

СООБЩЕСТВО МОРСКОГО ПЛАНКТОНА КАК АКТИВНАЯ СРЕДА

М.А. Гладыш¹, Н.С. Челядина², А.В. Кузнецов^{1, 2*}

¹ Севастопольский государственный университет, Севастополь,

и ² Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН, Севастополь, Россия

* Эл. почта: kuznet61@gmail.com

Статья поступила в редакцию 01.04.2025; принята к печати 23.05.2025

Изучен видовой состав прибрежного микропланктона и его динамика в зависимости от сезонных до суточных изменений и географических особенностей в период с 2022 по 2024 год на шести экспериментальных станциях, расположенных вдоль побережья от северной части Севастополя до южного берега Крыма. Методы исследования включают морфологический анализ проб, отобранных с использованием установки последовательной фильтрации Biber-2, а также анализ спутниковых данных с группировки Sentinel-3. Спутниковые наблюдения содержат информацию о температуре воды, солености, значении pH, содержании кислорода и хлорофилла *a*. Статистический анализ и визуализацию проводили средствами R. Имитационное моделирование динамики морского планктона осуществляли с помощью собственной компьютерной программы *planctonBCR.py*, описывающей взаимодействия между различными видами/морфотипами планктона. Результаты исследования показывают, что биоразнообразие планктонных организмов растет с усложнением рельефа дна. Наибольшее число видов микропланктона было обнаружено на станции Форос в районе с большим перепадом высот и глубин. Отмечены обратные зависимости между сезонными изменениями температуры воды и содержанием хлорофилла. Исследования суточных проб и границ отдельных спутниковых пикселей в 3 км показали существенную изменчивость планктонного сообщества за короткие промежутки времени и на небольших пространственных масштабах. Стохастическое распределение микропланктона во времени и пространстве может быть вызвано автоволновыми процессами в сложном сообществе гидробионтов. Компьютерное моделирование подтверждает роль планктонного сообщества в формировании сложной динамики морской экосистемы, дополняя полевые исследования и спутниковые наблюдения. Поднимается вопрос о возможной фрактальности этих проявлений на масштабной шкале и наличии масштабной инвариантности в распределении планктона. Выводы исследования указывают на важность учета микроэкологических процессов в изучении морских экосистем. Полученные данные подтверждают, что биоразнообразие и динамика планктонных сообществ являются ключевыми факторами в поддержании стабильности и функционирования морских экосистем.

Ключевые слова: Черное море, микропланктон, микроскопия, биоразнообразие, вариативность, спутниковые данные.

MARINE PLANKTON COMMUNITY AS AN ACTIVE MEDIUM

M.A. Gladyshev¹, N.S. Cheliadina², A.V. Kuznetsov^{1, 2*}

¹ Sevastopol State University and

² A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of the Russian Academy of Sciences, Sevastopol, Russia

* Email: kuznet61@gmail.com

Species composition of coastal microplankton and its dynamics in response to seasonal and diurnal changes and geographical features were studied in the years 2022 through 2024 at six experimental stations located along seacoast from the northern part of Sevastopol to the southern part of Crimea. Study methods included morphological analysis of samples collected using the Biber-2 sequential filtration apparatus and analysis of satellite data provided by the Sentinel-3 constellation, which included information on water temperature, salinity, pH, oxygen content, and chlorophyll-*a* concentration. Statistical analysis and visualization were performed using R programming language. The dynamics of marine plankton was simulated using a custom computer program, *planctonBCR.py*, which models interactions between different plankton species/morphotypes. The results suggest that plankton biodiversity increases with increasing seafloor complexity and is the highest at the Foros station, where there are significant seafloor elevations and depressions. Inverse relations were found between seasonal changes in water temperature and chlorophyll content. Investigations of daily series of samples and the boundaries of 3-km pixels of images obtained from satellites revealed significant variability in plankton communities over short time intervals and small spatial scales. The stochastic distribution of microplankton in time and space may be driven by autowave processes within a complex community of hydrobionts. Computer-assisted simulations confirms the role of plankton communities in shaping the complex dynamics of marine ecosystems and complements field studies and satellite observations. The study raises the issue of the possible fractality of the phenomena observed on the spatial scale and of scale invariance in plankton distribution. The results highlight the importance of considering microecological processes in the study of marine ecosystems and confirm that biodiversity and the dynamics of plankton communities are key factors in maintaining the stability and functioning of marine ecosystems.

Keywords: Black Sea, microplankton, microscopy, biodiversity, variability, satellite data.

Введение

Сравнительный анализ микропланктона представляет значительный интерес в контексте понимания того, как в окружающей нас среде происходят экологические процессы и изменения [1–4]. Поскольку планктонное сообщество является существенным компонентом морских экосистем, изучение колебаний его численности и распределения помогает понять механизмы функционирования, а также поддержания стабильности и биологического разнообразия в экосистемах [5–8]. В настоящее время активный спутниковый мониторинг позволяет получать данные о концентрации хлорофилла *a* и других параметрах морских экосистем на глобальном уровне [9–14]. В частности, спутниковые данные были использованы для изучения сезонной динамики фитопланктона в Северной Атлантике [15]. Кроме того, сенсоры, такие как Ocean Colour Monitor (ОСМ) на космическом аппарате EOS-06, позволяют наблюдать за концентрацией хлорофилла *a* с периодичностью 2 суток [16]. Эти мониторинговые данные важны для оценки состояния экосистем и их изменения в связи с климатическими и антропогенными воздействиями.

Следует отметить, что планктон предоставляет энергию и питательные вещества для верхних уровней пищевой сети. Диатомовые и динофитовые водоросли, входящие в состав микропланктона, играют ключевую роль в экосистеме морей и океанов. Они являются основным источником пищи для многих морских организмов, включая мелких рыб, креветок и других гидробионтов [17, 18]. Микроводоросли образуют кислород в процессе фотосинтеза, обеспечивая им живые организмы, и способствуют поддержанию динамического равновесия в водных экосистемах [19, 20]. Сообщества микропланктона являются важным индикатором состояния водных экосистем. Считается, что вариации в составе и разнообразии планктонных организмов могут указывать на возможные изменения в окружающей среде, включая загрязнение и изменения кислотности и температуры воды [3, 21]. Фитопланктон также принимает участие в фиксации углерода, поскольку в процессе фотосинтеза микроводоросли поглощают углекислый газ и превращают его в органические вещества. Часть этого углерода может акцептироваться бентосными сообществами [8], что способствует уменьшению содержания углекислого газа в атмосфере и влияет на глобальные климатические процессы [7, 22].

Исследованию фитопланктона Черного моря посвящено множество работ, например [23–26]. Изучение фитопланктона в окрестностях Гераклеийского полуострова было инициировано Н.В. Морозовой-Водяницкой в середине прошлого столетия [27] и продолжено ее последователями [28–32]. Так, в 2003 году [33] было показано, что видовое разнообразие план-

ктонного сообщества в изучаемом районе колеблется в пределах от 150 до 200 видов. Сезонная динамика фитопланктона характеризуется последовательной и закономерной сменой доминирующих видов на определенных участках в течение года [34]. В частности, в зимний, весенний и осенний периоды в Севастопольской бухте доминируют диатомовые водоросли, в то время как в летний период наблюдается преобладание динофитовых водорослей. В январе-феврале отмечается интенсивное развитие диатомеи *Skeletonema costatum*, а в апреле-мае – различных видов рода *Chaetoceros*. Также были выявлены несколько циклов развития фитопланктона в течение года с периодичностью от 0,5 до 2 месяцев. Замечено, что максимумы численности водорослей и концентрации хлорофилла *a*, как правило, обусловлены одним или несколькими доминирующими видами, причем в холодный период года смена доминирующих видов происходит более интенсивно при сравнении с теплым сезоном [35, 36]. Эти наблюдения подтверждают важность сезонных изменений в структуре фитопланктона [37, 38]. В последнее время наземные исследования в районе Севастополя были дополнены дистанционным спутниковым зондированием [12, 39, 40]. Спутниковые наблюдения, как отмечалось, позволяют оценить концентрацию хлорофилла *a* и другие биооптические характеристики на более крупных пространственных масштабах, что важно для понимания региональных и глобальных экологических циклов.

В целом, мельчайшие организмы, формирующие зоо- и фитопланктон, играют важную роль в формировании биологического разнообразия, в стабильном функционировании экосистем и в поддержании глобальных экологических процессов [7, 41, 42]. Стоит подчеркнуть, что морские экосистемы отличаются от пресноводных и сухопутных сообществ необычайной вариативностью и динамичностью [17, 43–49]. Это обусловлено сложностью физических, химических и биологических процессов, которые взаимодействуют на разных пространственных и временных масштабах. В частности, морские экосистемы подвержены влиянию глобальных течений, сезонных изменений и локальных гидродинамических процессов, что приводит к высокой изменчивости биоразнообразия и функционирования экосистем [8, 20]. Кроме того, эти особенности затрудняют сбор, обработку и интерпретацию мониторинговых данных [50, 51]. Традиционно исследования посвящаются изучению биоразнообразия и описанию динамики планктона¹ [52–55]. Однако работы [56, 57] свидетельствуют о важности использования интегративного подхода в изучении динами-

¹ ЦКП «Коллекция диатомовых водорослей Мирового океана», [ФИЦ ИнБИОМ]. Доступно по ссылке: [https://ibss-ras.ru/about-ibss/structure-ibss/tentry-kollektivnogo-polzovaniya/collection-of-diatoms-of-world-ocean/catalogues-of-collections.php].

ки морского планктона и его роли в экосистемных процессах. Важны также форма свертки информации [58] и поиск связей между микро- и макро-наблюдениями [59–61].

Итак, изучение микропланктонных сообществ на разных уровнях остается крайне актуальным. В данной статье представлены результаты изучения вариативности морского микропланктона на разных временных и пространственных масштабах с целью воссоздать картину его динамики и лучше понять природу, причины и последствия его изменений. Для этого проведены полевые исследования побережья Гераклейского полуострова с его окрестностями и сопоставление полученных результатов со спутниковыми данными, картина наблюдаемых вариаций дополнена имитационным моделированием. Такая методология позволила нам получить более полное и наглядное представление о морском планктоне в районе Гераклейского полуострова.

Материалы и методы

Экспериментальные станции

Исследования проведены в 2022–2024 годах на 6 прибрежных станциях, расположенных на участке от северной части Севастополя до южного берега Крыма (ЮБК), а именно от пляжа Альбатрос в районе Учкеевки возле базы отдыха Мокроусова с географическими координатами 44.660N, 33.543E до пляжа в Форосе с координатами 44.387N, 33.775E. Эти крайние станции существенно различаются по географическому ландшафту, и для них существуют два независимых множества спутниковых данных. Так, для района Учкеевки характерна пологая местность, а для района Фороса отмечен большой перепад высот и глубин. Станция на пляже Толстяк (44.638N, 33.521E) расположена на севере Севастополя в пределах спутникового пикселя от ст. Альбатрос. Здесь собирали данные для сравнения со ст. Альбатрос, находящейся на удалении 3 км. Станция в районе радиобиологического кор-

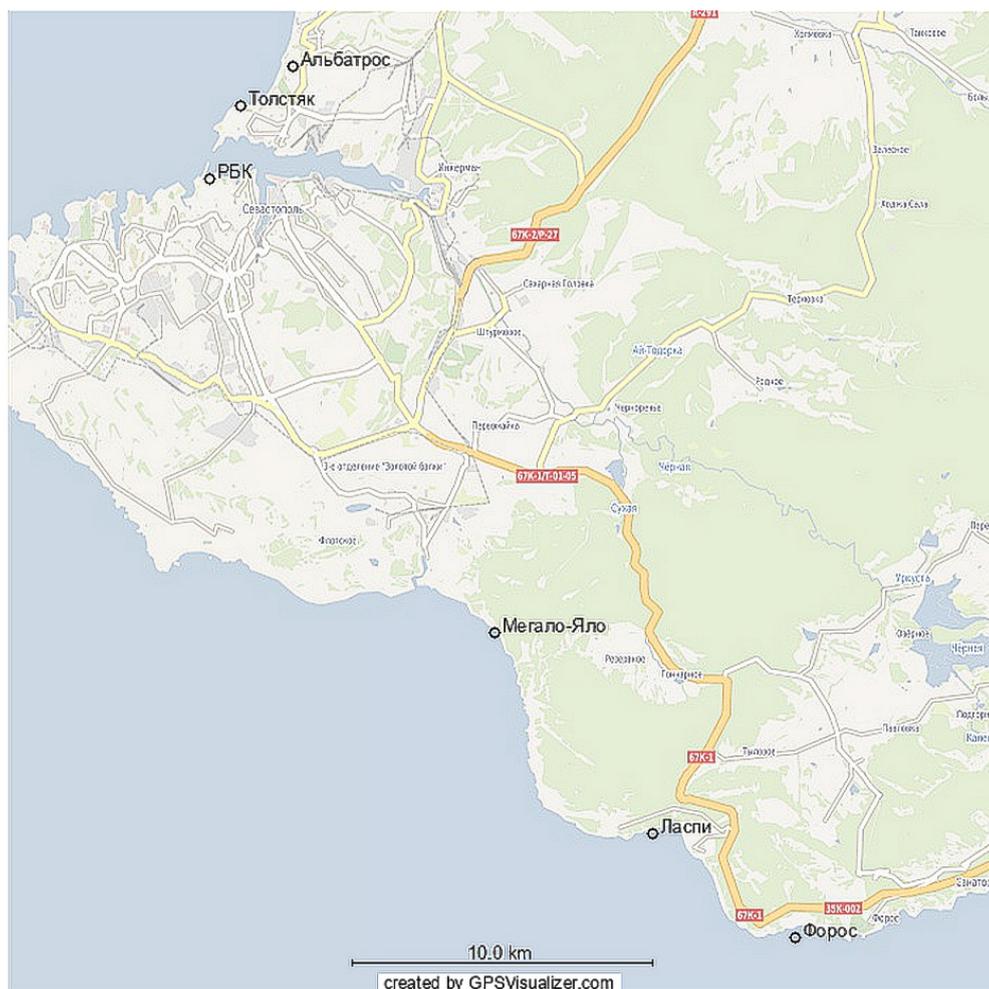


Рис. 1. Расположение экспериментальных станций: пляж Альбатрос – Учкеевка (44.650N, 33.543E), пляж Толстяк – Северная сторона (44.638N, 33.521E), РБК – ИнБЮМ, черта г. Севастополь (44.616N, 33.508E), залив Мегало-Яло (44.479N, 33.628E), бухта Ласпи (44.418N, 33.695E), пляж Форос – ЮБК (44.387N, 33.775E)

пуса (РБК) Института биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН с координатами 44.616N, 33.508E была выбрана в качестве контрольной, так как на ней проводятся круглогодичные замеры. Станция в заливе Мегало-Яло (44.479N, 33.628E) использовалась для сравнения наземных измерений и спутниковых наблюдений. Наконец, ст. Ласпи (44.418N, 33.695E) послужила для изучения суточных вариаций микропланктона (рис. 1). Таким образом, выбор экспериментальных станций позволяет нам получить полное представление о действующей экосистеме и о региональных особенностях.

