

О.А.Юнев

*Институт биологии южных морей НАН Украины, г.Севастополь***ОЦЕНКА МНОГОЛЕТНИХ ИЗМЕНЕНИЙ
ГОДОВОЙ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ФИТОПЛАНКТОНА
РАЗЛИЧНЫХ РАЙОНОВ ЧЕРНОМОРСКОГО ШЕЛЬФА**

На основе данных по суточной первичной продукции, внутригодовым и многолетним изменениям концентрации хлорофилла *a* и гидрохимических характеристик дана оценка годовой первичной продукции фитопланктона различных районов черноморского шельфа для разных временных интервалов с 60-х по начало 90-х гг. Показано, что антропогенная эвтрофикация во второй половине XX ст. привела к значительному увеличению трофического статуса внутренних шельфов (глубины < 50 м) Румынии и Болгарии, которые находятся под влиянием стока р.Дунай. К концу 80-х – началу 90-х гг. эти районы Черного моря стали эвтрофными, с годовой первичной продукцией более 250 г С·м²·год⁻¹. Остальные районы черноморского шельфа в результате эвтрофикации подняли свой статус от олиготрофных (< 100 г С·м²·год⁻¹) до мезотрофных (130 – 195 г С·м²·год⁻¹) вод.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: *первичная продукция фитопланктона, концентрация хлорофилла a, эвтрофикация, черноморский шельф.*

В 70-х и 80-х гг. прошлого столетия увеличение индустриальной и сельскохозяйственной активности в странах Восточной Европы привело к необычно высокому поступлению биогенных веществ со стоком крупных рек (Дуная, Днепра, Днестра и Южного Буга) в воды Черного моря [1]. В результате произошли существенные изменения гидрохимических и фитопланктонных характеристик, прежде всего, на северо-западном шельфе, находящемся под влиянием речного стока. Например, с 60-х до середины 80-х гг. на придунайском шельфе с глубинами < 50 м концентрация нитратов и фосфатов в поверхностном слое увеличилась в 3 – 5 раз [2]. В украинском секторе северо-западного шельфа, содержание биогенных веществ в поверхностном слое с 50-х до середины 80-х – начала 90-х гг. увеличилось приблизительно в 7 раз (нитраты) и 3 раза (фосфаты) [3].

Увеличение концентрации биогенных веществ в прибрежных районах Черного моря явилось основной причиной значительного увеличения частоты, интенсивности и пространственной протяженности «цветений» воды, вызванных вспышками развития одного или нескольких видов одноклеточных водорослей. В румынском и болгарском секторах черноморского шельфа интенсивные «цветения» воды до 1970 г. были достаточно редким явлением [4, 5]. Однако, в 80-х гг. в этих районах Черного моря уже отмечалось соответственно до 50 случаев «цветений» воды. Некоторые из них были исключительно интенсивными – от 50 млн. до 1 млрд. клеток водорослей в литре. В украинском секторе северо-западного шельфа площадь «цветений» воды в 80-х по сравнению с 60-ми гг. увеличилась почти в 10 раз [6].

Постоянное увеличение частоты и интенсивности «цветений» воды,

приводило к увеличению биомассы фитопланктона. Так, на придунайском шельфе в 80-х гг. биомасса фитопланктона увеличилась приблизительно в 8 – 9 раз по сравнению с 60-ми гг. [4, 5, 7]. Более чем десятикратное увеличение в этом районе было получено и для среднегодовой концентрации хлорофилла *a* в поверхностном слое [2]. Значительно большее увеличение биомассы фитопланктона в 90-х по сравнению с 50 – 60-ми гг. на северо-западном шельфе отмечено в работе [6]. Подобные изменения в гидрохимических и фитопланктонных характеристиках происходили в это время и в глубоководной части Черного моря [8 – 14].

Естественно полагать, что высокий биогенный сток в Черное море и те изменения в гидрохимических и фитопланктонных характеристиках, которые происходили и на шельфе, и в глубоководной части моря свидетельствуют об антропогенной эвтрофикации черноморской экосистемы и, соответственно, об увеличении ее трофического статуса. Последний, обычно, оценивается по величине годовой первичной продукции фитопланктона (ГПП) [15, 16].

Действительно, исследование многолетних изменений ГПП глубоководной части Черного моря (глубины > 200 м) [17, 18] показало, что к концу 80-х – началу 90-х гг. антропогенная эвтрофикация привела к существенному увеличению трофического статуса этой части моря. ГПП глубоководной части Черного моря увеличилась по сравнению с 60-ми гг. приблизительно с 65 до 135 г С·м²·год⁻¹, т.е., согласно современной классификации трофности вод внутренних морей [19], глубоководная часть Черного моря (более 75 % всей площади моря) из олиготрофной стала мезотрофной.

Отсутствие до настоящего времени исследований по многолетним изменениям ГПП черноморского шельфа объясняется, прежде всего, малочисленностью измерений на шельфе суточной первичной продукции в течение годового цикла, особенно в ранние годы [20 – 23]. Следует отметить, что измерения суточной первичной продукции с использованием радиоуглеродного метода [24], обычно, является основой для получения среднемесячных величин, воспроизведения по ним внутригодовой динамики первичной продукции и последующего расчета ГПП [17, 18]. В то же время, отсутствие данных для большинства месяцев, как правило, приводит к недостоверным результатам оценки ее величины [25].

Целесообразность проведения исследования многолетних изменений ГПП черноморского шельфа продиктована:

– существенными различиями в суточной первичной продукции между шельфом, в целом, и глубоководной частью Черного моря, а также между разными районами шельфа [22, 26], что предполагает и существенные различия в ГПП между разными районами Черного моря;

– значительными многолетними изменениями в гидрохимических и фитопланктонных характеристиках на шельфе в 70-х – начале 90-х гг. [2 – 7, 27 – 36], которые, наиболее вероятно, указывают на существенное увеличение ГПП шельфа в этот период.

Следовательно, без данных по многолетним изменениям ГПП шельфа невозможно корректно оценить изменение трофического статуса Черного моря, в целом, что является актуальным в настоящее время, еще и в связи с недавно появившейся публикацией [37]. Авторы, изучая многолетние (1948

– 2001 г.) изменения биомассы фитопланктона в Черном море, во-первых, не выявили «статистически значимого» положительного тренда биомассы фитопланктона в придунайском районе в течение исследованного периода, и, во-вторых, рассматривая Черное море, в целом, сделали неожиданный вывод, что «трофический статус бассейна на протяжении последних пятидесяти лет не изменился». В данном случае следует заметить, что высокое поступление биогенных веществ в море, как правило, приводит к увеличению биомассы фитопланктона, прежде всего, прибрежных районов [2 – 7, 36, 38, 39], а антропогенная эвтрофикация, по определению [15, 39], всегда приводит к увеличению трофического статуса любого бассейна, который, как отмечалось выше, оценивается по величине ГПП. Вопрос, на который, действительно, следует получать ответ в подобных случаях – это, насколько происходит увеличение трофического статуса того или иного бассейна при его эвтрофикации?

