

Среда обитания
водных биологических ресурсов

Диагноз и прогноз условий среды обитания гидробионтов

УДК 551.464.38:574.55

**Гидрохимические характеристики морского водоёма
как показатель уровня его биологической продуктивности**

H.B. Аржанова

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ФГБНУ
«ВНИРО»), г. Москва

E-mail: biochem@vniro

На примере некоторых районов Мирового океана и морей России показано, что гидрохимические характеристики среды могут быть как косвенными, так и прямыми показателями районов повышенной биологической продуктивности. Прямыми показателями уровня биопродуктивности служат химические соединения, являющиеся продуктами метаболизма гидробионтов, такие, например, как аммоний и мочевина. Их накопление в воде свидетельствует о наличии в этом районе скоплений гидробионтов, в т.ч. промысловых. Изучение гидрохимической структуры водной толщи позволяет обнаружить районы, наиболее благоприятные для образования промысловых скоплений, — фронтальные зоны, вихревые образования разного знака, зоны интенсивного подъёма вод. Важным косвенным показателем повышенной биологической продуктивности служит высокое содержание в эвфотическом слое биогенных элементов, от которых зависит количество синтезируемого фитопланктона на первом трофическом уровне органического вещества — основы формирования кормовой базы для гидробионтов всех последующих звеньев пищевой цепи.

Ключевые слова: гидрохимия, биопродуктивность, первичная продукция, органическое вещество, фитопланктон, биогенные элементы, экосистема.

ВВЕДЕНИЕ

С точки зрения рыбохозяйственной деятельности человека под биопродуктивностью водоёмов подразумевается, прежде всего, продуктивность промысловых объектов, в т.ч. рыбы. Для выявления районов повышенной биопродуктивности, помимо прямого определения запасов промысловых объектов, могут быть использованы компоненты неживой природы, прямо или косвенно действующие на организм. Непосредственное воздействие на распределение и видовой состав промысловых гидробионтов оказывают влияние такие показатели внешней среды, как температура, солёность, газо-

вый режим (концентрация кислорода, углекислоты, сероводорода). Например, нарастание острой гипоксии при существенном снижении содержания кислорода и появление сероводорода исключают возможность существования живых организмов. Важную роль в жизни гидробионтов играет солёность воды, с которой связаны существование и развитие бентосных организмов и рыб, разделяющихся по степени толерантности к солёности на эври- и стеногалинных [Никольский, 1974; Бергер и др., 1995; Удалов и др., 2004; Loneragan et al., 1989; Loneragan, Potter, 1990]. Эффективным экологическим фактором среды является тем-

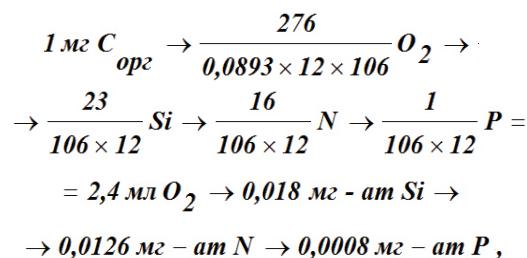
пература воды. Уда [Uda, 1961], например, установил оптимальный температурный диапазон для 21 вида рыб. Однако наличие благоприятных условий внешней среды лишь ограничивает общий ареал распространения промысловых объектов, но не является показателем уровня их продуктивности. Формирование биопродуктивности обусловлено многими факторами, в т.ч. гидрохимической структурой вод.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Растворённые в воде химические соединения в подавляющем большинстве случаев не оказывают прямого воздействия на гидробионты. Однако, будучи частью морской экосистемы, гидробионты неизбежно становятся косвенно связанными с целым рядом веществ, растворённых в водной среде. Таким образом, водная экосистема представляет собой природный комплекс, образованный живыми организмами и средой их обитания, связанными между собой обменом веществ и энергии, которая осуществляется по трофической цепи. В упрощённом виде пищевая цепь представлена на рис. 1.

Как видно из приведённой схемы, первоосновой существования всего сообщества являются автотрофы, создающие на первом трофическом уровне в процессе фотосинтеза первичное органическое вещество. Последующие трофические уровни экосистемы формируются консументами (гетеротрофами), способными существовать только за счёт готового органического вещества. Следовательно, первичное органическое вещество (первичная продукция — ПП) служит основой формирования кормовых условий для представителей всех последующих трофических уровней. Таким образом, важнейшим показателем уровня биологической продуктивности, в т.ч. промысловой, служит величина первичной продукции [Моисеев, 1969; Бор-

гров, 1974; Ware, Thomson, 2005; Chassot et al., 2010; Conti, Scardi, 2010; Irigoien et al., 2004; Nixon, Thomas, 2001; Tremblay et al., 2012]. В свою очередь величина первичной продукции, синтезируемой фитопланктоном в пределах эвфотического слоя, тесно связана с рядом гидрохимических показателей среды, таких, как концентрация кислорода, величина ρH , содержание минеральных соединений биогенных элементов — азота, фосфора, кремния. Эти показатели, наряду с прямым измерением ПП [Stemann, Nielsen, 1952; Винберг, 1960], могут быть использованы для оценки первичной продукции. Расчёт ПП основан на том, что изменение концентрации гидрохимических соединений в эвфотическом слое за определённый промежуток времени эквивалентно количеству синтезированного фитопланктоном первичного органического вещества. Стехиометрическое соотношение (в атомарной форме) для природных популяций планктона ($\text{O:C:Si:N:P}=276:106:23:16:1$) [Redfield et al., 1963; Park K., 1967] показывает, что при синтезе 1 мг органического углерода ($\text{C}_{\text{орг}}$) фитопланктоном выделяется 2,4 мл кислорода и потребляется 0,018 мг-ат кремния, 0,013 мг-ат азота и 0,0008 мг-ат фосфора:



где: 0,0893 — вес одного мл кислорода (мг-ат); 12 — атомный вес углерода (мг).

Таким образом

$$C_{\text{орг}} \text{мг} = \frac{A}{a} = A \times \frac{1}{a} = A \times K,$$



Рис. 1. Схема пищевой пирамиды в море

где: A — количество выделенного в процессе фотосинтеза кислорода или потреблённого биогенного элемента (мг-ат); a — количество кислорода или биогенного элемента (мг-ат), необходимое фитопланктону для синтеза 1 мг $C_{\text{опр}}$.

Следовательно, коэффициенты для пересчёта кислорода, кремния, азота и фосфора в (мг $C_{\text{опр}}$) составляют 0,42; 55; 80; 1272, соответственно.