Сбор проб при помощи установки последовательной фильтрации Biber-2

Устройство Biber-2 представляет собой набор пластиковых труб, которые можно вставлять одну в другую, причем в местах состыковки ставятся прокладки с ячейками разного размера и фильтрующие ткани. На входе трубы расположена воронка, снабженная предварительным металлическим ситом с ячейками размером 2 мм и резиновым водорассекателем над ним с отверстиями 3–5 мм. На концах «трубы» расположены муфты с карабинами, через которые продевается

репшнур, скрепляющий всю конструкцию. При выборе размеров отверстий последовательных сит для отбора интересующих фракций принималось во внимание постоянство отношения размеров отверстий смежных сит, равное 2. Использовали установку из 5 секций с размером фильтрующих ячеек 300, 150, 84 и 2–5 мкм. Пробы отбирали с поверхности воды мерным ведром и осторожно пропускали до 100 л воды с помощью лейки через фильтрующее устройство Biber-2, установленное в виде треноги (рис. 2).

Световая и электронная микроскопия

Собранный биоматериал смывали с фильтров искусственной морской водой с концентрацией солей 18‰ и фиксировали 2,5% глутаровым альдегидом. Затем фиксированные образцы изучали под световыми микроскопами Stemi 305 (Zeiss, Германия) и Eclipse Ts2R (Nikon, Япония), а после соответствующей подготовки и напыления смесью золота с платиной исследовали под сканирующим электронным микроскопом SU3500 (Hitachi, Япония). В ходе микроскопического анализа выделяли отдельные морфотипы биообъектов [62] и определяли отдельные виды, используя определители [52, 63–65] и помощь экспертов.

а



б

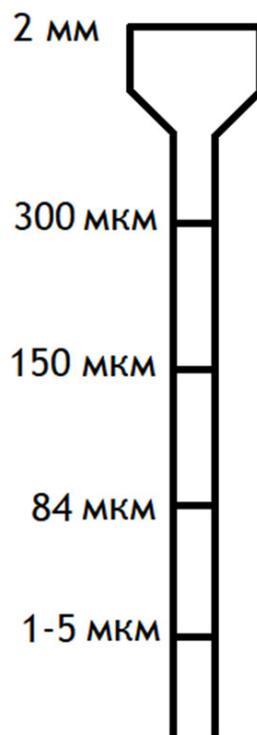


Рис. 2. Устройство последовательной фильтрации Biber-2 в сборе (а) и его схема (б)

Спутниковый мониторинг, анализ данных и имитационное моделирование

Мониторинг проводили, используя базу данных с открытым доступом² спутниковой группировки Sentinel-3. Спутниковые данные включали информацию о температуре воды, солености, значении pH, содержании кислорода и хлорофилла. Статистический анализ данных и визуализацию проводили с помощью программ на языке R. Имитационное моделирование динамики морского планктона осуществляли в вычислительной среде Python с помощью собственной компьютерной программы *planctonBCR.py*, описывающей взаимодействия между различными видами/морфотипами планктона. Это позволило нам лучше понять сложную динамику планктонного сообщества на разных временных и пространственных масштабах [66–68].

Код программы *planctonBCR.py* (Приложение 1)³ основан на следующих принципах. Используются реакционно-диффузионные уравнения с явной разностной схемой. Временная дискретизация реализована через двойную буферизацию (массивы $\text{arr}[0]$ и $\text{arr}[1]$). Пространственные взаимодействия моделируются через свертку с ядром 3×3 . Триpletные взаимодействия между видами описываются моделью Лотки-Вольтерры с параметрами: α ($A \rightarrow B^+/C^-$), β ($B \rightarrow C^+/A^-$), γ ($C \rightarrow A^+/B^-$). Операции свертки оптимизированы через `scipy.signal.convolve2d` с использованием периодической границы (`boundary = 'wrap'`). Нормировка концентраций происходит в диапазоне $[0, 1]$. Анимация реализована через `matplotlib.animation`. Использована цветовая карта `winter` для отображения плотности и кадровая частота 30 fps при сохранении видео.

Результаты

Определение видового состава микропланктона на экспериментальных станциях

Эти данные служат основой для дальнейшего анализа структурной динамики планктона на различных станциях. Так, на ст. РБК при медленной подаче воды из лейки с узким горлышком в фильтрационную установку Viber-2 на сите с ячейками размером 300 мкм обнаруживались остатки макрофитов, обрывки цепочек микроводорослей, а также веслоногие рачки (копеподы из отрядов Calanoida и Cyclopoidea) и водяные блохи – дафнии, такие как *Pleopsis polyphemoides*. Было выявлено 4 разных вида веслоногих ракообразных, среди них копеподы *Acartia clausi* и *Paracalanus parvus*.

На сите с ячейками 150 мкм преобладали планктонные личинки веслоногих ракообразных – науплии. Найдены морские динофитовые водоросли *Ceratium tripos*, *Ceratium furca* и *Ceratium fusus*, диа-

томовые водоросли *Pseudosolenia calcar-avis* и диатомеи рода *Chaetoceros*. Обнаруживались динофлагелляты рода *Peridinium* (3 вида), пенистая диатомовая водоросль *Thalassionema nitzschioides* и диатомовые водоросли *Coscinodiscus* spp.

На сите с величиной ячеек 84 мкм попадались бронированные динофлагелляты рода *Peridinium*, диатомовые водоросли рода *Coscinodiscus* (2 вида), а также панцирные жгутиконосцы *Ceratium tripos*. Кроме того, на всех станциях встречались шарообразные цисты одноклеточных водорослей размером около 100 мкм, а также отдельные особи мелких личинок и яйца морских обитателей (рис. 3).

При изучении самой мелкой размерной фракции планктона от 2–5 до 150 мкм под световым микроскопом при увеличении 400 крат были найдены многочисленные представители динофитовых и диатомовых водорослей, а также инфузории тинтиниды. При помощи электронной микроскопии идентифицированы отдельные представители диатомовых водорослей (рис. 4).

Всего за цикл исследования в 2022 году на ст. РБК было обнаружено 63 вида планктонных организмов (приложение 2). Из них чаще всего встречались колониальные диатомовые водоросли *Licmophora ehrenbergii*, *Licmophora flabellata* и *Licmophora gracilis*, крупноклеточная диатомея *Pseudosolenia calcar-avis* и одноклеточная динофитовая водоросль *Ceratium tripos*. К редким видам можно отнести фотосинтезирующую динофлагелляту *Dinophysis caudata* с хлоропластами и большим ядром, размножающуюся путем бинарного деления, гетеротрофную динофлагелляту *Gyrodinium tusiforma*, которая предположительно питается диатомовыми водорослями, морскую диатомею *Hyalodiscus scoticus* и диатомовую водоросль *Melosira moniliformis*, известную как индикатор неблагоприятного экологического состояния среды (рис. 5).

Биоразнообразие изученного микропланктона увеличивалось в ряду станций Альбатрос, РБК, Форос. Так, число морфотипов при отборе проб зимой составило 9 для ст. Альбатрос, 10 – для РБК и 19 – для станции в Форосе. Среди преобладающих видов на ст. Альбатрос выделены *Ceratium furca*, *Licmofora gracilis*, *Proteperididium steinii* и *Thalassionema costatum*. На РБК в отдельные сезоны преобладали колонии ликмофоры, а также одиночные планктонные организмы *Chaetoceros curvisetus*, *Skeletonema costatum* и *Thalassionema costatum*. Больше всего видов в отдельных пробах отмечено для станции Форос, например, *Ceratium tripos*, *Coscinodiscus gigas*, *Dictiocha speculum*, *Licmofora gracilis* и *Proteperididium steinii* (табл. 1).

В целом зафиксировано возрастание общей биомассы на ситах с уменьшением размера ячеек, а также увеличение числа видов во фракциях планктона

² Copernicus Marine Service. Available at: <https://marine.copernicus.eu/>.

³ Это и другие приложения доступны в виде вложений в файл pdf этой статьи на сайте журнала «Биосфера».

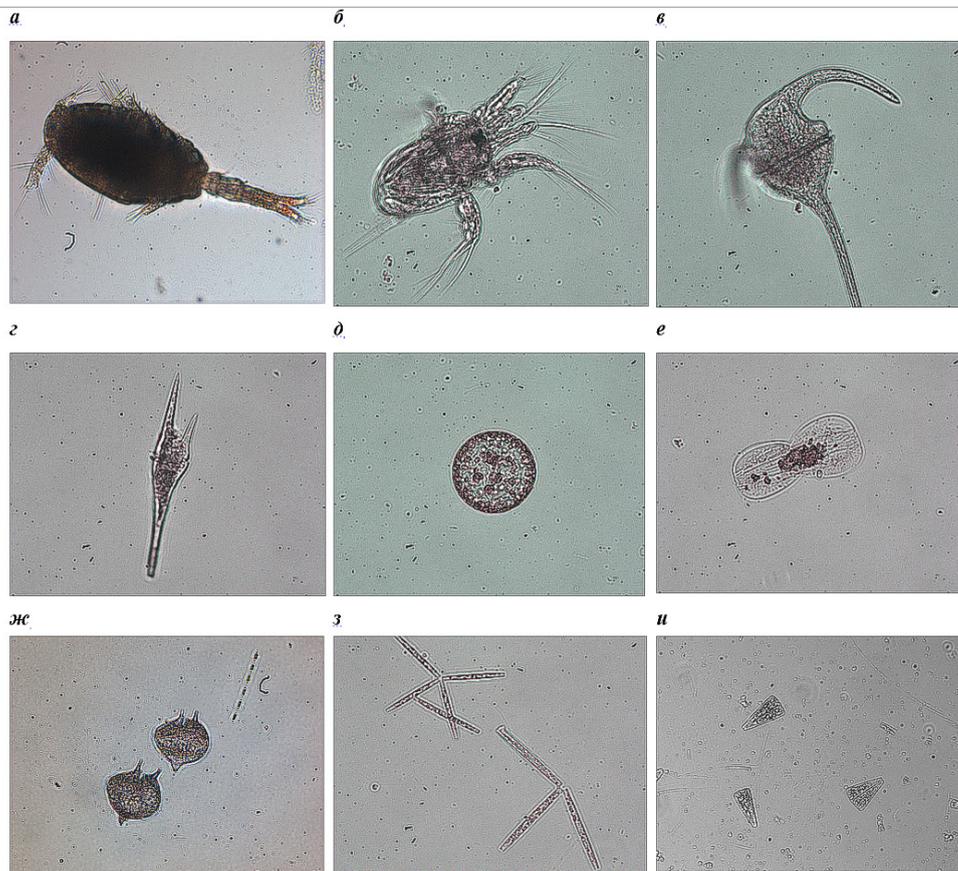


Рис. 3. Световая микроскопия некоторых представителей планктонных организмов: а) веслоногий рачок – циклоп, семейство Oithonidae; б) личинка копеподы (Copepoda) – науплия; в) панцирный жгутиконосец *Ceratium tripos*; г) динофитовая микроводоросль *Ceratium furca*; д) крупная диатомея *Coscinodiscus* sp.; е) пеннатная диатомовая водоросль *Entomoneis* sp.; ж) бронированные динофлагеллаты рода *Peridinium*; з) диатомовые микроводоросли *Thalassionema nitzschioides*; и) отдельные диатомеи *Licmophora gracilis*, увеличение от 50 до 400 крат

уменьшающегося размера. Таким образом, общая «биомасса» и богатство видов планктона увеличивается по мере уменьшения размеров ячеек сит и пор.

Динамика спутниковых показателей на станциях Альбатрос и Форос за год

Понимание изменений метеорологических показателей на отдельных станциях может помочь в установлении связи между физическими факторами и динамикой микропланктона. Для выявления трендов использовали спутниковые данные по температуре, солености, значению pH, содержанию кислорода и хлорофилла (табл. 2). Анализ данных для станций Альбатрос (Учкуевка) и Форос (ЮБК) за январь–март показал, что температура воды увеличилась с 8,3–8,5 °C в январе и до 9,0–9,2 °C в марте, а соленость возросла с 18,3–18,5 до 18,7–18,8‰, соответственно. Значения pH оставались стабильными, с небольшим увеличением от 8,0–8,1 до 8,1–8,2, тогда как содержание кислорода снизилось с 7,5–7,7 до 7,4–7,5 мг/л. Содержание хлорофилла достигло максимума в фев-

рале (13,2–13,5 мг/м³), после чего снизилось до 11,5–11,8 мг/м³ в марте. На станции Форос наблюдались более высокие значения температуры, солености, pH и хлорофилла, но менее низкое содержание кислорода при сравнении со станцией Альбатрос. В целом, данные за первые три месяца года на станциях Альбатрос и Форос свидетельствуют о стабильных экологических условиях с небольшими колебаниями температуры, солености, pH, содержания кислорода и хлорофилла в воде. При наблюдении на длительном отрезке времени стало заметным, что в зимний сезон, с понижением температуры, содержание хлорофилла увеличивается, а весной, при повышении температуры – уменьшается (рис. 6, приложение 3). Коэффициенты линейной корреляции (*R*) между содержанием хлорофилла *a* и температурой воды в море за год составили –0,70 (*p* < 0,01) и –0,61 (*p* < 0,05) для станций Альбатрос и Форос, соответственно. Возможная причина заключается в том, что в холодной воде содержится больше питательных веществ, а это способствует росту фитопланктона.

Табл. 1

Часто встречающиеся в зимний сезон организмы

Станция	Число морфотипов	Найденные виды
Альбатрос	9	<i>Ceratium furca</i> , <i>Licmofora gracilis</i> , <i>Proteperidium steinii</i> , <i>Thalassionema costatum</i>
РБК	10	<i>Chaetoceros curvisetus</i> , <i>Skeletonema costatum</i> , <i>Th. costatum</i> , колония ликмофоры
Форос	19	<i>Ceratium tripos</i> , <i>Coscinodiscus gigas</i> , <i>Dictiocha speculum</i> , <i>L. gracilis</i> , <i>P. steinii</i>

Табл. 2

Спутниковые данные, полученные для станций Альбатрос и Форос за 3 месяца 2023 года

Станция	Месяц	Температура (°C)	Соленость (‰)	pH	Содержание кислорода (мг/л)	Содержание хлорофилла (мг/м³)
Альбатрос	Январь	8,3	18,3	8,0	7,7	12,1
	Февраль	7,9	18,1	7,9	7,8	13,2
	Март	9,0	18,7	8,1	7,5	11,5
Форос	Январь	8,5	18,5	8,1	7,5	12,3
	Февраль	7,8	18,2	8,0	7,6	13,5
	Март	9,2	18,8	8,2	7,4	11,8

Среди остальных спутниковых показателей некоторые также коррелировали между собой и показывали выраженные временные тренды за период наблюдения (приложение 4). Так, соленость в обоих регионах оставалась стабильной с небольшими колебаниями на протяжении года: на ст. Альбатрос – от 18,36 до 19,11‰, в Форосе – от 18,23 до 18,95‰. Эти данные подчеркивают сходство гидрологических условий и влияние аналогичных климатических факторов. Уровень pH в водах обеих станций оставался относительно стабильным в пределах 8,2–8,4: на ст. Альбатрос значения pH варьировались от 8,20 до 8,46, а в Форосе – от 8,22 до 8,44. Эти показатели свидетельствуют о том, что кислотно-щелочные условия находятся в приемлемых пределах для обеих водных экосистем. Заметные различия между станциями Альбатрос и Форос не отмечены. Наблюдения свидетельствуют о здоровых условиях для существования водных организмов на обеих удаленных друг от друга станциях (приложение 3).

