

Водные биоресурсы и среда обитания
2023, том 6, номер 3, с. 52–65
<http://journal.azniirkh.ru>, www.azniirkh.ru
ISSN 2618-8147 print, ISSN 2619-1024 online



Aquatic Bioresources & Environment
2023, vol. 6, no. 3, pp. 52–65
<http://journal.azniirkh.ru>, www.azniirkh.ru
ISSN 2618-8147 print, ISSN 2619-1024 online

УДК 595.34

https://doi.org/10.47921/2619-1024_2023_6_3_52

EDN: HAEHCE



МНОГОЛЕТНЯЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ БИОМАССЫ ОКЕАНИЧЕСКОГО ЗООПЛАНКТОНА

С. А. Пионтковский, И. А. Минский, Я. В. Мегер

*ФГАОУ ВО «Севастопольский государственный университет» (СевГУ), Севастополь 299051, Россия
E-mail: spiontkovski@mail.ru*

Аннотация. Анализу многолетней изменчивости биомассы зоопланктона океанических и неритических районов Мирового океана посвящено множество научных публикаций, и их число увеличивается по мере накопления данных. Актуальность этих исследований обусловлена тем, что биомасса зоопланктона является одним из основных параметров, характеризующих пространственно-временную и трофическую структуры водных экосистем. Межгодовые колебания биомассы зоопланктона отражаются на величинах уловов мелких пелагических рыб. Цель наших исследований состояла в выявлении статистически надежных тенденций многолетней изменчивости биомассы зоопланктона Мирового океана. Для выявления этих тенденций применялся анализ баз данных и материалов опубликованных статей, в которых такая изменчивость описывается. Используются базы данных региональных и международных проектов (COPEPOD, HOT, JGOFS, ODATE и другие), доступные в форме ранее изданных лазерных дисков, архивных материалов и в режиме «онлайн». Для временных серий биомассы из 21 региона Мирового океана (Тихого, Индийского, Атлантического и его внутренних морей) выполнен регрессионный анализ, позволивший определить параметры линейных монотонных трендов. По радиусам двумерных пространственных автокорреляционных функций оценены масштабы пространственных областей, в пределах которых тренды статистически однородны. В сравнительном плане обсуждается многолетняя изменчивость биомассы зоопланктона, фитопланктона, первичной продукции и всей живой биомассы пелагиали Мирового океана. Показана пространственная неоднородность в распределении качественного характера многолетних трендов биомассы зоопланктона (положительных, отрицательных и нулевых). Отмечено преобладание отрицательных монотонных трендов биомассы зоопланктона (в 1980–2010-х гг.) и приведены параметры регрессии, их характеризующие.

Ключевые слова: межгодовая изменчивость, Мировой океан, зоопланктон, фитопланктон

LONG-TERM VARIABILITY OF OCEANIC ZOOPLANKTON BIOMASS

S. A. Piontkovski, I. A. Minsky, Ya. V. Meger

*FSAEI HE “Sevastopol State University” (SevSU), Sevastopol 299051, Russia
E-mail: spiontkovski@mail.ru*

Abstract. Numerous scientific publications are dedicated to the analysis of long-term variability of zooplankton biomass in oceanic and neritic zones of the World Ocean. The number of these publications keeps growing with the availability of new data. Relevance of this research can be attributed to the crucial role of zooplankton biomass in the spatio-temporal and trophic structure of aquatic ecosystems. Inter-annual fluctuations of zooplankton biomass affect the catch volumes of small pelagic fish. This research is aimed at identification of statistically valid long-term trends of the World Ocean zooplankton biomass, which involves the analysis of the data from databases and published articles describing such variability. Regional and international databases (namely COPEPOD, HOT, JGOFS, ODATE and others), which are available in the form of CDs, archived materials, and online, have been used. For the time series of the biomass across 21 areas of the World Ocean (Pacific, Indian, Atlantic Oceans and internal seas), the regression analysis has been conducted, which made it possible to estimate the parameters of linear monotonic trends. Based on bivariate spatial autocorrelation functions, the areas within which the trends are statistically homogeneous have been identified. A comparative study of long-term variability of zooplankton biomass, phytoplankton biomass, primary production, and the total live biomass of the pelagic World Ocean is presented. It is shown that the spatial distribution of positive, negative and neutral trends of zooplankton biomass on the World Ocean scale is heterogeneous. The negative monotonic trends of zooplankton biomass are found to be prevailing (in 1980–2010s); the regression parameters describing them are presented.

Keywords: inter-annual variability, World Ocean, zooplankton, phytoplankton

ВВЕДЕНИЕ

Биомасса зоопланктона является одним из основных параметров, характеризующих пространственно-временную и трофическую структуру водных экосистем и имеющих рыбопромысловое значение. Межгодовые колебания биомассы зоопланктона отражаются на величинах уловов мелких пелагических рыб. В таких районах, как Аравийское море, восточная тропическая Атлантика и Черное море, мелкие пелагические рыбы, потребляющие мезозоопланктон, составляют более 50 % всего рыбного промысла [1]. Однако уровень понимания тенденций многолетней (межгодовой, в данном случае) изменчивости биомассы зоопланктона Мирового океана заметно отстает от понимания тенденций изменчивости биомассы фитопланктона [2]. Это обусловлено как различием технического совершенства методов измерения биомассы, так и существующими массивами данных. В нашей работе представлены результаты анализа биомассы сетного зоопланктона, поскольку по этому параметру накоплен сравнительно большой фактический материал. Истоки измерений уходят в региональные и международные экспедиции шестидесятых и последующих годов, позволивших построить первые карты крупномасштабного пространственного распределения биомассы сетного зоопланктона в океане [3]. В настоящее время база данных по биомассе зоопланктона Мирового океана превысила 150000 измерений [4], что в сотни раз превосходит объем данных, доступный исследователям в шестидесятых годах прошлого столетия.

По сравнению с крупномасштабным картографированием биомассы, анализ ее многолетней изменчивости более сложен, т. к. базируется на временных сериях измерений, что организационно и технически не просто поддерживать, особенно в отдаленных открытых водах (таких как крупномасштабные круговороты Тихого, Атлантического и Индийского океанов). В связи с этим, исследования многолетней динамики численности и биомассы мезозоопланктона в большинстве своем охватывают районы прибрежных апвеллингов и открытые воды северной Атлантики [5–12], что вполне понятно: эти исследования сосредоточены на районах рыбного промысла.

Так, анализируя временные серии биомассы зоопланктона, полученные в водах Перуанского апвеллинга, Р. Эскрибано с соавторами обратили внимание на чередование периодов существования отрицательных трендов биомассы и их отсутствия, что зависело от интенсивности апвеллинга и периодов Эль-Ниньо [9]. М. Бодэ с соавторами выявили связь величин внутригодового градиента температуры с межгодовыми максимумами численности копепода в водах Бенгельского апвеллинга [8]. На больших масштабах (всего северного полушария, где в основном и сосредоточен мировой рыбный промысел) установлена важная роль атмосферных аномалий Арктики в формировании межгодовых квази-синхронных колебаний биомассы зоопланктона и пелагических рыб [5]. Координация усилий по объединению существующих многолетних измерений биомассы и численности

зоопланктона в северных широтах способствовала их появлению в доступной форме: в международных базах данных [4, 10].

Анализируя эти и региональные базы данных и соответствующие литературные источники, мы попытались расширить диапазон районов, для которых возможен статистический анализ трендов многолетней изменчивости биомассы, и выявить их общие тенденции.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В общем плане наших исследований проверке подлежала рабочая гипотеза о преобладании отрицательных трендов межгодовой изменчивости биомассы зоопланктона (в 1980–2010-х гг.) в масштабах Мирового океана. Предполагалось, что они базируются на известных (отрицательных) трендах межгодовой изменчивости биомассы фитопланктона и первичной продукции в пелагиали открытых районов [6] как основы всей трофической цепи и пирамиды биомасс. Первоначальная задача состояла в формировании соответствующей базы

данных по биомассе сетного мезозоопланктона (0,2–2,0 мм) и последующем анализе временных рядов (временных серий) межгодовой изменчивости биомассы за приблизительно 25-летний период в выбранных регионах.

