

Атлантическое отделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки
Института океанологии им. П.П. Ширшова Российской академии наук

На правах рукописи



Кудрявцева Елена Андреевна

**РОЛЬ ГЕОЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ
В РАСПРЕДЕЛЕНИИ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ РОССИЙСКОГО СЕКТОРА
ГДАНЬСКОГО БАСЕЙНА БАЛТИЙСКОГО МОРЯ**

Специальность 25.00.36 – Геоэкология

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата географических наук

Научный руководитель
кандидат геолого-минералогических наук
Вадим Валерьевич Сивков

Калининград – 2017

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	3
ГЛАВА 1. ИЗУЧЕННОСТЬ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ	8
1.1. Связь первичной продукции с факторами окружающей среды и её распределение в Мировом океане.....	8
1.2. Физико-географические особенности Балтийского моря и первичная продукция.....	16
1.3. Гданьский бассейн Балтийского моря и основные показатели его трофического статуса.....	47
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	61
2.1. Район исследования и объем фактического материала.....	61
2.2. Метод определения первичной продукции.....	64
2.3. Вычисление палеопродукции фитопланктона.....	66
2.4. Дополнительные гидрооптические, метеорологические, физико-химические, гидробиологические и микробиологические наблюдения.....	67
2.5. Математическая обработка данных.....	70
ГЛАВА 3. ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ И ФАКТОРЫ, ЕГО ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ.....	72
3.1. Вертикальное распределение.....	72
3.2. Горизонтальное распределение.....	83
ГЛАВА 4. ВРЕМЕННАЯ ДИНАМИКА ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ И ФАКТОРЫ, ЕЁ ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ.....	100
4.1. Сезонная изменчивость.....	100
4.2. Межгодовые колебания и ежегодный уровень.....	116
4.3. Изменения в геологическом масштабе времени.....	122
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	128
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	130
ПРИЛОЖЕНИЕ 1.....	154
ПРИЛОЖЕНИЕ 2.....	156
ПРИЛОЖЕНИЕ 3.....	159

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность проблемы. Под первичной продукцией понимают количество органических веществ, новообразованных из минеральных соединений за определенное время в ходе автотрофных процессов. Ключевым автотрофным процессом является фотосинтез, источником энергии для которого служит солнечное излучение. Не менее половины первичной продукции Земли создается в Мировом океане фотосинтезирующими планктонными организмами (Зернов, 1934; Steeman Neilsen, Jensen, 1957; Сорокин, 1973; Кобленц-Мишке, 1977; Eppley, Peterson, 1979; Сапожников, 1995; Behrenfeld et al., 2001; Виноградов, 2008; Emerson, Hedges, 2008). Многократно используя в экосистеме, «первичная» энергия переходит с одного трофического уровня сообществ на другой, обеспечивая её функционирование и определяя продуктивность. Регуляция обмена O_2 и CO_2 между океаном и атмосферой важная функция морского фитопланктона, участвующая в формировании климата планеты. Первичная продукция является кардинальной характеристикой круговорота органического вещества в океане (Романкевич, 1977). От величины потока органического углерода из пелагиали зависит его накопление в осадках (Лисицын, Виноградов, 1982; Jahnke, 1996), что в свою очередь сказывается на происходящих в них биогеохимических процессах (Emerson, Hedges, 2008).

Внутриконтинентальные моря, к которым относится Балтийское море, являются связующим звеном между океаническим и материковым круговоротами веществ. Региональный аспект изучения первичной продукции связан с проблемой её роста в результате дополнительного поступления биогенных элементов территории водосборного бассейна в 1960-1980-х гг. и негативными явлениями, сопряженными с этим увеличением (Larsson et al., 1985; Elmgren, 1989; Rosenberg et al., 1990). Существенное сокращение сбросов в море азота и фосфора большинством стран региона к началу 1990-х гг. не изменило ситуацию и не привело к ожидаемому снижению уровня первичной продукции в море (Rydberg et al., 2006; HELCOM, 2009, 2014; Tomczak et al., 2015). Это связывают с длительным обновлением вод, высвобождением фосфора из бескислородных осадков, широким распространением азотфиксирующих синезеленых водорослей, ростом температуры воды и глобальными изменениями (Lehmann et al., 2011; Voss et al., 2012; HELCOM, 2013c). Также существует мнение, что изменились сами механизмы функционирования экосистемы (Carstensen et al., 2011; HELCOM, 2014). В настоящее время по всему миру в прибрежных эвтрофных водах на

единицу азота продуцируется почти вдвое большее количество биомассы фитопланктона, чем это было 30-40 лет назад.

Со времени начала (1953 г.) первых измерений первичной продукции радиоуглеродным методом в Балтийском море было выполнено большое количество работ, например: Steemann Nielsen, 1964; Fonselius, 1971; Sen Gupta, 1972; Schulz, Kaiser, 1973; Tarkiainen et al., 1974; Kaiser, Schulz, 1975; Lassig, Niemi, 1975; Lindahl, 1976; Gargas et al., 1978; Lassig et al., 1978; Кобленц-Мишке, Коновалов, 1981; Larsson et al., 1982; Grönlund, Leppänen, 1990; Renk 1990, 2000; Witek et al., 1997, 1999; Olesen et al., 1999; Исследования..., 2005. Тем не менее, схемы пространственного распределения интенсивности фотосинтеза на акватории моря остались труднодоступными (Kaiser et al., 1981; Renk, 1994; Kaczmarek et al., 1997; Wasmund et al., 2001). Данные по некоторым участкам акватории побережий Балтийского моря до сих пор отсутствуют, в частности, не проводилось наблюдений в российском секторе Гданьского бассейна Балтийского моря.

Несмотря на то, что в практику исследований активно вовлекаются методы дистанционного зондирования распределения фотосинтетических пигментов, судовые наблюдения традиционными методами необходимы для их верификации с учетом специфики отдельных акваторий. Создание алгоритмов расчета содержания хлорофилла «а» для Юго-Восточной Балтики сопряжено с существенными трудностями (Woźniak et al., 2007, 2008; Буканова и др., 2011, 2014). Практически отсутствуют региональные модели расчета первичной продукции (Renk, Ochocki, 2000; Stramska, Zuzewicz, 2013). Точность глобальных моделей также невысокая из-за недостатка экспериментальных данных для понимания закономерностей формирования первичной продукции в океане (Behrenfeld, Falkowski, 1997a; Carr et al., 2006; Демидов, Мошаров, 2013).

Таким образом, достоверные величины первичной продукции возможно определить только в экспедиционных исследованиях высокочувствительным радиоуглеродным методом. Количественные оценки и данные о распределении первичной продукции в российском секторе Гданьского бассейна Балтийского моря ранее отсутствовали. Поэтому такое исследование здесь является актуальной научной задачей и необходимо для понимания экологических и биохимических процессов, формирующих экосистему Балтийского моря.

Цель работы – выявить закономерности распределения первичной продукции российского сектора Гданьского бассейна Балтийского моря и определить наиболее важные геоэкологические факторы, формирующие эти закономерности.

В процессе достижения поставленной цели были решены следующие задачи:

1. Выявить сезонную изменчивость вертикального распределения и осредненных по слою максимума первичной продукции продукционных характеристик фитопланктона.

2. Изучить среднемноголетние сезонные карты распределения абсолютных и удельных величин первичной продукции фитопланктона.

3. Проследить временную изменчивость трофического статуса рассматриваемой акватории за период наблюдений и в голоцене.

Научная новизна. Впервые в российском секторе Гданьского бассейна Балтийского моря получены количественные оценки первичной продукции с учетом пространственно-временной изменчивости. Предложены региональные алгоритмы: 1) определения толщины фотического слоя по глубине видимости диска Секки; 2) оценки пространственного распределения первичной продукции на основании данных по температуре воды; 3) описания сезонной динамики первичной продукции в столбе воды по данным о концентрациях хлорофилла «а». По среднегодовым и среднесезонным величинам первичной продукции в верхнем десятиметровом слое вод выделены участки акватории, характеризующиеся разными природными (температура, соленость, глубина, рельеф и форма береговой линии) и антропогенными (концентрации основных биогенных элементов) факторами. Показано, что в районах, выделенных по батиметрическому принципу корреляционные связи между показателями состояния морской среды ниже. Отмечена роль удельного содержания углерода в клетках фитопланктона в формировании первичной продукции. Показана возможность регионального применения результатов вычисления величин первичной палеопродукции фитопланктона по данным о содержании органического углерода в донных осадках ($C_{орг}$).

Защищаемые положения:

1. В российском секторе Гданьского бассейна Балтийского моря по данным измерений первичной продукции *in situ* толщина фотического слоя незначительно изменяется в течение года, тогда как по данным гидрооптических наблюдений непрямым методом толщина слоя, в котором потенциально возможен фотосинтез, меняется кратно. Для корректировки определения нижней границы фотического слоя непрямым методом предложен региональный регрессионный алгоритм.

2. Повышенные величины первичной продукции в теплый период года характерны для береговой зоны. Стимулирование фотосинтеза здесь связано с интенсивным перемешиванием и поступлением биогенных элементов с материковым стоком с северного побережья Самбийского п-ва. Приток тепла с глубины и снижение мутности вод обуславливают относительное увеличение продукции фитопланктона зимой. Форма береговой линии и рельеф дна обуславливают неоднородности горизонтального распределения первичной продукции в береговой зоне. Температура является индикатором вод с разной продуктивностью фитопланктона.

3. Характер сезонных изменений первичной продукции обусловлен изменчивостью концентраций нитратов в фотическом слое. Около четверти (21-27%) ежегодной величины первичной продукции производится в период короткого весеннего максимума, достигающего пика в апреле, преимущественно динофлагеллятами. Около половины ежегодной величины первичной продукции (43-49%) создается зелеными и синезелеными водорослями в период продолжительного летнего максимума, достигающего пика в июле и отмечающегося на месяц раньше, чем считалось.

4. Трофический статус рассматриваемой акватории ($237 \text{ гС}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{год}^{-1}$) соответствует верхнему уровню, установленному для мезотрофных вод ($100\text{-}250 \text{ гС}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{год}^{-1}$), не изменился за период наблюдений и находится в пределах естественных колебаний продуктивности Гданьского бассейна Балтийского моря на протяжении голоцена ($180\pm 121 \text{ гС}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{год}^{-1}$).

Практическая значимость. Материалы диссертации могут быть использованы для информационного обеспечения морского природопользования в юго-восточной части Балтийского моря. В прибрежных районах, находящихся под сильным влиянием материкового стока, величины первичной продукции могут служить индикатором антропогенного воздействия. Оценки первичной продукции традиционно необходимы для определения промыслового потенциала и прогноза допустимого вылова рыб без ущерба для экосистемы. Также в диссертационной работе оптимизировано использование диска Секки для определения толщины фотического слоя в изучаемом районе.

Личный вклад автора. Проанализирован большой объем зарубежной и отечественной литературы по первичной продуктивности Балтийского моря и связанным с ней показателям функционирования экосистемы моря. Выполнены измерения первичной продукции, параметров бактериопланктона, прозрачности воды, суммарной освещенности за день в 24 экспедициях на научно-исследовательских судах и большом количестве прибрежно-морских выходов на маломерных судах, проанализированы полученные данные и сделаны выводы.

Апробация работы. Материалы диссертации представлены на международных и национальных конференциях «Baltic Sea Science Congress 5, 6, 8» (Сопот, 2005; Росток, 2007; Санкт-Петербург, 2010 г.), «The Baltic Sea Geology 10» (Санкт-Петербург, 2010 г.), «2nd Baltic Green Belt Forum» (Паланга, 2010 г.), на Школах по морской геологии «Геология морей и океанов» (Москва, 2005, 2007, 2009, 2011, 2015), ECSA 42 «Estuarine ecosystems: structure, function and management» (Светлогорск – Калининград, 2007), «Комплексное управление, индикаторы развития, пространственное планирование и мониторинг прибрежных регионов юго-восточной Балтики» (г. Калининград, 2008 г.), «Современные проблемы альгологии» (Ростов-на-Дону, 2008), 15-ая конференция по промысловой океанологии, посвященная 150-летию со дня рождения академика Н.М. Книповича (Калининград, 2011).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 26 работ, из них 3 статьи в журналах, рекомендованных ВАК, 3 раздела в монографиях, 5 статей в научных сборниках и 15 докладов в материалах международных и российских научных конференций.

Структура и объем диссертации. Работа состоит из введения, 4 глав, заключения, списка литературы и 3 приложений, содержит 159 страниц текста, 56 рисунков и 26 таблиц. Список литературы включает 317 наименований, в том числе 102 отечественных, 215 на английском языке и 3 электронных ресурса.

Благодарности. Автор выражает искреннюю благодарность своему научному руководителю к.г.-м.н. В.В. Сивкову. Автор глубоко признательна д.б.н Н.В. Пименову за ценные рекомендации и помощь в освоении и совершенствовании методов исследований, к.г.-м.н. А.В. Егорову за консультации и поддержку, к.б.н. С.В. Александрову за добрые советы. Автор благодарна своим коллегам по лаборатории и экспедициям: Е.В. Букановой, А.В. Гусеву, О.А. Дмитриевой, Д.В. Дорохову, Е.В. Дороховой, И.И. Дунаевской, Е.Б. Ивановой, к.б.н. Т.А. Канапацкому, А.В. Креку, к.б.н. В.М. Кудрявцеву, В.М. Пятакову, М.М. Смирновой, к.б.н. Т.А. Щуке, к.ф.-м.н. С.А. Щуке. Автор благодарит д.ф.-м.н. В.А. Гриценко, к.г.н. Ж.И. Стонт и к.г.н. Т.В. Буканову за помощь в подготовке работы. Отдельная благодарность ООО «ЛУКОЙЛ-КМН» и ООО «МВБ» за предоставленные материалы и лично В.И. Буканову.

ГЛАВА 1. ИЗУЧЕННОСТЬ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ

1.1. Связь первичной продукции с факторами окружающей среды и её распределение в Мировом океане

Первичная продукция характеризует итог автотрофных процессов – количество новообразованных органических веществ из минеральных соединений за определенное время. Фотосинтез является ключевым биогеохимическим механизмом, позволяющим преобразовывать солнечное излучение в энергию химических связей органических молекул. Первичная продукция органического вещества, создаваемая хемолитрофными бактериями, составляет всего 0,02-0,6% продукции фотосинтеза (Виноградов, 2004).

Различают *валовую* и *чистую* первичную продукцию. Под валовой первичной продукцией понимается всё количество образовавшегося в результате фотосинтеза органического вещества (Романенко, Кузнецов, 1974). Под чистой первичной продукцией понимается та часть новообразованного органического вещества, которая остается после трат на дыхание.

Глобальные оценки величины первичной продукции фотосинтеза различаются и имеют тенденцию к увеличению по мере совершенствования методов исследований (Зернов, 1934; Steeman Nielsen, Jensen, 1957; Сорокин, 1973; Кобленц-Мишке, Ведерников, 1977; Романкевич, 1977; Романкевич и др., 2008; Eppley, Peterson, 1979; Сапожников, 1995; Behrenfeld et al., 2001; Виноградов, 2004, 2008; Emerson, Hedges, 2008). Согласно Виноградову (Виноградов, 2004) на Мировой океан приходится 71% первичной продукции органического вещества ($103 \text{ гтС} \cdot \text{год}^{-1}$ океан и $45 \text{ гтС} \cdot \text{год}^{-1}$ суша). Первичная продукция суши по данным спутникового картирования оценивается в $70\text{-}135 \text{ гтС} \cdot \text{год}^{-1}$ (Романкевич и др., 2008). Таким образом, приводимые в литературе величины свидетельствуют о том, что не менее 50% первичной продукции Земли образуется в океане, т.е. приблизительно $275 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$.

Уровень первичной продукции в Мировом океане зависит от абиотических факторов окружающей среды, среди которых важнейшими являются свет (Ryter, 1956; Yentsch, Lee, 1966; Steemann Nielsen, Jørgensen, 1968), температура (Ichimura et al., 1962; Eppley, 1972), наличие биогенов (Redfield, 1934; Ketchum, 1939; Eppley, Strickland, 1968), гидродинамический режим (Sverdrup, 1953; Сорокин, 1959). В горизонтальном распределении первичной продукции в Мировом океане наибольшее значение имеют доступность биогенных элементов, поскольку они активно потребляются в освещенной зоне (Рисунок 1). Снабжение поверхностных вод биогенами в основном осуществляется в районах квазиперманентных подъемов вод,

определяемых особенностями океанической циркуляции (Таблица 1). В низких широтах – это зоны дивергенции и конвергенции течений, прибрежных и островных апвеллингов, зоны смешения разнородных вод, разномасштабные вихревые образования. В умеренных и полярных широтах поступление биогенов в фотический слой, главным образом, обеспечивается глубоко проникающей зимней конвекцией. Над шельфом, материковым склоном и в прилежащих районах океана биогены поступают в воду с терригенным материалом и стоком рек, а постоянное перемешивание способствует легкому возвращению к поверхности.

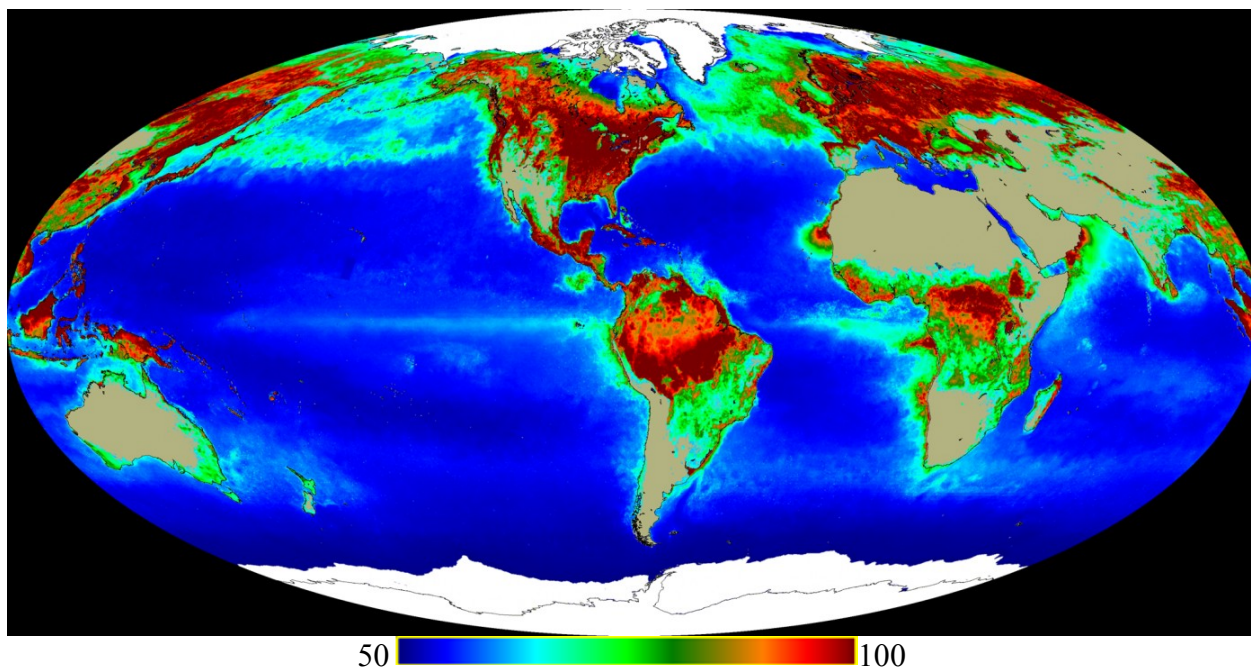


Рисунок 1 – Первичная продукция Земли, $\text{гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$
(<http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/SeaWiFS/LINKS.html>)

Согласно концепции «дышащего океана» М.Е.Виноградова (2004) суммарная величина первичной продукции всего Мирового океана в течение года постоянна за счет сокращения или расширения в разные сезоны площадей, занятых водами разной продуктивности. При этом размеры высокопродуктивных эвтрофных вод изменяются мало. Площадь мезотрофных вод резко увеличивается зимой, тогда как зоны наиболее бедных олиготрофных вод в это время уменьшаются, вновь расширяясь летом. Низкопродуктивные олиготрофные воды летом отодвигают высокопродуктивные и среднепродуктивные воды в приполярные районы и уменьшают их площадь. За счет такой пульсации летом возрастают площади низкопродуктивных вод, а зимой они уменьшаются. Это определяет и сезонную динамику процессов создания фитопланктоном органического вещества. Во все сезоны суммарная продукция океана практически не меняется: весной и осенью создается по 25% годовой продукции, летом – 24%, зимой – 26%.

Таблица 1 – Высокопродуктивные динамически активные акватории Мирового океана
(Завьялов и др., 2008)

Гидродинамический фактор биопродуктивности	Тихий океан	Атлантический океан	Индийский океан
Поверхностные течения	Аляскинское, Калифорнийское, Камчатское, Куроисио, Перуанское, Северо-Тихоокеанское, Течение Западных ветров, Южно-Пассатное	Антильское, Бразильское, Гвианское, Гольфстрим, Лабрадорское, Северо-Атлантическое, Северо-Пассатное, Течение Западных ветров, Фолклендское	Агульяс, Сомалийское, Течение Западных ветров
Активное вихреобразование над подводными хребтами	Восточно-Тихоокеанское поднятие	Большая Ньюфаундлендская банка, Северо-Атлантический хребет, Южно-Атлантический хребет, Риу-Гранди	Индийский, Кергелен, Мадагаскарский, Мозамбикский
Прибрежный ветроуправляемый апвеллинг	Калифорнийский, Перуанский, Чилийский	Бенгельский, Канарский, Марокканский	-
Фронтальные зоны	Южно-Тропический фронт, Субантарктический фронт	Северный Полярный фронт, Южный Полярный фронт, Субантарктический фронт, Субполярный фронт	Южный Тропический фронт, Субантарктический фронт

Помимо первичной продукции в океане в течение года наблюдается стабильность биомассы основных компонентов планктонного сообщества (фито-, бактерио-, зоопланктон). Это постоянство поддерживается также в результате сезонного изменения площадей океана, занятых водами различной продуктивности. Между самими водами разных градаций наблюдаются существенные различия количественных оценок их биомассы. Биомасса фито- и мезозоопланктона между наиболее и наименее продуктивными водами изменяется примерно в 10 раз (Шушкина и др., 1997). Биомасса бактерий не имеет таких резких колебаний и изменяется между водами максимальной и минимальной продуктивности примерно в 1,5 раза. В наиболее продуктивных гипертрофных водах, расположенных в основном в высоких широтах и апвеллингах низких широт, по биомассе доминирует фитопланктон (около 60% биомассы сообщества, до 70 млн.т С среднегодовая биомасса). В зрелых планктонных сообществах эвтрофных вод более 50% биомассы сообщества составляет зоопланктон (до 95 млн.т С). В

олиготрофных водах в тропических районах наиболее высокую биомассу имеют бактерии и микрогетеротрофы (45-50%, до 62 млн.т С)

Планктонное сообщество в океане проходит определенный цикл развития – сукцессию, которая имеет шесть стадий (Шушкина и др., 1997):

- начальная стадия – кратковременное состояние, возникающее в момент создания условий, для развития сообщества (в умеренных широтах это состояние в момент начала весенней вегетации фитопланктона);

- молодая стадия – стадия охватывающая период вспышки численности фитопланктона. Продукция фотосинтеза максимальна, биомасса водорослей стремительно нарастает и может достигнуть максимума. Биомасса еще не развившегося зоопланктона сравнительно невелика. Отношение первичной продукции к общей гетеротрофной деструкции 1,5-5;

- равновесная стадия – достигается примерное равновесие продукционных и деструкционных процессов (их соотношение 0,6-1,6). Биомасса фитопланктона уменьшается, а зоопланктона пока не достигает максимума. Общая биомасса сообщества высока, но может быть ниже, чем на предыдущей стадии;

- развитая стадия – при которой начинают преобладать деструкционные процессы, наблюдаются максимальные биомассы зоопланктона и бактерий на фоне падения биомассы фитопланктона. Отношение первичной продукции к общей гетеротрофной деструкции 0,1-0,6;

- зрелая стадия – характеризуется максимальной длиной трофических цепей и наибольшим видовым разнообразием при сниженной общей биомассе и превалировании деструкционных процессов. Отношение первичной продукции к общей гетеротрофной деструкции <0,1.

Как было указано, наибольшее влияние на интенсивность фотосинтеза, оказывают несколько основных факторов окружающей среды: интенсивность света, концентрация биогенных элементов, температура, устойчивость и циркуляция вод.

Свет имеет решающее значение в вертикальном распределении первичной продукции фитопланктона. Качество и количество света в море изменяется во времени (суточные, сезонные, годовые колебания) и в пространстве (географическая широта и глубина). Также эти характеристики зависят от условий погоды и направления света (включая направление максимального потока), степени рассеяния и поляризации (Парсонс и др., 1982). Многие параметры света определяются условиями, существующими над поверхностью или у поверхности моря (например, изменение светового потока в связи с восходом и заходом солнца), а остальные – свойствами водяного столба (например, изменение рассеяния света взвешенными веществами и изменение спектрального состава вследствие селективного поглощения).

Величины потерь части солнечной энергии у поверхности моря зависят от состояния поверхности моря и высоты солнца. В ясный летний день при высоте солнца над горизонтом более 30° потери энергии составляют несколько процентов, если стоит полный штиль. Эта величина достигает 5-17% при легком ветре и превышает 30% при умеренных и сильных ветрах. При высоте солнца меньше 10° потери на отражение быстро растут, превышая 30%.

Количество света, проникающего в море, уменьшается с увеличением толщины поглощающего слоя и концентрации растворенных в нем веществ. Снижение интенсивности света в столбе воды описано коэффициентом экстинкции (затухания) k (m^{-1}):

$$I_d = I_0 \cdot e^{-kd}, \quad (1)$$

где I_0 - начальная интенсивность света; I_d - интенсивность света, прошедшего расстояние d .

Для изучения большинства биологических явлений обычно используют суммарный коэффициент экстинкции световой энергии для интервала волн от 400 до 720 нм. Этот диапазон называется фотосинтетически активной радиацией (ФАР). Существуют два подхода для определения k . Первый состоит в измерении интенсивности света с помощью датчиков подводной облученности (типа Li-Cor, QSP (США), QSM (Швеция)). Второй основан на измерении глубины, на которой виден диск Секки (D , м). Коэффициент k определяют из эмпирического выражения: $k=1,7/D$ (Poole, Atkins, 1929) или $1,44/D$ в мутных прибрежных водах (Holmes, 1970). Соответственно этим соотношениям, нижняя граница зоны фотосинтеза близка к утроенной прозрачности воды по диску Секки (m -коэффициент составляет 2,8-3,2).

Фотическая зона определяется как слой воды, простирающийся до глубины, на которой интенсивность фотосинтеза клетки (P_c) равна интенсивности её дыхания (R_c) (Sverdrup, 1953). Эта глубина известна как компенсационная глубина (D_c), а интенсивность света на этой глубине – как компенсационная интенсивность света (I_c). Компенсационная интенсивность света связана с компенсационной глубиной:

$$I_c = 0,5 \cdot I_0 \cdot e^{-kD_c}, \quad (2)$$

Выше компенсационной глубины чистая продукция фотосинтеза положительна ($P_c > R_c$), а ниже – отрицательна ($P_c < R_c$). Поскольку в процессе перемешивания по вертикали клетки фитопланктона оказываются выше и ниже компенсационной глубины, то они облучаются светом средней интенсивности (I). Глубина, на которой средняя интенсивность света равна компенсационной интенсивности ($I=I_c$), известна как критическая глубина D_{cr} .

Компенсационная интенсивность света для морского фитопланктона обычно составляет приблизительно от 0,002 до 0,009 кал·см⁻²·мин⁻¹ (Riley, 1965). Поскольку это на два порядка ниже средних значений радиации на поверхности, то иногда компенсационной глубиной считают просто глубину, на которой величина радиации составляет 1% или 0,1% наблюдаемой на поверхности (Anderson, 1969; Vollenweider, 1969).

Следует отметить, что опубликованы результаты исследований, противоречащие концепции «критической глубины» Свердрупа (Von Bodungen et al., 1981; Smetacek, Passow, 1990; Van Beusekom et al., 2009; Behrenfeld, 2010). В частности, в результате девятилетнего спутникового мониторинга Северной Атлантики с восьмидневным разрешением было установлено, что «цветение» фитопланктона начинается зимой, когда перемешанный слой имеет максимальную глубину; взаимосвязь между ростом фитопланктона и его потерями увеличивается, а не уменьшается; максимум роста пищевой сети столь же вероятен в середине зимы, как и весной, а также обратно пропорционален росту фитопланктона. Новая модель «разбавления-пересоединения» («Dilution–Recoupling Hypothesis») фокусируется на балансе между ростом и выеданием фитопланктона и сезонности физических процессов, влияющих на этот баланс.

Для отображения зависимости скорости фотосинтеза от интенсивности света строят кривые зависимости ассимиляционных чисел фитопланктона от уровня облученности (Yentsch, Lee, 1966; Steemann Nielsen, Jørgensen, 1968). С увеличением интенсивности света скорость фотосинтеза возрастает до некоторой величины $AЧ_{max}$, когда система приходит в состояние насыщения светом. Если организмы выдерживаются при интенсивности света выше уровня насыщения, то по кривой можно проследить снижение скорости фотосинтеза. Это явление называется угнетением светом или фотоингибированием. Если условия неблагоприятны для развития фитопланктона, $AЧ_{max}$ ограничивается лимитирующим фактором.

Энергетическую эффективность фотосинтеза можно оценить, разделив первичную продукцию под 1 м² акватории на среднюю концентрацию хлорофилла «а» в фотическом слое и величину солнечной радиации, пришедшей к поверхности моря (Platt, 1969).

К интенсивной освещенности наиболее требовательны зеленые водоросли и большинство видов синезеленых водорослей, развивающихся в значительном количестве в летний сезон. Некоторые виды синезеленых в массе развиваются только у самой поверхности воды: *Oscillatoria* в тропических морях, многие виды *Microcystis*, *Anabaena* и другие в мелких внутренних водоемах. Наоборот, большинство диатомовых избегает ярко освещенного приповерхностного слоя воды и более интенсивно развивается лишь на глубине 2-3 м в малопрозрачных водах и на глубине 10-15 м в прозрачных водах.

Благодаря способности фитопланктона адаптироваться к различной интенсивности света, а также из-за влияния других ограничивающих фотосинтез факторов, в первую очередь биогенного лимитирования, величина солнечного излучения незначительно влияет на интегральную величину первичной продукции в фотическом слое (Behrenfeld, Falkowsski, 1997b).

Условия минерального питания. Для роста водорослей С, Н, О, N, Si, P, Mg, K и Ca, необходимы в сравнительно больших количествах. Другие элементы требуются в очень малых количествах: Fe, Mn, Cu, Zn, B, Na, Mo, Cl, V и Co. Их большая часть содержится в морской воде в количествах, достаточных для роста водорослей. Как правило, к факторам, ограничивающим первичное продуцирование, относятся азот, реже фосфор, ещё реже кремний.

В океанах азот присутствует, главным образом, в молекулярной форме и входит в состав таких неорганических солей, как нитраты, нитриты и аммонийные соединения, а также органических азотных соединений – аминокислот и мочевины (Парсонс и др., 1982). Водоросли обычно проявляют тенденцию к преимущественному использованию нитратов, нитритов и соединений аммония. Молекулярный азот связывается некоторыми синезелеными водорослями, дрожжами и бактериями. За счет их деятельности в океан поступает то количество атмосферного азота, которое соответствует доступному для фитопланктона фосфору.

Фосфор находится в морской воде в трех основных формах: в составе растворенных неорганических соединений, в составе растворенных органических соединений и во взвешенных частицах. В норме фитопланктон удовлетворяет свои потребности в этом элементе, непосредственно ассимилируя растворенные неорганические соединения фосфора (ионы ортофосфатов) и иногда используя растворенные органические соединения фосфора. В загрязненной воде могут присутствовать в заметных количествах неорганические полифосфаты и органические растворимые соединения фосфора. Некоторые живущие в береговой зоне водоросли, такие как *Skeletonema costatum* и *Amphidinium carteri*, могут использовать полифосфаты как источник фосфора в присутствии избытка нитратов.

Диатомеи и кремнежгутиковые поглощают большие количества растворенного кремния и откладывают его в виде гидрата окиси кремния, строя свои панцири. Цветение диатомовых истощает запас силикатов в поверхностных водах. Однако концентрация растворенных соединений кремния остается высокой в течение всего года.

В океанах основным источником биогенов является их запас, накопившийся в глубинных водах в результате разложения организмов и поступающий снизу в фотический слой (Кобленц-Мишке, Ведерников, 1977). Вторым источником биогенных веществ является их регенерация в самом фотическом слое в процессе разложения органических соединений. Скорость

регенерации неодинакова и зависит от температуры воды и отношения между количествами фито- и зоопланктона. Третьим источником является поступление биогенных веществ в океан со стоком с материков.

Географическая зональность, в первую очередь, широта – исходный фактор, влияющий на продуктивность наземных, а в итоге, и водных экосистем через иерархическую систему связей с параметрами среды (температурой, осадками и испаряемостью). Наблюдается четкая зависимость продуктивности озер и мелководных внутренних морей от плодородия почв и некоторых других факторов, действующих в пределах водосборной площади их бассейнов (Бульон, 2007). Наименее продуктивен фитопланктон приледниковых озер, а также водоемов, расположенных на кристаллических породах и в районах с большим количеством болот в пределах водосборной площади. Наоборот, водоемы, расположенные в пределах высокоплодородных почв, отличаются высоким уровнем продуктивности фитопланктона и других сообществ (Азовское море).

Принято считать, что азот и фосфор извлекаются из воды фитопланктоном в соотношении N:P=16(15):1 (Redfield, 1934; Ketchum, 1939). Однако их концентрации не всегда пропорциональны их доступности (Söderström, 1996), а при некоторых условиях наблюдаются иные соотношения, в зависимости от вида водорослей и содержания питательных веществ (Ryther, Dunstan, 1971). Тем не менее, «соотношение Редфилда» – это удобная точка отсчета, позволяющая судить о том, какой элемент потенциально ограничивает развитие фитопланктона.

Считается, что сумма минеральных форм азота, фосфора и кремния ограничивают развитие фитопланктона, когда их концентрация опускается ниже 3, 0,5 и 10 мкг-ат/л соответственно. Концентрации нитратов ниже 1 мкг-ат/л приводят к значительному азотному «голоданию» морских планктонных водорослей. Верхний предел лимитирующих значений фосфора, судя по опытам на культурах, менее 0,15-0,55 мкг-ат/л (Кобленц-Мишке, Ведерников, 1977).

В масштабах сотен тысяч и миллионов лет фитопланктон ограничен фосфатами, поскольку круговорот фосфора не замкнут. Например, при мощных оледенениях, сопровождающихся сильным понижением уровня океана, донные отложения оказываются на суше, а их последующая эрозия ведет к возвращению элемента в океан.

Согласно уравнению Аррениуса (увеличение температуры на 10 °C удваивает скорость химических реакций) можно ожидать, что температура оказывает влияние на биохимические процессы как независимая переменная (Ameryk et al., 2005). Проблема состоит в том, что изучение влияния температуры на продукцию фитопланктона в природных условиях сильно затрудняется тем, что температура в природе положительно скоррелирована с освещенностью

и отрицательно – с концентрацией биогенов, и таким образом, оказывает на фотосинтез не только прямое, но и косвенное влияние (Кобленц-Мишке, Ведерников, 1977). Считается, что в олиготрофных водах температура оказывает слабое положительное действие на продукцию, не оказывает влияния в мезотрофных водах и слабо отрицательно влияет в эвтрофных. При этом во всех трех типах вод наблюдается увеличение ассимиляционной активности хлорофилла совместно с увеличением температуры воды до 20 °С.

Остальные абиотические факторы оказывают косвенное влияние на фитопланктонное сообщество. Ветер через перемешивание может разрушить стратификацию в столбе воды, что сокращает время пребывания клеток водорослей у поверхности и отодвигает время начала весеннего «цветения». Турбулентное перемешивание, если оно не слишком интенсивно, при прочих благоприятных условиях прямо способствует повышению продуктивности диатомовых водорослей, так как многие виды этого отдела, обладая относительно тяжелой оболочкой из кремния, в спокойной воде опускаются на дно. Поэтому ряд массовых видов интенсивно развиваются в планктоне умеренных широт лишь весной и осенью, в периоды активного вертикального перемешивания воды. Однако в тех случаях, когда вертикальное перемешивание вод распространяется на большую глубину, оно подавляет развитие даже относительно теневыносливых диатомовых. Синезеленые водоросли, наоборот, не выносят даже относительно слабого турбулентного перемешивания воды, многие виды синезеленых наиболее интенсивно развиваются в предельно спокойной воде.

Косвенное влияние гидродинамического фактора на продуктивность фитопланктона состоит в том, что при вертикальном перемешивании воды питательные вещества поднимаются из придонных слоев воды, где они не могут быть использованы водорослями вследствие недостатка света. Здесь проявляется взаимодействие нескольких экологических факторов — светового и динамического режимов и обеспеченности питательными веществами.

1.2. Физико-географические особенности Балтийского моря и первичная продукция

Геоморфологически Балтийское море представляет собой депрессию, являющуюся структурным элементом склона Балтийского щита. Являясь средиземным морем, оно целиком лежит на материковой отмели. Площадь моря – 415,266 тыс. км². В рельефе дна выделяются впадины, разделенные мелководными порогами (Рисунок 2). Максимальную глубину имеет Ландсортская впадина 459 м, но, в основном, в море преобладают глубины до 50 м. Системой длинных и узких Датских проливов с глубиной порогов от 7 до 18 м Балтийское море соединяется с Северным морем.

В геологическом отношении Балтийское море очень молодо, его развитие началось 12 тыс. лет назад (Winterhalter et al., 1981). Первое соединение с океаном пресноводное ледниковое Анцилово озеро получило около 10 тыс. лет назад через центральную часть Швеции. В результате водообмена сформировалось солоноватоводное Иольдиево море. Второе соединение с океаном временно наблюдалось с Белым морем. Эти проливы были закрыты в результате тектонических подъемов земной коры около 9250 лет назад. Пресноводное Анцилово море существовало в период 9250-7100 лет назад. После этого Балтийское море приобрело облик близкий к современному солоноватоводному морскому бассейну (Литориново море по виду-индикатору *Littorina litorea*). Новое понижение солёности наблюдалось 4000-1500 лет назад (период Лимнея по виду-индикатору *Limnea ovata*). С 1500 ВС – период Мия по виду-индикатору *Mya arenaria*.

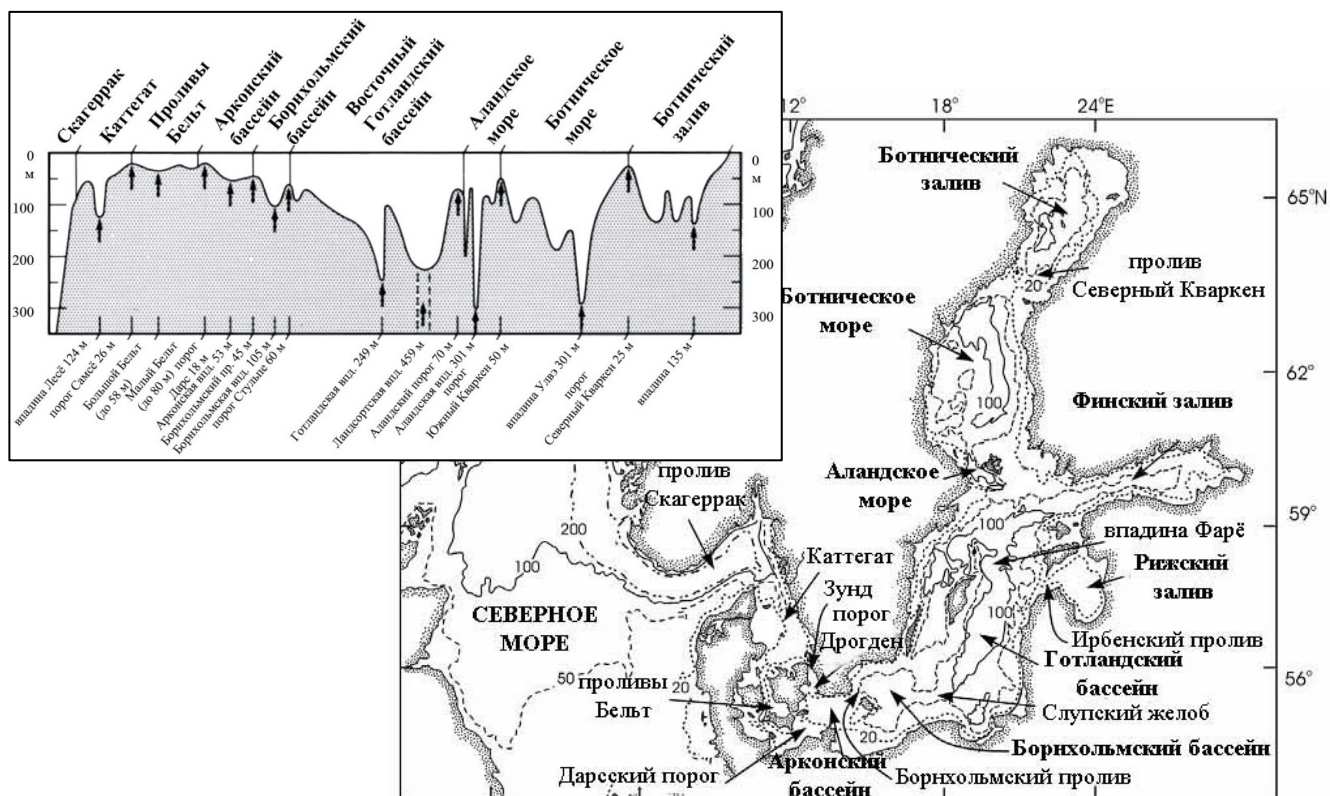


Рисунок 2 – Регион Балтийского моря и глубины основных бассейнов и порогов между ними на логарифмической шкале

Крайняя северная точка Балтийского моря расположена вблизи полярного круга ($65^{\circ}40'$ с.ш.), крайняя южная – около Висмара ($53^{\circ}45'$ с.ш.). По причине большой вытянутости моря с севера на юг наблюдается значительная разница в поступлении солнечной радиации между северными и южными районами, которая, однако, минимизируется в течение лета вследствие относительно повышенной облачности на юге и большей длительностью солнцестояния (до 4 часов) на севере (Ecology..., 2008).

Согласно генетической классификации климатов и климатическому районированию Земли (Алисов, Полтарасус, 1974; Антонов, 1987) основная часть Балтийского моря относится к морскому климату умеренных широт, для которого характерны выраженные сезонные изменения основных климатообразующих факторов (суммарной падающей радиации, температуры, влажности, осадков). По срокам наступления и продолжительности естественных гидрологических сезонов в поверхностных водах Мирового океана зима в умеренной зоне северного полушария наступает в декабре и заканчивается в марте-апреле, весна длится с апреля-мая по июнь, лето – с июля по сентябрь, осень – с октября по ноябрь (Степанов, 1974).

Барический градиент в течение всего года в большинстве случаев ориентирован с юго-востока на северо-запад, что определяет господство над Балтийским морем ветров западной четверти, обуславливающих перенос воздушных масс с Атлантического океана (Гидрометеорология., 1992).

Циркуляция вод Балтийского моря носит циклонический характер (Рисунок 3). Течение из Финского и Ботнического заливов основной своей частью направляется вдоль скандинавских берегов на юго-запад, огибая с двух сторон о-в Готланд. Южнее о-ва Готланд оба потока соединяются и движутся на юго-запад и запад вдоль шведского побережья в сторону Датских проливов. Существующее у южного побережья моря течение направлено на восток. Возле Гданьского залива оно поворачивает на север (Elken, Matthäus, 2008). Для открытого моря характерны наиболее сильные и устойчивые круговороты (Рисунок 4). Квазипостоянная циркуляция поверхностных и глубинных вод Балтийского моря, играет второстепенную роль, поскольку сохраняется только при штилевой погоде и слабых ветрах (≤ 5 м/с).

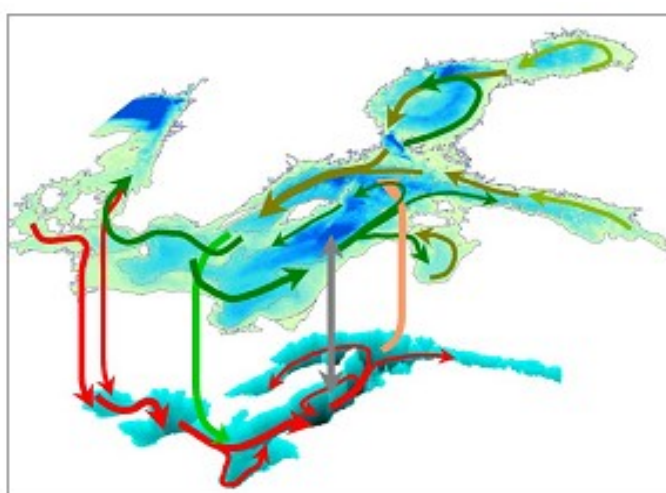


Рисунок 3 – Схема круговорота воды в Балтийском море. Зеленые и красные стрелки показывают циркуляцию поверхностного и придонного слоев; светло-зеленые и бежевые стрелки – подсос вод; серая – диффузию (Elken, Matthäus, 2008)

Ветровые течения развиваются в верхнем (экмановском) слое моря до глубины сезонного термоклина в теплый период года и до галоклина в холодный период года. На мелководье (глубины до 30 м) соответствие ветровых течений в верхнем десятиметровом слое моря ветровому потоку наступает через 2–4 ч, а для открытых районов моря это соответствие достигается через 6 ч с начала действия ветра и затухает через 3 ч после прекращения ветра (Гидрометеорология..., 1992). Скорости ветровых течений в открытых районах в 90% случаев не превышает 20–25 см/с.

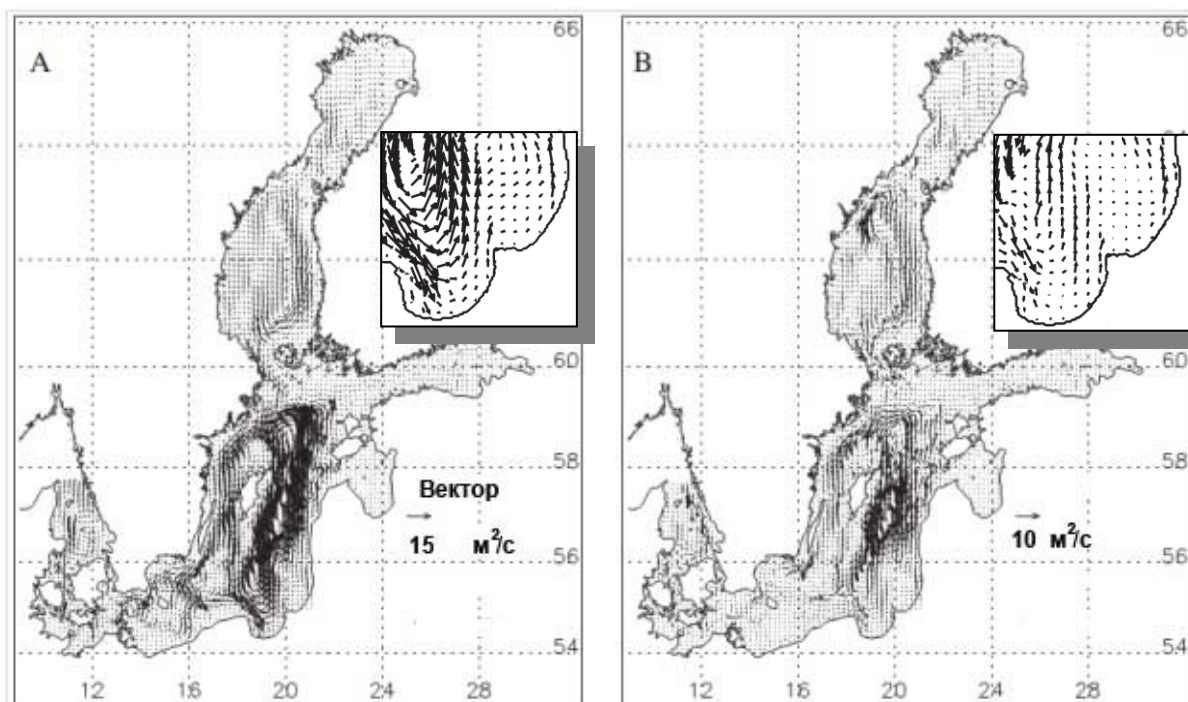


Рисунок 4 – Среднегодовой круговорот в поверхностном (А) и придонном слоях (В) за период 1981-2004 гг. (Meier, 2007)

Распространенное явление в Балтийском море – внутренние волны. Характерный масштаб внутреннего радиуса деформации Россби составляет 5-20 км (Гидрометеорология..., 1992). Пространственные масштабы синоптических вихрей изменяются от 3–5 км в прибрежной зоне моря до 10–50 км в открытых районах. Время жизни отдельных вихрей составляет от нескольких суток до нескольких недель. Скорость перемещения вихрей незначительна 5-10 см/с (сравнима со скоростью постоянных течений Балтийского моря). В самом вихре, особенно на его периферии, скорости течений могут достигать 30-40 см/с. Вертикальная составляющая скорости течений в вихрях может возрастать на порядок по сравнению с фоновыми условиями.

