



УДК 58.035.7(262.5)

О. В. Кривенко, канд. биол. наук, ст. н. с., **А. В. Пархоменко**, канд. биол. наук, ст. н. с.

Институт биологии южных морей им. А.О.Ковалевского Национальной академии наук Украины, Севастополь, Украина

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ И ВРЕМЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ БИОМАССЫ ФИТОПЛАНКТОНА В ЧЁРНОМ МОРЕ ЗА ПЕРИОД 1948 – 2001 гг.

На основе статистической обработки данных многолетних исследований проанализирована пространственно-временная изменчивость биомассы фитопланктона и дана оценка его запасов в различных районах Чёрного моря за период 1948 – 2001 гг. Среднеголетние значения биомассы фитопланктона в южной и центральной частях моря варьируют в пределах $10 - 20 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$, постепенно увеличиваясь до $30 - 40 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ на северо-западном шельфе и достигая $50 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ и более в придунайском районе. Сезонная изменчивость биомассы фитопланктона в глубоководной области характеризуется двумя близкими к U-образному типами внутрigoдовой динамики. В шельфовой зоне западной и северо-западной частей моря сезонный ход описывается тремя основными типами кривых, а в области свала глубин, в условиях высокой динамической активности вод, их число возрастает как минимум до пяти. Многолетняя динамика фитопланктона характеризуется волнообразными изменениями его развития при отсутствии статистически значимых трендов по рядам аномалий годового хода биомассы. В глубоководной области моря она тесно связана с долгопериодными изменениями климатических условий в зимний период, в придунайском районе – с межгодовой вариабельностью объёма речного стока. Общая биомасса черноморского фитопланктона в исследуемый период в среднем за год составляла $7.9 \cdot 10^6$ т сырой массы.

Ключевые слова: Чёрное море, биомасса фитопланктона, пространственная изменчивость, многолетняя динамика.

Многочисленные исследования показывают, что в Мировом океане на протяжении последних 30 – 40 лет наблюдаются существенные сдвиги в структуре и функциональных характеристиках планктонных сообществ. В открытых районах океана причины этих изменений, прежде всего, связывают с декадными флуктуациями климатических индексов [50, 51, 54, 61, 70], влияние которых в прибрежной зоне и в континентальных водоёмах может усиливаться антропогенной нагрузкой на экосистему [52, 54, 71, 73]. Предполагается, что комплексное действие климатической и антропогенной составляющих является причиной структурных изменений фито- и зоопланктонного сообщества, а также ихтиофауны в Чёрном море [66, 67, 68]. Влияние климата на функционирование экосистемы, в первую очередь, выражается в изменении физических условий среды: температуры и солёности воды,

динамики вод и интенсивности процессов перемешивания [50, 51, 67]. Обобщение многочисленных данных гидрологических наблюдений позволило выявить долговременные тенденции изменения термохалинных и динамических характеристик вод Чёрного моря [19, 74, 75], а также установить связь между многолетней изменчивостью гидрологических полей и временной вариабельностью основных климатических индексов [19, 60, 75]. В то же время проведение подобного анализа для биотических компонентов экосистемы ограничено обеспеченностью данными биологических наблюдений, что затрудняет получение статически достоверных результатов.

Планктонные водоросли, продукция которых лежит в основе функционирования всей пелагической пищевой цепи, обладают высокой скоростью воспроизводства и, быстро реагируя на изменения в экосистеме, могут служить чувствительным индикатором действия

на неё различных факторов. Поэтому важнейшей составляющей определения тенденций развития морских экосистем является оценка долговременных изменений количественного развития фитопланктона. Очевидно, что для корректного анализа пространственно-временной динамики фитопланктона желательнее использовать результаты систематических измерений, выполненных на протяжении одного года в характерных районах моря. Однако в Чёрном море непрерывные измерения биомассы фитопланктона немногочисленны и выполнялись в основном в прибрежных водах [14, 15, 20, 22, 26, 41], а частично – в его открытой части [3, 5, 27]. В отсутствие достаточного количества систематических наблюдений могут быть использованы многолетние результаты разрозненных исследований. Корректность выполняемых статистических расчётов в этом случае обеспечивается выбором обоснованных масштабов и способов осреднения данных, соответствующих, с одной стороны, естественной пространственно-временной неоднородности биомассы фитопланктона, а с другой – степени обеспеченности данными.

Ряды межгодовой вариабельности биомассы фитопланктона в различных районах Чёрного моря приводятся в нескольких работах. Однако этих исследований явно недостаточно для оценки закономерностей и трендов многолетней динамики первично-продукционного звена черноморской экосистемы, так как выполнены они либо без должного статического обоснования расчётов [49, 64, 69], либо на относительно небольшом массиве данных [58, 63].

Предшествующие исследования свидетельствуют о существенной неоднородности развития фитопланктона в Чёрном море, которая связана с пространственными, сезонными и межгодовыми флуктуациями физических, химических и биологических факторов, определяющих рост микроводорослей и накопление их биомассы. Поэтому, анализируя данные разрозненных наблюдений, прежде всего, необходимо оценить степень вариабельности биомас-

сы фитопланктона в пространстве и во времени. Как известно, методика измерения численности и биомассы фитопланктона с 1948 г. по настоящее время претерпела существенные изменения, суть которых заключалась в усовершенствовании процедуры концентрирования фитопланктона, его фиксации и техники микроскопирования. С 1948 г. по 1977 г. концентрирование фитопланктона проводилось методом осаждения [3, 11, 21, 34, 35], начиная с 1978 г. и по настоящее время в основном используется метод мягкой обратной фильтрации. Он позволяет анализировать пробы фитопланктона в живом состоянии без фиксации, сохраняя при этом целостность клеток тонкостенных перидиней, жгутиковых и кокколитин, и не ограничивает объёма воды, необходимого для учёта численности водорослей, которая может значительно варьировать в зависимости от глубины, района и сезона года [41]. Сравнительный анализ данных, полученных методом осаждения и методом обратной фильтрации, показал, что первый занижает результаты примерно в 2 – 4 раза [43]. Дальнейшее совершенствование метода измерения биомассы фитопланктона связано в основном с техникой микроскопирования. С 1989 г. для определения численности фитопланктона в Чёрном море используется люминесцентная и флуоресцентная микроскопия [31], что позволяет учесть более широкий размерный спектр микроводорослей и, соответственно, с большей точностью оценить их численность и биомассу. Очевидно, что при сопоставлении и анализе результатов долговременных измерений биомассы фитопланктона всегда следует учитывать особенности модификации метода, использовавшегося в тот или иной период времени [13, 43, 63].

В настоящей работе на основе статистической обработки массива данных количественного учёта планктонных водорослей, накопленного в период с 1948 г. по 2001 г., проанализирована пространственная, межгодовая и сезонная изменчивость биомассы фитопланктона и дана оценка его запасов в Чёрном море.

Материал и методы. В работе

использованы материалы междисциплинарного банка данных «Black Sea Database supplied with Ocean Base 3.07 DBMS» [53], а также не вошедшие в него данные, полученные сотрудниками Института биологии южных морей НАН Украины (ИнБЮМ) и Института Океанологии РАН (ИО) в период с 1948 по 1979 гг. [2, 11, 15, 17, 20, 21, 23, 25, 32, 33, 34, 41]. На их основе был создан массив информации, содержащий результаты измерений биомассы фитопланктона в Чёрном море за период с 1948 по 2001 гг. Он содержит сведения о 8900 определениях, полученных сотрудниками ИнБЮМ (Украина, 1948 – 1995), ИО (Россия, 1978 – 2001), Института морских наук (Турция, 1995 – 1996), Института морских исследований и развития (Румыния, 1976 – 1991) более чем в 60 научных экспедициях на 2404 станциях.

Анализ пространственной и временной изменчивости фитопланктона проводили по величине его интегральной биомассы (выраженной в единицах сырой массы) в слое ($\text{г}\cdot\text{м}^{-2}$), где концентрируется подавляющая часть микроводорослей. Нижняя граница этого слоя в глубоководной области моря (за 100-метровой изобатой) ограничена 50 м, а в шельфовой зоне для её оценки использовали глубину, на которой биомасса водорослей составляла менее 10 % от её значения в максимуме. В различных районах западного и северо-западного шельфа она варьировала от 10 м (на наиболее мелководных участках) до 20 – 25 м (на основной части шельфа). В дальнейшем для краткости мы будем называть этот слой зоной фотосинтеза на основании того, что распределение фотосинтетических процессов по вертикали тесно связано с изменением биомассы продуцентов, при этом понимая условность такого допущения в строгом смысле термина «эвфотический слой».

Для характеристики распределения рассматриваемых станций по пространству они были сгруппированы по $1^\circ \times 1^\circ$ квадратам простой географической сетки. Количество станций в каждом квадрате приведено на рис. 1. Более 60 % всех станций сосредоточено в приустьевой зоне Дуная и вблизи юго-восточного Морський екологічний журнал, № 4, Т. IX. 2010

побережья Крыма. На остальной акватории они распределены достаточно равномерно.

Количество определений биомассы фитопланктона в зоне фотосинтеза в отдельные годы рассматриваемого периода представлено на рис. 2 а, из которого следует, что наименьшая обеспеченность данными соответствовала периоду наблюдений с 1948 по 1972 гг. До 1968 г. отдельные годы представлены материалами, относящимися только к одному месяцу. Число определений биомассы водорослей, выполненных в отдельные месяцы (рис. 2 б), варьирует от минимального количества в декабре – январе (менее 50) до максимального (262) – в мае. Если разделить год условно на два основных периода – холодный (ноябрь – апрель) и тёплый (май – октябрь), то данных, характеризующих тёплый период, в среднем в 1.8 раз больше.

Выбирая масштаб осреднения, исходили из его минимально возможной величины, которая, с одной стороны, позволит добиться однородности данных в границах осреднения, а с другой, будет достаточно обеспечена данными наблюдений. Исходя из распределения данных наблюдений по акватории моря (рис. 1), минимальный масштаб осреднения по пространству не может быть меньше $1^\circ \times 1^\circ$. Для характеристики временной изменчивости выбран месячный интервал, который сопоставим с длительностью отдельных стадий сезонной сукцессии фитопланктона и в то же время относительно хорошо обеспечен данными (рис. 2б).

Для оценки пространственной изменчивости биомассы фитопланктона рассчитывали её среднемноголетние ($\overline{B_j}$) и среднемесячные ($\overline{B_{ij}}$) значения для каждого i -го месяца и каждого $1^\circ \times 1^\circ$ j -го квадрата, где имелось 10 и более определений (рис. 1), а также среднеквадратические отклонения параметров ($\sigma \overline{B_j}$ и $\sigma \overline{B_{ij}}$).