При анализе материалов мы считали целесообразным разделить данные по зоопланктону на две фракции: сырую биомассу кормового зоопланктона (т. е. компонента кормовой базы пелагических рыб) и биомассу некормового зоопланктона, представленного желетельными организмами (гребневиками, медузами, пиросомами и другими). В данной работе анализируется первая фракция. В столбце «Источник данных» приведены ссылки на одну из публикаций, дающих общее представление о многолетней изменчивости зоопланктона в данном регионе, и ссылки на использованные базы данных (табл. 1). В большинстве регионов временные ряды характеризуют отклонения биомассы в верхнем 200-метровом слое. Более детальную информацию по методике сбора и слоям облова содержат цитируемые работы.

Таблица 1. Краткая характеристика регионов и первичных данных с многолетними измерениями биомассы зоопланктона

Table 1. Brief characterization of regions and primary data with long-term measurements of zooplankton biomass

| № региона Region No. | Название региона Name of the region | Начало и конец временных серий (гг.) Start and end of time series (yrs.) | Литературные источники и базы данных References (published literature and databases) |
|----------------------------|--|---|---|
| 1 | 2 | 3 | 4 |
| 1 | Залив Мэн Gulf of Maine | 1978–2010 | [4, 13, 14] |
| 2 | Залив Св. Лаврентия Gulf of St. Laurence | 1999–2010 | [4, 15] |
| 3 | Норвежское море Norwegian Sea | 1993–2010 | [4, 16] |
| 4 | Баренцево море Barents Sea | 1993–2010 | [4, 17] |
| 5 | Северо-восточная Атлантика Northeast Atlantic | 1958–2010 | [4, 7, 18] |
| 6 | Балеарские острова Balearic Islands | 1994–2010 | [4, 19] |
| 7 | Эгейское море Aegean Sea | 1997–2010 | [4, 20] |
| 8 | Центральная северная часть Тихого океана Central Northern Pacific Ocean | 1995–2013 | [4, 21] |

Таблица 1 (окончание)

Table 1 (finished)

| 1 | 2 | 3 | 4 |
|----|--|-----------|--------------|
| 9 | Шельф Бермудских островов Bermuda Shelf | 1994–2018 | [4, 22] |
| 10 | Желтое море Yellow Sea | 1977–2005 | [4, 23] |
| 11 | Восточно-Китайское море East China Sea | 1977–2005 | [4, 23] |
| 12 | Северо-восточная часть Тихого океана Northeastern Pacific Ocean | 1995–2013 | [24] |
| 13 | Северная часть Тихого океана Northern Pacific Ocean | 1995–2013 | [25, 26] |
| 14 | Чилийский шельф Chilean Shelf | 2002–2012 | [4] |
| 15 | Юго-восточная часть Тихого океана Southeastern Pacific Ocean | 1998–2008 | [4] |
| 16 | Мексиканский залив Gulf of Mexico | 1982–2009 | [4] |
| 17 | Калифорнийское течение California Current | 1974–2013 | [4, 27] |
| 18 | Западная тропическая Атлантика Western Tropical Atlantic | 2001–2013 | [28–30] |
| 19 | Восточная тропическая Атлантика Eastern Tropical Atlantic | 1960–2013 | [29–31] |
| 20 | Северная часть Черного моря Northern Black Sea | 1972–2018 | [29, 32, 33] |
| 21 | Каспийское море Caspian Sea | 1940–1980 | [29, 33] |

Базы данных региональных и международных проектов (COPEPOD, HOT, JGOFS, ODATE, FSU) были доступны нам на лазерных дисках и в режиме «онлайн». Среди них COPEPOD внесла наиболее заметный вклад в материалы данной статьи. В связи с этим, карту географического распределения станций из этой базы данных с измерениями биомассы зоопланктона мы приводим в качестве достаточно адекватной общей характеристики имеющихся материалов по биомассе (рис. 1).

Наряду с пространственным распределением биомассы, в цитированных базах данных и соответствующих публикациях имеются и ее многолетние измерения, что позволило сформировать временные серии, а также использовать уже имеющиеся. Из табл. 1 очевидно, что временные серии различались длиной доступных для анали-

за временных рядов измерений, поэтому, в среднем, мы характеризуем ее приблизительно равной 25 годам, хотя некоторые серии достигали 40–50 лет. Короткие временные серии (продолжительностью менее 10 лет) нами не рассматривались. Если для исследуемого региона были доступны близко расположенные друг к другу временные серии, то выбирали наиболее продолжительную. В нескольких регионах выявлены близко расположенные (по координатам) временные серии измерений, показывающие сходные тенденции. Такие случаи представлены одной обобщающей качественной схемой многолетнего тренда.

Для временных серий каждого из регионов был выполнен регрессионный анализ, позволивший определить параметры линейных монотонных трендов биомассы. При этом временные серии

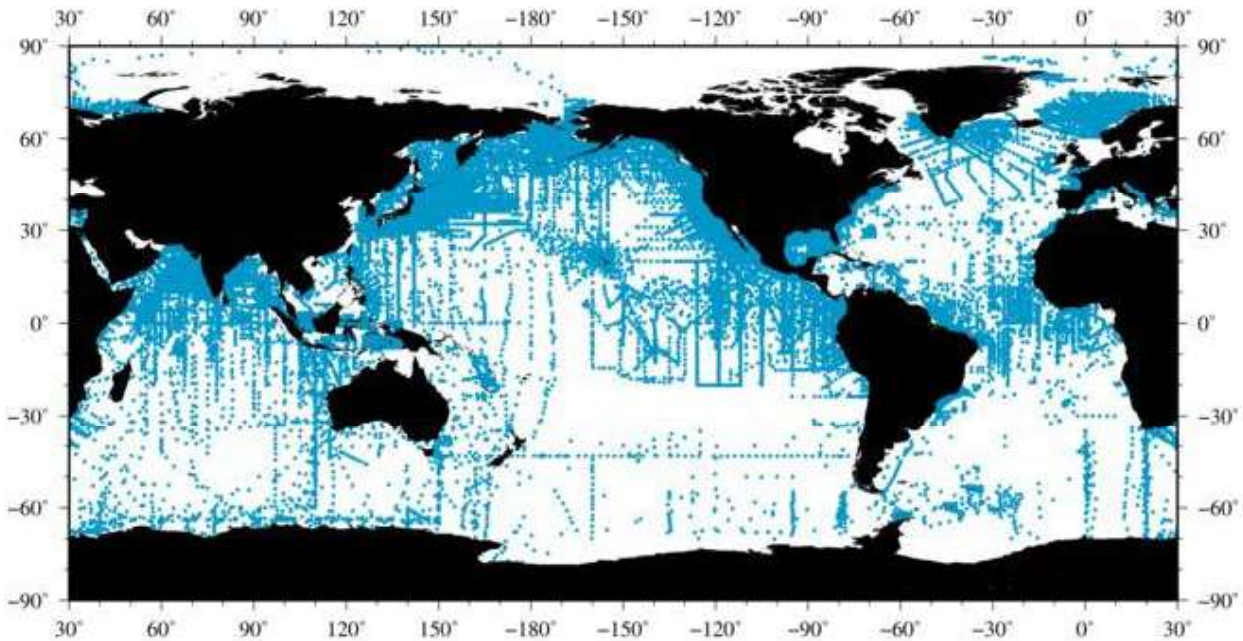


Рис. 1. Распределение станций с измерениями биомассы зоопланктона в базе данных COPEPOD [4, 14]

Fig. 1. Distribution of the stations for zooplankton biomass sampling according to the COPEPOD database [4, 14]

представляли собой среднегодовые отклонения биомассы (для каждого из районов) и были сглажены 3-летней скользящей средней. Всего была проанализирована 21 временная серия из разных регионов Мирового океана. При статистической обработке были использованы программные пакеты — Statistica 9.0, PAST ver. 3.25, Surfer, RStudio, — позволяющие применять методы линейной и нелинейной статистики (включая регрессионный анализ и расчеты автокорреляционных функций) и строить карты пространственного распределения на основе оптимальной интерполяции.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Выбирая временные серии, мы старались обеспечить более-менее равномерное их распределение по акватории Мирового океана — для географической сбалансированности последующего сравнения многолетних трендов. При этом выбранные регионы охватили широкий диапазон биопродуктивности (от олиготрофных вод до эвтрофных) и разнообразия крупномасштабных динамических процессов (включая прибрежные апвеллинги, океанические апвеллинги, крупномасштабные океанические круговороты и др.). 81 % временных серий относится к регионам, имеющим водооб-

мен с открытым океаном, а остальные временные серии относятся к континентальным морям.

