

УДК 551.464:574.55

**Гидрохимические методы оценки биопродуктивности
промысловых районов Мирового океана***В. В. Сапожников*

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

В статье приводятся не только теоретические предпосылки для расчёта первичной продукции (ПП) по гидрохимическим показателям, но и даны многочисленные примеры расчёта ПП в полярных районах и зонах апвеллингов, а также в ультраолиготрофных тропических районах. Показаны преимущества расчётов по гидрохимическим параметрам: их большая репрезентативность и более полная оценка ПП Мирового океана, что позволило увеличить её до $100 \cdot 10^9$ т С/год.

Ключевые слова: биогенные элементы, растворённый кислород, первичная продукция, хлорофилл, регенерация биогенных элементов, стехиометрическая модель органического вещества, весеннее цветение.

ВВЕДЕНИЕ

Наиболее важным процессом в океане является процесс фотосинтеза. Создание первичного органического вещества, которое представляет собой основу всей пищевой пирамиды, определяет не только пространственную неравномерность распределения фосфатов, нитратов и кремния, но и их вертикальную структуру в океане. В свою очередь, наличие биогенных элементов в фотическом слое определяет интенсивность процессов фотосинтеза.

На суше главными факторами, определяющими величину первичной продукции, являются количество доступной воды и солнечная радиация. Представляя смену широтных растительных зон от среднеазиатских пустынь до полярной тундры, мы видим только переход от зоны безводья, где имеется избыток сол-

нечной радиации и явный недостаток воды, к зоне тундры, где можно наблюдать явный избыток воды и недостаток солнечной радиации. Безусловно, растениям нужны биогенные элементы, которые они получают из почвы, но этот фактор не является лимитирующим в отличие от ситуации в океане. В морях и океанах, где фотосинтез происходит в водной фазе, вода не влияет на процесс фотосинтеза, а вот количество доступных биогенных элементов часто лимитирует образование первичной продукции (ПП). Таким образом, в океане основными факторами, определяющими величину ПП, являются биогенные элементы и солнечная радиация. Поэтому в науках об океане огромное значение принадлежит гидрохимии, изучающей пространственно-временную изменчивость фосфатов, нитратов

и кремния как первичной основы биопродуктивности. Недостаток какого-либо из этих элементов обычно тормозит развитие фотосинтеза. Фосфатный фосфор, азот нитратов и кремний растворённой кремнекислоты находятся в океане в микрограммовых количествах: фосфатов — 0,1–4,0 мкг-ат/л, нитратов — 0,1–50 мкг-ат/л и растворённой кремнекислоты — 1,0–280,0 мкг-ат/л, или микромолей (μM).

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ГИДРОХИМИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК В МИРОВОМ ОКЕАНЕ

Карты распределения нитратов, фосфатов и кремния в поверхностном слое Мирового океана, опубликованные ранее [Иваненков, 1979], позволяют увидеть, что высокие концентрации биогенных элементов находятся в полярных районах и вдоль периферии океанов (рис. 1–3).

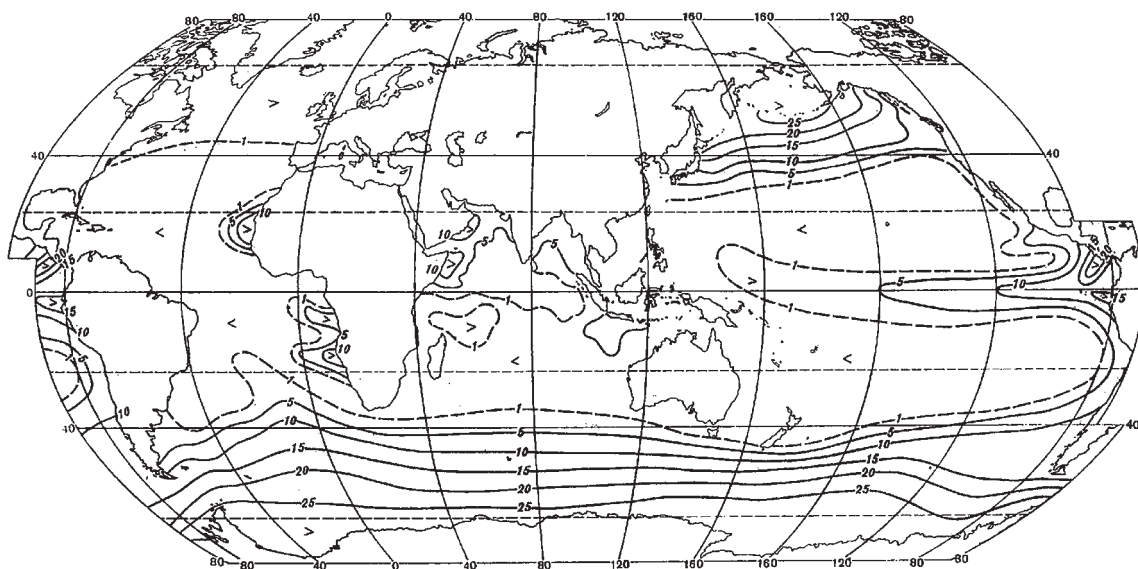


Рис. 1. Распределение нитратов (μM) на поверхности океана зимой Северного полушария

