

## АНАЭРОКОНТУР ЧЕРНОГО МОРЯ

© 2023 В.В. Мельников

Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН», г. Севастополь, Российская Федерация

Статья поступила в редакцию 25.08.2023

Работа посвящена вопросу выделения нового контурного биотопа в Черном море. В настоящее время в гидробиологии принято выделять следующие контурные биотопы или контактные зоны моря: аэроконтур, псаммоконтур, литоконтур, пелоконтур, потамоконтур (Зайцев, 2012, 2015), которые описывают экологическую структуру любого водоема за исключением Черного моря. Связано это с тем, что большая часть глубоководной акватории этого водоема не имеет пелоконтур с высшими формами жизни из-за сероводородного заражения глубин. Пелоконтур существует здесь только в прибрежных шельфовых районах до глубин 150–200 м, где еще есть кислород. До конца прошлого века считалось, что Черное море имеет только кислородную и сероводородную зоны со слоем смешения (или С-слоем) между ними. Однако, в начале этого века в гидрохимии было сделано революционной открытие (Konovalov, Murray, 2001; Konovalov et al., 2005): оказалось, что С-слоя не существует, что кислородный и сероводородный слои вод разделяет особая водная масса, где нет ни кислорода, ни сероводорода. Эта водная масса (названная Субкислородным слоем) имеет толщину около 30–50 м, характерные физико-химические свойства и определенную историю происхождения (Konovalov et al., 2005). Как любая водная масса в море она представляет собой биотоп, который в гидробиологии еще не имеет названия, слабо описан и его роль в экосистеме недостаточно изучена. Однако уже имеются данные, что он играет исключительно важную роль в экосистеме Черного моря поскольку на его границах, формируются массовые скопления гидробионтов и именно в нем происходит интенсивный хемосинтез, сопоставимый по продукции с фотической зоной (Поликарпов и др., 1990). Этот биотоп, является очевидным контурным биотопом, противоположным аэроконтур, который контактирует с кислородной средой. Он находится на границе с бескислородной седой и поэтому автор данной работы впервые назвал его «анаэроконтуром» Черного моря. На основании обобщения существующих данных и результатов собственных исследований в настоящей работе впервые приводится обобщенное описание структурно-функциональных характеристик этого контурного биотопа и описывается его роль в функционировании экосистемы Черного моря. Результаты настоящей работы представляют фундаментальный интерес для понимания биологических процессов в экстремальных условиях и их влияния на долгопериодные изменения экосистемы Черного моря.

*Ключевые слова:* контурные биотопы; Черное море; экосистема; дефицит кислорода; хемосинтез; сообщества.

DOI: 10.37313/1990-5378-2023-25-5-203-218

EDN: NJMWP

*Работа выполнена в рамках Госзадания № 121041400077-1 –*

*«Функциональные, метаболические и токсикологические аспекты существования гидробионтов и их популяций в биотопах с различным физическим и химическим режимом».*

## ВВЕДЕНИЕ

Создатель учения о биосфере В. И. Вернадский (1965, 1977), анализируя макромасштабные биологические структуры, выявил среди них определенную структурированность сгущений жизни в Мировом океане, выделял планктон, морское дно, морское побережье и саргассовые заросли. Это послужило отправной точкой к тому, что во второй половине прошлого века научной школой Одесского отделения ИнБЮМ под руководством академика Ю.П. Зайцева была Мельников Виктор Владимирович, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник отдела Функционирования морских экосистем ФИЦ ИнБЮМ РАН. E-mail: sevlin@rambler.ru

сформулирована общая концепция контактных или контурных биотопов моря (Зайцев, 1960, 1961, 2006, 2012, 2015). В соответствии с ней на основе обширных исследований были выявлены и описаны зоны, заселенные специфическими контурными биоценозами (Зайцев, 2006, 2012, 2015), среди которых выделяются следующие (Рис. 1): **аэроконтур** – биотоп на границе море – атмосфера (Зайцев, 1960, 1961), **псаммоконтур** – биотоп песчаных пляжей с их надводными и подводными ярусами, (Маринов, 1975; Воробьева и др., 1992), **литоконтур** – биотоп твердых поверхностей: камни, сваи и т.д. (Зайцев, 2015), **пелоконтур** – биотоп толщи воды на границе илистого берега и дна (Зайцев, 2015), **потамоконтур** – биотоп на границе морских и речных

вод (Зайцев, 1986, 2015). Как видно из этого перечня контактных биотопов, с их помощью можно описать экологическую структуру любого водоема, за исключением Черного моря (ЧМ).

Связано это с тем, что около 87% объема вод ЧМ лишены кислорода ( $O_2$ ) и заражены сероводородом ( $H_2S$ ): глубже 80–150 м в черноморской воде отсутствует кислород, поэтому животные и растения тут не могут жить, и глубже существуют только бактерии (Андрусов, 1890; Зайцев, 2006). Большие глубины, занимающие основную часть моря, образуют застойную зону, где отсутствуют условия для существования глубоководного пелоконтур<sup>1</sup>. Существующий в этом море пелоконтур хорошо развит на северо-западном шельфе, в мелководных бухтах и заливах, в районах континентального склона до глубин около 200 м, где еще есть кислород (Зайцев, 2015). Иными словами, в глубоководной зоне моря илы не образуют «сгущение жизни», которое могло бы называться контурным биотопом (Рис. 2).

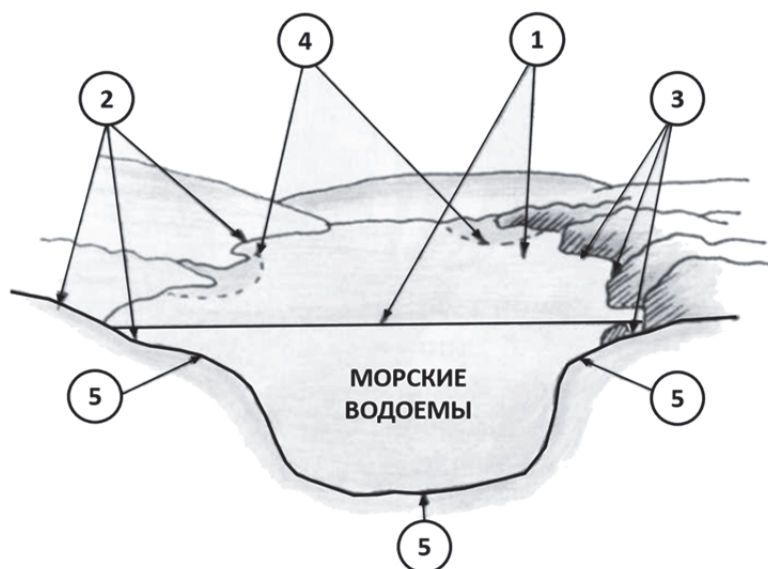
Однако, в толще воды, в зоне основного пикноклина, над всей глубоководной акваторией моря существует своеобразное контурный биотоп, где происходят активные биологические процессы, сопоставимые с тем, что происходят в **аэроконтуре**, как по значимости для функционирования экосистемы, так и по масштабу энергетических процессов. Поэтому в данной работе предлагается выделить этот слой как особый пелагический контурный биотоп и ввести поня-

<sup>1</sup> В глубоководной зоне моря на дне существует лишь аноксибионтная (бактериальная) форма жизни (Зайцев, Поликарпов, 2002)

тие - «**анаэроконтур**»: биотоп, субкислородного слоя, на границах которого существуют контурные зоны (Рис. 2).

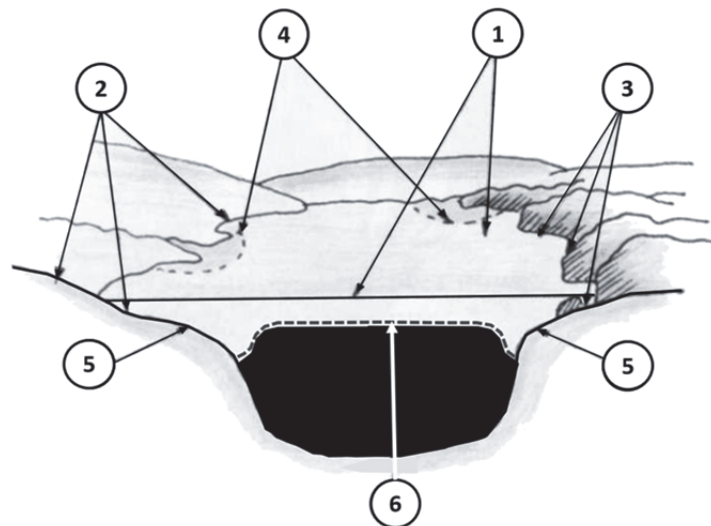
### АНАЭРОКОНТУР ЧЕРНОГО МОРЯ

Любая контактная зона моря характеризуется наличием зон раздела. Так, биотоп **аэроконтур** характеризуется наличием границы раздела в виде поверхностной пленки вокруг которой существует контурный биоценоз нейстона: эпинеистон – над поверхностной пленкой, и гипонейстон – под ней (Зайцев, 1960, 1961, 1970, 2015). До конца прошлого века считалось, что в толще воды, между кислородной и сероводородной зонами, такой резкой границы не существует. Считалось, что между этими водами есть слой смешения  $O_2$  –  $H_2S$  или С-слой (Фащук и др., 1987), в котором «близкое к стационарному распределение  $H_2S$  в ЧМ поддерживается непосредственным взаимодействием  $O_2$  и  $H_2S$  в слое их совместного сосуществования» (Скопинцев, 1975; Стунжас, 2018). В настоящее время выяснилось, что зоны смешения не существует и, что структура вод совсем другая (Konovalov, Murray, 2001; Konovalov et al., 2005). В науке произошла концептуальная революция, так как на смену старой парадигме о двух слойном море (аэробная и анаэробная зоны, а между ними С-слой), ввели представление о трех слойном море (Стунжас, 2018). Выяснилось, что между кислородной и сероводородной зонами существует четко очерченная субкислородная водная масса или **Suboxic layer**, который имеет толщину око-



**Рис. 1.** Структура контактных зон морских водоемов:

1. аэроконтур – биотоп на границе море – атмосфера (Зайцев, 1960, 1961), нейстон;
2. псаммоконтур – песчаный биотоп с их надводными и подводными ярусами, (Маринов, 1975; Воробьева и др., 1992);
3. литоконтур – каменистый биотоп: камни, сваи и т.д. (Зайцев, 2015);
4. потамоконтур - биотоп на границе речных вод (Зайцев, 1986, 2015);
5. пелоконтур - биотоп ила (Зайцев, 2015)



**Рис. 2.** Структура контактных зон ЧМ:

1. аэроконтур – биотоп на границе море – атмосфера (Зайцев, 1960, 1961; 1970), нейстон;
2. псаммоконтур – песчаный биотоп с их надводными и подводными ярусами, (Маринов, 1975; Воробьева и др., 1992);
3. литоконтур – каменистый биотоп: камни, сваи и т.д. (Зайцев, 2015);
4. потамоконтур – биотоп на границе речных вод (Зайцев, 1986, 2015);
5. пелоконтур – биотоп ила (Зайцев, 2015);
6. анаэроконтур – биотоп субкислородного слоя

ло 40 м и обладает особыми свойствами (Murray et al., 1989), с низкой концентрацией и низкими вертикальными градиентами  $O_2$  над началом сероводородной зоны (Murray et al., 1989, 1995). Переход от понятия слоя сосуществования к субкислородной зоне потребовал изменения фундаментальных представлений о процессах формирования биогеохимической структуры и распределения жизни в Черном море, что также позволяет использовать принципы прогноза для оценки перспективных изменений структуры экосистемы Черного моря под совместным влиянием антропогенных и климатических изменений (Коновалов, 2012).

### 2.1 ГРАНИЦЫ РАЗДЕЛА СРЕД

Контактными зонами в анаэроконтуре ЧМ являются границы субкислородного слоя, на каждой из которых наблюдаются скопления жизни и происходит смена сообществ. У верхней границы субкислородного слоя (ВГСС) находится его аэробная часть, а под – субкислородная. Среднее положение ВГСС соответствует концентрации кислорода  $10 \mu\text{M}$  и средней изопикнической поверхности  $\sigma_t$  15,7–15,8. Это середина основного пикноклина, который существенно ограничивает интенсивность вертикального водообмена, а значит влияет на оседания частиц «морского снега» (Konovalov, Murray, 2001; Konovalov et al., 2005; Коновалов и др., 2018). Сюда сверху непрерывно оседает «дождь трупов», частицы детрита и бактериальные агрегаты, которые концентрируются у ВГСС (Зеленская, 1968; Зайцев, 1970; Гулин и др., 1995;

Самышев, 2009; Dzitsky et al., 2012; Melnikov et al., 2021b). В самом субкислородном слое концентрация  $O_2$ , как правило, варьирует в диапазоне  $3\text{--}5 \mu\text{M}$  (Konovalov et al., 2005). Нижняя граница субкислородного слоя (НГСС) соответствует середине хемоклина<sup>2</sup>, изопикнической поверхности  $\sigma_t$  16,2 при концентрации сероводорода  $3 \mu\text{M}$  (Konovalov, Murray, 2001; Konovalov et al., 2005; Коновалов и др., 2018).

