

О.В.Кривенко*, В.В.Суслин**, Т.Я.Чурилова*

*Институт биологии южных морей, г.Севастополь

**Морской гидрофизический институт, г.Севастополь

ОЦЕНКА ПОТОКОВ НЕОРГАНИЧЕСКИХ СОЕДИНЕНИЙ АЗОТА ЧЕРЕЗ ФИТОПЛАНКТОННОЕ СООБЩЕСТВО В ЧЕРНОМ МОРЕ ПО ДАННЫМ СПУТНИКОВЫХ НАБЛЮДЕНИЙ

На основе обобщения собственных и литературных данных рассчитаны параметры уравнений, характеризующих изменение скоростей потребления нитратов и аммония фитопланктоном в Чёрном море в зависимости от содержания хлорофилла *a* в зоне фотосинтеза фитопланктоном. Установлены закономерности внутригодовой динамики удельного потребления неорганических соединений азота. Дано обоснование алгоритма и выполнены расчеты скоростей потребления нитратов и аммония в Чёрном море, используя величину интегрального содержания хлорофилла *a* в зоне фотосинтеза, рассчитываемую по данным спутниковых наблюдений. Дана оценка пространственной, сезонной и межгодовой изменчивости потоков неорганических соединений азота в Чёрном море в период с 1998 по 2012 гг.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: *нитраты, аммоний, скорости потребления, фитопланктон, спутниковые наблюдения, концентрация хлорофилла a, Чёрное море*

Величина «новой» продукции, наряду с общей первичной продукцией, является важнейшей функциональной характеристикой водных экосистем. Она позволяет оценить такие ключевые элементы баланса глобального цикла углерода, как ассимиляция углекислого газа на поверхности моря, а также экспорт органического вещества из поверхностных в глубинные слои вод. В открытых районах моря выделить долю «новой» продукции в общем первичном синтезе органического углерода в экосистеме возможно, определяя скорости потребления нитратов и аммония фитопланктоном. Обычно для этих целей используются очень трудоемкие методы экспериментальных исследований на основе тяжелого изотопа азота ^{15}N . В Черном море такие исследования проводились эпизодически в различные сезоны с 1990 по 2001 гг. в отдельных районах северной [1] и южной [2] частях моря. Небольшое количество данных существенно ограничивает возможности анализа пространственно-временной изменчивости потоков азота в Чёрном море.

В тоже время, проведенные исследования показали, что существует корреляция между скоростью потребления неорганических соединений азота микропланктоном и первично-продукционными характеристиками вод, в частности, содержанием хлорофилла *a* [2, 3]. Параметризация таких зависимостей позволяет оценивать потоки неорганических соединений азота по данным о содержании хлорофилла *a* в воде. Учитывая быстрое развитие дистанционных методов исследований, которые обеспечивают высокую пространственно-временную дискретность определения содержания фотосинтетических пигментов в воде, такая оценка даёт возможность изучать динамику потоков минерального азота с высокой дискретностью разрешения по пространству и во времени.

© О.В.Кривенко, В.В.Суслин, Т.Я.Чурилова, 2014

Целью настоящей работы являлось обоснование алгоритма расчета потоков неорганических соединений азота (нитратов и аммония) в зоне фотосинтеза Чёрного моря по данным спутниковых наблюдений о содержании хлорофилла *a*. Для этого были рассчитаны параметры уравнений, характеризующих изменение скоростей потребления нитратов и аммония фитопланктоном в зависимости от содержания хлорофилла *a* в зоне фотосинтеза. Показаны закономерности сезонной динамики удельного потребления этих соединений в Чёрном море. На основе величин содержания хлорофилла в зоне фотосинтеза, рассчитанных по спутниковой информации, определены значения и дана оценка пространственной и временной динамики потоков неорганических соединений азота Чёрного моря в период с 1998 по 2012 гг.

Материал и методы. В расчётах были использованы собственные и литературные данные о скоростях потребления неорганических соединений азота черноморским фитопланктоном. Собственные измерения выполнялись в ходе 7 экспедиций на 24 станциях в прибрежных и открытых водах северной половины моря в период 1990 – 1993 гг. (рис.1). Из них зимой (январь 1992 г. и декабрь 1993 г.) и осенью (ноябрь 1991 г.) выполнено по 6 станций, летом (июль – август 1992 г., август – сентябрь 1993 г.) – 8 станций и весной (апрель 1993 г.) – 4. Скорости потребления определялись методом меченых атомов с использованием стабильного изотопа азота ^{15}N . Полевые эксперименты и лабораторные анализы проводились по единой методике, которая была выработана с учётом имеющихся в литературе требований к проведению экспериментов с ^{15}N и трофического статуса черноморских вод [3]. Показано, что потребление нитратов и аммония в этих экспериментах было связано, главным образом, с их ассимиляцией автотрофными организмами. Интегральные скорости поглощения нитратов и аммония рассчитывались по данным о скоростях потребления этих соединений на 3 – 6 горизонтах в пределах зоны фотосинтеза [3].

Содержание хлорофилла *a* в среде измеряли параллельно с экспериментами по поглощению экстрактым флюориметрическим методом [4] в соответствии с процедурой отбора и обработки проб, описанной в [5].

Кроме того, в расчётах были использованы результаты определений скоростей потребления нитратов и аммония, полученными по аналогичной методике на 12 станциях в южной половине моря в апреле 1998 г., мае 2001 г., а также сентябре 1998 и 1999 гг. [2].

Оценку содержания хлорофилла *a* в поверхностном слое проводили с использованием спутниковых данных по региональному алгоритму [6] в его последней модификации [7] с осреднением по пространству моря $0,025^\circ$ по

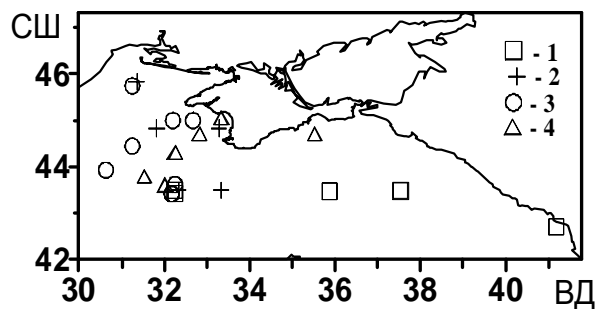


Рис. 1. Положение станций, где выполнялись определения скоростей потребления нитратов и аммония (собственные измерения) в зимний (1), весенний (2); летний (3); осенний (4) периоды.

широте и $0,035^\circ$ по долготе и с двухнедельной частотой по времени в период с 1998 по 2012 гг. Полученные значения концентрации хлорофилла использовали для оценки его интегрального содержания в зоне фотосинтеза, ограниченной глубиной проникновения 1 % солнечной радиации, падающей на поверхность моря. Расчеты выполняли по региональному алгоритму восстановления вертикального профиля распределения хлорофилла a в Черном море [8].