При анализе сезонной изменчивости биомассы использовали нормированные среднемесячные значения биомассы фитопланкто-

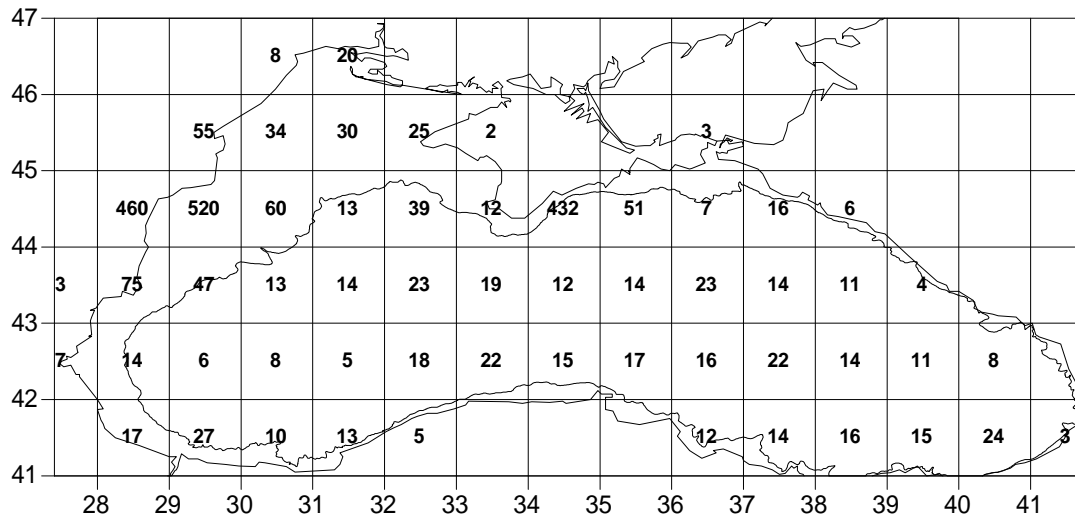


Рис. 1 Количество станций, где проводились определения биомассы фитопланктона (по $1^\circ \times 1^\circ$ квадратам простой географической сетки) за период с 1948 г. по 2001 г.
 Fig. 1 Number of stations where phytoplankton biomass was determined (for the $1^\circ \times 1^\circ$ squares of simple geographical net) for period from 1948 to 2001

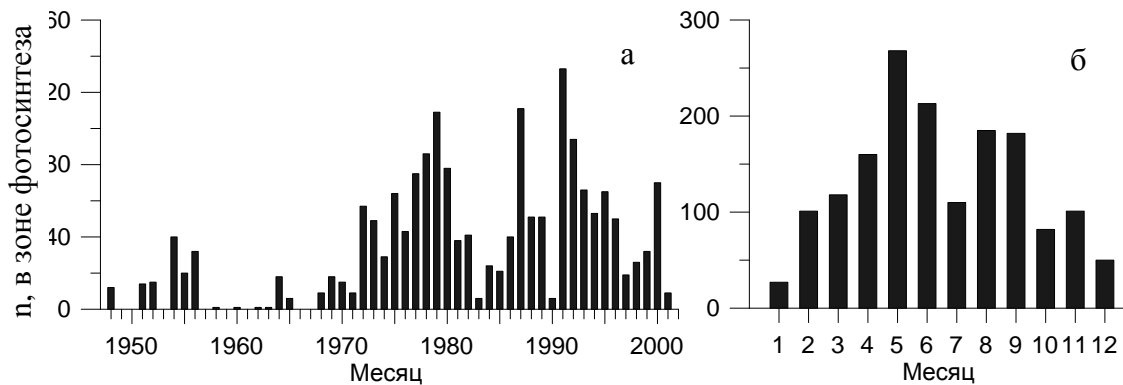


Рис. 2 Количество определений биомассы фитопланктона (n) в зоне фотосинтеза Чёрного моря по отдельным годам (а) и месяцам (б)
 Fig. 2 Number of phytoplankton biomass observational data (n) in the euphotic zone of the Black Sea on separate years (a) and months (б)

на в зоне фотосинтеза, рассчитанные по формуле:

$$B_{ij}^{\sigma} = (\overline{B_{ij}} - \overline{B_j}) / \sigma \overline{B_j}, \quad (1)$$

где $\overline{B_{ij}}$ – среднемесячные для каждого i-го месяца и j-го квадрата значения биомассы, а $\overline{B_j}$ и $\sigma \overline{B_j}$ соответственно среднегодовое значение этого показателя и его стандартное отклонение в j-м квадрате.

Межгодовую изменчивость биомассы фитопланктона оценивали по отклонению величин биомассы фитопланктона (B_{ij}) от соответ-

ствующих среднемесячных значений (для каждого i-го месяца и j-го квадрата) по формуле:

$$\delta B_{ij} = B_{ij} - \overline{B_{ij}} \quad (2)$$

Далее значения аномалий биомассы фитопланктона в зоне фотосинтеза относительно годового хода (δB_{ij}) осредняли по годам за период с 1948 по 2001 гг. Величины стандартного отклонения по полученным временным рядам $\sigma(\delta B_{ij})$ использовали в качестве меры межгодовой вариабельности биомассы фитопланктона в Чёрном море.

Результаты и обсуждение. Пространственная изменчивость. Пространственное распределение среднееголетних значений био-

массы фитопланктона $\overline{\overline{B_j}}$ в Чёрном море представлено на рис. 3а.

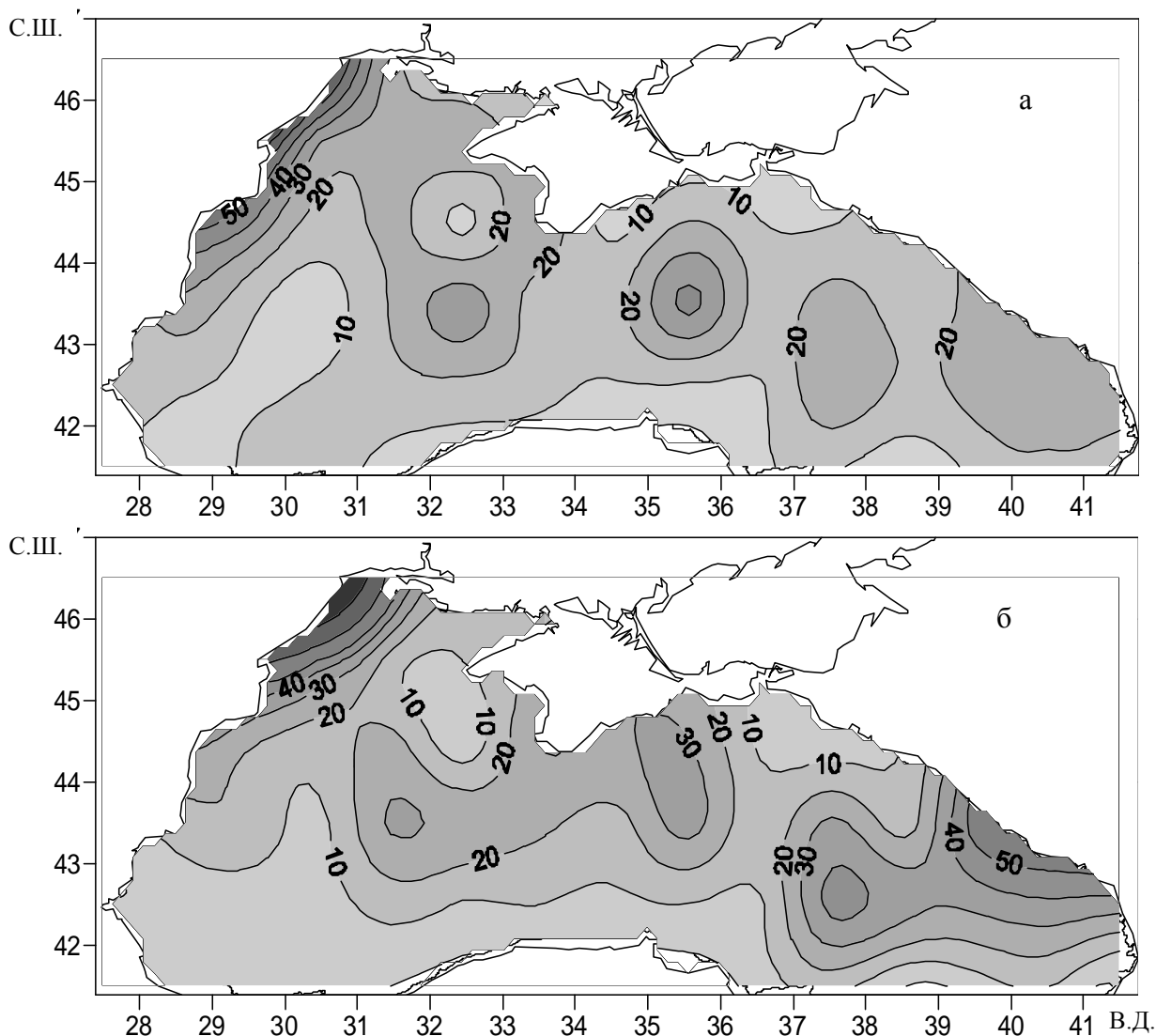


Рис. 3 Пространственное распределение: (а) – среднееголетних значений биомассы фитопланктона ($\overline{\overline{B_j}}$, $г \cdot м^{-2}$) и (б) – среднеквадратических отклонений её годового хода ($\sigma \overline{B_{ij}}$) в зоне фотосинтеза Чёрного моря

Fig. 3 Spatial distribution: (a) - long-term annual average of phytoplankton biomass ($\overline{\overline{B_j}}$, $g \cdot m^{-2}$) and (б) – standard deviation of its annual change ($\sigma \overline{B_{ij}}$) in the Black Sea euphotic zone

Наиболее высокие её значения (более $50 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$) характерны для участков северо-западного шельфа, непосредственно прилегающих к берегу. С юга эта область ограничивается $44^\circ - 45^\circ$ с.ш., что совпадает с границей распространения высоких концентраций ос-

новных биогенных элементов в северо-западной части моря (СЗЧ), полученной по данным о распределении их среднееголетних значений [10]. Среднееголетняя биомасса фитопланктона в центральной и северной частях северо-западного шельфа изменяется от

30 до 40 г·м⁻², с коэффициентом вариации средней 150 – 250 %. На большей части остальной акватории Чёрного моря этот показатель значительно меньше и варьирует в пределах 10 – 20 г·м⁻², а коэффициент вариации снижается до 80 – 100 %. На этом фоне выделяются несколько локальных участков, где среднемноголетние значения биомассы достигают 30 – 40 г·м⁻². В центральной части моря их положение соответствует куполам западного и восточного циклонических круговоротов [18], которые выделяются более интенсивным развитием фитопланктона в зимний период [42, 44]. Коэффициент вариации рассматриваемого параметра в этой области составляет 80 %. Более высокая степень варируемости этого показателя (до 150 %) характерна для прибрежных вод в юго-восточной части моря, что может быть связано с периодическими вспышками развития водорослей при поступлении биогенных элементов с речным стоком в период весеннего половодья. Таким образом, пространственное распределение среднемноголетних значений биомассы фитопланктона соответствует имеющимся представлениям о продуктивности отдельных районов Чёрного моря и отражает связь последней с динамикой вод.