Учитывая значительные отличия величин суточной первичной продукции не только между глубоководной частью моря и шельфом, но и между разными районами шельфа [22, 26], целью настоящей работы было получить величины ГПП для различных районов черноморского шельфа для двух ключевых в эволюции Черного моря периодов: доэвтрофикационного и интенсивной эвтрофикации, а также, используя ранее опубликованные данные для глубоководной части моря [18], оценить изменения трофического статуса Черного моря, в целом, во второй половине XX ст., когда наблюдались ярко выраженные антропогенные и климатические воздействия на его экосистему [1, 2, 9, 13, 14, 40, 41, 42].

Из-за малочисленности определений суточной первичной продукции в Черном море для корректного воспроизведения ее внутригодовой динамики на шельфе, для оценок многолетних изменений ГПП разных районов шельфа в настоящей работе были привлечены более многочисленные данным по сезонным и многолетним изменениям концентрации хлорофилла *a* (хл «а») и гидрохимических характеристик (в основном неорганического азота), изменения которых могут быть связаны в морских экосистемах как с изменением суточной первичной продукции, так и с антропогенной эвтрофикацией [9, 13, 43]. Немногочисленные же данные прямых определений суточной первичной продукции шельфа использовались в работе, главным образом, для сравнения среднемесячных и годовых первичных продукций, полученных по измеренным и расчетным данным.

Материал и методы. В настоящей работе были использованы данные по концентрации хлорофилла «а» (хл «а») и величинам суточной первичной продукции, в основном, из черноморской базы данных *NATO-TU-Black Sea* [44]. Эта база данных включает различные океанологические характеристики, полученные причерноморскими странами, а также в нескольких американских экспедициях с начала 60-х по конец 90-х – начало 2000-х гг., практически, во всех районах моря. Данные по многолетним изменениям гидрохимических характеристик брались из литературных источников [2, 3, 9, 43, 45], также как и данные по концентрации хл «а» и первичной продукции, не вошедшие в базу данных *NATO-TU-Black Sea* [23, 46, 47, 48, 49]. Методические вопросы получения и анализа данных по хл «а» и первичной продукции описаны в [2, 13, 14, 50].

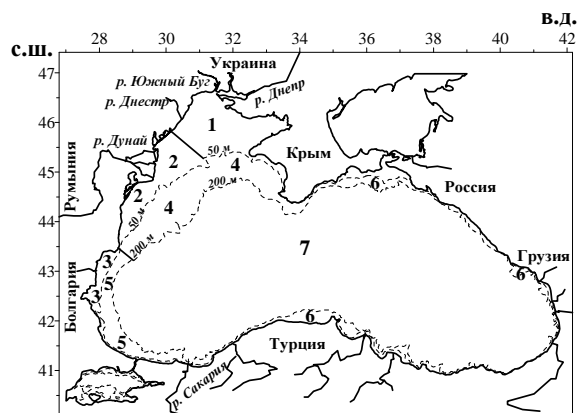


Рис. 1. Различные районы Черного моря, выделенные для исследования внутригодовой динамики концентрации хл «а» и расчета годовой первичной продукции фитопланктона.

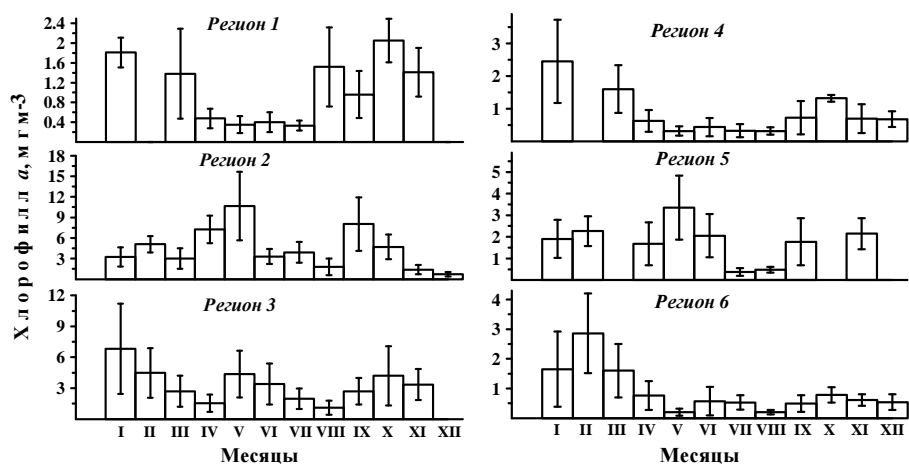
В связи с большой пространственной вариабельностью первично-продукционных характеристик в Черном море, которая, в частности, прослеживается по спутниковым данным [51], все море было разделено на 7 суб-регионов (рис.1). При этом шесть из выделенных регионов находятся на шельфе и один регион (седьмой) представляет собой всю глубоководную часть моря с глубинами более 200 м. Такое деление Черного моря на регионы, в общем, соответствует принятому в продукци-

онных исследованиях выделению в отдельные регионы глубоководной части моря, ближнего и дальнего шельфа, соответственно с глубинами < 50 и 50 – 200 м [22, 26, 52].

Вместе с тем, следует отметить, что в настоящей работе общепринятая схема деления Черного моря на регионы является адаптированной к исследованиям многолетних изменений различных фитопланктонных и гидрохимических характеристик в ответ на антропогенные и природные изменения [2, 13, 14]. Так, *Регион 1* находится под влиянием речного стока, в основном, Днестра, Южного Буга и Днепра – рек, которые впадают в лиманы. Лиманы, в свою очередь, являются своеобразными биогеохимическими фильтрами, в значительной степени меняющими как концентрацию биогенных веществ, так и элементное отношение $Si : N : P : C$ в речной воде, поступающей на черноморский шельф [3].

Регион 2 находится под непосредственным влиянием самой большой черноморской реки Дунай, впадающей непосредственно в открытое море. *Регион 3* (учитывая направление Основного черноморского течения против часовой стрелки [53]) находится под влиянием трансформированных дунайских вод [54]. Поскольку, влияние дунайских вод прослеживается до района внешнего шельфа Болгарии (глубины 50 – 200 м) [54], весь внешний шельф в западной половине моря был разделен на два суб-региона: *Регион 4*, который находится за пределами речного стока [55] и *Регион 5*, находящийся под влиянием дунайских вод. Последний регион на черноморском шельфе (*Регион 6*) представляет собой узкий и незначительно подверженный антропогенному влиянию весь шельф (глубины < 200 м) в южной восточной и северо-восточной частях моря.

