

# ГРАВИТАЦИОННЫЙ УГЛЕРОДНЫЙ НАСОС В СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ЧЁРНОГО МОРЯ. ПОДХОДЫ И РЕШЕНИЯ

**А.А. Целентис\*, А.В. Федоров**

Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Геленджик, Россия

\*Эл. почта: [al.tselentis@gmail.com](mailto:al.tselentis@gmail.com)

Статья поступила в редакцию 17.08.2025; принята к печати 14.10.2025

Исследован механизм гравитационного углеродного насоса в северо-восточной части Чёрного моря, основанный на сезонной динамике фитопланктона. Показано, что органическая (диатомовые водоросли) и карбонатная (кокколитофорида *Emiliania huxleyi*) помпы сменяют друг друга, демонстрируя различный экспортный потенциал органического углерода. Методами микроскопии и с учетом закона Стокса проведена оценка скорости оседания частиц. Установлено, что летне-осенние виды диатомей *Pseudosolenia calcar-avis* и *Proboscia* обладают максимальной скоростью оседания (до 2,47 м/сут). У агрегатов этих крупных диатомовых водорослей, образующих «морской снег», скорость оседания возрастает более чем на порядок. Виды весеннего цветения – мелкоклеточные диатомеи и единственные представители карбонатной помпы кокколитофориды – остаются в эвфотическом слое длительное время (до 100 суток). Результаты важны для понимания механизмов функционирования биологического углеродного насоса и оценки роли Чёрного моря в глобальном углеродном цикле.

**Ключевые слова:** Чёрное море, фитопланктон, морской снег, скорость оседания, закон Стокса.

## GRAVITATIONAL CARBON PUMP IN THE NORTHEASTERN PART OF THE BLACK SEA. APPROACHES AND SOLUTIONS

**A.A. Tselentis, A.V. Fedorov**

Shirshov Institute of Oceanology, the Russian Academy of Sciences, Gelendjik, Russia

E-mail: [al.tselentis@gmail.com](mailto:al.tselentis@gmail.com)

The mechanism of the gravitational carbon pump in the northeastern Black Sea has been investigated based on the seasonal dynamics of phytoplankton. It has been shown that the organic (diatom algae) and carbonate (the coccolithophore *Emiliania huxleyi*) pumps alternate, demonstrating different export potentials for organic carbon. Particle sinking rates were assessed using microscopy with account for the Stokes law. It has been found that the summer-autumn diatom species *Pseudosolenia calcar-avis* and *Proboscia* possess the maximum sinking rate (up to 2.47 m/day). The sinking rate of aggregates of these large diatoms, which form “marine snow”, increases by more than an order of magnitude. Species associated with spring blooms – small-celled diatoms and the sole representatives of the carbonate pump, coccolithophores – remain in the euphotic layer for an extended period (up to 100 days). The results are important for understanding the functioning mechanisms of the biological carbon pump and assessing the role of the Black Sea in the global carbon cycle.

**Keywords:** Black Sea, phytoplankton, marine snow, deposition rate, Stokes law.

### Введение

Функционирование биологического углеродного насоса (БУН), который осуществляет захват атмосферного углерода и перенос его в глубокие слои океана, является принципиальным для формирования климата [25, 35]. Считается, что в индустриальную эпоху климатические сдвиги связаны с повышением уровня углекислого газа в атмосфере [9,10], в первую очередь из-за сжигания ископаемого топлива. Основным механизмом снижения концентрации углекислого газа в атмосфере является его связывание в реакциях фотосинтеза с образованием органического

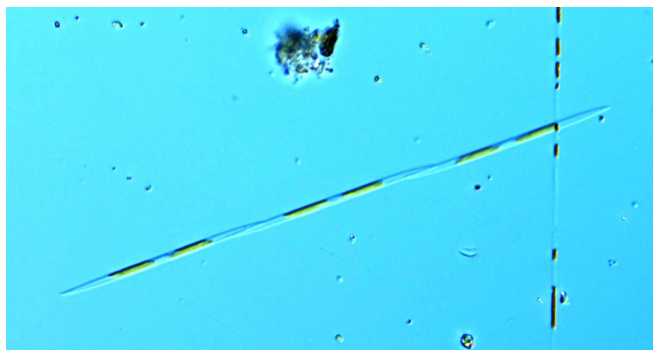
вещества, и этот процесс лежит в основе органической помпы. Кроме того, растворенный в воде углекислый газ может связываться в реакциях образования кальция, и этот биологический процесс определяет функционирование карбонатной помпы.

