



УДК 551.464:556(262.5)

**ОЦЕНКА СКОРОСТИ ПОСТУПЛЕНИЯ ФОСФАТОВ  
В ВЕРХНИЙ ПЕРЕМЕШАННЫЙ СЛОЙ  
В ЗАПАДНОМ ЦИКЛОНИЧЕСКОМ КРУГОВОРОТЕ ЧЕРНОГО МОРЯ**

© А. В. Пархоменко, М. В. Кирикова, Р. И. Ли

Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского Национальной Академии наук Украины,  
Севастополь, Украина

*Поступила 30 января 2003 г.*

В циклоническом круговороте западной части Черного моря рассчитана суммарная скорость поступления неорганического фосфора в верхний перемешанный слой в результате гидрофизических процессов и экскреции зоопланктоном. Суммарная скорость потока фосфатов составляла в среднем  $16.85 \text{ мгРм}^2 \text{ сут}^{-1}$ . В период конвективного перемешивания вод основной вклад в поток фосфатов вносили турбулентно-диффузионный обмен и вертикальная адвекция вод (79% от суммарной скорости).

**Ключевые слова:** фосфаты, турбулентный обмен, экскреция, зоопланктон

In cyclonic gyre of the Western part of the Black Sea the sum rate of inorganic phosphorus entrance into the upper mixed layer as a result of hydrophysical processes and excretion by zooplankton was calculated. Sum phosphate flow rate was  $16.85 \text{ mgPm}^2 \text{ day}^{-1}$  in the average. During convection water mixing period of time the main contribution in the sum phosphate flow was determined by turbulent-diffusion exchange and vertical advection of waters (79% from the sum rate).

**Key words:** phosphates, turbulent exchange, excretion, zooplankton

Неорганический фосфор относится к основным биогенным элементам, участвующим в процессе фотосинтеза. В пелагиали морских водоёмов обеспеченность фитопланктонного сообщества фосфатами зависит от их поступления в эвфотическую зону за счёт турбулентного обмена (интенсивность которого характеризуется коэффициентом вертикального обмена  $K_z$  и вертикальной компонентой средней скорости  $W$ ) [3, 4] и

экскреции гетеротрофным планктоном [7, 9]. Изучение этих процессов имеет важное значение при исследовании механизма функционирования морских экосистем. Однако к настоящему времени о количественных характеристиках вертикального потока неорганического фосфора и его экскреции зоопланктоном в глубоководной области Черного моря можно судить лишь по немногочисленным и разрозненным данным [3, 6, 7].

В связи с этим цель работы заключалась в количественной оценке скорости поступления фосфатов в верхний перемешанный слой (ВПС) западного циклонического круговорота Черного моря в результате гидрофизических процессов и экскреции зоопланктоном.

**Материал и методы.** Основой для расчёта скорости поступления фосфатов в ВПС из слоя их верхнего максимума послужил материал, собранный в период с 6 по 13 марта 1988 г. в 49-м рейсе НИС «Михаил Ломоносов». Район наблюдений располагался в

западной части глубоководной области Черного моря (рис. 1). Пробы морской воды отбирали кассетой батометров. В работе использовали данные, полученные в слое от 0 м до глубины положения промежуточного минимума фосфатов (70 – 80 м). Дискретность отбора проб по вертикали составляла от 10 до 20 м. Концентрацию неорганического фосфора определяли стандартным методом [10].

