

Слоистость пространственной структуры пелагического сообщества крымского шельфа в летний сезон

С. А. Пионтковский^{1*}, А. В. Мельник², Ю. А. Загородняя²,
Ю. Г. Артемов², Е. А. Скрипалева³, Е. Ю. Георгиева²

¹ Севастопольский государственный университет, Севастополь, Россия

² ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН»,
Севастополь, Россия

³ Морской гидрофизический институт РАН, Севастополь, Россия

* e-mail: spiontkovski@mail.ru

Аннотация

Пространственная неоднородность термохалинной структуры и динамики биотопа, а также трофические взаимодействия организмов формируют слои их высокой численности и биомассы. На основе экспедиционных данных, полученных в летний период 2010–2024 гг., проанализированы характеристики поверхностного и подповерхностного максимумов биомассы фитопланктона, хлорофилла *a*, общего взвешенного вещества, зоопланктона (кормового и желетелого), интенсивности биолюминесценции и звукорассеивающих слоев (индикаторов обилия мелких пелагических организмов) на шельфе Крыма. Приводятся характерные значения параметров, толщина слоев и глубина их залегания. Обсуждаются механизмы формирования слоистости и взаимосвязь структурных и функциональных свойств пелагического сообщества. Отмечено, что на низших трофических уровнях слоистость регулируется преимущественно термохалинной стратификацией водной толщи. На средних трофических уровнях, представленных копеподами и мелкими пелагическими рыбами, доминирующим фактором в регуляции слоистости выступает двигательная активность организмов, связанная с пищевым, репродуктивным, защитным поведением и прочими его формами. В контексте взаимосвязи структуры и функции в пелагической экосистеме отмечено, что слоистость распределения организмов формирует вертикальную неоднородность плотности трофических взаимодействий и, как следствие, вертикальную неоднородность потока вещества и энергии в сообществе. Трофические взаимодействия наиболее интенсивны в слоях максимальной толщины в связи с их большей экологической емкостью. К таким слоям относятся поверхностный и подповерхностный максимумы биомассы фитопланктона, зоопланктона и мелких пелагических рыб, прежде всего массовых (хамсы и шпрота).

Ключевые слова: Черное море, шельф, термохалинная структура вод, фитопланктон, хлорофилл *a*, концентрация общего взвешенного вещества, зоопланктон, биолюминесценция, звукорассеивающие слои, пелагическое сообщество

© Пионтковский С. А., Мельник А. В., Загородняя Ю. А., Артемов Ю. Г.,
Скрипалева Е. А., Георгиева Е. Ю., 2026



Контент доступен по лицензии Creative Commons Attribution-Non Commercial 4.0 International (CC BY-NC 4.0)

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-Non Commercial 4.0 International (CC BY-NC 4.0) License

Благодарности: работа выполнена в рамках государственных заданий ФИЦ ИнБЮМ № 124030400057-4, 124022400148-4-0556-2024-00, 124030100127-7, СевГУ № FEFM-2023-0005 и ФГБУН ФИЦ МГИ FNNN-2024-0014. Экспедиционные исследования были выполнены в Центре коллективного пользования «НИС Профессор Водяницкий» ФИЦ ИнБЮМ им. А. О. Ковалевского РАН. Особую благодарность выражаем главному инженеру научного судна В. В. Давыдову за многолетнюю помощь в выполнении экспедиционных измерений. Рисунок схем океанографических станций сделан И. А. Минским.

Для цитирования: Пионтковский С. А., Мельник А. В., Загородняя Ю. А., Артемов Ю. Г. и др. Слоистость пространственной структуры пелагического сообщества крымского шельфа в летний сезон // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. 2026. № 1. С. 27–51. EDN MBADAW.

Layering of the Spatial Structure of the Crimean Shelf Pelagic Community in the Summer Season

S. A. Piontkovski¹*, A. V. Melnik², Yu. A. Zagorodnyaya²,
Yu. G. Artemov², E. A. Skripaleva³, E. Yu. Georgieva²

¹ Sevastopol State University, Sevastopol, Russia

² A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russia

³ Marine Hydrophysical Institute of RAS, Sevastopol, Russia

* e-mail: spiontkovski@mail.ru

Abstract

Spatial heterogeneity of the thermohaline structure, biotope dynamics and organism interactions form layers of high abundance and biomass. Based on expedition data obtained during the summers of 2010–2024, this paper analyses characteristics of surface and subsurface peaks in phytoplankton biomass, chlorophyll a, total suspended matter, zooplankton (prey and gelatinous), bioluminescence intensity and sound-scattering layers (indicators of the abundance of small pelagic organisms) on the shelf off the coast of Crimea. Characteristic parameter values, layer thicknesses and depths are presented. The mechanisms of layering formation and the relationship between the structural and functional properties of the pelagic community are discussed. It was noted that at lower trophic levels, layering was regulated primarily by thermohaline stratification of the water column. At intermediate trophic levels, represented by copepods and small pelagic fishes, the dominant factor regulating stratification was the organisms' motor activity, associated with feeding behavior, reproductive behavior, defense and other behaviors. In terms of the relationship between the structure and function in a pelagic ecosystem, it was noted that the stratified distribution of organisms created vertical heterogeneity in the density of trophic interactions and consequently vertical heterogeneity in the flow of matter and energy within the community. Trophic interactions were most intense in the layers of maximum thickness due to their greater ecological capacity. These include the surface and subsurface biomass peaks of phytoplankton, zooplankton and small pelagic fishes, primarily common anchovy and sprat.

Keywords: Black Sea, coastal shelf, thermohaline waters structure, phytoplankton, chlorophyll a, total suspended matter concentration, zooplankton, bioluminescence, sound scattering layers, pelagic community

Acknowledgements: The work was funded by the IBSS state assignment no. 124030400057-4, no. 124022400148-4-0556-2024-00, no.124030100127-7, SevSU state assignment

no. FEFM-2023-0005, and MHI state assignment no. FNNN-2024-0014. The expeditions were carried out onboard R/V *Professor Vodyanitsky*. Special thanks should be addressed to V. V. Davydov, the research vessel Chief Engineer, with respect to his long-term support of field measurements on board. The figure of station grids was produced by I. A. Minsky.

For citation: Piontkovski, S.A., Melnik, A.V., Zagorodnyaya, Yu.A., Artemov, Yu.G., Skripaleva, E.A., Georgieva, E.Yu., 2026. Layering of the Spatial Structure of the Crimean Shelf Pelagic Community in the Summer Season. *Ecological Safety of Coastal and Shelf Zones of Sea*, (1), pp. 27–51.

Введение

Пространственному распределению морских организмов в пелагиали посвящено множество исследований глобального и регионального масштабов [1–3]. Особенно широкий интерес вызывают свойства вертикальной составляющей пространственной структуры пелагических сообществ, в которой сосредоточены максимальные градиенты численности и биомассы организмов. Например, в тропической зоне Мирового океана в верхнем 100-метровом слое масштабы пространства, на которых биомасса мезозoopланктона изменяется на порядок, по вертикали в ~1000 раз меньше, чем по горизонтали [4]. Это соотношение показывает, что изменчивость биомассы по вертикали в 1000 раз превышает изменчивость по горизонтали.

Поскольку в сложных системах (в частности, экосистемах) структура предопределяет их функциональные свойства [5], максимальные градиенты первичной продукции, деструкции органического вещества, биолюминесценции, интенсивности питания и других параметров функционирования также характерны для вертикальной составляющей пространственного распределения.

Слоистость вертикального распределения имеет существенное экологическое значение для выживания. Так, личинки анчоусов обеспечивают суточный рацион, питаясь в узких плотных слоях концентрации корма. Слабая выраженность слоев или их отсутствие приводит к повышенной смертности личинок [6]. На крымском шельфе личинки *Engraulis encrasicolus* (L., 1758) формируют максимумы численности в поверхностных слоях при максимальных температурах, высокой концентрации кормового зоопланктона [7] и минимальной динамической активности вод [8]. Под кормовым понимают зоопланктон, входящий в рацион мелких пелагических рыб Черного моря. Его основу на крымском шельфе формируют преимущественно копеподы и пелагические личинки донных организмов.

Региональные исследования способствуют пониманию разнообразия условий, в которых формируются те или иные вертикальные градиенты характеристик пелагического сообщества. В этом аспекте крымский шельф интересен рядом уникальных свойств. Во-первых, он существенно варьирует по ширине (от сотен метров до десятков километров от берега до 200-метровой глубины), что отражается на его экологической емкости, под которой понимают вместимость экосистемы в отношении изучаемого компонента, например биомассы организмов [9]. Во-вторых, изменчивая геоморфология шельфа влияет на характеристики прибрежного течения и макромасштабной турбулентности, что отражается в структурно-функциональных характеристиках

пелагического сообщества [10, 11]. В-третьих, динамические процессы на шельфе и в его пелагических сообществах подвержены значительной синоптической и сезонной изменчивости [12–14].

Цель исследования состоит в выявлении характерных вертикальных градиентов параметров структуры и функционирования пелагического сообщества по данным экспедиционных исследований на крымском шельфе летом 2010–2024 гг. Выбор сезона обусловлен тем, что в это время термохалинная стратификация биотопа пелагического сообщества максимальна.

