

УСТАНОВКА «МЕЗОКОСМ» КАРБОНОВОГО ПОЛИГОНА «ГЕЛЕНДЖИК» В КРАСНОДАРСКОМ КРАЕ: ОСОБЕННОСТИ КОНСТРУКЦИИ И РЕЗУЛЬТАТЫ ЭКСПЕРИМЕНТОВ

**С.Б. Куклев, В.А. Силкин, А.В. Федоров,
В.В. Кременецкий, В.В. Очедник, В.В. Машура**

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

Эл. почта: kuklev@ocean.ru

Статья поступила в редакцию 15.10.2025; принята к печати 25.11.2025

В Южном отделении Института океанологии РАН разработана и изготовлена установка «Мезокосм», позволяющая проводить экспериментальные исследования с природной экосистемой *in situ*. Ее конструктивной особенностью является наличие трех ярусов с четырьмя закрытыми емкостями (77 л) на каждом ярусе. Глубина расположения ярусов регулируется с помощью движения по направляющим, прикрепленным к пирсу. Установка позволяет проводить многофакторные эксперименты, где освещенность является одним из факторов. В июле 2023 года был проведен эксперимент с природной водой, взятой на месте проведения опытов, с добавлением азота и фосфора во все ёмкости до концентраций 3.0 и 0,5 мкМ/л соответственно. После трех дней экспозиции концентрации этих элементов снизились до лимитирующих рост значений, биомасса доминирующих видов диатомовых водорослей достигала максимума в емкостях верхнего яруса (*Leptocylindrus danicus* – 2291 мг/м³ и выше 70% биомассы диатомовых; *Pseudo-nitzschia* sp. – 246 мг/м³), существенно снижаясь с глубиной. Таким образом, освещенность является регулятором структуры и биомассы фитопланктона. Учитывая, что указанные виды обладают относительно большой длиной клетки и способны образовывать цепочки, гипотеза о селективном выедании как факторе регуляции размерной структуры имеет право на существование.

Ключевые слова: Черное море, карбоновый полигон «Геленджик», установка «Мезокосм», фитопланктон, диатомовые водоросли, кокколитофориды.

THE EXPERIMENTAL INSTALLATION “MEZOKOSM” AT THE CARBON POLYGON “GELENDZHIK” IN KRAZNOUDAR REGION: ITS DESIGN AND THE RESULTS OF EXPERIMENTS

S.B. Kuklev, V.A. Silkin, A.V. Fedorov, V.V. Kremenetskiy, V.V. Ochrednik, V.V. Mashura

P.P. Shirshov Institute of Oceanology, te Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

Email: kuklev@ocean.ru

An experimental system named “Mesocosm” has been developed and manufactured at the Southern Branch of the Institute of Oceanology of the Russian Academy of Sciences. The installation makes it possible to carry out *in situ* experiments with a natural ecosystem. Its design comprises three tiers with four closed containers (77 L) on each tier. The depth of the tiers is adjusted by moving by the rails attached to the pier. The installation allows for multifactorial experiments where one of the factors is illumination is. In July 2023, an experiment was conducted with natural water taken at the test site, with nitrogen and phosphorus added to all containers up to concentrations of 3.0 and 0.5 $\mu\text{M L}^{-1}$, respectively. After three days of exposure, the concentrations of these nutrients decreased to growth-limiting values, and the biomass of the dominant species of diatoms reached a maximum in the upper-tier tanks (*Leptocylindrus danicus* – 2291 $\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$ and over 70% of the biomass of diatoms; *Pseudo-nitzschia* sp. – 246 $\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$), decreasing significantly with depth. Thus, illumination is a regulator of the structure and biomass of phytoplankton. Given that these species have a relatively long cell length and are capable of forming chains, the hypothesis the selective grazing is a factor in regulating the size structure is plausible.

Keywords: Black Sea, Gelendzhik carbon polygon, mesocosm, phytoplankton, diatoms, coccolithophores

ВВЕДЕНИЕ

Океан поглощает примерно половину атмосферного углерода за год [6] и является важным фактором, регулирующим климат планеты. Это происходит благодаря функционированию биологического углеродного насоса (БУН) океана, который усваивает атмосферный углерод в переводит его в форму частиц, которые затем переносятся в глубокие слои океана [26]. БУН – это сложный набор физических и биологических процессов. В зависимости от механизма связывания атмосферного углерода, выделяют две помпы – органическую и карбонатную. Органическая помпа связывает атмосферный углерод в реакциях фотосинтеза с образованием органических веществ; результатом функционирования карбонатной помпы являются неорганические вещества, такие как кальциты.