Для восстановления внутригодовой динамики первичной продукции разных районов шельфа для периода с начала 80-х по начало 90-х гг. были привлечены данные по внутригодовой динамике концентрации хл «а» в поверхностном слое (рис.2). Анализ представленных на рис.2 данных показывает, что сезонная динамика концентрации хл «а» только двух регионов чер-

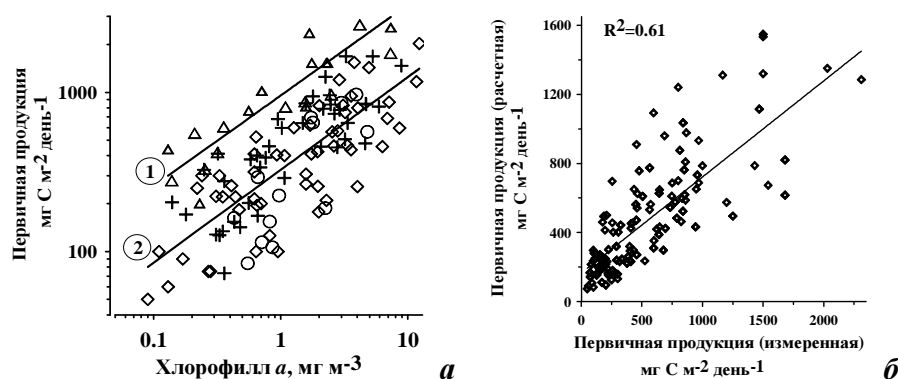


Р и с . 2 . Внутригодовая динамика концентрации хл «а» в различных регионах черноморского шельфа в период с начала 80-х по начало 90-х гг., воспроизведенная по среднемесячным значениям. На рисунке также указаны стандартные отклонения.

номорского шельфа (*Регионы 4 и 6*) аналогична сезонной динамике концентрации пигмента глубоководной части моря [13], для которой характерен основной пик во время зимне-весеннего «цветения» воды, меньший пик осенью и низкие концентрации хл «а» в летние месяцы. На северо-западном шельфе (*Регион 1*) были получены одинаково высокие концентрации хл «а» в январе-марте и с августа по ноябрь (данные для декабря отсутствовали). В остальных трех регионах черноморского шельфа прослеживается влияние р. Дунай, когда высокие концентрации хл «а», наравне с ее высокими значениями в зимние и осенние месяцы, наблюдаются в начале лета – после весеннего максимума в стоке Дуная [54].

Значительные отличия в концентрации хл «а» в течение года в районах внутреннего шельфа, находящихся под влиянием речных стоков в северо-западной части моря (в *Регионе 1*, находящемся под влиянием стока рек Днепра, Днестра и Южного Буга, с одной стороны, и в *Регионах 2 и 3*, находящихся под влиянием дунайских вод, с другой) объясняются различиями как в мощности стока рек [3], так и в условиях поступления речных вод на черноморский шельф. Кроме того, что сток Дуная существенно превосходит сток трех других рек в северной части Причерноморья, эти реки, в отличие от Дуная, как отмечалось выше, впадают не непосредственно в море, а в лиманы, заметно сокращающих поступление биогенных веществ с речным стоком на шельф в этой части моря [3].

Регрессионная зависимость интегральной по глубине первичной продукции от концентрации хл «а» в поверхностном слое для различных сезонов показана на рис.3, а. Сравнение линий регрессии для трех сезонов (осени, зимы и весны) по критерию Фишера-Стьюдента [56] не выявило статистически значимые различия между ними и поэтому все три сезона были описаны одним уравнением (рис.3, а, линия 2). Сравнение измеренных и расчетных величин суточной первичной продукции показало, что большая часть данных ($R^2 = 0,61$) отвечает регрессионным уравнениям связи суточной пер-



Р и с. 3. Зависимость интегральной по глубине первичной продукции от концентрации хл «а» в поверхностном слое на черноморском шельфе для различных сезонов: Δ – лето, \diamond – осень, \circ – зима, \dagger – весна (а); сравнение измеренной и расчетной первичной продукции шельфа с использованием всего массива данных (б).

вичной продукции и концентрации хл «а» (рис.3, б, табл.1). Важно отметить, что исследование подобной связи в глубоководной части Черного моря также показало, что, несмотря на различия в сезонной динамике суточной первичной продукции, полученной по измеренным и расчетным данным, вычисление ГПП двумя методами привело, практически, к совпадающим величинам [18].

Таким образом, для воспроизведения внутригодовой динамики суточной первичной продукции и расчета ее годовых величин в разных регионах шельфа в период интенсивной эвтрофикации могут быть привлечены данные по внутригодовой динамике концентрации хл «а» (рис.2) и параметры регрессионных уравнений, представленные в табл.1.

Из-за отсутствия данных для 60-х гг. для воспроизведения внутригодовой динамики и первичной продукции, и концентрации хл «а» для большинства районов черноморского шельфа, для районов внутреннего шельфа (глубины < 50 м), находящиеся непосредственно под влиянием стока крупных рек, были взяты за основу расчеты Р.Елмгрена [43]. Автор использовал эти расчеты для оценки увеличения ГПП Балтийского моря в 80-х гг. по сравнению с 60-ми гг., т.е. увеличения годовой продукции в период, когда наблюдалось заметное увеличение в поступлении биогенных веществ с берега в большинстве районов Балтийского моря.

Т а б л и ц а 1. Параметры уравнений регрессионной зависимости интегральной для слоя первичной продукции от концентрации хл «а» в поверхностном слое черноморского шельфа (глубины < 200 м).

№ уравнения на рис.3, а	месячный интервал	тип уравнения	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>r</i>	<i>n</i>
1	VI – VIII	$Y = ax^b$	956	0,57	0,87	23
2	IX-V	$Y = ax^b$	307	0,59	0,78	107

r – коэффициент корреляции, *n* – количество измерений; $p < 0,001$ в обоих случаях.

В своих расчетах Р.Елмгрен руководствовался следующими исходными данными:

– в прибрежной системе, в которую поступает большое количество биогенных веществ с берега, существует прямая пропорция между увеличением концентрации нитратов в поверхностном слое в зимние месяцы и увеличением интегральной весенней первичной продукции за время эвтрофикации;

– величина прироста годовой первичной продукции за время эвтрофикации в прибрежной экосистеме складывается из прироста первичной продукции в разные сезоны, который, в свою очередь, зависит от того, что является в большей степени лимитирующим фотосинтез фактором в конкретный сезон (поступление биогенных веществ с берега, их реминерализация, световые условия, доступность биогенных веществ фитопланктону или его биомасса).

