Гравитационный углеродный насос в северо-восточной части Чёрного моря. Подходы и решения А.А. Целентис*, А.В. Федоров

Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Геленджик, Россия Эл. noчта: *al.tselentis@gmail.com
Статья поступила в редакцию 17.08.2025; принята к печати 14.10.2025

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

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

Gravitational carbon pump in the northeastern part of the Black Sea. Approaches and solutions Aleksandr A. Tselentis, Alexey V. Fedorov

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

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

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

Введение

Функционирование биологического углеродного насоса (БУН), который осуществляет захват атмосферного углерода и перенос его в глубокие слои океана, является принципиальным для формирования климата [28, 35]. Считается, что в индустриальную эпоху климатические сдвиги связаны с повышением уровня углекислого газа в атмосфере [12,13], в первую очередь из-за сжигания ископаемого топлива. Основным механизмом снижения концентрации углекислого газа в атмосфере является его связывание в реакциях фотосинтеза с образованием органического вещества, и этот процесс лежит в основе органической помпы. Кроме того, растворенный в воде углекислый газ может связываться в реакциях образования кальцита, и этот биологический процесс определяет функционирование карбонатной помпы.

В океане основную роль в функционировании органической номпы играют диатомовые водоросли [33], которые формируют до 40% первичной продукции. Работу карбонатной помпы в океане более чем на 50% определяют кокколитофориды [21, 26], которые обладают свойством формировать оболочку клетки из кальцитовых пластин – кокколит. Основным видом кокколитофорид в океане является *Emiliania huxleyi*, которая образует обширные цветения, обычно тяготеющие к высоким широтам [15, 25, 34]. Вывод связанного углерода как в органической, так и неорганической форме из эвфотической зоны в глубокие слои осуществляется с помощью трех основных механизмов переноса углерода [10, 11, 18, 27]. Первый механизм переноса основан на гравитационном осаждении частиц органического вещества за счет разницы в удельной плотности [27]. Он получил название гравитационного насоса. В последнее время выделяется дополнительно еще несколько процессов переноса углерода из эвфотического слоя в глубокие слои. Они относятся к механизмам активного переноса [10]. Среди них выделяют три чисто физических способа переноса и два биологических [10, 11, 18]. Есть оценки вклада каждого из этих механизмов переноса углерода в общий глобальный экспорт углерода: гравитационный насос экспортирует 70%, на остальные приходится 30% [23].

В Черном море биологический углеродный насос представлен как органической, так и карбонатной помпами [4], которые сменяют друг друга в сезонной динамике. Органическая помпа включает мелких

диатомей, доминирующих весной, и крупных диатомей, образующих цветение летом и осенью. Карбонатная помпа функционирует в конце весны и начале лета за счет цветения кокколитофориды Emiliania huxleyi.

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

Материалы и методы

В качестве объектов исследования выступали клетки доминирующих видов фитопланктона и частицы морского снега северо-восточной части Черного моря. Точка отбора проб находилась у окончания причала Южного отделения Института океанологии РАН в Голубой бухте (г. Геленджик). Отбор, фиксация и концентрирование проб, а также все процедуры по подсчету, идентификации и обработке результатов были выполнены, согласно методам принятым в ИО РАН [32]. Идентификация видов была основана на морфологии клеток [7, 8] с использованием следующих справочных изданий: Tomas [7], Throndsen et al. [8], а также электронных баз данных Algae Base [14] и World Register of Marine Species [38]. Скорость оседания частицы рассчитывалась при помощи формулы Стокса для силы сопротивления поступательно движущегося шара в жидкостях при малых значениях числа Рейнольдса:

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

радиус частицы, м; μ – вязкость среды, Па•с; w – скорость движения частицы, м/с.

Результаты

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

Размеры и формы клеток фитопланктона составляющих органическую и карбонатную помпы северо-восточной части Черного моря разнообразны. Мелкие диатомовые представляют собой виды пеннатных и центрических водорослей, таких как Pseudo-nitzschia (рис.1), Skeletonema costatum (рис. 2) и мелкие виды Chaetoceros.