В океане основную роль в функционировании органической помпы играют диатомовые водоросли [32], которые формируют до 40% первичной продукции. Работу карбонатной помпы в океане более чем на 50% определяют кокколитофориды [18, 23], которые обладают свойством формировать оболочку клетки из кальцитовых пластин – кокколита. Основным видом

кокколитофорид в океане является *Emiliania huxleyi*, которая образует обширные цветения, обычно тяготеющие к высоким широтам [12, 22, 34]. Вывод связанного углерода как в органической, так и неорганической форме из эвфотической зоны в глубокие слои осуществляется с помощью трех основных механизмов переноса углерода [7, 8, 15, 24]. Первый механизм переноса основан на гравитационном осаждении частиц органического вещества за счет разницы в удельной плотности [24]. Он получил название гравитационного насоса. В последнее время выделяется дополнительно еще несколько процессов переноса углерода из эвфотического слоя в глубокие слои. Они относятся к механизмам активного переноса [7]. Среди них выделяют три чисто физических способа переноса и два биологических [7, 8, 15]. Есть оценки вклада каждого из этих механизмов переноса углерода в общий глобальный экспорт углерода: гравитационный насос экспортирует 70%, на остальные приходится 30% [20].

В Черном море биологический углеродный насос представлен как органической, так и карбонатной помпами [4], которые сменяют друг друга в сезонной динамике. Органическая помпа включает мелких диатомей, доминирующих весной, и крупных диатомей, образующих цветение летом и осенью. Карбонатная помпа функционирует в конце весны и начале лета за счет цветения кокколитофориды *Emiliania huxleyi*.

Однако, до настоящего времени не проведены оценки скорости оседания основных доминант фитопланктона Черного моря, формирующих БУН. По этой причине в настоящем исследовании сделана попытка оценить скорости оседания всех доминант – структурных элементов БУН. Рассматривается следующая гипотеза: мелкоклеточные виды диатомовых водорослей и кокколитофориды *E. huxleyi* практически не выходят за пределы эвфотической зоны, основной экспортный потенциал формируют крупные диатомовые водоросли.



**Рис. 1.** Мелкая пеннатная диатомовая водоросль *Pseudo-nitzschia delicatissima*

## Материалы и методы

В качестве объектов исследования выступали клетки доминирующих видов фитопланктона и частицы морского снега северо-восточной части Черного моря. Точка отбора проб находилась у окончания причала Южного отделения Института океанологии РАН в Голубой бухте (г. Геленджик). Отбор, фиксация и концентрирование проб, а также все процедуры по подсчету, идентификации и обработке результатов были выполнены, согласно методам принятым в ИО РАН [29]. Идентификация видов была основана на морфологии клеток [30,31] с использованием следующих справочных изданий: Tomas [30], Throndsen et al. [31], а также электронных баз данных Algae Base [14] и World Register of Marine Species [38]. Скорость оседания частицы рассчитывалась при помощи формулы Стокса для силы сопротивления поступательно движущегося шара в жидкостях при малых значениях числа Рейнольдса:

$$F_c = 6\pi\mu rw, \quad (1)$$

где:  $r$  – радиус частицы, м;  $\mu$  – вязкость среды, Па·с;  $w$  – скорость движения частицы, м/с.

## Результаты

В результате мониторинговых наблюдений получен ряд данных, которые позволили определить сезонную сукцессию фитопланктона. Она может быть выражена в виде следующей схемы: мелкие диатомовые (весна) → кокколитофориды (конец весны и начало лета) → крупные диатомовые (лето-осень) [5]. Мелкие и крупные диатомовые водоросли отражают работу органической помпы, а кокколитофориды – карбонатной. Таким образом сезонную сукцессию БУН можно представить как смену органической и карбонатной помп: органическая → карбонатная → органическая.

Размеры и формы клеток фитопланктона составляющих органическую и карбонатную помпы северо-восточной части Черного моря разнообразны. Мелкие диатомовые представляют собой виды пеннатных и центрических водорослей, таких как *Pseudo-nitzschia*



**Рис. 2.** Мелкая центрическая диатомовая водоросль *Skeletonema costatum*



(рис.1), *Skeletonema costatum* (рис. 2) и мелкие виды *Chaetoceros*.

Основной вид, отвечающий за функционирование карбонатной помпы в Черном море – кокколитофорида *Emiliania huxleyi* является сфероидом (рис. 3). Этот вид может иметь размеры 3–10 мкм, а также различное количество слоев кокколита – кальцитовых чешуек, покрывающих клетку, либо не иметь их вообще при определенных условиях. Степень кальцификации сильно влияет на плотность клеток, и, соответственно на скорость погружения.

Крупные диатомовые водоросли, доминирующие летом и осенью в основном представлены двумя видами – *Pseudosolenia calcar-avis* (рис. 4) и *Proboscia alata* (рис. 5).