Материалы и методы

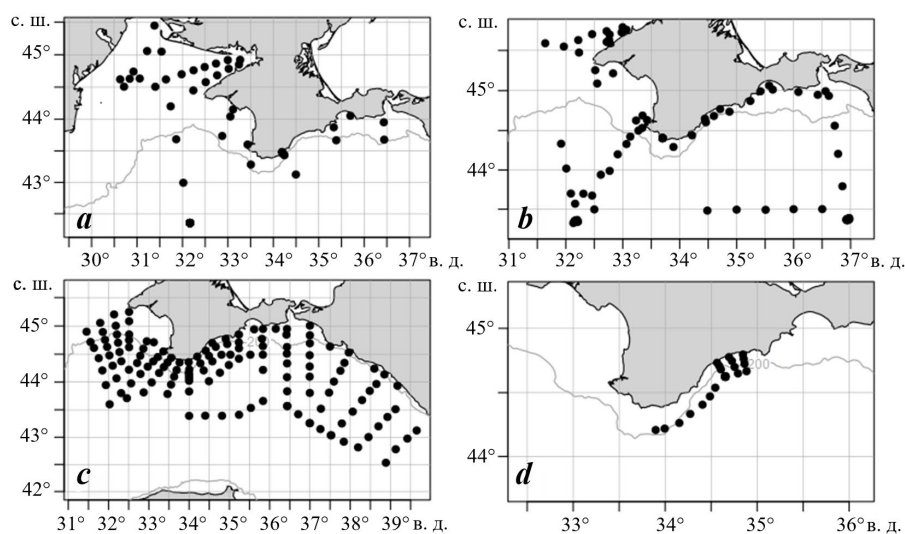
В основу обобщения положены данные экспедиций научно-исследовательского судна (НИС) «Профессор Водяницкий». Из общего числа выполненных океанографических станций были отобраны те, которые находились в зоне шельфа и включали комплекс физических, химических и биологических измерений (табл. 1, рис. 1). Некоторые рейсы своей продолжительностью захватили осенний сезон, однако относящиеся к ним данные приходятся на начало экспедиционных измерений.

В рейсах, проводившихся в рамках разных ведомственных программ, наборы измеряемых характеристик различались, что затрудняло сравнение данных, а также обуславливало их неодинаковую статистическую обеспеченность.

Таблица 1. Общая характеристика экспедиционных исследований НИС «Профессор Водяницкий»

Table 1. A general characteristic of expedition studies aboard R/V *Professor Vodyanitsky*

Номер рейса / Number of cruise	Период экспедиционных работ / Field work period	Количество океанографиче- ских станций / Number of oceanographic stations	Количество зондирований «Сальпа-М» / Number of Salpa-M soundings	Количество станций отбора проб планктона / Number of plankton sam- pling stations
64	01.07.2010–06.07.2010	31	142	–
70	18.08.2011–29.08.2011	45	451	40
72	21.05.2013–30.05.2013	50	433	49
87	30.06.2016–18.07.2016	106	990	–
95	14.06.2017–04.07.2017	113	–	5
96	19.07.2017–09.08.2017	106	578	49
102	09.06.2018–01.07.2018	122	583	44
103	28.08.2018–20.09.2018	147	–	40
108	11.07.2019–05.08.2019	174	789	40
113	04.06.2020–29.06.2020	164	447	52
123	16.08.2022–10.09.2022	200	–	40
128	03.08.2023–21.08.2023	107	299	66
133	11.09.2024–03.10.2024	100	116	56



Р и с . 1 . Разрезы и сетки станций в летних экспедициях на НИС «Профессор Водяницкий»: 70-й (a), 96-й (b), 102-й (c) и 128-й (d) рейсы. Серая кривая отмечает границу шельфа (200 м)

Fig. 1. Examples of transects and station grids of R/V *Professor Vodyanitsky* summer expeditions: the 70th (a), 96th (b), 102nd (c) and 128th (d) cruises. The grey curve marks the shelf boundary (200 m)

Термохалинная структура вод. Температуру, электропроводность и гидростатическое давление морской воды измеряли на каждой станции преимущественно в дневное время суток на глубине до 500–1000 м с помощью зондирующих CTD-комплексов *IDRONAUT OCEAN SEVEN 320 PlusM* и *SBE 911plus* (URL: http://www.technopolecom.ru/downloads/doc_212.pdf). Зональную и меридиональную составляющие скорости и направления течений измеряли с помощью акустического доплеровского профилографа *ADCP WORKHORSE-300 kHz*.

Фитопланктон. Пробы фитопланктона объемом 2 л отбирали кассетным батометром CTD-зонда. Горизонты отбора проб выбирали с учетом вертикального профиля температуры и оцениваемой по глубине видимости диска Секки прозрачности воды. Видовой состав и размеры клеток фитопланктона определяли под микроскопом XY-82 с использованием камеры Наумана. Объемы клеток и биомассу фитопланктона рассчитывали по общепринятой методике¹⁾.

Хлорофилл a. Интенсивность флюоресценции хлорофилла *a* измеряли при помощи погружных зондов *IDRONAUT OCEAN SEVEN 320Plus M*, *SBE 911plus* и «Сальпа-М»²⁾. При пересчете интенсивности флюоресценции

¹⁾ Радченко И. Г., Капков В. И., Федоров В. Д. Практическое руководство по сбору и анализу проб морского фитопланктона : учебно-методическое пособие для студентов биологических специальностей университетов. Москва : Мордвинцев, 2010. 60 с.

²⁾ URL: <http://ecodevice.com.ru/wp-content/manuals/salpa-manual.pdf> (дата обращения: 10.02.2026).

по данным, полученным с погружных зондов, в концентрацию хлорофилла *a* используется прямо пропорциональная зависимость³⁾.

Зоопланктон. Пробы зоопланктона, собранные планктонной сетью Джеди (диаметр входного отверстия 36 см, размер ячеек 140 мкм) и сгущенные до 100 мл, фиксировали нейтральным раствором формалина до 4%-ной концентрации в пробе. Для расчетов биомассы использовали известные для черноморских видов размерно-весовые соотношения [15, 16] и вычисляли биомассу кормового зоопланктона в единице объема обловленного слоя.

Взвесь. Для определения концентрации общего взвешенного вещества ($C_{\text{ОВВ}}$) на станциях измеряли показатель ослабления направленного света (ПОС) с помощью зондирующего спектрального измерителя СИПО 4 в красной области спектра на длине волны 625 нм с вертикальным разрешением 0.1 м от поверхности до предельной глубины измерений 200 м. $C_{\text{ОВВ}}$ рассчитывали по эмпирическому соотношению $C_{\text{ОВВ}} = 1.514 \times \text{ПОС}(625) - 0.23$, полученному для северной части Черного моря [17].

Биолюминесценция. Биолюминесцентный потенциал (БП) регистрировали при вертикальном зондировании с помощью приборного комплекса «Сальпа-М». БП характеризует максимальную энергию высвечивания ($\text{Вт} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{л}^{-1}$) всех организмов, попавших в измерительную камеру прибора. Комплекс позволяет проводить синхронные измерения механически стимулированной биолюминесценции планктонных организмов. Методика измерений БП была описана ранее [18].

Мелкие пелагические организмы. Для оценки вертикального распределения (слоистости) мелких пелагических организмов использованы данные гидроакустических измерений эхолотами *FURUNO FCV 1200* и *Lowrance Elite 7 Ti* на частотах 50 и 200 кГц. Эхолот *Lowrance Elite 7 Ti* снабжен антенной *HST-DFSBL 50/200 kHz Transom Mount Skimmer* с узкой диаграммой направленности (12°) на частоте 200 кГц.

Результаты и обсуждение

Термохалинная структура и динамика вод

Об общей термохалинной стратификации черноморских вод известно, что термическая устойчивость в поверхностном слое в два-три раза превышает соленостную. Термическую устойчивость определяют как $E_t = adT/dz$, где a – коэффициент; T – температура; z – глубина. Глубже ядра холодного промежуточного слоя (на 60 м) вклад термической устойчивости незначителен; начиная с глубины 40 м, преобладает соленостная устойчивость, превышающая термическую (в пикноклине) на два порядка⁴⁾. В настоящей работе рассматривается летний сезон, для которого характерно значительное (более чем на порядок) преобладание термической устойчивости над соленостной.

³⁾ Schmechtig C., Poteau A., Claustre H., D'Ortenzio F. et al. Processing Bio-Argo chlorophyll-A concentration at the DAC level. Ifremer, 2015. 12 p. <https://doi.org/10.13155/39468>

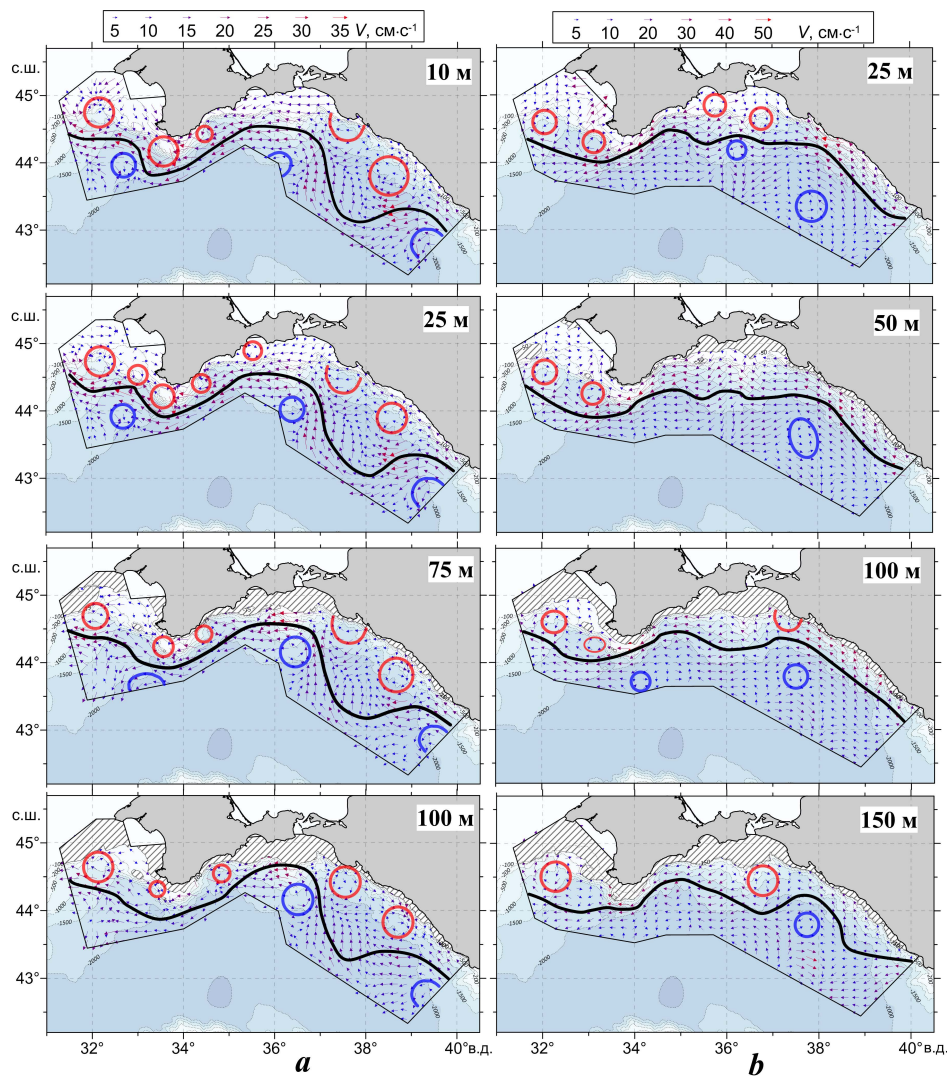
⁴⁾ Белокопытов В. Н. Климатические изменения гидрологического режима Черного моря : дис. ... д-ра геогр. наук. Севастополь : МГИ РАН, 2017. 377 с.