В Балтийском море ветер фактически любого направления, дующий параллельно какой-либо секции побережья, может стать причиной прибрежного апвеллинга (Рисунок 5). В летний период температура воды вблизи поверхности моря в ядре апвеллинга может снижаться более

чем на 10 °C (Lehmann, Myrberg, 2008). В период 1990-2009 гг. увеличилась повторяемость апвеллингов вдоль западного побережья Балтийского моря (25-40%). Снижение повторяемости апвеллинга отмечалось вдоль южного и восточного побережий (Lehmann et al., 2012). Помимо прибрежного ветроуправляемого апвеллинга в Балтийском море различают апвеллинг в открытых морских районах, связанный с формированием мезомасштабных вихрей на окраинах впадин (Omstedt et al., 2014).

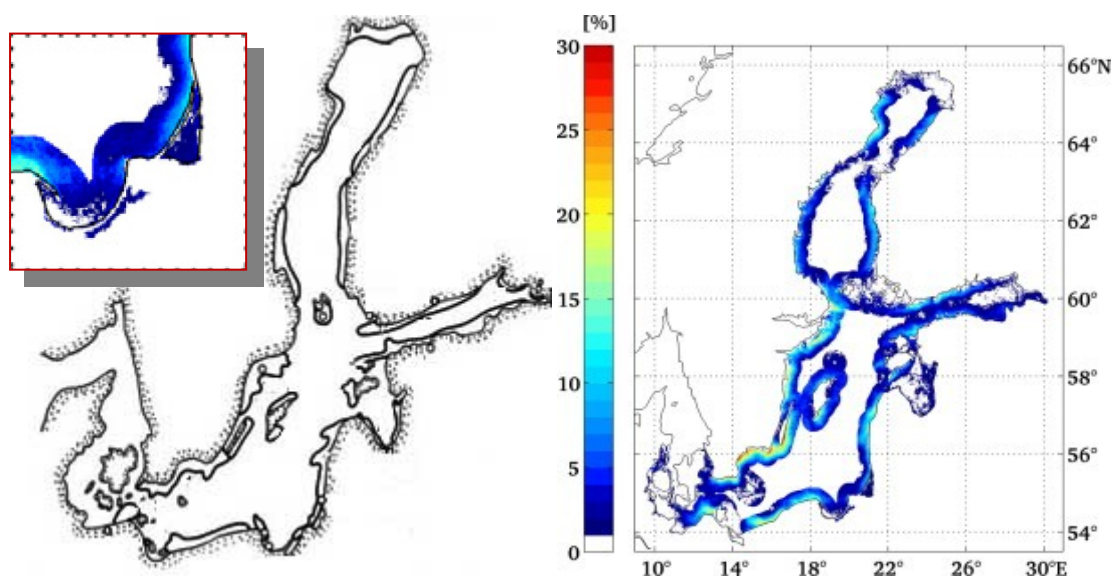


Рисунок 5 – Районы прибрежного апвеллинга (Бычкова и др., 1988) и его повторяемость в Балтийском море с мая по сентябрь 1990–2009 гг. (Lehmann et al., 2012)

Характер внутригодового распределения стока 634 рек водосборного бассейна Балтийского моря (1,745 млн. км²) определяется атмосферными осадками и температурой воздуха, которые, в свою очередь, определяются физико-географическими условиями в суббассейнах. Наибольший вклад в суммарный речной сток моря оказывают реки Ботнического залива (42–43 %), наименьший – Рижского залива (7 %), а вклад рек Финского залива и собственно Балтики примерно одинаков (25–27 %). При этом наиболее крупные и полноводные реки впадают в море на востоке и юге: Нева, Висла, Неман, Даугава, Одра.

Высокий годовой приток пресной воды (около 500 км³·год⁻¹) с территории водосборного бассейна создает резко выраженные различия в солености и концентрации биогенных элементов между поверхностными и глубинными водами, а также между основными бассейнами Балтийского моря. Главный пикноклин обусловлен вертикальными градиентами солености 0,092–0,147 psu/м и вертикальными градиентами температуры в этом слое 0,021–0,131 °C/м, которые работают на ослабление главного пикноклина. В Каттегате соленость поверхностных вод составляет 28–30 psu, в западной части проливов Бельт она снижается до 10 psu. Восточнее порога Дарс вплоть до Аландских островов соленость верхнего слоя моря

составляет 5-7 psu, северо-восточнее островов соленость снижается до 3-4 psu (Гидрометеорология..., 1992). Для Финского залива характерна не только вертикальная стратификация, но и существенный горизонтальный градиент между восточной и западной частями залива.

Резкие градиенты солености наблюдаются во фронтальных зонах устьев рек. Мощность и положение плюмов крупных рек, таких как Висла, Неман, Одер, изменяется в зависимости от сезона и направления ветра. В общем, их средняя их протяженность составляет около 10 км с отклонением по направлению генерального вдольберегового переноса (Pastuszek et al., 2003; Siegel et al., 1999; Glasby, Szefer, 1998; Vaičiūtė, 2012).

Водообмен с Северным морем осуществляется в юго-западной части моря, в Датских проливах. Для зоны проливов характерна двухслойная система течений: верхний поток опресненных балтийских вод следует в Северное море, образуя выходное течение; под этим потоком движется встречное (входное) течение, несущее соленые североморские воды. Такая система течений наблюдается при малых скоростях ветра (до 5 м/с). При сильных юго-восточных или северо-западных ветрах в проливах наблюдается только один поток, движущийся в направлении ветра. Преимущественное распространение североморских вод на глубинах до 130 м позволяет выделять в вертикальной структуре вод Балтийского моря глубинный активный слой, ограниченный снизу вторичным галоклином или простирающийся до дна (Гидрометеорология..., 1994). Отток и суммарный водообмен характеризуются максимумами в мае, и минимумами – в ноябре-декабре, а приток, наоборот, – максимумом в ноябре-декабре, минимумом – в мае.

Из-за постоянно существующего галоклина приток соленой воды из Северного моря является единственным источником кислорода в придонных слоях и способом ликвидации застойных явлений. В процессе перехода от аэробных условий к анаэробным фосфаты высвобождаются из верхнего слоя осадков и при усилении вертикального обмена поступают в вышележащие слои (Fonselius, 1969), нитраты же восстанавливаются до газообразного состояния, что приводит к потере части азота и низкому N:P-соотношению в Балтийском море (Vahtera et al., 2005, 2007). Это ключевые составляющие кольца природной обратимой связи: увеличение первичной продукции → усиление биохимического потребления кислорода → расширение анаэробных зон → высвобождение фосфатов со дна → увеличение первичной продукции фитопланктона, в т.ч. способных к фиксации газообразного азота синезеленых водорослей, стимулируемое избытком фосфатов, который образуется относительно азота.

Послеледниковая история развития Балтийского моря на временной шкале занимает приблизительно тот же временной интервал, что и история развития человечества (с каменного века). В настоящее время море окружено плотно населенными и экономически развитыми

странами. Начиная середины XX века, антропогенный фактор стал оказывать существенное влияние на процессы, происходящие в море. Вследствие вырубки лесов, интенсификации распашки земель на территории водосборного бассейна и внесения минеральных удобрений в почву для повышения урожайности сельскохозяйственных культур, увеличения объемов поступающих в море загрязненных стоков из бытовых и промышленных источников, многократно увеличился вынос биогенных элементов из наземных экосистем. Соответственно возросло количество биогенных элементов, вовлеченных в круговорот экосистеме моря (Рисунок 6). Это привело к быстрому росту биологической продуктивности (эвтрофикации) моря, изменениям газового и светового режимов, структурными изменениями состава сообществ гидробионтов.

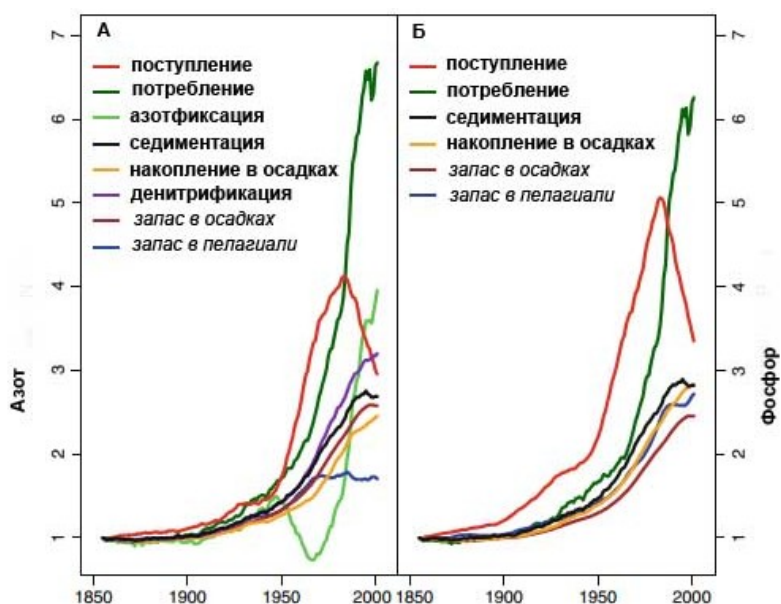


Рисунок 6 – Поток азота (А) и фосфора (Б) и их запасы в Балтийском море, относительно их уровня в 1850-1960 гг., осредненные за 11-летние периоды (Gustafsson et al., 2012)

Первые признаки эвтрофикации были зафиксированы в 1960-е гг., а устойчивый рост концентраций биогенных элементов в морской воде отмечался до конца 1980-х гг., когда внешнюю биогенную нагрузку удалось стабилизировать (HELCOM, 1987). С 1994 по 2010 гг. поступление азота и фосфора снизилось (на 16 и 18% соответственно). Это соответствовало темпам поступления биогенных элементов в конце 1950-х гг. – первой половине 1960-х гг. (Gustafsson et al., 2012).

На современном этапе зимние концентрации суммы минеральных форм азота в Готландском бассейне изменяются от 3 мкг-ат/л в Борнхольмском бассейне до 8 мкг-ат/л в Финском заливе (HELCOM, 2014). Для фосфатов приводятся следующие значения: пролив Каттегат – 0,58 мкг-ат/л, Борнхольмский бассейн – 0,6 мкг-ат/л, Готландский бассейн – 0,52

мкг-ат/л, Финский залив – 0,85 мкг-ат/л. Это достаточно высокие для Балтийского моря концентрации. Для сравнения, в 1950-х гг. концентрация фосфатов в поверхностных водах Готландского бассейна составляла около 0,1 мкг-ат/л (Fonselius, 1972).

Концентрации кремния в Балтийском море высокие. Однако строительство плотин на реках водосборного бассейна приводит к снижению объемов речного стока, увеличению потребления биогенных элементов и снижению концентраций кремния (Ittekkott et al., 2000; Humborg et al., 2006). Среднемесячные концентрации кремния в верхнем двадцатиметровом слое открытой части Балтийского моря по данным за 1970-2000 гг. составляли 7,5-17,5 мкг-ат/л, в Финском заливе в период 1970-1997 гг. они составляли 5-15 мкг-ат/л, в Каттегате – 5-18 мкг-ат/л (Olli et al., 2008). Наиболее высокие среднемесячные концентрации кремния отмечаются в Ботническом заливе – 27-34 мкг-ат/л.

Концентрации биогенных элементов характеризуют нагрузку на водоем и его потенциальную возможность достичь определенного уровня биологической продуктивности. Реальный уровень трофности водоема отражают биомасса и продукция фитопланктона.

Исследования первичной продукции Балтийского моря. Исследования первичной продукции в Балтийском море с нарастающей интенсивностью проводились, начиная с 1953 г., когда Е. Стиманн Нильсен предложил радиоуглеродный метод для изучения первичной продукции фитопланктона и начал ежемесячные наблюдения на плавучих маяках в проливах Каттегат и Большой Бельт (Stemann Nielsen, 1952, 1964). Наибольший размах измерения получили в 1970-1980-х гг., когда были организованы крупные национальные и международные экспедиции, позволившие получить количественные оценки продукционных характеристик фитопланктона и других показателей состояния морской среды на обширных участках акватории Балтийского моря: рейсы НИС «Аранда» в 1970-1976 гг. (Tarkiainen et al., 1974; Lassing, Niemi, 1975; Ackefors et al., 1978), рейсы НИС «Профессор Альберт Пенк» в 1973-1978 г. (Dera et al., 1974), рейсы НИС «Академик Курчатов» и НИС «Рудольф Самойлович» в 1973, 1978 и 1984 гг. (Кобленц-Мишке, Коновалов, 1981; Шуляковский, 1987), PEX'86 Experiment (ICES, 1989), четыре советско-шведские (на НИС «Аю-Даг», «Эрнст Кренкель», «Георгий Ушаков») и одна советско-финская экспедиции (НИСП «Виктор Бугаев») в период между 1976-1987 гг. (Исследования.., 2005) и другие.

Появление в конце 1970-х гг. новых методов определения продуктивности вод по данным сканеров цвета, установленных на искусственных спутниках Земли, с использованием модельных расчетов дало принципиально новые возможности для изучения пространственно-временной изменчивости морских экосистем почти реальном времени и решения более широкого круга научных вопросов, чем это возможно при сериях судовых наблюдений. Поэтому в последние десятилетия проводятся исследования, направленные на разработку

алгоритмов оценки первичной продукции, основанных на концентрации хлорофилла «а», температуре поверхности моря или поглощении фотосинтетически активной радиации (Antoine et al., 1996; Behrenfeld, Falkowski, 1997b; Campbell et al., 2002; Carr et al., 2006). Однако из-за отличий региональных атмосферных, гидрооптических и биотических условий в Балтийском море стандартные спутниковые алгоритмы цветности океана нуждаются в существенной коррекции (Darecki, Stramski, 2004; Woźniak et al., 2007, 2008; Darecki et al., 2008). Это сопряжено с методическими трудностями, поскольку растворенное органическое и взвешенное вещество оказывают влияние на спектральную яркость излучения во всем видимом диапазоне спектра. Также до конца не решена проблема выбора основного компонента модели расчета первичной продукции, отмечается недостаток экспериментальных данных для понимания закономерностей формирования первичной продукции (Renk, Ochocki, 1999; Stramska, Zuzewicz, 2013; Демидов, Мошаров, 2013).

Особенностью исторически сложившейся базы данных по первичной продукции Балтийского моря, собранной традиционными методами, является строгая приуроченность к постоянным точкам наблюдений, расположенным на «осевом разрезе» моря и выбранным международной комиссией в качестве типичных для основных гидрографических регионов моря (HELCOM, 1987). Также неплохо обеспечены круглогодичными данными многолетних наблюдений прибрежные районы, вблизи исследовательских центров некоторых стран Балтийского моря. В частности, в Датских проливах, соединяющих Балтийское и Северное моря, специалистами из Национального института по изучению окружающей среды Дании (National Environmental Research Institute) и Шведского метеорологического и гидрологического института (Swedish Meteorological and Hydrological Institute) к 2002 г. было выполнено более 8000 измерений первичной продукции фитопланктона (Rydberg et al., 2006). Обеспеченность этого района круглогодичными многолетними наблюдениями первичной продукции одна из самых высоких в Балтийском море. Большой вклад в изучение первичной продукции в юго-восточной части Балтийского моря внесли немецкие специалисты З. Шульц и В. Кайзер (Kaiser, Schulz, 1975, 1978; Kaiser et al., 1981), польские специалисты из Морского института рыбного хозяйства (Sea Fisheries Institute) во главе с Г. Ренком, З. Витеком, С. Охоцким и из Института океанологии Польской Академии Наук (Dera et al., 1974; Renk, 1974, 1993, 1994; Renk, Ochocki, 1999; Witek et al., 1999). Крупным центром по изучению первичной продукции, в основном центральной и северной частей, Балтийского моря является Финский институт морских исследований (Finnish Institute of Marine Research) (Bagge, Niemi, 1971; Leppänen, Kononen, 1988; Grönlund, Leppänen, 1990). Внимание известных отечественных специалистов из Института океанологии РАН было приковано преимущественно к Мировому океану (Кобленц-Мишке, Ведерников, 1977; Сорокин, 1987). Исследованиями первичной продукции в

Балтийском море, включая реки, заливы и лагуны, с перерывами проводилась в Балтийском научно-исследовательском институте рыбного хозяйства, Институте биологии Латвийской ССР (Сушня, 1961; Зуте, 1974; Юрковский, Брамане, 1975), АтлантНИРО (Крылова, 1982; Шуляковский, 1987), Институте Глобального Климата и Экологии Росгидромета и РАН (Корсак, 1987; Кудрявцев, Цыбань, 1998). Результаты большинства из этих наблюдений находятся в региональных библиотеках и доступ к ним до сих пор затруднен. Таким образом, несмотря на то, что Балтийское море является едва ли не самым интенсивно изучаемым районом Мирового океана, данные по первичной продуктивности многих его районов, в т.ч. прилежащих к побережьям (большие участки западного побережья Балтийского моря и Прибалтики), отсутствуют, либо измерения в них никогда не проводились. При этом вследствие стока с суши и интенсивного перемешивания прибрежные районы моря, как правило, являются наиболее продуктивными и эвтрофированными.

При изучении первичной продукции фитопланктона в Балтийском море выделяют её разномасштабную пространственно-временную изменчивость. *Суточный* ритм энергетической освещенности обуславливает типичный суточный ритм первичной продукции, при котором интенсивность фотосинтеза в первой и второй половине дня может различаться в большей или меньшей степени. В целом, в Южной Балтике до полудня солнечная энергия в процессе фотосинтеза фиксируется на 20% эффективнее (Renk et al., 1983). Суточные различия в интенсивности фотосинтеза, возможно, связаны с различиями в структуре фитопланктонного сообщества (Шуляковский, 1987). Скорость фотосинтеза микрофитопланктона в море выше во второй половине дня, тогда как нанофитопланктона – в первой половине.

В *сезонной* динамике первичной продукции в Балтийском море, как правило, выделяются короткий весенний максимум (длительность и интенсивность которого могут изменяться от года к году) и длительный летний. Волна «цветения» фитопланктона распространяется с юго-запада на северо-восток и от берегов в море. Весенний пик сырой биомассы и продукции фитопланктона формируется аркто-бореальными морскими эвритермными и эвригалинными видами, по большей части диатомовыми водорослями. К началу 2000-х гг., отмечалось снижение доли диатомовых водорослей в общей биомассе фитопланктона и замещение их динофлагеллятами, связанное, возможно, с увеличением количества теплых зим либо с увеличением молярного Si:N-соотношения в морских водах (Wasmun et al., 1998; Wasmund, Uhlig, 2003; Tamelander, Heiskanen 2004). Это влияет на биогеохимические циклы в экосистеме и интенсивность осадконакопления: тяжелые диатомовые водоросли обычно осаждаются на дно по окончании своего «цветения» (седиментация 30–60% биомассы), а динофлагелляты (седиментация 10%) минерализуются, главным образом, в пелагиали (Heiskanen, 1998).

По мере прогрева поверхностных вод и укрепления термоклина, вертикальные градиенты в котором увеличиваются от весны к лету, поступление биогенных элементов в фотический слой происходит только за счет диффузии. Этих количеств не достаточно для развития автотрофных видов фитопланктона, поэтому они уступают место гетеротрофным видам динофлагеллят и мелкоклеточным жгутиконосцам. В конце весны первичная продукция существенно снижается, биомасса фитопланктона падает. Уровень седиментации в этот период очень низкий.

Развитие фитопланктона летом определяется солоноватоводными зелеными и синезелеными водорослями. Период весенне-летнего минимума завершается, когда происходят качественные изменения пелагической экосистемы и в поверхностном слое значительно усиливается процесс регенерации биогенов. Пелагические экосистемы характеризуются высокой скоростью фотосинтеза, но низкой сырой биомассой фитопланктона. Развитие грибов и простейших стимулируется интенсивной продукцией гетеротрофных бактерий. Летом меньшая биомасса достигает более высоких трофических уровней, а растворенное органическое вещество аккумулируется в пелагиали (Рисунок 7).

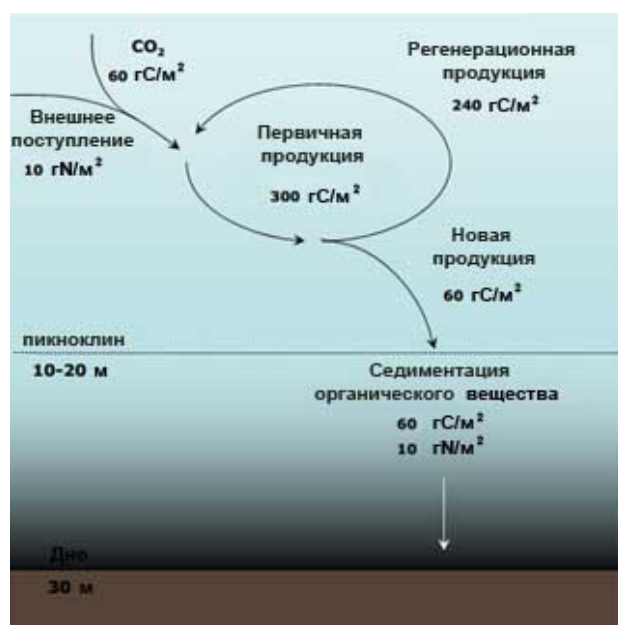


Рисунок 7 – Соотношение между новой и регенерационной первичной продукции в проливе Каттегат. Около 80% ежегодной первичной продукции фитопланктоне передается на высшие трофические уровни (ICES, 2007).

Осенью сохранению высокого уровня продукции фитопланктона способствует разрушение сезонного термоклина, поступление биогенов в благоприятную для роста фитопланктона зону. Пока света ещё достаточно, интенсивно развиваются автотрофные диатомовые и динофлагелляты. Мезозопланктон хорошо развит и контролирует биомассу

фитопланктона, поэтому четкого осеннего максимума биомассы и продукции фитопланктона в Балтийском море не видно. Продукция бактерий осенью также высокая. Во второй половине осени интенсивность всех биохимических процессов сокращается до зимнего минимума.

Описанный выше тип сезонной динамики фитопланктона, в целом, характерен для мезотрофных вод в умеренных широтах Северной Атлантики. Годовой ход процесса образования органического вещества в эстуариях, заливах и прибрежных районах отличается от открытой части Балтийского моря. За счет дополнительного поступления биогенных элементов в фотический слой и в зависимости от уровня антропогенной нагрузки в сезонной динамике продукции и биомассы фитопланктона может отмечаться более двух-трех «цветений» фитопланктона, либо длительные «гиперцветения» с одним максимумом развития фитопланктона (например, в Куршском заливе (Александров, Горбунова, 2012)).

По-видимому, до середины XX века Балтийское море было олиготрофным водоемом (первичная продукция $<100 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$ (Wasmund et al., 2001)). В конце 1960-х – начале 1970-х гг. ежегодные оценки продукции фитопланктона изменялись в пределах от 35 до $78 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$ (Таблица 2). С 1968 по 1991 гг. продукция фотосинтеза Южной и Центральной частей моря возрастала на $5,2-10 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$ (Kaczmarek et al., 1997). Если в период 1960-1980-х гг. отмечалось однонаправленное увеличение продукции фитопланктона и внешней (антропогенной) нагрузки биогенными элементами, то в 1990-х гг., несмотря на сокращение внешнего поступления биогенных элементов из антропогенных источников, ежегодные величины первичной продукции продолжали увеличиваться (Рисунок 8). Временной интервал между 1988 и 1993 гг. некоторыми исследователями выделяется как период функционального «сдвига» экосистемы Балтийского моря между её двумя устойчивыми состояниями в 1974-1988 и 1993-2005 гг. (Möllmann et al., 2009).

Таблица 2 – Первичная продукция фитопланктона в Балтийском море

Год	Продукция фитопланктона, $\text{гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$	Источник
1963-1967	78	Fonselius, 1971
1969-1971	35-40	Sen Gupta, 1972
1984	160	Elmgren, 1989
2000	200	Wasmund et al., 2001
	188	HELCOM, 2006

Несмотря на принятые меры и на многократное сокращение поступления биогенов с водосборной площади, причина продолжающегося эвтрофирования Балтийского моря состоит в том, что на современном этапе доминирующая роль в указанных процессах принадлежит внутриводоёмной биогенной нагрузке и функционирование экосистемы не зависит от их поступления извне. Приводятся сведения, что ежегодное поступление фосфатов, мобилизуемых

из донных осадков в аэробных зонах, расположенных во впадинах моря, соизмеримо с существовавшей ранее биогенной нагрузкой из внешних источников (Lehtoranta et al., 1997; Conley et al., 2002). При усилении вертикального обмена фосфаты, накопленные в предыдущие годы, возвращаются в фотический слой и стимулируют продукцию фитопланктона (Рисунок 9).

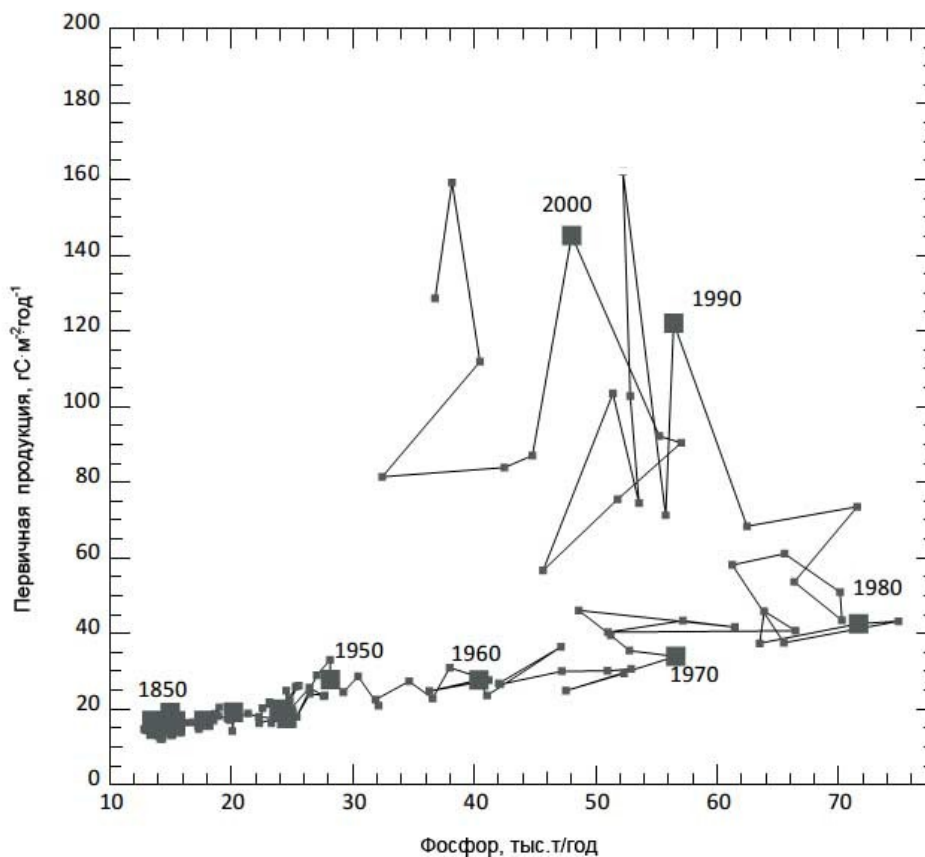


Рисунок 8 – Первичная продукция и нагрузка фосфором в 1950-2006 гг. (HELCOM, 2014).

Также существует мнение, что в последние годы изменились механизмы функционирования эвтрофных экосистем, находящихся под высоким антропогенным давлением, и это основная причина, почему уровень первичной продукции в них находится на стабильном высоком уровне (Carstensen et al., 2011). Датские специалисты в своей работе на примере эвтрофных районов, расположенных в разных физико-географических зонах Мирового океана, показали, что на единицу азота продуцируется почти вдвое большее количество биомассы фитопланктона, чем это было 30-40 лет назад.

Другим фактором, обуславливающими многолетнюю изменчивость первичной продукции фитопланктона, являются изменения климата. Желаемое странами Балтийского моря снижение уровня продукции фитопланктона осложняется ростом температуры вод моря (Lehmann et al., 2011). Положительное действие температуры на интенсивность фотосинтеза проявляется как опосредованно (через увеличение скорости регенерации биогенов и метаболизма бактерий), так

и прямо. В частности, повышение температуры воды создает благоприятные условия для развития способных к фиксации атмосферного азота видов синезеленых водорослей, поскольку указанный процесс отличается высокой энергоемкостью (Deutsch et al., 2007).

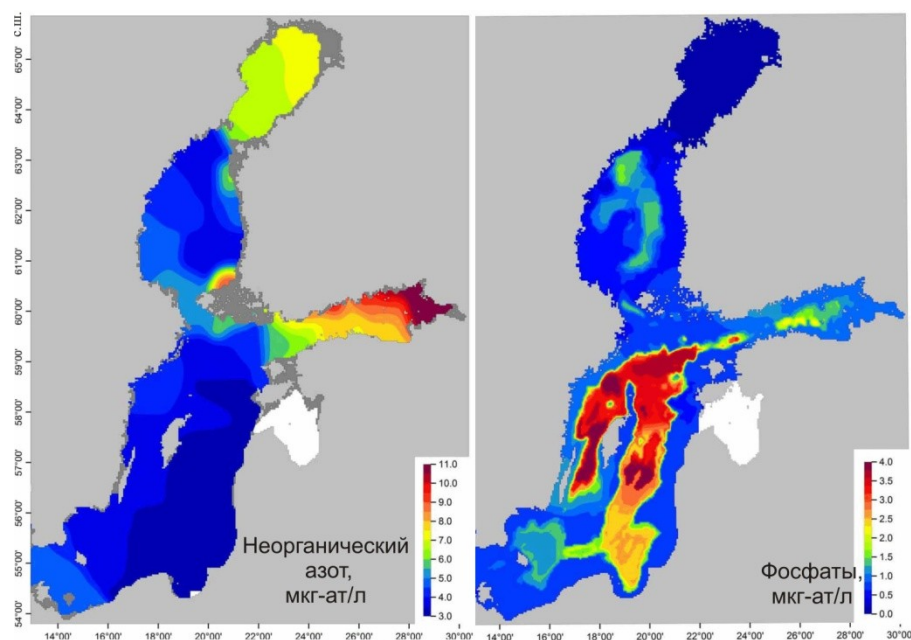


Рисунок 9 – Концентрации азота и фосфора в феврале 2015 г. (<http://www.syke.fi>)

Изменения климата влекут за собой изменения объемов речного стока и, следовательно, концентраций и соотношений биогенных элементов в нем. В связи с глобальными изменениями можно будет ожидать новые функциональные «сдвиги» в биогеохимических циклах в экосистеме. В частности, прогнозируется, что в конце XXI века температура поверхности Балтийского моря будет на 2 °C выше современной в южной его части и на 4 °C выше современной в северной его части (HELCOM, 2013c). Соответственно, это приведет к сокращению стока на юге и его увеличению в северных регионах Балтийского моря. Также колебания климата приводят к изменениям уровня моря и в геологическом масштабе времени оказывают существенное влияние на интенсивность первичной продукции фитопланктона. Вследствие трансгрессии и повышения уровня моря усиливается приток биогенных элементов, что приводит к увеличению первичной продукции и эвтрофикации трансгрессивных морей (Arthur, Sageman, 2004).

На фоне неустойчивости глобального климата и роста температуры поверхности моря особый интерес представляет изучение первичной продукции в геологическом прошлом, что позволит сравнить её с изменениями, произошедшими в последние десятилетия, и точнее прогнозировать её колебания в будущем. Изучению параметров продукции фитопланктона в

геологическом прошлом Балтики посвящено не так много работ (Kowalewska et al., 1996; Kowalewska et al., 1999; Bianchi et al., 2000).

Вертикальное распределение первичной продукции в Балтийском море характеризуется либо резким максимумом, прижатым к поверхности, в периоды бурного «цветения» фитопланктона, либо погруженным максимумом на глубине оптимальной облученности (Рисунок 10). Это происходит весной и в начале лета при максимальной за год инсоляции и ограничении первичной продукции другими лимитирующими факторами, как правило, дефицитом биогенных элементов. Световое угнетение процесса фотосинтеза обычно отмечается до глубин 2-4 м (Renk, 1990). Световое насыщение происходит при величине падающей радиации во всем оптическом диапазоне 230 Вт/м^2 , которая в Балтийском море может достигать величины 900 Вт/м^2 . Следовательно, исходя из оптических свойств балтийских вод, в условиях экстремальной освещенности световое насыщение происходит на глубине до 5 м (Возняк и др., 1987; Охоцкий и др., 1987). Вертикальное распределение первичной продукции зимой характеризуется плавным убыванием небольших величин первичной продукции до компенсационной глубины. Толщина фотического слоя в Южной Балтике по литературным данным и результатам собственных измерений первичной продукции *in situ* в течение года изменяется от 10 до 25 м.

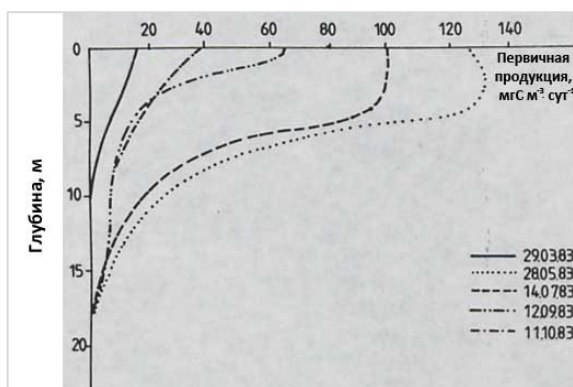


Рисунок 10 – Вертикальное распределение первичной продукции *in situ* в центральной части Гданьского бассейна в разные месяцы 1983 г. (Renk, 1990)

Вследствие особенностей базы данных экспериментальных наблюдений схемы *горизонтального распределения* величин первичной продукции на акватории всего Балтийского моря достаточно провизорны (Кобленц-Мишке, Коновалов, 1981; Kaiser et al., 1981; Renk, 1994). Кроме того, почти нет карт, учитывающих сезонные многолетние распределения величин первичной продукции. Последняя из опубликованных карт распределения ежегодных величин первичной продукции на большей части акватории Балтийского моря построена в результате сведения материалов советских и польских исследований в период 1968-1991 гг.

(Kaczmarek et al., 1997). Это позволило изучить пространственное распределение интенсивности фотосинтеза в открытом море с достаточно высоким разрешением. Из него хорошо видно, что распределение величин первичной продукции в Балтийском море отличается существенной неоднородностью и изменчивостью (Рисунок 11).

Отдельные гидрографические регионы Балтийского моря имеют свои специфические особенности. В первом приближении юго-восточная часть Балтийского моря продуктивнее, чем северо-восточная. Это связано с расположением крупных рек и источников загрязнения преимущественно на юго-восточном побережье моря, особенностями почв и подстилающих горных пород в пределах водосборного бассейна, особенностями распределения среднегодовой температуры и циркуляции вод.

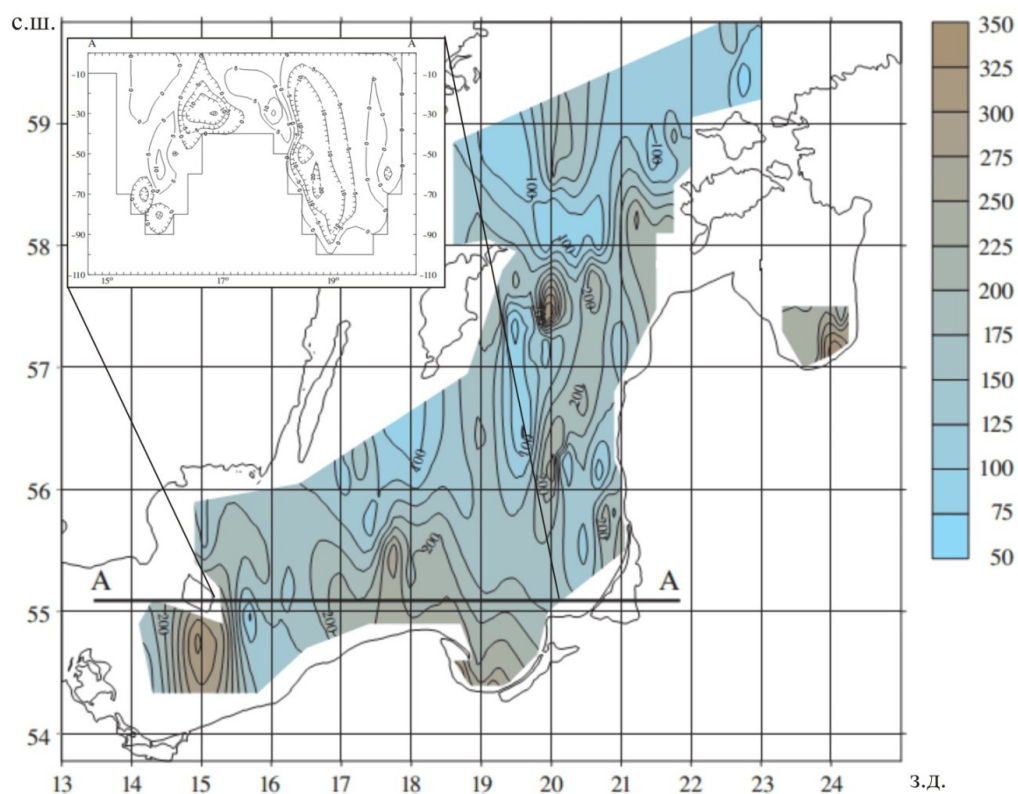


Рисунок 11 – Ежегодная первичная продукция Балтийского моря ($\text{гС}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{год}^{-1}$) и моделирование вертикальной циркуляции вод на разрезе AA (Kaczmarek et al., 1997). Восходящие течения на склонах впадин показаны заштрихованными линиями (10^{-4} см/с)

Наименее продуктивный гидрографический регион Балтийского моря – **Ботнический залив**. В нем выделяется приполярная и южная (Ботническое море) части, пролив Кваркен между этими частями, Аландское море на юге и островной район между Аландскими островами и финским побережьем. Вследствие длительного ледостава вегетационный цикл здесь самый короткий. Отмечается один летний максимум первичной продукции, что характерно для

полярных областей (Lassig et al., 1978). Сокращение вегетационного периода частично компенсируется большей продолжительностью светового дня. Интересно, что из-за относительно повышенной облачности на юге в летний период разница в поступлении солнечной радиации между северными и южными районами Балтийского моря минимизируется. В отличие от других районов моря, в Ботническом заливе, развитие фитопланктона ограничивается фосфатами (современные зимние концентрации около 0,05 мкг-ат/л). Это связано с низким плодородием почв на кристаллических горных породах и, соответственно, низким содержанием фосфора в северных реках (Lindahl, 1977).

Ежегодные величины первичной продукции в Ботническом заливе составляют 24-25 гС·м⁻²·год⁻¹ (Wikner, Hagström, 1999). Несмотря на то, что это самые низкие показатели для Балтийского моря, указанные значения в 1,5-2 раза выше, чем в первой половине 1970-х гг., когда количество ассимилированного фитопланктоном углерода составляло 13-18 гС·м⁻²·год⁻¹. Небольшие различия в уровне первичной продукции в начальный период наблюдений и на современном этапе могут быть связаны как с межгодовыми колебаниями, изменениями в экосистеме залива и эвтрофикацией, так и с расхождениями в методиках наблюдений, точность которых имеет тенденцию к постоянному совершенствованию.

С продвижением на юг, процесс развития фитопланктона начинается раньше, ледостав длится меньше. Здесь уже ярко выражены два пика развития фитопланктона, в апреле-мае и в конце лета. В проливе Кваркен первичная продукция увеличивается до 33 гС·м⁻²·год⁻¹ (Wikner, Hagström, 1999). В 1970-е гг. для этого района приводились более высокие величины, 103-104 гС·м⁻²·год⁻¹ (Ackefors et al., 1978). Продукция фитопланктона Ботнического и Аландского морей и района между Аландскими островами и финским побережьем в эти годы по разным оценкам изменялась от 57 до 138 гС·м⁻²·год⁻¹ (Таблица 3). На современном этапе развития моря ежегодная продукция фитопланктона Ботнического моря, по-видимому, составляет около 125 гС·м⁻²·год⁻¹ (HELCOM, 2006). Согласно специальной шкале, разработанной для оценки трофности вод Балтийского моря, величины первичной продукции (от 100 до 250 гС·м⁻²·год⁻¹) характеризуют южную часть Ботнического залива как мезотрофный район (Wasmund et al., 2001).

Финский залив расположен приблизительно на тех же широтах, что и южные районы Ботнического залива. Поэтому в западной части залива отмечаются сходные физико-географические условия, влияющие на продуктивность морских экосистем, через систему иерархических связей между температурой, осадками, испаряемостью. По историческим данным в 1967-1971 гг. ежегодная первичная продукция в открытых районах Финского залива составляла всего 30 гС·м⁻²·год⁻¹, увеличиваясь у побережья до 60 гС·м⁻²·год⁻¹ (Bagge, Niemi, 1971; Niemi, 1975). В 1966-1969 гг. в районе города Хельсинки в чистых прибрежных водах

ежегодная продукция фитопланктона изменялась 15 до 60 гС·м⁻²·год⁻¹ (Bagge, Lehmusluoto, 1971). Одна треть этого количества приходилась на период весеннего «цветения» в апреле-мае. В тоже время продукция фитопланктона на сильно загрязненных участках городского побережья превышала 150-200 гС·м⁻²·год⁻¹, причем наиболее высокие её величины наблюдались не весной, а в период с июня по август (Lassig, Niemi, 1975). Быстрый рост первичной продукции был зафиксирован и других прибрежных районах, на станциях постоянных наблюдений Тверминне и Орренгрунд (Таблица 4). За семилетний период наблюдений ежегодный уровень продукции фитопланктона вырос от 52 гС·м⁻²·год⁻¹ в 1968 г. до 125 гС·м⁻²·год⁻¹ в 1975 г. (Grönlund, Leppänen, 1990). С середины 1980-х гг. первичная продукция Финского залива оценивается в 141-148 гС·м⁻²·год⁻¹.

Таблица 3 – Первичная продукция в регионе Ботнического залива

Район	Год	Продукция фитопланктона, гС·м ⁻² ·год ⁻¹	Источник
Аландское море	1974-1976	66-94	Lindahl, 1977
	1973	138	Ackefors, Lindahl, 1978
	1975-1976	96-99	Ackefors et al., 1978
Архипелаг Фёглё	1972-1973	57	Westerberg, 1975
Ботническое море (прибрежный район)	1972-1975	57	Lassig et al., 1978
	1991	91	Wikner, Hagström, 1999
	2000	125	HELCOM, 2006
Пролив Кваркен	1973-1974	103-104	Ackefors et al., 1978
	1991	33	Wikner, Hagström, 1999
Ботнический залив (прибрежный район)	1973-1974	18	Lindahl, 1977
	1972-1975	18	Lassig et al., 1978
	1976	13	Ackefors et al., 1978
	1991	24	Wikner, Hagström, 1999
	2000	25	HELCOM, 2006

Границы восточной части Финского залива практически полностью совпадают с границами эстуария наиболее полноводной реки Балтийского региона: р.Невы. До 1980-х гг. первичная продукция в устье р. Невы ограничивалась высокой мутностью вод, как правило, она была ниже, чем в Финском заливе и составляла не более 95 гС·м⁻²·год⁻¹ (Telesch et al., 1999; Golubkov et al., 2003; Голубков и др., 2010). За последние два десятилетия средний уровень первичной продукции фитопланктона вырос в три раза, до 348 гС·м⁻²·год⁻¹. Рост первичной продукции был вызван не увеличением концентраций биогенных элементов в водах р. Невы, которые в результате строительства очистных сооружений в Санкт-Петербурге, наоборот, уменьшились, а снижением мутности вод, ускорением круговорота биогенных элементов через микробиальную петлю и выделением фосфатов, накопленных в анаэробных донных осадках в западной части залива. С середины 1990-х гг. затоки этих вод из западной части Финского залива отмечаются достаточно часто, тогда как в 1980-х гг. подобное явление не наблюдалось.

В открытых районах **Собственно Балтийского моря** зоны с относительно высокой интенсивностью фотосинтеза фитопланктона связаны с районами подъемов глубинных вод, обогащенных биогенными элементами, в центрах циклонических круговоротов. Особенно эффективно галоклин «пробивается» там, где глубинное течение встречается со склоном впадин (апвеллинг, связанный с формированием мезомасштабных вихрей на окраинах впадин): район к югу от о. Борнхольм, над Слупским порогом, морские районы к северу от о. Готланд. Ежегодная первичная продукция в этих зонах превышает $300 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$ (Kaczmarek et al., 1997).

Таблица 4 – Первичная продукция в Финском заливе

Район	Год	Продукция фитопланктона, $\text{гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$	Источник
Финский залив	1967-1971	30-65	Bagge, Niemi, 1971; Niemi, 1975
	1984	78	Forsskahl et al., 1982
		148	Elmgren, 1989
		65–126	Lignell, 1990
	2000	74-111	Lignell, 1993
		141	HELCOM, 2006
западная часть Тверминский архипелаг		84	Lignell, 1990
	1972-1975	103	Lassig et al., 1978
	1968-1988	52-125	Grönlund, Leppänen, 1990
центральная район Хельсинки: чистые загрязненные участки о. Орренгрунд	1966-1969	15-60	Bagge, Lehmusluoto, 1971
	1966-1969	150-200	Bagge, Lehmusluoto, 1971
	1972-1975	101	Lassig et al., 1978
восточная устье р. Невы	1980-е	100	Основные., 1989
	1980-е	95	Golubkov et al., 2003
	2001	348	Golubkov et al., 2003

Готландский бассейн является крупнейшим и глубочайшим бассейном Балтийского моря. Он подразделяется на Западный и Восточный Готландский бассейн. В восточной части бассейна количество ассимилированного за год фитопланктоном углерода выше, чем в его западной части. В 1970-х гг. оно составляло $72-100 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$ (Kaiser, Schulz, 1975). К концу XX века ежегодная продукция фитопланктона восточной части бассейна увеличилась вдвое, до $208 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$ (Wasmund et al., 2001). Ежегодный уровень первичной продукции в западной и северной части Готландского бассейна вырос не так сильно, как в его восточной части, и оценивается в $150 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$ (Таблица 5).

Особенностью Западного Готландского бассейна является несоответствие между концентрациями биогенных элементов и уровнем первичной продукции. При приблизительно одинаковых зимних концентрациях азота и фосфора в восточной и западной частях Готландского бассейна, в западной части бассейна отмечаются пониженные величины

первичной продукции фитопланктона. Увеличению первичной продукции фитопланктона мало способствуют сгонные явления у берегов, обусловленные господством над морем ветров западной четверти, и наибольшая в Балтийском море повторяемость прибрежного апвеллинга, 20-30% (Lehmann et al., 2012). Таким образом, при отсутствии явного биогенного лимитирования, развитие фитопланктона в западной части Готландского бассейна должно ограничиваться физическими факторами, например особенностями динамики вод, а также относительно слабым по сравнению восточной частью бассейна прогревом вод.