Сезонная изменчивость. Степень сезонной изменчивости биомассы фитопланктона оценивали по среднеквадратическому отклонению её годового хода ($\sigma \overline{B_{ij}}$). Пространственное распределение величины этого показателя по акватории моря (рис. 3 б) в целом соответствует распределению среднемноголетних значений биомассы (рис. 3 а). Сопоставление рисунков показывает, что на основной части акватории внутригодовые колебания биомассы фитопланктона составляют 75 – 100 % от среднемноголетнего значения. Более высокая степень внутригодовой варируемости (200 – 300 %) характерна для двух районов: в юго-восточной части моря и вблизи восточного побережья Крыма (рис. 3 б). Можно предположить, что неоднородность амплитуды межсезонных колебаний биомассы фитопланктона в Чёрном

море определяется характером её внутригодовой изменчивости и зависит от факторов, в целом контролирующих развитие фитоплана.

Для анализа особенностей внутригодового развития фитопланктона в различных районах Чёрного моря использовали нормированные на величину стандартного отклонения значений среднемесячных аномалий биомассы фитопланктона в отдельных 1°×1° квадратах (формула 1). Анализ полученных результатов показал, что сезонный цикл развития фитопланктона в 1992 г. существенно отличался не только аномально высокими значениями биомассы в летний период, но и общим видом кривой годового хода (рис. 4).

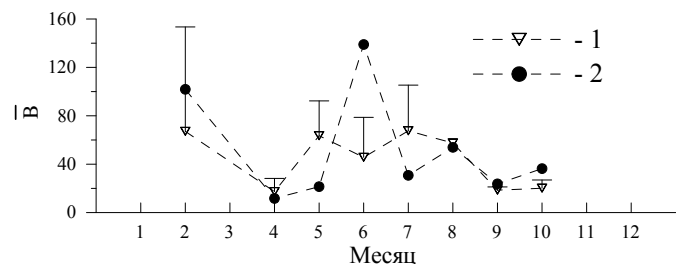


Рис. 4 Среднемесячные значения биомассы фитопланктона в зоне фотосинтеза (мг·м⁻³) глубоководной (1) области моря и СЗЧ (2) Чёрного моря в 1992 г.
Fig. 4 Month average phytoplankton biomass in the euphotic zone (mg·m⁻³) of the deep-open part (1) and Northwestern region (2) of the Black Sea in 1992

Поэтому данные этого года были исключены из общего массива и рассмотрены отдельно. Затем ряды B_{ij}^{σ} были систематизированы на основе сравнения числа и положения экстремумов (максимумов и минимумов), что позволило выделить несколько типов годового хода биомассы фитопланктона. Сгруппированные по принадлежности к одному из типов нормированные значения B_{ij}^{σ} были осреднены. Полученные средние значения и карта их пространственного распределения по акватории моря представлены соответственно на рис. 5 и 6.

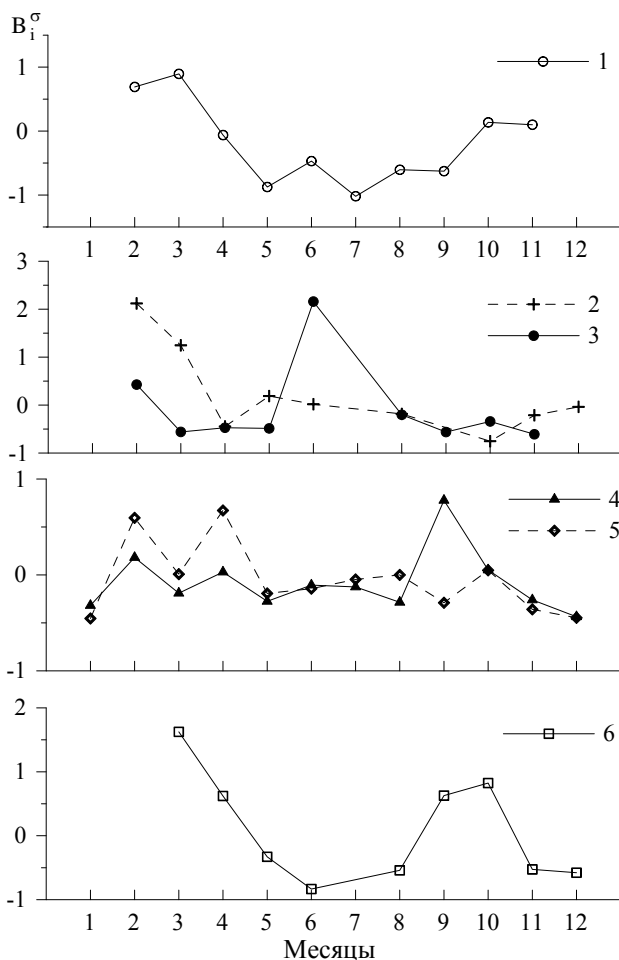


Рис. 5 Типы сезонного хода биомассы фитопланктона (нормированные значения) в Чёрном море. 1 – 6 тип (объяснения в тексте).

Fig. 5 Types of seasonal variability of phytoplankton biomass (normalized values) in the Black Sea. 1 – 6 types (as explained in the text).

В глубоководной части моря, а также в прибрежных водах Крыма и северо-восточной части моря изменения биомассы фитопланктона в течение года в целом описываются U-образной кривой (рис. 5, тип 1 и 2). Чётко выраженный максимум проявляется в феврале – марте, продолжительный минимум соответствует тёплому периоду года. Значимое увеличение биомассы в глубоководной области наблюдается в октябре – ноябре, тогда как в прибрежных водах осенний пик развития фитопланктона выражен слабо.

На кривой сезонного хода третьего типа, в отличие от двух предыдущих, доминирует

летний пик развития водорослей в июне, нормированные значения биомассы в котором значительно превышают аналогичные показатели для холодного периода года. Этот тип сезонной изменчивости фитопланктона был характерен для южной половины моря (рис. 5, тип 3), где в начале лета часто наблюдается массовое развитие кокколитофорид [59, 76].

Остальные типы (рис. 5, типы 4 – 6) характерны для шельфа северо-западной части моря. Для участков моря, непосредственно прилегающих к северному и западному побережью, выраженные максимумы биомассы водорослей приходятся на конец зимы (февраль) и раннюю осень (сентябрь) (рис. 5, тип 4). Ход сезонной изменчивости биомассы в приустьевой зоне Дуная (рис. 5, тип 5) отличается выраженными февральским и апрельским максимумами, тогда как в летне-осенний период значимых экстремумов нормированных значений биомассы фитопланктона здесь не выявлено. В центральной области СЗЧ сезонная изменчивость рассматриваемого показателя характеризуется ранневесенним (март) и продолжительным осенним (сентябрь – октябрь) максимумами (рис. 5, тип 6). Общей чертой сезонной изменчивости биомассы на северо-западном шельфе является слабое развитие фитоплана в период с ноября по январь, что выражается в минимальных значениях нормированных величин биомассы фитопланктона на всех трёх кривых (рис. 5, типы 4 – 6). Кроме того, на всей акватории западного и северо-западного шельфа, как по нашим данным, так и по [16, 18, 28], май характеризуется невысокими значениями биомассы фитопланктона. В то же время именно в мае содержание хлорофилла «а» в СЗЧ достигает максимальных величин [4, 6, 24, 48]. Вероятнее всего, это несоответствие связано с адаптационным увеличением внутриклеточного содержания хлорофилла в микроводорослях из-за ухудшения световых условий развития водорослей при снижении прозрачности воды в период весеннего половодья.

Проведённая типизация позволяет характеризовать сезонный ход биомассы фито-

планктона на большей части акватории моря (рис. 6).

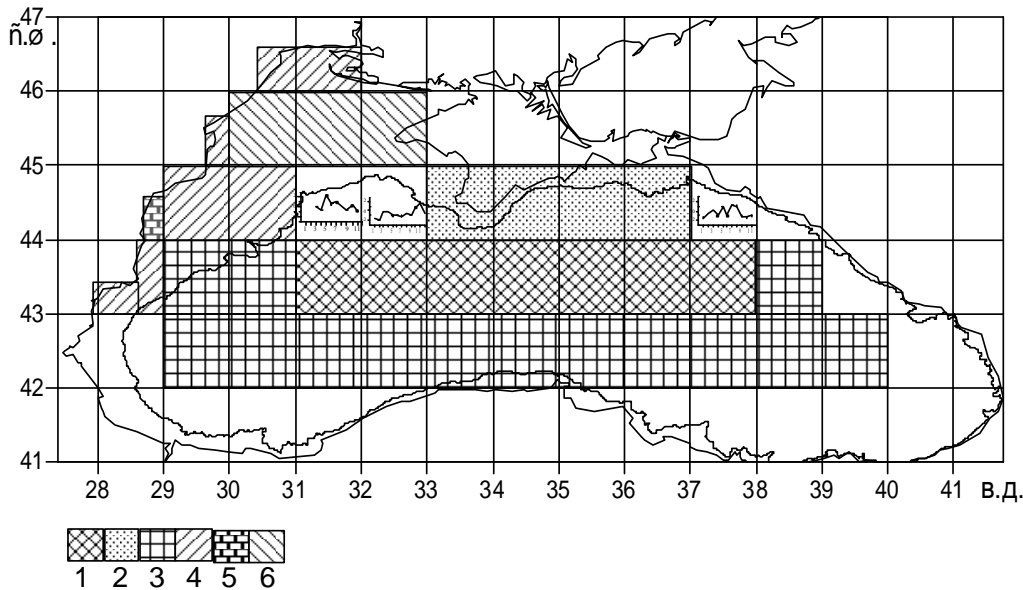


Рис. 6 Пространственное распределение типов сезонного хода биомассы фитопланктона (нормированные значения) в Чёрном море: 1 – 6 типы (объяснения в тексте).