### 2.2 АЭРОБИОНТЫ ( $O_2 > 10 \mu\text{M}$ )

Это часть организмов кислородной зоны, жизненные циклы которых связаны с пребыванием в нижней части кислородной зоны у ВГСС. В кислородной зоне у верхней границы анаэроконтура встречаются высокоактивные прокариотические сообщества, играющие важную роль в биогеохимическом круговороте. Это различные цианобактерии, метанотрофы и нитрифицирующие бактерии. Некоторые специфические классы включают актинобактерии, гаммапротеобактерии и альфапротеобактерии (Schubotz et al., 2009; Kirkpatrick et al., 2006). Именно на этой границе наблюдается высокая концентрация седиментационных частиц, бактерий, бактериальных агрегатов, зоофлагеллят и метазойных организмов (Виноградов и др., 1986, 1987, 1990; Виноградов, Шушкина, 1982; Vinogradov et al., 1992; Флинт, 1989).

Нижней границей концентрации копепод является изооксигены  $6\text{--}10 \mu\text{M}$  (Флинт, 1989; Murray et al., 1989, 1995; Vinogradov et al., 1992).

<sup>2</sup> Под хемоклином понимается слой с резким изменением химического состава воды

Исследования в других районах Мирового океана также показали, что такой уровень  $O_2$  является нижней границей для скоплений многих видов копепод (Childress, 1975; Флинт, 1989; Judkins 1980; Longhurst, 1967; Wishner et al., 1995, 1998). Днем они опускаются в слой с минимальным содержанием  $O_2$  (Рис. 3), а ночью мигрируют к поверхности (Besiktepe, 2001; Флинт, 1989; Виноградов и др. 1982, 1986, 1990, 1992; Виноградов, Флинт, 1985).

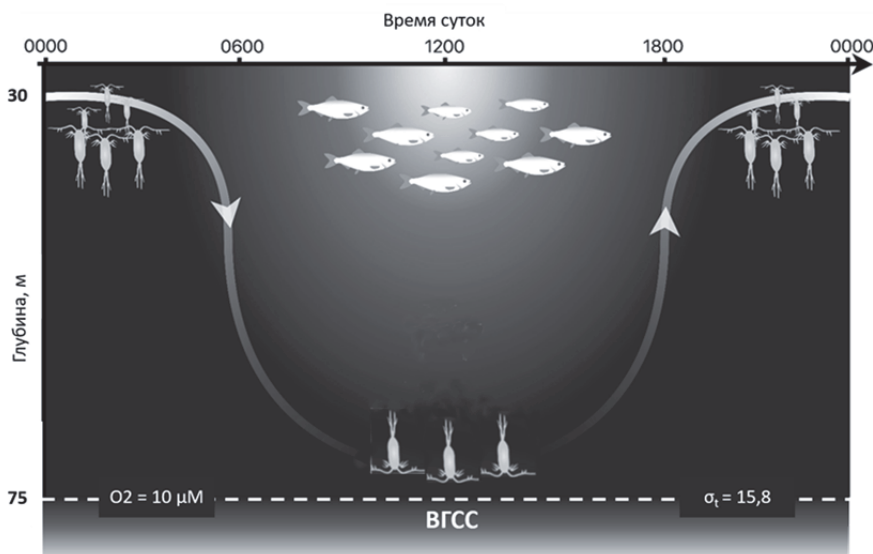
Значение этих суточных вертикальных миграций рачков состоит в том, что ночью они поднимаются к поверхности для питания, а днем уходят в безопасную от рыб зону кислородного минимума, что также сокращает затраты энергии в 7,2 раза (Svetlichny et al., 1998, 2006; Yuneva et al., 1999). Именно в этих слоях скапливаются хищники (Maas et al., 2014) и здесь же находятся слои «спящих» копепод в диапаузе и гребневиков (Wishner et al., 2000, 2013; Melnikov et al., 2021a,б). Многие виды зоопланктона используют гипоксические воды ( $O_2$  10  $\mu M$ ) в качестве убежища от крупных пелагических рыб, уходя за пределы зоны обитания хищников. У черноморского калянуса *Calanus euxinus* Hulsemann, 1991, слои с экстремально низкими значениями  $O_2$  играют важную роль в жизненном цикле, поскольку с апреля по сентябрь поздние стадии копеподитов (IV и V) постоянно находятся в диапаузе в этом слое, образуя резервный фонд популяции (Виноградов, Шушкина, 1980; Флинт, 1989; Svetlichny et al., 2006).

В центральных районах моря слои дневных скоплений зоопланктона находятся непосредственно над ВГСС с толщиной зоны максимальных концентраций всего 2–4 м. Исследования автора, выполненные в ноябре 2013 г. на многосуточной станции (Melnikov et al., 2021б) пока-

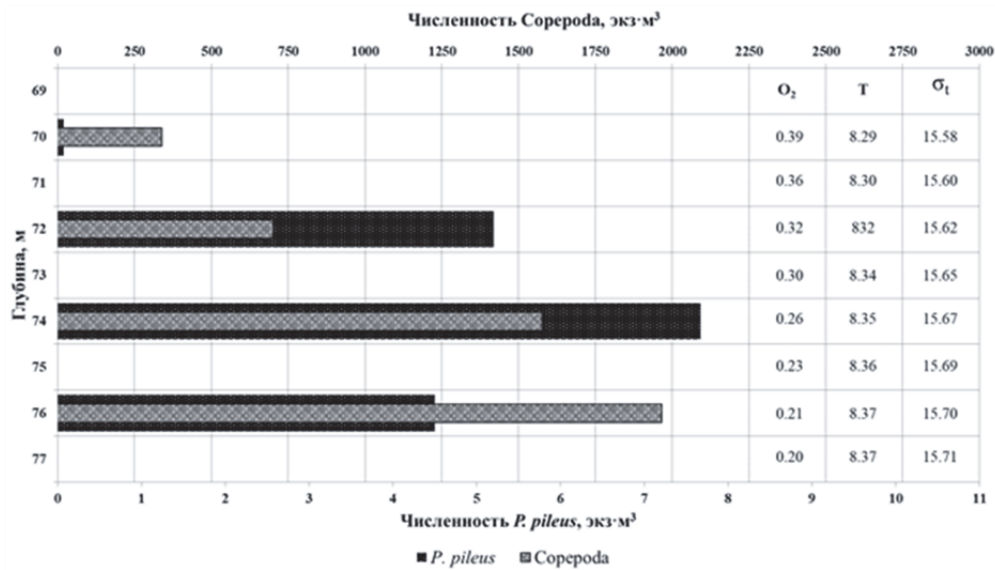
зали, что в центре западной халистазы основная масса зоопланктона концентрировалась непосредственно над изооксигеной 10  $\mu M$  и изопикной  $\sigma_t = 15,7$  (Рис. 4, 5). Причем максимальная численность организмов была сконцентрирована в узком слое, толщиной в 2 метра на глубине 74–76 м. На горизонте 72 м располагался слой ктенофор *Pleurobrachia pileus* (O. F. Müller, 1776) с численностью 14 экз./м<sup>3</sup>, на два метра ниже был пик концентрации копепод *C. euxinus* с численностью 140 экз./м<sup>3</sup>, глубже располагался слой максимума численности копепод *Pseudocalanus elongatus* (Boeck, 1865) – 1844 экз./м<sup>3</sup> и *C. euxinus* – 120 экз./м<sup>3</sup>, пик хетогнат *Parasagitta setosa* (J. Müller, 1847) – 64.4 экз./м<sup>3</sup> приходился на самый глубокий слой до 83 м и уже на 88 метров началась плотная завеса «молочного слоя» мутности субкислородного слоя.

В районе континентального склона в зоне основного черноморского течения (ОЧТ) зоопланктон в дневное время концентрировался днем на 45 м глубже, чем в центральной части моря (Melnikov et al., 2021a). Слой зоопланктона начинался с глубины 119 м: гребневика *P. pileus* (2,7 экз./м<sup>3</sup>), крупные веслоногие *C. euxinus* (135 экз./м<sup>3</sup>), мелкие копеподы *P. elongatus* были обнаружены (405 экз./м<sup>3</sup>) и хетогнаты *P. setosa* (27 экз./м<sup>3</sup>). По мере того, заглубления к ВГСС в этом регионе первыми исчезали гребневика *P. pileus* (при уровнях кислорода ниже 12  $\mu M$ ).

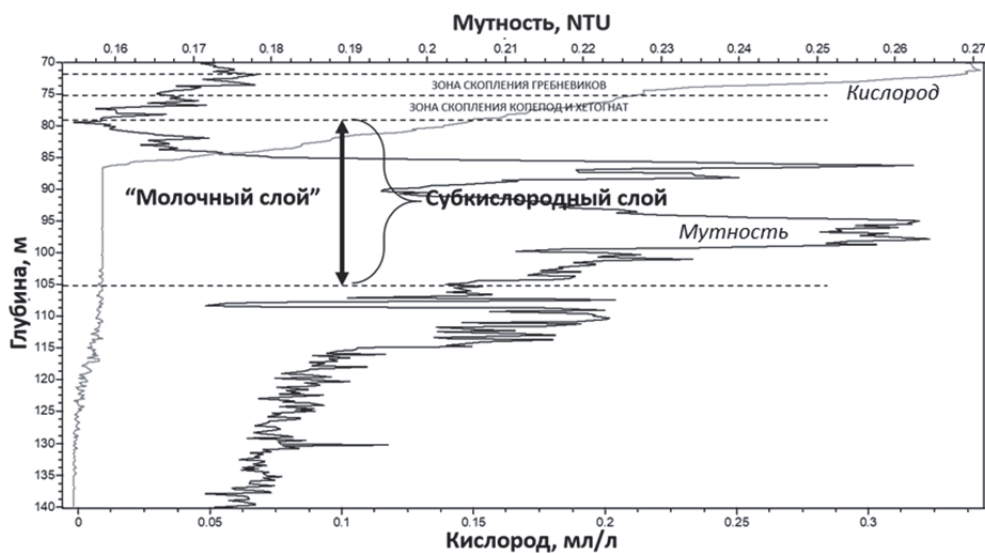
Веслоногие рачки *C. euxinus* достигли своего пика в слое 119–123 м и исчезали при концентрации кислорода ниже 10  $\mu M$ . Мелкие копеподы *P. elongatus* увеличили численность в слое 123–128 м (до 800 экз./м<sup>3</sup>). На глубине 125 м зоопланктон почти исчезал. Полное исчезновение зоопланктона произошло на глубине 128 м с началом «молочного слоя» (Рис. 6). Как видно из



**Рис. 3.** Концептуальная модель классической (ночной) дневной вертикальной миграции по Zaret & Suffern (1976), измененная для отражения специфики миграций холодноводных копепод в центральных районах ЧМ



**Рис. 4.** Вертикальное распределение численности (экз·м<sup>-3</sup>) основных зоопланктона в слое 70–77 м в дневное время: O<sub>2</sub> – кислород, мл·л<sup>-1</sup>; T – температура, °С; условная плотность σ<sub>t</sub> (Melnikov et al., 2021б)



**Рис. 5.** Вертикальное распределение основных групп зоопланктона в центре западной халистазы в слое 70–140 м в дневное время в зависимости от положения ВГСС (10 μM) в ноябре 2013 (Обобщенные данные по Schulz-Vogt et al., 2019 и Melnikov et al., 2021б)

рисунка основная масса зоопланктона находилась в слое с концентрацией кислорода 6–10 μM, т.е. непосредственно в слое ВГСС.