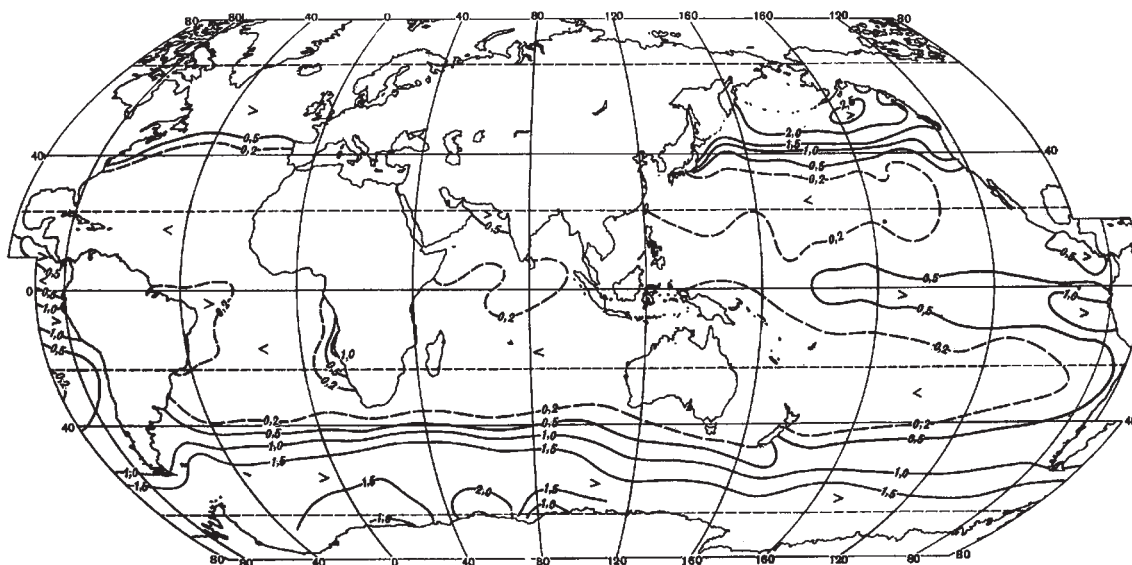


Рис. 2. Распределение фосфатов (μM) на поверхности океана зимой Северного полушария

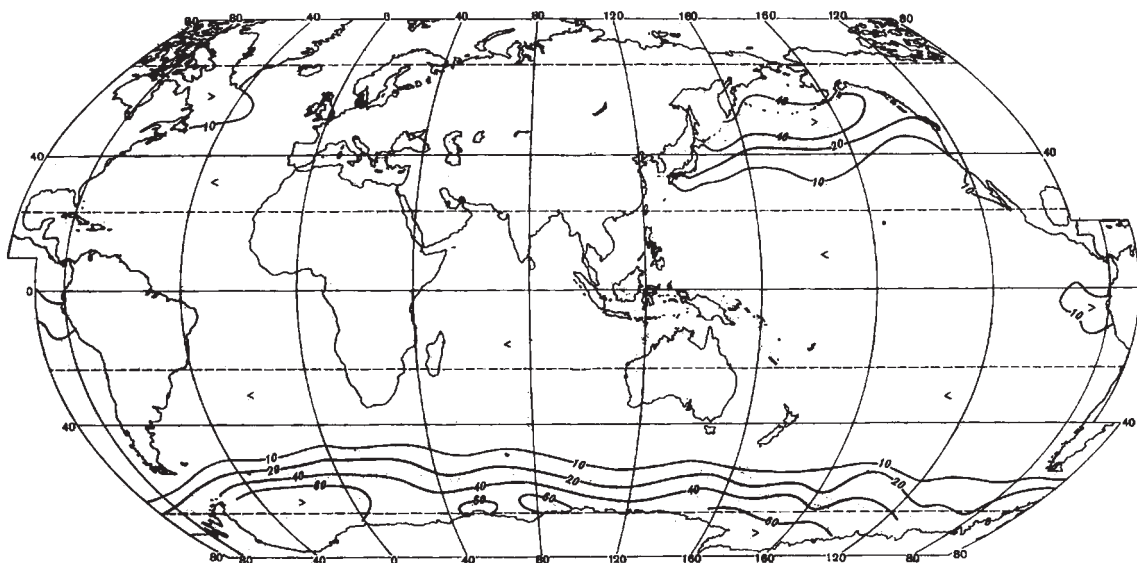


Рис. 3. Распределение растворённой кремнекислоты (μM) на поверхности океана зимой Северного полушария

В полярных районах высокие количества биогенных элементов объясняются процессами зимнего вертикального перемешивания, когда с глубины 200–400 м выносятся воды,

содержащие высокие концентрации фосфатов, нитратов и кремнекислоты.

Вдоль периферии океанов сгонные ветра отгоняют поверхностную воду от берега, а на