Величины потоков нитратов (PNO_3), аммония (PNH_4) и их суммарного потока (PN) рассчитывали как произведение интегрального содержания хлорофилла (в каждой точке пространства и времени) и коэффициента, соответствующего среднемесячному значению удельного потребления конкретного соединения. Для определения суточного потребления полученные скорости умножали на длину светового дня (в среднем для соответствующей половины месяца). Для зимних месяцев с декабря по март эти значения увеличивали в полтора раза для того, чтобы учесть потребление минеральных соединений азота в темноте, которое ранее было экспериментально показано в Черном море [3].

Для анализа пространственной и временной изменчивости рассчитанных показателей данные группировали и усредняли по районам, описанным в [9], только районы 8 и 9 были объединены. При анализе сезонной изменчивости использовали нормированные среднемесячные значения (X_{ij}^σ) параметра X (PNO_3 , PNH_4 или PN), рассчитанные по формуле:

$$X_{ij}^\sigma = (\overline{X}_{ij} - \overline{\overline{X}}_j) / \sigma \overline{\overline{X}}_j, \quad (1)$$

где \overline{X}_{ij} – среднемесячное среднееголетнее для каждого i -ого месяца и j -ого района значения параметра, $\overline{\overline{X}}_j$ и $\sigma \overline{\overline{X}}_j$ – его среднееголетнее значение и стандартное отклонение соответственно в j -ом районе.

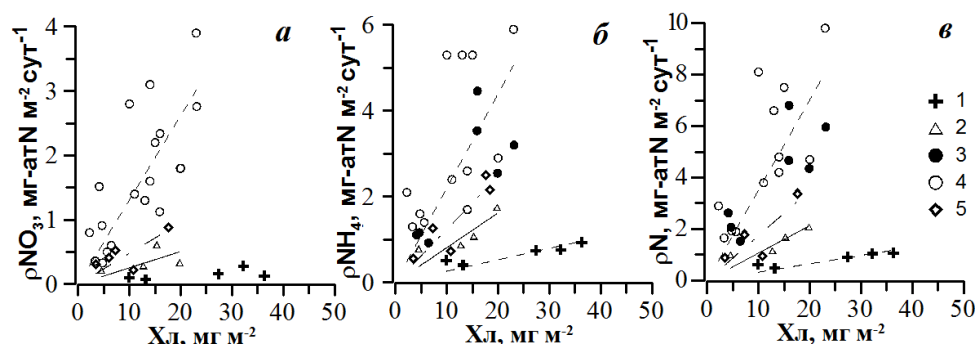
Межгодовую изменчивость рассматриваемых показателей оценивали по отклонению их величин (X_{ij} – средняя для каждой половины месяца) от соответствующих среднемесячных среднееголетних значений (для каждого i -ого месяца и j -ого района) по формуле:

$$\delta X_{ij} = X_{ij} - \overline{\overline{X}}_{ij}. \quad (2)$$

Значения аномалий рассматриваемых показателей относительно годового хода (δX_{ij}) осредняли по годам за период с 1998 по 2012 гг. Величины стандартного отклонения по полученным временным рядам $\sigma(\delta X_{ij})$ использовали в качестве меры межгодовой вариабельности рассматриваемых показателей в Черном море.

Результаты. Подробный анализ пространственной и временной изменчивости скоростей потребления неорганических соединений азота черноморским фитопланктоном в северной половине моря, выполнен в работах [1, 3, 10]. Как было показано, и абсолютные, и удельные скорости потребления нитратов и аммония изменяются от минимальных значений зимой, до максимальных величин в теплый период года. Скорости потребления, полученные в апреле, мае и сентябре 1998 – 2001 гг. в южной половине моря [2], находятся в диапазоне значений, отмеченном в северной части моря в летний период.

Сопоставление величин интегрального потребления неорганических со-



Р и с . 2. Зависимости между скоростью потребления: нитратов (PNO_3) (а), аммония (PNH_4) (б), суммарного поглощения этих соединений (PN) фитопланктоном в Чёрном море для отдельных периодов (в): декабрь, январь (1); апрель (2); июль, август (3); май, сентябрь (4) [2]; ноябрь (5).

единений азота микропланктоном и содержания хлорофилла *a* в зоне фотосинтеза (с учетом всех имеющихся данных) показало, что для каждого сезона на скорости потребления нитратов и аммония изменяются прямо пропорционально содержанию фотосинтетически активных пигментов в эвфотическом слое (рис.2). Данные [2] вошли в зависимость, полученную для летнего периода (рис.1). В диапазоне концентраций хлорофилла *a* от 2 до 60 $мг \cdot м^{-2}$ для каждого из соединений, а также для суммарного потребления неорганических соединений азота фитопланктоном, для всех сезонов были рассчитаны параметры уравнений линейной регрессии (табл.1).

Из представленных зависимостей, наиболее высокую точность оценки коэффициентов линейной регрессии (доверительный интервал $\sim 20\%$ от среднего значения) дают зависимости, относящиеся к летнему периоду, для которого имеется больше всего наблюдений. Для апреля, как наименее обеспеченного данными, доверительный интервал для оценки коэффициента варьирует от 30 – 40 % для расчетов поглощения аммония и суммарного потребления минерального азота, до 75 % при расчете скорости потребления нитратов. Для зимних и осенних месяцев величина аналогичного показателя для PNO_3 составляет $\sim 50\%$, а для PNH_4 и PN не превышает 25 %.

По сути, представленные коэффициенты (табл.1) соответствуют средним сезонным оценкам удельного поглощения неорганических соединений азота

Т а б л и ц а 1. Коэффициент уравнения линейной регрессии, \pm стандартное отклонение и количество определений (в скобках) в зависимости интегрального потребления неорганических соединений азота (PN), нитратов (PNO_3) и аммония (PNH_4) ($\times 10^{-3} \text{ мг-атN} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$) от содержания хлорофилла *a* ($мг \cdot Хл \cdot м^{-2}$) в зоне фотосинтеза Чёрного моря в отдельные сезоны.