По данным экспедиций летнего сезона, температура поверхностных вод составляет 25–27 °С при толщине верхнего квазиоднородного слоя 5–20 м, что соответствует климатической норме для Крымского региона. В период исследований разность температуры поверхности между восточной и западной частями шельфа достигала 2–4 °С, а на кросс-шельфовых разрезах в пределах отдельных полевых съемок – 0.5–1.5 °С. Для летней структуры вод характерны зоны пониженной солености в поверхностном слое (изохалина 18.1), вытянутые вдоль восточной части шельфа. Эти области распреснения формировались вследствие выноса азовоморских вод пониженной солености из Керченского пролива и их распространения на запад Основным Черноморским течением (ОЧТ) вдоль берегов Крыма, а также адвекции вдольбереговым потоком ОЧТ на северо-запад вод Кавказского побережья, распресненных стоком рек.

В целом в летней динамике вод слева от основной струи ОЧТ преобладала циклоническая завихренность, соответствующая крупномасштабной циркуляции в Черном море. Вследствие ослабления скорости ОЧТ в летний период на шельфе были также зарегистрированы мезомасштабные и субмезомасштабные антициклонические вихри, которые прослеживались на горизонтах 10, 25, 75 и 100 м и имели орбитальные скорости около 25–30 см·с⁻¹. Количество вихревых образований сильно варьировало от съемки к съемке (рис. 2).

Направление течений на крымском шельфе модулируется преобладающими ветрами (которые иногда вызывают разворот потока на 180°) и геоморфологическими особенностями береговой черты. Так, в районе Южного берега Крыма существует режим мономодального вдольберегового течения и режим бимодальной модуляции направления вдольберегового потока. Бимодальная структура формируется в тех случаях, когда модуль орбитальной скорости коллинеарного колебания в противофазе превышает модуль скорости мономодального течения, что приводит к инверсным колебаниям направления и скорости течения [19]. Среднемесячный нормированный модуль скорости течения в летний сезон максимален в приповерхностном слое и с глубиной уменьшается до 0.3 от максимума в придонном слое [13].

Геоморфология дна, мезомасштабные вихри и обрушение гравитационных внутренних волн формируют пространственно неоднородный турбулентный обмен, при котором коэффициент вертикальной турбулентной диффузии в слое 20–80 м вдоль крымского шельфа может различаться в четыре раза [10]. Динамическими аномалиями летнего турбулентного режима выступают кратковременные прибрежные апвеллинги. Наиболее контрастно в поле поверхностной температуры они проявляются в районах крутого шельфа с минимальной шириной. Так, в районе Южного берега Крыма в летние сезоны 2014–2018 гг. был зарегистрирован 21 эпизод полного сгонного апвеллинга со снижением температуры в среднем на 5 °С [20]. Апвеллинги приводят к 3–6-дневной эрозии термоклина и появлению связанных с ним подповерхностных максимумов в вертикальном распределении биомассы планктона.



Р и с . 2 . Векторы инструментально измеренных течений на разных горизонтах по данным 102-го (а) и 103-го (b) рейсов НИС «Профессор Водяницкий». Черной линией показано положение стрежня основной ветви ОЧТ, синими эллипсами – циклонические вихри и меандры, красными – антициклонические вихри

Fig. 2. Vectors of *in situ*-measured currents across various depths according to the 102nd (a) and 103rd (b) cruises of R/V *Professor Vodyanitsky*. The black curve indicates the location of the Rim Current main stream. The blue ellipses indicate cyclonic eddies and meanders. The red ellipses indicate anticyclonic eddies

Фитопланктон и его пигменты

Основной вклад в суммарную биомассу фитопланктона вносят динофитовые *Dinophyceae* и диатомовые *Bacillariophyceae* водоросли (рис. 3).

В поверхностном слое по биомассе чаще всего доминируют диатомовые *Pseudosolenia calcar-avis* (Schultze) B. G. Sundström и *Proboscia alata* (Brightwell) Sundström, формирующие до 90 % биомассы фитопланктона. В термоклине преобладают динофитовые *Ceratium furca* (Ehrenberg) Claparède & Lachmann и *Dinophysis rotundatum* Claparède & Lachmann, на долю которых приходится

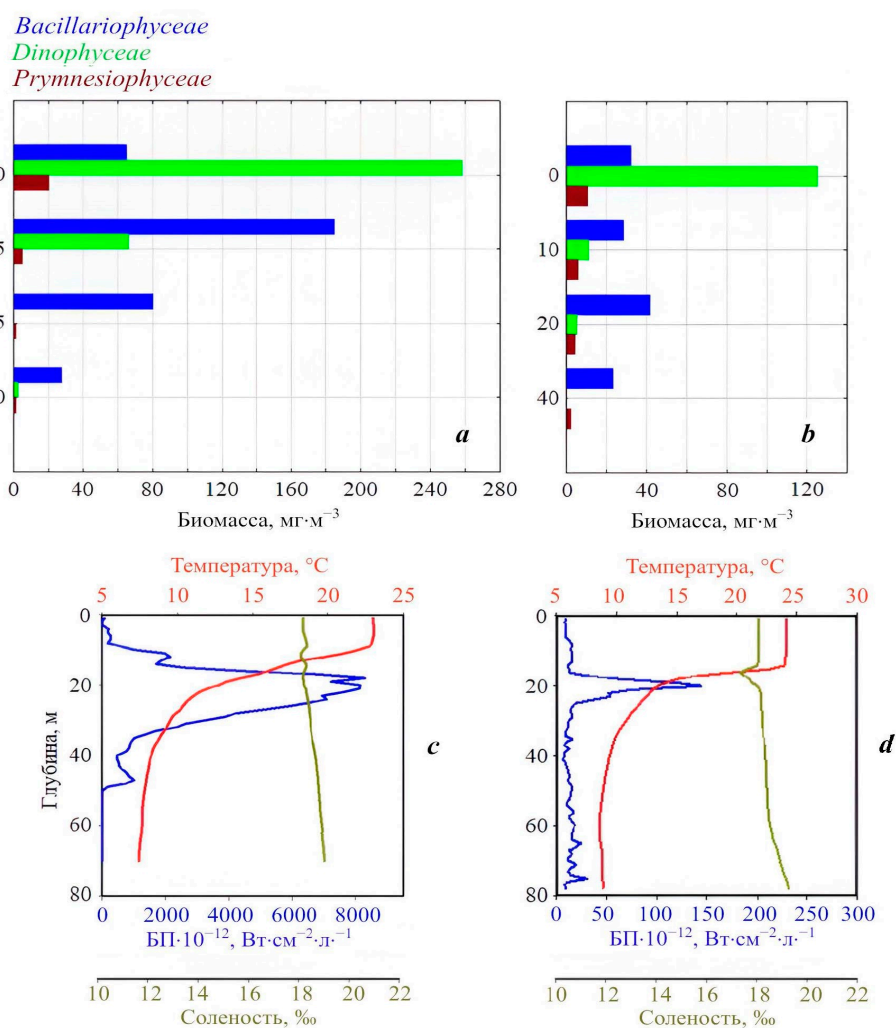


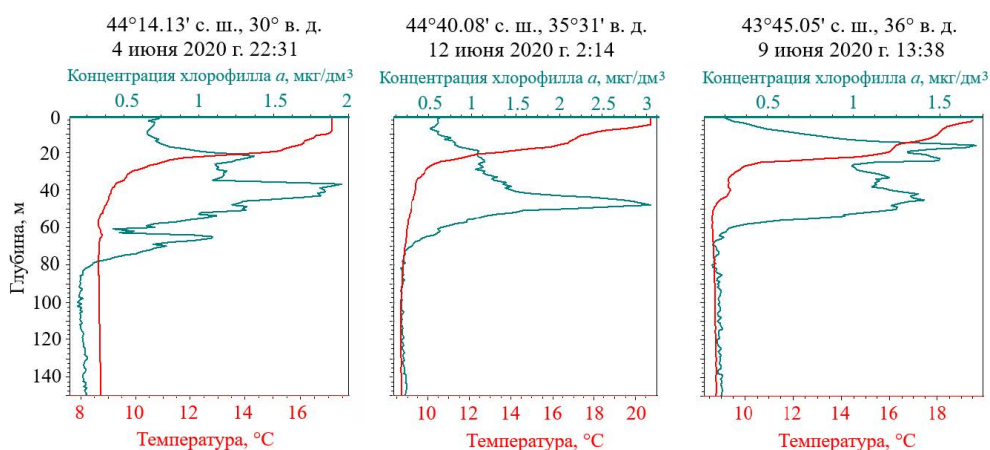
Рис. 3. Вертикальное распределение биомассы фитопланктона (*a*, *b*), биолюминесцентного потенциала (БП), температуры и солёности (*c*, *d*) в 64-м рейсе НИС «Профессор Водяницкий», июль 2010 г. (*a*, *c*), и 108-м рейсе, июль 2019 г. (*b*, *d*)

Fig. 3. Vertical distribution of phytoplankton biomass (*a*, *b*), bioluminescent potential (БП), temperature and salinity (*c*, *d*), during the 64th cruise in July 2010 (*a*, *c*) and 108th cruise in July 2019 (*b*, *d*) of R/V *Professor Vodyanitsky*

до 50 % биомассы фитопланктона, и диатомовая водоросль *Pseudosolenia calcar-avis* (Schultze) V. G. Sundström, 1986. Многие виды динофитовых водорослей обладают способностью к биолюминесценции (светимостью). Для распределения суммарной биолюминесценции планктона в ночное время характерны два типа вертикальных профилей – с максимумом у поверхности и с заглубленным максимумом под термоклином. Ситуация одномодального распределения (с заглубленным максимумом) встречается наиболее часто (рис. 3). Другим широко используемым индикатором биомассы фитопланктона служит флуоресценция хлорофилла *a*, по которой рассчитывается его концентрация. Для вертикального распределения этого показателя тоже характерен заглубленный максимум в сезонном термоклине или под ним (рис. 4).

