

ЭКОЛОГИЯ МОРЯ



13
—
1983

Л. Н. ГРУЗОВ, Г. П. МАШТАКОВА

РЕТРОСПЕКТИВНЫЙ АНАЛИЗ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ ПЕЛАГИАЛИ СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ЧЕРНОГО МОРЯ

Антропогенное воздействие на океанологический режим Черного моря в наибольшей степени проявляется в его мелководной северо-западной части, принимающей ежегодно до 70—76% общего стока речных вод. Нарастающее поступление биогенных и токсичных соединений сопровождается негативными явлениями в жизни морской экосистемы и ассоциируется с эвтрофикацией водоема. Вместе с тем основной механизм эвтрофикации — нарушение баланса продукции-деструкционных процессов — остается вне поля зрения исследователей, чему способствует практически полное отсутствие информации об уровне первичного продуцирования. Инструментальные измерения произведены лишь в августе — октябре 1960 и 1964 гг. [11, 12, 15] и при существенном изменении обилия водорослей [6] не могут служить корректной основой для сравнения.

Учитывая насущную необходимость подобных оценок, мы предприняли попытку расчетным путем воспроизвести уровни первичной продукции, которые могли иметь место в весенне-летние месяцы на протяжении 20-летнего периода (1959—1979 гг.). В сложившейся ситуации метод моделирования не имеет альтернативы и задача сводится к выбору репрезентативного алгоритма, описывающего многофакторную зависимость фотосинтеза.

Материал и методика. Облученность, температура и биогенные соли традиционно учитываются в числе лимитирующих факторов [1]. Менее тривиален учет влияния биотических параметров, в частности размерно-плотностных характеристик сообщества, хотя воздействие их не менее очевидно и существенно [3, 18]. Нижеприведенное уравнение отражает попытку совместить зависимость интенсивности фотосинтеза от обеих групп факторов. Влияние абиотических условий formalизовано в соответствии с принципом произведения частных эффектов концентрации биогена и света, корректирующее воздействие размерной структуры фитоценоза введено во все коэффициенты трофодинамической функции. Ингибирующая роль высоких концентраций клеток отражена как в формулировке понятия «обеспеченность биогеном» [3], так и в величине коэффициента экстинкции света:

$$P_{\Sigma_{\tau_i}} = \int_0^{25} B_{z_{\tau_i}} \{ \exp [f(S_{z_{\tau_i}}/N_{z_{\tau_i}}) \Phi(I_{z_{\tau_i}})] - 1 \} dz, \quad (1)$$

где $B_{z_{\tau_i}}$, $N_{z_{\tau_i}}$, $S_{z_{\tau_i}}$, $I_{z_{\tau_i}}$ — предикторы, использованные для расчетов (соответственно сырья биомасса водорослей, их численность, концентрация фосфатов и облученность на глубине z).

$$f(S_{z_{\tau_i}}/N_{z_{\tau_i}}) = k_{\tau_i} [1 - \alpha_{\tau_i} \exp(-\beta_{\tau_i} S_{z_{\tau_i}}/N_{z_{\tau_i}})], \quad (2)$$

где k_{τ_i} , α_{τ_i} , β_{τ_i} — коэффициенты, являющиеся функциями средневзвешенного объема клетки сообщества [3].

$$\Phi(I_{z_{\tau_i}}) = a_{\tau} m_{\tau} I_{0_{\tau}} \exp(1 - \alpha_{\tau} m_{\tau} I_{0_{\tau}} e^{-\varepsilon_{\tau_i} z} - \varepsilon_{\tau_i} z), \quad (3)$$

где $I_{0_{\tau}}$ — максимально возможная радиация, падающая на поверхность моря для широты 40° с. ш. [8], m_{τ} — степень ослабления за счет облачности [13], a_{τ} — реципрока светового оптимума фотосинтеза, ε_{τ_i} — коэффициент экстинкции света.