### Морской снег

Морской снег – это разнообразные по форме и размерам взвешенные в воде частицы, видимые невооруженным. В процессе жизнедеятельности и после гибели клетки фитопланктона выделяют в окружающую среду различные полимерные органические ве-

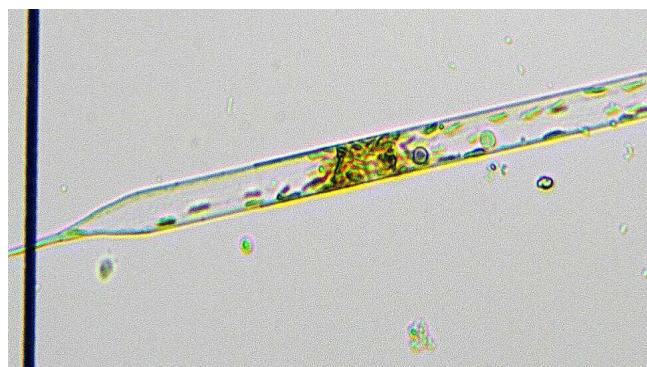
щества. Эти вещества помогают отдельным клеткам и другим взвешенным частицам образовывать мосты при столкновении друг с другом. Сталкивающиеся частицы, ударяясь о другие такие же частицы слипаются и увеличиваются в размерах. В зависимости от турбулентных характеристик среды такие частицы могут распадаться на более мелкие, или слипаться вновь, иногда образуя волокна до нескольких сантиметров в длину [36].

В случае доминирования диатомовой водоросли *Pseudosolenia calcar-avis* в летний период (рис. 4) она составляет каркас морского снега (рис. 6–8).

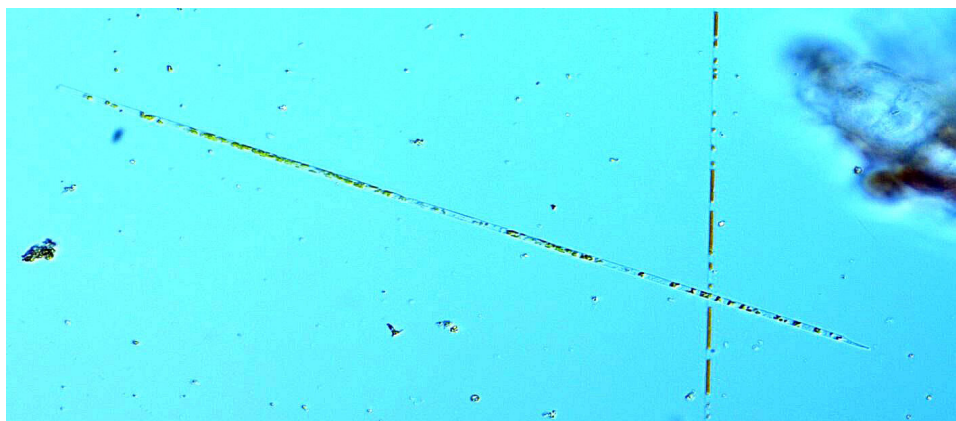
К агрегатам прикрепляются остатки клеток других видов, такие как, например, створки динофлагеллят, их цисты, домики инфузорий, хитиновые панцири ракообразного зоопланктона, а также минеральная взвесь. Чем ближе к берегу, тем чаще происходит взмучивание дна, и органо-минеральные мелкодисперсные частицы гораздо в большей степени включаются в состав морского снега. Так, например можно это наблюдать на частицах из относительно мелководной Геленджикской бухты (рис. 8)



**Рис. 3.** Клетки кокколитофориды *Emiliania huxleyi* с различным количеством кальцитовых оболочек и *Pseudo-nitzschia* spp. Из эксперимента по накопительному культивированию природной популяции (700 кратное увеличение)



**Рис. 4.** Крупная центрическая диатомовая водоросль *Pseudosolenia calcar-avis*. Проба из Голубой бухты 21.08.2024 г.



**Рис. 5.** Диатомовая водоросль *Proboscia alata*. Проба из Голубой бухты 27.02.2023.

Ввиду разнообразия форм оседающих частиц встает необходимость использовать такие допущения, как эквивалентный сферический диаметр (ESD). В большинстве задач моделирования выбор ESD является универсальным; при этом необходимо учитывать, что процессы колонизации частицы бактериями, а следовательно, и реминерализация в значительной степени связаны с формой и структурой частицы, что в свою очередь влияет на скорость оседания. Так например, частицы сферической формы с плотной структурой как правило колонизируются бактериями по поверхности, в то время как у частиц, имеющих неправильную форму и рыхлую структуру, колонизация может протекать по всему объему [21].

Таким образом, для получения простой прогностической модели, удовлетворительно описывающей процессы гравитационного оседания частиц, необходимо учитывать плотность и ESD частицы. Из допусков необходимо отметить Стоксовую скорость оседания частиц и отсутствие взаимодействия между частицами.

Преимуществом такой модели является возможность получить аналитическое решение.

### Скорость оседания частицы

В нашем случае, на частицу действуют три силы: сила тяжести, сила сопротивления Стокса и выталкивающая сила Архимеда.

