


«Цветение» фитопланктона в поверхностном слое глубоководной части Черного моря: анализ методов и результатов исследования по спутниковым данным

О. А. Юнев¹, , В. В. Суслин¹, В. Н. Белокопытов¹, Я. Карстенсен²

¹ Морской гидрофизический институт РАН, Севастополь, Россия

² Орхусский университет, Роскилле, Дания

 yunevoleg@gmail.com

Поступила в редакцию 27.10.2025; одобрена после рецензирования 04.12.2025;
принята к публикации 16.03.2026.

Аннотация

Цель. Цель работы – анализ исследований «цветения» фитопланктона в глубоководной части Черного моря по спутниковым биооптическим данным, полученным с помощью различных алгоритмов. Спутниковые данные используются по причине отсутствия мониторинговых программ *in situ* в этом районе для изучения пространственно-временных изменений «цветения» фитопланктона, однако применение различных алгоритмов приводит к противоречивым выводам. Настоящий анализ обобщает имеющиеся результаты.

Методы и результаты. В проанализированных публикациях исследования «цветения» фитопланктона эволюционировали от использования концентрации хлорофилла *a* (X_{La}), полученной по спутниковым данным (X_{Lsp}), к использованию биомассы фитопланктона в единицах углерода (C), также вычисляемой по спутниковым данным (C_{sp}), которая базируется на концентрации X_{Lsp} и сезонных изменениях отношения углерода к хлорофиллу *a* ($C : X_{La}$), измеренного *in situ*. Определение концентрации X_{Lsp} в Черном море по стандартным алгоритмам NASA (OC2, OC4) приводит к ошибкам до 500 % и требует разработки региональных алгоритмов, учитывающих специфику формирования биооптических параметров в данном бассейне. Итерационный статистический алгоритм выделяет «цветения» как выбросы, превышающие 99-й процентиль базовой сезонной биомассы. Отношение $C : X_{La}$ меняется от 46 (февраль) до 195 (сентябрь). Сезонный максимум смещается с декабря – января, характерного для концентрации X_{Lsp} , к сентябрю – ноябрю, характерному для биомассы C_{sp} , т. е. к фактическим срокам «цветения» фитопланктона в глубоководной части Черного моря. Пороговые критерии «цветения» различаются по месяцам: 90 (август), 120 (сентябрь) и 105 мг $C \cdot м^{-3}$ (октябрь – ноябрь). В постэвтрофикационный период (с середины 1990-х гг.) биомасса фитопланктона снизилась, зимне-весенние «цветения» исчезли.

Выводы. Существенное различие сезонной динамики концентрации X_{Lsp} и биомассы фитопланктона C_{sp} свидетельствует о том, что концентрация X_{Lsp} для периода работы спутниковых сканеров цвета *SeaWiFS* и *MODIS-Aqua/Terra* (для постэвтрофикационного периода) не является приемлемым индикатором биомассы и не может быть использована для исследований закономерностей «цветений» фитопланктона и их механизмов. Одним из решений этой проблемы является пересчет концентрации X_{Lsp} в биомассу C_{sp} с использованием отношения $C : X_{La}$ и применение алгоритма с итерационным выделением «цветений».

Ключевые слова: обзор предметного поля, концентрация хлорофилла *a*, биомасса фитопланктона, сезонные изменения, межгодовые изменения, долговременные изменения, цветение фитопланктона, итерационный алгоритм, Черное море, региональные биооптические алгоритмы, спутниковые методы

Благодарности: мы благодарим двух анонимных рецензентов за конструктивные замечания. Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБУН ФИЦ МГИ по темам: 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» и FNNN-2024-0014 «Фундаментальные исследования процессов взаимодействия в системе океан-атмосфера, формирующих изменчивость физического состояния морской среды на различных пространственно-временных масштабах». Якоб Карстенсен получил финансирование по Европейскому проекту the Horizon Europe project ОВАМА-NEXT (Grant no. 101091642).

Для цитирования: «Цветение» фитопланктона в поверхностном слое глубоководной части Черного моря: анализ методов и результатов исследования по спутниковым данным / О. А. Юнев [и др.] // Морской гидрофизический журнал. 2026. Т. 42, № 3. С. 467–482. EDN ZHJBMI.


Review article

Phytoplankton Blooms in the Surface Layer of the Deep-Open Black Sea: Analysis of Methods and Research Results Based on Satellite Data

O. A. Yunev¹, , V. V. Suslin¹, V. N. Belokopytov¹, J. Carstensen²

¹ Marine Hydrophysical Institute, Russian Academy of Sciences, Sevastopol, Russia

² Aarhus University, Roskilde, Denmark

 yunevoleg@gmail.com

Abstract

Purpose. The purpose of the article is to analyze the studies of phytoplankton blooms in the deep-open Black Sea based on satellite bio-optical data obtained using various algorithms. Satellite data are used due to the lack of *in situ* monitoring programs for studying the spatiotemporal variations of phytoplankton blooms in this region, and the use of different algorithms results in conflicting conclusions. The presented analysis summarizes the available results.

Methods and Results. The examined publications have demonstrated the evolution of research on phytoplankton blooms in the deep-open Black Sea from the application of satellite-derived chlorophyll *a* concentration (Chl_{sat}) to the use of satellite-derived phytoplankton biomass in carbon units (C_{sat}). C_{sat} is obtained from Chl_{sat} concentration data and *in situ* seasonal changes in the carbon-to-chlorophyll *a* ratio ($C : Chl_a$). Determination of Chl_{sat} concentration in the Black Sea using standard NASA algorithms (*OC2* and *OC4*) results in errors of up to 500% and requires the development of regional algorithms, which take into account the specificity of bio-optical parameters in the given basin. The iterative statistical algorithm identifies the blooms as biomass outliers exceeding the 99th percentile of the base seasonal values. The $C : Chl_a$ ratio varies from 46 (February) to 195 (September). The seasonal maximum shifts from December–January, typical of Chl_{sat} concentration, to September–November, typical of C_{sat} biomass, i.e., to the actual timing of phytoplankton bloom in the deep-open Black Sea. Bloom thresholds vary by month: 90 (August), 120 (September), and 105 mg C·m⁻³ (October–November). During the post-eutrophication period (since the mid-1990s), the phytoplankton biomass decreased, and winter-spring blooms disappeared.

Conclusions. The significant difference in the seasonal dynamics of Chl_{sat} concentration and C_{sat} biomass indicates that satellite-derived chlorophyll *a* concentration corresponding to the period of operation of the *SeaWiFS* and *MODIS-Aqua/Terra* ocean color satellite scanners (the post-eutrophication period) is not an acceptable indicator of biomass and cannot be used for studying the patterns of phytoplankton bloom and their mechanisms. One of the solutions to this problem consists in recalculating Chl_{sat} concentration into C_{sat} biomass using the $C : Chl_a$ ratio and the algorithm with iterative bloom event extraction.