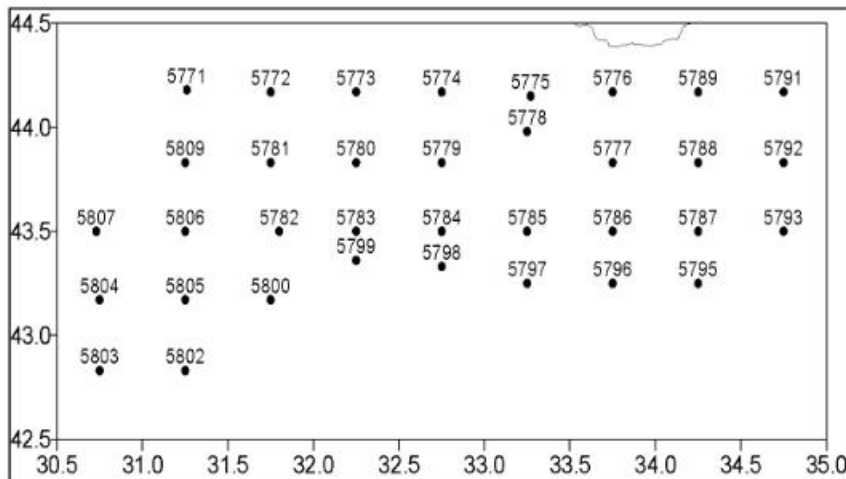


Рис. 1. Схема станций  
Fig. 1. Stations location

Скорость вертикального переноса фосфатов в ВПС из нижележащих слоев ( $V_p$ ,  $\text{мгР м}^{-2} \text{сут}^{-1}$ ) в результате вертикальной адвекции вод и турбулентного обмена на нижней границе ВПС оценивали по уравнению, предложенному в [6]:

$$V_p = PW + K_z dP/d_z \quad (1)$$

где  $P$  – концентрация фосфатов на нижней границе ВПС,  $\text{мгР м}^{-3}$ ;  $W$  – средняя скорость вертикальной составляющей переноса вод на глубине нижней границы ВПС,  $\text{см с}^{-1}$ ;  $K_z$  – коэффициент вертикального обмена,  $\text{см}^2 \text{с}^{-1}$ ;  $dP/d_z$  – вертикальный градиент концентрации

фосфатов в слое их верхнего максимума,  $\text{мгР м}^{-3} \text{м}^{-1}$ . Значение вертикальной составляющей скорости ( $W$ ) для весеннего периода, согласно [15], принимали равной  $1 \cdot 10^{-4} \text{ см с}^{-1} = 0.0864 \text{ м сут}^{-1}$ . Величину коэффициента турбулентно-диффузионного обмена ( $K_z = 0.32 \text{ см}^2 \text{с}^{-1} = 2.88 \text{ м}^2 \text{сут}^{-1}$ ) для слоя 40 – 60 м, включающего верхнюю границу пикноклина, принимали на основании данных, полученных в зоне подъема вод [4].

Для оценки экскреции фосфора гетеротрофными организмами использовали результаты исследований структуры зоопланктонного сообщества, полученные ранней вес-

ной в Чёрном море [19]. Организмы были представлены в виде семи трофоэкологических групп, объединенных по характеру питания и относительно однородных по размеру: простейших (а), нанофагов (f), эврифагов (v), ойтон (s), сагитт (р), ноктилюки (n), плеуробрахии (q<sub>1</sub>), аурелии (q<sub>2</sub>), мнемнопсиса (q<sub>3</sub>). Суммарную экскрецию фосфора зоопланктоном рассчитывали по алгоритму, разработанному Лебедевой [9]:

$$E_{\phi}^{\Sigma} = \sum_{i=a}^q N_i R_i Z_i F_i \quad (2),$$

где  $E_{\phi}^{\Sigma}$  - суммарное количество минерального фосфора, выделенного животными, мгР·м<sup>-2</sup>·сут<sup>-1</sup>;  $N_i$  - численность организмов в трофоэкологических группах, экз·м<sup>-2</sup> на основании данных [19];  $i$  - индекс трофоэкологической группы животных;  $R_i$  - суточные траты на обмен для среднего веса одной особи, мкал·сут<sup>-1</sup>.

Траты на обмен у простейших, выраженные в энергетических единицах, оценивали по уравнению  $R = 0.32 W_q^{0.78}$ , рассчитанному нами на основании экспериментально измеренной скорости потребления кислорода в зависимости от веса особи при температуре 20°C [22]. Траты на обмен для нанофагов, эврифагов, ойтон, сагитт, ноктилюки находили по уравнению  $R = 0.6 W_q^{0.8}$  [18]. Траты на обмен для плеуробрахии рассчитывали по уравнению  $R = 0.34 W_q^{0.84}$ , аурелии -  $R = 0.48 W_q^{0.84}$ , мнемнопсиса -  $R = 0.31 W_q^{0.84}$  (уравнения получены нами на основании экспериментально измеренной скорости потребления кислорода в зависимости от веса животных при температуре 20°C [1, 2]).