Применяя формулу Стокса (1) для силы сопротивления действующей на частицу сферической формы и движущуюся в жидкости поступательно, можно рассчитать скорость оседания:

$$w = \frac{(\rho - \rho_r)d^2g}{18\mu} \quad \text{или} \quad w = \frac{2(\rho - \rho_r)r^2g}{9\mu} \quad (2)$$

где:  $d$  – диаметр частицы, м;  $r$  – радиус частицы;

$\mu$  – вязкость среды, Па·с;

$w$  – скорость движения частиц, м/с;

$\rho_r$  – плотность среды, кг/м<sup>3</sup>;

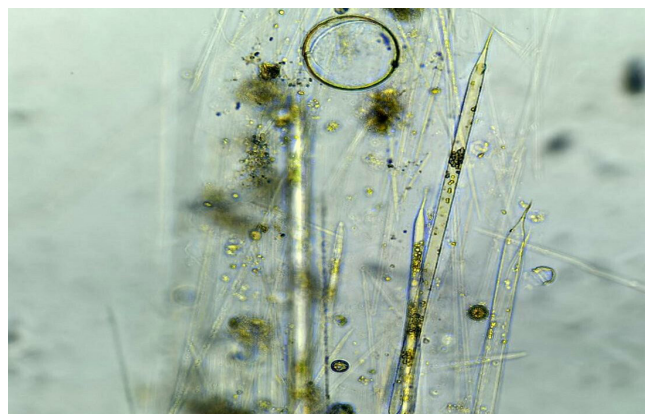
$\rho$  – плотность частицы, кг/м<sup>3</sup>;

$g$  – ускорение свободного падения, м/с<sup>2</sup>;

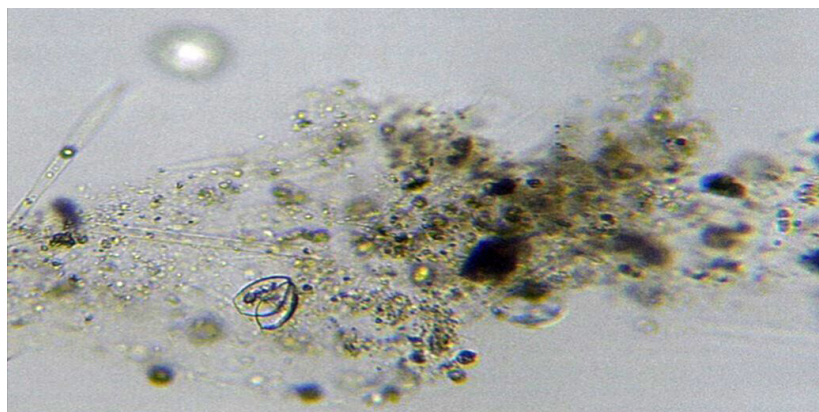
В большинстве случаев скорость оседания у частиц с несферической формой меньше, чем у частиц с сферической, при равных эквивалентных диаметрах. Эквивалентный диаметр частицы определяется по ее массе  $m$ .



**Рис.6.** Частица морского снега 1 августа 2024 года из поверхностного слоя на станции над глубиной 500 м при увеличении 100х.



**Рис. 7.** Частица морского снега 1 августа 2024г. из поверхностного слоя на станции над глубиной 500м при увеличении 200х.



**Рис.8.** Частица морского снега 21 августа 2024 года из поверхностного слоя в Геленджикской бухте при увеличении 200х. На фото видны включения мелких частиц, створок динофлагеллят *Porocentrum micans* и *Prorocentrum cordatum*, домик инфузории.



$$d_{ESD} = \sqrt[3]{6m/\pi\rho} \quad (3)$$

Если влиянием формы можно пренебречь, то скорость оседания таких частиц рассчитывают по формуле (2) с учетом (3).

Для частицы цилиндрической формы, падающей перпендикулярно своей оси, можно применять следующую формулу [17]:

$$w = \frac{0,079g'L^2}{\nu} \cdot \left(\frac{L}{d}\right)^{-1,664} \quad g' = g \cdot \frac{(\rho - \rho_r)}{\rho_r}, \quad (4)$$

где:  $L$  – длина цилиндра, м;  $\nu$  – кинематическая вязкость среды, м<sup>2</sup>/с;

При этом необходимо учитывать, что выражение (4) применимо при значениях числа Рейнольдса  $Re$

$$Re = \rho_r \cdot \frac{wL}{\mu} \quad (5)$$

меньше, чем два.

Необходимо отметить, что применимость закона Стокса имеет нижний предел, определяемый настолько мелкими частицами ( $d \ll 1$  мкм), что они становятся чувствительными к ударам молекул и находятся в броуновском движении.