Keywords: subject field overview, chlorophyll *a* concentration, phytoplankton biomass, seasonal changes, interannual changes, long-term changes, phytoplankton bloom, iterative algorithm, Black Sea, regional bio-optical algorithms, satellite methods

Acknowledgements: The authors are grateful to two anonymous reviewers for their constructive comments. The work was carried out within the framework of state assignments of FSBSI FRC MHI FNNN-2024-0012 “Analysis, diagnosis and forecast of the state of hydrophysical and hydrochemical fields of marine water areas based on mathematical modeling using the data from remote and contact measurement methods“ and FNNN-2024-0014 “Fundamental studies of interaction processes in the sea—air system that form the physical state variability of the marine environment at various spatial and temporal scales“. J. Carstensen received funding through the Horizon Europe project OBAMA-NEXT (Grant No. 101091642).

For citation: Yunev, O.A., Suslin, V.V., Belokopytov, V.N. and Carstensen, J., 2026. Phytoplankton Blooms in the Surface Layer of the Deep-Open Black Sea: Analysis of Methods and Research Results Based on Satellite Data. *Physical Oceanography*, 33(3), pp. 501-515.

Введение

«Цветение» фитопланктона – природное явление, известное с древних времен [1]. Оно может происходить регулярно (например, весеннее «цветение» в Северной Атлантике [2]) или эпизодически в течение года, как на черноморском северо-западном шельфе до начала 1970-х гг. [3]. С началом антропогенной эвтрофикации во второй половине XX столетия увеличенное поступление биогенных веществ (главным образом с речным стоком) в морские экосистемы, включая Черное море, существенно повысило частоту и интенсивность «цветения» фитопланктона в прибрежных водах [4–11]. Это приводит к значительному увеличению биомассы водорослей, а ее последующее отмирание – к интенсификации поступления взвешенного органического вещества из зоны фотосинтеза в более глубокие слои, где происходит его бактериальная деструкция. Как следствие, в этих слоях уменьшается концентрация растворенного в воде кислорода, что способствует возникновению в придонном слое на шельфе гипоксии (концентрация кислорода в морской воде становится менее $2,0 \text{ мл} \cdot \text{л}^{-1}$), крайне негативно влияющей на состояние как пелагических, так и бентосных организмов (так называемые заморные явления) [4].

Другим негативным следствием антропогенной эвтрофикации в прибрежных водах западной и северо-западной частей Черного моря стало значительное увеличение частоты и интенсивности «красных приливов» – «цветений» токсичных динофлагеллят, вызывающих изменение цвета морской воды и приводящих к массовой гибели рыб, беспозвоночных, птиц и млекопитающих [4, 11]. Для исследования этого явления в прибрежных районах Черного моря в дополнение к определениям *in situ* привлекались дистанционные методы, а именно аэрометоды [12–14]. Наблюдатель на борту самолета мог видеть из воздуха разлив речных вод по морской поверхности, зоны «красных приливов», наносить эти наблюдения на карту и передавать информацию на борт научно-исследовательского судна, которое отправлялось точно по присланным координатам для исследования района «цветения» по всей цепочке экологических процессов – от гидрологии и гидрохимии до гидробиологии. В настоящее время эстафету аэрометодов для исследования прибрежных районов приняли на себя малые беспилотные летательные аппараты (малые БПЛА) [15]. Значительно меньшая стоимость по сравнению с использованием самолетов и высокие функциональные характеристики БПЛА позволяют им занять одно из ключевых мест в современных прибрежных биологических исследованиях.

В глубоководной части Черного моря для исследования «цветений» фитопланктона долгое время были доступны только немногочисленные определения *in situ* биомасс отдельных видов водорослей, которые идентифицировались авторами как «цветение» на основании того, что они превышали в несколько раз биомассу остальных водорослей (например, «цветение» диатомовых водорослей *Nitzschia delicatissima* [16] и *Nitzschia delicatula* [17]). Прогрессом в исследованиях пространственно-временных изменений характеристик фитопланктона и механизмов, обеспечивающих его интенсивное развитие в этой части Черного моря, стало использование концентрации хлорофилла *a* (X_{La}), рассчитанной по спутниковым оптическим данным (X_{Lsp}), которая традиционно рассматривалась как приемлемый косвенный показатель биомассы фитопланктона [18, 19]. Высокая пространственно-временная дискретность измерения X_{Lsp} предоставляла возможность использовать статистические методы для анализа этих данных. Однако определение самого явления «цветения» часто основывалось на субъективных, различающихся и произвольных критериях, что существенно влияло на результаты и выводы исследований [20]. Как будет видно из настоящего анализа исследований «цветения» фитопланктона в Черном море, эта ситуация в большинстве случаев сохраняется до настоящего времени.

Существует общепринятое качественное определение «цветения»: «„Цветение водорослей“ есть просто всплеск роста фитопланктона, который ведет к увеличению его биомассы» [21, с. 83]. Однако качественные описания («исключительное», «необычное» или «аномальное») не имеют количественного выражения, что приводит к широко распространенной путанице в определении явления [22]. Так, количественные пороговые критерии исключительного «цветения» фитопланктона в [23], превышающие значение концентрации X_{La} $100 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$, неприемлемы для мезотрофных и олиготрофных вод.

Итерационный алгоритм [24], основанный на выводе Международного совета по исследованию моря (ICES) 1984 г. о том, что «цветением» является отклонение от нормального цикла биомассы фитопланктона [25], позволяет объективно выделять случаи «цветения» как выбросы, превышающие 99-й процентиль интервала прогнозирования для базовых сезонных изменений. Применение этого алгоритма исключает субъективные и произвольные пороговые критерии для количественной оценки «цветения»: случаи этого явления выделяются из данных о биомассе фитопланктона статистически, независимо от региональных и сезонных масштабов изменений биомассы. Итерационный алгоритм успешно применялся для исследования «цветения» фитопланктона по мониторинговым данным *in situ* о концентрации хлорофилла *a* и биомассе фитопланктона в различных районах Балтийского моря [24, 26], а также в восьми прибрежных регионах Северной Америки и Европы [27].

Целью настоящей работы является анализ исследований «цветения» фитопланктона в глубоководной части Черного моря, которые эволюционировали от использования концентрации X_{Lsp} , полученной по различным алгоритмам, базировавшимся вначале на океанических, затем на черноморских данных (исследования до 2021 г.), до использования биомассы фитопланктона, полученной по спутниковым данным (начиная с 2021 г.).

Материалы и методы

В обзоре проанализированы опубликованные работы, посвященные спутниковым исследованиям «цветения» фитопланктона в глубоководной части Черного моря. Временной охват включает период от появления данных радиометра *CZCS (Coastal Zone Color Scanner)* (1978–1986 гг.) до публикаций 2025 г. Рассмотрены исследования, использующие данные радиометра *CZCS* и алгоритмы, разработанные для него; данные сканера *SeaWiFS (Sea-viewing Wide Field-of-view Sensor)* и *MODIS-Aqua/Terra*, обработанные по стандартным алгоритмам Национального управления по авиации и исследованию космического пространства США (англ. *National Aeronautics and Space Administration, NASA*) (*OC2, OC4*); региональные алгоритмы для Черного моря (алгоритм МГИ РАН [28, 29] и алгоритм ИО РАН [30, 31]); переход от концентрации $X_{лсп}$ к биомассе фитопланктона в единицах углерода ($C_{сп}$), вычисляемой по концентрации $X_{лсп}$ и с использованием сезонных отношений углерода к хлорофиллу a ($C : X_{ла}$), полученных *in situ* [32, 33]; итерационный статистический алгоритм выделения «цветений» [24].