Fig. 6 Spatial distribution of the types of seasonal variation of phytoplankton biomass (normalized values) in the Black Sea: 1 – 6 types (as explained in the text).

Кроме того, в области свала глубин в западной и северо-восточной части моря выделяются несколько квадратов, где сезонный ход биомассы фитопланктона имеет специфические особенности. Для квадрата, прилегающего к северо-восточному побережью моря, на рис. 6 представлена схема сезонного хода, которая отличается максимальными значениями биомассы фитопланктона в летний и минимальными – в осенне-зимний периоды. Такой ход сезонной изменчивости представляется закономерным с учётом высокой динамической активности вод в области свала глубин в зоне влияния Основного Черноморского течения. Очевидно, в осенне-зимний период приросту и накоплению биомассы водорослей в этом районе моря препятствует глубокое перемешивание, тогда как начало процесса формирования термоклина инициирует ранневесеннее развитие водорослей в марте (рис. 6). В период температурной стратификации высокая динамическая активность вод способствует дополни-

тельному обогащению зоны фотосинтеза биогенными элементами [29], что объясняет летний максимум биомассы фитопланктона. Можно предположить, что аналогичным образом динамика вод влияет и на сезонное развитие фитоценоз вдоль всего восточного побережья. Поэтому, несмотря на то, что большинство квадратов в этой области слабо обеспечено данными наблюдений, сезонный ход биомассы фитопланктона, вероятнее всего, будет характеризоваться минимумом в зимний и максимумом в летний период.

В области свала глубин в северо-западной части моря (44° – 45° с.ш.) выделяются два квадрата, отличающиеся схемой внутри-годового развития фитопланктона (рис. 6). В районе 32° - 33° в.д., который приблизительно соответствует положению Севастопольского антициклона [18], сезонный ход биомассы характеризуется единственным выраженным максимумом биомассы в ноябре, с последующим её снижением до минимальных величин в

зимние месяцы, и примерно одинаковым уровнем биомассы водорослей в период с марта по сентябрь. Этот же квадрат отличается более низкими, по сравнению с прилегающими водами, среднемноголетними значениями биомассы (рис. 3 а). Можно предполагать, что на протяжении большей части годового цикла заглупление вод в зоне стационарного антициклона ведет к ухудшению, по сравнению с другими районами, условий роста водорослей, как по световым показателям, так и по обеспеченности биогенными элементами. К западу от рассмотренной области (31° - 32° в.д.) в сезонном развитии фитопланктона также прослеживается единственный статистически значимый максимум (рис. 6), но выраженный в конце весны (май).

Анализ нормированных среднемесячных аномалий биомассы фитопланктона позволил описать характер её сезонного хода на большей части акватории Чёрного моря, за исключением прибрежной зоны в южной половине моря, слабо обеспеченной данными наблюдений (немаркированные квадраты на рис. 6). Проведённая типизация показала, что глубоководная область моря в целом характеризуется близким к U-образному ходом внутригодовой динамики биомассы фитопланктона. Более высокая степень пространственной изменчивости сезонного хода развития фитопланктона наблюдается в шельфовой зоне западной и северо-западной частей моря. Очевидно, динамическая активность вод в зоне Основного Черноморского течения, следствием которой является вариабельность физических и химических условий развития фитопланктона, приводит к увеличению числа типов сезонного хода его биомассы в области свала глубин.

Статистически значимые максимумы нормированных значений биомассы фитопланктона проявляются в зимне-весенней и осенний периоды на большей части акватории, что в целом соответствует современным представлениям о характере внутригодовой дина-

мики развития водорослей в Чёрном море [12, 13]. Однако многие исследователи указывают на то, что типичный ход сезонной изменчивости от года к году может существенно изменяться. Причины этого связывают, прежде всего, с вариабельностью метеорологических условий, которые влияют на сроки сезонной смены видового состава фитоценоза, количество максимумов и их продолжительность, а также на абсолютные значения биомассы фитопланктона [5, 27, 28].

В глубоководной области моря основной максимум биомассы связан с развитием диатомовых водорослей в зимне-весенний период (февраль – март) [4, 12, 30, 42]. Однако в северо-восточной части в период ежемесячных исследований с февраля по август выявлен лишь один весенний максимум после холодной зимы и летний после тёплой зимы [27]. По [28], в восточной половине моря в период с 1961 по 1976 гг. массовое развитие фитопланктона наблюдалось в феврале – марте и мае. В последующие летние месяцы биомасса фитопланктона, как правило, не достигала больших значений. В годы со штормовыми зимами биомасса фитопланктона характеризовалась максимальными величинами в зимне-весенний период, а в годы с безветренной зимой отмечался единственный максимум этого показателя в июле.

Аналогичная тенденция смещения максимумов в развитии фитопланктона на протяжении года отмечалась и в центре западной части моря [5]. Так, в 1998 г. наблюдали два основных максимума биомассы водорослей: весенний (в марте – апреле) и осенний (в октябре). Тёплый период (с мая по сентябрь) характеризовался невысокой биомассой фитопланктона, которая в среднем была в 30 раз ниже, чем в весеннем максимуме, и в три раза ниже осеннего пика. Однако, в 1999 г. биомасса фитопланктона в зимне-весенний и летний периоды была в среднем одинакова, весенний максимум отсутствовал, а в октябре – ноябре она увеличивалась в 3 раза [5].

Зимне-весенний и осенний максимумы развития фитопланктона отмечались и в прибрежных водах северной [20, 22] и северо-восточной частей Чёрного моря [15], но вспышки численности водорослей здесь часто наблюдаются и в летний период [7, 14, 20, 22, 36]. В целом, выполненные в этих водах исследования свидетельствуют о значительных межгодовых колебаниях сезонного хода биомассы фитопланктона, связанных с пространственной и временной вариабельностью метеорологических и гидрологических условий [15, 36].

Метеорологические условия, в сочетании с существенными изменениями структуры зоопланктонного сообщества и массовым развитием вселенца *Mnemiopsis leidyi* [47], очевидно, могли привести к аномалии сезонного хода развития черноморского фитопланктона летом 1992 г. (рис. 4). Цветение моря, вызванное развитием кокколитофорид, достаточно часто наблюдается в мае – июне. В среднем оно проявляется в виде незначительного пика на среднемноголетней кривой сезонного хода биомассы в глубоководной области северной половины моря (рис. 5, тип 1, 2), и хорошо выраженного июньского максимума в его южной половине (рис. 5, тип 3). В 1992 г. продолжительность этого явления возросла до 3 – 4 мес., и занимало оно большую часть акватории, по сравнению со среднемноголетними показателями [56, 57]. Объяснение причин столь сильной вспышки развития кокколитофорид, несомненно, требует специального исследования, но очевидно, что это явление привело к аномальному изменению характера сезонного хода биомассы фитопланктона в 1992 г., что обязательно надо учитывать при анализе временной динамики любых структурных и продукционных характеристик черноморского фитопланктона.

В северо-западной части моря, как показали самые первые исследования [16, 17], количественное развитие фитопланктона характеризуется двумя максимумами: ранневесенним и летним. Ранневесенний связан с бур-

ным цветением диатомей, летний – с развитием как диатомовых, так и динофлагеллят или синезелёных водорослей. Аналогичный ход кривой сезонного изменения биомассы фитопланктона в СЗЧ получили [28] по средним многолетним данным за период с 1959 по 1974 гг. При этом авторы отмечают, что сезонный ход биомассы, полученный при осреднении данных многолетних наблюдений, может существенно отличаться от реально наблюдаемой внутригодовой изменчивости развития фитопланктона.

Таким образом, базовым типом сезонного хода биомассы черноморского фитопланктона может считаться U-образная кривая с максимумами в зимне-весенний и осенний периоды, полученная для северной половины глубоководной области моря. Внутригодовая динамика биомассы в южной половине моря отличается дополнительным пиком развития водорослей в начале лета. Общей особенностью развития фитоценоза на северо-западном шельфе является снижение биомассы водорослей в ноябре – январе. На протяжении остальной части года характер внутригодовой динамики фитопланктонного сообщества характеризуется значительной пространственной неоднородностью, связанной с влиянием метеорологических условий на характер гидродинамических процессов и распространения речного стока.

Межгодовую изменчивость биомассы водорослей в Чёрном море в период с 1948 по 2001 гг. оценивали на основе аномалий биомассы фитопланктона в зоне фотосинтеза относительно её годового хода (δV_{ij}) (см. стр. 7). Для этого временные ряды аномалий, полученные для отдельных квадратов, проанализированы с позиций обеспеченности данными наблюдений, а также характера изменения δV_{ij} на рассматриваемом временном отрезке. В результате в СЗЧ для анализа долговременных изменений выбраны два квадрата в области 44° – 45° с.ш. и 28° – 30° в.д., наиболее обеспеченных данными наблюдений (рис. 1). Рассмотрение долговременной динамики биомассы фито-

планктона на остальной части этого региона, на наш взгляд, некорректно из-за высокой степени вариабельности величин и недостаточной обеспеченности данными наблюдений.

Для характеристики многолетней динамики биомассы в открытой части моря использовали ряды δB_{ij} в квадратах, расположенных за пределами северо-западного и западного шельфа моря, подавляющая часть площади которых находится за 100-метровой изобатой. Учитывая невысокую обеспеченность данными наблюдений отдельных квадратов, временные ряды δB_{ij} осредняли по трём областям – северной (квадраты севернее 44° с.ш.), центральной (квадраты между 43° и 44° с.ш.) и южной (квадраты южнее 44° с.ш.). Сравнение полученных временных рядов не показало существенных отличий ни по характеру межгодовых колебаний, ни по величине стандартного отклонения $\sigma(\delta B_i)$, значение которого варьировало в пределах $9.4 - 10.3 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$. Поэтому, чтобы достичь более высокой равномерности в обеспеченности данными, в дальнейших расчётах использовали осреднение рядов δB_i по всей открытой части моря (рис. 7 а). Среднеквадратическое отклонение по полученному временно-му ряду межгодовых аномалий $\sigma(\delta B_i)$ составило $11.5 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$.