Таблица 5 – Первичная продукция в Готландском бассейне

Район	Год	Первичная продукция, гС·м ⁻² ·год ⁻¹	Источник
Готландский бассейн	1970	38	Schulz, Kaiser, 1973
	1973	91	Ackefors, Lindahl, 1975
	1974	116	Lindahl, 1977
центральная	1972-1974	101	Lassiget et al., 1978
	1973	138	Ackefors et al., 1978
	1979-1983	112	Renk, 1990
восточная часть	1969-1972	47 (35-69)	Kaiser, Schulz, 1975
	1969-1978	100	Очерки..., 1984
	1993-1997	208	Wasmund et al., 2001
западная	1972-1974	103	Lassiget et al., 1978
	2000	150	HELCOM, 2006
Стокгольмский архипелаг	1980	160-275	Larsson, Hagström, 1982
	1994	145	Bianchi et al., 2002
северная	1993-1997	200	Wasmund et al., 2001
южная	1987-1991	141	Renk et al., 1999

Известно, что первые измерения первичной продукции в **Рижском заливе** были выполнены ещё в начале 60-х Суцней (Суцня, 1961) кислородным методом. В 1969-1970 гг. они были дополнены сезонными исследованиями (Зуте, 1974). С 1989 г. продукция фитопланктона являлась частью комплексных исследований баланса органического углерода (Andrushaitis et al., 1992; Tenson, 1995; Olesen et al., 1999). Высокий ежегодный приток пресных вод в сочетании ограниченным водообменом с Балтийским морем, интенсивной хозяйственной деятельностью на территории водосборного бассейна и урбанизацией побережья в 1970-1980-х гг. вызвали быстрое повышение продуктивности и эвтрофирование вод залива. Вследствие экономического спада 1990-х гг. и строительства очистных сооружений поступление биогенов в залив сократилось. Несмотря на то, что в заливе сохраняется лимитирование развития фитопланктона биогенами (весной азотом, летом фосфором), из-за интенсивного перемешивания вод от поверхности до дна и исключительно высокой эффективности регенерации биогенных элементов в фотическом слое, Рижский залив остается одним из наиболее эвтрофированных районов Балтийского моря. Согласно относительно свежим

оценкам ежегодная первичная продукция Рижского залива составляет 255-290 гС·м⁻²·год⁻¹ (Таблица 6).

Таблица 6 – Первичная продукция в Рижском заливе

Район	Год	Продукция фитопланктона, гС·м ⁻² ·год ⁻¹	Источник	
Рижский залив	1996	300-400	Olesen et al., 1999	
	1991-1997	261	Wasmund et al., 2001	
	северная часть	1991-1997	255	Wasmund et al., 2001
		южная	1994-1997	301
	2000е		260	HELCOM, 2006
Пярнуский залив	2000-е	290	Ecology..., 2008	
	1970-е	130-140	Tenson, 1995	
	1980-е	190-200	Tenson, 1995	
	1990-е	130-140	Tenson, 1995	

В 1969-1976 гг. по открытой части **Борнхольмского бассейна** приводился достаточно широкий диапазон величин первичной продукции от 31 до 138 гС·м⁻²·год⁻¹ (Таблица 7). Существенные колебания уровня продукции фитопланктона объяснялись двумя обстоятельствами: апвеллингом и поступлением биогенов с побережья (Lindahl, 1977). В конце 1980-1990-х гг. также приводились весьма разнородные величины первичной продукции от 123 гС·м⁻²·год⁻¹ до 222 гС·м⁻²·год⁻¹ (Dahmen, 1997; Renk, 2000; Wasmund et al., 2001).

Таблица 7 – Первичная продукция в Борнхольмском бассейне

Район	Год	Первичная продукция, гС·м ⁻² ·год ⁻¹	Автор	
Борнхольмский бассейн	1969-1972	59	Kaiser, Schulz, 1975	
	1971-1975	95	Renk et al., 1983	
	1979-1983	91	Renk, 1990	
		132-256	Wulff et al., 1987	
	1987-1991	123	Renk, 2000	
	1988-1992	222	Dahmen, 1997	
	1997	101	Renk, Ochocki, 1999	
	1993-1997	193	Wasmund et al., 2001	
	2000	193	HELCOM, 2006	
	Слупский желоб	1979-1983	108	Renk, 2000
Залив Ханё	1973-1976	154-194	Ackefors, Lindall, 1979	
Щецинский залив	1969-1972	138	Kaiser, Schulz, 1975	
	1998	591-648	Westphal, Lenk, 1998	
Поморская бухта	1979-1983	115	Renk, 1990	
	внутренняя часть	1993-1997	422	Wasmund et al., 2001
	открытая	1993-1997	184	Wasmund et al., 2001

Для прибрежных участков акватории Борнхольмского бассейна всегда был характерен более высокий, чем для открытого моря уровень первичной продукции. В заливе Ханё в 1970-х гг. ежегодная продукция составляла 154-191 гС·м⁻²·год⁻¹ (Ackefors, Lidall, 1979). Продукция фитопланктона Померанской бухты в 1979-1983 гг. оценивалась в 115 гС·м⁻²·год⁻¹ (Renk, 1990).

В 1993-1997 гг. первичная продукция во внешней части бухты составляла $184 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$, во внутренней – $422 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$. Щецинский залив является наиболее продуктивным районом Борнхольмского бассейна. Ежегодные величины первичной продукции здесь ($591\text{-}648 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$) достигают гипертрофного уровня ($>450 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$).

Развитие фитопланктона в **Арконском бассейне** начинается в конце марта - начале апреля ярко выраженным весенним «цветением». После минимума в мае-июне следует летний максимум, который характеризуется меньшей биомассой фитопланктона. В отдельные годы удавалось обнаружить четко выраженный осенний пик (Очерки..., 1984). По сравнению с периодом 1971-1978 гг. ежегодная первичная продукция бассейна увеличилась вдвое (Таблица 8).

Акватории цепи мелководных лагун Дарс-Цингстер и системы лагун о.Рюген являются наиболее продуктивными участками побережья Балтийского моря и, по-видимому, Европы, поскольку ежегодные величины первичной продукции превышают здесь $500\text{-}800 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$. Высокому уровню продукции и биоразнообразию способствуют большая гидрохимическая неоднородность вод, затрудненный водообмен, но главной причиной быстрой эвтрофикации лагун стала интенсивная хозяйственная деятельность человека (Ecology..., 2008).

Таблица 8 – Первичная продукция в Арконском бассейне

Район	Год	Первичная продукция, $\text{гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$	Автор
Арконский бассейн	1969-1972	64	Kaiser, Schulz, 1975
	1971-1974	85	Renk et al., 1983
	1967-1976	94	Schulz, Kaiser, 1976
		92–366	Wulff et al., 1987
	1993-1997	190	Wasmund et al., 2001
	2000е	190	HELCOM., 2006
лагуна Дарс-Цингстер: Заалер		<600	Ecology..., 2008
	Бодштедтер	250-600	Hübel et al., 1998
	Бартер	297	Hübel et al., 1998
Пролив Цингстер	1971-1975	205	Hübel et al., 1998
	1976-1978	135-600	Ecology..., 2008
	1979-1983	253	Börner, 1984
	1983-1986	194	Wasmund, 1987
пролив, соединяющий с морем лагуны Северного Рюгена	1981-1992	>350	Schumann, 1993
		100-135	Ecology..., 2008
	1960-1963	66-<800	Hübel et al., 1998
	1964-1969	70-<800	Hübel et al., 1998
	1970-1980	107-<800	Hübel et al., 1998
	1981-1989	127-<800	Hübel et al., 1998

Зона проливов между Северным и Балтийским морями. Особенности зоны проливов (Каттегат, Зунд, Большой и Малый Бельт) является небольшая глубина (средняя 13-20 м), интенсивная динамика и изменчивость расслоения вод. По сравнению с периодом 1950-

1960-х гг. произошли изменения характера сезонной динамики первичной продукции: появились два достаточно четко выраженных максимума развития фитопланктона (Рисунок 12). В Датских проливах весеннее цветение фитопланктона начинается раньше всего в Балтийском море, в марте или в самом начале апреля. Летний уровень первичной продукции является относительно постоянным и достигает максимума в июле-сентябре. Низкие величины первичной продукции отмечаются с ноября по декабрь (Rydberg et al., 2006).

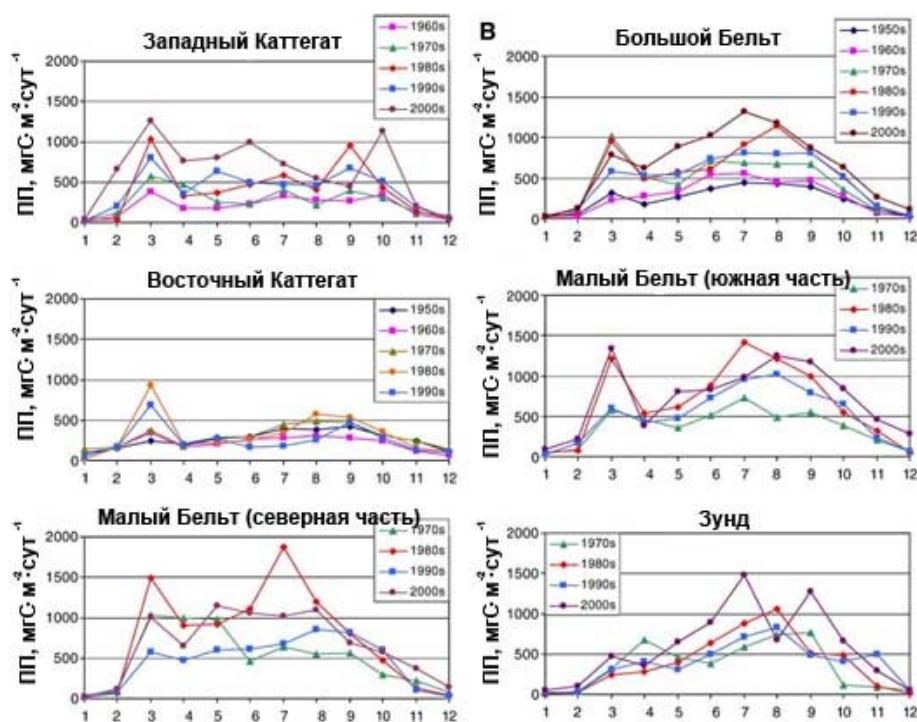


Рисунок 12 – Сезонная динамика первичной продукции в зоне проливов, осредненная за десятилетние периоды (Rydberg et al., 2006)

В 1950-1970 гг. среднегодовая первичная продукция фитопланктона в проливе Каттегат составляла $90-97 \text{ гС}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{год}^{-1}$ (Таблица 9). Существенное увеличение ежегодного уровня первичной продукции в зоне проливов произошло в начале 1980-х гг. В 2000-е гг. ежегодные величины первичной продукции в 2,5 раза превысили значения, зафиксированные в начальный период наблюдений, и составили $240 \text{ гС}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{год}^{-1}$. В проливах Бельт ежегодные величины первичной продукции увеличились в три раза: для периода 1950-1970-х гг. давали оценку среднегодового уровня продукции фитопланктона $86-116 \text{ гС}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{год}^{-1}$, в период 1981-2000 гг. продукция фитопланктона оценивалась от 180 до $320 \text{ гС}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{год}^{-1}$. В проливе Зунд первичная продукция увеличилась в полтора-два раза: от $83-104 \text{ гС}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{год}^{-1}$ в 1972-1977 гг. до $140 \text{ гС}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{год}^{-1}$ в 1981-2000 гг.

С конца 1980-х гг. и до 1997 гг. в связи с сокращением внешней нагрузки по азоту на одну треть и по фосфору на две трети в районе Датских проливов отмечалась тенденция к

снижению первичной продукции (Rydberg et al., 2006). Однако затем произошло резкое увеличение первичной продукции, которое авторы связывали с изменениями методики обработки проб. Поскольку для зоны проливов характерны сложные гидрохимические условия, обусловленные влиянием не только вод Собственно Балтийского моря, но и входного потока из пролива Скагеррак, относящегося к Северному морю, то продукционные процессы в этих проливах должны развиваться параллельно. В шельфовых морях Северной Европы, в том числе фьорде Гулмар (пролив Скагеррак), в 1990-х гг. отмечался период повышения первичной продукции, обусловленный притоком на европейский шельф обогащенных нитратами океанских вод. Была найдена связь между этим притоком и аномально высокими зимними значениями индекса NAO в 1989-1995 гг. (Heath, Beare, 2008; Lindahl et al., 2009). Можно предположить, что часть этих обогащенных нитратами океанских вод могла способствовать увеличению первичной продукции в зоне проливов и, возможно, в более отдаленных участках Балтийского моря.

Таблица 9 – Первичная продукция в Датских проливах

Район	Год	Первичная продукция, гС·м ⁻² ·год ⁻¹	Автор	
Каттегат	1954-1960	97	Stemann Nielsen, 1964	
	1964-1969	90	Gargas et al., 1978	
	1988-1990	290	Richardson, Christoffersen, 1991	
	1984-1993	190	Heilmann et al., 1994	
	1984-1993	110-160	Rydberg et al., 2006	
	2000	240	HELCOM, 2006	
	открытая часть	1989-1997	96-106	Carstensen et al., 2003
		1981-2000	135	Rydberg et al., 2006
	прибрежные воды	1986-1997	167-173	Carstensen et al., 2003
	датские фьорды	1954-2001	до 500	Rydberg et al., 2006
	Залив Лахолм	1981-1985	144	Rydberg et al., 2006
		1990-1991	179	Rydberg et al., 2006
		1994-1996	190	Heilmann et al., 1994
Большой и Малый Бельт	1953-1957	86	Stemann Nielsen, 1964	
	1975-1977	116	Gargas et al., 1978	
	1981-2000	185-220	Rydberg et al., 2006	
	2000	248-320	HELCOM, 2006	
	2000	225	HELCOM, 2006	
Зунд	1972	70-77 (74)	Edler, 1978	
	1973	73-183 (134)	Edler, 1978	
	шведская часть	1972-1978	60-153 (103)	Rydberg et al., 2006
		1975-1977	83	Gargas et al., 1978
		1985-2001	57-180 (130)	Rydberg et al., 2006
	датская часть	1981-2000	140	Rydberg et al., 2006
		2000	280	HELCOM, 2006
	Кильский залив	1971-1973	158	Von Bodungen, 1981
	залив Шлей		817 (223)	Ecology..., 2008
	Мекленбургская бухта	1969-1972	85	Kaiser, Schulz, 1975
	1969-1978	130	Kaiser et al., 1981	

Некоторые другие показатели биологической продуктивности Балтийского моря.

Кроме количественных оценок новообразованного органического вещества фотосинтеза, показателями первичной продуктивности водоема являются биомасса фитопланктона и концентрация хлорофилла «а» – основного пигмента, отвечающего за поглощение световой энергии в клетках растений, которое заканчивается синтезом органических соединений. Зоопланктон является основным потребителем биомассы фитопланктона, а бактериопланктон – растворенных органических соединений, выделяемых в результате фотосинтеза.

Фитопланктон. В течение всей послеледниковой истории Балтийского моря, которую с геологической точки зрения можно считать незавершенной, на состав и распределение фитопланктона во времени и пространстве оказывает влияние неоднородность горизонтального распределения солености и температуры вод (Николаев, 1961).

Виды, относительно близкие по происхождению и экологии, выделяются в три эколого-географических комплекса:

1) морской эвригалинный холодноводный арктического происхождения выражен в основном весной и достигает максимального развития при оптимальной температуре воды 2-5 °С. Ведущими видами являются *Achnanthes taeniata*, *Melosira arctica*, *Nitzschia frigida*, *Navicula vanhoeffenii*, *N.granii*, *Gonyaulax catenata*, *Flagilaria cylindrus*.

2) морской эвригалинный и эвритермный комплекс бореального происхождения наибольшее развитие получает весной и осенью, при температуре воды от 3-4 до 8-10 °С. Комплекс характеризуют виды *Sceletonaema costatum*, *Thalassiosira baltica*, *Chaetoceros holsaticus*, *Ch.wighamii*, *Ch.daninicus*, *Coscinodiscus granii*, *Peridinium pellucidum*, *P.achromaticum*, *Ebria tripartita*;

3) солоноватоводный умеренно тепловодный комплекс пресноводного происхождения с преобладанием таких форм как, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Nodularia spumigena*, *Diatoma elongatum*, *Oocystis submarina*, достигает максимального развития в летний период.

В распределении видов морского и пресноводного происхождения в пределах Балтики прослеживаются следующие закономерности (Николаев, 1961):

1) Численность морских видов в направлении с запада на восток и с юга на север в связи с уменьшением солености сокращается, а пресноводных – увеличивается. При солености не ниже 7,5 psu, резко превалирует морской комплекс. При солености морской воды менее 3 psu от пресноводного фитопланктон отличается только тем, что в нем встречаются некоторые виды морского происхождения.

2) В продвижении морских видов на восток имеется тенденция к погружению в слои более соленой воды, а в продвижении пресноводных видов в противоположном направлении – поднятию вверх.

3) Из видов морского происхождения наиболее эвригалинными являются холодноводные виды – представители арктического комплекса (*A.taeniata*, *G.catenata*), а из пресноводных видов более мористое распространение имеют тепловодные виды (синезеленые и зеленые).

4) Морской комплекс наибольшего развития достигает весной и осенью, а генетически пресноводный – в период биологического лета.

В период зимы в Балтийском море наблюдаются низкие биомассы и незначительное видовое разнообразие фитопланктона, который в основном представлен видами, встречающимися круглогодично: *Ch.danicus*, *Actinocyclus octonarius*, *Aphanizomenon* sp., *E.tripartita*, *T.baltica*. Весенний максимум в развитии фитопланктона по всей Балтики обусловлен генетически морским комплексом. В период весенне-летнего минимума преобладают динофлагелляты и другие виды, склонные гетеротрофному питанию. Наибольшим обилием в этот период характеризуются *Dinophysis acuminata**, *D.norvegica*, *D.lachmannii*, *P.brevipes*, *P.pellucidum*, *Prorocentrum balticum*, *Aphanizomenon* sp., *N.spumigena*, *Gomphosphaeria lacustris*, *D.elongatum*, *Ch.danicus*, *Ch.wighamii*. Относительно высокой численности могут достигать зеленые водоросли и мелкие флагелляты (Николаев, 1957; Гидрометеорология..., 1994). Для стадии летнего максимума характерно максимальное развитие пресноводно-солончатого комплекса (*Aphanizomenon*, *Anabaena*, *Nodularia*, *Oocystis*, *Microcystis*, *Gomphosphaeria*). Их огромная численность придает планктону Балтики в летний период лимнический облик. Вынос биогенных элементов в эвфотический слой в результате динамического перемешивания воды осенью вновь позволяет интенсивно развиваться диатомовому фитопланктону (*A.octonarius*, *C.granii*, *Ch.danicus*). Из пресноводного комплекса многочисленен только *Aphanizomenon*. Осень заканчивается снижением биомассы фитопланктона.

Фитопланктон быстро отвечает на изменения условий окружающей среды изменениями видового состава и биомассы (Рисунок 12; HELCOM, 2009). В последние десятилетия в Балтике отмечаются: изменения соотношения между диатомовыми и динофлагеллятами в весенний период; увеличение повторяемости и интенсивности «цветений» синезеленых водорослей летом, особенно *A.flos-aquae*; увеличение численности токсичных динофлагелляты рода *Dinophysis*.

Снижение доли диатомовых водорослей в общей биомассе фитопланктона может быть связано с увеличением количества теплых зим, когда вода не достигает максимальной плотности, и с увеличением молярного Si:N-соотношения вследствие снижения концентраций кремния в фотическом слое (Wasmund et al., 1998; Tamelander, Heiskanen, 1998; Wasmund, Uhlig, 2003). Тяжелые диатомовые водоросли обычно осаждаются на дно по окончании своего

«цветения» (30–60%), а динофлагелляты минерализуются, главным образом, в верхних слоях (Tamelander, Heiskanen, 2004).

«Цветения» синезеленых в Балтийском море формируются тремя видами, *A.flos-aquae*, *Anabaena* spp. и *N.spumigena*, которые могут фиксировать молекулярный азот (Wasmund, 1997). Причиной широкого распространения азотфиксирующих водорослей является низкое N:P-соотношение (Niemi, 1979; Vahtera et al., 2005, 2007). Скопления синезеленых водорослей у поверхности обычно наблюдаются от нескольких дней до нескольких недель, их массовое развитие значительно снижает прозрачность воды и сокращает глубину проникновения света в водную толщу, а также многократно усиливает седиментацию органического вещества. Для окисления их биомассы во впадинах возрастает потребление кислорода, что способствует расширению зон аноксии. Увеличение площади зон сероводородного заражения во впадинах сокращает ареалы обитания рыб, донных сообществ, т.е. последствия прослеживаются намного дольше, чем длится само «цветение». В 1998-2006 гг. по сравнению с 1979-1984 гг. повторяемость аккумуляции синезеленых увеличивалась на 39 % (Kahru et al., 2007).

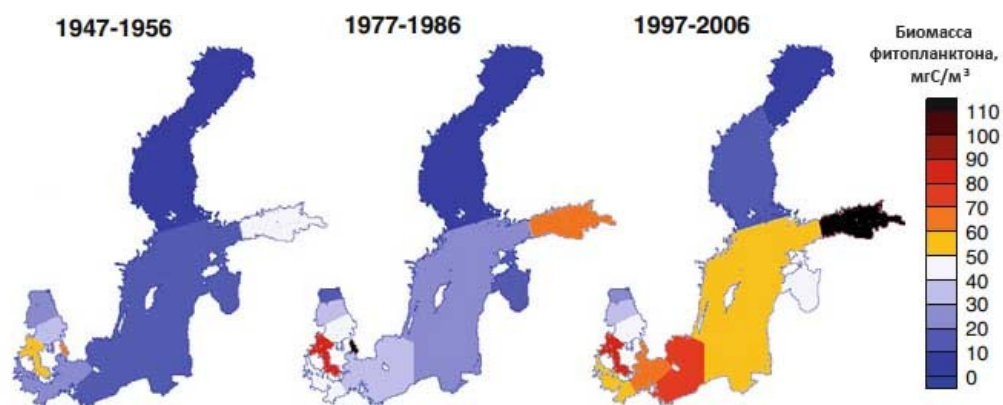


Рисунок 13 – Биомасса фитопланктона в верхнем десятиметровом слое в июле-августе 1947-2006 гг. (Gustafsson et al., 2012)

Увеличение численности токсических динофлагеллят рода *Dinophysis* отражает увеличение биогенной нагрузки, а также изменения солености и гидродинамических условий, связанных с климатическими изменениями. Сравнительный анализ данных, полученных в северной части открытых районов Балтики и западной части Финского залива за период 1903-1911 гг. и 1993-2005 гг. позволил установить, что массовые развития *D.acuminata*, *D.norvegica* и *D.rotundata* стали наблюдаться чаще. Увеличение числа этих видов отмечается в проливе Каттегат и внутренней части пролива Скагеррак. С другой стороны, за последние 30 лет численность *Dinophysis* снизилась в южной части моря.

Многие новые и/или потенциально токсичные массово развиваются в фитопланктоне изначально благодаря экстремальным погодным явлениям. Во время депрессии остального

фитопланктона эти виды проявляют себя как виды-оппортунисты. В 2000-х гг. потенциально токсичный вид динофлагеллят *Alexandrium ostenfeldii* интенсивно развивается в проливе Каттегат и в южной части моря, в Гданьском заливе (Hajdu et al., 2006). Также он был обнаружен у шведского побережья северной Балтики, в районе пролива Фёглё в июле 2010 г. (Cruise..., 2010). *Prorocentrum minimum* уверенно обосновался в Балтийском море и интенсивно развивается в прибрежных и открытых морских районах в июле-сентябре. У российского побережья юго-восточной Балтики этот вид был впервые обнаружен в 1997 г. в период сильных западных ветров (Семенова, 2000). «Цветения» *P. minimum* наблюдалось в районе выноса в море вод Куршского в октябре-ноябре (Olenina, 2004).

Хлорофилл «а» – основной пигмент зеленых растений, в том числе фитопланктона, которому отведена важнейшая роль в процессе фотосинтеза. Благодаря точности и оперативности измерений с использованием единых для всех стран методик концентрация хлорофилла «а» является широко распространенным эквивалентом оценки биомассы фитопланктона.

По результатам исследований (Hakanson, Bryhn, 2008) в открытой части Балтийского моря концентрация хлорофилла «а» за период 1974-2006 гг. не изменилась. В 1990-2005 гг. концентрация хлорофилла «а» в верхнем десятиметровом слое открытой части Балтики составила 2 мг/м³ (Lindgren, Hakanson, 2007). Минимальные (<2 мг/м³) концентрации наблюдались в Ботническом заливе, максимальные в Щецинском, в Вислинском заливах, в восточной части Гданьского залива, а также в районе Клайпедского пролива (>20 мг/м³) (Рисунок 14). Максимальные среднегодовые концентрации хлорофилла «а» (около 4 мг/м³) в 2007-2011 гг. наблюдались в Борнхольмском и Гданьском бассейнах, минимальные (1,5-2 мг/м³) – в проливах Каттегат и Зунд (HELCOM, 2014).

Зоопланктонное сообщество Балтийского моря, также как и фитопланктонное, неоднородно по происхождению и включает в себя реликты Иольдиева моря, сильно обедненную атлантическую фауну шельфовых районов, пресноводную фауну и типичную солоноватоводную фауну (Гидрометеорология..., 1994). В море выделяются три основных экологических комплекса зоопланктона: тепловодный верхней зоны, включая термоклин; холодноводный промежуточной зоны, связанный с промежуточным холодным слоем, включая галоклин; солоноватоводный планктон глубоководной зоны впадин.

Наиболее важными таксонами и по вкладу в продукцию, и по вкладу в биомассу являются копеподы *Pseudocalanus* spp., *Temora longicornis*, *Acartia* spp., коловратки *Synchaeta* spp., и кладоцера *Evadne nordmanni*. Менее значимы аппендикулярии *Fritillaria borealis*, *Polychaeta larvae*, кладоцеры *Bosmina* spp., *Podon* spp., копепода *Centropages hamatus* и *Bivalvia*. Гребневик

Pleurobrachia pileus, копепода *Eurytemora affinis* и коловратка *Keratella* spp. имеют низкое значение.

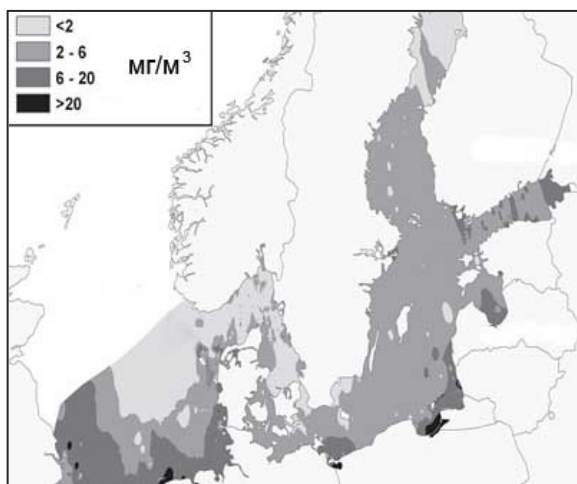


Рисунок 14 – Распределение концентрации хлорофилла «а» в верхнем десятиметровом слое воды в мае-сентябре 1990-2005 гг. (Lindgren, Hakanson, 2007)

Для зимнего биологического сезона (декабрь-март) характерно значительное обеднение качественного и количественного состава зоопланктона. Его основу по численности составляют эвритермные копеподы. Холодноводные виды поднимаются в поверхностные слои, количество зоопланктона в прибрежных районах уменьшается, а в мористых увеличивается. Через 2-3 недели вслед за началом активной вегетации фитопланктона активизируется развитие копепод, фритиллярии, позднее коловраток и кладоцер. В мае наблюдается годовой максимум численности. Темпы роста биомассы зависят от сроков размножения, условий роста и развития зоопланктона, которые, в свою очередь, тесно связаны с температурой воды и обеспеченностью пищей. В первую половину весеннего сезона большие биомассы отмечаются в открытой части моря, а во вторую – в прибрежной. В вертикальном распределении отмечаются один или два максимума биомассы.

В разгар летнего сезона усиливается роль пресноводных и солоноватоводных видов. В открытом море доминируют псевдокаланус, темора, акарции, босмина, подоны. Биомасса зоопланктона летом достигает годового максимума. Высокие биомассы зоопланктона наблюдаются у побережья, в мелких заливах, в открытом море на участках выноса в верхний слой глубинных вод. В мелководных районах распределение зоопланктона зависит от температуры и солености. В вертикальном распределении один максимум наблюдается в теплые лета, два – в умеренные и холодные. Осенью видовое разнообразие и количество зоопланктона снижаются, доминирующей группой становятся копеподы. Пространственное распределение становится равномернее, чем летом.

Во все сезоны преобладающей группировкой зоопланктона в открытой части моря являются фитофаги, составляющие 73-90% биомассы и имеющие наибольшее значение летом и зимой. Максимум развития эврифагов приходится на весну (Гидрометеорология., 1994).

По размеру зоопланктон классифицируют следующим образом: нанопланктон 2-20 мкм (флагелляты), микропланктон 20-200 мкм (инфузории, мелкие коловратки), мезозоопланктон 0,2-2 мм (большие коловратки, кладоцера, копеподы, личинки моллюсков), макропланктон > 2 мм (мизиды, мальки).

Мезозоопланктон является доминирующей группировкой в Балтийском море. Он может составлять до 76% (>1000 кг С/м²) среднегодовой массы углерода. Вклад протозоопланктона и макрозоопланктона в среднегодовую массу углерода составляет 18 и 6% соответственно (Witek, 1995; Telesh et al., 2008). Доля мезозоопланктона в среднегодовой продукции зоопланктона составляет 39%.

Летом 1949-1950 гг. в Балтийском море сырая биомасса зоопланктона изменялась в диапазоне 129-154 мг/м³, в 1960-1969 гг. составляла 131-211 мг/м³, в 1970-е гг. – 370 мг/м³. По данным Т.А.Щуки (Щука, 2012) в начале 1990-х гг. в южной части моря биомасса зоопланктона увеличилась до 450-600 мг/м³, а в конце 1990-х гг. она составляла 498 мг/м³.

Бактериопланктон играет ключевую роль в процессах образования, трансформации и минерализации органических соединений, основная часть которых образуется в морской биоте. Численность бактериопланктона в Балтийском море изменяется в широких пределах от 50 тыс.кл/мл в районе Стокгольмского архипелага до 54000 тыс.кл/мл в заливе Шлей и 39300 тыс.кл/мл в Куршском заливе (Таблица 10). Минимальные величины численности наблюдаются зимой и весной, максимальные – летом.

Увеличение в последние десятилетия загрязнения морских вод, рост их температуры и продукции фитопланктона влекут за собой увеличение продукции бактерий. Количественные оценки бактериальной продукции в Балтийском море существенно различаются из-за того, что в настоящее время нет однозначно лидирующего метода её определения. Лейциновый и тимидиновый методы, как и радиоуглеродный, предполагают применение, варьирующих в достаточно широких пределах, переводных коэффициентов (Саввичев, 2011). Сравнительные эксперименты по определению продукции бактерии этими методами были проведены в водах озера Байкал (Straskrabova, 2005). Продукция, определенная по темновой фиксации углекислоты, была в два раза выше в поверхностном слое по сравнению с данными двух других методов. Наоборот, в более глубоких слоях (10-100 м) определенная лейциновым методом продукция бактерий в 1,5-2,5 раза превышала величины продукции бактерий, измеренные радиоуглеродным и тимидиновым методами. Наименьшие величины продукции бактерий были получены тимидиновым методом.

Таблица 10 – Общая численность бактерий в прибрежных районах Балтийского моря

Район	Общая численность бактерий, тыс.кл/мл	Источник
Залив Шлей	9000-54000	Gocke et al., 2003
Фьорд Кертеминне	1000–2000	Ecology..., 2008
Лагуна Дарс-Цингст	10000-40000 (Биомасса 180-560 мгС/м ³)	Ecology..., 2008
Грайфсвальдский залив	600-1800	Ecology..., 2008
Залив Померания	780-5970 (Биомасса 6,6-109,1 мгС/м ³)	Ecology..., 2008
Куршский залив	800–39300	Pustelnikovas, 1998
Стокгольмский архипелаг: открыт. часть	<50	Ecology..., 2008
внутренняя часть	>100	
Рижский залив прибрежная часть	8100	Ecology..., 2008
центральная часть	570	Ecology..., 2008
Матсалуский залив	1000–7300	Ecology..., 2008
Финский залив	400–6600	Heinänen, 1992
восточная часть	1490-7370	Драбкова и др., 1999
устье Невы	2500-5000	Павильева и др., 1987
р-н г.Хельсенки	1290-5350	собственные данные

Приводимые в литературе величины продукции бактерий в Балтийском море изменяются от 0,06-0,1 мгС·м⁻³·сут⁻¹ в зимний период до 165-330 мгС·м⁻³·сут⁻¹ в летний (Таблица 11). Существует мнение, что 70% бактериальной продукции приходится на поверхностные слои Балтийского моря (Lahdes et al., 1988).

Таблица 11 – Продукция бактерий в различных районах Балтийского моря

Район	Продукция бактерий	Источник	
Залив Шлей	104 гС·м ⁻² ·год ⁻¹	Ecology..., 2008	
Лагуна Дарс-Цингст	18 мкгС·л ⁻¹ ·ч ⁻¹	Ecology..., 2008	
Кильский залив	7,2 мгС·м ⁻³ ·сут ⁻¹	Kirsten, 1991	
Гданьский залив	0,29–28,1 мгС·м ⁻³ ·сут ⁻¹	Ecology..., 2008	
	1-78 мгС·м ⁻³ ·сут ⁻¹	Witek et al., 1997	
Залив Померания	40 мгС·м ⁻³ ·сут ⁻¹	Ameryk et al., 1999	
Рижский залив	10-330 мгС·м ⁻³ ·сут ⁻¹	Ecology..., 2008	
Матсалуский залив	4-80 мгС·м ⁻³ ·сут ⁻¹	Tuomi et al., 1999	
Центральная Балтика	50-165 мгС·м ⁻³ ·сут ⁻¹	Цыбань и др., 1990	
Стокгольмский архипелаг:	открытая часть внутренняя часть	38 гС·м ⁻² ·год ⁻¹	Larsson, Hagström, 1982
		50 гС·м ⁻² ·год ⁻¹	
Финский залив	0,06–15,3 мкгС·л ⁻¹ ·ч ⁻¹	Heinänen, 1992	
устье Невы	32-270 мгС·м ⁻³ ·сут ⁻¹	Драбкова и др., 1999	
	130-240 мгС·м ⁻² ·сут ⁻¹	Павильева и др., 1987	
о.Котлин	до 130 мгС·м ⁻² ·сут ⁻¹	Павильева и др., 1987	
Ботническое море	34 гС·м ⁻² ·год ⁻¹	Wikner, Hagström, 1999	
Пролив Кваркен	13 гС·м ⁻² ·год ⁻¹	Wikner, Hagström, 1999	
Ботнический залив	17 гС·м ⁻² ·год ⁻¹	Wikner, Hagström, 1999	

Бактериопланктон вместе с протозоопланктоном, пико- и нанофитопланктоном составляет пищевую сеть (Рисунок 15). Значение «микробиальной» или «бактериальной петли» возрастает при сокращении потоков энергии через трофическую цепь, включающую многоклеточные организмы. В Балтийском море в среднем 10-15% первичной продукции трансформируется в растворенное органическое вещество, которое ассимилируется бактериями и передается на более высокие трофические уровни протозоопланктоном (Lignell, 1990; Heinänen, 1992). Наибольшее значение пищевая сеть фитопланктон–бактерии–простейшие–фитопланктон имеет летом и осенью, а широкое распространение в наиболее загрязненных лабильной органикой участках акватории, выносимой реками, например в Финском или Гданьском заливе, где она играет ведущую роль в потоках энергии (Witek, 1997a; Голубков и др., 2010). В северной части Балтийского моря доказано ограничение развития бактериопланктона из-за выедания гетеротрофными флагеллятами и протозоопланктоном (top-down limitation) (Samuelsson, Andersson, 2003).

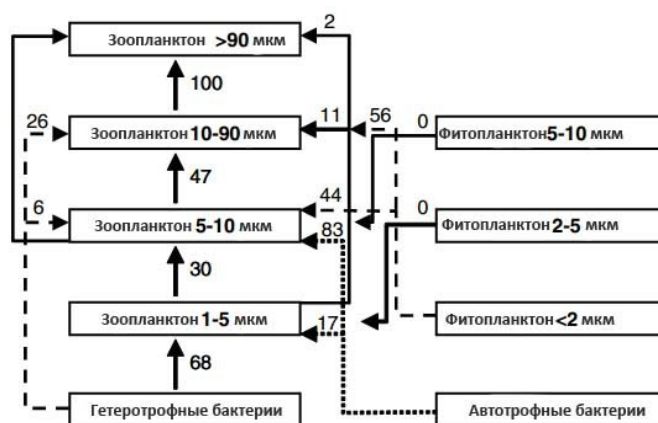


Рисунок 15 – Микробиальная пищевая сеть в северной части Балтийского моря. Уровень выедания показан стрелками в процентах от продукции потребителей. Пунктиром показаны уровни выедания, где результат не подтверждается пропорциональными изменениями размеров (Samuelsson, Andersson, 2003).

1.3. Гданьский бассейн Балтийского моря и основные показатели его трофического статуса

Площадь Гданьского бассейна, расположенного в юго-восточной части Балтийского моря, составляет 21000 тыс.км, т.е. около 5 % от площади Балтийского моря. Гданьский бассейн расположен в районе максимального погружения Балтийской синеклизы, образованной в докембрийском кристаллическом фундаменте (глубина 4-5 км) на северо-западной периферии Восточно-Европейской платформы, заполненной палеозойскими отложениями. В

геологическом строении дна участвуют отложения всех систем: от архея до кайнозоя (Атлас..., 2010).

Ледниковые отложения в пределах российского сектора Гданьского бассейна практически сплошным слоем перекрывают дочетвертичные образования. Морена обнажается на прибрежном мелководье у Куршской косы и на северо-западе российского сектора. Морену перекрывают ледниково-озерные отложения, сформировавшиеся в Южно-Балтийском Ледниковом озере и представленные ленточными глинами, суглинками и супесями. Нижнеголоценовые осадки Анцилового озера выходят на поверхность в северо-западной части российского сектора, где они перекрыты маломощным слоем песков и представлены глинами. Озерно-ледниковые отложения перекрыты песками различной зернистости и относятся к среднему голоцену. В наиболее глубоких частях Гданьской впадины распространен средне- и верхнеголоценовый ил тонкослоистой текстуры мощностью до 10 м. Морские флювиальные отложения верхнего голоцена состоят из супесчаного ила мощностью до 2 м. Скорость современной седиментации в Гданьской впадине составляет 1,5-2 мм/год.

В результате различной активности гидродинамических процессов у берега на малых глубинах накапливаются пески, мористее – крупные алевриты. На глубинах 40-80 м осадочный материал практически не откладывается. Районы, расположенные глубже 80-м, являются ареалами преобладающей разгрузки тонкодисперсных речных выносов (Емельянов, 1987). Пелиты слагают поверхность наиболее глубокой части Гданьской впадины. Характерными фациальными признаками илов Гданьского бассейна являются слабая отсортированность, высокая влажность, низкая плотность, а также периодическое сероводородное заражение и высокое содержание органического вещества (3–5 %).

Рельеф юго-восточной части Балтийского моря представляет собой поверхность ледниковой аккумуляции, сформированную последним (валдайским) оледенением (Рисунок 16). В центре Гданьского бассейна находится впадина с максимальной глубиной 114 м. Котловина имеет чашеобразную форму и вытянута в субмеридиональном направлении. Расположенные на севере Лиепайско-Клайпедская возвышенность и на северо-западе Гданьско-Готландский порог с максимальной глубиной 86 м отделяют её от соседней Готландской впадины. Затоки североморских вод происходят через Слупский желоб, расположенный в западной части порога.

По данным для г. Каунас на широте 54° 54' наибольший уровень суммарной солнечной радиации наблюдается в июне ($490 \text{ кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{день}^{-1}$), наименьший – в декабре ($33 \text{ кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{день}^{-1}$) (Справочник..., 1966). Ежегодная суммарная радиация в южной части Гданьского бассейна составляет $4,304\text{--}65,32 \text{ Дж/см}^2$ (Majewski, 1990).

Регион Гданьского бассейна характеризуется повышенной облачностью по сравнению с соседними районами. Средние значения общей облачности составляют 3,7-8,8 баллов. Наименее облачная погода характерна для апреля, мая и июля (Гидрометеорология..., 1992).

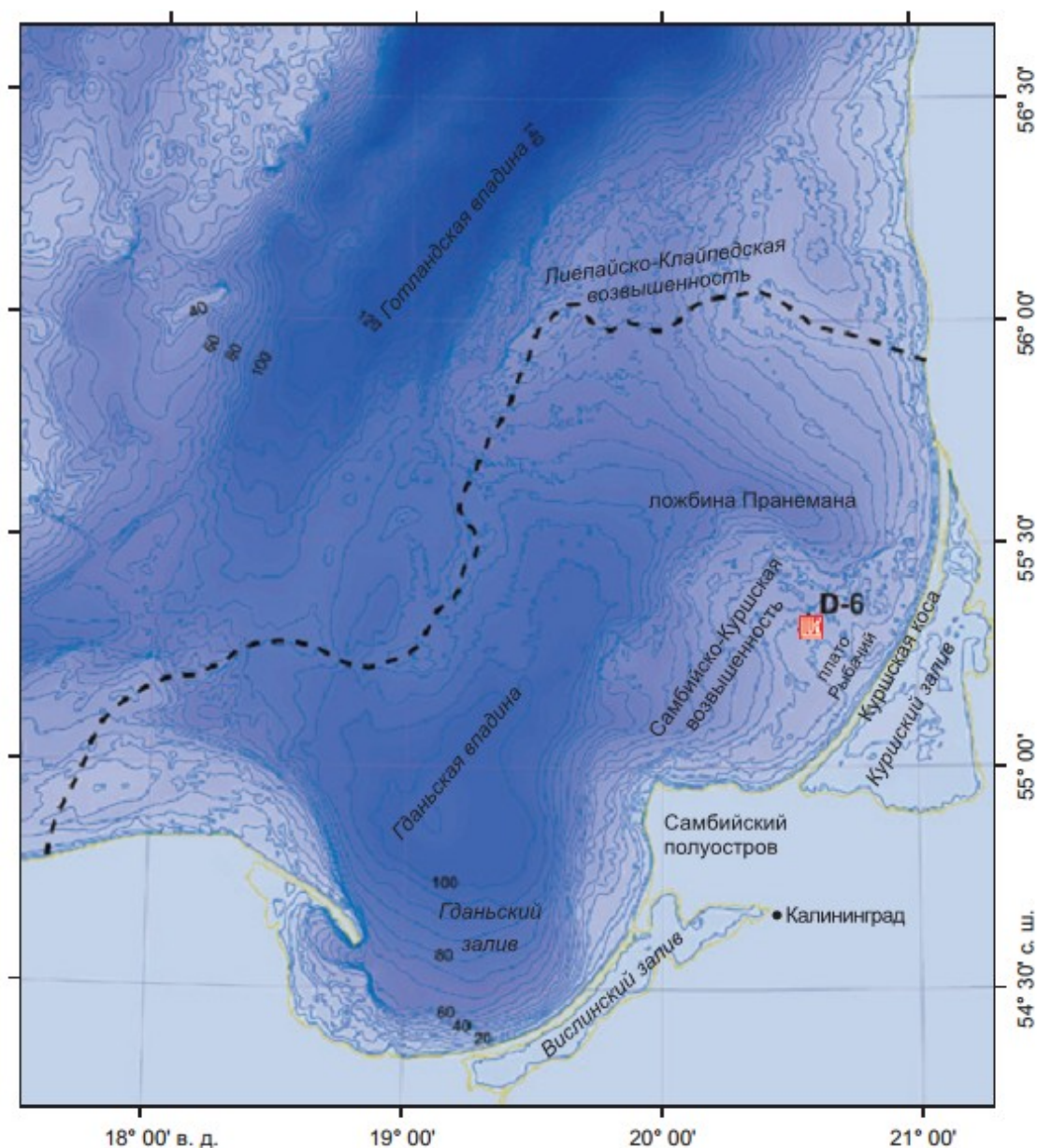


Рисунок 16 – Гданьский бассейн Балтийского моря. Пунктирной линией показана граница бассейна (Жамойда, Сивков, 2012).

Главные черты поля ветра в Юго-Восточной Балтике заключаются в преобладании ветров от западной половины горизонта (W, NW, SW) с увеличением их скорости в холодный период года (Стонт, 2014). Розы ветров почти симметричны относительно зональной оси W-E (Рисунок 17); значения модуля скорости результирующего ветра (1,79 м/с) и его устойчивости (0,3) невысоки. По данным измерений ветра (направление, скорость), выполненных на МЛСП D-6,

вектор результирующего переноса, рассчитанный за 2004-2012 гг., был направлен с юго-запада на северо-восток (230°), что еще раз подтверждает закономерность, присущую юго-восточной части Балтийского моря.

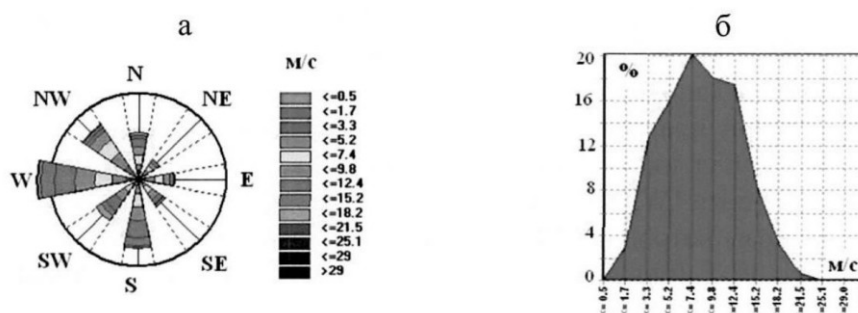


Рисунок 17 – Роза ветров (а) и повторяемость скоростей (б) ветра в 2004-2012гг. Радиус розы равен 20% (Стонт, 2014)

Как и всё море, Гданьский бассейн находится под воздействием неблагоприятных естественных факторов: ограниченного водообмена с Северным морем и наличия солёностного и температурного барьеров между поверхностными и придонными водами. Поверхностный слой равной солёности летом подвергается существенному температурному разделению. В придонных солёных водах наблюдаются небольшие колебания температуры (1-2 °С). Среднегодовая солёность поверхностного слоя Гданьского залива составляет 6,9 psu, в российской части Гданьского бассейна 7,2 psu (Ecology..., 2008; Дубравин, 2012). Температура максимальной плотности воды при солёности 7,1-7,4 psu составляет 2,4-2,5 °С. Для менее солёных вод, расположенных вдоль побережья, характерны относительно лучший прогрев в летний период и относительно сильное охлаждение в зимний период (Морозов и др., 2007).

Большое влияние на гидрологический режим Гданьского бассейна оказывает сток второй по величине реки Балтийского моря Вислы (34,48 км³/год) и третьей по величине реки Немана (27,7 км³/год). Висла впадает в море на юге (Рисунок 18). Её плюм распространяется на 9-27 км от устья с отклонением на северо-восток, его протяженность по вертикали составляет от 0,5 до 12 м (Ecology..., 2008). Воды р.Неман поступают в Куршский залив, расположенный на северо-востоке Гданьского бассейна. Водообмен с морем осуществляется через Клайпедский пролив. Из Рисунка 19 видно, что трансформация вод, поступающих из Куршского залива, происходит в литовском секторе Гданьского бассейна, за пределами его российского сектора. Соотношение притока пресной и солёной воды в заливе составляет 20,8:5,1 км³ (Александров, 2003).

Максимальный вынос пресных вод из Вислинского залива через Балтийский пролив, расположенный на юго-востоке Гданьского бассейна, как правило, отмечается в весенний период как результат увеличения стока р.Преголи и таяния снега. Толщина конуса выноса

заливных вод составляет 5 м (Лаврова и др., 2014). Соотношение притока пресной и соленой воды в заливе составляет 3,6:17 км³ (Александров, 2003).