Анализ проведен на основе публикаций, приведенных в списке литературы, без формализованной оценки качества, что соответствует задачам обзора предметного поля.

Результаты

Исследования «цветений» фитопланктона до 2021 г.

Работы по данным CZCS (1978–1986). Первые исследования сезонных и межгодовых изменений концентрации $X_{лсп}$ в поверхностном слое Черного моря [34–36] проводились с использованием алгоритма *CZCS*, основанного на эмпирических уравнениях, рассчитанных путем применения статистической регрессии для набора данных «яркость – концентрация хлорофилла a », полученных в Мексиканском заливе, а также вблизи западного и восточного побережья США [37]. Рассчитанные по этому алгоритму значения концентрации $X_{лсп}$ в глубоководной части Черного моря для холодного сезона (октябрь – апрель), которые превышали в несколько раз концентрации для теплого сезона (май – сентябрь), объяснялись авторами [34–36] как результат зимне-весенних «цветений» фитопланктона. По их мнению, это подтверждалось высокой биомассой диатомовой водоросли *Nitzschia delicatula*, полученной *in situ* в поверхностном слое в феврале – марте 1991 г. [38].

Начало работы SeaWiFS и использование стандартных алгоритмов NASA. После десятилетнего перерыва (с 1986 г.) в работе радиометров, предоставляющих данные о концентрации $X_{лсп}$, в сентябре 1997 г. начал работать *SeaWiFS*. Для получения $X_{лсп}$ в *NASA* разработаны два стандартных биооптических алгоритма – *OC2* [39] и *OC4* [40]. *OC2* – эмпирическое уравнение кубического полинома, связывающее коэффициент яркости моря (R_{rs}) на двух спектральных длинах волн (λ) (490 и 555 нм) с измеренными *in situ* значениями концентрации $X_{ла}$; *OC4* также является эмпирическим уравнением, связывающим R_{rs} с $X_{ла}$, но полинома четвертого порядка, в котором используются четыре длины волны λ : 443, 490, 510 и 555 нм.

Автор первого исследования сезонного хода концентрации $X_{лсп}$ в поверхностном слое глубоководной части Черного моря с сентября 1997 г. по

март 2000 г. [41] использовал старый CZCS-алгоритм и также выделял для каждого сезонного цикла в течение трехлетнего периода два периода: теплый с низкими значениями $X_{лсп}$ и холодный с высокими. Он отметил, что холодный сезон 1998/1999 гг. отличался более высокими значениями $X_{лсп}$ в течение более продолжительного периода, и сделал вывод о необычно интенсивном «цветении» фитопланктона с осени 1998 по весну 1999 г. Однако этот вывод не соответствовал данным *in situ* [42] и был скорректирован автором работы [43] только после обработки спутниковых данных с учетом региональных атмосферных условий, т. е. после атмосферной коррекции концентрация $X_{лсп}$ стала близкой к концентрации, полученной *in situ* [42].

В последующих работах [44–50] для исследования сезонной и межгодовой изменчивости $X_{лсп}$ в глубоководной части Черного моря уже использовались данные радиометров *SeaWiFS* и *MODIS-Aqua/Terra*, обработанные по алгоритмам *NASA* [39, 40]. Однако полученные результаты также не соответствовали данным измерений *in situ*. Наиболее показательным примером является исследование, в котором высокие значения $X_{лсп}$, рассчитанные по алгоритмам *NASA* в поверхностном слое глубоководной части Черного моря в конце августа 2015 г. ($\sim 5 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$ и выше), сохранявшиеся до ноября, интерпретированы авторами как аномальное «цветение» фитопланктона, которое охватывало почти всю восточную часть бассейна в течение более трех месяцев и было вызвано «действием нескольких последовательных сильных штормов, которые усиливали эффект друг друга» [48, с. 22].

Если подробно не анализировать сложившиеся после середины 1990-х гг. по настоящее время метеорологические, физические и гидрохимические условия в глубоководной части Черного моря, от которых зависят характеристики фитопланктона и прежде всего его биомасса и частота «цветения» [51], то можно привести по крайней мере два хорошо известных (на момент публикации исследования [48]) факта, указывающих на ошибочность получения столь высоких значений $X_{лсп}$ в поверхностном слое глубоководной части Черного моря ($\sim 5 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$ и выше) и, соответственно, на ошибочность сделанного авторами вывода.

Во-первых, согласно данным о многолетних изменениях концентрации $X_{ла}$ в поверхностном слое глубоководной части Черного моря с мая по сентябрь [51, 52], полученной *in situ* стандартными методами в различных причерноморских странах, даже на пике антропогенной эвтрофикации в июле 1992 г. значения $X_{ла}$ не превышали $2,4\text{--}2,5 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$, в среднем $(1,0 \pm 0,7) \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$. Высокие значения $X_{ла}$ ($5 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$ и выше) в поверхностном слое в летне-осенний сезон после середины 1990-х гг. зафиксированы только на внутреннем шельфе (глубины менее 50 м) перед устьем р. Дунай [53]. Постоянное поступление биогенных веществ со стоком р. Дунай на внутренний шельф даже в постэвтрофикационном периоде несоизмеримо выше, чем предполагаемое авторами [48] поступление биогенных веществ в поверхностный слой из нижележащих слоев в глубоководной части Черного моря, которое было следствием нескольких последовательных сильных штормов в августе 2015 г. и обеспечило, по мнению авторов, аномальное «цветение» фитопланктона в этой части Черного моря в течение последующих трех месяцев.

Во-вторых, уже в конце 1990-х – начале 2000-х гг. были опубликованы результаты исследований, посвященных применению эмпирических уравнений *OC2* и *OC4*, разработанных для океанических вод 1-го типа (*Case 1 waters*) [39, 40], к водам 2-го типа (*Case 2 waters*), включая черноморские, имеющим отличную от океанических вод связь между коэффициентом адсорбции пигментами фитопланктона и окрашенным органическим веществом [54–57]. Эти исследования показали, что такое использование обычно приводит к существенным ошибкам – до 500 % и выше. Стандартные алгоритмы *NASA OC2* и *OC4* применимы только для океанических вод (*OC* – *Ocean Color chlorophyll algorithms*), что неоднократно подчеркивалось в отчетах *IOCCG* (*International Ocean Colour Coordinating Group*) [18, 58, 59].

Региональные алгоритмы для Черного моря. Единственным решением данной проблемы, как отмечается во всех цитируемых выше статьях и отчетах, является разработка биооптических алгоритмов для получения концентрации $X_{L_{cp}}$, которые учитывали бы специфику формирования биооптических параметров в конкретном регионе. Первый региональный алгоритм для черноморских данных 1978–1986 гг. [60] представлял собой регрессионные уравнения прямого сравнения данных о концентрации $X_{L_{cp}}$, полученных по алгоритму *CZCS* [37], и данных, измеренных *in situ*. Регрессионные уравнения были рассчитаны для шести субрегионов Черного моря (включая различные районы шельфа и глубоководной части моря) и учитывали различия между субрегионами и сезонами. Полученные новые значения концентрации $X_{L_{cp}}$ позволили оценить ее пространственно-сезонные изменения в Черном море в среднем за период 1978–1986 гг., но не могли быть использованы для исследования «цветений» фитопланктона из-за низкого качества данных *CZCS* в отношении их пространственно-временного покрытия черноморской акватории.