период	PN	PNO_3	PNH_4
декабрь – февраль	$2,1 \pm 0,2$ (5)	$0,7 \pm 0,1$ (5)	$1,5 \pm 0,1$ (5)
апрель	$6,5 \pm 0,7$ (4)	$2,0 \pm 0,5$ (4)	$4,5 \pm 0,6$ (4)
май – сентябрь	$16 \pm 1,5$ (20)	$5,6 \pm 0,7$ (20)	$11 \pm 0,9$ (20)
ноябрь	$11 \pm 2,0$ (4)	$4,4 \pm 0,8$ (5)	$6,9 \pm 0,8$ (5)

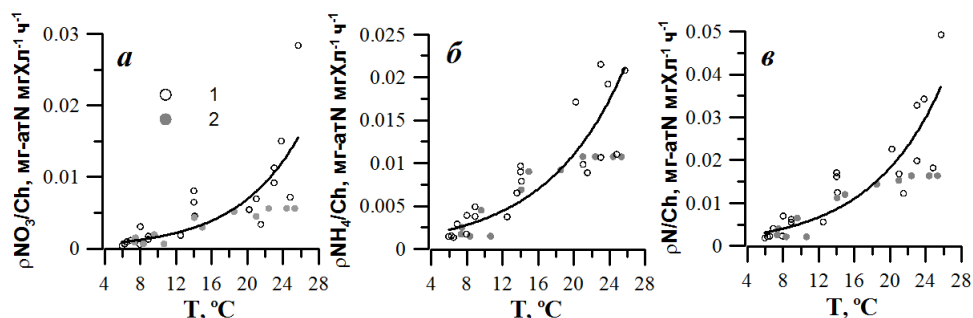


Рис. 3. Зависимость удельного на единицу хлорофилла потребления: нитратов (PNO_3) (а); аммония (PNH_4) (б); суммарного поглощения этих соединений (PN) фитопланктоном (в) в зависимости от температуры поверхности Чёрного моря в период исследований (1); по среднемесячным оценкам (2, см. пояснения в тексте)

фитопланктоном. Они изменяются на протяжении года от минимальных величин зимой до максимальных – летом, с промежуточными значениями в весенний и осенний сезоны. Сезонная динамика интенсивности поглощения неорганических соединений азота коррелирует с изменением температуры поверхностного слоя в период измерений (рис.3) и может быть описана экспоненциальной зависимостью с коэффициентами детерминации r^2 равными 0,77 – 0,82. Однако это не означает, что только температура определяет весь диапазон сезонной изменчивости рассматриваемых показателей, очевидно, что он обусловлен изменением всего комплекса факторов среды на протяжении годового цикла.

Температура верхнего квазиоднородного слоя Чёрного моря зимой уменьшается по сравнению с летом более чем на 15 °С [11], но в среднем для зоны фотосинтеза (верхний 30 – 50 м слой) разница не превышает 10 °С. Исходя из стандартных оценок значений коэффициента Ван-Гоффа, который для процессов потребления нитратов и аммония близок к 2 [12], температурным фактором можно объяснить двукратное снижение удельного потребления этих соединений фитопланктоном в зимние месяцы.

Одновременно с температурой изменяется величина падающей на поверхность моря солнечной радиации. В зимний период в результате адаптации водорослей к низкому уровню освещенности внутриклеточное содержание хлорофилла возрастает [13, 14], соответственно при расчете удельной на хлорофилл скорости потребления величина последней будет уменьшаться, без реального изменения интенсивности поглощения биомассой водорослей (выраженной в углероде). По имеющимся в литературе обобщенным оценкам [15] в культурах морских планктонных водорослей при изменении света в пределах значений, характерных для поверхностного слоя Черного моря в летний и зимний период, внутриклеточное отношение $C/X_{л}$ за счет процессов фотоадаптации увеличивается более чем в 4 – 5 раз. В Чёрном море аналогичный диапазон изменчивости отношения $C/X_{л}$ получен в летний период для природного фитопланктона, адаптированного к существованию в условиях ВКС (высокая интенсивность света) и в нижней части зоны фотосинтеза (лимитирующий свет) [16]. В среднем для зоны фотосинтеза, протяженность которой в летний период составляет 40 – 50 м, и при

глубине ВКС до 20 м, световые условия могут определять 2-х кратное увеличение отношения С/Хл, по сравнению с зимним периодом.

Помимо освещенности и температуры, отношение С/Хл в клетках водорослей может меняться в зависимости от условий минерального питания. В частности, дефицит азота в среде ведет к увеличению этого отношения [15]. Если исходить из более слабой обеспеченности поверхностных вод Чёрного моря азотом в период летней стратификации вод, то этот фактор также может вносить свой вклад в увеличение внутриклеточного отношения С/Хл фитопланктона летом, по сравнению с холодным периодом года.

Таким образом, установлено, что вариабельность интегральных скоростей потребления нитратов и аммония фитопланктоном во все сезоны более чем на 50 % определяется изменением интегрального содержания хлорофилла *a* в зоне фотосинтеза. На протяжении года величина удельного (на единицу хлорофилла) потребления нитратов и аммония фитопланктоном закономерно изменяется в соответствии с сезонной динамикой факторов среды (температура, свет, обеспеченность биогенными элементами). В диапазоне концентраций хлорофилла от 2 до 60 мг м⁻² величину удельного потребления (в среднем для зоны фотосинтеза) для каждого сезона можно принять константой. Закономерного изменения удельных скоростей потребления по пространству, в зависимости от содержания неорганических соединений азота в среде, в границах рассмотренных сезонов не получено. Это означает, что физиологический статус фитопланктона по акватории моря в пределах одного сезона в среднем величина постоянная, что соответствует выводам, сделанным ранее в [1]. Как было показано, даже в условиях жесткой температурной стратификации вод в летний период, содержание нитратов и аммония в поверхностных водах в среднем соответствует величине константы полунасыщения, рассчитанной по зависимостям, связывающим скорость потребления соединения фитопланктоном и его концентрацию в среде. Это означает, что скорости потребления достигают половины от максимально возможных величин. Таким образом, в летний период изменение условий минерального питания может определять не более чем двукратное изменение скоростей потребления неорганических соединений азота фитопланктоном по акватории Черного моря. Более высокая степень лимитирования скоростей потребления наблюдается редко, в условиях сильного истощения вод неорганическими соединениями азота, которое возникает в переходные сезоны – весной (апрель) и осенью (октябрь – ноябрь) на завершающих стадиях «цветения», заканчиваясь изменением видовой структуры фитопланктонного сообщества [7].

С учётом выше изложенного, значения удельных скоростей потребления, рассчитанные для отдельных сезонов, были экстраполированы на весь год и использованы для оценки суммарной скорости поглощения неорганического азота, а также его отдельных соединений фитопланктоном по спутниковым данным. В наших расчетах величину интегрального содержания хлорофилла в зоне фотосинтеза умножали на коэффициент, равный среднемесячному значению удельного потребления конкретного соединения в этом слое. Значения коэффициентов, рассчитанные по уравнениям линейной регрессии для соответствующих соединений (табл.1), использовали для

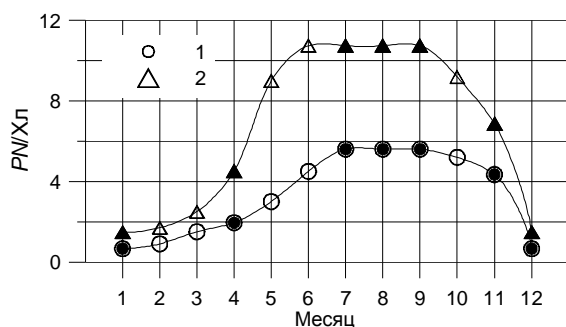
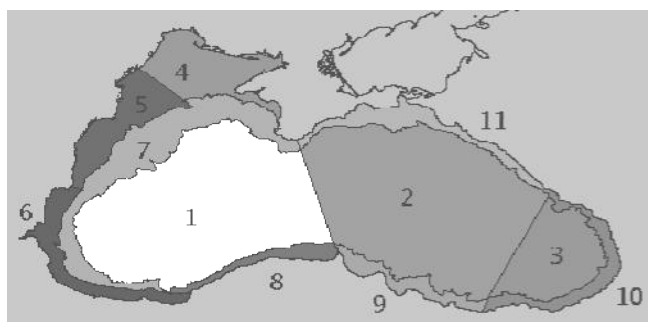