Описанные выше результаты полностью соответствуют данным ИО РАН СССР, полученным более 40 лет назад (Виноградов и др., 1986, 1987, 1990; Виноградов, Шушкина, 1982; Vinogradov et al., 1992; Флинт, 1989) у изооксигены 10 μM, наблюдались плотные скопления зоопланктона, концентрация которых была на порядок и более, выше, чем в поверхностных слоях воды, и достигала для *S. euxinus* в дневные часы во время весенних работ 400–640 экз./м<sup>3</sup>, а осенью – 530–950 экз./м<sup>3</sup> для *P. pileus* – 18–32 и 14–15 экз./м<sup>3</sup>, соответственно, для и *P. setosa* 50–175 экз./м<sup>3</sup>. В слоях скопления мезопланктона отмечен вы-

сокий уровень развития наногетеротрофов, среди которых преобладали инфузории. Величины численности и биомассы зоофитов на этих горизонтах превышали таковые на соседних глубинах, соответственно, в 1,5–10 и 1,5–52 раза (Флинт, 1989). Распределение всех исследованных видов в этих слоях было также наиболее глубоким на периферии ОЧТ у свала глубин, в зоне конвергенции поверхностных течений напротив Крыма, а наиболее приближенным к поверхности – в центрах циклонических круговоротов (Флинт, 1989). Разница в положении нижней границы распределения зоопланктона в центральных и прилегающих к свалу шельфа районах достигала 40–50 м. Подтверждается и строгая последовательность чередования слоев

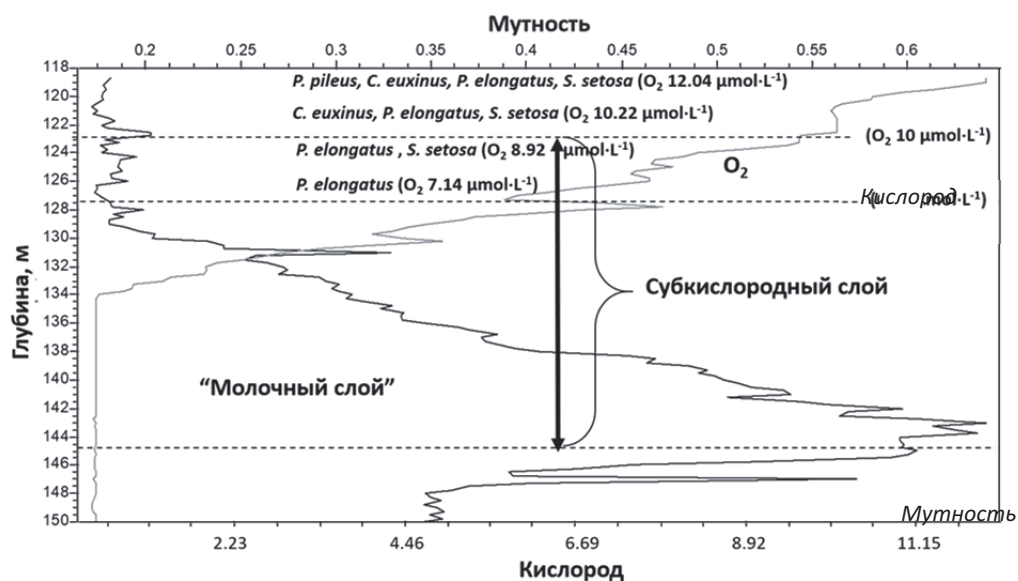


Рис. 6. Вертикальное распределение основных групп зоопланктона в зоне континентального склона в слое 118–150 м в дневное время в зависимости от положения ВГСС (10  $\mu\text{M}$ ) в ноябре 2013

максимальных концентраций отдельных видов, формирующих глубинные скопления: наиболее высокое положение занимает максимум гребневиков *P. pileus*, глубже расположен максимум *C. euxinus* и еще ниже – хетогнат *P. setosa*. Кроме того, эти исследования показали (Флинт, 1989), что в этот слой у нижней границы кислородной зоны собираются копеподы в период диапаузы: в теплое время года копеподиты CV опускаются на глубину, перестают питаться и «зависают» тут на несколько месяцев. Какая именно часть из них перестает мигрировать – еще недостаточно исследовано, однако есть данные, что в июне эта не мигрирующая часть гемипопуляции составляет около 50% (Besiktepe, 2001), в августе их около 60–75% от всей численности этой стадии (Vinogradov et al, 1992), в сентябре не более трети копеподитов CV находятся в диапаузе, а в октябре их остается лишь 13% (Besiktepe, 2001).

#### ОБИТАТЕЛИ СУБКИСЛОРОДНОЙ ЗОНЫ ( $\text{O}_2$ 3–5 $\mu\text{M}$ )

#### МОЛОЧНЫЙ СЛОЙ И ЕГО СОСТАВ

Как было показано выше, сразу после прохождения вниз от границы ВГСС происходит полное исчезновение зоопланктона и начинается слой мелкодисперсной взвеси. Временные ряды, полученные с помощью биогеохимических поплавков Argo (BGC-Argo), показали, что этот слой мелкой взвеси постоянно присутствует в субкислородной зоне (Whitmire et al., 2009; Wojtasiewicz et al., 2018). Этот, так часто называемый, «молочный слой» или слой повышенной мутности (Melnikov et al., 20216) содержит скопление бактерий, состав которых и процессы, связанные с ними, еще слабо исследованы.

Достаточно отметить, что бактерии, осуществляющие анаэробное окисление аммония (или анаммоксические), а это один из ключевых микробных процессов в круговороте азота, были открыты только в 1999 году (Strous et al., 1999), и в свое время описание этого процесса стало большим сюрпризом для научного сообщества.

#### РАЗМЕРЫ ЧАСТИЦ

Бактерии «молочного слоя» содержат как аэробные, так и анаэробные микроорганизмы: цианобактерии, денитрифицирующие бактерии, метанотрофы, метаногены, бактерии, восстанавливающие железо, бактерии, восстанавливающие марганец, анаммокс-бактерии, пурпурно-серные и магнитотаксические бактерии (Thamdrup et al., 2000; Kirkpatrick et al., 2006; Schubert et al., 2006; Leloup et al., 2007; Schubotz et al., 2009; Glaubitz et al., 2010; Henkel et al., 2019; Schulz-Vogt et al., 2019).

Размеры этих бактерий меняются в широких пределах, например, свободно плавающие магнитотаксические бактерии могут достигать в диаметре 5  $\mu\text{m}$  (Schulz-Vogt et al., 2019), среди анаммоксических и денитрифицирующих бактерий тут обнаружены как свободноживущие бактерии (0,2–2,0  $\mu\text{m}$ ), так и в составе бактериальных агрегатов в виде мелких взвешенных (> 2–30  $\mu\text{m}$ ) и крупных оседающих (> 30  $\mu\text{m}$ ) частиц (Fuchsman et al., 2012, 2017; Ganesh et al., 2014, 2015).

#### ФОСФАТЫ И ВЕРТИКАЛЬНЫЕ МИГРАЦИИ БАКТЕРИЙ

В настоящее время известно, что субкислородный слой ЧМ характеризуется выраженной

активностью хемоавтотрофных микроорганизмов, которые, как полагают, являются ключевыми игроками в денитрификации и окислении сульфидов и играют важную роль в углеродном, азотном и серном циклах окси-аноксических пелагических переходных зон (Glaubitz et al., 2010; Henkel et al., 2019; Schulz-Vogt et al., 2019). В частности, в субкислородном слое (в непосредственной близости к редокс зоне) был зарегистрирован максимум хемосинтеза и наибольшего градиента фосфатов в Черном море (Поликарпов и др., 1990). Профили фосфатов в этом слое имеют выраженный минимум на верхней и максимум на нижней границе, с пиком содержания фосфора в виде частиц между ними. Раньше предполагалось, что такие профили обусловлены только химическим процессом, связанный с сорбцией фосфатов на тонущих частицах оксидов металлов (Shaffer, 1986), но баланс не сходился, поскольку скорость оседания частиц была слишком мала. Недавно выяснилось (Schulz-Vogt et al., 2019), что в этом процессе могут принимать крупные магнитотаксические бактерии, которые мигрируют вверх и вниз по субкислородной зоне, поглощая фосфаты у верхней границы и высвобождая их на нижней границе. В отличие от пассивного транспорта через оксиды металлов, этот бактериальный транспорт может количественно объяснить наблюдаемые профили фосфатов.

#### **БАКТЕРИАЛЬНАЯ ДЕНИТРИФИКАЦИЯ И АНАЭРОБНОЕ ОКИСЛЕНИЕ АММОНИЯ**

В субкислородных слоях Мирового океана ( $O_2 \leq 5 \mu M$ ) обитают анаммоксические и денитрифицирующие бактерии, которые производят от 20 до 40% азота путем гетеротрофной денитрификации и анаэробного окисления аммония (Gruber, Sarmiento, 1997; Ward, 2013). Так в субкислородных водных массах северно-восточной тропической части Тихого океана анаммокси-бактерии и денитрифицирующие бактерии могут генерировать до 90% азота (Babin et al., 2014). В субкислородных водах ЧМ, по всей вероятности, наблюдается такой же процесс, поскольку именно здесь в основном развиваются бактерии, которые обуславливают этот процесс (Rasse et al., 2020). Их численность в этих водах определяется уровнями  $O_2$ , взвешенного органического вещества (ОВ), нитратов ( $NO_3^-$ ), аммония ( $NH_4^+$ ) и сероводорода ( $H_2S$ ) (Murray et al., 1995; Ward et al., 2008; Dalsgaard et al., 2014; Bristow et al., 2016).

Одно из первых сообщений об анаммоксе в толще воды, лишенной кислорода, поступило из Черного моря (Kuipers et al., 2003), Местоположение и толщина этого слоя связаны главным образом вентиляцией нижних слоев кислород-

ной зоны и наличием нитратов для образования  $N_2$ . Для Черного моря эта информация имеет решающее значение для понимания и количественной оценки того, как бактериальные процессы могут влиять на изменение размеров гипоксических зон, многолетнюю тенденцию подъема ВГСС и деоксигенацию глубин Черного моря (Keeling, Garcia, 2002; Stramma et al., 2008; Helm et al., 2011; Friedrich et al., 2014; Capet et al., 2015; Schmidtke et al., 2017).

#### **ФОТОАВТОРОФЫ ГЛУБИННЫХ ВОД**

У нижней границы субкислородного слоя обитают уникальные зеленые серные бактерии, которые используют остаточную солнечную радиацию на глубинах 80–110 м, при недостатке кислорода и  $H_2S$  как необходимых компонентов для жизни. Их максимальное обилие наблюдалось у нижней границы анаэроконтур в диапазоне глубин 82–99 м и было гораздо менее обильным в анаэробной зоне, где их относительная численность снижалась до 0,08% (Pavlovska et al., 2021).

#### **АМЕБЫ И ЗООФЛАГЕЛЛЯТЫ**

В верхней части слоя «белой мути» в большом количестве были обнаружены амебы размером от 5 до 8 мкм (90 экз./мл), зоофлагелляты и небольшое количество гетеротрофных динофлагеллят (Копылов, Сажин, 1989).

#### **ОБИТАТЕЛИ АНАЭРОБНЫХ ВОД ( $O_2 < 3 \mu M$ )**

Ниже субкислородного слоя находится сульфидная зона, в которой преобладает сульфатредукция, которая простирается до глубины 2200 м. Эти организмы облигатно существуют за счет анаэробных процессов и не переносят кислород. Это сульфатредуцирующие бактерии, которые концентрируются в бескислородных водах у нижней границы субкислородного слоя в так называемом эксиническом слое (Pavlovska et al., 2021). Это нижняя граница анаэроконтур или хемоклин, который определяется по первому появлению сероводорода в толще воды), расположенный на глубине от 81 до 99 м (Jørgensen et al., 1991). Исследования с использованием радиоактивного индикатора  $H_2S$ , показали, что здесь наблюдается самая высокая скорость окисления сульфидов, вплоть до нескольких микромолей на литр в сутки одновременно с самыми высокими скоростями ассимиляции  $CO_2$  (Jørgensen et al., 1991). Основными растворимыми продуктами окисления сульфида были тиосульфат (68–82%) и сульфаты. Были представлены косвенные доказательства образования частиц элементарной серы, которая накапли-

валась максимум до 200 нмоль/л в самой верхней части сульфидной зоны. Очевидно, именно этим объясняется повышение мутности у нижней границы субкислородного слоя (Рис. 6). Микрофлора тионовых бактерий может составлять до 40% биомассы от всего бактериопланктона, а продукция в зоне максимума достигает 40-60 мг/м<sup>3</sup> и в отдельные периоды превышает первичную продукцию (Сорокин, 1982). В этом слое обитают также пурпурные бактерии, ферментирующие бактерии, метанотрофы, метаногены, марганецредуцирующие бактерии, анаммокси-бактерии и различные археи (Thamdrup et al., 2000; Kirkpatrick et al., 2006; Schubert et al., 2006; Leloup et al., 2007; Schubotz et al., 2009).