Структура и функционирование БУН определяются локализацией, они изменяются с широтой, и существуют значительные сезонные вариации [4, 18]. Для выявления структуры БУН и понимания механизмов ее функционирования требуется набор методологических подходов, включающих в себя полевые наблюдения, лабораторные эксперименты и математическое моделирование. Полевые наблюдения направлены на исследования естественных экосистем, в которых находят корреляции между параметрами окружающей среды и биологическими переменными. В шельфовой склоновой зоне северо-восточной части Черного моря такие исследования проводятся длительное время, и они выявили многолетнюю динамику фитопланктона [22, 15]. Однако установить причинно-следственные связи между структурой и факторами среды можно только с помощью экспериментальных методов с высокой степенью контролируемости окружающей среды. В лабораторных экспериментах исследуют реакции

отдельных видов и их сообществ на изменение абиотических факторов (bottom-up control). Они позволили выявить механизмы регуляции роста диатомовых и кокколитофорид, представляющих основу органической и карбонатной помп в Черном море [13, 21]. Однако интеграция строго контролируемых экспериментальных исследований и открытых полевых наблюдений представляет собой проблему из-за несоответствия между их пространственными и временными масштабами, и, как следствие, возникает неочевидность переноса полученных результатов на природные экосистемы. Проблему «контролируемость-реализм» можно решить с помощью экспериментов с ограниченной контролируемостью факторов среды, но более сложной по структуре экосистемой. Такой подход реализуется в так называемых мезокосмах, в которых часть природной экосистемы ограничивается физическими барьерами, обычно прозрачными стенками. Они получили широкое распространение для преодоления разрыва между простыми, но контролируемыми системами и сложными, но не контролируемыми морскими экосистемами [3, 11, 19, 20]. Основное достоинство этих систем состоит в том, что они способны учитывать влияние организмов более высоких трофических уровней (top-down control). Мезокосмы являются необходимым инструментом для реализации программы по карбоновому полигону, но до последнего времени он не применялся. Поэтому задачей стали разработка конструкции, сборка и испытания такой технически сложной системы, как мезокосм. Цель настоящей публикации – описать особенности конструкции установки «Мезокосм», разработанной и установленной в Южном отделении Института океанологии РАН (ЮО ИО РАН, г. Геленджик), представить ее возможности и результаты первых экспериментов, полученных с помощью нового инструмента карбоновых исследований.



а



б

Рис. 1. Расположение Карбонового полигона “Геленджик”: акватория морской составляющей полигона (а) и участок береговой составляющей полигона (б).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Местоположение карбонового полигона

Карбоновый полигон «Геленджик» (ЮО ИО РАН, г. Геленджик) является одним из восьми полигонов, запущенных в рамках пилотного проекта Министерства науки и высшего образования РФ (Приказ №74 от 5 февраля 2021). Особенностью этого полигона является наличие как береговой, так и морской составляющих [2]. Полигон расположен в северо-восточной части побережья Черного моря Геленджикского района Краснодарского края района вблизи бухты Рыбацкая (Голубая бухта). Морская составляющая полигона, структурно входит в созданный ранее гидрофизический полигон «Геленджик» [1]. Размер полигона $\sim 10 \times 15$ км. С северо-запада он ограничен створом Голубой (Рыбацкой) бухты, с юго-востока – мысом Идокопас (рис. 1а). Примыкающий к морю береговой участок полигона площадью 6 Га расположен северо-западнее Голубой бухты на удалении ~ 1 км от основной территории ЮО ИО РАН (рис. 1б)

Методики морских карбоновых исследований

При проведении полевых и экспериментальных исследований использовались стандартные методы отбора проб, их фиксации, осаждения и микроскопирования, принятые в ИО РАН (см. например, [14]). Идентификация видов проводилась

с помощью World Register of Marine Species (<http://www.marinespecies.org>). Клетки фитопланктона неизвестной таксономической принадлежности с размерами от 3 до 10 мкм были обозначены как «мелкие флагелляты». Биомасса клетки вычислялась по методике, представленной в работе Hillebrand [7].

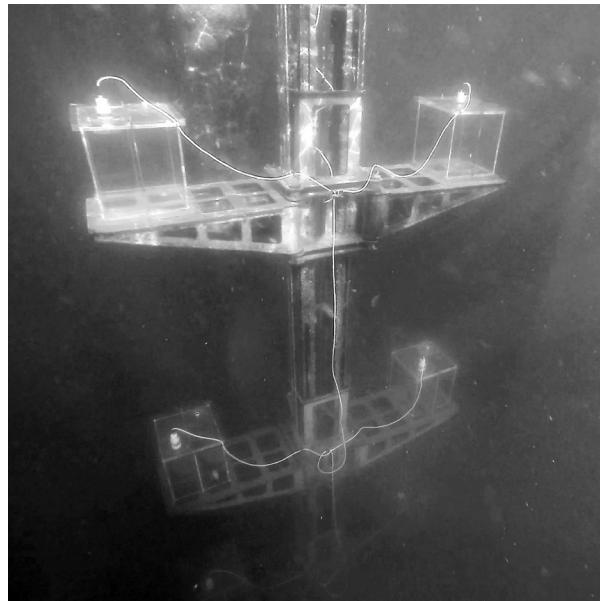
Конструкция «Мезокосма»

Экспериментальная система «Мезокосм» является погружной и предназначена для проведения исследований *in situ*. В данной системе контролируются два фактора – температура среды и освещенность, которые соответствуют природной динамике. При ее разработке был изучен опыт создания подобных систем в мире (см. например [25]). Конструктивно система «Мезокосм» представляет собой металлическую ферму с подвижными платформами, установленной в глубоководной части пирса-стенда ЮО ИО РАН с глубиной моря 7 м (рис. 2). В отличие от наиболее распространенных плавающих конструкций [11] данная система является жесткой с регулируемой глубиной расположения платформ.