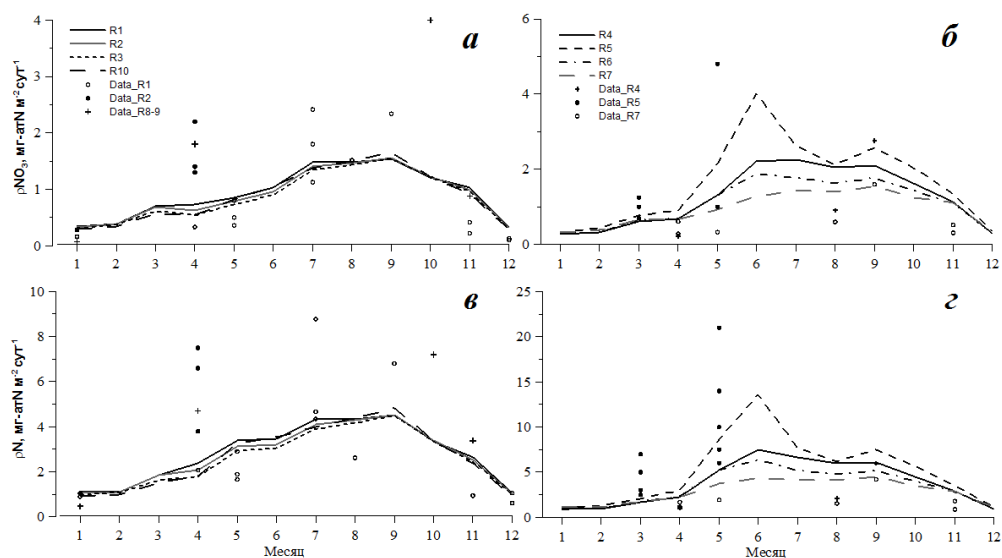
Рис. 4. Кривые годового хода удельных скоростей потребления нитратов (1) и аммония (2), ($\times 10^{-3}$ мг-атN·мг Хл⁻¹·ч⁻¹), построенные на основе коэффициентов уравнений линейной регрессии из табл.1 (темные значки) и экстраполяции на остальную часть года (светлые значки).

тех месяцев, когда выполнялись определения скоростей потребления (июль – сентябрь, ноябрь – январь, апрель). Для остальных месяцев значения выбирали на основе экстраполяции (рис.4). Пространственно-временную изменчивость потоков анализировали на основе суточных значений скоростей, выраженных в мг-атN·м⁻²·сут⁻¹.

С точки зрения механизмов, которые определяют формирование бюджета биогенных элементов в зоне фотосинтеза, акваторию Черного моря можно разделить на три области, которые принципиально отличаются по источнику поступления биогенных элементов. В глубоководной области моря (с глубинами более 200 м, рис.5, районы 1 – 3) регенерация биогенных элементов в водной толще, а также их поступление из зоны основного пикноклина в процессе вертикального водообмена, являются основными источниками поступления минеральных соединений для развития фитопланктона [17]. На северо-западном шельфе моря, большая часть питательных веществ поступает в воду с речным стоком, а также за счет процессов регенерации органического вещества в донных осадках. Но в отдельных случаях (например, в условиях сильной стратификации в придонном слое) регенерация биогенных элементов в водной толще также может играть существенную роль в поддержании роста фитопланктона [3]. Вклад каждого из этих источников в формировании бюджета биогенных элементов может варьировать в пределах трех выделенных районов шельфа (наиболее мелководная северная часть СЗЧ (4), приустьевая область Дуная (5) и мелководная часть западного шельфа Болгарии (6)), определяя особенности формирования сезонной и межгодовой динамики потоков биогенных элементов, в том числе и азота. Отличительной особенностью районов, расположенных в области свала глубин (рис.4, районы 7 – 10), является дополнительное поступление минеральных соединений в зону фотосинтеза за счет усиления процес-

Рис. 5. Условное деление акватории Чёрного моря на районы [9], в границах которых проводили осреднение.





Р и с . 6 . Рассчитанный по спутниковым данным среднееголетний сезонный ход скоростей потребления нитратов (*а, б*) и суммарного потребления нитратов и аммония (*в, з*) фитопланктоном в глубоководных районах Черного моря (районы 1 – 3, 10) (*а, в*); в районах северо-западного шельфа (районы 4 – 5) и прилегающей области свала глубин (район 7) (*б, з*). Точки соответствуют данным натурных наблюдений, которые были получены в соответствующих районах Черного моря в период с 1991 по 2001 гг.

сов вертикального водообмена в результате высокой динамической активности вод в струе Основного Черноморского Течения [3, 18, 19]. Дополнительным источником биогенных элементов в этих районах также могут быть береговой и речной стоки.

Пространственную изменчивость потоков потребления неорганических соединений азота в Черном море оценивали по среднееголетним значениям ($\overline{X_j}$) скоростей потребления нитратов и аммония в 10 выделенных районах (рис.5). Степень их внутригодовой изменчивости в пределах этих районов оценивали по величине среднеквадратических отклонений годового хода ($\sigma \overline{X_j}$).

Сравнение полученных величин (табл.2) показывает, что на большей части акватории моря среднееголетние оценки потоков практически совпадают, степень их внутригодовой изменчивости составляет около 55 %. Исключения составляют только воды северо-западного и западного шельфа. В придунайской области (район 5) оба рассматриваемых показателя ($\overline{X_j}$ и $\sigma \overline{X_j}$) примерно в два раза выше, чем в глубоководной части моря, а степень внутригодовой изменчивости потоков достигает 80 – 85 %. Величины постепенно уменьшаются по мере удаления от приустьевой области по направлению к северу (район 4) и западу (район 6). В области открытого шельфа и области свала глубин средние значения потоков и степень их внутригодовой вариабельности практически соответствует показателям, полученным в глубоководных районах моря.