Кроме того, в микропланктоне на этой границе концентрируются инфузории, одна группа из которых (*Pleuroneta marinum*, *Askenasia* sp., виды семейств Tracheliidae, Holophryidae и Amphileptidae) обитает чуть выше нижней границы анаэроконтура в слое скопления крупных бесцветных серных бактерий (*Thiovulum* spp.) и питалась ими. Другая группа инфузорий была ниже этой границы (виды отряда Scuticociliatida) в верхнем слое зоны H<sub>2</sub>S (Zubkov et al., 1992), значительная часть из которых обладала эктосимбиотическими бактериями. Это сообщество протист считается основным потребителем продукции хемотрофных бактерий на границе этого раздела (Zubkov et al., 1992).

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, структуру «анаэроконтура» ЧМ можно представить следующим образом (Рис. 7): контактными зонами являются верхняя и нижняя границы кислородной зоны. Эти границы разделяют три сообщества с разным составом: 1 – обитатели кислородной среды (oxic), 2 – обитатели субкислородного слоя (suboxic), 3 – обитатели сероводородной зоны (anoxic). Первые не опускаются ниже изооксигены 10

µМ, вторые существуют в гипоксической среде с концентрацией кислорода 3–5 µМ, третьи – облигатные анаэробы. Все эти организмы имеют тенденцию к концентрации вблизи контактных зон анаэроконтура: пикноклина и хемоклина, Вся совокупность организмов анаэроконтура представляет собой мощный биогеохимический «реактор», который по своей производительности сопоставим с продукцией фотической зоны. Холодноводный мигрирующий зоопланктон осуществляет передачу вещества и энергией между этими двумя зонами.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Андрусов, Н.И. Предварительный отчет об участии в черноморской глубоководной экспедиции / Н.И. Андрусов // Изв. Русского географ. Общества. – 1890. – Т. 26. – № 5. – С. 398-409.
2. Вернадский, В.И. Размышления натуралиста. Научная мысль как планетное явление. Кн. 2 / В.И. Вернадский. – М: Наука. 1977. – 192 с.
3. Вернадский, В.И. Химическое строение биосферы земли и ее окружение / В.И. Вернадский. – М: Наука. 1965. – 175 с.
4. Виноградов, М.Е. Фактор определяющий позицию нижнего слоя концентрации мезопланктона / М.Е. Виноградов, Е.И. Мусаева, Т.Н. Семенова // Океанология. – 1990. – Вып. 30. – С. 217-224.
5. Виноградов, М.Е. Особенности вертикального распределения черноморского мезопланктона / М.Е. Виноградов, Э.А. Шушкина // Экосистемы пелагиали Черного моря. – М.: Наука. – 1980. – С. 179-191.
6. Виноградов, М.Е. Оценка концентрации черноморских медуз, гребневиков, калянуса по наблюдениям из подводного аппарата «Аргус» / М.Е. Виноградов, Э.А. Шушкина // Океанология. – 1982. – Т. 22. – № 3. – С. 473-479.
7. Виноградов, М.Е. Исследование экосистемы черноморской пелагиали / М.Е. Виноградов, М.В. Флинт // Океанология. 1985. – Т. 25. – № 1. – С. 168-171.
8. Виноградов, М.Е. Исследование вертикального распределения мезопланктона с использованием подводного обитаемого аппарата «Аргус» / М.Е. Виноградов, М.В. Флинт, Э.А. Шушкина // Совре-

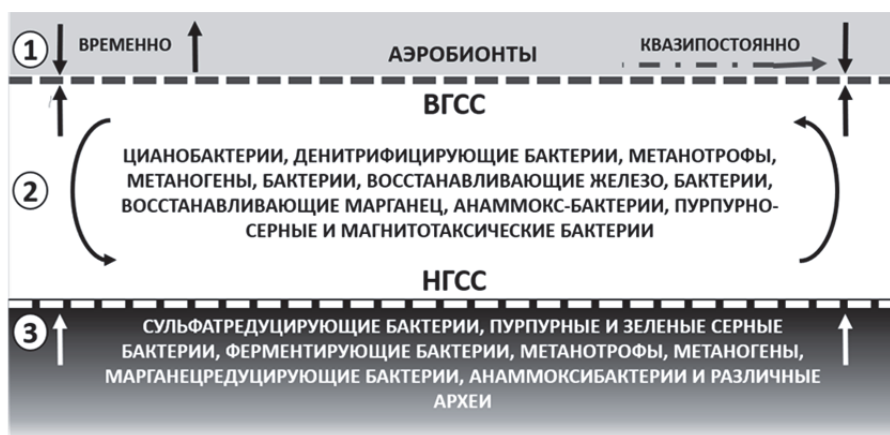


Рис. 7. Структура анаэроконтура Черного моря: белый пунктир – контактная зона ВГСС (O<sub>2</sub> 10 µМ), черная линия – контактная зона НГСС (H<sub>2</sub>S 3 µМ)



- менное состояние экосистемы Черного моря. – М.: Наука. – 1987. – С. 172-186.
9. *Виноградов, М.Е.* Планктон нижних слоев кислородной зоны Черного моря / М.Е. Виноградов, Е.А. Шушкина, М.В. Флинт, Н.И. Туманцева // *Океанология*. – 1986. – Вып. 26. – С. 300-309.
  10. *Виноградов, М.Е.* Экосистема Черного моря / М.Е. Виноградов, В.В. Сапожников, Э.А. Шушкина. – М.: Наука. 1992. – 112 с.
  11. *Воробьева, Л.В.* Интерстициальная мейофауна песчаных пляжей Черного моря / Л.В. Воробьева. – Киев: Наук. Думка, 1992. – 141 с.
  12. *Горбунова, С.И.* Озера вокруг нас / С.И. Горбунова. – Мурманск: Научная книга. Мурманский арктический государственный университет, 2017. – 112 с.
  13. *Гулин, С.Б.* Изучение сезонной динамики седиментационного выноса взвешенного вещества, биогенных элементов и загрязняющих веществ из поверхностного слоя вод Черного моря в период с 1992 по 1994 гг. / С.Б. Гулин, Г.Г. Поликарпов, В.Н. Егоров, О.В. Кривенко // *Геохимия*. – 1995. – Т. 4. – № 6. – С. 863-873.
  14. *Зайцев, Ю.* Основные скопления жизни и основные “болевые точки” в морях и океанах / Ю. Зайцев // *J. Environmental Science @ Engineering*. – 2012. – А 1. – С. 886-897.
  15. *Зайцев, Ю.П.* Введение в экологию Черного моря / Ю.П. Зайцев. – Одесса: Эвен. 2006. – 224 с.
  16. *Зайцев, Ю.П.* Маргинальные экотоны в мониторинге океана / Ю.П. Зайцев // *Комплексный глобальный мониторинг состояния биосферы: Тр. 3-го Междунар. Симпоз., 13-20 окт. 1985 г.* – Л.: Гидрометеиздат. 1986, Т. 3. С. 33-44.
  17. *Зайцев, Ю.П.* Морская нейстонология / Ю.П. Зайцев. – Киев: Наук. Думка. 1970. – 263 с.
  18. *Зайцев, Ю.П.* Приповерхностный пелагический биоценоз Черного моря / Ю.П. Зайцев // *Зоол. журн.* – 1961. – Т.40. – Вып. 6. – С. 818-825.
  19. *Зайцев, Ю.П.* Про існування біоценозу нейстону в морській пелагіалі / Ю.П. Зайцев // *Наук. зап. Одеськ. біол. ст.* – 1960. – № 2. – С. 37-42.
  20. *Зайцев, Ю.П.* О контурной структуре гидросферы / Ю.П. Зайцев // *Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. Біол.* 2015. № 3-4 (64). 235 с.
  21. *Зайцев, Ю.П.* Экологические процессы в критических зонах Черного моря (синтез результатов двух направлений исследований с середины XX до начала XXI веков) / Ю.П. Зайцев, Г.Г. Поликарпов // *Морской экологический журнал*. – 2002. – Т. 1. – № 1. – С. 35-55.
  22. *Зелезинская, Л.М.* К изучению естественной смертности некоторых организмов пелагиали Черного моря / Л.М. Зелезинская // *Экологическая биогеография контактных зон моря*. – 1968. – С. 135-148.
  23. *Климова, Т.Н.* Влияние некоторых абиотических и биотических факторов на нерест европейского шпрота *Sprattus sprattus* (Linnaeus, 1758) в Черном море в ноябре 2016–2017 гг / Т.Н.Климова, И.В. Вдодович, Б.Е. Аннинский, А.А. Субботин, П.С. Подрезова, В.В. Мельников // *Океанология*. – 2021. – Т. 61. – № 1. – С. 67-78.
  24. *Коновалов, С.К.* Региональные особенности, устойчивость и эволюция биогеохимической структуры вод Черного моря // *Устойчивость и эволюция океанологических характеристик экосистемы Черного моря* (ред. Еремеев В.Н., Коновалов С.К.) – Киев: МГИ НАН Украины, 2012. – С. 273-299.
  25. *Коновалов, С.К.* Пространственно-временные характеристики гидрохимической структуры вод глубоководной части Черного моря / С.К. Коновалов, А.В. Видничук, Н.А. Орехова // *Система Черного моря*. – М.: Научный мир. – 2018. – С. 106-122.
  26. *Копылов, А.И.* Гетеротрофный нанопланктон аэробной зоны Черного моря / А.И. Копылов, А.Ф. Сажин // *Структура и продукционные характеристики планктонных сообществ Черного моря*. – М.: Наука. – 1989. – С. 139-156.
  27. *Маринов, Т.* Характеристика на мейобентоса от пясчния псевдолиторал и подпочвините плажови води / Т. Маринов // *Изв. Ин-т рибни ресурсов*. – Варна. – 1975. – Т.14. – С. 103-135.
  28. *Мельников, В.В.* Катастрофические изменения биотопа глубоководных районов Черного моря и экосистемные сдвиги / В. В. Мельников, В. Н. Белокопытов, А. В. Масевич, Е. Ф. Васечкина // *Изучение водных и наземных экосистем: история и современность : тез. докл. II Междунар. науч.-практ. конф., 5–9 сентября 2022 г., Севастополь, Российская Федерация*. – Севастополь: ФИЦ ИнБЮМ. – 2022. – С. 120-121. <https://elibrary.ru/item.asp?id=49561131> (дата обращения 15.06.2023).
  29. *Поликарпов, Г.Г.* Обнаружение закономерностей приуроченности к редокс зоне максимума хемосинтеза и наибольшего градиента фосфатов в Черном море / Г.Г. Поликарпов, С.Б. Гулин, М.Б. Гулин, В.Н. Егоров, Н.В. Жерко // *Докл. АН УССР Сер. Геол., хим. и биол. науки*. – 1990. – № 4. – С. 75-76.
  30. *Самышев, Э.З.* Содержание взвешенного органического вещества и интенсивность его седиментации в фотическом слое вод Черного моря / Э.З. Самышев // *Системы контроля окружающей среды. Средства, информационные технологии и мониторинг: сб. науч. тр. – НАН Украины, Мор. гидрофиз. ин-т. – Севастополь*. – 2009. – С. 352-359.
  31. *Скопинцев, Б.А.* Формирование современного химического состава вод Черного моря / Б.А. Скопинцев. – Л.: Гидрометеиздат. 1975. – 336 с.
  32. *Сорокин Ю.И.* Черное море / Ю.И. Сорокин. – М.: Наука. 1982. – 217 с.
  33. *Стунжас, П.А.* Система кислорода в Черном море / П.А. Стунжас // *Система Черного моря*. – М.: Научный мир. – 2018. С. 171-191.
  34. *Фащук, Д.Я.* Особенности современного состояния слоя сосуществования кислорода и сероводорода в Черном море / Д.Я. Фащук, Т.А. Айзатулин, Л.К. Себах // *Современное состояние экосистемы Черного моря*. М.: Наука. 1987. С. 29-41.
  35. *Флинт, М.В.* Вертикальное распределение массовых видов мезопланктона в нижних слоях аэробной зоны в связи со структурой поля кислорода / М.В. Флинт // *Структура и продукционные характеристики планктонных сообществ Черного моря*. – М.: Наука, 1989. – С. 187-212.
  36. *Флинт, М.В.* Вертикальное распределение планктона в нижних слоях кислородной зоны Черного моря / М.В. Флинт А. И. Копылов, С.Г. Поярков, Т.Н. Ратькова, А.Ф. Сажин // *ДАН СССР*. – 1987. – Т. 296. – № 3. – С. 719-723.
  37. *Organic matter stoichiometry, flux, and oxygen control nitrogen loss in the ocean / A. R. Babbín, R. G.*

