

# Экспериментальные и экспедиционные исследования

УДК 551.464.6: 574.583 (262.5)

О.В. Кривенко

## Основные закономерности формирования «новой» и регенерационной продукции в Черном море

На основе экспериментальных данных, полученных в 1990 – 1993 гг. методом меченых атомов с использованием стабильного изотопа азота  $^{15}\text{N}$ , установлены основные закономерности формирования «новой» и регенерационной продукции в Черном море, выявлены факторы, контролирующие их соотношение. Показано, что скорости потребления нитратов и аммония микропланктоном изменяются от минимальных величин зимой до максимальных – летом. В поверхностном слое потребление нитратов, которое в глубоководных районах соответствует величине «новой» продукции, составляет зимой ~ 50 %, летом ~ 30 % от суммарного поглощения неорганических соединений азота микропланктоном. В зоне фотосинтеза доля нитратов в среднем  $31 \pm 10$  % зимой и  $41 \pm 10$  % – летом. Минимальные значения этого параметра характерны для середины весны и осени. Доля «новой» продукции ( $f$ -отношение) и интегральное содержание нитратов в зоне фотосинтеза связаны гиперболической зависимостью. Время оборота нитратов в этой зоне снижается от нескольких десятков суток в начале зимы до 12 ч в середине весны, летом оно равно в среднем суткам. Время оборота аммония в среднем  $15 \pm 4$  ч зимой и  $5 \pm 3$  ч – летом.

### Введение

Согласно современным представлениям о формировании потоков вещества и энергии в деятельном слое вод Черного моря, процессы окисления органического вещества играют первостепенную роль в поддержании окислительно-восстановительного баланса на границе аэробных и анаэробных вод [1, 2]. Поэтому определение количества органического вещества, поступающего из зоны фотосинтеза в слой основного пикноклина, имеет особое значение для прогноза возможных изменений в гидрохимической структуре вод и экосистемы Черного моря в целом [3, 4]. Величина нисходящего потока взвешенного органического вещества непосредственно связана с продуктивностью поверхностных вод и прежде всего — со скоростью первичного продуцирования [5, 6].

Из общего количества синтезированного в поверхностном слое органического вещества только часть поступает в более глубокие слои, соответствуя по величине так называемой экспортной продукции, тогда как другая часть разлагается до минеральных составляющих в пределах эвфотического слоя. Наиболее распространенный косвенный подход к расчету экспортной продукции основан на предположении о том, что нисходящий поток взвешенного органического азота из эвфотического по величине равен так называемой «новой» продукции [7, 8]. Под «новой» понимается часть первичной продукции, которая синтезируется в результате ассимиляции биогенных элементов, поступивших в эвфотическую зону из внешних источников. В открытых рай-

© О.В. Кривенко, 2006

онах моря главным источником таких поступлений являются процессы вертикального переноса питательных солей в зону фотосинтеза из нижележащих слоев водной толщи. В отличие от «новой» так называемая регенерированная продукция базируется на ассимиляции биогенных элементов, образующих в зоне фотосинтеза замкнутый цикл. Оценить вклад «новой» и регенерационной продукции в общий первичный синтез органического вещества в экосистеме возможно на основе изучения скоростей потребления специфических форм азота фитопланктоном, т.к. в биотическом круговороте только этого элемента существует разделение по форме между источниками его поступлений. «Новый» азот поступает главным образом в виде окисленных соединений (нитратов). В процессе его усвоения водорослями он восстанавливается и в результате регенерации на более высоких трофических уровнях вновь поступает в воду в виде аммония, мочевины и т.д.

В Черном море первые исследования скоростей потребления нитратов и аммония микропланктоном с использованием тяжелого изотопа азота  $^{15}\text{N}$  были выполнены в начале 90-х гг. [9 – 11]. Наряду с перечисленными работами современные представления о процессе потребления неорганических соединений азота микропланктоном в Черном море ограничиваются публикацией предварительных результатов, полученных американскими и турецкими учеными в южной части моря в 1998 – 2002 гг. [12], а также данными о скоростях трансформации минерального азота в приустьевой зоне Дуная и прилегающих водах северо-западного шельфа [13].

Цель настоящей работы — обобщение имеющихся данных о потреблении минеральных соединений азота микропланктоном в поверхностных водах Черного моря и оценка роли нитратов и аммония в формировании продуктивности его вод на различных этапах развития фитопланктонного сообщества.

### Материалы и методы исследования

Основу работы составляют данные о скоростях потребления нитратов и аммония микропланктоном, полученные автором в восьми научных экспедициях в период с сентября 1990 г. по ноябрь 1993 г. на 35 станциях в глубоководной и прибрежной областях Черного моря методом меченых атомов с использованием стабильного изотопа азота  $^{15}\text{N}$  в качестве трассера. Исследованием охвачены все гидрологические сезоны года (таблица). Полевые эксперименты и лабораторные анализы проводились по единой методике, опубликованной ранее [9, 10]. Скорости поглощения нитратов и аммония микропланктоном рассчитывались по общепринятым уравнениям [7]:

$$\rho = V \frac{(N_{\theta_1} + N_{\theta_2})}{2}, \quad V = \frac{a(n_1 + n_2)}{T 100 n_1},$$

где  $\rho$  – абсолютная скорость потребления,  $\text{нМ} \cdot \text{ч}^{-1}$ ;  $V$  – удельная скорость (интенсивность) потребления на единицу взвешенного органического азота (BOA),  $\text{ч}^{-1}$ ;  $a$  – обогащение пробы (разница между обогащением в опытном и контрольном сосуде), ат. %;  $n_1$  – величина добавки  $^{15}\text{N}$ , мкМ;  $n_2$  – исходная концентрация субстрата, мкМ;  $T$  – время инкубации, ч;  $N_{\theta_1}$  и  $N_{\theta_2}$  – соответственно исходная и конечная концентрации BOA, мкМ.

Долю «новой» продукции ( $f$ -отношение) рассчитывали как отношение скорости потребления нитратов к суммарной скорости потребления нитратов и аммония микропланктоном.

**Основные сведения о рейсах, в которых проводились определения скоростей потребления неорганических соединений азота микропланктоном**

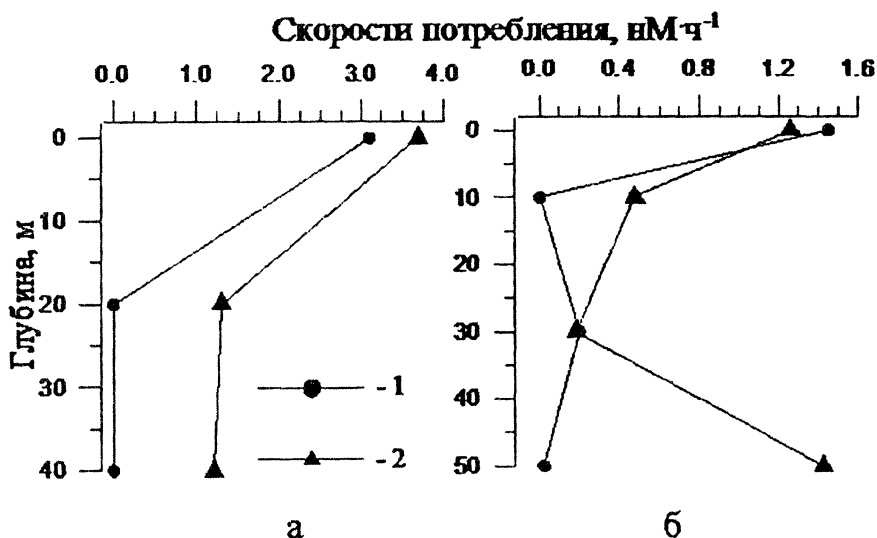
| Номер рейса | Количество станций | Дата                | Район исследований |               |
|-------------|--------------------|---------------------|--------------------|---------------|
|             |                    |                     | ° с.ш.             | ° в.д.        |
| 32          | 5                  | 22.08. – 12.09.1990 | 31,25 – 37,58      | 43,47 – 45,75 |
| 35          | 7                  | 5.11. – 21.11.1991  | 31,54 – 35,68      | 43,61 – 45,06 |
| 36          | 4                  | 25.01. – 4.02.1992  | 32,26 – 41,18      | 42,70 – 43,49 |
| 37          | 4                  | 6.07. – 12.07.1992  | 31,25 – 32,25      | 43,62 – 45,42 |
| 38          | 5                  | 6.08. – 15.08.1992  | 30,63 – 32,67      | 43,42 – 45,75 |
| 41          | 5                  | 11.04. – 16.04.1993 | 31,35 – 33,33      | 43,50 – 45,83 |
| 43          | 2                  | 3.09. – 4.09.1993   | 31,25 – 32,17      | 43,42 – 45,75 |
| 31          | 3                  | 23.11. – 28.11.1993 | 32,25 – 33,52      | 43,50 – 44,75 |

**Примечание.** Рейсы №32 – 43 — НИС «Профессор Водяницкий», №31 — НИС «Профессор Колесников».

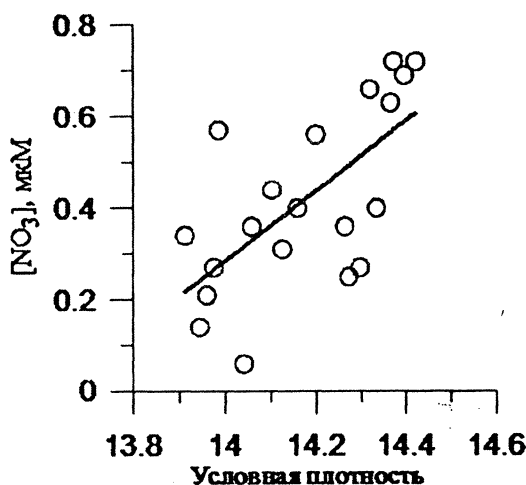
### Результаты и обсуждение

Сопоставление скоростей потребления минерального азота микропланктоном с данными о физической, химической и биологической структуре вод позволило проанализировать особенности формирования потоков неорганических соединений азота через микропланктонное сообщество в Черном море во все сезоны.

**З и м а.** В период наблюдений (ноябрь 1993 г. и январь — февраль 1992 г.) поверхностные воды в Черном море были хорошо перемешаны вплоть до верхней границы основного пикноклина. В глубоководной области содержание нитратов в верхнем квазиоднородном слое (ВКС) составляло в среднем  $0,46 \pm 0,15$  мкМ в конце ноября и  $0,12 \pm 0,09$  мкМ — в январе — феврале. Скорости потребления нитратов и аммония в поверхностном слое глубоководной области изменялись в одинаковом диапазоне величин — от  $1,3$  до  $3,7$  нМ·ч<sup>-1</sup> при интенсивности поглощения в расчете на единицу БОА  $\sim 1,0$  ч<sup>-1</sup> и примерно равном вкладе обоих соединений азота в суммарное поглощение минерального азота микропланктоном. В середине зимы, по сравнению с ее началом, наблюдалось уменьшение интенсивности потребления неорганических соединений азота в расчете на единицу хлорофилла (с  $4$  до  $1\text{--}2 \cdot 10^{-3}$  мкг-атN·(мкг хл«а»·ч)<sup>-1</sup>) и резкое снижение времени оборота нитратов и аммония в поверхностном слое (от нескольких десятков суток в начале зимы до  $3\text{--}5$  сут в середине). Для вертикального распределения скоростей потребления нитратов и аммония в этот период было характерно уменьшение их величин с глубиной (рис. 1). Значимые скорости потребления нитратов определялись только в верхнем 20-метровом слое, аммония — на протяжении всей зоны фотосинтеза (до  $50$  м — в начале зимы и  $35$  м — в середине). За счет этого в зоне фотосинтеза интегральные скорости поглощения аммония были в  $2\text{--}4$  раза выше, чем нитратов, соответственно значение  $f$ -отношения составляло в среднем всего  $28\%$  (против  $45\%$  в поверхностном слое).



Р и с. 1. Характерные профили вертикального распределения скоростей потребления нитратов (1) и аммония (2) в зимний период: а – январь–февраль; б – ноябрь–декабрь



Р и с. 2. Зависимость между концентрацией нитратов и условной плотностью в поверхностном слое в ноябре 1993 г.

ратов в зоне фотосинтеза, а гидродинамические условия определяют формирование поля нитратов не только в глубоких, но и в поверхностных слоях, на что указывает линейная зависимость между концентрацией нитратов и плотностью вод на поверхности моря (рис. 2).

В январе – феврале роль биоты в формировании гидрохимического режима поверхностных вод увеличивается и запасы нитратов в зоне фотосинте-

Анализ полученных результатов показал, что градиенты плотности в слое основного пикноклина контролируют поток нитратов в поверхностные воды в течение всего зимнего периода. В конце ноября – декабре поступление нитратов в освещенные слои существенно превышает возможности микропланктонного сообщества по их утилизации, о чем свидетельствуют крайне высокие значения времени оборота нитратов и аммония в зоне фотосинтеза. В результате идет накопление нит-

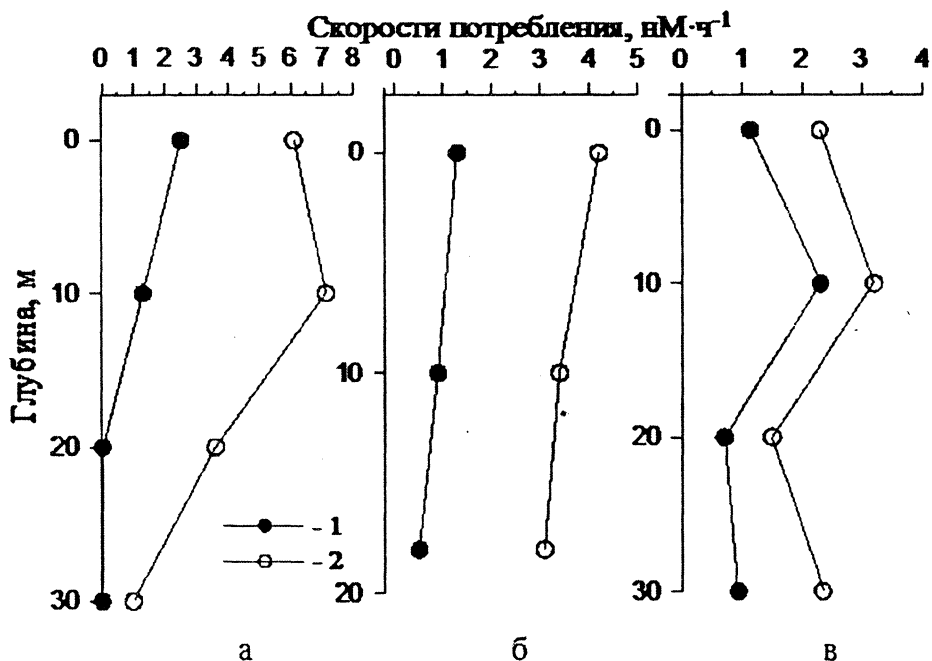
за уменьшаются в несколько раз вследствие их активного потребления фитопланктоном. Развитие водорослей в этот период определяется периодически поступающими питательных солей из зоны основного пикноклина, которые в среднем на 30 – 40 % обеспечивают потребности водорослей в минеральном азоте. Для пространственного распределения скоростей потребления неорганических соединений азота и  $f$ -отношения характерно увеличение их величин в областях, где поступление нитратов в зону фотосинтеза идет более активно.

**В е с н а.** В период исследований (апрель 1993 г.) процесс зимнего конвективного перемешивания вод закончился и в глубоководных районах моря началось формирование сезонного термоклина. На фоне практически однородного распределения очень низких концентраций нитратов и аммония в поверхностном слое (от аналитического нуля до 0,05 мкМ) скорости их потребления микропланктоном в западной части моря изменялись в пределах 0,6 – 2,5 нМ·ч<sup>-1</sup> для нитратов и 0,2 – 6,1 нМ·ч<sup>-1</sup> для аммония. Время оборота составляло  $5 \pm 3$  и  $12 \pm 5$  ч соответственно. Наиболее сильно по скоростям потребления отличались станции, расположенные в области подъема вод в центре моря, где при идентичной гидролого-гидрохимической структуре фитопланктонное сообщество находилось на различных стадиях сукцессии. Минимальные скорости потребления и максимальный вклад нитратов в азотное питание водорослей наблюдались на станции с переходной (от зимне-весеннего к летнему типу) структурой фитоценоза. В условиях интенсивного развития динофитовых водорослей, характерных для фитоценоза летнего типа, потребление минерального азота возрастало на порядок, а величина  $f$ -отношения снижалась более чем в три раза (до 15 %).

Потребление нитратов и аммония микропланктоном наблюдалось на протяжении всего эвфотического слоя (рис. 3). На мелководном участке северо-западного шельфа и в глубоководной области максимальные значения скоростей отмечались на поверхности, а в области свала глубин — в средней и нижней частях зоны фотосинтеза. На большей части акватории интегральное потребление нитратов в зоне фотосинтеза составляло в среднем 22 мкг·ат·м<sup>-2</sup>·ч<sup>-1</sup>, увеличиваясь в два раза только у западного берега Крыма, где динамика движения вод определяла обогащение нижней части зоны фотосинтеза нитратами.

Ранней весной более глубокое проникновение процессов конвективно-ветрового перемешивания в области циклонического круговорота обеспечивает дополнительное, по сравнению с остальной акваторией, поступление питательных солей из зоны основного пикноклина в освещенные слои [14], способствуя более интенсивному развитию водорослей. Анализ гидрохимической структуры вод [15] и особенностей пространственного распределения скоростей потребления неорганического азота в апреле 1993 г. [11] показал, что в ходе «цветения», в условиях постоянного вымывания нитратов из слоя их максимума, еще до начала формирования сезонной стратификации вод наблюдается значительное снижение запасов нитратов в аэробной зоне. Истощение источника нитратов как основы формирования «новой» продукции ведет к деградации весеннего «цветения» и переходу к летнему типу структуры фитоценоза, в основе минерального питания которого лежат процессы

регенерации биогенных элементов в пределах планктонного сообщества. В середине весны наиболее благоприятные гидродинамические условия для обогащения зоны фотосинтеза нитратами складываются в области свала глубин в зоне Основного Черноморского течения (ОЧТ), что ведет к увеличению доли «новой» продукции и накоплению биомассы водорослей.



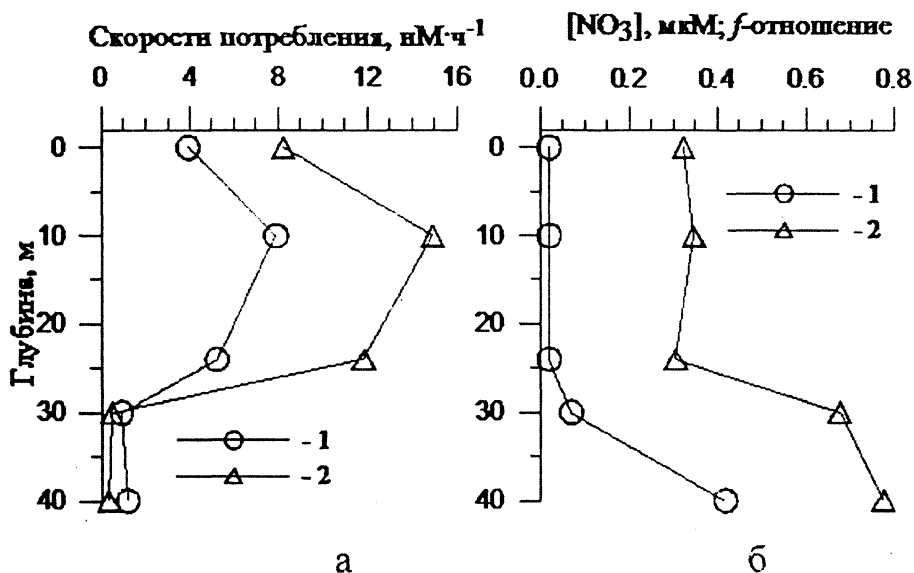
Р и с. 3. Вертикальное распределение скоростей потребления нитратов (1) и аммония (2) в апреле 1993 г.: а – глубоководная область; б – северо-западный шельф; в – область свала глубин

На мелководном участке северо-западного шельфа моря в холодное время года пополнение вод неорганическими соединениями азота из внешних источников (сток рек и минерализация органического вещества на дне) выражено слабо. Регенерационные процессы в пределах планктонного сообщества обеспечивают основную часть потребностей фитопланктона в азоте. Весеннее половодье как источник новых поступлений питательных солей является необходимым условием массового развития фитопланктона.

Л е т о. Определение скоростей потребления нитратов и аммония микропланктоном выполнялось в течение трех лет (в сентябре 1990 и 1993 гг., в июле — августе 1992 г.). В период температурной стратификации вод в глубоководной области моря значительного истощения нитратов в зоне фотосинтеза не наблюдалось: на поверхности их содержание в среднем составляло  $0,08 \text{ мкМ}$ , а за счет обогащения нижней части зоны фотосинтеза нитратами их интегральное содержание в этом слое в среднем достигало  $7,3 \text{ мг} \cdot \text{ат} \cdot \text{м}^{-2}$ . В поверхностном слое глубоководной области пространственная и временная изменчивость скоростей потребления нитратов и аммония микропланктоном была выражена слабо. В среднем скорость потребления нитратов составляла  $5,7 \pm 1,1 \text{ нМ} \cdot \text{ч}^{-1}$ , аммония –  $9,5 \pm 2,8 \text{ нМ} \cdot \text{ч}^{-1}$ , а величина  $f$ -отношения –  $36 \pm 7 \%$ .

Интегральная скорость потребления нитратов в зоне фотосинтеза изменялась менее чем в два раза ( $154 \pm 29$  мкг-ат-м<sup>-2</sup>·ч<sup>-1</sup>) и была прямо связана с концентрацией данного соединения в среде. Интегральная скорость потребления аммония изменялась до пяти раз, в среднем она составила  $252 \pm 118$  мкг-ат-м<sup>-2</sup>·ч<sup>-1</sup>. Приведенные величины интегрального потребления минерального азота в зоне фотосинтеза близки к значениям, полученным турецкими и американскими учеными в конце весны и начале осени в южной части Черного моря [12]. В мае потребление нитратов составляло в среднем  $0,51$  мг-ат-м<sup>-2</sup>·сут<sup>-1</sup>, аммония —  $1,65$  мг-ат-м<sup>-2</sup>·сут<sup>-1</sup>. в сентябре эти величины возрастали соответственно до  $2,7$  и  $4,5$  мг-ат-м<sup>-2</sup>·сут<sup>-1</sup>.

Вертикальное распределение скоростей потребления носило одномодальный характер. максимум наблюдался на глубине 10 – 20 м (рис. 4, а). У основания зоны фотосинтеза величина  $f$ -отношения существенно возрастала за счет увеличения концентрации нитратов на этих глубинах (рис. 4, б). В зоне фотосинтеза доля «новой» продукции изменялась в пределах 20 – 59 % и линейно увеличивалась с концентрацией нитратов. Время оборота аммония не превышало нескольких часов и было одинаковым на протяжении всей зоны фотосинтеза. Для нитратов величина данного параметра в среднем была равна суткам и изменялась с глубиной: от нескольких часов в пределах ВКС до нескольких суток в слое термоклина.



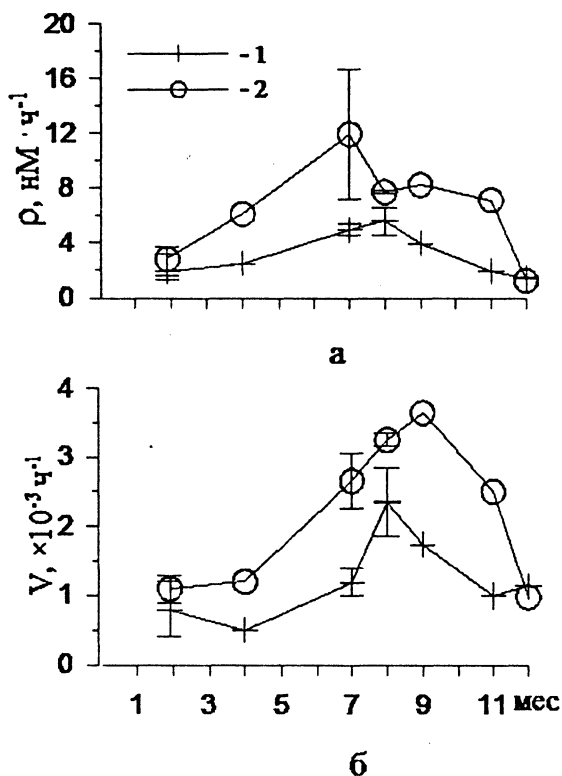
Р и с. 4. Вертикальное распределение в летний период: а – скоростей потребления нитратов (1) и аммония (2); б – концентрации нитратов (1) и величины  $f$ -отношения (2)

На северо-западном шельфе скорости потребления неорганических соединений азота микропланктоном изменялись на порядок ( $2,2 - 28,5$   $\text{нМ} \cdot \text{ч}^{-1}$  для нитратов,  $5,3 - 16$   $\text{нМ} \cdot \text{ч}^{-1}$  для аммония). Более высокая степень пространственной и временной изменчивости скоростей потребления нитратов наблюдалась на фоне широкой вариабельности их концентрации. Интегральная скорость потребления нитратов в северо-западной части моря в среднем со-

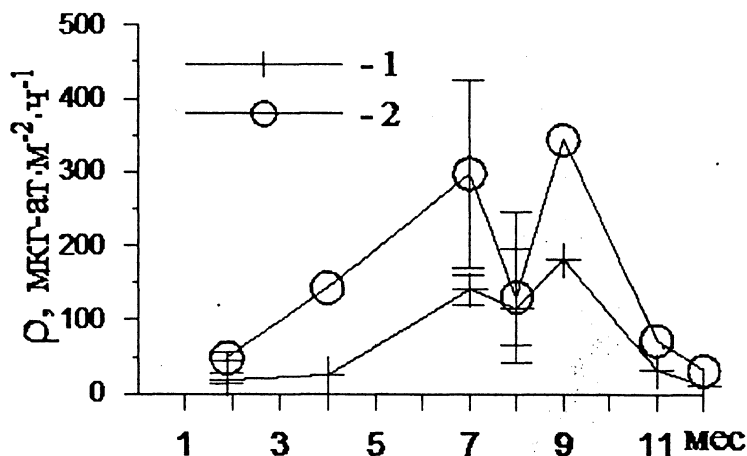
ставила  $255 \pm 198$  мкг-ат-м<sup>-2</sup>·ч<sup>-1</sup>, аммония —  $254 \pm 144$  мкг-ат-м<sup>-2</sup>·ч<sup>-1</sup>. Вклад каждого соединения в суммарное поглощение минерального азота микропланктоном был приблизительно равным.

О с е н ь. В октябре — ноябре 1991 г., несмотря на слабо выраженный термоклин, содержание минерального азота в зоне фотосинтеза в открытой и на большей части прибрежной акватории моря было низким ( $< 0,1$  мкМ в поверхностном слое и  $< 1$  мг-ат-м<sup>-2</sup> в зоне фотосинтеза). Скорости потребления в поверхностном слое составляли в среднем  $3,2 \pm 1,1$  нМ·ч<sup>-1</sup> для нитратов и  $9,2 \pm 1,9$  нМ·ч<sup>-1</sup> — для аммония. Между скоростями поглощения и концентрацией неорганических соединений азота в среде в этот период наблюдалась прямая зависимость, связанная с лимитированием скоростей потребления низким содержанием нитратов и аммония в среде. Двукратное увеличение потребления наблюдалось в пределах фронтальных зон в области свала глубин и было обусловлено более интенсивным поступлением нитратов в зону фотосинтеза в динамически активных районах моря. Поток нитратов из глубинных в поверхностные слои контролировал пространственную изменчивость не только «новой», но и регенерационной продукции, о чем свидетельствовали линейные зависимости между скоростями потребления нитратов и аммония микропланктоном, а также между потреблением неорганических соединений азота микропланктоном и концентрацией хлорофилла «а». В среднем треть первичной продукции была связана с азотом, вновь поступившим в зону фотосинтеза, а 2/3 — с азотом, регенерированным в эвфотическом слое.

С е з о н н ы е и з м е н е н и я. Годовая динамика скоростей потребления неорганических соединений азота микропланктоном, а также величин  $f$ -отношения в глубоководной области и в прибрежных водах Крыма совпадает. Скорости потребления изменяются от минимальных величин зимой до максимальных — летом. В поверхностном слое глубоководной области (рис. 5) в зимний и весенний периоды потребление минерального азота микропланктоном составляет в среднем  $4,5 \pm 2,4$  нМ·ч<sup>-1</sup> при интенсивности поглощения в расчете на единицу БОА  $\sim 1,0 \cdot 10^{-3}$  ч<sup>-1</sup>. Летом скорости потребления в три раза выше ( $14,5 \pm 3,7$  нМ·ч<sup>-1</sup>) за счет увеличения интенсивности поглощения нитратов ( $1,8 \cdot 10^{-3} \pm 0,6 \cdot 10^{-3}$  ч<sup>-1</sup>) и в большей степени — аммония ( $3,1 \cdot 10^{-3} \pm 0,5 \cdot 10^{-3}$  ч<sup>-1</sup>). Нитраты составляют при этом немногим менее половины от суммарного поглощения минерального азота микропланктоном зимой ( $44 \pm 10\%$ ) и около трети — летом ( $36 \pm 7\%$ ). Минимальные значения данного параметра характерны для переходных весеннего и осеннего сезонов ( $28 \pm 3\%$ ). Интегральное потребление неорганического азота в зоне фотосинтеза (рис. 6) в холодный период года составляет в среднем  $81 \pm 28$  мкг-ат-м<sup>-2</sup>·ч<sup>-1</sup>, вклад нитратов равен  $31 \pm 10\%$ . Летом скорости потребления увеличиваются в среднем в 5 раз (до  $406 \pm 137$  мкг-ат-м<sup>-2</sup>·ч<sup>-1</sup>), а вклад нитратов возрастает до  $41 \pm 10\%$ . Таким образом, зимой доля «новой» продукции в поверхностном слое выше, а в зоне фотосинтеза ниже, чем летом, что связано с рассмотренными особенностями вертикального распределения скоростей потребления в эти сезоны.



Р и с. 5. Внутрigoдовая динамика изменения абсолютных (а) и удельных на единицу взвешенного органического азота (б) скоростей потребления нитратов (1) и аммония (2) микропланктоном в поверхностном слое глубоководной области моря

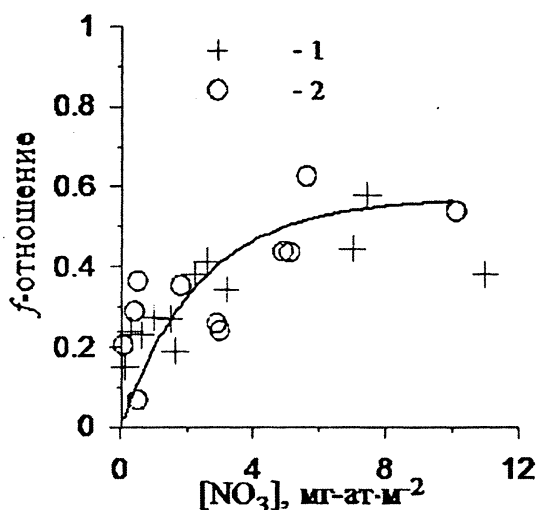


Р и с. 6. Внутрigoдовая динамика изменения интегральных скоростей потребления нитратов (1) и аммония (2) микропланктоном в эвфотическом слое глубоководной области моря

По результатам всех определений скоростей потребления неорганического азота в прибрежных и открытых районах Черного моря была построена зависимость между интегральным содержанием нитратов в зоне фотосинтеза и средней для этого слоя величиной  $f$ -отношения (рис. 7). Для ее описания использовалось уравнение, аналогичное уравнению из работы [16], предложенному для подобных расчетов в других районах Мирового океана:

$$f = f_{\max} (1 - e^{-\alpha[\text{NO}_3]/f_{\max}}),$$

где  $f$  – среднее для зоны фотосинтеза значение  $f$ -отношения;  $[\text{NO}_3]$  – интегральное содержание нитратов в зоне фотосинтеза ( $\text{мг-ат-м}^{-2}$ );  $f_{\max}$  – максимальное значение  $f$ -отношения;  $\alpha$  – начальный угол наклона кривой. Полученная зависимость может быть описана единым для открытых и прибрежных вод уравнением с коэффициентами  $f_{\max} = 0,57$  и  $\alpha = 0,24$  при  $R^2 = 0,5$ .



Р и с. 7. Зависимость между интегральным содержанием нитратов и средней величиной доли «новой» продукции ( $f$ -отношение) в зоне фотосинтеза: 1 – глубоководная область; 2 – прибрежные воды

Если на достаточно больших отрезках времени (сезон, месяц) в Черном море поддерживается баланс между основными элементами круговорота азота, то общий вид сезонной динамики скоростей потребления минерального азота микропланктоном отражает изменение интенсивности поступления его соединений в зону фотосинтеза в течение года. Летом, по сравнению с зимним периодом, интенсивность регенерационных процессов в Черном море должна возрастать за счет увеличения биомассы зоопланктона [17] и более

высокой температуры воды. Тогда сезонный ход скоростей потребления аммония соответствует годовой динамике интенсивности регенерационных процессов [18]. Хорошо согласуется он и с данными о значительном увеличении в теплый период года скоростей поглощения фосфатов, пополнение запасов которых в зоне фотосинтеза тесно связано с процессами регенерации фосфора микропланктоном [19].

Увеличение скорости потребления аммонийного азота микропланктоном в летний период отмечается в прибрежных водах Северо-Восточной Атлантики [20, 21], в глубоководной части Ла-Манша [22], на континентальном шельфе Новой Шотландии [23]. Четко выраженное увеличение летом скорости потребления аммония характерно для северной части Тихого океана [24]. Изучение сезонной динамики скоростей регенерации аммонийного азота по-

казало ее совпадение с сезонным ходом потребления данного соединения микропланктоном в прибрежных водах штата Массачусетс [25].

Труднее объяснить более высокие значения потока нитратов через микропланктонное сообщество в Черном море в летний период, так как обогащение эвфотического слоя «новым» азотом зимой должно быть выше из-за ослабления плотностной стратификации и более глубокого конвективного перемешивания поверхностных вод [26]. Низкое потребление нитратов в зимний период может быть результатом слабой обеспеченности данными наблюдений холодного сезона года, вследствие чего более характерные для зимы высокие значения скоростей потребления нитратов остались за пределами наших наблюдений. Сопоставление кривых сезонного хода скоростей потребления нитратов микропланктоном (рис. 6) с динамикой изменения концентрации данного соединения в период наблюдений указывает на корреляцию между этими показателями. Так, слабое потребление нитратов в январе – феврале наблюдалось на фоне относительно невысоких концентраций данного соединения в среде, тогда как максимальные скорости поглощения отмечались в условиях их повышенного содержания в августе.

Таким образом, сезонная динамика потребления нитратов в глубоководной части Черного моря отражает изменение гидрохимических условий в период наблюдений. Кроме того, она соответствует сезонной динамике седиментационного потока взвешенного органического вещества из поверхностного слоя в центре западной глубоководной области Черного моря [27].

Концентрация нитратов влияет не только на скорость их поглощения, но и на соотношение между потреблением нитратов и аммония микропланктоном. На гиперболический характер зависимости между содержанием нитратов в среде и величиной  $f$ -отношения указывается в работах [16, 28, 29]. Зависимость аналогичного вида получена нами в Черном море (рис. 7), но, в отличие от указанных работ, она проявляется при сопоставлении интегральной концентрации нитратов и среднего значения  $f$ -отношения в зоне фотосинтеза. Зависимость отсутствует, если сравнивать содержание нитратов и величину  $f$ -отношения на отдельных глубинах. Очевидно, это связано с тем, что изменение световых условий по вертикали, независимо от концентрации нитратов в среде, влияет на величину  $f$ -отношения.

В олиготрофных водах Саргассова моря величина  $f_{\text{макс}}$  составляет 0,83 [16]. В области континентального склона Северо-Восточной Атлантики доля «новой» продукции в поверхностном слое изменяется на протяжении года пропорционально изменению концентрации нитратов, достигая максимума (0,82 – 0,85) в пиках весеннего и осеннего «цветения» водорослей [30]. Для прибрежных вод семи различных районов Мирового океана величина данного показателя изменяется в пределах 0,59 – 0,86 [29]. В западной части экваториальной области Тихого океана [28]  $f_{\text{макс}}$  составляет ~ 0,62. В восточной части экваториальной области Тихого океана единой зависимости не получено в связи с сильным разбросом данных [31], однако представленные результаты показывают, что максимальное значение  $f$ -отношения находится в диапазоне 0,50 – 0,55. Таким образом, рассчитанная для Черного моря зависимость между величиной  $f$ -отношения и содержанием нитратов в зоне фотосинтеза согласуется с данными, полученными в других районах Мирового океана.

В водах с выраженной сезонной динамикой развития фитопланктона максимальные значения доли «новой» продукции чаще всего наблюдаются в период весеннего «цветения» водорослей, когда интенсивное вертикальное перемешивание вод способствует обогащению зоны фотосинтеза нитратами. Так, в открытых водах Северной Атлантики [30], а также на континентальном шельфе Новой Шотландии [23] величина  $f$ -отношения в весенний период в среднем в 2 – 2,5 раза выше, чем летом. В Северном море доля «новой» продукции в весенний период [32] превышает значения данного параметра летом [33] в среднем в 6 – 8 раз. В юго-восточной части пролива Каттегат доля нитратов в азотном питании водорослей, минимальная в зимний период, увеличивается в 3 раза в ходе весеннего «цветения» фитопланктона (достигая 48% в его пике) и снижается в среднем в 2 раза летом [34].

В то же время летом в субполярной области Северо-Восточной Атлантики в теплом циклоническом ринге при «цветении» кокколитофорид наблюдается двукратное увеличение  $f$ -отношения (до 0,7 – 0,9) по сравнению со средними для этого периода значениями [35]. Подробные исследования в субарктической зоне северо-западной части Тихого океана не показали сезонной динамики изменения величины  $f$ -отношения [36]. В прибрежных водах северо-восточной части Тихого океана, трофический статус которых меняется от эвтрофного весной до олиготрофного летом, доля нитратов в азотном питании водорослей на протяжении этих сезонов в среднем остается постоянной [24]. Не выявлено сезонных изменений величины  $f$ -отношения и в открытых водах западной части Ла-Манша [22].

Таким образом, как в открытых, так и в прибрежных водах Мирового океана максимальные величины  $f$ -отношения обычно характеризуют период массового развития водорослей весной, но в целом ряде районов четко выраженная внутригодовая изменчивость этого параметра отсутствует. Сезонная динамика потребления неорганических соединений азота в Черном море не противоречит данным, полученным в других районах Мирового океана. Однако представления о потреблении нитратов и аммония в зимне-весенний период требуют дальнейшего уточнения в силу недостаточной обеспеченности данными наблюдений, а также высокой степени неоднородности гидрологических, гидрохимических и биологических полей в эти сезоны.

### Выводы

1. В поверхностном слое глубоководной области Черного моря в зимний и весенний периоды потребление минерального азота микропланктоном составляет в среднем  $4,5 \pm 2,4 \text{ нМ} \cdot \text{ч}^{-1}$  при интенсивности поглощения в расчете на единицу  $\text{BOA} \sim 1,0 \text{ ч}^{-1} \cdot 10^{-3}$ . Летом скорости потребления в три раза выше ( $14,5 \pm 3,7 \text{ нМ} \cdot \text{ч}^{-1}$ ) за счет увеличения интенсивности поглощения нитратов ( $1,8 \cdot 10^{-3} \pm 0,6 \cdot 10^{-3} \text{ ч}^{-1}$ ) и аммония ( $3,1 \cdot 10^{-3} \pm 0,5 \cdot 10^{-3} \text{ ч}^{-1}$ ). Нитраты составляют при этом немногим менее половины от суммарного поглощения минерального азота микропланктоном зимой ( $44 \pm 10\%$ ) и около трети – летом ( $36 \pm 7\%$ ). Минимальные значения данного параметра характерны для переходных весеннего и осеннего сезонов ( $28 \pm 3\%$ ).

2. Характер вертикального распределения скоростей потребления нитратов и аммония микропланктоном в течение года изменяется. Зимой скорости

постепенно убывают с глубиной, тогда как летом максимум потребления приходится на глубину 10 – 15 м. Значимые скорости потребления нитратов зимой определяются только в верхнем 10 – 15-метровом слое, летом отмечается увеличение интенсивности поглощения у основания зоны фотосинтеза.

3. В глубоководных районах Черного моря интегральное потребление неорганического азота в зоне фотосинтеза в холодный период составляет в среднем  $81 \pm 28$  мкг-ат·м<sup>-2</sup>·ч<sup>-1</sup>, доля нитратов равна  $0,31 \pm 0,10$ . Летом скорости потребления увеличиваются в среднем в 5 раз (до  $406 \pm 137$  мкг-ат·м<sup>-2</sup>·ч<sup>-1</sup>), а доля нитратов возрастает до  $0,41 \pm 0,10$ .

4. Время оборота минерального азота в зоне фотосинтеза Черного моря изменяется в течение года в соответствии с сезонной динамикой содержания его соединений. Для нитратов оно максимально в начале зимы (несколько десятков суток). В конце зимы время оборота уменьшается до 3 – 5 сут. Минимальные значения характерны для середины весны (~ 12 ч). Летом нитраты в зоне фотосинтеза оборачиваются в среднем за сутки. Время оборота аммония обычно ниже, чем нитратов. В среднем оно равно  $15 \pm 4$  ч зимой и  $5 \pm 3$  ч – летом и только в начале зимы может достигать нескольких сот часов.

5. Средняя величина *f*-отношения в зоне фотосинтеза в Черном море связана гиперболической зависимостью с интегральным содержанием нитратов в эвфотическом слое вод.

Дальнейшее развитие представлений о формировании «новой» и регенерационной продукции в Черном море требует более подробного исследования пространственной и временной динамики скоростей потребления неорганических соединений азота. Кроме того, необходимо изучение таких дополнительных источников азота, как азотфиксация, нитрификация, горизонтальная адвекция, атмосферные осадки, а также определение их вклада в минеральное питание черноморского фитопланктона.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Еремеев В.Н., Иванов Л.И., Коновалов С.К. и др. Роль потоков кислорода, сульфидов, нитратов и аммония в формировании гидрохимической структуры основного пикноклина и анаэробной зоны Черного моря // Морской гидрофизический журнал. – 2001. – № 1. – С. 64 – 82.
2. Якушев Е.В., Лукашев Ю.Ф., Часовников В.К. и др. Современное представление о вертикальной гидрохимической структуре редокс-зоны Черного моря // Комплексные исследования северо-восточной части Черного моря. – М.: Наука, 2002. – С.119 – 133.
3. Murray J.W., Konovalov S.K., Romanov A.S. et al. 2001 R/V Knorr cruise: new observations and variations in the structure of the suboxic zone // Oceanography of eastern Mediterranean and Black Sea: similarities and differences of two interconnected basins. – Ankara: Tübitak, 2003. – P. 545 – 557.
4. Konovalov S.K., Murray J.W., Luther G.W. et al. Oxygen fluxes, redox processes and suboxic zone in the Black Sea // Ibid. – P. 566 – 577.
5. Stelmakh L.V., Yunev O.A., Finenko Z.Z. et al. Peculiarities of seasonal variability of primary production in the Black Sea // Ecosystem modelling as a management tool for the Black Sea. – Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1998. – 1. – P. 93 – 104.
6. Финенко З.З. Первичная продукция Черного моря: экологические и физиологические характеристики фитопланктона // Экология моря. – 2001. – Вып. 57. – С. 60 – 67.
7. Dugdale R.C., Goering J.J. Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity // Limnol. Oceanogr. – 1967. – 12, № 1. – P. 196 – 206.