Следует отметить, что в каждой морской экосистеме величина прироста первичной продукции за время эвтрофикации в разные сезоны различается в зависимости от региональных условий, влияющих на интенсивность фотосинтеза в тот или иной сезон [43]. Поэтому, для получения величины увеличения ГПП и ее отношения к увеличению интегральной весенней продукции во время эвтрофикации черноморского шельфа в настоящей работе были использованы: 1) результаты восстановления сезонной динамики первичной продукции в придунайском районе для 60-х и 80-х гг. (табл.2) по внутригодовой динамике концентрации хл «а» в эти годы [2] и регрессионным уравнениям (табл.1), 2) данные многолетних изменений концентрации нитратов в зимний период в этом же регионе [2].

Из данных табл.2 и результатов анализа многолетних изменений концентрации нитратов в *Регионе 2* в зимние месяцы [2] следует, что пропорциональное увеличение интегральной

Т а б л и ц а 2. Характеристика сезонных изменений первичной продукции (г С·м⁻²) в *Регионе 2* в 80-е (ПП₈₀) и 60-е (ПП₆₀) гг.

сезон	ПП ₈₀	ПП ₆₀	ПП ₈₀ /ПП ₆₀
весна	102	27	3,8
лето	105	43	2,4
осень	73	19	3,8
зима	46	18	2,5
сумма	326	107	3,0

ной весенней первичной продукции и концентрации нитратов в зимний период с 60-х по 80-е гг. наблюдалось и в Черном море (в 3,8 и 4 раза соответственно), подобно тому, что было получено на Балтике [43]. Из данных табл.2 также следует, что годовая первичная продукция 80-х гг. (ГПП₈₀) в *Регионе 2* увеличилась в 3,0 раза по сравнению с годовой продукцией 60-х гг., что составляет

приблизительно 79 % от увеличения интегральной первичной продукции в весенний период (3,8 раза).

Полагая, что это соотношение годовой и весенней первичных продукций сохраняется во всех регионах черноморского шельфа, подверженных влиянию речных стоков, и, учитывая прямую пропорцию между увеличением весенней первичной продукции и концентрацией нитратов в зимний сезон, годовая первичная продукция 60-х гг. (ГПП₆₀) в регионах внутреннего шельфа рассчитывалась по формуле:

$$\text{ГПП}_{60} = \text{ГПП}_{80} / 0,79 \times (C_{80} / C_{60}), \quad (1),$$

где C_{80} и C_{60} – концентрация нитратов в зимний период на шельфе в 80-е и 60-е гг. соответственно.

Результаты. Годовая первичная продукция разных регионов шельфа в период интенсивной эвтрофикации. Сравнение восстановленной по хл «а» внутригодовой динамики суточной первичной продукции и среднемесячных величин измеренной радиоуглеродным методом первичной продукции во всех регионах черноморского шельфа показывает достаточное соответствие (рис.4). Некоторые отличия можно объяснить ошибкой восстановления первичной продукции по концентрации хл «а» (рис.3).

Вместе с тем, расчет интегральной для различных месячных интервалов первичной продукции по измеренным и расчетным данным в двух регионах шельфа (Регион 2 и 4), где измерения первичной продукции проводились для более чем шести месяцев, показал, как и в случае глубоководной части моря для полного годового цикла [18], очень близкие результаты: 206 и 199 г $C \cdot м^{-2}$ (Регион 2, для семи месяцев), и 114 и 116 г $C \cdot м^{-2}$ (Регион 4, для десяти месяцев), соответственно по расчетным и измеренным данным.

В табл.3 представлены результаты расчета годовой первичной продукции для периода интенсивной эвтрофикации для шести регионов шельфа по данным рис.4. Расчет годовой продукции производился как на единицу площади (г $C \cdot м^{-2} \cdot год^{-1}$), так и в целом для каждого отдельного региона (10^6 т $C \cdot год^{-1}$). Из данных табл.3 следует, что наибольшее поступление автохтонного органического углерода в черноморскую экосистему на шельфе в период интенсивной эвтрофикации ($5,1 \times 10^6$ т $C \cdot год^{-1}$) происходило от придунайского района (Регион 1), с самой высокой первичной продукцией в среднем на единицу площади (326 г $C \cdot м^{-2} \cdot год^{-1}$), несмотря на то, что его площадь была приблизительно в 2 раза меньше, чем площади таких регионов, как Регион 1, 4, 6.

Годовая первичная продукция разных регионов шельфа в доэвтрофикационный период. Используя данные по годовой продукции в период интенсивной эвтрофикации ($ГПП_{80}$), полученные по внутригодовой динамике концентрации хл «а» и корреляционной зависимости суточной продукции

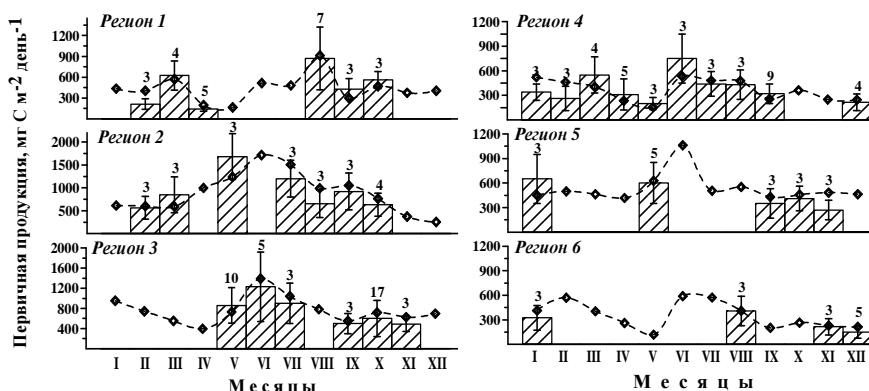


Рис. 4. Внутригодовая динамика рассчитанной по хл «а» (символы и пунктирная линия) и измеренной (столбики) первичной продукции различных регионов черноморского шельфа в период интенсивной эвтрофикации. На рисунке показаны стандартные отклонения и количество прямых определений первичной продукции для каждого месяца.

Таблица 3. Рассчитанная по концентрации хл «а» годовая первичная продукция различных регионов черноморского шельфа в период интенсивной эвтрофикации (ГПП₈₀). Площади регионов рассчитывались согласно данным атласа *GEBCO* [57].

регион	площадь, км ²	ГПП ₈₀	
		на единицу площади в среднем, г С·м ⁻² ·год ⁻¹	для каждого региона в целом, ×10 ⁶ т С·год ⁻¹
1	24100	150	3,6
2	15500	326	5,1
3	5850	250	1,5
4	31100	135	4,2
5	10800	195	2,1
6	30730	130	4,0

Таблица 4. Рассчитанная по гидрохимическим данным ГПП₆₀ различных регионов черноморского шельфа.

регион	ГПП ₆₀		ГПП ₈₀ /ГПП ₆₀
	на единицу площади в среднем, г С·м ⁻² ·год ⁻¹	для каждого региона в целом, ×10 ⁶ т С·год ⁻¹	
1	47	1,1	3,2
2	107	1,7	3,1
3	102	0,6	2,5
4	53	1,6	2,6
5	85	0,9	2,3
6	62	1,9	2,1

Таблица 5. Средняя годовая первичная продукция контрастных районов и Черного моря, в целом, для доэвтрофикационного (ГПП₆₀) и периода интенсивной эвтрофикации (ГПП₈₀): 1) в среднем на единицу площади и 2) в целом для каждого района. В таблице также приводится соотношение годовых продукций 80-х и 60-х гг.

район моря	суб-регионы	ГПП ₆₀		ГПП ₈₀		ГПП ₈₀ /ГПП ₆₀
		на единицу площади в среднем, г С·м ⁻² ·год ⁻¹	для каждого региона в целом, ×10 ⁶ т С·год ⁻¹	на единицу площади в среднем, г С·м ⁻² ·год ⁻¹	для каждого региона в целом, ×10 ⁶ т С·год ⁻¹	
наиболее продуктивный	2, 3	105	2,2	310	6,6	3,0
наименее продуктивный	1	47	1,1	150	3,6	3,2
глубоководная часть*	7	65	18,8	135	40,5	2,1
все Черное море	1 – 7	65	26,5	145	61,1	2,3

Примечание: * данные взяты из [5].

от хл «а» (табл.2), а также величины соотношения C_{80}/C_{60} : приблизительно 4,0 для *Региона 1* [3] и *Региона 2* [2], и 3,2 для *Региона 3* [45], в этих регионах внутреннего шельфа по формуле (1) рассчитывались $ГПП_{60}$ и соответственно отношение $ГПП_{80}/ГПП_{60}$ (табл.4).

Поскольку данные о многолетних изменениях концентрации нитратов в поверхностном слое для районов внешнего шельфа (глубины 50 – 200 м) в западной половине Черного моря и всего шельфа в восточной половине моря (глубины < 200 м) отсутствуют, $ГПП_{60}$ в этих районах, представленные в табл.4, рассчитывалась делением $ГПП_{80}$ на величины отношения $ГПП_{80}/ГПП_{60}$, которые были приняты: для *Региона 4* и *5*, как средние между глубоководной частью моря и прилегающими регионами внутреннего шельфа, для *Региона 6* та же величина, что для глубоководной части моря, а именно, 2,1 [18].

Из данных табл.4 видно, что наиболее высокие величины $ГПП$ в этот период (102 и 107 г $C \cdot м^{-2} \cdot год^{-1}$), соответствующие нижней границе мезотрофного уровня, были получены для районов внутреннего шельфа, находящихся под влиянием р. Дунай, тогда как минимальная величина $ГПП$ (47 г $C \cdot м^{-2} \cdot год^{-1}$) была получена для района внутреннего шельфа, находящегося, в основном, под влиянием речного стока рек Днепра, Днестра и Южного Буга.

Такие значительные отличия в уровнях $ГПП$ в доэвтрофикационном периоде в районах внутреннего шельфа, находящихся под влиянием речных стоков, наиболее вероятно, объясняются, как отмечалось выше, как интенсивностью речного стока, так и различиями в условиях поступления речных вод на черноморский шельф. Три реки в северной части Причерноморья, в отличие от Дуная, впадают не непосредственно в море, а в лиманы, заметно сокращающих поступление биогенных веществ с речным стоком на шельф в этой части моря [3].

Обсуждение результатов. Для представления о том, какой вклад эвтрофикация отдельных районов и Черного моря, в целом, внесла в изменение потока автохтонного органического углерода в черноморскую экосистему во второй половине XX в., в табл.5 представлены данные по $ГПП_{60}$ и $ГПП_{80}$ (в среднем на единицу площади и в целом для каждого района) для трех наиболее контрастных (по данным для доэвтрофикационного периода) в продукционном отношении районов моря.

Из данных табл.5 следует, что доэвтрофикационный период характеризовался невысокой величиной $ГПП$ в целом для моря (65 г $C \cdot м^{-2} \cdot год^{-1}$), которая совпадала с величиной $ГПП$ для глубоководной части моря и которая, согласно современной классификации трофности внутренних морей, соответствовала олиготрофному уровню [19]. При этом, поступление органического углерода в Черное море за счет первичной продукции составляло $26,5 \cdot 10^6$ т $C \cdot год^{-1}$, из которых 71 % ($18,8 \cdot 10^6$ т $C \cdot год^{-1}$) приходилось на глубоководную часть моря. Для сравнения, в этот период с берега, со стоком 4-х крупных рек (Дуная, Днепра, Южного Буга и Днестра) поступало только около $1,9 \cdot 10^6$ т $C \cdot год^{-1}$ [3].

В течение приблизительно двух десятилетий величина $ГПП$ возросла как в отдельных районах Черного моря, так и в целом во всем море: в районах ближнего шельфа, находящихся под влиянием 4 крупных рек, $ГПП$ увеличилась в 3,0 – 3,2 раза, а в глубоководной части моря в 2,1 раза. Следует отметить, что наименее продуктивный в 60-е гг. район Черного моря

(Регион 1) вследствие эвтрофикации перестал быть таковым в конце 80-х – начале 90-х гг. ГПП во всех районах, за исключением наиболее продуктивного района, была близкой к ГПП Черного моря, в целом, а именно, $145 \text{ г С}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{год}^{-1}$, что соответствует мезотрофному уровню трофности морских экосистем [19]. В то же время, наиболее продуктивный район Черного моря, находящийся под влиянием стока р. Дунай в конце 80-х – начале 90-х гг. стал эвтрофным с ГПП равной $310 \text{ г С}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{год}^{-1}$ (табл.5). Однако, поступление автохтонного углерода в экосистему из этого района составило немногим больше 10 % от общего поступления.

Соответственно изменениям ГПП в среднем на единицу площади в каждом регионе, поступление автохтонного углерода в экосистему, в целом, возросло до $61,1\cdot 10^6 \text{ т С}\cdot\text{год}^{-1}$, тогда как поступление в Черное море аллохтонного углерода со стоком рек возросло только до $2,3\cdot 10^6 \text{ т С}\cdot\text{год}^{-1}$ [3] и различие между двумя потоками органического вещества в черноморскую экосистему составила более 25 раз.