- Keil, A. H. Devol, B. B. Ward // *Science*. 2014. 344(6182). pp. 406-408, DOI: 10.1126/science.1248364,
38. *Besiktepe S.* Diel vertical distribution, and herbivory of copepods in the southwestern part of the Black Sea // *J. Mar. Syst.* 2001. 28. pp. 281-301
  39. *Bird D.F., Karl D.M.* Microbial biomass and population diversity in the upper water column of the Black Sea // *Deep Sea Res. Part A. Oceanographic Research Papers*. 1991. 38(2). pp. S1069-S1082. [https://doi.org/10.1016/S0198-0149\(10\)80024-X](https://doi.org/10.1016/S0198-0149(10)80024-X)
  40. Ammonium and nitrite oxidation at nanomolar oxygen concentrations in oxygen minimum zone waters / L.A. Bristow, T. Dalsgaard, L. Tian, D.B. Mills, A.D. Bertagnolli, J.J. Wright, S.J. Hallam, O. Ulloa, D.E. Canfield, N.P. Revsbech, B. Thamdrup // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2016. 113(38). pp. 10601-10606, <https://doi.org/10.1073/pnas.1600359113>,
  41. Recent decline of the Black Sea oxygen inventory / A. Capet, E. Stanev, J.-M. Beckers, J. Murray, M. Grégoire // *Biogeosciences Discussions*. 2015. 12. pp. 16233-16253.
  42. *Childress, J.J.* The respiratory rates of midwater crustaceans as a function of depth of occurrence and relation to the oxygen minimum layer off Southern California // *Comp. Biochem. Physiol.* 1975. A 50. pp. 787-799.
  43. Chemical variability in the Black Sea: implications of continuous vertical profiles that penetrated the oxic/anoxic interface / L. A. Codispoti, G. E. Friederich, J. W. Murray, C. M. Sakamoto // *Deep Sea Res.* 1991. 38(Suppl. 2). pp. 691-710.
  44. Oxygen at nanomolar levels reversibly suppresses process rates and gene expression in anammox and denitrification in the oxygen minimum zone off northern Chile / T. Dalsgaard, F.J. Stewart, B. Thamdrup, L. De Brabandere, N.P. Revsbech, O. Ulloa, D.E. Canfield E.F. DeLong // *MBio*. 2014. 5(6). pp. 1-14. e01966-14, 10.1128/mBio.01966-14,
  45. Anammox and denitrification in the oxygen minimum zone of the eastern South Pacific / T. Dalsgaard, B. Thamdrup, L. Fariás, N. P. Revsbech // *Limnol. Oceanogr.* 2012. 57(5). pp. 1331-1346, <https://doi.org/10.4319/lo.2012.57.5.1331>.
  46. The seawater pollution survey in the northern Black Sea / V.S. Dzitsky, N.I. Minkina, I.G. Orlova, E.Z. Samyshev // *Turkish J. Fish. Aquat. Sci.* 2012. 12. pp. 507-522.
  47. Investigating hypoxia in aquatic environments: diverse approaches to addressing a complex phenomenon / J. Friedrich, F. Janssen, D. Aleynik, H. W. Bange, N. Boltacheva, M. N. Çagatay, A. W. Dale, G. Etiopie, Z. Erdem, M. Geraga, A. Gilli, M. T. Gomoiu, P. O. J. Hall, D. Hansson, Y. He., M. Holtappels, M. K. Kirf, M. Kononets, S. Konovalov, A. Lichtschlag, D. M. Livingstone, G. Marinaro, S. Mazlumyan, S. Naehar, R. P. North, G. Papatheodorou, O. Pfannkuche, R. Prien, G. Rehder, C. J. Schubert, T. Soltwedel, G. Sommer S., H. Stahl, E. V. Stanev, A. Teaca, A. Tengberg, C. Waldmann, B. Wehrli, F. Wenzhöfer // *Biogeosciences*. 2014. 11 (4). pp. 1215-1259.
  48. Niche partitioning of the N cycling microbial community of an offshore oxygen deficient zone / C. A. Fuchsman, A. H. Devol, J. K. Saunders, C. McKay, G. Rocop // *Front. Microbiol.* 2017. 8. 2384 p. 1-18. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.02384>,
  49. Free-living and aggregate-associated Planctomycetes in the Black Sea / C. A. Fuchsman, J. T. Staley, B. Oakley B., J. B. Kirkpatrick, J. W. Murray // *FEMS Microbiol. Ecol.* 2012. 80(2). pp. 402-416, <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2012.01306.x>, 2012a.
  50. Size-fraction partitioning of community gene transcription and nitrogen metabolism in a marine oxygen minimum zone / S. Ganesh, L. A. Bristow, M. Larsen, N. Sarode, B. Thamdrup, F. J. Stewart // *ISME J.* 2015. 9(12). pp. 2682, <https://doi.org/10.1038/ismej.2015.44>, 2015.360
  51. Metagenomic analysis of size-fractionated picoplankton in a marine oxygen minimum zone / S. Ganesh, D. J. Parris, E. F. DeLong, F. J. Stewart // *ISME J.* 2014. 8(1). pp. 1-26. <https://doi.org/10.1038/ismej.2013.144>,
  52. Diversity of active chemolithoautotrophic prokaryotes in the sulfidic zone of a Black Sea pelagic redoxcline as determined by rRNA-based stable isotope probing / S. Glauz, M. Labrenz, G. Jost, K. Jürgens // *FEMS microbiology ecology*. 2010. 74. pp. 32-41. 10.1111/j.1574-6941.2010.00944.x.
  53. *Gruber N., Sarmiento J. L.* Global patterns of marine nitrogen fixation and denitrification, *Global Biogeochem. Cy.* 1997. 11(2). pp. 235-266, <https://doi.org/10.1029/97GB00077>,
  54. *Helm, K. P., Bindoff, N. L., Church, J. A.* Observed decreases in oxygen content of the global ocean, *Geophys. Res. Lett.* 2011. 38(23), <https://doi.org/10.1029/2011GL049513>,
  55. A bacterial isolate from the Black Sea oxidizes sulfide with manganese (IV) oxide / J.V. Henkel, O. Dellwig, F. Pollehne, P.R. Daniel, D.P.R. Herlemann, T. Leipe, H.N. Schulz-Vogt // *PNAS*. 2019. 116. pp. 12153-12155.
  56. Sulfide oxidation in the anoxic Black Sea chemocline / B. Jørgensen, H. Fossing, C. Wirsen, H. Jannasch // *Deep Sea Res. Part A. Oceanographic Research Papers*. 1991. 38, (2). pp. S1083-S1103. [https://doi.org/10.1016/S0198-0149\(10\)80025-1](https://doi.org/10.1016/S0198-0149(10)80025-1)
  57. *Judkins, D. C.* Vertical distribution of zooplankton in relation to the oxygen minimum off Peru. *Deep-Sea Res.* – 1980. 27. pp. 475-487.
  58. *Keeling, R. F., Garcia, H. E.* The change in oceanic O<sub>2</sub> inventory associated with recent global warming, *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2002. 99(12), pp. 7848-7853, <https://doi.org/10.1073/pnas.122154899>,
  59. Diversity and Distribution of Planctomycetes and Related Bacteria in the Suboxic Zone of the Black Sea / J. Kirkpatrick, B. Oakley, C. Fuchsman, S. Srinivasan, J. Staley, J.W. Murray // *Applied and Environmental Microbiology*. 2006, DOI:10.1128/AEM.72.4.3079-3083.20
  60. *Konovalov S. K., Murray J. W.* Variations in the chemistry of the Black sea on a time scale of decades (1960–1995) // *Journal of Marine Systems*. 2001. 31. № 1–3. pp. 217-243.
  61. *Konovalov S.* Basic Processes of Black Sea Biogeochemistry / S. Konovalov, J. Murray, G. Luther // *Oceanography*. 2005. No. 2. pp. 28-35.
  62. Anaerobic ammonium oxidation by anammox bacteria in the Black Sea / M.M. Kuypers, A.O. Sliemers, G. Lavik, M. Schmid, B.B. Jørgensen, J.G. Kuenen, J.S. Sinninghe Damsté, M. Strous, M.S. Jetten // *Nature*. 2003. 10. 422(6932). pp. 608-611. doi: 10.1038/nature01472. PMID: 12686999.
  63. Diversity and abundance of sulfate-reducing