Заглубленный максимум отмечен и в глубоководных районах моря, где многочисленные измерения флуоресценции датчиками дрейфующих буев *ARGO* позволили проследить сезонную и многолетнюю изменчивость заглубленного максимума концентрации хлорофилла [21]. Для таксономической структуры крупноклеточного фитопланктона в летний сезон характерна высокая биомасса динофитовой водоросли *Noctiluca scintillans* (Macartney) Kofoid and Swezy, 1921 [13]. В отличие от других видов фитопланктона, черноморская *N. scintillans* является гетеротрофным организмом [22, 23]. Ее биомасса может достигать 85 % суммарной биомассы гетеротрофного планктона на крымском шельфе [23]. Для вертикального распределения биомассы характерны два максимума: на глубине около 15 м и в пикноклине.

Существование подповерхностного максимума в летний период было также отмечено на высокопродуктивном северо-западном шельфе, а также северо-восточном и южнее, в высокоэвтрофных водах Мраморного моря [24–26].



Р и с . 4 . Вертикальное распределение концентрации хлорофилла *a* и температуры на шельфе Крыма в июне 2020 г. (113-й рейс НИС «Профессор Водяницкий») на трех станциях

F i g . 4 . Vertical distribution of chlorophyll *a* concentration and temperature across the Crimean shelf in June 2020 (113th cruise of R/V *Professor Vodyanitsky*) at three stations

Зоопланктон

В состав кормового зоопланктона, наряду с шестью массовыми видами копепод, входят сагитты, ойкоплевры и пелагические личинки бентосных организмов (рис. 5).

В вертикальном распределении суммарной численности кормового зоопланктона в начале лета часто отмечается подповерхностный пик, а к концу лета – более мощный пик в слое под термоклином (рис. 5). В поверхностном слое доминировала *Acartia clausi*, субдоминантами выступали два вида *Pseudocalanus elongatus* и *Oithona davisae*. В слое термоклина также доминировала *A. clausi*. Под слоем термоклина по численности доминировал *Pseudocalanus elongatus*, по биомассе *Calanus euxinus*. Вертикальное распределение биомассы может иметь иной характер (рис. 5). В целом профили характеризуются высокой изменчивостью, так как существенное влияние на вертикальное распределение зоопланктона оказывают его суточные вертикальные миграции. Наиболее контрастно это проявляется у относительно крупных копепод *C. euxinus* и *P. elongatus*, которые в ночное время поднимаются к поверхности, а днем опускаются ниже термоклина.

Помимо кормового мезопланктона (с характерным размером организмов от 0.5 до 2.5 мм), значительный вклад в суммарную биомассу планктонной фракции вносит макропланктон – медузы *Aurelia aurita* (L.). Их биомасса на шельфе на один-два порядка превосходит биомассу кормового мезопланктона [25]. При среднем размере около 7 см и высокой биомассе особи формируют плотные скопления у поверхности и на глубине. В качестве примера на рис. 6 показано такое скопление на глубине 30 м (светло-оранжевый цвет) и у дна (темно-оранжевый цвет). Предположительно, отдельными мелкими вкраплениями на эхограмме над основным (светло-оранжевым) слоем являются медузы более крупного вида – корнероты *Rhizostoma pulmo* [Macri, 1778], размер которых в 5–6 раз больше, чем размер *A. aurita*.

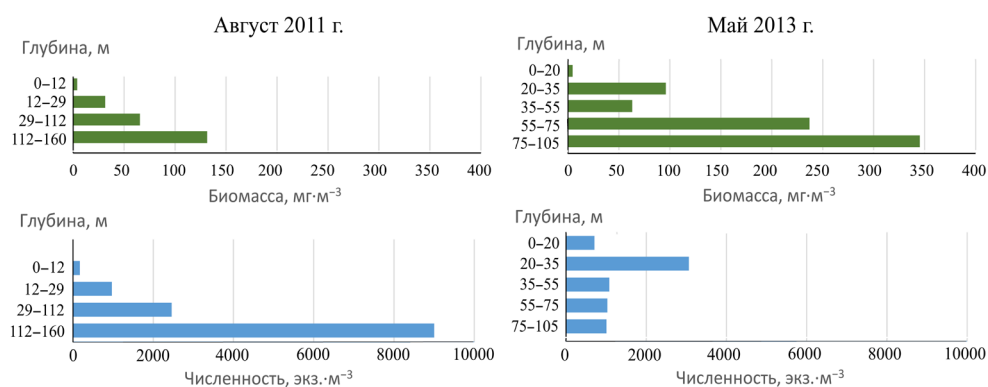


Рис. 5. Вертикальное распределение суммарной численности и биомассы кормового зоопланктона на шельфе Крыма в мае 2013 г. и в августе 2011 г. в ночное время

Fig. 5. Vertical distribution of forage zooplankton total abundance and biomass across the Crimea shelf in May 2013 and August 2011 at night

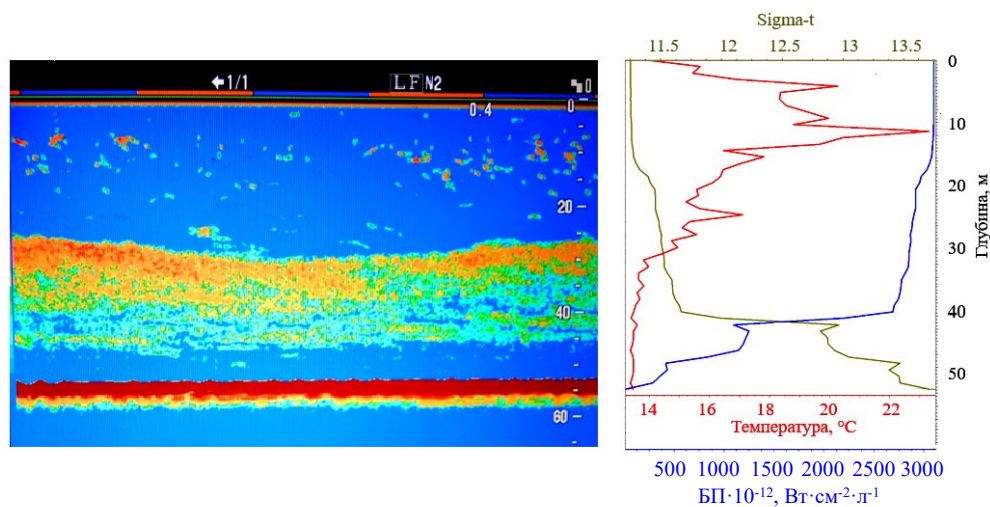


Рис. 6. Вертикальная слоистость, полученная с помощью эхолота *FURUNO FCV 1200* (слева) на частоте 50 кГц (длина волны 2.8–3.0 см) 3 октября 2024 г. в 06:00 в б. Ласпи, Южный берег Крыма (133-й рейс НИС «Профессор Водяницкий»); вертикальные профили биолюминесцентного потенциала (БП), температуры и условной плотности (справа)

Fig. 6. Vertical stratification according to a *FURUNO FCV 1200* echo sounder (left) at a sound frequency of 50 kHz (wave length from 2.8 cm to 3.0 cm) on 3 October 2024 at 6 a. m. in Laspi Bay, Southern Coast of Crimea (the 133rd cruise of R/V *Professor Vodyanitsky*). Vertical profiles of bioluminescent potential (БП), temperature and relative density (right)

Вышеописанный слой располагался над пикноклином, для которого характерны резкие градиенты температуры и солености (рис. 6). Заглубленные максимумы численности медуз отмечались и ранее на глубине 11–20 м на северо-западном шельфе Черного моря, где их биомасса в летний сезон максимальна [26]. Вероятно, плотные заглубленные слои медуз служат своеобразными «глубинными бомбами», эпизодически и взрывообразно обеспечивающими поступление большой биомассы в воды над шельфом при шторме или кратковременном прибрежном апвеллинге. Одновременно происходит размножение и быстрое нарастание биомассы благодаря высокой удельной продукции медуз⁵⁾. Эти особенности частично объясняют стремительное формирование прибрежных максимумов биомассы медуз.

Взвесь

Отмирающая биомасса пелагического сообщества формирует органическую фракцию взвеси. Минеральную фракцию взвеси в водах крымского шельфа формируют размывы песчано-глинистых берегов и взвесь, поступающая из Азовского моря через Керченский пролив и переносимая затем прибрежным течением западного направления.

⁵⁾ Основы биологической продуктивности Черного моря / под ред. В. Н. Грезе. Киев : Наукова думка, 1979. 392 с.