$Z_i = e_{\phi}/W_q$ , где  $e_{\phi}$  - содержание фосфора в особи рассчитано по стехиометрическому соотношению С:Р = 41:1 в весовой форме,

мгР·экз<sup>-1</sup> (для перевода биомассы особи, выраженной в энергетических единицах, в углеродные использовали отношение 1 кал = 0.1мгС);  $W_q$  - калорийность особи на основании данных [19], мкал.  $F_i = 0.34$  - температурная поправка для исследованного слоя при средней температуре 6.7°C, рассчитана по формуле  $F = Q_{10}^{t-20/10}$ ,  $Q_{10} = 2.25$ .

**Результаты и обсуждение.** Период наших исследований относился к зимне-весеннему гидрологическому сезону, когда конвективное перемешивание вод над куполами циклонических круговоротов способствует поступлению биогенных элементов в зону фотосинтеза. В результате этого создаются благоприятные гидрохимические условия для массового развития фитопланктона. Представление о динамике вод в районе работ дает топография изопикнической поверхности 15.6 усл.ед. (рис. 2). Воды с этой плотностью соответствуют началу так называемой «субоксидной» зоны, в которой протекают процессы, формирующие особенности гидрохимической структуры вод глубоководной области Черного моря [25, 28].

Скорость вертикального потока фосфатов в ВПС рассчитывали в зоне подъема вод, сформированной циклонической циркуляцией на юго-востоке района (рис. 2). В этом районе воды с плотностью 15.6 усл.ед. находились ближе всего к поверхности, достигая 50 - 55 м. Интенсивная ветровая деятельность и низкая температура воды на поверхности (6.3 - 6.9°С) были благоприятны для конвективного перемешивания. По профилям распределения плотности было установлено, что верхняя граница основного пикноклина находилась на глубинах 37 - 45 м.

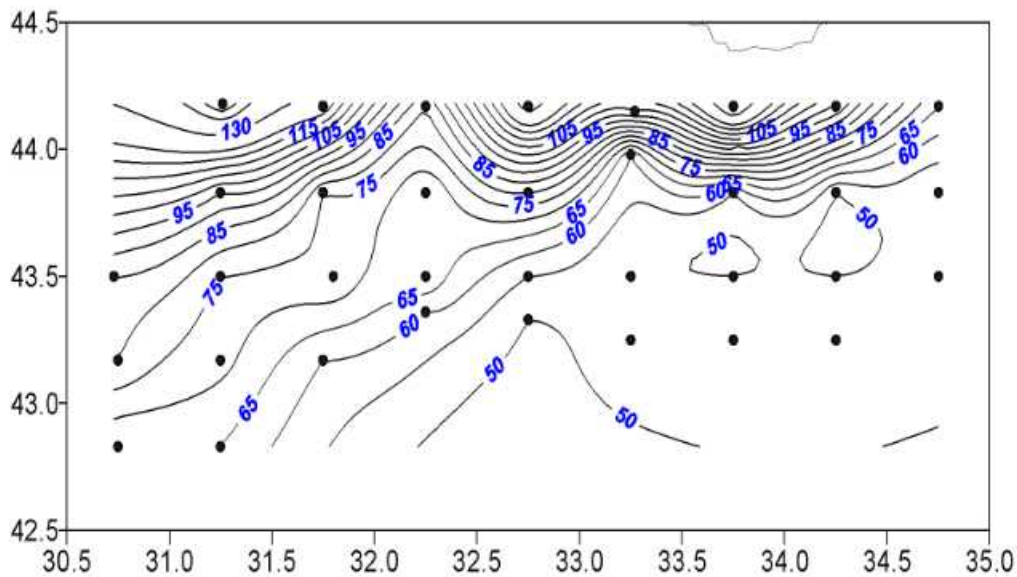
Рис. 2. Топография изопикнической поверхности  $\sigma_t = 15.6$ 

Fig. 2. Depths of isopycnal surface 15.6

При наиболее интенсивном конвективном перемешивании она может подниматься до глубин 20 – 40 м [12].

Вертикальная структура распределения фосфатов в глубоководной области Черного моря характеризуется наличием двух максимумов и разделяющего их минимума, механизмы формирования которых широко обсуждаются в современных исследованиях [8, 14, 25, 28]. Экстремумы в вертикальной структуре биогенных элементов в большей степени связаны с плотностью вод, чем с глубиной [8, 25, 28]. В период стратификации вод концентрация фосфатов начинает увеличиваться в водах с плотностью 14.2 – 14.4 усл.ед., достигая максимума в верхней части оксиклина на изопикнах 15.5 – 15.6 усл.ед. (верхний максимум фосфатов). Промежуточный минимум располагается на нижней границе кислородсодержащего слоя ( $\sigma_t \sim 15.85 - 16.05$  усл.ед.), а нижний максимум – в верхней части сероводородной зоны ( $\sigma_t \sim 16.2$  усл.ед.)