- microorganisms in the sulfate and methane zones of a marine sediment, Black Sea / J. Leloup, A. Loy, N.J. Knab, C. Borowski, M. Wagner, B.B. Jørgensen // *Environmental Microbiology*, 2007, DOI:10.1111/J.1462-2920.2006.01122.X
64. Longhurst, A. R. Vertical distribution of zooplankton in relation to the eastern pacific oxygen minimum // *Deep Sea Res.* 1967. 14. pp. 51-63.
  65. Fine-scale vertical distribution of macroplankton and micronekton in the Eastern Tropical North Pacific in association with an oxygen minimum zone / A. E. Maas, S. L. Frazar, D. M. Outram, B. A. Seibel, K. F. Wishner // *J. Plankton Res.* 2014. 36. pp. 1557–1575.
  66. Bioluminescence of ctenophores near the boundary of oxygen-depleted waters at the redoxcline of the Black Sea / V. Melnikov, A. Melnik, O. Mashukova, S. Kapranov, L. Melnik // *Luminescence*. 2021. 36. № 4. pp. 1063-1071.
  67. Distribution of *Sprattus sprattus phalericus* (Risso, 1827) and zooplankton near the Black Sea redoxcline / V. Melnikov, F. Pollehne, N. Minkina, L. Melnik // *Journal of Fish Biology*. 2021. 9(4). pp. 1393-1402. <https://doi.org/10.1111/jfb.14848>
  68. Murray J.W. Unexpected changes in the oxic/anoxic interface in the Black Sea / J.W. Murray, H.W. Jannasch, S. Honjo, R.F. Anderson, W. Reeburgh, Z. Top, et al. // *Nature*. 1989. 338. pp. 411-413.
  69. Murray, J.W. Oxidation-reduction environments: The suboxic zone in the Black Sea / J.W. Murray, L.A. Codispoti, G.E. Friederich // *Aquatic Chemistry: Interfacial and Interspecies Processes*. ACS Advances in Chemistry Series 244. - New York: Oxford University Press. 1995. pp. 157-176.
  70. Niche partitioning of bacterial communities along the stratified water column in the Black Sea / M. Pavlovska, I. Prekrasna, E. Dykyi, A. Zotov, A. Dzhulai, A. Frolova, J. Slobodnik, E. Stoica // *Microbiologyopen*. 2021. Jun;10(3):e1195. doi: 10.1002/mbo3.1195. PMID: 34180601; PMCID: PMC8217838.
  71. Rafael R, Claustre H., Poteau F. The suspended small-particles layer in the suboxic Black Sea: a proxy for delineating the effective N<sub>2</sub>-yielding section. Preprint. DOI: 10.5194/bg-2020-167
  72. Schmidtko, S., Stramma L., Visbeck M. Decline in global oceanic oxygen content during the past five decades. *Nature*. 2017. 542(7641). pp. 335-339, <https://doi.org/10.1038/nature21399>.
  73. Aerobic and anaerobic methanotrophs in the Black Sea water column / C.J. Schubert, M. Coolen, L.V. Neretin, A. Schippers, B. Abbas, E. Durisch-Kaiser, B. Wehrli, E. Hopmans, J.S. Damsté, S. Wakeham, M.M. Kuypers // *Environmental Microbiology*. 2006, DOI:10.1111/J.1462-2920.2006.01079.X
  74. Detection of microbial biomass by intact polar membrane lipid analysis in the water column and surface sediments of the Black Sea / F. Schubotz, S.G. Wakeham, J.S. Lipp, H.F. Fredricks, K. Hinrichs // *Environmental Microbiology*. 2009, DOI:10.1111/j.1462-2920.2009.01999.x
  75. Effect of large magnetotactic bacteria with polyphosphate inclusions on the phosphate profile of the suboxic zone in the Black Sea / H.N. Schulz-Vogt, F. Pollehne, K. Jürgens, H.W. Arz, B. Beier, R. Bahlo, O. Dellwig, J.V. Henkel, D.P.R. Herlemann, S. Krüger, T. Leipe, T. Schott // *The ISME Journal*. 2019. 13. pp. 1198-1208.
  76. Shaffer G. Phosphate pumps and shuttles in the Black Sea // *Nature*. 1986. 321. pp. 515–7.
  77. Expanding oxygen-minimum zones in the tropical oceans / Stramma, L., Johnson, G. C., Sprintall, J., Mohrholz, V. // *Science*. 2008. 320(5876). pp. 655–658, <https://doi.org/10.1126/science.1153847>.
  78. Missing lithotroph identified as new planctomycete / M. Strous, J. A. Fuerst, E. H. Kramer, S. Logemann, G. Muyzer, K. T. van de Pas-Schoonen, R. Webb, J. G. Kuenen, M. S. Jetten // *Nature*. 1999. 400. 6743. pp. 446-449. doi:10.1038/22749. PMID 10440372
  79. Svetlichny L., Hubareva E., Arashkevich E.G. Physiological and behavioural response to hypoxia in active and diapausing copepodites Stage V *Calanus euxinus* // *Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol.* 1998. 52. pp. 507-519.
  80. Development and lipid storage in *Calanus euxinus* from the Black and Marmara seas: Variabilities due to habitat conditions / L. Svetlichny, A. Kideys, E. Hubareva, S. Besiktepe, M. Isinibilir // *Journal of Marine Systems*. 2006. 59(1–2), pp. 52– 62. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2005.09.003>
  81. Development of *Calanus euxinus* during spring cold homothermy in the Black Sea / L.S. Svetlichny, N.V. Yuneva, T.S. Hubareva, A.M. Schepkina, S. Besiktepe, A.E. Kideys, L. Bat, F. Sahin // *Mar Ecol Prog Ser*. 2009. V. 374. pp.199-213.
  82. Thamdrup B., Rossello-Mora, R., Amann, R. Microbial Manganese and Sulfate Reduction in Black Sea Shelf Sediments. // *Applied and Environmental Microbiology*. 2000, DOI:10.1128/AEM.66.7.2888-2897.2000
  83. Vinogradov, M.E. Vertical distribution of mesoplankton in the open area of the Black Sea / M.E. Vinogradov, M.V. Flint, E.A. Shushkina // *Mar. Biol.* 1985. V. 89. pp. 95-107.
  84. Vinogradov, M.E., Arashkevich E.G., Ilchenko S.V. The ecology of the *Calanus ponticus* population in the deeper layer of its concentration in the Black Sea // *Journal of Plankton Research*. 1992. 14(3). pp. 447-458.
  85. Organic carbon, and not copper, controls denitrification in oxygen minimum zones of the ocean / B. B. Ward, C. B. Tuit, A. Jayakumar, J. J. Rich, J. Moffett, S. W. A. Naqvi // *Deep-Sea Res.* 2008. Pt. I. 55(12). pp. 1672-1683, <https://doi.org/10.1016>
  86. Denitrification as the dominant nitrogen loss process in the Arabian Sea / B.B. Ward, A.H. Devol, J.J. Rich, B.X. Chang, S.E. Bulow., H. Naik, A. Pratihary, A. Jayakumar // *Nature*. 2009. (7260). pp. 78-81, 6/j.dsr.2008.07.005, 2008.
  87. Autonomous observations of in vivo fluorescence and particle backscattering in an oceanic oxygen minimum zone / A. L. Whitmire, R. M. Atelier, V. Villagrán, O. Ulloa // *Opt. Express*. 2009. 17(24). 21. pp. 992-1022. <https://doi.org/10.1364/OE.17.021992>,
  88. Trophic ecology and vertical patterns of carbon and nitrogen stable isotopes in zooplankton from oxygen minimum zone regions / R. L. Williams, S. Wakeham, R. McKinney, K. F. Wishner // *Deep-Sea Res.* 2014. 1. 90. pp. 36-47.
  89. Wishner K.F. Ocean deoxygenation and copepods: coping with oxygen minimum zone variability / K.F. Wishner, B. Seibel, D. Outram // *Biogeosciences*. 2000. 17. – 8. pp. 2315-2339.
  90. Wishner, K.F. Zooplankton in the eastern tropical

- north Pacific: Boundary effects of oxygen minimum zone expansion / K.F. Wishner, D.M. Outram, B.A. Seibel, K.L. Daly and R.L. Williams // *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*. 2013. 79. pp. 122-140.
91. *Wishner, K.F., Gowing, M.M., Gelfman, C.* Mesozooplankton biomass in the upper 1000 m in the Arabian Sea: Overall seasonal and geographic patterns, and relationship to oxygen gradients. *Deep-Sea Res. II*. 1998. 45. 2405–2432. [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(98\)00078-2](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(98)00078-2).
92. Pelagic and benthic ecology of the lower interface of the eastern tropical Pacific oxygen minimum zone / K.F. Wishner, C.J. Ashjian, C. Gelfman, M.M. Gowing, L. Kann, L.A. Levin, L.S. Mullineaux, J. Saltzman // *Deep-Sea Res.* 1995. 42. pp. 93-115.
93. Autonomous profiling float observations reveal the dynamics of deep biomass distributions in the denitrifying oxygenminimum zone of the Arabian Sea / B. Wojtasiewicz, T. W.T rull, T. U. Bhaskar, M. Gauns, S. Prakash, M. Ravichandran, N. J. Hardman-Mountford // *J. Mar. Syst.* 2018. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2018.07.002>,
94. Nutritional condition of female *Calanus euxinus* from cyclonic and anticyclonic regions of the Black Sea / N.V. Yuneva, L. S. Svetlichny, O.A.Yunev, Z.A. Romanova, A. Kideys, F. Bingel, Z. Uysal, A. Yilmaz, G.E. Shulman, // *Marine Ecology Progress Series*. 1999. 189. 10.3354/meps189195.
95. *Zubkov M.V., Sazhin A.F., Flint M.V.* The microplankton organisms at the oxic-anoxic interface in the pelagial of the Black Sea // *FEMS Microbiology Letters*. 1992. 101(4). pp. 245-250, [https://doi.org/10.1016/0378-1097\(92\)90821-5](https://doi.org/10.1016/0378-1097(92)90821-5).

## ANAEROCONTOUR OF THE BLACK SEA

© 2023 V.V. Melnikov

Federal Research Center “A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the South Seas of the Russian Academy of Sciences”, Sevastopol, Russian Federation

The work is devoted to the issue of the allocation of a new contour biotope in the Black Sea. Currently, in hydrobiology, it is customary to distinguish the following contour biotopes or contact zones of the sea: aerocontour, psammocontour, lithocontour, pelocontour, potamocontour (Zaitsev, 2012, 2015), which describe the ecological structure of any reservoir except for the Black Sea. This is due to the fact that most of the deep-water area of this water basin does not have a pelocontour with higher forms of life due to hydrogen sulfide in its depths. This biotope exists only in coastal shelf areas up to depths of 150–200m, where there is still oxygen. Until the end of the last century, it was believed that the Black Sea had only oxygen and hydrogen sulfide zones, with a mixing layer (or C-layer) between them. However, at the beginning of this century, a revolutionary discovery was made in hydrochemistry (Konovalov, Murray, 2001; Konovalov et al., 2005): it turned out that the C-layer does not exist and that the oxygen and hydrogen sulfide layers of water are separated by a special water mass where there is neither oxygen nor hydrogen sulfide. It turned out that this water mass (called the Suboxic layer) has a thickness of about 30-50 m, characteristic physicochemical properties and a certain history of origin (Konovalov et al., 2005). Like any water mass in the sea, it is a biotope that in hydrobiology does not yet have a name, is poorly described and its role in the ecosystem is insufficiently studied. However, there is already evidence that it plays an extremely important role in the ecosystem of the Black Sea because clusters of specific hydrobionts form on its borders and intensive chemosynthesis occurs in it, comparable in production with the photic zone (Polikarpov et al., 1990). This biotope is an obvious contour biotope, the opposite of the aerocontour, which is in contact with the oxygen environment. It is located on the border with anoxic layer and therefore the author called it the “anaerocontour” of the Black Sea. Based on the generalization of existing data and the results of his own research, the author of this work for the first time provides a generalized description of the structural and functional characteristics of this contour biotope and describes its role in the functioning of the ecosystem of the Black Sea. The results of this work are of fundamental interest for understanding biological processes in extreme conditions and their impact on long-period changes in the ecosystem of the Black Sea.

*Keywords:* contour biotopes; Black Sea; ecosystem; oxygen deficiency; chemosynthesis; communities

DOI: 10.37313/1990-5378-2023-25-5-203-218

EDN: NJMWP

## REFERENCES

1. *Andrusov, N.I.* Predvaritel'nyj otchet ob uchastii v chernomorskoj glubokovodnoj ekspedicii / N.I. Andrusov // *Izv. Russkogo geograf. Obshchestva*. – 1890. – T. 26. – № 5. – S. 398-409.
2. *Vernadskij, V.I.* Razmyshleniya naturalista. Nauchnaya mysl' kak planetnoe yavlenie. Kn. 2 / V.I. Vernadskij. – M: Nauka. 1977. – 192 s.
3. *Vernadskij, V.I.* Himicheskoe stroenie biosfery zemli i ee okruzhenie / V.I. Vernadskij. – M: Nauka. 1965. – 175 s.
4. *Vinogradov, M.E.* Faktor opredelyayushchij pozitsiyu nizhnego sloya koncentracii mezoplanktona / M.E. Vinogradov, E.I. Musaeva, T.N. Semenova // *Okeanologiya*. – 1990. – Vyp. 30. – S. 217-224.