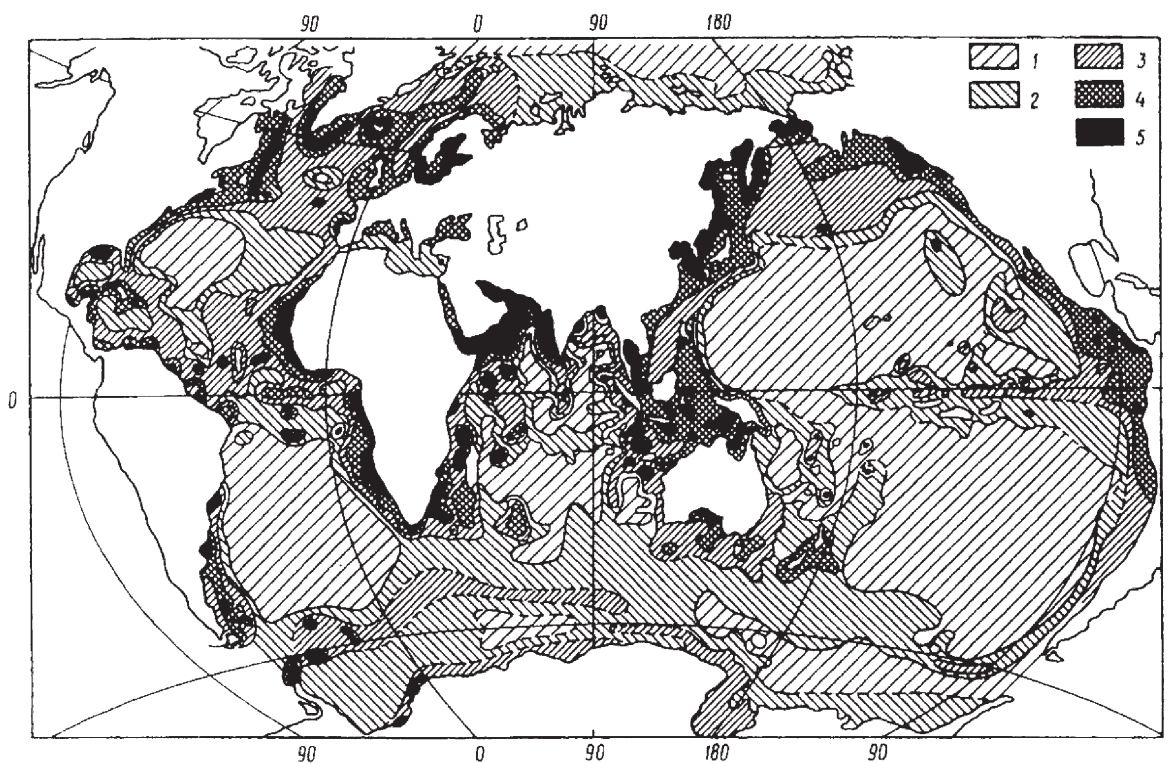


Рис. 4. Распределение средней годовой первичной продукции ($\text{mg C}/\text{m}^2$ в день) в Мировом океане:
1 – 100; 2 – 100–150; 3 – 150–250; 4 – 250–500; 5 – >500

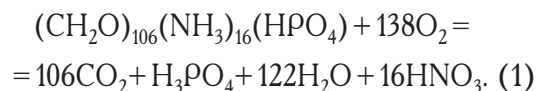
её место поднимаются глубинные воды с высоким содержанием биогенных элементов. Соответственно, высокие значения первичной продукции наблюдаются в полярных районах и вдоль периферии океанов [Кобленц-Мишке и др., 1968] (рис. 4).

На рис. 4 видно, что промышленные районы могут располагаться только в полярных районах или вдоль периферии океанов. Суммарная первичная продукция, рассчитанная по этой карте, оказалась равна 23 млрд т С/год, что сразу же смутило зоологов. Затем появилась статья Ю. И. Сорокина [1977], где было показано, что суммарное потребление всеми консументами, т.е. всеми организмами, питающимися органическим веществом, составляет 90 млрд т С/год. Стало ясно, что первичной продукции не хватает. Чтобы покрыть все траты консументов, необходимо увеличить суммарную величину первичной продукции как минимум в 4–5 раз. Основной причиной занижения величин первичной продукции было повсеместное внедрение метода оценки ПП с использованием радиоизотопа ^{14}C . Этот метод занижает величины ПП в 3–5 раз. В работах Ю. И. Сорокина [1971, 1977] было показано, что существует более 27 причин, по которым метод ^{14}C недооценивает первичную продукцию.

РАСЧЁТЫ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ПО ГИДРОХИМИЧЕСКИМ ПАРАМЕТРАМ

В последние 80 лет стали широко использоваться гидрохимические методы оценки первичной продукции. Самый простой метод — это расчёт ПП по сезонной разнице биогенных элементов. Зимой много биогенов в эвфотическом слое, а летом они «съедены». Разница в концентрациях фосфатов (ΔP) зимой и летом умножается на 106 и 12. Таким образом мы получаем ПП в величинах мкг С/л или в мг С/м³. Если мы рассчитывали разницы фосфатов не только для поверхностного слоя, а для всего эвфотического слоя, то мы получим ПП в мг С/м² за весеннее «цветение» или «урожай» органического вещества. Точно так же рассчитывается продукция по нитратному азоту (ΔN), но множитель будет $(106\Delta N \times 12)/16$, для кремния — $(106\Delta Si \times 12)/23$, а в полярных районах — $(106\Delta Si \times 12)/35$. Для того

чтобы понять, откуда берутся эти коэффициенты, надо рассмотреть стехиометрическую модель органического вещества [Richards, 1965]:



Если читать уравнение (1) справа налево, то совершенно ясно, что одна молекула фосфорной кислоты, 16 молекул нитратов, 106 молекул CO_2 и 122 молекулы воды позволяют водорослям синтезировать одну «стехиометрическую» молекулу органического вещества, в которой именно в таком соотношении находятся углерод, азот и фосфор: С : N : P = 106 : 16 : 1.

Трудно переоценить значение этого открытия. Теперь гидрохимия стала количественной наукой. Любые временные изменения концентрации фосфатов, нитратов и кремния, если считать, что адвекция воды пренебрежимо мала, можно пересчитать в соответствующие изменения концентрации органического вещества.

Наиболее удачное применение этого соображения было использовано для расчёта ПП в прибрежных апвеллингах (рис. 5). Так, при быстрой съёмке Перуанского апвеллинга удалось получить карту изолиний температуры и рН, по которым рассчитана ПП. Для величины рН коэффициент пересчёта $\Delta p\text{H}$ в ПП равен 500. Второй пример таких расчётов — это Канарский апвеллинг у берегов Марокко и Мавритании (рис. 6), где были выполнены определения температуры, солёности, рН, кислорода, фосфатов, нитратов и кремния. Постепенное уменьшение концентраций фосфатов, нитратов и кремния по мере удаления от

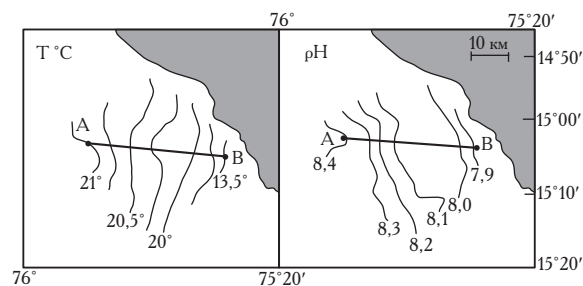


Рис. 5. Распределение температуры (°C) и рН в прибрежных водах Перу [Simpson, Zirino, 1980]