Итак, прирост количества кислорода в эвфотическом слое в процессе фотосинтеза за определённый промежуток времени позволяет рассчитать величину первичной продукции. Например, Райли [Riley, 1975] для расчёта чистой первичной продукции использовал изменение содержания кислорода в верхнем слое воды, которое затем пересчитывалось в количество синтезированного органического углерода ($C_{\text{опр}}$). В.Г. Дацко [1959] предложил оценивать первичную продукцию по суточному ходу кислорода. Количество образованного за сутки органического вещества соответствует разнице содержания кислорода между его минимальной величиной в тёмное время суток и максимумом в дневное время.

Первичная продукция может быть оценена по убыли в эвфотическом слое в продукционных процессах содержания минеральных соединений биогенных элементов — азота, фосфора, кремния, жизненно необходимых автотрофам для синтеза органического вещества. По мнению В.В. Сапожникова [Гершанович и др., 1990], использование концентрации биогенных элементов обладает некоторыми преимуществами по сравнению с подобными оценками по кислороду, т.к. газовый режим океана

и морей в значительной степени определяется свободным обменом с атмосферой. Особенно это касается поверхностного слоя, для которого и проводятся расчёты. С другой стороны, на концентрацию биогенных элементов большое влияние оказывает их регенерация, вследствие чего нужно иметь в виду, что таким способом можно получить лишь минимально возможную величину ПП.

Количество азота, фосфора и кремния в эвфотическом слое определяет обеспеченность ими фитопланктона, которая в большой степени обуславливает интенсивность его развития и, в конечном итоге, общую биопродуктивность водоёма. Последняя оценивается по величине продукции, которую фитопланктон может создать при условии, что будет использован весь запас биогенных элементов, доступный ему в течение вегетационного периода.

$$\text{ПП} = K \cdot \Sigma \text{БЭ},$$

где: ПП — первичная продукция ($\text{мгC}/\text{м}^2 \cdot \text{год}$); K — коэффициенты пересчёта количества биогенных элементов в органический углерод; $\Sigma \text{БЭ}$ — суммарный запас биогенного элемента — азота, фосфора или кремния ($\text{мг-ат}/\text{м}^2$) в эвфотическом слое.

Суммарный запас биогенных элементов — азота, фосфора, кремния ($\text{мг-ат}/\text{м}^2$) в эвфотическом слое складывается из ряда составляющих (рис. 2), набор которых может быть разным в зависимости от специфики условий, существующих в исследуемом районе. В зависимости от источника биогенных элементов первичная продукция, синтезируемая фитопланктоном, подразделяется на «новую» ПП и ПП «рециклинга» [Dugdale, Goering, 1967].

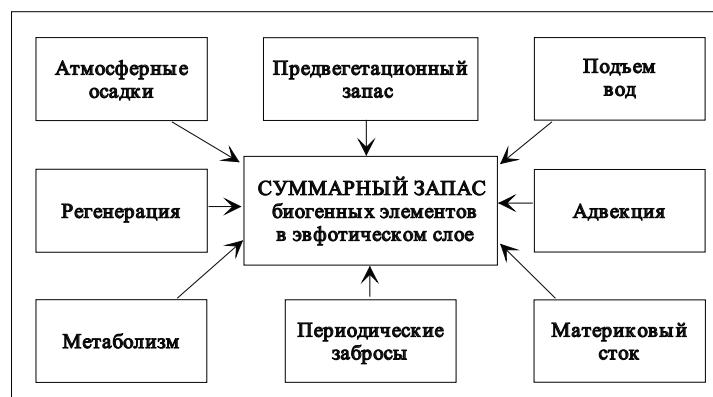


Рис. 2. Составляющие суммарного запаса биогенных элементов в эвфотическом слое

Основу суммарного запаса биогенных элементов составляет их количество, которое формируется к началу вегетационного периода (предвегетационный запас). В умеренных и высоких широтах предвегетационный запас создаётся в результате осенне-зимнего конвективного перемешивания в холодный период года (зимний запас). Для экваториальной и тропической областей, где нет чёткой смены сезонов, в качестве основы служит среднегодовая концентрация биогенных элементов в эвфотическом слое. Пополнение эвфотического слоя биогенными элементами происходит и во время вегетационного периода. Наиболее важны те источники, которые ведут к увеличению первоначального (зимнего) запаса биогенных элементов и, как следствие, к увеличению биомассы фитопланктона и, в конечном итоге, к увеличению продукции последующих звеньев пищевой цепи. Однозначно увеличивает их первоначальный запас влияние подъёма и горизонтальной адвекции вод, материкового стока и атмосферных осадков. Эти факторы обеспечивают синтез «новой» первичной продукции.

Регенерация биогенных элементов при бактериальном распаде отмерших клеток фитопланктона, не востребованных фитофагами, не увеличивает, а приводит лишь к частичному (~90%) восстановлению прежнего запаса питательных солей, что способствует более эффективному его использованию. Создаваемая за счёт этого первичная продукция является ПП «рециклинга». Таким образом, регенерация био-

генных элементов, не увеличивая имеющийся их запас, не приводит к дополнительному приросту ПП и, как следствие, продукции высших трофических звеньев.

В умеренных и высоких широтах, характеризующихся существенными сезонными изменениями всех климатических показателей, продукцию органического вещества можно оценить по сезонным изменениям биогенных элементов. Расчёт продукции в этом случае основан на убыли в эвфотическом слое содержания биогенных элементов, потребляемых фитопланктоном в процессе фотосинтеза за период от начала вегетации до момента исследований:

$$\text{ПП} = \frac{K \cdot (A_0 - A_1) \cdot H_\phi}{\Pi}$$

где: ПП — первичная продукция, мгC/m^2 сут; К — коэффициент пересчёта в $C_{\text{опт}}$; A_0, A_1 — средне-взвешенная концентрация биогенных элементов в слое осенне-зимнего конвективного перемешивания перед началом вегетации и в момент исследований, соответственно, мг-ат/m^3 ; H_ϕ — толщина эвфотического слоя, м; Π — продолжительность периода от начала вегетации до момента исследований.

За исходную величину принимается содержание биогенных элементов в слое осенне-зимнего конвективного перемешивания (рис. 3).