В конструкции системы предусмотрены три платформы (яруса), на каждой из которых устанавливаются до 4-х емкостей кубической формы из прозрачного оргстекла с объемом воды 77 л. (Рис. 3). Толщина стенок (10 мм) позволяет выдерживать внешнее давление. Каждый емкость оснащена регулируемой системой перемешивания воды, что позволяет изучать динамику экосистемы при



а



б

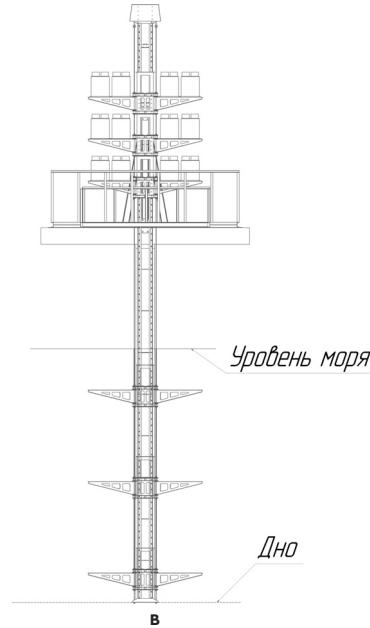


Рис. 2. «Мезокосм» на пирс-стенде ЮО ИО РАН (Черное море, бухта Рыбацкая, г. Геленджик): фото установки в надводном (а) и подводном (б) положениях, схема надводного и подводного положения платформ установки (в).

различном вертикальном обмене. В верхней стенке емкости имеется отверстие с крышкой, снабженной уплотнительными кольцами. Через это отверстие происходит заполнение водой и отбор проб.

Раздельная тросовая система позволяет размещать платформы на заданных горизонтах (Рис. 2в). Глубина погружения каждой платформы определяется длиной дистанционного троса, жестко закрепленного к верхней части мачты. Протяженность тросов рассчитана таким образом, что платформы с емкостями располагаются в приповерхностном, придонном и срединном слоях моря.

Такая система позволяет исследовать реакцию экосистемы на изменение интенсивности световых потоков. При этом для каждого уровня облученности приходится до четырех повторностей. Кроме того, на каждой платформе можно выделить два варианта с двумя повторностями в каждом. К примеру, в одном варианте повышают концентрацию азота, другой вариант используется как контрольный. Таким образом, система позволяет проводить многофакторные эксперименты с природными экосистемами.

С 24 по 27 июля 2023 года был проведен эксперимент по динамике фитопланктона в условиях различной освещенности при добавлении азота и фосфора. Для заполнения 6-ти емкостей (по 2 емкости на каждый из 3-х ярусов) исходную морскую воду, взятую на месте проведения эксперимента, фильтровали через газ с ячейй 0,5 мм для удаления крупных планктеров, частиц детрита извеси. Емкость экспериментальной системы «Мезокосм» представлена на рис. 3.

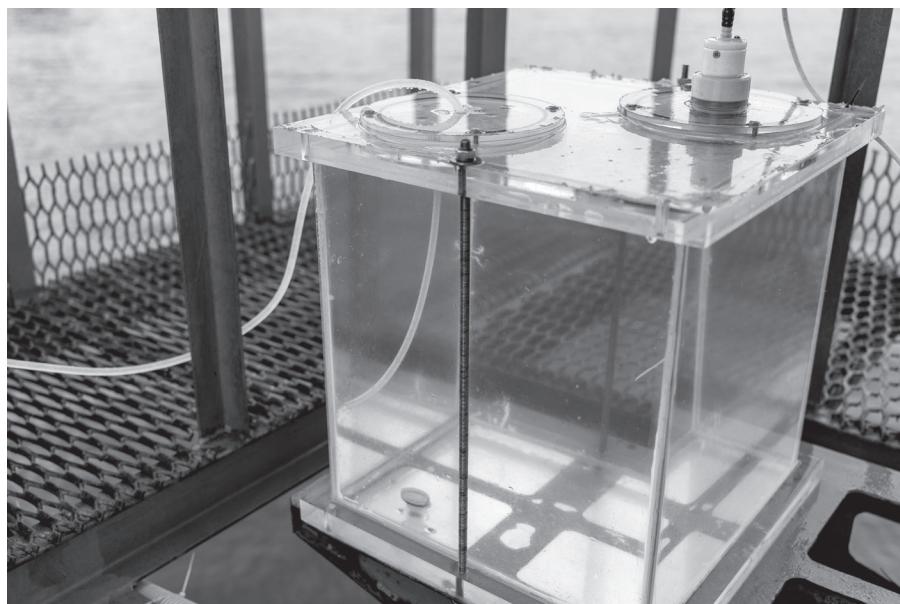


Рис. 3. Емкость установки «Мезокосм»

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Суточная динамика ФАР

Во время экспериментов проводили измерения фотосинтетически активной радиации (ФАР) датчиком, расположенным на пирс-стенде рядом с установкой. Для оценки изменения освещенности с глубиной на участке размещения установки «Мезокосм» выполнены суточные измерения ФАР погружным датчиком RBR Solo с логгером.

Падающая световая энергия изменяется с глубиной z в соответствии с экспоненциальным законом Kirk [8]:

$$E_d(z) = E_d(0) \cdot e^{-K_d z} \quad (1)$$

где: $E_d(0)$ – освещенность на поверхности моря; K_d – диффузионный коэффициент поглощения света.

На рис. 4 представлен пример динамики освещенности в нижнем и в верхнем ярусе установки «Мезокосм».

