

ВЕРТИКАЛЬНЫЙ ПЕРЕНОС АЗОТА ПРИ СЛАБЫХ ВОЗМУЩЕНИЯХ КАК ДРАЙВЕР ЛЕТНЕГО НАКОПЛЕНИЯ БИОМАССЫ КРУПНЫХ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ: МОДЕЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Н.И. Есин, А.В. Федоров

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

Эл. почта: esinnik@rambler.ru; aleksey_fedorov_199001@mail.ru

Статья поступила в редакцию 10.08.2025; принята к печати 10.10.2025

В летний период в Черном море регистрируется ежегодное цветение крупноклеточных диатомей с высокой концентрацией биомассы. Для объяснения этого явления была проверена следующая гипотеза: периодические небольшие возмущения (вихри в толще воды), повышающие вертикальный перенос элементов питания, способствуют увеличению накопленной биомассы крупных диатомей в летний период. Вычислительные эксперименты на предложенной математической модели показали, что слабые захватывающие слои до 50 м периодические возмущения приводят к накоплению высоких (свыше 2 г/м³) концентраций биомассы крупноклеточных диатомовых водорослей в верхнем перемешанном слое.

Ключевые слова: фитопланктон, вихри, биогеохимия, математическая модель, диатомовые водоросли

VERTICAL NITROGEN TRANSFER UPON WEAK PERTURBATIONS AS A DRIVER OF SUMMER ACCUMULATION OF BIOMASS OF LARGE-CELLED DIATOMS: A SIMULATION STUDY

N.I. Yesin, A.V. Fedorov

P.P. Shirshov Institute of Oceanology, the Russian Academy of Sciences, Moscow, Rusias

Email: esinnik@rambler.ru; aleksey_fedorov_199001@mail.ru

In summer, the annual blooms of large-celled diatoms resulting in high biomass concentration are recorded in the Black Sea. To explain this phenomenon, the following hypothesis was tested by modeling: periodic weak disturbances (eddies in water column), which increase the vertical transfer of nutrients, contribute to increasing the accumulated biomass of large-celled diatoms in summer. Computer-assisted experiments have shown that periodic weak disturbances (simulated eddies/entrapping layers up to 50 m) lead to the accumulation of high (over 2 g/m³) concentrations of biomass of large-celled diatoms in the upper mixed layer. These results support the storage hypothesis implying that large-celled diatoms capitalize on periodic nutrient pulses.

Keywords: phytoplankton, eddies, biogeochemistry, mathematical model, diatoms

Введение

Океанический фитопланктон отвечает за половину ассимилируемого из атмосферы углерода [10], оказывая существенное регулирующее влияние на климат планеты. Биологический углеродный насос, представляющий собой сложную систему взаимосвязанных биогеохимических процессов по захвату атмосферного неорганического углерода, его трансформации и транспортировке на глубину, играет фундаментальную роль в регулировании климата [22, 29]. По своей структуре биологический углеродный насос состоит из трех важных помп. За растворение атмосферного углерода отвечает помпа растворимости. Поглощение неорганического углерода в реакциях фотосинтеза с образованием органического вещества представляет органическую помпу. Углерод

также может участвовать в реакциях образования кальциита, что является карбонатным насосом. Соотношение карбонатных и органических насосов зависит от структуры фитопланктона и, прежде всего, соотношения диатомового фитопланктона и кокколитофорид [15]. Диатомовые водоросли отвечают за работу органического насоса, кокколитофориды определяют работу карбонатного насоса. Следовательно, изменение соотношения в составе фитопланктона имеет фундаментальное значение для функционирования биологического углеродного насоса.

Одним из основных регуляторов структуры и продуктивности фитопланктонного сообщества являются концентрации питательных веществ в водной среде [8, 16]. Анализ большого массива данных, собранных за

20 лет (с 2002 по 2021 год.) в северо-восточной части Черного моря, показал, что весной (с конца февраля) преимущественно преобладают мелкие диатомеи; в конце весны и начале лета доминирует кокколитофорид *Emiliania huxleyi*; летом и осенью доминируют крупные диатомеи [4, 19, 23,]. К мелким диатомовым водорослям, чаще всего из рода *Pseudo-nitzschia*, относятся виды с объемом клеток до 1000 мкм³. Крупные диатомеи – это виды с объемом клеток более 10000 мкм³. В северо-восточной части Черного моря они представлены двумя видами *Pseudosolenia calcar-avis* и *Proboscia alata*. Смена доминирования от одного вида к другому контролируется доступностью питательных веществ и их стехиометрией, которая в основном зависит от стабильности водной толщи [4, 23]. Это подтверждено результатами моделирования [5]. Показано, что мелкие диатомовые водоросли доминируют при высоких концентрациях азота и фосфора и при их соотношении, близком к соотношению Редфилда [21] (атомное соотношение азота N и фосфора P в морской воде, составляющее N:P = 16:1). Кокколитофориды доминируют при низких концентрациях азота и при соотношении ниже соотношения Редфилда. Крупные диатомовые водоросли являются доминантами при низких концентрациях фосфора и при соотношении азота к фосфору существенно выше соотношения Редфилда. Однако эти выводы получены для стабильных состояний без возмущений водной толщи. Представляется интересным проследить эффекты периодических возмущений водной толщи, изменяющих вертикальный перенос элементов питания. Эти возмущения могут быть различной природы: повышенная ветровая накачка, кратковременные вихревые образования и т.п. [1, 18]. Во время летних непродолжительных возмущений происходит подъем водных масс с повышенной концентрацией азота с небольших глубин. За счет этого возмущения происходит изменение концентрации азота в среде и увеличение скорости перемешивания поверхностных слоев воды с глубинными слоями, что должно оказывать влияние структуру фитопланктона и продуктивность. В данной работе с помощью оригинальных модельных расчетов оценена возможная степень влияния возмущений на видовую структуру и биомассу фитопланктона.