После холодного периода года образование сезонного пикноклина в результате прогрева верхнего слоя воды способствует интенсивному развитию фитопланктона, сопровождающему

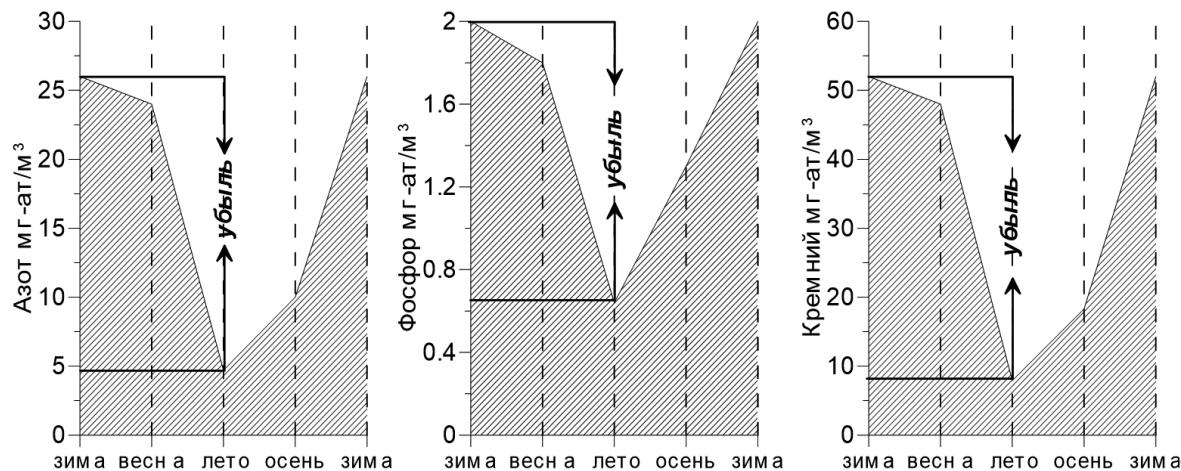


Рис. 3. Сезонные изменения содержания биогенных элементов в Охотском море в районе, ограниченном $50^{\circ}45'–51^{\circ}50'$ с.ш. и $151^{\circ}40'–154^{\circ}00'$ в.д.

ся утилизацией биогенных элементов. В результате содержание азота, фосфора и кремния в эвфотическом слое уменьшается и летом снижается до минимальных величин. Осенью и зимой в связи с преобладанием деструкционных процессов над продукционными и конвективным перемешиванием вод происходит восстановление запасов биогенных элементов в эвфотическом слое.

В зоне низких широт отсутствие существенного изменения температурного режима в течение года исключает возможность конвективного перемешивания, способствующего обогащению эвфотического слоя биогенными элементами. В открытой части океана концентрация биогенных элементов постоянно чрезвычайно низка, что свидетельствует о плохой обеспеченности фитопланктона питательными солями. Твёрдо установлено, что в подавляющем большинстве районов Мирового океана первичная продукция лимитируется недостатком минерального питания. Поэтому в целом воды низких широт малопродуктивны. Единственным источником поступления биогенных элементов в верхний слой, способствующий повышению продуктивности, является подъём вод. Некоторое увеличение ПП отмечается в области экваториальной дивергенции [Кобленц-Мишке, 1977]. Резкое увеличение продуктивности характеризует районы апвеллинга в прибреж-

ных зонах Перу, Калифорнии, Северо-Западной Африки, Намибии. Здесь происходит сгон поверхностных вод и компенсационный подъём вдоль берега холодных подповерхностных вод. Поднимаясь к поверхности, они приносят в эвфотический слой большое количество минерального фосфора, азота, кремния. В связи с этим непосредственно в зоне апвеллинга содержание азота, фосфора и кремния максимально, температура — минимальна. По мере удаления от берега воды прогреваются, а концентрация биогенных элементов быстро снижается до очень малых величин вследствие утилизации их фитопланктоном в процессе фотосинтеза (рис. 4).

Регистрируя убыль азота, фосфора и кремния на определённом отрезке пространства по направлению от зоны апвеллинга к открытому океану, мы получаем возможность рассчитать величину первичной продукции [Weichert, 1980]. Увеличение температуры на том же отрезке позволяет оценить промежуток времени, в течение которого синтезирована ПП:

$$ПП = \frac{K \cdot (A_1 - A_0)}{\left[\frac{(t_0 - t_1)}{0.2} \right]}$$

где: ПП — первичная продукция, $\text{мгC}/\text{м}^3$ сут; К — коэффициент пересчёта в $C_{\text{опр}}$; A_1 и A_0 — концентрация биогенных элементов непосредственно в зоне апвеллинга и на определённом

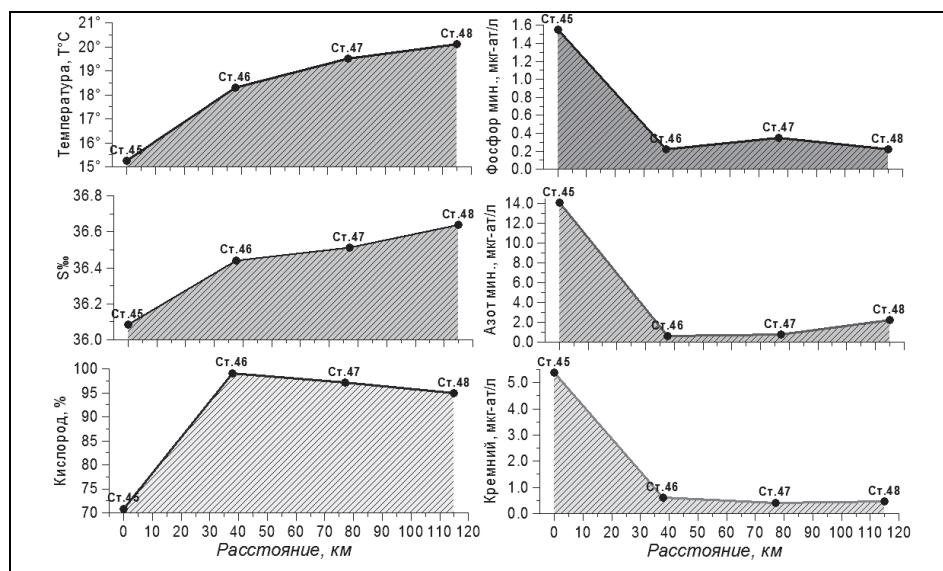


Рис. 4. Изменение температуры, солёности и гидрохимических параметров на разрезе по 25°00' с.ш. (июль 2007 г.) [Духова и др., 2009]

удалении от него, соответственно, $\text{мг-ат}/\text{м}^3$; t_1° и t_0° — температура воды непосредственно в зоне апвеллинга и на определённом удалении от него, соответственно; $0,2^\circ\text{C}$ — скорость прогрева воды в сутки.

Безусловно, результаты оценки первичной продукции с использованием расчётных методов в определённой степени условны. Как правило, получаемые величины ПП занижены относительно результатов прямого измерения — трудно в полной мере учесть пополнение эвфотического слоя биогенными элементами в районах локального подъёма вод, под влиянием материкового стока, вследствие адвекции богатых питательными солями вод. Между тем получаемые таким образом результаты дают вполне реальное представление о порядке величин ПП, а использование массового материала по содержанию в воде биогенных элементов позволяет более детально проанализировать основные закономерности пространственного распределения продукции фитопланктона на исследованных акваториях Мирового океана. Чем выше первичная продукция, тем выше потенциальная продуктивность промысловых объектов, в т.ч. рыбопродуктивность.