При прозрачности воды по диску Секки около 10 метров в Голубой бухте 20 и 21 сентября, суммарная суточная ФАР составляла 14,7 ммоль фотон $m^{-2} \cdot$ сутки $^{-1}$ в верхнем приповерхностном ярусе (рис. 4б). Этот показатель в 3,4 раза больше, чем для нижнего яруса (4,36 ммоль фотон $m^{-2} \cdot$ сутки $^{-1}$) (рис. 4а).

Диффузионный коэффициент поглощения света в Черном море изменяется по сезонам и зависит в первую очередь от численности кокколитофорид и свободных кокколит, которые определяют обратное рассеяние [9, 10]. Максимальная численность кокколитофорид и соответственно кокколит наблюдается в конце весны и начале лета и диффузионный коэффициент поглощения света может превышать 0,3 m^{-1} , когда как в другие сезоны он меньше примерно в три раза.

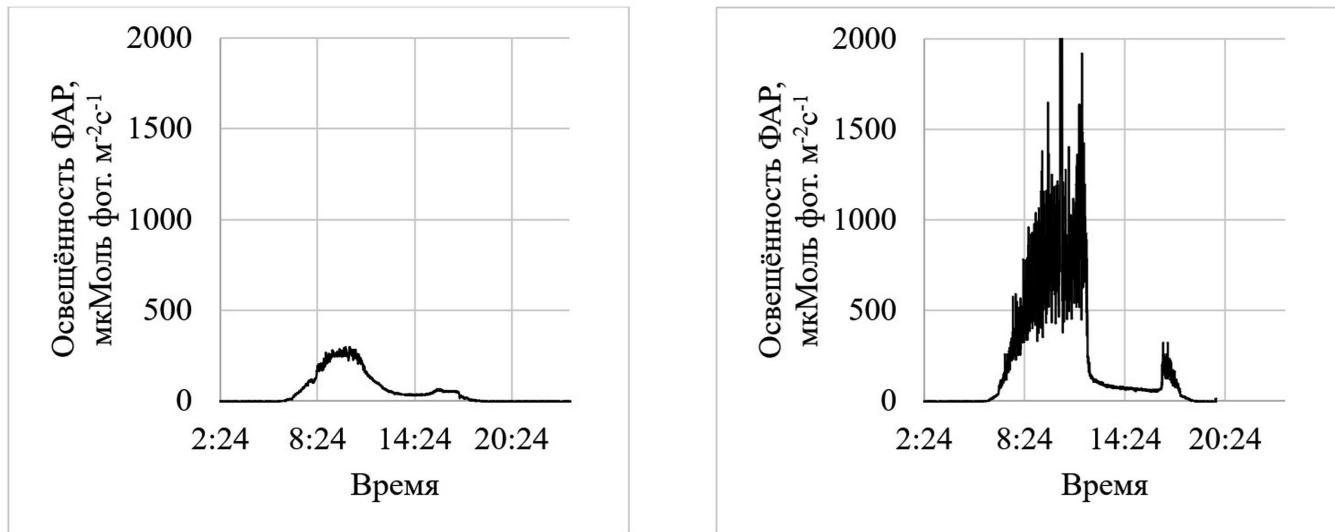


Рис. 4. Динамика изменения освещенности ФАР для нижнего яруса «Мезокосма» (а) и верхнего яруса (б), записанная датчиком RBR Solo с логгером.

Результаты эксперимента по динамике фитопланктона в условиях различной освещенности при добавлении азота и фосфора

Динамика концентраций элементов минерального питания.

Исходные концентрации в морской воде составляли 0,1 мкМ/л нитратного азота и 0,04 мкМ/л фосфатов и около 3 мкМ/л кремния. Во всех емкостях добавками довели концентрации нитратного азота до 3 мкМ/л и фосфатов до 0,5 мкМ/л. Кремний в емкости не вносился. Схема эксперимента представлена в табл. 1.

За время проведения эксперимента концентрации нитратного азота снизились практически до нуля во всех емкостях (Рис. 5) и, таким образом, азот становится лимитирующим фактором для роста фитопланктона.

Концентрация фосфатов уже к 26.07 становится ниже 0,1 мкМ/л и остается примерно на этом уровне и на следующий день (рис. 6).

Наиболее интенсивное снижение концентрации кремния наблюдалось в емкостях верхнего яруса, наименее в емкостях нижнего яруса (рис 7). Различие в кинетике снижения концентрации азота и фосфора с одной стороны и кремния с другой объясняются способность клеток накапливать азот и фосфор, что и явилось основой концепции внутриклеточной регуляции роста [5]. Кремний является конструктивным элементом для построения фрустул, в клетках он не накапливается. Его концентрация зависит от произведённой биомассы диатомовых водорослей, что и видно из результатов 26.07.2023 г.

Динамика фитопланктона

Природное сообщество было представлено смесью видов мелких колониальных диатомовых весеннего комплекса видов: *Leptocylindrus danicus* (0,41 млн кл/л, 187 мг/м³), *Pseudo-nitzschia spp.* (0,02 млн кл/л, 1,23 мг/м³) (табл. 2). На порядок меньший вклад вносили диатомовые водоросли рода *Chaetoceros*. Из крупных видов летнего комплекса была отмечена диатомовая

Табл. 1.

