докладов Всероссийской научной конференции*. Севастополь, 2019. С. 70. EDN AQWOBZ.
66. Банк океанографических данных Морского гидрофизического института: информационные ресурсы для поддержки исследований прибрежной зоны Черного моря / А. Х. Халиулин [и др.] // *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря*. 2016. № 1. С. 89–95. EDN VUYZPJ.
67. 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>
68. 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>
69. *Свищев С. В., Кубряков А. А.* Влияние зимнего выхолаживания на межгодовую изменчивость вертикального распределения кислорода в Черном море по данным буев Био-Арго // *Океанология*. 2022. Т. 62, № 2. С. 173–185. EDN LQUUYS. <https://doi.org/10.31857/S0030157422020162>
70. *Kubryakova E. A., Kubryakov A. A., Mikaelyan A. S.* Winter coccolithophore blooms in the Black Sea: Interannual variability and driving factors // *Journal of Marine Systems*. 2021. Vol. 213. 103461. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2020.103461>

71. 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. EDN AIEJPU. <https://doi.org/10.22449/0233-7584-2019-5-449-468>
72. *Стельмах Л. В.* Эколого-физиологические основы развития весеннего «цветения воды» кокколитофоридой *Emiliania huxleyi* в Черном море // Системы контроля окружающей среды. 2018. Вып. 13. С. 85–92. EDN YIWYJV. <https://doi.org/10.33075/2220-5861-2018-3-85-92>
73. *Ведерников В. И., Демидов А. Б.* Первичная продукция и хлорофилл в глубоководных районах Черного моря // Океанология. 1993. Т. 33, № 2. С. 229–235.
74. Dynamics of the deep chlorophyll maximum in the Black Sea as depicted by BGC-Argo floats / F. Ricour [et al.] // Biogeosciences. 2021. Vol. 18. P. 755–774. <https://doi.org/10.5194/bg-18-755-2021>

Об авторах:

Лишаев Павел Николаевич, научный сотрудник, отдел динамики океанических процессов, лаборатория численного моделирования динамики физических и биогеохимических процессов в морских средах, ФГБУН ФИЦ МГИ (299011, Россия, г. Севастополь, ул. Капитанская, д. 2), кандидат физико-математических наук, **SPIN-код: 2241-1505, Scopus Author ID: 57193071072, WoS ResearcherID: A-7770-2019, ORCID ID: 0000-0002-5259-3309**, pavellish@mail.ru

Кубрякова Елена Адилловна, старший научный сотрудник, отдел динамики океанических процессов, лаборатория численного моделирования динамики физических и биогеохимических процессов в морских средах, ФГБУН ФИЦ МГИ (299011, Россия, г. Севастополь, ул. Капитанская, д. 2), кандидат физико-математических наук, **SPIN-код: 7946-8985, Scopus Author ID: 57188747330, WoS ResearcherID: G-1433-2014, ORCID ID: 0000-0001-6071-1881**, elena_kubryakova@mail.ru

Кубряков Арсений Александрович, заместитель директора по научной работе, ФГБУН ФИЦ МГИ (299011, Россия, г. Севастополь, ул. Капитанская, д. 2), доктор физико-математических наук, **SPIN-код: 4371-8879, Scopus Author ID: 37072750100, WoS ResearcherID: F-8921-2014, ORCID ID: 0000-0003-3561-5913**, arskubr@yandex.ru