Сезонные изменения планктона на станциях Альбатрос и Форос

В ходе исследования планктона на станциях Альбатрос и Форос были проведены наблюдения с подсчетом числа морфотипов во фракциях от 84 мкм до 2 мм. Данные были сгруппированы по сезонам: зима, весна, лето и осень (рис. 7). Весной на станции Форос было обнаружено максимальное количество морфотипов (36), что указывает на активное цветение и разнообразие планктона. На ст. Альбатрос весной также наблюдается увеличение числа морфотипов (27).

В летний период на обеих станциях выявлено небольшое снижение числа морфотипов при сравнении с весной: на ст. Альбатрос – 22, в Форосе – 24. Минимальное количество морфотипов на обеих станциях отмечено осенью: 13 на ст. Альбатрос и 14 в Форосе. Это может свидетельствовать о понижении биологической активности в данное время года. Наиболее яркими представителями планктонного сообщества на обеих станциях являлись микроводоросли *Ceratium tripos*, *Ceratium furca* и *Coscinodiscus gigas*.

Суточные изменения планктона на станции Ласпи

В ходе исследования планктона на станции Ласпи были проведены наблюдения с подсчетом числа морфотипов во фракциях от 84 мкм до 2 мм в течение суток. Были обнаружены заметные колебания числа морфотипов в каждой планктонной фракции (рис. 8). Например, фракция № 1 изменялась от 4 до 8 морфотипов с пиковым значением до 8 морфотипов в 20:00. Фракция № 2 изменялась от 5 до 9 морфотипов, достигая максимума до 9 морфотипов в 23:00. Фракция № 3 демонстрировала наибольшее разнообразие – от 0 до (в 17:00) 9 морфотипов. Минимальное значение (0) зафиксировано в 23:00. Фракция № 4 продемонстрировала самое высокое значение (12 морфотипов) в 17:00, при этом минимальное значение составило 3 морфотипа в 06:00 и 23:00. Суточные колебания численности морфотипов планктона могут быть связаны не только с изменением освещенности, но и с такими условиями в море, как ветер и волны. Днем, когда ветер усиливается и образуются волны, части-

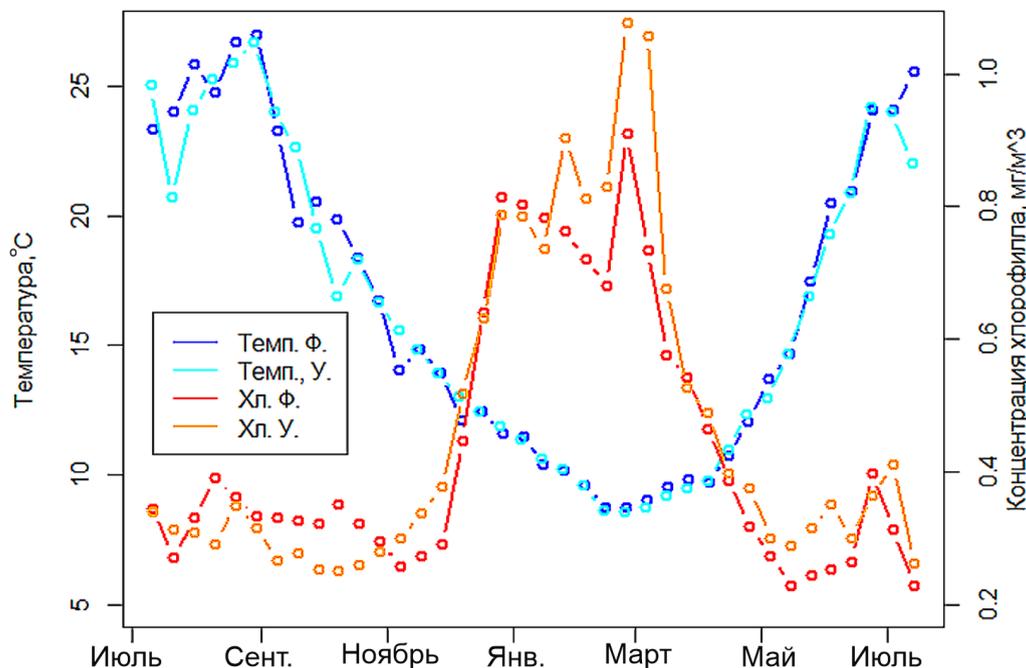


Рис. 6. Годовые изменения концентрации хлорофилла и температуры воды на станциях Альбатрос (Учкуевка) и Форос (ЮБК)

цы поднимаются со дна и становятся доступными для обнаружения, в то время как ночью они оседают на дно. Особенностью бухты Ласпи в летний период можно считать обилие веслоногих рачков, а также микроводорослей *Coscinodiscus gigas*, *Ceratium furca* и *Nitzschia longissima*.

Вариации планктона внутри спутникового пикселя размером 3 км

Исследование планктонных сообществ на близко расположенных станциях Альбатрос и Толстяк, расстояние между которыми соответствует размеру спутникового пикселя 3 км, проводили 20 февраля 2023 года. Периоды забора проб различались на 2 ч: на ст. Толстяк пробы брали с 11 до 12 ч, а на ст. Альбатрос – с 14 до 15 ч при общем волнении моря 3–4 балла. На ст. Толстяк температура воды была 9 °С, рН – 7,21, соленость – 7850 ppm, а на станции Альбатрос температура воды – 9 °С, рН – 7,20, соленость – 7450 ppm. Оказалось, что биоразнообразие микропланктона уменьшается с 14 до 10 морфотипов от ст. Альбатрос до ст. Толстяк, причем 9 морфотипов были характерны для обеих станций (рис. 9а). Распределения морфотипов по размерным фракциям также незначительно различались (рис. 9б). Кроме того, распределение морфотипов по размерным фракциям несколько отличалось от классической пирамиды Элтона и напоминало каскады, возможно, вследствие волнения на море. На обеих станциях обнаружена диатомовая водоросль *Coscinodiscus gigas*.

Полевые исследования и спутниковые наблюдения в заливе Мегало-Яло

Полевые исследования в заливе Мегало-Яло проводили в точке с координатами 44.479N и 33.628E после полудня 3 августа 2023 года. Число морфотипов планктонных организмов в конце лета здесь было невелико и составило 17 единиц. Распределение морфотипов по фракциям формировало типичную пирамиду Элтона с узкой вершиной для крупных планктонных организмов и широким основанием для мелких организмов (рис. 10).

Спутниковые данные предоставили крупномасштабную информацию о концентрации хлорофилла *a*, а также о содержании планктона и динамике его изменения в заливе Мегало-Яло 3 августа 2023 года в 7 часов утра и 23 часов ночи (табл. 3). Сравнение содержания хлорофилла *a* по бинам между соответствующими участками сканирования в 7:00 и 23:00 выявило положительную корреляцию ($R = 0,78$) между соседними по времени сеансами связи, что указывает на надежность спутникового мониторинга для изучения морских экосистем. Тем не менее, полученные данные свидетельствуют об отсутствии однородности в распределении планктона и указывают на наличие вариаций во времени и в пространстве.

Данные спутникового мониторинга демонстрируют выраженную вариативность во времени в распределении хлорофилла *a* по квадрантам залива. В дневное время (7:00) максимальная концентрация (22 УЕ) зафиксирована в участке 0,703–0,729, тогда как в сосед-

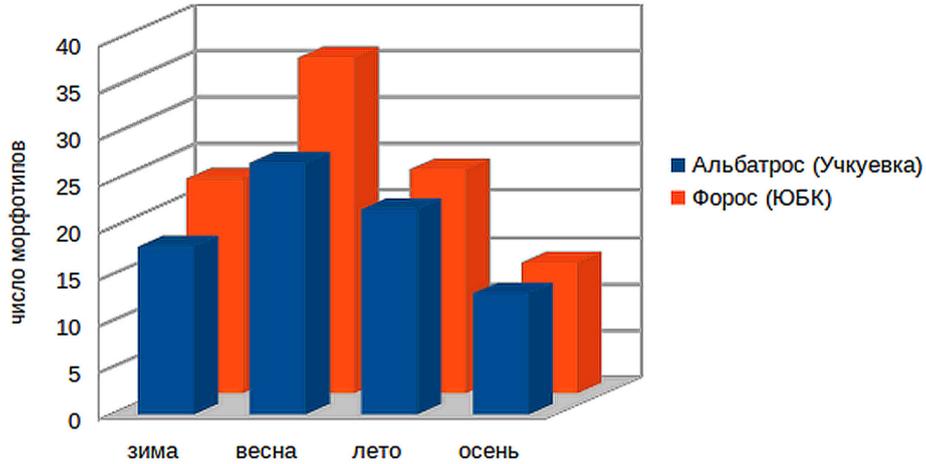


Рис. 7. Распределение планктонных организмов по сезонам года на станциях Альбатрос и Форос. Представлены суммарные численности морфотипов из фракций № 1–3 от 84 мкм до 2 мм сепаратора Viber-2

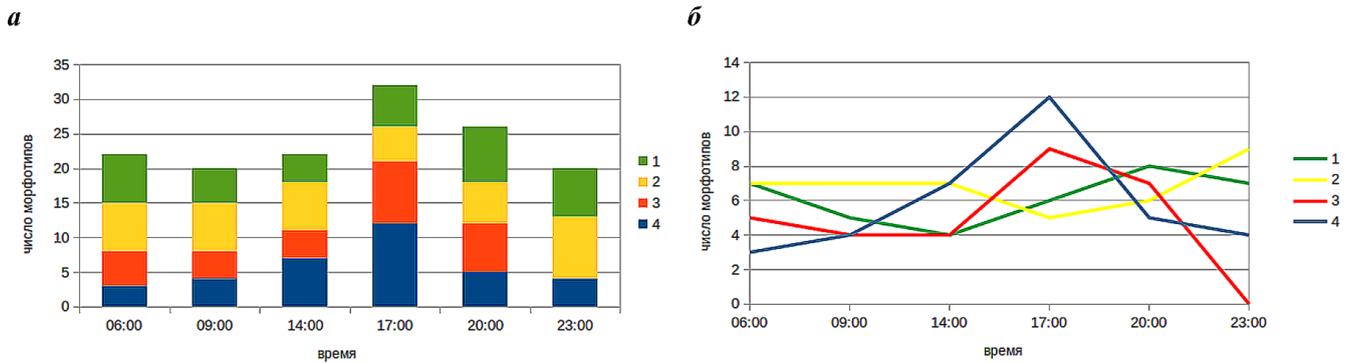


Рис. 8. Суточная динамика планктона на станции Ласпи: а) изменение спектра планктонных фракций в течение суток; б) суточные изменения в отдельных фракциях планктона: размерная фракция № 1 – 300–2000 мкм, № 2 – 150–300, № 3 – 84–150 и № 4 – 5–84 мкм

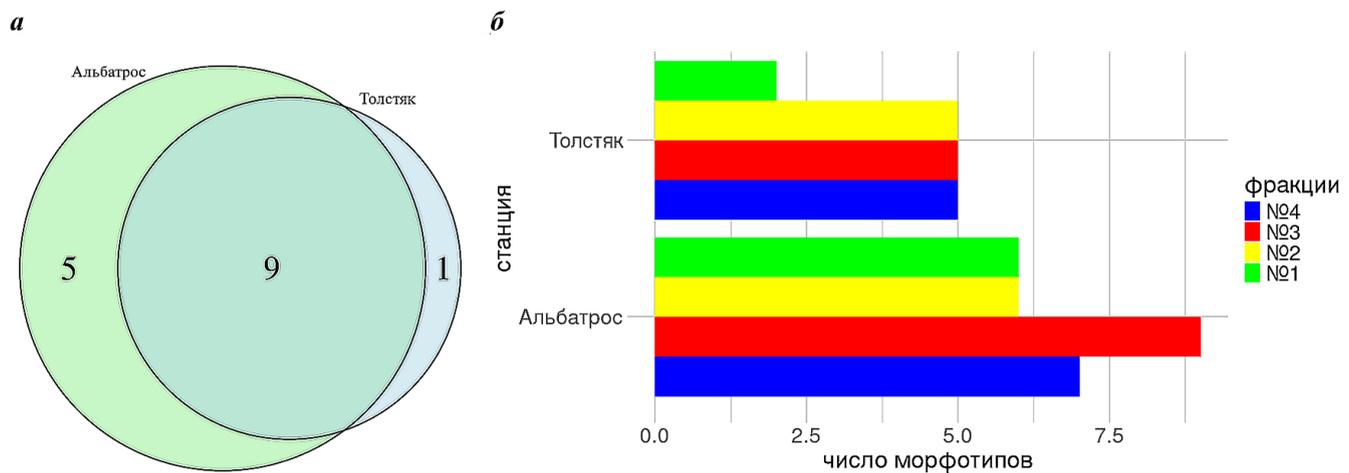


Рис. 9. Вариации планктона на близко расположенных станциях Альбатрос и Толстяк: а) диаграмма Венна; б) фракционный состав планктона на станциях: размерная фракция № 1 – 300–2000 мкм, № 2 – 150–300, № 3 – 84–50 и № 4 – 5–84 мкм

нем участке (0,729–0,754) значение составляло только 6 УЕ. Ночью (23:00) картина изменилась: второй пик появился в квадранте 0,779–0,805 (18 УЕ), при этом в ранее продуктивном участке 0,703–0,729 концентрация снизилась на 18%. Отмечены устойчивые зоны с нулевыми значениями (0,804–0,830 и 0,906–0,932 в оба времени наблюдений), чередующиеся с участками повышенной биомассы (14–18 УЕ). Такая мозаичность распределения, особенно контрастная в смежных бинах, свидетельствует о влиянии мелкомасштабных процессов на структуру фитопланктонного сообщества. Динамика суточных изменений (например, рост в 0,779–0,805 при снижении в 0,754–0,779) дополнительно подчеркивает пространственную разобщенность экосистемных процессов в пределах залива.

Для расчета фрактальности распределения планктона по табл. 2 применили метод «подсчета областей» [69]. Фрактальная размерность, рассчитанная для 7:00, составила 0,603, в то время как для 23:00 она снизилась до 0,385. Полученные результаты указывают на значительные изменения в структурной организации планктонной экосистемы в течение суток. Более высокое значение фрактальной размерности в утренние часы свидетельствует о более разнообразном и структурированном распределении планктона, тогда как низкое значение ночью указывает на упрощение распределения и снижение биологической активности (приложение 5).