С использованием содержания биогенных элементов проведена оценка первичной продукции в различных районах Мирового океана [Сапожников, 1991; Сапожников и др., 2012 а, 2012 б; Аржанова, Буркальцева, 1986; Аржанова, 1992; Аржанова, Зубаревич, 1997 а, 1997 б; Матвеев, Жигалов, 2008; Духова и др., 2009].

Анализ пространственного распределения величин первичной продукции позволяет выявить районы, где существуют благоприятные условия для формирования высокой биопродуктивности. В Охотском и Беринговом морях, например, по распределению величин первичной продукции, рассчитанных по гидрохимическим показателям, чётко выделяются области повышенной биологической продуктивности. Большинство из них являются районами промысла (рис. 5).

Строго говоря, величина первичной продукции — это биологический показатель. Однако ПП напрямую связана с количеством минеральных соединений азота, фосфора, кремния [Парсонс и др., 1982; Раймонт, 1983; Howarth, 2004; Popova et al., 2010; Tremblay et al., 2009; Codispoti et al., 2013], то есть существование

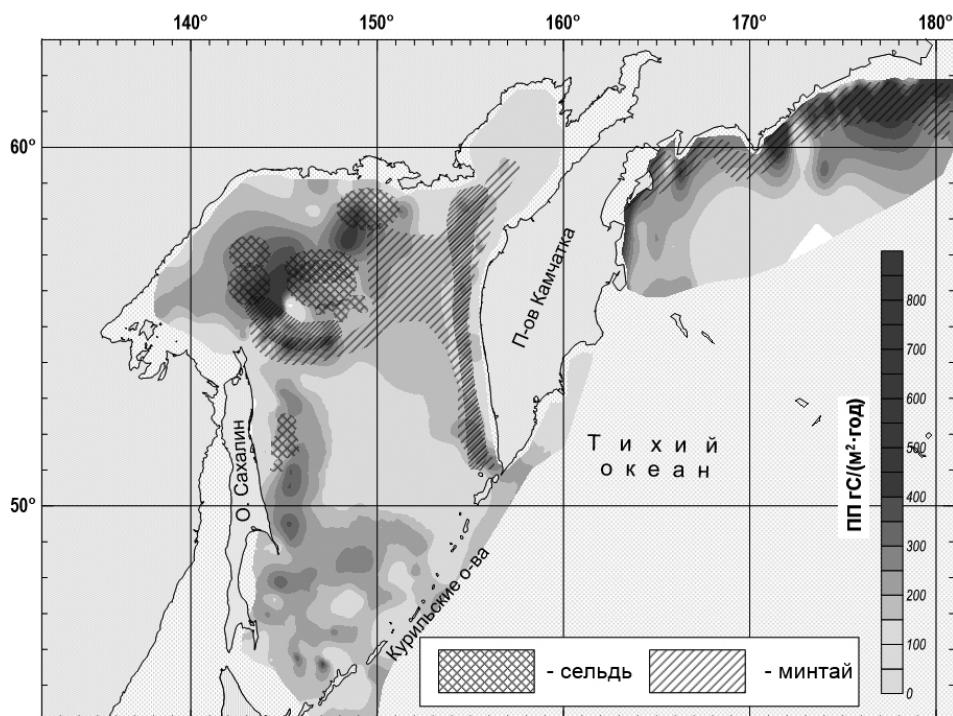


Рис. 5. Первичная продукция ($\text{г С}/\text{м}^2 \text{год}$) и некоторые районы промысла сельди и минтая. Районы промысла нанесены по данным И.В. Мельникова и др. [2011]

положительной связи между содержанием в воде биогенных элементов и биопродуктивностью очевидно.

Наглядным примером связи промысловой биопродуктивности с обеспеченностью фитопланктона питательными минеральными солями являются результаты исследований в зоне Канарского апвеллинга [Духова и др., 2009]. Поскольку экосистема Канарского апвеллинга характеризуется очень короткой пищевой цепью, рыбопродуктивность здесь практически напрямую зависит от величины первичной продукции, которая определяется запасом фосфора. Связь между фосфатами и единовременной биомассой промысловых пелагических видов рыб в районе Канарского апвеллинга прослеживается как в пространстве, так и во времени.

Исследования, проведённые в 2013 г. в исключительной экономической зоне Республики Гвинея-Бисау показали, что наиболее благоприятные условия для образования максимальных промысловых скоплений пелагических рыб отмечены в опреснённой речным стоком прибрежной зоне, где содержание фосфора было наибольшим (рис. 6) [Шнар и др., 2013].

Анализ изменения содержания фосфатов в поверхностном слое и биомассы пелагических рыб в районе Канарского апвеллинга в течение 10 лет также свидетельствует о наличии между ними положительной связи (рис. 7).

Выявленные закономерности позволили внедрить полученные результаты в практику работ АтлантНИРО по научному обеспечению рационального промысла в Атлантическом океане.

Таким образом, запас биогенных элементов в эвфотическом слое, ответственный за величину первичной продукции, определяет в конечном итоге уровень потенциальной биопродуктивности вод и является одним из абиотических факторов среды, используемых для обнаружения районов повышенной биопродуктивности.

В отличие от содержания биогенных элементов, косвенного показателя уровня продуктивности, содержание в воде некоторых химических соединений напрямую связано с наличием скоплений объектов не только первого, но и последующих звеньев трофической цепи. Это, прежде всего, аммонийный азот, выделяющийся в окружающую среду в процессе метаболизма гидробионтов. Содержание аммонийного азота в воде является результатом соотношения между интенсивностью его поступления в воду в процессе метаболизма микро- и макротеротрофов, деструкции органического вещества и интенсивностью расхода при утилизации его фитопланктоном и окислении до нитритов и нитратов в процессе нитрификации. Накопление нестойких аммонийных соединений азота в воде может быть лишь при условии преобладания его поступления над расходом.