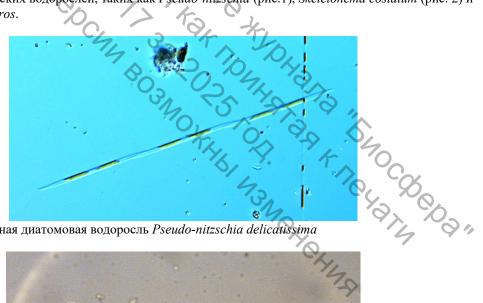


Рис. 1. Мелкая пеннатная диатомовая водоросль Pseudo-nitzschia delicatissima

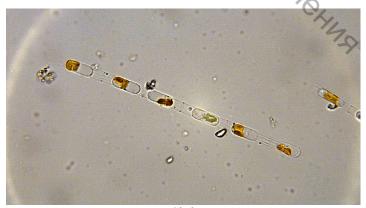


Рис. 2. Мелкая центрическая диатомовая водоросль Skeletonema costatum

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



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

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



Рис. 4. Крупная центрическая диатомовая водоросль *Pseudosolenia calcar-avis*. Проба из Голубой бухты $21.08.2024 \, \Gamma$.

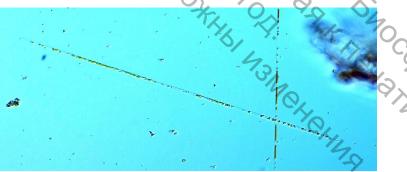


Рис. 5. Диатомовая водоросль *Proboscia alata*. Проба из Голубой бухты 27.02.2023.

Морской снег.

70 KOD

Морской снег — это разнообразные по форме и размерам взвешенные в воде частицы, видимые невооруженным. В процессе жизнедеятельности и после гибели клетки фитопланктона выделяют в окружающую среду различные полимерные органические вещества. Эти вещества помогают отдельным клеткам и другим взвешенным частицам образовывать мосты при столкновении друг с другом. Сталкивающиеся частицы, ударяясь о другие такие же частицы слипаются и увеличиваются в размерах. В зависимости от турбулентных характеристик среды такие частицы могут распадаться на более мелкие, или слипаться вновь, иногда образуя волокна до нескольких сантиметров в длину [36].

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

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

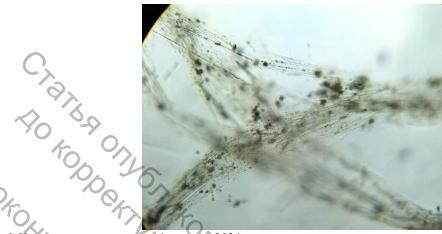


Рис.6. Частица морского снега 1 августа 2024 года из поверхностного слоя на станции над глубиной 500 м при увеличении 100х.



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

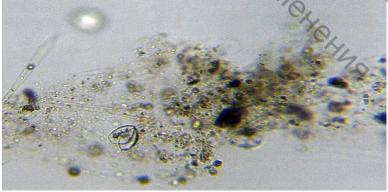


Рис.8. Частица морского снега 21 августа 2024 года из поверхностного слоя в Геленджикской бухте при увеличении 200х. На фото видны включения мелких частиц, створок динофлагеллят Porocentrum micans и Prorocentrum cordatum, домик инфузории.

Ввиду разнообразия форм оседающих частиц встает необходимость использовать такие допущения, как эквивалентный сферический диаметр (ESD). В большинстве задач моделирования выбор ESD является универсальным; при этом необходимо учитывать, что процессы колонизации частицы бактериями, а следовательно, и реминерализация в значительной степени связаны с формой и структурой частицы, что в свою очередь влияет на скорость оседания. Так например, частицы сферической формы с плотной структурой как правило колонизируются бактериями по поверхности, в то время как у частиц, имеющих неправильную форму и рыхлую структуру, колонизация может протекать по всему объему [24]. Таким образом, для получения простой прогностической модели, удовлетворительно описывающей процессы гравитационного оседания частиц, необходимо учитывать плотность и ESD частицы. Из допусков необходимо отметить Стоксовую скорость оседания частиц и отсутствие взаимодействия между частицами. Преимуществом такой модели является возможность получить аналитическое решение.

Скорость оседания частицы

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

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

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

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

и− вязкость среды, Па•с;

w – скорость движения частиц, м/с;

 ρ_r – плотность среды, кг/м³;

 ρ – плотность частицы, кг/м³;

g – ускорение свободного падения, м/с²;

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

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

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

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

$$w = \frac{0.079g'L^2}{v} \cdot \left(\frac{L}{d}\right)^{1.664} g' = g \cdot \frac{(\rho - \rho_r)}{\rho_r} , \qquad (4)$$

где: L– длина цилиндра, м; v – кинематическая вязкость среды, м²/с;

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

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

меньше, чем два.

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

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

Для сравнения были проведены расчеты скорости оседания цианобактерии рода *Synechococcus* – основной доминанты фитопланктона в олиготрофных тропических водах [29].