В смежных бинах отмечена пространственная неоднородность для абсолютной концентрации фитопланктона и скорости изменения его концентрации. В глобальных масштабах за пределами залива эта тенденция к пространственно-временным флуктуациям сохранялась, хотя не выглядела столь драматично. На

большем масштабе заметны отдельные волны концентрации хлорофилла *a*, фитопланктона и скорости его изменения (рис. 11).

Глобальные спутниковые наблюдения за акваторией Черного моря

Наблюдение со спутников за акваторией Черного моря выявило неравномерное распределение хлорофилла по его поверхности в глобальном масштабе. Особенно выделяется его северо-западная часть, богатая хлорофиллом, которая подвержена эвтрофикации из-за стоков рек Дунай, Днепр и Днестр. Также просматриваются конвекционные потоки хлорофилла, повторяющие Основное Черноморское Течение (очки Книповича), видны вторичные завихрения (рис. 12, приложение 6). Выявляются мезомасштабные особенности распределения хлорофилла *a*, связанные с динамикой водных масс. В глубоководной части моря наблюдается выраженное уменьшение содержания хлорофилла *a* по сравнению с шельфовыми районами. Особый интерес представляют вихревые структуры, в которых отмечается пониженная биопродуктивность.

Возможные автоволновые процессы в сообществе морского планктона

Моделирование автоволновых процессов в сообществе планктонных организмов с помощью программы *planctonBCR.py* показало, что нелинейные взаимодействия между видами могут привести к распространению пространственных волн изменений в численности особей. Визуализация способствует пониманию динамики сообщества планктона и сути механизмов, порождающих такое поведение. Результаты модели-

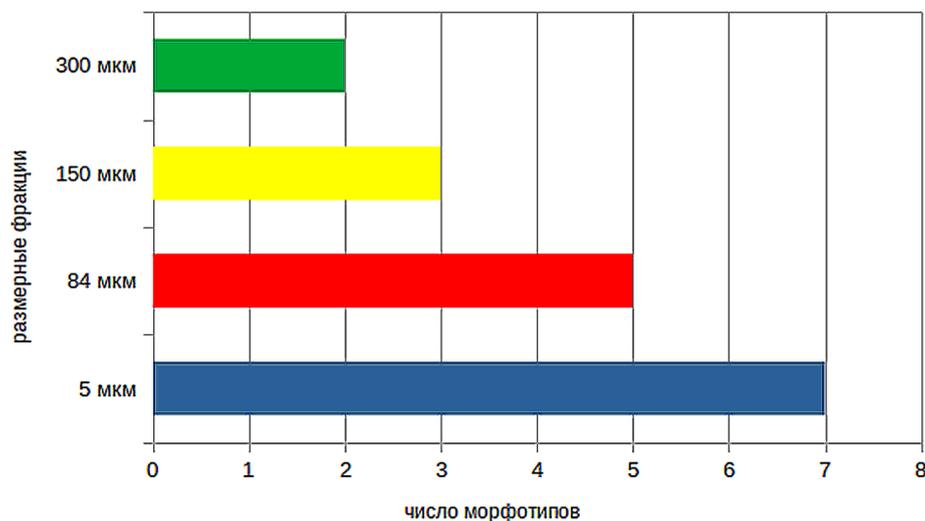


Рис. 10. Распределение морфотипов планктонных организмов из залива Мегало-Яло по размерным фракциям

Профили распределения планктона по бинам в заливе Мегало-Яло
(спутниковая система мониторинга Sentinel-3)

Время 7:00			Время 23:00		
bin _{min}	bin _{max}	хлорофилл <i>a</i> , УЕ	bin _{min}	bin _{max}	хлорофилл <i>a</i> , УЕ
0,70327152	0,72866634	22	0,70327152	0,72866634	18
0,72866634	0,75406115	6	0,72866634	0,75406115	0
0,75406115	0,77945597	7	0,75406115	0,77945597	3
0,77945597	0,80485078	8	0,77945597	0,80485078	18
0,80485078	0,83024559	0	0,80485078	0,83024559	0
0,83024559	0,85564041	14	0,83024559	0,85564041	14
0,85564041	0,88103522	1	0,85564041	0,88103522	6
0,88103522	0,90643003	5	0,88103522	0,90643003	8
0,90643003	0,93182485	0	0,90643003	0,93182485	0
0,93182485	0,95721966	2	0,93182485	0,95721966	2

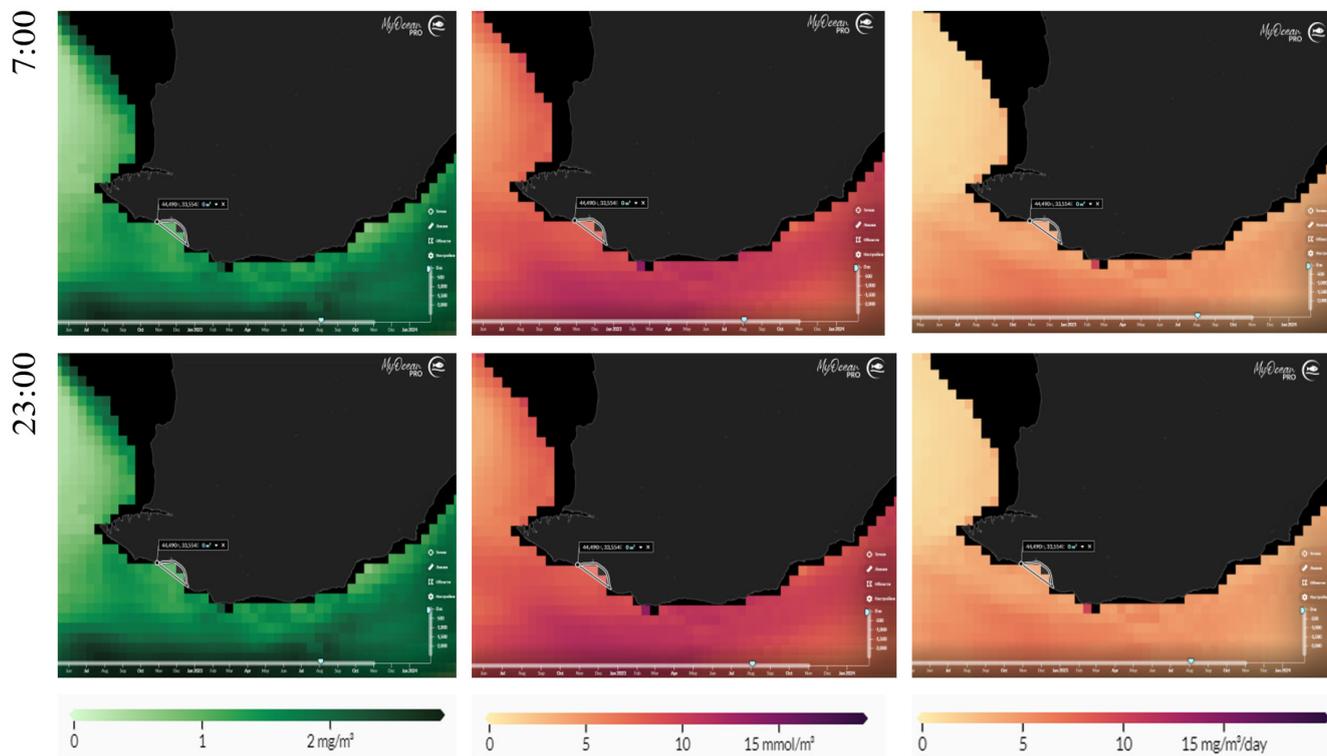


Рис. 11. Карты распределения планктона в окрестностях точки сбора в заливе Мегало-Яло. Залив отмечен светлым круговым сегментом, массовая концентрация хлорофилла *a* в морской воде ($\text{мг}/\text{м}^3$), молярная концентрация фитопланктона (*C*) выражена в виде содержания углерода в морской воде ($\text{ммоль}/\text{м}^3$), чистая первичная продукция биомассы, выраженная в виде содержания углерода на единицу объема морской воды в день ($\text{мг}/\text{м}^3/\text{день}$), соответствует скорости изменения содержания углерода – dC/dt . По данным спутниковой системы Sentinel-3

рования подтверждают возможность возникновения автоволновых процессов у морского планктона (рис. 13, приложение. 7).

Моделирование динамики с использованием реакционно-диффузионного подхода выявило развитие выраженных пространственных неоднородностей из первоначально почти однородного распределения (рис. 13). На начальном этапе (0 сек, рис. 13а) система демонстрировала практически равномерное распределение всех трех компонентов с незначительными флуктуациями концентраций. В течение первых 30 секунд моделирования (рис. 13б) сформировались первичные кластеры, где концентрация доминирующего вида А повышалась, тогда как в межкластерных зонах снижалась. К 60 секундам (рис. 13в) наблюдалось образование устойчивых волновых структур, увеличение контраста между максимумами и минимумами, появление вторичных спиральных волн. На завершающей стадии (90–180 сек, рис. 13г-е) система достигла квазистационарного состояния. Полученные пространственно-временные паттерны демонстрируют типичные признаки автоволнового процесса, включая спонтанное нарушение симметрии и наличие порогового значения концентрации для инициации волн. Наблюдаемая динамика качественно напо-

минает распределение фитопланктона в фронтальных зонах (рис. 12), что подтверждает приемлемость использованных параметров взаимодействия ($\alpha = 0,1$, $\beta = 0,1$, $\gamma = 0,1$) для моделирования реальных экологических процессов.

Обсуждение

Взаимосвязи в планктонном сообществе

В исследовании на станциях Гераклеийского полуострова мы наблюдали множество видов организмов, взаимодействующих между собой в контексте питания, размножения и конкуренции. На станции РБК учтено более 63 видов планктонных организмов, в том числе веслоногие рачки (копеподы отрядов Calanoida и Cyclopoida), динофитовые и диатомовые водоросли, а также панцирные жгутиконосцы (рис. 5, приложение 2), что согласуется с более ранними исследованиями [33]. Каждый из этих видов играет определенную роль в пищевой сети планктонного сообщества. Например, диатомовые водоросли, такие как *Licmophora ehrenbergii*, *Licmophora flabellata* и *Licmophora gracilis*, образуют колонии, что может указывать на их способность к кооперации. С другой стороны, динофитовые водоросли, такие как *Ceratium tripos* и *Ceratium furca*, могут быть

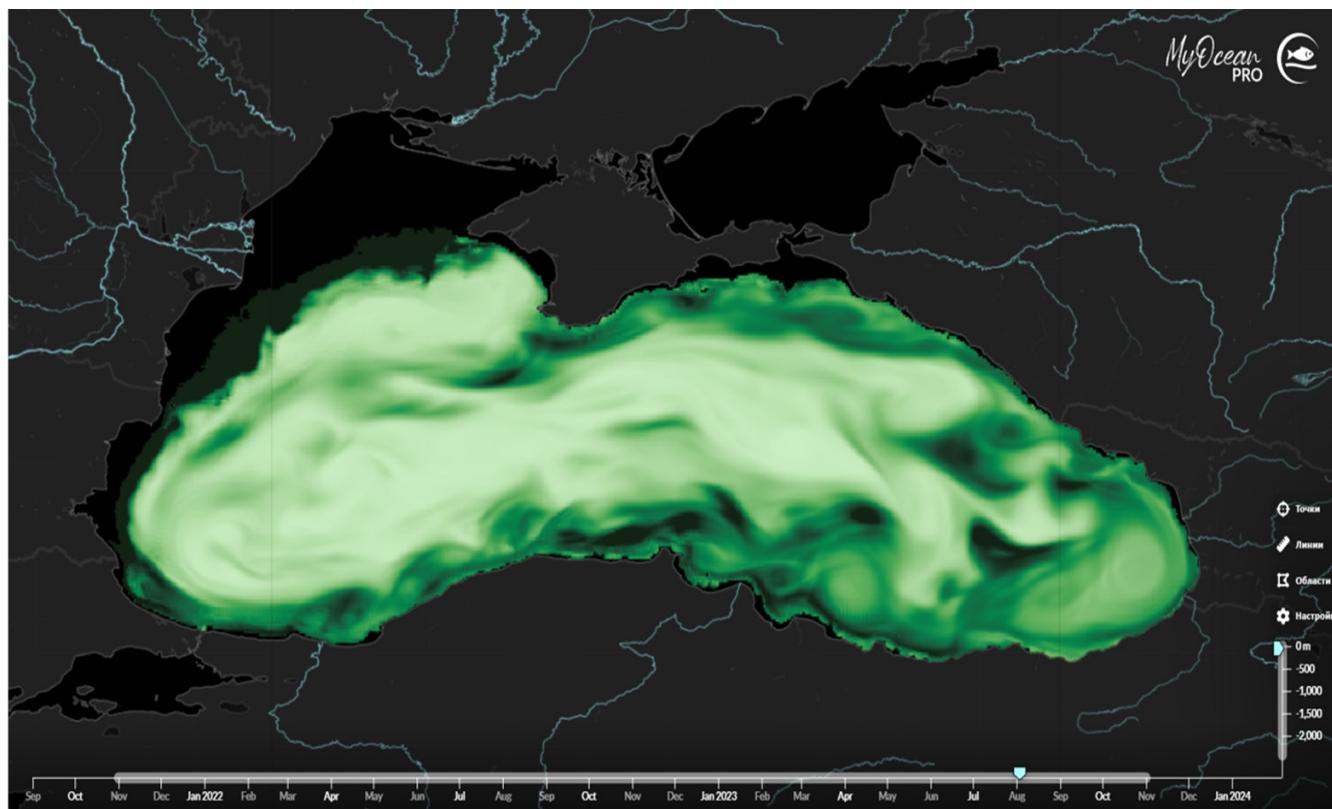


Рис. 12. Карта распределения фитопланктона в Черном море. Представлена пространственная динамика распределения хлорофилла а 3 августа 2023 года в 7:00 по данным дистанционного зондирования Земли спутниками Sentinel-3