В плане общей характеристики многолетней изменчивости, следует отметить широкий диапазон межгодовых колебаний биомассы во временных сериях, который достигал одного порядка. Наиболее значительны они в северных широтах Атлантики и в районах прибрежных и экваториальных апвеллингов. Например, в районе Перуанского апвеллинга, экваториального апвеллинга Атлантического океана и Бенгельского апвеллинга коэффициенты вариации составили 210, 48 и 45 %, соответственно.

Определенная доля variability во временных сериях межгодовой изменчивости связана с опосредованным влиянием (через термогалинную стратификацию вод, направленность и интенсивность геострофических течений) таких региональных атмосферных аномалий, как Североатлантическое колебание, Тихоокеанское десятилетнее колебание, Индоокеанский диполь и другие. Однако в данном контексте они не рассматриваются, поскольку основной целью был анализ многолетних трендов, а не отклонений от них, опосредованно вызванных этими атмосферными аномалиями. Влияние атмосферных аномалий на

межгодовые колебания биомассы зоопланктона рассмотрено в серии публикаций [25, 32–34]. В частности, в отношении опосредованного влияния аномалий отмечено, что более высокие (в сравнении с климатическими средними) биомассы зоопланктона формируются в северо-западной Атлантике и Средиземном море в годы положительных аномалий Североатлантического колебания. В эти годы возрастающее напряжение трения ветра о водную поверхность приводит к интенсивному перемешиванию в верхних слоях, которое стимулирует рост фитопланктона и последующее интенсивное развитие зоопланктона. Как следствие этого, при анализе временных серий индексов атмосферных аномалий и зоопланктона в кросс-корреляционных функциях проявляются временные лаги.

В плане статистического анализа можно отметить, что временные серии биомассы зоопланктона

имеют две основные составляющие: многолетний тренд (предмет анализа в данной статье) и отклонения от этого тренда, модулируемые вышеназванными атмосферными аномалиями, опосредованно трансформированными в региональную динамику вод. Эти отклонения были сглажены скользящей средней для более рельефного выявления качественного характера многолетнего тренда (положительного, отрицательного или «нулевого»). При таком подходе, графическое воспроизведение 21 временной серии в статье не представляется важным, поскольку по внешнему виду все они соответствуют трем названным категориям.

Количественную оценку этих категорий (трендов биомассы зоопланктона) дают параметры регрессии, которые представлены в табл. 2, а на рис. 2 результаты регрессионного анализа показаны схематично, тремя цветами, соответствующими качественному характеру многолетнего тренда.

Таблица 2. Параметры уравнений регрессии ($y=ax\pm b$), коэффициенты корреляции (r) и уровни значимости (p) многолетних трендов биомассы зоопланктона в различных регионах

Table 2. Regression equation parameters ($y=ax\pm b$), correlation coefficients (r), and significance levels (p) for the long-term trends of zooplankton biomass across various regions

| Регион № Region No. | a | b | r | p |
|------------------------|---------|---------|-------|----------|
| 1 | 0,005 | 0,072 | 0,64 | 5,8E-5 |
| 2 | -0,010 | 0,058 | -0,51 | 0,091 |
| 3 | -0,017 | 0,139 | -0,80 | 1,00E-04 |
| 4 | -0,010 | 0,106 | -0,59 | 0,01 |
| 5 | -0,008 | 0,216 | -0,80 | 1,07E-12 |
| 6 | 0,001 | 0,007 | 0,08 | 0,763 |
| 7 | 0,011 | -0,160 | 0,72 | 6,41E-05 |
| 8 | -0,037 | 0,387 | -0,76 | 1,00E-04 |
| 9 | 0,024 | -0,301 | 0,74 | 2,50E-05 |
| 10 | 9,914 | 117,380 | 0,80 | 1,55E-07 |
| 11 | 9,743 | 132,050 | 0,76 | 2,19E-06 |
| 12 | -1,100 | 10,778 | -0,71 | 6,00E-04 |
| 13 | -0,960 | 9,130 | -0,67 | 1,00E-03 |
| 14 | -6,425 | 32,508 | -0,78 | 1,30E-02 |
| 15 | 0,004 | 0,019 | 0,77 | 1,50E-02 |
| 16 | -0,050 | 0,077 | -0,65 | 3,00E-02 |
| 17 | -0,006 | 0,042 | -0,72 | 2,00E-04 |
| 18 | 0,265 | -1,900 | 0,66 | 1,50E-02 |
| 19 | -10,980 | 196,300 | -0,86 | 1,29E-09 |
| 20 | 0,041 | -1,210 | 0,23 | 1,90E-01 |
| 21 | 0,610 | -12,410 | 0,04 | 8,20E-01 |

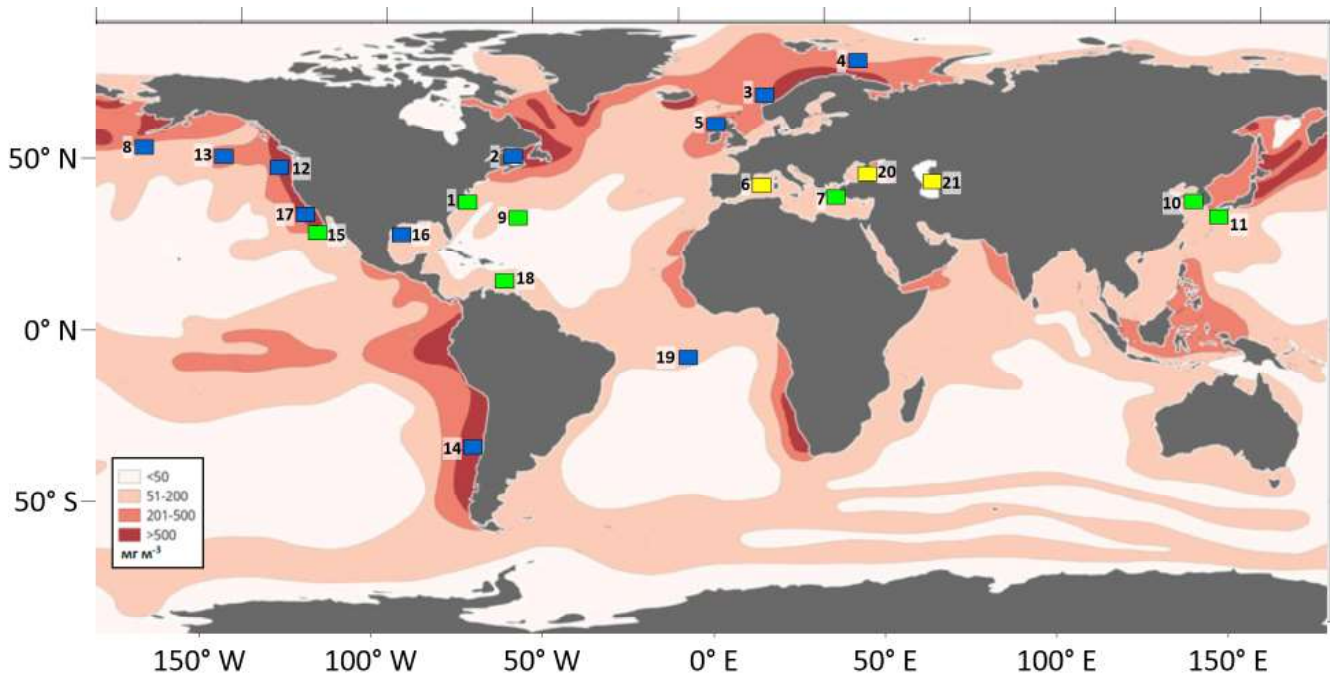


Рис. 2. Тренды многолетней изменчивости биомассы мезозoopланктона Мирового океана, схематично представленные в исследованных районах на фоне крупномасштабного распределения биомассы сетного зоопланктона [3], цитированного по [35]. Квадратами синего цвета обозначен отрицательный тренд биомассы, зеленого цвета — положительный, желтого цвета — отсутствие многолетнего тренда

Fig. 2. Trends of long-term mesozooplankton biomass variability of the World Ocean, represented schematically and overlaid upon the large-scale distribution of the net-collected zooplankton biomass [3], cited in [35]. The blue-colored squares designate the negative long-term trend of zooplankton biomass. Green and yellow colors stand for the positive trend and no trend, respectively

В ряде регионов величины коэффициентов значительно отличаются от большинства других. Высокие значения связаны с тем, что среднегодовые величины биомасс в них приблизительно на порядок превосходили таковые в других регионах. Соответственно, временные серии отклонений от средней тоже имели большую модальность, что и отразилось на коэффициентах.