В дальнейшем для радиометров *SeaWiFS* и *MODIS-Aqua/Terra* были разработаны региональные алгоритмы расчета концентрации $X_{L_{cp}}$ в Черном море: алгоритм МГИ (Морской гидрофизический институт, Севастополь) [28, 29], алгоритм ИО (Институт океанологии им. П. П. Ширшова, Москва) [30, 31]. Эти алгоритмы учитывают специфику формирования биооптических параметров в Черном море. С использованием данных о концентрации $X_{L_{cp}}$, полученных по региональным биооптическим алгоритмам МГИ и ИО, были проведены исследования ее сезонной и межгодовой динамики, а также механизмов «цветения» фитопланктона в глубоководной части Черного моря [61–63]. Эти исследования выявили два характерных максимума $X_{L_{cp}}$: основной зимне-весенний пик в феврале – марте и менее выраженный осенний в ноябре. Полученные пики были интерпретированы авторами как «цветение» водорослей на основе предположения, что пики $X_{L_{cp}}$ соответствуют максимумам биомассы фитопланктона и отражают его «цветение». Авторы [61–63] также предложили различные механизмы, способствующие интенсивному развитию фитопланктона в ноябре и феврале – марте, основываясь на предположении, что питательные вещества поступают в эвфотический слой с глубинными водами в результате эрозии сезонного термоклина (ноябрь) или зимней конвекции (февраль – март).

В настоящей работе не рассматриваются подробно результаты, полученные с использованием концентрации $X_{L_{cp}}$ по региональным алгоритмам [61–

63], поскольку проведенные позже исследования [32, 33], базирующиеся не на $X_{лсп}$, а на биомассе фитопланктона, полученной по спутниковым данным ($C_{сп}$), кардинально изменили сложившиеся представления о ее сезонности и сезонности «цветений» фитопланктона, а также о механизмах, способствующих этим «цветениям» в глубоководной части Черного моря.

Исследования «цветений» фитопланктона начиная с 2021 г. (переход к биомассе фитопланктона)

В работах [32, 33] для получения биомассы фитопланктона использовалась концентрация $X_{лсп}$, рассчитанная, как и в [61], по региональному алгоритму МГИ [28, 29], а также полученные *in situ* данные о сезонных изменениях $C : X_{ла}$. Основой алгоритма МГИ является использование R_{rs} , измеренного на трех длинах волн λ (490, 510, 555 нм для *SeaWiFS* и 488, 531, 547 нм для сканеров *MODIS-Aqua/Terra*), и их отношений, так называемых спектрально-канальных отношений I_λ ($I_{490} = R_{rs}(510)/R_{rs}(490)$ и $I_{510} = R_{rs}(555)/R_{rs}(510)$ для *SeaWiFS*; $I_{488} = R_{rs}(531)/R_{rs}(488)$ и $I_{531} = R_{rs}(547)/R_{rs}(531)$ для *MODIS-Aqua/Terra*). Использование трех R_{rs} и двух спектрально-канальных отношений для каждого спутникового цветового сканера позволяет разделять поглощение, связанное с фитопланктонной составляющей и составляющей окрашенного органического вещества в общем коэффициенте показателя поглощения света, и оценить связь фитопланктонной составляющей (a_{ph}) на длине волны 490 нм ($a_{ph}(490)$) с концентрацией $X_{ла}$, измеренной *in situ*.

Использование $C : X_{ла}$ для пересчета $X_{лсп}$ в биомассу фитопланктона ($C_{сп}$) в работах [32, 33] было мотивировано: 1) существенными сезонными изменениями $C : X_{ла}$ в зависимости от видового состава фитопланктона, интенсивности света и концентрации биогенных веществ в среде [64, 65]; 2) выраженной сезонностью этих факторов в глубоководной части Черного моря [66]; 3) трехшестикратным увеличением этого соотношения летом, по сравнению с зимой, на черноморском шельфе [67].

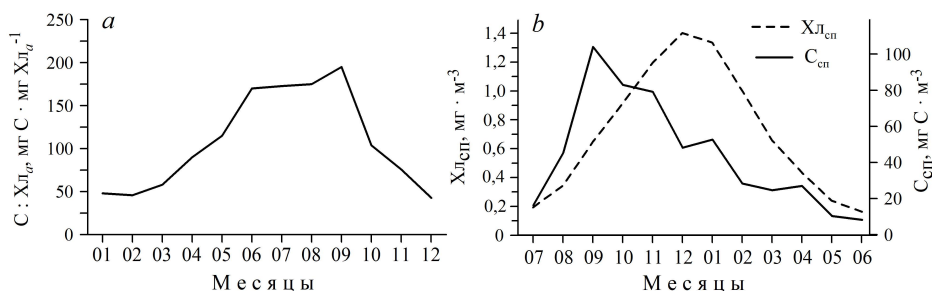
Исследования [32, 33] показали, что:

1) отношение $C : X_{ла}$ в глубоководной части Черного моря имеет одно-модальный характер и меняется от 46 (в среднем за февраль) до 195 (в среднем за сентябрь) (рис. 1, *a*), т. е. близко к шельфовым данным [67];

2) применение полученных сезонных величин $C : X_{ла}$ (рис. 1, *a*) к концентрации $X_{лсп}$ и использование итерационного алгоритма [24] позволило получить данные о сезонных изменениях «цветения» и базовых величин $C_{сп}$ в глубоководной части Черного моря и сравнить биомассу фитопланктона с сезонными изменениями $X_{лсп}$ (рис. 1, *b*).

На рис. 1, *b* видно заметное смещение сезонного максимума: с декабря – января, характерного для $X_{лсп}$, к сентябрю – ноябрю, характерному для базовой $C_{сп}$. Аналогичные различия между сезонным ходом концентрации хлорофилла *a* и биомассы фитопланктона зафиксированы в водах Северного [68] и Средиземного [64] морей, в субтропическом круговороте северной части Тихого океана [69], а также на северо-западном шельфе Черного моря [70]. Все полученные данные (в том числе и для глубоководной части Черного моря) (рис. 1, *b*) свидетельствуют о том, что некритическое использование концентрации хлорофилла *a* как индикатора биомассы фитопланктона может

приводить к некорректному отображению сезонной динамики биомассы фитопланктона и «цветений» водорослей, а также механизмов, поддерживающих эти «цветения».