Схема эксперимента по динамике фитопланктона в условиях различной освещенности при добавлении азота и фосфора (24.07–27.07 2023 года)

Емкость №	1	2	3	4	5	6
Глубина, м	0,9	0,9	3,1	3,1	5,5	5,5
Перемешивание	есть	есть	есть	есть	есть	есть
Добавки N и P	есть	есть	есть	есть	есть	есть
Средняя температура воды (С°)	26,5	26,5	25,3	25,3	24,8	24,8

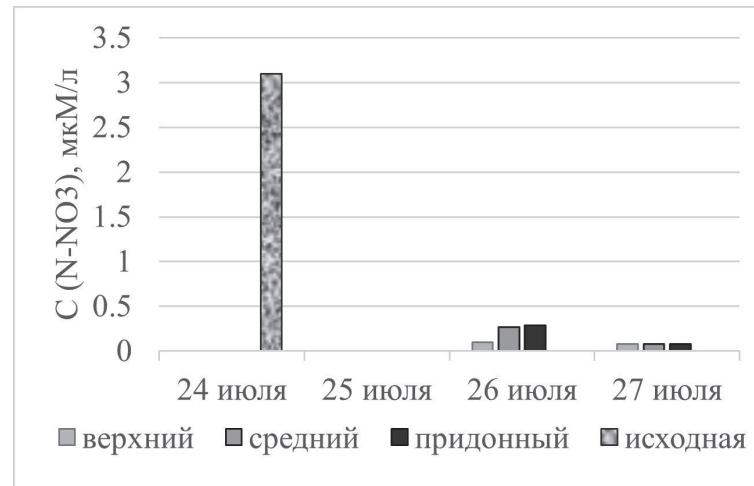


Рис 5. Динамика концентраций нитратного азота в емкостях верхнего, среднего и придонных ярусов.

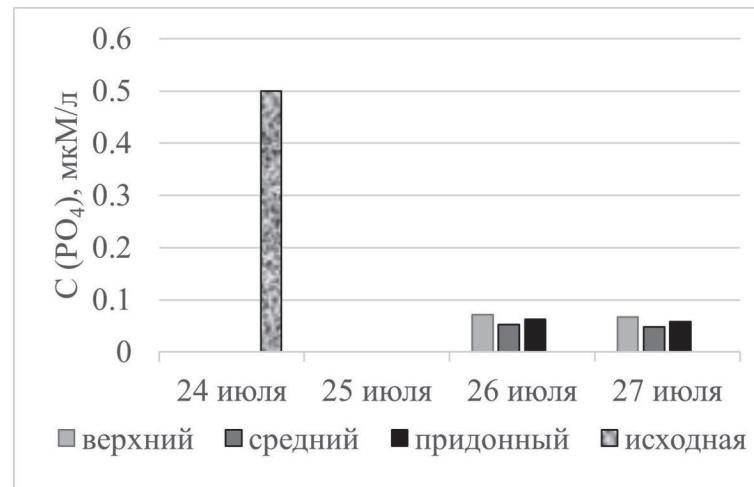


Рис 6. Динамика концентраций фосфатов в емкостях верхнего, среднего и придонных ярусов.

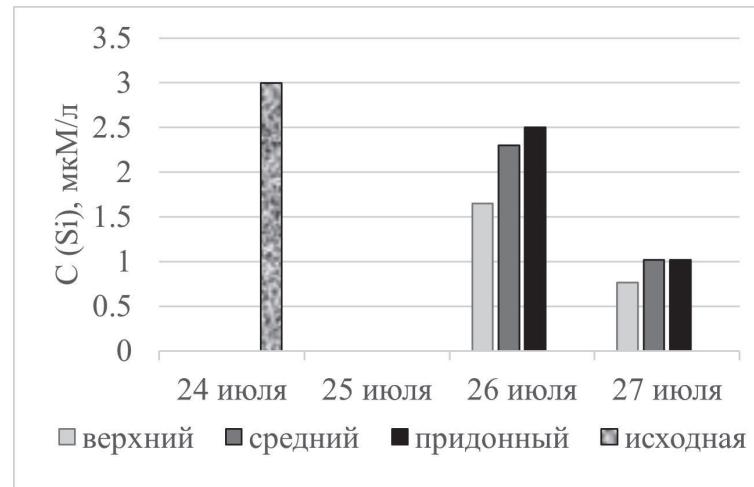


Рис 7. Динамика концентраций кремния в емкостях верхнего, среднего и придонных ярусов.

Табл. 2.