Численные значения коэффициента регрессии (a) позволяют оценить скорость убыли или прироста биомассы. Значения коэффициента варьируют в широком диапазоне, но нас, в случае схематичного представления данных, интересовала только качественная тенденция (положительная, отрицательная или отсутствие таковой). В форме этих трех категорий она и показана на рис. 2. При этом фон для квадратов со схемами трендов создает карта крупномасштабного распределения биомассы сетного зоопланктона в Мировом океане. Она показывает, что диапазон средних биомасс в регионах, в которых расположены временные серии, различался более чем на порядок.

Анализ временных серий биомассы зоопланктона в масштабах Мирового океана показал, что в большинстве регионов тренды межгодовой изменчивости отрицательны, а 34 % трендов положительны. При этом варьирующие по регионам коэффициенты регрессии указывают на различную скорость многолетнего уменьшения или увеличения биомассы. Доминирование отрицательных трендов в сочетании с заметным количеством положительных указывает на пространственную неоднородность в распределении наблюдаемых тенденций многолетней изменчивости. Такая неоднородность характерна и для пространственно-временной структуры других полей океана: температуры поверхностного слоя, биомассы хлорофилла- a и первичной продукции [36]. Ясного понимания механизма этого явления пока нет, хотя очевидна его многофакторная природа и региональная специфика. Например, минимумы хлорофилла- a и биомассы зоопланктона стабильно приурочены к областям крупномасштабных океанических антициклонических круговоротов.

Масштабы пространственных областей, в пределах которых тренды различных параметров статистически однородны и значимы, можно оценить по радиусам пространственных автокорреляционных функций полей, включая и поле биомассы зоопланктона. Радиусы корреляции автокорреляционных функций ($r=0,1-0,5$) характеризуют масштаб пространства, в пределах которого сохраняется линейность взаимосвязи между значениями данного параметра. На больших масштабах его изменчивость статистически не взаимосвязана.

Расчеты двумерных пространственных автокорреляционных функций выполнены нами для различных регионов (рис. 3) [37, 38]. Они показали, что в среднем, с учетом пространственной анизотропии полей, приводящей к эллиптической форме пространственных фигур радиусов корреляции автокорреляционных функций, корреляционные эллипсы, как правило, ориентированы вдоль основного массопереноса вод геострофическими течениями. Масштаб таких областей в среднем соответствует пятиградусным квадратам карты (т. е. составляет ~300 миль). Для большей наглядности они увеличены для схематической аппроксимации трендов на рис. 2.

При сравнении тенденций многолетней изменчивости биомассы зоопланктона в регионах нас интересовала их общая качественная типология. Она представлена «нулевыми», положительными и отрицательными трендами, с преобладанием последних (рис. 2). Как это соотносится с существующими представлениями о многолетней изменчивости планктонных сообществ океана?

Вывод об уменьшении первичной продукции открытых вод Мирового океана (за годы его дистанционного мониторинга) и расширении площадей его олиготрофных районов можно считать одним из фундаментальных достижений 21-го века [2]. В общих чертах, эти два процесса обусловлены усилением термогалинной стратификации верхних слоев [39], что препятствует поступлению в них фосфатов и нитратов из глубины, которое (в сочетании с солнечной радиацией) обеспечивает первичную продукцию.

В свою очередь, усиление термогалинной стратификации вод связано с глобальным потеплением. При этом тенденция многолетних изменений биомассы зоопланктона оставалась менее понятной. С учетом представленных на рис. 2 данных, общая картина проясняется. Другим процес-

сом, способствующим многолетнему уменьшению биомассы зоопланктона, является смещение ареалов массовых видов в направлении полярных широт в связи с ростом температуры в более низких широтах с выраженной стратификацией вод [40].

В силу трофических связей фито- и зоопланктона естественно предположить, что тенденция уменьшения биомассы фитопланктона и первичной продукции Мирового океана и является основой преобладающих отрицательных трендов в многолетней динамике биомассы зоопланктона. Опосредованно, эти трофические связи анализируют через оценки корреляций биомасс фито- и зоопланктона. Замечено, что статистически достоверные корреляции проявляются на больших масштабах пространства. В частности, это показано на примере тропической и субтропической зон Атлантического океана и базируется на 1847 измерениях биомассы хлорофилла- a и сетного зоопланктона [28].

В какой-то мере, факт положительно коррелированных биомасс фито- и зоопланктона способствует частичному решению проблемы отсутствия временных серий биомассы зоопланктона на больших открытых акваториях Мирового океана (рис. 2). Данная статистическая связь позволяет предполагать отрицательные тренды биомассы зоопланктона в этих регионах. В развитие этого подхода, при наличии отрицательного тренда биомассы хлорофилла- a в Аравийском море [41] и наличии корреляций между первичной продукцией и биомассой зоопланктона в нем [42], мы предполагаем наличие отрицательного тренда для этого региона. Косвенно, он подтверждается и значительным уменьшением численности копепод-фильтраторов (в 1988–2005 гг.), вносящих заметный вклад в общую численность организмов зоопланктона в регионе [43].

Отрицательный тренд биомассы зоопланктона можно прогнозировать и для такого крупного региона, как Северное море. Мы не нашли данные, характеризующие многолетние изменения биомассы зоопланктона, но временные серии численности копепод в верхнем 20-метровом слое демонстрируют уменьшение суммарной численности в 1988–2013 гг. [44]. Копеподы доминируют в пробах, а также составляют значительную долю рациона промысловых видов рыб. Уменьшение первичной продукции, предопределившее падение численности мелких копепод, считают причиной