[8, 25, 28]. Изопикничность нарушается в зонах подъема вод в период зимнего конвективного перемешивания. Установлено, что прямое влияние конвективного перемешивания на перераспределение гидрохимических параметров ограничено положением изопикнических поверхностей 15.7 – 15.8 усл.ед. [8]. Таким образом, основным источником фосфатов, поступающих из глубин в ВПС, можно считать слой его верхнего максимума (в дальнейшем – слой максимума). Градиент фосфатов в верхней части этого слоя ( $dP/dz$ ) использовали для расчета скорости их вертикального потока в ВПС.

В марте 1988 г. в районе западного циклонического круговорота верхняя часть слоя максимума была разрушена. Содержание фосфатов начинало увеличиваться в водах с плотностью 15.29 – 15.58 (в среднем 15.4 усл.ед.). Для расчета  $dP/dz$  на станциях с недостаточной дискретностью отбора проб по глубине принимали, что положение изопик-

нической поверхности 15.4 усл.ед. соответствует началу слоя максимума фосфатов. Угол наклона определялся графически по значениям концентрации между изопикнами 15.4 и 15.7 усл.ед., а максимум – пересечением с

нижней частью этого слоя (рис. 3а). Соответствующая интерполяция на шкалу глубин (рис. 3б) позволила получить данные для расчета  $dP/dz$  (табл. 1).

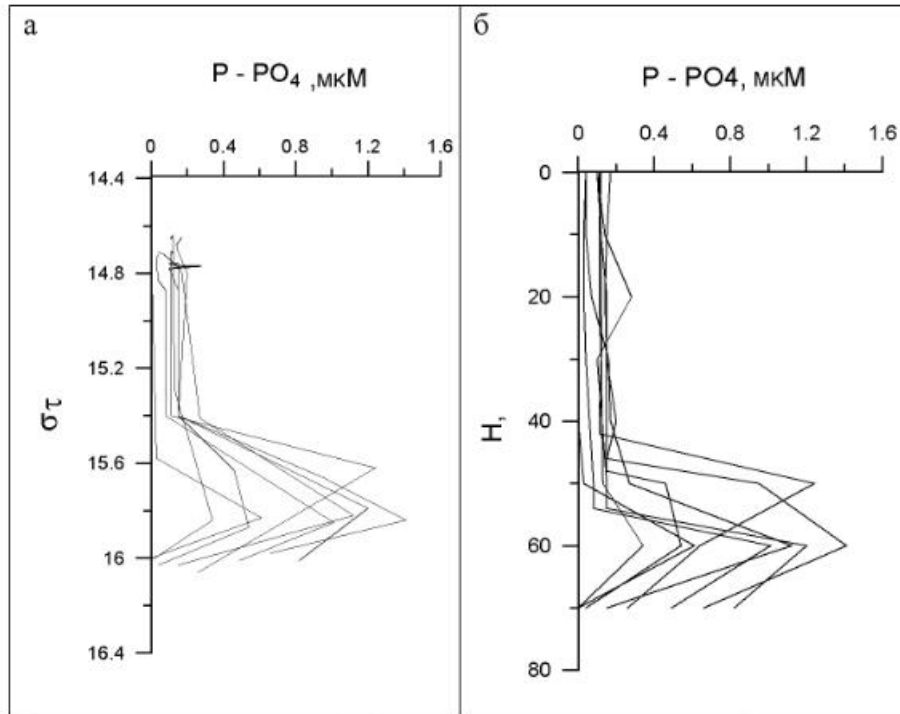


Рис. 3. Вертикальное распределение фосфатов: а) относительно плотности; б) относительно глубины  
 Fig. 3. Vertical distributions of phosphate: concerning of density; б) concerning of depth

Таблица 1. Гидрофизические и гидрохимические показатели в области западного циклонического круговорота

Table 1. Hydrophysical and hydrochemical data in the region of western cyclone gyre