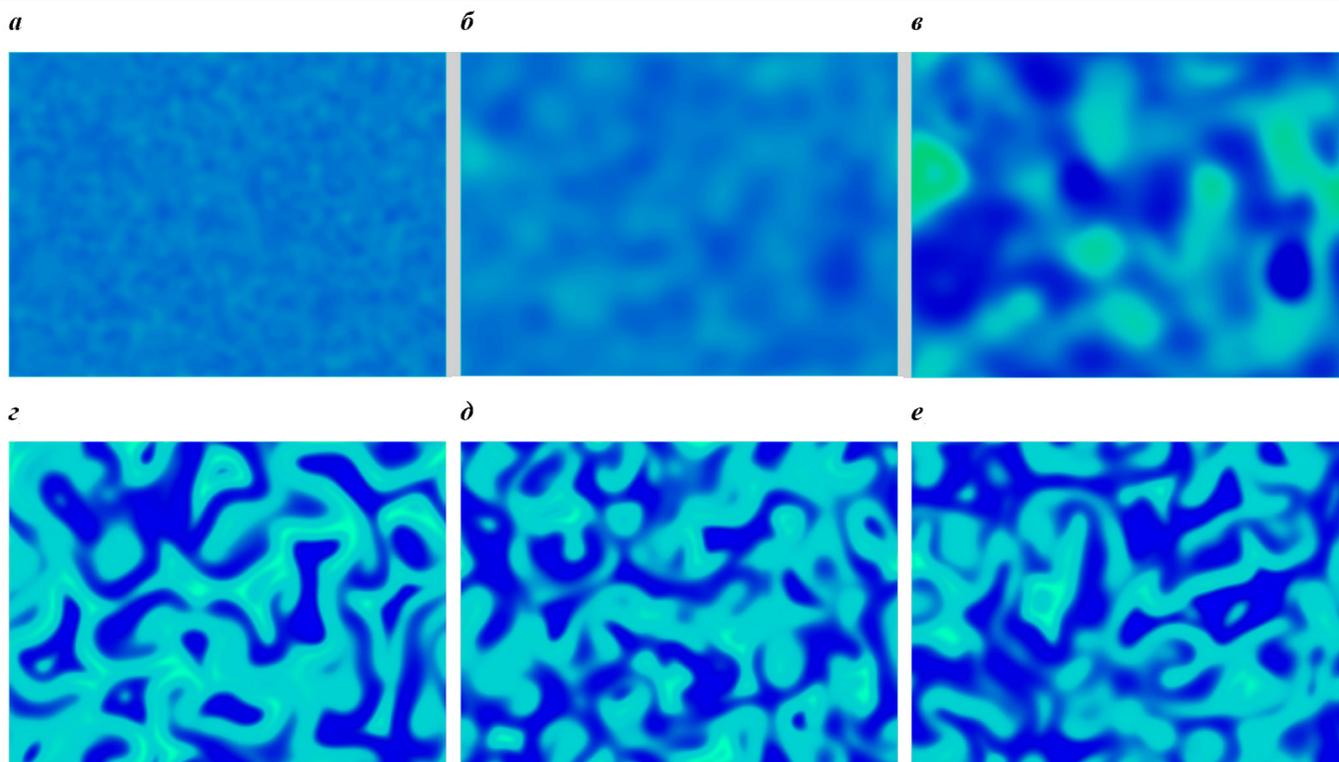


Рис. 13. Автоволновые процессы в сообществе морского планктона. Длительность имитационного моделирования: а) 0 сек; б) 30 сек; в) 60 сек; г) 90 сек; д) 120 сек; е) 180 сек

как фотосинтезирующими, так и гетеротрофными, что позволяет им адаптироваться к различным экологическим нишам [19]. В то же время диатомовые водоросли служат основным источником питания для веслоногих ракообразных [5, 6]. Такие взаимодействия между видами, помимо экологического контекста, могут представлять собой сложные динамические процессы, которые требуют тщательного анализа и являются ключевыми для поддержания стабильности и биоразнообразия планктонного сообщества. Интересно, что эти взаимодействия демонстрируют фрактальные свойства: конкурентные и кооперативные связи на уровне отдельных клеток повторяются в структуре целых планктонных сообществ [70]. Это позволяет рассматривать планктонную экосистему как иерархическую фрактальную сеть, где локальные процессы влияют на глобальную динамику [44].

При изучении разных размерных фракций планктона мы отметили, что на крупных ситах (300 и 150 мкм) присутствуют различные виды копепод и их личинки, в то время как на мелких ситах (84 и 5 мкм) преобладают динофитовые и диатомовые водоросли. Это указывает на наличие трофических уровней, где разные группы организмов вступают в конкуренцию за ресурсы. В частности, динофлагелляты, такие как *Dinophysis caudata*, могут действовать как хищники и влиять на численность их жертв, тем самым поддерживая баланс в сообществе.

Результаты, полученные на различных станциях, показывают, что сложные экосистемные структуры сохраняются в условиях изменчивости факторов окружающей среды, таких как температура и содержание питательных веществ. Замечено, что с увеличением биомассы и разнообразия видов появляются определенные закономерности в отношении топологии и структуры сообществ, что указывает на наличие устойчивых отношений между различными группами организмов [3, 6]. Увеличение биоразнообразия от ст. Альбатрос к ст. Форос может свидетельствовать о том, что более сложные условия ландшафта создают больше возможностей для различных ниш, что позволяет различным морфотипам и видам находить свою роль в экосистеме.

Взаимодействия между видами могут быть как конкурентными, так и кооперативными [4, 71, 72]. Например, в условиях растущего числа фитопланктонных видов наблюдается состязание за свет и питательные вещества, что в свою очередь может влиять на динамику популяций. То, что в одном и том же образце находились как фотосинтетические, так и хищные организмы, подтверждает наличие сложных отношений, где фитопланктон и зоопланктон создают конкурентную активную среду, что влияет на их процветание и адаптацию. Нельзя не отметить, что сложность отношений в планктонном сообществе создает богатую и динамичную картину взаимодействий. Понимание

этих отношений имеет важное значение не только для экологии планктона, но и для оценки устойчивости морских экосистем [73–75].

Разброс измеряемых величин на разных масштабах во времени и в пространстве

Исследование показало, что биоразнообразие микропланктона увеличивается с усложнением рельефа местности, что согласуется с ранними наблюдениями [47]. Это может быть связано с тем, что более сложный ландшафт создает больше ниш для различных видов, что способствует их разнообразию [5, 44, 71, 76, 77]. Спутниковые данные подтвердили обратные зависимости между температурой воды и содержанием хлорофилла [78]. Данное обстоятельство может быть объяснено тем, что в холодной воде сохраняется больше питательных веществ, что способствует росту фитопланктона [21, 79]. Изучение вариаций в пространстве и времени показало высокую изменчивость микропланктона на небольших пространственных масштабах и в короткие интервалы времени, что подчеркивает важность учета этих факторов в экологических исследованиях [17, 46]. Эта изменчивость может быть проявлением фрактальной организации планктонных сообществ, где локальные флуктуации повторяют паттерны, наблюдаемые на региональном уровне [80]. Подобные масштабно-инвариантные закономерности ранее описывались для океанических экосистем [70, 81, 82] и могут служить индикатором устойчивости системы [83].

Анализ пространственного распределения хлорофилла-а в заливе Мегало-Яло выявил вариабельность между соседними квадрантами, как в дневное (7:00), так и в ночное время (23:00). Наблюдались резкие перепады концентраций – от 0 до 22 УЕ в пределах смежных бинов (например, 0 УЕ в 0,804–0,830 против 8 УЕ в 0,779–0,805 в 7:00), при этом динамика изменений не была синхронной: в некоторых квадрантах отмечался рост концентрации к ночи (с 8 до 18 УЕ в 0,779–0,805), тогда как в других – снижение (с 7 до 3 УЕ в 0,754–0,779). Устойчиво низкие значения (0 УЕ) в отдельных бинах (0,804–0,830, 0,906–0,932) сохранялись в течение суток, что может указывать на возможное влияние локальных гидродинамических особенностей, таких как мезомасштабные вихри или фронтальные зоны, на распределение фитопланктона, либо на внутренние причины в виде автоволн [41, 72, 84]. С одной стороны, полученные данные свидетельствуют о пространственной корреляции ($R = 0,78$) в содержании хлорофилла-А между квадрантами залива. С другой стороны, наблюдения демонстрируют неоднородность распределения фитопланктона на мелкомасштабном уровне, что важно для понимания экосистемных процессов в морских средах [1, 6, 81, 85].

Причины стохастического поведения системы морского планктона

Сложность взаимодействий в планктонных сообществах и ее влияние на их динамику хорошо известны [58, 86]. Стохастическое поведение системы морского планктона может быть вызвано множеством факторов, включая изменения в физических условиях (температура, соленость, освещенность), химических условиях (содержание питательных веществ) и биологических взаимодействиях (хищник-жертва, конкуренция). Взаимодействие между отдельными организмами внутри сообщества планктона (кооперация и т. д.) также может быть причиной вариаций [19, 46]. Эти факторы могут накладываться друг на друга, создавая в сообществе планктонных организмов сложные динамические паттерны.

Считается, что для описания простейших взаимодействий хищник-жертва в сообществе планктона может быть использована модель Лотки-Вольтерра [87, 88]. В этой модели численность жертвы растет экспоненциально в отсутствие хищников, а численность хищников зависит от численности жертв. Однако в реальных экосистемах взаимодействия могут быть гораздо более интригующими. Ранее проведенные исследования подтверждают сложность взаимодействий в экологическом сообществе, указывая на необходимость использовать более детализированные модели для их описания [4, 46]. Фрактальные модели, в отличие от классических уравнений Лотки-Вольтерра, позволяют учесть многомасштабность взаимодействий: например, хищничество копепод может влиять на фитопланктон не только на локальном уровне, но и через каскадные эффекты, распространяющиеся по фрактальной сети трофических связей [72, 82, 89, 90–92].

Для представления сложных взаимодействий в сообществе планктона можно использовать реакцию Белоусова-Жаботинского [93, 94]. Эта реакция демонстрирует неординарную динамику и автоволновые процессы в сложных химических системах. Подобные процессы, предположительно, могут происходить и в сообществе планктона [66]. В адаптированной модели Белоусова-Жаботинского взаимодействия между видами приводят к автоволновым процессам, когда изменения в численности одного вида вызывают нелинейные изменения в численности других видов и приводят к распространению волн изменений численности видов (рис. 13). Ранее проведенные исследования также указывали на возможность возникновения автоволновых процессов в экосистемах [72, 95], что подтверждает актуальность нашего исследования. Такие процессы могут быть важны для понимания динамики сообщества планктона и его адаптации к изменяющимся условиям среды.

Имеют ли флуктуации планктона, обнаруживаемые на разных пространственных и временных масштабах, фрактальную природу?

Фрактальная природа подразумевает наличие самоподобия и масштабной инвариантности в данных [71, 96]. В экологии фракталы применяются для описания структуры фитопланктонных полей, динамики популяций и архитектуры пищевых сетей [81, 82, 91]. В контексте флуктуаций планктона это означает, что паттерны изменчивости на малых масштабах должны повторяться на более крупных масштабах [70, 82, 89]. Анализ данных, полученных в ходе нашего исследования, позволяет предположить, что пространственно-временная изменчивость планктона действительно может обладать фрактальными свойствами. Это подтверждается несколькими ключевыми наблюдениями.

Масштабная инвариантность. Флуктуации численности и биоразнообразия планктона демонстрируют сходные паттерны на разных уровнях разрешения: от суточных изменений в отдельной бухте (станция Ласпи, рис. 8б) до сезонных и межгодовых вариаций в масштабах всего Черного моря. Например, резкие перепады концентрации хлорофилла в заливе Мегало-Яло (от 0 до 22 УЕ в соседних бинах) напоминают мозаичность распределения фитопланктона в мезомасштабных вихрях, наблюдаемых на спутниковых снимках (рис. 12).

Автоволновые процессы. Результаты моделирования показали, что даже при однородных начальных условиях в системе спонтанно возникают сложные пространственные паттерны, включая спиральные волны и кластеры (рис. 13). Подобные структуры, наблюдаемые в реакционно-диффузионных системах, часто описываются фрактальной геометрией [72].

Эмпирические свидетельства. Корреляционный анализ спутниковых данных ($R = 0,78$ для одних и тех же бинов в заливе Мегало-Яло) указывает на наличие зависимостей с памятью, что характерно для фрактальных временных рядов [71, 80]. Кроме того, чередование зон высокой и низкой продуктивности (табл. 3) соответствует мультифрактальной картине, описанной в других гидробиологических исследованиях [46, 95].

Получается, что, с одной стороны, данные исследования показывают высокую изменчивость планктонного сообщества на небольших пространственных масштабах и в коротких интервалах времени, что может указывать на наличие автоволновых свойств. Например, вариабельность микропланктона на границах района отдельного спутникового пикселя и суточные колебания на станции Ласпи демонстрируют сложные динамические паттерны, которые могут быть результатом активного процесса. С другой стороны, спутниковые данные о распределении хлорофилла *a* в заливе Мегало-Яло и Черном море в целом показывают

наличие фрактальных и мезомасштабных структур и вихревых образований, что может свидетельствовать о том, что флуктуации планктона обладают комбинированными свойствами, включающими как фрактальные, так и упорядоченные элементы.

Таким образом, наши результаты согласуются с гипотезой о фрактальной организации планктонных сообществ [82]. Эта гипотеза предполагает, что структура и динамика планктонных сообществ могут быть описаны с использованием фрактальной геометрии, что указывает на наличие масштабной инвариантности и самоподобия в их распределении [70, 96]. Такое представление позволит изучать сложные и нелинейные экосистемные процессы на основе учета элементарных взаимодействий компонентов системы [90, 97]. Для верификации этой гипотезы требуются увеличение разрешающей способности спутников⁴, расчет фрактальной размерности пространственных распределений [83], анализ масштабных закономерностей во временных рядах [97], моделирование с включением стохастических факторов для проверки устойчивости автоволновых режимов [90]. В случае более точного определения фрактальной природы флуктуаций планктона могут быть полезными дополнительные исследования, включая анализ спектров мощности и применение методов фрактальной геометрии к данным о распределении планктона на разных масштабах. Перспективным направлением является сочетание фрактального анализа с методами машинного обучения: например, алгоритмы, основанные на мультифрактальной обработке спутниковых данных [80], могут повысить точность прогнозирования «цветений» планктона.

Заключение

Показано, что ранее казавшаяся парадоксальной неоднородность планктона [98] определяется сложностью отношений в планктонном сообществе, обусловленной нелинейными взаимодействиями между видами. Обнаружены обратные зависимости между температурой и содержанием хлорофилла. Выявлено увеличение биоразнообразия от Учкюевки к Форосу, что связано с особенностями ландшафта. Экспериментальные наблюдения, моделирование и данные литературы подтверждают, что сложные взаимодействия могут приводить к автоволновым процессам и фрактальной структуре сообщества. Дальнейшие исследования могут быть направлены на более детальное изучение этих процессов и их влияния на устойчивость экосистемы морей и океанов. Результаты моделирования согласуются с данными спутникового мониторинга, что подтверждает надежность используемой методологии исследования. Особенностью реализации

⁴ Copernicus Marine Service. Available at: <https://marine.copernicus.eu/>.