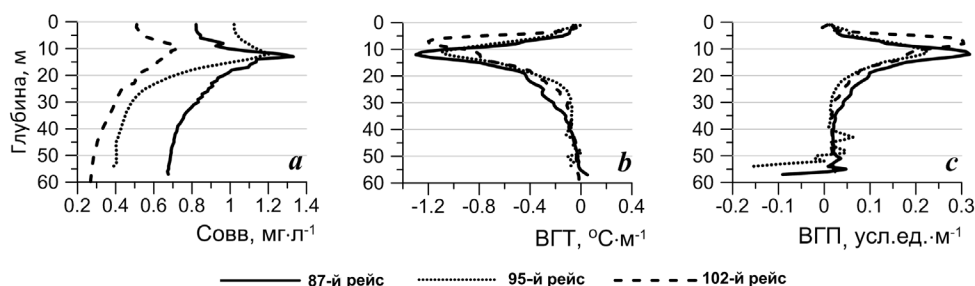


Рис. 7. Вертикальные профили концентрации общего взвешенного вещества (а), вертикальных градиентов температуры (b) и плотности (с) в верхнем 60-метровом слое

Fig. 7. Vertical profiles of total suspended matter concentration (a), vertical gradients of temperature (b) and density (c) in the upper 60-meter layer

Суммарная концентрация органической и неорганической взвеси в водной толще над крымским шельфом сравнительно высока и достигает $1-4 \text{ г} \cdot \text{м}^{-3}$, что сопоставимо с живой массой планктона. В отдельных районах она может быть еще больше. Для вертикального распределения взвеси характерен подповерхностный максимум, располагающийся в слое максимума (по абсолютной величине) вертикальных градиентов температуры (ВГТ) и плотности (ВГП), то есть в слое сезонного термоклина и пикноклина. В этом слое концентрация взвеси в 1.5 раза превышает фоновые значения в прилегающих слоях (рис. 7). Толщина слоя с максимальной концентрацией линейно зависит от вертикального градиента температуры [17]. По результатам летних экспедиционных исследований выявлена значимая отрицательная корреляция между суммарной концентрацией взвеси и температурой на нижней границе верхнего квазиоднородного слоя и положительная – под термоклином ⁶⁾.

Мелкие пелагические организмы

Слоистость распределения активно перемещающихся в водной толще организмов нектона существенно зависит от времени суток в связи с их вертикальными миграциями. Наиболее многочисленными мелкими пелагическими рыбами, активно перемещающимися в водах над крымским шельфом, являются хамса и шпрот; они доминируют в уловах [27].

Использованный для регистрации мелких пелагических организмов эхолот *Lowrance Elite 7 Ti* относится к категории рекреационных, однако наличие устройства записи полного профиля обратного рассеяния позволяет применять его для обнаружения морских организмов, образующих звукорассеивающие слои (ЗРС) [28, 29]. Как известно, ЗРС представляют собой совокупность хаотически расположенных в пространстве акустических неоднородностей – морских организмов, обладающих различной звукорассеивающей способностью (сечением обратного рассеяния). При этом сечения рассеяния

⁶⁾ Латушкин А. А. Пространственно-временная изменчивость общего взвешенного вещества в российском секторе Азово-Черноморского бассейна по данным гидрооптических измерений : дис. ... канд. геогр. наук. Севастополь : МГИ РАН, 2022. 186 с.

пелагических видов рыб с газонаполненными плавательными пузырями на несколько порядков превышают сечения рассеяния других категорий обитателей ЗРС (ракообразные, желетелые и пр.)⁷⁾. В приближении однократного рассеяния сила обратного объемного рассеяния SV , дБ, характеризует суммарное сечение обратного рассеяния всех дискретных неоднородностей, находящихся в среднем в единице объема среды. Регистрация характеристик звукорассеивающих слоев эхолотом *Lowrance Elite 7 Ti* на частоте 200 кГц показала, что в ночные часы мелкий мигрирующий нектон и зоопланктон могут формировать плотный слой у поверхности и слоистую структуру, наиболее выраженную до глубины термоклина (рис. 8). Об этом свидетельствуют положения максимумов силы обратного рассеяния SV , поскольку этот параметр связан с биопродуктивностью водных масс. Характерно, что изрезанность вертикального профиля силы обратного объемного рассеяния звука убывает с глубиной.

Оценки скоплений шпрота эхолотом *Simrad EK-400* и эхоинтегратором СИОРС с одновременными обловами кормового зоопланктона планктонными сетями и анализом желудков рыб показали, что шпрот концентрируется в слое пикноклина, где питается копеподами [7].

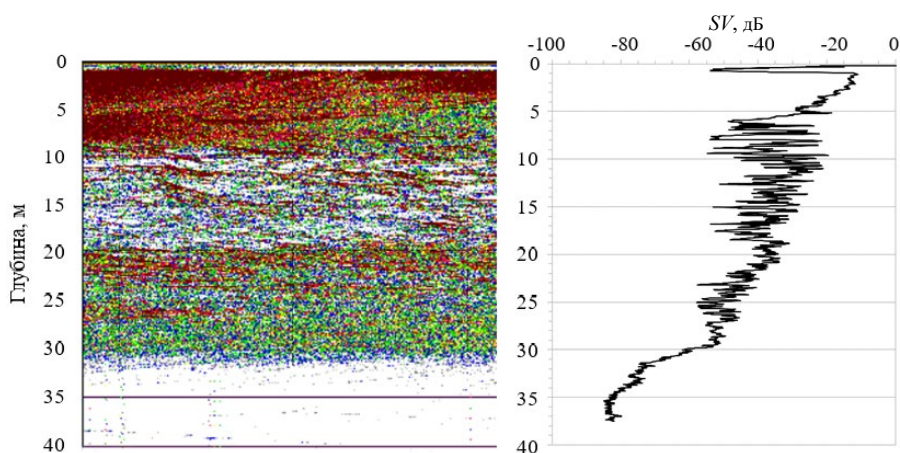


Рис. 8. Эхограммa ЗРС и осредненный профиль силы обратного объемного рассеяния SV на ст. 190 123-го рейса НИС «Профессор Водяницкий» на траверзе Карадагской научной биостанции 01.09.2022 в 1:30. Данные получены мобильным эхолотом *Lowrance Elite 7 Ti* с рабочей частотой 200 кГц и обработаны программой *WaveLens* [30]

Fig. 8. Echogram of the sound scattering layer (SSL) and the averaged profile of the volume backscattering strength SV , dB, at station 190 during the 123rd cruise of R/V *Professor Vodyanitsky* abeam of the Karadag Scientific Biological Station on 1 September 2022 at 1:30 a. m. The data were obtained using a *Lowrance Elite 7 Ti* mobile echo sounder at a frequency of 200 kHz and processed by the *WaveLens* program [30]

⁷⁾ Андреева И. Б., Самоволькин В. Г. Рассеяние акустических волн на морских организмах. Москва : Агропромиздат, 1986. 104 с.

Билюминесценция

Для вертикального распределения БП в прибрежных водах характерны поверхностный и заглубленный (на глубине около 40 м) максимумы. Формирование летнего заглубленного максимума представлено на рис. 9, показывающем обострение максимума по мере сезонного усиления термохалинной стратификации водной толщи.

Представленные вертикальные профили БП демонстрируют слои различной модальности и протяженности: помимо основного сезонного пика существует множество менее выраженных. Толщина таких слоев составляет от 3 до 7 м, а горизонтальная протяженность основного слоя (сезонного максимума) оценивается несколькими километрами. Отсюда соотношение характерных размеров пространственных неоднородностей по горизонтали и вертикали составляет около 1000 [31].

Батифотометры использованной конструкции измеряют в основном БП фитопланктона [32–34], в котором динофитовые водоросли генерируют значительную часть суммарного свечения. Для этой же группы характерно и высокое содержание хлорофилла *a*. Сопоставление концентрации хлорофилла *a* и БП показывает их высокую коррелированность в слоях 1–5, 1–34, 10–60 м при r , равном 0.75; 0.78; 0.71 соответственно ($p < 0.001$) [35]. Оценить вклад свечения отдельных видов в БП затруднительно, так как светящиеся динофлагелляты представлены 38 видами [36, 37], характеристики которых мало изучены и подвержены сезонной и межгодовой изменчивости.

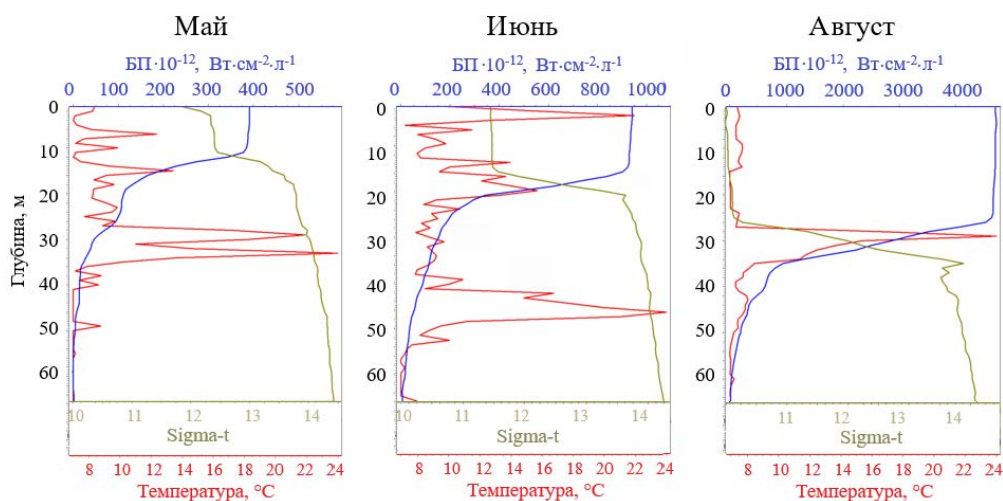


Рис. 9. Вертикальное распределение билюминесцентного потенциала (БП), температуры и условной плотности воды на траверсе входа в б. Круглую в 2012 г. в двух милях от берега (г. Севастополь)

Fig. 9. Vertical distribution of bioluminescent potential (БП), temperature and relative water density in front of the Kruglaya Bay entrance in 2012 two miles off the Sevastopol coast