Биомасса фитопланктона в эксперименте (24.07–27.07 2023 года), мг/м³

Дата	24.07	26.07	26.07	26.07	26.07	26.07	26.07	27.07	27.07	27.07	27.07	27.07	27.07
Номер ёмкости	Конт.	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6
Диатомовые, массовые виды:	245,5	993,9	2883,7	793,8	1677,6	1436,2	563,1	1658,0	2058,5	650,0	749,2	513,9	1426,0
<i>Leptocylindrus danicus</i>	187,1	706,2	2291,2	550,7	1300,3	1088,5	432,2	1328,7	1570,8	438,4	595,7	228,9	189,7
<i>Dactyliosolen fragilissimus</i>	0,0	101,2	177,9	17,1	101,1	63,6	36,3	45,9	37,8	66,6	29,6	27,5	45,7
<i>Pseudo-nitzschia caliantha</i>	22,9	17,6	11,7	45,2	50,2	15,8	23,4	193,7	246,2	31,4	5,1	12,9	26,6
<i>Cerataulina pelagica</i>	0,0	31,4	54,3	15,7	19,5	100,5	27,1	24,8	93,6	11,0	29,4	85,9	5,0
<i>Thalassionema nitzschiooides</i>	8,2	15,1	4,0	30,1	13,8	48,5	12,1	35,2	17,8	50,5	58,1	125,1	51,4
<i>Chaetoceros socialis</i>	1,5	5,0	140,7	0,0	0,0	0,0	0,0	17,0	45,1	0,0	1,0	0,3	0,0
<i>Chaetoceros trondsenii</i>	5,5	31,5	21,3	24,5	52,8	16,9	6,5	0,0	5,1	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Chaetoceros affinis</i>	0,0	16,9	26,5	62,3	0,0	35,9	0,0	0,6	3,0	0,0	11,8	0,0	0,0
<i>Chaetoceros simplex</i>	0,0	31,6	30,6	18,1	13,6	11,7	1,1	1,4	4,6	1,6	0,0	0,0	0,0
<i>Chaetoceros compressus</i>	0,0	0,0	96,2	6,0	0,0	0,0	8,0	0,0	0,0	0,0	0,9	0,0	0,0
<i>Cylindroteca closterium</i>	0,9	11,7	12,6	1,6	25,4	8,5	0,9	2,9	14,3	2,6	9,7	0,7	1,7
<i>Chaetoceros minimus</i>	0,0	21,5	17,0	12,4	13,3	0,0	13,8	1,3	4,4	0,7	0,0	0,0	0,9
Динофитовые, массовые виды:	60,7	10,2	84,2	41,7	12,4	0,0	2,1	77,6	39,0	39,6	1,5	66,2	60,4
<i>Protoperidinium spp.</i>	45,3	4,1	50,9	16,6	12,4	0,0	0,0	19,0	15,5	15,2	1,1	13,9	20,8
<i>Prorocentrum cordatum</i>	45,3	4,1	20,7	16,6	12,4	0,0	0,0	9,9	10,9	3,5	1,1	11,1	9,1
<i>Prorocentrum compressum</i>	0,0	0,0	26,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	3,5	0,0	0,0	3,4
<i>Prorocentrum micans</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	4,5	4,3	3,0	0,0	0,0	2,6
<i>Prorocentrum minimum</i>	0,0	0,0	3,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,4	0,3	5,3	0,0	2,8	1,6
<i>Gyrodinium spp.</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	4,2	0,0	0,0	0,0	0,0	4,1
Кокколитофориды	97,0	165,1	287,2	172,3	193,9	251,3	272,8	140,2	117,3	174,2	102,8	140,7	201,8
<i>Emiliania huxleyi</i>	97,0	165,1	287,2	172,3	193,9	251,3	272,8	140,2	117,3	174,2	102,8	140,7	201,8
Прочие, массовые формы:	15,2	121,4	175,2	271,8	205,3	124,3	128,1	61,0	49,6	34,2	41,8	70,4	66,6
Жгутиковые 3 мкм	2,1	16,3	21,7	32,0	21,5	17,0	17,0	4,5	9,2	7,9	8,7	7,8	21,0
Жгутиковые 5 мкм	5,4	69,8	69,8	148,3	57,6	47,1	55,0	8,0	15,3	9,8	18,0	28,2	14,2
Жгутиковые 7 мкм	5,9	14,4	83,8	28,7	21,5	43,1	14,4	8,8	25,1	6,7	12,3	8,8	9,8
Жгутиковые 10 мкм	0,0	20,9	0,0	62,8	104,7	0,0	41,9	38,3	0,0	9,8	2,7	25,6	19,0

водоросль *Pseudosolenia calcar-avis* (0,001 млн кл/л, 19 мг/м³). Численность и биомасса кокколитофориды *Emiliania huxleyi* была относительно низка (0,54 млн кл/л, 41 мг/м³). Из динофлагеллят заметную роль в формировании биомассы играла *Prorocentrum cordatum* (45,3 мг/м³).

Наибольший прирост показали диатомовые водоросли. Более половины от численности и биомассы всего фитопланктона пришлось на диатомовую водоросль *Leptocylindrus danicus* (70-80% от биомассы диатомовых), которая достигла максимальных значений в верхнем ярусе уже 26.07, т.е. на третьи сутки. При этом её биомасса возросла более чем в 10 раз на вернем ярусе, данная водоросль показывает самые высокие скорости роста среди конкурентов (0,835 сут⁻¹). К 27.07 наблюдалась существенная разница по биомассе этого вида между ярусами (ANOVA, $p = 0,004$).

Вторым видом диатомовых водорослей, внесшим существенный вклад в формирование биомассы фитопланктона, была *Pseudo-nitzschia spp*, которая росла только в емкостях только верхнего яруса (ANOVA, $p=0.006$) (см. табл. 2).

Кокколитофорида *Emiliania huxleyi* повышала биомассу к 26.07 примерно в два раза, затем биомасса снизилась (табл. 2). Достоверных различий биомассы по ярусам не наблюдалось (ANOVA, $p = 0,42$ для 26.07 и $p = 0,58$ для 27.07).

К 26.07 наблюдался интенсивный рост биомассы мелких жгутиковых (более, чем в 10 раз), 27.07 их биомасса снижалась (см. табл. 2). Однако, существенные различия биомассы мелких жгутиковых между ярусами не было зафиксировано (ANOVA, $p = 0,09$).

