

УДК 581.526.325

**Косвенная оценка продуктивности вод
по содержанию хлорофилла***Н. В. Мордасова*

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ФГУП «ВНИРО»), г. Москва)
e-mail: marecol@vniro.ru

Обобщены литературные и данные автора распределения хлорофилла «а» в различных районах Мирового океана и морях РФ для оценки продуктивности вод. Зоны, где в период вегетации фитопланктона средневзвешенная концентрация хлорофилла в фотическом слое превышает 1 мг/м^3 , можно отнести к высокопродуктивным. Это прибрежные воды умеренных и низких широт океанов, где происходит подъём глубинных вод, антарктические циркумполярные воды между $50\text{--}70^\circ$ ю.ш., а также шельфовые, прибрежные воды, зоны апвеллингов у островов, мысов и подводных возвышенностей, фронтальные и градиентные зоны морей РФ, исследованные во время экспедиций ВНИРО: Каспийское море; прибрежная юго-западная часть Чёрного моря; Берингово; Охотское и Белое моря.

Ключевые слова: продуктивность вод, хлорофилл «а», фитопланктон, океаны, моря РФ, Каспийское море, Чёрное море, Берингово море, Охотское море, Белое море, прибрежные зоны, фронтальные и градиентные зоны.

ВВЕДЕНИЕ

Основным продуцентом органического вещества в морях, океанах и других водоёмах является фитопланктон. Сложное химическое соединение хлорофилл, входящий в состав клеток фитопланктона, — основной аппарат, обеспечивающий процесс фотосинтеза. В природе в клетках растительных организмов встречается несколько разновидностей хлорофилла: высшие растения содержат хлорофиллы «а» и «b», а низшие — водоросли — ещё и хлорофиллы «c» и «d». По современным представлениям о механизме биохимического синтеза для его осуществления обязателен лишь хло-

рофилл «а», участие других форм хлорофилла и растительных пигментов сводится к поглощению энергии света и передаче её той молекулярной системе основных реакций фотосинтеза, в которых необходимо участие хлорофилла «а» [Рабинович, Говинджи, 1967].

Содержание хлорофилла «а» в морском фитопланктоне служит важной характеристикой оценки первичной биопродуктивности вод: существует закономерная связь между его количеством и величиной продукции фитопланктона [Карл, 1966; Steeman-Nielsen, 1959], а также возможность расчёта продукции по известным концентрациям хлорофилла «а» и освещён-

сти на соответствующих горизонтах [Ryther, Yentsch, 1957]. Рядом авторов отмечается прямая пропорциональная зависимость между хлорофиллом «а» и величиной первичной продукции [Кобленц-Мишке, Ведерников, 1977]. Первичная продукция, образуемая фитопланктоном в процессе фотосинтеза, обуславливает развитие остального живого мира морей.

Цель данной работы — показать, что на основе данных по содержанию хлорофилла «а» можно прямо или косвенно охарактеризовать продуктивность вод Мирового океана, а также морей и других водоёмов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования содержания хлорофилла в морской воде с использованием батометрических проб были начаты в середине 50-х гг. XX в. Для определения хлорофилла использовались оптические методы измерения характеристик, связанных с концентрацией пигментов. Первоначально измерения велись колориметрическим методом [Harvey, 1934], а затем были применены методы спектрофотометрического и фотометрического анализов [Grey, 1958; Richards, Thompson, 1952].

Несколько позже рядом авторов были уточнены уравнения для расчёта, обобщены существующие методические исследования и выработан стандартный метод определения хлорофиллов «а», «b», «с» и каротиноидов [Современные методы..., 1983; SCOR-UNESCO, 1966].

В 60–70-х гг. XX в. широкое распространение получил флуоресцентный метод определения хлорофилла и продукта его распада — феофитина в морской воде как в живых клетках *in vivo*, так и в ацетоновых экстрактах. Метод основывался на измерении интенсивности флуоресценции хлорофилла в красной области спектра [Holm-Hansen et al., 1965; Lorenzen, 1966, 1967; Yentch, Menzel, 1963].

Наиболее распространённым методом определения хлорофилла «а» в морской воде является спектрофотометрический метод с экстрагированием пигментов, а для малопродуктивных вод применяется флуоресцентный метод как более чувствительный.

Во второй половине XX в. стали широко использовать зондирующую аппаратуру, по-

зволяющую регистрировать флуоресценцию хлорофилла «а» живых клеток *in vivo* для получения картины распределения фитопланктона в водной толще и детального анализа слоёв его максимального скопления [Карабашев, Соловьёв, 1973; Lorenzen, 1965; Strickland, 1968].

В конце 90-х гг. прошлого столетия стали производиться измерения концентрации хлорофилла «а» в океанах и морях из космоса. Это дало возможность производить мониторинг поверхности океана при условии отсутствия плотной атмосферной облачности и льда. В силу своей доступности, оперативности, достаточно подробному пространственно-временному разрешению спутниковая информация может существенно дополнять данные, полученные традиционными контактными методами. Однако этот метод не отражает истинного суммарного содержания хлорофилла в слое фотосинтеза, поскольку его максимум, превышающий его количество у поверхности в несколько раз, может залегать на значительной глубине (до 50–70 м), о чём будет сказано ниже.

Во время экспедиции ВНИРО в январе-марте 1985 г. на НПС «Академик Книпович» в юго-западной части Атлантического океана были выполнены исследования возможности определения содержания хлорофилла «а» флуоресцентным методом с помощью погружаемого флуориметра «Акватрака». Было установлено, что данные, полученные при помощи погружаемого флуориметра, имеют прямую пропорциональную зависимость с интенсивностью флуоресценции до величин порядка 2 мг/м^3 , при более высоких его концентрациях сказывается эффект «экранирования» и флуориметр резко занижает истинные величины [Мордасова и др., 1987].

При интенсивном перемешивании вод, как например в прибрежных водах, поверхностная концентрация хлорофилла отражает его средневзвешенное содержание в слое, в глубоководных зонах в зависимости от сезона и географического положения, максимум хлорофилла может проследиваться как на поверхности, так и на отдельных горизонтах от 10–20 до 50–70 м, в отдельных случаях превышая его количество у поверхности в 8–10 раз. Поэтому для

характеристики продуктивности вод необходимо использовать или средневзвешенное его содержание в фотическом слое, или суммарное.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На распределение фитопланктона в океане, а следовательно, и хлорофилла, оказывают влияние ряд факторов, таких как освещённость, концентрация биогенных элементов, плотностная стратификация и др. Интенсивность фотосинтеза связана с рядом условий, определяющих проникновение света, падающего на поверхность океана, облачности, прозрачности воздуха, угла падения солнечных лучей на поверхность водоёма, прозрачности воды и т.д. В океане главная роль в обогащении биогенами принадлежит глубинным водам, поступающим в верхние слои океана в результате вертикальной конвекции водных масс и апвеллинга, связанного со сгонными ветрами, дивергенциями течений, центрами циклонических вихрей, подводными возвышенностями.

Влияние стратификации на интенсивность развития фитопланктона неоднозначно [Семина, 1957, 1977]. В умеренных и холодных водах, где существуют сезонные колебания температуры, временно возникающая стратификация в период интенсивного прогрева вод оказывает положительное влияние на развитие фитопланктона и продуктивность фотосинтеза. В этих условиях стратификация задерживает погружение клеток фитопланктона под действием силы тяжести за нижнюю границу эвфотической зоны. Зимнее охлаждение вод уменьшает стратификацию и способствует

снабжению фотической зоны биогенными элементами.

В тропической зоне океана, где почти отсутствуют сезонные колебания температуры, относительно устойчивая стратификация водных масс в пределах зоны фотосинтеза препятствует поступлению биогенов из глубинных слоев в верхние освещённые. Несмотря на обилие света и тепла она относится к самым малопродуктивным районам Мирового океана.