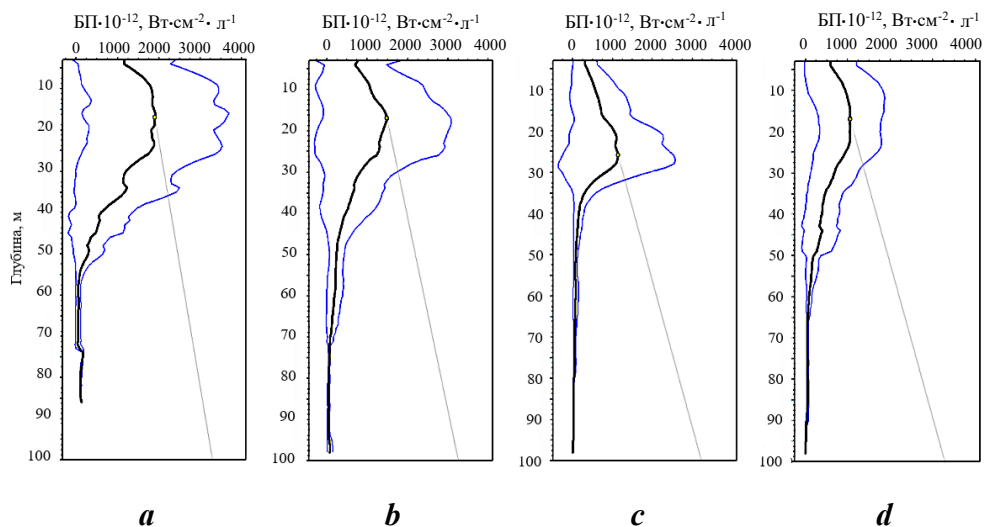


Рис. 10. Осредненные профили вертикального распределения биолуминесцентного потенциала (БП) в ночное время: *a* – в северо-западной части шельфа Крыма (866 профилей); *b* – в западной части (752 профиля); *c* – у Южного берега Крыма (267 профилей); *d* – в восточной части шельфа (556 профилей). Черные линии – среднее, синие линии – СКО

Fig. 10. Averaged profiles of bioluminescent potential (БП) vertical distribution at night: *a* – at the northwestern shelf of Crimea (866 profiles); *b* – at the western shelf of Crimea (752 profiles); *c* – at the Southern Coast of Crimea (267 profiles); *d* – at the eastern shelf of Crimea (556 profiles). The black lines are average values, the blue lines are SD

Для анализа тренда вертикальной составляющей пространственной структуры планктонного сообщества вдоль шельфа с учетом влияния микрослоистости целесообразно сглаживание вертикальных профилей параметров. Так, в распределении БП вдоль северного черноморского шельфа прослеживается положительный крупномасштабный тренд: слой с максимальными значениями БП мелеет, а его амплитуда нарастает в направлении от восточной части крымского шельфа к северо-западному шельфу моря (рис. 10). В этом же направлении увеличивается первичная продукция [38]. Коэффициент вертикальной турбулентной диффузии в верхнем деятельном слое на западном шельфе Крыма меньше, чем на восточном [10]. Вероятно, такой режим турбулентной диффузии способствует сглаживанию тонкой слоистости биолуминесценции.

Полученные в экспедициях и найденные в литературных источниках оценки заглубленных максимумов сведены в табл. 2. Она показывает двух-четырёхкратное варьирование параметров в летний сезон, а для биомассы кормового зоопланктона в подповерхностных максимумах оно достигает одного порядка.

Вероятно, большой вклад в варьирование вносит мезомасштабная изменчивость, так как в расчетах были задействованы станции, покрывающие сравнительно большую акваторию (см. рис. 1).

Т а б л и ц а 2. Характеристики заглубленных (подповерхностных) максимумов исследованных параметров в летний период

Table 2. Characteristics of deep (subsurface) maxima of investigated parameters in the summer period

Параметр / Parameter	<i>D</i>	<i>B</i>	<i>L</i>	Источник данных / Data source
Максимум ВГТ по абсолютной величине (сезонный термоклин) / Maximum UTB in absolute value (seasonal thermocline)	5–15	Н/д / N/d	5–12	Рейсовые измерения CTD-комплексами IDRONAUT OCEAN SEVEN 320 Plus M, SBE 911plus и Sea-Bird 911plus / Measurements during cruises with CTD-complexes IDRONAUT OCEAN SEVEN 320 Plus M, SBE 911plus and Sea-Bird 911plus
Максимум ВП (сезонный пикноклин) / Maximum UPB (seasonal pycnocline)	5–15	Н/д / N/d	5–10	–
Концентрация общего взвешенного вещества / Total suspended matter concentration	10–15	Н/д / N/d	4–16	Измерения ПОС с помощью СИПО 4 / LAC measurements using SIPO 4
Концентрация хлорофилла <i>a</i> / Chlorophyll <i>a</i> concentration	23–54	Н/д / N/d	3–5	Рейсовые измерения CTD-комплексом IDRONAUT OCEAN SEVEN 320 Plus M / Measurements during cruises with CTD-complex IDRONAUT OCEAN SEVEN 320 Plus M
Биомасса фитопланктона / Phytoplankton biomass	0–20	100–340	10	Рейсовые отчеты / Cruise reports
Биомасса динофитовых водорослей (<i>Dinophyceae</i>) / Dinophytes biomass (<i>Dinophyceae</i>)	15–20	40–190	5–10	Рейсовые отчеты / Cruise reports

Окончание таблицы 2 / Table 2 concluded

Параметр / Parameter	<i>D</i>	<i>B</i>	<i>L</i>	Источник данных / Data source
Биомасса <i>Noctiluca scintillans</i> / <i>Noctiluca scintillans</i> biomass	35–20* / 35–20*	108	15	Рейсовые отчеты / Cruise reports
Биомасса копепод / Copepodes biomass	76–104	243	29	Рейсовые отчеты / Cruise reports
Биомасса кормового зоопланктона / Forage zooplankton biomass	76–104	345	29	Рейсовые отчеты / Cruise reports
Биомасса медуз <i>Aurelia aurita</i> / <i>Aurelia aurita</i> biomass	Н/д / N/d	190 г·м ⁻² / 190 g·m ⁻²	Н/д / N/d	Рейсовые отчеты / Cruise reports
Биолюминесцент- ный потенциал / Bioluminescent potential	15–35	Н/д / N/d	5–10	«Сальпа-М» / Salpa-M
<i>SV</i>	20–30	Н/д / N/d	15–25	Эхолот <i>Lowrance</i> <i>Elite 7 Ti</i> / <i>Lowrance</i> <i>Elite 7 Ti</i> transducer

Примечание: *D* – характерная глубина заглубленного максимума, м; *B* – биомасса в максимуме, мг·м⁻³; *L* – толщина слоя максимума, м; ВГТ – верхняя граница термоклина; ВГП – верхняя граница пикноклина; *SV* – сила обратного объемного рассеяния звука, дБ, на частоте 200 кГц; Н/д – нет данных.

* Слой термоклина.

Note: *D* – typical depth of a deep maximum, m; *B* – biomass at the maximum, mg·m⁻³; *L* – maximum layer thickness, m; UTB – the upper thermocline boundary; UPB – the upper pycnocline boundary; *SV* – the sound backscattering volume strength, dB, at a frequency of 200 kHz; N/d – no data.

* Thermocline layer.

Общее обсуждение

Слоистость вертикального распределения мы представили отдельными эпизодами и трендами по осредненным данным. Очевидно, что в последнем случае амплитуды пиков сглажены и характеризуют преимущественно основной сезонный максимум параметра, как правило, связанный с положением пикноклина. Что касается тонкой структуры вертикального распределения, показывающей локализацию слоев и их амплитуды, то такие оценки для большинства биологических параметров ограничены техническими возможностями методов измерений. Исключением являются вертикальные профили флюоресценции хлорофилла, интенсивности биолюминесценции и обратного объемного рассеяния звука. Однако они дают опосредованные оценки численности организмов и их биомассы.

Факторы, определяющие формирование заглубленных летних максимумов рассмотренных физических и биологических характеристик, имеют разную природу. Так, если глубина и толщина пика концентрации общей взвеси связаны с вертикальными градиентами температуры и плотности, то глубина и толщина сезонного максимума концентрации хлорофилла *a* регулируются адаптацией фитопланктона к световым условиям и концентрацией биогенных элементов. При этом пики хлорофилла *a* и биомассы фитопланктона могут не совпадать по глубине [39]. Механизм формирования заглубленных максимумов численности зоопланктона иной. Неоднородность вертикального распределения численности копепод обусловлена их двигательной активностью, связанной с поиском пищи, и сенсорным взаимодействием с другими организмами зоопланктона и мелкого нектона – потенциальными хищниками [40]. Двигательная активность и трофодинамические процессы предопределяют и характеристики скоплений мелких пелагических рыб (например, хамсы и шпрота).

В контексте дальнейших исследований следует отметить, что слабо изученным аспектом слоистости пелагического сообщества крымского шельфа остается биолюминесценция слоев, сформированных организмами различного таксономического состава. Вследствие многоплановых взаимодействий организмов их плотные заглубленные скопления могут светиться. Это относится к заглубленным максимумам фитопланктона, копепод и желетельных организмов (медуз, гребневиков и др.). Феномен требует как визуальных наблюдений с использованием подводных аппаратов, так и его видеорегистрации.

В настоящей статье рассмотрена слоистость, наблюдаемая в летний период. В умеренных широтах значительный вклад в многомасштабную пространственно-временную изменчивость характеристик пелагических сообществ вносит сезонность. В этом отношении показателен процесс формирования сезонных подповерхностных максимумов. На черноморском шельфе они появляются весной и достигают максимальных сезонных амплитуд в июле – сентябре. Например, максимум концентрации хлорофилла *a* формируется к этому времени на глубине 30–40 м и содержит до 65 % суммарного хлорофилла [41].

Не останавливаясь подробно на суточной изменчивости вертикальной структуры, отметим, что она определяет рамки существования «биологической слоистости», ограничивая ее 24 ч: с такой периодичностью происходят ночные вертикальные миграции зоопланктона и мелких пелагических рыб в верхние слои из глубины. Миграции и трофические взаимодействия влияют на численность и трансформируют слоистую структуру зоопланктона и мелкого нектона.