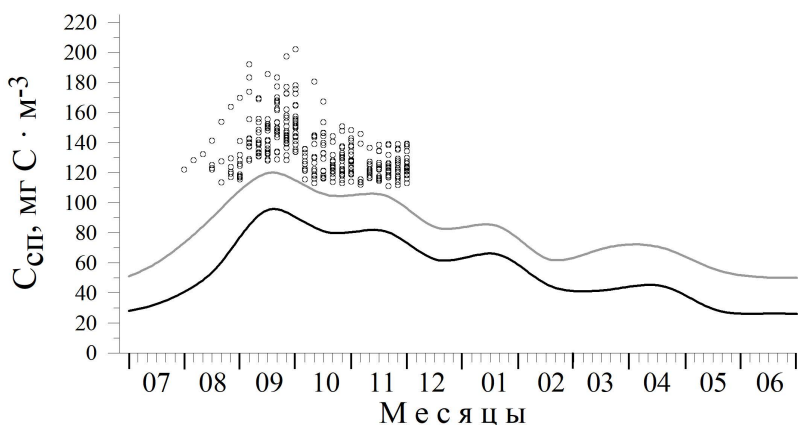
Р и с. 1. Сезонные изменения в глубоководной части Черного моря: *a* – отношения $C : X_{Lg}$, по данным за 1988–2013 гг.; *b* – концентрации X_{Lsat} и базовых значений биомассы C_{sat} , по данным за 1998–2018 гг. Адаптировано из [32]

Fig. 1. Seasonal changes in the deep-open Black Sea: *a* – the $C : \text{Chl}_a$ ratio obtained from the data for 1988–2013; *b* – the Chl_{sat} concentration and base C_{sat} biomass values according to the data for 1998–2018. Adapted from [32]

Анализ сезонных изменений C_{sp} (рис. 2) показал, что «цветение» в поверхностном слое глубоководной части Черного моря характерно не только для сентябрьского максимума биомассы фитопланктона, но и для октября – ноября с более низкими значениями базовой биомассы C_{sp} , а также для августа со значительно более низкими по сравнению с октябрём – ноябрём ее величинами. Таким образом, эти данные свидетельствуют о том, что «цветение» в глубоководной части Черного моря характерно не только для сезонного максимума биомассы фитопланктона, как это предполагалось в предыдущих исследованиях [61–63].

Для разных месяцев были получены разные пороговые критерии «цветения»: 90, 120 и 105 $\text{mg C} \cdot \text{m}^{-3}$ для августа, сентября и октября – ноября соответственно. Следовательно, в глубоководной части Черного моря не существует единых пороговых критериев «цветения» даже в пределах одного региона и одного сезона «цветения».

Более того, анализ долговременных изменений биомассы фитопланктона и частоты «цветений» (базирующихся на C_{sp}), а также их связи с природными факторами [33] показал, что исследованные фитопланктонные характеристики претерпели существенные изменения в результате изменений климата в сочетании с изменениями физических и химических характеристик глубоководной части Черного моря за последние 60 лет [71–76].



Р и с. 2. Сезонные изменения биомассы фитопланктона ($C_{сп}$) с июля по июнь (1998–2022 гг.) в глубоководной части Черного моря с разделением на базовое распределение и «цветения». Адаптировано из [33]. Кружок – пятидневное среднее значение $C_{сп}$ «цветения» за весь исследованный период; черная кривая – рассчитанная средне-сезонная базовая $C_{сп}$; серая кривая – 99-й процентиль интервала прогнозирования для базовых сезонных изменений, разделяющий данные о «цветении» и «нецветении»

F i g. 2. Seasonal changes in phytoplankton biomass (C_{sat}) from July to June (1998–2022) in the deep-open Black Sea, based on the data divided into base distribution and blooms. Adapted from [33]. Circle is the five-day average C_{sat} value of bloom for the entire study period; black curve is the calculated average seasonal base C_{sat} biomass; gray curve is the 99th percentile of prediction interval for the base seasonal variation separating the bloom and non-bloom data

Так, доэвтрофикационный период (приблизительно до ранних 1970-х гг.) характеризовался низкой биомассой фитопланктона и практически отсутствием «цветений» в поверхностном слое моря в течение всего года, тогда как поступление биогенных веществ с берега и увеличение градиента концентрации нитратов в слое между их глубинным максимумом и эвфотическим слоем, а также низкие зимние температуры в период интенсивной фазы эвтрофикации (середина 1980-х – начало 1990-х гг.) способствовали высокой биомассе фитопланктона и «цветениям» водорослей в конце лета – осенью, а также в конце зимы – начале весны. В последующий постэвтрофикационный период (середина 1990-х – настоящее время) вследствие олиготрофикации Черного моря и потепления биомасса фитопланктона уменьшилась, случаи «цветения» в августе – сентябре сократились, а «цветения» в конце зимы – начале весны исчезли.

В исследованиях [32, 33] предлагаются различные механизмы, способствующие «цветению» фитопланктона в открытой части Черного моря. Наиболее вероятными являются миграции крупных диатомовых водорослей за нитратами в глубинные слои в конце лета и осенью и поступление питательных веществ в поверхностный слой с глубинными водами в результате конвективного перемешивания в холодное время года. Реализация этих двух механизмов зависит от физических и химических характеристик открытой части Черного моря, а также от климатических условий в тот или иной межгодовой период.

Заключение

Проведенный обзор методов и результатов исследования «цветения» фитопланктона в глубоководной части Черного моря по спутниковым данным позволяет сделать следующие выводы:

1. Концентрация хлорофилла *a*, полученная по спутниковым данным за период работы спутниковых сканеров цвета *SeaWiFS* и *MODIS-Aqua/Terra*, который совпадает с постэвтрофикационным периодом, не является приемлемым индикатором биомассы фитопланктона и не может быть использована для исследований закономерностей «цветения» фитопланктона и механизмов, способствующих «цветениям» в этом периоде. Одним из решений этой проблемы является пересчет этой концентрации хлорофилла *a* в биомассу фитопланктона, как это было сделано в исследованиях, использовавших для этой цели полученные *in situ* сезонные изменения отношения углерода к хлорофиллу *a*.

2. Концентрация хлорофилла *a*, получаемая по спутниковым данным, должна рассчитываться только по региональному алгоритму, учитывающему специфику формирования биооптических параметров в Черном море, поскольку стандартные алгоритмы *NASA* (*OC2* и *OC4*), разработанные для океанических вод, при использовании для черноморских вод приводят к существенным ошибкам (до 500 % и более). Другим решением проблемы использования этой концентрации хлорофилла *a* в исследованиях закономерностей «цветения» фитопланктона в поверхностном слое моря может быть разработка регионального алгоритма для получения биомассы фитопланктона по спутниковым оптическим данным напрямую, минуя расчет концентрации хлорофилла *a*, получаемой по спутниковым данным, как это было сделано для Атлантики и Средиземного моря.