5. *Vinogradov, M.E.* Osobennosti vertikal'nogo raspredeleniya chernomorskogo mezoplanktona / M.E. Vinogradov, E.A. Shushkina // Ekosistemy pelagiali Chernogo morya. – M.: Nauka. – 1980. – S. 179-191.
6. *Vinogradov, M.E.* Ocenka koncentracii chernomorskih meduz, grebnevikov, kalyanusa po nablyudeniya iz podvodnogo apparata «Argus»/ M.E. Vinogradov, E.A. Shushkina // Okeanologiya. – 1982. – T. 22. – No 3. – S. 473-479.
7. *Vinogradov, M.E.* Issledovanie ekosistemy chernomorskoj pelagiali / M.E. Vinogradov, M.V. Flint // Okeanologiya. 1985. – T. 25. – № 1. – S. 168-171.
8. *Vinogradov, M.E.* Issledovanie vertikal'nogo raspredeleniya mezoplanktona s ispol'zovaniem podvodnogo obitaemogo apparata “Argus” / M.E. Vinogradov, M.V. Flint, E.A. Shushkina // Sovremennoe sostoyanie ekosistemy Chernogo morya. – M.: Nauka. – 1987. – S. 172-186.
9. *Vinogradov, M.E.* Plankton nizhnih sloev kislorodnoj zony Chernogo morya / M.E. Vinogradov, E.A. Shushkina, M.V. Flint, N.I. Tumanceva // Okeanologiya. – 1986. – Vyp. 26. – S. 300-309.
10. *Vinogradov, M.E.* Ekosistema Chernogo morya / M.E. Vinogradov, V.V. Sapozhnikov, E.A. Shushkina. – M.: Nauka. 1992. – 112 s.
11. *Vorob'eva, L.V.* Intersticial'naya mejofauna peschanyh plyazhej Chernogo morya / L.V. Vorob'eva. – Kiev: Nauk. Dumka, 1992. – 141 s.
12. *Gorbunova, S.I.* Ozera vokrug nas / S.I. Gorbunova. – Murmansk: Nauchnaya kniga. Murmanskij arkticheskij gosudarstvennyj universitet, 2017. – 112 s.
13. *Gulin, S.B.* Izuchenie sezonnoj dinamiki sedimentacionnogo vynosa vzveshennogo veshchestva, biogennyh elementov i zagryaznyayushchih veshchestv iz poverhnostnogo sloya vod Chernogo morya v period s 1992 po 1994 gg. / S.B. Gulin, G.G. Polikarpov, V.N. Egorov, O.V. Krivenko // Geohimiya. – 1995. – T. 4. – № 6. – S. 863-873.
14. *Zajcev, Yu.* Osnovnye skopleniya zhizni i osnovnye “bolevye točki” v moryah i okeanah / Yu. Zajcev // J. Environmental Science @ Engineering. – 2012. – A 1. – S. 886-897.
15. *Zajcev, Yu. P.* Vvedenie v ekologiyu Chernogo morya / Yu.P. Zajcev. – Odessa: Even. 2006. – 224 s.
16. *Zajcev, Yu.P.* Marginal'nye ekotony v monitoringe okeana / Yu.P. Zajcev // Kompleksnyj global'nyj monitoring sostoyaniya biosfery: Tr. 3-go Mezhdunar. Simpoz., 13-20 okt. 1985 g. – L.: Gidrometeoizdat. 1986, T. 3. S. 33-44.
17. *Zajcev, Yu.P.* Morskaya nejstologiya / Yu.P. Zajcev. – Kiev: Nauk. Dumka. 1970. – 263 s.
18. *Zajcev, Yu.P.* Pripoverhnostnyj pelagicheskij biocenoz Chernogo morya / Yu.P. Zajcev // Zool.zhurn. – 1961. – T.40. – Vyp. 6. – S. 818-825.
19. *Zajcev, Yu.P.* Pro isnuvannya biocenozu nejstonu v morskij pelagiali / Yu.P. Zajcev // Nauk zap. Odes'k. biol.st. – 1960. – № 2. – S. 37-42.
20. *Zajcev, Yu.P.* O konturnoj strukture gidrosfery / Yu.P. Zajcev // Nauk. zap. Ternop. nac. ped. un-tu. Ser. Biol. 2015. № 3-4 (64). 235 s.
21. *Zajcev, Yu.P.* Ekologicheskie processy v kriticheskij zonah Chernogo morya (sintez rezul'tatov dvuh napravlenij issledovanij s serediny XX do nachala XXI vekov) / Yu.P. Zajcev, G.G. Polikarpov // Morskij ekologicheskij zhurnal. – 2002. – T. 1. – № 1. – S. 35-55.
22. *Zelezinskaya, L.M.* K izucheniyu estestvennoj smertnosti nekotoryh organizmov pelagiali Chernogo morya / L.M. Zelezinskaya // Ekologicheskaya biogeografiya kontaktnyh zon morya. – 1968. – S. 135-148.
23. *Klimova, T.N.* Vliyanie nekotoryh abioticheskij i bioticheskij faktorov na nerest evropejskogo shprotta *Sprattus sprattus* (Linnaeus, 1758) v Chernom more v noyabre 2016–2017 gg / T.N. Klimova, I.V. Vdodovich, B.E. Anninskij, A.A. Subbotin, P.S. Podrezova, V.V. Mel'nikov // Okeanologiya. – 2021. – T. 61. – № 1. – S. 67-78.
24. *Konovalov, S.K.* Regional'nye osobennosti, ustojchivost' i evolyuciya biogeochemicheskij struktury vod Chernogo morya // Ustojchivost' i evolyuciya okeanologicheskij charakteristik ekosistemy Chernogo morya (red. Eremeev V.N., Konovalov S.K.) – Kiev: MGI NAN Ukrainy, 2012. – S. 273-299.
25. *Konovalov, S.K.* Prostranstvenno-vremennye harakteristiki gidrochemicheskij struktury vod glubokovodnoj chasti Chernogo morya / S.K. Konovalov, A.V. Vidnichuk, N.A. Orekhova // Sistema Chernogo morya. – M.: Nauchnyj mir. – 2018. – S. 106-122.
26. *Kopylov, A.I.* Geterotrofnij nanoplankton aerobnoj zony Chernogo morya / A.I. Kopylov, A.F. Sazhin // Struktura i produkcionnye harakteristiki planktonnyh soobshchestv Chernogo morya. – M.: Nauka. – 1989. – C. 139-156.
27. *Marinov, T.* Harakteristika na mejebntosa ot pyaschniya psevdolitoral i podpochvinite plazhovi vodi / T. Marinov // Izv. In-t ribni resursov. – Varna. – 1975. – T.14. – S. 103-135.
28. *Mel'nikov, V.V.* Katastroficheskie izmeneniya biotopa glubokovodnyh rajonov Chernogo morya i ekosistemnye sdvigi / V. V. Mel'nikov, V. N. Belokopytov, A. V. Masevich, E. F. Vasechkina // Izuchenie vodnyh i nazemnyh ekosistem: istoriya i sovremennost' : tez. dokl. II Mezhdunar. nauch.-prakt. konf., 5–9 sentyabrya 2022 g., Sevastopol', Rossijskaya Federaciya. – Sevastopol': FIC InBYUM. – 2022. – S. 120-121. <https://elibrary.ru/item.asp?id=49561131> (data obrashcheniya 15.06.2023).
29. *Polikarpov, G.G.* Obnaruzhenie zakonomernostej priurochennosti k redoks zone maksimuma hemosinteza i naibol'shego gradienta fosfatov v Chernom more / G.G. Polikarpov, S.B. Gulin, M.B. Gulin, V.N. Egorov, N.V. ZHerko // Dokl. AN USSR Ser. Geol., him. i biol. nauki. – 1990. – № 4. – S. 75-76.
30. *Samyshev, E.Z.* Soderzhanie vzveshennogo organicheskogo veshchestva i intensivnost' ego sedimentacii v foticheskom sloe vod Chernogo morya / E.Z. Samyshev // Sistemy kontrolya okruzhayushchej sredy. Sredstva, informacionnye tekhnologii i monitoring: sb. nauch. tr. – NAN Ukrainy, Mor. gidrofiz. in-t. – Sevastopol'. – 2009. – S. 352-359.
31. *Skopincev B.A.* Formirovanie sovremennogo himicheskogo sostava vod Chernogo morya / B.A. Skopincev. – L.: Gidrometeoizdat. 1975. – 336 s.
32. *Sorokin Yu.I.* Chernoe more / YU.I. Sorokin. – M.: Nauka. 1982. – 217 s.
33. *Stunzhas, P.A.* Sistema kisloroda v Chernom more / P.A. Stunzhas // Sistema Chernogo morya. – M.: Nauchnyj mir. – 2018. S. 171-191.

34. *Fashchuk, D.YA.* Osobennosti sovremennogo sostoyaniya sloya sosushchestvovaniya kisloroda i serovodoroda v Chernom more / D.YA. Fashchuk, T.A. Ajzatulin, L.K. Sebah // *Sovremennoe sostoyanie ekosistemy Chernogo morya.* M.: Nauka. 1987. S. 29-41.
35. *Flint, M.V.* Vertikal'noe raspredelenie massovykh vidov mezoplanktona v nizhnih sloyah aerobnoy zony v svyazi so strukturoj polya kisloroda / M.V. Flint // *Struktura i produkcionnye karakteristiki planktonnykh soobshchestv Chernogo morya.* – M.: Nauka, 1989. – C. 187-212.
36. *Flint, M.V.* Vertikal'noe raspredelenie planktona v nizhnih sloyah kislorodnoy zony Chernogo morya / M.V. Flint A. I. Kopylov, S.G. Poyarkov, T.N. Rat'kova, A.F. Sazhin // *DAN SSSR.* – 1987. – T. 296. – № 3. – C. 719-723.
37. Organic matter stoichiometry, flux, and oxygen control nitrogen loss in the ocean / A. R. Babbin, R. G. Keil, A. H. Devol, B. B. Ward // *Science.* 2014. 344(6182). pp. 406-408, DOI: 10.1126/science.1248364,
38. *Besiktepe S.* Diel vertical distribution, and herbivory of copepods in the southwestern part of the Black Sea // *J. Mar. Syst.* 2001. 28. pp. 281-301
39. *Bird D.F., Karl D.M.* Microbial biomass and population diversity in the upper water column of the Black Sea // *Deep Sea Res. Part A. Oceanographic Research Papers.* 1991. 38(2). pp. S1069-S1082. [https://doi.org/10.1016/S0198-0149\(10\)80024-X](https://doi.org/10.1016/S0198-0149(10)80024-X)
40. Ammonium and nitrite oxidation at nanomolar oxygen concentrations in oxygen minimum zone waters / L.A. Bristow, T. Dalsgaard, L. Tian, D.B. Mills, A.D. Bertagnolli, J.J. Wright, S.J. Hallam, O. Ulloa, D.E. Canfield, N.P. Revsbech, B. Thamdrup // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2016. 113(38). pp. 10601-10606, <https://doi.org/10.1073/pnas.1600359113>,
41. Recent decline of the Black Sea oxygen inventory / A. Capet, E. Stanev, J.-M. Beckers, J. Murray, M. Grégoire // *Biogeosciences Discussions.* 2015. 12. pp. 16233-16253.
42. *Childress, J.J.* The respiratory rates of midwater crustaceans as a function of depth of occurrence and relation to the oxygen minimum layer off Southern California // *Comp. Biochem. Physiol.* 1975. A 50. pp. 787-799.
43. Chemical variability in the Black Sea: implications of continuous vertical profiles that penetrated the oxic/anoxic interface / L. A. Codispoti, G. E. Friederich, J. W. Murray, C. M. Sakamoto // *Deep Sea Res.* 1991. 38(Suppl. 2). pp. 691-710.
44. Oxygen at nanomolar levels reversibly suppresses process rates and gene expression in anammox and denitrification in the oxygen minimum zone off northern Chile / T. Dalsgaard, F.J. Stewart, B. Thamdrup, L. De Brabandere, N.P. Revsbech, O. Ulloa, D.E. Canfield E.F. DeLong // *MBio.* 2014. 5(6). pp. 1-14. e01966-14, 10.1128/mBio.01966-14,
45. Anammox and denitrification in the oxygen minimum zone of the eastern South Pacific / T. Dalsgaard, B. Thamdrup, L. Farías, N. P. Revsbech // *Limnol. Oceanogr.* 2012. 57(5). pp. 1331-1346, <https://doi.org/10.4319/lo.2012.57.5.1331>.
46. The seawater pollution survey in the northern Black Sea / V.S. Dzitsky, N.I. Minkina, I.G. Orlova, E.Z. Samyshev // *Turkish J. Fish. Aquat. Sci.* 2012. 12. pp. 507-522.
47. Investigating hypoxia in aquatic environments: diverse approaches to addressing a complex phenomenon / J. Friedrich, F. Janssen, D. Aleynik, H. W. Bange, N. Boltacheva, M. N. Çagatay, A. W. Dale, G. Etiope, Z. Erdem, M. Geraga, A. Gilli, M. T. Gomoiu, P. O. J. Hall, D. Hansson, Y. He., M. Holtappels, M. K. Kirf, M. Kononets, S. Kononov, A. Lichtschlag, D. M. Livingstone, G. Marinaro, S. Mazlumyan, S. Naehar, R. P. North, G. Papatheodorou, O. Pfannkuche, R. Prien, G. Rehder, C. J. Schubert, T. Soltwedel, G. Sommer S., H. Stahl, E. V. Stanev, A. Teaca, A. Tengberg, C. Waldmann, B. Wehrli, F. Wenzhöfer // *Biogeosciences.* 2014. 11 (4). pp. 1215-1259.
48. Niche partitioning of the N cycling microbial community of an offshore oxygen deficient zone / C. A. Fuchsman, A. H. Devol, J. K. Saunders, C. McKay, G. Rocap // *Front. Microbiol.* 2017. 8. 2384 p. 1-18. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.02384>,
49. Free-living and aggregate-associated Planctomycetes in the Black Sea / C. A. Fuchsman, J. T. Staley, B. Oakley B., J. B. Kirkpatrick, J. W. Murray // *FEMS Microbiol. Ecol.* 2012. 80(2). pp. 402-416, <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2012.01306.x>, 2012a.
50. Size-fraction partitioning of community gene transcription and nitrogen metabolism in a marine oxygen minimum zone / S. Ganesh, L. A. Bristow, M. Larsen, N. Sarode, B. Thamdrup, F. J. Stewart // *ISME J.* 2015. 9(12). pp. 2682, <https://doi.org/10.1038/ismej.2015.44>, 2015.360
51. Metagenomic analysis of size-fractionated picoplankton in a marine oxygen minimum zone / S. Ganesh, D. J. Parris, E. F. DeLong, F. J. Stewart // *ISME J.* 2014. 8(1). pp. 1-26. <https://doi.org/10.1038/ismej.2013.144>,
52. Diversity of active chemolithoautotrophic prokaryotes in the sulfidic zone of a Black Sea pelagic redoxcline as determined by rRNA-based stable isotope probing / S. Glaubitz, M. Labrenz, G. Jost, K. Jürgens // *FEMS microbiology ecology.* 2010. 74. pp. 32-41. 10.1111/j.1574-6941.2010.00944.x.
53. *Gruber N., Sarmiento J. L.* Global patterns of marine nitrogen fixation and denitrification, *Global Biogeochem. Cy.* 1997. 11(2). pp. 235-266, <https://doi.org/10.1029/97GB00077>,
54. *Helm, K. P., Bindoff, N. L., Church, J. A.* Observed decreases in oxygen content of the global ocean, *Geophys. Res. Lett.* 2011. 38(23), <https://doi.org/10.1029/2011GL049513>,
55. A bacterial isolate from the Black Sea oxidizes sulfide with manganese (IV) oxide / J.V. Henkel, O. Dellwig, F. Pollehne, P.R. Daniel, D.P.R. Herlemann, T. Leipe, H.N. Schulz-Vogt // *PNAS.* 2019. 116. pp. 12153-12155.
56. Sulfide oxidation in the anoxic Black Sea chemocline / B. Jørgensen, H. Fossing, C. Wirsén, H. Jannasch // *Deep Sea Res. Part A. Oceanographic Research Papers.* 1991. 38, (2). pp. S1083-S1103. [https://doi.org/10.1016/S0198-0149\(10\)80025-1](https://doi.org/10.1016/S0198-0149(10)80025-1)
57. *Judkins, D. C.* Vertical distribution of zooplankton in relation to the oxygen minimum off Peru. *Deep-Sea Res.* – 1980. 27. pp. 475-487.
58. *Keeling, R. F., Garcia, H. E.* The change in oceanic O<sub>2</sub> inventory associated with recent global warming, *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2002. 99(12), pp. 7848-7853, <https://doi.org/10.1073/pnas.122154899>,
59. Diversity and Distribution of Planctomycetes and Related Bacteria in the Suboxic Zone of the Black Sea