Другим характерным свойством является пространственная неоднородность (прерывистость) слоев, приводящая к пятнистому распределению численности организмов. Прерывистость хорошо прослеживается по данным высокочастотных зондирований интенсивности биолюминесценции батифотометрами и в последовательности вертикальных профилей, полученных эхолотами по ходу судна. Феномен прерывистости имеет как гидрофизические (обрушение внутренних волн, мезомасштабные вихри и пр.), так и биологические механизмы регуляции, основанные на трофических взаимодействиях особей.

В целом для пятнистости пространственного распределения характерно возрастание ее интенсивности по трофическому каскаду (следовательно,

размерному спектру пелагического сообщества): от фитопланктона к зоопланктону и далее к мелкому нектону. При этом индикатором интенсивности может выступать дисперсия, нормированная на среднее значение [4]. В высокопродуктивных районах слои более контрастны по своим вертикальным градиентам, так как в статистическом аспекте (вне условий нормальности распределения, что характерно для параметров пелагического сообщества) дисперсия параметра зависит от величины среднего [42].

На масштабах десятилетней изменчивости слоистость термохалинной структуры Черного моря показывает изменения не периодического (как при сезонной изменчивости), а линейного характера, что связано с короткими временными рядами. Например, отмечено ослабление и постепенное исчезновение холодного промежуточного слоя – уникального элемента вертикальной термохалинной структуры вод Черного моря⁸⁾ [43]. Помимо этого, расчеты по модели показывают постепенное уменьшение вертикального градиента солености на фоне ее возрастания в верхнем 200-метровом слое [44]. Вероятно, такие многолетние преобразования термохалинной структуры отражаются на характеристиках слоистости пелагического сообщества, однако этот аспект изучен недостаточно.

Пространственно-временная структура пелагического сообщества предопределяет характерные черты его функционирования. В водах крымского шельфа содержание органического углерода в желтелой фракции зоопланктона (где по биомассе доминирует *A. aurita*) в 3–4 раза превышает его содержание в кормовом зоопланктоне, в котором доминируют копеподы [25]. Косвенно это указывает на то, что значительная часть потока органического углерода проходит через детритную, а не пастбищную трофическую цепь пелагической экосистемы. Доминирование детритного пути отмечалось и ранее [38]. В пастбищной цепи основная часть потока в передаточном звене между продуцентами и консументами приходится на микрозоопланктон, потребляющий около 50 % первичной продукции [45], а также на мезозоопланктон, включающий мелкокоразмерных копепод – фильтраторов фитопланктона [46]. К последним относят: *Paracalanus parvus*, *Pseudocalanus elongatus* и копепоидные стадии *Acartia clausi*.

Заключение

Слоистость вертикального распределения биомассы в летний сезон с максимумами в поверхностном слое и термоклине (или прилегающих слоях) характерна для всех рассмотренных групп организмов пелагического сообщества крымского шельфа. На низших трофических уровнях слоистость регулируется преимущественно термохалинной стратификацией водной толщи. На средних трофических уровнях, представленных копеподами и мелкими пелагическими рыбами, доминирующим фактором формирования слоистости выступает двигательная активность организмов, связанная с пищевым поведением, репродуктивными, защитными и прочими его формами.

⁸⁾ *Vandenbulcke L., Capet A., Macé L., Meulders C., Mouchet A., Grégoire M.* Synthesis quality overview document (SQQ) // Copernicus. 2023. CMEMS-BLK-SQO-007-005, iss. 4.0. URL: <https://catalogue.marine.copernicus.eu/documents/SQO/CMEMS-BLK-SQO-007-010.pdf> (date of access: 22.02.2026).

В контексте взаимосвязи структуры и функции в пелагической экосистеме слоистость распределения организмов формирует вертикальную неоднородность плотности трофических взаимодействий и, как следствие, вертикальную неоднородность потока вещества и энергии в сообществе. По-видимому, трофические взаимодействия наиболее интенсивны в слоях максимальной толщины в связи с их большей экологической емкостью. К числу таких слоев относятся поверхностный и подповерхностный максимумы биомассы фитопланктона, зоопланктона и мелких пелагических рыб, прежде всего массовых (хамсы и шпрота).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Behrenfeld M. J., O'Malley R. T., Boss E. S., Westberry T. K. et al. Revaluating ocean warming impacts on global phytoplankton // Nature Climate Change. 2016. Vol. 6. P. 323–330. <https://doi.org/10.1038/NCLIMATE2838>
2. Longhurst A. Ecological geography of the sea. San Diego : Academic Press, 1998. 398 p.
3. Moriarty R., O'Brien T. D. Distribution of mesozooplankton biomass in the global ocean // Earth System Science Data. 2013. Vol. 5, iss. 1. P. 45–55. <https://doi.org/10.5194/essd-5-45-2013>
4. Пионтковский С. А. Многомасштабная изменчивость мезопланктонных полей океана. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика. 2005. 194 с.
5. Михайловский Г. Е. Специфика экологических систем и проблемы их изучения // Журнал общей биологии. 1984. Т. 45, № 1. С. 66–77.
6. Lasker R. Field criteria for survival of anchovy larvae: the relation between the inshore chlorophyll layers and successful first feeding // Fishery Bulletin. 1975. Vol. 73, iss. 3. P. 453–462.
7. Глуценко Т. И., Чащин А. К. Особенности питания черноморского шпрота *Sprattus sprattus Phalericus* (Risso) (Pisces: Clupeidae) и формирование его нагульных скоплений // Морской экологический журнал. 2008. Т. 7, № 3. С. 5–14. EDN TYNTTF.
8. Климова Т. Н., Субботин А. А., Вдодович И. В., Загородная Ю. А. и др. Ихтиопланктон северной части Черного моря в условиях пролонгирования летнего гидрологического сезона 2020 г. // Биология внутренних вод. 2024. Т. 17, № 1. С. 205–216. EDN YYWORE. <https://doi.org/10.31857/S0320965224010177>
9. Заика В. Е. Емкость среды – содержание понятия и его применение в экологии // Экология моря. 1981. Т. 7. С. 3–9. EDN ZFGAQR.
10. Samodurov A. S., Chukharev A. M. Intensity of vertical turbulent exchange in the Black Sea summer pycnocline around the Crimean Peninsula // Journal of Physics: Conference Series. 2017. Vol. 899, iss. 2. 0220015. <https://doi.org/10.1088/1742-6596/899/2/022015>
11. Piontkovski S. A., Al-Oufi H. S., Al-Abri N. M. Fish landings and Oman shelf area // Journal of Agricultural and Marine Sciences. 2016. Vol. 21, iss. 1. P. 25–32. <https://doi.org/10.24200/jams.vol21iss0pp25-32>
12. Артамонов Ю. В., Скрипалева Е. А., Федирко А. В., Шутов С. А. и др. Циркуляция вод в северной части Черного моря летом–зимой 2018 года // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. 2020. № 1. С. 69–90. EDN CIHJZC. <https://doi.org/10.22449/2413-5577-2020-1-69-90>
13. Иванов В. А., Кузнецов А. С., Морозов А. Н. Мониторинг циркуляции прибрежных вод у южного берега Крыма // Доклады Академии наук. 2019. Т. 485, № 4. С. 507–510. EDN AOQDNJ. <https://doi.org/10/31857/S0869-56524854507-510>

14. Zagorodnyaya Yu. A., Piontkovski S. A. Seasonal and interannual variations of the abundance of the dinoflagellate *Noctiluca Scintillans* in the Northern Black Sea // Marine Biology Research. 2022. Vol. 18, iss. 1–2. P. 104–116. <https://doi.org/10.1080/17451000.2022.2086701>
15. Ковалев А. В., Мельников В. В., Островская Н. А., Прусова И. Ю. Макропланктон // Планктон Черного моря / А. В. Ковалев, З. З. Финенко (отв. ред.). Киев : Наукова думка, 1993. С. 183–193.
16. Петина Т. С. О среднем весе основных форм зоопланктона Черного моря // Труды Севастопольской биологической станции. Москва : Изд-во Академии наук СССР, 1957. Т. 9. С. 39–57.
17. Латушкин А. А., Артамонов Ю. В., Скрипалева Е. А., Федирко А. В. Связь пространственной структуры концентрации общего взвешенного вещества и гидрологических параметров в северной части черного моря по данным контактных измерений // Фундаментальная и прикладная гидрофизика. 2022. Т. 15, № 2. С. 124–137. EDN QFVMZB. <https://doi.org/10.48612/fpg/4heu-kxnb-gg7t>
18. Melnik A., Melnik L., Mashukova O., Melnikov V. Field studies of bioluminescence in the Antarctic Sector of the Atlantic Ocean in 2002 and 2020 // Luminescence. 2021. Vol. 36, iss. 8. P. 1910–1921. <https://doi.org/10.1002/bio.4125>
19. Кузнецов А. С., Иващенко И. К. Особенности формирования вдольбереговой циркуляции вод прибрежного экотона у Южного побережья Крыма // Морской гидрофизический журнал. 2023. Т. 39, № 2. С. 189–204. EDN GNXBSC.
20. Симонова Ю. В., Станичный С. В., Лемешко Е. М. Характеристики апвеллингов в районе южного берега Крыма на основе комплексного анализа контактных и дистанционных наблюдений // Материалы 17-й Всероссийской открытой конференции «Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса». Москва : ИКИ РАН, 2020. С. 335. EDN JNUKLF.
21. Kubryakova E., Kubryakov A. Warmer winter causes deepening and intensification of summer subsurface bloom in the Black Sea: the role of convection and self-shading mechanism // Biogeosciences Discussions. 2020. (Preprint). <https://doi.org/10.5194/bg-2020-210>
22. Дриц А. В., Никушина А. Б., Сергеева В. М., Соловьева К. А. Питание, дыхание и экскреция черноморской *Noctiluca scintillans* MacCartney в летний период // Океанология. 2013. Т. 53, № 4. С. 1–10. EDN QMFZBP. <https://doi.org/10.7868/S0030157413040035>
23. Загородняя Ю. А., Морякова В. К. Голопланктон / Биология Черного моря у берегов Юго-Восточного Крыма. Симферополь : ИТ «Ариал», 2018. С. 244–248.
24. Mikaelyan A. S., Malej A., Shiganova T. A., Turk V. et al. Populations of the red tide forming dinoflagellate *Noctiluca scintillans* (Macartney): a comparison between the Black Sea and the Northern Adriatic Sea // Harmful Algae. 2014. Vol. 33. P. 29–40. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2014.01.004>
25. Zagorodnyaya Yu. A. Piontkovski S. A., Gubanov V. V. Pelagic ecosystem of the Black Sea goes gelatinous // Marine Biology Research. 2023. Vol. 19, № 6–7. P. 317–326. <https://doi.org/10.1080/17451000.2023.2235571>
26. Зайцев Ю. П., Полищук Л. Н. Вспышка численности медузы *Aurelia aurita* в Черном море // Биология моря. 1984. Вып. 17. С. 35–46.
27. Балыкин П. А., Куцын Д. Н., Старцев А. В. Рыболовство в условиях климатических изменений: динамика состава и структуры уловов в Российской части Черного моря в XXI веке // Морской биологический журнал. 2021. Т. 6, № 3. С. 3–14. EDN NCJJFR. <https://doi.org/10.21072/mbj.2021.06.3.01>