В **Тихом океане** одним из наиболее продуктивных районов является прибрежная зона у берегов Южной Америки, в частности у берегов Перу и Чили. Высокую продуктивность вод здесь обеспечивает интенсивный подъём глубинных вод, поступающих из приантарктических районов, богатых биогенными элементами, в эвфотическую зону. Этот подъём вызван сгоном верхних слоёв прибрежной ветви Перуанского течения юго-восточными пассатами.

По результатам экспедиции ВНИРО на НПС «Профессор Месяцев» в августе-сентябре 1972 г., т.е. зимой южного полушария, содержание хлорофилла на поверхности у побережья Перу изменялось в широких пределах — от 0 до 11,3 мг/м³, в среднем — 1,50 мг/м³ [Мордасова, 1974]. Наибольшие его количества встречались в прибрежной зоне с максимумом не у самого берега, в зоне наиболее интенсивного подъёма вод, а на некотором расстоянии от него (5–10 миль), где ослабляется вертикальное движение вод и устанавливается стратификация (рис. 1).

Сезонные изменения в тропической зоне у берегов Перу были выражены только на при-

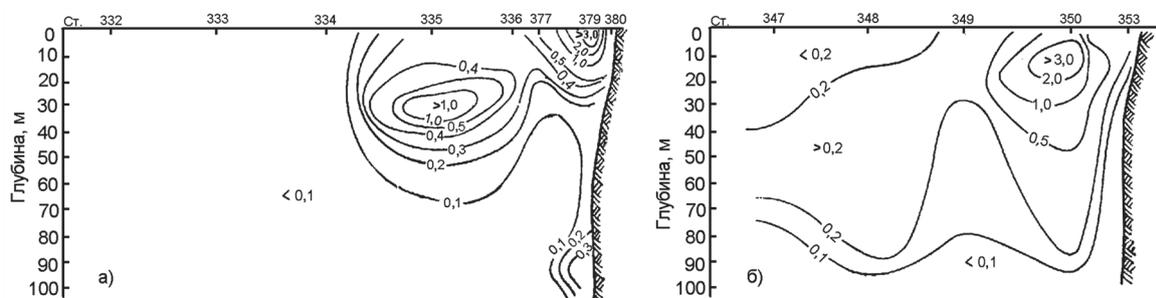


Рис. 1. Распределение хлорофилла «а» в юго-восточной части Тихого океана у берегов Перу в октябре-ноябре 1972 г. (в мг/м³) на разрезах:

а) — у Капо-Бланко (вдоль 4° ю.ш.); б) — у Чимботе (вдоль 9° ю.ш.)

брежных станциях (глубина менее 300 м), где в октябре-декабре, т.е. весной и в начале лета, содержание хлорофилла возрастает в среднем в 2–3 раза. Одновременно изменяется положение слоя его максимума: если зимой максимум отмечен у поверхности или на глубине 10–20 м, то весной по мере использования биогенных элементов он заглубляется до 20–50 м.

Высокой продуктивностью характеризуются также прибрежные районы Чили и Эквадора [Ведерников, Стародубцев, 1971].

Индийский океан. Экспедицией ВНИРО на НПС «Профессор Месяцев» в июле–ноябре 1977 г. были проведены комплексные океанографические работы, включая анализ содержания хлорофилла, у Африканского континента и в районе Маскаренского хребта [Мордасова, 1980а].

У побережья Кении и Танзании в июле, т.е. зимой южного полушария, гидрометеобстановка и отсутствие стратификации вод препятствовали интенсивному фотосинтезу фитопланктона. Содержание хлорофилла «а» на поверхности у берегов Кении в бухте Унгама (залив Формоза) составляло в среднем $0,40 \text{ мг/м}^3$, у берегов Танзании в районе островов Пемба и Занзибар — $0,50 \text{ мг/м}^3$. Ярко выраженного слоя максимума хлорофилла не наблюдалось.

У Сейшельских и Амирантских островов в сентябре-ноябре 1977 г. была ярко выражена стратификация вод (рис. 2).

Эти острова расположены в зоне экваториальной дивергенции, где наблюдается интенсивный подъём вод, богатых биогенными элементами, что в сочетании с чётко выраженной стратификацией вод создаёт условия, благоприятные для развития фитопланктона. Содержание хлорофилла здесь изменялось в широких пределах; на поверхности — от $0,07$ до $1,70 \text{ мг/м}^3$ (в среднем $0,41 \text{ мг/м}^3$). Большое количество фитопланктона скапливалось над слоем скачка плотности на глубине 20–30 м, где содержание хлорофилла в 8–10 раз превышало его концентрацию на поверхности.

В юго-восточной части Индийского океана во время экспедиции на РТМС «Звезда Черноморья» в феврале-марте 1983 г. были выполнены океанологические и гидробиологические работы на четырёх меридиональных разрезах по $147, 135, 120$ и 109° в.д. (примерно от 20 до 70° ю.ш.). В этом районе наличие фронтальных зон умеренных широт, а также зоны Антарктического Циркумполярного течения, расположенной между Субтропической конвергенцией и Полярным фронтом, зоны Антарктической дивергенции может способствовать образованию районов повышенной продуктивности. Исследованиями были охвачены тропическая, субтропическая, субантарктическая и антарктическая водные массы. В период исследований практически все типы вод характеризовались невысоким содержанием хлорофилла «а»: в пределах от $0,03$ до $0,30 \text{ мг/м}^3$ на поверхности и от 10 до 20 мг/м^2

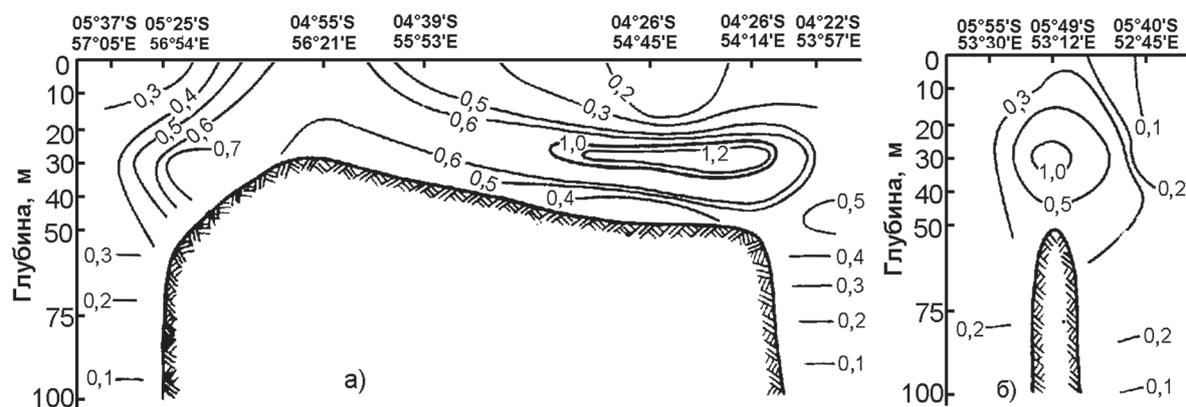


Рис. 2. Распределение хлорофилла «а» в Индийском океане в районе Маскаренского хребта в октябре-ноябре 1977 г. (мг/м^3):

а) — в районе Сейшельских островов; б) — в районе Амирантских островов

в слое 0–100 м, что может быть связано с отсутствием ярко выраженного слоя скачка в распределении температуры и солёности, распределение всех гидрохимических параметров в верхнем слое 100–150 м было однородным (рис. 3). Максимальные величины были отмечены в районе Субантарктического фронта — 22,9 мг/м².

В субтропических водах, несмотря на низкое содержание хлорофилла, интенсивность фотосинтеза была высокой (насыщенность поверхностных вод кислородом достигала 117%), по всей вероятности это происходило за счёт высокой скорости регенерации биогенов в тёплых водах Мирового океана (при почти полном отсутствии нитратного азота и минерального фосфора). В антарктических и субантарктических водах в период исследований вегетационный период уже закончился, интенсивность фотосинтеза очень слаба (насыщенность вод кислородом — 103% и менее), что связано со слабой стратификацией вод, а также со значительной облачностью (9–10 б.) и постоянным волнением, что препятствовало проникновению света.