На рис. 7 а, наряду с межгодовой динамикой аномалий биомассы фитопланктона, для сравнения приведены долговременные изменения средне-зимней (декабрь-март) температуры поверхностного слоя вод открытой части Чёрного моря [68]. Сопоставление двух кривых свидетельствует о наличии сходных периодов колебаний многолетнего хода δB_i и температуры, при анализе которых выделяется три временных отрезка (табл. 1). От начала наблюдений и до 1984 г. в изменчивости аномалий годового хода биомассы фитопланктона выраженный тренд отсутствует, доминирующими являются примерно десятилетние волнообразные колебания, очевидно связанные с циклическими изменениями климатических условий, на

фоне которых прослеживаются периодические возмущения меньшего порядка. Стандартное отклонение аномалий годового хода биомассы фитопланктона $\sigma(\delta B_i)$ для этого периода составляет $5.9 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$.

Второй период (1985 – 1994) характеризуется значительным увеличением как биомассы фитопланктона, так и стандартного отклонения аномалий годового хода этого показателя, которое для рассматриваемого временного отрезка составляет $14.9 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$. Аналогичные значения средних и стандартного отклонения биомассы фитопланктона получены при обобщении массива данных, собранного сотрудниками ИО РАН в различных районах Чёрного моря для летне-осеннего периода с 1978 по 1995 гг. [63]. Наблюдаемая вариабельность биомассы фитопланктона в этот период, очевидно, связана с изменениями климатических условий, на что неоднократно указывалось в предшествующих исследованиях [63, 68]. На протяжении этого периода средне-зимняя температура поверхностного слоя (рис. 7 а) была значительно ниже её среднемноголетнего значения ($+8.4^\circ\text{C}$). Учитывая, что восьмиградусная изотерма ограничивает обогащенный биогенными элементами холодный промежуточный слой (ХПС), охлаждение поверхностных вод до 8°C и ниже означает активное вовлечение вод ХПС в процессы зимнего конвективного перемешивания и, соответственно, увеличение потока минеральных солей в зону фотосинтеза. Синтезированное на этой основе органическое вещество может определять не только дополнительное накопление биомассы фитопланктона в зимне-весенний период, но и создавать химическую базу для более интенсивного развития водорослей в летний и осенний сезоны [8, 63].

В эти же годы в Чёрном море отмечались существенные сдвиги в структуре зоопланктонного сообщества, связанные с резким изменением климатических индексов в северном полушарии в середине 1980-х – 1990-х гг. [65].

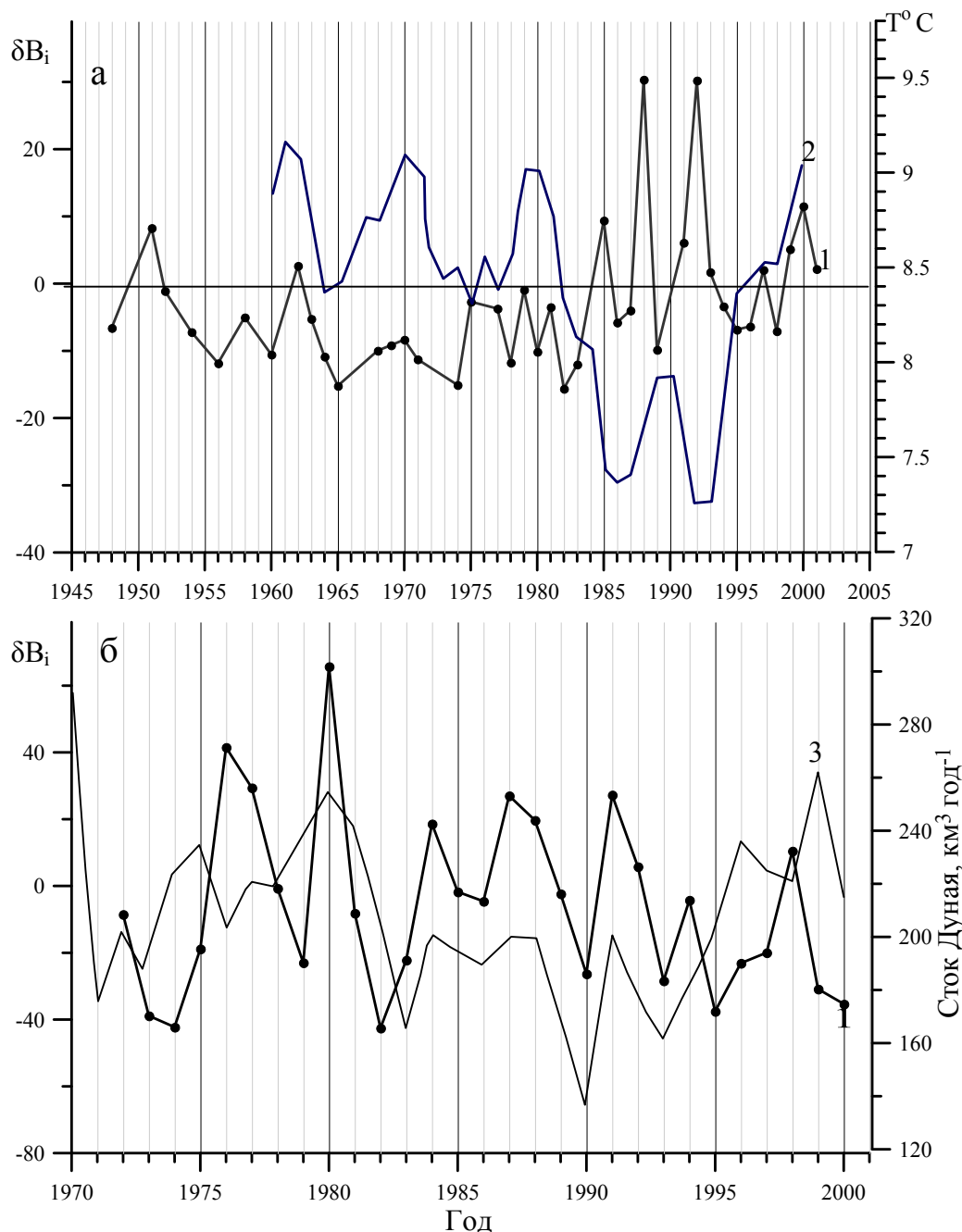


Рис. 7 Временной ход: 1 - межгодовых аномалий биомассы фитопланктона в зоне фотосинтеза (δB_i); 2 - средне-зимней температуры поверхностных вод [68]; 3 - объема водостока р. Дунай по [55, 62] в глубоководной области Черного моря (а) и в прилегающей к Дунаю области СЗЧ (б)

Fig. 7 The time course: 1 – inter-annual anomalies of phytoplankton biomass in the euphotic zone (δB_i); 2 - mid-winter temperatures of surface waters [68]; 3 - river discharge of the Danube [55, 62] in the deep area of the Black Sea (a) and adjacent to the Danube region Northwestern shelf (b)

Долговременные колебания метеоусловий и соответствующие им изменения гидрологического режима, наряду с перестройкой структуры пелагического сообщества, рассмат-

риваются в качестве основных причин двукратного увеличения первично-продукционных характеристик вод северо-восточной части Чёрного моря в 1985 – 1992/1993 гг. [8].

Табл. 1 Среднегодовое количество биомассы фитопланктона в зоне фотосинтеза \bar{B} (г·м⁻²) и среднее квадратическое отклонение аномалий годового хода $\sigma(\delta B_i)$ в открытой части Чёрного моря

Table 1 Long-term annual average of phytoplankton biomass \bar{B} (g·m⁻²) and standard deviation of the annual change anomalies $\sigma(\delta B_i)$ in the euphotic zone of the open part of the Black Sea

Период исследований	\bar{B}	$\sigma(\delta B_i)$	n	Т°С
1948 – 1984 гг.	6.1	5.9	261	8.6
1985 – 1994 гг.	24.0	14.9	286	7.6
1995 – 2001 гг.	15.7	7.1	151	8.6

Примечание: n – число определений; Т°С – средняя за зиму температура поверхностного слоя
Notes: n – number of data; Т°С – mid-winter temperatures of surface waters

Третий период (после 1995 г.) характеризуется снижением биомассы фитопланктона в среднем в 1.5 раза и уменьшением степени её межгодовой вариабельности в 2 раза. Аналогичные тенденции отмечены и в изменении содержания хлорофилла и величин первичной продукции в глубоководной и свальной области северо-восточной части моря после 1993 г. [8]. В это же время средне-зимняя температура воды поверхностного слоя соответствовала уровню начала 1980-х, экосистема открытой части моря начинала восстанавливаться после последствий массового развития гребневика *M. leidyi*, биомасса которого уменьшалась [46], тогда как количество кормового зоопланктона увеличивалось [72]. Следовательно, в этот период поступление биогенных элементов с глубинными водами должно было снижаться, а пресс фитофагов на фитопланктон возрастать. Так как оба эти процесса отрицательно влияют на накопление биомассы фитопланктона, наблюдаемое её снижение во второй половине 1990-х представляется закономерным.

Временной ряд межгодовых аномалий биомассы фитопланктона в придунайском районе приведен на рис. 7б. Статистически значи-

мого тренда по рассматриваемому временному ряду δB_i в период с 1972 по 2000 гг. не выявлено, но после 1994 г. прослеживается тенденция к некоторому уменьшению биомассы фитопланктона (табл. 2). До 1994 г. её среднегодовое количество составляла 52 г·м⁻², а в 1995 – 2000 гг. этот показатель в два раза ниже. Стандартное отклонение аномалий годового хода биомассы фитопланктона по всему временному ряду составляет 27 г·м⁻². При этом выделяются два периода: до 1984 г. средняя величина $\sigma(\delta B_i)$ составляла 34 г·м⁻², а после 1985 г. значение этого показателя снижалось до 19 г·м⁻². Таким образом, период 1972 – 1984 гг. характеризовался высокой биомассой водорослей и высокой межгодовой изменчивостью этого показателя (табл. 2). В период 1985 – 1994 гг. отмечается снижение показателя $\sigma(\delta B_i)$ в два раза, при сохранении среднегодовое количество биомассы на том же уровне. После 1994 г. биомасса фитопланктона уменьшалась в два раза, по сравнению с предшествующим периодом, а величина $\sigma(\delta B_i)$ не изменялась. В процентном выражении от среднегодового значения биомассы межгодовая изменчивость фитопланктона в это время достигала уровня, наблюдавшегося до 1984 г.