Оценки скорости оседания

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

Табл. 1. Скорость оседания сферических клеток кокколитофориды Emilianiahuxleyi, динофлагелляты Scrippsiella acuminata и цианобактерии Synechococcus spp.

	Transmitted to the second seco													
	Emiliania huxleyi			Scripsiella acuminata			Synechococcus	Частица*						
				(trochoidea)				морского снега						
d, mkm	4	7	10	15	20	30	1	100						
ρ , kg/m ³	1100	1300	1500	1200	1200	1200	1200	1187,5						
w, м/сут	0,06	0,7	2,28	1,96	3,5	7,83	0,009	80						
Время удержания, сутки	833,3	71,4	21,9	25,5	14,2	6,4	5555	0,6						

^{*} Частица морского снега представляла собой сферу, предельного диаметра, для которой применим закон Стокса. Плотность частицы была представлена в виде процентного соотношения составляющих ее компонент: органика -85% с плотностью $1100~{\rm kr/m^3}$, минералы -10% с плотностью $2000~{\rm kr/m^3}$ и транспарентные экзополимерные частицы -5% с плотностью $1050~{\rm kr/m^3}$ соответственно.

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

Скорость оседания клеток для частиц цилиндрической формы

Табл. 2.

0, 10 2	Pseud	do-nitzschie	a spp.	Pseudosolenia calcar-avis			
L, mkm	0	70		500			
<i>d</i> , мкм	(I)	6 3	5	10	15	30	
ρ , $\kappa \Gamma/M^3$	1100	1100	1100	1030	1030	1030	
w, м/сут	0,02	0,15	0,34	0,39	0,77	2,47	
Время удержания, сут	2500	333	147	128,2	64,9	20,2	

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

Обсуждение

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

Органическая помпа, функционирующая весной, демонстрирует очень низкие скорости оседания и, соответственно, длительное время удержания клеток в эвфотическом слое. Из этого следует, что существует высокая вероятность поглощения клеток видами более высокого трофического уровня. Часть биомассы клеток уходит на рост и поддержание этих видов, вторая часть в виде непереваренных остатков выводится в виде фекальных пеллет, объем которых зависит от соотношения усвоенной и потребленной пищи то есть от усвояемости (см. Общие основы изучения водных экосистем) [1]. Таким образом, органическая помпа, функционирующая весной, проводит трансформацию произведенного органического вещества и его переупаковку [6].

Существующая парадигма биологического углеродного насоса [30] говорит о том, что основная масса органического вещества за год производится именно в период весеннего цветения, другими словами, в период функционирования органической помпы, основанной на мелкоклеточных диатомеях. Наши расчеты согласуются с предположением, что основная часть продукции органической помпы идет на переработку органического вещества, в результате которой происходит переупаковка в иную морфологическую форму, которая имеет более высокую скорость оседания.

Скорость оседания кокколитофорид также низка, и время удержания их в эвфотическом слое достаточно длительное, чтобы частицы могли быть подверженны переработке. Наличие кокколит повышает скорость оседания клеток, но не настолько, чтобы снизить время удержания до тех значений, которые необходимы для быстрого оседания клеток. Клетки кокколитофорид интенсивно потребляются представителями более высокого трофического уровня. В частности, показано интенсивное поедание этих клеток динофлагеллятами вида Noctiluca scintillans [2]. Существует так называемая баластная гипотеза [9], согласно которой баластные элементы, такие как кокколиты, повышают скорость оседания органического вещества. Наши расчеты показывают, что действительно скорость оседания отдельных клеток увеличивается, но не настолько, чтобы существенно снизить время удержания в эвфотическом слое. Таким образом, продукты функционирования карбонатной помпы практически полностью перерабатываются в эвфотическом слое. Возможно, что кокколиты в случае отсутствия растворения существенно повысят плотность фекальных пеллет и, как следствие, повысят скорость оседания.

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

В первую половину года функционируют органическая и карбонатная помпы, основанные на мелкоклеточном фитопланктоне, который потребляется мелкоразмерной фракцией зоопланктона, включающей крупные динофлагелляты, инфузории и мелкий зоопланктон [30]. Эти данные не противоречат гипотезе, соглаено которой мелкий фитопланктон практически полностью перерабатывается в эвфотической зоне [19, 20] и не участвует в процессе переноса органического углерода за пределы эвфотической зоны. Таким образом, биологический углеродный насос в первую половину года не экспортирует клетки фитопланктона, а производит их переупаковку в более крупные морфологические формы.