3. Выделение случаев «цветения» из данных о биомассе фитопланктона должно проводиться не на основе произвольных и субъективных критериев, а с привлечением статистически обоснованных методов, позволяющих идентифицировать базовые величины, характеризующиеся нормальным распределением, и величины, относящиеся к «цветениям», для которых характерным является отклонение от нормального цикла биомассы фитопланктона.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Cyanobacterial blooms in the Baltic Sea: Natural or human-induced? / T. S. Bianchi [et al.] // *Limnology and Oceanography*. 2000. Vol. 45, iss. 3. P. 716–726. <https://doi.org/10.4319/lo.2000.45.3.0716>
2. *Behrenfeld M. J.* Abandoning Sverdrup's Critical Depth Hypothesis on phytoplankton blooms // *Ecology*. 2010. Vol. 91, iss. 4. P. 977–989. <https://doi.org/10.1890/09-1207.1>
3. Status and evolution of the Romanian Black Sea coastal ecosystem / A. Petranu [et al.] // *Environmental Degradation of the Black Sea: Challenges and Remedies* / eds. S. T. Beşiktepe, Ü. Ünlüata, A. S. Bologna. Dordrecht : Springer, 1999. P. 175–195. (NATO Science Series ; vol. 56). https://doi.org/10.1007/978-94-011-4568-8_11
4. Северо-западная часть Черного моря: биология и экология / ред. Ю. П. Зайцев, Б. Г. Александров, Г. Г. Миничева. Киев : Наукова думка, 2006. 702 с. EDN EHCPR.
5. *Bodeanu N.* Algal blooms and development of main phytoplankton species at the Romanian Black Sea littoral under eutrophication conditions // *Cercetari Marine*. 1989. Vol. 22. P. 107–125.

6. *Bodeanu N.* Microalgal blooms in the Romanian area of the Black Sea and contemporary eutrophication conditions // Toxic Phytoplankton Blooms in the Sea: Proceedings of the Fifth International Conference on Toxic Marine Phytoplankton, Newport, Rhode Island, U.S.A., 28 October - 1 November 1991 / eds. T. J. Smayda, Y. Shimizu. Amsterdam : Elsevier, 1993. P. 203–209. (Developments in marine biology ; vol. 3).
7. Long-term evolution of the algal blooms in Romanian and Bulgarian Black Sea waters / N. Bodeanu [et al.] // *Cercetari Marine*. 1998. Vol. 31. P. 37–55.
8. Phytoplankton blooms in the Black Sea and Mediterranean coastal ecosystem subjected to anthropogenic eutrophication: similarities and differences / S. Moncheva [et al.] // *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 2001. Vol. 53. P. 281–295. <https://doi.org/10.1006/ECSS.2001.0767>
9. *Velikova V.* Long-term study of red tides in the western Black Sea and their ecological modeling // Harmful algae / eds. B. Reguera [et al.]. Xunta de Galicia Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, 1998. P. 261–265.
10. *Velikova V., Moncheva S., Petrova D.* Phytoplankton dynamics and Red Tides (1987–1997) in the Bulgarian Black Sea // *Water Science and Technology*. 1999. Vol. 39, iss. 8. P. 27–36. <https://doi.org/10.2166/wst.1999.0378>
11. *Moncheva S., Petrova-Karadjova V., Palasov A.* Harmful algal blooms along the Bulgarian Black Sea coast and possible patterns of fish and zoobenthic mortalities // Harmful Marine Algal Blooms: Proceedings of the Sixth International Conference on Toxic Marine Phytoplankton. Paris, 1995. P. 193–198.
12. *Виноградов К. А.* К биологии северо-западной части Черного моря // Зоологический журнал. 1956. № 35, вып. 4. С. 492–500.
13. *Иванов А. И.* О применении аэрометодов для исследования фитопланктона приустьевых районов северо-западной части Черного моря // Ботанический журнал. 1956. Том 41, № 11. С. 1617–1619.
14. *Зайцев Ю. П.* Одесская биологическая станция АН УССР: основание, задачи, первые успехи (воспоминания современника) // Экология моря. 2003. Вып. 63. С. 12–16. EDN VLCBVB.
15. Опыт и перспективы использования малых беспилотных летательных аппаратов в морских прибрежных биологических исследованиях / А. А. Дуленин [и др.] // Труды ВНИРО. 2021. Вып. 185. С. 134–151. EDN ZIUAPH. <https://doi.org/10.36038/2307-3497-2021-185-134-151>
16. Фитопланктон открытых вод Черного моря в поздневесенний период / И. Н. Суханова [и др.] // Современное состояние экосистемы Черного моря / отв. ред. М. Е. Виноградов, М. В. Флинт. Москва : Наука, 1987. С. 86–97.
17. *Микаэлян А. С., Нестерова Д. А., Георгиева Л. В.* Зимнее «цветение» *Nitzschia delicatula* в открытых водах Черного моря // Зимнее состояние экосистемы открытой части Черного моря. Москва : ИО РАН, 1992. С. 58–72.
18. Remote sensing of inherent optical properties: fundamentals, tests of algorithms, and applications / ed. Z.-P. Lee. Dartmouth, Canada : IOCCG, 2006. 122 p. (Reports of the International Ocean-Colour Coordinating Group ; no. 5).
19. Regional to global assessments of phytoplankton dynamics from the SeaWiFS mission / D. A. Siegel [et al.] // Remote Sensing of Environment. 2013. Vol. 135. P. 77–91. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2013.03.025>
20. *Reid P. C., Robinson G. A., Hunt H. G.* Spatial and temporal patterns of marine blooms in the northeastern Atlantic and North Sea from the continuous plankton recorder survey // Rapports et procès-verbaux des réunions / Conseil permanent international pour l'exploration de la mer. 1987. Vol. 187. P. 27–37.
21. *Richardson K.* Algal blooms in the North Sea: the Good, the Bad and the Ugly // Dana. 1989. Vol. 8. P. 83–93.
22. *Smayda T. J.* What is a bloom? A commentary // Limnology and Oceanography. 1997. Vol. 42, iss. 5 (part 2). P. 1132–1136. https://doi.org/10.4319/lo.1997.42.5_part_2.1132
23. *Tett P.* The ecophysiology of exceptional blooms // Rapports et procès-verbaux des réunions / Conseil permanent international pour l'exploration de la mer. 1987. Vol. 187. P. 47–60.