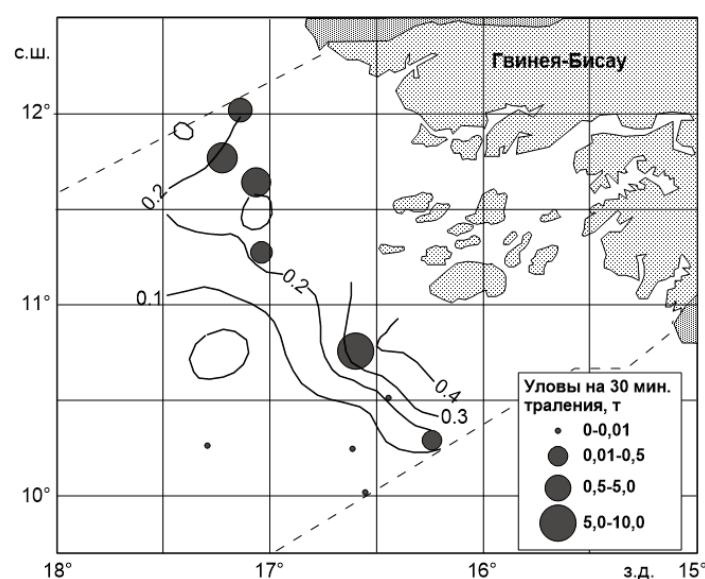


Рис. 6. Распределение контрольных уловов пелагических рыб и содержание минерального фосфора ($\text{мг-ат}/\text{м}^3$) на поверхности [Шнар и др., 2013]

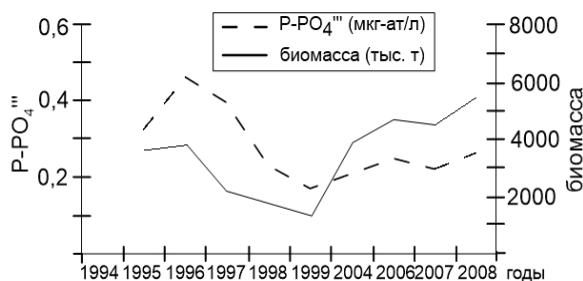


Рис. 7. Межгодовая изменчивость содержания фосфатов в поверхностном слое и биомассы пелагических рыб в летний период в районе Канарского апвеллинга [Духова и др., 2009]

Значительное локальное повышение его концентрации, как правило, связано с интенсивным метаболизмом гидробионтов и свидетельствует об увеличении в этих районах биомассы организмов вторичного или последующих звеньев трофической цепи. Зафиксированное высокое количество аммонийного азота — это результат процессов не отдаленных по времени, а происходящих непосредственно в момент исследований. Таким образом, аммонийный азот может служить прямым показателем скоплений гидробионтов.

Джонсон с соавторами [Johnson et al., 1984], например, установил, что в Антарктике в местах скопления криля концентрация аммонийного азота была заметно выше, чем в прилегающих водах. Причём, чем мощнее скопление, тем более существенна разница. Результаты наших исследований в море Скотия также показали, что выделяющиеся на общем фоне локальные области повышенного содержания аммонийного азота были приурочены к скоплениям макропланктона либо рыбы.

Наглядной демонстрацией наличия связей между абиотической и биотической частями морской экосистемы являются результаты комплексной экспедиции в Охотском море летом 2011 г. В придонном слое западно-камчатского шельфа были обнаружены локальные области с чрезвычайно высокой концентрацией аммонийного азота ($6-8 \mu\text{M}$). Именно к этим областям были приурочены скопления важнейших промысловых объектов, в т.ч. сахалинской камбалы (рис. 8).

В настоящее время большое внимание привлекает содержание в воде азота мочевины. Её концентрация в океане определяется сложной

системой соотношений между процессами потребления её фитопланктоном и бактериями и выделения за счёт метаболизма зоопланктона, некоторых видов рыб и млекопитающих. Трудоёмкий метод определения концентрации азота мочевины до сих пор ограничивал применение этого показателя в качестве индикатора для регистрации скоплений гидробионтов. Однако в последнее время определение мочевины все чаще входит в комплекс гидрохимических исследований.

Ещё один аспект, в котором могут быть использованы гидрохимические характеристики

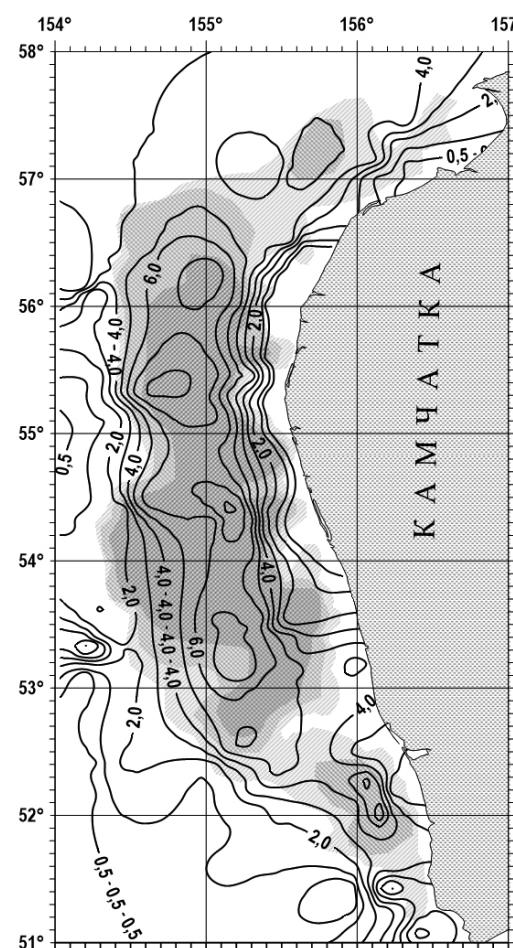


Рис. 8. Распределение аммонийного азота (μM) в придонном слое и положение скоплений сахалинской камбалы. Использованы результаты рейса на НИС «ТИНРО» в июле-августе 2011 г. (рейсовый отчёт, 2011)

— изолинии равных концентраций $N-NH_4^+$;
 заштрихованы районы плотных скоплений
 $(>10000 \text{ кг/км}^2)$ сахалинской камбалы

вод — локализация районов поиска промысловых скоплений. Это связано с изучением химических свойств вод, особенностей их гидрохимической структуры, закономерностей пространственного распределения и сводится в конечном итоге к обнаружению динамических условий, благоприятных для образования скоплений промысловых объектов. Главным образом это фронтальные зоны, различного знака круговороты и другие районы повышенной динамической активности. В качестве индикаторов при этом могут служить любые характеристики — растворённый в воде кислород, концентрации азота, фосфора, кремния, величина ρH и др.