В целом по всей обследованной акватории юго-восточной части Индийского океана максимальные величины содержания хлорофилла были отмечены на разрезе по 147° в.д. в районе Субантарктического фронта — более 20 мг/м² в слое 0–100 м.

В летний сезон в декабре-январе, при наличии ярко выраженной стратификации вод, количество хлорофилла в этих водах значительно выше [Watanabe, Nakajima, 1983].

Атлантический океан. В январе-марте 1985 г. были проведены исследования содержания хлорофилла «а» в юго-западной части Атлантического океана в различных типах вод, включая экваториальные, тропические, субтропические, субантарктические и антарктические, которые позволили выявить крайнюю неоднородность его распределения, связанную с гидрологическими условиями, динамикой вод, биологическими факторами и др. (табл. 1) [Мордасова, 1987, 1989].

Как видно из таблицы, экваториальные, тропические и субтропические воды характеризуются невысоким содержанием хлорофилла как на поверхности, так и в слое его миниму-

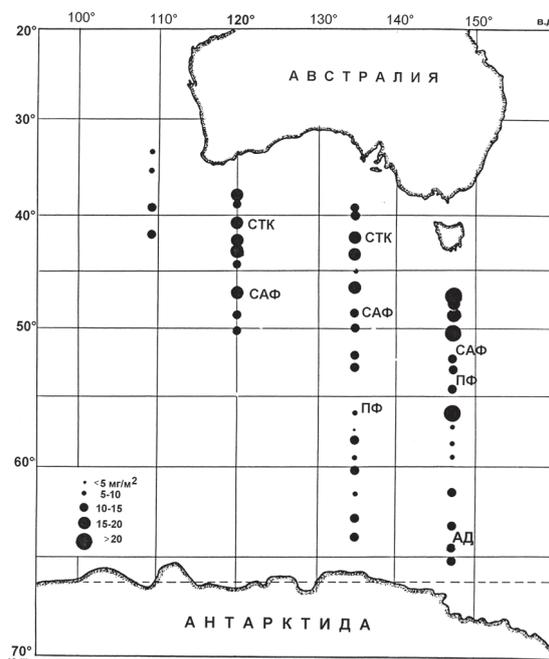


Рис. 3. Суммарное содержание хлорофилла в слое 0–100 м в юго-восточной части Индийского океана, мг/м², 14.02–03.04.1983:

СТК — зона субтропической конвергенции; САФ — Субантарктический фронт; ПФ — Полярный фронт; АД — зона антарктической дивергенции

ма — менее 0,2 мг/м³, в субантарктических водах оно возрастает до 0,3–0,5 мг/м³, что позволяет отнести первые два типа вод к низкопродуктивным, а последний — к среднепродуктивным.

У побережья Антарктиды хлорофилл распределяется по акватории очень неравномерно вследствие сложности гидрологических условий [El-Sayed, 1970]. В океанических зонах антарктических и субантарктических вод содержание хлорофилла составляет, как правило, менее 1 мг/м³. В прибрежных водах в период вегетации фитопланктона у Антарктического полуострова, а также в проливах Брансфилд и Жерлаш обнаружены концентрации — более 10 мг/м³.

Вследствие интенсивного перемешивания водных масс в субантарктических и антарктических водах хлорофилл распределён по вертикали равномерно. В узких прибрежных районах, в проливах и заливах максимум хлорофилла выражен более чётко: как правило, он находится близко к поверхности, на глубине 5–10 м.

Таблица 1. Содержание хлорофилла «а» (среднее по районам) в различных типах вод в юго-западной части Атлантического океана

Районы, типы вод	Число станций	Содержание хлорофилла «а», мг/м ³		Глубина залегания максимума, м
		поверхность	максимум в слое	
Экваториальные	2	0,11	0,15	77
Тропические	1	0,10	0,17	100
Субтропические	1	0,12	0,23	94
Субантарктические	2	0,34	0,54	26
<i>Антарктические:</i>				
<i>Открытая часть моря Скотия:</i>				
а) воды АЦГ	5	0,59	0,75	30
б) воды моря Уэдделла	5	0,43	0,58	23
<i>Район о. Южная Георгия:</i>				
<i>шельфовые воды:</i>				
а) к западу от 36°30' з.д.;	10	0,82	1,00	14
б) восточная часть	10	0,38	0,47	24
<i>воды островной батииали:</i>				
а) западная часть;	15	0,84	1,10	20
б) восточная часть	20	0,31	0,43	46
<i>Район Южных Оркнейских о-вов:</i>				
а) шельфовые воды;	2	0,75	0,77	14
б) воды островной батииали	23	0,55	0,68	24
<i>Район Скал Шаг:</i>				
а) глубина 120–130 м;	3	0,38	0,61	51
б) глубина 1800 м	1	0,36	0,65	30
<i>Пролив Брансфилд:</i>				
а) воды пролива Брансфилд;	4	0,34	0,37	58
б) воды моря Беллингаузена	4	0,76	1,04	19

Максимальные количества хлорофилла: более 1 мг/м³ — в поверхностном слое, до 100 мг/м² и более — суммарное в эвфотическом слое — были отмечены в антарктических водах у о. Южная Георгия, что было обусловлено благоприятной для развития фитопланктона обстановкой: устойчивостью вод, высокозалегающим слоем скачка, а также большой неравномерностью поля течений с ярко выраженными циклоническими и антициклоническими круговоротами.

В летний сезон южного полушария (январь—март) антарктические воды по содержанию хлорофилла можно отнести к высокопродуктивным. Высокие количества хлорофилла — более

1 мг/м³ — отмечались в местах схождения различных типов вод в зоне Антарктической конвергенции, в море Скотия, в проливе Брансфилд, в зоне смешения вод собственно пролива Брансфилд и вод моря Беллингаузена, а также в районе подводных гор у скал Шаг, в районе Южных Оркнейских о-вов.

Шельфовые воды у о. Мордвинова и у о. Южная Георгия, с содержанием хлорофилла 0,3–0,4 мг/м³ (суммарное в слое — до 30 мг/м²), также можно отнести к высокопродуктивным, поскольку здесь наблюдалось активное выедание фитопланктона зоопланктоном, который в это время повсеместно регистрировался в больших количествах.

В продуктивных открытых районах Мирового океана, например, над подводными возвышенностями, в зонах экваториального или приостровного апвеллинга, содержание хлорофилла в слое максимума может на порядок превышать его поверхностную концентрацию [Мордасова, 1980б].

Детальные исследования хлорофилла в районе Южной Полярной фронтальной зоны (ЮПФЗ) юго-западной части Атлантического океана подтвердили высокую продуктивность этих вод в весенне-летний период, обусловленную динамикой вод, связанную с рельефом дна, а также влиянием вод высокоширотной модификации, обеспечивающих постоянный подток кремния, необходимый для интенсивного развития фитопланктона [Мордасова, 1991]. В период устойчивой стратификации содержание хлорофилла «а» в этой зоне достигает 1–3 мг/м³. По мере продвижения на юг и на север от зоны ЮПФЗ его концентрация снижается до 0,2–0,4 мг/м³.

Моря России. Каспийское море. Впервые исследования содержания хлорофилла «а» в Каспийском море как одного из основных показателей продуктивности вод были выполнены сотрудниками ВНИРО в августе 1969 г. во время экспедиции на НИС «Михаил Ломоносов»; впоследствии они продолжились в 1975, 1976, 1986 и 1995 гг. [Бондаренко, 1981; Гершанович и др., 1990; Мордасова, 1985].

Наиболее подробно исследованиями в разные сезоны была охвачена почти вся акватория Каспийского моря в 1976 г. (табл. 2).

В феврале максимальные величины содержания хлорофилла «а» отмечались у восточного берега — более 2 мг/м³. Вследствие интенсивного перемешивания водных масс и отсутствия слоя скачка плотности распределение хлорофилла по вертикали зимой, как правило, однородное. Фитопланктон в это время представлен диатомовыми [Каспийское море, 1985].