Основная гипотеза, которая проверяется в этом исследования, следующая: небольшие возмущения, повышающие вертикальный перенос элементов питания, способны приводить к увеличению накапленной биомассы крупных диатомей в летний период.

Математическая модель

В данной работе используется математическая модель сезонной динамики фитопланктона, которая применима для изучения сукцессионных процессов, вызванных изменениями гидрофизических и гидро-

химических условий. В основе модели лежит концепция внутриклеточной регуляции роста фитопланктона, которая подразумевает, что рост определяется содержанием лимитирующего рост элемента питания в клетке согласно уравнению Друпа [9]:

$$\mu_{ij} = \mu_{ij}^m \left(1 - \frac{q_{ij}}{Q_{ij}} \right) \quad (1)$$

где: m где: μ_{ij} и μ_{ij}^m – текущая и максимальная удельная скорость роста i -го вида при лимитировании j -м питательным веществом, соответственно; Q_{ij} и q_{ij} – текущее содержание элемента в биомассе и минимальная квота, для j -го элемента у i -го вида.

Процесс поглощения элементов питания описывается уравнением Михаэлиса-Ментен:

$$v_{ij}(C_{ij}) = \frac{v_{ij}^m(C_j)C_j}{K_{ij} + C_j} \quad (2)$$

где: v_{ij} и v_{ij}^m – текущая и максимальная удельная скорость поглощения, соответственно, j -го элемента i -ым видом; K_{ij} – константа полусыщения для поглощения, соответственно, j -го элемента i -ым видом.

Система уравнений имеет вид:

$$\begin{aligned} \frac{dW_i}{dt} &= [\min_j \mu_{ij}(Q_{ij}, I_z) - D]W_i \\ \frac{dC_j}{dt} &= D(C_{oj} - C_j) - \sum_{i=1}^n v_{ij}(C_j)W_i \quad (3) \\ \frac{dQ_{ij}}{dt} &= v_{ij}(C_j) - Q_{ij} \min_j \mu_{ij}(Q_{ij}, I_z) \end{aligned}$$

где: W_i и C_j представляют собой соответственно концентрацию биомассы i -го вида и концентрацию j -го элемента минерального питания в среде; C_{oj} – концентрация j -го элемента минерального питания в термоклине; Q_{ij} – текущая клеточная квота для j -го вещества в биомассе i -го вида (содержание элемента в биомассе); D – скорость обмена воды в верхнем перемешанном слое; I_z – освещённость ФАР (фотосинтетически активная радиация) на глубине z ; v_{ij} – скорость потребления j -го вещества i -ым видом; μ_{ij} – удельная скорость роста i -го вида в зависимости от j -го питательного вещества. Здесь применяется принцип минимума, который обычно используется для описания динамики фитопланктона [25, 26].

Система уравнений (3) описывает динамику биомассы фитопланктона, концентрацию азота и фосфора в воде, а также содержание азота и фосфора в биомассе изучаемых видов. Модель используется для исследования динамики сообщества трех видов: *Emiliania huxleyi* (*Eh*), мелкоклеточного вида диатомей *Pseudo-nitzschia delicatissima* (*Pn*) и крупноклеточного вида диатомей *Proboscia alata* (*Pa*).

Компьютерные эксперименты с моделью выполненные в среде программного пакета Maple имитируют реакцию фитопланктонного сообщества на изменения внешних условий. Эти условия описываются значениями параметров из общей табл. 1 с учетом сезонных особенностей.

Максимальная удельная скорость роста биомассы рассматриваемых видов оценивалась на основании многочисленных экспериментальных данных по культивированию природных популяций фитопланктона в лабораторных условиях. Константы полунасыщения оценивались с учетом значений остаточной концентрации соответствующего элемента питания [5]. Исходные условия содержания азота и фосфора в биомассе были равны их минимальным нормам, то есть клетки были ограничены в этих питательных веществах. Минимальные квоты рассчитывали, исходя из минимального содержания белка в биомассе фитопланктона [11]. У фотоавтотрофов структурный азот связан прежде всего с содержанием хлоропластов. Рассчитывали удельный объем хлоропластов (отношение объема хлоропластов к объему клетки). Морфологические измерения показывают, что у *Emiliania huxleyi* этот показатель самый низкий – один хлоропласт на клетку. Вторым источником информации стали лабораторные эксперименты по выращиванию природных популяций при различных концентрациях азота и фосфора [2], в результате которых было определено оптимальное соотношение N:P для доминирования изучаемых видов. Эти оценки использовались для оценки коэффициентов минимальных квот.

Результаты вычислительных экспериментов

На рис. 1, 3, 5 и 7 представлены результаты расчетов для стационарного состояния среды, свойственного летнему периоду, и вариации расчетов с моделируемым процессом возмущения, который имитируется увеличением скорости обмена воды D , и изменения концентрации лимитирующих питательных элементов в среде в период такого возмущения. Остальные параметры во всех вариантах расчетов остаются неизменными для того, чтобы можно было сравнить, как влияет та или иная конфигурация возмущений на динамику биомассы фитопланктона. Каждый расчет представлен в двух вариантах при разных начальных концентрациях биомасс видов.

Летний период без возмущений

Лето характеризуется высокой инсоляцией и температурой поверхности воды, загубленным термо-клином и высоким соотношением азота к фосфору [4]. Представленный на рис. 1 результат расчетов демонстрирует типичную для летнего периода времени картину. При высоком содержании азота и низком содержании фосфора доминирующим видом становится *Pa*.

Концентрации азота и фосфора на входе определены как средние многолетние (2002–2023 годы) данные [5]: $C_{\text{NO}_3} = 0,75 \text{ моль/м}^3$; $C_{\text{PO}_4} = 0,01 \text{ моль/м}^3$. Предполагалось, что скорость водообмена верхнего смешанного слоя составляет 10%, что является наиболее реалистичным показателем для начала лета. Во второй половине лета этот параметр может быть немного выше, но расчеты не показывают существенных изменений в динамике при водообмене 10 – 20%.