Табл. 2 Среднегодовое количество биомассы фитопланктона в зоне фотосинтеза \bar{B} и среднее квадратическое отклонение аномалий её годового хода $\sigma(\delta B_i)$ в придунайском районе

Table 2 Long-term annual average of phytoplankton biomass \bar{B} (g·m⁻²) and standard deviation of the annual change anomalies $\sigma(\delta B_i)$ in the euphotic zone of the Danubian region of the Black Sea

Период исследований	\bar{B} , г·м ⁻²	Интервал \bar{B}	$\sigma(\delta B_i)$, г·м ⁻²	n
1972 – 1984 гг.	51.0	2.34 – 112.1	33.8	540
1985 – 1994 гг.	55.1	23.2 – 78.9	19.5	284
1995 – 2000 гг.	27.5	2.9 – 59.8	17.6	109

Примечание: n – число определений; Note: n – number of data

Межгодовые аномалии биомассы фитопланктона в зоне фотосинтеза (δB_i) сопоставлены с объёмом годового стока Дуная за период с 1972 по 2000 гг. (рис. 7, б). Прослеживается синхронность периодических изменений этих двух параметров. Причём, если с начала 1980-х до середины 1990-х колебания временного хода δB_i и речного стока практически совпадают, то до 1980-го и после 1994 гг. наблюдается отставание колебаний временного хода δB_i относительно колебаний стока Дуная.

На основании полученных результатов можно утверждать, что динамика биомассы фитопланктона на выделенном участке шельфа тесно связана с межгодовой изменчивостью водного режима р. Дунай. Устойчивые однопольные тренды изменения биомассы фитопланктона в придунайском районе, начиная с 1970-х и до конца века, отсутствуют. Факторы, контролирующие периодические изменения запасов фитопланктона в этом районе моря, требуют дальнейших исследований, которые должны базироваться на детальном статистическом анализе временных рядов физических, химических и биологических показателей [1].

Оценка запасов черноморского фитопланктона. Важнейшей продукционной характеристикой водоёма является суммарное содержание фитопланктона в его водах. С учётом выраженной периодичности межгодовых изменений биомассы черноморского фитопланктона и отсутствия значимых трендов его многолетней динамики, для оценки общего запаса водорослей в Чёрном море использованы средне-

многолетние значения биомассы. При необходимости среднегодовые величины этого параметра могут быть оценены на основе временных рядов аномалий δB_i (рис. 7).

На основе среднемноголетних значений биомассы водорослей в отдельных $1^\circ \times 1^\circ$ квадратах и с учётом площади последних для каждого квадрата рассчитали запасы фитопланктона в зоне фотосинтеза. На основании пространственного распределения среднемноголетних значений биомассы (рис. 3а) в Чёрном море выделено три области. Первая – наиболее продуктивная северо-западная часть моря, к которой отнесено 14 квадратов, расположенных на северо-западном шельфе (до изобаты 200 м) севернее 43° с.ш. (рис. 1). Остальную часть акватории по этой же широте разделили на две половины – северную и южную, учитывая тенденцию к снижению среднемноголетних значений биомассы в южной части моря (рис. 3а). Среднемноголетние значения биомассы в квадратах, относящихся к каждой из выделенных областей, были осреднены, а величины запасов биомассы суммированы. Согласно расчётам, среднемноголетняя биомасса фитопланктона в зоне фотосинтеза варьирует от минимальных значений в южной части моря до максимальных в СЗЧ и промежуточных значений этого показателя в северной половине моря (табл. 1). Вклад СЗЧ в суммарную биомассу фитопланктона может составлять до 30 %, примерно треть биомассы водорослей сосредоточена в южной и около 40 % – в северной половине моря.

Табл. 3 Среднемноголетняя (\bar{B}) и суммарная ($\Sigma \bar{B}$) биомасса фитопланктона (сырая) в зоне фотосинтеза по отдельным районам Чёрного моря (за период с 1948 г. по 2001 г.)

Table 3 Long-term annual average (\bar{B}) and total ($\Sigma \bar{B}$) phytoplankton biomass (wet weight) in the euphotic zone of the different regions of the Black Sea (from 1948 to 2001)

Районы моря	Площадь районов, 10^3 км^2	Среднемноголетняя \bar{B} , $\text{г} \cdot \text{м}^{-2}$	$\Sigma \bar{B} \cdot 10^6 \text{ т}$	$\Sigma \bar{B} \text{ \%}$
Северная часть	151	19.9	3.1	39
Южная часть	204	12.4	2.6	32
СЗЧ	73	35.6	2.3	29
Общая	428	20.2	7.9	100

Среднегодовую суммарную биомассу черноморского фитопланктона в период с 1948 по 2001 гг. составляет 7.9 млн. т (сырой массы). Значение аналогичного показателя, рассчитанного [21] для периода 1948 – 1956 гг., примерно в 2 раза меньше. Наиболее существенно расходятся данные о запасах фитопланктона в северо-западной части моря. Однако, как отмечают сами авторы, в их расчёты не входили результаты определений биомассы в районах, расположенных непосредственно в зоне влияния речных и береговых стоков. Отличительной особенностью этой зоны являются вспышки массового развития водорослей, за счёт которых различия в биомассе фитопланктона для одного и того же периода года могут достигать порядка величин [21]. Кроме того, в этот период времени для количественной оценки численности и биомассы водорослей использовался метод осаждения, который по сравнению с методом обратной фильтрации занижает реальную биомассу фитопланктона в 2 – 4 раза [43]. Поэтому двукратное увеличение биомассы фитопланктона по настоящим оценкам не может служить доказательством существенного изменения трофического статуса моря по сравнению с серединой прошлого века. На отсутствие выраженных отличий в оценках биомассы фитопланктона в Чёрном море в летние месяцы (1948 – 1956) [21] и летом 1989 г. указывается и в [37]. Суммарная биомасса фитопланктона в эти периоды составляла 3 – 7 млн. т и 6.6 млн. т сырого веса соответственно.

Величина суммарной годовой первичной продукции в Чёрном море, по оценкам разных авторов, составляет $0.08 - 0.1 \cdot 10^9$ т·С·год⁻¹ [38, 45]. Полученная нами общая биомасса черноморского фитопланктона, выраженная в углеродных единицах, при использовании коэффициента 0.08 [45], соответствует $0.63 \cdot 10^6$ т·С. Тогда, рассчитанные по среднегодовым величинам продукции [38, 45] и суммарной биомассе фитопланктона суточный и годовой коэффициент П/Б могут составлять 0.34 – 0.43 сут⁻¹ и 127 – 158 год⁻¹ соответственно. Как показали результаты экспериментальных исследований,

среднесуточные величины П/Б в верхнем перемешанном слое открытой части Чёрного моря составляли в феврале – начале апреля 1991 г. – 0.18 сут⁻¹ [39], в марте – апреле 1988 г. – 0.1 [47], в мае 1984 г. – 0.23, в сентябре – октябре 1984 г. – 0.52, в июле – сентябре 1989 г. – 0.31 [47] и в сентябре – октябре 2005 г. – 0.4 сут⁻¹ [40]. Исходя из данных по биомассе фитопланктона и его продукции, полученных в мае – июне 1986 г. для прибрежных и мористых вод восточной части Чёрного моря [9], среднесуточные значения П/Б в этих районах составляли 0.63 ± 0.11 и 0.78 ± 0.08 сут⁻¹ соответственно. После осреднения всех выше приведённых данных среднесуточная величина П/Б в Чёрном море составила 0.39 ± 0.23 сут⁻¹, что соответствует величине П/Б, полученной нами на основе осреднённых среднегодовых оценок биомассы и продукции фитопланктона – 0.34 – 0.43 сут⁻¹. Таким образом, запасы черноморского фитопланктона, рассчитанные на основе среднегодовых значений биомассы, хорошо согласуются с оценками годовой суммарной первичной продукции.

Заключение. Анализ пространственно-временной изменчивости биомассы фитопланктона свидетельствует о неоднородности его распределения по акватории Чёрного моря, высокой степени сезонной и межгодовой вариабельности в период с 1948 по 2001 гг. Пространственное распределение среднегодовых значений биомассы указывает на тесную связь продуктивности отдельных районов моря с динамикой движения вод. Анализ сезонной изменчивости нормированных величин биомассы фитопланктона показал, что глубоководная область характеризуется двумя близкими к U-образному типами внутригодовой динамики. В шельфовой зоне западной и северо-западной частей моря сезонный ход описывается тремя типами кривых. В области свала глубин в условиях высокой динамической активности вод в струе Основного Черноморского течения число типов сезонного хода биомассы фитопланктона возрастает как минимум до пяти. Межгодовая изменчивость биомассы

фитопланктона во второй половине прошлого века характеризовалась волнообразными изменениями с периодом колебаний, близким к десятилетнему периоду, и отсутствием статистически значимых трендов по рядам аномалий годового хода в открытых районах моря с 1948 г., а на северо-западном шельфе – с 1970 г. В глубоководной области моря прослеживается связь межгодовой динамики биомассы фитопланктона с изменением климатических условий в зимний период, особенно на фоне охлаждения поверхностного слоя вод до 8°C и ниже, а в придунайском районе – с межгодовой изменчивостью объёма речного стока. Таким образом, выявлена связь трёх составляющих

пространственно-временной изменчивости биомассы водорослей с гидролого-динамическими характеристиками вод. В связи с этим, можно предположить, что вариабельность биомассы фитопланктона в Чёрном море в основном определяется изменением физических параметров среды, которые непосредственно формируют световые условия и условия минерального питания водорослей. И поскольку термохалинная структура и динамика движения вод контролируются, в первую очередь, климатическими условиями, влияние последних может быть определяющим и для межгодовой изменчивости черноморского фитопланктона в период с 1948 по 2001 гг.