В апреле содержание хлорофилла по всей акватории, за исключением восточного при-

Таблица 2. Содержание хлорофилла «а» в Среднем и Южном Каспии в разные сезоны 1976 г., мг/м³ (средневзвешенное в слое 0–50 м*)

Разрезы	Западное побережье	Центральная часть			Восточное побережье
Февраль					
Дивичи-Кендерли	0,62	0,92	0,72	0,37	2,31
Киязи-Бекдаш	1,12	0,71	0,56	-	2,40
Жилой-Куули	1,01	1,77	1,03	0,77	2,17
Апрель					
Дербент-Песчаный	1,37	2,89	1,92	0,74	0,99
Дивичи-Кендерли	1,42	1,82	1,20	0,75	0,48
Киязи-Бекдаш	0,77	2,51	2,03	1,89	1,10
Август					
Дербент-Песчаный	0,88	0,90	0,22	0,10	1,15
Дивичи-Кендерли	1,31	0,80	0,30	0,22	1,26
Киязи-Бекдаш	3,08	0,94	0,35	0,23	0,89
Жилой-Куули	2,75	0,45	0,14	-	0,93
Куринский камень-о. Огурчинский	2,27	0,88	0,26	0,08	0,80
Ноябрь					
Дербент-Песчаный	6,71	3,40	2,85	1,04	2,96
Дивичи-Кендерли	1,76	3,07	1,58	0,31	3,38

* — на глубинах менее 50 м дано средневзвешенное содержание хлорофилла «а» для всей водной толщи.

брежья, увеличивается. В поверхностных водах центральной части моря оно возрастает до 4–5 мг/м³ и более. Здесь развивалась в массе ризосоления, для которой характерно «цветение» весной и осенью при температуре около 14 °С. Высокие концентрации хлорофилла «а» (до 3,0 мг/м³ и более) отмечены в северо-западной части района и вдоль западного побережья, где сказывается влияние вод Северного Каспия, освободившихся ото льдов. У восточного побережья концентрация хлорофилла, как правило, менее 1 мг/м³.

Летом содержание хлорофилла уменьшается, особенно в центральной глубоководной части моря. Максимальные его концентрации отмечены в поверхностных слоях на западе у Килязинской косы — до 3 мг/м³ и более, на остальной акватории, как правило, — около 1 мг/м³.

В ноябре, т.е. осенью, наблюдается новая вспышка развития *Rhizosolenia calcaravis*, *Skeletonema costatum*, *Cyclotella caspia*, *Rhizosolenia fragilissima*. В это время концентрации хлорофилла превосходят все другие сезоны (в среднем по акватории на поверхности — около 3,3 мг/м³). Максимальные величины в центральной части разреза, в мелководном заливе Кендерли доходят до 6,8 мг/м³, а на мелководной станции у Дербента — более 9,0 мг/м³. К концу ноября происходит полное уничтожение слоя скачка плотности и распределение хлорофилла по вертикали становится равномерным.

Таким образом, в центральных районах Среднего Каспия максимальное количество хлорофилла «а» наблюдалось весной (в апреле) и осенью (в ноябре) в период массового «цветения» ризосоления, однако максимальная интенсивность фотосинтеза отмечена в августе при массовом развитии пиропитовых водорослей. У западного берега содержание хлорофилла остаётся достаточно высоким почти весь год за исключением зимнего периода, когда Северный Каспий покрыт льдом. Практически круглый год средневзвешенное содержание хлорофилла в фотическом слое в Каспийском море, как правило, превышает 1 мг/м³, суммарное — 30–40 мг/м² (максимум 80 мг/м²), что свидетельствует о высокой продуктивности его вод.

Чёрное море. Состояние экосистемы Чёрного моря существенно различается в его открытых и прибрежных районах, причём последние представляют наибольший интерес с точки зрения формирования зон повышенной биологической продуктивности, что связано, прежде всего, с особенностями циркуляции. Северо-восточная часть Чёрного моря характеризуется наличием ярко выраженных фронтальных и градиентных зон на поверхности.

Детальное изучение северо-восточной части моря было выполнено во время экспедиции ВНИРО в 1996 г., основной целью которой было изучение механизма образования вихревых структур в прибрежной части моря и их влияния на интенсивность продукционных процессов [Мордасова, 2002; Сапожников и др., 2002].

Зоны антициклонических круговоротов, выделяющиеся по океанологическим параметрам, наиболее богаты фитопланктоном, что особенно ярко прослеживается по суммарному содержанию хлорофилла в фотическом слое (рис. 4).

В центре антициклонических круговоротов, например южнее г. Анапы, суммарное содержание хлорофилла в фотическом слое достигало 33,2 мг/м² (средневзвешенное — 0,8 мг/м³). В циклонических вихрях отмечалось увеличение количества хлорофилла на их периферии.

Наиболее высокие величины первичной продукции — до 4,40 г С/м² в сутки — наблюдались также в антициклонических вихрях; её увеличение происходило, как правило, на границе антициклонов и циклонов при образовании сопряжённых вихревых пар.

В дальневосточных морях в период с 1990 по 1998 гг. ВНИРО были проведены комплексные океанологические исследования, с использованием зондирующей аппаратуры, непрерывно регистрирующей распределение температуры, солёности, кислорода и хлорофилла «а» до глубины 1000 м.

Берингово море является одним из самых высокопродуктивных районов Мирового океана, что определяется в первую очередь его физико-географическими особенностями. Оно расположено между двумя материками и соседствует с Арктическим бассейном. Юж-

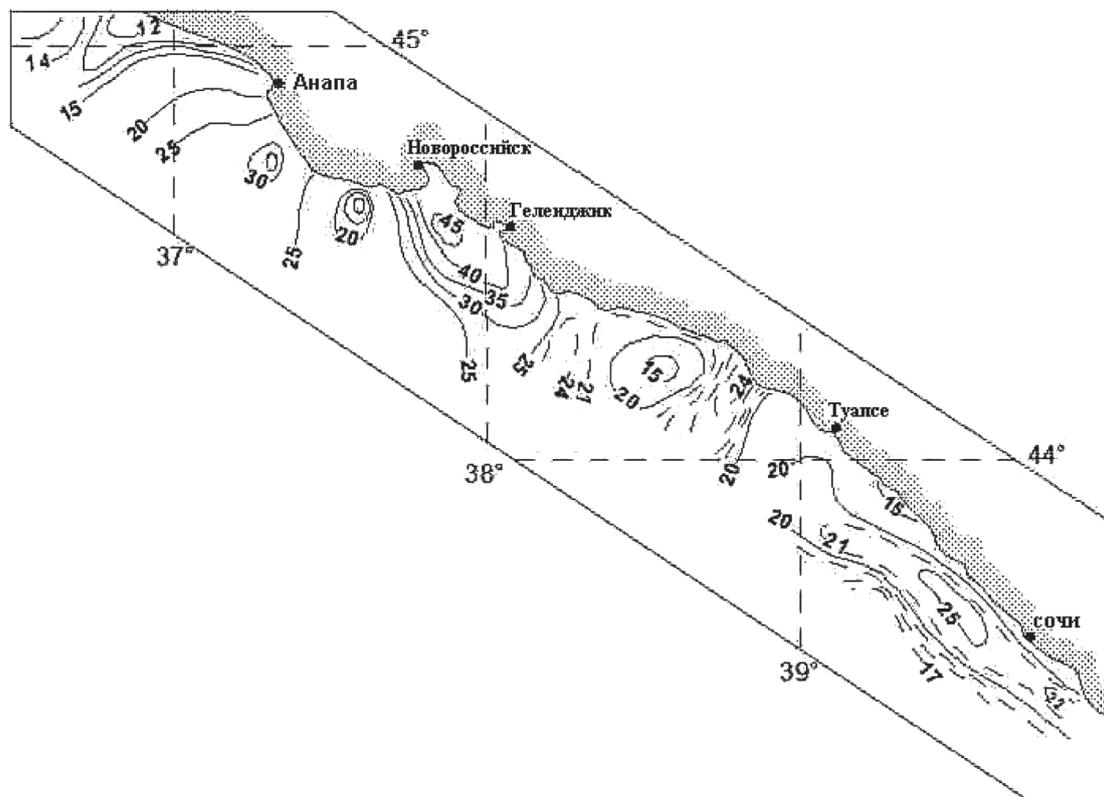


Рис. 4. Распределение хлорофилла «а» в северо-восточной части Чёрного моря, $\text{мг}/\text{м}^2$ (суммарное в фотическом слое), сентябрь 1996 г.