В качестве начальных концентраций биомассы рассматривались две ситуации:

1. Равные биомассы исследуемых видов 100 мг/м^3 (этую величину выбрали, исходя из многолетних полевых наблюдений, при этой биомассе вид становится доминирующим);

2. Изначальное доминирование *P. alata*.

В условиях высокого содержания азота и низкого содержания фосфора доминирующим видом становится *P. alata*. При одинаковых и низких концентрациях биомассы всех видов наблюдается медленный процесс накопления биомассы доминирующего вида, концентрация биомассы, равная 1 г/м^3 , достигается только к 25-му дню.

Изменение начальной биомассы *P. alata* до 1 г/м^3 приводит к существенному повышению скорости накопления и уровня биомассы, которая ниже 2 г/м^3 .

Табл. 1.

Параметры расчетов для летнего периода времени

Коэффициент	Размерность	Вид		
		<i>Emiliania huxleyi</i>	<i>Pseudo-nitzschia pseudo-delicatissima</i>	<i>Proboscia alata</i>
$\mu_{\text{NO}_3}^m$	1/день	1,5	3,5	1,5
$\mu_{\text{PO}_4}^m$	1/день	1,55	3,5	1,22
$v_{\text{NO}_3}^m$	г/(день·г сырого веса)	0,00225	0,0105	0,006
$v_{\text{PO}_4}^m$	г/(день·г сырого веса)	0,00031	0,00035	0,0000244
K_{NO_3}	г/м ³	0,0042	0,0112	0,028
K_{PO_4}	г/м ³	0,0031	0,016	0,0001
q_N	г/(день·г сырого веса)	0,0015	0,003	0,004
q_P	г/(день·г сырого веса)	0,0002	0,0001	0,00002

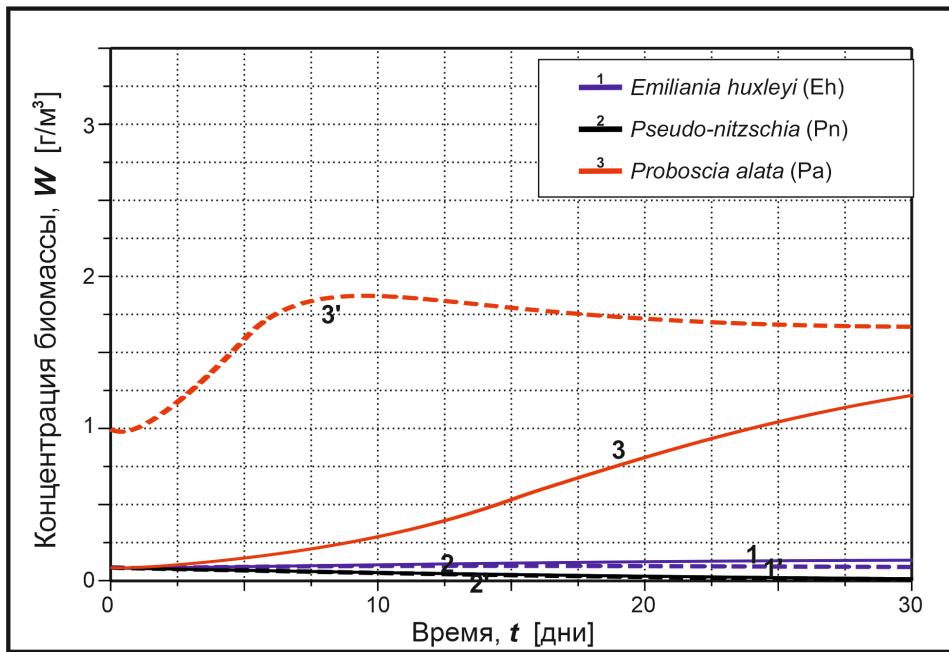


Рис. 1. Сплошные линии – расчёт для равных начальных концентраций биомассы всех видов $W_i(0) = 0,1 \text{ г/м}^3$; пунктирные линии – расчёт при начальных условиях $W_{\text{Eh}}(0) = 0,1 \text{ г/м}^3$, $W_{\text{Pn}}(0) = 0,1 \text{ г/м}^3$, $W_{\text{Pa}}(0) = 0,1 \text{ г/м}^3$

Летний период, возмущение с 10-го расчетного дня

В этом случае рассматриваемое возмущение начинается с 10-го расчетного дня и продолжается в течение трех дней. Концентрация азота в морской воде на глубине более 50 метров может вдвое превышать это же значение для поверхностных слоев. Принимаем, что D в период апвеллинга увеличивается в 2,5 раза, а C_{on} возрастает с 0,75 до 1,3 ммоль/м³ (рис. 2).

Представленный на рис. 3 результат расчетов демонстрирует схожую с рис. 1 картину, за исключением временного спада скорости роста доминирующего вида в период возмущения и разницы между пиковыми значениями биомассы *P. alata*, которая превышает 2 г/м³.

Летний период, два периодических возмущения

Считаем, что первое возмущение начинается с 1-го расчетного дня и продолжается три дня, затем условия среды возвращаются к обычным. Второе возмущение начинается с 8-го расчетного дня и длится также три дня. Принимаем, что D в период апвеллинга (возмущения) увеличивается в 2,5 раза, а C_{on} возрастает с 0,75 до 1,3 ммоль/м³ (рис. 4).

Представленный на рис. 5 результат расчетов демонстрирует схожую с предыдущими результатами картину, за исключением периодов спада скорости роста доминирующего вида (связанных с периодами апвеллингов) и разницы в пиковых значениях биомассы *P. alata*, которая превышает 2,5 г/м³.