Например, в море Скотия (Атлантический сектор Антарктики) гидрохимические показатели вод были использованы для обнаружения зон, где с наибольшей вероятностью может происходить образование промысловых скоплений одного из основных промысловых объектов Антарктики — антарктического криля *Euphausia superba Dana* [Аржанова, 1980, 1982]. Скопления эуфаузиид совпадают с разного рода возмущениями в поле течений в виде достаточно устойчивых завихрений, круговоротов, меандров, что обусловлено задержкой и скапливанием в них раков. Такие условия в море Скотия возникают в полосе фронтального разделя между водами Антарктического циркумпо-

лярного течения (АЦТ) и высокоширотными водами моря Уэдделла — Вторичной фронтальной зоне (ВФЗ). Биотопом криля являются воды высокоширотной модификации, поэтому наиболее крупные и устойчивые скопления отмечаются, как правило, у южной периферии ВФЗ и приурочены к её меандрам и завихрениям. Таким образом, важной задачей поисковых исследований является определение положения и конфигурации фронтальной зоны. Для этого были с успехом использованы гидрохимические параметры, резко меняющиеся в пределах ВФЗ, — это содержание кремния и величина отношения кремния и фосфора в поверхностном слое, концентрация растворённого кислорода в слое минимума, глубина его положения и т.д. Пространственное распределение этих показателей позволяет достаточно легко обнаружить фронтальную зону, выявить положение образовавшихся меандров и завихрений — основных мест скоплений криля (рис. 9).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, гидрохимические параметры водной среды, являющиеся важнейшей составляющей абиотической компоненты экосистемы, тесно связаны с жизнедеятельностью гидробионтов и могут быть с успехом использованы для ориентировочной оценки уровня биологической про-

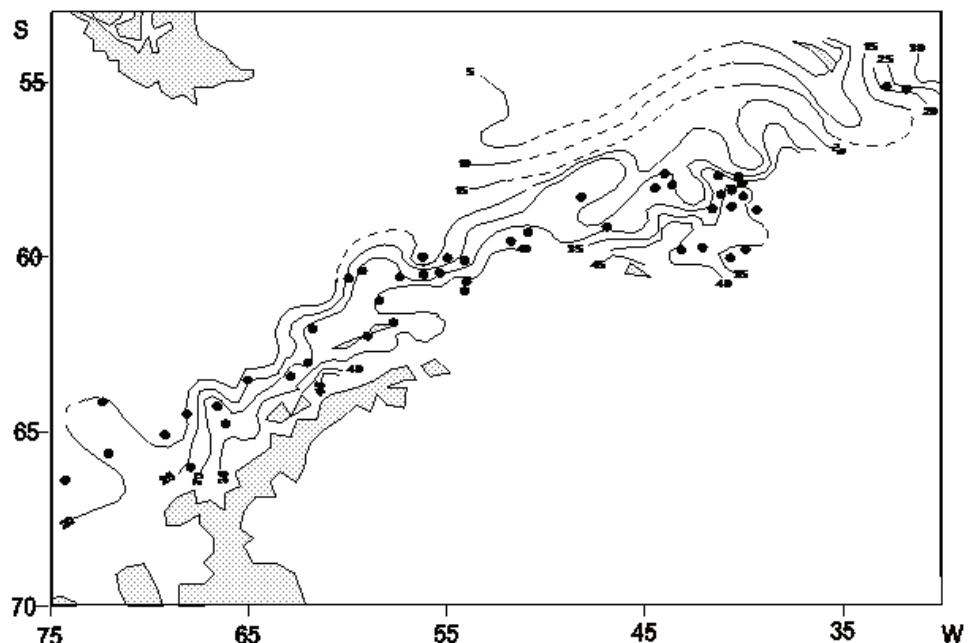


Рис. 9. Распределение величины Si/P на поверхности и положение скоплений криля (море Скотия, 1979 г.)

дуктивности водоёма. С одной стороны, их можно рассматривать в качестве показателей областей повышенной биопродуктивности, с другой — как основу, на которой она формируется.

В первом случае гидрохимические характеристики могут служить косвенным индикатором районов, где наиболее вероятно образование промысловых скоплений. Это связано с обнаружением по гидрохимическим характеристикам фронтальных зон, вихревых образований разного знака, зон интенсивного подъёма вод и т.д. Кроме того, ряд гидрохимических характеристик, являясь продуктами жизнедеятельности морских организмов, могут служить не косвенными, а прямыми показателями наличия скоплений промысловых объектов.

Гидрохимические элементы, на основе которых формируется биопродуктивность водоёмов, не связаны непосредственно с промысловыми объектами. Однако, наличие их в воде — неизменное условие существования всей водной биоты. Из широкого комплекса химических компонентов, растворённых в морской воде, это, прежде всего, минеральные соединения биогенных элементов, при утилизации которых фитопланктоном синтезируется первичное органическое вещество — основа жизни в море.

ЛИТЕРАТУРА

- Аржанова Н.В. 1980. Гидрохимические условия в районах промысловых скоплений криля на юге моря Скотия и в Тихоокеанском секторе Антарктики. Сб. «Биологические ресурсы антарктического криля». М.: ВНИРО. С. 73–88.
- Аржанова Н.В. 1992. Обеспеченность фитопланктона биогенными элементами в Белом море. Сб. «Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря». Материалы V Региональной конференции. Петрозаводск. С. 97–98.
- Аржанова Н.В. 1982. Отношение содержания кремния и фосфора (Si/P) как показатель зоны смешения вод в области Ю. Оркнейских островов и Антарктического полуострова. Сб. «Антарктика». Вып. 21. «Наука». С. 95–100.
- Аржанова Н.В., Буркальцева М.А. 1986. Обеспеченность фитопланктона биогенными элементами в Атлантическом океане. Сб. «Биологические ресурсы Атлантического океана». «Наука». С. 111–133.
- Аржанова Н.В., Зубаревич В.Л. 1997 а. Сезонные изменения содержания биогенных элементов в Охотском море как основа для оценки продукции фитопланктона. Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. М.: Изд-во ВНИРО. С. 92–97.
- Аржанова Н.В., Зубаревич В.Л. 1997 б. Химическая основа биопродуктивности Охотского моря. Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. М.: Изд-во ВНИРО. С. 86–92.
- Бергер В.Я., Наумов А.Д., Бабков А.И. 1995. Зависимость обилия и разнообразия морского бентоса от солёности среды // Биол. моря. Т. 21. № 1. С. 45–50.
- Богоров В.Г. 1974. Планктон Мирового океана. М.: Наука. С. 320.
- Винберг Г.Г. 1960. Первичная продукция водоёмов. Минск: Изд-во АН БССР. 329 с.
- Гершанович Д.Е., Елизаров А.А., Сапожников В.В. 1990. Биопродуктивность океана. М.: Агропромиздат. 235 с.
- Дацко В.Г. 1959. Органическое вещество в водах Южных морей СССР. М.: Изд-во Академии наук. 268 с.
- Духова Л.А., Шнар В.Н., Глеза И.Л., Малышко А.П. 2009. Сезонная изменчивость структуры вод и особенности распределения промысловых скоплений в районе Канарского апвеллинга // Вопросы промысловой океанологии. Вып. 6. № 2. С. 146–156.
- Кобленц-Мишике О.И. 1977. Первичная продукция. Биология океана. Т. 1. Биологическая структура океана. М.: Наука. С. 62–64.
- Матвеев В.И., Жигалов И.А. 2008. Оценка величины первичной продукции динамически активных зон Охотского моря. Вопросы промысловой океанологии. Вып. 5. № 2. М.: Изд-во ВНИРО. С. 208–216.
- Мельников И.В., Смирнов А.В., Байталюк А.А. 2011. ТИНРО-Центр Современные принципы управления ресурсами и промыслом минтая в России. Журнал «Fishnews — Новости рыболовства».
- Моисеев П.А. 1969. Биологические ресурсы Мирового океана. М.: Пищевая промышленность. 338 с.
- Никольский Г.В. 1974. Экология рыб. М.: Высшая школа. 357 с.
- Отчёт ФГУП «ТИНРО-Центр» по результатам донной траловой съёмки на Западной Камчатке и научно-исследовательских работ в тихоокеанских водах Курильских островов и в Охотском море в июле–августе 2011 г. на НИС «ТИНРО». Фонды ФГУП «ТИНРО-Центр».
- Парсонс Т.Х., Такахаши М., Харгрейв Б. 1982. Биологическая океанография. М.: «Легкая и пищевая промышленность». 432 с.
- Раймонд Дж. 1983. Планктон и продуктивность океана. Т. 1 М.: Легкая и пищевая промышленность. 568 с.
- Сапожников В.В. 1991. Оценка потенциальной продукции эвфотического слоя. Справочник гидрохимика: рыбное хозяйство. М.: Агропромиздат. С. 148–169.
- Сапожников В.В., Аржанова Н.В., Мордасова Н.В. 2012. Гидрохимические особенности биопродуктивности и продукционно-деструкционные процессы в