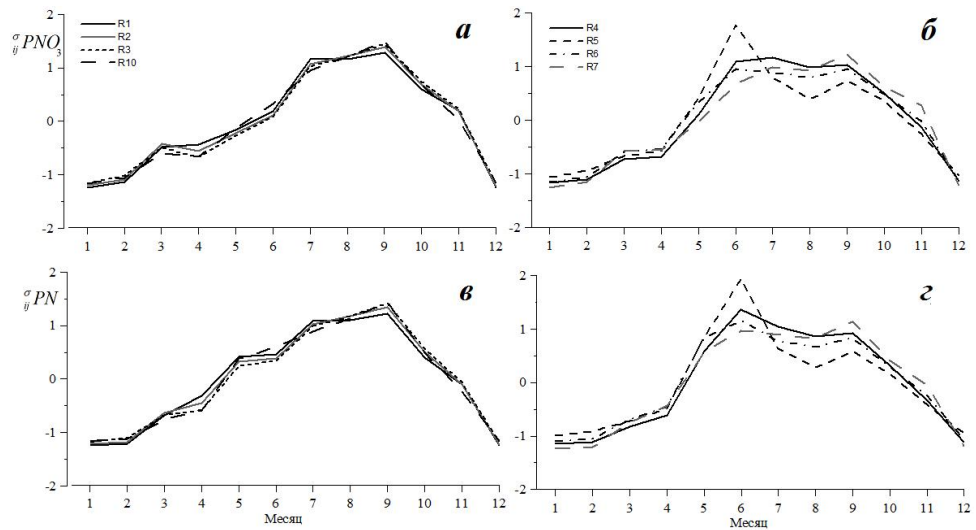
Т а б л и ц а 2. Среднемноголетние значения ($\text{мг-атN}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$) скоростей потребления нитратов (NO_3), аммония (NH_4) и их суммарного поглощения (ΣN) (\overline{X}_j), среднеквадратические отклонения годового хода ($\sigma\overline{X}_j$) и среднеквадратические отклонения аномалий этих величин относительно годового хода ($\sigma(\delta X_{ij})$) в отдельных районах Черного моря, рассчитанные по данным спутниковых наблюдений в период 1998 – 2012 гг.

рай- он	$\overline{\text{NO}_3}$ \overline{X}_j	NO_3 $\sigma\overline{X}_j$	NO_3 $\sigma(\delta X_{ij})$	$\overline{\text{NH}_4}$ \overline{X}_j	NH_4 $\sigma\overline{X}_j$	NH_4 $\sigma(\delta X_{ij})$	ΣN \overline{X}_j	ΣN $\sigma\overline{X}_j$	ΣN $\sigma(\delta X_{ij})$
1	0,93	0,48	0,07	1,87	0,93	0,15	2,80	1,39	0,23
2	0,89	0,47	0,07	1,80	0,90	0,13	2,69	1,35	0,20
3	0,85	0,47	0,05	1,72	0,90	0,10	2,57	1,35	0,15
8 – 9	0,85	0,48	0,06	1,72	0,93	0,11	2,57	1,39	0,17
10	0,88	0,51	0,07	1,78	1,01	0,14	2,66	1,51	0,21
11	0,84	0,48	0,06	1,70	0,93	0,11	2,55	1,40	0,17
5	1,64	1,29	0,21	3,47	3,04	0,48	5,11	4,30	0,70
4	1,24	0,88	0,19	2,55	1,87	0,41	3,79	2,73	0,60
6	1,09	0,77	0,16	2,27	1,72	0,35	3,36	2,47	0,52
7	0,94	0,49	0,07	1,92	1,00	0,14	2,87	1,46	0,20

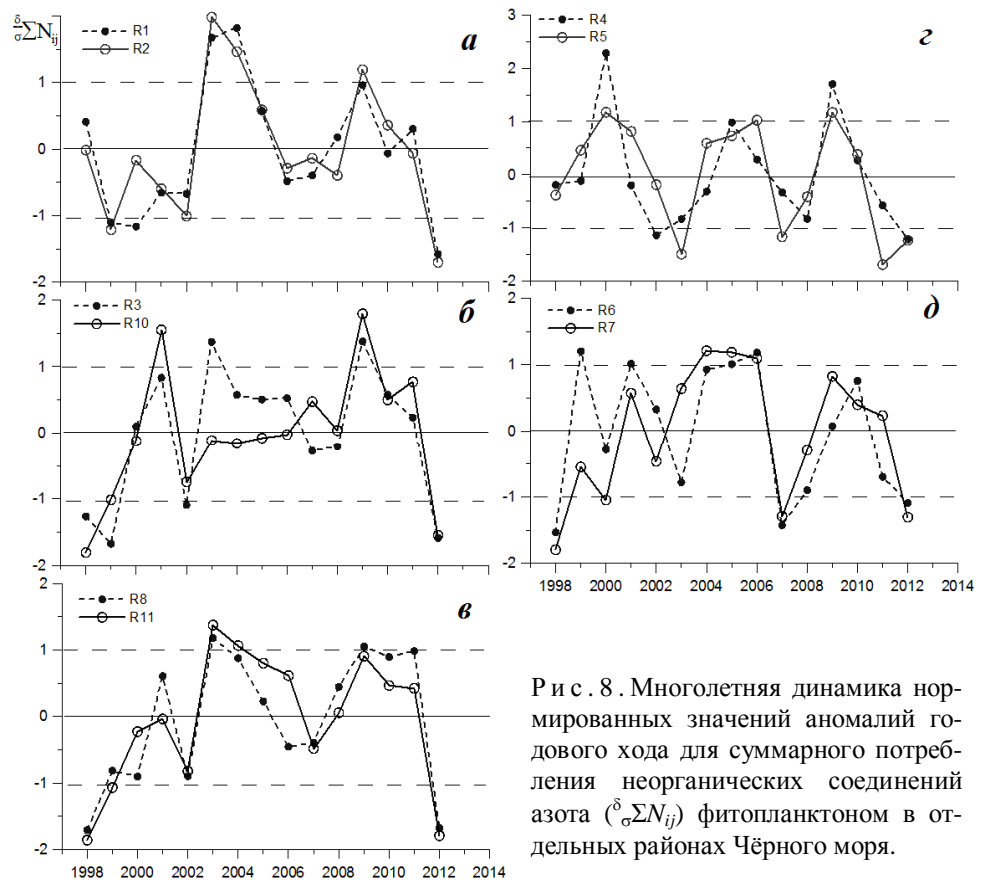
Сравнение характера внутригодовой изменчивости параметров, характеризующих потребление неорганических соединений азота фитопланктоном в выделенных районах, указывает на принципиальное сходство сезонной динамики скоростей поглощения в глубоководной области моря. Для примера на рис.6 приведены кривые сезонного хода потребления нитратов (рис.6, а) и суммарного потребления нитратов и аммония (рис.6, в) в районах 1 – 3 и 10. Сезонный ход этих параметров, рассчитанный для 8 – 9-ого и 11-ого районов, абсолютно идентичен ходу, представленному на рис.6. Кривая имеет куполообразную форму, с минимумом потребления в зимние месяцы и продолжительным максимумом в теплый период года (с июля по сентябрь).