1. Белевич Р. Р., Орлова И. Г. Особенности межгодовой изменчивости гидролого-гидрохимических характеристик вод на северо-западном шельфе Чёрного моря в последние десятилетия (60 – 90-е годы) // Морск. гидрофиз. журн. – 1997. – №2. – С. 62 – 73.
2. Белогорская Е. В. Некоторые данные о распределении и количественном развитии фитопланктона в Чёрном море / Тр. Севаст. биол. ст. – 1959. – 12. – С. 87 – 101.
3. Белогорская Е. В., Кондратьева Т. М. Распределение фитопланктона в Чёрном море / Исследования планктона Чёрного и Азовского морей. – К.: Наук. думка, 1965. – С. 36 – 58.
4. Берсенева Г. П. Сезонная динамика концентрации хлорофилла «а» / Планктон Чёрного моря. – К.: Наук. думка, 1993. – С. 92 – 102.
5. Берсенева Г. П., Чурилова Т. Я., Георгиева Л. В. Сезонная изменчивость хлорофилла и биомассы фитопланктона в западной части чёрного моря //Океанология. – 2004. – 44, № 3. – С. 389 – 398.
6. Болога А. С., Бурлакова З. П. Пространственно-временное распределение хлорофилла «а» и его соотношение с феофитином: Прибосфорский район и западная часть моря, весенний период 1982 г. / Динамика вод и продуктивность планктона Чёрного моря. – М.: ИОАН СССР – КОЦ «Мировой океан», 1988. – С. 253 – 263.
7. Брянцева Ю. В. Особенности сезонной сукцессии фитоценозов Севастопольской бухты в 2004-2006 гг. / Микроводоросли Чёрного моря: проблемы сохранения биоразнообразия и биотехнологического использования.– Ред. Токарев Ю.Н., Финенко З.З., Шадрин Н.В. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2008. – С. 18 – 28.

8. Ведерников В. И., Демидов А. Б. Долговременная и сезонная изменчивость хлорофилла и первичной продукции в восточных районах Чёрного моря / Комплексные исследования северо-восточной части Чёрного моря. – Ред. А.Г. Зацепин, М.Ф. Флинт. – М.: Наука, 2002. – С. 212 – 234.
9. Ведерников В. И., Микаэлян А. С. Структурно-функциональные характеристики разных размерных групп фитопланктона Чёрного моря / Структура и продукционные характеристики планктонных сообществ Чёрного моря. – М.: Наука, 1989. – С. 84 – 105.
10. Геворгиз Н. С., Кривенко О. В., Кондратьев С. И. Обобщение данных многолетних исследований гидрохимического режима вод северо-западной части Чёрного моря за период 1980 – 2002 гг. / Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа: сб. науч. тр. / НАН Украины, МГИ. – Севастополь, 2005. – Вып. 12. – С. 149 – 154.
11. Георгиева Л. В. Качественный состав и количественное распределение фитопланктона / В кн., Водобмен через Босфор и его влияние на гидрологию и биологию Чёрного моря. – К.: Наук. думка, 1969. – С. 184 – 196.
12. Георгиева Л. В. Видовой состав и динамика фитоценоза / В кн.: Планктон Чёрного моря. – К.: Наук. думка, 1993. – С. 31 – 54.
13. Георгиева Л. В., Сенчикина Л. Г. Фитопланктон Чёрного моря: современное состояние и перспективы исследований // Экология моря. – 1996. – Вып. 45. – С. 6 – 13.
14. Зернова В. В. Изменение количества фитопланктона в течение года в прибрежных водах северо-восточной части Чёрного моря / Экосистемы

- пелагиали Чёрного моря. – М.: Наука, 1980. – С. 96 – 105.
15. *Зернова В. В., Незлин Н. П.* Сезонные изменения фитоценоза северо-восточной части Чёрного моря / Сезонные изменения черноморского планктона. – М.: Наука, 1983. – С. 12 – 34.
 16. *Иванов А. И.* Результаты изучения фитопланктона северо-западной части Чёрного моря в 1954 – 1957 гг. / Науч. сессия учён. совета ин-та гидробиологии АН УССР на Одес. биол. ст. – Одесса, 1958. – С. 27 – 30.
 17. *Иванов А. И.* Особенности качественного состава и количественного распределения фитопланктона северо-западной части Чёрного моря / Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. – 1960. – **10**. – С. 182 – 196.
 18. *Изменчивость гидрофизических полей Чёрного моря* / Блатов А. С., Булгаков Н. П., Иванов В. А., Косарев А. Н., Тужилкин В. С. - Л.: Гидрометеоиздат, 1984. – 240 с.
 19. *Кныш В. В., Кубряков А. И., Моисеенко В. А.* и др. Тенденции в изменчивости термохалинных и динамических характеристик Чёрного моря, выявленные по результатам реанализа за период 1985 – 1994 гг. / Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. – Севастополь: МГИ и ОФ ИнБЮМ НАНУ, 2008. – Вып. 16 – С. 279 – 290.
 20. *Ковалёва Т. М.* Сезонные изменения фитопланктона в неритической зоне Чёрного моря в районе Севастополя // Биология моря. – 1969. – Вып. 17. – С. 18 – 31.
 21. *Кондратьева Т. М., Белогорская Е. В.* Распределение фитопланктона в Чёрном море // Тр. Севастоп. биол. станции. – 1961. – **14**. – С. 45 – 63.
 22. *Кошевой В. В.* Наблюдения за фитопланктоном Чёрного моря у берегов Карадага / Бюл. Океаногр. Комис. АН СССР. – 1959. – № 3. – С. 40 – 45.
 23. *Кошевой В. В.* Количественное распределение фитопланктона в Чёрном море / Тр. Всесоюз. гидробиол. общ-ва. – М.: Изд-во АН СССР. – 1960. – **10**. – С. 197 – 200.
 24. *Кропотов С. И., Кривенко О. В.* Хлорофилл "а" и продукты его распада в водах Чёрного моря : сезонная и межгодовая изменчивость // Журн. общей биологии. – 1999. – **60**, № 5. – С. 556 – 570.
 25. *Кузьменко Л. В., Сеничкина Л. Г., Алтухов Д. А.* и др. Количественное развитие и распределение фитопланктона в водах у юго-восточного побережья Крыма / Карадаг. История, биология, археология: Сб. науч. тр., посвящ. 85-летию Карадаг. науч. станции им. Т. И. Вяземского. – Симферополь, 2001. – С. 126 – 134.
 26. *Маштакова Г.П.* Влияние вод материкового стока на развитие фитопланктона в северо-западной части Чёрного моря / Тр. АзЧерНИРО. – 1964. – Вып. 23. – С.55 – 68.
 27. *Маштакова Г. П.* Сезонная динамика фитопланктона восточной части Чёрного моря / Тр. АзЧерНИРО. – 1968. – Вып. 27. – С. 52 – 59.
 28. *Маштакова Г. П., Роухийянен М. И.* Сезонная динамика фитопланктона / Основы биологической продуктивности Чёрного моря. – К.: Наук. думка. – 1979. – С. 85 – 88.
 29. *Микаэлян А. С., Беляева Л. В., Георгиева Л. В.* и др. Влияние мезомасштабной динамики на фитопланктонные сообщества Чёрного моря // Комплексные исследования северо-восточной части Чёрного моря. – М.: Наука, 2002. – С. 248 – 256.
 30. *Микаэлян А. С., Нестерова Д. А., Георгиева Л. В.* Зимнее "цветение" *Nitzschia delicatula* в открытых водах Чёрного моря // Зимнее состояние экосистемы открытой части Чёрного моря: Материалы 21 рейса НИС "Витязь" (9 февр. – 8 апр. 1991). – М.: Наука, 1992. – С. 58 – 72.
 31. *Микаэлян А. С., Паутова Л. А., Георгиева Л. В.* и др. База данных по фитопланктону Чёрного моря // Океанология. – 2007. – **47**, № 3. – С. 477– 480.
 32. *Морозова-Водяницкая Н. В.* Численность и биомасса фитопланктона в Чёрном море // ДАН АН СССР. – 1950. – **73**, № 4. – С. 821 – 824.
 33. *Морозова-Водяницкая Н. В.* Фитопланктон Чёрного моря. Ч. 2 // Тр. Севастоп. биол. станции АН СССР. – 1954. – **8**. – С. 11 – 99.
 34. *Пицык Г.К.* О количественном развитии и горизонтальном распределении фитопланктона в западной половине Чёрного моря (предварительное сообщение) / Тр. АзЧерНИРО. – 1950. – Вып. 14. – С. 215 – 245.
 35. *Пицык Г. К.* Исследования фитопланктона Чёрного моря в 1953 – 1963 гг. // Биологические исследования Чёрного моря и его промысловых ресурсов. – Киев: Наук. думка, 1968. – С. 30 – 39.
 36. *Поликарпов И. Г., Сабурова М. А., Манжос Л. А.* и др. Биологическое разнообразие микропланктона прибрежной зоны Чёрного моря в районе Севастополя (2001 – 2003 гг.) / Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (Черноморский сектор). – Ред. Еремеев В.И., Гаевская А.В.– Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – С. 16 – 42.
 37. *Сеничкина Л. Г., Георгиева Л. В., Нестерова Д. А.* и др. Фитопланктон Чёрного моря летом 1989 г.: биомасса и ее связь с гидрологическими условиями // Изменчивость экосистемы Чёрного