Ниже приводятся расчеты скорости оседания клеток фитопланктона – основных доминант в сезонной сукцессии. Главными видами весеннего цветения являются *Pseudo-nitzschia spp.* и *Skeletonema costatum*. Расчеты для кокколитофорид применены для одного вида *Emiliania huxleyi*, при этом число оболочек кокколита принималось варьирующим от 1 до 4. Размер клетки без кокколита изменялся от 4 до 7 мкм. Для видов летнего цветения крупных диатомовых водорослей использовались морфологические характеристики *Pseudosolenia calcar-avis*, при этом диаметр изменялся от 10 до 30 мкм, а длина составила 500 мкм. В качестве примера динофлагеллят использовался *Scrippsiella acuminata*, этот вид иногда доминирует в биомассе весной после цветения мелких диатомовых [4].

Для сравнения были проведены расчеты скорости оседания цианобактерии рода *Synechococcus* – основной доминанты фитопланктона в олиготрофных тропических водах [26].

### Оценки скорости оседания

Результаты расчетов, с использованием выражений (2), скорости оседания для сферических частиц разного диаметра и плотности (табл. 1) показывают, что этот параметр определяется диаметром клетки. Такой эффект особенно выражен у кокколитофорид, где увеличение диаметра связано в первую очередь с количеством оболочек кокколита. Плотность кокколита значительно выше плотности самой клетки, и повышение диаметра сопровождается повышением плотности.

Результаты расчетов с использованием выражений (4) для скорости оседания цилиндрических частиц разного диаметра и плотности приведены в таблице 2.

Расчеты показывают, что скорость оседания мелких диатомей *Pseudo-nitzschia spp.* не превышает 0,34 м/сут. Другими словами, время удержания в эвфотическом слое глубиной 50 метров составляет более 100 суток. Для *Emiliania huxleyi* скорость оседания составляет 0,006–2,28 м/сут, таким образом клетки с большим количеством кокколита будут находиться в эвфотическом слое более 20 суток, без кокколита время удержания существенно возрастает. Скорость оседания близка к 2,5 м/сут, или время удержания близко к 20 суткам. Для динофлагеллят максимальная скорость оседания приближается к 8 м/сут, то есть время удержания составляет 6 суток. Для *Synechococcus* время удержания в эвфотическом слое стремится к бесконечности. Рассчитанная скорость оседания частицы морского снега диаметром 100 мкм (выше – имеется ограничение для формулы Стокса) показывает, что они выходят за пределы эвфотической зоны в течение суток.

### Обсуждение

Сезонная сукцессия в северо-восточной части Черного моря следует схеме [5]: мелкие диатомовые → кокколитофориды → крупные диатомовые, или другими словами: органическая помпа → карбонатная помпа → органическая помпа.

Органическая помпа, функционирующая весной, демонстрирует очень низкие скорости оседания и, соответственно, длительное время удержания клеток в эвфотическом слое. Из этого следует, что существует высокая вероятность поглощения клеток видами более высокого трофического уровня. Часть биомассы клеток уходит на рост и поддержание этих видов, вторая часть в виде непереваренных остатков выводится в виде фекальных пеллет, объем которых зависит от соотношения усвоенной и потребленной пищи то есть от усвояемости (см. Общие основы изучения водных экосистем) [1]. Таким образом, органическая помпа, функционирующая весной, проводит трансформацию произведенного органического вещества и его переупаковку [33].

Существующая парадигма биологического углеродного насоса [27] говорит о том, что основная масса органического вещества за год производится именно в период весеннего цветения, другими словами, в период функционирования органической помпы, основанной на мелкоклеточных диатомеях. Наши расчеты согласуются с предположением, что основная часть продукции органической помпы идет на переработку органического вещества, в результате которой происходит переупаковка в иную морфологическую форму, которая имеет более высокую скорость оседания.

Скорость оседания кокколитофорид также низка, и время удержания их в эвфотическом слое достаточно

Табл. 1.

**Скорость оседания сферических клеток кокколитофориды *Emiliania huxleyi*, динофлагелляты *Scripsiella acuminata* и цианобактерии *Synechococcus spp.***

	<i>Emiliania huxleyi</i>			<i>Scripsiella acuminata</i> ( <i>trochoidea</i> )			<i>Synechococcus</i>	Частица* морского снега
<i>d</i> , мкм	4	7	10	15	20	30	1	100
$\rho$ , кг/м <sup>3</sup>	1100	1300	1500	1200	1200	1200	1200	1187,5
<i>w</i> , м/сут	0,06	0,7	2,28	1,96	3,5	7,83	0,009	80
Время удержания, сутки	833,3	71,4	21,9	25,5	14,2	6,4	5555	0,6

\* Частица морского снега представляла собой сферу, предельного диаметра, для которой применим закон Стокса. Плотность частицы была представлена в виде процентного соотношения составляющих ее компонент: органика – 85% с плотностью 1100 кг/м<sup>3</sup>, минералы – 10% с плотностью 2000 кг/м<sup>3</sup> и транспарентные экзополимерные частицы – 5% с плотностью 1050 кг/м<sup>3</sup> соответственно.

Табл. 2.