Диапазон вариабельности среднемесячных нормированных значений параметров в течение года достигает более 2σ (рис.7, а, в). В шельфовой зоне и прилегающей области свала глубин в северо-западной части моря (рис.6, б, г) минимальное потребление нитратов и аммония фитопланктоном также наблюдается зимой, тогда как максимум достигается уже в июне месяце. По характеру сезонного хода особо выделяется район 5, расположенный непосредственно в приустьевой области Дуная. Он отличается более выраженным июньским пиком потребления, в котором скорости поглощения неорганических соединений азота в среднем в два раза выше, чем в июле – сентябре. В нормированных значениях разница составляет больше 1σ (рис.7, б, г).

Сравнение рассчитанных среднемесячных значений скоростей потоков с данными натурных определений скоростей потребления нитратов и аммония фитопланктоном (собственными и литературными) показывает совпадение диапазонов вариабельности рассматриваемых величин (рис.6) и среднемесячных оценок в пределах выделенных районов. На рис.6, б приведены



Р и с. 7. Нормированный сезонный ход аномалий скоростей потребления нитратов $\sigma_{ij}PNO_3$ (а, б) и суммарного потребления нитратов и аммония $\sigma_{ij}PN$ (в, г) фитопланктоном в глубоководных районах Черного моря (районы 1 – 3, 10) (а, в); в районах северо-западного шельфа (районы 4 – 5) и прилегающей области свала глубин (район 7) (б, г).



Р и с. 8. Многолетняя динамика нормированных значений аномалий годового хода для суммарного потребления неорганических соединений азота ($\delta \Sigma N_{ij}$) фитопланктоном в отдельных районах Чёрного моря.

данные определений скоростей потребления нитратов и аммония, которые были получены в зимний и весенний периоды 1997 г. в приустьевой области Дуная, в зоне смешения речных и морских вод [20]. В нашей работе при расчетах среднемесячных значений удельного потребления не использовались данные, полученные в гиперэвтрофных водах, к которым можно отнести придунайскую область, особенно в период половодья. Поэтому вопрос возможности экстраполяции предлагаемых коэффициентов на районы, с принципиально отличными гидрохимическими условиями, является спорным. Однако сопоставление среднемноголетних среднемесячных значений с данными натурных наблюдений показывает их хорошее совпадение, особенно по величине суммарного потока (рис.6, з). К сожалению, в [20] непосредственно не представлены величины удельных, на единицу хлорофилла, скоростей потребления. Но на основе приводимых в работе данных можно рассчитать, что величины этого показателя в среднем для всех станций очень близки к значениям, рассчитанных нами для открытых районов Черного моря в зимний и летний сезоны.

Таким образом, экстраполяция коэффициентов, полученных для глубоководной области, на прибрежные районы моря в первом приближении вполне возможна. Однако вопрос оценки вклада нитратов в суммарное потребление неорганических соединений азота требует дополнительного уточнения, т.к. в зоне влияния речного стока (в диапазоне солености 5 – 10 ‰) доля нитратов в минеральном питании фитопланктона, особенно в период половодья, может достигать 100 %. С другой стороны, разделение потоков азота по основным соединениям, необходимое для оценки доли «новой» продукции в пелагических районах, в приустьевой области не является актуальным, так как оба соединения (и нитраты и аммоний) поступают из внешнего, по отношению к сообществу, источника. И, по сути, практически вся создаваемая здесь продукция должна рассматриваться как «новая».

Межгодовая изменчивость потоков неорганических соединений азота в Черном море оценивалась по аномалиям скоростей потребления нитратов и аммония относительно их годового хода в отдельных районах моря (δX_{ij} , формула (1)). Величину стандартного отклонения по осредненным для каждого района рядам (δX_{ij}) использовали в качестве меры межгодовой вариативности рассматриваемых параметров в период с 1998 по 2012 гг. (табл.1, $\sigma(\delta X_{ij})$). Видно, что по степени межгодовой изменчивости потоков выделяются только районы мелководного северо-западного шельфа моря, где величина этого показателя в среднем в три раза выше, чем на остальной акватории моря. Величины $\sigma(\delta X_{ij})$ варьируют между районами с той же закономерностью, что и показатели внутригодовой изменчивости ($\overline{\sigma X_j}$). При этом на всей акватории моря уровень сезонной изменчивости скоростей потребления неорганических соединений азота существенно выше уровня их межгодовой вариативности. На рис.8 временной ход аномалий $\delta \Sigma N_{ij}$ представлен в виде нормированных на величину $\sigma(\delta \Sigma N_{ij})$ значений ($\delta \Sigma N_{ij}$), что позволяет оценить статистическую значимость полученных экстремумов и достоверно сопоставлять характер межгодовой изменчивости в районах с разным уровнем продуктивности. Отметим, что для каждого соединения азота (X) в отдельности временной ход нормированных значений $\delta \Sigma X_{ij}$ вы-

глядят абсолютно идентично кривым, построенным по $\delta_{\sigma} \Sigma N_{ij}$.

Полученные для различных районов моря временные ряды $\delta_{\sigma} \Sigma X_{ij}$ были проанализированы с точки зрения совпадения статистически значимых экстремумов (отклонение параметра от среднееголетнего значения $>1\sigma$) межгодовой изменчивости исследуемого параметра. На рис.8 временные ряды $\delta_{\sigma} \Sigma X_{ij}$, близкие по характеру межгодовой динамики потоков, сгруппированы попарно. Выделены: центральная глубоководная область моря – районы 1 и 2 (рис.8, а), юго-восточная часть моря – районы 3 – 10 (рис.8, б), прибрежные воды вдоль Анатолийского побережья и восточного побережья Крыма – районы 8 – 9 и 11 (рис.8, в), мелководная часть северо-западного шельфа – районы 4 и 5 (рис.8, г), а также мелководный западный шельф и прилегающая область открытого шельфа и свала глубин – районы 6 и 7 (рис.8, д). Можно предполагать, что однотипный характер межгодовой динамики потоков в этих пяти областях определяется идентичностью процессов, контролирующих первично-продукционный синтез, и прежде всего, механизмов поступления биогенных элементов в зону фотосинтеза, которые обсуждались в предыдущем разделе.

Как видно на рис.8, отличия между районами проявляются только в период 1998 – 2006 гг., а начиная с 2007 г. характер межгодовой изменчивости аномалий годового хода на всей акватории моря совпадает. Отличительной особенностью последнего периода можно считать максимальные величины аномалий в 2009 г. и минимальные – в 2012 г. Минимальный уровень потребления практически на всей акватории моря отмечался и в 2002 г., за исключением районов, прилегающих к западному побережью моря (районы 5 – 7), где величины аномалий приближались к среднееголетним значениям. Период 2003 – 2004 гг. характеризовался высокими значениями потоков на значительной части акватории моря (районы 1 – 3, 8). В приустьевой области Дуная и в водах, прилегающих к западному побережью моря (районы 5 – 7), в 2003 г., напротив, наблюдался минимум уровня потребления, тогда как его максимум приходился на следующие 2 – 3 года. На протяжении всего исследуемого периода (1998 – 2012 гг.) значимых трендов не по одному из рассмотренных рядов не получено.