модели является комбинация дискретного подхода для пространственных взаимодействий и непрерывных уравнений для динамики популяций. Компьютерное моделирование позволит в будущем помимо формирования пространственных паттернов исследовать условия устойчивого сосуществования видов, эффекты параметрических возмущений и динамику конкурентного исключения. Полученные результаты подтверждают важность микропланктона в экосистеме морей и океанов. Если гипотеза фрактальных вариаций планктонных организмов верна, она сможет объяснить высокую адаптивность планктона к изменениям среды через механизмы масштабно-инвариантной самоорганизации. Как показали исследования [44, 70], фрактальная структура экосистем обеспечивает их устойчивость за счет масштабной инвариантности: процессы, действующие на микроуровне (например, кооперация диатомей), оказываются эффективными и на макроуровне (взаимодействие фито- и зоопланктона). Дальнейшие исследования смогут не только подтвердить гипотезу о фрактальной организации планктона, но и расширить наши представления о роли этих процессов в устойчивости морских экосистем.

Благодарности. Авторы признательны за помощь коллегам. Это Баздырев Д.А., Подкидышева Ю.К., Рожественская И.А., Курченко В.М., Хавронюк И.С., Та-

ран Н.А., Гунькова А.К., Железнова С.Н., Лишаев Д.Н., Губанов В.И., Попов М.А., Поспелова Н.В., Скороход Е.Ю., Стельмах Л.В., Рябушко Л.И.

Исследование выполнялось в рамках реализации Всероссийской программы «Сириус. Лето».

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

ПРИЛОЖЕНИЯ (ДОСТУПНЫ НА САЙТЕ ЖУРНАЛА КАК ВЛОЖЕНИЕ К ФАЙЛУ PDF)

Пр. 1. Листинг программы `planctonBCR.py`

Пр. 2. Список микроводорослей, идентифицированных на станции РБК

Пр. 3. Данные спутниковой группировки Sentinel-3 по станциям Альбатрос и Форос за 2022–2023 годы

Пр. 4. Значения коэффициента корреляции Пирсона по данным спутников Sentinel-3, собранных со станций Альбатрос и Форос за 2022–2023 годы

Пр. 5. Логарифмические регрессии фрактальности хлорофилла *a* в заливе Мегало-Яло

Пр. 6. Видео масштабных изменений концентрации хлорофилла *a* в Черном море за 12 месяцев 2022–2023 годов по данным спутниковой системы мониторинга Sentinel-3

Пр. 7. Видео автоволнового процесса в планктонном сообществе

Литература

- Hutchinson GE. The paradox of the plankton. *Am Nat.* 1961;95(882):137-45.
- Беклемишев КВ. Экология и биогеография пелагиали. М.; 1969.
- Cloern JE. Phytoplankton bloom dynamics in coastal ecosystems: A review with some general lessons from sustained investigation of San Francisco Bay, California. *Rev Geophys.* 1996;34(2):127-68.
- Ward BA, Dutkiewicz S, Follows MJ. Modelling spatial and temporal patterns in size-structured marine plankton communities: top-down and bottom-up controls. *J Plankton Res.* 2014;36(1):31-47.
- Виноградов МЕ. Вертикальное распределение океанического зоопланктона. М.; 1968.
- Margalef R. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanol Acta.* 1978;1(4):493-509.
- Falkowski P, Scholes RJ, Boyle E et al. The global carbon cycle: A test of our knowledge of earth as a system. *Science.* 2000;290(5490):291-6.
- Sarmiento JL, Slater R, Barber R, Bopp L, Doney SC, Hirst AC, Kleypas J, Matear R, Mikolajewicz U, Monfray P, Soldatov V, Spall SA, Stouffer R. Response of ocean ecosystems to climate warming. *Glob Biogeochem Cycles.* 2004;18(3):GB3003.
- McClain CR. A decade of satellite ocean color observations. *Annu Rev Mar Sci.* 2009;1:19-42.
- Werdell PJ, Behrenfeld MJ, Bontempi PS et al. The Plankton, Aerosol, Cloud, ocean Ecosystem mission: Status, science, advances. *Bull Am Meteorol Soc.* 2019;100:1775-94.
- Моисеева НА, Чурилова ТЯ, Ефимова ТВ, Скороход ЕЮ, Артемьев ВА, Юшманова АВ. Концентрация и флуоресценция хлорофилла-*a* в Атлантическом секторе Антарктики. *Океанология.* 2023;63(4):618-27.
- Efimova T, Churilova T, Skorokhod E, Buchelnikova V, Buchelnikov A, Moiseeva N, Salyuk P, Stepanochkin I, Melnik A. Effect of water trophic status on bio-optical properties and productive character-

- istics of phytoplankton of the Black Sea coastal waters near Sevastopol. *Marine Biol Res.* 2023;19(2-3): 81-93.
13. Ефимова ТВ, Чурилова ТЯ, Моисеева НА, Скороход ЕЮ, Бучельников АС, Бучельникова ВА. Продукционные характеристики фитопланктона атлантического сектора Южного океана астрономическим летом 2020 года в поверхностном слое вод. *Вестник Керченского государственного морского технологического университета.* 2024;(3):7-19.
 14. Efimova T, Churilova T, Skorokhod E, Buchelnikov A, Moiseeva N. Phytoplankton photosynthetic parameters and primary production in some Arctic regions during the summer of 2020. *J Marine Syst.* 2025;248:104050.
 15. Xi H, Losa SN, Brotas V, Gomes M, Peeken I, Mangin A, Bracher A. Two-decade satellite monitoring of surface phytoplankton functional types in the Atlantic Ocean. *Sci Rep.* 2022;12:12345.
 16. Roy S, Sathyendranath S, Bouman H, Platt T. The global distribution of phytoplankton size spectrum and size classes from their light-absorption spectra derived from satellite data. *Remote Sens Environ.* 2013;139:185-97.
 17. Зенкевич ЛА. Фауна и биологическая продуктивность моря. Т. 1-2. М.; 1947-1951.
 18. Falkowski PG, Barber RT, Smetacek V. Biogeochemical controls and feedbacks on ocean primary production. *Science.* 1998;281(5374):200-6.
 19. Киселев ИА. Планктон морей и континентальных водоемов. Т. 1. Л.: Наука; 1969.
 20. Field CB, Behrenfeld MJ, Randerson JT, Falkowski P. Primary production of the biosphere: Integrating terrestrial and oceanic components. *Science.* 1998;281(5374):237-40.
 21. Минеева НМ. Эколого-физиологические аспекты формирования первичной продукции планктона водохранилищ Волги. Дисс...д.б.н. Борок; 2003.
 22. Lovenduski NS, Gruber N, Doney SC, Lima ID. Enhanced CO₂ outgassing in the Southern Ocean due to climate variability in the austral winter. *Nat Geosci.* 2007;449(7161):871-4.
 23. Георгиева ЛВ, Сенчикова ЛГ. Фитопланктон Черного моря: современное состояние и перспективы исследований. *Экология моря.* 1996;45:6-13.
 24. Bologa AS, Frangopol PT, Vedernikov VI, Stelmakh LV, Yunev OA, Yilmaz A, Oguz T. Distribution of planktonic primary production in the Black Sea. In: *Environmental Degradation of the Black Sea: Challenges and Remedies.* Dordrecht: Springer Netherlands; 1999. P. 131-45.
 25. Oguz T, Gilbert D. Abrupt transitions of the top-down controlled Black Sea pelagic ecosystem during 1960–2000: evidence for regime-shifts under strong fishery exploitation and nutrient enrichment modulated by climate-induced variations. *Deep Sea Res Pt I Oceanographic Res Papers.* 2007;54(2):220-42.
 26. Yunev O, Carstensen J, Stelmakh L, Belokopytov V, Suslin V. Temporal changes of phytoplankton biomass in the western Black Sea shelf waters: Evaluation by satellite data (1998–2018). *Estuarine Coastal Shelf Sci.* 2022;271:107865.
 27. Морозова-Водяницкая НВ. Фитопланктон Черного моря. I. Фитопланктон в районе г. Севастополя и общий обзор фитопланктона Черного моря. *Труды Севастопольской биологической станции АН СССР.* 1948;6:39-172.
 28. Стельмах ЛВ, Губанов ВИ, Бабич ИИ. Сезонные изменения скорости роста и лимитирование фитопланктона питательными веществами в прибрежных водах Черного моря в районе Севастополя. *Морской экологический журнал.* 2004;3(4):55-73.
 29. Orekhova NA, Varenik AV. Current hydrochemical regime of the Sevastopol Bay. *Phys Oceanogr.* 2018;25(2):124-35.
 30. Stelmakh L, Kovrigina N, Gorbunova T. Phytoplankton adaptation strategies under the influence of climatic changes and anthropogenic pressure on the Black Sea coastal ecosystems on the example Sevastopol Bay. In: *9th International Symposium of Ecologists of Montenegro – ISEM9.* Podgorica: Institute for Biodiversity and Ecology; 2020. P. 29.
 31. Мансурова ИМ, Стельмах ЛВ, Ковригина НП, Бабич ИИ. Сезонная динамика фитопланктона Севастопольской бухты (Черное море) в условиях климатических изменений и антропогенного воздействия. В кн.: *Биология водных экосистем в XXI веке: факты, гипотезы, тенденции.* Ярославль: Филигрань; 2021. С. 131.
 32. Stelmakh L, Kovrigina N, Gorbunova T. Phytoplankton seasonal dynamics under conditions of climate change and anthropogenic pollution in the western coastal waters of the Black Sea (Sevastopol Region). *J Marine Sci Engin.* 2023;11(3):569 (14 p.).
 33. Поликарпов ИГ, Сабурова МА, Манжос ЛА, Павловская НА, Гаврилова НА. Биологическое разнообразие микропланктона прибрежной зоны Черного моря в районе Севастополя (2001–2003 гг.). В кн.: *Еремеев ВН, Гаевская АВ, ред. Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор).* Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика; 2003. С. 16-43.
 34. Сеничева МИ. Сезонная динамика численности, биомассы и продукции фитопланкто-

- на Севастопольской бухты. Экология моря. 1980;(1):3-11.
35. Финенко ЗЗ, Крупаткина ДК. Первичная продукция и размерная структура фитопланктона в зимне-весенний период. В кн.: Планктон Черного моря; 1993. С. 74-92.
 36. Финенко ЗЗ, Стельмах ЛВ, Мансурова ИМ, Георгиева ЕЮ, Цилинский ВС. Сезонная динамика структурных и функциональных показателей фитопланктонного сообщества в Севастопольской бухте. Системы контроля окружающей среды. 2017;9(29):73-82.
 37. Hallegraeff GM. A review of harmful algal blooms and their apparent global increase. *Phycologia*. 1993;32(2):79-99.
 38. Smayda TJ. Harmful algal blooms: their eco-physiology and general relevance to phytoplankton blooms in coastal waters. *Hydrobiologia*. 1997;352(1-3):1-39.
 39. Скороход ЕЮ, Ефимова ТВ, Моисеева НА, Землянская ЕА, Чурилова ТЯ. Сравнение значений концентрации хлорофилла а, восстановленных по данным спектрорадиометра MODIS-Aqua, с результатами измерений в прибрежных водах Черного моря в районе Севастополя. *Морской биологический журнал*. 2019;4(4):53-61.
 40. Скороход ЕЮ, Чурилова ТЯ, Ефимова ТВ, Моисеева НА, Суслин ВВ. Биооптические характеристики прибрежных вод Черного моря вблизи Севастополя: оценка точности спутниковых продуктов, восстановленных по данным MODIS и VIIRS. *Морской гидрофизический журнал*. 2021;(2):233-46.
 41. Виноградов МЕ, Флинт МВ (ред.). Структура и продукционные характеристики планктонных сообществ Черного моря. Сборник научных трудов. Москва: Наука; 1989.
 42. Falkowski P. Ocean science: The power of plankton. *Nature*. 2012;483:17-20.
 43. Герасимов ИП. Научные основы современного мониторинга окружающей среды. *Известия АН СССР. Сер геогр.* 1975;(3):13-25.
 44. Levin SA, Grenfell B, Hastings A, Perelson AS. Mathematical and computational challenges in population biology and ecosystem science. *Science*. 2001;275:334-43.
 45. Гунькова АК, Тихонов СЮ, Курченко ВМ, Подкидышева ЮК, Поспелова НВ, Лишаев ВН, Кузнецов АВ. От баз данных к экспериментам на модели Кадыковского карьера. В кн.: Актуальные вопросы биологической физики и химии. БФФХ-2023: материалы XVIII международной научной конференции, г. Севастополь, 11-15 сентября 2023 г. Севастополь; 2023. С. 119-20.
 46. Савицкий МА, Кузнецов АВ. Фракционирование планктона с помощью последовательной фильтрации и построение пирамид биоразнообразия. *Актуальные вопросы биологической физики и химии*. 2023;8(1):99-110.
 47. Гладыш МА, Хавронюк ИС, Таран НА, Гунькова АК, Челядина НС, Железнова СН, Лишаев ВН, Стельмах ЛВ, Кузнецов АВ. Сравнение микропланктона возле базы Мокроусова и в Форосе (Крым): объединение данных из разных источников. В кн.: Актуальные вопросы биологической физики и химии. БФФХ-2023: материалы XVIII международной научной конференции, г. Севастополь, 11-15 сентября 2023 г. Севастополь; 2023. С. 118-9.
 48. Гладыш МА, Курченко ВМ, Подкидышева ЮК, Кузнецов АВ. Комплексное исследование Гераклейского полуострова: от метеорологических данных до влияния катастроф. В кн.: Актуальные вопросы биологической физики и химии. БФФХ-2024: материалы XIX международной научной конференции, г. Севастополь, 16-20 сентября 2024 г. Севастополь; 2024. С. 93-4.
 49. Козинцев АФ, Бобко НИ, Лишаев ВН, Кузнецов АВ, Аннинский БЕ. Минеральный состав поверхностных пород и многообразие микропланктона пресных водоемов в рекреационной зоне Севастополя. *Экосистемы*. 2025;(41):166-79.
 50. Legendre P, Legendre L. *Numerical Ecology*. Elsevier; 1998.
 51. Longhurst AR. *Ecological Geography of the Sea*. Academic Press; 1998.
 52. Прошкина-Лавренко АИ. Диатомовые водоросли планктона Черного моря. М.-Л.: АН СССР; 1955.
 53. Молло П, Нури А. *Планктон. Учебное пособие*. Севастополь; 2019.
 54. Денисенко ОС. Современное состояние гидробиологических сообществ прибрежных акваторий Черного моря Республики Крым и города Севастополя (Каркынчицкий залив, Каламитский залив, Севастопольская бухта, Феодосийский залив). *Научное обозрение. Биологические науки*. 2023;(1):10-17.
 55. Стельмах ЛВ, Ковригина НП, Мансурова ИМ, Бабич ИИ, Минина НВ. Реакция фитопланктонного сообщества прибрежных вод Черного моря на климатические изменения и антропогенное воздействие (регион Севастополя). В кн.: Актуальные проблемы изучения черноморских экосистем – 2020: тез. докл. Всерос. онлайн-конф., 19–22 октября 2020 г., Севастополь, Российская Федерация. Севастополь: ФИЦ ИнБЮМ; 2020. С. 85-6.