ная глубоководная часть моря находится под влиянием тёплых тихоокеанских вод, поступающих через многочисленные проливы Алеутских островов. В пределах Берингова моря соседствуют и находятся во взаимном контакте воды полярных и умеренных широт, в зонах их контакта создаются благоприятные условия для формирования повышенного уровня первичной и вторичной продукции. Другой отличительной особенностью Берингова моря является обширное мелководье, составляющее около половины общей площади моря, а также многочисленные зоны апвеллингов, возникающих в районе островов и каньонов (в районе проливов Алеутской гряды, у о-вов Прибылова, в юго-западной части Анадырского залива, у юго-восточной оконечности полуострова Чукотка и др.).

В Беринговом море максимальное количество хлорофилла у поверхности — более $15 \text{ мг}/\text{м}^3$ (суммарное в фотическом слое — более $50 \text{ мг}/\text{м}^2$) отмечаются ранней весной

у кромки льда в зонах пониженной солёности. В этот период за счёт использования зимнего запаса биогенных элементов создаётся 45% годовой продукции фитопланктона [Мордасова, 1994; Мордасова и др., 1995] (табл. 3).

Летом по мере прогрева и формирования верхнего квазиоднородного слоя (ВКС) активный фотосинтез фитопланктона продолжается за счёт регенерации минеральных соединений азота и фосфора из органических; концентрация хлорофилла остаётся достаточно высокой ($3-4 \text{ мг}/\text{м}^3$, $50-60 \text{ мг}/\text{м}^2$).

Осенью и зимой, вследствие разрушения термоклина и ослабления устойчивости вод, в глубоководной части моря содержание хлорофилла не превышает, как правило, $0,4-0,5 \text{ мг}/\text{м}^3$.

Наиболее продуктивные районы в Беринговом море — это западно-берингоморский шельф, шельф о. Карагинский, Олюторско-Наваринский шельф, Анадырский залив и др.

Таблица 3. Содержание хлорофилла «а» в западной части Берингова моря*

Район, период съёмки, количество станций	Концентрация хлорофилла «а», мкг/л		Суммарное содержание в слое 0–50 м, мг/м ²
	в поверхностном слое	максимальная в фотическом слое	
Шельф у о. Карагинский, 15–17.04.90, 4 ст.	$\frac{2,36 \pm 0,65}{1,11-4,02}$	$\frac{2,50 \pm 0,61}{1,11-4,02}$	$\frac{77,4 \pm 17,4}{41,7-112,5}$
Шельф зал. Олюторский, 24–27.04.90, 9 ст.	$\frac{12,0 \pm 3,70}{1,80-36,51}$	$\frac{14,6 \pm 4,66}{2,07-38,76}$	$\frac{305,4 \pm 79,2}{55,8-678,5}$
Юго-западная глубоководная часть моря, 12–23.04.90, 15 ст.	$\frac{0,53 \pm 0,06}{0,32-1,25}$	$\frac{0,69 \pm 0,06}{0,46-1,25}$	$\frac{25,3 \pm 2,54}{14,4-52,3}$
Северо-западная глубоководная часть моря, 28.04–07.05.90, 12 ст.	$\frac{0,39 \pm 0,07}{0,20-0,80}$	$\frac{0,43 \pm 0,10}{0,20-1,22}$	$\frac{15,9 \pm 3,33}{10,0-50,0}$
Олюторско-Наваринский шельф, 30.05–08.06.90, 16 ст.	$\frac{4,46 \pm 1,47}{0,29-0,09}$	$\frac{14,1 \pm 2,00}{4,33-27,06}$	$\frac{335,7 \pm 44,4}{102,4-723,8}$
Анадырский залив, 13–21.06.90, 27 ст.	$\frac{0,58 \pm 0,27}{0,09-7,40}$	$\frac{5,96 \pm 1,28}{0,93-30,55}$	$\frac{134,1 \pm 24,5}{19,4-548,6}$
Юго-западная глубоководная часть моря, 15.06–15.07.92, 21 ст.	$\frac{0,98 \pm 0,17}{0,24-2,91}$	$\frac{1,53 \pm 0,23}{0,45-4,04}$	$\frac{47,2 \pm 6,17}{16,1-99,1}$
Район материкового склона, 18–23.06.92, 9 ст.	$\frac{1,14 \pm 0,22}{0,37-2,07}$	$\frac{1,84 \pm 0,23}{0,80-3,00}$	$\frac{60,3 \pm 6,18}{27,4-83,4}$
Западно-берингоморский шельф, 15–25.06.92, 9 ст.	$\frac{1,91 \pm 1,17}{0,23-11,17}$	$\frac{6,78 \pm 2,15}{0,38-17,83}$	$\frac{105,5 \pm 39,8}{5,47-255,9}$

* В числителе — среднее значение \pm стандартная ошибка, в знаменателе — минимальное и максимальное значения.

Это подтверждается данными Ю. И. Сорокина [1995], который выявил значительные величины суточной первичной продукции по акватории Берингова моря в пределах от 0,24 до 6 г С/(м²·сут.), средние величины продукции в западной части моря — 1,07 г С/(м²·сут.), в центральной — 0,7 г С/(м²·сут.). В Анадырском заливе в «пятне» остаточного весеннего «цветения» диатомовых водорослей первичная продукция достигала 5–6 г С/(м²·сут.).

В основе высокой продуктивности **Охотского моря** лежат физико-географические и океанологические факторы: огромная протяжённость его берегов (10460 км), большая площадь шельфа (39,6% от площади моря), повышенная динамическая активность, высокая концентрация биогенных элементов.

Максимальные концентрации хлорофилла в летний сезон отмечались в Восточно-Сахалинском районе на Пильтунском и Луньском полигонах, а также в Сахалинском заливе,

в юго-западной части Камчатского района и в районе Курильских о-вов и ряде других районов [Мордасова, 1997; Мордасова, Метревели, 1997] (табл. 4).

Летом в северной части моря максимальное количество хлорофилла «а» — до 14–16 мг/м³ — было отмечено на северо-востоке моря, где наблюдалось интенсивное цветение диатомовых при температуре 4–5 °С.

Фитопланктон концентрировался у поверхности вод, где и отмечался максимум хлорофилла. По мере удаления на юго-запад и юго-восток при возрастании поверхностной температуры до 6–8 °С содержание хлорофилла в поверхностном слое снижалось до 1–2 мг/м³. Максимум хлорофилла отмечался на глубинах 10–30 м при температуре 4–5 °С, куда опустились клетки фитопланктона.

На глубоководных станциях Ионо-Кашеваровского района максимум хлорофилла — до 1,2–1,6 мг/м³ — прослеживался на глубинах

36–40 м в водах с пониженной температурой (1,5–0,9 °С), насыщенность вод кислородом достигала 131%.

В районе банки Кашеварова, где постоянно имеет место интенсивный апвеллинг, максимальное содержание хлорофилла «а» прослеживалось не над банкой, а в примыкающих районах, где формируется пикноклин и куда выносятся большое количество биогенных элементов. Там наблюдалось типичное весеннее «цветение» диатомовых водорослей и средневзвешенное количество хлорофилла в фотиче-

ском слое возрастало до 1,2 мкг/л, достигая в отдельных случаях 8–9 мкг/л.

Интенсивное развитие фитопланктона имело место в северной части Камчатского шельфа, в районе мыса Хариузова, где содержание хлорофилла в поверхностном слое составляло 2–3 мг/м³. На юге Западно-Камчатского шельфа средневзвешенное содержание хлорофилла в слое фотосинтеза составляло 1,5–1,9 мг/м³, на отдельных горизонтах — до 2,5–3,5 мг/м³. Высокая продуктивность Восточно-Сахалинского шельфа летом обуслов-

Таблица 4. Содержание хлорофилла «а» в Охотском море и в водах Прикурильского района

Район, подрайон	Концентрация хлорофилла «а», мкг/л*	
	Поверхность	Максимальная в слое
Июль-август, 1992 г.		
Ионо-Кашеваровский р-н, 6 ст.	1,83–0,25/0,99	1,83–0,82/1,25
Северо-запад Камчатского р-на, 5 ст.	1,18–0,29/0,65	12,2–0,40/4,23
Центральный глубоководный р-н, 9 ст.	0,61–0,09/0,26	0,97–0,24/0,50
Сахалинский залив, 23 ст.	3,75–0,42/5,22	9,98–0,64/5,82
Восточно-Сахалинский район, Пильтунский полигон, 17 ст.	13,5–0,82/5,22	13,5–1,13/5,82
Восточно-Сахалинский район, Луньский полигон, 12 ст.	3,22–0,72/1,56	8,86–0,91/5,22
Август 1993 г.		
Юго-запад Камчатского района, 4 ст.	1,02–0,39/0,69	3,50–0,60/2,40
Северо-запад Камчатского района, 9 ст.	3,56–0,18/1,73	3,85–0,56/2,38
Впадина ТИПРО, 4 ст.	0,22–0,12/0,18	0,37–0,26/0,33
Центральный глубоководный район, 2 ст.	0,45–0,13/0,29	1,17–0,80/1,00
Ионо-Кашеваровский район, 6 ст.	0,81–0,15/0,44	1,96–0,49/1,13
Ямско-Тауйский район, 7 ст.	15,91–0,27/3,55	15,9–0,85/7,65
Восточно-Сахалинский район, 20 ст.	3,93–0,22/1,21	21,2–0,50/3,88
Сахалинский залив, 21 ст.	10,65–0,77/3,42	14,6–1,38/5,03
Прикурильский район, лето 1993–1994 гг.		
Южные Курилы, охотоморские воды, 10 ст.	1,21–0,76/0,78	4,90–0,87/2,10
Южные Курилы, тихоокеанские воды, 8 ст.	3,85–1,43/1,54	8,51–1,60/3,40
Южные Курилы, тихоокеанские глубоководные воды, 8 ст.	0,85–0,34/0,57	2,22–0,80/1,21
Центральные Курилы, тихоокеанские глубоководные воды, 7 ст.	5,42–0,82/2,65	5,74–1,18/3,29
Пролив Крузенштерна, охотоморские воды, 4 ст.	2,67–0,66/1,59	2,76–0,80/1,94
Пролив Крузенштерна, тихоокеанские воды, 4 ст.	1,50–0,59/0,86	1,87–0,62/0,98
Пролив Екатерины, 1 ст.	0,73	0,91
Пролив Фриза, 1 ст.	4,38	4,38
Пролив Буссоль, 1 ст.	2,78	2,78
Пролив Крузенштерна, 1 ст.	1,48	1,68

*В числителе максимальное и минимальное значения, в знаменателе — среднее.

лена наличием вдольберегового апвеллинга; разная степень его интенсивности и, соответственно, поступления в верхние слои вод, обогащённых биогенными элементами, приводит к «пятнистости» в распределении хлорофилла: от 0,7 до 13,0 мг/м³.

В районе Курильской гряды картина распределения хлорофилла была очень пёстрой. В охотоморских водах подрайона Южных Курил концентрация хлорофилла на поверхности составляла в среднем около 0,8 мг/м³ (в слое максимума — до 4,9 мг/м³), в тихоокеанских шельфовых водах — в среднем около 1,5 мг/м³, на глубоководных станциях она снижалась до 0,6 мг/м³.

Для вертикального распределения хлорофилла на шельфе было характерно, как правило, наличие его максимума близко к поверхности, в глубоководной части моря он был заглублен до 30–40 м.

Итак, активное развитие фитопланктона наблюдалось в северо-восточном районе моря, на Западно-Камчатском и Восточно-Сахалинском шельфе, в Прикурильском районе, в районе банки Кашеварова и др. Количество хлорофилла в этих зонах значительно превышало 1 мкг/л (максимально до 10–15 мкг/л). Глубоководная часть моря

с невысокими концентрациями хлорофилла характеризуется высокой биомассой планктона, малые количества хлорофилла могут быть связаны с процессами выедания фитопланктона зоопланктоном.

Высокая продуктивность вод Охотского моря подтверждается данными Сорокина [1997], который показал, что даже в период сезонного минимума фитопланктона (июль-август) средние величины первичной продукции были выше 0,6–0,8 гС/(м²·сут.), достигая на шельфе о. Сахалин 5 гС/(м²·сут.).

Белое море. Белое море — типичный арктический континентальный водоём, включающий в себя три залива (Двинский, Кандакшский, Онежский) с мощным материковым стоком и центральную часть — «Бассейн» и «Горло». Эти особенности определяют первичную продуктивность фитопланктона в различных частях моря.

В летний период 1991 г. практически по всей акватории моря в фотическом слое его количество, как правило, превышало 1 мкг/л [Mordasova, 1998, 1999]. Распределение его по акватории Белого моря было весьма неоднородным, что связано в первую очередь с гидрологическим режимом моря, в частности с динамикой и стратификацией вод (рис. 5).

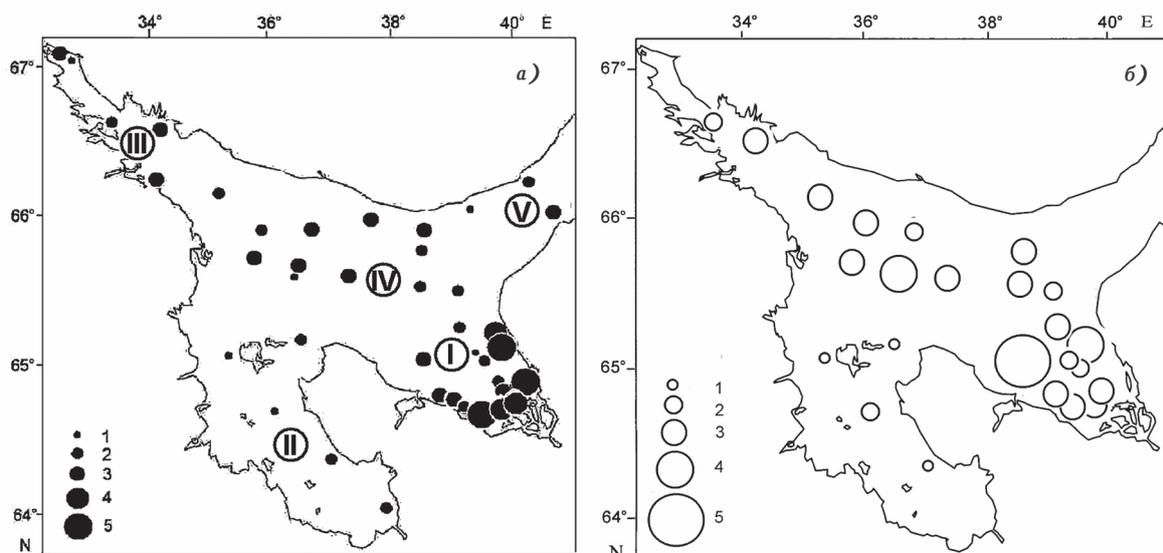


Рис. 5. Распределение хлорофилла «а» в Белом море, 21.06–08.07.91 г.:

- I — Двинский залив; II — Онежский залив; III — Кандакшский залив; IV — «Бассейн»; V — «Горло».
 а) поверхность, мкг/л (мг/м³): 1 — <1,0; 2 — 1–2; 3 — 2–5; 4 — 5–10; 5 — >10;
 б) суммарное в фотическом слое, мг/м²: 1 — <10; 2 — 10–20; 3 — 20–40; 4 — 40–75; 5 — >100

В июне-июле 1991 г. в Белом море максимальные количества хлорофилла «а» в фотическом слое были отмечены в Двинском заливе — до $15,5 \text{ мг/м}^3$; несколько ниже в Онежском и Кандалакшском заливах, а также в открытой части моря: «Бассейне» и «Горле» [Мордасова, Вентцель, 1994; Mordasova, 1999; Сапожников и др., 2012а, б].