28. *Brough T., Rayment W., Dawson S.* Using a recreational grade echosounder to quantify the potential prey field of coastal predators // PLoS ONE. 2019. Vol. 14, iss. 5. e0217013. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0217013>
29. *McInnes A. M., Khoosal A., Murrell B., Merkle D. et al.* Recreational fish-finders – an inexpensive alternative to scientific echo-sounders for unravelling the links between marine top predators and their prey // PLoS ONE. 2015. Vol. 10, iss. 11. e0140936. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0140936>
30. *Artemov Yu. G.* Software support for investigation of natural methane seeps by hydroacoustic method // Морской экологический журнал. 2006. Т. 5, № 1. С. 57–71. EDN UJLDRT.
31. *Серикова И. М.* Алгоритм математической обработки профилей биолюминесценции для изучения мелкомасштабной агрегированности планктона // Системы контроля окружающей среды. 2020. № 1. С. 145–152. EDN EEOXUM. <https://doi.org/10.33075/2220-5861-2020-1-145-152>
32. *Мельник А. В., Георгиева Е. Ю., Мельник Л. А.* Изменчивость пространственного распределения биолюминесценции фитопланктона в фотическом слое Черного моря летом 2018 г. // Системы контроля окружающей среды. 2019. № 3. С. 120–126. EDN AIDRDE. <https://doi.org/10.33075/2220-5861-2019-3-120-126>
33. *Токарев Ю. Н., Битюков Э. П., Василенко В. И., Соколов Б. Г.* Поле биолюминесценции – характерный показатель структуры планктонного сообщества Черного моря // Экология моря. 2000. Вып. 53. С. 20–25. EDN WIAETL.
34. *Serikova I. M., Evstigneev V. P., Tokarev Yu. N., Suslin V. V.* Bioluminescence field of the Black Sea as indicator of dinophyta aggregation, its seasonal and interannual dynamics // Proceedings of SPIE. SPIE, 2017. Vol. 10466 : 23rd International Symposium on Atmospheric and Ocean Optics: Atmospheric Physics. 104663X. EDN XXLESD. <https://doi.org/10.1117/12.2287964>
35. *Evstigneev V. P., Serikova I. M., Kyrylenko N. F.* Biotic and abiotic influence on bioluminescence field in summer // 14th MEDCOAST Congress on Coastal and Marine Sciences, Engineering, Management and Conservation, MEDCOAST 2019. Marmaris, 2019. Vol. 1. P. 307–318. EDN DWJZUN.
36. *Битюков Е. П., Евстигнеев П. В., Токарев Ю. Н.* Светящиеся динофлагелляты Черного моря и влияние на них антропогенных факторов // Гидробиологический журнал. 1993. Т. 29. № 4. С. 27–34. EDN ZIUUAV.
37. *Серикова И. М., Брянцева Ю. В., Василенко В. И.* Особенности сезонной динамики структуры поля биолюминесценции и её сопряженность с параметрами динофитовых водорослей // Морской экологический журнал. 2013. Т. 12, № 4. С. 87–95. EDN SYSNJR.
38. *Юнев О. А., Коновалов С. К., Великова В.* Антропогенная эвтрофикация в пелагической зоне Черного моря: долговременные тренды, механизмы, последствия. Москва : ГЕОС, 2019. 194 с. EDN YBSYCD.
39. *Финенко З. З., Чурилова Т. Я., Ли Р. И.* Вертикальное распределение хлорофилла и флуоресценции в Черном море // Морской экологический журнал. 2005. Т. 4, № 1. С. 15–46. EDN VKGJUN.
40. *Пионтковский С. А., Серегин С. А.* Поведение копепод. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2006. 148 с. EDN JFHUJG.
41. *Ricour F., Capet A., D'Ortenzio F., Delille B. et al.* Dynamics of the deep chlorophyll maximum in the Black Sea as depicted by BGC-Argo floats // Biogeosciences. 2021. Vol. 18, iss. 2. P. 755–774. <https://doi.org/10.5194/bg-18-755-2021>

42. Tsou T. Determining the mean–variance relationship in generalized linear models – a parametric robust way // Journal of Statistical Planning and Inference. 2011. Vol. 141, № 1. P. 197–203. <https://doi.org/10.1016/j.jspi.2010.05.029>
43. Stanev E. V., Peneva E., Chtirkova B. Climate change and regional ocean water mass disappearance: case of the Black Sea // Journal of Geophysical Research: Oceans. 2019. Vol. 124, iss. 7. P. 4803–4819. <https://doi.org/10.1029/2019JC015076>
44. Дорофеев В. Л., Сухих Л. И. Анализ долговременной изменчивости гидродинамических полей в верхнем 200-метровом слое Черного моря на основе результатов реанализа // Морской гидрофизический журнал. 2023. Т. 39, № 5. С. 617–630. EDN PILFWG.
45. Stelmakh L. V. Microzooplankton grazing impact on phytoplankton blooms in the coastal seawater of the southern Crimea (Black Sea) // International Journal of Marine Science. 2013. Vol. 3, iss. 15. P. 121–127. <https://doi.org/10.5376/ijms.2013.03.0015>
46. Петуна Т. С., Павлова Е. В., Миронов Г. Н. Структура пищевых сетей, передача и использование вещества и энергии в планктонных сообществах Черного моря // Биология моря. 1970. Вып. 19. С. 3–43.

Поступила 2.01.2025 г.; одобрена после рецензирования 21.03.2025 г.; принята к публикации 18.12.2025 г.; опубликована 31.03.2026 г.

Об авторах:

Пионтковский Сергей Александрович, ведущий научный сотрудник, Севастопольский государственный университет (299053, Россия, г. Севастополь, ул. Университетская, д. 33), доктор биологических наук, **ORCID ID: 0000-002-6472-9701**, **Scopus Author ID: 6602165194**, **ResearcherID: ABB-9334-2020**, **SPIN-код: 5239-4730**, spiontkovski@mail.ru

Мельник Александр Валерьевич, старший научный сотрудник, ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН» (299011, Россия, г. Севастополь, пр. Нахимова, д. 2), кандидат биологических наук, **ORCID ID: 0000-0002-4371-384X**, **Scopus Author ID: 57219127014**, **ResearcherID: X-1393-2019**, **SPIN-код: 2513-5373**, melnikav@ibss-ras.ru

Загородняя Юлия Анатольевна, ведущий научный сотрудник, ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН» (29011, Россия, г. Севастополь, пр. Нахимова, д. 2), кандидат биологических наук, **ORCID ID: 0000-0002-9502-4923**, **Scopus Author ID: 6506214138**, **ResearcherID: E-3325-2018**, **SPIN-код: 5426-9090**, artam-ant.yandex.ru

Артемов Юрий Георгиевич, старший научный сотрудник, ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН» (299011, Россия, г. Севастополь, пр. Нахимова, д. 2), кандидат географических наук, **ORCID ID: 0000-0002-4725-1427**, **Scopus Author ID: 12767058200**, **ResearcherID: G-1797-2015**, **SPIN-код: 3880-5421**, yu.g.artemov@gmail.com

Скрипалева Елена Александровна, старший научный сотрудник, Морской гидрофизический институт РАН (299011, Россия, г. Севастополь, ул. Капитанская, д. 2), кандидат географических наук, **SPIN-код: 6064-4860**, **ResearcherID: AAC-6648-2020**, **ORCID ID: 0000-0003-1012-515X**, sea-ant@yandex.ru

Георгиева Елена Юрьевна, ведущий инженер, ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН» (299011, Россия, г. Севастополь, пр. Нахимова, д. 2), **ORCID ID: 0000-0002-8177-0781**, **Scopus Author ID: 57193546928**, **SPIN-код: 1051-8304**, e-georgieva@mail.ru

Заявленный вклад авторов:

Пионтковский Сергей Александрович – постановка задач исследования, формирование структуры статьи, анализ и интерпретация результатов, подготовка графических материалов и статистический анализ

Мельник Александр Валерьевич – анализ и интерпретация результатов, подготовка графических материалов по биолюминесценции

Загородняя Юлия Анатольевна – анализ и интерпретация результатов, подготовка графических материалов по зоопланктону

Артемов Юрий Георгиевич – подготовка графических материалов, анализ и интерпретация результатов по характеристикам рассеяния звука

Скрипалева Елена Александровна – подготовка графических материалов, анализ и интерпретация результатов по концентрации общего взвешенного вещества

Георгиева Елена Юрьевна – подготовка графических материалов, анализ и интерпретация результатов по фитопланктону

Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи.