

УДК 550.47.01:581.526.325(262.5.04)

**РЕЗУЛЬТАТЫ РАЗРАБОТКИ ПОЛУЭМПИРИЧЕСКОЙ ТЕОРИИ
ФРАКЦИОНИРОВАНИЯ КОНЦЕНТРАЦИЙ МИНЕРАЛЬНОГО ФОСФОРА
И АЗОТА ФИТОПЛАНКТОНОМ
В ВОДЕ ФОТИЧЕСКОГО СЛОЯ
ПО ДАННЫМ МОНИТОРИНГА СЕВАСТОПОЛЬСКОЙ БУХТЫ**

© 2026 г. В. Н. Егоров¹, Ю. Г. Артёмов¹, Е. Н. Скуратовская¹, Р. В. Горбунов²,
Ю. Г. Марченко¹

¹ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,
Севастополь, Российская Федерация

²Институт океанологии имени П. П. Ширшова РАН, Москва, Российская Федерация
E-mail: egorov@ibss-ras.ru

Поступила в редакцию 10.02.2026; после доработки 14.07.2026;
принята к публикации 06.08.2026.

Статья посвящена разработке теоретической базы концепции академика В. И. Вернадского о единстве процессов воспроизводства живого вещества и условий его обитания с учётом закономерностей кондиционирования морской среды в результате первичных продукционных процессов. Цели исследования — изучить распределение минеральных соединений азота (NO_2 , NO_3 и NH_4) и фосфора (PO_4) в воде побережья Севастопольской бухты по результатам мониторинга 2012–2014 гг.; разработать полуэмпирическую математическую модель динамических характеристик минерального обмена фитопланктона в качестве теоретической базы для оценки влияния метеорологических, термохалинных и первичных продукционных процессов на биотическое кондиционирование морской среды; сравнением результатов наблюдений и численных экспериментов на модели получить доказательства существования природного биогеохимического механизма регулирования соотношения биогенных элементов в воде; определить бифуркационную роль переключения лимитирующих факторов в воде фотического слоя и их влияние на новую первичную продукцию фитопланктона и на диссипацию энергии. Работы вели в районе с координатами $44^\circ 36.930' \text{N}$, $33^\circ 30.177' \text{E}$. Гидрохимические параметры проб определяли в сертифицированной лаборатории. Первичную продукцию исследовали радиоуглеродным методом с учётом температуры вод и длительности светового дня; потребление биогенных элементов на новообразование органики оценивали по формуле Зилова, а стехиометрические соотношения и степень химического лимитирования продукционных процессов рассчитывали по уравнению Редфилда. Балансовую модель минерального обмена фитопланктона строили с учётом соотношений Бурмастера и Чисхолма, Моно, Михаэлиса — Ментен, Дагдейла, Друпа и кинетических закономерностей обмена радиоактивного фосфора (^{32}P) одноклеточными водорослями. Установлено, что на годовом масштабе времени первичная продукция фитопланктона зависела от температуры вод и длительности светового дня с превалированием фосфорного лимитирования. Со второй половины вегетационных периодов наблюдалась тенденция изменения соотношения концентраций минеральных форм азота и фосфора в сторону достижения стационарного стехиометрического значения параметра Редфилда ($R_{\text{at}} = 16$). Зависимости изменения показателей лимитирования продукционных процессов от концентрации биогенных элементов в воде достоверно описывались степенными функциями. Дифференциальная полуэмпирическая модель имела достаточную объективную сложность для её применения в качестве теоретической базы

описания закономерностей фракционирования биогенных элементов фитопланктоном. В численных экспериментах на модели подтверждено правило природного регулирования продукционных характеристик фитопланктонных сообществ: «При всяком отклонении концентрации биогенных элементов в водной среде от стандартного или присущего рассматриваемому региону стехиометрического соотношения функционирование природных фотосинтезирующих систем всегда направлено в сторону их восстановления». Установлено, что влияние первичной продукции фитопланктона на изменение соотношения биогенных элементов в воде обеспечивалось его концентрирующей функцией в отношении минеральных форм азота и фосфора. Показано, что на системном уровне влияние продукционной системы фитопланктона проявляется в виде отрицательной обратной связи по принципу Ле Шателье — Брауна, воздействие которой в определённых пределах направлено на ускорение биосинтеза органического углерода за счёт меньших удельных затрат минерального фосфора по сравнению с азотом и ускорения диссипации энергетических потоков в результате поступления дополнительной энергии в биосферу.

Ключевые слова: биогенные элементы, первичная продукция фитопланктона, стехиометрические соотношения, теория минерального обмена, закономерности биотического кондиционирования морской среды, Севастопольская бухта, Чёрное море

К биогенным неорганическим веществам, которые могут лимитировать первичное продуцирование морской среды, в первую очередь относятся органогенные элементы (N, P, Si и S). Также влиять на рост гидробионтов могут микроэлементы (Zn, Mn, Co, Mo и Fe) [Добролюбский, 1956; Joshi et al., 1982]. Круговорот биогенных элементов в водной среде претерпел значительные изменения. Установлено [Паттон, 1968; Соломонова, Акимов, 2014; Юнёв и др., 2019; Elser et al., 2007; Giammatteo et al., 1983; Harpole et al., 2011; Lancelot et al., 2002; Lewis et al., 2020; Trommer et al., 2013], что лимитирование продукционных процессов по фосфору и азоту одинаково проявляется в морских, наземных и пресноводных экосистемах. Оборот биогенных элементов в воде фотического слоя может иметь суточный масштаб времени. Концепция лимитирования продукционных процессов претерпела сдвиг от более ранней парадигмы ограничения роста фитопланктона одним биогенным элементом к концепциям совместного использования нескольких ресурсов. Одновременное обогащение водной среды азотом и фосфором приводит к синергетическим эффектам, которые могут вызывать ветровая активность, изменение турбулентной энергии перемешивания вод, оптические свойства среды, а также трофические и седиментационные взаимодействия компонент экосистем фотического слоя. При этом лимитирование продукции фитопланктона может быть обусловлено не одним, а сразу несколькими находящимися в минимуме факторами [Лебедев и др., 1974]. Изменения в соотношении доступных питательных веществ могут повлиять как на состав фитопланктонного сообщества, так и на всю пищевую сеть.

Как известно [Сапожников, Метревели, 2015], взаимосвязь между концентрациями лимитирующих элементов в фотическом слое характеризуется стехиометрическими соотношениями, использование которых позволяет определять интенсивность продукционно-деструкционных процессов в океане. По оценкам L. Cooper [1937; 1938] и A. Redfield [1958], для фито- и зоопланктонных сообществ стехиометрическое соотношение N : P, называемое параметром Редфилда (R_{at}), может изменяться в пределах от 1 до 60. Для каждого новообразования органического вещества массой 1000 г требуется 80 г углерода, 2 г фосфора и 14 г азота [Зилов, 2009; Redfield, 1958]. Лимитирующим фактором первичного продуцирования выступает тот биогенный элемент, пропорция которого в водной среде меньше, чем стехиометрическое отношение N : P = 16 : 1 по молярной концентрации или 7 : 1 по весовой. Существует абсолютное и относительное лимитирование продукционных процессов в фитопланктоне. Абсолютное связано с минимально допустимыми внутриклеточными концентрациями биогенных элементов для обеспечения их метаболических функций [Droop, 1974]. Относительное связано с элементами, которые, в соответствии с критерием Либиха, находятся в минимуме. При изучении метаболических механизмов минерального питания водорослей установлено, что они могут интенсивно и быстро извлекать из воды фосфор

и запастись его в клетках сверх своих непосредственных потребностей [Киселёв, 1980]. В экспериментах с радиоактивным ^{32}P доказано, что эффект относительно избыточного поглощения минерального фосфора фитопланктоном является результатом его внутриклеточного поглощения и обмена в процессе онтогенеза и митоза [Егоров и др., 1982].

Чёрное море и его прибрежные акватории являются зонами интенсивного природопользования. Одна из его основных экологических проблем — гиперэвтрофикация вод [Виноградов и др., 1992]. Рост потоков поступления биогенных элементов и аллохтонной органики в Азово-Черноморский бассейн в 1980-е и 1990-е гг. изменил трофический статус шельфа Чёрного моря с олиготрофного с первичной продукцией $64\text{--}89 \text{ г С}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{год}^{-1}$ на мезотрофный с первичной продукцией $138\text{--}190 \text{ г С}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{год}^{-1}$ [Стельмах, 2017; Финенко и др., 2011; Юнёв, 2011; Юнёв и др., 2019].

Севастопольская бухта относится к акваториям повышенного экологического риска, который обусловлен ограничением её водообмена с внешним рейдом и интенсивной техногенной деятельностью на побережье [Сеничева, 1980]. Исследование пределов изменений и средних значений её биотических параметров с мая 1998 г. по январь 2005 г. показало, что в весенне-осенние периоды на масштабе пятилетних интервалов осреднений наблюдалось статистически значимое уменьшение фосфорного лимитирования первичной продукции фитопланктона. При повторяющихся трендах изменения температуры, солёности, кислорода, рН и щёлочности вод это свидетельствовало о том, что фракционирование концентраций минеральных соединений азота и фосфора могло быть вызвано процессами первичного продуцирования фитопланктона [Иванов и др., 2006].

Системные наблюдения в режиме мониторинга температуры воды, длительности светового дня, первичной продукции фитопланктона, удельной массы взвесей, соединений азота (NO_2 , NO_3 , NH_4 и их суммы N_{sum}) и минерального фосфора (PO_4) проводили в 2012–2014 гг. в прибрежной акватории Севастопольской бухты [Egorov et al., 2018]. Они показали, что на протяжении проанализированного периода первичная продукция фитопланктона изменялась почти на два порядка величин. Наибольшие значения зарегистрированы весной и летом, наименьшие выявлены осенью и зимой. Значения первичной продукции более $100 \text{ мг С}\cdot\text{м}^{-3}\cdot\text{сут}^{-1}$ свидетельствовали о гиперэвтрофикации вод [Финенко и др., 2009]. Материалы наблюдений показали, что в весенне-летний сезон первичная продукция вносила преобладающий вклад в содержание взвешенного органического вещества в воде, что приводило к его массообмену в фотическом слое с периодом от 2 до 10 сут. Расчёты подтвердили, что высокая интенсивность оборота биогенных элементов весной и летом сопровождалась их концентрированием фитопланктоном с коэффициентами накопления $K_H = 10^4 \dots 10^6$. Интерпретация полученных результатов с помощью полуэмпирической модели фосфорного обмена одноклеточных водорослей [Егоров и др., 1982] позволила выдвинуть гипотезу, что роль фитопланктона в гомеостазе биогенных элементов определяется реализацией в природных условиях принципа отрицательной обратной связи Ле Шателье — Брауна, повышающего устойчивость экосистемы как в условиях лимитирования продукционных процессов биогенными элементами, так и в условиях гиперэвтрофирования вод [Egorov et al., 2018].

Работы в режиме годового мониторинга температуры воды, длительности светового дня, концентрации минеральных соединений азота и фосфора проводили в 2023–2024 гг. в Стрелецкой бухте города Севастополя [Egorov et al., 2025]. Они были направлены на оценку ведущих факторов лимитирования первичной продукции фитопланктона и на установление особенностей бифуркаций системы первичного продуцирования вод. Исследования показали, что в вегетационный период отношение концентрации суммы минеральных соединений азота к порядковому номеру дня года в воде Стрелецкой бухты снижалось. Это уменьшение обусловлено фракционированием концентрации биогенных элементов в воде по мере продуцирования органического

вещества фитопланктоном. Тенденция фракционирования описывалась степенной функцией с достоверностью, характеризуемой коэффициентом дискриминации $R^2 = 0,422$. Это свидетельствовало о статистической значимости зависимости с достоверностью не ниже 90 %. При температуре поверхностных вод выше $+11\text{ }^{\circ}\text{C}$, с начала апреля до конца октября, отношение концентраций суммы соединений азота к фосфору $\text{N} : \text{P}$ определялось тенденцией к стационарному стехиометрическому соотношению ($R_{\text{at}} = 16$). Связь между R_{at} и концентрацией суммы минеральных соединений азота и фосфора в воде с уровнем значимости $\alpha = 0,05$ описывалась степенными функциями. Достижение ими значений $R_{\text{at}} = 16$ соответствовало переключению лимитирования продукционных процессов биогенными элементами. Отмеченный феномен нашёл объяснение в рамках теории минерального обмена фитопланктона в процессе его роста и клеточного деления [Егоров и др., 1982; Поликарпов, Егоров, 1986]. Таким образом, на материалах Стрелецкой бухты также подтверждён принцип, управляющий фракционированием соотношения концентрации минеральных соединений азота и фосфора за счёт продукционных процессов фитопланктона.

Феномен изменения соотношения концентрации биогенных элементов в воде фотического слоя в пресноводных и морских акваториях широко известен [Сапожников, Метревели, 2015]. Выдвигалось множество гипотез о механизмах его возникновения, однако обоснованного общего мнения о его природе ещё не сложилось. Основная цель исследований, поставленная в настоящей работе, связана с изучением закономерностей кондиционирования морской среды в результате первичных продукционных процессов для расширения теоретической базы доказательства концепции академика В. И. Вернадского о единстве процессов воспроизводства живого вещества и условий его обитания.

Задачи исследования:

- 1) изучить метеорологические, термохалинные и биогеохимические характеристики распределения минеральных соединений азота и фосфора в воде прибрежной акватории Севастопольской бухты по результатам мониторинга 2012–2014 гг.;
- 2) разработать полуэмпирическую математическую модель отражения динамических характеристик минерального обмена фитопланктона в качестве теоретической базы для оценки влияния метеорологических, термохалинных и первичных продукционных процессов на биотическое кондиционирование морской среды;
- 3) сравнением результатов наблюдений и численных экспериментов на модели получить доказательства существования природного биогеохимического механизма регулирования соотношения биогенных элементов в воде в результате первичных продукционных процессов;
- 4) определить бифуркационную роль переключения лимитирующих факторов в воде фотического слоя и их влияние на новую первичную продукцию фитопланктона и на диссипацию энергии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Результаты наблюдений распределения первичной продукции фитопланктона и определения метеорологических и термохалинных характеристик вод с 16.05.2012 по 14.05.2014 в прибрежной части Чёрного моря в районе Севастопольской бухты с координатами $44^{\circ}36.930'\text{N}$, $33^{\circ}30.177'\text{E}$ показаны в табл. 1.

В режиме мониторинга с учётом номера дня года на глубине около 1 м фотического слоя оценивали длительность светового дня, удельную сухую массу взвесей, температуру воды, концентрацию в ней минеральных форм азота (NO_2 , NO_3 и NH_4), сумму соединений азота (N_{sum}), содержание минерального фосфора (PO_4) и первичную продукцию фитопланктона. Также рассчитывали параметр Редфилда [Redfield, 1958].

Таблица 1. Результаты определений метеорологических, термохалинных и биогеохимических характеристик вод прибрежной акватории Севастопольской бухты (по данным [Egorov et al., 2018])**Table 1.** Results of determination of meteorological, thermohaline, and biogeochemical characteristics of the coastal waters of Sevastopol Bay (according to [Egorov et al., 2018])

№ п/п	Дата	Номер дня года	Первичная продукция, PP_{ud} (мг $C \cdot m^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$)	Световой день, t_{hour} (ч)	Удельная масса сухой взвеси, M_{ud} (мг·л ⁻¹)	Температура воды, t_w (°C)	Концентрация минеральных форм азота (мкг·л ⁻¹)				PO_4 (мкг·л ⁻¹)	Параметр Редфилда, R_{at}	N_{sum}/PO_4
							NO_2	NO_3	NH_4	N_{sum}			
2012 год													
1	16.05.2012	136	48,2	14,2	0,5	+19,0	1,2	130,6	10,1	142,0	4,6	55,5	30,9
2	03.06.2012	154	111,5	15,4	1,0	+19,5	1,0	34,6	12,6	48,0	1,4	86,7	34,3
3	17.07.2012	188	931,3	15,3	2,0	+26,0	1,0	653,0	165,0	819,0	8,0	233,7	102,4
4	10.08.2012	253	16,1	14,4	0,9	+26,0	2,1	33,6	35,4	71,0	1,1	220,1	64,5
5	04.10.2012	277	37,5	11,3	0,5	+22,0	1,3	226,9	20,2	248,0	4,2	108,6	59,6
6	22.10.2012	293	46,6	10,7	1,0	+19,5	1,1	36,2	10,0	47,0	3,5	31,5	13,4
7	12.11.2012	316	4,5	9,8	0,5	+15,6	2,2	52,4	1,4	56,0	13,3	6,9	4,2
8	29.11.2012	333	2,3	9,2	0,4	+14,0	1,4	129,4	15,2	146,0	5,3	53,0	27,6
9	13.12.2012	347	24,9	8,9	2,7	+11,5	1,4	145,7	10,1	157,0	6,3	44,3	24,9
10	26.12.2012	360	11,6	8,9	0,4	+10,0	1,6	44,8	5,1	462,0	3,9	25,3	13,2
2013 год													
11	09.01.2013	9	15,4	9,1	1,7	+7,8	1,6	194,7	5,1	117,0	6,0	54,7	31,6
12	06.02.2013	33	9,5	10,1	0,3	+8,5	1,4	51,4	7,6	474,0	7,0	17,4	8,6
13	12.02.2013	47	6,0	10,6	0,4	+8,5	1,4	145,7	10,1	23,0	6,3	44,3	25,0
14	25.02.2013	56	4,3	10,9	2,7	+8,2	7,2	31,3	424,0	296,0	70,0	32,8	6,0
15	21.03.2013	80	5,7	11,5	0,5	+10,3	0,6	104,4	11,6	63,0	5,3	41,9	22,0
16	15.04.2013	105	1,7	12,9	2,0	+11,0	5,0	45,0	424,2	295,0	81,7	28,3	5,8
17	13.05.2013	133	1,9	14,8	1,3	+17,5	0,5	7,5	15,2	153,0	6,7	13,8	3,5
18	13.06.2013	144	66,6	15,5	1,0	+24,3	1,4	247,1	47,5	229,0	12,6	50,1	23,5
19	26.06.2013	147	181,9	15,5	1,0	+24,0	1,2	46,5	15,7	63,0	14,0	11,2	4,5
20	18.07.2013	197	82,1	15,1	1,1	+23,5	1,4	287,6	6,1	295,0	7,7	61,7	38,3
21	05.08.2013	217	27,0	14,5	0,4	+22,6	1,1	146,0	6,1	153,0	12,3	21,0	12,5
22	27.08.2013	239	70,1	13,5	0,4	+24,8	1,8	60,1	167,1	229,0	1,1	886,5	208,2
23	05.11.2013	309	13,5	10,0	1,0	+15,0	1,1	53,5	12,6	67,0	8,8	17,1	7,6
24	26.11.2013	330	6,0	9,1	2,0	+12,4	3,4	57,1	1,0	62,0	10,5	9,5	5,9
25	17.12.2013	351	2,5	8,5	3,0	+9,5	8,1	26,0	23,2	57,0	105,1	1,7	0,5
2014 год													
26	08.01.2014	8	3,0	9,0	0,3	+9,0	1,3	19,3	20,2	41,0	7,0	19,8	5,8
27	15.01.2014	15	9,8	9,2	2,0	+8,7	2,7	55,8	184,3	243,0	25,6	41,4	9,5
28	24.01.2014	24	1,4	9,3	0,4	+7,5	1,7	125,0	10,1	137,0	5,3	46,8	25,8
29	03.02.2014	34	22,3	9,6	0,3	+7,0	2,0	59,4	143,9	205,0	24,5	34,8	8,4
30	07.02.2014	39	15,3	10,1	0,5	+7,0	1,8	42,5	10,1	54,0	16,5	7,4	3,3
31	12.02.2014	43	19,5	10,3	0,4	+8,8	2,3	40,3	19,2	62,0	13,0	12,9	4,8
32	18.02.2014	49	22,2	10,4	0,5	+8,8	0,9	86,8	22,7	110,0	8,8	28,9	12,5
33	27.02.2014	58	30,0	11,1	0,7	+8,2	1,1	77,9	17,7	97,0	15,8	13,6	6,1
34	24.03.2014	83	26,3	12,2	0,5	+10,2	0,9	136,6	21,2	159,0	6,3	51,2	25,2
35	09.04.2014	94	62,7	13,1	0,3	+10,5	0,4	32,7	11,6	45,0	4,2	26,6	10,7
36	22.04.2014	112	40,4	13,5	0,6	+13,0	0,9	37,4	11,6	50,0	16,8	7,2	3,0
37	05.05.2014	125	60,3	12,2	0,9	+14,5	0,6	27,4	32,8	61,0	7,0	30,8	8,7
38	14.05.2014	134	14,1	14,5	0,4	+16,0	1,2	52,4	15,2	69,0	5,3	30,7	13,0

Результаты определения концентраций биогенных элементов в воде имели средние относительные погрешности: нитрат-ионов в диапазоне $5\text{--}500\text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$ — погрешность $2,7\text{--}7,39\%$; нитрит-ионов в диапазоне $0,5\text{--}1000\text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$ — погрешность $1,53\text{--}18,02\%$; аммонийного азота в диапазоне $15\text{--}1500\text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$ — погрешность $1,69\text{--}11,4\%$; фосфат-ионов в диапазоне $5\text{--}100\text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$ — погрешность $4,6\%$.

Фосфорный и азотный баланс фитопланктона оценивали и в углеродных единицах по теории Зилова [2009], Редфилда [Redfield, 1958] и Хатчисона [1969]. Нормальным соотношением весов главных структурных химических элементов принималось соотношение:

$$1\text{ P} : 7\text{ N} : 40\text{ C} . \quad (1)$$

При таком соотношении для каждого новообразования органического вещества массой 1000 г требуется 80 г углерода, 2 г фосфора и 14 г азота.

Лимитирующим фактором первичного продуцирования фитопланктона выступал тот биогенный элемент, пропорция которого в водной среде была меньше, чем стехиометрическое отношение $\text{N} : \text{P} = 16 : 1$ по молярной или $\text{N} : \text{P} = 7 : 1$ по весовой концентрации. При $\text{N/P} > 16$ в первом случае и $\text{N/P} > 7$ во втором принималось фосфорное лимитирование. При $\text{N/P} \leq 16$ или $\text{N/P} \leq 7$ для уравнения Зилова фиксировалось азотное лимитирование первичной продукции фитопланктона. Поскольку в исследуемой акватории содержались различные компоненты азотного комплекса [нитриты (NO_2), нитраты (NO_3) и аммоний (NH_4)], для определения лимитирующего биогенного фактора использовали стехиометрическое соотношение Редфилда (R_{at}), которое, при выраженной в $\text{мкг}\cdot\text{л}^{-1}$ размерности входящих в него компонент, имело следующий вид:

$$R_{\text{at}} (\text{N} / \text{P}) = 1,53 (1,35 \text{ NO}_2 + \text{NO}_3 + 3,44 \text{ NH}_4) / \text{PO}_4 . \quad (2)$$

Отсюда следует: при $R_{\text{at}} > 16$ в исследуемой акватории наблюдалось лимитирование по фосфору, при $R_{\text{at}} < 16$ — по азоту. При разработке модели минерального обмена фитопланктона учитывалось соотношение (1).

Методика определения первичной продукции радиоуглеродным методом описана в работе [Egorov et al., 2018]. Относительная погрешность определения первичной продукции не превышала 18% .

Аппроксимацию результатов наблюдений степенными функциями выполняли в логарифмическом масштабе по осям ординат. Статистическую обработку данных с определением среднего квадратичного отклонения (далее — *СКО*) и коэффициента детерминации (R^2) проводили по методикам для радио- и хемозологов [Парчевская, 1969]. Значимость коэффициентов регрессии и линейность зависимостей определяли по критерию Стьюдента. Балансовую модель минерального обмена фитопланктона строили с учётом соотношений Моно [Monod, 1942], Михаэлиса — Ментен [Michaelis, Menten, 1913], Дагдейла [Dugdale, 1967], Друпэ [Droop, 1974], Бурмастера и Чисхолма [Burmester, Chisholm, 1979] и кинетических закономерностей обмена радиоактивного фосфора (^{32}P) одноклеточными водорослями *Skeletonema costatum* [Егоров и др., 1982].

Теоретическая интерпретация результатов исследований базировалась на концепции о единстве процессов воспроизводства живого вещества и условий его обитания [Вернадский, 1965], а также на результатах монографических исследований полуэмпирической теории минерального обмена гидробионтов [Поликарпов, Егоров, 1986] и на теории радиационного и химического гомеостаза морских экосистем [Egorov, 2021].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Результаты определения термохалинных, биогеохимических и продукционных характеристик района работ за 16.05.2012–14.05.2014 в прибрежной части Чёрного моря в районе Севастопольской бухты представлены в табл. 1. Материалы наблюдений свидетельствовали, что за исследуемый период температура поверхностных вод изменялась в пределах $+7,0...+26,0$ °C, длительность светового дня — 8,87–15,40 ч, удельная сухая масса взвесей — $0,3\text{--}3,0$ мг·л⁻¹. Концентрации биогенных элементов составляли: NO_2 — $0,4\text{--}8,1$ мкг·л⁻¹ (в среднем $1,8$ мкг·л⁻¹ при $\text{CKO} = 1,6$); NO_3 — $19,3\text{--}653,0$ мкг·л⁻¹ (в среднем $99,6$ мкг·л⁻¹ при $\text{CKO} = 114,1$); NH_4 — $1,0\text{--}424,2$ мкг·л⁻¹ (в среднем $52,1$ мкг·л⁻¹ при $\text{CKO} = 108,8$); PO_4 — $1,1\text{--}81,7$ мкг·л⁻¹ (в среднем $14,8$ мкг·л⁻¹ при $\text{CKO} = 22,1$). Содержание нитритов оценивалось в 1,2 %, нитратов — в 64,6 %, аммония — в 34,0 % от суммы минеральных форм азота в воде. Значение первичной продукции фитопланктона составляло от 1,7 до 931,3 мг С·м⁻³·сут⁻¹.

Тренды изменения температуры поверхностных вод, длительности светового дня и первичной продукции фитопланктона в прибрежных водах Севастопольской бухты в 2012–2014 гг. представлены на рис. 1.

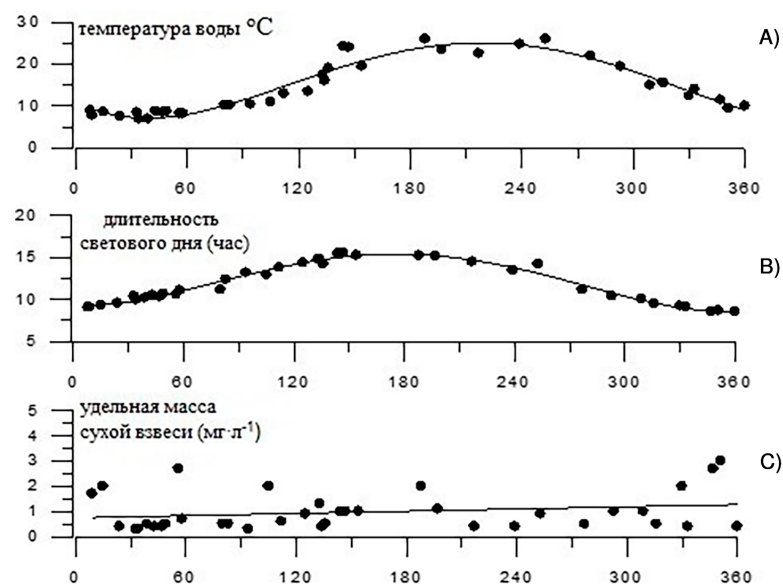


Рис. 1. Гидрометеорологические характеристики прибрежной зоны Севастопольской бухты: А — тренды изменения годового хода температуры воды, t_w (°C); В — длительность светового дня (ч); С — удельная масса сухой взвеси (мг·л⁻¹)

Fig. 1. Hydrometeorological characteristics of the coastal zone of Sevastopol Bay: A, trends in the annual variation of water temperature, t_w (°C); B, duration of daytime (h); C, specific mass of dry suspended matter (mg·L⁻¹)

Сопоставление представленных на рис. 1А данных с материалами наблюдений в табл. 1 показало, что толерантный для роста фитопланктона интервал изменения температуры поверхностного слоя вод прибрежной акватории Севастопольской бухты был ограничен мартом — декабрём. С марта по июнь (рис. 1В) длительность светового дня увеличивалась; к концу вегетационного периода она снизилась до 8 ч. Статистически значимых трендов изменения концентрации взвесей на годовом масштабе времени обнаружено не было (рис. 1С). Район исследований относился к мезотрофным водам со средней концентрацией сухой массы взвесей $M_{ud} = 0,98$ мг·л⁻¹ при $\text{CKO} = 0,76$. На рис. 2 показаны тренды изменения концентрации PO_4 (А) и суммы минеральных соединений азота (В) в воде прибрежной зоны Севастопольской бухты в соответствии с номерами дней года.

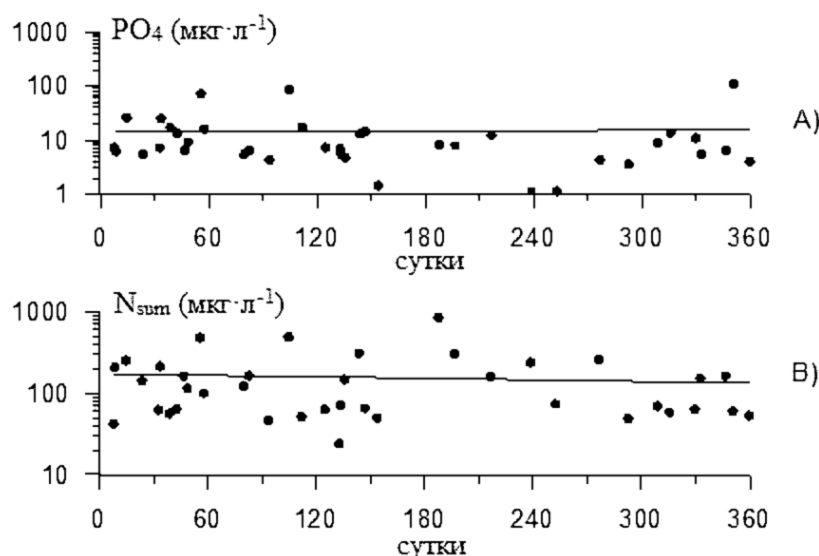


Рис. 2. Изменение концентрации PO_4 (А) и суммы минеральных соединений азота (В) в воде в различные календарные дни 2012–2014 гг. в прибрежной зоне Севастопольской бухты

Fig. 2. Variations in the concentration of PO_4 (A) and the amount of mineral nitrogen compounds (B) in water on various calendar days in 2012–2014 in the coastal zone of Sevastopol Bay

На рис. 2 видно, что в условиях повышенной вариабельности статистически достоверные закономерности изменения содержания биогенных элементов в воде не проявлялись. Среднее значение концентрации PO_4 на годовом масштабе времени составляло $14,81 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$ при $\text{CKO} = 22,14$, а концентрации суммы соединений азота N_{sum} — $152,3 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$ при $\text{CKO} = 153,4$.

Тенденции изменения первичной продукции фитопланктона на годовом масштабе времени показаны на рис. 3.

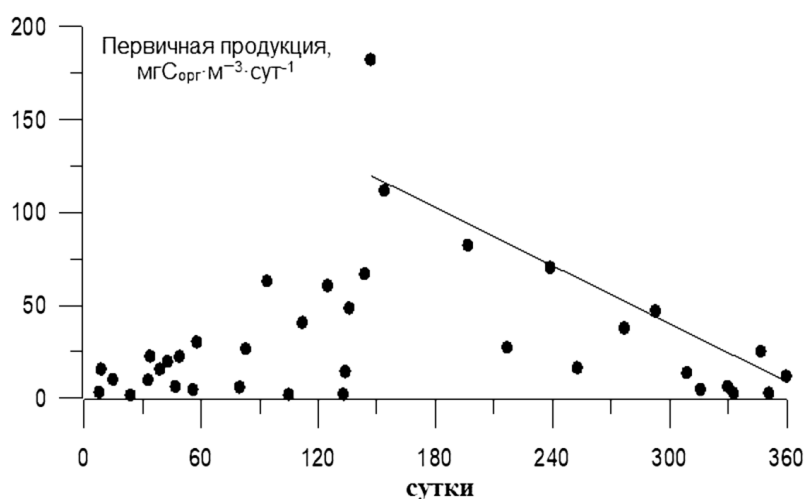


Рис. 3. Изменение первичной продукции фитопланктона на годовом масштабе времени

Fig. 3. Changes in phytoplankton primary production on the annual time scale

На рис. 3 видно, что до начала весны первичная продукция плавно возрастала с повышением температуры воды и с увеличением длительности светового дня (рис. 1) при отсутствии лимитирования роста биогенными элементами (рис. 2). К концу весны она достигла максимальных уровней, и с начала лета проявилась отмеченная нисходящей линией тенденция её снижения, обуслов-

ленная, очевидно, уменьшением длительности светового дня. В целом годовой тренд первичной продукции имел типичное распределение [Юнёв и др., 2019].

Тенденции изменения величины годового хода параметра Редфилда в воде прибрежной зоны Севастопольской бухты представлены на рис. 4.

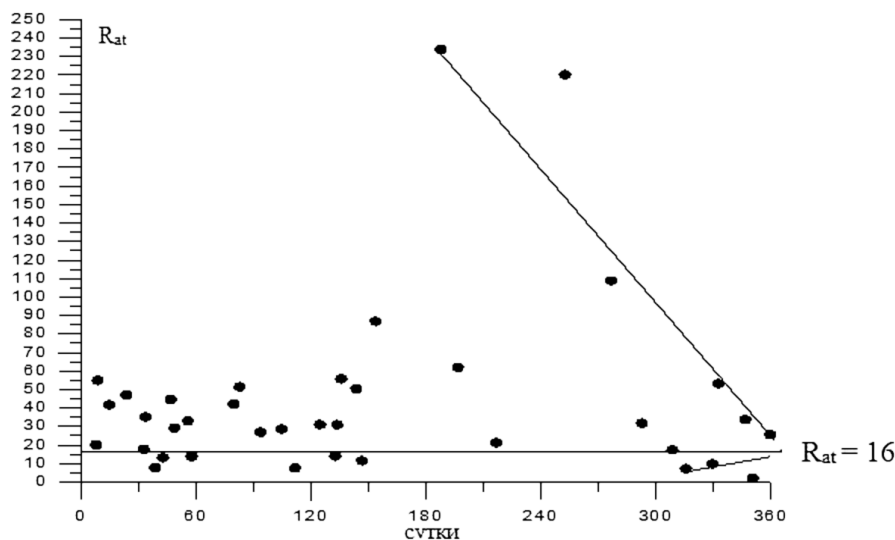


Рис. 4. Зависимость годового хода изменения параметра Редфилда в прибрежной части Севастопольской бухты

Fig. 4. Dependence of the annual course of change in the Redfield parameter in the coastal zone of Sevastopol Bay

Параметр Редфилда отражает степень лимитирования первичных продукционных процессов с учётом молярных значений концентраций биогенных элементов (NO_2 , NO_3 , NH_4 и PO_4) в воде. На рис. 4 видно, что водам прибрежной части Севастопольской бухты соответствовало значение $R_{\text{at}} = 1,7 \dots 886,5$. В подавляющем числе случаев продукционные процессы на годовом масштабе времени лимитировались по минеральному фосфору. Однако в течение года лимитирование могло изменяться с фосфорное на азотное и наоборот. Обычно это зависело от таких внешних воздействий, как атмосферные осадки, поступление из канализационных систем и склоновый сток [Егоров и др., 2021a, b; Иванов и др., 2006].

Рассмотрение представленных на рис. 4 данных указало на существование тенденции уменьшения величины параметра Редфилда со второй половины вегетационного периода. Эти материалы свидетельствовали о снижении степени фосфорного лимитирования первичной продукции (рис. 3) за счёт изменения соотношения концентраций суммы минеральных соединений азота и фосфора в воде. Сравнение тенденций изменения первичной продукции фитопланктона (рис. 3) и степени лимитирования его роста (рис. 4) подтвердило взаимосвязанность этих процессов.

На рис. 5 показаны результаты графического анализа зависимостей изменения параметра Редфилда от изменения концентрации минерального фосфора (А) и минеральных соединений азота (В) в воде.

В результате аппроксимации выборочных наблюдений зависимостей (рис. 5) $R_{\text{at}} - C_{\text{wp}}$ и $R_{\text{at}} - C_{\text{wn}}$ степенными функциями установлено, что обе зависимости — $R_{\text{at}} - C_{\text{wp}}$ (рис. 5А) и $R_{\text{at}} - C_{\text{wn}}$ (рис. 5В) — легли на прямые линии в логарифмическом масштабе по осям ординат со степенью вариабельности $R^2 = 0,408$ для C_{wp} и $R^2 = 0,294$ для C_{wn} . При оценке значимости этих корреляционных связей по критерию Стьюдента наблюдаемое его значение (t_n) при $\alpha = 0,05$ для C_{wp} составило 4,480; для C_{wn} величина t_n была равна 3,87 при критическом его значении $t_{\text{кр}} = 2,042$. Эти данные свидетельствовали, что генеральные зависимости R_{at} от C_{wp}

и от C_{wn} с вероятностью не менее 95 % значимые. Уравнения связи R_{at} с C_{wp} и с C_{wn} имели следующий вид:

$$R_{\text{at}} = 140,76 C_{\text{wp}}^{-0,709}; \quad (3)$$

$$R_{\text{at}} = 0,967 C_{\text{wn}}^{0,740}. \quad (4)$$

Точки пересечения описываемых этими уравнениями функций с их аргументом на уровне $R_{\text{at}} = 16$ соответствовали значениям C_{wp} и C_{wn} в воде, при которых происходило переключение лимитирующих факторов в фотическом слое прибрежной зоны Севастопольской бухты. Решение уравнений (3) и (4) относительно $R_{\text{at}} = 16$ позволило оценить значения C_{wp} и C_{wn} на уровне $C_{\text{wp}} \approx 22 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$ и $C_{\text{wn}} \approx 44 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$. При таких значениях происходило переключение лимитирования первичной продукции фитопланктона биогенными элементами с фосфорного на азотное и наоборот.

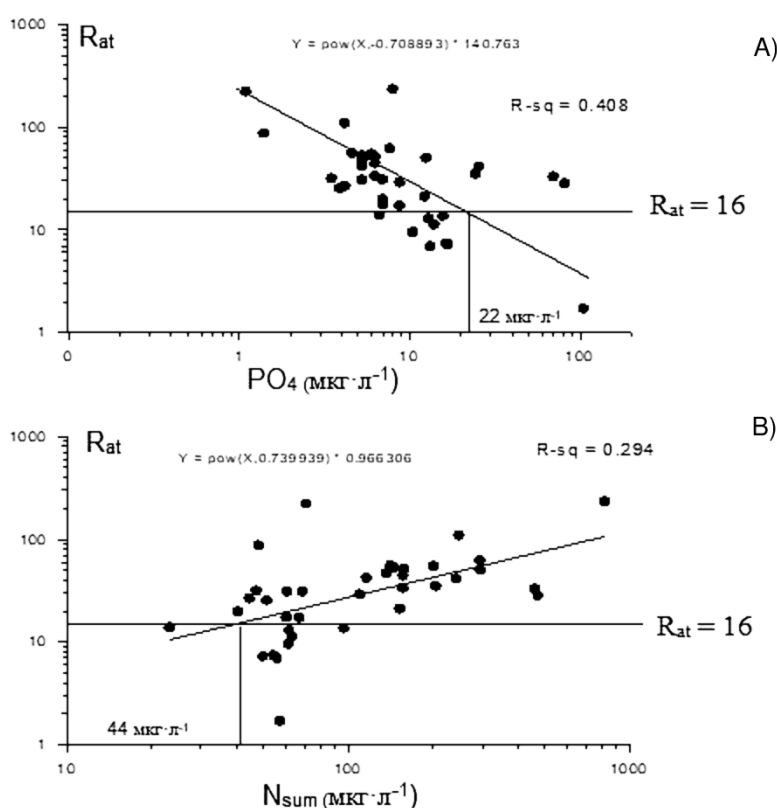


Рис. 5. Зависимости параметра Редфилда от изменения концентрации минерального фосфора (C_{wp}) (А) и суммы соединений азота (C_{wn}) (В) в воде прибрежной зоны Севастопольской бухты

Fig. 5. Dependence of the Redfield parameter on changes in the concentration of mineral phosphorus (C_{wp}) (A) and the amount of nitrogen compounds (C_{wn}) (B) in the water of the coastal zone of Sevastopol Bay

Закключение по результатам наблюдений

Результаты наблюдений в режиме мониторинга прибрежной акватории Севастопольской бухты в 2012–2014 гг. в целом показали следующее. Тенденция изменения первичной продукции фитопланктона имела типичный сезонный ход (см. рис. 5.1 и 5.5 в работе [Юнёв и др., 2019]). На годовом масштабе времени статистически достоверные тренды изменения содержания биогенных элементов в воде не проявлялись, а первичная продукция в подавляющем числе случаев лимитировалась по минеральному фосфору. На сезонном масштабе времени во второй половине вегетационного периода зарегистрирована ранее не отмеченная в прибрежной аквато-

рии Севастопольской бухты тенденция стремления показателя относительного лимитирования первичной продукции фитопланктона R_{at} к равновесному значению стехиометрического соотношения ($R_{at} = 16$). На это указывала представленная на рис. 3 и 4 очевидная корреляционная связь между изменениями первичной продукции и показателей её лимитирования по параметру Редфилда. Эта связь свидетельствовала о существовании относительного конкурентного лимитирования первичной продукции фитопланктона по критерию Либиха. Зависимости изменения R_{at} от величины концентрации суммы соединений азота и минерального фосфора в воде фотического слоя вод достоверно описывались степенными функциями. При $R_{at} = 16$ происходило переключение лимитирующих факторов.

Моделирование

Ранее нами выдвинута гипотеза, что закономерность изменения соотношения содержания биогенных элементов в воде может быть объяснена на модели обмена фосфора одноклеточными водорослями с учётом кинетических механизмов минерального обмена фитопланктона [Egorov et al., 2025]. В рамках настоящей работы одной из целей исследований была проверка на математической модели минерального обмена фитопланктона [Егоров и др., 1982] гипотезы об адекватности отражения эффекта фракционирования соотношения концентраций как минерального фосфора, так и суммы соединений азота в результате синергетических взаимодействий. Решение поставленной задачи было направлено на расширение методической базы реализации концепции В. И. Вернадского о единстве процессов воспроизводства живого вещества и среды его обитания за счёт поддающегося линеаризации блока полуэмпирической модели взаимодействия фитопланктона с биогенными элементами в морской среде.

Соотношения для описания обмена минерального фосфора и соединений азота в результате первичной продукции фитопланктона показаны в системе уравнений (5)–(12).

Основные уравнения. Расчёт удельной первичной продукции фитопланктона с учётом лимитирования за счёт длительности светового дня и снижения прозрачности фотического слоя:

$$PP_{ud} = Q \left(1 - \frac{B_{ud}}{B_{udmax}} \right) PP_{max} . \quad (5)$$

Уравнение фосфорного баланса фитопланктона:

$$\frac{dC_p(t)}{dt} = \frac{V_p C_{wp}}{K_{mp} + C_{wp}} - (r_p + PP_{ud}) C_p . \quad (6)$$

Уравнение фосфорного баланса воды:

$$\frac{dC_{wp}(t)}{dt} = \Delta C_p + B_{ud} \left((d_{miner} + r_p) C_p - \frac{V_p C_{wp}}{K_{mp} + C_{wp}} \right) . \quad (7)$$

Уравнение азотного баланса фитопланктона:

$$\frac{dC_n(t)}{dt} = \frac{V_n C_{wn}}{K_{mn} + C_{wn}} - (r_n + PP_{ud}) C_n . \quad (8)$$

Уравнение азотного баланса воды:

$$\frac{dC_{wn}(t)}{dt} = \Delta C_n + B_{ud} \left((d_{miner} + r_n) C_n - \frac{V_n C_{wn}}{K_{mn} + C_{wn}} \right). \quad (9)$$

Уравнение вещественного и энергетического баланса фитопланктона:

$$\frac{dB_{ud}(t)}{dt} = PP \cdot 800^{-1}. \quad (10)$$

Вспомогательные уравнения. Аппроксимация длительности светового дня в зависимости от дня года, согласно данным столбца № 5 табл. 1:

$$Q = \frac{a_1 + b_1 \cdot t - c_1 \cdot t^2 + d_1 \cdot t^3 - e_1 \cdot t^4 + f_1 \cdot t^5 - g_1 \cdot t^6}{24}, \quad (11)$$

где $a_1 = 8,2948170$;
 $b_1 = 0,1134555$;
 $c_1 = 0,0028332$;
 $d_1 = 3,9340334^{-05}$;
 $e_1 = 2,3359047^{-07}$;
 $f_1 = 6,0327744^{-10}$;
 $g_1 = 5,6703361^{-13}$.

Расчёт первичной продукции, PP ($\text{мг С} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$), в зависимости от дня года согласно данным столбца № 14 табл. 1:

$$PP = a_2 - b_2 \cdot t + c_2 \cdot t^2 - d_2 \cdot t^3 + e_2 \cdot t^4 - f_2 \cdot t^5, \quad (12)$$

где $a_2 = 47,179711$;
 $b_2 = 2,8147245$;
 $c_2 = 0,04680172$;
 $d_2 = 0,00024862326$;
 $e_2 = 5,144462^{-07}$;
 $f_2 = 3,5217029^{-10}$.

Вспомогательные уравнения (11) и (12) отражали заложенный в алгоритм эффект линейризации синергетических продукционных процессов по минимальной величине расчётного значения отношения концентрации биогенного элемента в фитопланктоне к его концентрации в воде. Он оценивался из соотношения Друпа [Droop, 1974], определяющего связь параметра μ с концентрацией биогенного элемента непосредственно в водорослях и предназначенного для учёта лимитирующей функции продукционных процессов:

$$\mu = \mu_m \left(1 - \frac{q_{min}}{C_\Gamma} \right). \quad (13)$$

В выражении (13) величина q_{min}/C_Γ отражает степень их лимитированности по отношению к рассматриваемому биогенному элементу. Из соотношений (11) и (12) следует, что, если в открытой системе затраты на продукционные процессы по одному из лимитирующих элементов приводят к примерному равенству $q_{min} \approx C_\Gamma$, величина μ в выражении (13) достигает минимума и рост водорослей или прекращается, или ограничивается минимально доступным показателем скорости μ . При этом у всех других элементов величина q_{min}/C_Γ будет заведомо ниже,

чем у лимитирующего первичную продукцию биогенного элемента. Именно поэтому скорость изъятия нелимитирующих элементов будет выше. Это относится также к стехиометрическому соотношению $N : P$ и по другим биогенным элементам.

Модель, описанная соотношениями (1)–(13), является нелинейной. Для её реализации в пакете MATLAB (<https://www.mathworks.com/>) использован решатель нелинейных систем обыкновенных дифференциальных уравнений вида $y' = f(t, y)$ от t_0 до t_f с начальными условиями y_0 . В частности, в работе применён решатель ode23tb, который специально предназначен для жёстких систем, где присутствуют как быстро, так и медленно меняющиеся решения. Для решения таких систем используется реализация TR-BDF2 (Trapezoidal Rule – Backward Differentiation Formula 2) неявной формулы Рунге — Кутты с шагом по правилу трапеций на первом этапе и с формулой обратного дифференцирования второго порядка на втором этапе [Shampine, Reichelt, 1997].

Переменные модели:

- $C_p(t)$ — концентрация PO_4 в фитопланктоне в зависимости от дня года, $мкг \cdot мг^{-1}$;
- $C_n(t)$ — концентрация N_{sum} в фитопланктоне в зависимости от дня года, $мкг \cdot мг^{-1}$;
- $C_{wp}(t)$ — концентрация PO_4 в воде в зависимости от дня года, $мкг \cdot л^{-1}$;
- $C_{wn}(t)$ — концентрация N_{sum} в воде в зависимости от дня года, $мкг \cdot л^{-1}$;
- $B_{ud}(t)$ — удельная биомасса фитопланктона в зависимости дня года, $г \cdot м^{-3}$.

Начальные условия:

- $C_p(0) = 2,0$ — концентрация PO_4 в фитопланктоне в начальный момент времени, $мкг \cdot мг^{-1}$;
- $C_n(0) = 14,0$ — концентрация N_{sum} в фитопланктоне в начальный момент времени, $мкг \cdot мг^{-1}$;
- $C_{wp}(0) = 15,0$ — концентрация PO_4 в воде в начальный момент времени, $мкг \cdot л^{-1}$;
- $C_{wn}(0) = 24,0$ — концентрация N_{sum} в воде в начальный момент времени, $мкг \cdot л^{-1}$;
- $B_{ud}(0) = 0,1$ — удельная биомасса фитопланктона в начальный момент времени, $г \cdot м^{-3}$.

Параметры модели:

- PP_{ud} — расчётная величина удельной первичной продукции фитопланктона с учётом лимитирования за счёт длительности светового дня и снижения прозрачности фотического слоя;
- $PP_{max} = 0,6$ — максимальная потенциально возможная удельная продукция фитопланктона, $сут^{-1}$;
- $B_{udmax} = 14$ — максимальное значение B_{ud} , $г \cdot м^{-3}$, снижающее фотосинтетически активную радиацию до 1 %;
- $\Delta C_n = 24,0$ — скорость поступления V_{sum} в фотический слой вод, $мкг \cdot л^{-1} \cdot сут^{-1}$;
- $\Delta C_p = 1,1$ — скорость поступления PO_4 в фотический слой вод, $мкг \cdot л^{-1} \cdot сут^{-1}$;
- $d_{miner} = 0,065$ — показатель скорости минерализации отмершего фитопланктона, $сут^{-1}$;
- $r_n = 0,19$ — скорость минерального обмена (прижизненного клеточного выведения) V_{sum} фитопланктоном, $сут^{-1}$;
- $r_p = 0,19$ — скорость минерального обмена (прижизненного клеточного выведения) PO_4 фитопланктоном, $сут^{-1}$;
- $K_{mn} = 100,0$ — константа Михаэлиса — Ментен для N_{sum} , $мкг \cdot л^{-1}$;
- $K_{mp} = 6,0$ — константа Михаэлиса — Ментен для PO_4 , $мкг \cdot л^{-1}$;
- $V_n = 24,5$ — удельная скорость (то же, что константа скорости реакции) поглощения V_{sum} фитопланктоном, $мкг \cdot мг^{-1} \cdot сут^{-1}$;
- $V_p = 3,5$ — удельная скорость (то же, что константа скорости реакции) поглощения PO_4 фитопланктоном, $мкг \cdot мг^{-1} \cdot сут^{-1}$.

Результаты анализа численных экспериментов показали, что при приведённых выше начальных условиях и параметрах модели решения дифференциальных уравнений (5)–(13) по фактору N_{sum}/PO_4 в воде в вегетационный период (рис. 6) попадали внутрь зоны вариабельности результатов наблюдений.

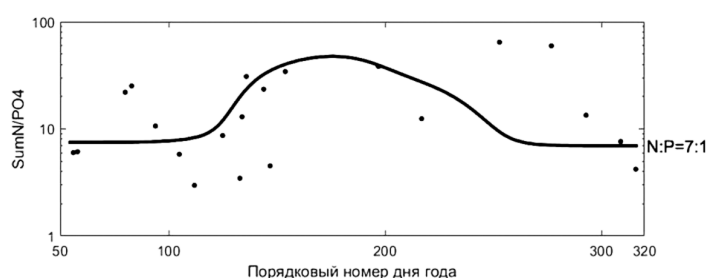


Рис. 6. Расчётный на модели (5)–(13) тренд (сплошная линия) изменения соотношения $N_{\text{sum}}/\text{PO}_4$ в поле эмпирических его значений (●), полученных в результате наблюдений

Fig. 6. The trend calculated on the model (5)–(13) (solid line) of changes in the ratio $N_{\text{sum}}/\text{PO}_4$ in the field of its empirical values (●) obtained as a result of observations

На рис. 7 показаны результаты расчёта трендов изменения коэффициентов накопления суммы соединений азота (А) и минерального фосфора (В) фитопланктоном.

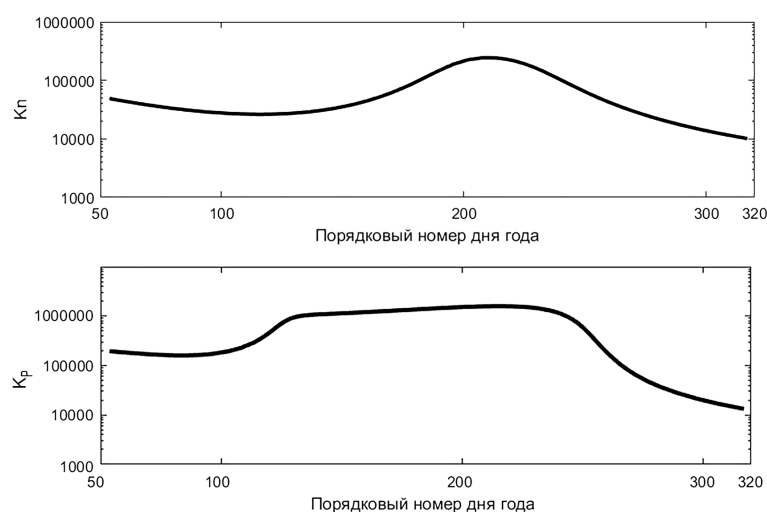


Рис. 7. Расчётные на модели значения коэффициентов накопления соединений азота (А) и минерального фосфора (В) фитопланктоном на масштабе порядковых номеров дней вегетационного периода года

Fig. 7. Calculated values of the coefficients of nitrogen compounds (A) and mineral phosphorus (B) accumulation by phytoplankton on the scale of the ordinal dates of the growing season

На рис. 6 видно, что отмеченный тренд зависимости $N_{\text{sum}}/\text{PO}_4$ также определялся влиянием концентрирующей функции фитопланктона, выраженной в коэффициентах накопления для соединений азота (K_N) и для минерального фосфора (K_P).

Представленные на рис. 1–7 материалы в целом свидетельствовали, что в начале вегетационного периода первичная продукция лимитировалась только длительностью светового дня и температурой вод. Поэтому изменению удельной первичной продукции сопутствовало повышение коэффициентов накопления биогенных элементов фитопланктоном. На рис. 5В видно, что с началом вегетационного периода в первую очередь возрастали значения коэффициентов накопления минерального фосфора. В результате более высокая скорость его извлечения фитопланктоном из растворённого состояния в воде определяла снижение динамических значений коэффициентов его накопления фитопланктоном в соответствии с уравнением (6). Это способствовало показанному на рис. 5А повышению динамических значений коэффициента накопления фитопланктоном суммы соединений азота (N_{sum}) и ускорению его элиминации

из растворённого состояния в воде. После этого, в конце вегетационного периода, содержание растворённых биогенных элементов в воде снижалось с увеличением лимитирующей роли минерального фосфора. Таким образом, механизм биотического регулирования соотношения биогенных элементов в фотическом слое состоял в синергетическом изменении концентрирующей функции фитопланктона в пределах $K_H = 1 \cdot 10^4 \dots 2 \cdot 10^5$ для минерального фосфора и $K_H = 1 \cdot 10^5 \dots 1 \cdot 10^6$ для суммы соединений азота. Эти данные вписывались в интервал значений изменения коэффициентов накопления $K_H = 10^4 \dots 10^6$, определяющий высокую интенсивность оборота биогенных элементов в прибрежной акватории Севастопольской бухты в весенне-летний период [Egorov et al., 2018].

Заключение. Можно считать полностью установленным фактом, что водные экосистемы относятся к классу «сложных», как правило нелинейных, геосистем [Беляев, 1973, 1978; Голубец, 2000; Налимов, 1971; Одум, 1986; Рубин, 1987; Фёдоров, Гильманов, 1980]. Их исследование требует применения методов математического моделирования. Различают теоретические и эмпирические модели. Теоретические модели могут описывать как наблюдаемые, так и не существующие в природе в настоящее время геосистемы, однако объективность полученных на них аналитических и прогнозных оценок определяется степенью достоверности учёта отражаемых механизмов взаимодействий. Поэтому теоретические модели, как правило, содержат эмпирические блоки, основанные на результатах натурных и экспериментальных наблюдений. Такие модели называют полуэмпирическими.

В соответствии с концепцией В. И. Вернадского, в процессе воспроизводства живого вещества воспроизводятся и условия его обитания. Любая экосистема участвует в продукционных и биогеохимических процессах своей массой, химическим составом и энергией [Вернадский, 1965]. Анализ их стационарных состояний определяет область толерантности и пределы устойчивости экосистем в отношении кондиционирования морской среды. Структурная, вещественная, термодинамическая и энергетическая устойчивость экосистем определяется взаимодействием её биотических и абиотических компонент [Поликарпов, Егоров, 1986]. Биогеохимические взаимодействия могут отражать процессы, проявляющиеся в течение климатических эпох, а также на вековых, годовых, сезонных и синоптических масштабах. Пространственные масштабы могут охватывать отдельные акватории, моря и океаны. Число возможных связей в экосистемах описывается квадратичной зависимостью от количества их компонент [Одум, 1986]. В Средиземноморском бассейне обитает более 8 тыс. видов животных [Зайцев, 1998], и количество связей между ними может превышать 64 млн. Именно поэтому одной из главных проблем является определение наиболее значимых для потребителей морских ресурсов территориальных границ и масштабов времени проявления закономерностей, а также факторов, вносящих максимальный вклад в биотическое кондиционирование морской среды.

Применяемые для описывания состояния экосистем нелинейные дифференциальные уравнения имеют множество решений [Беляев, 1978]. Для получения единственного решения необходимо задать начальные и граничные условия, а также параметры нелинейности, отражающие в некотором виде «память» предыдущего состояния экосистем. На экосистемном уровне функцию «памяти» обычно выполняет генотип, на популяционном — генофонд, а на более низких уровнях — лимитирующие химические и экотоксикологические факторы [Голубец, 2000; Одум, 1986; Шмальгаузен, 1968].

Биологические системы на всех уровнях организации имеют не одно, а несколько устойчивых состояний. Их важной особенностью является способность переключаться из одного режима функционирования в другой, что обозначается термином «бифуркация» [Одум, 1986; Фёдоров, Гильманов, 1980]. В теоретическом аспекте [Рубин, 1987] алгебраические уравнения, являющиеся стационарными решениями нелинейных дифференциальных уравнений, могут иметь

несколько корней. Поэтому им соответствует несколько равнозначных стационарных состояний. Из них они часто возвращаются не в то состояние равновесия, из которого были выведены. Считается, что проблема бифуркаций ещё недостаточно изучена.

Все живые системы саморегулируемы [Шмальгаузен, 1968]. Они управляются по возмущению или по отклонению [Голубец, 2000; Хайлов, 1971] по так называемым слабым звеньям, в пределах толерантных зон изменения значений лимитирующих факторов. Критерии устойчивости по одному фактору разработаны Либихом в 1840 г., а по их множеству — Митчерлихом [Лебедев и др., 1974]. Такой принцип управления обеспечивается генетическими, или эволюционно сформированными, природными биогеохимическими механизмами взаимодействий между компонентами экосистем, которые реализуют обратные связи по принципу Ле Шателье — Брауна [Одум, 1986].

В исследованиях экосистем фотического слоя на моделях [Поликарпов, Егоров, 1981] были зарегистрированы квазистационарные состояния, обусловленные равновесием продуцируемых и элиминируемых потоков химических элементов, вещества и энергии. Элиминируемые потоки в виде седиментов составляли 5–30 % первичной продукции фотического слоя. Остальная энергия фотосинтеза уходила на метаболические траты редуцентов и консументов. Седименты извлекали из растворённого состояния вещественные компоненты экосистем и изменяли их плаваемость, вовлекая их в биогеохимические циклы за счёт гравитационных процессов. Функция биотического самоочищения вод, имеющая размерность потоков, названа термином «экологическая ёмкость». В исследованиях, развёрнутых в последующие годы, модели усложнялись учётом всё большего количества имеющих свои погрешности факторов. Так как ошибка результирующих параметров равна сумме погрешностей их компонент, то на определённом этапе рост числа учитываемых факторов привёл не к увеличению, а к снижению информативности моделей. В этих условиях возросла важность проблем определения «объективной сложности» моделей экосистем, содержащих эмпирические блоки, которые базируются на натурных данных.

Проблема объективной сложности учитывалась при разработке двумерной математической модели биоседиментационной функции экосистемы фотического слоя западной халистатики Чёрного моря [Егоров и др., 1992]. Структура модели содержала 17 описанных в дифференциальной форме блоков, связанных с водой, фитопланктоном, бактериями, мелкими и крупными формами зоопланктона, растворённым органическим веществом, взвесями и физиологически активной радиацией. Гидродинамические характеристики обмена через термоклин отражались в виде 10 вертикально ориентированных слоёв вод. Каждый слой был поставлен в соответствие с территориально обособленным боксом, динамика которого моделировалась дифференциальными уравнениями с выбранным шагом интегрирования. Верхний слой имел связь с атмосферными процессами, а нижний — с подстилающими водами. Боксы последовательно обменивались информацией с учётом скоростей вертикальной составляющей скорости течений, турбулентной диффузии и адвекции. Всего модель описана системой из 170 линеаризованных дифференциальных уравнений, а её нелинейные факторы были учтены алгоритмами связи между балансовыми характеристиками взаимодействий по лимитирующим факторам. Система начальных условий генерировалась как по результатам натурных наблюдений, так и автоматически после каждого шага интегрирования. Численные эксперименты на модели открытой экосистемы выявили пределы её структурной устойчивости, связанные с потоками энергии, которая поступает в фотический слой. При низких потоках численная схема неустойчива, а при средних в ней возникали релаксационные колебания разных амплитуд и временных масштабов. Начиная с некоторого уровня энергетической подпитки, релаксационные колебания стали иметь амплитуды, соответствующие вариабельности природных процессов, и масштабы времени, соответствующие сезонным сукцессионным периодам. Исследования модели в режимах проявления сукцессионных процессов показали: при её параметризации по данным натурных наблюдений, выполненных в декабре 1987 г.

и январе 1988 г. в 25-м рейсе НИС «Профессор Водяницкий», расчётные значения распределения и воспроизводства основных химических и вещественных компонент экосистемы имели близкие к наблюдаемым профили. Расчёты продемонстрировали, что в конце сукцессионного периода биоседimentация составляла до 20 % от величины первичной продукции, а около 80 % продуктивности вод обеспечивалось регенерацией биогенных элементов. Привязка к концентрационным характеристикам взвешенного органического вещества по загрязнению морской среды позволила использовать их в системе экотоксикологического нормирования.

Выше было показано, что реализованная соотношениями (5)–(13) математическая модель имеет полуэмпирическую структуру [Беляев, 1978]. Она учитывает современные теоретические и эмпирические достижения описания вещественного минерального и трофического баланса биогенных элементов. Модель отражает способность одноклеточных организмов запасать биогенные элементы в условиях повышенных концентраций в среде и затем использовать их на рост [Егоров и др., 1982; Brunel et al., 1982; Giammatteo et al., 1983]. Её параметрическая база позволяет учитывать поступление субстратов в необменные фонды гидробионтов в процессе роста [Поликарпов, Егоров, 1986], а также снижать их внутриклеточную концентрацию в процессе минерального обмена и клеточного деления [Бурлакова и др., 1980].

Отмеченные характеристики позволяют как применять реализованную уравнениями (5)–(13) модель для целей прогнозирования фракционирования содержания биогенных элементов в воде фотического слоя в течение вегетационных периодов, так и использовать её для повышения объективной сложности геосистем при изучении биотического кондиционирования вод [Егоров и др., 1992].

В соответствии с концепцией В. И. Вернадского [1965], термодинамическая функция любых природных экосистем в глобальном масштабе заключается в поглощении и диссипации поступающей в ноосферу энергии. Оценки продемонстрировали, что в стационарных условиях биотического оборота углерода фотического слоя суточный энергетический эквивалент новой продукции мог быть оценён как произведение удельной энергоёмкости 1 мг C_{org} (44,77 Дж) [Александров, 2008] на скорость первичного продуцирования вод. Результаты таких расчётов на годовом масштабе времени показаны на рис. 8.

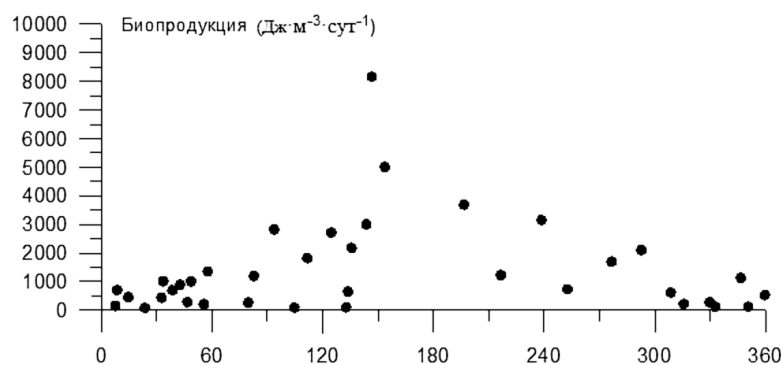


Рис. 8. Изменение скорости трансформации карбонатов ($\text{Дж} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$) в их энергетический эквивалент, C_{org} , за счёт первичного продуцирования вод

Fig. 8. Change in the rate of carbonate transformation ($\text{J} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{day}^{-1}$) into its energy equivalent, C_{org} , due to primary production of waters

Оценки показали: биопродукционный поток в прибрежной части Севастопольской бухты характеризовался значениями в пределах $68\text{--}8142 \text{ Дж} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{год}^{-1}$. В среднем он составлял $1360 \text{ Дж} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{год}^{-1}$ при $CKO = 1642$. При концентрации карбонатов в воде бухты $36 \text{ мг } C \cdot \text{л}^{-1}$ запас углерода в 1 м^3 вод оценивался в $36\,000 \text{ г} \cdot \text{м}^{-3}$ [Игнатьева, 2009], а период биопродукционного

оборота углерода в воде бухты составлял 260 дней, или около 8,7 месяца. Отсюда следовало, что в прибрежной части Севастопольской бухты в течение вегетационного периода практически все карбонаты переходили в связанную с живым веществом органическую форму. Как известно, при фосфорном лимитировании продукционных процессов при биосинтезе производится в 7 раз больше C_{org} , чем при азотном. Отсюда следует, что наблюдаемые биотические механизмы фракционирования биогенных элементов фитопланктоном с биогеохимической точки зрения являются природной отрицательной обратной связью, воздействие которой направлено на ускорение диссипации энергии в биосфере. В этом аспекте биотурбационные механизмы переключения лимитирующих факторов могут рассматриваться как одно из проявлений глобального кондиционирования морской среды.

Выводы. Первичная продукция фитопланктона в прибрежной части Севастопольской бухты, как правило, не превышала уровня гиперэвтрофикации вод ($100 \text{ мг } C_{org} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$) и зависела от длительности светового дня с превалированием фосфорного лимитирования. Со второй половины вегетационных периодов наблюдалась тенденция изменения соотношения концентраций минеральных форм азота и фосфора в сторону достижения стационарного уровня содержания $N : P = 7 : 1$ и значения параметра Редфилда $R_{at} = 16$, обусловленная относительными конкурентными отношениями в фитопланктоне за биогенные элементы. Зависимости изменения показателей лимитирования продукционных процессов от концентрации биогенных элементов в воде описывались степенными функциями, позволяющими прогнозировать границы бифуркационных режимов регулирования первичной продукции фитопланктона.

Впервые разработана дифференциальная полуэмпирическая модель достаточной объективной сложности для описания закономерностей фракционирования биогенных элементов фитопланктоном с учётом достижений Бурмастера и Чисхолма, Моно, Дагдейла, Друпа и Михаэлиса — Ментен, а также способности изменения его концентрирующей способности в процессе минерального обмена и клеточного деления.

В численных экспериментах на модели подтверждено правило природного регулирования продукционных характеристик фитопланктонных сообществ: «При всяком отклонении концентрации биогенных элементов в водной среде от стандартного или присущего рассматриваемому региону стехиометрического соотношения функционирование природных фотосинтезирующих систем всегда направлено в сторону их восстановления». Показано, что влияние первичной продукции фитопланктона на изменение соотношения биогенных элементов в воде обеспечивалось его концентрирующей функцией в отношении минеральных форм азота и фосфора. На системном уровне влияние продукционной системы фитопланктона проявляется в виде отрицательной обратной связи по принципу Ле Шателье — Брауна, воздействие которой в определённых пределах направлено на ускорение диссипации энергетических потоков в биосфере.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Изучение биогеохимических закономерностей радиоэкологических и хемозоологических процессов в экосистемах водоёмов Азово-Черноморского бассейна в сравнении с другими акваториями Мирового океана и отдельными водными экосистемами их водосборных бассейнов для обеспечения устойчивого развития на южных морях России» (№ гос. регистрации 124030100127-7).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Александров Б. Г. *Гидробиологические основы управления состоянием прибрежных экосистем Чёрного моря*. Киев : Наукова думка, 2008. 343 с. [Aleksandrov B. G. *Gidrobiologicheskie osnovy upravleniya sostoyaniem pribrezhnykh ekosistem Chernogo morya*. Kyiv : Naukova dumka, 2008, 343 p. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/16344>
2. Беляев В. И. *Обработка и теоретический*

- анализ океанографических наблюдений. Киев : Наукова думка, 1973. 295 с. [Belyaev V. I. *Obrabotka i teoreticheskii analiz okeanograficheskikh nablyudenii*. Kyiv : Naukova dumka, 1973, 295 p. (in Russ.)]
3. Беляев В. И. *Теория сложных геосистем*. Киев : Наукова думка, 1978. 157 с. [Belyaev V. I. *Teoriya slozhnykh geosistem*. Kyiv : Naukova dumka, 1978, 157 p. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/7978>
 4. Бурлакова З. П., Сердюков О. М., Егоров В. Н., Иванов В. Н., Усенко Т. Г., Маркова Л. С. Накопление и выведение цинка-65 водорослью *Stephanopyxis palmeriana* в экспериментальных условиях // *Экология моря*. 1980. Вып. 2. С. 41–44. [Burlakova Z. P., Serdyukov O. M., Egorov V. N., Ivanov V. N., Usenko T. G., Markova L. S. Zinc-65 accumulation and removal by *Stephanopyxis palmeriana* under experimental conditions. *Ekologiya morya*, 1980, iss. 2, pp. 41–44. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/3102>
 5. Вернадский В. И. *Химическое строение биосферы Земли и её окружения*. Москва : Наука, 1965. 374 с. [Vernadsky V. I. *Khimicheskoe stroenie biosfery Zemli i ee okruzeniya*. Moscow : Nauka, 1965, 374 p. (in Russ.)]
 6. 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.)]
 7. Голубець М. А. *Екосистемологія* / НАН України, Інститут екології Карпат. Львів : Поллі, 2000. 316 с. [Golubets' M. A. *Ekosystemologiya* / NAN Ukrainy, Institut ekologii Karpat. Lviv : Polli, 2000, 316 p. (in Ukr.)]
 8. Добролюбский О. К. *Микроэлементы и жизнь*. [Москва] : Молодая гвардия, 1956. 125 с. [Dobrolyubskii O. K. *Mikroelementy i zhizn'*. [Moscow] : Molodaya gvardiya, 1956, 125 p. (in Russ.)]
 9. Егоров В. Н., Бобко Н. И., Марченко Ю. Г., Садогурский С. Е. Содержание биогенных элементов и лимитирование первичной продукции фитопланктона в акватории ООПТ «Мыс Мартьян» (Чёрное море) // *Морской биологический журнал*. 2021a. Т. 6, № 4. С. 19–30. [Egorov V. N., Bobko N. I., Marchenko Yu. G., Sadogurskiy S. Ye. Content of nutrients and limitation of phytoplankton primary production in the specially protected natural area “Cape Martyan” (Black Sea). *Marine Biological Journal*, 2021a, vol. 6, no. 4, pp. 19–30. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/mbj.2021.06.4.02>
 10. Егоров В. Н., Бобко Н. И., Марченко Ю. Г., Садогурский С. Е. Содержание биогенных элементов и лимитирование первичной продукции фитопланктона в устьевой области реки Водопадной (Южный берег Крыма) // *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря*. 2021b. № 3. С. 37–51. [Egorov V. N., Bobko N. I., Marchenko Yu. G., Sadogurskiy S. Ye. Nutrient content and limitation of the phytoplankton primary production in the estuary area of the Vodopadnaya River (south coast of Crimea). *Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnoi i shel'fovoi zon morya*, 2021b, no. 3, pp. 37–51. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.22449/2413-5577-2021-3-37-51>
 11. 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, № 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, no. 4, pp. 45–50. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/10099>
 12. Егоров В. Н., Поповичев В. Н., Бурлакова З. П., Крупаткина Д. К., Коваленко Т. П., Александров Б. Г. Математическая модель биоседиментационной функции экосистемы фотического слоя западной халистатики Чёрного моря // *Молисмология Чёрного моря* / отв. ред. Г. Г. Поликарпов ; АН Украины, Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского. Киев : Наукова думка, 1992. С. 50–62. [Egorov V. N., Popovichev V. N., Burlakova Z. P., Krupatkin D. K., Kovalenko T. P., Aleksandrov B. G. Matematicheskaya model' biosedimentatsionnoi funktsii ekosistemy foticheskogo sloya zapadnoi khalistatiki Chernogo morya. In: *Molismologiya Chernogo morya* / G. G. Polikarpov (Ed.) ; AN Ukrainy, Institut biologii yuzhnykh morei imeni A. O. Kovalevskogo. Kyiv : Naukova dumka, 1992,

- pp. 50–62. (in Russ.)). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1463>
13. Зайцев Ю. П. *Самое синее в мире* / [под ред. В. Мамаева]. Нью-Йорк : ООН, 1998. 142 с. [Zaitsev Yu. P. *The Most Blue in the World* / V. Mamaev (Ed.). New York : UN, 1998, 142 p. (in Russ.)). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/8873>
 14. Зайцев Ю. П. Экологическое состояние шельфовой зоны Чёрного моря у побережья Украины (обзор) // *Гидробиологический журнал*. 1992. Т. 28, № 4. С. 3–18. [Zaitsev Yu. P. Ecological state of the Black Sea shelf zone near the Ukrainian coast (a review). *Gidrobiologicheskii zhurnal*, 1992, vol. 28, no. 4, pp. 3–18. (in Russ.)). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/16341>
 15. Зилов Е. А. *Гидробиология и водная экология (организация, функционирование и загрязнение водных экосистем)* : учебное пособие. Иркутск : Изд-во Иркутского государственного университета, 2009. 147 с. [Zilov E. A. *Gidrobiologiya i vodnaya ekologiya (organizatsiya, funktsionirovanie i zagryaznenie vodnykh ekosistem)* : uchebnoe posobie. Irkutsk : Izd-vo Irkutskogo gosudarstvennogo universiteta, 2009, 147 p. (in Russ.)). <https://elibrary.ru/qksbj>
 16. Иванов В. А., Овсяный Е. И., Репетин Л. Н., Романов А. С., Игнатьева О. Г. *Гидролого-гидрохимический режим Севастопольской бухты и его изменения под воздействием климатических и антропогенных факторов* / НАН Украины, Морской гидрофизический институт. Севастополь, 2006. 90 с. [Ivanov V. A., Ovsyany E. I., Repetin L. N., Romanov A. S., Ignatyeva O. G. *Hydrological and Hydrochemical Regime of the Sebastopol Bay and Its Changing Under Influence of Climatic and Anthropogenic Factors* / NAS of Ukraine, Marine Hydrophysical Institute. Sevastopol, 2006, 90 p. (in Russ.)). <https://elibrary.ru/yriouu>
 17. Игнатьева О. Г. Состояние компонентов карбонатной системы вод Севастопольской бухты по данным экспедиционных исследований 2006–2007 гг. // *Морской экологический журнал*. 2009. Т. 8, № 2. С. 37–48. [Ignatieva O. G. Status of the Sevastopol Bay's carbonate system components by the data of expeditions in 2006–2007. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2009, vol. 8, no. 2, pp. 37–48. (in Russ.)). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1007>
 18. Киселёв И. А. *Планктон морей и континентальных водоёмов*. Ленинград : Наука, 1980. Т. 2. 440 с. [Kiselev I. A. *Plankton morei i kontinental'nykh vodoemov*. Leningrad : Nauka, 1980, vol. 2, 440 p. (in Russ.))
 19. Лебедев В. Л., Айзатуллин Т. А., Хайлов К. М. *Океан как динамическая система*. Ленинград : Гидрометеиздат, 1974. 205 с. [Lebedev V. L., Aizatullin T. A., Khailov K. M. *Okean kak dinamicheskaya sistema*. Leningrad : Gidrometeoizdat, 1974, 205 p. (in Russ.))
 20. Налимов В. В. *Теория эксперимента*. Москва : Наука, 1971. 207 с. [Nalimov V. V. *Teoriya eksperimenta*. Moscow : Nauka, 1971, 207 p. (in Russ.)). <https://elibrary.ru/rxymdy>
 21. Одум Ю. *Экология* : в 2 т. : пер. с англ. / под ред. В. Е. Соколова. Москва : Мир, 1986. Т. 1, 328 с. ; т. 2, 376 с. [Odum E. P. *Ecology* : in 2 vols : transl. from English / V. E. Sokolov (Ed.). Moscow : Mir, 1986, vol. 1, 328 p. ; vol. 2, 376 p. (in Russ.))
 22. Парчевская Д. С. *Статистика для радиоэкологов (практическое руководство по статистике и планированию экспериментов в радиоэкологии)*. Киев : Наукова думка, 1969. 114 с. [Parchevskaya D. S. *Statistika dlya radioekologov (prakticheskoe rukovodstvo po statistike i planirovaniyu eksperimentov v radioekologii)*. Kyiv : Naukova dumka, 1969, 114 p. (in Russ.)). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1109>
 23. Паттон А. Р. *Энергетика и кинетика биохимических процессов* / пер. с англ. З. Ф. Богаутдинова. Москва : Мир, 1968. 159 с. [Patton A. R. *Biochemical Energetics and Kinetics* / transl. from Engl. by Z. F. Bogautdinov. Moscow : Mir, 1968, 159 p. (in Russ.))
 24. Поликарпов Г. Г., Егоров В. Н. *Морская динамическая радиохимическая экология*. Москва : Энергоатомиздат, 1986. 176 с. [Polikarpov G. G., Egorov V. N. *Morskaya dinamicheskaya radiokhimicheskaya ekologiya*. Moscow : Energoatomizdat, 1986, 176 p. (in Russ.)). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/7683>
 25. Полікарпов Г. Г., Єгоров В. М. Здатність морських екосистем до видалення радіоактивних і хімічних забруднень з фотичного шару // *Вісник АН УРСР*. 1981. № 2. С. 73–81. [Polikarpov G. G., Egorov V. M. Здатність морських екосистем до видалення радіоактивних і хімічних забруднень з фотичного шару // *Вісник АН УРСР*. 1981. № 2. С. 73–81. (in Russ.))

- Zdatnist' mors'kykh ekosystem do vydalennya radioaktyvnykh i khimichnykh zabrudnen' z fotychnogo sharu. *Visnyk AN URSR*, 1981, no. 2, pp. 73–81. (in Ukr.). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/11224>
26. Рубин А. Б. *Биофизика* : в 2 кн. Кн. 1: *Теоретическая биофизика*. Москва : Высшая школа, 1987. 319 с. [Rubin A. B. *Biofizika* : in 2 books. Book 1: *Teoreticheskaya biofizika*. Moscow : Vysshaya shkola, 1987, 319 p. (in Russ.)]
27. Сапожников В. В., Метревели М. П. Стехиометрическая модель органического вещества – основа количественного изучения продукционно-деструкционных процессов в океане // *Труды ВНИРО*. 2015. Т. 155. С. 135–145. [Sapozhnikov V. V., Metrevely M. P. Organic matter stoichiometry as a basis for quantitative studies of production and destruction processes in the oceans. *Trudy VNIRO*, 2015, vol. 155, pp. 135–145. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/umrpfp>
28. Сеничева М. И. Сезонная динамика численности, биомассы и продукции фитопланктона Севастопольской бухты // *Экология моря*. 1980. Вып. 1. С. 3–11. [Senicheva M. I. Seasonal dynamics of the phytoplankton number, biomass and production in the Sevastopol Bay. *Ekologiya morya*, 1980, iss. 1, pp. 3–11. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/2722>
29. Соломонова Е. С., Акимов А. И. Соотношение мёртвой и живой компоненты взвеси в культурах микроводорослей в зависимости от стадии роста и освещённости // *Морской экологический журнал*. 2014. Т. 13, № 1. С. 73–81. [Solomonova E. S., Akimov A. I. Relation of live and dead components of suspension in some microalgae's cultures in dependence on growth state and different illumination. *Morskoj ekologicheskij zhurnal*, 2014, vol. 13, no. 1, pp. 73–81. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1327>
30. Стельмах Л. В. *Закономерности роста фитопланктона и его потребление микрозоопланктоном в Чёрном море* : автореф. дис. ... д-ра биол. наук : 03.02.10 / Людмила Васильевна Стельмах ; Институт морских биологических исследований имени А. О. Ковалевского РАН. Севастополь, 2017. 42 с. [Stelmakh L. V. *Zakonomernosti rosta fitoplanktona i ego potreblenie mikrozooplanktonom v Chernom more* : avtoref. dis. ... d-ra biol. nauk : 03.02.10 / Lyudmila Vasil'evna Stelmakh ; Institut morskikh biologicheskikh issledovaniy imeni A. O. Kovalevskogo RAN. Sevastopol, 2017, 42 p. (in Russ.)]. <http://repository.marine-research.ru/handle/299011/2072>
31. Фёдоров В. Д., Гильманов Т. Г. *Экология*. Москва : Изд-во МГУ, 1980. 464 с. [Fedorov V. D., Gil'manov T. G. *Ekologiya*. Moscow : Izd-vo MGU, 1980, 464 p. (in Russ.)]
32. Финенко З. З., Суслин В. В., Чурилова Т. Я. Региональная модель для расчёта первичной продукции Чёрного моря с использованием данных спутникового сканера цвета SeaWiFS // *Морской экологический журнал*. 2009. Т. 8, № 1. С. 81–106. [Finenko Z. Z., Suslin V. V., Churilova T. Ya. The regional model to calculate the Black Sea primary production using satellite color scanner SeaWiFS. *Morskoj ekologicheskij zhurnal*, 2009, vol. 8, no. 1, pp. 81–106. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1002>
33. Финенко З. З., Чурилова Т. Я., Суслин В. В. Оценка биомассы фитопланктона и первичной продукции в Чёрном море по спутниковым данным // *Промысловые биоресурсы Чёрного и Азовского морей* / ред. В. Н. Еремеев, А. В. Гаевская, Г. Е. Шульман, Ю. А. Загородняя. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. С. 220–236. [Finenko Z. Z., Churilova T. Ya., Suslin V. V. Otsenka biomassy fitoplanktona i pervichnoi produktsii v Chernom more po sputnikovym dannym. In: *Biological Resources of the Black Sea and Sea of Azov* / V. N. Eremeev, A. V. Gaevskaya, G. E. Shulman, Ju. A. Zagorodnyaya (Eds). Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2011, pp. 220–236. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1363>
34. Хайлов К. М. *Экологический метаболизм в море* / АН УССР, Институт биологии южных морей АН УССР. Киев : Наукова думка, 1971. 252 с. [Khailov K. M. *Ekologicheskii metabolism v more* / AN USSR, Institut biologii yuzhnykh morei AN USSR. Kyiv : Naukova dumka, 1971, 252 p. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5653>
35. Хатчинсон Д. *Лимнология: географические, физические и химические характеристики озёр* / сокр. пер. с англ. Г. В. Цыцарпина,

- Г. Г. Шинкар ; ред. и предисл. Л. Л. Россолимо. Москва : Прогресс, 1969. 591 с. [Hutchinson D. *A Treatise on Limnology, Introduction to Lake Biology and the Limnoplankton* / shortened transl. from Engl. by G. V. Tsytsarpin, G. G. Shinkar ; L. L. Rossolimo (Ed.). Moscow : Progress, 1969, 591 p. (in Russ.)]
36. Шмальгаузен И. И. *Кибернетические вопросы биологии* / под общ. ред. [и с предисл.] Р. Л. Берг, А. А. Ляпунова. Новосибирск : Наука, Сибирское отделение, 1968. 223 с. [Schmalhausen I. I. *Kiberneticheskie voprosy biologii* / R. L. Berg, A. A. Lyapunov (Eds). Novosibirsk : Nauka, Sibirskoe otделение, 1968, 223 p. (in Russ.)]
 37. Юнёв О. А. Оценка многолетних изменений годовой первичной продукции фитопланктона различных районов черноморского шельфа // *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа*. 2011. Вып. 25, т. 1. С. 311–326. [Yunев O. A. Estimation of long-term variations of annual primary production of phytoplankton in the different Black Sea shelf regions. *Ecologicheskaya bezopasnost' pribrezhnoi i shel'fovoi zon i kompleksnoe ispol'zovanie resursov shel'fa*, 2011, iss. 25, vol. 1, pp. 311–326. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/wapuzh>
 38. Юнёв О. А., Коновалов С. К., Великова В. *Антропогенная эвтрофикация в пелагической зоне Чёрного моря: долговременные тренды, механизмы, последствия* / Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН ; Морской гидрофизический институт РАН. Москва : ГЕОС, 2019. 164 с. [Yunев 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.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/7989>
 39. Brunel L., Dauta A., Guerri M. M. Croissance algale: validation d'un modèle à stock à l'aide de données expérimentales. *Annales de Limnologie – International Journal of Limnology*, 1982, vol. 18, no. 2, pp. 91–99. <https://doi.org/10.1051/limn/1982016>
 40. Burmaster D. E., Chisholm S. W. A comparison of two methods for measuring phosphate uptake by *Monochrysis lutheri* droop grown in continuous culture. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1979, vol. 39, iss. 2, pp. 187–202. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(79\)90013-3](https://doi.org/10.1016/0022-0981(79)90013-3)
 41. Cooper L. H. N. On the ratio of nitrogen to phosphorus in the sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1937, vol. 22, iss. 1, pp. 177–182. <https://doi.org/10.1017/s0025315400011930>
 42. Cooper L. H. N. Redefinition of the anomaly in the nitrate-phosphate ratio. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1938, vol. 23, iss. 1, pp. 179. <https://doi.org/10.1017/s0025315400054047>
 43. Droop M. R. The nutrient status of algae cells in continuous culture. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1974, vol. 55, iss. 3, pp. 541–555. <https://doi.org/10.1017/s0025315400017240>
 44. 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>
 45. Egorov V. N. *Theory of Radioisotopic and Chemical Homeostasis of Marine Ecosystems*. Cham, Switzerland : Springer, 2021, 320 p. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-80579-1>
 46. 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*, 2018, vol. 44, iss. 3, pp. 240–247. <https://doi.org/10.1134/s1063074018030057>
 47. Egorov V., Skuratovskaya E., Matishov G., Stepanyan O., Gorbunov R., Mirzoeva N., Tikhonova E., Alyomov S., Bobko N., Marchenko Yu., Soloveva O. Limitation of phytoplankton primary production by biogenic elements in the coastal waters of the Azov–Black Sea basin as a natural factor in conditioning the marine environment. *Water*, 2025, vol. 17, iss. 20, art. 2968 (18 p.). <https://doi.org/10.3390/w17202968>
 48. Elser J. J., Bracken M. E. S., Cleland E. E., Gruner D. S., Harpole W. S., Hillebrand H., Ngai J. T., Seabloom E. W., Shurin J. B., Smith J. E. Global analysis of nitrogen

- and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 2007, vol. 10, iss. 12, pp. 1135–1142. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01113.x>
49. Giammatteo P. A., Schindler J. E., Waldron M. C., Speziale B. J., Freedman M. L., Zimmerman M. J. Use of equilibrium programs in predicting phosphorus availability. In: *Environmental Biogeochemistry* / R. Hallberg (Ed.). Stockholm, Sweden : Publishing House/FRN, 1983, pp. 491–501. (Ecological Bulletins ; no. 35).
 50. Harpole W. S., Ngai J. T., Cleland E. E., Seabloom E. W., Borer E. T., Bracken M. E. S., Elser J. J., Gruner D. S., Hillebrand H., Shurin J. B., Smith J. E. Nutrient co-limitation of primary producer communities. *Ecology Letters*, 2011, vol. 14, iss. 9, pp. 852–862. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01651.x>
 51. Joshi G. H. V., Chauhan V. D., Rao P. S. Effect of metal ions on the growth of *Sargassum swartzii* (Turn.) C. Ag. germlings. *Indian Journal of Marine Sciences*, 1982, vol. 11, no. 4, pp. 338.
 52. Lancelot C., Staneva J., van Eeckhout D., Beckers J.-M., Stanev E. Modelling the Danube-influenced north-western continental shelf of the Black Sea. II: Ecosystem response to changes in nutrient delivery by the Danube River after its damming in 1972. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2002, vol. 54, iss. 3, pp. 473–499. <https://doi.org/10.1006/ecss.2000.0659>
 53. Lewis A. S. L., Kim B. S., Edwards H. L., Wander H. L., Garfield C. M., Murphy H. E., Poulin N. D., Princiotta S. D., Rose K. C., Taylor A. E., Weathers K. C., Wigdahl-Perry C. R., Yokota K., Richardson D. C., Bruesewitz D. A. Prevalence of phytoplankton limitation by both nitrogen and phosphorus related to nutrient stoichiometry, land use, and primary producer biomass across the northeastern United States. *Inland Waters*, 2020, vol. 10, iss. 1, pp. 42–50. <https://doi.org/10.1080/20442041.2019.1664233>
 54. Michaelis L., Menten M. L. Die Kinetik der Invertinwirkung. *Biochemische Zeitschrift*, 1913, vol. 49, pp. 333–369.
 55. Monod J. *Recherches sur la croissance des cultures bactériennes* : these. Paris : Hermann & Cie, 1942, 210 p.
 56. Redfield A. C. The biological control of chemical factors in the environment. *American Scientist*, 1958, vol. 46, no. 3, pp. 205–221.
 57. Shampine L. F., Reichelt M. W. The MATLAB ODE Suite. *SIAM Journal on Scientific Computing*, 1997, vol. 18, iss. 1, pp. 1–22. <https://doi.org/10.1137/s1064827594276424>
 58. Trommer G., Leynaert A., Klein C., Naegelen A., Beker B. Phytoplankton phosphorus limitation in a North Atlantic coastal ecosystem not predicted by nutrient load. *Journal of Plankton Research*, 2013, vol. 35, iss. 6, pp. 1207–1219. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbt070>

RESULTS OF DEVELOPMENT OF A SEMI-EMPIRICAL THEORY OF FRACTIONATION OF MINERAL PHOSPHORUS AND NITROGEN CONCENTRATIONS BY PHYTOPLANKTON IN THE PHOTIC LAYER WATER BASED ON MONITORING DATA OF SEVASTOPOL BAY

V. Egorov¹, Yu. Artemov¹, E. Skuratovskaya¹, R. Gorbunov², and Yu. Marchenko¹

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

²Shirshov Institute of Oceanology of RAS, Moscow, Russian Federation

E-mail: egorov@ibss-ras.ru

The article focuses on the development of the theoretical basis of Academician V. Vernadsky concept of the unity of the processes of reproduction of living matter and its habitat conditions, taking into account the patterns of conditioning the marine environment resulting from primary production processes. The objectives of the survey were as follows: to study the distribution of mineral compounds of nitrogen (NO₂, NO₃, and NH₄) and phosphorus (PO₄) in the coastal waters of Sevastopol Bay based on the results of monitoring carried out in 2012–2014; to develop a semi-empirical mathematical model

of the dynamic characteristics of phytoplankton mineral metabolism as a theoretical basis for assessing the effect of meteorological, thermohaline, and primary production processes on the biotic conditioning of marine environment; by comparing the results of observations and numerical experiments on the model, to obtain evidence of the existence of a natural biogeochemical mechanism for regulating the ratio of biogenic elements in water; and to determine the bifurcation role of switching limiting factors in the photic layer water and their effect on new primary phytoplankton production and energy dissipation. The work was carried out in the area with coordinates 44°36.930'N, 33°30.177'E. The hydrochemical parameters of the samples were determined in a certified laboratory. Primary production was analyzed by radiocarbon dating, with water temperature and duration of daytime taken into account. Nutrient consumption for organic matter formation was estimated involving the Zilov equation, while stoichiometric ratios and the degree of chemical limitation of production processes were calculated by the Redfield equation. A balance model of phytoplankton mineral metabolism was constructed involving the Burmaster–Chisholm, Monod, Michaelis–Menten, Dugdale, and Droop relations, and also the kinetic patterns of radioactive phosphorus (^{32}P) metabolism by unicellular algae. On the annual time scale, phytoplankton primary production was found to depend on the water temperature and duration of daytime, with phosphorus limitation prevailing. From the second half of the growing seasons, there was a tendency for the ratio of concentrations of mineral forms of nitrogen and phosphorus to reach a stationary stoichiometric value of the Redfield parameter ($R_{\text{at}} = 16$). The dependence of the shifts in limitation of production processes on the concentration of biogenic elements in the water was reliably described by power functions. The differential semi-empirical model had sufficient objective complexity to be used as a theoretical basis for describing the patterns of biogenic element fractionation by phytoplankton. In numerical experiments on the model, the rule of natural regulation of the productive characteristics for phytoplankton communities was confirmed: “Whenever the concentration of biogenic elements in the aquatic environment deviates from the standard or regionally specific stoichiometric ratio, the functioning of natural photosynthetic systems is always directed towards their restoration.” It was established that the primary production of phytoplankton affected the ratio of biogenic elements in the water due to its concentrating function for mineral forms of nitrogen and phosphorus. It was shown that at the system level, the effect of the phytoplankton production system manifests itself in the form of negative feedback according to the Le Chatelier–Brown principle; within certain limits, it boosts the biosynthesis of organic carbon due to lower specific costs of mineral phosphorus compared to nitrogen, and also due to accelerating the dissipation of energy flows as a result of the flow of additional energy into the biosphere.

Keywords: biogenic elements, phytoplankton primary production, stoichiometric ratios, theory of mineral metabolism, patterns of biotic conditioning of the marine environment, Sevastopol Bay, Black Sea