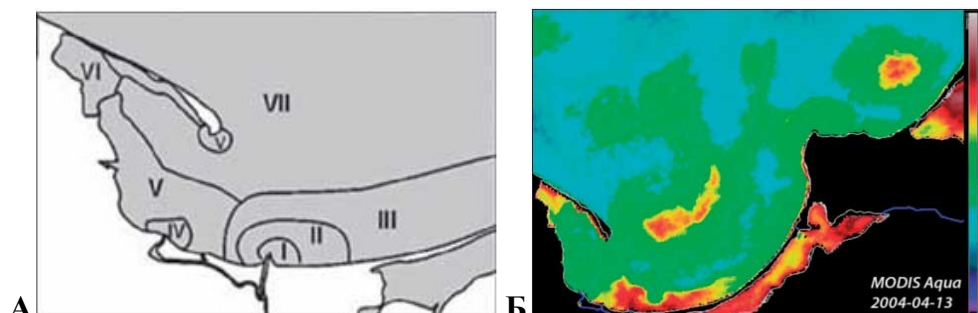


Рисунок 18 – А: Гидрологическое и гидрохимическое районирование Гданьского залива. Зонам II и III соответствует положение гидрологического фронта. (Nowacki, Jarosz, 1998).
Б: плюм р.Вислы на спутниковом снимке

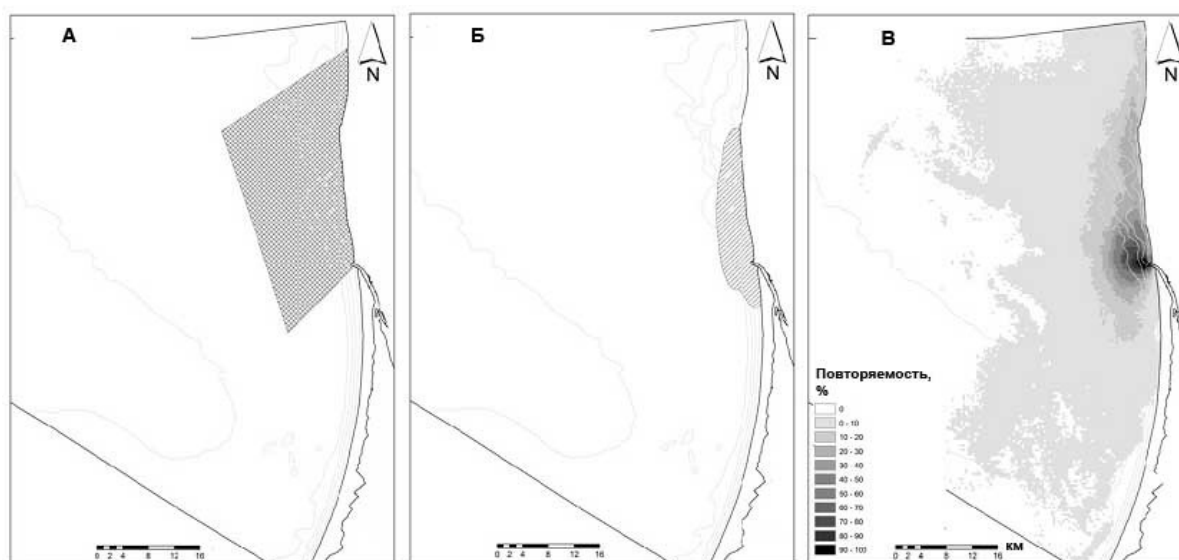


Рисунок 19 – Плюм Куршского залива, выделенный по видовому составу фитопланктона (А; Olenina, 1997), физическим свойствам вод (Б; Daunys et al., 2007) и концентрации окрашенного растворенного органического вещества (В; Vaičiūtė, 2012)

В окрестности м.Таран конфигурация береговой линии благоприятна для формирования орографических вихрей до 25 км в диаметре (Бабаков, 2003; Gurova, Chubarenko, 2012). Другой зоной, где постоянно возникают вихревые (вихреподобные) структуры, является основание и средняя часть Куршской косы. Вихри имеют как антициклональное, так и циклональное вращение (Рисунок 20).

Механизм возникновения апвеллинга у побережья Самбийского п-ва и Куршской косы связан со сгонным экмановским эффектом, возникающим при интенсивном вдольбереговом

ветре благоприятного направления. Менее интенсивные апвеллинги наблюдаются при сгонных ветрах, перпендикулярных береговой черте (Дубравин, Стонт, 2012; Gurova et al., 2013; Есюкова и др., 2015). Возникновение более интенсивных апвеллингов весной обусловлено тем, что в этот период термоклин находится в нескольких метрах от поверхности, что позволяет холодным водам более быстро выйти к поверхности моря. В конце лета и осенью термоклин заглубляется, и, чтобы холодная вода поднялась к поверхности, требуется большая продолжительность действия благоприятных ветров. Такие устойчивые синоптические ситуации наблюдаются сравнительно редко. Однако если апвеллинг летом всё же случается, то его интенсивность становится намного выше, чем весной (Рисунок 21).

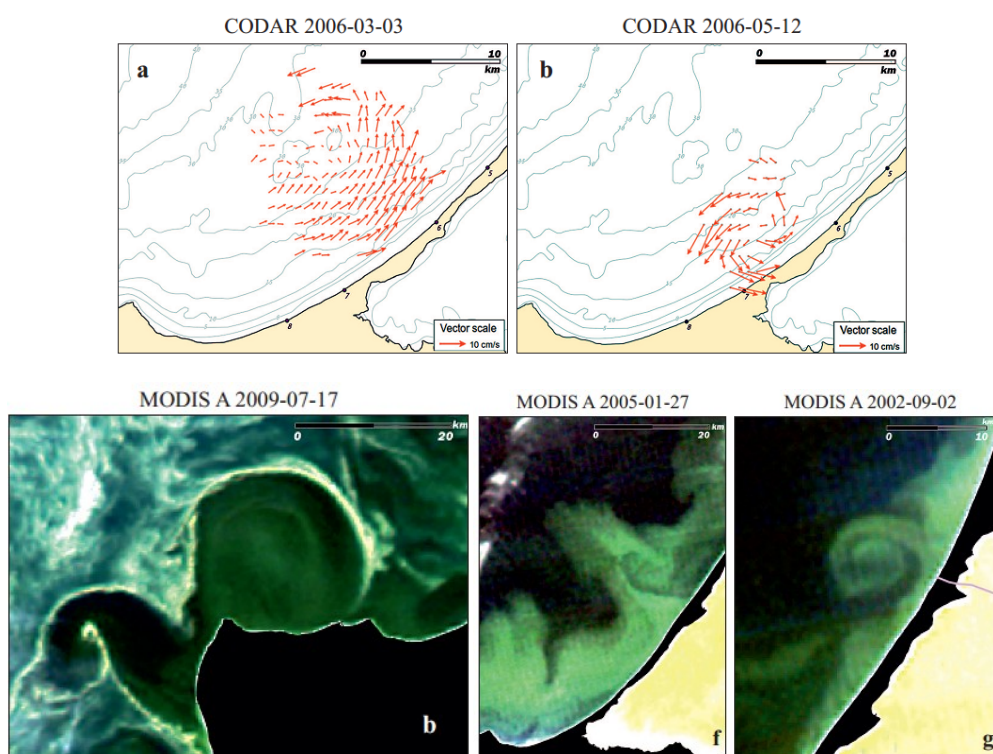


Рисунок 20 – Примеры мезомасштабных вихрей в российском секторе Гданьского бассейна по данным CODAR и MODIS (Gurova, Chubarenko, 2012)

Гданьский залив является одним из наиболее загрязненных и эвтрофированных районов Балтийского моря. Здесь, начиная с 1960-1970 гг., быстро увеличивались зимние концентрации фосфора и азота в верхнем десятиметровом слое вод. В 1980-е гг. осредненные зимние концентрации фосфатов составляли 0,82 мкг-ат/л, суммы нитритов и нитратов – 14 мкг-ат/л. К концу 1990-х гг. зимние концентрации фосфатов снизились до 0,48-0,66 мкг-ат/л, концентрации нитратов и нитритов – до 11,1-21,9 мкг-ат/л. В открытом море средняя концентрация кремния составляла 11,37 мкг-ат/л (Nowacki, Jarosz, 1998). Также, в Гданьском заливе отмечалось

значительное снижение среднегодовой относительной прозрачности вод от 7,6 м в 1957-1969 гг. до 4,7 м в 1980-1990 гг. (Ecology..., 2008).

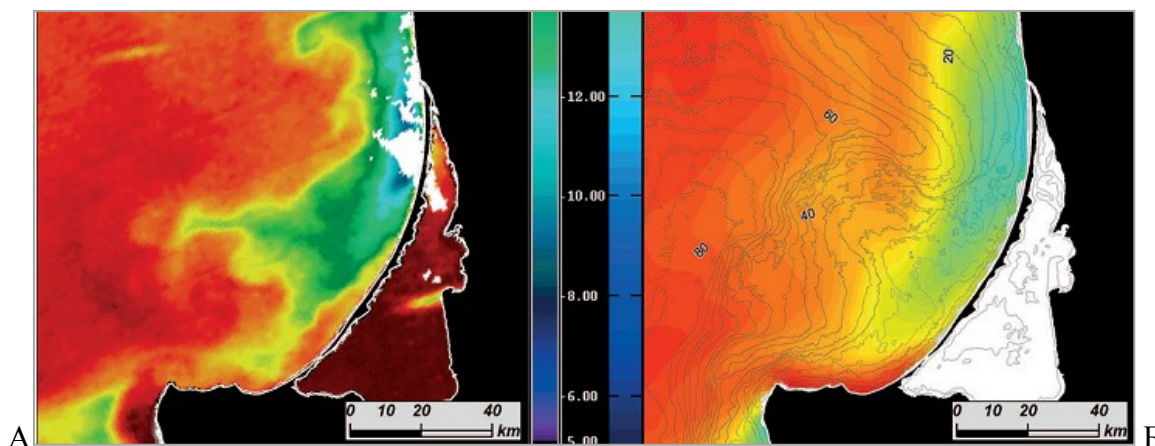


Рисунок 21 – Температура поверхности моря (°C) по данным MODIS (А) и модели BSIOM (Б) 19 июля 2006 г. (Gurova et al., 2013)

В российском секторе Гданьского бассейна максимальные концентрации фосфатов отмечаются в придонном слое (до 4 мкг-ат/л). В поверхностном слое концентрации фосфатов в конце зимнего периода могут достигать 1,19 мкг-ат/л. Средние концентрации суммы нитратов, нитритов и аммонийного азота в поверхностном слое в зимний период составляют около 7,92 мкг-ат/л. В мористой части акватории, глубже галоклина, увеличиваются концентрации нитратов и аммония, особенно осенью (до 58 мкг-ат/л). Концентрации органического азота в летний период могут достигать 37-41 мкг-ат/л, концентрации органического фосфора 4,1 мкг-ат/л.

В северной части Гданьского бассейна, относящейся к литовским территориальным водам, средние концентрации фосфатов летом в среднем составляют 0,22 мкг-ат/л. В зимний период они увеличиваются до 2,45 мкг-ат/л. Концентрации валового фосфора достигают 3,55 мкг-ат/л. Средние концентрации нитратов летом составляют около 1,13 мкг-ат/л, тогда как зимой они могут превышать 51 мкг-ат/л. Наконец, концентрации валового азота варьируют от 4,64 до 164,88 мкг-ат/л в летний период, в зимний они снижаются до 116 мкг-ат/л (Vaičiūtė, 2012).

Соотношение зимних концентраций минеральных форм азота и фосфатов в поверхностном слое польской и литовской частей Гданьского бассейна больше 16, что указывает на то, что первичная продукция потенциально лимитируется фосфором. В центральной части залива, относящейся преимущественно к российскому сектору, развитие фитопланктона потенциально ограничивается азотом, поскольку стехиометрическое соотношение зимних концентраций азота и фосфора около 8.

В конце 1960-х - начале 1970-х гг. величины первичной продукции на акватории Гданьского бассейна и его Гданьского залива существенно не различались и оценивались приблизительно на уровне $69-120 \text{ гС}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{год}^{-1}$. До начала 1980-х гг. первичная продукция бассейна и залива составляла $135-140 \text{ гС}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{год}^{-1}$ (Таблица 12). Максимальной продуктивности акватория достигла в середине 1980-х гг. На эти годы пришелся пик поступления биогенных элементов из внешних источников, прежде всего со стоком р.Вислы и от городской агломерации, расположенной на побережье. В 1980-х гг. фитопланктоном Гданьского залива за год ассимилировалось около $304 \text{ гС}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{год}^{-1}$. В 1993-1997 гг. первичная продукция Гданьского залива стабилизировалась на уровне $225 \text{ гС}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{год}^{-1}$, первичная продукция Гданьского бассейна – на уровне $150-190 \text{ гС}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{год}^{-1}$. Данные величины продукции фитопланктона, по-видимому, сохранялись до 2005 г. После наметилась тенденция к повышению интенсивности фотосинтеза, связанная с ростом среднегодовой температуры поверхности моря (Рисунок 22; Tomczak et al., 2015).

Таблица 12 – Первичная продукция Гданьского бассейна Балтийского моря
(Кудрявцева и др., 2011 с дополнениями)

Район	Год	Первичная продукция, $\text{гС}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{год}^{-1}$	Автор	
Гданьский бассейн	1970	117	Renk et al., 1975	
	1971	73	Renk et al., 1975	
	1972	69	Renk et al., 1975	
	1967-1971	97	Очерки..., 1984	
	1967-1972	89	Renk et al., 1975	
	1970е	107	Renk, 2000	
	1979-1983	134	Renk, 1990	
	1993	172	Wasmund et al., 2001	
	1992-1996	190	Renk, 2000	
	1993-1997	150	Wasmund et al., 2001	
	1997	133	Renk, Ochocki, 1999	
Гданьский залив	1965-1971	104	Renk, 1975	
	1970-1971	76-120 (93)	Renk, 1974	
	1971-1974	140	Renk, 2000	
	1979-1983	135	Renk, 1990	
	1987	304	Renk, 2000	
	1993	190	Renk, 1993	
	1993-1997	225	Witek et al., 1999	
	внутренняя часть	1993-1997	283	Wasmund et al., 2001
	открытая	1993-1997	183	Wasmund et al., 2001
Пуцкий залив	1993	198	Renk, 1993	
Вислинский залив: русская часть польская часть	2001-2003	316-447	Александров, 2003	
	середина 1970-х	461	Niedoszytko, Wiktor, 1978	
	1998	304	Renk et al., 2001	
Куршский залив	2001-2003	360-620	Александров, 2003	

Начало весеннего «цветения» фитопланктона в Гданьском бассейне приходится на вторую половину марта - апрель. Период достижения весеннего максимума составляет от одной до трех недель. Согласно литературным данным (Очерки..., 1984), после минимума в мае-июне следует летний максимум с пиком в августе (Рисунок 23). Доля первичной продукции, производимой в первом квартале (43% ежегодной величины), приблизительно равна доле продукции, производимой во втором квартале (45% ежегодной величины).

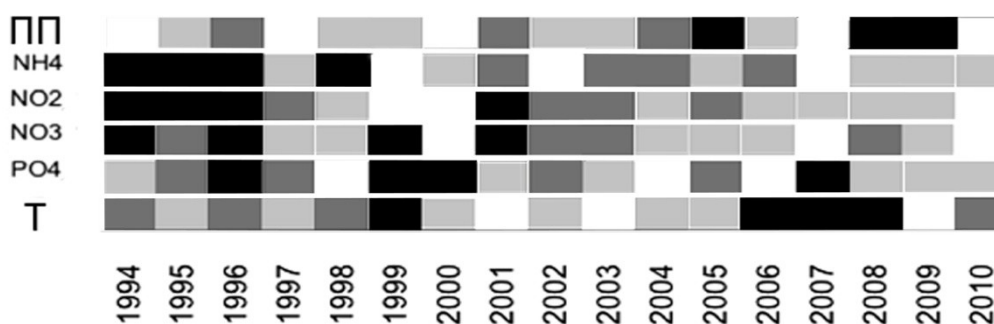


Рисунок 22 – Визуализация изменений первичной продукции (ПП), концентраций аммонийного азота (NH_4), нитритов (NO_2), нитратов (NO_3), фосфатов (PO_4) и среднегодовой температуры (Т) поверхности моря в Гданьском заливе в 1994-2010 гг. Изменения интенсивности цвета представляют изменения от высоких значений к низким (Tomczak et al., 2015)

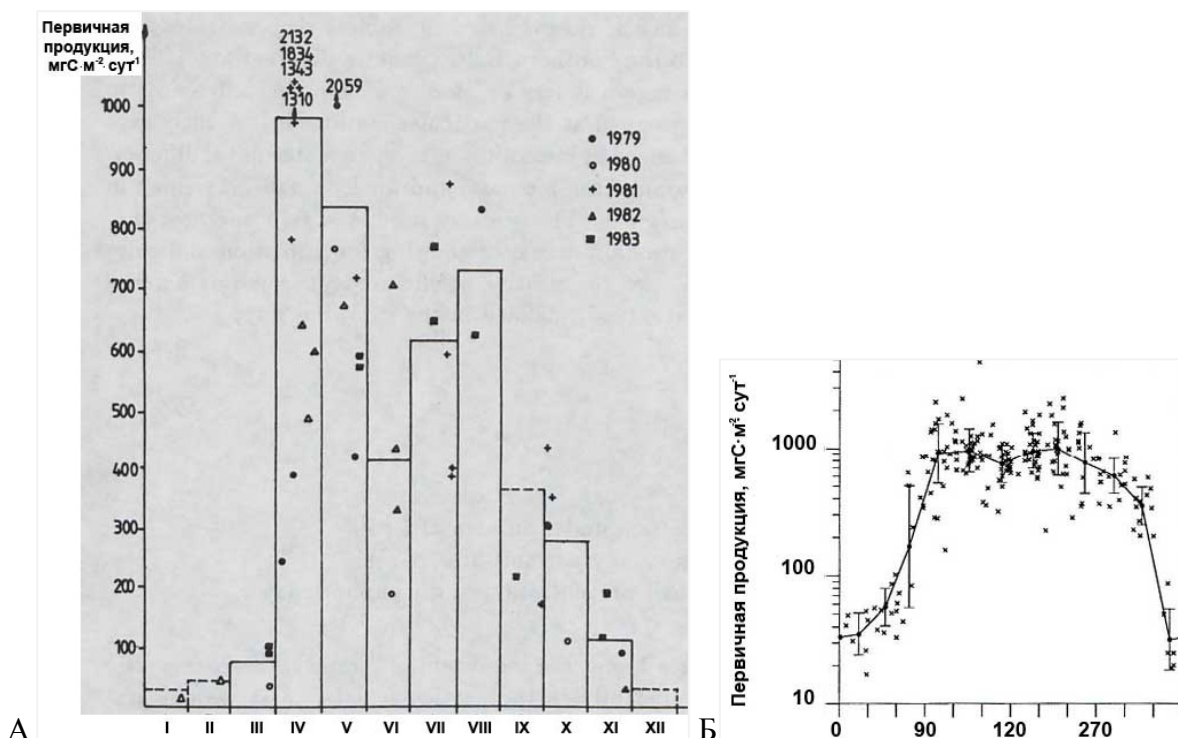


Рисунок 23 – Сезонная динамика первичной продукции в южной части Гданьского бассейна в 1979-1983 гг. на обычной (А; Renk, 1990) и логарифмической шкалах в 1968-1910 гг. (Б; Kaczmarek et al., 1997).

Анализ межгодовых изменений интенсивности фотосинтеза за период 1968-1991 гг. выявил устойчивую тенденцию к увеличению первичной продукции во все сезоны (Рисунок 24). Наибольшее относительное увеличение продукции фитопланктона отмечалось в весенние месяцы. Таким образом, в связи с эвтрофикацией весеннее «цветение» фитопланктона в Гданьском бассейне стало более интенсивным (Kaczmarek et al., 1997).

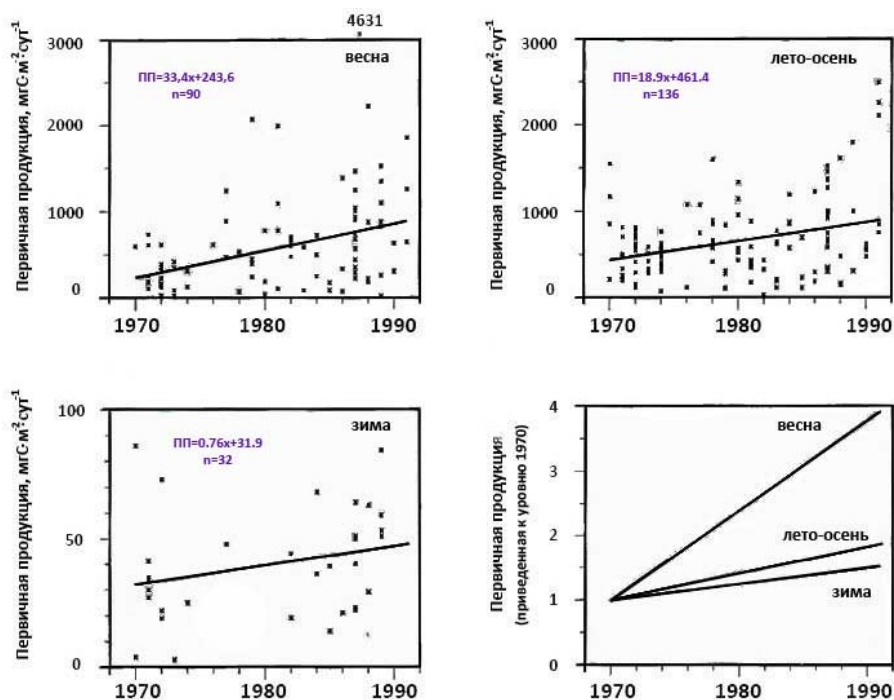


Рисунок 24 – Межгодовые изменения первичной продукции в южной части Гданьского бассейна в разные сезоны года в период 1968-1991 гг. (Kaczmarek et al., 1997)

Мелководные лагуны Гданьского бассейна, Вислинский и Куршский заливы, находятся под сильным воздействием природных (заток морских вод и речной сток) и антропогенных (поступление биогенных и загрязняющих веществ) факторов. Они относятся к одним из самых высокопродуктивных районов Балтийского моря. В современный период продолжают процессы эвтрофирования, которые достигают максимума в «закрытой» пресноводной лагунной экосистеме Куршского залива, а в экосистеме Вислинского залива благодаря относительно интенсивному водообмену с морем и аутвеллингу органических веществ и излишков биогенных элементов проходят значительно медленнее.

Средняя величина первичной продукции в польской части Вислинского залива по данным радиоуглеродного метода составляет $304 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$, в российской части по данным кислородного метода – $415 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$ (Александров, Горбунова, 2012; Renk et al., 2001). В середине 1970-х гг. для польского сектора по данным кислородного метода (Niedoszytko,

Wiktor, 1978; Науменко и др., 2012) приводились относительно высокие величины первичной продукции ($461 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$), для российского сектора относительно низкие величины ($276 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$). При этом продукция фитопланктона в российской части залива, в отличие от его польской части, имеет два годовых максимума: в мае и августе. Максимальные величины первичной продукции наблюдаются в районе Калининградского канала, минимальные – в районе Балтийского пролива, соединяющего залив с Балтийским морем.

В Куршском заливе наибольшие ежегодные величины первичной продукции $535\text{-}620 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$ измерены в годы с длительными (с июля по октябрь) «гиперцветениями» синезеленых водорослей (Aleksandrov, 2010). Эти величины продукции фитопланктона примерно на 60 % больше величин, измеренных в середине 1970-х гг. (Крылова, 1982). Из-за затрудненного водообмена южная часть залива продуктивнее, чем северная часть залива, где расположено устье крупной равнинной реки Неман. Для залива характерен одновершинный тип сезонной динамики первичной продукции, который из-за отсутствия биогенного лимитирования обусловлен исключительно температурными условиями.

Биомасса *фито-, зоо-, бактериопланктона и концентрации хлорофилла «а» в Гданьском бассейне*. С начала 1970-х гг. в Гданьском заливе наблюдалось увеличение обилия фитопланктона в 100 раз, в частности, диатомовых в 10 раз (Ecology..., 2008). В 1980-х гг. в общей биомассе фитопланктона преобладали динофлагелляты, синезеленые и флагелляты. В 1990-х гг. увеличилась биомасса фитопланктона в летний период: осредненные по акватории величины составляли $474,8 \text{ мгС/м}^3$. В 2000-е гг., в частности, в июне 2005 г. в устье р. Вислы, биомасса фитопланктона достигала высоких значений 1418 мгС/м^3 , а в среднем по акватории залива составляла 509 мгС/м^3 (Wielgat-Rychert et al., 2013). Крупнейшие «цветения» синезеленых водорослей в Гданьском заливе отмечались в 1994, 2001, 2003 и 2004 гг. (Mazur-Marzek et al., 2006).

В открытой части акватории российского и литовского секторов Гданьского бассейна в первой половине осени 1991 г. средняя биомасса фитопланктона изменялась от 101 мг/м^3 у побережья Самбийского п-ва до 675 мг/м^3 вблизи литовского побережья и до 8200 мг/м^3 в Гданьском заливе (Зернова, Шевченко, 1998). В 2003-2008 гг. в российском секторе бассейна среднесезонная биомасса фитопланктона в осенний период составляла 354 мг/м^3 у побережья. Максимальная за год биомасса фитопланктона наблюдалась в летний период и составляла в среднем 685 мг/м^3 в прибрежном районе и 101 мг/м^3 на остальной акватории (Семенова, 2012). Основу планктона составляли четыре отдела: диатомовые (69 видов), зеленые и динофлагелляты (по 61 виду), а также синезеленые (34 вида).

Хлорофилл «а» в Гданьском бассейне распределен в соответствии циркумконтинентальной зональностью. Его повышенные концентрации отмечаются в

береговой зоне и снижаются в открытых районах. В 1998-2003 гг. средняя концентрация хлорофилла в устье р.Вислы составляла $9,13 \text{ мг/м}^3$, в глубоководном районе – $2,14 \text{ мг/м}^3$ (Ecology..., 2008). Максимальные концентрации отмечались летом и достигали 17 мг/м^3 . В российском секторе бассейна в 2003-2007 гг. концентрация хлорофилла «а», осредненная для верхнего десятиметрового слоя, изменялась в пределах от 1,2 до $7,1 \text{ мг/м}^3$ (Александров, Кудрявцева, 2012).

В Гданьском заливе в теплый период 1977–1995 гг. среди зоопланктона доминировали представители копепод и ветвистоусых, тогда как роль отдела кладоцера была снижена. В глубоководном районе Гданьской впадины средняя за летний период биомасса зоопланктона составляла 172 мг/м^3 . Летом 2001 г. у побережья и в устье р. Вислы она составляла около $48\text{-}52 \text{ мг/м}^3$ (Ecology..., 2008). В российском секторе Гданьского бассейна по данным 2003-2008 гг. минимальные значения биомассы зоопланктона отмечались в зимний период ($19\text{-}247 \text{ мг/м}^3$), возрастали в мае ($40\text{-}1882 \text{ мг/м}^3$), достигали максимума в июле ($35\text{-}3210 \text{ мг/м}^3$) и снижались осенью ($71\text{-}829 \text{ мг/м}^3$). Сообщество зоопланктона характеризовалось доминированием веслоногих ракообразных Copepoda с максимумом биомассы летом (55 мг/м^3) и Rotatoria с максимумом биомассы весной (155 мг/м^3 ; Щука, 2012).

По оценкам, полученным в открытых районах юго-восточной части Балтийского моря в 1980-е гг. (Пастернак и др., 1987), величины выедания фитопланктона зоопланктоном в мае-июне низкие ($0,25\text{-}0,55\%$ от биомассы, $0,9\text{-}7,2\%$ продукции фитопланктона). Это связано со стадией сезонного развития планктонного сообщества и с особенностями физиологического состояния массовых видов в это время года.

Наибольшая численность (8400 тыс.кл/мл), биомасса ($60,5 \text{ мгС/м}^3$) и продукция ($73,1 \text{ мгС}\cdot\text{м}^{-3}\cdot\text{день}^{-1}$) бактериопланктона в Гданьском заливе наблюдаются весной и летом (Таблица 13). Продукция бактерий в отдельные месяцы (в декабре и августе) может быть выше продукции фитопланктона. Летний максимум развития бактериопланктона связан как с многочисленными «цветениями» фитопланктона, так и с большим количеством аллохтонной органики, выносимой реками, и которая является основой микробиальной пищевой цепи. В потоках энергии в Гданьском заливе доминирующую роль играют микроорганизмы. Однако для водоема столь высокой трофности величины продукции бактерий и эффективность их роста очень низкие (Witek, 1995).

Микробиологические исследования в российском секторе в юго-восточной части Балтийского моря (восточной части Гданьского бассейна) проводились в 1970-1980-хх гг. сотрудниками Института биологии АН Латвийской ССР (Платпира, Филмановича, 1990; Пфейфере, 1990; Юрковска, 1990; Юрковска, Аппине, 1990). По данным этих специалистов

диапазон колебаний численности бактерий в советском секторе Гданьского бассейна составлял 300-5000 тыс.кл/мл.

Таблица 13 – Общая численность бактерий (млн.кл/мл) в поверхностном слое Гданьского бассейна в различные сезоны и годы (Кудрявцева и др., 2012)

Район	Период времени	Численность	Горизонт	Источник
Гданьский залив	июль-август 1983 г.	0,3-4,5*	0-10 м	Пфейфере, 1990
	март 1987-июнь 1988 г.	3,36-5,15	0-15 м	Gławdel et al., 1999
	март-ноябрь 1989 г.	2,56-6,11	0-10 м	Gławdel et al., 1999
	октябрь 2002 г.	1,90; 4,08	поверхность	Heinanen, 1992
	июнь 2005 г.	1,82-6,0		Wielgat-Rychert, 2013
Гданьский Бассейн	июль-август 1983 г.	0,5-3,0*	0-10 м	Пфейфере, 1990
	сентябрь 1987 г.	3,69	поверхность	Heinanen, 1992
	март-ноябрь 1993 г.	1,2-7,7	поверхность	Gławdel et al., 1999
Прибрежная часть залива	июль-август 1983 июнь 1984	1-4,2*	0-10 м	Пфейфере, 1990
	май 1991-октябрь 1993	0,30-8,40	поверхность	Gławdel et al., 1999
	апрель-октябрь 1993	1,20-3,80	поверхность	Witek et al., 1997a
	март-декабрь 1997	1,54-4,25	поверхность	Gławdel et al., 1999
	июнь 2005 г		0-25 м	Wielgat-Rychert et al., 2013
Прибрежная часть	июль-август 1983 июнь 1984	0,5-4*	0-10 м	Пфейфере, 1990
	декабрь 1999-январь 2000	0,1-0,15*	0-20 м	Исследование..., 2005

*при подсчете количества клеток на фильтрах использовался эритрозиновый краситель

Выводы:

Величины первичной продукции океана являются основой для количественного суждения о процессах, протекающих в биосфере океана (газообмен с атмосферой, потенциальная продуктивность, седиментация, накопление органических веществ в осадках).

В Балтийском море вследствие поступления дополнительных количеств биогенных элементов из антропогенных источников, расположенных на территории водосборного бассейна, первичная продукция увеличилась в 2-3 раза, что повлияло на биогеохимические циклы в экосистеме моря. Наиболее сильные изменения и рост продукции фитопланктона отмечались в южной и восточной частях моря: Датских проливах (исключение Зунд), Борнхольмском, Восточном Готландском, Гданьском бассейнах, Рижском и Финском заливах. На современном этапе первичная продукция не зависит от внешней биогенной нагрузки, и её высокий уровень определяется нагрузкой внутренней, обусловленной возвращением в фотический слой накопленных в предыдущие годы во впадинах моря фосфатов. Глобальные изменения, такие как потепление климата и современный подъем уровня Мирового океана, способствуют сохранению высокого уровня первичной продукции.

В Гданьском бассейне по большинству показателей наибольшему уровню трофности соответствуют его южная часть, где в море впадает вторая по величине р. Висла, а также его северо-восточная часть, на которую влияет вынос вод из гипертрофного Куршского залива.

Проблема эвтрофикации и отсутствие наблюдений первичной продукции в центральной части бассейна (российском секторе) делает первостепенной задачей получения современных количественных оценок первичной продукции в этом районе. Большое значение имеет выявление геоэкологических процессов, обуславливающих разномасштабную пространственно-временную изменчивость продукции фитопланктона в береговой зоне. Отдельный интерес представляет изучение продукции фитопланктона на протяжении геологической истории Гданьского бассейна Балтийского моря, которое позволит сравнить её с изменениями, произошедшими в XX веке, и точнее прогнозировать её колебания в будущем.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Район исследования и объём фактического материала

В работе изучали первичную продукцию фитопланктона (предмет исследования) в российском секторе Гданьского бассейна Балтийского моря (объект исследования). Материалы для работы собраны в комплексных экспедициях АО ИО РАН и ряде выходов на маломерных судах 2003-2015 гг., в первую очередь, по программе геоэкологического мониторинга ООО «ЛУКОЙЛ-КМН». Список экспедиций с учетом времени их проведения представлен в Таблице 14. Съёмки проводились три-четыре раза в год: зимой, весной, летом и осенью. Данная периодичность проведения исследований позволила изучить пространственно-временное распределение первичной продукции фитопланктона. Расположение точек наблюдений показано на Рисунке 25.

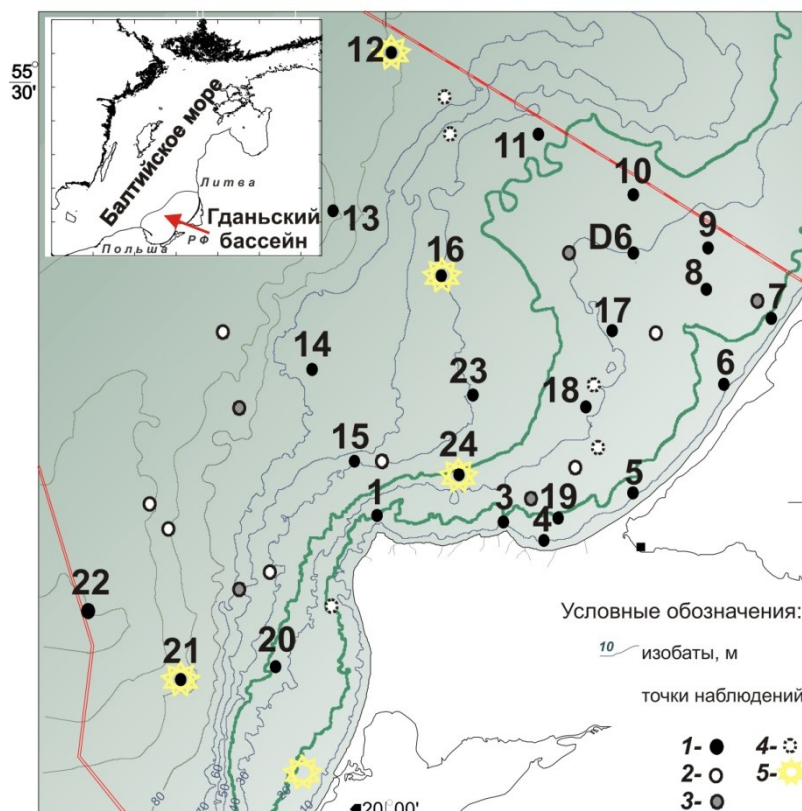


Рисунок 25 – Расположение станций наблюдений в 2003-2015 гг.: 1 – станции экологического мониторинга нефтедобывающей платформы D6, 2 – точки наблюдений в 88 рейсе НИС «Профессор Штокман», 3 – в 103 рейсе НИС «Профессор Штокман», 4 – в рейсе МТРК «Ассаной», 5 – наблюдения на поплавах *in situ* (75, 78, 82, 90 рейсы НИС «Профессор Штокман»).

Таблица 14 – Перечень экспедиций в российском секторе Гданьского бассейна Балтийского моря и количество выполненных станций

	Год	Месяц											
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
судно дата станции	2003					ПШ 52 26-29 10		ПШ 53 15-19 12					
судно дата станции	2004			ПШ 59 1-6 23		ПШ 60 12-19 21					ПШ 66 10-20 18		
судно дата станции	2005			ПШ 67 2-7 12		ПШ 68 12-17 13		ПШ 70 13-16 12			ПШ 74 14-18 12		
судно дата станции	2006			ПШ 75 1-6 12				ПШ 78 1-5 12			ПШ 82 5-8 10		
судно дата станции	2007			ПШ 84 3-5 12				ПШ 87,88 2-5, 13 12, 4			ПШ 90 21-27 13		
судно дата станции	2008			ПШ 93 13-15 14	Неман 16 1	Неман 15 1	Неман 18 1	ПШ 95, Неман 6-9, 19 13, 1	Неман 13, 9 1, 1	Неман 11 1	Неман 8 1	ПШ 97 15-19 14	Неман 5 1
судно дата станции	2009	Неман 27 1	Неман 13 1	Неман 13 1	Неман 14 1	Неман 20-21 7	ГИМС 17-18 7	Шельф73 12-15 13	ГИМС 25-26 7		ГИМС 7-8 7		
судно дата станции	2010						ПШ 103 20-27 11	ПШ 105 12-14 14					
судно дата станции	2011							МРТК 12-13 17			МРТК 23,29 4		
судно дата станции	2013							МРТК 9-17 16					
судно дата станции	2015				Норд3 30 9								

*ПШ – НИС «Профессор Штокман» и номер рейса, Неман – катер «Неман», ГИМС – катер ГИМС, МРТК «Асаной», 1073, 1129

За период наблюдений первичная продукция была измерена в общей сложности на 372 станциях. Распределение данных по месяцам и годам показано на Рисунке 25.

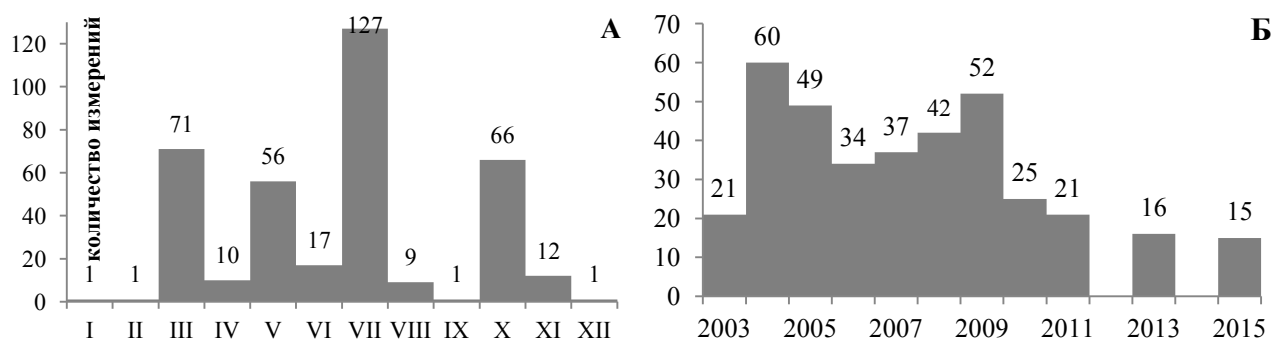


Рисунок 26 – Распределение данных по первичной продукции по месяцам и годам

На большинстве станций отбор проб осуществлялся со стандартных горизонтов, определенных по программе экологического мониторинга: 0, 10, 30 м (либо придонный слой в

районах с меньшими глубинами). В 103-м и 105-м рейсах НИС «Профессор Штокман» шаг пробоотбора составлял 2,5-5 м. В 88-м рейсе НИС «Профессор Штокман» первичная продукция определялась в интегрированной пробе воды по схеме 100, 50, 10, 1% проникающей в воду солнечной радиации, определенной непрямым методом с помощью диска Секки.

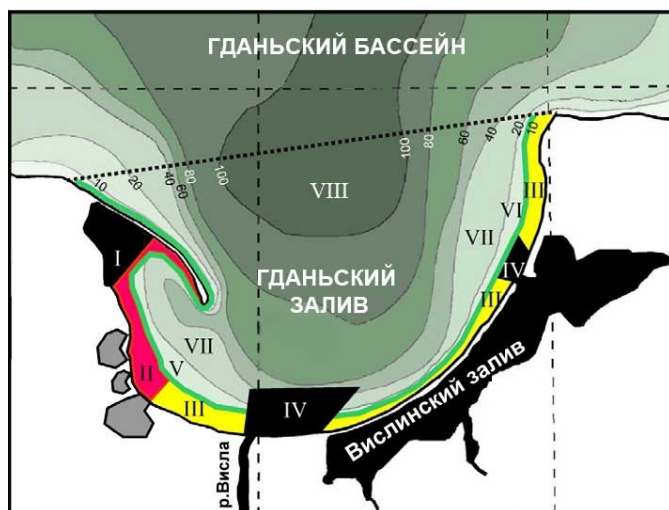
В экспедиционных условиях не было возможности выставлять пробы, отобранные на каждой станции на экспозицию в толще вод согласно классической схеме инкубации проб или имитировать световые условия. Для учета влияния ослабления света морской водой, однородные пробы из поверхностного слоя в двойной повторности, экспонировались в столбе воды *in situ* с интервалом 5 м в разных частях акватории в 4 рейсах НИС «Профессор Штокман» (75, 78, 82, 90 рейсы). Кроме того, для изучения вертикального распределения, а также сезонного хода и условий формирования первичной продукции с апреля 2008 г. по апрель 2009 г. по классической схеме выполнены ежемесячные измерения первичной продукции *in situ* на станции 24.

Для выявления корреляционных связей первичной продукции с условиями окружающей среды, обуславливающих её пространственно-временную изменчивость, на станции 24 проведены дополнительные гидрооптические, метеорологические, физико-химические, гидробиологические и микробиологические наблюдения. Также для этих целей использованы данные из базы «ЛУКОЙЛ-КМН».

Для вычисления величин первичной палепродукции Гданьского бассейна использована верхняя 609 см часть 1238 см колонки донных осадков POS-3037007, которая была отобрана из Гданьской впадины (54°49,34' с.ш.; 19°11,1' в.д.) в рейсе НИС «Poseidon» сотрудниками ВСЕГЕИ (Григорьев и др., 2009). Из нее отобрано 65 проб для определения $S_{орг}$. Стратиграфическое расчленение колонки опиралось на литологическое описание данных гранулометрического, спорово-пыльцевого анализов и датировки по ^{14}C и ^{210}Pb . Также материал для исследования взят в двух колонках: 45 проб из колонки ПШ-5483 (55°29,43' с.ш.; 19°30,90' в.д.) и 16 проб из колонки ПШ-5457 (55°13,99' с.ш.; 19°23,95' в.д.), отобранных в Гданьской впадине в 70 рейсе НИС «Профессор Штокман» сотрудникам АО ИО РАН. Стратиграфическое расчленение колонки выполнено при обобщении литологического описания данных гранулометрического и радиоуглеродного анализов.

На основе батиметрии и морфологии, а также с учетом динамики вод, которые определяют условия жизни и качество прибрежных вод, в Гданьском заливе выделены: внутренние прибрежные участки с глубинами 0-10 м, открытые прибрежные участки с глубинами 10-20 м и открытые районы с глубинами >20 м (Рисунок 27; Andruliewicz et al., 2004). Севернее м. Таран наблюдаются условия морской среды, соответствующие по их описанию

разделам III, VI, VII и VIII данной классификации, поэтому она выбрана для удобства анализа данных.



Внутреннее побережье (0-10 м)

III. Открытое побережье восточной части залива, очень динамичное, со слабым растительным покровом и под сильным антропогенным давлением;

Внешнее побережье (10-20 м)

VI. Открытое побережье залива с многочисленной бентосной фауной и под умеренным антропогенным прессом;

Открытые районы (> 20 м)

VII. Районы между 20-40 м, находящиеся под влиянием как побережья, так и открытого моря. С увеличением глубины донная фауна становится относительно обильной;

VIII. Районы с глубинами >40 м – большая часть вод не находится под непосредственным влиянием побережья, на глубинах 40-60 м осадки хорошо окислены с высокой биомассой бентоса. С увеличением глубины по направлению к центру впадины их количество уменьшается (80-100 м).

Рисунок 27 – Природные подсистемы Гданьского залива (Andrulewicz et al., 2004)

2.2. Метод определения первичной продукции

Первичную продукцию фитопланктона изучали радиоуглеродной модификацией скляночного метода (Steemann Nielsen, 1952; Федоров, 1979; Сорокин, 1987). Использовали склянки объемом 310 мл, в которые добавляли 100 мкл рабочего раствора изотопа ¹⁴C бикарбоната активностью 1-5 мкКю. Для определения интенсивности фотосинтеза применяли прозрачный флакон, а для определения скорости темновой ассимиляции CO₂ использовали темный флакон, покрытый алюминиевой фольгой. Склянки инкубировали в проточном аквариуме на палубе судна от 4 до 10 часов. Пробы фильтровали через капроновые фильтры (ООО «Катехол Хром») с размером пор 0,2 мкм. После фильтрации фильтры смачивали 1% раствором соляной кислоты для удаления остатков изотопа ¹⁴C бикарбоната.

Измерения β-излучения фильтров проводили на сцинтилляционных счетчиках «Mark-2» в ИГКЭ Росгидромета и РАН и «Rackbeta» (Швеция) в ИНМИ РАН.

Расчет скорости фотосинтеза (P, мг С·м⁻³·сут⁻¹) проводился по формуле:

$$P = \frac{(r_1 - r_2) \cdot C_k \cdot t_c}{R \cdot t}, \quad (3)$$

где r_1 – количество ¹⁴C карбоната, включенного в органическую фракцию в светлых склянках, имп./мин; r_2 – количество ¹⁴C карбоната, включенного в органическую фракцию в темных склянках, имп./мин; C_k – содержание углерода карбонатов и гидрокарбонатов в исходной пробе

морской воды, $\text{мгС} \cdot \text{м}^{-3}$; t_c – продолжительность светового дня, сут; R – радиоактивность добавленного в пробу ^{14}C -бикарбоната, имп./мин.; t – время опыта, сут.

При вычислении интенсивности фотосинтеза на разных горизонтах в столбе воды, согласно методическим руководствам (Романенко, Кузнецов, 1974; Кузнецов, Дубинина, 1989), использовали коэффициент K_c , учитывающий влияние ослабления света с глубиной на интенсивность фотосинтеза, и коэффициент K_v , учитывающий распределение фитопланктона в толще воды. Коэффициент K_v для каждой станции получали по данным экспонирования проб, собранных на разных горизонтах, в палубном проточном аквариуме (Рисунок 28). Для получения K_c -коэффициента однородные пробы из поверхностного слоя в двойной повторности инкубировали в столбе воды (в условиях *in situ*) с интервалами 5 м в течение половины или всего светового дня. В результате для рассматриваемой акватории получен набор коэффициентов, предназначенный для коррекции результатов измерений первичной продукции (Таблица 15).

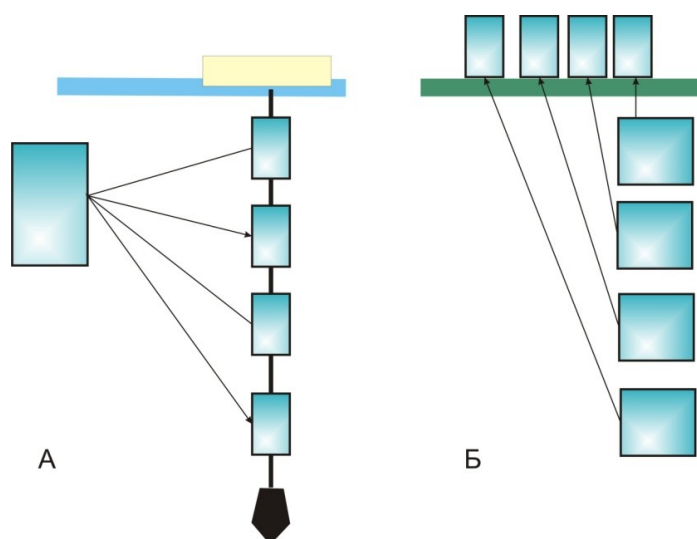


Рисунок 28 – Схемы постановки опыта по определению коэффициентов K_c и K_v .

А: определение зависимости фотосинтеза от проникновения света (коэффициента K_c);

Б: определение зависимости фотосинтеза от распределения водорослей (коэффициента K_v)

Величины первичной продукции в столбе воды рассчитывались методом численного интегрирования (Пырина, Сметанин, 1993). Поскольку отбор проб всегда велся со стандартных горизонтов, дополнительно вычисляли световую ассимиляцию углекислоты на глубине 20 м, считая, что интенсивность этого процесса на данной глубине примерно равна среднему значению для горизонтов 10 и 30 м. Далее с учетом K_c и K_v вычисляли первичную продукцию на этом горизонте.

