



УДК 581.526.325-133(262.5)

СОДЕРЖАНИЕ БИОГЕННЫХ ЭЛЕМЕНТОВ И ЛИМИТИРОВАНИЕ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ФИТОПЛАНКТОНА В АКВАТОРИИ ООПТ «МЫС МАРТЬЯН» (ЧЁРНОЕ МОРЕ)

© 2021 г. В. Н. Егоров^{1,2}, Н. И. Бобко¹, Ю. Г. Марченко¹, С. Е. Садогурский²¹ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,
Севастополь, Российская Федерация²ФГБУН «Никитский ботанический сад — Национальный научный центр РАН»,
Ялта, Российская Федерация
E-mail: egorov.ibss@yandex.ruПоступила в редакцию 06.04.2021; после доработки 01.07.2021;
принята к публикации 29.09.2021; опубликована онлайн 30.11.2021.

Представлены результаты изучения содержания соединений азота и минерального фосфора, а также первичной продукции фитопланктона (ППФ) в 2017–2019 гг. в морской акватории ООПТ «Мыс Мартьян», расположенной на Южном берегу Крыма (Чёрное море). Установлено, что в летний период в поверхностном слое морской воды ППФ может лимитироваться как по азоту, так и по фосфору. Зависимость изменения ППФ от концентрации общего азота в воде обладает малой значимостью, а зависимость от концентрации фосфора — высокой. Показано, что в течение всего годового цикла концентрации нитритов, нитратов и аммония, а также минерального фосфора изменяются, но остаются в пределах, не приводящих к гиперэвтрофикации вод. Выявлена высокая экологическая значимость атмосферных осадков: связанное с ними повышение концентрации PO_4 обуславливало изменение режима лимитирования ППФ с фосфорного на азотный. С использованием теоретических представлений обосновано, что в олиготрофных условиях увеличение концентрации лимитирующего ППФ субстрата в воде приводит к возрастанию скорости его извлечения из среды в соответствии с отрицательной обратной связью природного регулирования гомеостаза экосистем. В условиях эвтрофирования влияние продукционных процессов на кондиционирование вод по фактору биогенных элементов снижается.

Ключевые слова: Чёрное море, мыс Мартьян, соединения азота, фосфаты, атмосферные осадки, планктон, первичная продукция, лимитирование

Крымское побережье Чёрного моря является зоной интенсивного природопользования (*Современное состояние береговой зоны Крыма, 2015*). Комплексное антропогенное воздействие на неё определяется поступлением широкого спектра поллютантов со сточными водами и склоновым стоком, а также урбанизацией и функционированием объектов транспортной инфраструктуры (в том числе интенсивным судоходством) и промышленных и рекреационно-туристических центров. Согласно классификации качества морской среды, побережье Крыма относится к критическим зонам (*Зайцев и Поликарпов, 2002* ; *Поликарпов и Егоров, 1986*), в которых содержание загрязняющих веществ может превышать не только природные уровни, но и предельно допустимые концентрации, установленные в соответствии с санитарно-гигиеническими критериями (*Егоров и др., 2013*). Одной из наиболее значимых экологических проблем в наше время является гиперэвтрофикация вод (*Виноградов и др., 1992*). Она обусловлена поступлением в морскую среду

избыточных количеств биогенных элементов (Юнев и др., 2019), что вызывает повышенную первичную продуктивность фитопланктона. Это ведёт к перестройке структурно-функциональной организации морских экосистем (Зайцев, 1998) и к снижению качества морских вод как среды обитания гидробионтов и как рекреационного ресурса.

В 1973 г. в Крыму на базе Никитского ботанического сада была создана особо охраняемая природная территория (далее — ООПТ) — государственный природный заповедник «Мыс Мартьян» (Постановление Совета министров УССР от 20.02.1973 № 84). В настоящее время он имеет статус природного парка регионального значения (Об утверждении положения, 2018). Это территориально-аквальный объект: половина общей площади, составляющей 2,4 км², приходится на прибрежную акваторию Чёрного моря. Его всестороннее изучение позволяет определять экологические и биогеохимические характеристики прибрежно-морской акватории, которая является неотъемлемой частью целостного природоохранного и рекреационного комплекса, функционирующего в системе берег — море.

Целью настоящего исследования было оценить годовые тренды изменения первичных продукционных процессов и содержания минеральных форм азота (нитритов, нитратов и аммония) и минерального фосфора в поверхностном слое воды прибрежно-морской акватории ООПТ «Мыс Мартьян» с учётом интенсивности атмосферных осадков и особенностей лимитирования продукции фитопланктона биогенными элементами, а также провести теоретическую интерпретацию результатов наблюдений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Пробы отбирали в 2017–2019 гг. в поверхностном слое воды на расстоянии 60–70 м от уреза воды с причала, расположенного в границах хозяйственной зоны акватории ООПТ «Мыс Мартьян» (координаты точки отбора — 44°30′19.1″N, 34°14′19.5″E) (рис. 1).

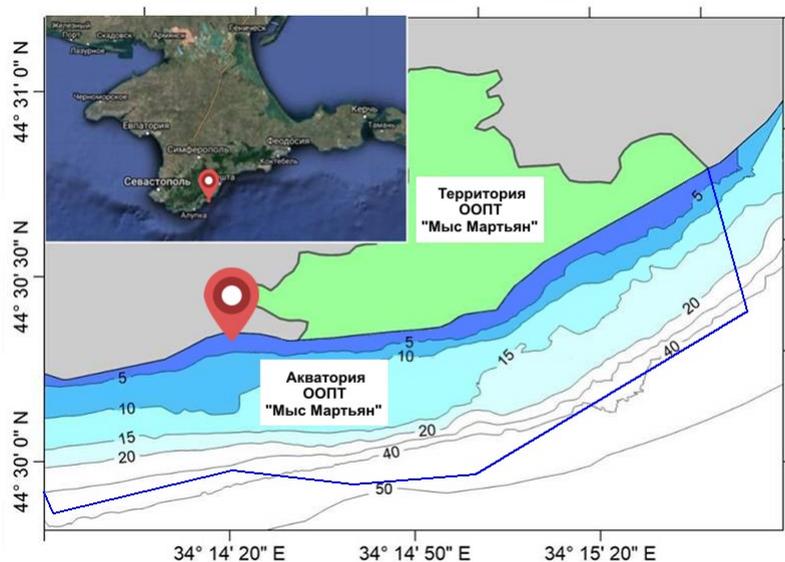


Рис. 1. Локализация и схематическая карта района исследований;  — пункт отбора проб

Fig. 1. Studied area localization and schematic map;  denotes the sampling point

Тенденции годового изменения температуры поверхностных вод в районе исследований приведены по информации с веб-ресурса (Температура воды, 2020), объём осадков — по данным агрометеостанции «Никитский сад». Гидрохимические параметры проб воды определены в сертифицированной гидрохимической лаборатории отдела аквакультуры и морской фармакологии ФИЦ ИнБЮМ по общепринятым методикам (Руководство, 1977). Результаты определения концентраций биогенных элементов в воде имели следующие диапазоны и средние относительные погрешности: нитрат-ионов — 5–500 мкг·л⁻¹ с погрешностью

2,7–7,39 %; нитрит-ионов — 0,5–1000 мкг·л⁻¹ с погрешностью 1,53–18,02 %; аммонийного азота — 15–1500 мкг·л⁻¹ с погрешностью 1,69–11,4 %; фосфат-ионов — 5–100 мкг·л⁻¹ с погрешностью 4,6 %. В работе использованы материалы по определению первичной продукции фитопланктона (далее — ППФ), полученные с применением радиоуглеродной методики (Egorov et al., 2018b), и данные о концентрации биогенных элементов в морской воде акватории ООПТ «Мыс Мартьян» в 2017–2018 гг. (Егоров и др., 2018a).

Для определения лимитирующего биогенного фактора использовано стехиометрическое соотношение Редфилда (R_{at}) (Redfield, 1958), которое при выраженной в мкг·л⁻¹ размерности входящих в него параметров имело следующий вид:

$$R_{at}(N/P) = 1,53 (1,35NO_2 + NO_3 + 3,44NH_4)/PO_4, \quad (1)$$

где NO_2 , NO_3 , NH_4 и PO_4 — соответственно концентрации (мкг·л⁻¹) азота (в составе нитритов, нитратов и аммония) и минерального фосфора PO_4 в поверхностных водах.

Согласно методологии применения соотношения Редфилда, при $R_{at} > 16$ фиксировали лимитирование ППФ по фосфору, а при $R_{at} < 16$ — по азоту (Зилов, 2009).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Результаты определений концентрации биогенных элементов в морской воде, измерений ППФ и расчётов параметра Редфилда представлены в табл. 1.

Таблица 1. Результаты измерений концентрации биогенных элементов и первичной продукции фитопланктона, оценка параметра Редфилда в акватории ООПТ «Мыс Мартьян»

Table 1. Results of measuring the concentration of nutrients and phytoplankton primary production and assessment of the Redfield ratio in the SPNA “Cape Martyan” water area

Дата	Концентрация					ППФ, мг С·м ⁻³ ·сут ⁻¹ *	Параметр Редфилда (R_{at})
	$NH_4 \pm$ СКО, мкг·л ⁻¹	$NO_2 \pm$ СКО, мкг·л ⁻¹	$NO_3 \pm$ СКО, мкг·л ⁻¹	ΣN , мкг·л ⁻¹	$PO_4 \pm$ СКО, мкг·л ⁻¹		
2017 г.							
19.04.2017	15,00 ± 0,70	0,50 ± 0,10	17,00 ± 0,50	32,5	0,50 ± 0,10	3,4	211,98
30.06.2017	30,00 ± 1,00	0,80 ± 0,10	7,60 ± 0,20	38,4	14,40 ± 0,20	112,8	11,28
14.12.2017	21,00 ± 1,00	0,40 ± 0,10	6,50 ± 0,20	26,9	3,00 ± 0,20	23,3	40,43
2018 г.							
09.01.2018	5,00 ± 2,50	1,40 ± 0,10	11,80 ± 0,30	18,2	3,00 ± 1,10	10,2	15,75
20.04.2018	18,00 ± 0,86	0,40 ± 0,01	29,20 ± 0,87	47,6	1,40 ± 0,10	22,7	100,17
29.07.2018	30,00 ± 1,40	1,60 ± 0,02	20,00 ± 0,60	51,6	8,50 ± 0,10	н. д.	22,56
29.10.2018	15,00 ± 0,72	0,60 ± 0,01	12,20 ± 0,36	27,8	2,90 ± 0,04	н. д.	34,08
26.11.2018	50,00 ± 2,40	1,40 ± 0,02	14,00 ± 0,42	65,4	30,30 ± 0,45	н. д.	9,48
18.12.2018	40,00 ± 1,92	2,20 ± 0,03	10,20 ± 0,31	52,4	6,80 ± 1,00	н. д.	33,92
2019 г.							
30.01.2019	28,50 ± 0,23	4,80 ± 0,07	12,00 ± 0,36	45,3	6,50 ± 1,00	н. д.	27,43
04.04.2019	8,00 ± 0,40	0,80 ± 0,01	34,00 ± 1,00	42,8	1,50 ± 0,02	н. д.	63,85
29.04.2019	10,00 ± 0,48	1,00 ± 0,02	34,80 ± 1,44	45,2	1,50 ± 0,02	н. д.	71,96
26.06.2019	12,00 ± 0,58	1,00 ± 0,02	7,90 ± 0,24	20,9	10,00 ± 0,15	н. д.	7,73
10.10.2019	5,00 ± 0,24	1,60 ± 0,02	7,00 ± 0,21	13,6	3,40 ± 0,05	н. д.	11,86
28.11.2019	4,00 ± 0,20	2,00 ± 0,03	10,20 ± 0,30	16,2	10,20 ± 0,20	н. д.	4,00
23.12.2019	2,50 ± 0,12	1,80 ± 0,03	28,00 ± 3,00	32,3	3,40 ± 0,05	н. д.	17,56

Примечание: СКО — среднеквадратичное отклонение; * — приведено по (Егоров и др., 2018a); н. д. — нет данных.

Note: СКО denotes standard deviation; * denotes data given according to (Egorov et al., 2018a); н. д. denotes no data available.

Согласно нашим исследованиям, за период наблюдений концентрация азота в воде в форме аммония изменялась в пределах $2,5\text{--}50,0\text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$; в форме нитритов — $0,4\text{--}4,8\text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$; в форме нитратов — $6,5\text{--}34,8\text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$. Суммарная концентрация минеральных соединений азота варьировала от $13,6$ до $65,4\text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$, а концентрация фосфатов составляла $0,5\text{--}30,3\text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$. ППФ в различные сезоны года изменялась в пределах $3,4\text{--}112,8\text{ мг С}\cdot\text{м}^{-3}\cdot\text{сут}^{-1}$. Величина параметра Редфилда варьировала от $7,73$ до $211,98$, что свидетельствовало о лимитировании ППФ как по соединениям азота, так и по минеральному фосфору.

ОБСУЖДЕНИЕ

В период с 19.04.2017 по 20.04.2018 в акватории ООПТ «Мыс Мартьян» минимальная ППФ наблюдалась в зимний сезон, когда длительность светового дня составляла менее 10 часов, а температура поверхностных вод не превышала $+10\text{ }^{\circ}\text{C}$ (рис. 2а–г). В то же время $R_{\text{at}} \approx 16$, что свидетельствует об отсутствии лимитирования первичных продукционных процессов биогенными элементами (рис. 2д).

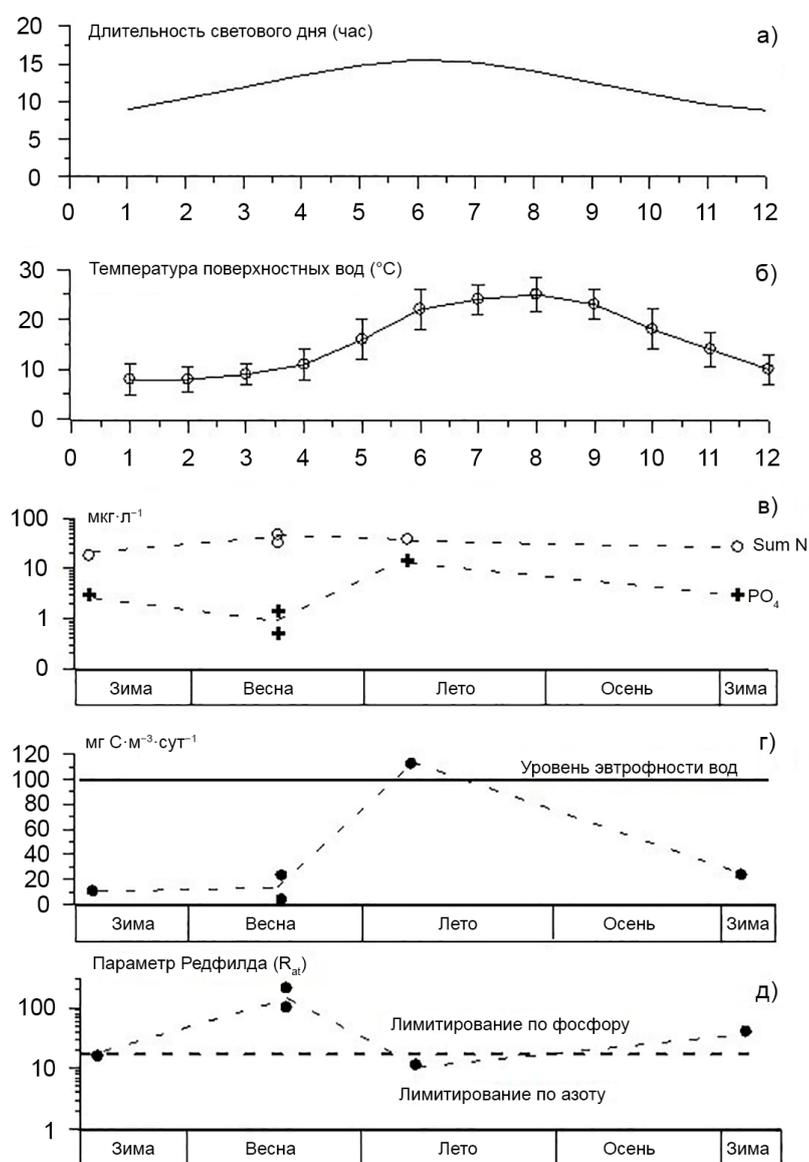


Рис. 2. Годичная динамика параметров окружающей среды в районе ООПТ «Мыс Мартьян» и продукционных показателей фитопланктона в её морской акватории по данным 2017–2018 гг.: а) продолжительность светового дня; б) средняя температура поверхностного слоя морской воды; в) концентрация суммы соединений азота и минерального фосфора в поверхностном слое морской воды; г) первичная продукция фитопланктона; д) параметр Редфилда

Fig. 2. Annual dynamics of environmental indicators in the SPNA “Cape Martyan” and phytoplankton production indicators in its marine area according to 2017–2018 data: а) daylight duration; б) mean temperature of the surface seawater layer; в) concentration of the sum of nitrogen and mineral phosphorus compounds in the surface seawater layer; г) phytoplankton primary production; д) the Redfield ratio

Весенний период начался в условиях фосфорного лимитирования продукционных процессов; максимального уровня ($112,8 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$), превышающего нижний предел эвтрофности вод ($100 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$), ППФ достигла летом в условиях азотного лимитирования роста микроводорослей. В целом в обследованной акватории изменения ППФ характеризовались статистически достоверной зависимостью ($R^2 = 0,960$) от концентрации фосфора (рис. 3а) и зависимостью с более низкой значимостью ($R^2 = 0,134$) от концентрации азота (рис. 3б). Отмеченные эффекты могут быть объяснены тем, что в 80 % случаев ППФ в рассматриваемый период лимитировалась содержанием фосфора (рис. 3в) при $R_{\text{at}} \geq 16$.

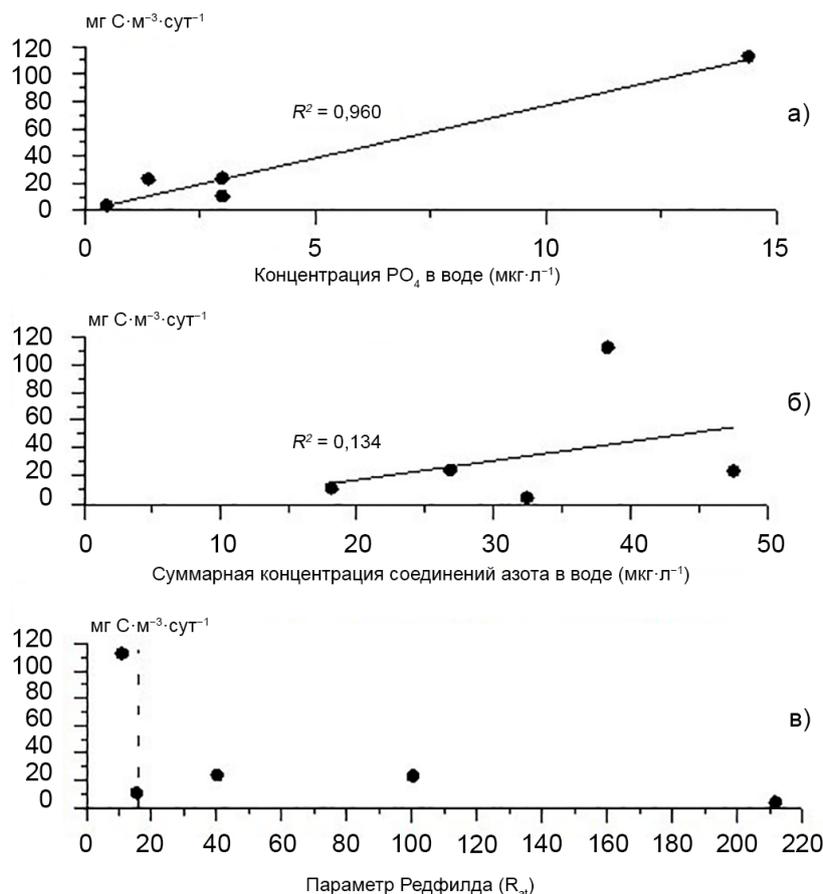


Рис. 3. Зависимость первичной продукции фитопланктона в поверхностном слое морской акватории ООПТ «Мыс Мартьян» от концентрации соединений минерального фосфора (а) и суммы соединений азота (б), а также от величины параметра Редфилда (в)

Fig. 3. Dependence of phytoplankton primary production in the surface seawater layer of the SPNA “Cape Martyan” marine area on the concentration of mineral phosphorus compounds (a) and the sum of nitrogen compounds (б), as well as on the value of the Redfield ratio (в)

Наблюдения показали, что весной 2018 г. в акватории ООПТ «Мыс Мартьян» одновременно происходили разнонаправленные процессы повышения концентрации азота в форме аммония и нитратов и снижения содержания нитритов и минерального фосфора (рис. 4а, б).

По-видимому, в этот период проявлялось разбавление концентрации NO_2 и PO_4 интенсивными атмосферными осадками (рис. 4б). В конце весны и летом произошла стабилизация содержания суммы минеральных форм азота (SumN) в воде (рис. 4а), вызванная, вероятно, относительно высоким потреблением нитратов фитопланктоном в условиях фосфорного лимитирования продукционных процессов (рис. 4в) на фоне повышения содержания нитритов и аммония. Значимого влияния атмосферных осадков на гидрохимические характеристики вод обследованной акватории (рис. 4б) в этот период не обнаружено.

В осенний период 2018 г. зарегистрировано повышение интенсивности атмосферных осадков (см. рис. 4б). Оно привело к некоторому росту концентраций всех форм минерального азота и к значительному повышению содержания минерального фосфора в морской воде, что обусловило изменение режима лимитирования ППФ с фосфорного на азотный (рис. 4в).

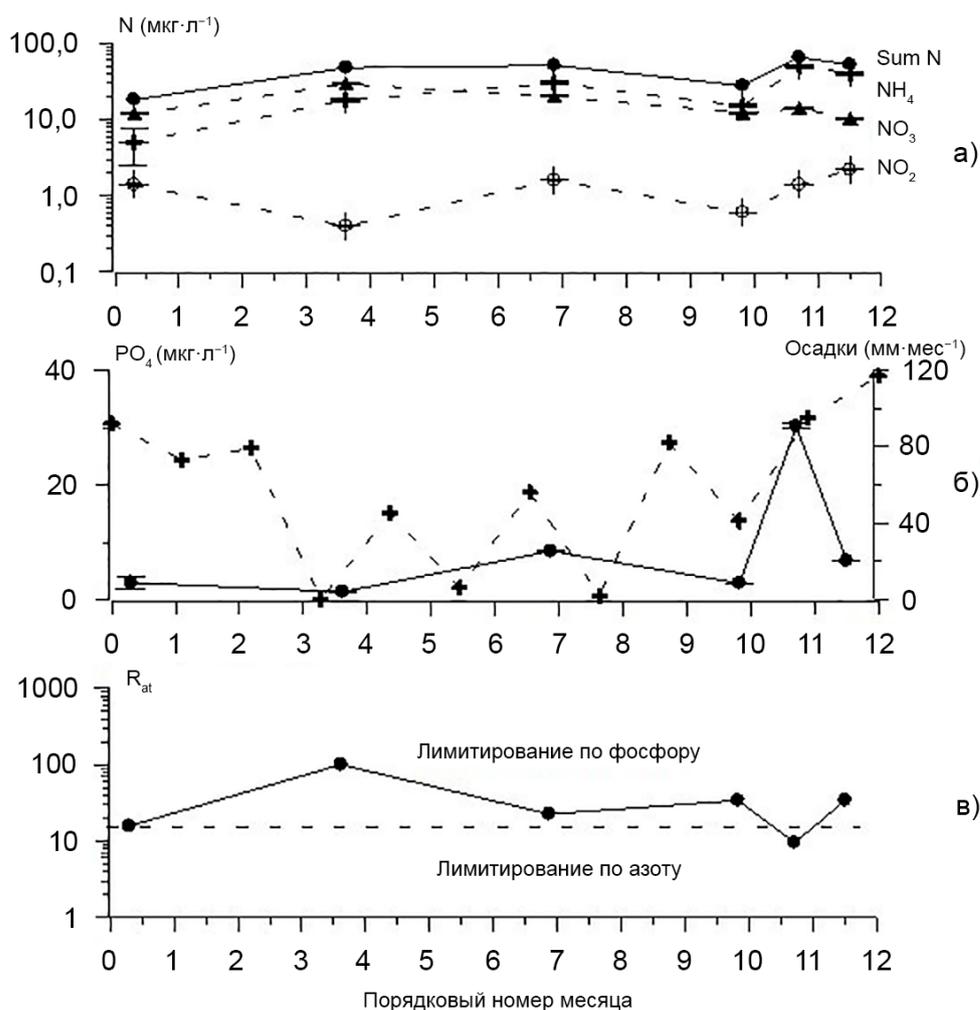


Рис. 4. Динамика параметров окружающей среды в районе ООПТ «Мыс Мартьян» и содержания биогенов в её морской акватории в 2018 г.: а) концентрация соединений азота в поверхностном слое воды; б) концентрация соединений минерального фосфора (●) в поверхностном слое воды и объём атмосферных осадков (+) в районе исследований; в) параметр Редфилда

Fig. 4. Dynamics of environmental indicators in the SPNA “Cape Martyan” and content of nutrients in its marine area in 2018: а) concentration of nitrogen compounds in the surface water layer; б) concentration of mineral phosphorus compounds (●) in the surface water layer and precipitation volume (+) in the studied area; в) the Redfield ratio

Весной 2019 г. на фоне снижения интенсивности атмосферных осадков в акватории ООПТ «Мыс Мартьян» зафиксировано повышение концентрации аммония (рис. 5б) при одновременном уменьшении содержания нитратов, нитритов и минерального фосфора (рис. 5а, б) в условиях фосфорного лимитирования ППФ (рис. 5в).

Увеличение интенсивности атмосферных осадков [они достигли пика в конце весны и в начале лета (см. рис. 5б)] практически не изменило содержания нитратов и аммония (рис. 5а), но привело к значительному росту концентрации минерального фосфора в обследованной акватории (см. рис. 5б). Это обусловило перестройку механизма минерального питания фитопланктона с фосфорного лимитирования на азотное (рис. 5в), сопровождаемое интенсивным поглощением нитратов (см. рис. 5а) из водной среды. Осенний пик атмосферных осадков (см. рис. 5б) совпал с некоторым повышением концентрации аммония и значительным ростом содержания PO_4 в морской воде, что увеличило степень азотного лимитирования ППФ.

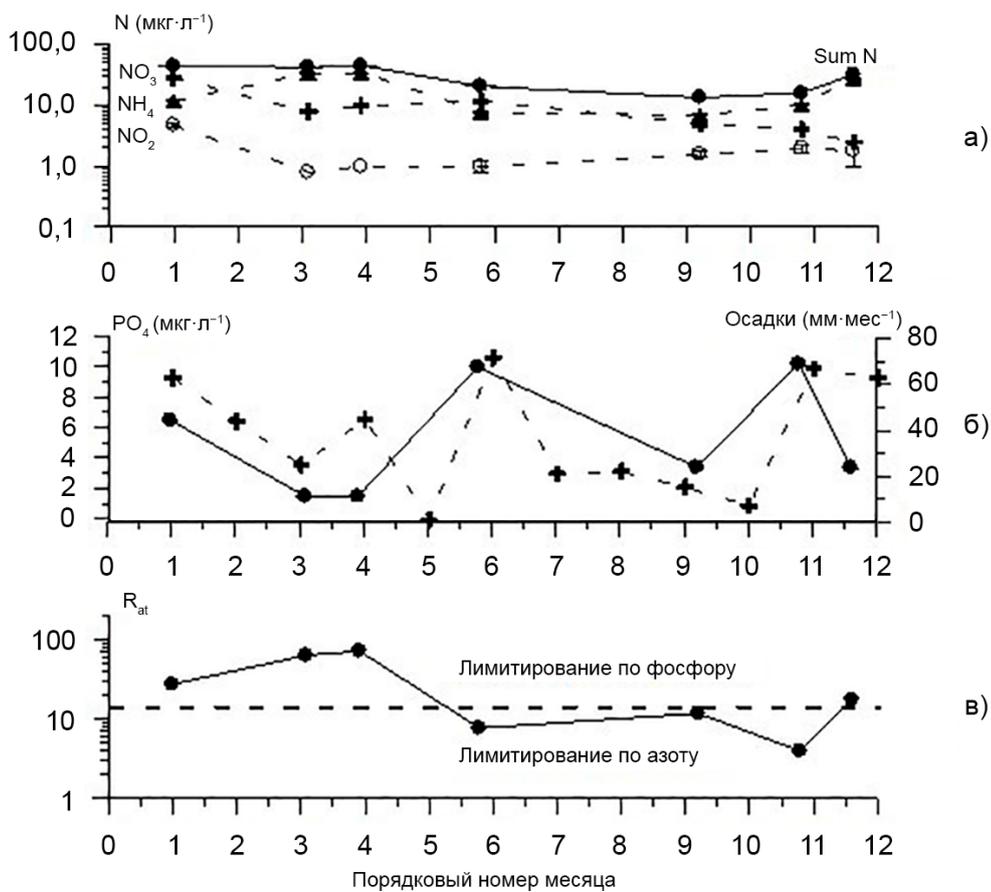


Рис. 5. Динамика параметров окружающей среды в районе ООПТ «Мыс Мартьян» и содержания биогенов в её морской акватории в 2019 г.: а) концентрация соединений азота в поверхностном слое воды; б) концентрация соединений минерального фосфора (●) в поверхностном слое воды и объём атмосферных осадков (+) в районе исследований; в) параметр Редфилда

Fig. 5. Dynamics of environmental indicators in the SPNA “Cape Martyan” and content of nutrients in its marine area in 2019: а) concentration of nitrogen compounds in the surface seawater layer; б) concentration of mineral phosphorus compounds (●) in the surface seawater layer and precipitation volume (+) in the studied area; в) the Redfield ratio

В целом исследования, выполненные в 2017–2019 гг. в прибрежно-морской акватории ООПТ «Мыс Мартьян», показали, что в летний период ППФ может лимитироваться как по соединениям азота, так и по соединениям минерального фосфора. Отмеченные феномены ставят задачу теоретической интерпретации и оценки практической значимости биохимических процессов переключения факторов лимитирования ППФ.

Впервые зависимость показателя удельной скорости роста культуры микроорганизмов [μ , с размерностью, обратной времени (1 в единицу времени)] от весовой концентрации лимитирующего субстрата в среде (C_v , единиц концентрации в единице объёма среды) была описана функцией Моно (Monod, 1942):

$$\mu = \frac{\mu_{\text{max}} C_v}{K_m + C_v}, \quad (2)$$

где μ_{max} — показатель максимальной физиологически возможной удельной скорости роста клеточной культуры (1 в единицу времени);

K_m — параметр (единиц концентрации в единице объёма среды), который характеризует интенсивность каталитических процессов, численно равный такому значению C_v , при котором $\mu = 0,5 \cdot \mu_{\text{max}}$, и обычно называемый константой Михаэлиса — Ментен.

При использовании уравнения Моно для оценки степени лимитирования ППФ, очевидно, целесообразно рассматривать две крайние по значениям биохимические ситуации: $C_v \ll K_m$ и $C_v \gg K_m$. В первом случае, когда $C_v \ll K_m$, величиной C_v в знаменателе выражения (2) можно пренебречь. Поэтому соотношение (2) превращается в линейную функцию $\mu = (\mu_{max} / K_m) \cdot C_v$, в которой $\mu_{max} / K_m = \text{const}$. То есть при $C_v \ll K_m$, что соответствует олиготрофным условиям, удельная продуктивность микроводорослей с ростом концентрации лимитирующего субстрата в среде увеличивается. Во втором случае, когда $C_v \gg K_m$, в выражении (2) можно пренебречь величиной K_m . Тогда $\mu \approx \mu_{max}$. То есть при $C_v \gg K_m$, что соответствует эвтрофным условиям, ППФ максимальна и не зависит от концентрации лимитирующего субстрата в среде.

Отметим, что по итогам множества наблюдений *ex situ* и *in situ* показано, что всё живое вещество, в том числе фитопланктон, может поглощать различное удельное количество субстратов в зависимости от их содержания в среде. Для каждого субстрата (C_f), потенциально лимитирующего ППФ, существует его минимальная внутриклеточная концентрация q_{min} , обеспечивающая жизнеспособность микроводорослей. В процессе вегетации фитопланктон может накапливать лимитирующие субстраты до уровней C_f , значительно превышающих q_{min} . Запасённые субстраты по мере своего исчерпания в среде могут быть использованы микроводорослями для продолжения клеточного деления, сопровождающегося возрастанием степени лимитирования скорости роста до тех пор, пока их внутриклеточная концентрация (C_f) не снизится до уровня $C_f = q_{min}$. Для этих условий зависимость показателя удельной скорости роста культуры микроорганизмов (μ) описывается соотношением Друпа (Droop, 1974):

$$\mu = \mu_{max}(1 - q_{min}/C_f) . \quad (3)$$

Соотношение q_{min}/C_f в формуле (3) относится к субстрату, лимитирующему ППФ в настоящее время. При переключении лимитирующих факторов (см. рис. 4 и 5) в выражении (3) следует учитывать соотношение q_{min}/C_f для фактора, управляющего процессом продуцирования. Допустимо в соотношении (3) вместо q_{min}/C_f использовать параметр, лимитирующий клеточное деление воздействием экотоксикологических факторов. Поэтому для решения проблем лимитирования процессов ППФ необходимо оценивать зависимости между C_f и C_v с учётом современных представлений о сорбционных и метаболических взаимодействиях фитопланктона с химическими, в том числе биогенными, элементами морской среды (Поликарпов и Егоров, 1986).

В экспериментальных исследованиях с радиоактивной меткой ^{32}P было получено дифференциальное уравнение кинетики фосфорного обмена у одноклеточных водорослей во времени (t), которое имело следующий вид (Егоров и др., 1982):

$$\frac{dC_f}{dt} = \frac{V_{max}C_v}{K_m + C_v} - [r + \mu_{max}(1 - q_{min}/C_f)]C_f , \quad (4)$$

где r — показатель скорости фосфорного обмена у одноклеточных водорослей ($1/t$);

V_{max} — максимальная физиологически возможная удельная скорость внутриклеточного поглощения субстрата (единиц концентрации на единицу массы микроводорослей в единицу времени).

В уравнении (4) первый член правой части — это предложенное Дагдейлом (Dugdale, 1967) соотношение для определения скорости поглощения биогенного элемента водорослями в соответствии с уравнением Михаэлиса — Ментен. Член r учитывает метаболические особенности внутриклеточного фосфорного обмена, а второй член в скобках справа отражает лимитирование продукционных процессов субстратом C_f в соответствии с уравнением Друпа (3).

Применение соотношения (3) для олиготрофных стационарных условий, когда $C_v \ll K_m$, показало, что зависимость C_f от изменения величины C_v имеет вид:

$$C_f = \frac{V_{max}}{K_m(r + \mu_{max})} C_v - \frac{q_{min}\mu_{max}}{r + \mu_{max}}. \quad (5)$$

В формуле (5) видно, что её параметры V_{max} , K_m , r , μ_{max} и q_{min} в пределах используемых теоретических представлений и при $C_v \ll K_m$ являются постоянными величинами. Отсюда следует, что в олиготрофных условиях связь между C_v и C_f линейна. Поэтому подстановка в уравнение (3) значений C_v из выражения (5) вместо C_f не изменит гиперболического роста показателя скорости клеточного деления микроводорослей (μ) при возрастании концентрации лимитирующего первичную продукцию субстрата (C_f) в среде.

При $C_v \gg K_m$, что соответствует условиям эвтрофикации вод, в первом члене правой части уравнения (4) величиной K_m можно пренебречь. С учётом этого обстоятельства в стационарных условиях зависимость C_v от параметров соотношения (4) будет иметь следующий вид:

$$C_f = \frac{\mu_{max}q_{min}}{r + \mu_{max}}. \quad (6)$$

При подстановке значения C_f из формулы (6) в уравнение (3) величина μ не будет зависеть от изменения концентрации лимитирующего субстрата в среде (C_v). Это свидетельствует о том, что в условиях эвтрофирования вод показатель удельной скорости роста микроводорослей (μ) достигает максимальных значений, однако с увеличением концентрации лимитирующего субстрата в среде (C_v) относительная скорость его извлечения из воды снижается.

Анализ продемонстрировал, что различные теоретические подходы, используемые для оценки лимитирующей роли биогенных элементов в процессах ППФ, выявляют одинаковые физиологические закономерности. И уравнение Моно (Monod, 1942), и соотношение Друпа (Droop, 1974) показывают, что в олиготрофных условиях увеличение концентрации лимитирующего субстрата в воде приводит к возрастанию скорости его извлечения из среды. Таким образом, протекание природных процессов регулирования гомеостаза экосистем осуществляется по принципу отрицательной обратной связи (Егоров, 2019). В условиях эвтрофикации с увеличением C_v влияние продукционных процессов на кондиционирование вод по фактору биогенных элементов снижается.

Заключение. Исследования, выполненные в 2017–2019 гг. в ООПТ «Мыс Мартьян», показали, что в летний период первичная продукция фитопланктона в его прибрежно-морской акватории может лимитироваться как по соединениям азота, так и по минеральному фосфору. Установлено, что в поверхностных морских водах зависимость изменения ППФ от концентрации азота в воде менее значима, чем зависимость от концентрации фосфора, что свидетельствует о линейном характере функциональной связи. При этом в течение всего годового цикла концентрации нитритов, нитратов, аммония и фосфатов изменяются, но остаются в пределах, которые обычно не приводят к гиперэвтрофикации вод по ППФ. Выявлено, что изменение концентрации биогенных элементов в морской воде коррелирует с объёмом атмосферных осадков. Поступление биогенных элементов может происходить непосредственно с осадками или с возросшим при их выпадении склоновым стоком. Наблюдения свидетельствуют, что на состав вод исследованной акватории по биогенным элементам наибольшее влияние оказывает именно склоновый сток. Установлено, что летний и осенний максимумы атмосферных осадков в большей мере увеличивают поступление в акваторию минерального фосфора, чем соединений азота. Обусловленное этим повышение концентрации минерального фосфора в морской воде приводит

к изменению режима лимитирования ППФ с фосфорного на азотный. Показано, что в олиготрофных условиях увеличение концентрации лимитирующего субстрата в морской воде обуславливает возрастание скорости его извлечения из среды в соответствии с принципом отрицательной обратной связи, регулирующей природный гомеостаз экосистемы. В условиях эвтрофирования влияние продукционных процессов микроводорослей на кондиционирование вод по фактору биогенных элементов снижается.

Работа выполнена в рамках тем государственного задания ФИЦ ИнБЮМ «Молисмологические и биогеохимические основы гомеостаза морских экосистем» (№ 121031500515-8) и НБС — ННЦ РАН «Проведение мониторинговых исследований и определение современного состояния биоты Государственного природного заповедника «Мыс Мартьян»» (№ АААА-А20-120110690010-4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Виноградов М. Е., Сапожников В. В., Сушкина Э. А. *Экосистема Чёрного моря*. Москва : Наука, 1992. 110 с. [Vinogradov M. E., Sapozhnikov V. V., Sushkina E. A. *Ekosistema Chernogo morya*. Moscow : Nauka, 1992, 110 p. (in Russ.)]
2. Егоров В. Н. *Теория радиоизотопного и химического гомеостаза морских экосистем / ФИЦ «Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского РАН»*. Севастополь : ФИЦ ИнБЮМ, 2019. 356 с. [Egorov V. N. *Theory of Radioisotope and Chemical Homeostasis of Marine Ecosystems / A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS*. Sevastopol : IBSS, 2019, 356 p. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/978-5-6042938-5-0>
3. Егоров В. Н., Зесенко А. Я., Пархоменко А. В., Финенко З. З. Математическое описание кинетики обмена минерального фосфора одноклеточными водорослями // *Гидробиологический журнал*. 1982. Т. 18, вып. 4. С. 45–50. [Egorov V. N., Zesenko A. Ya., Parkhomenko A. V., Finenko Z. Z. Mathematical description of the kinetics of mineral phosphorus metabolism by unicellular algae. *Gidrobiologicheskii zhurnal*, 1982, vol. 18, iss. 4, pp. 45–50. (in Russ.)]
4. Егоров В. Н., Гулин С. Б., Поповичев В. Н., Мирзоева Н. Ю., Терещенко Н. Н., Лазоренко Г. Е., Малахова Л. В., Плотицына О. В., Малахова Т. В., Проскурнин В. Ю., Сидоров И. Г., Гулина Л. В., Стецюк А. П., Марченко Ю. Г. Биогеохимические механизмы формирования критических зон в Чёрном море в отношении загрязняющих веществ // *Морской экологический журнал*. 2013. Т. 12, № 4. С. 5–26. [Egorov V. N., Gulina S. B., Popovichev V. N., Mirzoeva N. Yu., Tereshchenko N. N., Lazorenko G. E., Malakhova L. V., Plotitsyna O. V., Malakhova T. V., Proskurnin V. Yu., Sidorov I. G., Gulina L. V., Stetsyuk A. P., Marchenko Yu. G. Biogeochemical mechanisms of formation of critical zones concerning to pollutants in the Black Sea. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2013, vol. 12, no. 4, pp. 5–26. (in Russ.)]
5. Егоров В. Н., Плугатарь Ю. В., Малахова Л. В., Мирзоева Н. Ю., Гулин С. Б., Поповичев В. Н., Садогурский С. Е., Малахова Т. В., Щуров С. В., Проскурнин В. Ю., Бобко Н. И., Марченко Ю. Г., Стецюк А. П. Экологическое состояние акватории особо охраняемой природной территории «Мыс Мартьян» и проблема реализации её устойчивого развития по факторам эвтрофикации, радиоактивного и химического загрязнения вод // *Научные записки природного заповедника «Мыс Мартьян»*. 2018а. № 9. С. 36–40. [Egorov V. N., Plugatar Yu. V., Malakhova L. V., Mirzoeva N. Yu., Gulina S. B., Popovichev V. N., Sadogurskii S. E., Malakhova T. V., Shchurov S. V., Proskurnin V. Yu., Bobko N. I., Marchenko Yu. G., Stetsyuk A. P. The ecological status of the waters of SPNA “Cape Martyan” and the problem of implementation of its sustainable development, factors of eutrophication, radioactive and chemical pollution of water. *Nauchnye zapiski prirodnogo zapovednika “Mys Mart’yan”*, 2018a, no. 9, pp. 36–40. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.25684/NBG.scnote.009.2018.04>
6. Зайцев Ю. П. *Самое синее в мире*. Нью-Йорк : ООН. 1998. 142 с. [Zaitsev Yu. P. *Samoe sinee v mire*. New-York : UN, 1998, 142 p. (in Russ.)]

7. Зайцев Ю. П., Поликарпов Г. Г. Экологические процессы в критических зонах Чёрного моря: синтез результатов двух направлений исследований с середины XX до начала XXI века // *Морской экологический журнал*. 2002. Т. 1, № 1. С. 33–55. [Zaitsev Yu. P., Polikarpov G. G. Ecological processes in critical zones of the Black Sea (Results synthesis of two research directions, middle of the XXth – beginning of the XXIth centuries). *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2002, vol. 1, no. 1, pp. 33–55. (in Russ.)]
8. Зилов Е. А. *Гидробиология и водная экология (организация, функционирование и загрязнение водных экосистем)*. Иркутск : Изд-во Иркутского гос. ун-та, 2009. 147 с. [Zilov E. A. *Gidrobiologiya i vodnaya ekologiya (organizatsiya, funktsionirovanie i zagryaznenie vodnykh ekosistem)*. Irkutsk : Izd-vo Irkutskogo gos. un-ta, 2009, 147 p. (in Russ.)]
9. Поликарпов Г. Г., Егоров В. Н. *Морская динамическая радиохемэкология*. Москва : Энергоатомиздат, 1986. 175 с. [Polikarpov G. G., Egorov V. N. *Morskaya dinamicheskaya radiokhemoekologiya*. Moscow : Energoatomizdat, 1986, 175 p. (in Russ.)]
10. Об утверждении положения о природном парке регионального значения Республики Крым «Мыс Мартьян» : Постановление Совета министров Республики Крым от 29.12.2018 № 681 // *Правительство Республики Крым* : официальный портал. [Ob utverzhdenii polozheniya o prirodnom parke regional'nogo znacheniya Respubliki Krym "Mys Mart'yan" : Postanovlenie Soveta ministrov Respubliki Krym ot 29.12.2018 no. 681. *Pravitel'stvo Respubliki Krym* : ofitsial'nyi portal. (in Russ.)]. URL: <https://rk.gov.ru/ru/document/show/15253> [accessed: 02.11.2020].
11. *Руководство по методам химического анализа морских вод*. Ленинград : Гидрометеоздат, 1977. 208 с. [*Rukovodstvo po metodam khimicheskogo analiza morskikh vod*. Leningrad : Gidrometeoizdat, 1977, 208 p. (in Russ.)]
12. *Современное состояние береговой зоны Крыма* / ред. Ю. Н. Горячкин. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2015. 252 с. [*The Current State of the Crimean Coastal Zone* / Yu. N. Goryachkin (Ed.). Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2015, 252 p. (in Russ.)]
13. *Температура воды. Ялта, вода (°C) за 2017–2019 гг.* : [сайт]. [*Water Temperature. Yalta, Water (°C) for 2017–2019* : [site]. (in Russ.)]. URLs: http://blacksea-map.ru/sst/doc/yalta_2017.html, http://blacksea-map.ru/sst/doc/yalta_2018.html, and http://blacksea-map.ru/sst/doc/yalta_2019.html [accessed: 03.11.2020].
14. Юнев О. А., Коновалов С. К., Великова В. *Антропогенная эвтрофикация в пелагической зоне Чёрного моря: долговременные тренды, механизмы, последствия* / Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского РАН ; Мор. гидрофиз. ин-т РАН. Москва : ГЕОС, 2019. 164 с. [Yunev O. A., Konovalov S. K., Velikova V. *Anthropogenic Eutrophication in the Black Sea Pelagic Zone: Long-Term Trends, Mechanisms, Consequences* / A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS ; Marine Hydrophysical Institute of RAS. Moscow : GEOS, 2019, 164 p. (in Russ.)]
15. Egorov V. N., Popovichev V. N., Gulin S. B., Bobko N. I., Rodionova N. Yu., Tsarina T. V., Marchenko Yu. G. The influence of phytoplankton primary production on the cycle of biogenic elements in the coastal waters off Sevastopol, Black Sea. *Russian Journal of Marine Biology*, 2018b, vol. 44, iss. 3, pp. 240–247. <https://doi.org/10.1134/S1063074018030057>
16. Droop M. R. The nutrient status of algae cells in continuous culture. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1974, vol. 54, iss. 4, pp. 825–855. <https://doi.org/10.1017/S002531540005760X>
17. Dugdale R. C. Nutrient limitation in the sea: Dynamics, identification and significance. *Limnology and Oceanography*, 1967, vol. 12, iss. 4, pp. 685–695. <https://doi.org/10.4319/lo.1967.12.4.0685>
18. Monod J. *Recherches sur la croissance des cultures bactériennes* : these. Paris : Hermann & Cie, 1942, 210 p.
19. Redfield A. C. The biological control of chemical factors in the environment. *American Scientist*, 1958, vol. 46, no. 3, pp. 205–221.

**CONTENT OF NUTRIENTS
AND LIMITATION OF PHYTOPLANKTON PRIMARY PRODUCTION
IN THE SPECIALLY PROTECTED NATURAL AREA “CAPE MARTYAN” (BLACK SEA)**

V. N. Egorov^{1,2}, N. I. Bobko¹, Yu. G. Marchenko¹, and S. Ye. Sadogurskiy²

¹A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation

²Nikitsky Botanical Gardens – National Scientific Center of RAS, Yalta, Russian Federation

E-mail: egorov.ibss@yandex.ru

The results are presented of studying the content of nitrogen compounds and mineral phosphorus, as well as phytoplankton primary production (PPP). The research was carried out in 2017–2019 in the marine area of the specially protected natural area “Cape Martyan” located on the southern coast of Crimea (Black Sea). As found, during summer in the surface seawater layer, PPP can be limited by both nitrogen and phosphorus. The dependence of PPP variation on the concentration of total nitrogen in water is not significant, while the dependence on the concentration of phosphorus is significant. It is shown that during the entire annual cycle, concentrations of nitrites, nitrates, ammonium, and mineral phosphorus vary but remain within the limits that do not lead to water hypereutrophication. A high ecological significance of precipitation was revealed: the related increase in PO₄ concentration caused a transition in PPP limitation mode from phosphorus to nitrogen one. Using theoretical concepts, it is substantiated that, under oligotrophic conditions, an increase in the concentration of the substrate limiting PPP in water results in an increase in the rate of its uptake from the environment in accordance with the negative feedback of natural regulation of ecosystem homeostasis. Under conditions of eutrophication, the effect of production processes on water conditioning by the factor of nutrients decreases.

Keywords: Black Sea, Cape Martyan, nitrogen compounds, phosphates, precipitation, plankton, primary production, limitation