- моря: естественные и антропогенные факторы. – М.: Наука, 1991. – С. 104 – 116.
38. *Сорокин Ю. И.* Чёрное море: Природа, ресурсы. – М.: Наука, 1982. – 216 с.
 39. *Сорокин Ю. И., Сухомлин А. В., Сорокина О. В.* Первичная продукция фитопланктона в Чёрном море в конце зимы – начале весны // Зимнее состояние экосистемы открытой части Чёрного моря. – М.: Ин – т океанологии РАН, 1992. – С. 72 – 77.
 40. *Стельмах Л. В., Бабич И. И., Тургул С.* и др. Скорость роста фитопланктона и его выедание зоопланктоном в западной части Чёрного моря в осенний период // Океанология. – 2009. – **49**, № 1. – С. 90 – 100.
 41. *Суханова И. Н., Беляева Т. В.* Видовой состав, распределение и суточные изменения фитопланктона Чёрного моря в октябре 1978 г. // Экосистемы пелагиали Чёрного моря 1980. – М.: Наука. – 1980. – С. 65 – 91.
 42. *Суханова И. Н., Микаэлян А. С., Георгиева Л. В.* Пространственное распределение и временные изменения черноморского фитопланктона в период весеннего "цветения" (март-апрель, 1988) / Исследования фитопланктона в системе мониторинга Балтийского моря и других морей СССР – М.: Наука, 1991. – С. 135 – 151.
 43. *Суханова И. Н., Ратькова Т. Н.* Сравнение численности фитопланктона в пробах собранных методом двойной фильтрации и стандартным методом осаждения // Океанология. – 1977. – **17**, № 4. – С. 692 – 698.
 44. *Финенко З. З., Крупаткина Д. К.* Первичная продукция в Чёрном море в зимне-весенний период // Океанология. – 1992. – **32**, № 1. – С. 97 – 104.
 45. *Финенко З. З., Суслин В. В., Чурилова Т. Я.* Региональная модель для расчёта первичной продукции Чёрного моря с использованием данных спутникового сканера цвета Sea WiFS // Морск. экол. журн. – 2009. – **8**, № 1. – С. 81 – 106.
 46. *Шиганова Т. А., Мусаева Э. И., Булгакова Ю. В.* и др. Гребневика вселенцы *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) и *Beroe ovata* (Mayer 1912) и их воздействие на пелагическую экосистему северо – восточной части Чёрного моря // Известия АН Серия биол. – 2003. – № 2. – С. 225 – 325.
 47. *Шушкина Э. А., Виноградов М. Е.* Изменения планктонного сообщества открытых районов Чёрного моря и воздействие на него гребневика Мнемииопсиса (1978 – 1989 гг.) // Изменчивость экосистемы Чёрного моря (естественные и антропогенные факторы). – М.: Наука. – 1991. – С. 248 – 261.
 48. *Юнев О. А.* Пространственно-временное распределение хлорофилла «а» и его соотношение с феофитином: прибрежные и открытые районы моря, весенний период 1981 г. // Динамика вод и продуктивность планктона Чёрного моря. – М.: ИОАН СССР – КОЦ «Мировой океан», 1988. – С. 278 – 290.
 49. *Юнев О. А., Шульман Г. Е., Юнева Т. В.* и др. Соотношение запасов мелких пелагических рыб и биомассы фитопланктона как индикатор состояния экосистемы пелагиали Чёрного моря // Докл. АН РАН. – 2009. – **428**, № 3. – С. 426 – 429.
 50. *Alheit J., MoËllmann C., Dutz J.* et al. Synchronous regime shifts in the central Baltic and the North Sea in the late 1980 s. ICES // J. Marine Science. – 2005 – **62**. – P.1205 – 1215.
 51. *Beaugrand G.* Decadal changes in climate and ecosystems in the North Atlantic Ocean and adjacent seas // Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography. – 2009 – **56**, № (8 – 10). – P. 656 – 673.
 52. *Bianchi C. N.* Biodiversity issues for the forthcoming tropical Mediterranean Sea // Hydrobiologia. – 2007. – **580**. – P. 7 – 21.
 53. *Black Sea Database* supplied with Ocean Base 3.07 DBMS // NATO SfP-971818 ODBMS Black Sea Project. – July 15, 2003. – CD for Windows NT, 98, 2000, Me, XP.
 54. *Choi J. S., Frank K. T., Petrie B. D.* et al. Integrated assessment of a large marine ecosystem: a case study of the devolution of the eastern Scotia shelf, Canada // Oceanography and Marine Biology: An Annual Review. – 2005. – **43**. – P. 47 – 67.
 55. *Cociasu A., Diaconu V., Popa L.* et al. The nutrient stock of the Romanian Shelf of the Black Sea during the last three decades // Sensitivity to change: Black Sea, Baltic Sea and North Sea. – Series 2: Environment. – Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1997. – **27**. – P. 49 – 65.
 56. *Cokacar T., Kubilay N., Oguz T.* Structure of *Emiliania huxleyi* blooms in the Black Sea surface waters as detected by SeaWiFS imagery // Geophys. Res. Lett. – 2001. – **28**, No24. – P. 607 – 610.
 57. *Cokacar T., Oguz T., Kubilay N.* Interannual variability of the early summer coccolithophore blooms in the Black Sea: impacts of anthropogenic and climatic factors // Deep-Sea Res. I. – 2004. – **51**. – P. 1017– 1031.
 58. *Daskalov G. M., Grishin A. N., Rodionov S.* et al. Trophic cascades triggered by overfishing reveal possible mechanisms of ecosystem regime shifts // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2007. – **104**. – P.10518 – 10523.
 59. *Eker-Develi E., Kideys A. E.* Distribution of phytoplankton in the southern Black Sea in summer 1996, spring and autumn 1998 // Mar. Syst. – 2003. – **39**. – P.203 – 211.

60. Ginzburg A. I., Kostianoy A. G., Sheremet N. A sea surface temperature variability // Hdb. Env. Chem. Part Q. – 2008. – **5**. – P. 255 – 275.
61. Hare S. R., Mantua N. Empirical evidence for North Pacific regime shifts in 1977 and 1989 // Progress in Oceanography. – 2000. – **47**. – P. 103 – 145.
62. Marine Environmental Assessment of the Black Sea. Working material. Regional Technical Cooperation Project RER/2/003. – Vienna: Reproduced by the IAEA, 2004. – 358 p.
63. Mikaelyan A. S. Longtime variability in phytoplankton communities in the open Black Sea in relation to environmental changes // Sensitivity to change: Black Sea, Baltic Sea and North Sea. – Series 2: Environment. – Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1997. – **27**. – P. 105 – 116.
64. Nesterova D., Moncheva S., Mikaelyan A. et al. The state of phytoplankton / State of the Environment of the Black Sea (2001 – 2006/7) / Edited by Temel Oguz. – Publications of the Commission on the Protection of the Black Sea against Pollution (BSC) 2008 – 3. – Istanbul, Turkey, 2009. – P. 173 – 200.
65. Niermann U., Kideys A. E., Kovalev A.V. et al. Fluctuations of pelagic species of the open Black Sea during 1980 – 1995 and possible teleconnections // Environmental Degradation of the Black Sea: Challenges and Remedies. – Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1999. – **56**. – P. 147 – 174.
66. Oguz T. Black Sea ecosystem response to climatic teleconnections // Oceanography. – 2005. – **18**, № 2. – P. 122 – 133.
67. Oguz T., Dippner J. W., Kaymaz Z. Climatic regulation of the Black Sea hydro-meteorological and ecological properties at interannual-to-decadal time scales // Marine Systems. – 2006. – **60**. – P. 235 – 254.
68. Oguz T., Gilbert D. Abrupt transitions of the top-down controlled Black Sea pelagic ecosystem during 1960–2000: Evidence for regime-shifts under strong fishery exploitation and nutrient enrichment modulated by climate-induced variations // Deep-Sea Res. I. – 2007. – **54**. – P. 220 – 242.
69. Oguz T., Velikova V. Abrupt transition of the northwestern Black Sea shelf ecosystem from a eutrophic to an alternative pristine state // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 2010. – **405**. – P. 231 – 242.
70. Overland J., Rodionov S., Minobe N. Bond North Pacific regime shifts: Definitions, issues and recent transitions // Progress in Oceanography. – 2008. – **77**. – P. 92 – 102.
71. Richardson K. Anthropogenically-induced changes in the Environment: effect on fisheries // Reykjavik Conference on Responsible Fisheries in the Marine Ecosystem: 3 Reykjavik, Iceland, 1– 4 October 2001 Richardson, 2001. – P. 1–15.
72. Shiganova T. A., Kideys A. E., Gücü A. et al. Changes in species diversity and abundance of the main components of the Black Sea pelagic community during the last decade // Ecosystem modelling as a management tool for the Black Sea. – Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1998. – **47**. – P. 171 – 188.
73. Tian Y., Kidokoro H., Watanabe T. et al. The late 1980-s regime shift in the ecosystem of Tsushima warm current in the Japan/East Sea: Evidence from historical data and possible mechanisms // Progress in Oceanography. – 2008. – **77**. – P. 127–145.
74. Tuzhilkin V. S. General circulation // Hdb. Env. Chem. Part Q. – 2008 – **5**. – P. 159 – 194.
75. Tuzhilkin V. S. Thermohaline Structure of the Sea // Hdb Env Chem. Part Q. – 2008. – **5**. – P. 217 – 253.
76. Uysal Z., Kidey A. E., Senichkina L. Phytoplankton patches formed along the southern Black Sea coast in spring and summer 1996 // Ecosystem modeling as a management tool for the Black Sea. – NATO Science Series, Environmental Security. – Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1998. – **47**. – P.151 – 162.

Поступила 14 сентября 2010 г.

Просторова і тимчасова мінливість біомаси фітопланктону в Чорному морі за період 1948 – 2001 рр.

О. В. Кривенко, О. В. Пархоменко. На основі статистичної обробки даних багаторічних досліджень проаналізована просторово-часова мінливість біомаси фітопланктону, і дана оцінка його запасів у різних районах Чорного моря в період з 1948 р. по 2001 р. Середньо багаторічні значення біомаси фітопланктону в південній та центральній частинах моря варіюють у межах 10 - 20 г·м⁻², поступово збільшуючись до 30 - 40 г·м⁻² на північно-західному шельфі і досягаючи 50 г·м⁻² і більше в придунайському районі. Сезонна мінливість біомаси фітопланктону в глибоководній області характеризується двома близькими до U-образного типами внутрішньорічної динаміки. У шельфовій зоні західної та північно-західної частин моря сезонний хід описується трьома основними типами кривих, а в області звали глибин, в умовах високої динамічної активності вод, їх число зростає як мінімум до п'яти. Багаторічна динаміка фітопланктону характеризується хвилеподібними змінами його розвитку при відсутності статистично значущих трендів по рядах аномалій річного ходу біомаси. У глибоководній частині моря вона тісно пов'язана з довгоперіодними змінами кліматичних умов у

зимовий період, у придунайському районі - з міжрічної варіабельністю обсягу річкового стоку. Загальна біомаса чорноморського фітопланктону в досліджуваний період у середньому за рік становила $7.9 \cdot 10^6$ т сиріої маси.

Ключевые слова: Чорне море, біомаса фітопланктону, сезонний хід, міжрічна мінливість

Temporal and spatial variability of phytoplankton biomass in the Black Sea from 1948 to 2001. O. V. Krivenko, A.V. Parkhomenko. Spatial and temporal variability of the phytoplankton biomass and its stocks in the different parts of the Black Sea were analyzed from 1948 to 2001 period based on the statistical treatment of multi-year investigations. Mean phytoplankton biomass in the southern and central parts of the sea varies between 10 - 20 $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$, gradually increasing to 30 - 40 $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$ on the north-west shelf and reaching 50 $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$ and more in the Danube region. In the deep area seasonal variability of the phytoplankton biomass is characterized by two close to the U-shaped types. In the shelf zone of the western and northwestern parts of the sea seasonal variation is described by three basic types, and in the highly dynamic slope water their number increases to five ones at least. Long-term dynamics of phytoplankton is characterized by undulating changes in its development in the absence of statistically significant trends for the series of annual anomalies of the biomass. In the deep part of the sea it's closely related to the winter climate conditions and to the interannual variability of river runoff in the Danube region. The total biomass of the Black Sea phytoplankton amounted to $7.9 \cdot 10^6$ tons of wet weight on average for the year during the study period.

Ключевые слова: Black Sea, phytoplankton biomass, seasonal trend, interannual variability.