Таблица 15 – Коэффициенты, учитывающие влияние ослабления света с увеличением глубины на интенсивность фотосинтеза (K_c), ранжированные по прозрачности и сезону

День	Глубина, м	Прозрачность, м	Горизонт, м											
			2	4	5	6	8	10	15	20	25	30	35	40
Зима														
61	90	12	1,05	1,00	1,22	1,44	0,53	0,50	0,47	0,56	0,32	0,27	0,35	0,38
44	31	10			0,18			0,06	0,05	0,05	0,04	0,03		
27	31	9,5			0,33			0,10	0,08	0,06	0,06	0,04		
71	31	8,5			0,61			0,22	0,09	0,05	0,05	0,03		
340	31	4			0,56			0,50	0,43	0,44	0,42	0,40		
Весна														
136	31	6			1,12			0,70	0,58	0,53	0,50	0,46		
107	31	3,5			0,12			0,09	0,04	0,03	0,03	0,02		
104	31	2,5			0,07			0,05	0,04	0,02	0,01	0,01		
Лето														
232	31	6			0,54			0,09	0,05	0,03	0,02	0,02		
185	50	4,5			0,98			0,49	0,14	0,13	0,14	0,04		
170	31	4			0,54			0,07	0,04	0,04	0,03			
201	31	2,5			0,19			0,07	0,04	0,04	0,06	0,05		
Осень														
295	80	8			0,35			0,16	0,09	0,07	0,08	0,05	0,07	
282	31	5,5			0,27			0,08	0,05	0,04	0,03	0,02		
281	20	5			0,83			0,20	0,16	0,02				
255	31	4,5			0,15			0,08	0,05	0,07	0,06	0,07		

2.3. Вычисление палеопродукции фитопланктона

Для различных физико-географических зон Мирового океана показано, что содержание $S_{орг}$ в поверхностных осадках эквивалентно величинам первичной продукции этих районов (Müller, Suess, 1979; Sarnthein et al., 1992; Батурин, 2006; Knies et al., 2008).

Определение органического углерода в 126 образцах морских осадков проводилось методом сухого сжигания в лаборатории геоэкологии АОИРАН с помощью анализатора углерода АН-7529 (Люцарев, 1986). Основой метода служит кулометрическое определение CO_2 в потоке газа-носителя. Для анализа содержания органического углерода отбирали 1 г. хорошо растертого сухого осадка. Далее навеску пробы помещали в чистый фарфоровый глазурированный тигель и добавляли 2 мл соляной кислоты, стараясь полностью смочить порошок осадка. Серию подготовленных таким образом тиглей с навесками ставили на водяную баню и упаривали досуха. Для полного удаления остатков соляной кислоты добавляли 0,5 мл дистиллированной воды и вновь упаривали. После чего осадок переносили в

предварительно прокаленную фарфоровую лодочку для сжигания, помещали в трубчатую печь и сжигали при температуре 950 °С в течение 3 минут. Количество примесей определяли по разнице показаний прибором количества углерода в эталонном образце и «холостого хода».

Содержание $C_{\text{орг}}$ в морских осадках зависит от трех процессов: 1) разложения первичной продукции в столбе воды, 2) разложения в донных осадках, 3) разбавления остальной частью осадка (Shaffer, 1987; Yu et al., 2007). Отсюда вытекает, что при оценке этих процессов и на основании данных по содержанию $C_{\text{орг}}$ в донных осадках можно рассчитать величины палеопродукции фитопланктона (Knies et al., 2008):

$$PP = \left(\frac{C_{\text{орг}} \cdot 0,378 \cdot DBD \cdot LSR \cdot z^{0,63}}{\left(1 - \left(\frac{1}{0,037 \cdot LSR^{1,5} + 1} \right) \right)} \right)^{0,71}, \quad (4)$$

где PP – первичная продукция, мг $C \cdot m^{-2} \cdot год^{-1}$; $C_{\text{орг}}$ – содержание органического углерода в сухом осадке, %; DBD – плотность осадка, г/см³; LSR – скорость осадконакопления, см/тыс.лет; z – глубина моря в время осадконакопления, м.

Необходимые для вычисления первичной продукции данные по палеоуровню Гданьского бассейна в голоцене позаимствованы из работ (Uscinowicz, 1999; Uscinowicz, Miotk-Szpigianowicz, 2003), данные по плотности донных осадков – из работы (Emelyanov, 2002). Радиоизотопные датировки колонок по ¹⁴C, в т.ч. верхней 29 см части колонки POS-3037007 по ²¹⁰Pb, позволили вычислить скорости осадконакопления.

2.4. Дополнительные гидрооптические, метеорологические, физико-химические, гидробиологические и микробиологические наблюдения

Гидрооптические наблюдения. Наблюдения подводной облученности ограничивались измерениями прозрачности воды белым диском Секки (D, м). В 2006-2009 гг. наземный люксметр «ТКА-ЛЮКС» (диапазон измерений 400-700 нм, Россия) использовался для учета светового потока, пришедшего к поверхности моря в течение дня (Тооминг, Гуляев, 1967). Для перевода единиц освещенности в энергетические единицы принималось, что 1 лк приблизительно равен $6 \cdot 10^6$ кал·см⁻²·мин⁻¹ для солнечного света на поверхности моря (Strickland, 1958).

Относительные и абсолютные величины облученности на стандартных горизонтах рассчитывалась математически путем преобразования известного закона ослабления света в

столбе воды Бугера-Ламберта (Глава 1.2; Формула 1). Для расчета абсолютных величин облученности на разных горизонтах использовались измеренные величины ФАР, поступившие к поверхности моря, с учетом поправки на альбедо 6%.

Эффект избирательного спектрального ослабления в Балтийском море небольшое значение по сравнению с чистыми океаническими водами (Kaczmarek, Woźniak, 1995; Matciak, 1997). Интегральный показатель вертикального ослабления света для видимого диапазона ($k=1,44/D$), описывающий изменения с глубиной абсолютных спектральных значений облученности, взят из известной работы Холмса (Holmes, 1970) и применим для диапазона величин прозрачности воды от 2 до 12 м.

Методанные предоставлены к.г.н. Ж.И. Стонт с гидрометеорологической станции «МиниКРАМС-4», установленной на МЛСП D-6 на высоте 27 м над уровнем моря.

Измерения солености и температуры воды проводили сотрудники АО ИО РАН и ИО РАН с помощью STD-зондов (Mark III Niel Brown Inst, YSI 600XLM, CTD90M See&Sun Technology).

Гидрохимические анализы были выполнены стандартными методами (Методы..., 1978). Минеральный азот был определен суммированием индивидуальных форм неорганического азота: $N_{\text{мин}} = \text{NO}_3^- + \text{NO}_2^- + \text{NH}_4^+$. Органические формы азота и фосфора были получены вычитанием значений минеральных форм из их валовых концентраций: $N_{\text{орг}} = N_{\text{вал}} - N_{\text{мин}}$ и $P_{\text{орг}} = P_{\text{вал}} - P_{\text{O}_4^{3-}}$. Обработка проб выполнена сотрудниками ФГБНУ «АтлантНИРО», концентрация кремния измерена сотрудниками лаборатории геологии Атлантики АОИОРАН. Содержание растворенных карбонатов и гидрокарбонатов определялось автором методом прямого титрования пробы 0,5 н раствором соляной кислоты (Методические..., 1988).

Пробы морской воды объемом 1 л, отобранные для изучения морского *фитопланктона*, фиксировали предварительно нейтрализованным КОН раствором формальдегида до 2%-ной концентрации. Затем пробы сгущали в лаборатории гидробиологии ФГБНУ «АтлантНИРО» специалисты Дмитриева О.А., к.б.н. Семенова С.Н. Под микроскопом «Olympus» (Япония) исследовали каплю объемом 0,05 см³ в нескольких повторностях (в зависимости от обилия фитопланктона в пробе). За единицу численности принимали жизненную форму водорослей. Биомассу фитопланктона вычисляли методом геометрического подобия (Olenina et al., 2006). В руководящий комплекс видов включали водоросли численностью и биомассой не менее 10% от суммарных значений. Пересчет биомассы фитопланктона в углерод биомассы был выполнен автором по формулам, приведенным в работе (Menden-Deuer, Lessard, 2000).

Определение содержания *хлорофилла «а»* выполняли специалисты ФГБНУ «АтлантНИРО» к.б.н. Александров С.В., Смыслов В.А. по стандартной методике (Методика..., 1990). Пробы воды объемом 0,2–0,5 л фильтровали через мембранные фильтры «МФАС-МА-6» с диаметром пор 0,3 мкм. Затем фильтр с фитопланктоном помещали в 90% раствор ацетона.

Мембранный фильтр со сконцентрированным на нем фитопланктоном вместе с ацетоновым экстрактом помещали в пробирку и гомогенизировали, после чего центрифугировали в течение 10 минут со скоростью 7000 об./мин для удаления светорассеивающей взвеси. Затем ацетоновую вытяжку с пигментами переносили в кварцевую кювету и проводили измерения на спектрофотометре LEKI SS 2109 UV (Финляндия). Оптическую плотность измеряли на 5 длинах волн: 750, 664, 647, 630 нм. Расчет концентрации хлорофилла «а» производили по формулам, согласно российским и международным стандартам.

Определение численности и биомассы *бактериопланктона* проведено автором совместно со специалистами ИНМИ РАН эпифлуоресцентным методом на микроскопе Axio Imager D1 «Carl Zeiss» (Германия). Пробы фиксировали формалином до конечной концентрации 4%. 0,8–5 мл фиксированной пробы фильтровали на черные поликарбонатные фильтры «GE Water&Progress Technologies» с диаметром пор 0,22 мкм (Hobbie et al., 1977; Vjørnsen, 1986). Фильтры окрашивали раствором акридинового оранжевого. Объемы клеток вычисляли на основании измерений их длины и ширины по формулам для объема шара и цилиндра. При расчете биомассы вводили поправочный коэффициент 1,6. Для пересчета сырого вещества бактерий в углерод использовали коэффициент 0,27 пгС/мкм³ (Kuparinen, 1988).

Скорость темновой фиксации углекислоты определена радиоуглеродным методом (Сорокин, 1977; Саввичев, 2011). В стеклянные склянки с пробами через час после отбора добавляли 0,1 мл рабочего раствора изотопа ¹⁴С активностью 1-5 мкКи. Инкубацию проводили при температуре близкой *in situ* в проточном инкубаторе на палубе судна или в холодильнике при 4–8°C (пробы, отобранные на глубинах с близкой температурой воды) в течение 24 ч. При фильтрации использовали капроновые фильтры с диаметром пор 0,22 мкм фирмы ООО «Катехол Хром». Радиоактивность фильтров измерена на сцинтилляционном счетчике «Racbeta» (Швеция). Значения темновой ассимиляции ¹⁴СО₂ принимали за 6% от продукции бактериопланктона.

Определение численности и биомассы *зоопланктона* выполнено к.б.н. Щукой (ИГКЭ, ИО РАН). Пробу воды отбирали батометром объемом 30 л, которую отфильтровывали через сито с размером ячеек 100 мкм. Для упрощения определения мертвых организмов пробу объемом 1 л, помещенную в темную стеклянную емкость, окрашивали раствором метиленового красного красителя, т.е. выдерживали на палубе в кювете с заборной водой в течение 1 ч., затем концентрировали и фиксировали раствором формалина. Лабораторная обработка включала тотальный подсчет организмов в камере Богорова. Биомасса зоопланктона определялась по формулам геометрического подобия.

2.5. Математическая обработка данных

Математико-статистическая обработка данных включала определение закономерностей распределения измеренных величин (Третьяк, 2004). На Рисунке 29 представлено распределение величин первичной продукции на линейной и логарифмической шкалах. Из рисунка видно, что логарифмическое распределение данных ближе к нормальному распределению. Логарифмическая трансформация применена также к данным по температуре, концентрациям хлорофилла «а», азота, фосфора, данным по биомассе фитопланктона, бактериопланктона, зоопланктона. Такие преобразования широко используются при исследованиях связи между собой различных параметров экосистемы и условий окружающей среды (например, Шушкина и др., 1987; Ameryk et al., 2005; Demidov et al., 2014).

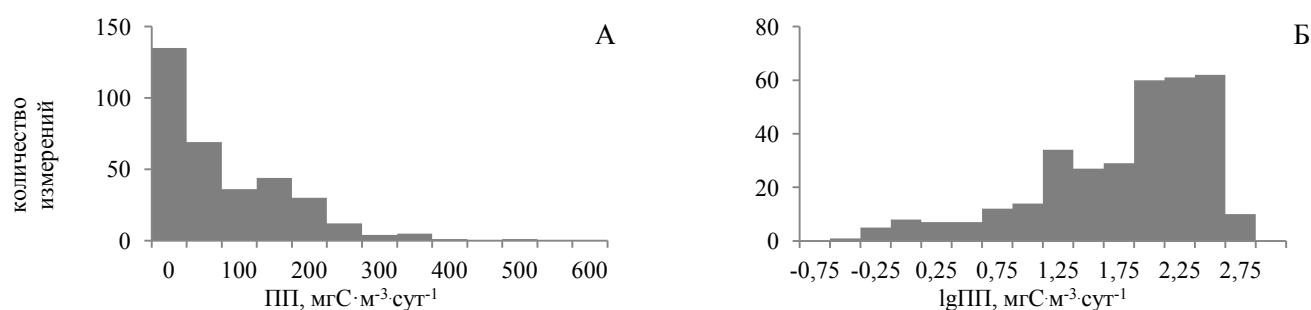


Рисунок 29 – Гистограммы средневзвешенных в верхнем десятиметровом слое величин первичной продукции на линейной (А) и логарифмической (Б) шкалах

Для определения взаимосвязи первичной продукции с различными показателями использовалась линейная аппроксимация рядов данных методом наименьших квадратов. Уравнение линейной регрессии имеет вид $y=ax+b$, где y – зависимая; x – независимая переменные; a и b – коэффициенты регрессии, угловой коэффициент и константа. Линия регрессии выражает наилучшее предсказание зависимой переменной по независимой переменной.

Отклонение отдельной точки от линии регрессии называется остатком. Если связь между переменными отсутствует, то отношение остаточной изменчивости переменной (y) к исходной дисперсии равно 1:0. Если (x) и (y) жестко связаны, то остаточная изменчивость отсутствует, и отношение дисперсий будет равно 0:0.

Долю дисперсии зависимой переменной (y), объясняемую регрессией ($\sigma_{об}^2$), в общей дисперсии ($\sigma_{общ}^2$) характеризует коэффициент детерминации (R^2):

$$R^2 = \frac{\sigma_{об}^2}{\sigma_{общ}^2}, \quad (5)$$

В качестве меры разброса данных натуральных наблюдений от значений, полученных с помощью уравнения регрессии, рассматривается стандартная ошибка регрессии (SE), которая рассчитывается по формуле:

$$SE = \sqrt{\frac{\sum(y - y_p)^2}{n}} = \frac{\sigma}{\sqrt{n}}, \quad (6)$$

где y – измеренное значение зависимой переменной при определенном x ; y_p – рассчитанное значение по уравнению регрессии для этого же x ; n – число наблюдений; σ – стандартное отклонение случайной величины на основе несмещенной оценки её выборочной дисперсии.

Достоверность найденных зависимостей между измерениями первичной продукции и факторами среды оценивается с помощью статистического уровня значимости (α). α -уровень – пороговый уровень статистической значимости, вероятность ошибочно отклонить нулевую гипотезу. Устанавливается исследователем произвольно (обычно 0,05, 0,01, 0,001). Рассчитанный в ходе статистического теста p -уровень сравнивают с принятым исследователем критическим уровнем значимости (α -уровень). Чем меньше p -уровень, тем больше уверенность в значимости регрессии.

Критерий Фишера-Снедекора (F-тест) используется для определения того, во сколько раз измеренная величина (y) может отличаться от рассчитанных по уравнению регрессии значений (y_p). Для этого выбирают максимальную (σ_{max}^2) и минимальную (σ_{min}^2) оценки дисперсии. Если различие между ними незначимо, то незначимо и различие между остальными дисперсиями (F):

$$F = \frac{\sigma_{max}^2}{\sigma_{min}^2} = \frac{R^2 / (k - 1)}{(1 - R^2) / (n - k)}, \quad (7)$$

где k - количество параметров, оцениваемых в модели.

Если значение F-статистики больше критического значения (критическое значение самой короткой модели равно 0 при $k=1$, $R^2=0$) при данном уровне значимости, то нулевая гипотеза отвергается, что означает статистическую значимость регрессии.

При решении вопроса о качестве подбора регрессионной модели и её достоверности необходимо совместное рассмотрение коэффициента детерминации, стандартной ошибки, F-статистики и p -уровня.

ГЛАВА 3. ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ И ФАКТОРЫ, ЕГО ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ

3.1. Вертикальное распределение

Результаты измерений первичной продукции фитопланктона на разных горизонтах в 2003-2015 гг. представлены в Таблице 16. За период исследований наибольшая интенсивность фотосинтеза ($797 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$) измерена в поверхностном слое в прибрежном районе в октябре 2006 г. Наибольшая величина первичной продукции в период ежемесячных наблюдений *in situ* в 2008-2009 гг. на станции 24 измерена в апреле в поверхностном слое ($738 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$).

Таблица 16 – Статистические показатели вертикального распределения первичной продукции ($\text{мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$) в разных районах российского сектора юго-восточной части Балтийского моря в 2003-2015 гг.

Район		Прибрежный (0-20 м)		Переходный (20-40 м)			Открытое море (>40 м)		
		0-5	5-20	0-5	10-19	20-30	0-5	10-19	20-30
зима	Слой, м								
	n	17	20	26	25	22	22	22	23
	среднее	7	2	7	2	0,3	6	2	0,3
	med	4	1	5	1	0,2	3	2	0,2
	min	1	0,1	0,4	0,01	0	0,4	0,1	0
	max	22	9	31	14	2	21	7	2
весна	n	41	28	46	37	26	22	22	23
	среднее	90	27	82	19	5	6	2	0,3
	med	64	11	43	17	2	3	2	0,2
	min	5	0	5	0,1	0,02	0,4	0,1	0
	max	365	178	763	72	17	21	7	2
лето	n	63	49	48	44	23	47	29	22
	среднее	286	15	281	26	1	231	33	1
	med	258	10	293	19	0,2	173	23	0,1
	min	18	0,1	19,9	0,4	0	8	0,1	0
	max	741	64	685	88	3	694	95	16
осень	n	26	20	25	26	24	23	23	24
	среднее	141	7	69	9	1	72	12	2
	med	33	4	32	4	1	40	9	1
	min	10	0,3	4	0,6	0	10	1	0,1
	max	797	27	306	39	9	345	36	5

n – число измерений, среднее – среднее арифметическое для слоя, med – середина диапазонов и пределы колебаний значений (min – минимальное, max – максимальное).

В вертикальном распределении первичной продукции определяющую роль играет интенсивность освещения различных глубинах, а также гидрологическая структура вод.

В период ежемесячных наблюдений первичной продукции на станции 24 в условиях *in situ* эффект светового угнетения фотосинтеза не проявлялся или не было возможности его зафиксировать. В мае наблюдались примерно одинаковые величины первичной продукции у поверхности и на глубине 5 м (соответственно 51 и 49 $\text{мгС}\cdot\text{м}^{-3}\cdot\text{сут}^{-1}$).

Методика экспозиции проб в проточном инкубаторе на палубе судна с последующей коррекцией измеренных значений с помощью коэффициентов ослабления света морской водой позволяла обнаружить заглубленный максимум первичной продукции при отборе проб с шагом 2-2,5 м, однако таких съемок по объективным причинам было мало. Во время экспедиционной съемки в июне 2010 г. отмечался слабый эффект светового ингибирования. Соотношение между первичной продукцией у поверхности и её максимальной величиной в столбе воды, характеризующее степень угнетения фотосинтеза, составляло 0,90-0,99. В апреле 2015 г., наоборот, отмечалось очень сильное световое угнетение фотосинтеза. При аномально высокой для этого времени года прозрачности воды (7,5-13 м) первичная продукция на 5 м глубине «оптимального» фотосинтеза в 3-6 раз превышала её величину в поверхностном слое (Рисунок 30).

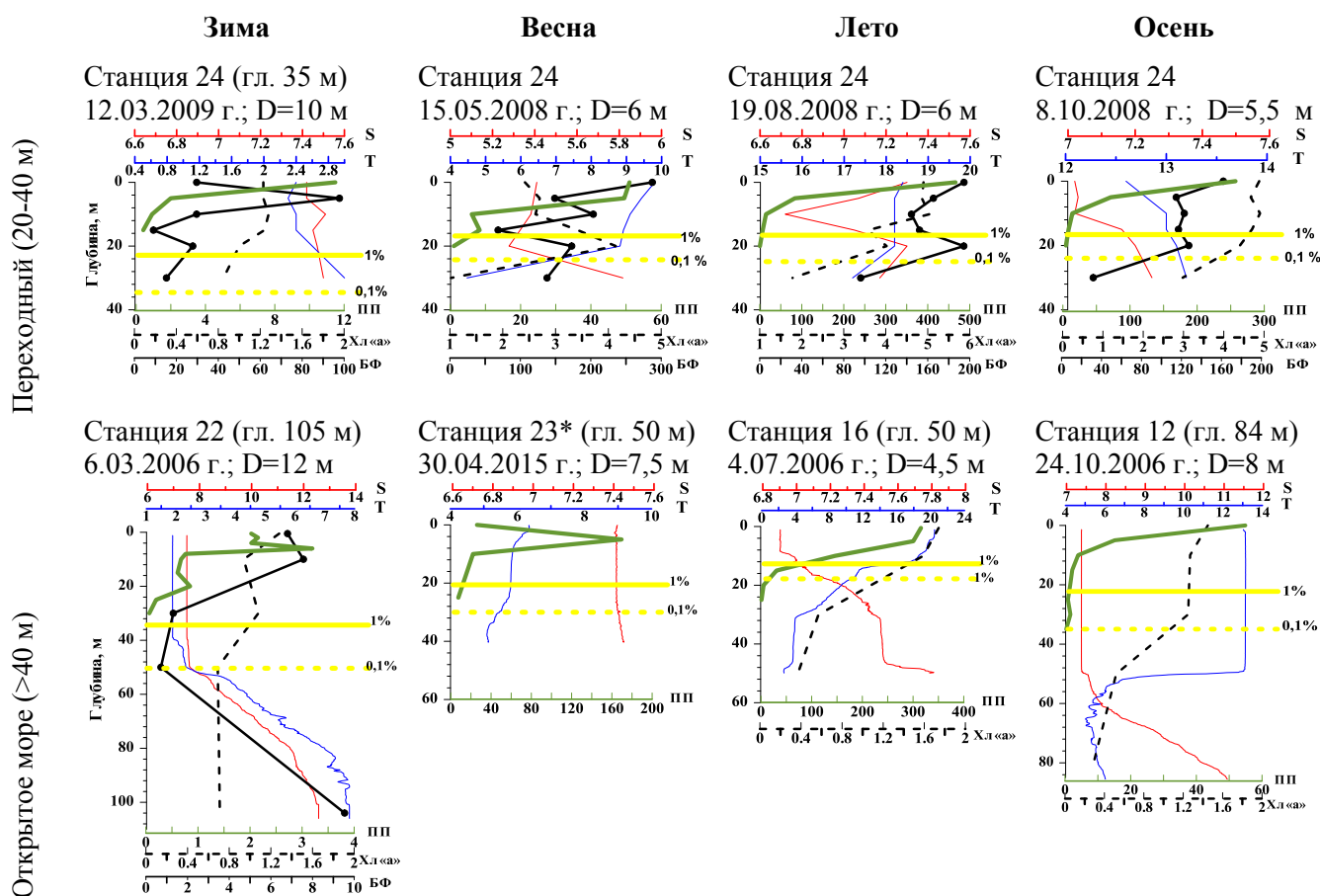


Рисунок 30 – Вертикальное распределение первичной продукции *in situ* (ПП, $\text{мгС}\cdot\text{м}^{-3}\cdot\text{сут}^{-1}$), концентрации хлорофилла «а» (Хл«а», $\text{мг}/\text{м}^3$) и биомассы фитопланктона (БФ, $\text{мгС}/\text{м}^3$) на отдельных станциях в районах с глубинами 20-40 м и >40 м на фоне распределения температуры (Т, °C) и солености (S, psu).

Нахождение критической глубины или компенсационной точки, глубже которой фотосинтез затухает, зависит от времени года, освещенности, мутности вод и других факторов. Как было указано выше (Глава 1.2), эта глубина определяется прямыми измерениями интенсивности фотосинтеза либо косвенно по величине радиации 1%, иногда 0,1%, наблюдаемой на поверхности.

В практике экспедиционных исследований до настоящего времени остается широко распространенным непрямой метод определения толщины фотического слоя, основанный на измерении относительной прозрачности воды (D) диском Секки. Это легкий, недорогой метод, который до сих пор широко используется в морских исследованиях и различных программах экологического мониторинга как показатель, описывающий состояние окружающей среды. Связь между оптическими свойствами вод и данными диска Секки выражается через переходный коэффициент m , величины которого изменяются от 1 до 10, но чаще всего используется коэффициент 3, общий для мутных вод (Holmes, 1970). По сравнению с прямыми измерениями подводной радиации, непрямой метод достаточно груб и приводит к существенным ошибкам в измерениях из-за постоянно изменяющихся условий: состояния поверхности моря, высоты солнца над горизонтом, человеческого фактора и другим. Несмотря на все недостатки, в отечественных, да и в зарубежных исследованиях, в т.ч. в Балтийском море, прямые измерения радиации в диапазоне ФАР выполняются реже, чем измерения относительной прозрачности вод диском Секки, не говоря уже о громоздких и трудоемких измерениях интенсивности фотосинтеза в водной толще *in situ*.

На станции 24 нижняя граница фотического слоя, определенная наиболее точным способом (путем измерений первичной продукции *in situ*), в течение всего периода наблюдений 2008-2009 гг. лежала между горизонтами 15 и 20 м. Наименьших глубин фотический слой достигал во время максимумов первичной продукции и зимой. В трех точках наблюдений первичной продукции *in situ*, расположенных в открытом море (район с глубинами >40 м), измерения были проведены во все сезоны, кроме весеннего. В июле и октябре стандартный горизонт 25 м оставался последним, на котором световая ассимиляция углекислоты превышала значения, полученные в темных склянках, в марте – горизонт 20 м. В прибрежном районе, в котором единственное измерение было выполнено в начале октября 2007 г., фотический слой упирался в дно (глубина точки наблюдений 19 м).

В период наблюдений на станции 24 зимние месяцы, январь и февраль, характеризовались наихудшими за период наблюдений «световыми» условиями для фотосинтеза (осредненная за день радиация в диапазоне ФАР составляла $20 \pm 1,5$ кал·см⁻²·день⁻¹) и наименьшими величинами первичной продукции фитопланктона. Нижней границе фотического слоя, приблизительно расположенной на стандартной глубине 15 м, соответствовал уровень подповерхностной

облученности $2,20 \pm 0,06 \text{ кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{день}^{-1}$ или $10,9 \pm 0,88\%$ от величины радиации в диапазоне ФАР, пришедшей к поверхности моря в течение дня.

В конце гидрологической зимы, которая в исследуемом районе приходится на первую половину марта, инсоляция возрастала на порядок (до $517 \text{ кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{день}^{-1}$). Увеличение интенсивности света, которая увеличивает объем пригодного для фотосинтеза слоя воды, скорее всего, является спусковым фактором для активизации весеннего «цветения» фитопланктона. При данном уровне облучения величина радиации в диапазоне ФАР, составляющая $0,64\%$ от наблюдаемой на поверхности, на станции 24 достигала глубины 30 м. Однако суточная критическая глубина находилась выше принятых «световых» границ фотического слоя на глубине 20 м ($3,8\%$ радиации в диапазоне ФАР, пришедшей к поверхности моря; Рисунок 31). Эта глубина совпадала с нижней границей слоя, который, начиная с февраля, вовлечен в конвективное перемешивание при максимальной плотности воды ($2,4-2,5^\circ\text{C}$). Таким образом, в начале марта создавались особые условия, когда, несмотря на увеличение облученности и проникновения света на относительно большие глубины вследствие высокой прозрачности воды, фотосинтез отмечался только в верхнем слое, вовлеченном в конвективное перемешивание. Из литературы известно и подтверждается наблюдениями, проведенными в последние годы в исследуемом районе, что в конце холодных зим в условиях возникающего при температуре максимальной плотности конвективного перемешивания («*the spring overturn*») преимущественно развиваются мелкоклеточные диатомовые до тех пор, пока верхний слой не стабилизируется (Wasmund et al., 1998).

Согласно выполненным вычислениям оптических глубин в периоды бурных «цветений» фитопланктона в апреле и июле фотосинтез фиксируется на глубинах с минимальным уровнем облученности, всего $0,02 \pm 0,01\%$ солнечной радиации в диапазоне ФАР ($623 \pm 766 \text{ кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{день}^{-1}$). При очень высоких скоростях ассимиляции и при отсутствии плотностных градиентов (в июле термоклин лежал значительно глубже зоны фотосинтеза, а в апреле характеризовался либо очень слабыми градиентами (2009 г.), либо отсутствовал (2008 г.)) живые клетки фитопланктона в процессе перемешивания могут опускаться на глубины с минимальными количествами света.

В период ежемесячных наблюдений низкие значения относительной прозрачности отмечались чаще, чем высокие. В отличие от толщины фотического слоя, которая на станции 24 изменялась незначительно (в 1,3 раза), прозрачность воды отличалась большей вариабельностью (в 4 раза). Согласно собственным многолетним наблюдениям в 2003-2015 гг. экстремальные значения прозрачности вод в российском секторе юго-восточной части Балтийского моря достигают 2 и 13 м, т.е. различаются почти в 7 раз (Таблица 17; Приложения 1, 2). Очевидно, что в наиболее прозрачных водах открытых морских районов свет достигает

больших глубин, чем в более мутных прибрежных водах. В прибрежных районах в течение всего года, а также в период биологического лета во всех трех выделенных подрайонах, наблюдается минимальная амплитуда прозрачности воды и уровня подповерхностной облученности. Максимальные колебания относительной прозрачности воды характерны для весеннего периода и переходного района с глубинами 20-40 м. Вследствие относительно небольшой изменчивости толщины фотического слоя в течение года корреляционная взаимосвязь с относительной прозрачностью воды не выявлена ($R^2=0,1$).

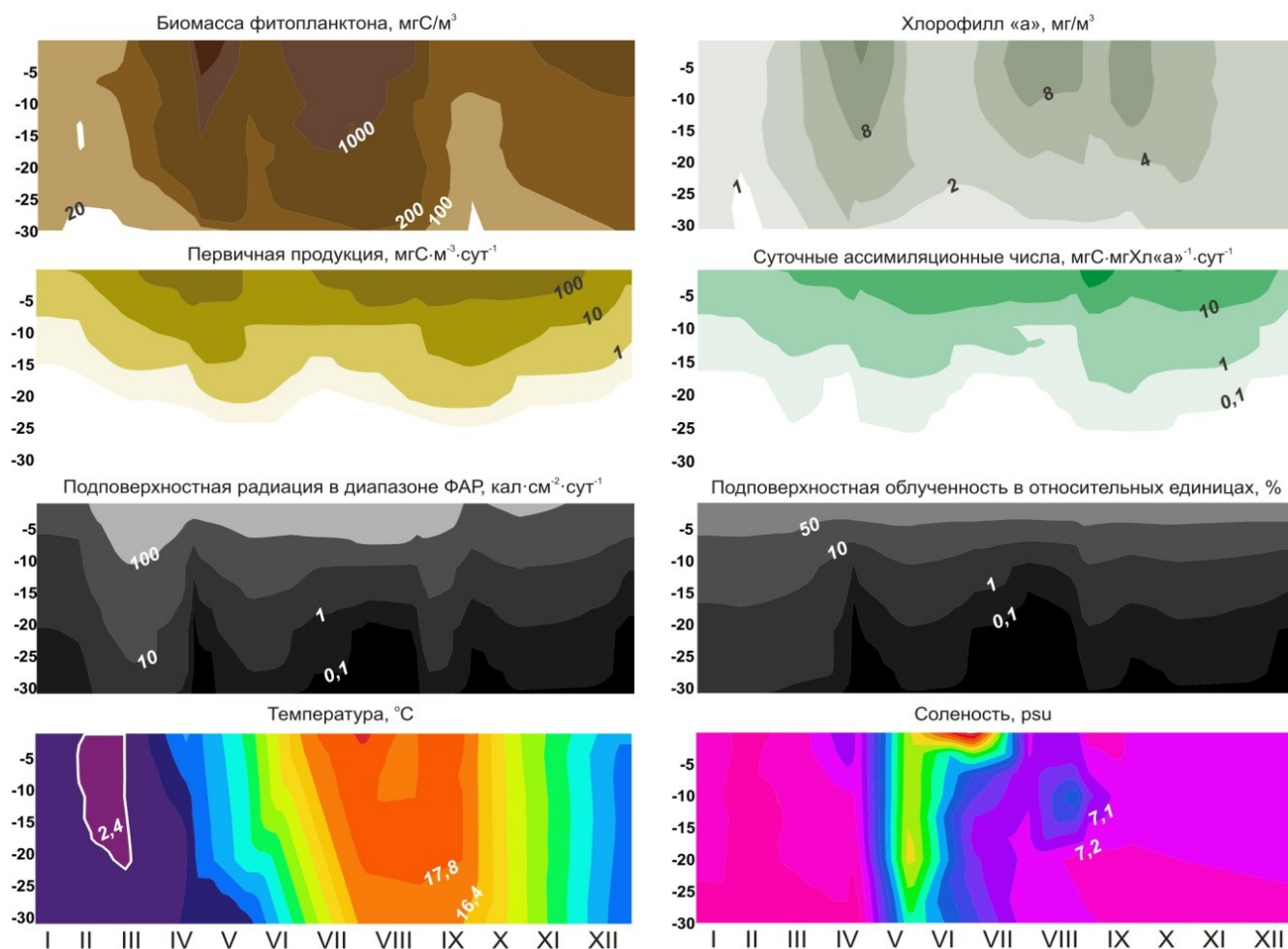


Рисунок 31 – Сезонная динамика продукции, биомассы фитопланктона, концентрации хлорофилла «а» и САЧ на фоне распределения температуры, солености, относительных и абсолютных величин подводной облученности в диапазоне ФАР в течение года на станции 24.

Вычисленные по результатам наших наблюдений m -коэффициенты изменялись в 4 раза. Это значит, что использование фиксированных соотношений приводит к переоценке смоделированных значений фотического слоя в относительно прозрачных водах, и недооценке их относительно мутных водах. Зимой во время продолжительного минимума первичной продукции соотношение между толщиной фотического слоя по данным измерений *in situ* и

прозрачностью воды составляло 1,5-2,1. Наоборот, во время весеннего и летнего «цветений» фитопланктона в апреле и июле величины m -коэффициента были равны 5,7-6. По этим крайним значениям в ряду наблюдений хорошо видно, что применение наиболее часто встречающегося в литературе фиксированного коэффициента 3 для вычисления толщины фотического слоя приводит к занижению оценки толщины фотического слоя в летний период и существенному увеличению его толщины зимой (Рисунок 32).

Таблица 17 – Среднесезонные относительная прозрачность воды и глубины, соответствующие разному уровню подповерхностной облученности в диапазоне ФАР

Район	Относительная прозрачность (D, м)				Облученность		«Световые» глубины, (м)				
		зима	весна	лето	осень	%	$\frac{\text{кал}}{\text{см}^2 \cdot \text{день}}^1$	зима	весна	лето	осень
						100					
0-20 м	n	13	29	50	27			56±37	331±173	399±498	66±45
	среднее	4,3	4,4	3,5	3,5	50		1,9	2	1,5	1,6
	σ	1,3	1,3	0,9	1,6	10		5,6	5,9	4,4	4,8
	min	2,5	2,5	2	1,5	1		11,3	11,8	8,9	9,6
	max	7	7,5	5,5	8	0,1		18,8	17,7	13,3	16
20-40 м	n	15	19	31	19						
	среднее	9,1	6,9	3,9	6,0	50		3,9	3	1,8	2,9
	σ	2,1	0,8	0,4	1,7	10		11,5	9	5,2	8,5
	min	4	2,5	2,5	3	1		22,9	17,9	10,5	17,1
	max	12	13	6	11	0,1		38,3	26,9	15,7	28,5
>40 м	n	12	17	37	17						
	среднее	11,2	7,9	4	7,6	50		5	3,7	1,8	3,5
	σ	1,5	1,5	0,4	1,0	10		14,8	10,9	5,4	10,4
	min	8	4	2	5,5	1		29,6	21,8	10,8	20,9
	max	14	12	5	10	0,1		49,3	38,1	17,6	39,9

n – число измерений, среднее – среднее арифметическое, σ - стандартное отклонение, min – минимальное значение, max – максимальная величина.

Для определения толщины фотического слоя в российском секторе Гданьского бассейна Балтийского моря мы предлагаем использовать статистически значимое региональное регрессионное уравнение, полученное на основании измерений первичной продукции *in situ*:

$$m=6,76(\pm 0,39)-0,49(\pm 0,06) \cdot D, \quad (8)$$

$$R^2=0,83; n=16; SE=0,65; F=67; p=1 \cdot 10^{-6}$$

где m – коэффициент для вычисления толщины фотического слоя, D – глубина видимости диска Секки, м.

Наши результаты хорошо согласуются с литературными данными, в которых было показано, что m -коэффициент является линейной или степенной функцией изменений значений

относительной прозрачности воды (Luhtala, Tolvanen, 2013). Преобразования значений относительной прозрачности воды в толщину фотического слоя на основе усредненных коэффициентов, в т.ч. масштабируемых, приводят к переоценке смоделированных значений фотического слоя в относительно прозрачных водах, и недооценке их относительно мутных водах. Применение регрессионных соотношений позволяет учитывать существенную пространственно-временную изменчивость толщины фотического слоя и хорошую подгонку модели ко всему диапазону данных.

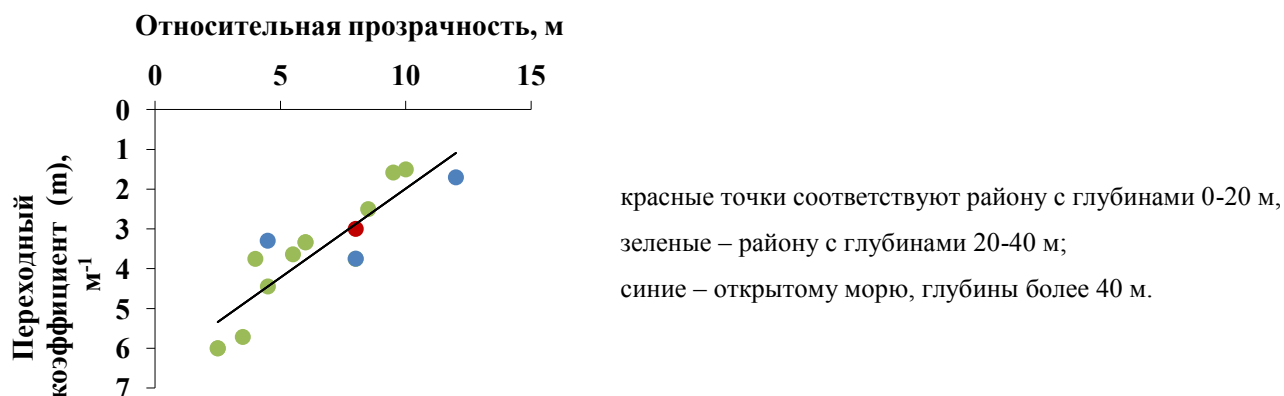


Рисунок 32 – Взаимосвязь между глубиной видимости диска Секки и коэффициентом для вычисления толщины фотического слоя (м) по данным измерений первичной продукции *in situ* на разных участках акватории (Кудрявцева, Сивков, 2016)

Лухтала и Толванен (Luhtala, Tolvanen, 2013) сравнивали результаты определений толщины фотического слоя диском Секки с данными измерений глубин проникновения абсолютных величин радиации в диапазоне ФАР оптическими датчиками. Однако толщина фотического слоя зависит не только от энергетических характеристик светового поля в водной толще, но и от гидрологической структуры вод и стадии сезонной сукцессии фитопланктона. Использование предложенного регионального регрессионного алгоритма позволяет подбирать переходный коэффициент для определения толщины фотического слоя по данным измерений прозрачности вод диском Секки для любых месяцев и участков акватории российского сектора Гданьского бассейна Балтийского моря с учетом этих факторов, поскольку данный алгоритм получен на основе измерений скорости фотосинтеза *in situ*.

На станции 24 в течение 2008-2009 гг. в верхнем пятиметровом слое создавалось 52-90% (71±12%) интегральной первичной продукции, а верхний десятиметровый слой заключал в себе 75-95% (89±6%) суммарной продукции фотосинтеза. Некоторые исследователи, получившие подобные результаты в Южной и Центральной части Балтийского моря, заключили, что

толщина фотического слоя не влияет на величину интегральной первичной продукции (Охоцкий и др., 1987).

Принято, что появление температурной стратификации весной с усилением прогрева воды способствует задержанию клеток фитопланктона в освещенной зоне (Sverdrup, 1953). Фитопланктон быстро достигает уровня «цветения», если освещенный слой имеет большую глубину, чем перемешанный. В апреле 2009 г. интенсивное весеннее «цветение» фитопланктона отмечалось на фоне стратификации в соответствии с концепцией «критической глубины» Свердрупа (Рисунок 33). В середине марта 2008 г. после мягкой зимы в районах с глубинами до 40 м было зафиксировано весеннее «цветение» фитопланктона за счет массового развития мелкоклеточных видов диатомовых (Семенова, 2012). Оно наблюдалось до появления стратификации или установления относительно слабого температурного градиента. Температура имела высокую однородность и принимала достаточно высокие значения 4,2-4,3 °С (Отчет..., 2008). Подобные случаи отмечались и ранее в Южной Балтике и в Борнхольмском бассейне, в частности, а также в других районах Мирового океана. Спусковые факторы, вызывающие начало весеннего «цветения» фитопланктона, продолжают активно обсуждаться научным сообществом (Kaiser, Schulz, 1978; Von Bodungen et al., 1981; Cole et al., 1992; Smetacek, Passow, 1990; Townsend et al., 1994; Wasmund et al., 1998; Van Beusekom et al., 2009; Behrenfeld, 2010).

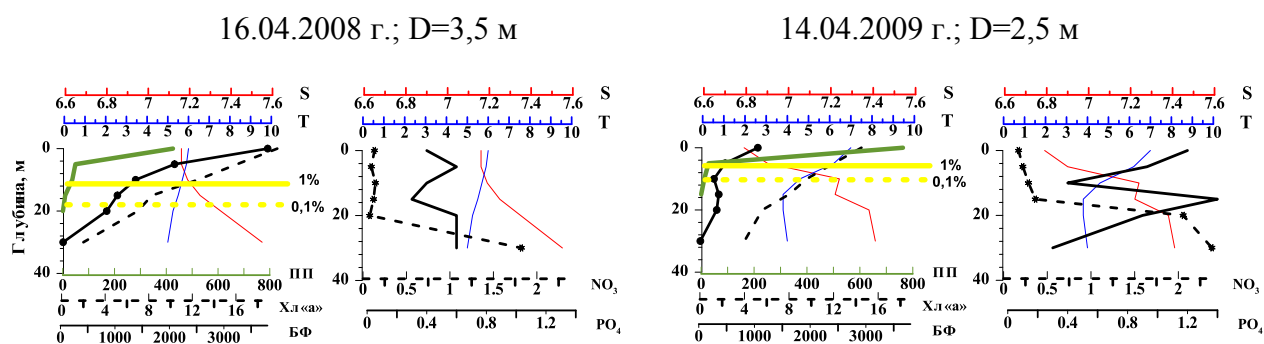


Рисунок 33 – Вертикальное распределение первичной продукции (ПП, $\text{мгС}\cdot\text{м}^{-3}\cdot\text{сут}^{-1}$), биомассы фитопланктона (БФ, $\text{мгС}/\text{м}^3$) и концентрации хлорофилла «а» (Хл«а», $\text{мг}/\text{м}^3$) на фоне распределения температуры (Т, °С), солёности (S psu), концентраций нитратов (NO_3 , $\text{мкг-ат}/\text{л}$) и фосфатов (PO_4 , $\text{мкг-ат}/\text{л}$) на станции 24

В период ежемесячных измерений первичной продукции на станции 24 основная часть хлорофилла «а» и биомассы фитопланктона накапливалась в пределах верхнего перемешанного слоя и их профили, в общем, совпадали. Во время пиков «цветений» фитопланктона максимум концентрации хлорофилла «а» отмечался в поверхностном слое (до

16-19,8 мг/м³). В остальные месяцы он был несколько размыт или заглублен до глубин 5-10 м. В отличие от концентраций хлорофилла «а», максимум биомассы фитопланктона, как правило, отмечался у поверхности (до 3804 мгС/м³ в апреле). Исключение составили конец зимы, когда небольшое увеличение биомассы фитопланктона наблюдалось на глубинах 5-10 м в ядре наиболее холодных вод, и май, когда максимумы биомассы фитопланктона и концентраций хлорофилла «а» отмечались на 20 м глубине залегания термоклина и были связаны с опусканием отмирающих после весеннего «цветения» клеток фитопланктона. Таким образом, в период весенне-летнего минимума развития фитопланктона гидрологическая структура вод, возможно, способствовала менее заметному снижению первичной продукции в столбе воды.

В соответствии с вертикальным распределением первичной продукции, концентрации хлорофилла «а» и биомассы фитопланктона наибольшие величины удельной скорости первичной продукции относительно биомассы фитопланктона (0,01-2,4 сут⁻¹) и суточных ассимиляционных чисел (0,3-95 мгС·мгХл⁻¹·сут⁻¹) на станции 24 отмечались в верхнем пятиметровом слое «оптимального» фотосинтеза. Ассимиляционные числа в Гданьском заливе изменяются от 1,7 до 8,22 мгС·мгХл⁻¹·ч⁻¹, при этом наибольшие их величины были измерены в июле, а наименьшие в мае и феврале (Renk et al., 2000).

Появление сезонного термоклина в Балтийском море помимо замедления удаления клеток из освещенной зоны препятствует вертикальному обмену и поступлению биогенных элементов в фотический слой. В российском секторе Гданьского бассейна в зимний период концентрации биогенных элементов достаточно равномерно распределены в верхнем тридцатиметровом слое (Рисунок 34). В придонном слое в прибрежном районе (глубины 0-20 м) сосредоточены существенные запасы нитратов, ушедших из фотической зоны по окончании активной вегетации фитопланктона или поступивших с терригенным стоком.

Весной в исследуемом районе фосфаты более активно потребляются у побережья по сравнению с более глубокими районами вследствие более высоких концентраций нитратов в этом районе. Летом средние концентрации фосфатов снижаются во всем исследуемом районе вследствие интенсивной фиксации атмосферного азота синезелеными водорослями. Летом и осенью в открытом море (глубины >40 м) и подрайоне, периодически находящимся под его влиянием (глубины 20-40 м), можно заметить небольшое увеличение концентрации фосфатов в верхнем слое «оптимального» фотосинтеза, возможно, вследствие недоиспользования их фитопланктоном.

Характер вертикального распределения биогенных элементов в российском секторе Гданьского бассейна с наибольшим разрешением был изучен на станции 24. В апреле - августе отмечалось равномерное распределение концентраций нитратов в фотическом слое (Рисунок 35). Резкие изменения концентраций нитратов во второй половине августа были связаны с

интрузией пресных вод на глубинах 10-15 м. Неравномерное распределение фосфатов по профилю, по-видимому, в большей степени определяется интенсивностью минерализации органического вещества вследствие экскреции зоопланктона и бактериальной деструкции. Концентрации фосфатов в верхнем десятиметровом слое на станции 24 всегда были выше, чем в нижележащих горизонтах, за исключением максимумов первичной продукции в апреле 2009 г. и июле.