**Скорость оседания клеток для частиц цилиндрической формы**

	<i>Pseudo-nitzschia spp.</i>			<i>Pseudosolenia calcar-avis</i>		
<i>L</i> , мкм	70			500		
<i>d</i> , мкм	1	3	5	10	15	30
$\rho$ , кг/м <sup>3</sup>	1100	1100	1100	1030	1030	1030
<i>w</i> , м/сут	0,02	0,15	0,34	0,39	0,77	2,47
Время удержания, сут	2500	333	147	128,2	64,9	20,2

длительное, чтобы частицы могли быть подвержены переработке. Наличие кокколита повышает скорость оседания клеток, но не настолько, чтобы снизить время удержания до тех значений, которые необходимы для быстрого оседания клеток. Клетки кокколитофорид интенсивно потребляются представителями более высокого трофического уровня. В частности, показано интенсивное поедание этих клеток динофлагеллятами вида *Noctiluca scintillans* [2]. Существует так называемая баластная гипотеза [6], согласно которой баластные элементы, такие как кокколиты, повышают скорость оседания органического вещества. Наши расчеты показывают, что действительно скорость оседания отдельных клеток увеличивается, но не настолько, чтобы существенно снизить время удержания в эвфотическом слое. Таким образом, продукты функционирования карбонатной помпы практически полностью перерабатываются в эвфотическом слое. Возможно, что кокколиты в случае отсутствия растворения существенно повысят плотность фекальных пеллет и, как следствие, повысят скорость оседания.

Наши оценки скорости оседания совпадают с результатами прямых измерений в Черном море при помощи вертикальных профилей с буев «Argo» [3]. Здесь скорости колебались от 0,2 до 2 м/сут. Наименьшие скорости наблюдались с февраля по август.

В первую половину года функционируют органическая и карбонатная помпы, основанные на мелкоклеточном фитопланктоне, который потребляется мелкофракционной фракцией зоопланктона, включающей крупные динофлагелляты, инфузории и мелкий зоопланктон [27]. Эти данные не противоречат гипотезе, согласно которой мелкий фитопланктон практически полностью перера-

батывается в эвфотической зоне [16, 17] и не участвует в процессе переноса органического углерода за пределы эвфотической зоны. Таким образом, биологический углеродный насос в первую половину года не экспортирует клетки фитопланктона, а производит их переупаковку в более крупные морфологические формы.

У клеток крупного фитопланктона достаточно высокая вероятность покинуть эвфотическую зону отдельно или в виде агрегатов. Органическая помпа в период летнего цветения крупных диатомей показывает относительно высокую скорость оседания клеток. В период функционирования этой помпы замечено формирование агрегатов клеток – морского снега, основной каркас которых составляют клетки *Pseudosolenia calcar-avis*. Из морфологических особенностей этих агрегатов следует, что их ESD очень высок. Крупный фитопланктон, ввиду морфологических особенностей, выедается только крупным зоопланктоном [37]. Пеллеты крупного зоопланктона, очевидно, имеют более высокую скорость оседания и соответственно существенно меньшее время нахождения в эвфотической зоне. Таким образом, летом органическая помпа имеет высокий экспортный потенциал.

Наши расчеты показывают, что органическая помпа, основанная на цианобактериях, является помпой с низким экспортным потенциалом: выводятся только продукты, переупакованные представителями более высоких трофических уровней. Здесь формируются относительно длинные пищевые цепи, характеризующиеся меньшим экспортом углерода [19].

Скорость оседания динофлагеллят велика, и поэтому необходимым условием их закрепления в эвфотической зоне является движение клеток. В процессе

эволюции возникли различные механизмы, позволяющие эффективно препятствовать их гравитационному оседанию [13].

### Выводы

Важную роль в работе гравитационного углеродного насоса в северо-восточной части Черного моря играет сезонная динамика фитопланктона, которая может быть представлена в виде схемы: мелкие диатомовые (весна) → кокколитофориды (конец весны и начало лета) → крупные диатомовые (лето-осень).

Весной функционирует органическая помпа, при этом доминируют мелкоклеточные диатомовые водоросли *Pseudo-nitzschia spp.*, *Skeletonema costatum*, характеризующиеся низкой скоростью оседания (до 0,34 м/сут), что приводит к длительному пребыванию в эвфотическом слое (до 100 суток) и активному потреблению зоопланктоном с дальнейшим образованием пеллет.

В конце весны и начале лета за счет увеличения популяции доминирующего вида кокколитофориды *Emiliania huxleyi* активно функционирует карбонатная помпа. Скорость оседания кокколитофорид составляет 0,06–2,28 м/сут в зависимости от степени кальцификации, но в целом остается недостаточной для быстрого вывода органического углерода в глубинные слои. Несмотря на балластный эффект кокколитов, клетки *Emiliania huxleyi* остаются в эвфотическом слое длительное время, подвергаясь переработке в пищевых цепях.