8. *Eppley R.W., Peterson B.J.* Particulate organic matter flux and planktonic new production in the deep-ocean // *Nature*. – 1979. – 282, № 13. – P. 677 – 680.
9. *Кривенко О.В., Лукьянова А.И.* Потребление минерального азота микропланктоном Чёрного моря в связи с гидрохимическими условиями // *Океанология*. – 1994. – 34, № 2. – С. 232–239.
10. *Krivenko O.V., Burlakova Z.P., Eremeeva L.V.* Basic characteristics of biotic nitrogen cycle in the open western part of the Black Sea // *Ecosystem modelling as a management tool for the Black Sea*. – Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1998. – 1. – P. 121 – 136.
11. *Кривенко О.В., Кирикова М.В.* Вертикальная структура распределения нитратов и потребления неорганического азота микропланктоном в Черном море в весенний период // *Морской гидрофизический журнал*. – 2002. – № 4. – С. 69 – 80.
12. *Coban-Yildiz Y., McCarthy J.J., Nevins J.L. et al.* Nitrogen cycling in the off-shore waters of the Southern Black Sea // *Oceanography of eastern Mediterranean and Black Sea: similarities and differences of two interconnected basins*. – Ankara: Tübitak, 2003. – P. 609 – 614.
13. *Ragueneau O., Lancelot C., Egorov V. et al.* Biogeochemical transformation of inorganic nutrients in the mixing zone between the Danube river and the north-western Black Sea // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* – 2002. – 54, № 2. – P. 321 – 336.
14. *Еремеев В.Н., Коновалов С.К., Романов А.С.* Исследование формирования вертикальной структуры полей биогенных элементов в водах Черного моря методом пространственного изопикнического анализа // *Морской гидрофизический журнал*. – 1996. – № 6. – С. 23 – 38.
15. *Кирикова М.В., Кривенко О.В.* Неорганические формы азота и кремния в Черном море в весенний период // *Экология моря*. – 2001. – Вып. 56. – С. 18 – 22.
16. *Platt T., Harrison W.G.* Biogenic fluxes of carbon and oxygen in the ocean // *Nature*. – 1985. – 318, № 1. – P. 55 – 58.
17. *Шушкина Э.П., Виноградов М.Е.* Многолетние изменения биомассы планктона в открытых районах Черного моря // *Океанология*. – 1991. – 31, вып. 6. – С. 973 – 980.
18. *Гутельмахер Б.Л.* Количественная оценка круговорота фосфора в начальных звеньях трофической цепи // Там же. – 1981. – 25, вып. 4. – С. 634 – 638.
19. *Пархоменко А.В., Кирикова М.В.* Потребление и время оборота неорганического фосфора в водах Черного моря в осенний период // *Морской экологический журнал*. – 2004. – 3, № 2. – С. 54 – 71.
20. *Eppley R.W., Renger E.H., Harrison W.G. et al.* Ammonium distribution in southern California coastal waters and its role in growth of phytoplankton // *Limnol. Oceanogr.* – 1979. – 24, № 2. – P. 495 – 509.
21. *Glibert P.M., Goldman G.C., Carpenter E.J.* Seasonal variations in the utilization of ammonium and nitrate by phytoplankton in Vineyard Sound, Massachusetts, USA // *Mar. Biol.* – 1982. – 70. – P. 237 – 250.
22. *L'-Helguen S., Madec C., Le-Corre P.* Nitrogen uptake in permanently well-mixed temperate coastal waters // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* – 1996. – 42, №6. – P. 803 – 818.
23. *Cochlan W.P.* Seasonal study of uptake and regeneration of nitrogen on the Scotian Shelf // *Cont. Shelf. Res.* – 1986. – 5. – P. 555 – 557.
24. *Shimoto A., Sasaki K., Shimoda T. et al.* Kinetics of nitrate and ammonium uptake by natural populations of marine phytoplankton in the surface water of the Oyashio region during spring and summer // *J. Oceanogr.* – 1994. – 50. – P. 515 – 529.
25. *Glibert P.M.* Regional studies of daily, seasonal and size fraction variability in ammonium remineralization // *Mar. Biol.* – 1982. – 70. – P. 209 – 220.
26. *Овчинников И.М., Попов Ю.И.* Формирование холодного промежуточного слоя в Черном море // *Океанология*. – 1987. – 32, вып. 5. – С. 739 – 746.
27. *Гулин С.Б., Поликарпов Г.Г., Егоров В.Н. и др.* 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. // *Геохимия*. – 1995. – № 6. – С. 863 – 873.
28. *Murray J.W., Downs J.N., Strom S. et al.* Nutrient assimilation, export production and <sup>234</sup>Th scavenging in the eastern equatorial Pacific // *Deep-Sea Res.* – 1989. – 36, № 10. – P. 1471 – 1489.
29. *Harrison W.G., Platt T., Lewis M.R.* f-Ratio and its relationship to ambient nitrate concentration in coastal waters // *J. Plankton Res.* – 1987. – 9, № 1. – P. 235 – 248.

30. *Elskens M., Baeyens W., Goeyens L.* Contribution of nitrate to the uptake of nitrogen by phytoplankton in an ocean margin environment // *Hydrobiologia.* – 1997. – 353, № 1 – 3. – P. 139 – 152.
31. *Dugdale R.C., Wilkerson F.P., Barber R.T. et al.* Estimating new production in the Equatorial Pacific Ocean // *J. Geophys. Res.* – 1992. – 97, № C1. – P. 681 – 686.
32. *Riegman R., Flameling I.A., Noordeloos A.A.* Size-fractionated uptake of ammonium, nitrate and urea and phytoplankton growth in the North Sea during spring 1994 // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1998. – 173. – P. 85 – 94.
33. *Riegman R., Noordeloos A.A.* Size-fractionated uptake of nitrogenous nutrients and carbon by phytoplankton in the North Sea during summer 1994 // *Ibid.* – P. 95 – 106.
34. *Sahlsten E., Sorensson F., Pettersson K.* Planktonic nitrogen uptake in the south-eastern Kattegat // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* – 1988. – 121. – P. 227 – 246.
35. *Boyd P., Pomroy A., Bury S. et al.* Micro-algae carbon and nitrogen uptake in post-coccolithophore bloom conditions in the northeast Atlantic, July 1991 // *Deep-Sea Res.* – 1997. – 44, №9 – 10. – P. 1497 – 1517.
36. *Varela D.E.* Nitrogenous nutrition of phytoplankton from the Northeastern subarctic Pacific Ocean // *Diss. Abst. International Part B: Sci. and Engineer.* – 1998. – 59, № 5. – P. 2064.

Институт биологии  
южных морей НАН Украины,  
Севастополь

Материал поступил  
в редакцию 26.04.05  
После доработки 19.05.05

**ABSTRACT** Based on the experimental data obtained in 1990 – 1993 using nitrogen stable isotope  $^{15}\text{N}$ , main peculiarities of formation of «new» and regenerated production in the Black Sea are revealed. The factors determining their relation are found. It is shown that nitrate and ammonium uptake rate by microplankton varies from minimum values in winter to maximum ones – in summer. On the surface the nitrate uptake corresponding in the deep sea to the value of «new» production amounts in winter ~ 50% and in summer ~ 30% of total uptake of inorganic nitrogen compounds by microplankton. In the euphotic zone this value averages  $31 \pm 10\%$  in winter and  $41 \pm 10\%$  in summer and reduces up to its minimum in the middle of spring and autumn. The portion of «new» production ( $f$ -ratio) and nitrate integral content in the euphotic zone are in hyperbolic dependency. The period of nitrate rotation in this zone reduces from a few dozens of days in the beginning of winter up to 12 hours in the middle of spring. In summer this value equals a day. The period of ammonium rotation is approximately  $15 \pm 4$  hours in winter and  $5 \pm 3$  hours – in summer.