Дата	№ ст.	T	H	P	H <sub>1</sub>	P <sub>1</sub>	dP/dz	V <sub>p</sub>
09.03	5785	6.30	48	4.65	50	14.26	4.80	14.23
09.03	5786	6.25	45	3.41	50	38.44	7.01	20.45
09.03	5787	6.45	50	0.93	60	18.91	1.8	5.26
10.03	5796	6.42	40	5.27	60	34.72	1.47	4.67
11.03	5797	6.40	54	4.65	60	37.82	5.52	16.28
11.03	5834	6.68	54	2.48	60	31.31	4.80	14.03
21.03	5868	6.95	46	4.65	50	29.45	6.20	18.25
								X= 13.31

Примечания: T – температура воды на поверхности, °C; H – нижняя граница ВПС, м; P – концентрация фосфатов на нижней границе ВПС, мгРм<sup>3</sup>; H<sub>1</sub> – глубина залегания максимума фосфатов, м; P<sub>1</sub> – концентрация фосфатов на глубине максимума, мгРм<sup>3</sup>; dP/dz – вертикальный градиент фосфатов, мгРм<sup>3</sup>м<sup>-1</sup>; V<sub>p</sub> – скорость поступления фосфатов в ВПС, мгРм<sup>2</sup>сут<sup>-1</sup>



Как показали расчеты, скорость вертикального потока фосфатов в зоне подъема вод изменялась от 4.67 до 20.45, составляя в среднем  $13.31 \text{ мгРм}^2\text{сут}^{-1}$  (табл. 1). Вклад адвективной составляющей был незначительным (в среднем 2.4%). Вертикальный перенос фосфатов в ВПС определялся, в основном, турбулентно-диффузионным обменом, что согласуется со сложившимися представлениями [3]. Относительно широкий диапазон variability полученных нами величин скорости можно объяснить не вполне точными определениями начала слоя максимума фосфатов и угла его наклона, что связано с недостаточной дискретностью отбора проб по глубине и отразилось на величине  $dP/dz$ . Рассчитанная нами средняя величина скорости вертикального потока фосфатов в ВПС в результате гидрофизических процессов в 3.5 раза превышала значения, представленные в [6]. Отмеченные различия величин скорости, прежде всего, обусловлены расхождениями в выборе величины  $K_z$ . Обсуждение остальных параметров уравнения затруднено тем, что в работе [6] не приводятся данные вертикальной структуры распределения фосфатов, не указаны ни дискретность отбора проб по глубине,

ни границы слоя, выбранного для расчета градиента фосфатов.

Для расчёта скорости поступления неорганического фосфора в ВПС за счёт экскреции гетеротрофными организмами использовали результаты исследований структуры зоопланктонного сообщества, полученные для глубоководной области Чёрного моря в слое 0 – 150 м [19]. При этом на основании литературных данных принимали, что основная биомасса мезозoopланктона (99%), простейших и желетелых организмов сосредоточена в верхнем слое вод, ограниченном положением максимальных градиентов плотности [5, 11, 19]. По [19], в зонах циклонических круговоротов слой максимальных градиентов плотности находился на глубинах 40 – 55 м, что соответствовало толщине ВПС в период наших исследований.

Рассчитанные величины скорости экскреции фосфора для животных из разных систематических групп зоопланктона и наличие их общей биомассы позволили оценить как суммарную скорость экскреции фосфора, так и вклад каждой трофологической группы организмов (табл. 2).

Таблица 2. Исходные данные для расчёта суммарной скорости экскреции фосфора зоопланктоном

Table 2. Data for calculation of phosphorus excretion rate by zooplankton

Элементы планктона	i	N	B	$W_q$	R	$e_{\text{ф}}$	$E_{\text{ф}}$
Простейшие	a	$6 \times 10^7$	2400	0.0025	0.001	$6 \times 10^{-9}$	2.3
Нанофаги	f	362962	980	2.7	0.45	$65 \times 10^{-7}$	0.4
Эврифаги	v	12000	4800	400	24.6	$97 \times 10^{-5}$	0.7
Ойтоны	s	25667	77	3.0	0.49	$73 \times 10^{-5}$	0.03
Сагитты	p	195	840	4300	164.59	$11 \times 10^{-3}$	0.09
Ноктилока	n	22222	80	3.6	0.57	$86 \times 10^{-7}$	0.03
Плеуробрахия	$q_1$	198	5150	26000	591	$62 \times 10^{-3}$	0.27
Аурелия	$q_2$	6	11060	1700000	27944	4.08	0.39
Мнемиопсис	$q_3$	53	5850	110000	1810	0.26	0.22
Сумма							4.43