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

Наши расчеты показывают, что органическая помпа, основанная на цианобактериях, является помпой с низким экспортным потенциалом: выводятся только продукты, переупакованные представителями более высоких трофических уровней. Здесь формируются относительно длинные пищевые цепи, характеризуются меньшим экспортом углерода [22].

Скорость оседания динофлагеллят велика, и поэтому необходимым условием их закрепления в

Скорость оседания динофлагеллят велика, и поэтому необходимым условием их закрепления и эвфотической зоне является движение клеток. В процессе эволюции возникли различные механизмы, позволяющие эффективно препятствовать их гравитационному оседанию [16].

Выволы

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

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

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

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

Таким образом, исследование убедительно подтверждает гипотезу, согласно которой, основной вклад в гравитационный углеродный насос северо-восточной части Черного моря вносят крупные диатомеи

летне-осеннего периода, тогда как весенние мелкоклеточные диатомеи и кокколитофориды задерживаются в эвфотическом слое, участвуя преимущественно в переработке и переупаковке органического вещества.

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

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

ЛИТЕРАТУРА

- 1. Алимов АФ, Галковская ГА, Винберг ГГ и соавт. Общие основы изучения водных экосистем. Ленинград: Наука; 1979.
- 2. Дриц АВ. Трофические взаимодействия в планктонных сообществах Чёрного моря. Океанология. 2013;53(5):720-31. DOI: 10.1134/S0001437013050041
- 3. Кубряков АА, Станичный СВ. Скорости оседания в Черном море по данным буев "Argo". Морской гидрофизический журнал. 2021;(3):45-56. DOI: 10.22449/0233-7584-2021-3-45-56
- 4. Паутова ЛА, Силкин ВА. Биологический углеродный насос в океане и структура фитопланктона. Экология гидросферы. 2019;1(3):1-12. DOI: 10.24411/2658-3910-2019-00001
- 5. Силкин ВА. Сезонная динамика фитопланктона северо-восточной части Чёрного моря. Морской экологический журнал. 2019;18(2):45-58.
- б. Тернер ДжТ. Экология морского снега и пеллетный транспорт. М: Научный мир; 2015.
- 7. Томас КР. Идентификация морского фитопланктона. М: Гидрометеоиздат; 1997.
- 8. Тронсен Й и соавт. Фитопланктон прибрежных вод. СПб: Наука; 2003.
- 9. Archer D. Ballast hypothesis. Deep-Sea Res Part I. 2002;49:185-204. DOI: 10.1016/S0967-0637(01)00056-9
- 10. Boyd PW, Claustre H, Levy M et al. Multi-faceted particle pumps drive carbon sequestration in the ocean. Nature. 2019;568:327-35. DOI: 10.1038/s41586-019-1098-2
- 11. Claustre H, Legendre L, Boyd PW et al. The Oceans' biological carbon pumps: framework for a research observational community approach. Front Mar Sci. 2021;8:780052. DOI: 10.3389/fmars.2021.780052
- 12. Doney SC, Fabry VJ, Feely RA et al. Ocean acidification. Ann Rev Mar Sci. 2009;1:169-92. DOI: 10.1146/annurev.marine.010908.163834
- 13. Falkowski P, Scholes RJ, Boyle EA et al. The global earbon cycle. Science. 2000;290:291-6. DOI: 10.1126/science.290.5490.291
- 14. Guiry MD, Guiry GM. AlgaeBase. Galway: National University of Ireland; 2023 [cited 2023 Dec 15]. Available from: https://www.algaebase.org
- Iglesias-Rodriguez MD, Brown CW, Doney SC et al. Representing key phytoplankton functional groups in ocean carboncycle models: Coccolithophorids. Glob Biogeochem Cycles. 2002;16:1-20. DOI: 10.1029/2001GB001454
- 16. Jiang H, Kanso E. Evolutionary adaptations of dinoflagellates to reduce gravitational sedimentation. Journal of Plankton Research. 2022;44(2):201-15. DOI: 10.1093/plankt/fbab085
- 17. Komar PD. Settling velocities. J Geol. 1980;88:327-36. DOI: 10.1086/628533
- Le Moigne FAC. Pathways of organic carbon export. Front Mar Sci. 2019;6:334. DOI: 10.3389/fmars.2019.00334
- 19. Legendre L, Le Fèvre J. Microbial food webs and the export of biogenic carbon in oceans. Aquatic Microbial Ecology. 1995;9(1):69-77. DOI: 10.3354/ame009069
- 20. Legendre L, Rassoulzadegan F. Food-web mediated export of biogenic carbon in oceans: hydrodynamic control. Marine Ecology Progress Series. 1996;145:179-93. DOI: 10.3354/meps145179
- Milliman JD. Production of calcium carbonate. Glob Biogeochem Cycles. 1993;7:927-57. DOI: 10.1029/93GB02524
- 22. Negrete-García G, Lovenduski NS, Nauri C et al. Sudden emergence of a shallow aragonite saturation horizon in the Southern Ocean. Nat Commun. 2022;13:1452. DOI: 10.1038/s41467-022-28847-y
- 23. Nowicki M, DeVries T, Siegel DA et al. Quantifying the carbon export and sequestration pathways of the ocean's biological carbon pump. Glob Biogeochem Cycles. 2022;36:e2021GB007233. DOI: 10.1029/2021GB007233
- 24. Omand MM, Govindarajan R, He J et al. Sinking flux of particulate organic matter in the oceans: Sensitivity to particle characteristics. Sci Rep. 2020;10:1-16. DOI: 10.1038/s41598-020-60424-5
- 25. Paasche E. Emiliania huxleyi review. Phycologia. 2002;40:503-29. DOI: 10.2216/i0031-8884-40-6-503.1
- 26. Poulton AJ, Adey TR, Balch WM et al. Relating coccolithophore calcification rates to phytoplankton community dynamics: Regional differences and implications for carbon export. Deep-Sea Res Part II. 2007;54:538-57. DOI: 10.1016/j.dsr2.2006.12.005
- 27. Sanders R, Henson SA, Koski M et al. The biological carbon pump in the North Atlantic. ProgOceanogr. 2014;129:200-18. DOI: 10.1016/j.pocean.2014.05.003
- 28. Sarmiento JL, Gruber N. Ocean Biogeochemical Dynamics. Princeton: Princeton Univ Press; 2006.