Летний период, три периодических возмущения

Представленные на рис. 6 и 7 данные демонстрируют, что каждое последующее возмущение усиливает накопление биомассы *Proboscia alata*, несмотря на кратковременное снижение скорости роста во время активного перемешивания. Это согласуется с гипотезой накопления: крупные диатомеи эффективно используют периодические импульсы азота благодаря высокой скорости поглощения и способности запасать питательные вещества в вакуолях. Максимальная биомасса (свыше 2 г/м³) достигается после третьего возмущения, что подтверждает важную роль слабых, но частых возмущений в поддержании летнего цветения. Такая динамика объясняет наблюдаемые в Черном море высокие концентрации диатомей даже в условиях стабильного дефицита фосфора.

Обсуждение

Лето характеризуется слабыми ветрами, которые периодически меняют направление с юго-востока на северо-восток [6]. В июле наблюдаются лишь редкие штормы с низким волнением, в конце лета и начале осени штормы становятся более частыми и интенсивными, с более высоким волнением. Кроме того, для лета свойственно наличие сезонного термоклина, который имеет тенденцию заглубляться [23]. Он изолирует верхний перемешанный слой от более глубоких вод, богатых элементами питания. Летом концентрации N и P относительно низкие, а соотно-

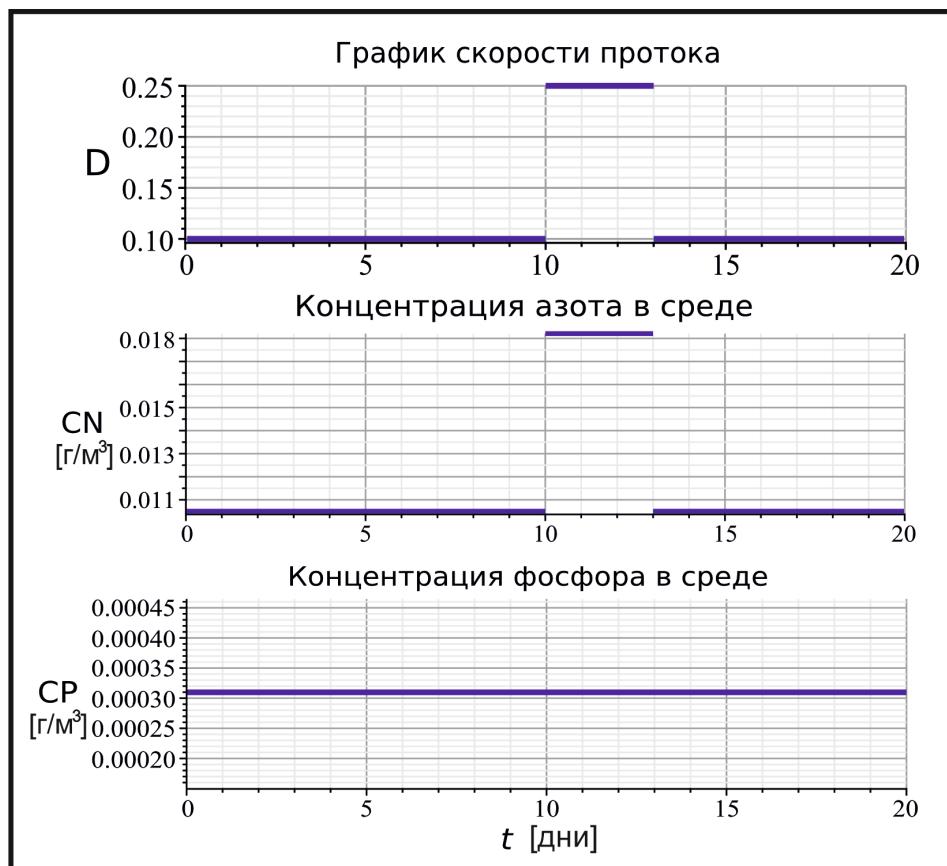


Рис. 2. Графики изменения скорости протока $D(t)$, концентрации азота в среде $C_{0N}(t)$, концентрации фосфора в среде $C_{0P}(t)$

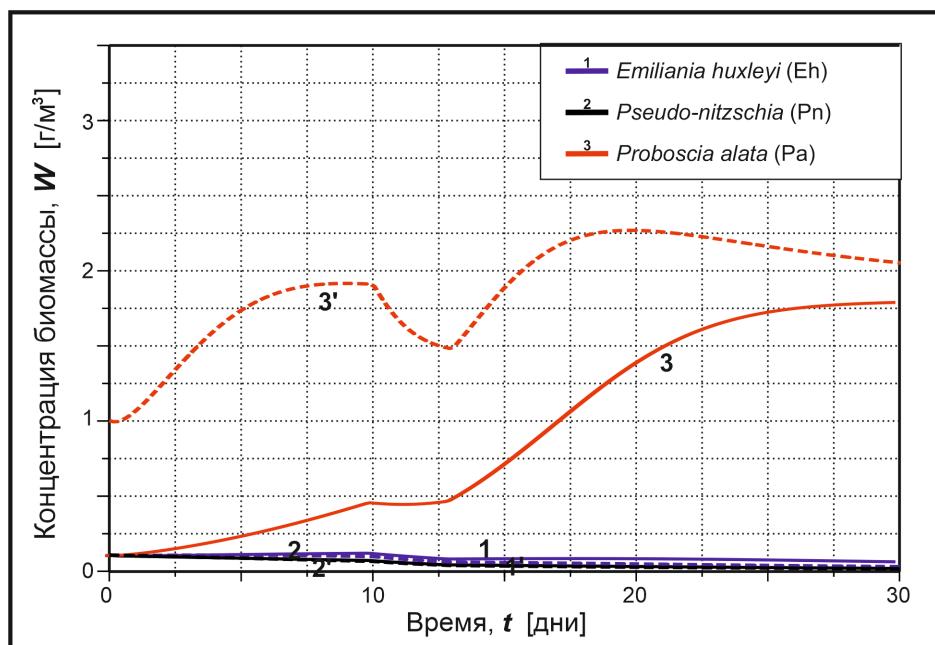


Рис. 3. Сплошные линии – расчет для равных начальных концентраций биомассы всех видов $W_i(0) = 0,1 \text{ г}/\text{м}^3$; пунктирные линии – расчёт при начальных условиях $W_{Eh}(0) = 0,1 \text{ г}/\text{м}^3$, $W_{Pn}(0) = 0,1 \text{ г}/\text{м}^3$, $W_{Pa}(0) = 1 \text{ г}/\text{м}^3$