Примечания: i – индекс трофологической группы организмов; N – численность, экз $\text{м}^{-2}$ ; B – биомасса элементов планктона, мг $\text{м}^{-2}$ ;  $W_q$  – средний вес особи, мкал; R – суточные траты на обмен особи, мкал $\text{экз}^{-1}\text{сут}^{-1}$ ;  $e_{\text{ф}}$  – содержание фосфора в особи, мгР $\text{экз}^{-1}$ ;  $E_{\text{ф}}$  – скорость экскреции фосфора, мгР $\text{м}^2\text{сут}^{-1}$

Основную роль играли простейшие, эврифаги и нанофаги, вклад которых в суммарную экскрецию фосфора составлял 51.9, 15.8 и 9 % соответственно. Вклад желетелых организмов в экскрецию фосфора, несмотря на их высокую биомассу, составлял всего лишь 20 %. Минимальный вклад в экскрецию фосфора вносили ойтаны - 0.7 %, ноктилюка - 0.7 % и сагитты - 2.0 %. Суммарная скорость экскреции фосфора зоопланктоном в слое 0 – 50 м составила в среднем  $4.43 \text{ мгР м}^2 \text{ сут}^{-1}$  (табл. 2).

Необходимо отметить, что в соединениях фосфора, выделяемого гетеротрофными организмами из разных трофологических групп, на долю его неорганической формы приходится от 70 до 90 % (в среднем 80 %) [20, 21, 24, 26, 29]. Учёт этих данных позволил рассчитать скорость выделения неорганического фосфора зоопланктоном в ВПС, которая в среднем составила  $- 3.54 \text{ мгР м}^2 \text{ сут}^{-1}$ . В результате, величина суммарной скорости потока фосфатов в ВПС за счет совместного действия гидрофизических процессов и экскреции зоопланктоном в период исследований достигала  $16.85 \text{ мгР м}^2 \text{ сут}^{-1}$ . Эта величина близка к полученной в предшествующих исследованиях –  $18.9 \text{ мгР м}^2 \text{ сут}^{-1}$  [6]. Однако имеются принципиальные различия в оценке вклада в суммарную скорость ее отдельных составляющих. Исходя из данных, приведенных в [6], ключевая роль в поставке фосфатов в ВПС принадлежала регенерационным процессам. По нашим расчетам, основной вклад (79 %) в суммарную скорость поступления фосфатов в ВПС определялся гидрофизическими процессами, что представляется наиболее вероятным для периода конвективного перемешивания вод.

Расчёт суммарной скорости поступления неорганического фосфора в ВПС позволил оценить величину потенциальной первичной продукции в районе западного циклонического круговорота. Первичную продукцию рассчитывали, исходя из стехиометрического соотношения для фитопланктонного сообщества  $C : P = 41 : 1$  в весовом отношении, и исключали участие бактерий в суммарном потреблении фосфатов микропланктоном, вклад которых зимой в этот процесс не превышает 8 % [13]. Средние значения первичной продукции, рассчитанной нами и измеренной радиоуглеродным методом [17], были близки - 690 и  $600 \text{ мгС м}^2 \text{ сут}^{-1}$  соответственно. В суммарной первичной продукции по происхождению биогенных элементов, используемых фитопланктоном для ее создания, выделяют две составные части: «новую» и регенерационную. Особое значение имеет первая, основанная на ассимиляции биогенных элементов, поступающих в зону фотосинтеза с глубинными водами. «Новая» продукция ведет к накоплению биомассы фитопланктона и может быть перенесена на более высокие трофические уровни. Регенерационная продукция синтезируется за счет потребления регенерированных биогенных элементов, образующих внутри планктонного сообщества замкнутый цикл. Общепринятый метод определения этих двух видов продукции и их соотношения основан на анализе потребления фитопланктоном нитратов и аммония, меченных  $N^{15}$  [23].