Уравнение (2) приведено по работе [3], уравнение (3) — по Д. Стилу [23], его корректность для описания световых кривых черноморского фитопланктона проверена на экспериментальных данных З. З. Финенко [16]. Для расчетов использован переменный во времени световой оптимум фотосинтеза (0,05—0,15 кал · см⁻² · мин⁻¹ФАР), в известной мере воспроизводящий влияние температуры [16]. Радиация переведена в единицы ФАР

согласно работе [10]. Коэффициент экстинкции света задан по усредненным данным [19] в виде функции от средней концентрации хлорофилла в столбе воды и коэффициента λ_τ . Последний содержит информацию как по удельному содержанию хлорофилла в сырой массе клеток, так и по влиянию минеральных и органических взвесей на поглощение света водой. Его значения определены эмпирически при выполнении очевидного условия:

$$\left[\bar{\epsilon}_\tau = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (0,04 + 0,016 \lambda_\tau \bar{B}_{\tau i}) \right] \approx [\bar{\epsilon}_\tau = 1,77 / \bar{z}_{SD_\tau}], \quad (4)$$

в котором среднемноголетнее значение $\bar{\epsilon}_\tau$ рассчитано по ежедекадным глубинам исчезновения диска Секки (\bar{z}_{SD_τ}) в северо-западной части моря согласно работе [22].

Уравнение (1) интегрировали графическим способом по фиксированным световым горизонтам z_i , соответствующим глубине проникновения 100, 50, 25, 10 и 1%-ной поверхностной радиации. Индексы τ, j обозначают специфичность величин для конкретного месяца и года. В углеродные единицы. результаты переведены согласно работе [21]. Исходные данные по концентрации биогена (фосфатов) и фитопланктона собирали практически ежемесячно с февраля (или марта — апреля) по август включительно на пяти широтных разрезах по схеме, применяемой в АзЧерНИРО. Южная граница акватории совпадает с разрезом м. Херсонес — Констанца. Все анализы, приведенные далее, справедливы для региона в целом и не исключают возможности существенных локальных отклонений.

По исходным материалам рассчитаны все остальные показатели. Концентрация фосфатов на глубине z определена из предположения о равномерном распределении их в слое 0—25 м. Уровень численности клеток рассчитан по биомассе и индивидуальным объемам водорослей. Полученный на этой основе средневзвешенный объем одной клетки фитоценоза (\bar{V}) использован для расчета коэффициентов уравнения (2). Постулировано, что размерная структура фитоценоза не меняется с глубиной. Вертикальные профили биомассы аппроксимированы по эмпирическим материалам для слоя 0—25 м зависимостью

$$B_{z_\tau} = \bar{B}_{\tau j} v_\tau \exp(-\gamma_\tau z), \quad (5)$$

где $\bar{B}_{\tau j}$ — средняя для слоя биомасса клеток, $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$; v_τ, γ_τ — коэффициенты, специфичные для каждого месяца года. Принято, что численность водорослей ($\text{кл} \cdot \text{л}^{-1}$) изменяется с глубиной по аналогичному закону при замене $\bar{B}_{\tau j}$ на $\bar{N}_{\tau j}$. Наиболее выраженная концентрация клеток в верхних горизонтах отмечена в апреле — мае ($v_\tau = 1,7 - 2,0; \gamma_\tau = 0,07 - 0,09$), в ранневесенние месяцы всех лет вертикальное распределение приближалось к равномерному ($v_\tau = 1,1; \gamma_\tau = 0,01$). Летом получены промежуточные значения этих коэффициентов, что в принципе соответствует ситуациям, выявленным для других районов Черного моря [5].

С учетом уравнения (5) общая биомасса под 1 м^2 в слое 0—25 м описана выражением

$$B_{\Sigma \tau j} = \int_0^{25} B_{z_\tau} dz = \bar{B}_{\tau j} \frac{v_\tau}{\gamma_\tau} (1 - e^{-25\gamma_\tau}), \quad (6)$$

откуда средний для слоя суточный P/B -коэффициент корректно определяется по уравнениям (1) и (6).

Вышеуказанный способ восстановления величин первичной продукции по состоянию фитопланктона и важнейших параметров среды апробирован на эмпирических материалах, полученных в октябре 1978 г. в центральных и восточных районах моря [2, 14, 7]. Единственное отступление заключалось в использовании фактически наблюденных вертикальных профилей общей численности клеток, рассчитанных по данным для *Exuviaella* [14], и постоянных коэффициентов экстинкции света, измеренных на ст. 7900 [2]. Расчеты

Таблица 1. Результаты расчетов первичной продукции фитопланктона в пелагиали Черного моря осенью 1978 г. (по материалам 64-го рейса НИС «Витязь»)

Параметр	Единица измерения	Станция				Примечание
		7894	7897	7898	7899	
ν_t	—	2,85	2,88	3,08	5,22	По биомассе в слоях
γ_t	—	0,031	0,024	0,036	0,042	0—20 (36) и 20 (36)—100 м
\bar{V}	$\text{мкм}^3 \cdot 10^3$	11,8	7,5	10,4	13,1	Взвешенный объем клетки
P_{Σ}	$\text{мгC} \cdot \text{м}^{-2} \times$ $\times \text{день}^{-1}$	224—348	295—367	322—437	478—518	Измеренные дневные и ночные величины
P_{Σ}	То же	376	258	305	352	Вычисленные по дневным данным

выполнены для четырех станций, для которых вышеуказанные работы содержат всю необходимую информацию. Световой оптимум фотосинтеза принят равным 0,05 кал · см⁻² · мин⁻¹ ФАР по аналогии с февралем — апрелем. Переменные значения остальных параметров, измеренные и вычисленные величины первичной продукции приведены в табл. 1. Совпадение результатов следует считать вполне удовлетворительным.

Результаты и их обсуждение. Специфика подхода заставляет интерпретировать вычисленные уровни первичной продукции в северо-западной части моря в неразрывной связи с особенностями качественного и количественного состояний сообществ. Межгодовая и сезонная изменчивость важнейших показателей изображена на рис. 1 и с точки зрения длительности временных рядов и комплексности параметров представляет самостоятельный интерес.

Динамика состава руководящих форм (составляющих не менее 50—75 % общей биомассы) отчетливо показывает превалирование сезонной компоненты изменчивости над межгодовой при условии объединения ряда сходных в сукцессионном отношении видов в комплексы, трактуемые как стадии годичной сукцессии или их фазы (рис. 1, а и табл. 2). Непротиворечивость (по разным источникам) фазовых характеристик их массовых видов позволяет рассматривать февраль (март) — июль как период последовательного развития I—III стадий первой сукцессии (комплексы 1—5). IV стадия с массовым развитием кокколитофорид не выявлена, хотя в пелагиали моря эта группа обычна и многочисленна [5]. С августа (иногда с июля) начинается, по-видимому, развитие новой сукцессии, наиболее ранним индикатором которой является *Leptocylindrus danicus*. Подобная интерпретация соответствует представлениям, сложившимся при анализе сезонных аспектов черноморского фитопланктона с таксономических позиций, и объясняет наличие двусезонных видов [5, 9].

Межгодовая изменчивость состава выражается в смене руководящих форм в пределах каждого комплекса и сдвигах сроков развития отдельных стадий. Обобщенно можно говорить о более позднем развитии процессов в 60-е — начале 70-х годов и ускоренном — в конце 50-х — начале 60-х и во второй половине 70-х. Динамика остальных показателей в общих чертах не противоречит этому выводу, хотя с учетом деталей картина выглядит мозаичной и ее интерпретация может быть неоднозначной (рис. 1, б—г).

По совокупности показателей крупномасштабные межгодовые изменения состояния сообществ представляются как результат сдвигов в сроках развития начальных фаз сукцессии, когда доминируют относительно мелкоклеточные таксоны. При интенсификации весенних процессов продолжительность их вегетации сокращается за счет более раннего появления последних фаз (комплексов). Как правило, в таких ситуациях общая биомасса существенно увеличивалась, а численность клеток снижалась, в результате чего резко возрастал средневзвешенный объем клетки сообщества. Противоположные тенденции прослеживаются в годы с замедленным развитием весенних процессов.

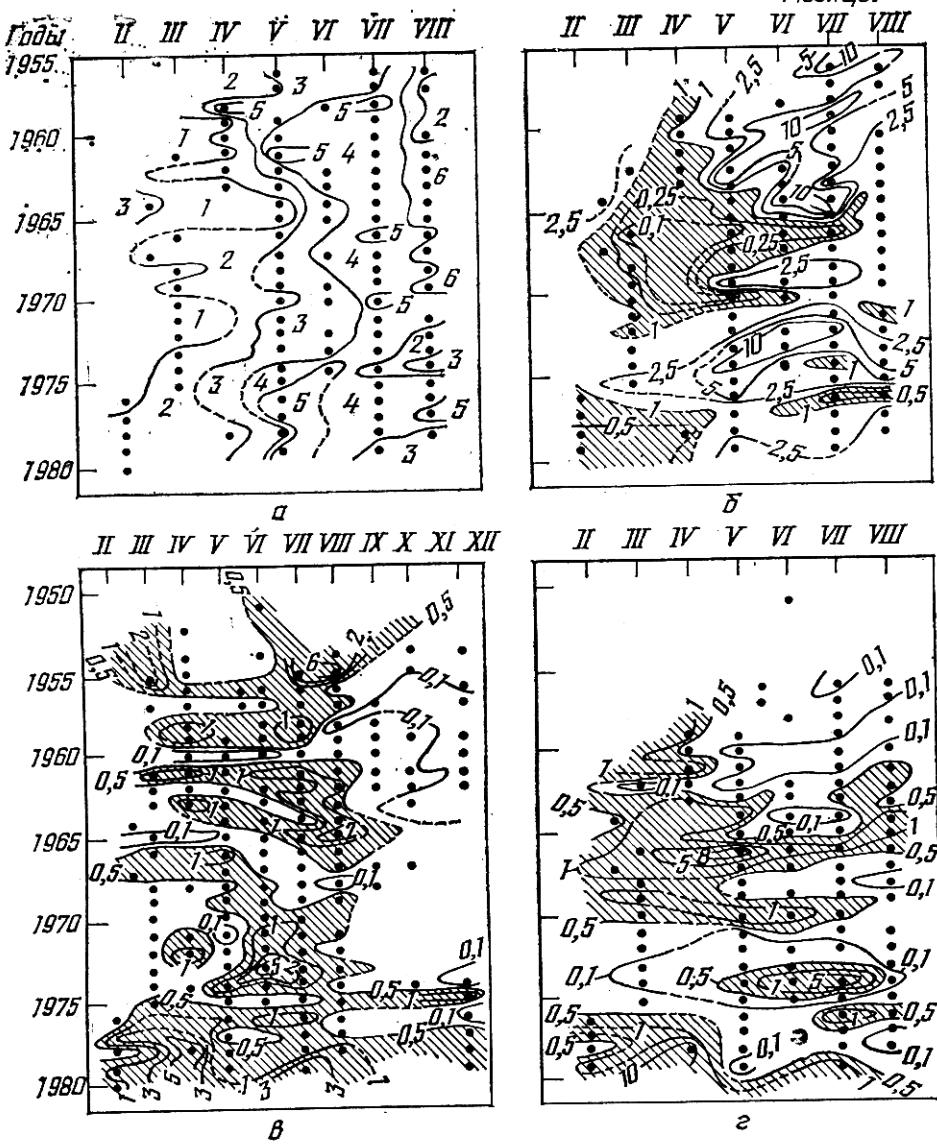


Рис. 1. Сезонная и годовая изменчивость показателей, характеризующих состояние фитопланктона северо-западной части Черного моря (каждая точка — среднее для съемки из 22 станций и слоя 0—25 м):

a — состав доминирующих видов; *б* — средний объем клетки сообщества, $\text{мм}^3 \cdot 10^8$; *в* — биомасса водорослей, $\text{м}^{-3} \cdot 10^3$; *г* — численность клеток, $\text{экз} \cdot \text{м}^{-3} \cdot 10^9$.

Действительно, 60-е годы выделяются по всем показателям на общем фоне исследованных лет. При очевидных структурных перестройках (переход от превалирующей роли весной к *Skeletonema costatum*, *Chaetoceros holsticus* и *Nitzschia*; в мае — июне *Cerataulina bergonii* замещается *Rh. fragilissima*, выход в число ведущих августовских форм *Leptocylindrus danicus*, «нормальное» появление ситуаций с завершением первой сукцессии в июле массовым развитием динофлагеллят) резко возросла общая численность при одновременном снижении среднего размера клетки и общей биомассы сообщества. Существенно упала (нередко вплоть до аналитического нуля) концентрация фосфатов, хотя сток украинских рек достигал максимальных величин. Целесообразно указать, что в этот период имело место регулярное появление аномально холодных зим и весен (1960, 1964—1965, 1969, 1972 гг. по данным Таганрогской обсерватории), однако четкой корреляции биологических параметров ни с одним из перечисленных факторов не обнаружено.

Таблица 2. Массовые формы фитопланктона, формирующие состав сезонных комплексов в северо-западной части Черного моря

Комплекс	Состав	Стадия сукцессии		Размер клеток, $\mu\text{м}^3 \times 10^3$
		по работе [4]	по работе [20]	
1	<i>Skeletonema costatum</i> Cleve	1	1	0,3
	<i>Chaetoceros socialis</i> Lauder	1	1	0,1
	<i>Thalassiosira parva</i> Pr.-Lavr.	1	1	0,8
2	<i>Chaetoceros varia</i>	2	2	1—5
	<i>Thalassiosira varia</i>	2	2	0,3—1,5
	<i>Nitzschia varia</i>	2	2	0,2—1,0
3	<i>Cerataulina bergonii</i> Peragallo	2	2	19
	<i>Rhizosolenia fragilissima</i> Bergon	2	2	7
	<i>Rhizosolenia alata</i> Brightw.	2	2	20
4	<i>Coscinodiscus varia</i>	?	2	20—50
	<i>Rhizosolenia calcar-avis</i>	2	?	25
	<i>M. Schultze</i>	3	?	1,5
5	<i>Exuviaella cordata</i> Ostenfeld	3	?	1,5
	<i>Gymnodinium varia</i>	3	?	25
	<i>Goniaulax varia</i>	3	3	50
6	<i>Peridinium varia</i>	3	3	250
	<i>Ceratium varia</i>			
	<i>Leptocylindrus danicus</i>	1	1	1,0

Механизм продукционного процесса в форме равенств (1) — (6) оказался весьма чувствительным к особенностям фазового состояния фитопланктона. Диапазон изменчивости продукции составил почти два порядка величин — от 0,13 до 7,9 $\text{гC} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{день}^{-1}$ при характерном уровне колебаний между 0,2—2,0 $\text{гC} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{день}^{-1}$. Во всех случаях оценки реалистичны, при этом для 1960 и 1964 гг. результаты практически совпадают с данными инструментальных измерений в целом для акватории ($0,5—1,0 \text{ гC} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{день}^{-1}$ в среднем для августа — октября [17] и $0,54—1,25 \text{ гC} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{день}^{-1}$ в августе соответствующих лет согласно расчетам). Результаты расчетов продукционных показателей представлены на рис. 2, а—г.

60-е годы отчетливо выделяются и в продукционных аспектах и характеризуются как высокопродуктивные. Именно в эти годы получены максимальные оценки как абсолютной ($1—5 \text{ гC} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{день}^{-1}$), так и удельной продукции (от 1 до 3—4 в день) при снижении мощности слоя фотосинтеза до 5—10 м и сдвиге максимальной продукции в подповерхностные слои. Продукция в смежные периоды оказалась в пределах лишь $0,5—1,0 \text{ гC} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{день}^{-1}$, а P/B -коэффициент не превышал, как правило, $0,5—1,0$ при одновременном заглублении слоя фотосинтеза.

Трудно сказать, была ли в действительности подобная согласованность состояний фитопланктона и уровня его производства. По крайней мере с точки зрения теоретических представлений полученные выводы непротиворечивы, поскольку при постоянно низкой концентрации фосфатов основным влияющим фактором модели становились средневзвешенный объем клетки и общая биомасса сообщества. Последняя влияла на вычисления как непосредственно, так и через коэффициент экстинкции света, существенно снижая мощность слоя фотосинтеза при интенсивном развитии флоры.

Интересно отметить, что индекс «обеспеченности» (S_z/N_z) во всех случаях оказался на 1—2 порядка величин ниже уровней, характерных для открытых районов Атлантического океана, и колебался в пределах $10^{-6}—10^{-4}$ мкг Р — $\text{PO}_4 \cdot \text{клетку}^{-1}$. При этом численность водорослей нередко достигала 5—10 млрд · кл · м^{-3} и обычно колебалась в противофазе с фосфатами, что усугубляло снижение этого показателя. По-видимому, фитопланктон северо-западной части моря функционирует в условиях острого дефицита минеральных солей и может компенсировать их недостаток потреблением РОВ, концентрация которого достигает высоких величин. Алгоритм расчетов, однако, не учитывает этой возможности.

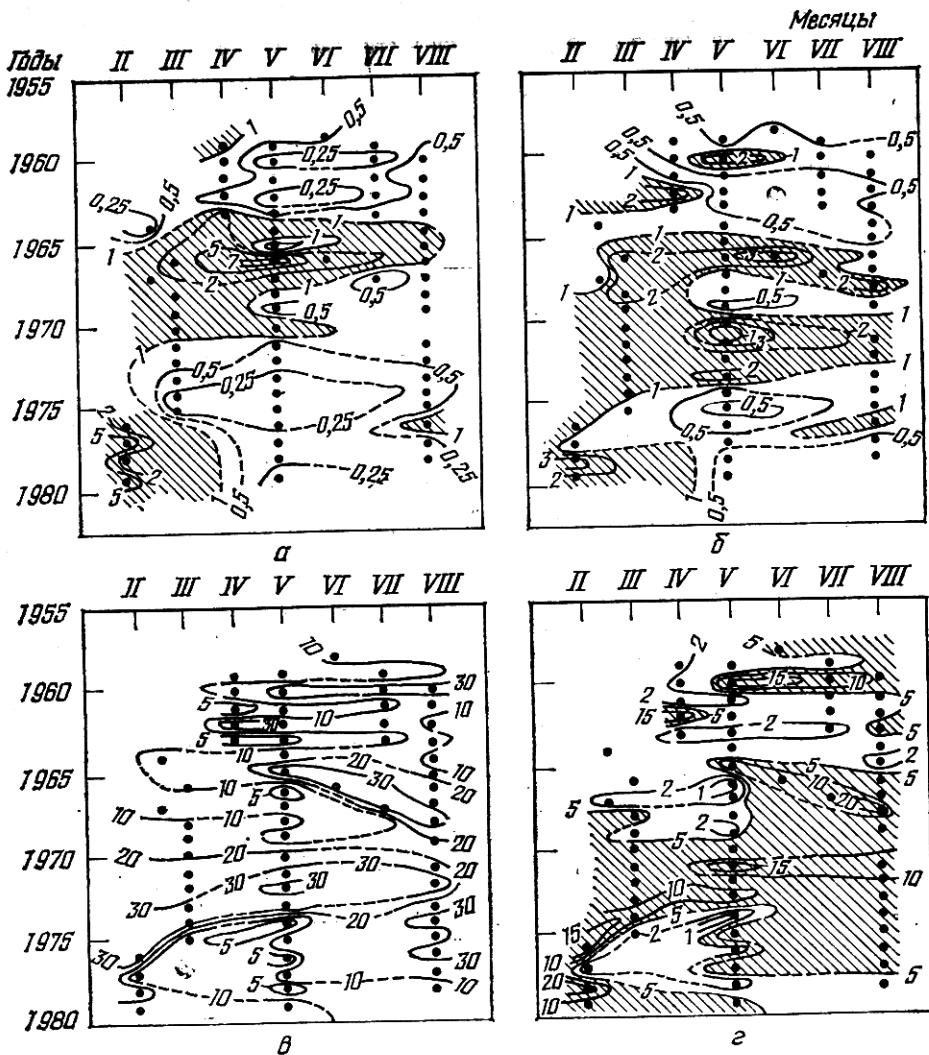


Рис. 2. Средние результаты производственных расчетов, выполненных для слоя 0—25 м северо-западной части Черного моря:

a — первичная продукция, $\text{гС} \cdot \text{М}^{-2} \cdot \text{день}^{-1}$; *б* — суточный Р/В-коэффициент; *в* — глубина слоя фотосинтеза, м; *г* — глубина горизонта максимальной продукции, м.

Взаимосвязанный характер изменений параметров, наблюдаемых в эксперименте и вычисленных, наглядно проявляется при сопоставлении средних для весенне-летнего периода количественных показателей и суммарных оценок продукции за февраль — август (рис. 3). Сравнение регулярных 20-летних материалов свидетельствует о периодическом чередовании определенных ситуаций. Как минимум прослеживаются две долгопериодные тенденции: снижение осенне-зимних концентраций фосфатов, общей биомассы и уровня развития крупных водорослей при росте продукции фитоценоза с середины — конца 50-х до конца 60-х — начала 70-х годов и противоположные по знаку процессы в последующий период (вплоть до 1980 г.). Последняя тенденция обычно приводится в качестве доказательства усиливающейся в последние годы эвтрофикации водоема. Приведенные данные свидетельствуют о возможности существования более сложной картины. Возросшее в 70-е годы антропогенное воздействие на экосистему совпало с наступлением определенной фазы общих климатических процессов, механизм и причины которого остаются неизвестными. Очевидно одно — по всем изученным показателям состояние фитопланктона в 50-е и 70-е годы аналогично и можно говорить лишь о некотором усилении отмечавшихся ранее негативных

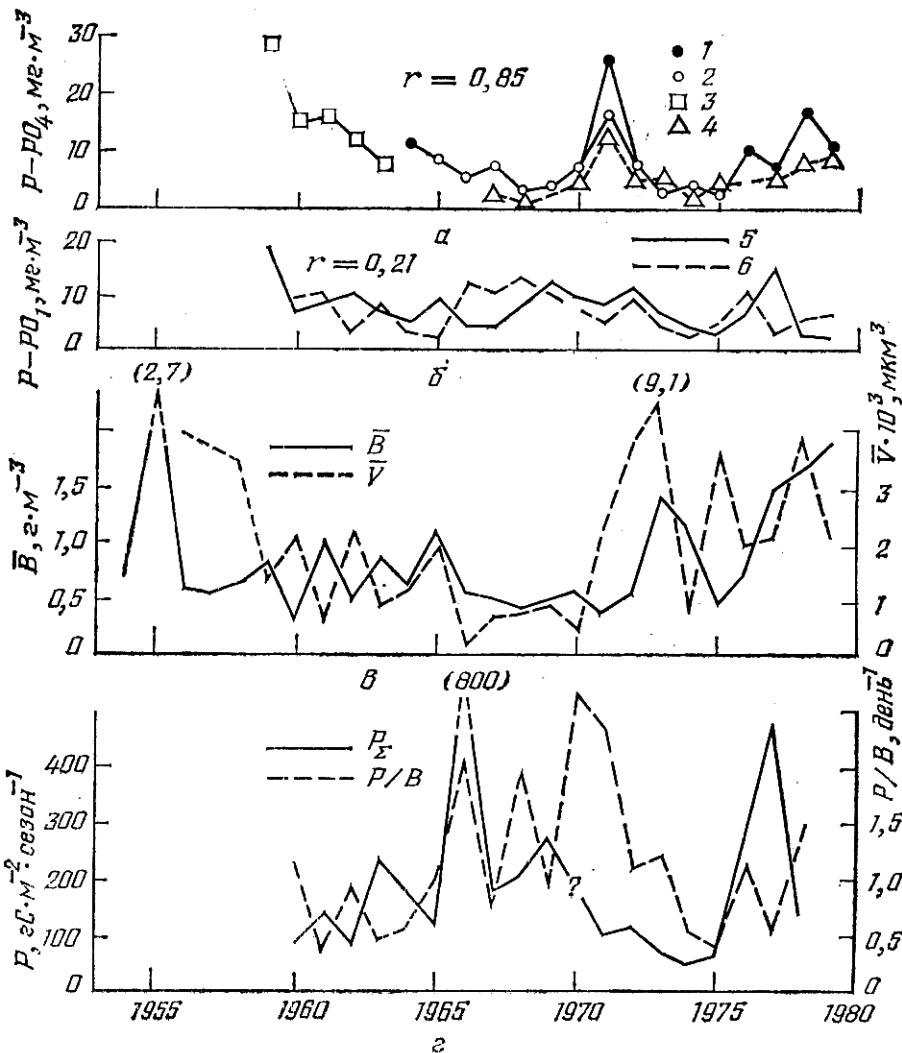


Рис. 3. Средняя межгодовая изменчивость концентрации фосфатов и состояния фитопланктона за период с февраля — апреля по август:

a — фосфаты в зимне-ранневесенние месяцы (1—4 — соответственно февраль, март, апрель и ноябрь — декабрь); *b* — то же, в мае (5) и августе (6); *r* — коэффициент корреляции; *в* — биомасса (\bar{B}) и средний объем клетки сообщества (\bar{V}); *г* — суммарная за 212 дней продукция (P_{Σ}) и среднесуточный P/B -коэффициент.

явлений. Следует особо отметить относительно невысокий уровень первичной продукции, полученный в последние годы. Данное обстоятельство может свидетельствовать как о возврате экосистемы в первоначальное «нормальное» состояние, так и о подавлении фотосинтеза, характерном для эвтрофикации. Без инструментальных измерений продукции и деструкции органического вещества этот важнейший вопрос остается открытым.

Выводы. 1. Возможные пределы колебаний первичной продукции за 20-летний период составили согласно расчетам 50—480 (800) $\text{гС} \cdot \text{м}^{-2}$ за весенне-летний сезон (февраль — август) при межгодовой изменчивости среднего суточного P/B -коэффициента от 0,4 до 2,7 и мощности слоя фотосинтеза от 2—3 до 30 и более метров (по глубине проникновения 1%-ной поверхности радиации). 2. Максимальные оценки продукции получены в 60-е годы. С 1971 г. уровень продуцирования существенно снизился, но в феврале 1976—1979 гг. отмечены мощные вспышки фотосинтеза, преемственность которых для аналогичного периода предшествующих лет неизвестна. 3. Анализ показателей состояния фитопланктона и среды свидетельствует о наличии циклических колебаний гидро- и биологических процессов. Наиболее

очевидны перестройки состава, снижение биомассы и рост численности мелкоклеточных таксонов при их максимальной продукции в 60-е годы. Механизм этих явлений может быть связан с продолжительным и интенсивным развитием начальных фаз сукцессии.

1. Айзатуллин Т. А., Шамардина И. П. Математическое моделирование экосистем континентальных водотоков и водоемов.— В кн.: Моделирование водных экосистем. М., 1980, с. 154—228. (Итоги науки и техники / ВИНИТИ. Общ. экология, биоценология, гидробиология; т. 5).
2. Ведренков В. И., Коновалов Б. В., Кобленц-Мишке О. И.— В кн.: Экосистемы пелагиали Черного моря. М. : Наука, 1980, с. 105—117.
3. Виноградова Л. А., Грузов Л. Н.— Журн. общ. биологии, 1979, 40, № 6, с. 876—888.
4. Виноградова Л. А., Жигалова Н. Н., Семенова С. Н., Сущин В. А. Пространственная структура планктонных сообществ Северного моря в мае 1974 г.— Тр. АтлантНИРО, 1979, вып. 78, с. 24—47.
5. Кондратьева Т. М.— В кн.: Основы биологической продуктивности Черного моря. Киев : Наук. думка, 1979, с. 70—79.
6. Маштакова Г. П., Роухийнен М. И. Сезонная динамика фитоплактона.— Там же, с. 85—88.
7. Налбандов Ю. Р., Винтовкин В. Р. Гидрохимические условия аэробной зоны Черного моря осенью 1978 г.— В кн.: Экосистемы пелагиали Черного моря. М. : Наука, 1980, с. 50—61.
8. Океанографические таблицы.— Л. : Гидрометеоиздат, 1975.— 477 с.
9. Пицый Г. К. Систематический состав фитопланктона.— В кн.: Основы биологической продуктивности Черного моря. Киев : Наук. думка, 1979, с. 63—70.
10. Рутковская В. А.— Метеорология и гидрология, 1972, 9, с. 53—58.
11. Сорокин Ю. И.— Докл. АН СССР, 1962, 144, № 4, с. 914—917.
12. Сорокин Ю. И.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1964, № 5, с. 749—759.
13. Справочник по климату Черного моря.— М. : Гидрометеоиздат, 1974.— 406 с.
14. Суханова И. Н., Беляева Т. В.— В кн.: Экосистемы пелагиали Черного моря. М. : Наука, 1980, с. 65—91.
15. Финенко З. З.— В кн.: Вопросы биоокеанографии. Киев : Наук. думка, 1967, с. 69—74.
16. Финенко З. З.— Биология моря, Киев, 1970, вып. 19, с. 74—82.
17. Финенко З. З. Продукция фитопланктона.— В кн.: Основы биологической продуктивности Черного моря. Киев : Наук. думка, 1979, с. 88—99.
18. Хайлов К. М., Бурлакова З. П., Ланская Л. А., Лаврентьев Н. А. О связи органотрофии морских одноклеточных водорослей с плотностью их экспериментальных популяций и индивидуальной массой клеток.— Биология моря, Киев, 1977, вып. 42, с. 61—68.
19. Bannister T. A. A general theory of steady state phytoplankton growth in nutrient saturated mixed layer.— Limnol. and Oceanogr., 1974, 19, N 1, p. 13—30.
20. Margalef R. Temporal secession and spatial heterogeneity in phytoplankton.— In: Perspectives in marine biology / Ed. by Buzzati-Traverso, Berkeley; Los Angeles : Univ. California press, 1958, p. 324—349.
21. Mullin M. M., Sloan P. R., Eppley R. W. Relationships between carbon content, cell volume and area in phytoplankton.— Limnol. and Oceanogr., 1966, 11, N 2, p. 307—311.
22. Poole H. H., Atkins W. R. G. Photo-electric measurements of submarine illumination through the year.— J. Mar. Biol. Assoc. U. K., 1929, 16, p. 297—300.
23. Steele J. H. Environmental control of photosynthesis in the sea.— Limnol. and Oceanogr., 1962, 7, N 2, p. 75—83.

Морской гидрофизический
институт АН УССР
Азово-Черноморский институт
морского рыбного хозяйства
и океанографии МРХ СССР

Поступила в редакцию
28.09.81

L. N. GRUZOV, G. P. MASHTAKOVA

RETROSPECTIVE ANALYSIS OF PRIMARY PRODUCTION IN THE PELAGIAL OF THE BLACK SEA NORTH-WESTERN PART

Summary

Variability of the primary production in the water area of the Black Sea north-western part accounted on the average for $0.13\text{--}7.9 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ for February—August of 1959—1979 or about $50\text{--}800 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2}$ for spring-summer. Maximum values are obtained in 1964—1970. On the basis of total various indices the 1970s are analogous to the 1950s and are sharply different from the 1960s, when there occurred rearrangements in phytocenе and in the small-large form ratio, and variations in the quantitative indices and level of production.