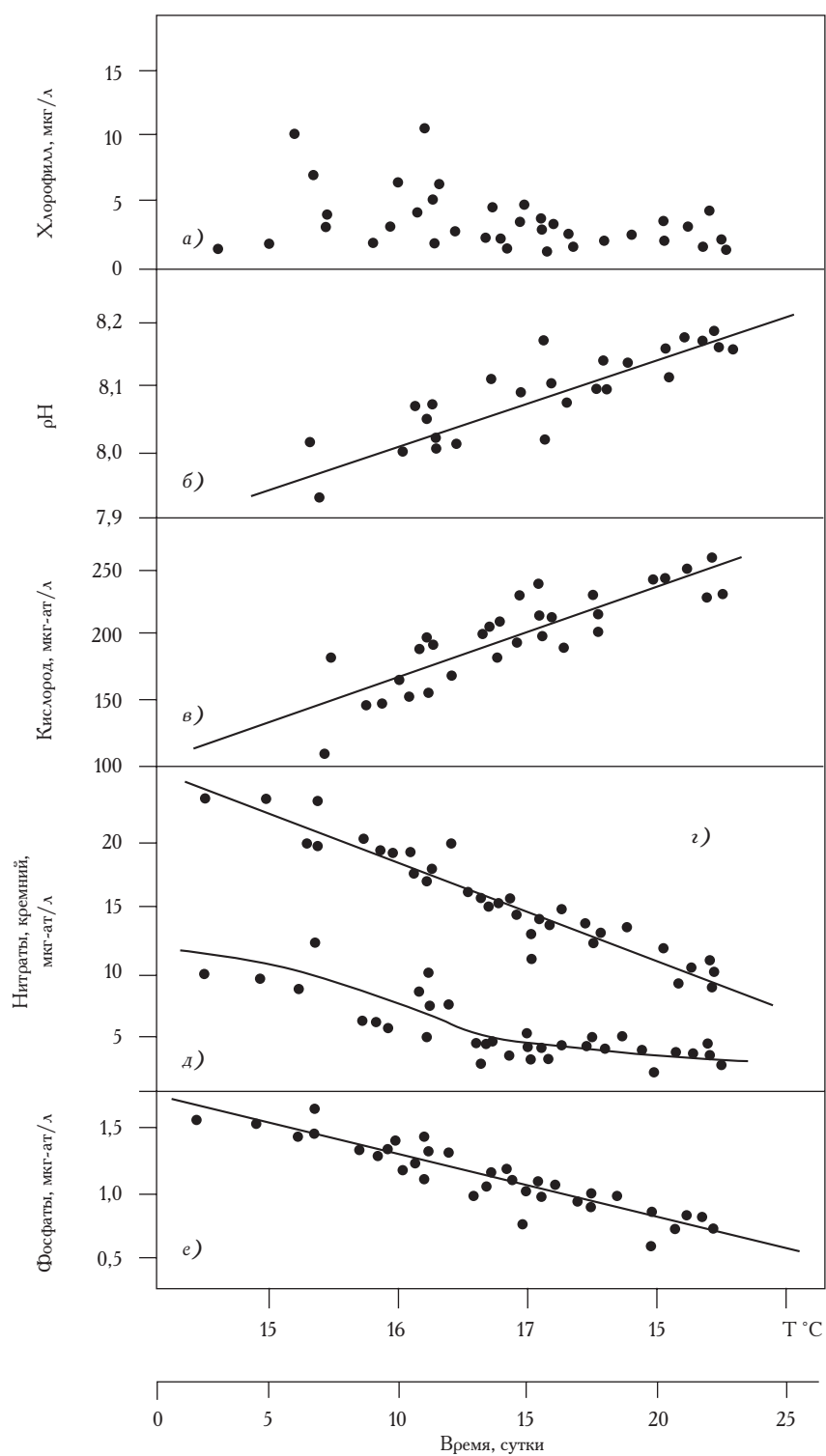


Рис. 6. Изменение концентрации: хлорофилла (а); рН (б); кислорода (в); нитратов (г); кремния (д) и фосфатов (е) по мере прогрева поверхностного слоя в зоне апвеллинга у берегов Северо-Восточной Африки [Weichart, 1980]