В Двинском заливе в поверхностном слое (0–5 м) наибольшая концентрация хлорофилла наблюдалась в самой приустьевой его части и в прилегающих к ней прибрежных зонах, подверженных влиянию речного стока — до $10\text{--}15 \text{ мг/м}^3$; суммарная в фотическом слое — до $60\text{--}70 \text{ мг/м}^2$ (рис. 5). В центральной части залива количество хлорофилла снижалось до $1,6\text{--}1,8 \text{ мг/м}^3$ (суммарное — менее 30 мг/м^2).

В Кандалакшском заливе, а также в открытой части моря (в «Бассейне» и «Горле») концентрация хлорофилла «а» в поверхностном слое в среднем составляла около 2 мг/м^3 , суммарное — около 30 мг/м^2 .

В восточной части «Бассейна» выделяется район повышенного количества хлорофилла «а» (более 50 мг/м^2), находящийся в зоне антициклонического круговорота, приводящего к опусканию вод и, соответственно, скапливанию фитопланктона.

Минимальная концентрация хлорофилла наблюдалась в водах Онежского залива — в среднем около $1,8 \text{ мг/м}^3$, суммарная — в среднем $10\text{--}15 \text{ мг/м}^2$, что, возможно, является следствием слабой стратификации вод.

Для мелководных прибрежных станций было характерно однородное распределение хлорофилла. Однако на отдельных станциях в Двинском заливе наблюдался максимум хлорофилла на глубине 7–10 м, который в 4–5 раз превышал его содержание у поверхности. Это связано с тем, что в поверхностном слое биогенные элементы были уже почти полностью утилизированы и фитопланктон опустился глубже.

На глубоководных станциях фитопланктон концентрировался, как правило, в верхнем 15–25-метровом слое с максимумом либо у поверхности, либо на глубине 5–10 м. Суммарное содержание хлорофилла «а» было более высоким в глубоководной части моря — до $30\text{--}40 \text{ мг/м}^2$, за счёт большей толщины фо-

тического слоя. Однако в Двинском заливе на прибрежных станциях, несмотря на очень низкую прозрачность (0,5–1,5 м) и, соответственно, малую величину фотического слоя (2–5 м), за счёт высоких концентраций хлорофилла, превышающих на отдельных станциях 10 мг/м^3 , суммарное содержание хлорофилла достигало $40\text{--}50 \text{ мг/м}^2$.

Если сравнивать Белое море по полученным значениям содержания хлорофилла в фотическом слое в наблюдаемый период с другими морями, то его можно приравнять к таким высокопродуктивным морям, как Балтийское, где в поверхностных водах концентрация хлорофилла «а» в основном находилась в пределах $1,1\text{--}2,0 \text{ мг/м}^3$, повышаясь в районах устьев больших рек до $3,0\text{--}8,0 \text{ мг/м}^3$ [Охоцкий и др., 1980], и к дальневосточным морям Беринговому и Охотскому [Мордасова и др., 1995; Мордасова, Метревели, 1997], где в весенне-летний период в прибрежных районах и зонах круговоротов количество хлорофилла достигало $3\text{--}10 \text{ мг/м}^3$.

Летом 1991 г. на комплексных станциях параллельно были выполнены измерения первичной продукции (скляночным методом в кислородной модификации) и концентрации хлорофилла «а», что дало возможность рассчитать ассимиляционное число (АЧ) для отдельных районов. Полученные величины АЧ были использованы для оценки продуктивности как различных частей, так и всего моря в целом [Налетова и др., 1994].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, несмотря на значительные различия условий обитания фитопланктона в Мировом океане и морях РФ, зоны, где содержание хлорофилла «а» превышает 1 мг/м^3 , являются высокопродуктивными.

По содержанию хлорофилла «а» можно выделить следующие типы вод: высокопродуктивные (эвтрофные) со средневзвешенным содержанием хлорофилла в эвфотическом слое — более 1 мг/м^3 , суммарно — $75\text{--}100 \text{ мг/м}^2$; средней продуктивности (мезотрофные) — $1,0\text{--}0,5 \text{ мг/м}^3$; суммарно — $20\text{--}50 \text{ мг/м}^2$; малопродуктивные (олиготрофные) — менее $0,2 \text{ мг/м}^3$; суммарно — менее 20 мг/м^2 .

Анализ литературных и собственных данных автора показал, что по содержанию хлорофилла «а» в различных районах Мирового океана можно выделить высоко продуктивные прибрежные районы умеренных и низких широт океанов, где происходит подъём глубинных вод, антарктические циркумполярные воды между 50 и 70° ю.ш., а также воды морей РФ: шельфовые, прибрежные воды, зоны апвеллингов у островов, мысов и подводных возвышенностей, фронтальные и градиентные зоны и др.

ЛИТЕРАТУРА

- Бондаренко А. И. 1981. Сезонные изменения содержания хлорофилла «а» в Среднем Каспии в 1976 г. // *Океанология*. Т. 21. Вып. 4. С. 691–698.
- Ведерников В. И., Стародубцев Е. Г. 1971. Первичная продукция и хлорофилл в юго-восточной части Тихого океана // *Тр. ИОАН*. Т. 89. С. 33–42.
- Гершанович Д. Е., Зинковский А. Б., Мордасова Н. В., Санина Л. В. 1990. Взвешенное вещество, фитопланктон и хлорофилл в Каспийском море // *Каспийское море: структура и динамика вод* / Под ред. А. Н. Косарева М.: Наука. С. 49–61.
- Карабашев Г. С., Соловьев А. Н. 1973. Импульсный погружаемый флуориметр ИПФ-70 для морских исследований // *Океанология*. Т. 13. Вып. 2. С. 361–366.
- Карл Г. 1966. Предсказания продукции фитопланктона по показаниям среды обитания // *Тезисы доклада II Международного океанографического конгресса*. М.: Наука. С. 188–189.
- Каспийское море: Фауна и биологическая продуктивность. 1985. М.: Наука. 278 с.
- Кобленц-Мишке О. И., Ведерников В. И. 1977. Продукция морских сообществ // *Первичная продукция*. Биология океана. Т. 2. Биологическая продуктивность океана. М.: Наука. С. 183–209.
- Мордасова Н. В. 1974. Хлорофилл в прибрежных перуанских водах Тихого океана в 1972 г. // *Экспресс-информация ЦНИИТЭИРХ*. Сер. 9. Вып. 7 доп. С. 11–21.
- Мордасова Н. В. 1980а. Хлорофилл в юго-западной части Индийского океана в связи с гидрологическими условиями // *Океанология*. Т. 20. Вып. 1. С. 116–121.
- Мордасова Н. В. 1980б. Некоторые данные о содержании хлорофилла в продуктивных зонах Мирового океана // *Океанографические исследования промысловых районов Мирового океана*. М.: Пищепромиздат. С. 6–14.
- Мордасова Н. В. 1985. Хлорофилл в Каспийском море // *Каспийское море: фауна и биологическая продуктивность*. М.: Наука. С. 55–59.
- Мордасова Н. В. 1987. Исследования хлорофилла в юго-западной части Атлантического океана // *Комплексные рыбохозяйственные исследования ВНИРО в Мировом океане*. М.: Изд-во ВНИРО. С. 79–95.
- Мордасова Н. В. 1989. Распределение хлорофилла в водах Атлантического сектора Антарктики // *Океанология*. Т. 29. Вып. 2. С. 286–293.
- Мордасова Н. В. 1991. Исследование хлорофилла в ЮПФЗ Атлантического океана с использованием погружаемого флуориметра «Акватрака» // *Электрон Карлсберга в южной ПФЗ: биологические аспекты существования и распределения*. М.: ВНИРО. Т. 2. С. 5–12.
- Мордасова Н. В. 1994. Хлорофилл в западной части Берингова моря // *Океанология*. Т. 34. № 4. С. 557–563.
- Мордасова Н. В. 1997. Некоторые особенности распределения хлорофилла в Охотском море // *Океанология*. Т. 37. № 4. С. 538–546.
- Мордасова Н. В. 2002. Формирование биопродуктивности шельфа Чёрного моря под влиянием мезомасштабных вихревых образований // *Фундаментальные исследования взаимодействия суши, океана и атмосферы*. Материалы Юбилейной Всероссийской научной конференции, Москва, МГУ, 30.10–01.11.2002 г. М.: Диалог-МГУ. С. 43–44.
- Мордасова Н. В., Зарипов Б. Р., Шеринёв А. Е. 1987. Методические рекомендации по использованию зондирующей аппаратуры при исследовании распределения хлорофилла для выявления районов повышенной продуктивности. М.: Изд-во ВНИРО. 20 с.
- Мордасова Н. В., Вентцель М. В. 1994. Особенности распределения фитопигментов и биомассы фитопланктона в Белом море в летний сезон // *Комплексные исследования экосистемы Белого моря*. М.: Изд-во ВНИРО. С. 83–92.
- Мордасова Н. В., Метревели М. П., Вентцель М. В. 1995. Пигменты фитопланктона в западной части Берингова моря // *Комплексные исследования экосистемы Берингова моря*. М.: Изд-во ВНИРО. С. 256–264.
- Мордасова Н. В., Метревели М. П. 1997. Фитопигменты в Охотском море // *Комплексные исследования экосистемы Охотского моря*. М.: Изд-во ВНИРО. С. 205–209.
- Налетова И. А., Сапожников В. В., Метревели М. П. 1994. Продукционно-деструкционные процессы в Белом море // *Комплексные исследова-*