- Белом море. Система Белого моря. Том II. 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.* Гидрохимические основы продуктивности. Биологические ресурсы Белого моря: изучение и использование. Т. 69 (77). Изд. ЗИН РАН. 2012. С. 13–34.
- Удалов А.А., Бурковский И.В., Мокиевский В.О. и др.* 2004. Изменение основных характеристик микро-, мезо- и макробентоса по градиенту солёности в эстуарии Белого моря. Океанология. Т. 44. № 4. С. 549–560.
- Шнар В.Н., Ремесло А.В., Гулогин С.Ю.* 2013. Условия среды и особенности распределения пелагических рыб в исключительной экономической зоне Республики Гвинея-Бисау в январе 2013 г. / Вопросы промысловой океанологии. М.: Изд-во ВНИРО. Вып. 10. С. 151–161.
- Chassot E, Bonhommeau S, Dulvy NK, Melin F, Watson R et al.*, 2010. Global marine primary production constrains fisheries catches. *Ecol Lett* 13:495–505.
- Codispoti L.A., Kelly V., Thessen A. et al.* Synthesis of primary production in the Arctic Ocean: III. Nitrate and phosphate based estimates of net community production. *Prog. Oceanogr.* 2013. P. 126–150.
- Conti L., Scardi M.* 2010. Fisheries yield and primary productivity in large marine ecosystems. *MARINE ECOLOGY*. Vol. 410: 233–244.
- Howarth R.W.* 2004. Nutrient Limitation of Net Primary Production in Marine Ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* Vol. 19: 89–110 (Volume publication date November 1988) DOI: 10.1146/annurev.es.19.110188.000513
- Irigoiien X., Huisman J., Harris RP.* Global biodiversity patterns of marine phytoplankton and zooplankton. *Nature* 429:863–867.
- Johnson M., Macaulay M., Biggs D.* 1984. Respiration and excretion within a moss aggregation of *Euhauzia S. implicata* for krill distribution. *J. Crustas. Biol.* V. 4. № 1. P. 174–184.
- Loneragan N.R., Potter I.C.* 1990. Factors influencing community structure and distribution of different life-cycle categories of fishes in shallow waters of a large Australian estuary // *Marine Biology*. V. 106. 25–37.
- Loneragan N.R., Potter I.C., Lenanton C.J.* 1989. Influence of site, season and year on contributions made by marine, estuarine, diadromous and freshwater species to the fish fauna of a temperate Australian estuary // *Marine Biology*. V. 103. 461–479.
- Nixon S., Thomas A.* 2001. On the size of the Peru upwelling ecosystem. *Deep-Sea Res Part I-Oceanogr Res Pap* 48:2521–2528.
- Park K.* 1967. Nutrient regeneration and preformed nutrient off Oregon // *Limnology and Oceanography*. Vol. 12. № 3. P. 2–11.
- Popova E.E., Yool A., Coward A.C., Aksenov Y.K., Alderson S.G., de Cuevas B.A. and T.R. Anderson.* Control of primary production in the Arctic by nutrients and light: insights from a high resolution ocean general circulation model. *Biogeosciences*, 7, 3569–3591, 2010.
- Redfield S., Ketchum B.H., Richards F.A.* The influence of organisms on the composition of seawater // *The Sea*. New York.: 1963. Vol. 2. P. 15–24.
- Riley G.A.* 1957. *Limnol. Oceanogr.* 2. 252.
- Steemann Nielsen.* The use of radioactive carbon (14C) for measuring organic production in the sea. *J. Cons. Int. Explor. Mer.* 1952. V. 18. P. 117–140.
- Tremblay J-E, Gagnon J.* 2009. The effects of irradiance and nutrient supply on the productivity of Arctic waters: a perspective on climate change. In: Nihoul JCJ, Kostianoy A.G. (eds) *Influence of Climate Change on the Changing Arctic and Sub-Arctic Conditions*. Elsevier, P. 73–93.
- Tremblay J-E., Robert D., Varela D.E., Lovejoy C., Darnis G., Nelson R.J., Sastri A.R.* Current state and trends in Canadian Arctic marine ecosystems: I. Primary production. *Climatic Change*; Nov2012, Vol. 115 Issue 1, P. 161–178.
- Uda M.* Fisheries oceanography in Japan, especially on the principles of fish distribution, concentration, dispersal and fluctuation. *Calif. Coop. Oceanic. Fish. Invest.* V/ 8/ 1961/ P/ 25–31.
- Ware D.M., Thomson R.E.* 2005. Bottom-up ecosystem trophic dynamics determine fish production in the north-east Pacific. *Science* 308:1280–1284.
- Weichert G.* Chemical changes in upwelling water off NW Africa. *Sympos. On the Canary current. Upwelling and Living Resources.* Las Palmas. 1980. № 2. P. 192–198.