Как было показано в исследованиях многолетних изменений ГПП в глубоководной части моря [17, 18], с начала/середины 90-х гг. по настоящее время, вследствие сокращения в поступлении биогенных веществ со стоком рек в Черное море наблюдается уменьшения скорости поступления автохтонного органического углерода в экосистему из этой части моря приблизительно на 15 – 20 %. В отличие от глубоководной части моря, где оценки ГПП для современного периода делались с использованием доступных данных по концентрации хл «а», такая оценка ГПП для большинства районов шельфа для современного периода невозможна из-за отсутствия данных как по первичной продукции, так и концентрации хл «а». Однако, данные по изменению гидрохимических и фитопланктонных характеристик на шельфе в 90-х гг. [2 – 7, 27 – 36] дают основания полагать, что приблизительно такое же уменьшение величин ГПП, как в глубоководной части моря в этот период наблюдалось и на шельфе.

В заключение оценок многолетних изменений величины ГПП разных регионов и Черного моря, в целом, проведем сравнение полученных данных с результатом подобных оценок, сделанных для отдельных суб-районов Балтийского моря (суб-морей, больших заливов, проливов и частей внутреннего шельфа, расположенных против больших рек, т.н. «языков» рек) в 70-х и середине 90-х гг. [19]. В этот период, как отмечалось ранее, наблюдалось заметное увеличение в поступлении биогенных веществ с берега в большинстве районов Балтийского моря [43]. По данным [6] нами были рассчитаны средние ГПП для трех квазистационарных макрорайонов Балтийского моря с учетом площадей и уровня продуктивности составляющих их суб-районов (табл.6).

Из данных табл.6 следует, что, в отличие от Черного моря, где эвтрофированы были все районы моря, годовая первичная продукция северной части Балтийского моря (приблизительно 35 % площади моря), в которую не впадают крупные реки, не изменилась с 70-х по 90-е гг. При этом ее величина в доэвтрофикационный период была приблизительно такой же, как во всех районах Черного моря (за исключением придунайского шельфа). ГПП большей части эвтрофированных районов Балтийского моря (центральный и западный районы) увеличилась за период эвтрофикации, так же как и в Чер-

Т а б л и ц а 6. Годовая первичная продукция фитопланктона ($\text{г С}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{год}^{-1}$) различных районов Балтийского моря в 70-е (ГПП₇₀) и 90-е (ГПП₉₀) гг.

районы Балтийского моря	ГПП ₇₀	ГПП ₉₀
северный и северо-восточный (Ботнический и Финский заливы, Ботническое море)	50	57
центральный и западный (Западное и Восточное море Готланда без «языка» р.Висла, море Борнхольма и Белта, море Аркона без «языка» р.Одер, Померанский залив, Каттегат и пролив Зунд)	100	200
внутренние части заливов (Померанского, Гданьского и Рижского), а также «языки» рек Одера, Даугавы и Вислы	130	310
эвтрофированная часть (районы 2 + 3)	120	215
все Балтийское море	85	150

ном море, приблизительно в 2 раза. Естественно, что ГПП районов внутренних частей заливов и «языков» рек в Балтийском море увеличилась больше, чем остальных районов, достигнув в 90-е гг., также как и на придунайском шельфе Черного моря, эвтрофного уровня.

Таким образом, в обоих Европейских морях, несмотря на разные характеристики бассейнов (физические, гидрохимические, биологические и др.) [58], антропогенная эвтрофикация увеличила их трофический уровень приблизительно в два раза. Оба бассейна, в целом, из олиготрофных, с годовой продукцией $65 - 85 \text{ г С}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{год}^{-1}$ в доэвтрофикационном периоде, стали в 90-е гг. мезотрофными, с годовой продукцией приблизительно $145 - 150 \text{ г С}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{год}^{-1}$.

Выводы. Для оценки годовой продукции фитопланктона черноморского шельфа 60-х гг. (доэвтрофикационный период), из-за отсутствия измерений и первичной продукции, и концентрации хлорофилла *a* в большинстве месяцев в это время, было взято за основу пропорциональное увеличение на шельфе интегральной весенней первичной продукции и концентрации нитратов в зимний период, что позволило по доступным данным по изменению концентрации нитратов оценить ГПП различных районов шельфа в 60-е гг.

Доступные данные по внутригодовой динамике концентрации хл «а» в поверхностном слое для всех регионов черноморского шельфа и удовлетворительная корреляционная связь между хл «а» и интегральной для слоя фотосинтеза суточной первичной продукцией позволили восстановить внутригодовую динамику последней и затем рассчитать ГПП различных регионов шельфа для периода интенсивной эвтрофикации (80-е – начало 90-х гг.). Расчет интегральной первичной продукции (по измеренным и расчетным данным) для двух месячных интервалов с прямыми измерениями суточной продукции радиоуглеродным методом (семь и десять месяцев) дал практически совпадающие величины, что свидетельствовало о высокой точности расчета ГПП различных районов черноморского шельфа по концентрации хл «а» в поверхностном слое.

По нашим оценкам годовая первичная продукция фитопланктона большинства районов черноморского шельфа в 60-х гг. составляла менее $100 \text{ г С}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{год}^{-1}$. Величина ГПП чуть больше $100 \text{ г С}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{год}^{-1}$ была получена

только в прибрежных районах Румынии и Болгарии, подверженных влиянию стока р. Дунай.

Необычно высокое поступление биогенных веществ в Черное море со стоком рек в 70-х – 80-х гг. привело к увеличению ГПП олиготрофных вод черноморского шельфа до 130 – 195 г С·м⁻²·год⁻¹, что соответствует мезотрофному уровню. Районы шельфа, подверженные влиянию стока Дуная, стали эвтрофными, с годовой первичной продукцией более 250 г С·м⁻²·год⁻¹.