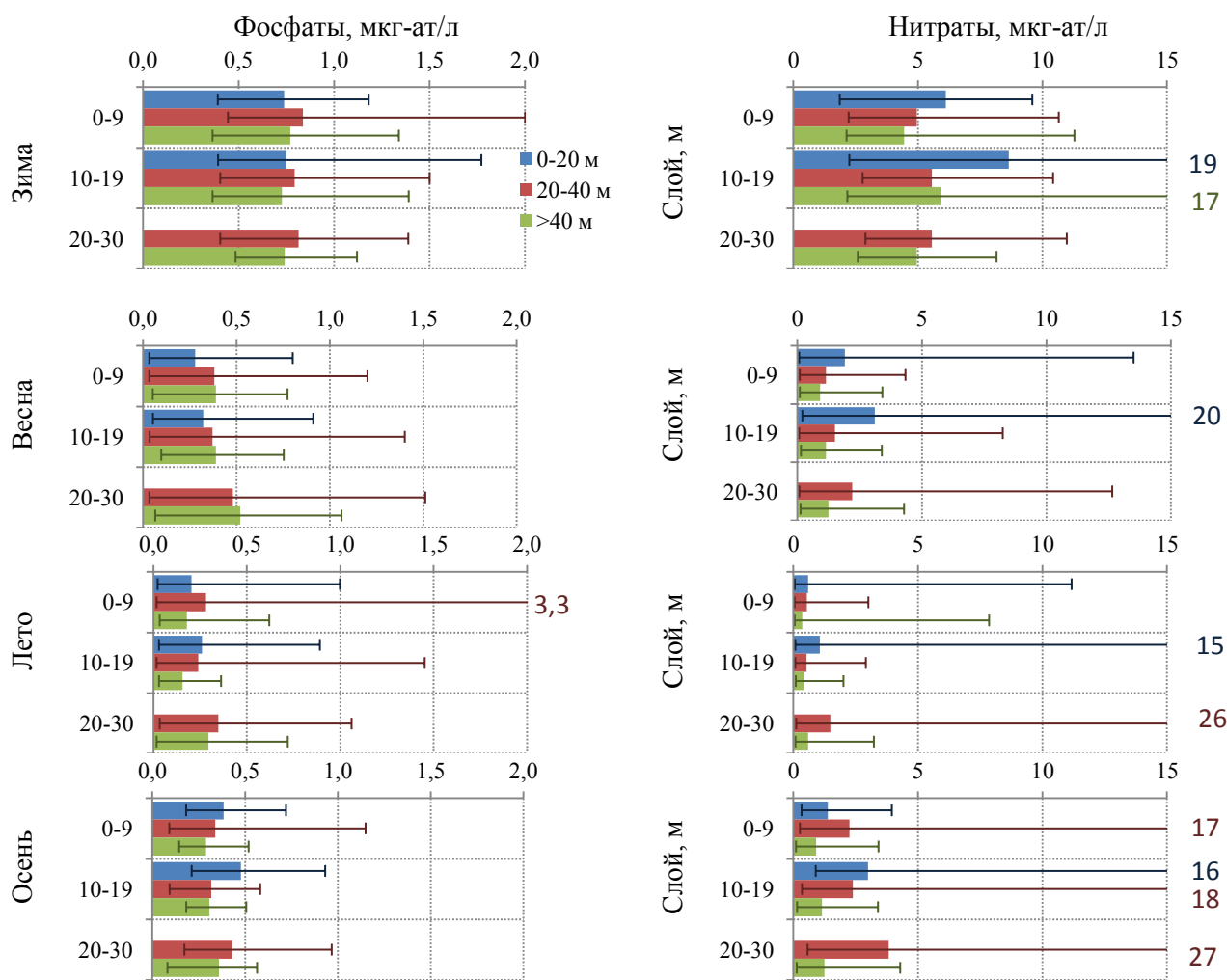


Рисунок 34 – Среднесезонное вертикальное распределение нитратов и фосфатов в разных районах изучаемой акватории

В российском секторе Гданьского бассейна Балтийского моря, как и во всех водных экосистемах, свет является важнейшим фактором, определяющим характер вертикального распределения первичной продукции. Сезонный термоклин, с одной стороны, замедляет удаление клеток фитопланктона из освещенной зоны и способствует повышению первичной продукции фитопланктона. С другой стороны, препятствует вертикальному обмену и

поступлению биогенов в фотический слой из более глубоких слоев, что приводит к временному спаду скорости фотосинтеза в конце весны - начале лета.

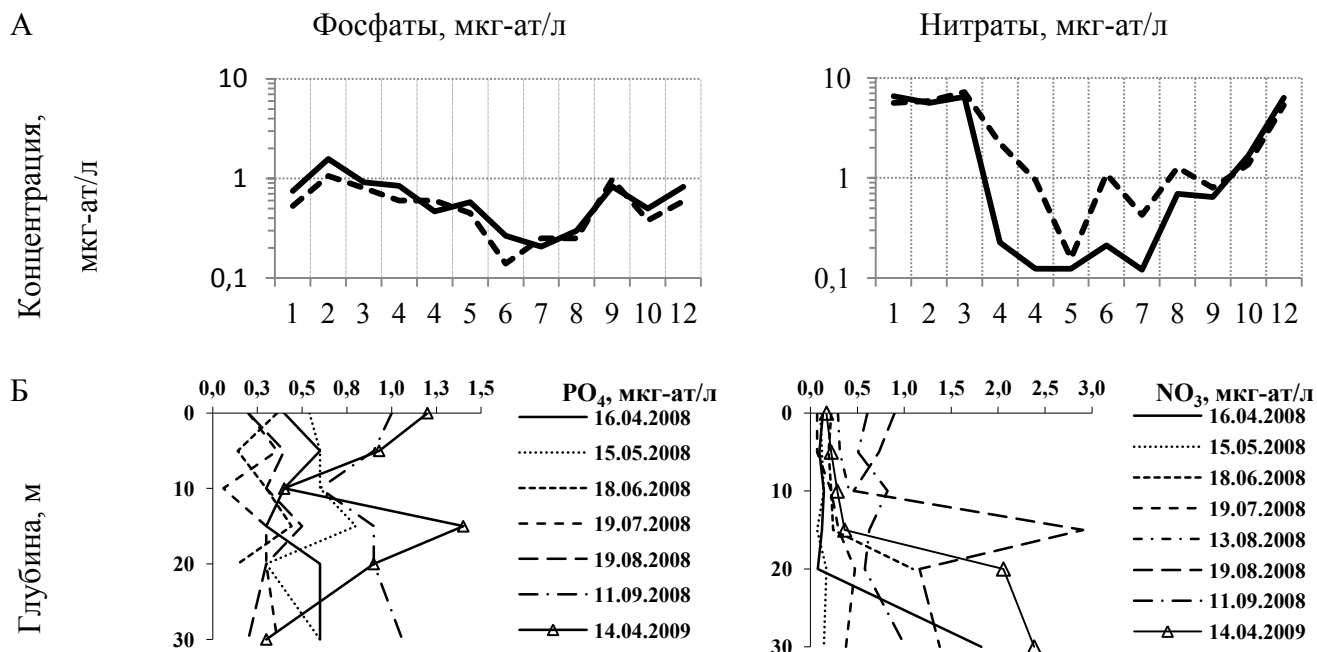


Рисунок 35 – А. Динамика концентраций нитратов и фосфатов в слое 0-10 м (сплошная линия) и в слое 20-30 м (пунктирная линия). Б. Совокупность их вертикальных профилей с апреля по сентябрь.

Выводы:

1. В российском секторе Гданьского бассейна Балтийского моря слой «оптимального» фотосинтеза лежит в диапазоне глубин 0-5 м. Как и в других районах Мирового океана, эффект «светового» угнетения фотосинтеза слабо проявляется в мутных водах и ярко выражен при высокой прозрачности воды.

2. В верхнем десятиметровом в течение года слое создается 75-95% ($89 \pm 6\%$) интегральной первичной продукции.

3. Численное соотношение между толщиной фотического слоя и глубиной видимости диска Секки снижается с увеличением прозрачности воды и, наоборот, увеличивается со снижением прозрачности воды. Толщина фотического слоя может быть определена с использованием уравнения линейной регрессии, выведенным на основании измерений первичной продукции *in situ*.

4. Характер вертикального распределения концентраций биогенных элементов свидетельствует о более интенсивном использовании фитопланктоном нитратов по сравнению с фосфатами.

3.2. Горизонтальное распределение

Пространственное распределение первичной продукции в *зимний период* изучалось в первой декаде марта 2004-2007 гг. Динамически активная прибрежная зона российского сектора Гданьского бассейна характеризуется относительно повышенной мутностью вод, которая сокращает зону, пригодную для развития фитопланктона. Наиболее существенные пространственные различия оптических свойств вод отмечаются в зимний период, когда у побережья относительная прозрачность воды составляет $4,3 \pm 1,3$ м, а в открытых морских районах она достигает $11,2 \pm 1,5$ м (Приложение 1).

Одной из характерных черт горизонтальных распределений температуры и солености в конце зимы является примыкание к берегу холодных ($0,87 \pm 0,76$ °С) и относительно пресных ($7,20 \pm 0,24$ psu) вод, на границе которых формируется фронтальный раздел с более теплыми ($2,22 \pm 0,79$) и солеными ($7,38 \pm 0,12$ psu) водами открытой части моря (Морозов и др., 2007). Наибольшее распространение относительно холодных пресных вод наблюдается у побережья Куршской косы, а также у северного побережья Самбийского п-ва, вблизи точеных источников их поступления (Рисунок 36). Это видно как из среднеголетнего распределения солености вод в период наблюдений, так и из данных, полученных в отдельные годы (Отчет..., 2007, 2008).

Низкий уровень первичной продукции зимой обусловлен слабой освещенностью, низкими температурами и нестабильностью вод. Между выделенными группами станций не отмечается ярко выраженных различий в величинах первичной продукции фитопланктона, осредненных в верхнем десятиметровом слое и в столбе воды (Таблицы 18, 19).

В водах, примыкающих к северному побережью Самбийского п-ва и к району м.Таран зимой отмечаются повышенные концентрации хлорофилла «а» ($3,3 \pm 2,2$ мг/м³) и биомассы фитопланктона (238 ± 337 мг/м³) (Александров, Кудрявцева, 2012; Семенова, 2012). Скопления клеток фитопланктона, как правило, отмечаются в придонном слое. Однако, как следствие относительно сильного воздействия ограничивающих факторов, скорость фотосинтеза ($0,04 \pm 0,06$ сут⁻¹ и $0,69 \pm 0,33$ мгС·мгХл⁻¹·сут⁻¹) и первичная продукция ($4,6 \pm 4,3$ мгС·м⁻³·сут⁻¹) у побережья ниже, чем в водах открытого моря. Наибольшие абсолютные ($4,9 \pm 6,3$ мгС·м⁻³·сут⁻¹) и удельные величины продукции фитопланктона относительно биомассы фитопланктона ($0,46 \pm 0,54$ сут⁻¹) и суточные ассимиляционные числа ($2,1 \pm 2,3$ мгС·мгХл⁻¹·сут⁻¹) в конце зимы отмечаются в северо-восточной части исследуемой акватории в районе северо-восточного склона п. Рыбачий и Самбийско-Куршской возвышенности. Здесь с улучшением оптических условий фотосинтеза ($7,8 \pm 2,2$ м), увеличением температуры воды ($1,25 \pm 0,78$ °С), а также вследствие турбулентного перемешивания в тени подводного поднятия, обусловленного

интенсификацией течений за счет перепада высот, создаются наиболее благоприятные условия для развития диатомовых водорослей, доминирующих в составе балтийского фитопланктона в конце зимы.

Таблица 18 – Средняя в верхнем десятиметровом слое первичная продукция в разные сезоны, $\text{мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$

	Год	Станции 0-20 м				Станции 20-40 м				Станции >40 м			
		n	среднее	min	max	n	среднее	min	max	n	среднее	min	max
зима	2004	5	3	0,8	4	9	6	0,5	23	7	5	1	12
	2005	4	1	0,4	1,3	3	1	0,7	1,4	5	1	0,5	1,3
	2006	4	4	2	9	3	0,3	0,2	0,4	5	1	0,3	1,5
	2007	4	11	9	15	3	7	5	8	5	7	4	11
	2009					3	7	4	17				
	Среднее med	17	4,3±4,5 3,0			21	4,8±6,0 6,0			22	3,7±3,7 3,7		
весна	2003	1	82			5	57	28	80	3	157	112	188
	2004	5	28	6	71	8	26	13	41	6	33	14	58
	2005	5	62	14	196	3	62	36	88	5	58	18	132
	2008	4	80	39	159	6	57	13	142	6	14	3	21
	2009	6	52	17	83	2	162	53	271				
	2015	10	72	10	196	4	91	19	249	1	97		
	Среднее med	31	70±57 55			28	64±69 36			21	54±53 34		
лето	2003	4	262	137	379	4	252	175	351	4	179	95	278
	2005	4	141	86	200	3	120	77	174	5	98	51	209
	2006	4	107	67	196	3	67	21	121	5	94	46	152
	2007	4	166	137	222	7	206	180	226	7	158	107	313
	2008	4	164	97	202	8	141	51	241	5	166	85	193
	2009	17	148	35	256	6	135	10	283	4	137	77	221
	2010	6	133	86	177	6	87	56	164	10	165	8	506
	2011	6	192	95	278	5	170	80	222	6	174	124	244
	2013	6	304	255	356	5	226	149	294	5	164	98	244
	Среднее med	55	177±88 180			47	159±79 166			51	151±88 136		
осень	2004	6	10	6	17	4	18	8	37	4	15	11	18
	2005	4	121	76	200	3	91	26	161	5	79	27	188
	2006	4	297	152	415	3	90	76	102	3	87	71	99
	2007	4	18	10	37	4	17	13	20	5	19	10	25
	2008	5	26	19	37	4	38	11	103	3	17	15	19
	2009	7	92	10	131	2	16	11	20				
	2011					2	37	30	43	2	50	47	53
	Среднее med	30	86±106 37			22	43±39 22			22	44±42 23		

*среднее – среднее арифметическое, min – минимальное значение, max – максимальное значение, med – медиана.

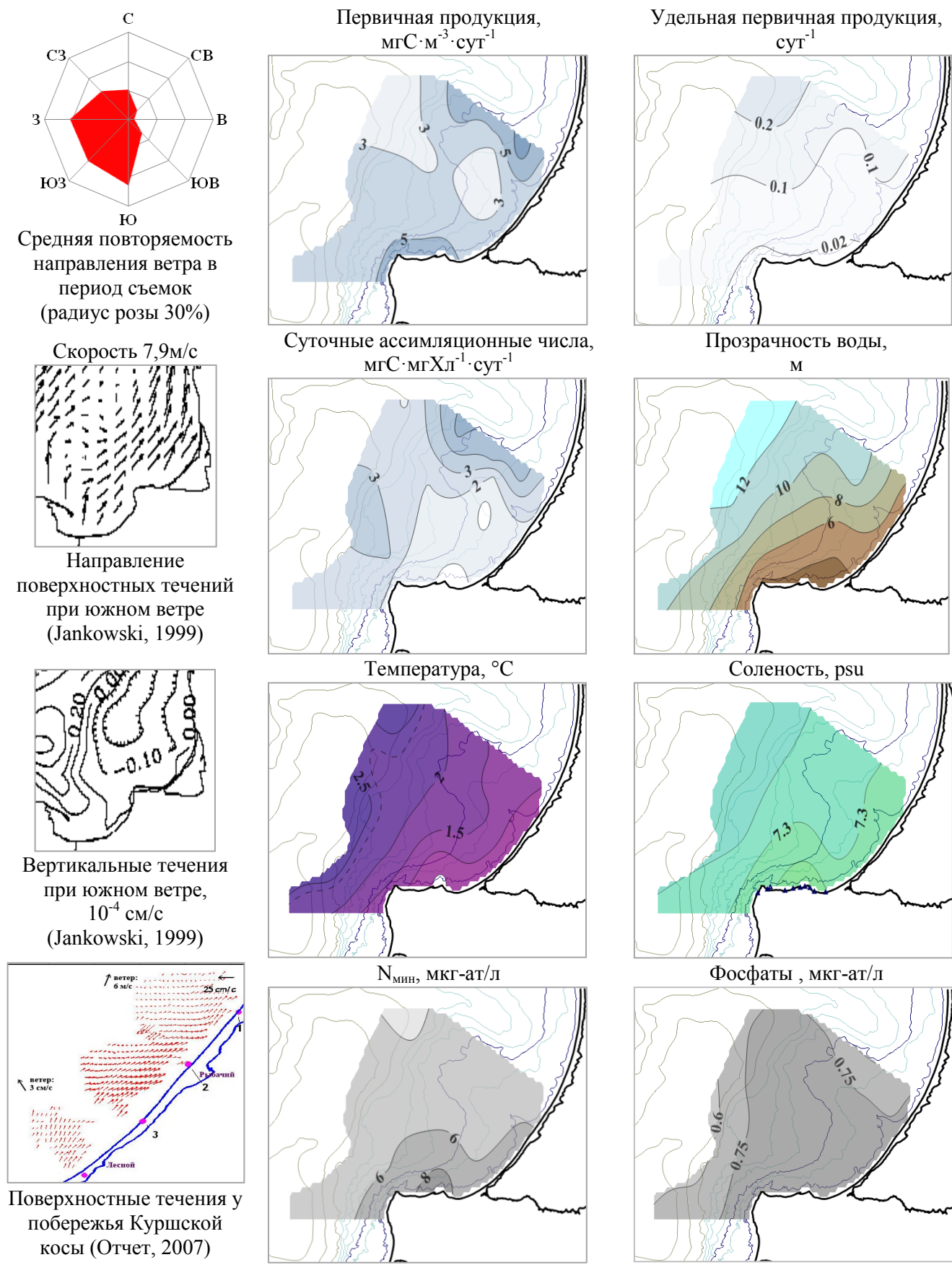


Рисунок 36 – Первичная продукция в верхнем десятиметровом слое зимой на фоне распределения прозрачности, температуры, солености, концентраций азота и фосфора, роза ветров в период наблюдений, результаты моделирования течений при преобладающем направлении ветра и течения вблизи Куршской косы по данным системы CODAR.

Таблица 19 – Первичная продукция в столбе воды в разные сезоны, $\text{мгС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$

	Год	Станции 0-20 м				Станции 20-40 м				Станции >40 м			
		n	среднее	min	max	n	среднее	min	max	n	среднее	min	max
зима	2004	5	27	7	42	9	80	6	321	7	84	26	207
	2005	4	8	4	11	3	15	12	20	5	13	8	17
	2006	4	47	29	86	3	4	2	6	5	16	8	27
	2007	4	115	74	185	3	98	74	127	5	99	73	135
	2009					3	52	45	64				
	Среднее med	17	48±48 35			21	58±70 45			22	57±52 34		
весна	2003	1	823			5	680	291	1005	3	1548	1133	1885
	2004	5	427	60	1346	8	398	169	644	6	427	218	604
	2005	5	1558	138	2923	3	846	418	1137	5	810	267	1937
	2008	4	767	452	1435	6	686	167	1423	6	242	65	365
	2009	5	522	236	829	3	1499	213	2311				
	2015	10	541	76	1314	4	1073	272	2573	1	1190		
	Среднее med	30	721±595 502			29	715±601 587			21	662±564 411		
лето	2003	4	1975	1366	2778	4	2176	1538	2633	4	1485	975	2082
	2005	4	1112	584	1232	3	1155	531	1755	5	1003	515	2144
	2006	4	1156	750	2304	3	756	211	1401	5	1001	491	1584
	2007	4	1370	975	1577	7	1759	1301	2378	7	1454	1161	2255
	2008	4	1311	877	1577	8	1410	523	2415	5	1657	764	2012
	2009	17	1154	464	2252	6	1175	102	2283	4	1299	569	2238
	2010	6	588	379	934	6	681	418	1240	10	1203	116	2962
	2011	6	1794	756	2739	5	1897	1034	2667	6	1694	1494	2435
	2013	6	2380	1788	2970	5	2203	1495	2843	5	1730	1501	2464
	Среднее med	55	1380±706 1359			47	1469±717 1538			51	1392±639 1303		
осень	2004	6	120	77	190	4	145	54	448	4	194	146	261
	2005	4	1146	682	1804	3	963	264	1683	5	981	412	1996
	2006	4	2714	1522	3735	3	1114	805	1308	3	1060	801	1205
	2007	4	189	114	364	4	213	172	245	5	227	130	270
	2008	5	164	135	224	4	428	135	1101	3	325	284	404
	2009	7	616	104	1254	2	233	160	307				
	2011					2	329	269	389	2	678	618	738
	Среднее med	30	731±957 295			22	437±457 245			22	547±459 348		

Можно заключить, что большая часть акватории в районе Самбийско-Куршской возвышенности в зимний период по условиям среды является одним из самых неблагоприятных для фотосинтеза районов Гданьского бассейна. Вдобавок к слабой суточной облученности частое штормовое возбуждение, которые в фазу максимально развития может достигать глубин 28-30 м, приводит к увеличению концентрации взвеси в береговой зоне (Логинов, 1963; Бабаков, 2003). Полностью перемешанный от поверхности до дна слой воды на сравнительно небольших глубинах выхолаживается сильнее, чем на больших глубинах, поскольку на

больших глубинах при перемешивании с более глубокими слоями воды, где температура воды выше поверхностной температуры, верхний однородный слой получает приток тепла снизу (Морозов и др., 2007). Приток тепла с глубины и снижение мутности воды обуславливают относительное увеличение скорости первичной продукции фитопланктона в мористой части акватории. Относительное увеличение первичной продукции в открытых морских районах по сравнению с прибрежными в зимний период характерно и для других морей, например, Черного моря (Демидов, 2001).

В зимний период, когда биологическое потребление биогенов низкое, максимальные концентрации азота ($8,26 \pm 2,92$ мкг-ат/л) и фосфора ($0,88 \pm 0,16$ мкг-ат/л) отмечаются в наименее соленых водах, примыкающих к достаточно плотно населенному северному побережью Самбийского п-ва. По сравнению с азотом фосфаты распределены равномернее, что, по-видимому, свидетельствует о преобладании процессов осенне-зимнего перемешивания и деструкции синтезированного летом органического вещества в пополнении их запасов в исследуемом районе. Поступление биогенных элементов с побережья Самбийского п-ва прослеживается и в другие сезоны. В частности, весной, когда первичная продукция лимитируется нитратами, а зоопланктон, обеспечивающий регенерацию биогенных элементов, еще не достигает максимума своего развития, в Куликовской бухте у м.Гвардейский, где находится коллектор сточных вод, отмечается локальный максимум концентраций фосфатов (Рисунок 37). Можно утверждать, что северное побережье Самбийского п-ва является главным источником биогенных элементов для изучаемой части Гданьского бассейна.

Исследования пространственного распределения первичной продукции в *весенний период* проводились во второй декаде марта 2008 г., апреле 2015 г. и мае 2003-2005, 2009 гг.

Для весеннего периода характерно наличие верхнего относительно холодного (по среднегодовым экспедиционным данным $6,93 \pm 1,83$ °С) квазиоднородного слоя в открытой части моря и сравнительно теплого слоя ($7,73 \pm 2,57$ °С) в прибрежных районах (Беляев и др., 1987). Между ними формируется фронтальная зона, ширина которой может составлять несколько километров, а градиенты довольно малы. В относительно теплых прибрежных водах за счет интенсивного перемешивания, поступления дополнительных количеств биогенных элементов с побережья Самбийского п-ва и небольшого увеличения относительной прозрачности воды ($4,4 \pm 1,3$ м) создаются наиболее благоприятные условия для фотосинтеза. Величины первичной продукции в выделенных по батиметрическому признаку группах станций, в целом, убывают по направлению от побережья к открытому морю от 70 ± 57 до 55 ± 54 мгС·м⁻³·сут⁻¹. Величины первичной продукции в столбе воды снижаются только в мористой части акватории с глубинами более 40 м.

Однако весной заметное влияние на распределение продукции фитопланктона оказывает, типичная для данного сезона синоптическая ситуация, которая отличается от преобладающего в остальное время года западного и юго-западного переноса (Стонт, 2014). В пределах дуги Самбийский п-ов – Куршская коса действует крупномасштабная система сходящихся течений, обусловленная наибольшей повторяемостью весной северных и северо-западных ветров (Бабаков, 2003). Пространственное распределение первичной продукции ориентировано по направлению господствующего переноса: в районе сочленения п-ова и косы отмечается максимум первичной продукции ($75 \pm 53 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$) с отходящим от неё на северо-запад шлейфом. Наибольшие удельные величины первичной продукции относительно биомассы фитопланктона ($0,30 \pm 0,42 \text{ сут}^{-1}$) и суточные ассимиляционные числа ($30 \pm 24 \text{ мгС} \cdot \text{мгХл}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$) также соответствуют этой полосе тянущихся от побережья вод.

Наоборот, на свале глубин у м. Таран и над северным склоном п. Рыбачий абсолютная ($29 \pm 18 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$) и удельные скорости фотосинтеза фитопланктона заметно снижаются ($0,12 \pm 0,12 \text{ сут}^{-1}$ и $11 \pm 14 \text{ мгС} \cdot \text{мгХл}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$), что совпадает со снижением среднемноголетней температуры верхнего десятиметрового слоя (соответственно $6,60 \pm 1,89 \text{ }^\circ\text{C}$ и $6,91 \pm 2,30 \text{ }^\circ\text{C}$ по сравнению с $7,98 \pm 2,84 \text{ }^\circ\text{C}$ у основания косы). Согласно данным дистанционного зондирования за период 1990-2009 гг. весной для этих участков акватории характерна наибольшая в году повторяемость апвеллинга (0-20%), которая также обусловлена преобладанием ветров с северной составляющей, приносящих холодные воздушные массы (Lehmann et al., 2012). Из рисунка 37 видно хорошее совпадение распределения первичной продукции, среднемноголетней температуры воды в период экспедиций с распределением случаев возникновения апвеллинга.

Подъем холодных вод играет ключевую роль в снабжении фотической зоны биогенными элементами, необходимыми для продукции фитопланктона, когда поверхностный слой исчерпал их. Однако, в Балтийском море температура воды в ядре апвеллинга в течение нескольких дней может снижаться более чем на $10 \text{ }^\circ\text{C}$ по сравнению с окружающими водами (Lehmann, Myrberg, 2008). Можно утверждать, что в дни с учетом быстрого падения температуры и увеличения солености, подъем холодных вод приводит к смене доминирующих группировок фитопланктона (в частности представителей пресноводного по происхождению комплекса видов, особенно многочисленных вблизи побережий) и снижению первичной продукции. Тогда как в зонах контакта разных типов вод (относительно теплых обедненных биогенами вод района сочленения полуострова и косы и холодных соленых обогащенных биогенными элементами вод района м. Таран и п. Рыбачий) факторы, лимитирующие развитие фитопланктона, снимаются. Это приводит к увеличению первичной продукции на периферии района сочленения Самбийского п-ва и Куршской косы.

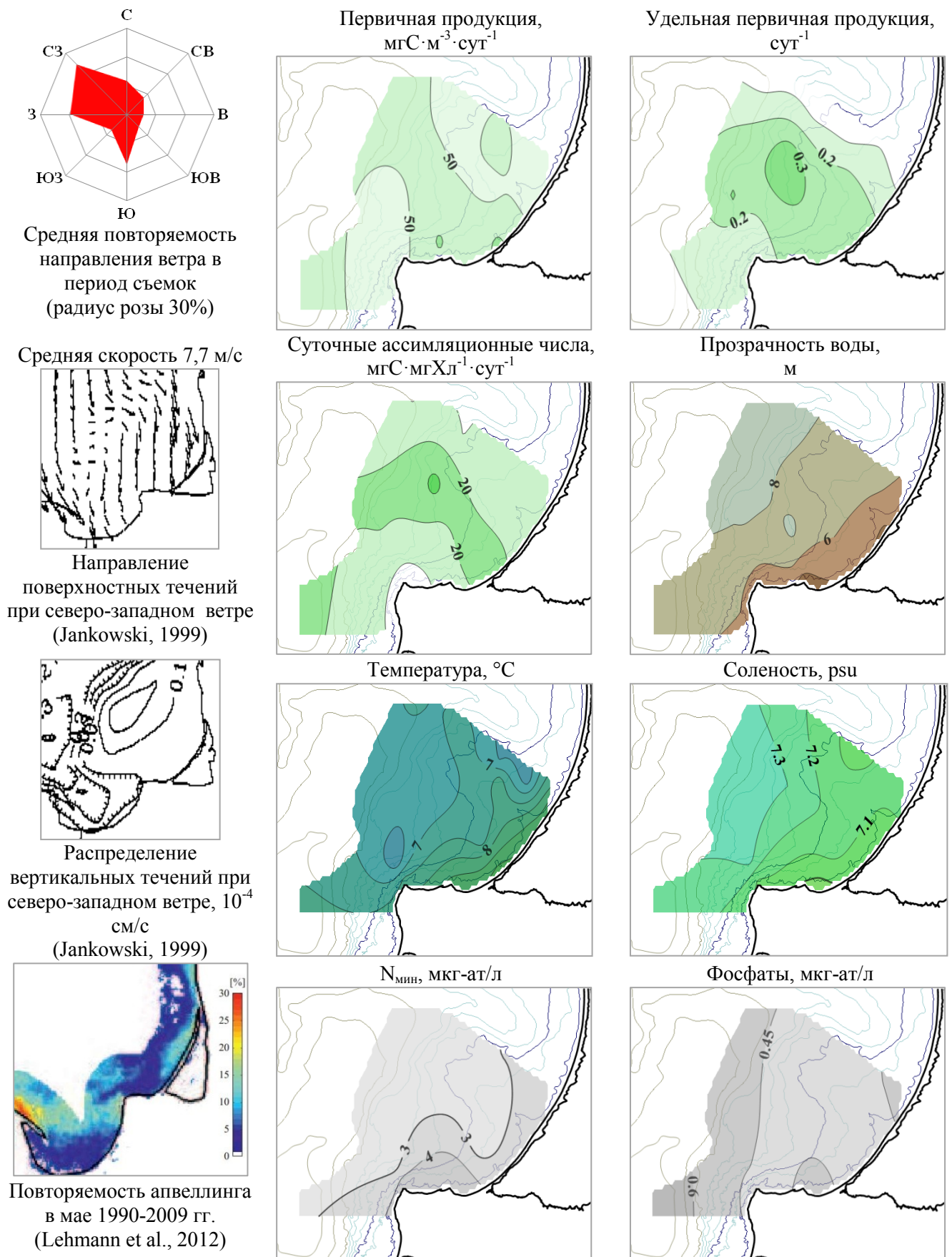


Рисунок 37 – Первичная продукция в верхнем десятиметровом слое весной на фоне распределения прозрачности, солености, температуры воды, концентраций нитратов и фосфатов, а также роза ветров за период наблюдений, моделирование течений при преобладающем во время наблюдений ветре и повторяемость апвеллинга

Таким образом, весной область с относительно повышенной продукцией фитопланктона, расположенная в районе сочленения Самбийского п-ва и Куршской косы, занимает промежуточное положение между двумя относительно холодными участками акватории, которые прогреваются медленнее вследствие больших глубин и относительно часто возникающего на этих участках акватории апвеллинга. Кроме того, в местах подъемов холодных вод поступает дополнительное количество биогенных элементов, которые стимулируют фотосинтез в районе с наиболее благоприятными для фотосинтеза фитопланктона условиями.

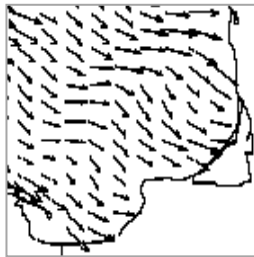
Измерения первичной продукции в *летний период* затронули самый продолжительный временной отрезок, первую и вторую декады июля 2003-2013 гг.

По среднесуточным данным ядро наиболее теплых вод находится на удалении от побережья Куршской косы и примыкает к северному побережью Самбийского п-ва (Рисунок 38). Как зимой и весной, летом наиболее прогретым водам соответствует зона максимальной фотосинтетической активности фитопланктона ($41 \pm 26 \text{ мгС} \cdot \text{мгХл}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$). Для лета характерны низкие величины продукции фитопланктона относительно увеличения его биомассы ($0,04 \pm 0,04 \text{ сут}^{-1}$). Относительное увеличение P/B-коэффициентов ($0,06 \pm 0,06 \text{ сут}^{-1}$) отмечается у основания Куршской косы и в открытом море. В этих двух районах отмечается относительное снижение среднесуточной биомассы зоопланктона в верхнем десятиметровом слое (Щука, 2012).

Характерной особенностью Балтийского моря является снижение солености поверхностного слоя в летний период. Для удобства анализа данных в зонах интенсивного притока пресных вод в Гданьский бассейн некоторыми авторами (Wasmund et al., 2001) выделены изогалины (6,8 psu для плюма Клайпедского канала и 7,0 psu для р. Вислы), по которым можно провести условную границу, определяющую относительно сильное и слабое влияние пресных вод и дополнительных источников биогенных элементов на морскую акваторию. Сами концентрации биогенных элементов летом низкие из-за устойчивого равновесия между первичной продукцией, бактериальной деструкцией и вертикальным обменом. В исследуемом районе, занимающем промежуточное положение между вышеуказанными районами, средняя изогалина 6,9 psu отстоит от берега на расстоянии 20-25 км. Относительно пресному участку акватории, примыкающему к побережью от м.Таран до центральной части морского побережья Куршской косы, летом соответствуют воды с наибольшими величинами первичной продукции ($187 \pm 86 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$), концентрациями хлорофилла «а» ($5,0 \pm 2,4 \text{ мг/м}^3$) и биомассой фитопланктона ($1080 \pm 764 \text{ мг/м}^3$). Полоса с аналогичными масштабами 10-25 км регулярно наблюдается на спутниковых снимках (Буканова, 2014). Усредненная за летний период суммарная биомасса фитопланктона здесь зависит от преимущественного развития отд. Cyanophyta, Dinophyta и Chlorophyta.



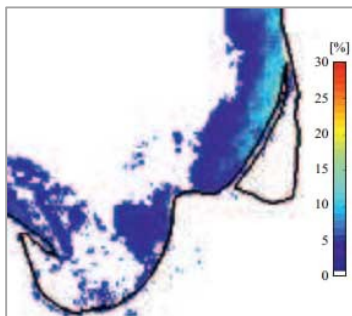
Средняя скорость 5,5 м/с



Поверхностные течения при западном ветре (Jankowski, 1999)

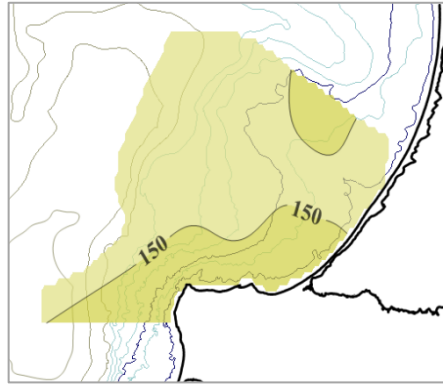


Вертикальные течения при западном ветре, 10^{-4} см/с (Jankowski, 1999)

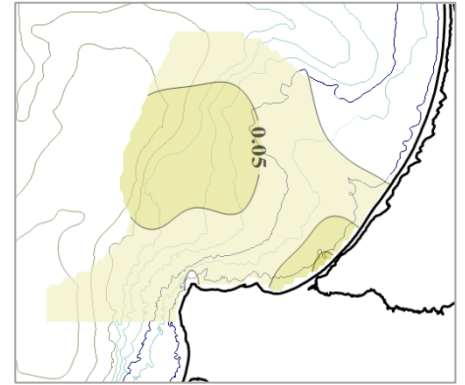


Повторяемость апвеллинга в июле 1990-2009 гг. (Lehmann et al., 2012)

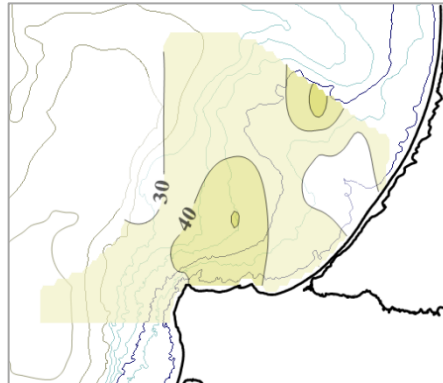
Первичная продукция, $\text{мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$



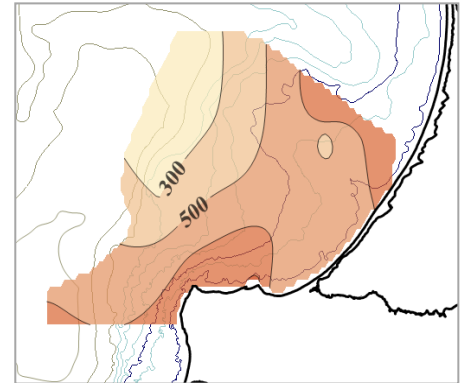
Удельная первичная продукция, сут^{-1}



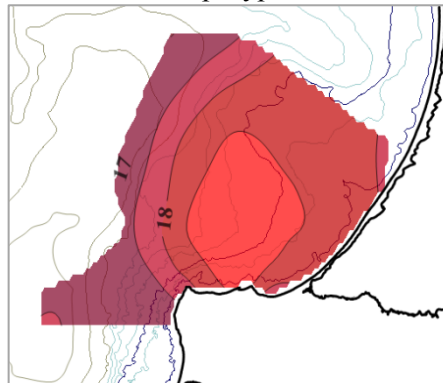
Суточные ассимиляционные числа, $\text{мгС} \cdot \text{мгХл}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$



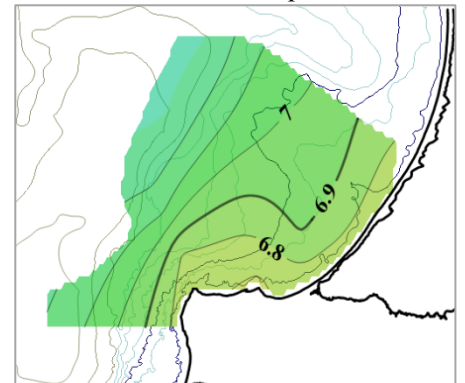
Биомасса зоопланктона, мг/м^3



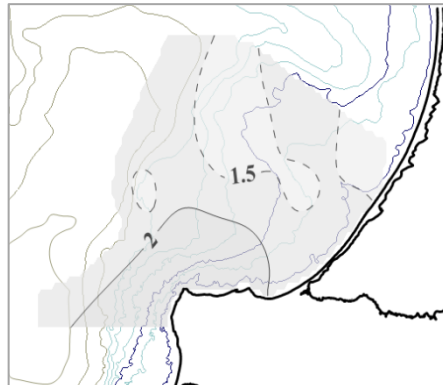
Температура, $^{\circ}\text{C}$



Соленость, psu



$N_{\text{мин}}$, мкг-ат/л



Фосфаты, мкг-ат/л

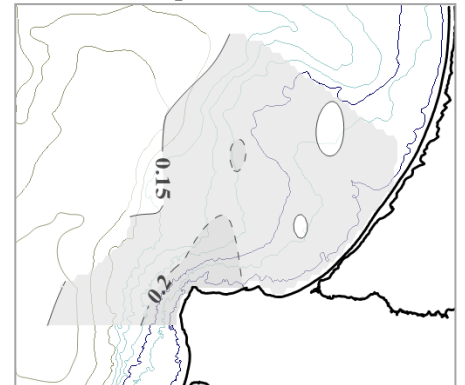


Рисунок 38 – Первичная продукция в верхнем десятиметровом слое летом на фоне распределения температуры, солености, концентраций биогенов, биомассы зоопланктона, а также роза ветров за период наблюдений, моделирование течений при преобладающем в период наблюдений ветре и повторяемость апвеллинга

Несмотря на высокие количественные оценки биомассы фитопланктона и концентрации хлорофилла «а» в пределах всей береговой зоны, в районе п. Рыбачий отмечается снижение среднесезонных величин первичной продукции ($144 \pm 73 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$) и фотосинтетической активности фитопланктона ($30 \pm 22 \text{ мгС} \cdot \text{мгХл}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$). По-видимому, это обусловлено сразу несколькими причинами. Во-первых, этот район находится на удалении от источников биогенов, расположенных на побережье Самбийского п-ва. Средние многолетние концентрации суммы минеральных форм азота и фосфора здесь ниже (соответственно $1,48 \pm 0,58 \text{ мкг-ат/л}$ и $0,17 \pm 0,12 \text{ мкг-ат/л}$), чем вдоль северного побережья Самбийского п-ва ($2,26 \pm 0,98 \text{ мкг-ат/л}$ и $0,19 \pm 0,11 \text{ мкг-ат/л}$). Во-вторых, на интенсивность фотосинтеза, по-видимому, неблагоприятно влияет ускорение вдольбереговых течений («эффект порога»), поскольку синезеленые и зеленые водоросли предпочитают предельно спокойные воды. В-третьих, периодически отмечающийся на этом участке акватории подъём холодных вод (повторяемость апвеллинга 0-10%) вызывает резкое снижение температуры верхнего прогретого слоя, что оказывает негативное влияние на физиологическое состояние интенсивно развивающихся в летний период теплолюбивых видов водорослей (Lehmann et al., 2012).

Для изучения среднесезонного пространственного распределения первичной продукции фитопланктона *осенью* к осреднению приняты данные, полученные в октябре-ноябре 2004-2009 гг. В период осенних съемок наиболее сильными и устойчивыми были западные ветры. Только в 2005 г. отмечался трехдневный северо-восточный шторм со скоростью 15 м/с. Он вызвал понижение температуры примерно на $4 \text{ }^\circ\text{C}$ в полосе шириной около 8 км с глубинами около 25 м и отстоящей от берега примерно на 8 км (Голенко и др., 2009).

При преобладающем западном ветре общая циркуляция вод Юго-Восточной Балтики наиболее интенсивна. Исследуемый район находится на юго-восточной периферии крупномасштабного течения с циклонической завихренностью (Дубравин, Стонт, 2012). В придонном слое здесь локализован относительно небольшой циклонический круговорот. В районе плато течения от поверхности до дна имеют генеральное северо-восточное направление.

Продукция фитопланктона в исследуемом районе осенью снижается вследствие сокращения длины светового дня. Однако, относительно уровня инсоляции первичная продукция осенью может быть выше, чем весной, из-за отсутствия биогенного лимитирования (азот $3,62 \pm 1,93$ и фосфор $0,40 \pm 0,21 \text{ мкг-ат/л}$), а также при условии относительно высокой температуры воды.

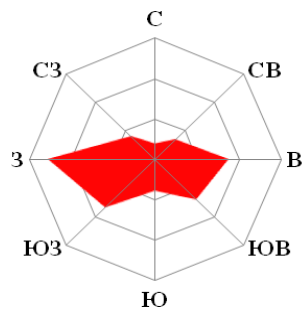
В условиях теплой осени в береговой зоне от основания Куршской косы до м. Таран наблюдаются повышенные величины первичной продукции ($165 \pm 110 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$), соответствующие повышенным концентрациям хлорофилла «а» ($6,5 \pm 2,0 \text{ мг/м}^3$) и биомассе фитопланктона ($962 \pm 204 \text{ мг/м}^3$). В холодные осени величины первичной продукции (19 ± 16

мгС·м⁻³·сут⁻¹), концентрации хлорофилла «а» (3,1±1,2 мг/м³) и биомассы фитопланктона (206±228 мг/м³) близки к невысоким значениям, наблюдаемым на остальной части акватории (Рисунок 39). Для осеннего периода характерны наиболее высокие чистые скорости фотосинтеза (0,74±1,01 сут⁻¹), особенно для глубоководной части акватории. С более теплыми водами в открытое море и в район м. Таран смещается область с максимальными величинами суточных ассимиляционных чисел (25±49 мгС·мгХл⁻¹·сут⁻¹).

Анализ многолетнего горизонтального распределения первичной продукции показал, что в исследуемом районе четко прослеживается несколько причинно-следственных связей, определяющих пространственные различия уровня первичной продукции: глубина – температура; рельеф – динамический режим; соленость – концентрация биогенов; биомасса фитопланктона и концентрация хлорофилла «а» – первичная продукция. Наибольшие величины биомассы фитопланктона и концентрации хлорофилла «а» в течение года отмечаются в береговой зоне, но первичная продукция фитопланктона внутри нее распределена неодинаково и достаточно четко соответствует очертаниям береговой линии и особенностям донной топографии.

На основании данных по среднемноголетнему пространственно-временному распределению первичной продукции фитопланктона российский сектор Гданьского бассейна Балтийского моря был разделен на пять районов, в каждом из которых были проанализированы среднемноголетние величины продукции фитопланктона и показателей состояния морской среды, а также корреляционные взаимосвязи между ними (Рисунок 40; Приложение 2). Сравнение с результатами подобного анализа для точек, сгруппированных по батиметрическому принципу (см. Приложение 1), показало, что корреляционные связи между рассмотренными показателями в первом случае значительно выше.

В *районе сочленения Самбийского п-ва и Куршской косы* благодаря вогнутой форме береговой линии возникает «эффект полузамкнутой бухты». Главным фактором, ограничивающим первичную продукцию в этом районе, является температура воды (Таблица 20). Относительно замедленный водообмен препятствует выносу биомассы фитопланктона и благоприятствует развитию синезеленых водорослей, предпочитающих спокойную воду. Интенсивное перемешивание за счет небольших глубин и вихреобразование у основания Куршской косы (ринги диаметром до 10-20 км при умеренных ветрах (менее 8 м/с)) способствуют более быстрому возвращению биогенов в фотический слой (Gurova, Chubarenko, 2012). Сток с северного побережья и апвеллинг, в случае его возникновения в соседних районах, обуславливают дополнительное поступление биогенов, стимулирующих фотосинтез. Наибольшее значение имеет поступление азота, поскольку за пределами береговой зоны, развитие фитопланктона ограничивается нитратами.

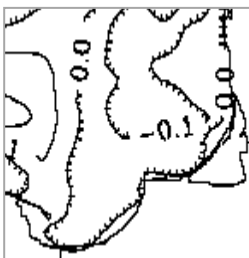


Средняя повторяемость направления ветра в период съемок (радиус розы 30%)

Средняя скорость 10,1 м/с



Поверхностные течения при юго-западном ветре (Jankowski, 1999)



Вертикальные течения при юго-западном ветре, 10^{-4} см/с (Jankowski, 1999)

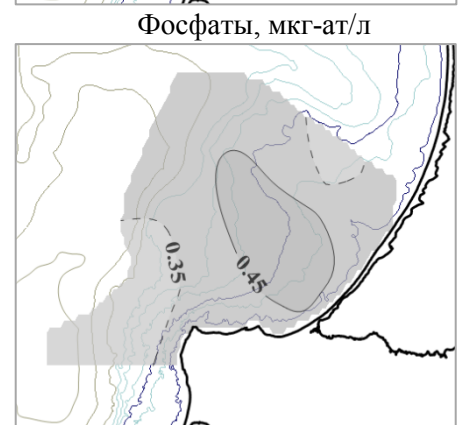
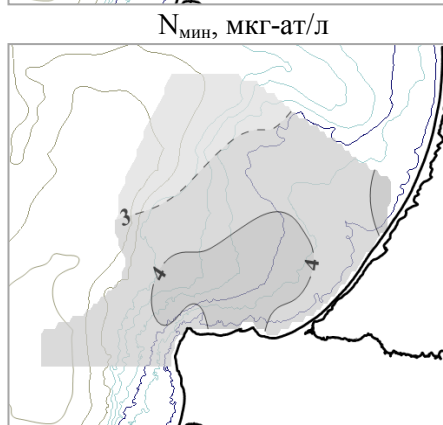
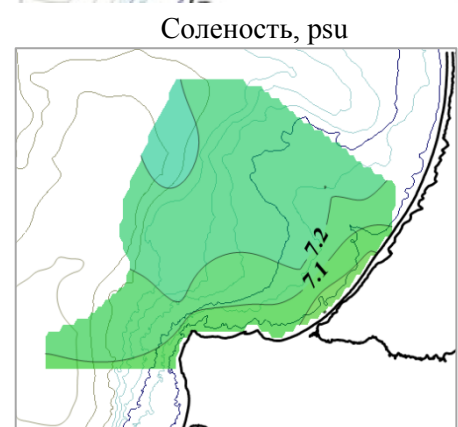
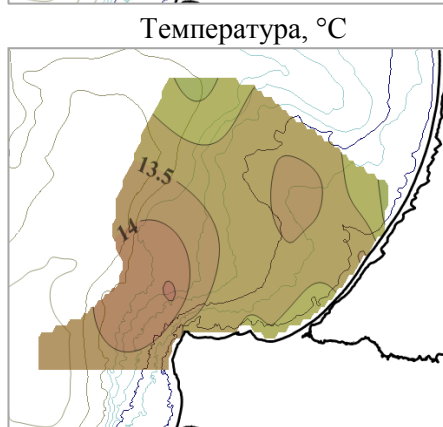
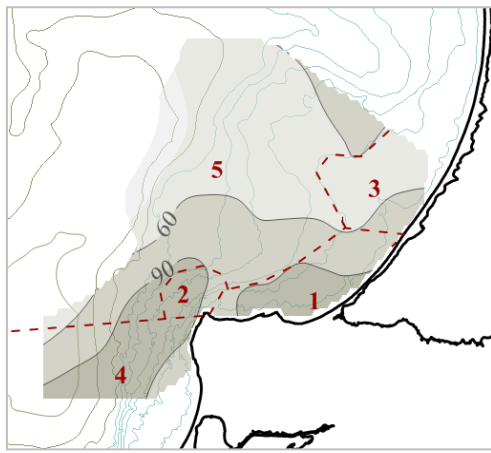


Рисунок 39 – Первичная продукция в верхнем десятиметровом слое осенью на фоне распределения прозрачности, температуры, солености воды и концентраций биогенов, а также роза ветров за период наблюдений и моделирование течений при преобладающем во время наблюдений ветре



- 1 – Самбийско-Куршская «бухта»
(Станции 2, 3, 4, 5, 6, 18, 19, 24, E1, 88-2, 105-10, D33-10)
- 2 – Мыс Таран (Станции 1, 15)
- 3 – Плато Рыбачий (Станции 7, 8, 9, 17, D6, D33-1)
- 4 – Гданьский залив (Станции S-1, 20, 21, 22)
- 5 – Открытое море
(Станции 10, 11, 12, 13, 14, 16, 23)

Рисунок 40 – Среднегодовая первичная продукция в верхнем десятиметровом слое российского сектора Гданьского бассейна Балтийского моря и группировка станций по величинам первичной продукции ($\text{мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$)

В районе м. Таран первичная продукция фитопланктона находится в сильной зависимости от гидрометеорологической обстановки, что подтверждается сильной положительной связью первичной продукции с температурой воды и высокой степенью взаимосвязи с соленостью, которая отмечается только в случае сильных градиентов, например, в устье реки. При благоприятных направлениях ветров под влиянием нагона относительно пресных и продуктивных вод с юга интенсивность фотосинтеза возрастает. Наоборот, вследствие преобладания ветров, подходящих по нормали к берегу, или в случае апвеллинга соленость увеличивается, а температура фотического слоя, наоборот, снижается. Это оказывает отрицательное действие на измеряемые величины первичной продукции. После прекращения нагона или подъема холодных вод интенсивность фотосинтеза снова увеличивается вследствие увеличения температуры воды и концентрации биогенов.