- 29. Scanlan DJ, West NJ. Molecular ecology of the marine cyanobacterial genera Prochlorococcus and Synechococcus. FEMS Microbiol Ecol. 2002;40:1-12. DOI: 10.1111/j.1574-6941.2002.tb00930.x
- 30. Siegel DA, Buesseler KO, Doney SC et al. Global assessment of ocean carbon export by combining satellite observations and food-web models. Glob Biogeochem Cycles. 2014;28(3):181-96. DOI: 10.1002/2013GB004743
- 31. Siegel DA. The ocean carbon pump. Glob Biogeochem Cycles. 2002;16:1029. DOI: 10.1029/2001GB001765
- 32. Silkin VA, Pautova LA, Giordano M, Chasovnikov VK, Vostokov SV, Podymov OI, Pakhomova SV, Moskalenko LV. Drivers of phytoplankton blooms in the northeastern Black Sea. Marine Pollut Bull. 2019;138: 274-84 DOI: 10.1016/j.marpolbul.2018.11.034
- 33. Tréguer P, Bowler C, Moriceau B et al. Influence of diatom diversity on the ocean biological carbon pump. Nat Geosci. 2017;11:27-37. DOI:10.1038/s41561-017-0028-x
- 34. Tyrrell T, Merico A. E. huxleyi blooms. In: Coccolithophores. Berlin: Springer; 2004. P.75-97.DOI: 10.1007/978-3-662-06278-4
- 35. Volk T, Hoffert MI. Ocean carbon pumps. Geophys Monogr Ser. 1985;32:99-110. DOI: 10.1029/GM032p0099
- -66.

 rt MI.

 chubotz F...
 aftmann TM, C
 g DOM: accurrent;
 f; doi: 10:3389/innars.2

 N. Who is eating whom? N.
 s and thefri deal prey, Marine of the second 36. Wagner S, Schubotz F, Kaiser K, Hallmann C, Waska H, Rossel PE, Hansman R, Elvert M, Middelburg JJ, Engel A, Blattmann TM, Catalá TS, Lennartz ST, Gomez-Saez GV, Pantoja-Gutiérrez S, Bao R, Galy V. Soothsaying DOM: a current perspective on the future of oceanic dissolved organic carbon. Front Mar Sci. 2020;7:341. doi:10.3389/fmars.2020.00341. DOI: 10.3389/fmars.2020.00341
- 37. Wirtz KW. Who is eating whom? Morphology and feeding type determine the size relation between planktonic predators and their ideal prey. Marine Ecol Progr Ser. 2012;445:1-12. DOI: 10.3354/meps09502
- 38. WoRMS Editorial Board. World Register of Marine Species. Ostend: VLIZ; 2023 [cited 2023 Dec 15]. Available at: https://www.marinespecies.org