В целом, Черное море в результате эвтрофикации из олиготрофного бассейна с годовой первичной продукцией приблизительно 65 г С·м⁻²·год⁻¹ (60-е гг.) в конце 80-х – начале 90-х гг. стало мезотрофным, с годовой первичной продукцией около 145 г С·м⁻²·год⁻¹. Эвтрофикация увеличила поступление автохтонного органического углерода в черноморскую экосистему с 26,5 до 61,1·10⁶ т С·год⁻¹, большая часть которого (> 65 %) приходилась на глубоководную часть моря.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Mee L.* The Black Sea in crisis: call for concerned international action // *Ambio.*– 1992.– 21.– P.278-286.
2. *Yunev O.A., Carstensen J., Moncheva S., et al.* Nutrient and phytoplankton trends on the western Black Sea shelf in response to cultural eutrophication and climate changes // *Estuar. Coas. Shelf Sci.*– 2007.– 74.– P.63-76.
3. *Северо-западная часть Черного моря: биология и экология / Под ред. Зайцева Ю.П., Александрова Б.Г., Миничевой Г.Г.*– Киев: Наукова думка, 2006.– 701 с.
4. *Bodeanu N.* Microalgal blooms in the Romanian area of the Black Sea and contemporary eutrophication conditions / *Toxic phytoplankton blooms in the sea: Proceedings of the 5th International Conference on Toxic Marine Phytoplankton.*– Amsterdam, 1993.– P.203-209.
5. *Bodeanu N., Moncheva S., Ruta G., Popa L.* Long-term evolution of the algal blooms in Romanian and Bulgarian Black Sea waters // *Cercetari marine – Recherches marines.*– 1998.– 31.– P.37-55.
6. *Zaitsev Y.P., Aleksandrov B.G.* Recent man-made changes in the Black Sea ecosystem / *Sensitivity to Change: Black Sea, Baltic Sea and North Sea.*– Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1997.– P.25-32.
7. *Юнев О.А., Шульман Г.Е., Юнева Т.В., Мончева С.* Соотношение запасов мелких пелагических рыб и биомассы фитопланктона как индикатор состояния экосистемы пелагиали Черного моря // *Доп. НАНУ.*– 2009.– 428.– С.426-429.
8. *Konovalov S.K., Ivanov L.I., Murray J.W., Eremeeva L.V.* Eutrophication: a plausible cause for changes in hydrochemical structure of the Black Sea anoxic layer / *Environmental degradation of the Black Sea: challenges and remedies.*– Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1999.– P.61-74.
9. *Konovalov S.K., Murray J.W.* Variations in the chemistry of the Black Sea on a time scale of decades (1960-1995) // *J. Mar. Syst.*– 2001.– 31.– P.217-243.
10. *Ведерников В.И., Демидов А.Б.* Первичная продукция и хлорофилл в глубоководных районах Черного моря // *Океанология.*– 1993.– 33, № 2.– С.229-235.
11. *Vinogradov M.E., Shushkina E.A., Mikaelyan A.S., et al* Temporal (seasonal and interannual) changes of ecosystem of the open waters of the Black Sea / *Environmental degradation of the Black Sea: challenges and remedies.*– Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1999.– P.109-129.

12. *Mikaelyan A.S.* Long-time variability in phytoplankton communities in the open waters of the Black Sea related to environmental changes / Sensitivity to Change: Black Sea, Baltic Sea and North Sea.– Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1997. – P.105-116.
13. *Yunev O.A., Vedernikov V.I., Basturk O., et al* Long-term variations of surface chlorophyll a and primary production in the open Black Sea // *Mar. Ecol. Prog. Ser.*– 2002.– 230.– P.11-28.
14. *Yunev O.A., Moncheva S., Carstensen J.* Long-term variability of vertical chlorophyll a and nitrate profiles in the open Black Sea: eutrophication and climate change // *Mar. Ecol. Prog. Ser.*– 2005.– 294.– P.95-107.
15. *Nixon S.W.* Coastal marine eutrophication: a definition, social causes, and future concerns // *Ophelia.*– 1995.– 41.– P.199-219.
16. *Заика В.Е.* О трофическом статусе пелагических экосистем в разных регионах Черного моря // *Морской экологический журнал.*– 2003.– 2.– С.5-11.
17. *Юнев О.А.* Эвтрофикация глубоководной части Черного моря: многолетние изменения годовой первичной продукции фитопланктона // *Системы контроля окружающей среды.*– Севастополь: МГИ НАНУ, 2009.– С.383-389.
18. *Юнев О.А.* Эвтрофикация и годовая первичная продукция фитопланктона глубоководной части Черного моря // *Океанология.* – 2011. – 51, № 4. – С.658-668.
19. *Wasmund N., Andrushatis, A., Lysiak-Pastuszek, E., et al* Trophic status of the south-eastern Baltic Sea: a comparison of coastal and open areas // *Estuar. Coas. Shelf Sci.*– 2001.– 53.– P.849-864.
20. *Сорокин Ю.И.* Продукция фотосинтеза фитопланктона в Черном море // *Докл. АН СССР.* – 1962. – 144. – С.914-917.
21. *Сорокин Ю.И.* Продукция фотосинтеза фитопланктона в Черном море // *Изв. АН СССР.*– 1964.– № 5.– С.749-759.
22. *Сорокин Ю.И.* Черное море.– М.: Наука, 1982.– 217с.
23. *Финенко З.З.* Продукция фитопланктона / Основы биологической продуктивности Черного моря. – Киев: Наукова думка 1979.– С.88-99.
24. *Stemann Nielsen E.* Investigations of the rate of primary production at two Danish light ships in the transition area between the North Sea and the Baltic // *Meddr. Danm. Fisk.-og Havunders. N.S.*– 1964.– 4.– P.31-77.
25. *Юнев О.А.* Эвтрофикация глубоководной части Черного моря: многолетние изменения годовой первичной продукции фитопланктона // *Системы контроля окружающей среды. Средства, информационные технологии и мониторинг.*– Севастополь: МГИ НАН Украины, 2009.– С. 383-389.
26. *Sorokin Yu.I.* The Black Sea. Ecology and oceanography.– Leiden, The Netherlands: Backhuys Publishers, 2002.– 875 p.
27. *Cociasu A., Dorogan L., Humborg C., et al* Long-term ecological changes in Romanian coastal waters of the Black Sea // *Mar. Pollut. Bull.*– 1996.– 32.– P.32-38.
28. *Cociasu A., Diaconu V., Popa L., et al.* The nutrient stock of the Romanian shelf of the Black Sea during the last three decades / Sensitivity to Change: Black Sea, Baltic Sea and North Sea.– Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1997.– P.49-63.
29. *Zaitsev Y.P.* Cultural eutrophication of the Black Sea and other South European Seas // *La mer.*– 1991.– 29.– P.1-7.
30. *Зайцев Ю.П.* Экологическое состояние шельфовой зоны Черного моря у побережья Украины (обзор) // *Гидробиологический журнал.*– 1992.– 28.– С.3-18.