24. *Carstensen J., Henriksen P., Heiskanen A.-S.* Summer algal blooms in shallow estuaries: definition, mechanisms, and link to eutrophication // *Limnology and Oceanography*. 2007. Vol. 52, № 1. P. 370–384. EDN XTJBWY. <https://doi.org/10.4319/lo.2007.52.1.0370>
25. *Parker M.* Exceptional plankton blooms conclusion of discussions: Convener's report // *Rapports et procès-verbaux des réunions / Conseil permanent international pour l'exploration de la mer*. 1987. Vol. 187. P. 108–114.
26. *Carstensen J., Conley D. J.* Frequency, composition, and causes of summer phytoplankton blooms in a shallow coastal ecosystem, the Kattegat // *Limnology and Oceanography*. 2004. Vol. 49, iss. 1. P. 191–201. <https://doi.org/10.4319/lo.2004.49.1.0191>
27. *Carstensen J., Klais R., Cloern J. E.* Phytoplankton blooms in estuarine and coastal waters: seasonal patterns and key species // *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 2015. Vol. 162. P. 98–109. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2015.05.005>
28. *Суслин В. В., Чурилова Т. Я., Сосик Х. М.* Региональный алгоритм расчета концентрации хлорофилла *a* в Черном море по спутниковым данным *SeaWiFS* // *Морской экологический журнал*. 2008. № 2, Т. VII. С. 24–42. EDN VLMFZP.
29. *Suslin V., Churilova T.* A regional algorithm for separating light absorption by chlorophyll-*a* and coloured detrital matter in the Black Sea, using 480–560 nm bands from ocean colour scanners // *International Journal of Remote Sensing*. 2016. Vol. 37, iss. 18. P. 4380–4400. <https://doi.org/10.1080/01431161.2016.1211350>
30. Bio-optical characteristics of the Russian Seas from satellite ocean color data of 1998–2010 / O. V. Kopelevich [et al.] // *Proceedings of the VI International Conference «Current problems in Optics of Natural Waters (ONW 2011)», St.-Petersburg, September 6–9. Saint Petersburg : Nauka, 2011. P. 181–182.*
31. *Копелевич О. В., Буренков В. И., Шеберстов С. В.* Разработка и использование региональных алгоритмов для расчета биооптических характеристик морей России по данным спутниковых сканеров цвета // *Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса*. 2006. Т. 3, № 2. С. 99–105. EDN NDPPHL.
32. Reconsideration of the phytoplankton seasonality in the open Black Sea / O. A. Yunev [et al.] // *Limnology and Oceanography Letters*. 2021. Vol. 6, iss. 1. P. 51–59. <https://doi.org/10.1002/lo2.10178>
33. Temporal variability of phytoplankton biomass and algae blooms in the open Black Sea / O. Yunev [et al.] // *Progress in Oceanography*. 2025. Vol. 237. 103541. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2025.103541>
34. *Nezlin N. P.* Seasonal Variation of Surface Pigment Distribution in the Black Sea on CZCS Data // *Sensitivity to Change: Black Sea, Baltic Sea and North Sea* / E. Özsoy, A. Mikaelyan (eds). Dordrecht : Springer, 1997. P. 131–138. (NATO Science Series). https://doi.org/10.1007/978-94-011-5758-2_11
35. *Nezlin N. P., Dyakonov V. Yu.* Seasonal and interannual variations of surface chlorophyll concentration in the Black Sea on CZCS data // *Ecosystem Modeling as a Management Tool for the Black Sea* / eds. L. I. Ivanov, T. Oguz. Dordrecht, Netherlands : Kluwer Academic Publishers, 1998. Vol. 1. P. 137–150.
36. *Nezlin N. P., Kostianoy A. G., Gregoire M.* Patterns of seasonal and interannual changes of surface chlorophyll concentration in the Black Sea revealed from the remote sensed data // *Remote Sensing of Environment*. 1999. Vol. 69, iss. 1. P. 43–55. EDN LFEWPH. [https://doi.org/10.1016/S0034-4257\(99\)00007-3](https://doi.org/10.1016/S0034-4257(99)00007-3)
37. *SeaWiFS calibration and validation plan* / Ch. R. McClain [et al.]. Greenbelt, MD : NASA, 1992. 41 p. (NASA Technical Memorandum ; 104566 ; SeaWiFS Technical Report Series ; vol. 3).
38. *Mikaelyan A. S.* Winter bloom of the diatom *Nitzschia delicatula* in the open waters of the Black Sea // *Marine Ecology Progress Series*. 1995. Vol. 129. P. 241–251. <https://doi.org/10.3354/meps129241>
39. Ocean colour chlorophyll algorithms for SeaWiFS / J. E. O'Reilly [et al.] // *Journal of Geophysical Research: Oceans*. 1998. Vol. 103, iss. C11. P. 24937–24953. <https://doi.org/10.1029/98JC02160>

40. O'Reilly J. E. SeaWiFS Postlaunch Calibration and Validation Analyses / eds. S. B. Hooker, E. R. Firestone. 2000. Greenbelt, Maryland : Goddard Space Flight Centre, 2000. 49 p. (NASA Technical Memorandum 2000–206892 ; Vol. 11, part 3).
41. Незлин Н. П. Необычное цветение Черного моря в 1998–1999 гг. (анализ спутниковых данных) // Океанология. 2001. Том 41, № 3. С. 394–399.
42. Берсенева Г. П., Чурилова Т. Я., Георгиева Л. В. Сезонная изменчивость хлорофилла и биомассы фитопланктона в западной части Черного моря // Океанология. 2004. Т. 44, № 3. С. 389–398. EDN OWJTFF.
43. Суетин В. С. Уточненная интерпретация данных наблюдений Черного моря спутниковым прибором SeaWiFS осенью 1998 года // Морской гидрофизический журнал. 2008. № 2. С. 68–79.
44. Nezlin N. P. Remote-sensing studies of seasonal variations of surface chlorophyll-*a* concentration in the Black Sea // Satellites, oceanography and society / ed. D. Halpern. Elsevier, 2000. Chapter 14. P. 257–271. (Elsevier Oceanography Series ; vol. 63). [https://doi.org/10.1016/S0422-9894\(00\)80015-X](https://doi.org/10.1016/S0422-9894(00)80015-X)
45. 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. EDN JHQEKO. [https://doi.org/10.1016/S0278-4343\(02\)00018-3](https://doi.org/10.1016/S0278-4343(02)00018-3)
46. 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. № 3. С. 206–222. EDN VLPZDY. <https://doi.org/10.22449/0233-7584-2018-3-206-222>
47. Nezlin N. P. Seasonal and interannual variability of remotely sensed chlorophyll // The Black Sea Environment / A. G. Kostianoy, A. N. Kosarev (eds). Berlin ; Heidelberg : Springer, 2008. P. 333–349. https://doi.org/10.1007/698_5_063. (The Handbook of Environmental Chemistry ; vol. 5Q). EDN MSGABH. https://doi.org/10.1007/698_5_063
48. 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. EDN JQAROH. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2019.02.004>
49. Сезонная и многолетняя изменчивость фитопланктона в Черном море по данным дистанционного зондирования и контактными измерениями хлорофилла *a*. / С. В. Востоков [и др.] // Доклады Академии Наук. 2019. Т. 485, № 1. С. 99–103. EDN RKUJZH. <https://doi.org/10.31857/S0869-5652485199-103>
50. 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. EDN ВОHNKV. <https://doi.org/10.22449/0233-7584-2020-6-646-675>
51. Юнев О. А., Коновалов С. К., Великова В. Антропогенная эвтрофикация в пелагической зоне Черного моря: долговременные тренды, механизмы, последствия. Москва : ГЕОС, 2019. 164 с. EDN YBSYCD. <https://doi.org/10.34756/GEOS/2019.16.37827>
52. Long-term variations of surface chlorophyll *a* and primary production in the open Black Sea / O. A. Yunev [et al.] // Marine Ecology Progress Series. 2002. Vol. 230. P. 11–28. EDN MDKWQV. <https://doi.org/10.3354/meps230011>
53. Nutrient and phytoplankton trends on the western Black Sea shelf in response to cultural eutrophication and climate changes / O. A. Yunev [et al.] // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 2007. Vol. 74, iss. 1–2. P. 63–76. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.03.030>
54. Bio-optical characteristics of the Aegean Sea retrieved from satellite ocean color data / V. I. Burenkov [et al.] // The Eastern Mediterranean as a Laboratory Basin for the Assessment of Contrasting Ecosystems / P. Malanotte-Rizzoli, V. N. Eremeev (eds). Dordrecht : Springer, 1999. P. 313–326. (Science Series ; vol. 51). https://doi.org/10.1007/978-94-011-4796-5_21