Для остальных видов значимых различий как по времени, так и по пространству не было обнаружено. Эти данные можно соотнести с результатами полевых и экспериментальных исследований, полученными ранее. Так многолетние наблюдения показали, что весной наблюдаются цветения мелкоклеточных диатомовых водорослей рода *Pseudo-nitzschia*, в прибрежных водах дополнительные цветут виды таких родов диатомового фитопланктона *Skeletonema* и *Chaetoceros* [22, 23]. Лабораторные эксперименты с природной популяцией фитопланктона показали, что добавление азота и фосфора приводит к доминированию мелкоклеточных диатомовых водорослей родов *Pseudo-nitzschia*, *Skeletonema* и *Chaetoceros*, а добавление только фосфора стимулирует рост кокколитофориды *Emiliania huxleyi* [21]. При том, что в лабораторных экспериментах хищники были искусственно удалены, наблюдался чистый эффект добавления азота и фосфора на структуру и динамику фитопланктона. Согласно схеме Маргалефа [12] при усилении вертикального обмена доминирующими формами становятся диатомеи.

В нашем эксперименте во всех емкостях представлена часть природной экосистемы, в которой присутствуют виды более высоких трофических уровней, оказывающие влияние на структуру фитопланктона. Поэтому была выдвинута гипотеза 1: селективное давление миксопланктона и зоопланктона определяло видовую и размерную структуру фитопланктона.

С учетом того, что в зависимости от положения яруса значительно изменялась подводная освещенность, имеет право на существование гипотеза 2: освещённость является важным регулятором количественных показателей фитопланктона.

Действительно, в наших экспериментах при добавлении азота и фосфора интенсивно росли два вида с небольшим объемом клетки. Но особенностью этих видов является высокая длина клеток при малом диаметре. Для *Pseudo-nitzschia* – 70 мкм, для *Leptocylindrus danicus* – 45 мкм. Вторая особенность заключается в способности образовывать цепочки, количество клеток в которых может достигать несколько десятков. Согласно концепции соразмерности хищника и жертвы в морских экосистемах [27] эти виды освобождены от давления мелкоразмерных хищников. Мелкоклеточные виды рода *Chaetoceros* и мелкие жгутиковые интенсивно выедаются мелкоразмерными хищниками. Важную роль в этом процессе играет миксопланктон, представленный главным образом фаготрофными динофлагеллятами [16, 17]. Таким образом, селективное выедание фитопланктона объясняет доминирование *Pseudo-nitzschia* и *Leptocylindrus danicus*. Этот результат не противоречит гипотезе 1. В отличие от лабораторных экспериментов опыты в установке «Мезокосм» позволили выявить эффект селективного выедания. Следует отметить, что селективное выедание как регулятор размерной структуры фитопланктона во время весеннего цветения был выявлен ранее также в мезокосмах [24].

Виды рода *Pseudo-nitzschia* интенсивно росли только в емкостях первого яруса, а биомасса *Leptocylindrus danicus* существенно снижалась с глубиной, что указывает на то, что освещенность является основным регулятором роста при отсутствии лимитирования азотом и фосфором. Интенсивность светового потока определяет, как биомассу фитопланктона, так и его структуру. Отсюда следует, что гипотеза 2 имеет право на существование.

Благодарности Работа выполнена в рамках темы государственного задания № FMWE-2024-0027 при поддержке в рамках темы государственного задания № FMWE-2023-0001. Авторы также выражают благодарность Благотворительному фонду Андрея Мельниченко за финансовую поддержку в приобретении научного оборудования, которое использовалось при выполнении работы.

Литература

Список русскоязычной литературы:

1. Зацепин АГ, Островский АГ, Кременецкий ВВ и др. Подспутниковый полигон для изучения гидрофизических процессов в шельфово-склоновой зоне Черного моря. Известия РАН, ФАО. 2014;50(1): 16-29 doi:10.7726/izvran.geo.2014.01.02.
2. Куклев СБ, Кременецкий ВВ, Крыленко ВВ, Руднев ВИ Цифровая модель «Карбонового полигона в Краснодарском крае» на базе ЮО ИО РАН (г. Геленджик). Экология гидросферы. 2022;1(7):18-8. doi:10.33624/2587-9367-2022-1(7)-18-28.