Однако известны и другие подходы. Например, в пелагиали Тихого океана по данным скоростей регенерации неорганического фосфора гетеротрофным планктоном и его потребления фитопланктоном было рассчитано соотношение между регенерационной и

суммарной первичной продукцией [16]. Нами на основании данных скоростей поступления фосфатов в ВПС за счёт гидрофизических процессов и экскреции зоопланктоном была рассчитана доля «новой» и регенерационной продукции. Получено, что в период конвективного перемешивания вод «новая» продукция существенно преобладала над регенерационной (79 % и 21 % соответственно). Прямые измерения скорости потребления нитратов и аммония фитопланктоном с помощью стабильного изотопа  $N^{15}$  показали, что ранней весной в Черном море доля «новой» продукции в зоне циклонического круговорота может достигать 81 % [27], что близко к рассчитанной нами. Высокие величины доли «новой» продукции полученные прямыми измерениями по  $N^{15}$  и рассчитанные нами по потокам неорганического фосфора в ВПС подтверждают, что основная роль в обеспечении биогенными элементами фитопланктонного сообщества в циклонических круговоротах в период конвективного перемешивания вод принадлежит гидрофизическим процессам.

**Заключение.** В западном циклоническом круговороте Черного моря рассчитана

суммарная скорость поступления фосфатов в ВПС ранней весной (март) в результате гидрофизических процессов и экскреции зоопланктоном. Скорость потока неорганического фосфора за счет турбулентно-диффузионного обмена и вертикальной адвекции вод составила в среднем  $13,31 \text{ мгР м}^2 \text{ сут}^{-1}$ , а скорость экскреции гетеротрофными организмами –  $3,54 \text{ мгР м}^2 \text{ сут}^{-1}$ . В период конвективного перемешивания вод в зоне циклонического круговорота основной вклад в поток фосфатов вносили гидрофизические процессы (79 % от суммарной скорости). Средние значения первичной продукции, рассчитанной по потоку неорганического фосфора в ВПС и измеренной радиоуглеродным методом, достаточно близки ( $690$  и  $600 \text{ мгС м}^2 \text{ сут}^{-1}$ , соответственно). Это свидетельствует о том, что принятый нами подход к расчету скорости поступления фосфатов в ВПС вполне адекватно отражает реальную ситуацию в период исследований и может быть использован при изучении биотического цикла фосфора в морских водоёмах.

1. Аннинский Б. Е. Химический состав разноразмерных особей трёх видов студенистого макропланктона Черного моря // Биология моря. - 1994. - 20, вып. 5. - С. 390 - 395.
2. Аннинский Б. Е., Аболмасова Г. И. Температура как фактор интенсивности метаболизма и массового развития гребневиков *Mnemiopsis leidyi* в Черном море // Океанология. - 2000. - 40. - С. 729 - 735.
3. Богуславский С. Г., Жоров В. А., Иващенко И. К. Формирование вертикального профиля солёности Чёрного моря // Мор. гидрофиз. журн. - 1993. - №6. - С. 46 - 52.
4. Богуславский С. Г., Иващенко И. К. Явление вертикального переноса в Чёрном море // Мор. гидрофиз. журн. - 1990. - №6. - С. 34 - 41.
5. Виноградов М. Е., Сапожников В. В., Шушгина Э. А. / Экосистема Черного моря. - М.: Наука, 1992. - 112 с.
6. Гусарова А. Н. Оценка содержания фосфора в поверхностном слое вод центральной части Черного моря в весенний период // Океанология. - 1992. - 32, вып. 1. - С. 74 - 79.
7. Гутельмахер Б. Л. Количественная оценка круговорота фосфора в начальных звеньях трофической цепи // Океанология. - 1981. - 21, вып. 4 - С. 914 - 922.
8. Еремеев В. Н., Коновалов С. К., Романов А. С. Анализ результатов наблюдений и методы