56. Irigoien X, Huisman J, Harris RP. Global biodiversity patterns of marine phytoplankton and zooplankton. *Nature*. 2004;429:881-4.
57. Turk D, Bruggeman J, Vichi M et al. Modelling plankton ecosystems at a global scale: formulation, implementation and validation of the plankton functional type component of the Ocean Carbon Cycle Model (OCCAM). *Geosci Model Develop*. 2011;4(1):117-41.
58. Fasham MJR, Ducklow HW, McKelvie SM. A nitrogen-based model of plankton dynamics in the oceanic mixed layer. *J Marine Res*. 2001;59(5):591-639.
59. Моисеева НА, Чурилова ТЯ, Скороход ЕЮ, Салюк ПА, Ефимова ТВ, Давыдова ДГ, Саушева АА, Самойлов МА. Связь концентрации хлорофилла-а с интенсивностью флуоресценции, регистрируемой погружным зондом в прибрежной акватории Камчатки. *Вестник Керченского государственного морского технологического университета*. 2024;(3):33-45.
60. Churilova TYa, Efimova TV, Moiseeva NA, Skorokhod EYu, Kalmykova DV, Sutorikhin IA, Kirillov VV. Comparison of bio-optical properties of optically complex waters with different trophic status. *Physi Oceanograph*. 2024;31(4):507-26.
61. Churilova T, Skorokhod E, Suslin V, Moiseeva N, Efimova T, Buchelnikov A. Assessment of the accuracy of Sentinel-3 OLCI L2 products retrieved by standard and regional algorithms for ecological monitoring of the Black Sea coastal and shelf waters. *Reg Stud Marine Sci*. 2024;79:103847.
62. Уфимцева МА, Кузнецов АВ. Экспресс-оценка размерных фракций планктона в акватории г. Севастополь зимой 2021–2022 гг.: модельные исследования. *Актуальные вопросы биологической физики и химии*. 2022;7(4):640-4.
63. Киселев ИА. Панцирные жгутиконосцы (Dinoflagellata) морей и пресных вод СССР. Определение по фауне СССР. Л.: Издательство Зоологического института АН СССР; 1950.
64. Мордухай-Болтовской ФД (ред.). Определитель беспозвоночных животных фауны Черного и Азовского морей. 3 тома. Киев: Киевская книжная фабрика; 1969.
65. Рябушко ЛИ. Микрофитобентос Черного моря. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика; 2013.
66. Murray JD. *Mathematical Biology*. Springer; 2002.
67. Langtangen HP. *A Primer on Scientific Programming with Python*. Springer; 2011.
68. Weinan E. *Principles of Multiscale Modeling*. Cambridge University Press; 2011.
69. Falconer K. *Fractal Geometry: Mathematical Foundations and Applications*. Wiley; 2003.
70. Seuront L. *Fractals and Multifractals in Ecology and Aquatic Science*. Boca Raton: CRC Press; 2009.
71. Colwell RK. Biodiversity: Concepts, Patterns and Measurement. In: Levin SA, ed. *The Princeton Guide to Ecology*. Princeton: Princeton University Press; 2009. P. 257-63.
72. Acevedo-Trejos E, Brandt G, Bruggeman J, Merico A. Mechanisms shaping size structure and functional diversity of phytoplankton communities in the ocean. *Sci Rep*. 2015;5:8918.
73. de Vargas C, Audic S, Henry N, et al. Ocean plankton. Eukaryotic plankton diversity in the sunlit ocean. *Science*. 2015;348:1261605.
74. Sommeria-Klein G, Watteaux R, Ibarbalz FM, Pierella Karlusich JJ, Iudicone D, Bowler C, Morlon H. Global drivers of eukaryotic plankton biogeography in the sunlit ocean. *Science*. 2021;374:594-9.
75. Бердников СВ, Селютин ВВ, Сурков ФА, Тютюнов ЮВ. Моделирование морских экосистем: опыт, современные подходы, направления развития (обзор). Часть 1. Сквозные модели. *Морской гидрофизический журнал*. 2022;38:105-22.
76. Chao A. Species richness estimation. In: Balakrishnan N, Read CB, Vidakovic B, eds. *Encyclopedia of Statistical Sciences*. New York: Wiley; 2005. P. 7909-16.
77. Xu S, Böttcher L, Chou T. Diversity in biology: definitions, quantification and models. *Phys Biol*. 2020;17:031001.
78. Финенко ЗЗ, Мансурова ИМ, Суслин ВВ. Динамика концентрации хлорофилла-а в Черном море по спутниковым измерениям. *Морской биологический журнал*. 2019;4(2):87-95.
79. Arhonditsis G, Karydis M, Tsirtsis G. Analysis of phytoplankton community structure using similarity indices: a new methodology for discriminating among eutrophication levels in coastal marine ecosystems. *Environ Manag*. 2003;31(5):619-32.
80. Lovejoy S, Schertzer D, Silas P. Multifractals and resolution dependence of remotely sensed data. *Geophys Res Lett*. 2001;28(10):1913-6.
81. Mitchell JG, Yamazaki H, Seuront L, Wolk F, Li H. Phytoplankton patch patterns: Seascape anatomy in a turbulent ocean. *J Marine Syst*. 2008;69(3-4):247-53.
82. Våge S, Thingstad TF. Fractal hypothesis of the pelagic microbial ecosystem – can simple ecological principles lead to self-similar complexity in the pelagic microbial food web? *Front Microbiol*. 2015;6:1357.
83. Halley JM, Hartley S, Kallimanis AS, Kunin WE, Lennon JJ, Sgardelis SP. Uses and abuses of frac-

- tal methodology in ecology. *Ecol Lett.* 2004;7(3): 254-71.
84. Израэль ЮА. Глобальная система наблюдений. Прогноз и оценка окружающей природной среды. Основы мониторинга. Метеорология и гидрология. 1974;(7):3-8.
 85. Siegel DA. Resource competition in a discrete environment. Why are plankton distributions paradoxical? *Limnol Oceanogr.* 1998;43:1133-46.
 86. Tett P. The ecology of plankton in Scottish coastal waters. *Proc Roy Soc Edinburgh Sec B.* 1992;100:27-54.
 87. Lotka AJ. *Elements of Physical Biology.* Baltimore: Williams & Wilkins; 1925.
 88. Volterra V. Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature.* 1926;118:558-60.
 89. Martinez ND. Artifacts or attributes? Effects of resolution on the Little Rock Lake food web. *Ecol Monogr.* 1991 61(4):367-92.
 90. Schroeder M. *Fractals, Chaos, Power Laws: Minutes from an Infinite Paradise.* New York: W.H. Freeman; 1991.
 91. Dunne JA. The Network Structure of Food Webs. In: Pascual M, Dunne JA (eds). *Ecological Networks: Linking Structure to Dynamics in Food Webs.* New York; 2005.
 92. Arai K, Derome R, Parrott L. Examining the potential effects of species aggregation on the network structure of food webs. *Bull Math Biol.* 2007;69(1):119-33.
 93. Белоусов БП. Периодически действующая реакция и ее механизм. Сборник рефератов по радиационной медицине. 1959;147:145.
 94. Zhabotinsky AM. Periodic processes of the oxidation of malonic acid in solution (study of the kinetics of Belousov's reaction). *Biophysics.* 1964;9:329-35.
 95. Cardinale BJ, Bennett DM, Nelson CE, Gross K. Does productivity drive diversity or vice versa? A test of the multivariate productivity-diversity hypothesis in streams. *Ecology.* 2009;90(5):1227-41.
 96. Mandelbrot BB. *The Fractal Geometry of Nature.* San Francisco: W.H. Freeman; 1982.
 97. Turcotte DL. *Fractals and Chaos in Geology and Geophysics.* Cambridge: Cambridge University Press; 1997.
 98. Record NR, Pershing AJ, Maps F. The paradox of the "paradox of the plankton". *ICES J Marine Sci.* 2014;71(2):236-40.
 2. Beklemishev KV. *Ekologiya i Biogeografiya Pelagialii.* [Ecology and Biogeography of the Pelagic Zone]. Moscow; 1969. (In Russ.)
 3. Cloern JE. Phytoplankton bloom dynamics in coastal ecosystems: A review with some general lessons from sustained investigation of San Francisco Bay, California. *Rev Geophys.* 1996;34(2):127-68.
 4. Ward BA, Dutkiewicz S, Follows MJ. Modelling spatial and temporal patterns in size-structured marine plankton communities: top-down and bottom-up controls. *J Plankton Res.* 2014;36(1):31-47.
 5. Vinogradov MYe. *Vertikalnoye Raspredeleniye Okeanicheskogo Planktona.* Moscow; 1968. (In Russ.)
 6. Margalef R. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanol Acta.* 1978;1(4):493-509.
 7. Falkowski P, Scholes RJ, Boyle E et al. The global carbon cycle: A test of our knowledge of earth as a system. *Science.* 2000;290(5490):291-6.
 8. Sarmiento JL, Slater R, Barber R, Bopp L, Doney SC, Hirst AC, Kleypas J, Matear R, Mikolajewicz U, Monfray P, Soldatov V, Spall SA, Stouffer R. Response of ocean ecosystems to climate warming. *Glob Biogeochem Cycles.* 2004;18(3):GB3003.
 9. McClain CR. A decade of satellite ocean color observations. *Annu Rev Mar Sci.* 2009;1:19-42.
 10. Werdell PJ, Behrenfeld MJ, Bontempi PS et al. The Plankton, Aerosol, Cloud, ocean Ecosystem mission: Status, science, advances. *Bull Am Meteorol Soc.* 2019;100:1775-94.
 11. Moiseeva NA, Churilova TYa, Efimova TV, Skorokhod EYu, Artemyev VA, Yushmanova AV. [Concentration and fluorescence of chlorophyll-a in The Atlantic sector of Antarctic]. *Okeanologiya.* 2023;63(4):618-27. (In Russ.)
 12. Efimova T, Churilova T, Skorokhod E, Buchelnikova V, Buchelnikov A, Moiseeva N, Salyuk P, Stepochkin I, Melnik A. Effect of water trophic status on bio-optical properties and productive characteristics of phytoplankton of the Black Sea coastal waters near Sevastopol. *Marine Biol Res.* 2023;19(2-3):81-93.
 13. Yefimova TV, Churilova TYa, Moiseyeva NA, Skorokhod EYu, Buchelnikov AS, Buchelnikova VA. [Production characteristics of phytoplankton in the Atlantic sector of the Southern Ocean during the astronomical summer of 2020 in the surface layer of waters]. *Vestnik Kerchenskogo Gosudarstvennogo Morskogo Tekhnologicheskogo Universiteta* 2024;(3):7-19. (In Russ.)
 14. Efimova T, Churilova T, Skorokhod E, Buchelnikov A, Moiseeva N. Phytoplankton photosynthetic parameters and primary production in some

Reference List

1. Hutchinson GE. The paradox of the plankton. *Am Nat.* 1961;95(882):137-45.

- Arctic regions during the summer of 2020. *J Marine Syst.* 2025;248:104050.
15. Xi H, Losa SN, Brotas V, Gomes M, Peeken I, Mangin A, Bracher A. Two-decade satellite monitoring of surface phytoplankton functional types in the Atlantic Ocean. *Sci Rep.* 2022;12:12345.
 16. Roy S, Sathyendranath S, Bouman H, Platt T. The global distribution of phytoplankton size spectrum and size classes from their light-absorption spectra derived from satellite data. *Remote Sens Environ.* 2013;139:185-97.
 17. Zenkevich LA. Fauna i Biologicheskaya Produktivnost Moria. [Fauna and Biological Productivity of the Sea Vol. 1-2]. Moscow; 1947-1951. (In Russ.)
 18. Falkowski PG, Barber RT, Smetacek V. Biogeochemical controls and feedbacks on ocean primary production. *Science.* 1998;281(5374):200-6.
 19. Kiselev IA. Plankton Morey i Kontinentalnykh Vodoyomov. [Plankton of Seas and Continental Water Bodies]. Leningrad: Nauka; 1969. (In Russ.)
 20. Field CB, Behrenfeld MJ, Randerson JT, Falkowski P. Primary production of the biosphere: Integrating terrestrial and oceanic components. *Science.* 1998;281(5374):237-40.
 21. Mineyeva NM. Ekologo-Fiziologicheskie Aspekty Formirovaniya Pervichnoy Produktivnosti Planktona Vodokhranilishch Volgi. [Ecological and Physiological Aspects of Primary Production of Plankton in the Reservoirs of Volga]. PhD Dissertation. Borok; 2003. (In Russ.)
 22. Lovenduski NS, Gruber N, Doney SC, Lima ID. Enhanced CO₂ outgassing in the Southern Ocean due to climate variability in the austral winter. *Nat Geosci.* 2007;449(7161):871-4.
 23. Georgiyeva LV, Senichkina LG. [Phytoplankton of the Black Sea: current state and research prospects]. *Ekologiya morya.* 1996;45:6-13. (In Russ.)
 24. Bologna AS, Frangopol PT, Vedernikov VI, Stelmakh LV, Yunev OA, Yilmaz A, Oguz T. Distribution of planktonic primary production in the Black Sea. In: *Environmental Degradation of the Black Sea: Challenges and Remedies.* Dordrecht: Springer Netherlands; 1999. P. 131-45.
 25. Oguz T, Gilbert D. Abrupt transitions of the top-down controlled Black Sea pelagic ecosystem during 1960-2000: evidence for regime-shifts under strong fishery exploitation and nutrient enrichment modulated by climate-induced variations. *Deep Sea Res Pt I Oceanographic Res Papers.* 2007;54(2):220-42.
 26. Yunev O, Carstensen J, Stelmakh L, Belokopytov V, Suslin V. Temporal changes of phytoplankton biomass in the western Black Sea shelf waters: Evaluation by satellite data (1998-2018). *Estuarine Coastal Shelf Sci.* 2022;271:107865.
 27. Morozova-Vodyanitskaya NV. [Phytoplankton of the Black Sea. I. Phytoplankton in the vicinity of Sevastopol and a general review of the phytoplankton of the Black Sea]. *Trudy Sevastopolskoy Biologicheskoy Stantsii AN SSSR* 1948;6:39-172. (In Russ.)
 28. Stelmakh LV, Gubanov VI, Babich II. [Seasonal dynamics of growth rates and nutrient limitation of phytoplankton in the coastal waters of the Black Sea in vicinity of Sevastopol]. *Morskoy Ekologicheskiy Zhurnal* 2004;3(4):55-73. (In Russ.)
 29. Orekhova NA, Varenik AV. Current hydrochemical regime of the Sevastopol Bay. *Phys Oceanogr.* 2018;25(2):124-35.
 30. Stelmakh L, Kovrigina N, Gorbunova T. Phytoplankton adaptation strategies under the influence of climatic changes and anthropogenic pressure on the Black Sea coastal ecosystems on the example Sevastopol Bay. In: *9th International Symposium of Ecologists of Montenegro – ISEM9.* Podgorica: Institute for Biodiversity and Ecology, 2020. P. 29.
 31. Mansurova IM, Stelmakh LV, Kovrigina NP, Babich II. [Seasonal dynamics of phytoplankton in Sevastopol Bay (Black Sea) under the influence of climate change and anthropogenic impact]. In: *Biologiya Vodnykh Ekosistem v XXI Veke: Fakti, Gipotezy, Tendentsii.* Yaroslavl: Filigran; 2021. P. 131. (In Russ.)
 32. Stelmakh L, Kovrigina N, Gorbunova T. Phytoplankton seasonal dynamics under conditions of climate change and anthropogenic pollution in the western coastal waters of the Black Sea (Sevastopol Region). *J Marine Sci Engin.* 2023;11(3):569.
 33. Polikarpov IG, Saburova MA, Manzhos LA, Pavlovskaya NA, GavriloVA NA. [Biodiversity of microplankton in the coastal zone of the Black Sea in Sevastopol vicinity (2001–2003)]. In: *Eremeyv V.N., Gaevskaya A.V., eds. Sovremennoe Sostoyanie Bioraznoobraziya Priberezhnykh vod Kryma (Chernomorskiy Sektor).* Sevastopol: EKO-SI-Gidrofizika; 2003. P. 16-43. (In Russ.)
 34. Senicheva MI. [Seasonal dynamics of the number, biomass and productivity of phytoplankton in Sevastopol Bay]. *Ekologiya Moria.* 1980;(1):3-11. (In Russ.)
 35. Finenko ZZ, Krupatkin DK. [Primary production and size structure of phytoplankton in the winter-spring period]. In: *Plankton Chornogo Moria. [Plankton of the Black Sea];* 1993. P. 74-92. (In Russ.)
 36. Finenko ZZ, Stelmakh LV, Mansurova IM, Georgiyeva EYu, Tsilinsky VS. [Seasonal dynamics of structural and functional characteristics of phytoplankton community in Sevastopol Bay]. *Sistemy Kontrolia Okruzhayushchey Sredy.* 2017;9(29):73-82. (In Russ.)