Летом и осенью доминируют крупные диатомеи *Pseudosolenia calcar-avis* и *Proboscia alata*, скорость оседания которых достигает 2,47 м/сут. Морской снег, состоящий из крупных диатомовых водорослей, минеральных частиц и органического детрита, обладает высокой плотностью. Расчеты показывают, что скорость оседания агрегатов морского снега, особенно в прибрежной зоне, может достигать 80 м/сут. Следовательно, морской снег является основным фактором, определяющим вертикальный перенос органического углерода в глубинные слои.

Таким образом, исследование убедительно подтверждает гипотезу, согласно которой, основной вклад в гравитационный углеродный насос северо-восточной части Черного моря вносят крупные диатомеи летне-осеннего периода, тогда как весенние мелкоклеточные диатомеи и кокколитофориды задерживаются в эвфотическом слое, участвуя преимущественно в переработке и переупаковке органического вещества.

Полученные данные важны для понимания роли Черного моря в глобальном углеродном цикле и открывают новые направления для изучения роли седиментационных процессов.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБУН Института океанологии РАН им. Ширшова FMWE-2024-0027 «Комплексные исследования морских природных систем Черного и Азовского морей».

### Литература

1. Алимов АФ, Галковская ГА, Винберг ГГ и соавт. Общие основы изучения водных экосистем. Ленинград: Наука; 1979.
2. Дриц АВ, Никишина АБ, Сергеева ВМ и др. Питание, дыхание и экскреция черноморской *Noctiluca scintillans* MacCartney в летний период. Океанология. 2013;53(4):497-506. DOI: 10.1134/S0001437013040036
3. Кубряков АА, Станичный СВ. Вертикальное распределение скорости частиц в Черном море и ее сезонная изменчивость по измерениям буев Био – Арго. Комплексные исследования Мирового океана. Материалы VI Всероссийской научной конференции молодых ученых, г. Москва. 2021;505-506. DOI:10.29006/978-5-6045110-3-9. ISBN 978-5-6045110-3-9
4. Паутова ЛА, Силкин ВА. Биологический углеродный насос в океане и структура фитопланктона. Экология гидросферы. 2019;1(3):1-12. DOI: 10.24411/2658-3910-2019-00001
5. Силкин ВА, Подымов ОИ, Лифанчук АВ. Биологическая углеродная помпа в Черном море. Экология гидросферы. 2022;2(8): 69–92. DOI – [https://doi.org/10.33624/2587-9367-2022-2\(8\)-69-92](https://doi.org/10.33624/2587-9367-2022-2(8)-69-92).
6. Archer D. Association of sinking organic matter with various types of mineral ballast in the deep sea: Implications for the rain ratio. Deep-Sea Res Part I. 2002;49:185-204. DOI: 10.1029/2001GB001765
7. Boyd PW, Claustre H, Levy M et al. Multi-faceted particle pumps drive carbon sequestration in the ocean. Nature. 2019;568:327-35. DOI: 10.1038/s41586-019-1098-2
8. Claustre H, Legendre L, Boyd PW et al. The Oceans' biological carbon pumps: framework for a research observational community approach. Front Mar Sci. 2021;8:780052. DOI: 10.3389/fmars.2021.780052
9. Doney SC, Fabry VJ, Feely RA et al. Ocean acidification. Ann Rev Mar Sci. 2009;1:169-92. DOI: 10.1146/annurev.marine.010908.163834