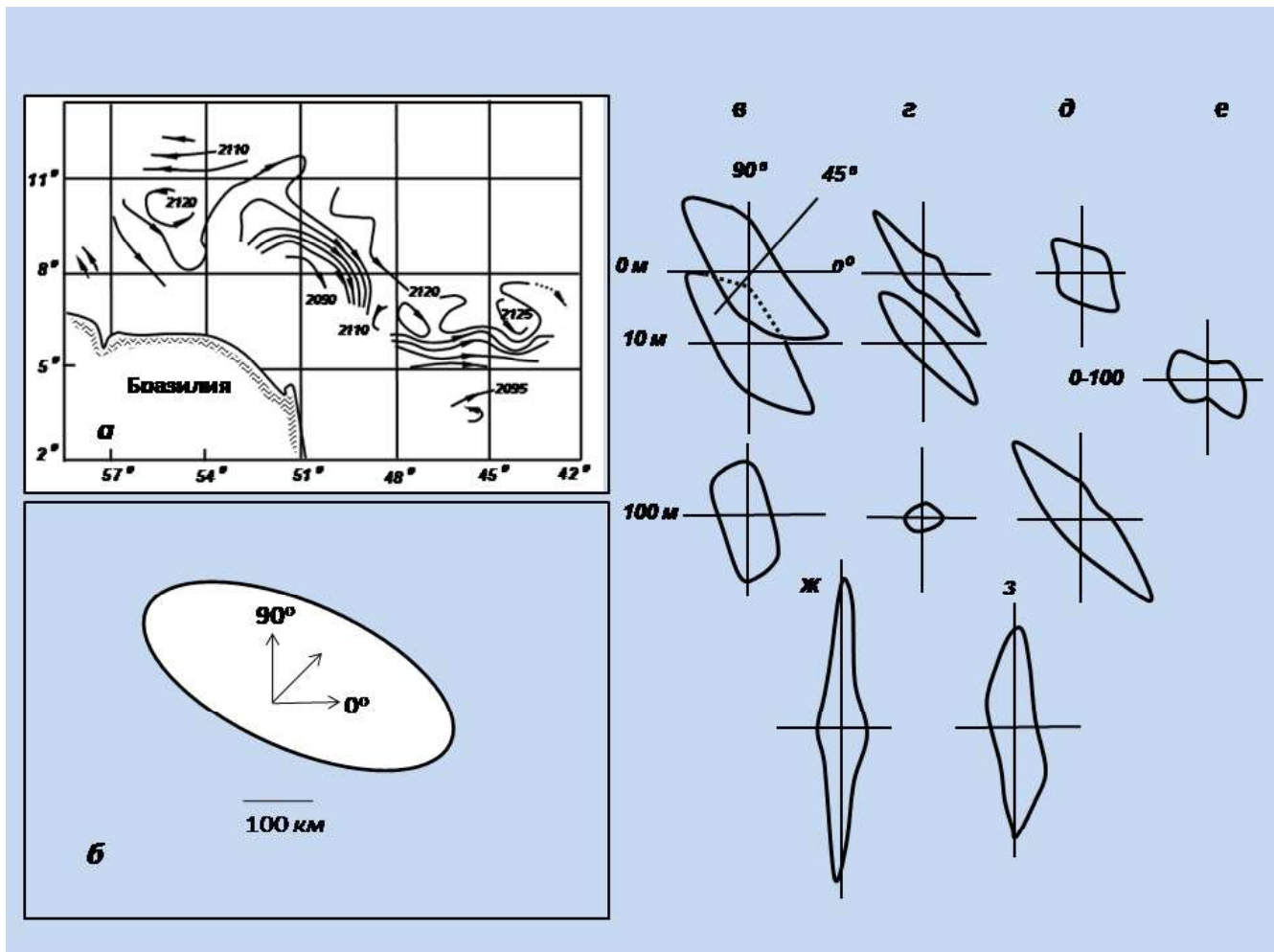


Рис. 3. Характеристики пространственной анизотропии корреляционной структуры полей в различных регионах и динамических ситуациях. Корреляционные эллипсы построены по изолинии радиуса корреляции автокорреляционных функций ($r=0,1$). Векторы 0 , 45 , 90° указывают направления в пространстве; 0 , 10 , 100 м — глубины. Рисунки *а*, *б* характеризуют регион западной тропической Атлантики у шельфа Бразилии. В поле динамических высот (дин. мм) показано Межпассатное противотечение (*а*) и корреляционный эллипс поля биомассы зоопланктона (*б*). Рисунки *в-з* характеризуют район циклонического вихря в юго-западной части тропической зоны Индийского океана и северо-западную его часть (Аравийское море) в период зимнего муссона (*ж*, *з*). На рисунках *в-е* для трех глубин (0 , 10 , 100 м) приведены корреляционные эллипсы динамических высот (*в*), солёности (*г*), условной плотности (*д*), биомассы зоопланктона (*е*) и первичной продукции (*ж*, *з*, 0 м)

Fig. 3. Characteristics of the spatial anisotropy in the correlation structure of fields across various regions and dynamic situations. Correlation ellipses are constructed following the isoline of a correlation radius of auto-correlation functions ($r=0.1$). Vectors of 0 , 45 , and 90° designate the spatial directions, and 0 , 10 and 100 m refer to the depths. Figures *a* and *b* feature the western tropical Atlantic region near the Brazilian Shelf. The Equatorial Counter Current (*a*) and the correlation ellipsis of zooplankton biomass field (*b*) are shown in the field of dynamic heights (dyn. mm). Figures *в-з* feature a cyclonic eddy in the southwestern tropical zone of the Indian Ocean and its northwestern part (Arabian Sea) during winter monsoon (*ж* and *з*). Correlation ellipses of dynamic heights (*в*), salinity (*г*), relative density (*д*), zooplankton biomass (*е*), and primary production (*ж*, *з*, 0 m) at 0 , 10 , and 100 m depth are shown in the figures *в-е*

уменьшения индекса воспроизводства промысловых видов рыб в регионе.

Таким образом, количество регионов с отрицательными трендами биомассы может быть больше указанного на карте. При этом очевидна разнохарактерность многолетних трендов по их качественным тенденциям (рис. 2).

Трехмерные биогеохимические модели климатического масштаба предсказывают регионально различный ответ пелагических планктонных сообществ океана на глобальное потепление. Уменьшение биомассы фито- и зоопланктона ожидается преимущественно в тропических широтах, в то время как в полярных возможно ее увеличение [45]. В целом же, в рамках прогнозов климатических моделей [46], выявленное нами преобладание отрицательных трендов в многолетней динамике биомассы зоопланктона Мирового океана укладывается в общие представления об ожидаемом 25–50 % снижении живой биомассы в нем к концу 21-го века.

Известно, что в классе сложных систем (таких как экосистемы), в отличие от простых (таких как автомобиль), структура системы определяет ее функцию [47]. В аспекте многолетних трендов биомассы в пелагических экосистемах открытого океана, занимающих его значительную часть, это означает крупномасштабное снижение интенсивности функциональных процессов. Уменьшение первичной продукции открытого океана [2] и интенсивности биолюминесценции планктона в нем [31] — очевидное свидетельство таких трендов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выполнен ретроспективный обзор данных по межгодовой изменчивости биомассы зоопланктона в 21 регионе Мирового океана, включая прибрежные и открытые воды Атлантического, Тихого и Индийского океанов и континентальных морей Атлантического бассейна. Статистический анализ временных серий по межгодовой изменчивости биомассы (в большинстве временных серий охватывающий 1980–2010 гг.) показал, что доля отрицательных трендов значительна (превышает 50 %). Этот вывод дополняет общие современные представления, указывающие на уменьшение живой биомассы в пелагиали Мирового океана [30]. Вместе с тем показана пространственная неоднородность в распределении многолетних трендов биомассы зоопланктона в масштабах Мирового океана.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 23-24-00007). Авторы благодарны Ю.А. Загородней за предоставленные данные по биомассе зоопланктона северной части Черного моря и И.Ю. Прусовой за данные по зоопланктону Аравийского моря.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Al-Jufaili S.M., Piontkovski S.A. Seasonal and inter-annual variations of sardine catches along the Omani Coast // *International Journal of Oceans and Oceanography*. 2020. Vol. 14, no. 1. Pp. 77–99. doi: 10.37622/IJOO/14.1.2020.77-99.
2. Behrenfeld M.J., O'Malley R.T., Boss E.S., Westberry T.K., Graff J.R., Halsey K.H., Milligan A.J., Siegel D.A., Brown M.B. Reevaluating ocean warming impacts on global phytoplankton // *Nature Climate Change*. 2016. Issue 6. Pp. 323–330. doi: 10.1038/NCLIMATE2838.
3. Богоров В.Г., Виноградов М.Е., Воронина Н.М., Канаева И.П., Суетова И.А. Распределение биомассы зоопланктона в поверхностном слое Мирового океана // *Доклады Академии наук СССР*. 1968. Т. 182, № 5. С. 1205–1207.
4. O'Brien T.D. COPEPOD: A global plankton database. A review of the 2005 database contents and creation of new global zooplankton biomass fields // *NOAA Technical Memorandum*. 2005. NMFS-F/SPO-73. 136 p.
5. Beaugrand G., Conversi A., Chiba S., Edwards M., Fonda-Umani S., Greene C., Mantua N., Otto S.A., Reid P.C., Stachura M.M., Stemmann L., Sugisaki H. Synchronous marine pelagic regime shifts in the Northern Hemisphere // *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 2015. Vol. 370, issue 1659. e20130272. doi: 10.1098/rstb.2013.0272.
6. Beaugrand G., Reid P.C., Ibañez F., Lindley J.A., Edwards M. Reorganization of North Atlantic marine copepod biodiversity and climate // *Science*. 2002. Vol. 296, no. 5573. Pp. 1692–1694. doi: 10.1126/science.1071329.
7. Beaugrand G. The North Sea regime shift: Evidence, causes, mechanisms and consequences // *Progress in Oceanography*. 2004. Vol. 60, issues 2–4. Pp. 245–262. doi: 10.1016/j.pocean.2004.02.018.
8. Bode M., Kreiner A., van der Plas A.K., Louw D.C., Horaeb R., Auel H., Hagen W. Spatio-temporal variability of copepod abundance along the 20°S monitoring transect in the Northern Benguela Upwelling System from 2005 to 2011 // *PLoS One*. 2014. Vol. 9, no. 5. e97738. doi: 10.1371/journal.pone.0097738.
9. Escribano R., Hidalgo P., Fuentes M., Donoso K. Zooplankton time series in the coastal zone off Chile:

- Variation in upwelling and responses of the copepod community // *Progress in Oceanography*. 2012. Vol. 97–100. Pp. 174–186. doi: 10.1016/j.poccean.2011.11.006.
10. Pitois S., Yebra L. Contribution of marine zooplankton time series to the United Nations Decade of Ocean Science for Sustainable Development // *ICES Journal of Marine Science*. 2022. Vol. 79, issue 3. Pp. 722–726. doi: 10.1093/icesjms/fsac048.
 11. Smith S.L. Understanding the Arabian Sea: Reflections on the 1994–1996 Arabian Sea expedition // *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. 2001. Vol. 48, issue 6–7. Pp. 1385–1402. doi: 10.1016/S0967-0645(00)00144-2.
 12. Van der Linden C., Bertrand A., Bode A., Brodeur R., Cubillos L.A., Espinoza P., Friedland K., Garrido S., Irigoien X., Miller T., Möllman C., Rodriguez-Sanchez R., Tanaka H., Temming A. Trophic dynamics // *Climate change and small pelagic fish*. Cambridge: Cambridge University Press, 2009. Pp. 112–157.
 13. Wiebe P.H., Hare J., Johnson C., Head E., Narvey M., Plourde S., Steinberg D. Zooplankton of the Northwest Atlantic Shelf // *ICES Cooperative Research Report*. 2013. No. 318. Pp. 20–21.
 14. Moriarty R., O'Brien T.D. Distribution of mesozooplankton biomass in the global ocean // *Earth System Science Data*. 2013. Vol. 5, issue 1. Pp. 45–55. doi: 10.5194/essd-5-45-2013.
 15. Harvey M., Plourde S. Anticosti Gyre and Gaspé Current (Site 7) // *ICES Cooperative Research Report*. 2013. No. 318. Pp. 37–39.
 16. Gaard E., Debes H. Faroe Islands (Site 17) // *ICES Cooperative Research Report*. 2013. No. 318. Pp. 62–66.
 17. Dalpadado P. Fugløya–Bjørnøya and Vardø–Nord Transects (Sites 19–20) // *ICES Cooperative Research Report*. 2013. No. 318. Pp. 70–76.
 18. Continuous Plankton Recorder Dataset (SAHFOS) // Sir Alister Hardy Foundation for Ocean Science (SAHFOS). URL: <https://www.gbif.org/dataset/67c54f85-7910-4cbf-8de4-6f0b136a0e34> (дата обращения 22.06.2023). doi: 10.15468/ygwilu.
 19. De Puelles M.L.F. Balears Station (Site 57) // *ICES Cooperative Research Report*. 2013. No. 318. Pp. 166–168.
 20. Siokou-Frangou I., Zervoudaki S., Christou E. Saronikos S11 (Site 62) // *ICES Cooperative Research Report*. 2013. No. 318. Pp. 180–181.
 21. Licandro P., Castellani C., Edwards M., Stern R. Zooplankton of the North Atlantic Basin // *ICES Cooperative Research Report*. 2013. No. 318. Pp. 182–189.
 22. Steinberg D. Bermuda Atlantic time-series study (Site 8) // *ICES Cooperative Research Report*. 2013. No. 318. Pp. 40–41.
 23. Kang Y.-S., Ohman M.D. Comparison of long-term trends of zooplankton from two marine ecosystems across the North Pacific: Northeastern Asian Marginal Sea and Southern California Current System // *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports*. 2014. Vol. 55. Pp. 169–182.
 24. Harrison P.J. Station Papa Time Series: Insights into ecosystem dynamics // *Journal of Oceanography*. 2002. Vol. 58, no. 4. Pp. 259–264.
 25. Chiba S., Tadokoro K., Sugisaki H., Saino T. Effects of decadal climate change on zooplankton over the last 50 years in the western subarctic North Pacific // *Global Change Biology*. 2016. Vol. 12, issue 5. Pp. 907–920. doi: 10.1111/j.1365-2486.2006.01136.x.
 26. K. Odate Collection. Dataset of zooplankton biomass in the Western North Pacific Ocean 1951–1990. URL: <https://www.jodc.go.jp/project/gcmaps/odate/odate-coll/index.html> (дата обращения 22.06.2023).
 27. CALCOFI Zooplankton Biomass Database. URL: <https://calcofi.org/data/marine-ecosystem-data/zooplankton/> (дата обращения 22.06.2023).
 28. Finenko Z.Z., Piontkovski S.A., Williams R., Mishonov A.V. Variability of phytoplankton and mesozooplankton biomass in the subtropical and tropical Atlantic Ocean // *Marine Ecology Progress Series*. 2003. Vol. 250. Pp. 125–144.
 29. The Global Plankton Database: An inventory and data from the former Soviet Union expeditions. URL: <https://b2find.eudat.eu/dataset/17a357dc-8d01-5fd3-bf4d-28f19b32cfe8> (дата обращения 22.06.2023). doi: 10.1594/PANGAEA.712421.
 30. Vereshchaka A.L., Mikaelyan A.S., Piontkovski S.A., Lunina A.A. A mesoplankton biomass decline in the Central Atlantic coupled with an increase of surface temperature and an expansion of low-productive zones // *Global Ecology and Biogeography*. 2023. Vol. 32, issue 8. Pp. 1365–1376. doi: 10.1111/geb.13703.
 31. Piontkovski S.A., Serikova I.M. Fading bioluminescence of the tropical Atlantic Ocean // *Luminescence*. 2022. Vol. 37, issue 3. Pp. 514–519. doi: 10.1002/bio.4188.
 32. Kovalev A., Niermann U., Melnikov V., Belokopytov V., Uysal Z., Kideys A.E., Ünsal M., Altukhov D. Long-term changes in the Black Sea zooplankton: The role of natural and anthropogenic factors // *Ecosystem modeling as a management tool for the Black Sea / L.I. Ivanov, T. Oguz (Eds.)*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1998. Vol. 1. Pp. 221–234.
 33. Piontkovski S.A., O'Brien T.D., Umani S.F., Krupa E.G., Stuge T.S., Balymbetov K.S., Grishaeva O.V., Kasymov A.G. Zooplankton and the North Atlantic Oscillation: A basin-scale analysis // *Journal of Plankton Research*. 2006. Vol. 28, issue 11. Pp. 1039–1046. doi: 10.1093/plankt/fbl037.
 34. Chiba S., Batten S., Martin C.S., Ivory S., Miloslavich P., Weatherdon L.V. Zooplankton monitoring to contribute towards addressing global biodiversity conservation challenges // *Journal of Plankton*