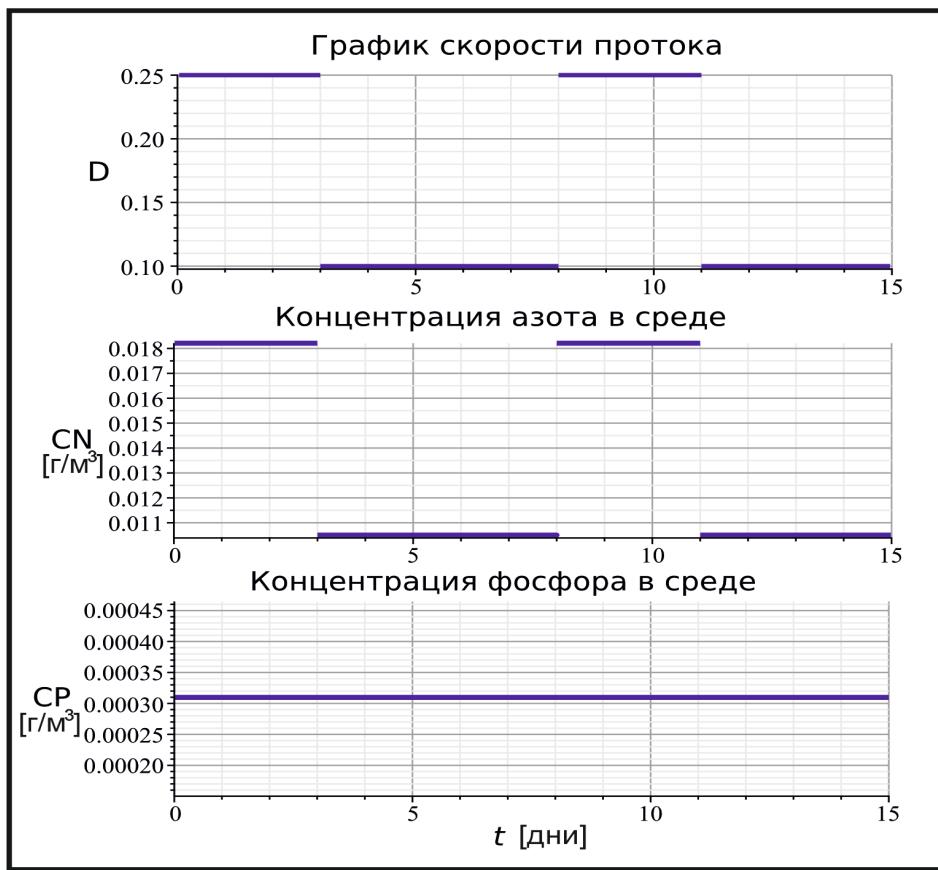


Рис. 4. График изменения скорости протока $D(t)$, концентрации азота в среде $C_{ON}(t)$, концентрации фосфора в среде $C_{OP}(t)$

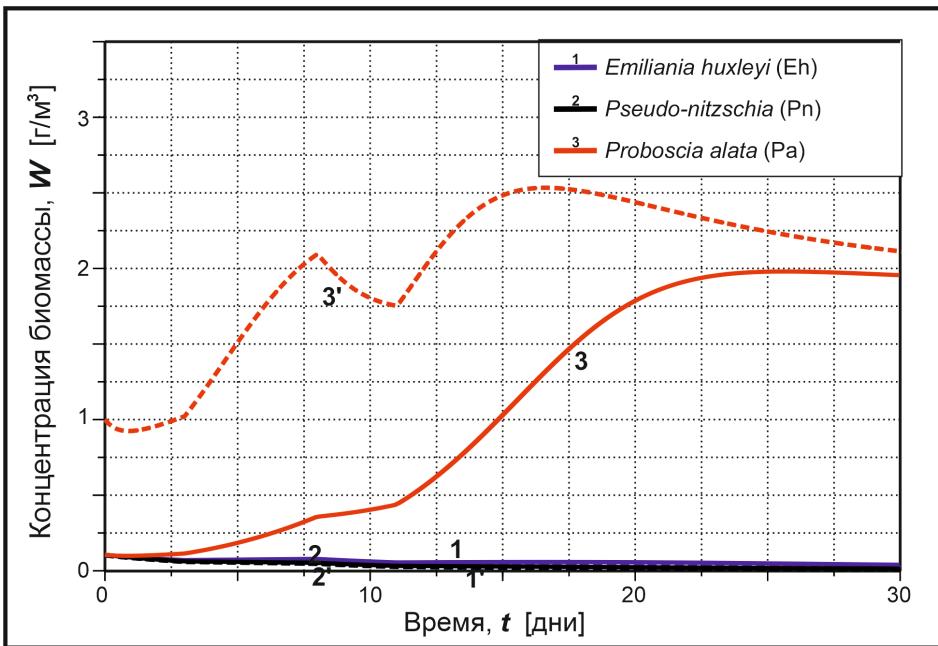


Рис. 5. Сплошные линии – расчёт для равных начальных концентраций биомассы $W_i(0) = 0,1 \text{ г}/\text{м}^3$; пунктирные линии – расчёт при начальных условиях $W_{Eh}(0) = 0,1 \text{ г}/\text{м}^3$, $W_{Pn}(0) = 0,1 \text{ г}/\text{м}^3$, $W_{Pa}(0) = 1 \text{ г}/\text{м}^3$