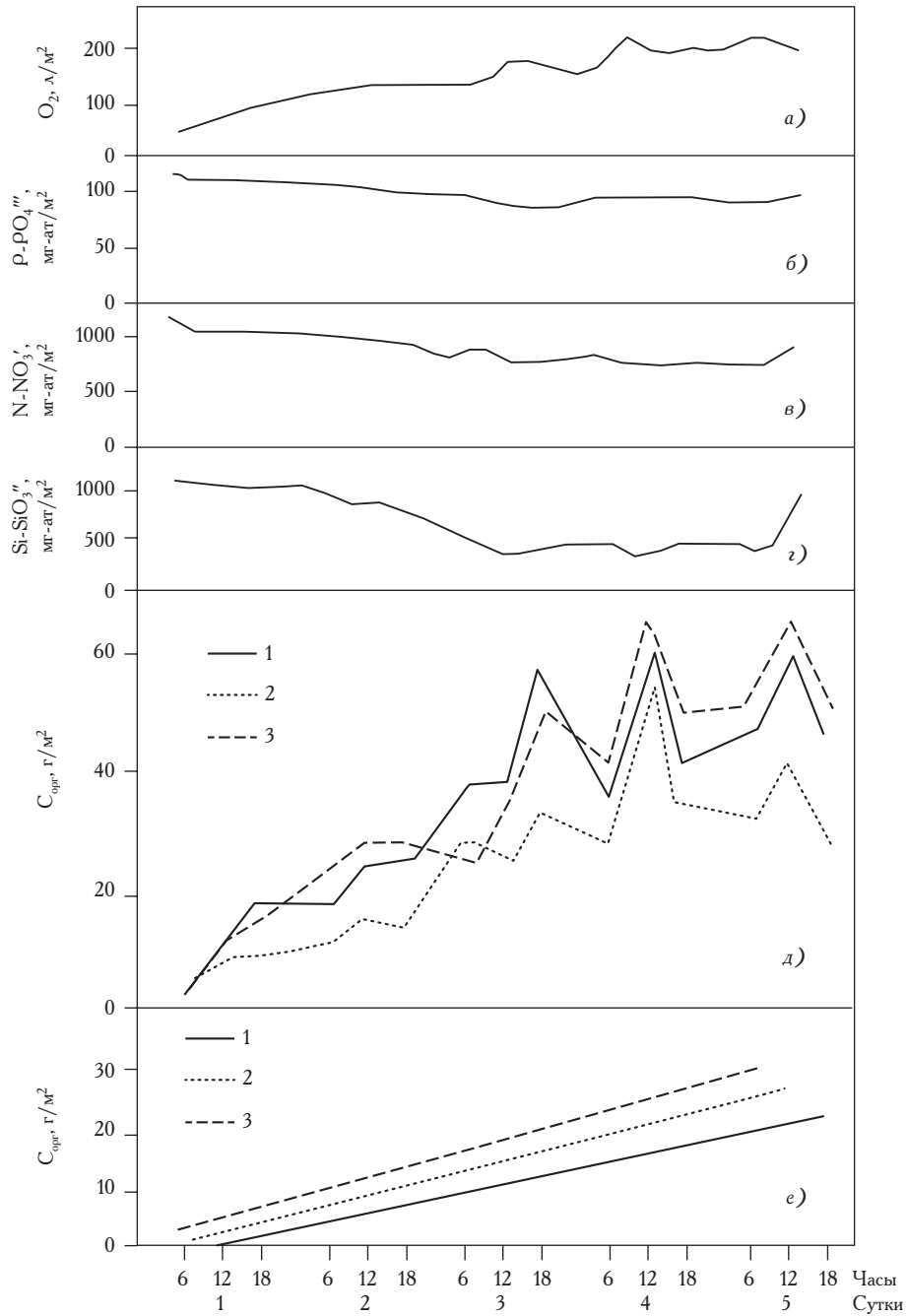


Рис. 7. Изменение запаса биогенных элементов в слое 0–50 м:

a — O_2 ; *б* — $P-PO_4'''$; *в* — $N-NO_3'$; *г* — $Si-SiO_3''$; *д* — изменение запаса фотосинтезированного $C_{орг}$, рассчитанного по гидрохимическим параметрам: по изъятию — $P-PO_4'''$ (1); $N-NO_3'$ (2); по продукции O_2 (3) и *е* — по данным прямых изменений ^{14}C :

1 — отбор проб в 18 часов, 2 — отбор проб в 12 часов, 3 — отбор проб в 6 часов [Ryther et al., 1971]

апвеллинга дало возможность пересчитать ΔP , ΔN и ΔSi в ПП. Также проведены расчёты по увеличению концентрации кислорода и повышению величины рН. По данным Вейхарта [Weichart, 1980], средняя температура квази-

однородного слоя повышается за одни сутки на $0,2^\circ C$. В конечном итоге это позволило получить не только общий «урожай» органического вещества, но и ПП за сутки во всем эвфотическом слое. В зоне прибрежного апвеллинга

прогрев поверхностного перемешанного слоя происходит очень быстро, а эвфотический слой обычно ограничивается слоем «скачка» плотности. Именно в нём наблюдается пересыщение воды кислородом и идут процессы фотосинтеза.

Интересный эксперимент по исследованию суточных изменений концентраций биогенных элементов, кислорода, хлорофилла и ГП был произведен Райтером [Ryther et al., 1971]. В этом эксперименте предварительно был выделен объём воды, который только что поднялся к поверхности. Обычно пятно поднявшихся глубинных вод отличается исключительной голубизной и прозрачностью. Судно вошло в центр пятна и поставило плавучий якорь, который состоял из груза, конуса и буя на поверхности и держался с выделенной водной массой. Три раза в сутки (6⁰⁰, 12⁰⁰, 18⁰⁰) суд-

но подходило к бую, где выполнялся полный комплекс наблюдений: $T^{\circ}\text{C}$, $S\text{‰}$, $P\text{-PO}_4'''$, $N\text{-NO}_3'$, $\text{Si-SiO}_3''$, O_2 , pH, хлорофилл и ГП. Результаты наблюдений за 5 суток представлены на рис. 7. Дополнительно выполнялись параллельные определения ГП методом ^{14}C и кислородным методом. Как видно из рисунка 8, для величин ГП, определённых по кислородному методу, даже шкала по вертикали имеет значения в 2 раза выше.

Для тропических вод, где концентрация азота и фосфора практически всегда равна нулю до 75 м (рис. 8), пришлось придумывать значительно более сложные методы для оценки первичной продукции. Вертикальное распределение ГП в тропических водах характеризуется обычно двумя максимумами, верхний максимум находится на глубине оптимума по

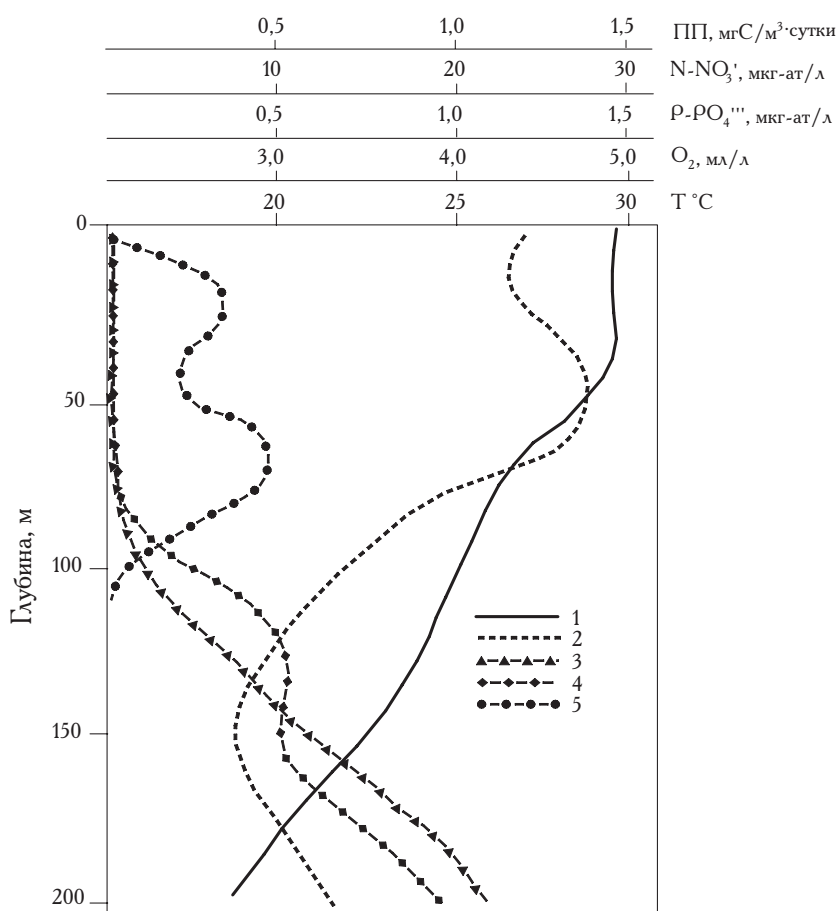


Рис. 8. Вертикальное распределение температуры, первичной продукции, кислорода, фосфатов и нитратов в западно-тропической части Тихого океана

свету (~ 20 м), а нижний максимум находится над скачком биогенных элементов (60–80 м).