- Research. 2018. Vol. 40, issue 5. Pp. 509–518. doi: 10.1093/plankt/fby030.
35. Zooplankton map // Sea Around Us Project: Fisheries, Ecosystems & Biodiversity. URL: <https://www.seaaroundus.org/zooplankton-map> (дата обращения 22.06.2023).
 36. Dunstan P.K., Foster S.D., King E., Risbey J., O’Kane T.J., Monselesan D., Hobday A.J., Hartog J.R., Thompson P.A. Global pattern of change and variation in sea surface temperature and chlorophyll α // *Nature Scientific Reports*. 2018. Vol. 8, no. 1. e14624. doi: 10.1038/s41598-018-33057-y.
 37. Пионтковский С.А. Многомасштабная изменчивость мезопланктонных полей океана. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2005. 194 с.
 38. Piontkovski S.A., Tokarev Yu.N., Bitukov E.P., Williams R., Kiefer D.A. The bioluminescent field of the Atlantic Ocean // *Marine Ecology Progress Series*. 1997. Vol. 156. Pp. 33–41. doi: 10.3354/meps156033.
 39. Sallée J.-B., Pellichero V., Akhoudas C., Pauthenet E., Vignes L., Schmidko S., Garabato A.C.N., Sutherland P., Kuusela M. Summertime increases in upper-ocean stratification and mixed-layer depth // *Nature*. Nature Publishing Group. 2021. Vol. 591, no. 7851. Pp. 592–598. doi: 10.1038/s41586-021-03745-3.
 40. Beaugrand G., Edwards M., Raybaud V., Gobeuvre E., Kirby R.R. Future vulnerability of marine biodiversity compared with contemporary and past changes // *Nature Climate Change*. 2015. No. 5. Pp. 695–701. doi: 10.1038/NCLIMATE2650.
 41. Roxy M.K., Modi A., Murtugudde R., Vasala V., Panickal S., Kumar S.P., Ravichandran M., Vichi M., Lévy M. A reduction in marine primary productivity driven by rapid warming over the tropical Indian Ocean // *Geophysical Research Letters*. 2015. Vol. 43, issue 2. Pp. 826–833. doi: 10.1002/2015GL066979.
 42. Piontkovski S.A., Melnik T.A. Mesozooplankton of the northwestern Arabian Sea // *The mesoscale structure of the epipelagic ecosystem of the open northern Arabian Sea* / K. Banse, S.A. Piontkovski (Eds.). Hyderabad: Universities Press, 2006. Pp. 129–143.
 43. Stephen R., Radhika R. Decadal changes in pelagic copepod distribution in the EEZ, west coast of India // *PICES-12. Effects of natural and anthropogenic stressors in the North Pacific ecosystems: Scientific challenges and possible solutions*. Proceedings of PICES Annual Meeting (Hiroshima, 12–21 October, 2012). Hiroshima, 2012. 14 p.
 44. Capuzzo E., Lynam C.P., Barry J., Stephens D., Forster R.M., Greenwood N., McQuatters-Gollop A., Silva T., van Leeuwen S.M., Engelhard G.H. A decline in primary production in the North Sea over 25 years, associated with reductions in zooplankton abundance and fish stock recruitment // *Global Change Biology*. 2018. Vol. 24, issue 1. e352–e364. doi: 10.1111/gcb.13916.
 45. Churst G.J., Allen J.I., Bopp L., Schrum C., Holt J., Tsiaras K., Zavatarelli M., Chifflet M., Cannaby H., Dadou I., Daewel U., Wakelin S.L., Machu E., Pushpadas D., Butenschon M., Artioli Y., Petihakis G., Smith G., Garçon V., Goubanova K., Le Vu B., Fach B.A., Salihoglu B., Clemeni E., Irigoien X. Biomass changes and trophic amplification of plankton in a warmer ocean // *Global Change Biology*. 2014. Vol. 20, issue 7. Pp. 2124–2139. doi: 10.1111/gcb.12562.
 46. Lotze H.K., Tittensor D.P., Bryndum-Buchholz A., Eddy T.D., Cheung W.W.L., Galbraith E.D., Barange M., Barrier N., Bianchi D., Blanchard J.L., Bopp L., Büchner M., Bulman C.M., Carozza D.A., Christensen V., Coll M., Dunne J.P., Fulton E.A., Jennings S., Jones M.C., Mackinson S., Maury O., Niiranen S., Oliveros-Ramos R., Roy T., Fernandes J.A., Schewe J., Shin Y.-J., Silva T.A.M., Steenbeek J., Stock C.A., Verley P., Volkholz J., Walker N.D., Worm B. Global ensemble projections reveal trophic amplification of ocean biomass declines with climate change // *The Proceedings of the National Academy of Sciences (PNAS)*. 2019. Vol. 116, no. 26. Pp. 12907–12912. doi: 10.1073/pnas.1900194116.
 47. Михайловский Г.Е. Специфика экологических систем и проблемы их изучения // *Журнал общей биологии*. 1984. Т. 45, № 1. С. 66–78.

REFERENCES

1. Al-Jufaili S.M., Piontkovski S.A. Seasonal and inter-annual variations of sardine catches along the Omani Coast. *International Journal of Oceans and Oceanography*, 2020, vol. 14, no. 1, pp. 77–99. doi: 10.37622/IJOO/14.1.2020.77-99.
2. Behrenfeld M.J., O’Malley R.T., Boss E.S., Westberry T.K., Graff J.R., Halsey K.H., Milligan A.J., Siegel D.A., Brown M.B. Revaluating ocean warming impacts on global phytoplankton. *Nature Climate Change*, 2016, issue 6, pp. 323–330. doi: 10.1038/NCLIMATE2838.
3. Bogorov V.G., Vinogradov M.E., Voronina N.M., Kanaeva I.P., Suetova I.A. Raspredelenie biomassy zooplanktona v poverkhnostnom sloe Mirovogo okeana [Distribution of the biomass of zooplankton in the surface layer of the World Ocean]. *Doklady Akademii nauk SSSR [Reports of the USSR Academy of Sciences]*, 1968, vol. 182, no. 5, pp. 1205–1207. (In Russian).
4. O’Brien T.D. COPEPOD: A global plankton database. A review of the 2005 database contents and creation of new global zooplankton biomass fields. *NOAA Technical Memorandum*, 2005, NMFS-F/SPO-73, 136 p.
5. Beaugrand G., Conversi A., Chiba S., Edwards M., Fonda-Umani S., Greene C., Mantua N., Otto S.A., Reid P.C., Stachura M.M., Stemmann L., Sugisaki H. Synchronous marine pelagic regime shifts in the

- Northern Hemisphere. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 2015, vol. 370, issue 1659, e20130272. doi: 10.1098/rstb.2013.0272.
6. Beaugrand G., Reid P.C., Ibañez F., Lindley J.A., Edwards M. Reorganization of North Atlantic marine copepod biodiversity and climate. *Science*, 2002, vol. 296, no. 5573, pp. 1692–1694. doi: 10.1126/science.1071329.
 7. Beaugrand G. The North Sea regime shift: Evidence, causes, mechanisms and consequences. *Progress in Oceanography*, 2004, vol. 60, issues 2–4, pp. 245–262. doi: 10.1016/j.pocean.2004.02.018.
 8. Bode M., Kreiner A., van der Plas A.K., Louw D.C., Horaeb R., Auel H., Hagen W. Spatio-temporal variability of copepod abundance along the 20°S monitoring transect in the Northern Benguela Upwelling System from 2005 to 2011. *PLoS One*, 2014, vol. 9, no. 5, e97738. doi: 10.1371/journal.pone.0097738.
 9. Escribano R., Hidalgo P., Fuentes M., Donoso K. Zooplankton time series in the coastal zone off Chile: Variation in upwelling and responses of the copepod community. *Progress in Oceanography*, 2012, vol. 97–100, pp. 174–186. doi: 10.1016/j.pocean.2011.11.006.
 10. Pitois S., Yebra L. Contribution of marine zooplankton time series to the United Nations Decade of Ocean Science for Sustainable Development. *ICES Journal of Marine Science*, 2022, vol. 79, issue 3, pp. 722–726. doi: 10.1093/icesjms/fsac048.
 11. Smith S.L. Understanding the Arabian Sea: Reflections on the 1994–1996 Arabian Sea expedition. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2001, vol. 48, issue 6–7, pp. 1385–1402. doi: 10.1016/S0967-0645(00)00144-2.
 12. Van der Lingen C., Bertrand A., Bode A., Brodeur R., Cubillos L.A., Espinoza P., Friedland K., Garrido S., Irigoien X., Miller T., Möllman C., Rodriguez-Sanchez R., Tanaka H., Temming A. Trophic dynamics. In: *Climate change and small pelagic fish*. Cambridge: Cambridge University Press, 2009, pp. 112–157.
 13. Wiebe P.H., Hare J., Johnson C., Head E., Narvey M., Plourde S., Steinberg D. Zooplankton of the Northwest Atlantic Shelf. *ICES Cooperative Research Report*, 2013, no. 318, pp. 20–21.
 14. Moriarty R., O'Brien T.D. Distribution of mesozooplankton biomass in the global ocean. *Earth System Science Data*, 2013, vol. 5, issue 1, pp. 45–55. doi: 10.5194/essd-5-45-2013.
 15. Harvey M., Plourde S. Anticosti Gyre and Gaspé Current (Site 7). *ICES Cooperative Research Report*, 2013, no. 318, pp. 37–39.
 16. Gaard E., Debes H. Faroe Islands (Site 17). *ICES Cooperative Research Report*, 2013, no. 318, pp. 62–66.
 17. Dalpadado P. Fugløya–Bjørnøya and Vardø–Nord Transects (Sites 19–20). *ICES Cooperative Research Report*, 2013, no. 318, pp. 70–76.
 18. Continuous Plankton Recorder Dataset (SAHFOS). In: *Sir Alister Hardy Foundation for Ocean Science (SAHFOS)*. Available at: <https://www.gbif.org/dataset/67c54f85-7910-4cbf-8de4-6f0b136a0e34> (accessed 22.06.2023). doi: 10.15468/ygwilu.
 19. De Puelles M.L.F. Balears Station (Site 57). *ICES Cooperative Research Report*, 2013, no. 318, pp. 166–168.
 20. Siokou-Frangou I., Zervoudaki S., Christou E. Saronikos S11 (Site 62). *ICES Cooperative Research Report*, 2013, no. 318, pp. 180–181.
 21. Licandro P., Castellani C., Edwards M., Stern R. Zooplankton of the North Atlantic Basin. *ICES Cooperative Research Report*, 2013, no. 318, pp. 182–189.
 22. Steinberg D. Bermuda Atlantic time-series study (Site 8). *ICES Cooperative Research Report*, 2013, no. 318, pp. 40–41.
 23. Kang Y-S., Ohman M.D. Comparison of long-term trends of zooplankton from two marine ecosystems across the North Pacific: Northeastern Asian Marginal Sea and Southern California Current System. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports*, 2014, vol. 55, pp. 169–182.
 24. Harrison P.J. Station Papa Time Series: Insights into ecosystem dynamics. *Journal of Oceanography*, 2002, vol. 58, no. 4, pp. 259–264.
 25. Chiba S., Tadokoro K., Sugisaki H., Saino T. Effects of decadal climate change on zooplankton over the last 50 years in the western subarctic North Pacific. *Global Change Biology*, 2016, vol. 12, issue 5, pp. 907–920. doi: 10.1111/j.1365-2486.2006.01136.x.
 26. K. Odate Collection. Dataset of zooplankton biomass in the Western North Pacific Ocean 1951–1990. Available at: <https://www.jodc.go.jp/project/gcmaps/odate/odate-coll/index.html> (accessed 22.06.2023).
 27. CALCOFI Zooplankton Biomass Database. Available at: <https://calcofi.org/data/marine-ecosystem-data/zooplankton/> (accessed 22.06.2023).
 28. Finenko Z.Z., Piontkovski S.A., Williams R., Mishonov A.V. Variability of phytoplankton and mesozooplankton biomass in the subtropical and tropical Atlantic Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 2003, vol. 250, pp. 125–144.
 29. The Global Plankton Database: An inventory and data from the former Soviet Union expeditions. Available at: <https://b2find.eudat.eu/dataset/17a357dc-8d01-5fd3-bf4d-28f19b32cfe8> (accessed 22.06.2023). doi: 10.1594/PANGAEA.712421.
 30. Vereshchaka A.L., Mikaelyan A.S., Piontkovski S.A., Lunina A.A. A mesoplankton biomass decline in the Central Atlantic coupled with an increase of surface temperature and an expansion of low-productive zones. *Global Ecology and Biogeography*, 2023, vol. 32, issue 8, pp. 1365–1376. doi: 10.1111/geb.13703.