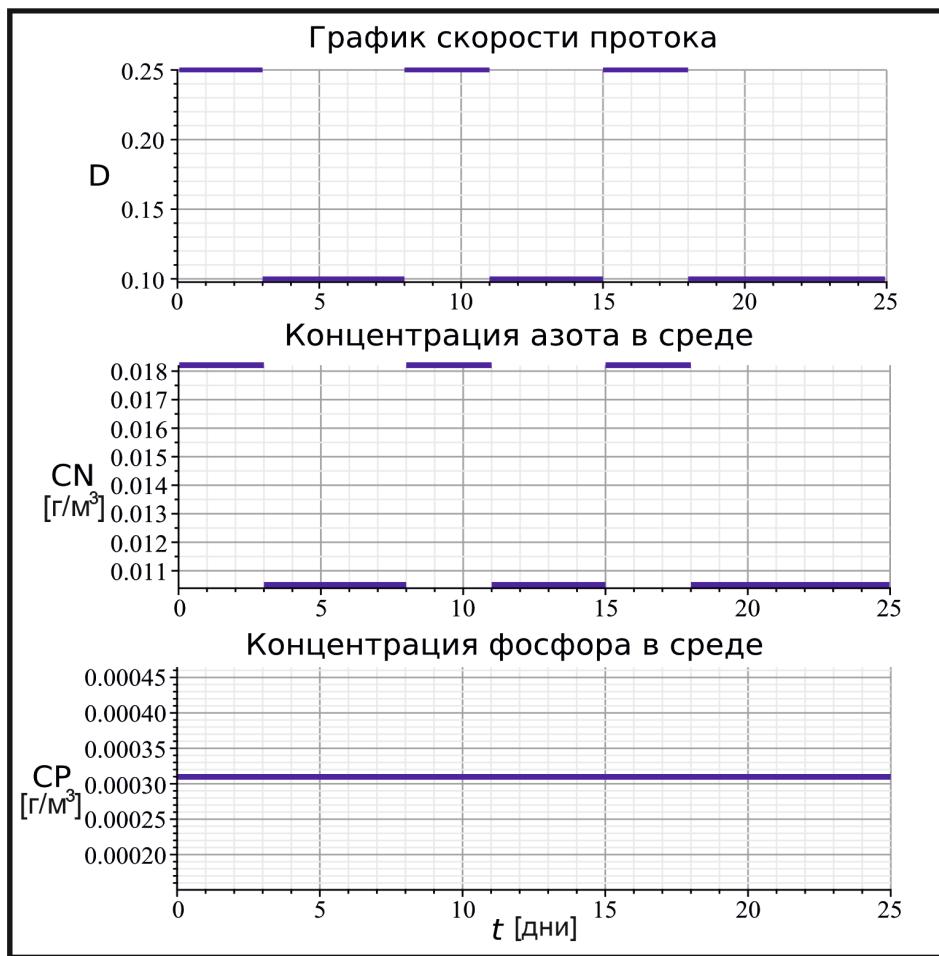


Рис. 6. График изменения скорости протока $D(t)$, концентрации азота в среде $C_{\text{ON}}(t)$, концентрации фосфора в среде $C_{\text{OP}}(t)$

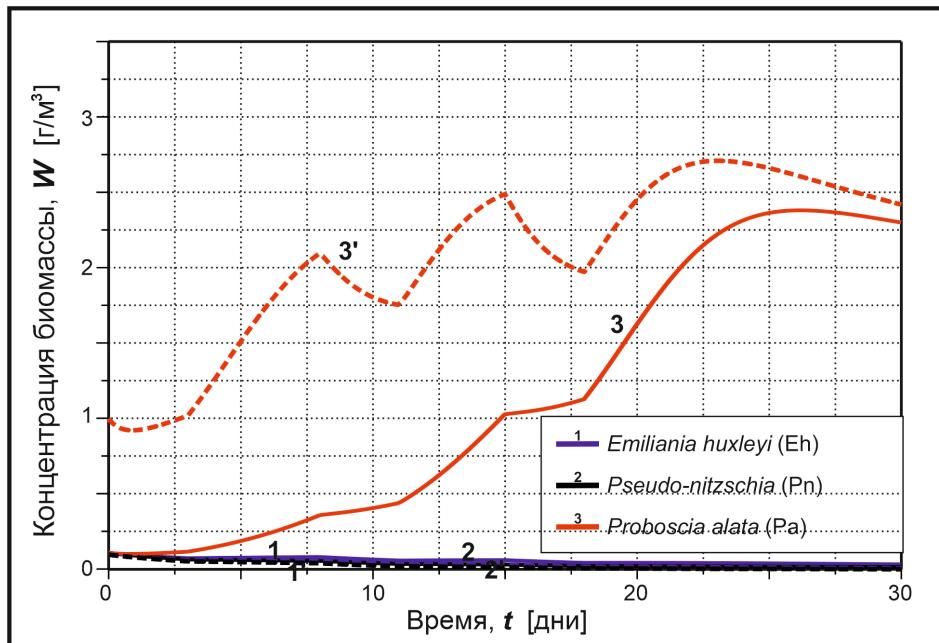


Рис. 7. Сплошные линии – расчет для равных начальных концентраций биомассы $W_i(0) = 0,1 \text{ г}/\text{м}^3$; пунктирные линии – расчет при начальных условиях $W_{\text{Eh}}(0) = 0,1 \text{ г}/\text{м}^3$, $W_{\text{Pn}}(0) = 0,1 \text{ г}/\text{м}^3$, $W_{\text{Pa}}(0) = 1 \text{ г}/\text{м}^3$