Для оценки диапазона variability потоков неорганических соединений азота через фитопланктон в Черном море было рассчитано годовое потребление в годы, соответствующие экстремально низкому (2002, 2012 гг.) и высокому (2003, 2004, 2009 гг.) уровню потребления, как по отдельным районам моря, так и для всей его акватории в целом. Результаты расчетов, выполненных с учетом сезонной динамики потребления и площади выделенных районов моря, представлены в табл.3. В среднем потребления неорганических соединений азота фитопланктоном в Черном море за период 1998 – 2012 гг. составил $(6,3 \pm 0,4) \times 10^6$ тN в год. Согласно выполненным ранее расчетам [17] годовое поступление неорганических соединений азота в зону фотосинтеза за счет восходящего потока нитратов и регенерации аммония в водной толще составляет $\sim 5,4 \times 10^6$ тN в год. С учетом поступления неорганического азота с речным стоком (которое по разным источникам [21] в последние десятилетия оценивается в $(0,2 - 0,6) \times 10^6$ тN в год), а также поступления связанного азота в море из атмосферы $((0,2 - 0,3) \times 10^6$ тN в год),

Т а б л и ц а 3. Сравнение годовых потоков неорганических соединений азота через фитопланктон в Черном море в годы с экстремально высокими (2003, 2004, 2009 гг.) и низкими (2002, 2012 гг.) значениями аномалий годового хода потоков (для всего моря в целом и для глубоководной его глубоководной области (районы 1 – 3) и мелководного северо-западного шельфа (районы 4 – 5) отдельно).

год	район	NO ₃ (×10 ⁶ т в год)	NH ₄ (×10 ⁶ т в год)	ΣN (×10 ⁶ т в год)	% ΣN
2003	все море	2,2	4,5	6,7	100
	р-н 1 – 3	1,4	2,9	4,3	13
	р-н 4 – 5	0,3	0,6	0,9	63
2004	все море	2,3	4,6	6,9	100
	р-н 1 – 3	1,4	2,8	4,1	15
	р-н 4 – 5	0,3	0,7	1,1	60
2009	все море	2,3	4,7	6,9	100
	р-н 1 – 3	1,3	2,7	4,0	18
	р-н 4 – 5	0,4	0,9	1,3	58
2002	все море	2,0	4,0	5,9	100
	р-н 1 – 3	1,1	2,3	3,5	16
	р-н 4 – 5	0,3	0,6	0,9	58
2012	все море	1,8	3,6	5,5	100
	р-н 1 – 3	1,1	2,1	3,2	16
	р-н 4 – 5	0,3	0,6	0,9	59

поступление и потребление неорганических соединений азота в зоне фотосинтеза в Черное море сбалансировано. Разница между величиной потока в годы с экстремально высоким и низким уровнем потребления в расчете на всю акваторию моря составила порядка $(1,0 - 1,4) \times 10^6$ тN в год или около 20 % от среднееголетних оценок. Для мелководного северо-западного шельфа максимальная разница потоков может достигать 4×10^6 тN в год, а в расчете только на придунайский район – около 2×10^6 тN в год.

Таким образом, результаты расчетов, выполненные на основе зависимостей, полученных для глубоководных районов моря, дают непротиворечивые оценки потоков неорганических соединений в Черном море в целом. Однако в дальнейших исследованиях необходимо учесть возможные источники ошибок. Во-первых, в текущей версии расчетов для всей акватории моря закладывается постоянное f -отношение, тогда как его величина может меняться с изменением гидрохимических условий в зоне фотосинтеза. Существуют экспериментально полученные зависимости, связывающие величину f -отношения и интегральное содержание нитратов в зоне фотосинтеза в Черном море [3]. Аналогичные зависимости используются в других районах Мирового Океана для оценки величин «новой» продукции по спутниковым данным [22]. Однако в Черном море распределение нитратов в поверхностном слое вод достаточно однородно [1], и на настоящий момент способов оценки содержания нитратов по спутниковым данным в его водах не существует. К общим закономерностям, которые могут быть использованы для дальнейшего развития алгоритма расчета потоков азота в Черном

море, можно отнести увеличение содержания минерального азота в районах, находящихся в зоне влияния речного стока, а также увеличение восходящего потока нитратов в районах с высокой динамической активностью вод (например, в зоне влияния ОЧТ). Также требуют уточнения оценки скоростей потребления нитратов в зимний период и их экстраполяция на период весеннего «цветения» фитопланктона; несоответствие величин восходящего потока нитратов и потока этого соединения через фитопланктон в глубоководных районах Черного моря в летний период.

Выводы:

– в первом приближении для всей акватории Черного моря среднемесячные значения удельных (в расчете на хлорофилл) скоростей потребления нитратов и аммония фитопланктоном в зоне фотосинтеза могут быть приняты константой;

– выявленные закономерности внутригодовой изменчивости величин удельного потребления позволяют обосновано использовать их среднемесячные значения для определения скоростей потоков нитратов и аммония в Черном море по данным об интегральном содержании хлорофилла *a* в зоне фотосинтеза, рассчитанном на основе спутниковых наблюдений;

– анализ пространственной и временной динамики потоков неорганических соединений азота, рассчитанных по спутниковым данным за период с 1998 по 2012 гг., показал, что на большей части акватории моря средне-многолетние оценки потоков практически совпадают, а степень их внутригодовой изменчивости составляет около 50 %. Исключение составляют только воды северо-западного и западного шельфа. Максимально отличаются воды придунайской области, где средне-многолетние значения потоков в два раза выше, чем в глубоководной части моря, а степень их внутригодовой изменчивости достигает 70 – 75 %;

– сезонная динамика потребления неорганических соединений азота фитопланктоном идентична для всей глубоководной области моря, включая районы открытого шельфа и область свала глубин. Она характеризуется минимальными значениями потоков в зимние месяцы и продолжительным летним максимумом потребления с июня по сентябрь; пик потребления, совпадающий с периодом максимального речного стока, четко прослеживается только в придунайской области;

– на всей акватории моря степень сезонной изменчивости скоростей потребления неорганических соединений азота существенно выше степени их межгодовой вариабельности;

– поток потребления неорганических соединений азота фитопланктоном в Черном море в среднем за период 1998 – 2012 гг. составил $(6,3 \pm 0,4) \times 10^6$ тN в год. Данная величина совпадает с полученными ранее оценками потоков поступления неорганических соединений азота в зону фотосинтеза за счет процессов вертикального водообмена, их регенерации в водной толще, речного и берегового стока, а также атмосферных осадков.