- дования экосистемы Белого моря. М.: Изд-во ВНИРО. С. 76–83.
- Охоцкий С., Ренк Х., Торбицкий Х. 1980. Первичная продукция и биомасса фитопланктона южной Балтики // Экосистемы Балтики. Ч. 2. Гдыня: Изд-во Института морского рыболовства. С. 300–315.
- Рабинович Ю., Говинджи К. 1967. Роль хлорофилла в фотосинтезе // Молекулы и клетки. № 2. С. 72–83.
- Сапожников В. В., Аржанова Н. В., Мордасова Н. В., Полякова А. В. 2002. Влияние вихревых образований на распределение биогенных элементов и хлорофилла в северо-восточной части Чёрного моря // Океанология. Т. 42. № 4. С. 511–517.
- Сапожников В. В., Аржанова Н. В., Мордасова Н. В. 2012а. Гидрохимические особенности биопродуктивности и продукционно-деструкционные процессы в Белом море // Система Белого моря. Т. 2. Водная толща и взаимодействующие с ней атмосфера, криосфера, речной сток и биосфера. М.: Научный мир. С. 433–473.
- Сапожников В. В., Аржанова Н. В., Мордасова Н. В. 2012б. Гидрохимические основы продуктивности // Биологические ресурсы Белого моря: изучение и использование. Исследования фауны морей. Т. 69 (77). СПб: ЗИН РАН. С. 13–33.
- Семина Г. И. 1957. Факторы, влияющие на вертикальное распределение фитопланктона в море // Тр. ВсеС. гидробиол. общества. Т. 7. С. 119–129.
- Семина Г. И. 1977. Вертикальное распределение жизни в океане. Фитопланктон // Биология океана. Т. 1. М.: Наука. С. 117–124.
- Современные методы количественной оценки распределения морского планктона. 1983 / Под ред. М. Е. Виноградова. М.: Наука. 279 с.
- Сорокин Ю. И. 1995. Первичная продукция в Беринговом море // Комплексные исследования экосистемы Берингова моря. М.: Изд-во ВНИРО. С. 103–110.
- Сорокин Ю. И. 1997. Первичная продукция в Охотском море // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. М.: Изд-во ВНИРО. С. 264–276.
- El-Sayed S. Z. 1970. On the Productivity of the Southern Ocean (Atlantic and Pacific Sectors) // In: Antarctic Ecology. London — New York. V. 1. P. 119–135.
- Harvey H. W. 1934. Measurement of Phytoplankton Population // J. Marine Biol. Assoc. U.K. V. 19. P. 761–763.
- Holm-Hansen C., Lorenzen C. J., Holmes R. W., Strickland J. D. H. 1965. Fluorometric Determination of Chlorophyll // J. Conseil Perman. Internat. Explorat. Mer. V. 30. № 1. P. 3–15.
- Krey J. 1958. Chemical Method of Estimation Standing Crop of Phytoplankton // Rap. et Proc. Verb. des Reun. V. 144. P. 20–27.
- Lorenzen C. J. 1965. A Note on the Chlorophyll and Pheophytin Content of the Chlorophyll Maximum // Limnol. and Oceanogr. V. 10. № 3. P. 482–483.
- Lorenzen C. J. 1966. A Method for the Continuous Measurement of «in vivo» Chlorophyll Concentration // Deep-Sea Res. V. 13. № 2. P. 223–227.
- Lorenzen C. J. 1967. Determination of Chlorophyll and Pheopigments Spectrophotometric Equations // Limnol. and Oceanogr. V. 12. № 2. P. 343–346.
- Mordasova N. V. 1998. Chlorophyll in the White Sea // Book of Abstracts. ICES International Symposium, 25–28 August 1998. Helsinki, Finland. P. 21.
- Mordasova N. V. 1999. Chlorophyll in the White Sea // ICES Journal of Marine Science. 56 Supplement. P. 215–218.
- Richards F. A., Thompson T. G. 1952. The Estimation and Characterization of Plankton Populations by Pigment Analyses. II. A Spectrometric Method for the Estimation of Plankton Pigments // J. Marine Res. V. 11. P. 156–172.
- Ryther I. H., Yentsch C. S. 1957. The Estimation of Phytoplankton Production in the Ocean from Chlorophyll and Light Data // Limnol. and Oceanogr. V. 2. № 2. P. 281–286.
- SCOR-UNESCO. 1966. Determination of Photosynthetic Pigments in Sea Water. Monographs on Oceanographic Methodology. Working Group. 17. P. 9–18.
- Steeman-Nielsen E. 1959. Chlorophyll as a Means of Estimating Potential Photosynthesis of Marine Phytoplankton // I International Oceanogr. Congress (prepr.). Washington. P. 846–847.
- Strickland J. D. H. 1968. Continuous Measurement of «in vivo» Chlorophyll, Precautionary Note // Deep-Sea Res. V. 15. № 2. P. 225–227.
- Watanabe K., Nakajima T. 1983. Surface Distribution of Chlorophyll along the Course of the Fuji (1980–1981) in the Southern Ocean // Antarct. Res. 77. P. 33–43.
- Yentch C. S., Menzel D. W. 1963. A Method for the Determination of Phytoplankton Chlorophyll and Pheophytin by Fluorescence // Deep-Sea Res. V. 10. № 3. P. 221–232.

Indirect Estimation of Water Productivity by the Chlorophyll Content

N. V. Mordasova

Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (FSUE VNIRO, Moscow)

Literature and author's data from various areas of the World Ocean and seas of the Russian Federation are analyzed for the allocation of productive zones by the content of chlorophyll «a». This is an area where the vegetation period weighted average phytoplankton chlorophyll «a» concentration in euphotic layer is greater than 1 mg/m^3 . These include coastal waters in temperate and low latitudes of the oceans, where there is the ascent of deep waters of the Antarctic circumpolar water between $50\text{--}70^\circ \text{ S}$, as well as waters of the seas of the Russian Federation, which were investigated by the scientists of VNIRO: the Caspian Sea; coastal zone of the South-Western part of the Black Sea; the western part of the Bering Sea; Okhotsk and White Sea (offshore, coastal waters of these seas, upwelling zones of islands, capes and underwater hills, front and gradient zones and others) .

Key words: primary production, chlorophyll «a», phytoplankton, oceans, seas of the Russian Federation, coastal waters, frontal and gradient zones.