шение N:P намного выше соотношения Редфилда. В таких условиях основными доминирующими видами являются крупные диатомовые водоросли *Proboscia alata* и *Pseudosolenia calcar-avis*. Летом достигается самая высокая биомасса крупных диатомовых водорослей, превышающая 3 г/м³ [23]. Вклад этих диатомовых водорослей в общую биомассу фитопланктона (исключая пикопланктон) был всегда выше 90%, при максимальном вкладе 99%. Причины доминирования крупных диатомовых водорослей остается предметом дискуссий. Существуют несколько основных гипотез, объясняющих конкурентные преимущества крупных диатомовых летом. Их можно разделить на два класса - биотические и абиотические. Согласно первому типу гипотез, доминирование обусловлено сужением спектра потенциальных хищников из-за размера крупноклеточных диатомовых водорослей по сравнению с мелкоклеточными видами фитопланктона [13, 14]. Принцип соответствия размеров хищника и жертвы применяется в моделировании морских экосистем [30]. К этому типу гипотез можно отнести гипотезу защиты от вирусов [12], согласно которой кремниевая оболочка клетки обеспечивает надежную защиту от проникновения вирусов. Однако этой гипотезой нельзя объяснить полное отсутствие мелких диатомовых водорослей и то, почему в сообществе остается только один вид.

К абиотическим гипотезам относятся те, которые связывают конкурентные преимущества с организацией материальных и энергетических потоков в клетке. Первая, так называемая гипотеза накопления (storage), связывает способность крупноклеточных видов выиграть конкуренцию у других видов с большими возможностями накапливать лимитирующие рост вещества. Крупные диатомовые водоросли характеризуются большим вакуолярным объемом, в котором могут храниться питательные вещества [20]. Это обеспечивает им высокие скорости поглощения питательных веществ, и в период периодического повышенного вертикального переноса питательных веществ водоросли их накапливают и используют в условиях ограничения [27, 28].. Математическое моделирование показало, что эта гипотеза не противоречит результатам вычислений и имеет право на существование в случае, когда подъем питательных веществ в основном касается глубин, богатых азотом,

которые располагаются обычно выше, чем слои, богатые фосфором [17, 24].

Энергетическая гипотеза объясняет конкурентное преимущество крупных диатомовых водорослей летом в условиях высокой инсоляции их способностью регулировать количество поглощенной энергии света с помощью движения хлоропластов, что позволяет им избежать фотоингибиции [3].

Заключение

Фундаментальная роль в регуляции фитопланктонных сообществ принадлежит сильным физическим возмущениям, которые определяют смену видов в сезонной динамике фитопланктона [7]. Мы рассмотрели влияние слабых возмущений в период доминирования одного вида. Слабые возмущения, повышающие вертикальный перенос азота, способствуют более быстрому накоплению биомассы доминирующего вида. Пиковая биомасса превысила 2.5 г/м³ по сравнению с 1.8 г/м³ без возмущений. Это объясняет высокие биомассы крупных диатомовых водорослей при относительно низких концентрациях азота и фосфора в верхнем перемешанном слое. Очевидно, что гипотеза накопления адекватно отражает ситуацию доминирования крупных диатомовых водорослей летом. Она позволяет также объяснить конкурентные преимущества в условиях небольших возмущений. Вычислительные эксперименты показали, что такой режим обеспечивает не только вытеснение других видов фитопланктона, но с каждым возмущением происходит накопление биомассы. Таким образом, режим периодических слабых возмущений является важным регулятором органической помпы, основанной на крупноклеточном диатомовом фитопланктоне.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБУН Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН №FMWE-2024-0027 «Комплексные исследования морских природных систем Черного и Азовского морей» и поддержана грантом РНФ № 23-17-00056, «Роль вертикального обмена в формировании структуры фитопланктона и первичной продуктивности в морских экосистемах на примере Черного моря».

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов, требующего раскрытия в данной статье.

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Микаэлян АС, Зацепин АГ, Кубряков АА. Влияние мезомасштабной вихревой динамики на биопродуктивность морских экосистем. Морской гидрофизический журнал. 2020;27(6):590-619.
2. Силкин ВА, Паутова ЛА, Пахомова СВ, Лифанчук АВ, Якушев ЕВ, Часовников ВК. Экологический контроль структуры фитопланктона в северо-восточной части Черного моря. Журнал экспериментальной морской биологии и экологии. 2014;461:267-74.