55. Evaluation of SeaWiFS chlorophyll-a in the Black and Mediterranean Seas // S. Sancak [et al.] // *International Journal of Remote Sensing*. 2005. Vol. 26, iss. 10. P. 2045–2060. EDN XJWYSN. <https://doi.org/10.1080/01431160512331337853>
56. Оценка изменчивости оптических свойств воды в Черном море летом 1998 года по данным спутникового прибора SeaWiFS / В. С. Суетин [и др.] // *Морской гидрофизический журнал*. 2002. № 6. С. 44–54. EDN ПОСМУЛ.
57. Long-term changes in the Black Sea surface chlorophyll *a* according to *in situ* and modern satellite data / O. A. Yunev [et al.] // *Building the European Capacity in Operational Oceanography* / edited by H. Dahlin, N. C. Flemming, K. Nittis, S. E. Petersson. Elsevier, 2003. P. 168–173. (Elsevier Oceanography Series, vol. 69). [https://doi.org/10.1016/S0422-9894\(03\)80028-4](https://doi.org/10.1016/S0422-9894(03)80028-4)
58. *Ocean-Colour Data Merging* / Ed. W. Gregg. Dartmouth, Canada : IOCCG, 2007. 72 p. (IOCCG Report ; no. 6).
59. *Phytoplankton functional types from space* / Ed. S. Sathyendranath. Dartmouth, Canada : IOCCG, 2014. 164 p. (Reports of the International Ocean-Colour Coordinating Group ; no. 15).
60. Surface chlorophyll in the Black Sea over 1978–1986 derived from satellite and *in situ* data / O. V. Kopelevich [et al.] // *Journal of Marine Systems*. 2002. Vol. 36, iss. 3–4. P. 145–160. [https://doi.org/10.1016/S0924-7963\(02\)00184-7](https://doi.org/10.1016/S0924-7963(02)00184-7)
61. *Finenko Z. Z., Suslin V. V., Kovaleva I. V.* Seasonal and long-term dynamics of the chlorophyll concentration in the Black Sea according to satellite observations // *Oceanology*. 2014. Vol. 54. P. 596–605. <https://doi.org/10.1134/S0001437014050063>
62. Phenology and drivers of the winter-spring phytoplankton bloom in the open Black Sea: the application of Sverdrup’s hypothesis and its refinements / A. S. Mikaelyan [et al.] // *Progress in Oceanography*. 2017. Vol. 151. P. 163–176. <https://doi.org/10.1016/j.pocan.2016.12.006>
63. Drivers of the autumn phytoplankton development in the open Black Sea / A. S. Mikaelyan [et al.] // *Journal of Marine Systems*. 2017. Vol. 174. P. 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2017.05.006>
64. Influence of photoacclimation on the phytoplankton seasonal cycle in the Mediterranean Sea as seen by satellite / M. Bellacicco [et al.] // *Remote Sensing of Environment*. 2016. Vol. 184. P. 595–604. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2016.08.004>
65. *Jakobsen H. H., Markager S. S.* Carbon-to-chlorophyll ratio for phytoplankton in temperate coastal waters: Seasonal patterns and relationship to nutrients // *Limnology and Oceanography*. 2016. Vol. 61, iss. 5. P. 1853–1868. <https://doi.org/10.1002/lno.10338>
66. 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>
67. *Stelmakh L. V., Gorbunova T. I.* Carbon-to-chlorophyll-*a* ratio in the phytoplankton of the Black Sea surface layer: Variability and regulatory factors // *Ecologica Montenegrina*. 2018. Vol. 17. P. 60–73. <https://doi.org/10.37828/em.2018.17.8>
68. *Alvarez-Fernandez S., Riegman R.* Chlorophyll in North Sea coastal and offshore waters does not reflect long term trends of phytoplankton biomass // *Journal of Sea Research*. 2014. Vol. 91. P. 35–44. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2014.04.005>
69. Seasonal variability in the phytoplankton community of the North Pacific subtropical gyre / C. D. Winn [et al.] // *Global Biogeochemical Cycles*. 1995. Vol. 9, iss. 4. P. 605–620. <https://doi.org/10.1029/95GB02149>
70. Temporal changes of phytoplankton biomass in the western Black Sea shelf waters: Evaluation by satellite data (1998–2018) / O. A. Yunev [et al.] // *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 2022. Vol. 271. 107865. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2022.107865>
71. *Ivanov L. I., Beşiktepe Ş., Özsoy E.* Physical oceanography variability in the Black Sea pycnocline // *Sensitivity to Change: Black Sea, Baltic Sea and North Sea* / E. Özsoy, A. Mikaelyan (eds.). Dordrecht : Springer, 1997. P. 265–274. (NATO ASI Series ; vol. 27). https://doi.org/10.1007/978-94-011-5758-2_21

72. Climatic and anthropogenic variations in the sulfide distribution in the Black Sea / S. K. Konovalov [et al.] // *Aquatic Geochemistry*. 1999. Vol. 5. P. 13–27. <https://doi.org/10.1023/A:1009655502787>
73. Eutrophication: a plausible cause for changes in hydrochemical structure of the Black Sea anoxic layer / S. K. Konovalov [et al.] // *Environmental degradation of the Black Sea: challenges and remedies* / eds. S. T. Beşiktepe, Ü. Ünlüata, A. S. Bologna. Dordrecht : Springer, 1999. P. 61–74. (NATO Science Series ; vol. 56). https://doi.org/10.1007/978-94-011-4568-8_5
74. *Konovalov S. K., Ivanov L. I., Samodurov A. S. Oxygen, nitrogen and sulfide fluxes in the Black Sea // Mediterranean Marine Science*. 2000. Vol. 1, no. 2. P. 41–59. <https://doi.org/10.12681/mms.289>
75. *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)
76. *Yunev O. A., Moncheva S., Carstensen J. Long-term variability of vertical chlorophyll *a* and nitrate profiles in the open Black Sea: Eutrophication and climate change // Marine Ecology Progress Series*. 2005. Vol. 294. P. 95–107. <https://doi.org/10.3354/meps294095>

Об авторах:

Юнев Олег Алексеевич, старший научный сотрудник отдела динамики океанических процессов, ФГБУН ФИЦ МГИ (299011, Россия, г. Севастополь, ул. Капитанская, д. 2), доктор биологических наук, **SPIN-код: 8324-7686, ORCID ID: 0000-0001-6307-1322, yunevoleg@gmail.com**

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

Белокопытов Владимир Николаевич, ведущий научный сотрудник, заведующий отделом океанографии, ФГБУН ФИЦ МГИ (299011, Россия, г. Севастополь, ул. Капитанская, д. 2), доктор географических наук, **SPIN-код: 5697-5700, ORCID ID: 0000-0003-4699-9588, Scopus Author ID: 6602381894, v.belokopytov@gmail.com**

Карстensen Якоб, PhD, Professor, Department of Ecoscience, Aarhus University (Denmark, DK-4000 Roskilde, Frederiksborgvej, 399), **ORCID ID: 0000-0003-0016-6118, ISNI: 0000000119562722, OFR: http://dx.doi.org/10.13039/100007605_1, jac@ecos.au.dk**