Сочетание интенсивных течений вдоль западного побережья Самбийского п-ва, резкого разворота береговой линии и рельефа дна порождает в районе м. Таран зону повышенной вихревой активности (Емельянов, 1968; Бабаков, 2003; Василенко и др., 2008). Основной особенностью мезомасштабных вихрей, формирующихся в морях и океанах, является куполообразное поднятие или опускание изотерм и изогалин (Корчагин, Монин, 2004). Прохождение синоптических вихрей вызывает локальные неоднородности характеристик фотического слоя и изменения уровня продуктивности (Виноградов, 2008). Наличие сравнительно короткоживущих неоднородностей определяет общий уровень продуктивности отдельных районов. Чаще всего антициклональный синоптический вихрь диаметром 10-20 км отмечается у северного побережья Самбийского п-ва между мысами Таран и Гвардейский (Gurova, Chubarenko, 2012). Точки измерений первичной продукции (Станции 1 и 15) должны находиться приблизительно на периферии вихря.

Таблица 20 – Корреляционная матрица первичной продукции и показателей состояния морской среды.

Показатель	Вся акватория	0-20 м	20-40 м	Более 40 м	Открытое море	Гданьский залив	м. Таран	Плато Рыбачий	Самбийско-Куршский
Температура	0,66	0,66	0,67	0,74	0,77	0,54	0,73	0,68	0,61
Соленость	нк	нк	нк	нк	нк	нк	-0,50*	нк	нк
Нитраты	нк	нк	-0,48	-0,52	-0,56	-0,58	нк	нк	нк
Сумма минеральных форм азота	нк	нк	нк	нк	нк	-0,48	нк	нк	нк
Органический азот	нк	нк	нк	нк	нк	0,77	нк	нк	нк
Фосфаты	нк	нк	нк	нк	-0,51	нк	нк	нк	нк
Органический фосфор	нк	нк	нк	0,78	0,77	0,89	нк	нк	нк
Хлорофилл «а»	нк	нк	нк	нк	0,49	нк	нк	нк	нк
Биомасса фитопланктона	0,45	нк	нк	0,56	0,60	0,55	нк	нк	нк
Биомасса зоопланктона	нк	нк	нк	нк	нк	нк	нк	нк	нк
Биомасса бактерий	нк	нк	нк	нк	нк	нк	нк	нк	нк
Бактериальная продукция	0,50	нк	0,51	0,56	0,53	0,60	0,56	0,58	нк

* нелинейный характер взаимосвязи

В *районе п. Рыбачий* первичная продукция сдерживается, а на его склоне увеличивается, вследствие прямого действия гидродинамического фактора («эффект порога»). Весной и летом «островной эффект» дает нефтедобывающая платформа МЛСП-Д6. Повышение первичной продукции вниз по течению от острова или подводной горы сообщалось ранее для разных районов Мирового океана (Парсонс и др., 1982; Сорокин, 1987; Завьялов и др., 2008).

Наиболее тесная положительная связь между температурой воды и первичной продукцией отмечается в *открытом море*, где верхний десятиметровый слой моря из-за больших глубин в теплый период года прогревается слабее, чем прибрежные мелководные участки. От температуры воды и отношения между количествами фитопланктона и зоопланктона зависит скорость регенерации биогенов. С замедлением вертикального обмена с появлением температурного градиента и вследствие удаления от источников биогенов, расположенных на суше, изменчивость пространственного распределения продукции фитопланктона существенно зависит от концентраций нитратов и фосфатов. Лимитирование фосфатами проявляется в районе с глубинами более 40 м, тогда как ограничение развития фитопланктона нитратами отмечается уже в районе со средними глубинами более 20 м.

В *открытой морской части Гданьского залива* значимой корреляции первичной продукции с фосфатами не установлено. В последние десятилетия отмечалось избыточное поступление в Гданьский залив фосфора по отношению к азоту со стоком р.Вислы, а именно

70,8 тыс.т. валового азота и 10,6 тыс.т. валового фосфора (Łysiak-Pastuszak, Piłkowska, 2004). Молярное N:P-соотношение в заливе снизилось с 27,5 в 1979–1998 гг. до 14,5 в 1999 г. (Krzymiński et al., 2000). Тем не менее, обилие фосфора стимулирует фиксацию атмосферного азота, и этим, по-видимому, объясняется высокая степень корреляции первичной продукции с органическим азотом в заливе. В открытых морских районах Гданьского бассейна, расположенных севернее, получается наоборот, концентрации фосфатов ограничивают первичную продукцию, поэтому корреляционные связи между первичной продукцией и концентрациями органического азота не выявлены. И поэтому, в двух этих районах пространственные различия концентраций органического фосфора тесно связаны с интенсивностью первичной продукции фитопланктона.

В наиболее удаленных от побережья открытых морских районах с продукцией фитопланктона тесно связаны его биомасса и концентрации хлорофилла «а». Отсутствие корреляционных связей первичной продукции с концентрациями органических форм азота и фосфора, хлорофилла «а» и биомассой фитопланктона в прибрежном (0-20 м) и переходном районах (20-40 м) свидетельствует об их высоком содержании и небольших пространственных различиях наблюдаемых значений. Это следствие адвекции вод из соседних высокопродуктивных районов, высокого содержания хлорофиллсодержащей взвеси и растворенной органики в береговой зоне.

В польском секторе Гданьского бассейна отмечается корреляционная взаимосвязь продукции бактерий и содержания органических форм азота и первичной продукции (Ameryk et al., 2005). В российском секторе продукция бактерий зависит от продукции автохтонной органики и концентрации хлорофилла «а» (Кудрявцева и др., 2012). Лишь в наиболее высокопродуктивном и относительно загрязненном органическими веществами районе сочленения Самбийского п-ва и Куршской косы подобной связи не выявлено. Возможно, значительная часть лабильного органического вещества, поступающего с водами р. Вислы и из других крупных источников на побережье Гданьского залива, потребляется в районах их поступления, а по мере разбавления речных вод морскими составом аллохтонной органики становится менее доступным для бактерий. В российском секторе отмечается тесная корреляционная связь концентраций органических форм азота и фосфора с общей численностью и биомассой бактериопланктона.

Корреляционную связь между первичной продукцией и биомассой зоопланктона выявить не удалось. Возможно, поиск взаимосвязей в верхнем десятиметровом слое оказался не совсем корректным, т.к. для балтийского зоопланктона характерны миграции в более глубокие слои.

Важным результатом изучения и анализа распределения первичной продукции в российском секторе Гданьского бассейна является выявление тесной взаимосвязи продукции

фитопланктона с прогревом верхнего десятиметрового слоя. Температура является индикатором вод с разной продуктивностью фитопланктона в исследуемом районе. Согласно уравнению Аррениуса можно ожидать, что температура является самостоятельным фактором, прямо влияющим на интенсивности фотосинтеза, как минимум, в случае возникновения апвеллинга. Высокая степень корреляционных взаимосвязей первичной продукции и прогрева воды как в открытом море, так в береговой зоне позволяет перейти к приблизительной оценке горизонтального распределения первичной продукции на основании прямых или дистанционных измерений температуры и проследить изменения первичной продукции на основе исторического ряда данных по температуре вод в исследуемом районе:

$$\begin{aligned} \lg \text{ПП} &= 1,44(\pm 0,05) \lg T + 0,25(\pm 0,06), \\ R^2 &= 0,66, SE = 0,423, F = 64, p = 2 \cdot 10^{-81}, n = 349, \end{aligned} \quad (9)$$

где ПП – средняя в верхнем десятиметровом слое первичная продукция $\text{мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$, T – средняя в верхнем десятиметровом слое температура воды.

Таким образом, неоднородность распределения первичной продукции фитопланктона в исследуемом районе обусловлена его морфометрией, гидрологическими условиями, поступлением пресных вод и дополнительных количеств биогенных элементов с северного побережья Самбийского п-ва. Предложенное районирование российского сектора Гданьского бассейна может быть полезно при изучении условий среды в данном районе и применимо для верхнего десятиметрового слоя вод, где с учетом небольшой прозрачности воды, формируется основная часть первичной продукции фитопланктона.

Выводы:

1. Большая часть изучаемого района в зимний период является одним из самых неблагоприятных для фотосинтеза районов Гданьского бассейна. Приток тепла с глубины и снижение мутности воды обуславливают относительное увеличение первичной продукции фитопланктона зимой.

2. С весны до осени повышенные величины первичной продукции отмечаются в береговой зоне за счет лучшего прогрева вод, интенсивного перемешивания и эвтрофирующего влияния побережья Самбийского п-ва.

3. Выявлено косвенное влияние формы береговой линии и донной топографии на распределение первичной продукции во все сезоны. При сопоставлении изменений ежегодных величин первичной продукции и геоморфологических особенностей изучаемого района предложено его районирование.

4. Температура воды является индикатором вод с разной продуктивностью фитопланктона.

5. Взаимосвязь пространственной изменчивости продукции фитопланктона и концентраций нитратов отмечается в районах поочередного влияния побережья и открытого моря (глубины 20-40 м) и в открытом море (глубины >40 м). Ограничение развития фитопланктона фосфатами отмечается только в открытом море. Исключение составляет Гданьский залив.

6. Выявлено отсутствие корреляционных связей первичной продукции фитопланктона в верхнем десятиметровом слое с его биомассой, концентрациями хлорофилла «а», органических форм азота и фосфора в береговой зоне и районе со средними глубинами, которое обусловлено их высокими концентрациями и влиянием соседних районов.

7. Уровень первичной продукции фитопланктона и концентрации хлорофилла «а» оказывают определяющее влияние на интенсивность продукции бактерий во всем исследуемом районе за исключением береговой зоны (главным образом за счет их низкой взаимосвязи в наиболее эвтрофированной и загрязненной Самбийско-Куршской «бухте»).

ГЛАВА 4. ВРЕМЕННАЯ ДИНАМИКА ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ И ФАКТОРЫ, ЕЁ ОБУСЛАВЛИВАЮЩИЕ

4.1. Сезонная изменчивость

Внутригодовые изменения первичной продукции фитопланктона в российском секторе Гданьского бассейна Балтийского моря соответствуют типичной схеме сезонной динамики фитопланктона в Балтийском море, описываемой двухвершинной кривой с максимумами весной и летом (Renk et al., 1975; Очерки..., 1984). Такой тип сезонной динамики характерен для океана, морей и водоемов, расположенных в умеренных широтах (если они не относятся к эвтрофному типу).

Сезонная динамика первичной продукции была подробно изучена на станции 24. Величины первичной продукции определены наиболее точным способом – путем экспозиции проб в водной толще *in situ*. В январе-феврале интегральные величины первичной продукции составляли 42-45 мгС·м⁻²·сут⁻¹, средние в верхнем десятиметровом слое – 4-5 мгС·м⁻³·сут⁻¹. В середине марта с улучшением инсоляции первичная продукция в столбе воды возросла на порядок по сравнению с зимним уровнем и составила 219 мгС·м⁻²·сут⁻¹ (17 мгС·м⁻³·сут⁻¹). В апреле 2009 г. наблюдалась бурная вегетация фитопланктона, интенсивность фотосинтеза составляла, соответственно 2150 мгС·м⁻²·сут⁻¹ (270 мгС·м⁻³·сут⁻¹). В апреле 2008 г. первичная продукция была ниже и составляла 1596 мгС·м⁻²·сут⁻¹ (172 мгС·м⁻³·сут⁻¹). В мае-июне отмечался минимум первичной продукции: в столбе воды 455-552 мгС·м⁻²·сут⁻¹ и 36-51 мгС·м⁻³·сут⁻¹ в среднем в верхнем десятиметровом слое. Второй летний максимум первичной продукции, более продолжительный по времени, начался со своего пика в июле. Величины первичной продукции в столбе воды составили 1771 мгС·м⁻²·сут⁻¹, в верхнем десятиметровом слое 202 мгС·м⁻³·сут⁻¹. В первой половине августа в период прохождения атмосферных фронтальных разделов, сопровождаемых ливневыми дождями и сильным ветром (6-7 баллов) интенсивность фотосинтеза снизилась в два раза. Первичная продукция в столбе воды была 985 мгС·м⁻²·сут⁻¹, в верхнем десятиметровом слое – 99 мгС·м⁻³·сут⁻¹. Через шесть дней продукция фитопланктона вернулась на прежний уровень 1715 мгС·м⁻²·сут⁻¹ и 188 мгС·м⁻³·сут⁻¹. В сентябре и октябре интенсивность фотосинтеза постепенно снижалась, соответственно до 1232 мгС·м⁻²·сут⁻¹ (126 мгС·м⁻³·сут⁻¹) и 1147 мгС·м⁻²·сут⁻¹ (114 мгС·м⁻³·сут⁻¹). В конце осени (в первых числах декабря) продукция фитопланктона в столбе воды составляла 76 мгС·м⁻²·сут⁻¹ и 7 мгС·м⁻³·сут⁻¹.

Наличие двух максимумов первичной продукции в сезонной динамике, скорее всего, характерно для всего российского сектора Гданьского бассейна Балтийского моря (Рисунок 41). Большая вариабельность измеренных значений первичной продукции в каждом отдельном месяце связана с тем, что на разброс её величин, достигающий в марте двух порядков, большое влияние оказывают сукцессионные изменения фитопланктонного сообщества, быстро протекающие изменения гидрометеорологических условий, пространственная неоднородность и межгодовая изменчивость. Вследствие осреднения весенний максимум первичной продукции в апреле оказался значительно ниже летнего, а различия между весенним пиком и периодом весенне-летнего понижения первичной продукции нечетко выраженными. По историческим данным, полученным в центральной части Гданьского бассейна, считалось, что летний пик первичной продукции приходится на август (Renk, 1975, 1990; Очерки..., 1984; Lorenz et. al, 1991). Однако в исследуемом районе летний максимум первичной продукции отмечается в июле.

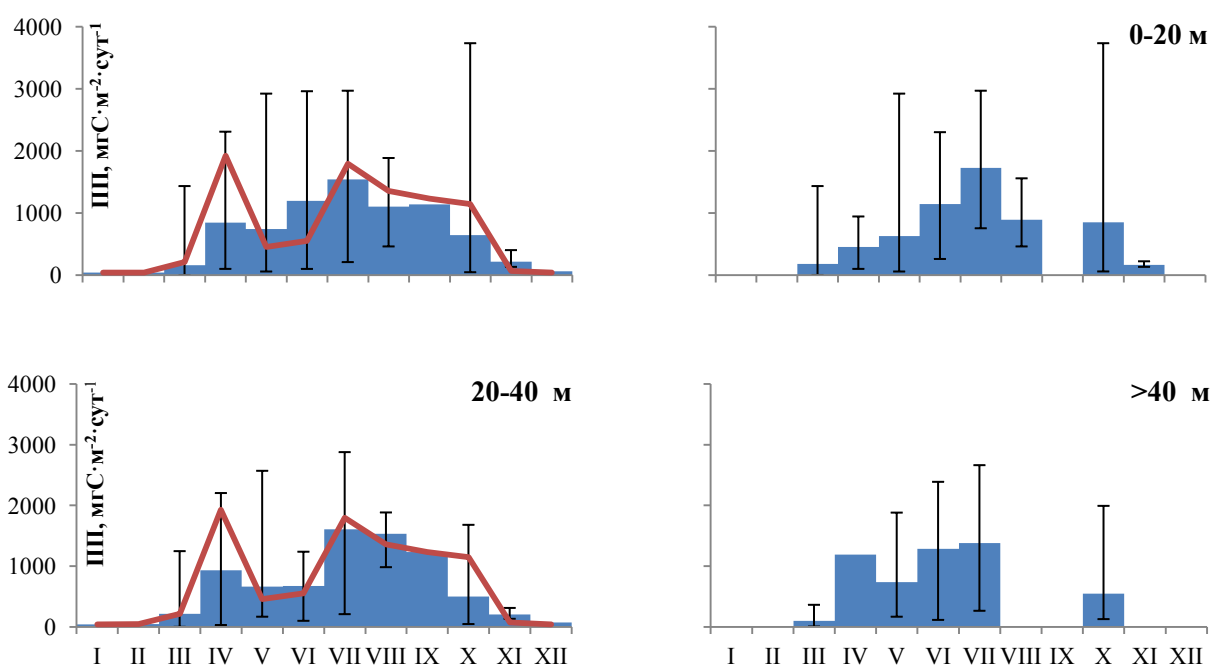


Рисунок 41 – Динамика первичной продукции в столбе воды в исследуемом районе и на разных его участках в 2003-2015 гг. Вертикальные линии показывают разброс значений, красной линией показаны сезонные изменения первичной продукции на станции 24

Полученные сезонные среднеголетние изменения первичной продукции в столбе воды хорошо соответствуют сезонным изменениям среднемесячных значений концентраций хлорофилла «а» в поверхностном слое Юго-Восточной Балтики по данным дистанционного зондирования (Рисунок 42). Весенний и летний максимумы среднемесячных значений концентраций хлорофилла «а» в поверхностном слое также приходятся на апрель и июль (Буканова, 2014).

Взаимосвязь внутригодового хода первичной продукции и концентрации хлорофилла «а». Для сезонных изменений первичной продукции имеет значение концентрация хлорофилла «а». На станции 24 в январе-феврале в верхнем десятиметровом слое отмечались минимальные концентрации хлорофилла «а» (1,25-1,46 мг/м³). Максимальные концентрации этого пигмента измерены в апреле (12,0-16,1 мг/м³) и в период с июля по сентябрь (10,3-10,9 мг/м³). В начале августа отмечалось снижение концентрации хлорофилла «а» в верхнем десятиметровом слое до 4,9 мг/м³, обусловленное ветреной погодой.

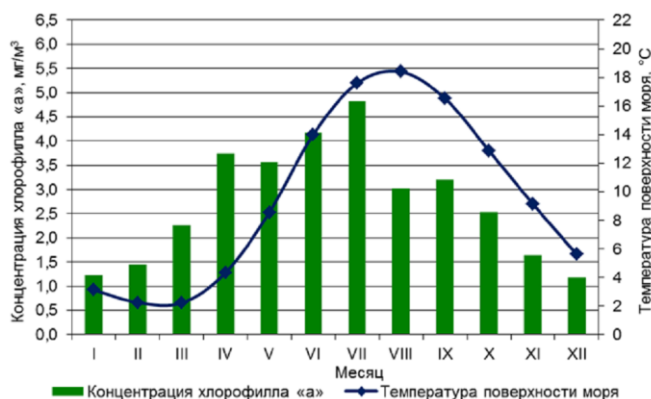


Рисунок 42 – Среднемесячные значения концентраций хлорофилла «а» и температуры поверхности моря в Юго-Восточной Балтике в 2003-2012 гг. (Буканова, 2014).

Кривые, описывающие сезонные изменения первичной продукции и концентрации хлорофилла «а» на станции 24, в целом, совпадали, что обусловлено тесной взаимосвязью этих двух показателей. По данным ежемесячных наблюдений выведено уравнение линейной регрессии, связывающее величину первичной продукции в столбе воды с концентрацией хлорофилла «а» в поверхностном слое:

$$\begin{aligned}
 \text{ПП} &= 117,57(\pm 27,13) \cdot \text{Хл} \llbracket \text{а} \rrbracket + 277,18(\pm 245,10), \\
 R^2 &= 0,63; n=13; SE=561; F=19; p = 1 \cdot 10^{-3},
 \end{aligned}
 \tag{10}$$

где ПП – искомая величина первичной продукции в столбе воды, мгС·м⁻²·сут⁻¹, Хл «а» – концентрация хлорофилла «а» в поверхностном слое, мг/м³.

Выведенные рабочие формулы расчетов интегральных величин первичной продукции по концентрации хлорофилла «а» в поверхностном слое позволяют привлекать к анализу пространственно-временной изменчивости массивы данных, полученные сканерами цвета океана, установленными на искусственных спутниках Земли.

Однако учет концентрации хлорофилла «а» в слое, где создается основная часть первичной продукции, позволяет определить её величину с большей достоверностью:

$$\begin{aligned} \text{ПП} &= 163,94(\pm 16,92) \cdot \text{Хл} \langle \text{а} \rangle, \\ R^2 &= 0,89; n=13; SE=486; F=94; p=1 \cdot 10^{-6}, \end{aligned} \quad (11)$$

где ПП – искомая величина первичной продукции в столбе воды, $\text{мгС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$, Хл «а» – концентрация хлорофилла «а» в верхнем десятиметровом слое, мг/м^3 .

Вычисленные по алгоритму (11) величины первичной продукции в столбе воды в период с апреля по октябрь дают величины, завышенные или заниженные на $9 \pm 33\%$ от реальных значений, что приводит к искажению величин первичной продукции до $997 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ по сравнению с данными *in situ* (Рисунок 43). В период с декабря по март вычисленные по алгоритму величины первичной продукции в столбе воды выше на $347 \pm 172\%$, что соответствует величинам первичной продукции до $399 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ выше реально измеренных.

Чтобы снизить ошибку, использована корреляционная зависимость между вычисленными по уравнению (11) величинами первичной продукции и натурными данными:

$$\begin{aligned} \text{ПП} &= 0,76 \cdot \text{ПП}_{\text{in situ}} + 219,33, \\ R^2 &= 0,70; n=13; SE=502; F=26; p=3 \cdot 10^{-4} \end{aligned} \quad (12)$$

где ПП – искомая величина первичной продукции в столбе воды, $\text{мгС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$; $\text{ПП}_{\text{in situ}}$ – первичная продукция *in situ*, $\text{мгС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$.

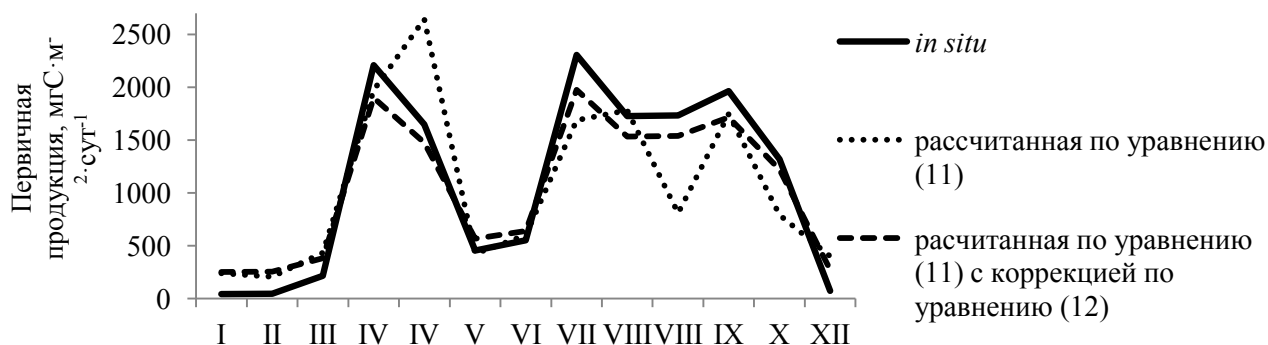


Рисунок 43 – Сопоставление натуральных данных измерений первичной продукции *in situ* и её значений, рассчитанных по уравнению (11) и с коррекцией по уравнению (12)

После коррекции вычисленные значения отличаются от реально измеренных на $5 \pm 14\%$ в теплый период года (апрель-октябрь) и на $331 \pm 193\%$ в холодный период (декабрь-март). Кроме

того, кривая, описывающая величины первичной продукции после коррекции, лучше совпадает с кривой, описывающей сезонные изменения первичной продукции в столбе воды *in situ*.

Сообщество фитопланктона. В течение года фитопланктонное сообщество было представлено 142 видами из 8 систематических отделов и группы Zoomastigophora (Таблица 21). Определяющую роль в видовом составе имели зеленые водоросли (52 вида), динофлагелляты (30 родов), диатомовые (28 видов), а также синезеленые (18 видов). 37% (3049 мгС/м³) среднегодовой биомассы составляла биомасса представителей отдела динофлагеллят, 30% (2470 мгС/м³) – биомасса зеленых водорослей и 18 % (1474 мгС/м³) – биомасса синезеленых водорослей (Рисунок 44). Диатомовые, после пересчета сырой биомассы на углерод, составляли всего 4% (351 мгС/м³) среднегодовой биомассы фитопланктона (Menden-Deuer, Lessard, 2000).

Таблица 21 – Видовой состав фитопланктона на станции 24

Отдел \ День	27	44	71	104	107	136	170	200	226	232	255	282	340	Всего видов
Цианопхита	8	4	3	3	4	2	7	14	8	10	5	7	7	18
Хризофита						1								1
Вацилларифита	7	9	13	9	2	2	6	2	4	7	2	9	11	28
Криптофита	3	3	3	4	3	2	3	3	4	4	4	4	3	5
Динофита	5	9	10	16	13	11	9	6	3	7	6	8	4	30
Нартифита	1	1	1	1	2	2	2	1			1	1	2	3
Еугленифита	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	1	2
Хлорофита	19	13	13	8	7	6	26	18	18	22	7	22	28	52
гр. Zoomastigophora	1	1	1	1	1	2	1	1	1	2	1	2	1	2
Mezodinium rubrum	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	1
Всего в период съемки	46	42	46	43	34	30	56	47	40	54	29	56	58	

В Балтийском море в начальную фазу весеннего «цветения» лидирующим комплексом в составе фитопланктона являются диатомовые водоросли. В марте 2009 г. в условиях конвективного перемешивания при температуре максимальной плотности воды в верхнем десятиметровом слое диатомовые составляли 66% сырой биомассы фитопланктона и 48% биомассы фитопланктона, выраженной в углероде. Однако общая биомасса фитопланктона (55 мгС/м³) и первичная продукция были еще низкими. В апреле 2009 г., в первой половине весеннего максимума первичной продукции и биомассы фитопланктона (538 мгС/м³) диатомовые преобладали в сырой биомассе фитопланктона (52%), однако биомасса диатомовых в единицах углерода (19%) существенно уступала биомассе динофлагеллят (75%). Во вторую фазу весеннего максимума развития фитопланктона (2452 мгС/м³), которая была зафиксирована

в апреле 2008 г., диатомовые полностью выпадали из состава фитопланктонного сообщества, в биомассе лидировали динофитовые водоросли (76% сырой биомассы и 77% в единицах углерода). Динофлагелляты, предпочитающие стратификацию для начала интенсивной вегетации и способные к вертикальным миграциям в поисках биогенных элементов, интенсивно развивались и абсолютно доминировали в биомассе фитопланктона в 1990-е гг. в Готландском бассейне Балтийского моря (Wasmund et al., 2017). Доминирование диатомовых типично для исторического ряда данных, полученных до 1980-х гг.

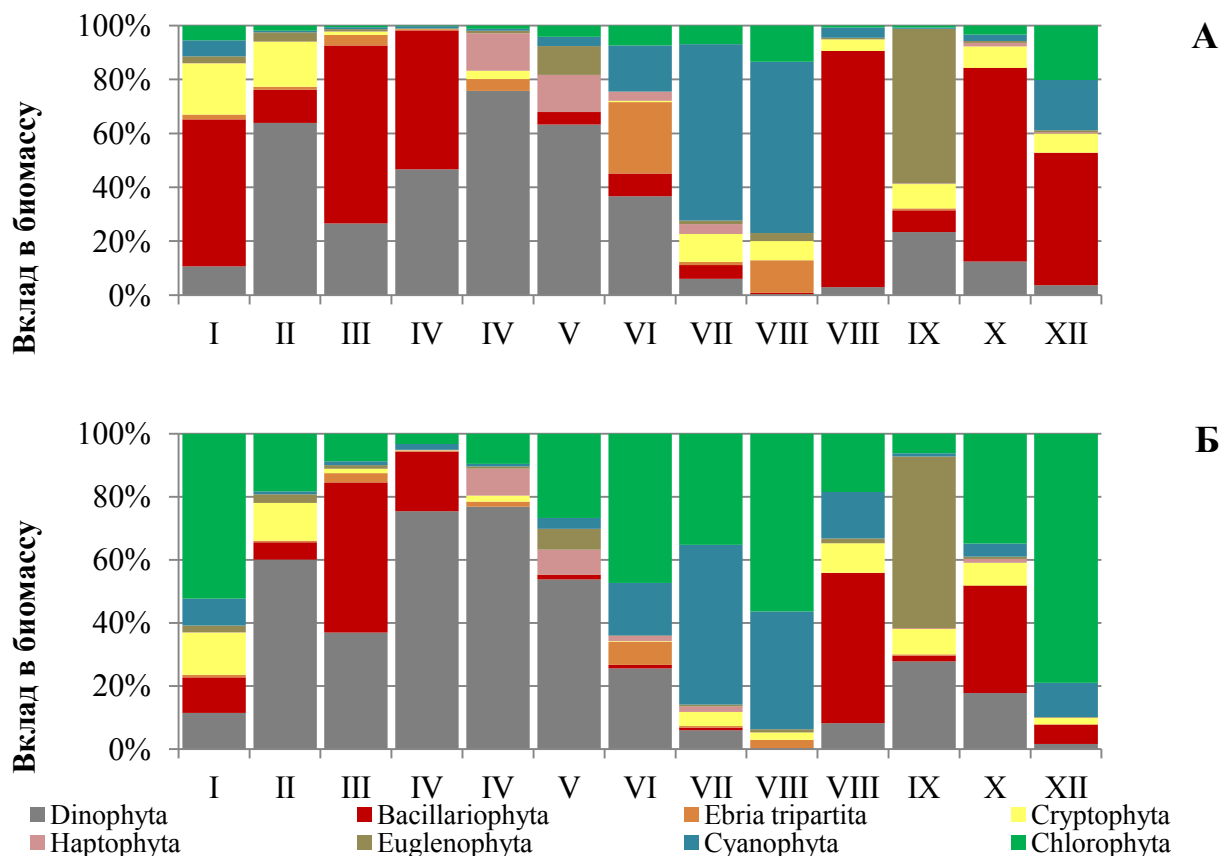


Рисунок 44 – Состав сырой биомассы фитопланктона (А) и биомассы фитопланктона, выраженной в углероде (Б) в верхнем десятиметровом слое на станции 24

Различия в составе этих двух групп организмов имеют большое значение для пищевых цепей и биогеохимических циклов в экосистеме. Наряду с зимними запасами биогенных элементов, вклад динофлагеллят в общую биомассу фитопланктона должен оказывать влияние на величину весеннего максимума первичной продукции, поскольку в клетках динофлагеллят содержится в 2,9-3,6 раз больше углерода (Menden-Deuer, Lessard, 2000), чем в клетках диатомовых.

Вместо видов диатомовых *S.costatum*, *Thalassiosira* spp., *Chaetoceros* spp., характерных для южной и восточной частей Балтики, в исследуемом районе среди весенних доминант выделялись *C.choctawhatcheeana*, *S.neoastraea*, *S.hantzschii* (вместе 25% сырой биомассы).

Биомасса динофлагеллят основывалась на типичной для весенних сообществ *P.catenata* (27%) и *Gymnodinium ostenfeldii* (17%). В апреле 2009 г. массовое развитие *P.catenata* либо *H.rotundata* придавало ярко выраженную красно-бурую окраску верхнему десятиметровому слою воды (Rothenberger et al., 2009; Seong, Jeong, 2013). Известно, что развитие *H.rotundata* обусловлено высокой концентрацией органического азота (в апреле 2009 г. до 103,81 мкг-ат/л) и очень высокой численностью бактерий (5255-11905 тыс.кл/мл).

На спаде весеннего «цветения» и в период минимума первичной продукции (апрель-июнь 2008 г.) отмечалось наименьшее число видов и наименьшая биомасса фитопланктона (в мае 211 мгС/м³). Биомасса *P.catenata* снижалась (Таблица 22). Большинство видов было представлено видами, склонными к гетеротрофному питанию. Преобладали динофлагелляты рода *Gymnodinium* sp. и мелкие флагелляты *Chrysochromulina* sp.

В июне в конце весенне-летнего минимума первичной продукции биомасса фитопланктона достигала очень высоких значений (1533 мгС/м³). Это являлось следствием адвекции вод со стороны берега и увеличения в поверхностном сильно опресненном слое *P.limnetica*, представителей мелкоклеточных зеленых хлорококковых водорослей *T.glabrum*, *Scenedesmus acutus*, *S.acuminatus*, *Pediastrum boryanum*, а также автотрофной *H.triquetra**, благоприятными условиями для развития которой являются низкие соленость и концентрации нитритного и нитратного азота при общей слабой освещенности (Olli, 2004). Кроме того, заметный вклад в общую биомассу фитопланктона вносила *E.tripartita*, питающаяся диатомовыми, такими как *Sceletonaema*, и динофлагеллятами (Hargraves, 2002).

В середине июля при максимальном за год прогреве верхнего десятиметрового слоя до 18,9°C биомасса синезеленых водорослей (основных первичных продуцентов в начале лета) увеличилась в четыре раза по сравнению с июнем. В первую половину лета (июль-август) биомасса фитопланктона составляла 799-1589 мгС/м³. Максимального развития достигали *Monoraphidium contortum*, *Pyramimonas grossii*, *Oocystis lacustris*, *Dictiosphaerium pulchellum* и *W.compacta**. Характерное для Балтики «цветение» *A.flos-aquae**, которое в июле 2008 г. отличалось наибольшей интенсивностью за период 2003-2008 гг., отмечалось за десять дней до проведения наблюдений на станции 24 (Семенова..., 2012).

Во второй половине лета (вторая половина августа - начало сентября) с увеличением солености отмечалось снижение биомассы фитопланктона (120-168 мгС/м³) и значительное сокращение видового разнообразия представителей отд. Chlorophyta и Cyanophyta, что свидетельствует о сукцессионной смене фитопланктонного сообщества. Вынос биогенных элементов в фотический слой после штормов позволил интенсивно развиваться *C.granii*. В сентябре, по-видимому, под влиянием сгона вод, наблюдалось бурное «цветение» *E.gymnastica* (40% сырой биомассы). Благоприятными условиями для появления этого вида является

доступность биогенных веществ в периоды затухающей турбулентности после апвеллинга (Olli et al., 1996). Из динофлагеллят преобладали гетеротрофные виды *Gymnodinium* sp., *Peridinium* sp., *Amphydinium* sp.

Таблица 22 – Комплекс доминирующих видов фитопланктона на станции 24

День по юлианскому календарю	Доминирующие виды, более 10 % от общей численности фитопланктона	Доминирующие виды, более 10 % от сырой биомассы фитопланктона
27	<i>Komma caudata</i> 20 <i>Teleaulax acuta</i> 14 <i>Teleaulax amphioxeia</i> 12 <i>Gymnodinium</i> sp. 10	<i>Coscinodiscus granii</i> 57 <i>Actinocyclus normanii</i> 18
44	<i>Komma caudata</i> 26 <i>Teleaulax amphioxeia</i> 12 <i>Gymnodinium</i> sp. 11 <i>Skeletonaema costatum</i> 10 <i>Teleaulax acuta</i> 10	<i>Coscinodiscus granii</i> 37 <i>Gymnodinium</i> sp. 26
71	<i>Cyclotella choctawhatcheeana</i> 37 <i>Skeletonaema subsalsum</i> 25 <i>Skeletonaema costatum</i> 14 <i>Cyclotella</i> sp. 10	<i>Chaetoceros simplex</i> 27 <i>Stephanodiscus neoastraea</i> 13 <i>Cyclotella choctawhatcheeana</i> 10
104	<i>Heterocapsa rotundata</i> 31 <i>Peridinella catenata</i> 20 <i>Stephanodiscus hantzschii</i> 18	<i>Stephanodiscus neoastraea</i> 19 <i>Stephanodiscus hantzschii</i> 19 <i>Peridinella catenata</i> 13 <i>Gymnodinium ostenfeldii</i> 12
107	<i>Chrysochromulina</i> sp.* 43	<i>Peridinella catenata</i> 30 <i>Chrysochromulina</i> sp.* 17 <i>Gymnodinium</i> sp. 16
136	<i>Chrysochromulina</i> sp.* 34 <i>Chrysochromulina</i> spp.* 24 <i>Gymnodinium</i> sp. 11 <i>Eutreptiella gymnastica</i> 10	<i>Gymnodinium</i> sp. 34 <i>Chrysochromulina</i> spp.* 20 <i>Protoperidinium bipes</i> 15
170	<i>Chrysochromulina</i> sp.* 36 <i>Planktolygbya limnetica</i> 20 <i>Chrysochromulina</i> spp.* 10	<i>Ebria tripartita</i> 24 <i>Heterocapsa triquetra</i> * 22 <i>Planktolygbya limnetica</i> 11 <i>Gymnodinium</i> sp. 10
200	<i>Komma caudata</i> 22 <i>Woronichinia compacta</i> * 13	<i>Tetrastrum triangulare</i> 47 <i>Woronichinia compacta</i> * 13
226	<i>Woronichinia compacta</i> * 21 <i>Monoraphydium contortum</i> 19 <i>Teleaulax acuta</i> 14	<i>Planktotrix agardhii</i> * 30 <i>Woronichinia compacta</i> * 27 <i>Ebria tripartita</i> 12
232	<i>Woronichinia compacta</i> * 36 <i>Komma caudata</i> 14 <i>Teleaulax acuta</i> 17	<i>Coscinodiscus granii</i> 77
255	<i>Eutreptiella gymnastica</i> 54 <i>Komma caudata</i> 20	<i>Eutreptiella gymnastica</i> 32 <i>Peridinium</i> sp. 30 <i>Gymnodinium</i> sp. 19
282	<i>Komma caudata</i> 15 <i>Teleaulax acuta</i> 14 <i>Chaetoceros brevis</i> 12 <i>Pyramimonas grossii</i> 11 <i>Cyclotella choctawhatcheeana</i> 10	<i>Chaetoceros brevis</i> 32
340	<i>Monoraphydium contortum</i> 23 <i>Woronichinia compacta</i> * 16 <i>Skeletonaema costatum</i> 11	<i>Coscinodiscus granii</i> 35 <i>Woronichinia compacta</i> * 19

* потенциально токсичный вид

Осень (октябрь-декабрь) характеризовалась доминированием диатомовых водорослей *Ch.brevis*, представителей мелкоклеточных зеленых хлорококковых водорослей, развивающихся в пресных водах (*M.contortum*, *O.lacustris*, *T.glabrum*, *P.grossii*, и др.), видов синезеленых, встречающихся круглогодично (*W.compacta**). За счет развития последних отмечалось небольшое увеличение биомассы фитопланктона в декабре (374 мгС/м³) по сравнению с октябрём (134 мгС/м³). Зимой (январь-февраль) наблюдались минимальные величины биомассы фитопланктона (50-53 мгС/м³). Фитопланктон в основном был представлен видами, которые встречались круглогодично: *C.granii*, *Gymnodinium* sp., *T.glabrum*, *Planctonema lauterbornii*.

Относительное содержание хлорофилла «а» в биомассе фитопланктона. Сезонные изменения общей биомассы фитопланктона в верхнем десятиметровом слое существенно отличаются от сезонных изменений концентраций хлорофилла «а» ($R^2=0,36$). В целом, от зимы к лету происходит постепенное снижение удельного содержания хлорофилла «а» в биомассе фитопланктона от 9,6 до 458 мгС/мгХл«а» (Рисунок 45). Удельное содержание хлорофилла «а» в фитопланктоне возрастает, когда развитие фитопланктона ограничивается абиотическими факторами, низкими концентрациями нитратов в мае и слабой освещенностью в зимний период.

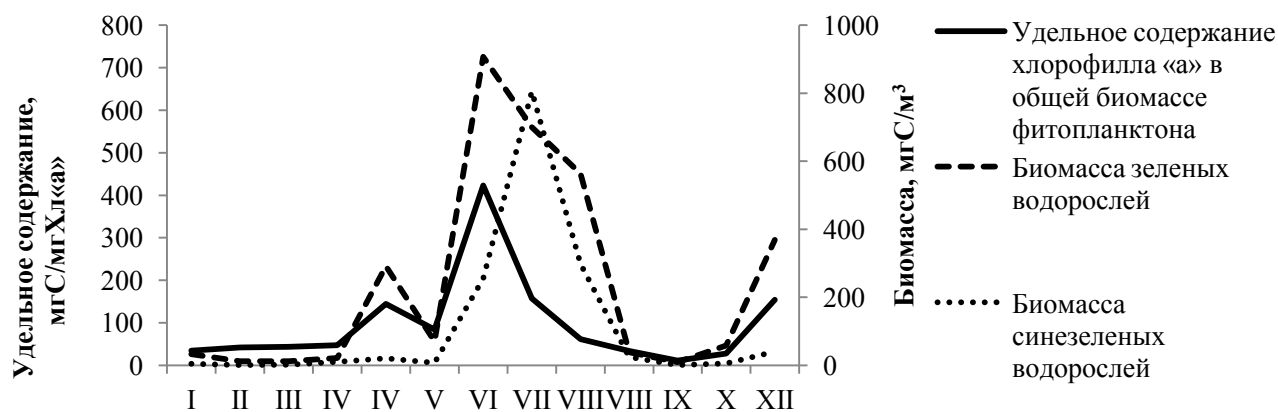


Рисунок 45 – Динамика биомассы отд. Chlorophyta, отд. Cyanophyta и удельного содержания хлорофилла «а» в общей биомассе фитопланктона в верхнем десятиметровом слое

При сопоставлении кривых, описывающих сезонный ход удельного содержания хлорофилла «а» в общей биомассе фитопланктона и биомассы зеленых водорослей, выяснилось практически полное их совпадение ($R^2=0,72$). Зеленые водоросли, содержащие наибольшее по сравнению с представителями других отделов количество углерода в клетках, оказывают существенное влияние на удельное содержание хлорофилла «а» в верхнем десятиметровом слое в течение года. Расхождение кривых, описывающих сезонный ход удельного содержания

хлорофилла «а» в общей биомассе фитопланктона и биомассы зеленых водорослей, по-видимому, связано с резким увеличением в июле-начале августа биомассы представителей отд. Cyanophyta, содержащих меньшее количество углерода в своих клетках.

Для начала «цветения» синезеленых водорослей, способных преодолевать недостаток нитратов, необходимы максимум освещенности (в исследуемом районе это май-июль (Справочник..., 1966)), максимальный прогрев вод (июль-сентябрь) и слабая турбулентность вод (наиболее слабые ветра отмечаются в период с мая по август (Стонт, 2012)). Массовая вегетация синезеленых водорослей начинается к в первых числах июля, когда температура воды достигает 17-18 °С и продолжается до усиления ветра либо снижения инсоляции.

Таким образом, в период весеннего «цветения» фитопланктона отмечаются более высокие, чем летом, концентрации хлорофилла «а», вследствие его большего удельного содержания в биомассе фитопланктона. Биомасса и продукция фитопланктона весной выше, чем летом, вследствие слабого выедания фитопланктона зоопланктоном.

Взаимосвязь первичной продукции с концентрациями биогенных элементов. Возможно, следствием снижения интенсивности цветений диатомовых видов или характерной особенностью исследуемого района являются высокие концентрации растворенных силикатов. В сезонной динамике концентраций кремния выделялись по три четких максимума и минимума. Первый минимум концентраций кремния отмечался в апреле-июне (50-150 мкг-ат/л) и был самым длительным и глубоким. Второй минимум пришелся на сентябрь-октябрь (89-122 мкг-ат/л). Третье относительное снижение концентраций кремния (100-126 мкг-ат/л) отмечалось в феврале и совпадало с максимальной соленостью водной толщи в результате нагона вод из открытого моря. Восстановление концентраций кремния, соответственно, происходило с июля по август (122-272 мкг-ат/л) и в декабре-январе, а также в марте (133-185 мкг-ат/л). Периоды повышения концентраций кремния совпадали с максимумами численности мелкоклеточных диатомовых. Среднегодовая концентрация кремния в верхнем пятиметровом слое составляла 132 ± 30 мкг-ат/л. В 1980-х гг. в эвтрофном Гданьском заливе в устье р. Висла отмечались более низкие концентрации кремния, составляющие 56 ± 60 мкг-ат/л (Nowacki, Jarosz, 1998).

В конце периода зимней аккумуляции биогенных элементов основная часть лабильной фракции органического азота и фосфора должна быть окислена. В январе-марте на станции 24 концентрации трудноокисляемых органических соединений азота составляли $17,5 \pm 6,1$ мкг-ат/л, фосфора – $0,61 \pm 0,44$ мкг-ат/л. Концентрации суммы минеральных форм азота в перемешанном слое изменялись от 4,44 до 10,31 мкг-ат/л. Концентрации фосфатов в среднем за зиму составили $0,95 \pm 0,49$ мкг-ат/л. Молярное N:P-соотношение составляло 7 ± 5 . Т.е. отмечался недостаток азота

относительно концентрации фосфатов, характерный для всего исследованного района и большинства районов Балтийского моря, а также океана.

Вследствие избытка фосфатов характер сезонных изменений первичной продукции и биомассы фитопланктона определяется дефицитом азота. Наиболее сильная статистически значимая корреляционная взаимосвязь выявлена с концентрацией нитратов ($R^2=0,59$). При сопоставлении первичной продукции и суммы окисленных форм азота степень корреляционной связи не изменялась, а с учетом концентрации аммонийного азота степень корреляции снижалась ($R^2=0,42$). Подобным образом в точке наблюдений изменялась степень взаимосвязи концентрации хлорофилла «а» и нитратов, хлорофилла «а» и суммы окисленных и восстановленных форм азота ($R^2=0,46$ и $R^2=0,24$). Это дает основания утверждать, что истощение зимнего запаса именно нитратов вследствие быстрого увеличения объема фитопланктона обуславливает минимум первичной продукции в конце весны.

В отечественных работах (Кобленц-Мишке, Ведерников, 1977) указано, что минеральный азот, фосфор и кремний можно считать лимитирующими элементами, когда их концентрация опускается ниже 3, 0,5 и 10 мкг-ат/л соответственно. Концентрации нитратов ниже 1 мкг-ат/л приводят к значительному азотному «голоданию» морских планктонных водорослей. Верхний предел лимитирующих значений фосфора, судя по опытам на культурах, составляет 0,15-0,55 мкг-ат/л. В Балтийском море вследствие широкого распространения синезеленых водорослей за пороговую концентрацию азота, лимитирующую развитие фитопланктона, принята величина менее 0,01 мкг-ат/л, т.е. на границе чувствительности метода определения (Wasmund et al., 2001; Van Beusekom et al., 2009). Концентрацией фосфатов, ограничивающей развитие фитопланктона, считается концентрация менее 0,15 мкг-ат/л.

По данным ежемесячных наблюдений на станции 24 потребление нитратов в слое максимальных величин фотосинтеза до концентраций 0,10-0,14 мкг-ат/л и потребление суммы минеральных форм азота до концентраций 0,56-1,04 мкг-ат/л приводило к существенному снижению величин первичной продукции в мае (Рисунок 46). При этом концентрации фосфатов оставались на уровне 0,54-0,6 мкг-ат/л. В апреле 2008 г. концентрации нитратов и фосфатов имели подобные величины (соответственно 0,10-0,14 и 0,4-0,6 мкг-ат/л). Однако фотосинтез, по-видимому, поддерживался за счет высоких концентраций аммонийного азота (1,39-2,19 мкг-ат/л), которые не допускали голодания фитопланктона по азоту. Хотя в Кильской бухте за период весеннего цветения азот и фосфор потребляются практически до нулевых концентраций, несмотря на низкое молярное N:P-соотношение (Wasmund et al., 1998). Одной из главных причин является избыток фосфатов в Балтике, а также доступность альтернативных источников азота (поступление азота из атмосферы и мочевины, концентрации которой в Южной Балтике составляют 0,25-0,5 мкг-ат/л).