- /J. Kirkpatrick, B. Oakley, C. Fuchsman, S. Srinivasan, J. Staley, J.W. Murray // Applied and Environmental Microbiology. 2006, DOI:10.1128/AEM.72.4.3079–3083.20
60. *Konovalov S. K., Murray J. W.* Variations in the chemistry of the Black sea on a time scale of decades (1960–1995) // Journal of Marine Systems. 2001. 31. № 1–3. pp. 217–243.
  61. *Konovalov S.* Basic Processes of Black Sea Biogeochemistry / S. Konovalov, J. Murray, G. Luther // Oceanography. 2005. No. 2. pp. 28–35.
  62. Anaerobic ammonium oxidation by anammox bacteria in the Black Sea / M.M. Kuypers, A.O. Sliemers, G. Lavik, M. Schmid, B.B. Jørgensen, J.G. Kuenen, J.S. Sinninghe Damsté, M. Strous, M.S. Jetten // Nature. 2003. 10. 422(6932). pp. 608–611. doi: 10.1038/nature01472. PMID: 12686999.
  63. Diversity and abundance of sulfate-reducing microorganisms in the sulfate and methane zones of a marine sediment, Black Sea / J. Leloup, A. Loy, N.J. Knab, C. Borowski, M. Wagner, B.B. Jørgensen // Environmental Microbiology, 2007, DOI:10.1111/J.1462-2920.2006.01122.X
  64. *Longhurst, A. R.* Vertical distribution of zooplankton in relation to the eastern pacific oxygen minimum // Deep Sea Res. 1967. 14. pp. 51–63.
  65. Fine-scale vertical distribution of macroplankton and micronekton in the Eastern Tropical North Pacific in association with an oxygen minimum zone / A. E. Maas, S. L. Frazar, D. M. Outram, B. A. Seibel, K. F. Wishner // J. Plankton Res. 2014. 36. pp. 1557–1575.
  66. Bioluminescence of ctenophores near the boundary of oxygen-depleted waters at the redoxcline of the Black Sea / V. Melnikov, A. Melnik, O. Mashukova, S. Kapranov, L. Melnik // Luminescence. 2021. 36. № 4. pp. 1063–1071.
  67. Distribution of *Sprattus sprattus phalericus* (Risso, 1827) and zooplankton near the Black Sea redoxcline / V. Melnikov, F. Pollehne, N. Minkina, L. Melnik // Journal of Fish Biology. 2021. 9(4). pp. 1393–1402. <https://doi.org/10.1111/jfb.14848>
  68. *Murray J.W.* Unexpected changes in the oxic/anoxic interface in the Black Sea / J.W. Murray, H.W. Jannasch, S. Honjo, R.F. Anderson, W. Reeburgh, Z. Top, et al. // Nature. 1989. 338. pp. 411–413.
  69. *Murray, J.W.* Oxidation-reduction environments: The suboxic zone in the Black Sea / J.W. Murray, L.A. Codispoti, G.E. Friederich // Aquatic Chemistry: Interfacial and Interspecies Processes. ACS Advances in Chemistry Series 244. - New York: Oxford University Press. 1995. pp. 157–176.
  70. Niche partitioning of bacterial communities along the stratified water column in the Black Sea / M. Pavlovskaya, I. Prekrasna, E. Dykyi, A. Zotov, A. Dzhulai, A. Frolova, J. Slobodnik, E. Stoica // Microbiologyopen. 2021. Jun;10(3):e1195. doi: 10.1002/mbo3.1195. PMID: 34180601; PMCID: PMC8217838.
  71. *Rafael R, Claustre H., Poteau F.* The suspended small-particles layer in the suboxic Black Sea: a proxy for delineating the effective N<sub>2</sub>-yielding section. Preprint. DOI: 10.5194/bg-2020-167
  72. *Schmidtko, S., Stramma L., Visbeck M.* Decline in global oceanic oxygen content during the past five decades. Nature. 2017. 542(7641). pp. 335–339, <https://doi.org/10.1038/nature21399>.
  73. Aerobic and anaerobic methanotrophs in the Black Sea water column / C.J. Schubert, M. Coolen, L.V. Neretin, A. Schippers, B. Abbas, E. Durisch-Kaiser, B. Wehrli, E. Hopmans, J.S. Damsté, S. Wakeham, M.M. Kuypers // Environmental Microbiology. 2006, DOI:10.1111/J.1462-2920.2006.01079.X
  74. Detection of microbial biomass by intact polar membrane lipid analysis in the water column and surface sediments of the Black Sea / F. Schubotz, S.G. Wakeham, J.S. Lipp, H.F. Fredricks, K. Hinrichs // Environmental Microbiology. 2009, DOI:10.1111/j.1462-2920.2009.01999.x
  75. Effect of large magnetotactic bacteria with polyphosphate inclusions on the phosphate profile of the suboxic zone in the Black Sea / H.N. Schulz-Vogt, F. Pollehne, K. Jürgens, H.W. Arz, B. Beier, R. Bahlo, O. Dellwig, J.V. Henkel, D.P.R. Herlemann, S. Krüger, T. Leipe, T. Schott // The ISME Journal. 2019. 13. pp. 1198–1208.
  76. *Shaffer G.* Phosphate pumps and shuttles in the Black Sea // Nature. 1986. 321. pp. 515–7.
  77. Expanding oxygen-minimum zones in the tropical oceans / Stramma, L., Johnson, G. C., Sprintall, J., Mohrholz, V. // Science. 2008. 320(5876). pp. 655–658, <https://doi.org/10.1126/science.1153847>.
  78. Missing lithotroph identified as new planctomycete / M. Strous, J. A. Fuerst, E. H. Kramer, S. Logemann, G. Muyzer, K. T. van de Pas-Schoonen, R. Webb, J. G. Kuenen, M. S. Jetten // Nature. 1999. 400. 6743. pp. 446–449. doi:10.1038/22749. PMID 10440372
  79. *Svetlichny L., Hubareva E., Arashkevich E.G.* Physiological and behavioural response to hypoxia in active and diapausing copepodites Stage V *Calanus euxinus* // Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol.. 1998. 52. pp. 507–519.
  80. Development and lipid storage in *Calanus euxinus* from the Black and Marmara seas: Variabilities due to habitat conditions / L. Svetlichny, A. Kideys, E. Hubareva, S. Besiktepe, M. Isinibilir // Journal of Marine Systems. 2006. 59(1–2), pp. 52– 62. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2005.09.003>
  81. Development of *Calanus euxinus* during spring cold homothermy in the Black Sea / L.S. Svetlichny, N.V. Yuneva, T.S. Hubareva, A.M. Schepkina, S. Besiktepe, A.E. Kideys, L. Bat, F. Sahin // Mar Ecol Prog Ser. 2009. V. 374. pp.199–213.
  82. *Thamdrup B., Rossello-Mora, R., Amann, R.* Microbial Manganese and Sulfate Reduction in Black Sea Shelf Sediments. // Applied and Environmental Microbiology. 2000, DOI:10.1128/AEM.66.7.2888–2897.2000
  83. *Vinogradov, M.E.* Vertical distribution of mesoplankton in the open area of the Black Sea / M.E. Vinogradov, M.V. Flint, E.A. Shushkina // Mar. Biol. 1985. V. 89. pp. 95–107.
  84. *Vinogradov, M.E., Arashkevich E.G., Ilchenko S.V.* The ecology of the *Calanus ponticus* population in the deeper layer of its concentration in the Black Sea // Journal of Plankton Research. 1992. 14(3). pp. 447–458.
  85. Organic carbon, and not copper, controls denitrification in oxygen minimum zones of the ocean / B. B. Ward, C. B. Tuit, A. Jayakumar, J. J. Rich, J. Moffett, S. W. A. Naqvi // Deep-Sea Res. 2008. Pt. I. 55(12). pp. 1672–1683, <https://doi.org/10.101>
  86. Denitrification as the dominant nitrogen loss process in the Arabian Sea / B.B. Ward, A.H. Devol,

- J.J. Rich, B.X. Chang, S.E Bulow., H. Naik, A. Pratihary, A. Jayakumar // *Nature*. 2009. (7260). pp. 78-81, 6/j.dsr.2008.07.005, 2008.
87. Autonomous observations of in vivo fluorescence and particle backscattering in an oceanic oxygen minimum zone / A. L. Whitmire, R. M. Atelier, V. Villagrán, O. Ulloa // *Opt. Express*. 2009. 17(24). 21. pp. 992-1022. <https://doi.org/10.1364/OE.17.021992>,
88. Trophic ecology and vertical patterns of carbon and nitrogen stable isotopes in zooplankton from oxygen minimum zone regions / R. L. Williams, S. Wakeham, R. McKinney, K. F. Wishner // *Deep-Sea Res.* 2014. 1. 90. pp. 36-47.
89. *Wishner K.F.* Ocean deoxygenation and copepods: coping with oxygen minimum zone variability / K.F. Wishner, B. Seibel, D. Outram // *Biogeosciences*. 2000. 17. – 8. pp. 2315-2339.
90. *Wishner, K.F.* Zooplankton in the eastern tropical north Pacific: Boundary effects of oxygen minimum zone expansion / K.F. Wishner, D.M. Outram, B.A. Seibel, K.L. Daly and R.L. Williams // *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*. 2013. 79. pp. 122-140.
91. *Wishner, K.F., Gowing, M.M., Gelfman, C.* Mesozooplankton biomass in the upper 1000 m in the Arabian Sea: Overall seasonal and geographic patterns, and relationship to oxygen gradients. *Deep-Sea Res. II*. 1998. 45. 2405–2432. [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(98\)00078-2](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(98)00078-2).
92. Pelagic and benthic ecology of the lower interface of the eastern tropical Pacific oxygen minimum zone / K.F. Wishner, C.J. Ashjian, C. Gelfman, M.M. Gowing, L. Kann, L.A. Levin, L.S. Mullineaux, J. Saltzman // *Deep-Sea Res.* 1995. 42. pp. 93-115.
93. Autonomous profiling float observations reveal the dynamics of deep biomass distributions in the denitrifying oxygen minimum zone of the Arabian Sea / B. Wojtasiewicz, T. W.T rull, T. U. Bhaskar, M. Gauns, S. Prakash, M. Ravichandran, N. J. Hardman-Mountford // *J. Mar. Syst.* 2018. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2018.07.002>,
94. Nutritional condition of female *Calanus euxinus* from cyclonic and anticyclonic regions of the Black Sea / N.V. Yuneva, L. S. Svetlichny, O.A.Yunev, Z.A. Romanova, A. Kideys, F. Bingel, Z. Uysal, A. Yilmaz, G.E. Shulman, // *Marine Ecology Progress Series*. 1999. 189. 10.3354/meps189195.
95. *Zubkov M.V., Sazhin A.F., Flint M.V.* The microplankton organisms at the oxic-anoxic interface in the pelagial of the Black Sea // *FEMS Microbiology Letters*. 1992. 101(4). pp. 245-250, [https://doi.org/10.1016/0378-1097\(92\)90821-5](https://doi.org/10.1016/0378-1097(92)90821-5).