- расчета гидрофизических полей океана // Мор. гидрофиз. журн. – 1996. – № 6. – С. 23 – 38.
9. Лебедева Л. П. Планктонные организмы и регенерация фосфора в океане // Океанология. – 1987. – 27, вып. 6. – С. 980 – 984.
  10. Методы гидрохимических исследований океана. – М.: Наука, 1978 – 271 с.
  11. Моисеев Е. В. Распределение наногетеротрофов в Черном море (весна 1989 г.) // Океанология. – 1993. – 33, №3. – С. 388 – 391.
  12. Овчинников И. М., Попов Ю. И. Формирование холодного промежуточного слоя в Черном море // Океанология. – 1987. – 32, вып. 5. – С. 739 – 746.
  13. Пархоменко А. В. Количественная оценка потребления фосфата микропланктоном в Черном море в зимний период // Экология моря. – 2000. – Вып. 51. – С. 14 – 19.
  14. Сапожников В. В., Сапожников М. В. Вертикальное распределение и оценка максимальных концентраций основных биогенных элементов в Черном море // Океанология. – 2002. – 42, № 6. – С. 831 – 837.
  15. Сеидов Д. Г. Горбунов А. Е. Вихреразрешающая модель циркуляции Черного моря / Модели океанских процессов. – М., 1989. – С. 117 – 128.
  16. Сорокин Ю. И. Количественная оценка потоков минерального фосфата в планктонных сообществах пелагиали океана // Журн. общ. биол. – 1985. – 46, №5. – С. 606 – 623.
  17. Фищенко З. З., Крупаткина Д. К. Первичная продукция в Черном море в зимне - весенний период // Океанология. – 1993. – 33, вып.1. – С. 97 - 104.
  18. Шушкина Э. А., Виноградов М. Е., Востоков С. В. Оценка первичной продукции и гетеротрофной деструкции в эпипелагиали океана // Океанология. – 1984. – 24, вып.1. – С. 130 - 138.
  19. Шушкина Э. А., Виноградов М. Е., Николаева В. Г., Мусаева Э. И.. Распределение мезозoopланктона и структурно-функциональный анализ пелагических сообществ открытых районов Черного моря зимой 1991г. / Зимнее состояние экосистемы открытой части Черного моря. – М.: Ин-т океанологии РАН, 1992. – С. 119 - 130.
  20. Andersen O. K., Goldman J. C., Caron D. A., Demmet M. R. Nutrient cycling in a microflagellate food chain: III. Phosphorus dynamics // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1986. – 31. – P. – 47 – 55.
  21. Butler E. I., Corner D. S., Marshall S. M. In the nutrition and metabolism of zooplankton.6.Feeding efficiency of *Calanus* in term of nitrogen and phosphorus // J. Mar. Biol. Ass. U. K. – 1969. – 49, № 5. P. 977 - 1001.
  22. Caron D. A., Goldman J. C., Fenchel T. Protozoan respiration and metabolism / Eds. by Capriulo G. M. // Ecology of marine protozoa. - New York, Oxford University Press, 1990. - P. 307-322.
  23. Dugdale R. C., Goering J. J. Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity // Limnol. Ocean. – 1967. – 12. – P. 196 – 206.
  24. Ferrante J. G. The characterization of phosphorus excretion productions of a natural population of limnetic zooplankton // Hydrobiologia. – 1976. – 50, № 1. - P. 11 - 15.
  25. Konovalov S. K., Tugril S., Bastürk Ö, Salihoglu J. Spatial isopicnal analysis of the main pycnocline chemistry of the Black Sea / Eds. E. Özsoy & A. Mikaolyan // Sensitivity to change: Black Sea, Baltic Sea and North Sea. - NATO Asi Ser.: Dordrecht – Boston - London, 1997. - Ser. 2: Environment. – 27. - P. 197 – 210.
  26. Kremer P. Respiration and excretion by the stenophore *Mnemiopsis leidyi* // Mar. Biology. – 1977. – 44, № 1. – P. – 43 – 50.
  27. Krivenko O. V., Burlakova Z. P., Eremeeva L. V. Basic characteristics of biotic nitrogen cycle in the open western part of the Black Sea / Eds. L. I. Ivanov and T.Oguz // Ecosystem Modeling as a Management Tool for the Black Sea. – Nato Sciens Series: Dordrecht – Boston - London, 1997. – 47. – P. 121 – 136.
  28. Murray J. W., Codispiti L. A., Friederich G. E. Redox environments: the suboxic zone in the Black Sea / Eds. C. P. Huang, O'Melia, J.J. Morgan // Equatic Chemistry. – Amer. Chem. Soc, 1995. - № 244. – P. 157 – 176.
  29. Peters R. H., Lean D. The characterisation of soluble phosphorus released by limnetic zooplankton // Limnol. Oceanogr. - 1973. - 18, № 2. - P. 270 - 279.