31. Piontkovski S.A., Serikova I.M. Fading bioluminescence of the tropical Atlantic Ocean. *Luminescence*, 2022, vol. 37, issue 3, pp. 514–519. doi: 10.1002/bio.4188.
32. Kovalev A., Niermann U., Melnikov V., Belokopytov V., Uysal Z., Kideyş A.E, Ünsal M., Altukhov D. Long-term changes in the Black Sea zooplankton: The role of natural and anthropogenic factors. In: *Ecosystem modeling as a management tool for the Black Sea*. L.I. Ivanov, T. Oguz (Eds.). Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1998, vol. 1, pp. 221–234.
33. Piontkovski S.A., O'Brien T.D., Umami S.F., Krupa E.G., Stuge T.S., Balymbetov K.S., Grishaeva O.V., Kasymov A.G. Zooplankton and the North Atlantic Oscillation: A basin-scale analysis. *Journal of Plankton Research*, 2006, vol. 28, issue 11, pp. 1039–1046. doi: 10.1093/plankt/fbl037.
34. Chiba S., Batten S., Martin C.S., Ivory S., Miloslavich P., Weatherdon L.V. Zooplankton monitoring to contribute towards addressing global biodiversity conservation challenges. *Journal of Plankton Research*, 2018, vol. 40, issue 5, pp. 509–518. doi: 10.1093/plankt/fby030.
35. Zooplankton map. In: *Sea Around Us Project: Fisheries, Ecosystems & Biodiversity*. Available at: <https://www.seaaroundus.org/zooplankton-map> (accessed 22.06.2023).
36. Dunstan P.K., Foster S.D., King E., Risbey J., O'Kane T.J., Monselesan D., Hobday A.J., Hartog J.R., Thompson P.A. Global pattern of change and variation in sea surface temperature and chlorophyll *a*. *Nature Scientific Reports*, 2018, vol. 8, no. 1, e14624. doi: 10.1038/s41598-018-33057-y.
37. Piontkovskiy S.A. Mnogomasshtabnaya izmenchivost' mezoplanktonnykh poley okeana [Multiscale variability of ocean mesoplankton fields]. Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika [EKOSI-Hydrophysics], 2005, 194 p. (In Russian).
38. Piontkovski S.A., Tokarev Yu.N., Bitukov E.P., Williams R., Kiefer D.A. The bioluminescent field of the Atlantic Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 1997, vol. 156, pp. 33–41. doi: 10.3354/meps156033.
39. Sallée J.-B., Pellichero V., Akhoudas C., Pauthenet E., Vignes L., Schmidko S., Garabato A.C.N., Sutherland P., Kuusela M. Summertime increases in upper-ocean stratification and mixed-layer depth. *Nature. Nature Publishing Group*, 2021, vol. 591, no. 7851, pp. 592–598. doi: 10.1038/s41586-021-03745-3.
40. Beaugrand G., Edwards M., Raybaud V., Goberville E., Kirby R.R. Future vulnerability of marine biodiversity compared with contemporary and past changes. *Nature Climate Change*, 2015, no. 5, pp. 695–701. doi: 10.1038/NCLIMATE2650.
41. Roxy M.K., Modi A., Murtugudde R., Vasala V., Panickal S., Kumar S.P., Ravichandran M., Vichi M., Lévy M. A reduction in marine primary productivity driven by rapid warming over the tropical Indian Ocean. *Geophysical Research Letters*, 2015, vol. 43, issue 2, pp. 826–833. doi: 10.1002/2015GL066979.
42. Piontkovski S.A., Melnik T.A. Mesozooplankton of the northwestern Arabian Sea. In: *The mesoscale structure of the epipelagic ecosystem of the open northern Arabian Sea*. K. Banse, S.A. Piontkovski (Eds.). Hyderabad: Universities Press, 2006, pp. 129–143.
43. Stephen R., Radhika R. Decadal changes in pelagic copepod distribution in the EEZ, west coast of India. In: *PICES-12. Effects of natural and anthropogenic stressors in the North Pacific ecosystems: Scientific challenges and possible solutions. Proceedings of PICES Annual Meeting (Hiroshima, 12–21 October, 2012)*. Hiroshima, 2012, 14 p.
44. Capuzzo E., Lynam C.P., Barry J., Stephens D., Forster R.M., Greenwood N., McQuatters-Gollop A., Silva T., van Leeuwen S.M., Engelhard G.H. A decline in primary production in the North Sea over 25 years, associated with reductions in zooplankton abundance and fish stock recruitment. *Global Change Biology*, 2018, vol. 24, issue 1, e352–e364. doi: 10.1111/gcb.13916.
45. Churst G.J., Allen J.I., Bopp L., Schrum C., Holt J., Tsiaras K., Zavatarelli M., Chifflet M., Cannaby H., Dadou I., Daewel U., Wakelin S.L., Machu E., Pushpadas D., Butenschon M., Artioli Y., Petihakis G., Smith G., Garçon V., Goubanova K., Le Vu B., Fach B.A., Salihoglu B., Clemeni E., Irigoien X. Biomass changes and trophic amplification of plankton in a warmer ocean. *Global Change Biology*, 2014, vol. 20, issue 7, pp. 2124–2139. doi: 10.1111/gcb.12562.
46. Lotze H.K., Tittensor D.P., Bryndum-Buchholz A., Eddy T.D., Cheung W.W.L., Galbraith E.D., Barange M., Barrier N., Bianchi D., Blanchard J.L., Bopp L., Büchner M., Bulman C.M., Carozza D.A., Christensen V., Coll M., Dunne J.P., Fulton E.A., Jennings S., Jones M.C., Mackinson S., Maury O., Niiranen S., Oliveros-Ramos R., Roy T., Fernandes J.A., Schewe J., Shin Y.-J., Silva T.A.M., Steenbeek J., Stock C.A., Verley P., Volkholz J., Walker N.D., Worm B. Global ensemble projections reveal trophic amplification of ocean biomass declines with climate change. *The Proceedings of the National Academy of Sciences (PNAS)*, 2019, vol. 116, no. 26, pp. 12907–12912. doi: 10.1073/pnas.1900194116.
47. Mikhaylovskiy G.E. Spetsifika ekologicheskikh sistem i problemy ikh izucheniya [Specificity of ecological systems and problem of their studying]. *Zhurnal obshchey biologii [Journal of General Biology]*, 1984, vol. 45, no. 1, pp. 66–78. (In Russian).

Поступила 12.04.2023

Принята к печати 19.07.2023