Понятно, что нижний максимум ПП под-держивается потоком биогенных элементов снизу, поэтому решено было рассчитать ПП по потоку из-под «скачка» биогенов. Вертикальную составляющую скорости (W) рассчиты-вали по уравнению переноса вод адвекцией и вертикальной диффузией:

$$\begin{aligned} \frac{\partial K}{\partial t} &= U \frac{\partial K}{\partial x} + V \frac{\partial K}{\partial y} + W \frac{\partial K}{\partial z} = \\ &= \frac{\partial}{\partial x} \left(A_x \frac{\partial K}{\partial x} \right) + \frac{\partial}{\partial y} \left(A_y \frac{\partial K}{\partial y} \right) + \\ &\quad + \frac{\partial}{\partial z} \left(A_z \frac{\partial K}{\partial z} \right), \end{aligned} \quad (2)$$

где K — концентрация азота или фосфора; U , V , W — проекция вектора скорости на оси x , y , z ; t — время; A_x , A_y , A_z — коэффициенты турбулентного обмена вдоль соответствующих осей.

Поскольку в уравнение входят первая и вторая производные концентраций азота или фосфора по трём осям, то наблюдения были выполнены по схеме «креста», состоящего из гидрологических станций. В центре «креста» стоял заякоренный буй с измерителями течений БПВ-2.

Учитывая, что суточные батометрические станции показали незначительные изменения по температуре, солёности и биогенам, уда-лось пренебречь производными по времени

$$\left(\frac{\partial T}{\partial t}, \frac{\partial S}{\partial t}, \frac{\partial K}{\partial t} \right).$$

Расчёт вторых производных температуры и солёности по горизонтам дал порядок вели-чин 10^{-15} – 10^{-16} . При обычно принимаемом соотношении коэффициентов турбулентной диффузии по вертикали (A_z) и по площади (A_l) равном $1:10^6$, порядки вторых произво-дных позволяют пренебречь членами с коэф-фициентами горизонтального турбулентного обмена. В окончательном виде расчётная си-стема уравнений приняла вид:

$$U \frac{\partial T}{\partial x} + V \frac{\partial T}{\partial y} + W \frac{\partial T}{\partial z} = A_z \frac{\partial^2 T}{\partial z^2}, \quad (3)$$

$$U \frac{\partial S}{\partial x} + V \frac{\partial S}{\partial y} + W \frac{\partial S}{\partial z} = A_z \frac{\partial^2 S}{\partial z^2}, \quad (4)$$

где ось x соответствует направлению на восток, ось y — на север, а ось z — от поверхности ко дну. Значения U и V были взяты по дан-ным БПВ-2. Решение этих уравнений отно-сительно W привело к следующим величинам (см. табл.) .

Расчёты ПП по вертикальному выносу биогенных элементов дают несколько зани-женные результаты, так как характеризуют только «новую» ПП и не учитывают ПП на рециклинге. Учитывая ПП в верхнем макси-муме ПП можно утверждать, что реальные ве-личины ПП в тропиках в 4–6 раз выше, чем данные по ^{14}C .

Развитие биохимических методов в нашей лаборатории [Агатова, Лапина, 1995, 1996] позволило оценить ПП на рециклинге биоген-ных элементов. Определяя активность фер-ментов щелочной фосфатазы можно оценить, сколько высвобождается фосфатов в окру-жающую воду. Поскольку в тропиках в эв-фотическом слое концентрация минерального фосфора близка к нулю, то становится ясно, что фосфатов высвобождается ровно столько, сколько потребляется при фотосинтезе.

Однако известно, что фосфаты активно потребляются не только фито-, но и бактери-опланктоном. Проведённые нами специаль-ные исследования показали, что соотношение углерода и фосфора в телах бактерий равно $\text{C} : \text{P} = 45:1$. Другими словами, для создания фитопланктоном органического вещества, со-держащего 106 атомов углерода, необходим один атом фосфора, в то время как для созда-ния такой же величины органического вещества бактериопланктоном потребуется 2,36 атомов фосфора ($106 : 45 = 2,36$). В тропических водах величина ПП на рециклинге фосфатов состав-ляет 0,2 мг $\text{C}/\text{м}^2$ в сутки и может characterizo-вать ПП в верхнем её максимуме (табл. 1).

Длительные многосуточные наблюдения в тропиках выявили совершенно новый про-цесс, способствующий резкому повышению ПП в нижнем максимуме фотосинтеза. Та-ким процессом является циклонический ме-зомасштабный вихрь, который прошёл через

Таблица. 1. Результаты расчёта первичной продукции по выносу фосфора и азота в поверхностный слой

Вертикальная скорость, см/с	Содержание биогенов на горизонте 75 м, мкг-ат/л		Максимально возможная продукция, мг С/м ² в сутки	Фактическая продукция по ¹⁴ С, мг С/м ² в сутки
	Фосфаты	Нитраты		
Станция 6033 (глубина 75 м)				
1,4·10 ⁻³	0,29	—	446	75
1,4·10 ⁻³	—	4,0	386	—
1,4·10 ⁻³	0,26	—	398*	—
Станция 6052 (глубина 75 м)				
3,6·10 ⁻³	0,15	—	593	120
Станция 6052 (глубина 75 м)				
2,4·10 ⁻³	—	3,0	495	104
2,4·10 ⁻³	—	3,1	512*	—
2,4·10 ⁻³	—	2,94	493*	—
Станция 6064 (глубина 75 м)				
1,2·10 ⁻³	0,38	—	503*	175
1,2·10 ⁻³	—	8,1	667*	224

Примечание. * В расчётах использовали среднесуточные концентрации азота и фосфора по данным суточной станции.