31. *Zaitsev Y.P.* Eutrophication in the Black Sea waters / International Workshop on the Black Sea: Focus on the western Black Sea Shelf.– New York, 1992.– P.251-279.
32. *Zaitsev Y.P.* Impacts of eutrophication on the Black Sea fauna // Fisheries and Environment Studies in the Black Sea System / General Fisheries Council for the Mediterranean.– Rome: FAO, 1993.– P.59-86.
33. *Gomoiu M.T.* Marine eutrophication syndrome in the northwestern part of the Black Sea / Marine Coastal Eutrophication.– Amsterdam, 1992.– P.683-692.
34. *Mihnea P.E.* Effect of pollution on phytoplankton species // Rapport Commission Internationale pour l' Exploration Scientifique de la Mer Mediterranee.– 1985.– 29.– P.85-88.
35. *Moncheva S., Petrova-Karadjova V., Palasov A.* Harmful algal blooms along Bulgarian Black Sea coast and possible patterns of fish and zoobenthic mortalities / Harmful Marine Algal Blooms: Proceedings of the Sixth International Conference on Toxic Marine Phytoplankton.– Paris, 1995.– P.193-198.
36. *Petranu A., Apas M., Bodeanu N., et al.* Status and evolution of the Romanian Black Sea coastal ecosystem / Environmental degradation of the Black Sea: challenges and remedies.– Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1999.– P.175-195.
37. *Пархоменко А.В., Кривенко О.В.* Оценка биомассы фитопланктона в Черном море за период 1948 – 2001 гг. / Промысловые биоресурсы Черного и Азовско-го морей.– Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011.– С.237-249.
38. *Cloern J.E.* Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem // Mar. Ecol. Prog. Ser.– 2001.– 210.– P.223-253.
39. *Richardson K., Jorgensen B.B.* Eutrophication: definition, history and effects / Eutrophication in Coastal Marine Ecosystems.– Washington, DC.: American Geophysical Union, 1996.– P.1-19.
40. *Environmental degradation of the Black Sea: challenges and remedies / Eds by Besiktepe S.T., Unluata U., Bologa A.S.*– Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1999.– 393 p.
41. *Ecosystem modeling as a management tool for the Black Sea / Eds by Ivanov L., Oguz T.*– Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1998.– 412 p.
42. *Sensitivity to change: Black Sea, Baltic Sea and North Sea / Eds by Ozsoy E., Mikaelyan A.*– Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1996.– 382 p.
43. *Elmgren R.* Man's impact on the ecosystem of the Baltic Sea: energy flows today and at the turn of the century // *Ambio*.– 1989.– 18.– P.326-332.
44. *Black Sea Database 2003.* Supplied with Ocean Base 3.07 DBMS / NATO SfP-971818 ODBMS Black Sea Project, July 15 2003. – CD for Windows NT, 98, 2000, Me, XP.
45. *Rozhdestwenskiy A.* On long-year dynamics of the most important hydrochemical indices in the Bulgarian part of the Black Sea // *Oceanology*.– 1990.– 1.– P.9-18.
46. *Финенко З.З.* Первичная продукция в Черном, Азовском морях и тропической части Атлантического океана / Дисс. на соиск... канд. биол. наук.– Минск: Белорусский гос. университет, 1966.– 180 с.
47. *Финенко З.З.* Первичная продукция в южных морях / Вопросы биоокеанографии.– Киев: Наукова думка, 1967.– С.69-74.
48. *Bologa A.S.* The phytoplanktonic assimilatory pigments along the Romanian coast of the Black Sea during 1976 // *Cercetari marine – Recherches marines*.– 1977.– 10.– P.95-107.
49. *Skolka H.V.* Les pigments assimilateurs du phytoplancton du littoral roumain de la mer Noire // *Rapporteur Communication International du Mer Mediterranee*.– 1968.– 19.– P.567-570.

50. *Ivanov L., Kononov S., Melnikov V. et al.* Physical, chemical and biological data sets of the TU Black Sea Data Base: description and evaluation / Ecosystem modeling as a management tool for the Black Sea.– Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1998.– P.1-37.
51. *Kopelevich O.V., Sheberstov S.V., Yunev O.A. et al.* Surface chlorophyll in the Black Sea over 1978-1986 derived from satellite and in situ data // *J. Mar. Syst.*– 2002.– 36.– P.145-160.
52. *Виноградов М.Е., Сапожников В.В., Шушкіна Э.А.* Экосистема Чорного моря.– М.: Наука, 1992.– 112 с.
53. *Oguz T., Latun V.S., Latif M.A., et al* Circulation in the surface and intermediate layers of the Black Sea // *Deep-Sea Res.*– 1993.– 40.– P.1597-1612.
54. *Aubrey D., Moncheva S., Demirov E., et al* Environmental changes in the western Black Sea related to anthropogenic and natural conditions // *J. Mar. Syst.*– 1996.– 7.– P.411-425.
55. *Friedrich J., Dinkel C., Friedl G., et al* Benthic nutrient cycling and diagenetic pathways in the north-western Black Sea // *Estuar. Coas. Shelf Sci.*– 2002.– 54.– P.369-383.
56. *Парчевская Д.С.* Статистика для радиоэкологів.– Киев: Наукова думка, 1969.– 114 с.
57. *GEBCO.* The GEBCO Digital Atlas UNESCO – BODC (British Oceanographic Data Centre): International Hydrographic Organisation (IHO) and Intergovernmental Oceanographic Commission (IOC).– 2003. [http://www.bodc.ac.uk/cgi-bin/framer%3Fhttp%2F%2Fwww.bodc.ac.uk/projects/gebc/](http://www.bodc.ac.uk/cgi-bin/framer%3Fhttp%2F%2Fwww.bodc.ac.uk%2Fprojects%2Fgebc/)
58. *Leppakoski E., Mihnea P.E.* Enclosed seas under man-induced change: a comparison between the Baltic and Black Seas // *Ambio.*– 1996.– 25.– P.380-389.

Матеріал поступив в редакцію 13.10.2011 г.

АНОТАЦІЯ. Базуючись на даних по добовій первинній продукції, внутрішньорічним і багаторічним змінам концентрації хлорофілу-а і гідрохімічних характеристик дана оцінка річної первинної продукції фітопланктону у різних районах чорноморського шельфу для різних тимчасових інтервалів з 60-х по початок 90-х рр. Показано, що антропогенна евтрофікація в другій половині ХХ ст. привела до значного збільшення трофічного статусу внутрішніх шельфів (глибини < 50 м) Румунії і Болгарії, які перебувають під впливом стоку р. Дунай. З кінця 80-х і до початку 90-х рр. ці райони Чорного моря стали евтрофними, з річною первинною продукцією більше $250 \text{ г C} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{рік}^{-1}$. Решта районів чорноморського шельфу під впливом евтрофікації підвищила свій статус від оліготрофних ($< 100 \text{ г C} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{рік}^{-1}$) до мезотрофних ($130 - 195 \text{ г C} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{рік}^{-1}$) вод.

ABSTRACT. Based on daily primary production data, intra-annual and long-term changes in chlorophyll “a” concentration and hydrochemical characteristics data, the annual primary production of phytoplankton in the different Black Sea shelf regions is estimated for different periods from the 1960s to the beginning of the 1990s. It is shown that anthropogenic eutrophication in the second part of the 20th Century led to the significant increase in trophic status of inner shelf of Romania and Bulgaria, which are under influence of the Danube’s waters. By the end of 80’s – early 90’s these regions of the Black Sea became eutrophic, with the annual primary production more than $250 \text{ g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$. The rest of the Black Sea shelf regions following eutrophication raised their trophic status from oligotrophic ($< 100 \text{ g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$) to mesotrophic ($130-195 \text{ g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$) waters.