3. Силкин ВА, Паутова ЛА, Федоров АВ. Годовая динамика фитопланктона Черного моря в зависимости от ветрового воздействия. Инженерные морские науки. 2021;9. DOI:10.3390/jmse9121435.
4. Силкин ВА, Паутова ЛА, Подымов ОИ, Часовников ВК, Лифанчук АВ, Федоров АВ. Фитопланктонная динамика и биогеохимия Черного моря. Инженерные морские науки. 2023;11: DOI:10.3390/jmse11061196.
5. Силкин ВА, Абакумов АА, Есин НИ, Паутова ЛА, Лифанчук АВ, Федоров АВ. Динамика фитопланктона и биогеохимия: модельные исследования. Инженерные морские науки. 2024;12. DOI:10.3390/jmse12010178.
10. Field CB, Behrenfeld MJ, Randerson JT, Falkowski P. Primary production of the biosphere: Integrating terrestrial and oceanic components. *Science*. 1998;281(5374):237-40.
11. Finkel ZV, Follows MJ, Liefer JD, Brown CM, Benner I, Irwin AJ. Phylogenetic diversity in the macromolecular composition of microalgae. *PLoS ONE*. 2016;11(5): DOI:10.1371/journal.pone.0155977.
12. Flynn KJ, Kimmance SA, Clark DR, Mitra A, Polimene L, Wilson WH. Modelling the effects of traits and abiotic factors on viral lysis in phytoplankton. *Front Mar Sci*. 2021;8: DOI:10.3389/fmars.2021.667184.
13. Kiørboe T. A Mechanistic Approach to Plankton Ecology. Princeton: Princeton University Press; 2008.
14. Kiørboe T. How zooplankton feed: Mechanisms, traits and trade-offs. *Biol Rev Camb Philos Soc*. 2011;86(2):311-39.
15. Legendre L, Rivkin RB, Weinbauer MG, Guidi L, Uitz J. The microbial carbon pump concept: Potential biogeochemical significance in the globally changing ocean. *Prog Oceanogr*. 2015;134:432-50.
16. Litchman E, de Tezanos Pinto P, Edwards KF, Klausmeier CA, Kremer CT, Thomas MK. Global biogeochemical impacts of phytoplankton: A trait-based perspective. *J Ecol*. 2015;103(6):1384-96.
17. Litchman E, Klausmeier CA, Yoshiyama K. Contrasting size evolution in marine and freshwater diatoms. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2009;106(8):2665-70.
18. Mikaelyan AS, Mosharov SA, Pautova LA, Fedorov A, Chasovnikov VK, Kubryakov AA. The impact of physical processes on taxonomic composition, distribution and growth of phytoplankton in the open Black Sea. *J Mar Syst*. 2020;208: DOI:10.1016/j.jmarsys.2020.103368.
19. Mikaelyan AS, Pautova LA, Chasovnikov VK, Mosharov SA, Silkin VA. Alternation of diatoms and coccolithophores in the north-eastern Black Sea: a response to nutrient changes. *Hydrobiologia*. 2015;755(1):89-105.
20. Raven JA. The role of vacuoles. *New Phytol*. 1987;106(3):357-422.
21. Redfield AC. On the proportions of organic derivatives in sea water and their relation to the composition of plankton. In: James Johnstone Memorial Volume. Liverpool: Liverpool University Press; 1934. p. 176-92.
22. Sarmiento JL, Gruber N. Ocean biogeochemical dynamics. Princeton: Princeton University Press; 2006.
23. 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. *Mar Pollut Bull*. 2019;138:274-84.

Общий список литературы / Reference List

1. Mikaelyan AS, Zatsepin AG, Kubriakov AA. [Effect of mesoscale vortex dynamics on marine ecosystem productivity]. *Morskoy Gidrofizicheskiy Zhurnal*. 2020;27(6):590-619. (In Russ.)
2. Silkin VA, Pautova LA, Pakhomova SV, Lifanchuk AV, Yakushev EV, Chasovnikov VK. [Environmental control on phytoplankton community structure in the northeastern Black Sea]. *Zhurnal Eksperimentalnoy Morskoy Biologii i Ekologii*. 2014;46:1:267-74. (In Russ.)
3. Silkin V, Mikaelyan AS, Pautova L, Fedorov A. [Annual dynamics of phytoplankton in the Black Sea in relation to wind exposure]. *Inzhenernye Morskiye Nauki*. 2021;9. DOI:10.3390/jmse9121435. (In Russ.)
4. Silkin VA, Pautova LA, Podymov OI, Chasovnikov VK, Lifanchuk AV, Fedorov AV. [Phytoplankton dynamics and biogeochemistry of the Black Sea]. *Inzhenernye Morskiye Nauki*. 2023;11. DOI:10.3390/jmse11061196. (In Russ.)
5. Silkin VA, Abakumov AA, Esin NI, Pautova LA, Lifanchuk AV, Fedorov AV. [Phytoplankton dynamics and biogeochemistry: Model studies]. *Inzhenernye Morskiye Nauki*. 2024;12: DOI:10.3390/jmse12010178. (In Russ.)
6. Arkhipkin VS, Gippius FN, Koltermann KP, Surkova GV. Wind waves in the Black Sea: results of a hindcast study. *Nat Hazards Earth Syst Sci*. 2014;14:2883-97.
7. Barton AD, Pershing AJ, Litchman E, Record NR, Edwards KF, Finkel ZV, Kiørboe T, Ward BA. The biogeography of marine plankton traits. *Ecol Lett*. 2013;16(4):522-34.
8. Cermeno P, Dutkiewicz S, Harris RP, Follows M, Schofield O, Falkowski PG. The role of nutricline depth in regulating the ocean carbon cycle. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2008;105(49):20344-9.
9. Droop MR. The nutrient status of algal cells in continuous culture. *J Mar Biol Assoc UK*. 1974;54(4):825-55.

24. Stolte W, Riegman R. A model approach for size-selective competition of marine phytoplankton for fluctuating nitrate and ammonium. *J Phycol.* 1996;32(5):732-40.
25. Tilman D. Resource competition between planktonic algae: An experimental and theoretical approach. *Ecology.* 1977;58(2):338-48.
26. Tilman D. Resource competition and community structure. Princeton: Princeton University Press; 1982.
27. Tozzi S, Schofield O, Falkowski P. Historical climate change and ocean turbulence as selective agents for two key phytoplankton functional groups. *Mar Ecol Prog Ser.* 2004;274:123-32.
28. Verdy A, Follows M, Flierl G. Optimal phytoplankton cell size in an allometric model. *Mar Ecol Prog Ser.* 2009;379:1-12.
29. Volk T, Hoffert MI. Ocean carbon pumps: Analysis of relative strengths and efficiencies in ocean-driven atmospheric CO₂ changes. In: Sundquist ET, Broecker WS, editors. *The carbon cycle and atmospheric CO₂: Natural variations Archean to present.* Washington: American Geophysical Union; 1985. p. 99-110.
30. Ward BA, Dutkiewicz S, Jahn O, Follows MJ. A size-structured food-web model for the global ocean. *Limnol Oceanogr.* 2012;57(6):1877-1891.