станцию суточных наблюдений. В результате воды с более высокими концентрациями фосфатов, нитратов и кремния были вынесены снизу и достигли поверхности. Фосфаты, которые лимитируют ПП в тропических водах, были мгновенно потреблены фитопланктоном и бактериями, а вот нитраты и кремний были нами зарегистрированы и даже зафиксированы этапы их постепенного потребления (рис. 9).

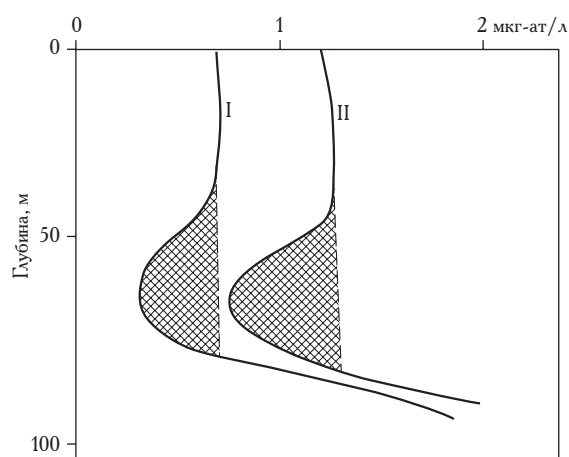


Рис. 9. Изменение вертикального распределения нитратов и кремния во время прохождения синоптического вихря в момент «заброса» (пунктирная линия) и через 1,5 суток после него (сплошная линия)

Только получив дефицитный фосфор, фитопланктон начинает создавать органическое вещество, потребляя при этом нитраты и кремний. Суточное потребление нитратов в слое 50–70 м равнялось 0,23 мкг-ат/л, кремния — 0,23 мкг-ат/л, что дало величины чистой первичной продукции 664 и 496 мг С/м² в сутки соответственно.

В данном случае в поверхностный слой были вынесены относительно невысокие концентрации нитратов и силикатов из-под скачка биогенов. Однако, можно представить, какие концентрации фосфатов, нитратов и кремния будут выброшены в поверхностный слой при прохождении тропического урагана, который в центре вихря вытаскивает воду с глубины 1000 м. Соответственно, после прохождения урагана, или тайфуна, как называют тропические ураганы местные жители, происходит увеличение ПП на порядок и более.

Возможно, что мы не знаем десятки других механизмов, которые приводят к увеличению первичной продукции, как, например, циркуляция Лэнгмюра, которая хорошо развита в зоне пассатных течений. Ещё одной причиной, по которой сильно недооценивается ПП тропических вод, является обилие пико- и нанопланктона, который проходит через мембранный

фильтр с диаметром пор 0,45–1,0 мкм. На долю нанопланктона приходится до 80% ПП. Численность клеток нанопланктона может быть в сотни раз больше, чем сетного планктона, при примерно равной биомассе. Проведение определений ПП в прозрачных полиэтиленовых склянках и последующая фильтрация через стекловолокнистый фильтр с диаметром пор 0,2 мкм увеличивает величины ПП до 1,0–1,5 г С/м² в сутки [Крупаткина и др., 1985].

Есть ещё одна причина, которая стимулирует развитие мелких клеток нанопланктона в олиготрофных тропических водах, — это увеличение диффузного транспорта биогенов к наружной поверхности клеток при уменьшении их размеров [Galis, 1976].

Райтер [Ryther, 1960] утверждал, что разница в величине первичной продукции под одним квадратным метром в эвтрофном пруду и олиготрофных водах не превышает 20%. Низкие величины ПП в Саргассовом море (10–20 мг С/м³ в сутки), которые на два порядка ниже, чем в эвтрофном пруду или в зонах прибрежных апвеллингов, компенсируются исключительной мощностью эвфотического слоя (более 100 м), который на два порядка больше, чем в эвтрофном пруду.

В последние годы поступают сообщения о том, что на склонах атоллов зелёные прикрепленные растения наблюдаются до глубин 200–220 м, где нет и 0,1% подповерхностной освещённости. Тут приходится задумываться, каким образом туда попадают даже отдельные кванты света. Есть предположение, что длинные волны, работая как передвигающиеся линзы, посылают свет на большие глубины.

Как видим, все гидрохимические методы определения ПП дают более высокие оценки, чем метод ¹⁴С. Были открыты совершенно новые механизмы, благодаря которым выявлена существенная ПП в тропических водах, хотя раньше они считались ультра-олиготрофными.

В последние годы вопросами ПП занимаются в Гавайском университете [Karl et al., 2003], где биологи, гидрохимики и океанологи определяют ПП различными методами: по ¹⁴С, по кислороду, по ³²P, по ¹⁵N, по прямому подсчёту органической взвеси и клеток фитопланктона и т.д. Так вот, в работах Карла

[2003] чистая ПП тропических вод представлена величиной до 0,5 г С/м² в сутки, валовая ПП равняется 1,0 г С/м² в сутки, а деструкция — 0,5 г С/м² в сутки, т.е. чистая ПП и деструкция равны. Понятно, почему сохраняются нулевые концентрации нитратов и фосфатов в эвфотическом слое.

В работах Карла [2003] нижняя граница эвфотического слоя в тропиках доведена до 170 м, а нижний максимум хлорофилла расположен на глубине 140 м. Увеличение чистой ПП в тропиках (60% площади Мирового океана) до 0,5 г С/м² в сутки позволило оценить суммарную ПП Мирового океана в 100 млрд т С/год. Это именно та величина, которую ждали для баланса поступления и расхода органического вещества в океане [Сапожников, 1987].