Благодарности. Авторы благодарят группу NASA/GSFC/OBPG за обработку и предоставление спутниковых данных. Работа осуществлялась при частичной поддержке РФФИ (гранты 14-45-01595 р_юг_a и 14-45-01594

p_юг_a) и международных проектов MyOcean2, DEVOTES и PERSEUS 7-ой рамочной программы Европейского союза.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Кривенко О.В.* Содержание и потребление неорганических соединений азота в Чёрном море // Морской экологический журнал.– 2008.– 8(4).– С.13-26.
2. *McCarthy J.J., Yilmaz A., Coban-Yildiz Y., Nevins J.L.* Nitrogen cycling in the offshore waters of the Black Sea // Est. Coast. and Shelf Science.– 2007.– 74.– P.493-514.
3. *Кривенко О.В.* Динамика потребления неорганических соединений азота микропланктоном в Черном море / Автореф. дис. ... канд. биол. наук.– Севастополь: Ин-т биологии южных наук НАН Украины, 2005.– 20 с.
4. *Holm-Hansen O., Lorenzen C.J., Holmes R.W., Strickland J.D.H.* Fluorometric determination of chlorophyll // J Cons. Inst. Explor. Mer.– 1965.– № 30.– P.3-15.
5. *Юнев О.А., Берсенева Г.П.* Флюориметрический метод определения концентрации хлорофилла *a* и феофитина *a* в фитопланктоне// Гидробиологический журнал.– 1986.– 22(2).– С.102-108.
6. *Суслин В.В., Чурилова Т.Я., Сосик Х.М.* Региональный алгоритм расчета концентрации хлорофилла *a* в Черном море по спутниковым данным SeaWiFS // Морской экологический журнал.– 2008.– 8(2).– С.24-42.
7. *Суслин В.В., Чурилова Т.Я., Джулай А., Мончева С., Слабакова В., Кривенко О., Ефимова Т., Салюк П.* Региональный алгоритм восстановления концентрации хлорофилла *a* и коэффициента поглощения света неживым органическим веществом на длине волны 490 нм в Черном море для спектральных каналов цветковых сканеров MODIS и MERIS // Экологическая безопасность прибрежных и шельфовых зон и комплексное использование ресурсов шельфа.– Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2014.– настоящий выпуск.
8. *Финенко З.З., Чурилова Т.Я., Сосик Х.М.* Вертикальное распределение фотосинтетических характеристик в Черном море // Океанология.– 2004.– 44(2).– С.222-237.
9. *Финенко З.З., Суслин В.В., Чурилова Т.Я.* Региональная модель для расчета первичной продукции Черного моря с использованием данных спутникового сканера цвета SeaWiFS // Морской экологический журнал.– 2009.– 9(1).– С.81-106.
10. *Кривенко О.В.* Основные закономерности формирования "новой" и регенерационной продукции в Черном море // Морской экологический журнал.– 2006.– № 6.– С.29-43.
11. *Иванов В.А., Белокопытов В.Н.* Океанография Черного моря.– Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011.– 212 с.
12. *Eppley R.W.* Temperature and phytoplankton growth in the sea // Fish.Bull. U.S.– 1972.– 70.– P.1063-1085.
13. *Берсенева Г.П., Чурилова Т.Я., Георгиева Л.В.* Сезонная изменчивость хлорофилла и биомассы фитопланктона в западной части Черного моря // Океанология.– 2004.– 44(3).– С.389-398.
14. *Чурилова Т.Я., Финенко З.З., Акимов А.И.* Пигменты микроводорослей / Микроводоросли Черного моря: проблемы сохранения биоразнообразия и биотехнологического использования.– Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2008.– С.301-319.
15. *Behrenfeld M.J., Boss E.S., Siegel D.A., Shea D.M.* Carbon-based ocean productivity and phytoplankton physiology from space // Global Biogeochem. Cycles.– 2005.– P.GB1006.

16. *Finenko Z.Z., Churilova T.Ya., Lee R.I.* Dynamics of the vertical distributions of chlorophyll and phytoplankton biomass in the Black Sea // *Oceanology.*– 2005.– 45(1).– P.S112-S126.
17. *Кривенко О.В., Пархоменко А.В.* Восходящий и регенерационный потоки неорганических соединений азота и фосфора в глубоководной области Чёрного моря // *Журнал общей биологии.*– 2014.– 75(4).– С.320-335.
18. *Зацепин А.Г., Голенко Н.Н., Корж А.О., Кременецкий В.В.* Влияние динамики течений на гидрофизическую структуру вод и вертикальный обмен в деятельном слое Черного моря // *Океанология.*– 2007.– 47(3).– С.327-339.
19. *Дебольская Е.И., Якушев Е.В., Кузнецов И.С.* Оценка характеристик вертикального турбулентного обмена в верхнем 200-м слое Черного моря // *Океанология.*– 2007.– 47(4).– С.513-519.
20. *Ragueneau O., Lancelot C., Egorov V., Vervlimmeren J., Cociasu A., De'iat G., Krastev A., Daoud N., Rousseau V., Popovitchev V., Brion N., Popa L., Cauwet G.* Biogeochemical Transformations of Inorganic Nutrients in the Mixing Zone between the Danube River and the North-western Black Sea // *Estuar. Coast. and Shelf Science.*– 2002.– 54.– P.321-336.
21. *Oguz T., Velikova V., Cociasu A., Korchenko A.* The state of eutrophication / State of the Environment of the Black Sea (2001 – 2006/7) / Ed. by T.Oguz. Publ. of the Comm. on the Protection of the Black Sea against Pollution (BSC).– Istanbul, 2008.– P.83-112.
22. *Dugdale R.C., Davis C.O., Wilkerson F.P.* Assessment of new production at the upwelling center at Point Conception. California, using nitrate estimated from remotely sensed sea surface temperature // *J. Geophys. Res. Oceans.*– 1997.– 102.– P.8573-8585.

Матеріал поступив в редакцію 18.11.2014 г.

АНОТАЦІЯ На основі узагальнення власних і літературних даних розраховані пара-метри рівнянь, що характеризують зміну швидкостей споживання нітратів і амонію фітопланктоном в Чорному морі в залежності від вмісту хлорофілу а в зоні фотосинтезу фітопланктоном. Встановлено закономірності внутрігодо-вої динаміки питомого споживання неорганічних сполук азоту. Дано обґрунтування алгоритму і виконані розрахунки швидкостей споживання нітратів і амонію в Чорному морі, використовуючи величину інтегрального змісту хлорофіл-ла а в зоні фотосинтезу, що розраховується за даними супутникових спостережень. Дана оцінка просторової, сезонної і міжрічної мінливості потоків неорганічних сполук азоту в Чорному морі в період з 1998 по 2012 рр.

ABSTRACT Based on analysis of experimental data set regression coefficient in the relationships between nitrate and ammonium uptake rates by phytoplankton and integrated content of chlorophyll *a* in the euphotic zone have been evaluated. Regularities of seasonal dynamics of the specific uptake rates have been revealed. Algorithm of assessment of nitrate and ammonium uptake rates by phytoplankton in the Black Sea using remotely-sensed chlorophyll *a* concentration in the euphotic layer was justified and the rates have been calculated. Spatial, seasonal and interannual variability of fluxes of inorganic nitrogen in the upper illuminated layer of the Black Sea are described from 1998 till 2012.