Общий список литературы / Reference List

1. Zatsepin AG, Ostrovskiy AG, Kremenetskiy VV et al. [Under-satellite polygon for studies of hydrophysical processes in the shelf slope zone of the Black Sea]. Izvestiya RAN FAO. 2014;50(1):16-29. (In Russ.) doi:10.7726/izvran.geo.2014.01.02.
2. Kuklev SB, Kremenetskiy VV, Krylenko VV, Rudnev VI [A digital model of the Carbon Polygon in Krasnoyarsk Region of the Southern Branch of Institute of Oceanology of the Russian Academy of Sciences]. Ekologiya Gidrosfery. 2022; (7): 8-8. (In Russ.) doi:10.33624/2587-9367-2022-1(7)-18-28.
3. Bach LT, Taucher J, Boxhammer T et al. Influence of ocean acidification on a natural winter-to-summer plankton succession: first insights from a long-term mesocosm study draw attention to periods of low nutrient concentrations. PLoS One. 2016; 1(8): e0159068. doi:**10.1371/journal.pone.0159068**.
4. Boyd PW, Claustre H, Levy M et al. Multi-faceted particle pumps drive carbon sequestration in the ocean. Nature. 2019;568(7752):327-5. doi:0000-0003-1674-3055.
5. Droop MR The nutrient status of algal cells in continuous culture. J Mar Biol Assoc UK. 1974;54(4): 825-55. doi:**10.1017/S002531540005760X**.
6. Falkowski PG. Ocean science: The power of plankton. Nature. 2012;483(7387):17-20. doi:10.1038/483S17a.
7. Hillebrand H, Durselen C, Kirschtel D et al. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. J Phycol. 1999;35:403-24. doi:10.1046/j.1529-8817.1999.3520403.x.
8. Kirk JTO Light and Photosynthesis in Aquatic Ecosystems (3rd ed.). Cambridge University Press. 2011; doi:10.1017/CBO9781139168212.
9. Kopelevich O, Burenkov V, Sheberstov S, Vazyulya S, Kravchishina M, Pautova L, Silkin V, Artemiev V, Grigoriev A. Satellite monitoring of coccolithophore blooms in the Black Sea from Ocean Color Data. Remote Sens Environ. 2013;46:113-23. doi:10.1016/j.rse.2013.09.009.
10. Kopelevich OV, Sheberstov SV, Vazyulya SV. Effect of a Coccolithophore bloom on the underwater light field and the albedo of the water column. J Mar Sci Eng. 2020;8,456. doi:10.3390/jmse8060456.
11. Macaulay GM, Jeppesen E, Riebesell U et al. Addressing grand ecological challenges in aquatic ecosystems: how can mesocosms be used to advance solutions? Oikos. 2025; e11020. doi:10.1111/oik.11020.
12. Margalef R Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. Oceanologica Acta. 1978;1(4):493-509.
13. Mikaelyan AS, Silkin VA, Pautova LA Coccolithophorids in the Black Sea: their interannual and long-term changes. Oceanology. 2011;51:39-48. doi:10.21753/OOECH-12-3-280.
14. Mikaelyan AS, Pautova LA, Chasovnikov VK et al. Alternation of diatoms and coccolithophores in the northeastern Black Sea: a response to nutrient changes. Hydrobiologia. 2015;755:89-105. doi:10.1007/s10750-015-2219-z.
15. Mikaelyan AS, Sergeeva AV, Pautova LA et al. 75-Year dynamics of the black sea phytoplankton in association with eutrophication and climate change. Sci Total Environ. 2024;176448. doi:10.1016/j.scitotenv.2023.176448.
16. Mitra A, Flynn KJ, Stoecker DK, Raven JA Trait trade-offs in phagotrophic microalgae: the mixoplankton conundrum. Eur J Phycol. 2023. doi:10.1080/09670262.2023.2216259.
17. Mitra A, Caron DA, Faure E et al. The Mixoplankton Database (MDB): diversity of photo-phago-trophic plankton in form, function, and distribution across the global ocean. J Eukaryot Microbiol 2023;70:e12972. doi:10.1111/jeu.12972.
18. Nowicki M, DeVries T, Siegel DA Quantifying the carbon export and sequestration pathways of the ocean's biological carbon pump. Global Biogeochem Cycles. 2022; 36(3): e2021GB007083. doi:10.1029/2021GB007083.
19. Pansch C, Hiebenthal C A new mesocosm system to study the effects of environmental variability on marine species and communities. Limnol Oceanogr Methods. 2019;17:145-62. doi:10.1002/lom3.10306.
20. Sagarin RD, Adams J, Blanchette CA et al. Between control and complexity: opportunities and challenges for marine mesocosms. Front Ecol Environ. 2016;14(7):389-96. doi:10.1002/FEE.1313.

21. Silkin, VA, Pautova, LA, Pakhomova, SV, Lifan-chuk, AV, Yakushev, EV, Chasovnikov, VK Environmental control on phytoplankton community structure in the NE Black Sea. *J Exp Mar Biol Ecol* 2014;61:267-74. doi:10.1016/j.jembe.2014.08.009.
22. Silkin VA, Pautova LA, Giordano M et al. Drivers of phytoplankton blooms in the northeastern Black Sea *Mar Pollut Bull.* 2019;38:274-84. doi:10.1016/j.marpolbul.2018.11.042.
23. Silkin V, Mikaelyan AS, Pautova L, Fedorov A. Annual dynamics of phytoplankton in the Black Sea in relation to wind exposure. *J Mar Sci Eng.* 2021;9:1435. doi:10.3390/jmse9121435.
24. Sommer U, Lewandowska A. Climate change and the phytoplankton spring bloom: warming and overwintering zooplankton have similar effects on phytoplankton. *Glob Change Biol.* 2011;17:154-62. doi:[10.1111/j.1365-2486.2010.02182.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02182.x).
25. Stewart RIA, Dossena M, Bohan DA et al. Mesocosm experiments as a tool for ecological climate-change research. *Adv Ecol Res.* 2013;48:171-81. doi:10.1016/B978-0-12-398328-6.00008-2
26. Volk T, Hoffert MI Ocean carbon pumps: Analysis of relative strengths and efficiencies in ocean-driven atmospheric CO₂ changes. In: *The Carbon Cycle and Atmospheric CO₂ Natural Variations Archean to Present.* Washington, D.C.: AGU: 1985. P. 99-110.
27. Wirtz KW. Who is eating whom? Morphology and feeding type determine the size relation between planktonic predators and their ideal prey. *Mar Ecol Prog Ser.* 2012;445:1-12. doi:10.3354/meps09445.