Следует заметить, что гидрохимия служит не только для оценки ПП, являясь своеобразным мостом от физической океанологии к биологии океана, но она успешно используется для выделения водных масс, фронтов и т.д. В частности, лучшим способом выделения Вторичной фронтальной зоны (ВФЗ) является величина отношения Si/P в субантарктических водах.

Безусловно, в последние 20 лет всё большее значение приобретают спутниковые методы оценки биопродуктивности. Они основаны на определении хлорофилла в поверхностном слое толщиной 0–3 м. Съёмки со спутников Земли охватывают огромные акватории практически мгновенно. В результате таких съёмок можно легко районировать Мировой океан по различным величинам хлорофилла, косвенно характеризующим различную биопродуктивность. Однако мелкие различия в пределах какого-либо отдельного моря или выделенного района океана заметить трудно. Да и точность спутниковых методов пока очень низка. При космической съёмке не видны ни верхний, ни нижний максимум хлорофилла, и соответственно, максимумы вертикального распределения первичной продукции. Методы пересчёта хлорофилла в величину ПП также не очень точны, т.к. не учитывают региональных различий в структуре фитоценоза. Но для выделения синоптических вихрей и связанных с ними «пятен» повышенной продуктивности, космические наблюдения очень полезны, т.к.

по альтиметрии они помогают выделить циклонические и антициклонические вихри, а затем фиксируют в них нарастание количества хло-рофилла.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рассмотренные гидрохимические методы оценки ПП показали хорошую воспроизводимость и одновременный охват относительно больших акваторий. Точность определения биогенных элементов значительно выше, чем точность определения ПП радиоуглеродным (^{14}C) или даже кислородным методом. Полученные величины ПП по гидрохимическим параметрам практически всегда выше, чем определения ПП по ^{14}C . В последнее время гидрохимические методы расчёта ПП приобретают всё большее значение и во многих случаях вытесняют гидробиологические методы. Накопленный материал по определению ПП гидрохимическими методами позволил заново оценить ПП в тропической зоне, а затем и во всём Мировом океане, доведя её суммарную величину до 100 млрд т С/год, что полностью ликвидировало дисбаланс между продукцией и деструкцией в Мировом океане. При помощи гидрохимических параметров выявлены совершенно новые процессы, которые способствуют увеличению ПП в тропических водах и меняют наши представления о балансе продукционно-деструкционных процессов в этой зоне океана.

ЛИТЕРАТУРА

- Азатова А.И., Лапина Н.М. 1995. Скорости преобразования органического вещества и регенерация биогенных элементов // Комплексные исследования экосистемы Берингова моря. М.: ОНТИ ВНИРО. С. 226–241.
- Азатова А.И., Лапина Н.М. 1996. Оценка скорости деструкционных процессов в водах Охотского моря // Океанология. Т. 36. № 4. С. 543–549.
- Иваненков В.Н. 1979. Общие закономерности распределения биогенных элементов в Мировом океане // Океанология. Химия вод океана. М.: Наука. Т. 1. С. 188–229.
- Кобленц-Мишке О.И., Кабанова Ю.Г., Волковинский В.В. 1968. Новые данные о величине первичной продукции Мирового океана // Докл. АН СССР. Т. 183. № 5. С. 229–232.
- Крупаткина Д.К., Берлан Б., Маэстрини С. 1985. Лидер первичной продукции — океан, а не суша // Природа. № 4. С. 56–62.
- Сапожников В.В. 1987. Гидрохимические основы биологической продуктивности Тихого океана. Дисс. докт. геогр. наук. М. 468 с.
- Сорокин Ю.И. 1971. Количественная оценка бактериопланктона и биологической продуктивности тропических вод Тихого океана // Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана. М.: Наука. С. 92–124.
- Сорокин Ю.И. 1973. Бактериальная продукция в водоёмах // Итоги науки и техники. Общая экология, биоценология, гидробиология. М.: Изд-во ВИНТИ. Т. 1. С. 47–101.
- Сорокин Ю.И. 1977. Продукция микрофлоры // Океанология. Биология океана. Биологическая продуктивность океана. М.: Наука. Т. 2. С. 209–233.
- Galis J. 1976. Munk and Riley Revisited: Nutrients Diffusion Transport and Rates of Phytoplankton Growth // J. Mar. Res. V. 34. № 2. P. 161–179.
- Karl D.M., Bidigare R.R., Letelier R.M. 2003. Long-Term Changes in Plankton Community Structure and Productivity in the North Pacific Subtropical Gyre: The Domain Shift Hypothesis // Deep-Sea Res. II. V. 48. P. 1449–1470.
- Richards F.A. 1965. Anoxic Basins and Fjords // Chem. Oceanogr. I. New York — London: Acad. Press. № 4. P. 611–645.
- Ryther J.H. 1960. Organic Production by Planktonic Algae and Its Environmental Control // The Pymatuning Symp. Ecol. Pymatuning Lab. of Field Biology. University of Pittsburg. Special Pub. № 2. P. 72–83.
- Ryther J.H., Mensel D.W., Hulbert E.M., Lorenzen C.J., Corwin N. 1971. The Production and Utilization of Organic Matter in Peru Coastal Current // Invest. Pesq. № 35 (I). P. 45–59.
- Simpson Y.J., Zirino A. 1980. Biological Control of pH in Peruvian Coastal Upwelling Area // Deep-Sea Res. V. 27A. № 9. P. 733–744.
- Weichert G. 1980. Chemical Changes and Primary Production in Upwelling Water off Northwest Africa // Dtsch. hydrogr. Z. V. 33. № 5. P. 192–198.

Hydrochemical Methods of the Bioproductivity Assessment in Fishing Grounds of the World Ocean

V.V. Sapozhnikov

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

The article presents not only theoretical background for the primary production (PP) assessment based on hydrochemical indices, but also numerous examples of the PP assessment for polar waters, upwelling zones, and ultraoligotrophic tropical waters. All advantages of the PP assessment based on hydrochemical parameters are shown, including a better representation and a more thorough assessment of PP in the World ocean, augmenting its value up to $100 \cdot 10^9$ t C/year.

Key words: nutrients, dissolved oxygen, primary production, chlorophyll, nutrients regeneration, stoichiometric model of organic matter, spring bloom.