37. Hallegraeff GM. A review of harmful algal blooms and their apparent global increase. *Phycologia*. 1993;32(2):79-99.
38. Smayda TJ. Harmful algal blooms: their eco-physiology and general relevance to phytoplankton blooms in coastal waters. *Hydrobiologia*. 1997;352(1-3):1-39.
39. Skorokhod EYu, Efimova TV, Moiseeva NA, Zemlyanskaya EA, Churilova TYa. [Comparison of chlorophyll-a concentrations restored from MODIS-Aqua spectroradiometer data with measurement results in the coastal waters of the Black Sea in the vicinity of Sevastopol]. *Morskoy Biologicheskii Zhurnal*. 2019;4(4):53-61. (In Russ.)
40. Skorokhod EYu, Churilova TYa, Efimova TV, Moiseeva NA, Suslin VV. [Bio-optical characteristics of the coastal waters of the Black Sea near Sevastopol: assessment of the accuracy of satellite products restored from MODIS and VIIRS data]. *Morskoy Gidrofizicheskiy Zhurnal*. 2021;(2):233-46. (In Russ.)
41. Vinogradov ME, Flint MV, eds. *Struktura i Produktionnye Kharakteristiki Planktonnykh Soobshchestv Chernogo Moria*. [Structural and Productional Characteristics of Plankton Communities of the Black Sea]. Moscow; 1968. (In Russ.)
42. Falkowski P. Ocean science: The power of plankton. *Nature*. 2012;483:17-20.
43. Gerasimov IP. [Scientific basis of modern environmental monitoring]. *Izvestiya AN SSSR Seriya Geografiya*. 1975;(3):13-25. (In Russ.)
44. Levin SA, Grenfell B, Hastings A, Perelson AS. Mathematical and computational challenges in population biology and ecosystem science. *Science*. 2001;275:334-43.
45. Gun'kova AK, Tikhonov SYu, Kurchenko VM, Pokkidysheva YuK, Pospalova NV, Lishayev VN, Kuznetsov AV. [From databases to experiments using Kadykovskiy open pit as a model]. In: *Aktualnye Voprosy Biologicheskoy Fiziki i Khimii*. Sevastopol; 2023. P. 119-20. (In Russ.)
46. Savitsky MA, Kuznetsov AV. [Fractionation of plankton by sequential filtration and construction of biodiversity pyramids]. *Aktualnye Voprosy Biologicheskoy Fiziki i Khimii*. 2023;8(1):99-110. (In Russ.)
47. Gladyshev MA, Khavroniuk IS, Taran NA, Gunkova AK, Cheliadina NS, Zheleznova SN, Lishayev VN, Stelmakh LV, Kuznetsov AV. [Comparison of microplankton near Mokrousov Base and in Foros (Crimea): combining data from different sources]. In: *Aktualnye Voprosy Biologicheskoy Fiziki i Khimii*. Sevastopol; 2023. P. 118-9. (In Russ.)
48. Gladyshev MA, Kurchenko VM, Podkidysheva YK, Kuznetsov AV. [Comprehensive study of the Heraclea Peninsula: from meteorological data to the impact of disasters]. In: *Aktualnye Voprosy Biologicheskoy Fiziki i Khimii*. Sevastopol; 2024. P. 93-4. (In Russ.)
49. Kozintsev AF, Bobko NI, Lishayev VN, Kuznetsov AV, Anninsky BYe. [Mineral composition of surface rocks and diversity of microplankton in fresh water bodies of the recreational zone of Sevastopol]. *Ekosistemy*. 2025;(41):166-79. (In Russ.)
50. Legendre P, Legendre L. *Numerical Ecology*. Elsevier; 1998.
51. Longhurst AR. *Ecological Geography of the Sea*. Academic Press; 1998.
52. Proshkina-Lavrenko AI. *Diatomovye Vodorosli Planktona Chornogo Moria*. [Diatom Algae of Black Sea Plankton]. Moscow-Leningrad: AN SSSR; 1955. (In Russ.)
53. Mollo P., Nuri A. *Plankton Uchebnoye Posobiye*. Sevastopol; 2019. (In Russ.)
54. Denisenko OS. [Current state of hydrobiological communities in the coastal waters of the Black Sea of the Republic of Crimea and the city of Sevastopol (Karkynchitskiy Bay, Kalamitkiy Bay, Sevastopol Bay, Feodosiyskiy Bay)]. *Nauchnoye Obozreniye Biologicheskoye Nauki* 2023;(1):10-7. (In Russ.)
55. Stelmakh LV, Kovrigina NP, Mansurova IM, Babich II, Minina NV. [Response of the phytoplankton community of the coastal waters of the Black Sea to climate change and anthropogenic impact (Sevastopol region)]. In: *Aktualnye Problemy Izucheniya Chernomorskikh Ekosistem Sevastopol: FIC InBYUM*; 2020. P. 85-6. (In Russ.)
56. Irigoien X, Huisman J, Harris RP. Global biodiversity patterns of marine phytoplankton and zooplankton. *Nature*. 2004;429:881-4.
57. Turk D, Bruggeman J, Vichi M et al. Modelling plankton ecosystems at a global scale: formulation, implementation and validation of the plankton functional type component of the Ocean Carbon Cycle Model (OCCAM). *Geosci Model Develop*. 2011;4(1):117-41.
58. Fasham MJR, Ducklow HW, McKelvie SM. A nitrogen-based model of plankton dynamics in the oceanic mixed layer. *J Marine Res*. 2001;59(5):591-639.
59. Moiseeva NA, Churilova TYa, Skorokhod EYu, Saliuk PA, Efimova TV, Davydova DG, Sausheva AA, Samoylov MA. [The relation between chlorophyll-a concentration and the intensity of fluorescence measured with a submersible probe in the coastal waters of Kamchatka]. *Vestnik Kherchenskogo Gosudarstvennogo Morskogo Tekhnologicheskogo Universiteta* 2024;(3):33-45. (In Russ.)

60. Churilova TYa, Efimova TV, Moiseeva NA, Skorokhod EYu, Kalmykova DV, Sutorikhin IA, Kirillov VV. Comparison of bio-optical properties of optically complex waters with different trophic status. *Phys Oceanograph*. 2024;31(4):507-26.
61. Churilova T, Skorokhod E, Suslin V, Moiseeva N, Efimova T, Buchelnikov A. Assessment of the accuracy of Sentinel-3 OLCI L2 products retrieved by standard and regional algorithms for ecological monitoring of the Black Sea coastal and shelf waters. *Reg Stud Marine Sci*. 2024;79:103847.
62. Ufimtseva MA, Kuznetsov AV. [Express assessment of plankton size fractions in the waters of Sevastopol in winter 2021-2022: modeling studies]. *Aktualnye Voprosy Biologicheskoy Fiziki i Khimii*. 2022;7(4):640-4. (In Russ.)
63. Kiselev IA. *Pantsernye Zhgutikonostsy (Dinoflagellata) Morey i Presnykh Vod SSSR. [Dinoflagellates (Dinoflagellata) of Seas and Fresh Waters of the USSR]*. Leningrad: Izdatelstvo Zoologicheskogo Instituta AN SSSR; 1950. (In Russ.)
64. Mordukhay-Boltovskoy FD (ed.). *Opredelitel Bespozvonochnykh Zhivotnykh Fauny Chornogo i Azovskogo Morey. [Guide to Invertebrates of the Black and Azov Seas]*. Kiev: Kievskaya Knizhnaya Fabrika; 1969. (In Russ.)
65. Riabushko LI. *Mikrofitobentos Chornogo Moria. [Microphytobenthos of the Black Sea]*. Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika; 2013. (In Russ.)
66. Murray JD. *Mathematical Biology*. Springer; 2002.
67. Langtangen HP. *A Primer on Scientific Programming with Python*. Springer; 2011.
68. Weinan E. *Principles of Multiscale Modeling*. Cambridge University Press; 2011.
69. Falconer K. *Fractal Geometry: Mathematical Foundations and Applications*. Wiley; 2003.
70. Seuront L. *Fractals and Multifractals in Ecology and Aquatic Science*. Boca Raton: CRC Press; 2009.
71. Colwell RK. Biodiversity: Concepts, Patterns and Measurement. In: Levin SA, ed. *The Princeton Guide to Ecology*. Princeton: Princeton University Press; 2009. P. 257-63.
72. Acevedo-Trejos E, Brandt G, Bruggeman J, Merico A. Mechanisms shaping size structure and functional diversity of phytoplankton communities in the ocean. *Sci Rep*. 2015;5:8918.
73. de Vargas C, Audic S, Henry N et al. Ocean plankton. Eukaryotic plankton diversity in the sunlit ocean. *Science*. 2015;348:1261605.
74. Sommeria-Klein G, Watteaux R, Ibarbalz FM, Pierella Karlusich JJ, Iudicone D, Bowler C, Morlon H. Global drivers of eukaryotic plankton biogeography in the sunlit ocean. *Science*. 2021;374:594-9.
75. Berdnikov SV, Seliutin VV, Surkov FA, Tiutiunov YV. [Modeling of marine ecosystems: experience, modern approaches, and directions of development (a review). Part 1. Integrated models]. *Morskoy Gidrofizicheskiy Zhurnal*. 2022;38:105-22. (In Russ.)
76. Chao A. Species richness estimation. In: Balakrishnan N, Read CB, Vidakovic B, eds. *Encyclopedia of Statistical Sciences*. New York: Wiley; 2005. P. 7909-16.
77. Xu S, Böttcher L, Chou T. Diversity in biology: definitions, quantification and models. *Phys Biol*. 2020;17:031001.
78. Finenko ZZ, Mansurova IM, Suslin VV. [Dynamics of chlorophyll-a concentration in the Black Sea according to satellite measurements]. *Morskoy Biologicheskii Zhurnal*. 2019;4(2):87-95. (In Russ.)
79. Arhonditsis G, Karydis M, Tsirtsis G. Analysis of phytoplankton community structure using similarity indices: a new methodology for discriminating among eutrophication levels in coastal marine ecosystems. *Environ Manag*. 2003;31(5):619-32.
80. Lovejoy S, Schertzer D, Silas P. Multifractals and resolution dependence of remotely sensed data. *Geophys Res Lett*. 2001;28(10):1913-6.
81. Mitchell JG, Yamazaki H, Seuront L, Wolk F, Li H. Phytoplankton patch patterns: Seascape anatomy in a turbulent ocean. *J Marine Syst*. 2008;69(3-4):247-53.
82. Våge S, Thingstad TF. Fractal hypothesis of the pelagic microbial ecosystem – can simple ecological principles lead to self-similar complexity in the pelagic microbial food web? *Front Microbiol*. 2015;6:1357.
83. Halley JM, Hartley S, Kallimanis AS, Kunin WE, Lennon JJ, Sgardelis SP. Uses and abuses of fractal methodology in ecology. *Ecol Lett*. 2004;7(3):254-71.
84. Izrael YuA. [Global monitoring system. Forecast and assessment of the natural environment. Basics of Monitoring]. *Meteorologiya i Gidrologiya*. 1974;(7):3-8. (In Russ.)
85. Siegel DA. Resource competition in a discrete environment. Why are plankton distributions paradoxical? *Limnol Oceanogr*. 1998;43:1133-46.
86. Tett P. The ecology of plankton in Scottish coastal waters. *Proc Roy Soc Edinburgh Sec B*. 1992;100:27-54.
87. Lotka AJ. *Elements of Physical Biology*. Baltimore: Williams & Wilkins; 1925.
88. Volterra V. Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature*. 1926;118:558-60.
89. Martinez ND. Artifacts or attributes? Effects of resolution on the Little Rock Lake food web. *Ecol Monogr*. 1991 61(4):367-92.

90. Schroeder M. *Fractals, Chaos, Power Laws: Minutes from an Infinite Paradise*. New York: W.H. Freeman; 1991.
91. Dunne JA. *The Network Structure of Food Webs*. In: Pascual M, Dunne JA (eds). *Ecological Networks: Linking Structure to Dynamics in Food Webs*. New York; 2005.
92. Arie K, Derome R, Parrott L. Examining the potential effects of species aggregation on the network structure of food webs. *Bull Math Biol*. 2007;69(1):119-33.
93. Belousov BP. [Periodically acting reaction and its mechanism]. In: *Sbornik Referatov po Radiatsionnoy Meditsine*. 1959;147:145. (In Russ.)
94. Zhabotinsky AM. Periodic processes of the oxidation of malonic acid in solution (study of the kinetics of Belousov's reaction). *Biophysics*. 1964;9:329-35.
95. Cardinale BJ, Bennett DM, Nelson CE, Gross K. Does productivity drive diversity or vice versa? A test of the multivariate productivity-diversity hypothesis in streams. *Ecology*. 2009;90(5):1227-41.
96. Mandelbrot BB. *The Fractal Geometry of Nature*. San Francisco: W.H. Freeman; 1982.
97. Turcotte DL. *Fractals and Chaos in Geology and Geophysics*. Cambridge: Cambridge University Press; 1997.
98. Record NR, Pershing AJ, Maps F. The paradox of the «paradox of the plankton». *ICES J Marine Sci*. 2014;71(2):236-40.