REFERENCES

- Arzhanova N.V.* 1980. Гидрохимические условия в районах промысловых скоплений криля на юге моря Скотиа и в Тихоокеанском секторе Антарктики. Сб. Биологические ресурсы антарктического криля. М.: ВНИРО. С. 73–88.
- Arzhanova N.V.* 1992. Обеспеченность фитопланктона биогеннымми элементами в Белом море. Сб. Проблемы изучения рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Материалы V региональной конференции «Петропавловск». С. 97–98.
- Arzhanova N.V.* 1982. Описание содерзания кремниевой и фосфорной кислоты в воде в областях Южных Оркнейских островов и Антарктического полуострова. Сб. «Антарктика» Вып. 21. Наука. С. 95–100.
- Arzhanova N.V., Burkalceva M.A.* 1986. Обеспеченность фитопланктона биогеннымми элементами в Атлантическом

- okeane Sb. Biologicheskie resursy Atlanticheskogo okeana. Nauka. S. 111–133.
- Arzhanova N.V., Zubarevich V.L.* 1997. Sezonnye izmeneniya soderzhaniya biogennyh elementov v Ohotskom more kak osnova dlya ocenki produktsii fitoplanktona. Kompleksnye issledovaniya ekosistemy Ohotskogo moray. M.: Izd-vo VNIRO. S. 92–97.
- Arzhanova N.V., Zubarevich V.L.* 1997. Himicheskaya osnova bioproduktivnosti Ohotskogo morya. Kompleksnye issledovaniya ekosistemy Ohotskogo moray. M.: Izd-vo VNIRO. S. 86–92.
- Berger V.YA., Naumov A.D., Babkov A.I.* 1995. Zavisimost obiliya i raznoobraziya morskogo bentosa ot solenosti sredy Biol morya. T. 21. № 1. S. 45–50.
- Bogorov V.G.* 1974. Plankton Mirovogo okeana. M.: Nauka. 320 s.
- Vinberg G.G.* 1960. Pervichnaya produkciya vodoemov. Minsk: Izd-vo AN BSSR. 329 s.
- Gershanovich D.E., Elizarov A.A., Sapozhnikov V.V.* 1990. Bioproduktivnost okeana. M.: Agropromizdat. 235 s.
- Dacko V.G.* 1959. Organicheskoe veshchestvo v vodah YUzhnyh morej SSSR. M.: Izd-vo Akademii nauk. 268 s.
- Duhova L.A., SHnar V.N., Gleza I.L., Malyshko A.P.* 2009. Sezonnaya izmenchivost struktury vod i osobennosti raspredeleniya promyslovyh skoplenij v rajone Kolarskogo apvellinga. Voprosy promyslovoj okeanologii. Vyp. 62. S. 146–156.
- Koblenc-Mishke O.I.* 1977. Pervichnaya produkciya Biologiya okeana. T. 1. Biologicheskaya struktura okeana. M.: Nauka. S. 62–64.
- Matveev V.I., ZHigalov I.A.* 2008. Ocenka velichiny pervichnoj produkciyi dinamicheski aktivnyh zon Ohotskogo moray. Izd-vo VNIRO. Voprosy promyslovoj okeanologii. Vyp. 5 № 2. S. 208–216.
- Melnikov I.V., Smirnov A.V., Bajtalyuk A.A.* 2011. TINRO-Centr Sovremennye principy upravleniya resur- sami i promyslom mintaya v Rossii / ZHurnal Fish-news Novosti rybolovstva.
- Moiseev P.A.* 1969. Biologicheskie resursy Mirovogo okeana. M.: Pishchevaya promyshlennost. 338 s.
- Nikolskij G.V.* 1974. EHkologiya ryb. M.: Vysshaya shkola. 357 s.
- Otchet FGUP TINRO-Centr po rezultatam donnoj tralovoj semki na Zapadnoj Kamchatke i nauchno-issledovatel'skikh rabot v tihookeanskikh vodah Kuril'skikh ostrovov i v Ohotskom more v iyule-avguste 2011 g na NIS TINRO Fondy FGUP TINRO-Centr.*
- Parsons T.H., Takahashi M., Hargreav B.* 1982. Biologicheskaya okeanografiya. M.: Legkaya i pishchevaya promyshlennost. 432 s.
- Rajmont D.* Plankton i produktivnost okeana. T. 1. M.: Legkaya i pishchevaya promyshlennost. 568 s.
- Sapozhnikov V.V.* 1991. Ocenka potencialnoj produktsii ehfoticheskogo sloya. Spravochnik gidrohimika rybnoe hozyajstvo. M.: Agropromizdat. S. 148–169.
- Sapozhnikov V.V., Arzhanova N.V., Mordasova N.V.* 2012. Gidrohimicheskie osobennosti bioproduktivnosti i produktionno-destrukcionnye processy v Belom more. Sistema Belogo morya. Tom II. Vodnaya tolshcha i vzaimodejstvuyushchie s nej atmosfera, kriosfera, rechnoj stok i biosfera. M.: Nauchnyj mir. S. 433–473.
- Sapozhnikov V.V., Arzhanova N.V., Mordasova N.V.* 2012. Gidrohimicheskie osnovy produktivnosti. Biologicheskie resursy Belogo morya izuchenie i ispolzovanie. T. 69. 77 Izd. ZIN RAN. S. 13–34.
- Udalov A.A., Burkovskij I.V., Mokievskij V.O. i dr.* 2004. Izmenenie osnovnyh harakteristik mikro-, mejo- i makrobentosa po gradientu solenosti v ehstuarii Belogo morya. Okeanologiya. T. 44. N 4. S. 549–560.
- Shnar V.N., Remeslo A.V., Gulyugin S.YU.* Usloviya sredy i osobennosti raspredeleniya pelagicheskikh ryb v isklyuchitelnoj ekonomiceskoy zone Respubliki Gvineya-Bisau v yanvare 2013 g. Voprosy promyslovoj okeanologii. Vyp. 10. M.: Izd-vo VNIRO. S. 151–161.

Поступила в редакцию 11.09.2017 г.
Принята после рецензии 24.10.2017 г.

Hydrochemical parameters of marine basins as indicators of its biological productivity

N.V. Arzhanova

Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography (FSBSI «VNIRO»), Moscow

On the example of some regions of the World Ocean and the seas of Russia it is shown that the hydrochemical characteristics of the medium can be both indirect and direct indicators of areas of increased biological productivity. Direct indicators of the level of biological productivity are chemical compounds that are products of the metabolism of hydrobionts, such as, for example, ammonium and urea. Their accumulation in water indicates the presence in this region of clusters of hydrobionts, including commercial ones. The study of the hydrochemical structure of the water column makes it possible to discover the regions most favorable for the formation of fishing clusters-frontal zones, vortex formations of a different sign, zones of intensive water rise. An important indirect indicator of increased biological productivity is the high content of biogenic elements in the euphotic layer, on which the amount of organic matter synthesized by phytoplankton — the basis for the formation of the food base for hydrobionts of all subsequent links in the food chain — depends.

Keywords: hydrochemistry, bioproductivity, primary production, organic matter, phytoplankton, nutrient, ecosystem.