10. Falkowski P, Scholes RJ, Boyle EA et al. The global carbon cycle. *Science*. 2000;290:291-6. DOI: 10.1126/science.290.5490.291
11. Guiry MD, Guiry GM. *AlgaeBase*. Galway: National University of Ireland; 2023 [cited 2023 Dec 15]. Available from: <https://www.algaebase.org>
12. Iglesias-Rodriguez MD, Brown CW, Doney SC et al. Representing key phytoplankton functional groups in ocean carbon cycle models: Coccolithophorids. *Glob Biogeochem Cycles*. 2002;16:1-20. DOI: 10.1029/2001GB001454
13. Jiang H, Kanso E. Evolutionary adaptations of dinoflagellates to reduce gravitational sedimentation. *Journal of Plankton Research*. 2022;44(2):201-15. DOI: 10.1093/plankt/fbab085
14. Komar PD. Settling velocities. *J Geol*. 1980;88:327-36. DOI: 10.1086/628510
15. Le Moigne FAC. Pathways of organic carbon export. *Front Mar Sci*. 2019;6:334. DOI: 10.3389/fmars.2019.00334
16. Legendre L, Le Fèvre J. Microbial food webs and the export of biogenic carbon in oceans. *Aquatic Microbial Ecology*. 1995;9(1):69-77. DOI: 10.3354/ame009069
17. Legendre L, Rassoulzadegan F. Food-web mediated export of biogenic carbon in oceans: hydrodynamic control. *Marine Ecology Progress Series*. 1996;145:179-93. DOI: 10.3354/meps145179
18. Milliman JD. Production of calcium carbonate. *Glob Biogeochem Cycles*. 1993;7:927-57. DOI: 10.1029/93GB02524
19. Negrete-García G, Lovenduski NS, Nauri C et al. Sudden emergence of a shallow aragonite saturation horizon in the Southern Ocean. *Nat Commun*. 2022;13:1452. DOI: 10.1038/s41467-022-28847-y
20. Nowicki M, DeVries T, Siegel DA et al. Quantifying the carbon export and sequestration pathways of the ocean's biological carbon pump. *Glob Biogeochem Cycles*. 2022;36:e2021GB007233. DOI: 10.1029/2021GB007233
21. Omand MM, Govindarajan R, He J et al. Sinking flux of particulate organic matter in the oceans: Sensitivity to particle characteristics. *Sci Rep*. 2020;10:1-16. DOI: 10.1038/s41598-020-60424-5
22. Paasche E. *Emiliana huxleyi* review. *Phycologia*. 2002;40:503-29. DOI: 10.2216/i0031-8884-40-6-503.1
23. Poulton AJ, Adey TR, Balch WM et al. Relating coccolithophore calcification rates to phytoplankton community dynamics: Regional differences and implications for carbon export. *Deep-Sea Res Part II*. 2007;54:538-57. DOI: 10.1016/j.dsr2.2006.12.003
24. Sanders R, Henson SA, Koski M et al. The biological carbon pump in the North Atlantic. *Prog Oceanogr*. 2014;129:200-18. DOI: 10.1016/j.pocean.2014.05.005
25. Sarmiento JL, Gruber N. *Ocean Biogeochemical Dynamics*. Princeton: Princeton Univ Press; 2006.
26. Scanlan DJ, West NJ. Molecular ecology of the marine cyanobacterial genera *Prochlorococcus* and *Synechococcus*. *FEMS Microbiol Ecol*. 2002;40:1-12. DOI: 10.1111/j.1574-6941.2002.tb00930.x
27. Siegel DA, Buesseler KO, Doney SC et al. Global assessment of ocean carbon export by combining satellite observations and food-web models. *Glob Biogeochem Cycles*. 2014;28(3):181-96. DOI: 10.1002/2013GB004743
28. Siegel DA. The ocean carbon pump. *Glob Biogeochem Cycles*. 2002;16:1029. DOI: 10.1029/2001GB001765
29. Silkin VA, Pautova LA, Giordano M, Chasovnikov VK, Vostokov SV, Podymov OI, Pakhomova SV, Moskalenko LV. Drivers of phytoplankton blooms in the northeastern Black Sea. *Marine Pollut Bull*. 2019;138: 274-84 DOI: 10.1016/j.marpolbul.2018.11.042
30. Throndsen J, Hasle GR, Tangen K. *Phytoplankton of Norwegian Coastal Waters*. Almatier Forlag, 2007. P.341. ISBN 978-82-7858-086-8
31. Tomas CR. *Identifying Marine Phytoplankton*. Academic Press.1997.858. ISBN: 0-12-693018-X
32. Tréguer P, Bowler C, Moriceau B et al. Influence of diatom diversity on the ocean biological carbon pump. *Nat Geosci*. 2017;11:27-37. DOI:10.1038/s41561-017-0028-x
33. Turner JT. Zooplankton fecal pellets, marine snow, phytodetritus and the ocean's biological pump. 2015, *Progress in Oceanography*, DOI:10.1016/j.pocean.2014.08.005: 69–92. DOI:10.33624/2587-9367-2022-2(8)-69-92
34. Tyrrell T, Merico A. E. huxleyi blooms. In: *Coccolithophores*. Berlin: Springer; 2004. P.75-97. DOI: 10.1007/978-3-662-06278-4
35. Volk T, Hoffert MI. Ocean carbon pumps. *Geophys Monogr Ser*. 1985;32:99-110. DOI: 10.1029/GM032p0099
36. Wagner S, Schubotz F, Kaiser K, Hallmann C, Wasika H, Rossel PE, Hansman R, Elvert M, Middelburg JJ, Engel A, Blattmann TM, Catalá TS, Lennartz ST, Gomez-Saez GV, Pantoja-Gutiérrez S, Bao R, Galy V. Soothsaying DOM: a current perspective on the future of oceanic dissolved organic carbon. *Front Mar Sci*. 2020;7:341. doi:10.3389/fmars.2020.00341. DOI: 10.3389/fmars.2020.00341
37. Wirtz KW. Who is eating whom? Morphology and feeding type determine the size relation between planktonic predators and their ideal prey. *Marine Ecol Progr Ser*. 2012;445:1-12. DOI: 10.3354/meps09502
38. WoRMS Editorial Board. *World Register of Marine Species*. Ostend: VLIZ; 2023 [cited 2023 Dec 15]. Available at: <https://www.marinespecies.org>