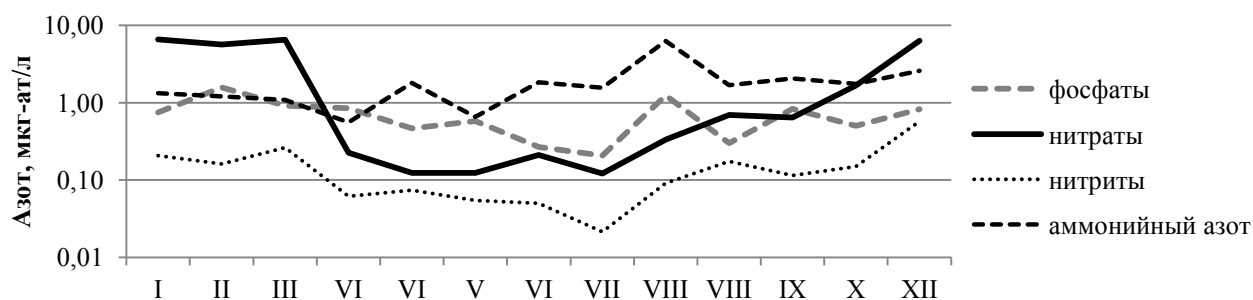


Рисунок 46 – Сезонные изменения концентраций азота и фосфора на станции 24

Данные, полученные в июне-июле 2008 г., свидетельствуют о том, что в отдельные периоды в исследуемом районе, как и в Кильской бухте, не только нитраты, но и фосфаты могут почти полностью потребляться фитопланктоном в процессе фотосинтеза, несмотря на низкое молярное N:P-соотношение. В начале лета на некоторых горизонтах концентрации фосфатов снижались до 0,06-0,14 мкг-ат/л. В июле зафиксировано прекращение фотосинтеза на горизонте 10 м при концентрации фосфатов на этой глубине 0,06 мкг-ат/л.

Освещенность и температура. Зимой при недостаточной освещенности и нестабильности вод, определяемой совместным действием холодных температур на поверхности моря и сильными ветрами, процесс фотосинтеза сильно замедлен, а в береговой зоне практически прекращается (Глава 3.2). С повышением инсоляции начинается бурная вегетация фитопланктона, первичная продукция увеличивается в сотни раз, концентрации хлорофилла «а» – на порядок. Однако связь внутригодового хода первичной продукции и концентрации хлорофилла «а» с интенсивностью солнечной радиации в диапазоне ФАР (соответственно $R^2=0,43$ и $R^2=0,36$) выражена слабо (Приложение 3). Температура воды также не оказывает прямого влияния на характер сезонной динамики первичной продукции ($R^2=0,36$) и концентрации хлорофилла «а» ($R^2=0,32$). Обычно высокая зависимость первичной продукции и концентрации хлорофилла «а» от прогрева воды отмечается при совпадении кривых, описывающих их сезонные изменения и годовой ход температуры воды (Ведерников, 1978; Александров, 2003). В частности, один максимум первичной продукции и биомассы фитопланктона характерен для полярных районов. В умеренных широтах подобный тип сезонной динамики наблюдается в эвтрофных водах в отсутствие биогенного лимитирования.

Скорость первичной продукции. Интенсивность солнечной радиации в диапазоне ФАР, пришедшей к поверхности моря за день, и температура воды оказывают влияние на первичную продукцию через их воздействие на ассимиляционную емкость хлорофилла «а», которая, в целом, повышается с увеличением прогрева воды и условий освещенности (соответственно $R^2=0,41$ и $R^2=0,47$).

Измеренные на станции 24 скорости первичной продукции входили в диапазоны значений, которые наблюдались в этом районе в разные сезоны года (Глава 3.2). Суточные ассимиляционные числа, осредненные по верхнему пятиметровому слою «оптимального» фотосинтеза, поэтапно увеличивались от минимальных значений $3,9-5,5 \text{ мгС} \cdot \text{мгХл}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$ в декабре-феврале до $19,7-20,6 \text{ мгС} \cdot \text{мгХл}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$ в период весенне-летнего минимума первичной продукции, обусловленного исчерпанием нитратов (Рисунок 47). Меньшая зависимость САЧ от концентраций нитратов позволяет поддерживать фотосинтез в это время года и не снижаться первичной продукции до нулевых значений ($R^2=0,38$). С июля до октября в связи ускорением регенерации биогенных элементов отмечалась максимальная фотосинтетическая активность фитопланктона, когда САЧ достигали $27,5-56 \text{ мгС} \cdot \text{мгХл}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$. На кратковременное снижение величин САЧ в сентябре повлияли изменения гидрометеорологической ситуации, обусловившие сукцессионные изменения состава фитопланктонного сообщества. Тенденция к увеличению САЧ от зимы к осени отмечалась во всем исследуемом районе (Глава 3.2).

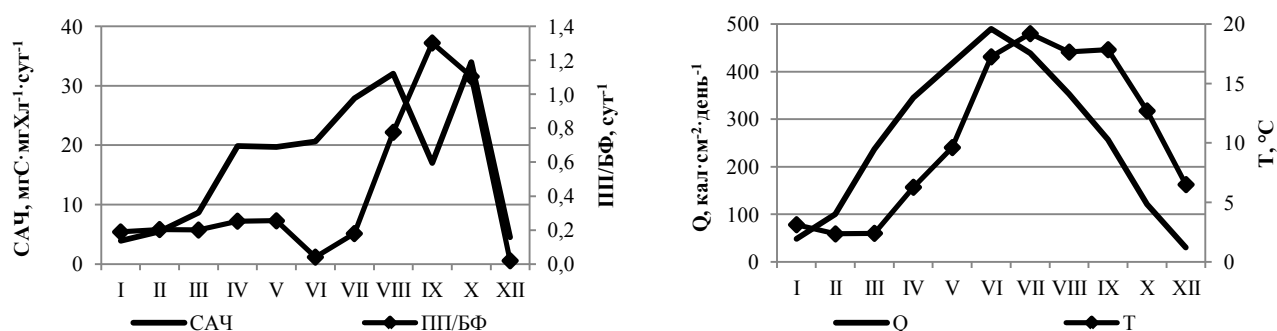


Рисунок 47 – Сезонные изменения удельной первичной продукции относительно концентрации хлорофилла (САЧ) и биомассы фитопланктона (ПП/БФ), а также изменения температуры верхнего десятиметрового слоя (Т) и суммарная падающая радиация (Q (Справочник..., 1966))

Увеличение летом относительного вклада в суммарную биомассу мелкоклеточного фитопланктона может являться причиной увеличения ассимиляционных чисел (Ведерников, Микаэлян, 1989). Сезонные изменения суточного ассимиляционного числа на станции 24 происходили разнонаправленно с изменениями среднего объема клеток фитопланктона в короткий период времени, в декабре и с апреля 2008 г. до первой половины августа. В этот период в фитопланктоне как раз интенсивно развивались мелкие флагелляты (гаптофитовые, динофитовые, криптофитовые виды, эвгленовые). В остальное время, наоборот, отмечались однонаправленные изменения САЧ и средних объемов клеток фитопланктона (Рисунок 48).

Средняя скорость первичной продукции в верхнем десятиметровом слое в период с января до первой августа находилась на уровне $0,18-0,25 \text{ сут}^{-1}$. Со второй половины августа так же, как и САЧ резко увеличились ПП/БФ-коэффициенты (до $1,6-2,4 \text{ сут}^{-1}$). Вероятно, несмотря на

снижение инсоляции увеличение скорости фотосинтеза связано с увеличением концентраций азота и фосфора и еще высокой температурой воды осенью. Так, в середине октября 2006 г. при температуре воды около 16°C измерены максимальные за все время наблюдений величины первичной продукции.

В июне зафиксированы минимальные за год величины удельной первичной продукции 0,04-0,08 сут⁻¹, не вписывающиеся в общую динамику изменений удельной скорости фотосинтеза. Точка наблюдений находится в районе поочередного влияния открытого моря и побережья. И, как уже указывалось выше, в поверхностном слое отмечалось резкое снижение солености воды и увеличение биомассы фитопланктона на этом горизонте, связанное с адвекцией вод со стороны берега.

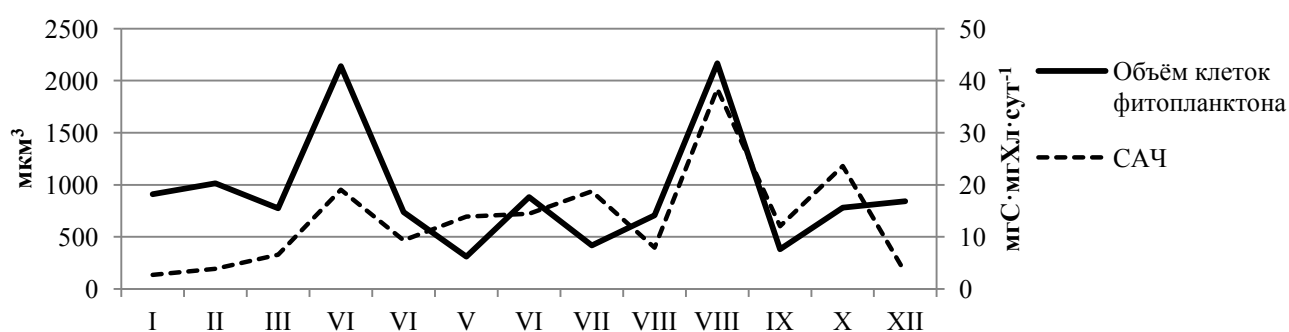


Рисунок 48 – Сезонная динамика средних объемов клеток и суточных ассимиляционных чисел

С учетом результатов наблюдений, изложенных в Главе 3.2, можно предположить, что помимо сезонной сукцессии планктонного сообщества, величины и характер сезонной динамики скоростей фотосинтеза во многом зависят особенностей географического положения точки наблюдений в изучаемом районе.

Роль *бактериопланктона* в выделении фосфора и азота в экосистемах до конца не ясна и, по-видимому, зависит от соотношения этих элементов с углеродом в потребляемом ими органическом веществе и в бактериальных клетках (Садчиков, 2007). Если бактерии потребляют сахара, аминокислоты и другие легкоокисляемые органические вещества, не содержащие фосфор или содержащие его в небольших количествах, то не только не выделяют его в окружающую среду, но и конкурируют с фитопланктоном в его потреблении (Kuraşen, Heinänen, 1993).

При изучении сезонной динамики параметров бактериопланктона на станции 24 выявлены несколько достаточно четких закономерностей:

1) Максимальные величины численности (до 5255-11905 тыс.кл/мл) и биомассы (до 125-307 мгС/м³) бактериопланктона наблюдались в периоды относительно пониженной бактериальной продукции (до 0-4 мгС·м⁻³·сут⁻¹). Наоборот, в периоды увеличения продукции

бактерий (до 348-398 $\text{мгС}\cdot\text{м}^{-3}\cdot\text{сут}^{-1}$) отмечались относительно пониженные величины их численности (до 1356-1517 тыс.кл/мл) и биомассы (до 30-41 $\text{мгС}/\text{м}^3$) (Рисунок 49).

2) Биомасса бактерий в верхнем десятиметровом слое находится в высокой степени положительной корреляционной взаимосвязи с концентрацией органического азота ($R^2=0,72$). Определяющее влияние на сезонную динамику концентраций органического азота в экосистеме оказывает уровень первичной продукции фитопланктона ($R^2=0,62$). Очевидно, что это следствие высокой зависимости первичной продукции органического вещества от концентраций нитратов в течение года. Большая часть органического азота включена в состав фитопланктона.

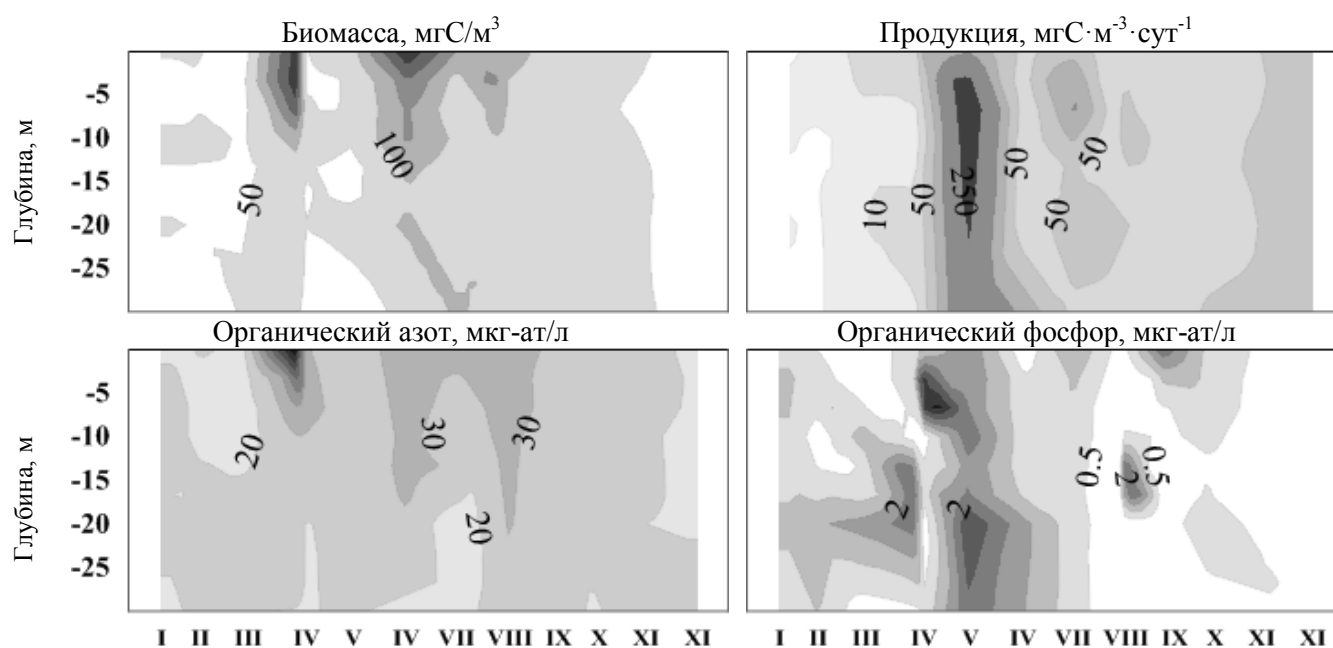


Рисунок 49 – Сезонная динамика продукции и биомассы бактерий на фоне сезонных изменений концентраций органического азота и органического фосфора

3) В теплый период года максимумы концентраций органического фосфора (диапазон изменений концентраций 0-4,5 $\text{мкг-ат}/\text{л}$) отмечались приблизительно с месячным опозданием относительно максимумов первичной продукции и концентраций органического азота (12,47-104,13 $\text{мкг-ат}/\text{л}$). Периоды увеличения концентраций органического фосфора совпадали с периодами снижения солености и увеличения продукции бактерий. Корреляционные взаимосвязи с соленостью обычно проявляются при изучении пространственной изменчивости и при условии широкого диапазона колебаний её величин, например, в речном устье (Wielgat-Rychert et al., 2013). Взаимосвязь концентраций органического фосфора с продукцией бактерий слабая ($R^2=0,39$) за счет данных, полученных в зимний период, когда метаболизм бактерий

очень сильно замедлен под влиянием низких температур. В тоже время продукция бактерий, особенно удельная, демонстрирует сильную отрицательную взаимосвязь с соленостью ($R^2=0,73$). Все вышеизложенное подтверждает существенное влияние соседних районов и/или стока с побережья на участок акватории с глубинами до 40 м (Глава 3.2).

В результате жизнедеятельности зоопланктона, а также *простейших* многократно ускоряется регенерация биогенов, т.к. они имеют очень высокий уровень обмена. *Mezodinium rubrum* в отличие от других простейших имеет способность к фотосинтезу за счет получения фотосинтезирующих органелл и пластид от представителей отдела Cryptophyta, которыми *M.rubrum* питается (Crawford, 1989; Jonsson et al., 2006). Максимум его биомассы следовал в конце весеннего «цветения» фитопланктона в апреле 2008 г. и на глубинах 5-10 м достигал очень высоких значений (численность 242-560 млн.орг/м³, биомасса 1003-3088 мгС/м³), сопоставимых с биомассой остального фитопланктона, которая также была высокой. На горизонтах максимальной численности *M.rubrum* немного увеличивались концентрации фосфатов.

Выводы:

1. Сезонные изменения первичной продукции фитопланктона описываются кривой с двумя четко выраженными максимумами: коротким весенним (вторая декада марта-апрель) и продолжительным летним (июль-август).

2. В отсутствие специальных измерений первичной продукции её сезонная динамика может быть описана на основании данных по концентрации хлорофилла «а» с помощью уравнения линейной регрессии с коррекцией полученных из уравнения величин первичной продукции относительно её реальных значений *in situ*.

3. Сезонные изменения первичной продукции фитопланктона определяются концентрациями нитратов. Уровень первичной продукции фитопланктона, в свою очередь, оказывает определяющее влияние на сезонную динамику концентраций органического азота в экосистеме.

4. В начале лета фосфаты могут почти полностью потребляться фитопланктоном в процессе фотосинтеза, несмотря на низкое молярное N:P-соотношение. Периоды увеличения концентраций органического фосфора совпадали с периодами снижения солености, что свидетельствует о существенном влиянии соседних районов и стока с побережья на участок акватории с глубинами до 40 м (Глава 3.2).

5. Интенсивность солнечной радиации и температура воды в сезонном аспекте оказывают влияние на первичную продукцию через их воздействие на ассимиляционную емкость хлорофилла. От зимы к осени отмечается тенденция к увеличению САЧ, а также удельной продукции фитопланктона относительно его биомассы.

6. Статистически значимой взаимосвязи между биомассой фитопланктона и концентрацией хлорофилла «а» не установлено. На расхождение кривых, описывающих их сезонные изменения в течение года, оказывают влияние изменения удельного содержания хлорофилла «а» в фитопланктоне. Существенное влияние на снижение удельного содержания хлорофилла «а» в общей биомассе фитопланктона оказывает доля биомассы зеленых водорослей в общей биомассе фитопланктона.

4.2. Межгодовые колебания и ежегодный уровень

Межгодовые изменения первичной продукции в российском секторе Гданьского бассейна Балтийского моря оценивались по наиболее полному ряду данных, полученному летом 2003-2013 гг., когда на фоне устойчивой стратификации в течение длительного периода времени отмечается высокий уровень первичной продукции фитопланктона, а пространственная изменчивость наблюдаемых величин наименьшая.

Статистически значимой тенденции к изменению уровня первичной продукции за период наблюдений не выявлено (Рисунок 50). Это согласуется с отсутствием изменений среднегодового содержания поверхностного хлорофилла «а», которое можно видеть из массива спутниковых данных за период 2003-2012 гг. (Рисунок 51).

В умеренных широтах ежегодный уровень первичной продукции зависит от запасов нитратов и фосфатов, поступивших в фотический слой в течение зимы, а также прогрева поверхностного слоя моря в теплый период года.

Пополнение запасов биогенных элементов в фотическом слое обычно определяется интенсивностью зимней конвекции. В Балтийском море концентрации фосфатов в глубинных слоях также зависят от динамики затоков в Гданьскую впадину относительно обогащенных кислородом глубинных вод, поступающих из Северного моря через Датские проливы. В процессе перехода от аэробных условий к анаэробным фосфаты высвобождаются из верхнего слоя осадков и при усилении вертикального обмена поступают в вышележащие слои.

В начальный период наблюдений в исследуемом районе заметное увеличение зимних концентраций фосфатов было вызвано особенно крупным затоком соленых вод 2003 г., после которого происходили небольшие затоки с меньшими эффектами (Рисунок 52; Дубравин, 2012). Во второй половине периода наблюдений отмечалось снижение зимних температур воздуха (Стонт, 2014). Известно, что в холодные зимы низкая температура вызывает особенно интенсивный подъем глубинных вод.

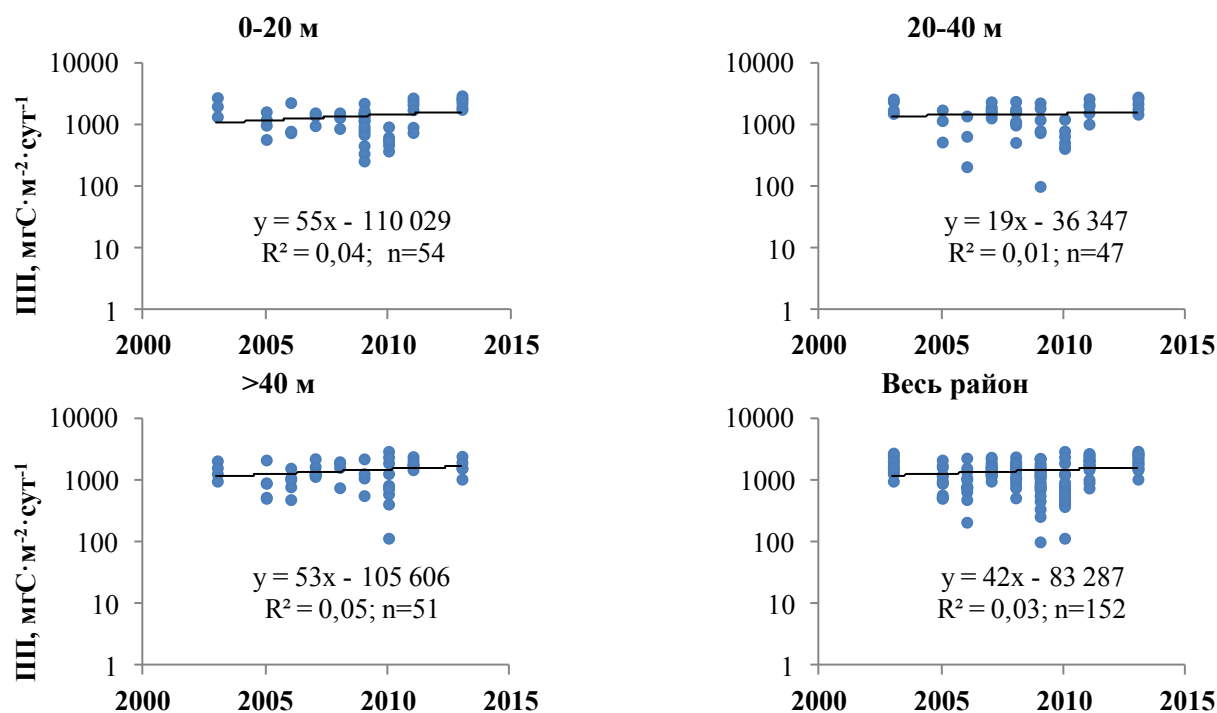


Рисунок 50 – Межгодовые изменения первичной продукции фитопланктона в первой половине июля в российском секторе Гданьского бассейна Балтийского моря

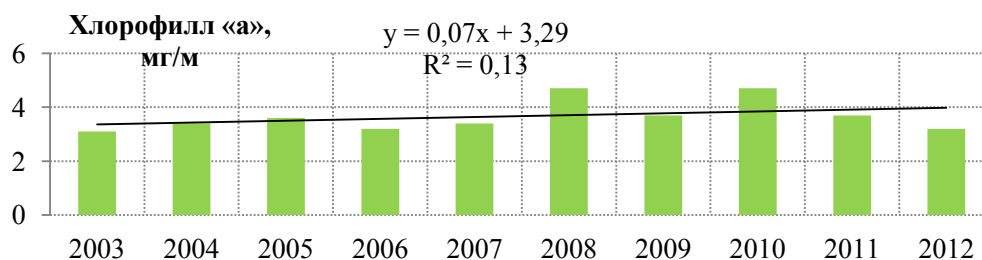


Рисунок 51 – Межгодовая изменчивость среднегодовых значений концентрации поверхностного хлорофилла «а» в 2003-2012 гг. (Буканова, 2014)

Последние исследования термического режима в Балтийском море за период с 1990 по 2008 гг. выявили рост температуры поверхности моря, составляющий 0,03-0,08 °С в год (Lehmann et al., 2011; Voss et al., 2012; HELCOM, 2013б). Для юго-восточной части Балтийского моря также установлена тенденция к повышению температур поверхности моря в весенне-осенний период (Стонт, 2014).

Таким образом, постепенное снижение концентраций фосфатов в морских водах после крупного затора 2003 г., сопровождалось увеличением глубины проникновения зимней конвекции во второй половине периода исследований. Вкупе с ростом температуры поверхности моря в теплый период года, связанным с глобальными изменениями климата, эти

процессы способствовали сохранению продукции фитопланктона приблизительно на одном уровне.

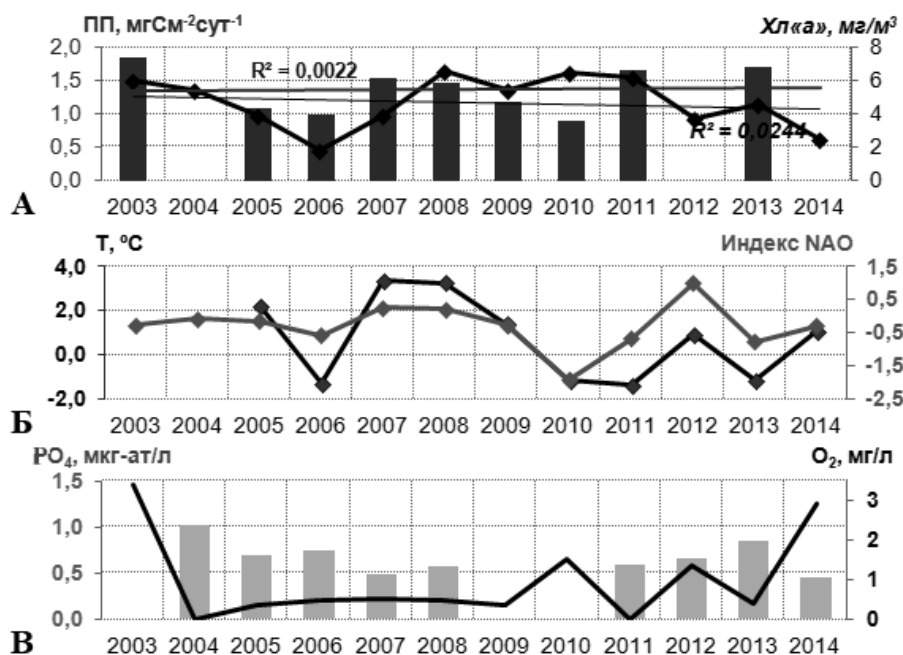


Рисунок 52 – Межгодовые изменения: А. Первичной продукции и концентраций хлорофилла «а» в летний период; Б. Зимних (декабрь-март) значений индекса NAO и температуры воздуха в районе МЛСПД-6; В. Концентраций фосфатов в начале марта в районе МЛСПД-6 и кислорода в придонном слое Гданьской впадины в июле в 2003-2014 гг.

Результаты вычисления ежегодного уровня первичной продукции фитопланктона в исследуемом районе представлены в Таблице 23. Из неё видно, участки акватории с относительно повышенным среднесуточным уровнем продукции фитопланктона дают и относительно высокие годовые величины. Однако вклад этих районов в суммарную продуктивность всей акватории, в целом, пропорционален занятым ими площадям, т.е. примерно одинаковый.

Расчет ежегодных величин первичной продукции по среднесезонным значениям приводит к завышению вычисленной величины на 5%. Более точную оценку дают величины, вычисленные суммированием среднемесячных значений продукции фитопланктона (Таблица 24). Полученный этим способом ежегодный уровень первичной продукции в исследуемом районе ($237 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$) хорошо согласуется с наиболее «свежими» его оценками в соседних районах: $225 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$ в Гданьском заливе (Глава 1.3).

В предшествующих исследованиях установлено, что в Гданьском бассейне доля первичной продукции, производимой фитопланктоном в период весеннего «цветения» (43% ежегодной величины первичной продукции в столбе воды), приблизительно равна доле продукции, производимой летом (45% ежегодной величины; Очерки..., 1984). Также,

сообщалось, что в связи с эвтрофикацией весенний максимум первичной продукции становится более интенсивным относительно летнего (Kaczmarek et al., 1997).

Таблица 23 – Ежегодные величины первичной продукции фитопланктона в российском секторе Гданьского бассейна Балтийского моря в 2003-2015 гг.

Район	Площадь,		Первичная продукция							
			мгС·м ⁻² ·сут ⁻¹		гС·м ⁻² ·год ⁻¹		тыс.т С		% от Σ	
	км ²	%	среднее	med	среднее	med	среднее	med	среднее	med
Самбийско-Куршский	539	9	794	702	290	256	156	138	11	10
м.Таран	143	2	885	738	323	270	46	39	3	3
плато Рыбачий	806	14	602	542	220	198	177	160	12	12
Гданьский залив	1556	27	835	810	305	296	475	461	32	34
открытое море	2789	48	617	529	225	193	628	538	42	40
0-20 м	551	9	720	546	263	199	145	110	10	9
20-40 м	1774	30	670	604	245	221	434	391	30	32
>40 м	3508	60	665	574	243	210	852	735	60	59
вся акватория	5833	100	685	575	250	210	1431	1237	100	100
<i>Балтийское море</i>	<i>415266</i>		<i>438</i>		<i>160*</i>		<i>66442,56</i>		<i>2**</i>	
<i>Гданьский бассейн</i>	<i>21000</i>		<i>616</i>		<i>225</i>		<i>47250</i>		<i>29***</i>	

* HELCOM, 2014; **доля акватории в суммарной продукции Балтийского моря и ***Гданьского бассейна

Таблица 24 –Доля суммарной ежемесячной первичной продукции фитопланктона от её суммарной ежегодной величины (Σ)

Месяц	Дневная, мгС·м ⁻²			Ежемесячная, гС·м ⁻²			Σ, тыс.т С			% от Σ		
	средняя	медиана	Ст.24	средняя	медиана	Ст.24	средняя	медиана	Ст.24	средняя	медиана	Ст.24
Январь	45	45	45	1	1	1	8	8	8	1	1	0,5
Февраль	46	46	46	1	1	1	8	8	8	1	1	0,4
Март	161	71	214	5	2	7	29	13	39	2	1	2
Апрель	846	724	2007	25	22	60	148	127	351	11	10	20
Май	745	570	483	23	18	15	135	103	87	10	8	5
Июнь	1197	1240	798	36	37	24	210	217	140	15	18	8
Июль	1544	1540	1988	48	48	62	279	278	359	20	23	21
Август	1105	998	1362	34	31	42	200	181	246	14	15	14
Сентябрь	1142	1142	1233	34	34	37	200	200	216	14	16	13
Октябрь	647	336	1147	20	10	36	117	61	207	8	5	12
Ноябрь	220	178	-	7	5	7	38	31	38	3	3	2
Декабрь	63	63	76	2	2	2	11	11	14	1	1	1
Год	647	580	802	237	212	294	1382	1238	1714	100	100	100

В российском секторе бассейна основное количество первичной продукции создается фитопланктоном в период биологического лета за счет его большей продолжительности, 43-49% ежегодной величины, тогда как весной – 21-27% ежегодной величины. Возможно, необходимы дополнительные наблюдения первичной продукции фитопланктона в период весеннего максимума развития фитопланктона, когда ситуация изменяется особенно быстро, и время достижения которого составляет от одной до трех недель, чтобы с большей аргументацией судить о вкладе весеннего и летнего максимумов первичной продукции в её ежегодный уровень.

Согласно современной трофической классификации Балтийского моря (включая прибрежные воды) по учитываемым показателям ежегодной величины первичной продукции в столбе воды, а также согласно другим показателям трофического статуса, российский сектор Гданьского бассейна Балтийского моря в период 2003-2015 гг. соответствовал мезотрофному уровню (Таблица 25). При этом к основанию Куршской косы и северному побережью Самбийского п-ва примыкают воды, достигающие границы, установленной для эвтрофных вод (Рисунок 53).

Таблица 25 – Показатели трофического статуса Балтийского моря
(Сорокин и др., 1996; Wasmund et al., 2001)

Показатель	Олиготрофный	Мезотрофный	Эвтрофный	Российский сектор юго-восточной части Балтийского моря	Ст. 24
Первичная продукция, $гС \cdot м^{-2} \cdot год^{-1}$	<100	100-250	250-400	237	294
Биомасса фитопланктона, $мг/м^3$	<500	500-2000	2000-4000	340	506
Концентрация хлорофилла «а», $мг/м^3$	<0,8	0,8-4	4-10	3,6	5,7
Фосфаты, $мкг-ат/л$	<0,2	0,2-0,8	0,8-3	0,8	0,89
Минеральный азот, $мкг-ат/л$	<2	2-10	10-60	7,9	7,84
Численность бактериопланктона, тыс. кл/мл	<400	400-2000	2000-5000	1962	2408
Биомасса бактериопланктона, $мг/м^3$	<50	50-300	300-1000	212	285

Концентрации хлорофилла «а» и остальные показатели трофического статуса преимущественно свидетельствуют от мезотрофном состоянии вод. Исключение составляет биомасса фитопланктона, средние значения которой в период наблюдений соответствовали

олиготрофному уровню, в т.ч. в прибрежных водах (Александров, Кудрявцева, 2012; Семенова, 2012).

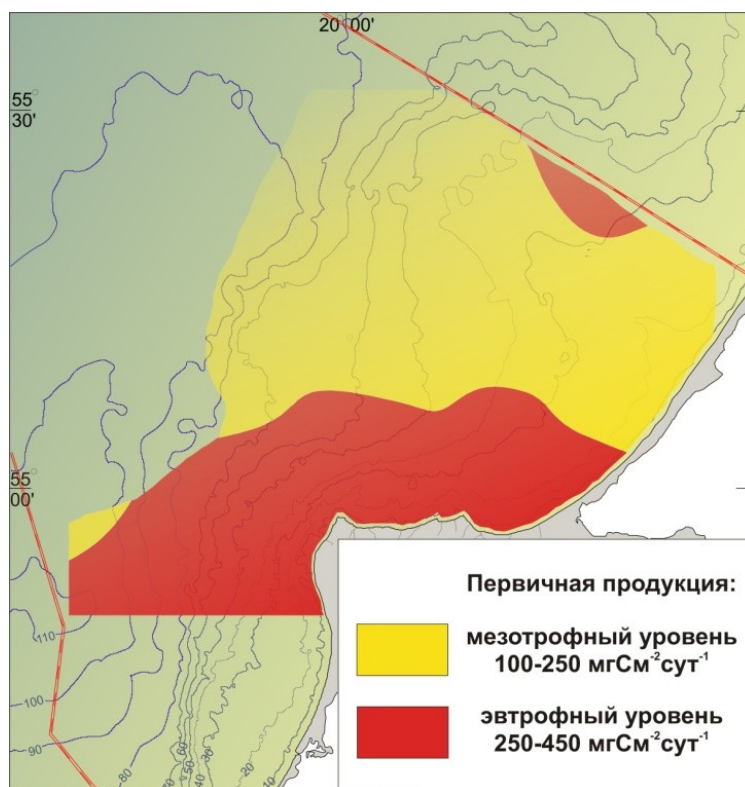


Рисунок 53 – Первичная продукция фитопланктона в российском секторе Гданьского бассейна Балтийского моря, гС·м⁻²·год⁻¹

Выводы:

1. За период наблюдений в 2003-2013 гг. уровень первичной продукции фитопланктона в российском секторе Гданьского бассейна Балтийского моря не изменился вследствие одновременно идущих процессов снижения концентраций фосфатов после крупного затока 2003 г., усиления зимней конвекции во второй половине периода наблюдений и роста температуры поверхности моря в теплый период года.

2. Основное количество первичной продукции создается фитопланктоном в период биологического лета за счет его большей продолжительности, 43-49% ежегодной величины первичной продукции фитопланктона в столбе воды, тогда как весной – 21-27% ежегодной величины первичной продукции в столбе воды.

3. Ежегодная величина первичной продукции фитопланктона в исследуемом районе составляет 237 гС·м⁻²·год⁻¹. Она близка к верхнему уровню, установленному для мезотрофных вод (100-250 гС·м⁻²·год⁻¹). К основанию Куршской косы и северному побережью Самбийского п-ва примыкают воды, соответствующие эвтрофному уровню (250-450 гС·м⁻²·год⁻¹).

4.3. Изменения в геологическом масштабе времени

Исследованный разрез донных отложений POS-3037007 от отметки 615 см до приповерхностного слоя представлен оливково-серыми алевроглинистыми илами. Осадки характеризуются ритмичной слоистостью, местами они пористые, газонасыщенные и содержат остатки раковин. Отложения здесь накапливались в позднем голоцене в условиях литоринового и постлиторинового морских бассейнов (Григорьев и др., 2009).

Колонка осадков ПШ-5483 от отметки 420 см до отметки 221 см представлена светло-коричневыми глинами с гидроилитовыми пятнами и слоями, которые встречаются на отрезке 289-145 см (Рисунок 54). Вышележащая 221-40 см часть разреза представлена серыми и голубовато-серыми глинами. Выше и до поверхности залегают пелитовые илы. Осадки колонки ПШ-5483 представлены светло-коричневыми глинами и пелитовыми илами. В обеих колонках современные отложения оказались смыты и на поверхность выходят осадки, которые накапливались в условиях литоринового и постлиторинового морских бассейнов (Таблица 26).

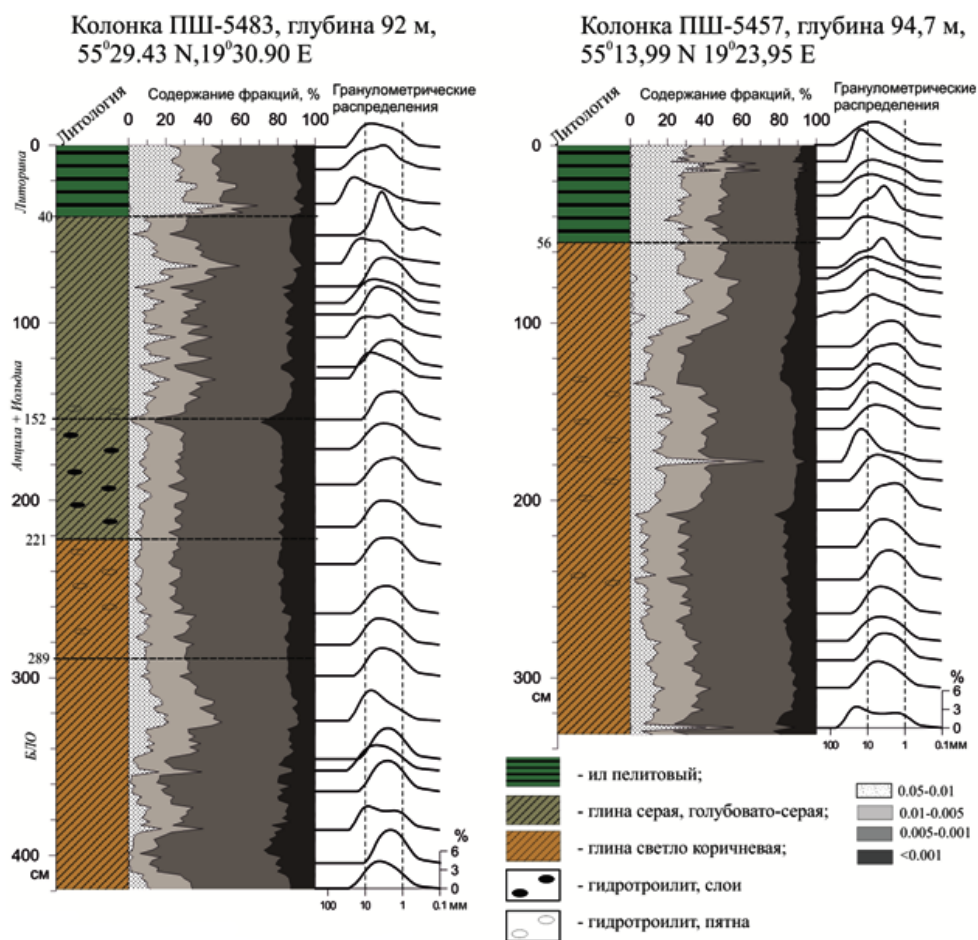


Рисунок 54 – Распределение гранулометрического состава и литологическое описание колонок ПШ-5483 и ПШ-5457

Таблица 26 – Результаты радиоуглеродного датирования

<i>Колонка донных осадков</i>	<i>Интервал по разрезу</i>	<i>Радиоуглеродный возраст</i>
ПШ-5457	0-1	2955 ± 35
ПШ-5457	40-41	6370 ± 40
ПШ-5483	2-4	2635 ± 30
ПШ-5483	30-32	4810 ± 35
POS-3037007	200–205	4710 ±130
POS-3037008	258–270	5080 ±130
POS-3037009	298–310	5750 ±120
POS-3037010	377–390	6450 ±150
POS-3037011	480–495	7110 ±200
POS-3037012	620–635	8520 ±130

Средняя скорость накопления отложений в позднем плейстоцене-голоцене, рассчитанная по результатам радиоуглеродных датировок изменяясь от 0,04 до 0,66 мм/год. Современная скорость седиментации, по данным измерений Pb^{210} для поверхностного 29 см слоя осадков колонки POS-3037012 составила 0,17 мм/год.

Распределение содержаний $C_{орг}$ по колонке POS-3037007 изменялось в пределах от 1,3 до 6,1%, в среднем составляя $3,6 \pm 1,1\%$. Минимальные величины соответствовали концу холодного бореального климатического периода, наиболее высокие величины наблюдались в конце атлантического и субатлантического климатических периодов.

Распределение содержаний $C_{орг}$ по колонке ПШ-5457 изменялось в более широких пределах от 0,5 % в самой нижней части разреза (334-250 см) и достигало наибольших величин 6,6% в осадках возрастом 6000-7000 лет. Наконец, распределение содержаний $C_{орг}$ по колонке ПШ-5483 также изменялось от минимальных значений около 0,4% в осадках Балтийского ледникового озера до 5,5%, накопленных в осадках период климатического оптимума голоцена (7000-4000 лет назад).

Результаты расчетов, выполненные по формуле (4), показали хорошую сопоставимость величины первичной продукции ($205 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$), вычисленной по современному содержанию $C_{орг}$ в поверхностных осадках Гданьского бассейна (3,5%; 29 лет), с уровнем первичной продукции ($183\text{-}225 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$) в период, когда эти осадки были накоплены (Renk, 1993; Witek et al., 1999). Это дает основание для применения содержания $C_{орг}$ в донных осадках как индикатора уровня первичной палеопродуктивности в исследуемом районе.

После пересчета содержания $C_{орг}$ в колонках осадков в величины первичной продукции был выявлен диапазон изменений ее значений в исследуемом районе. Он составил 43-417 (180 ± 121) $\text{гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$. Отсюда вытекает, что современный ежегодный уровень первичной продукции находится в пределах его колебаний, обусловленных естественными причинами – изменениями климата Земли.

Самой низкой продуктивностью отличалось Балтийское ледниковое озеро, которое образовалось на месте Южной Балтики около 14000 лет назад после отступления ледника. По содержанию $C_{орг}$ в озерных осадках, отобранных из колонки ПШ-5483, ежегодные величины первичной продукции в условиях холодного климата, соответствующего приледниковым районам, составляли около $49 \pm 5 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$ (Рисунок 55). В пребореальном и бореальном климатических периодах происходило дальнейшее потепление климата, хотя первичная продукция за эти тысячелетия почти не изменялась ($60 \pm 11 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$). Ежегодные величины первичной продукции в период существования Балтийского ледникового озера и Иольдиева моря эквивалентны ежегодным величинам первичной продукции олиготрофной ($<100 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$) полярной части Ботнического моря Балтийского моря в современную эпоху (Lassig et al., 1978; Wikner, Hagström, 1999).

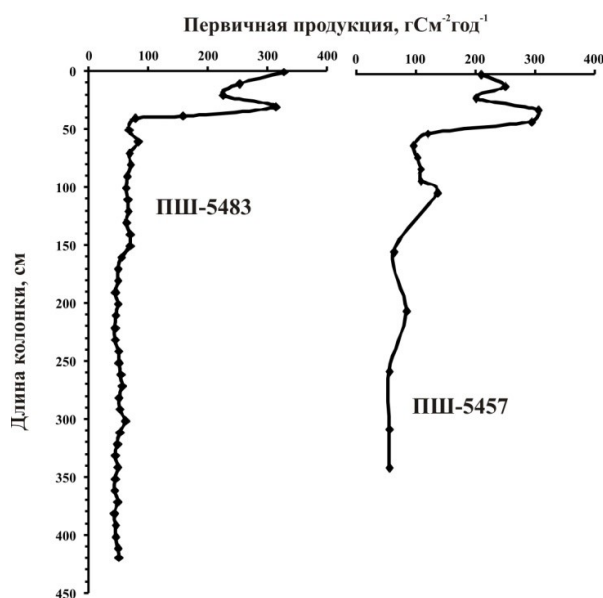


Рисунок 55 – Распределение первичной продукции по разрезам ПШ-5483 и ПШ-5457.

Последующие стадии развития Балтийского моря и климатические периоды относительно подробно представлены в отложениях колонки POS-3037007.

В фазу регрессии Анцилового озера продолжалось потепление климата, объемы поступления в водоем пресных вод (относительно их поступления в период таяния остатков ледника) сокращались, произошло углубление порога стока в районе Датских проливов (Блажчишин, 1998; Григорьев и др., 2009). На побережье широкое распространение получили лесные ландшафты. Уровень моря был на 20-25 м ниже современного (Блажчишин, 1998; Uscinowicz, 1999). Возможно, термоклин возникал не только летом, но и зимой, поскольку озеро имело слабую минерализацию. В этом случае конвекция, определяющая условия минерального питания в фотическом слое, осуществлялось только в переходные сезоны года.

Наиболее вероятно, что развитие фитопланктона лимитировалось фосфатами, как в Ботническом заливе и крупных олиготрофных озерах на водосборном бассейне Балтийского моря. Это связано с небольшими концентрациями фосфора в северных реках (Lindahl, 1977; Willen, 1984; Bianchi et al., 2000). Таким образом, в южной части моря во второй половине относительно холодного бореального периода первичная продукция была сбалансирована на сравнительно невысоком уровне $130-169 (142 \pm 12) \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$ (Рисунок 56).

В начальную стадию литориновой трансгрессии (море Мастоглоя) скачкообразный рост солености осадков от 2-4 до 9 psu продолжался 300-350 лет (Григорьев и др., 2009). Заток плотных соленых вод должен был приводить к подъему в фотический слой биогенных элементов, накопленных в придонных слоях впадин Анцилового озера. Кроме того, морские воды, поступающие в Литориновое море из Северного моря, по-видимому, характеризовались гораздо более высокими концентрациями фосфора по сравнению с существующими в Анциловом озере (Bianchi et al., 2000). Поэтому в период коренной смены пресноводных условий морскими солоноватоводными отмечалось увеличение первичной продукции Гданьского залива вдвое, до $189-241$ (средняя 221 ± 22) $\text{гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$. Это согласуется с данными других исследователей, отмечающих рост содержания органического углерода и хлоринов (веществ, выделяющихся при распаде хлорофилла «а») в донных отложениях в этот период (Блажчишин, 1998; Kowalewska et al., 1999; Bianchi et al., 2000). Артур и Сейджемен (Arthur, Sageman, 2005) на примере Черного моря и других акваторий также показали, что повышение уровня моря во время крупных трансгрессивных эпизодов способствует удержанию биогенных элементов во внутренних морских акваториях. Это происходит в случае увеличения притока пресных вод или крупных затоков океанских вод в такие моря.

С вторжением соленых вод гидродинамика в Балтийском море существенно изменилась. Большие объёмы пресного стока и притоки соленых североморских вод обусловили формирование резкого галоклина и застойных зон, в которых вследствие разложения оседающего органического вещества появлялся сероводород. Это стало приводить к потерям азота и мобилизации фосфатов из донных осадков, но из-за большей солености вертикальный обмен должен был быть сильнее затруднен, чем в современном море. В результате увеличения концентрации фосфатов в фотическом слое снизилось N:P-соотношение. Развитие балтийского фитопланктона с этого времени ограничивалось азотом, что создало особенно благоприятные условия для развития синезеленых водорослей (Niemi, 1979).

В Гданьском бассейне Литориновое море характеризовалось четырьмя пиками солености, обусловленными периодами максимального водообмена с океаном (Григорьев и др., 2009). Три пика приходилось на атлантический период. Два пика, расположенные на отметках 461–462 см (приблизительно 6700 л.н.; соленость 12 psu) и 403–404 см (приблизительно 6475 л.н.;

соленость 10 psu), приходились на ранний атлантический период. Самый значительный пик с максимумом в интервале 259–268 см (5080 л.н., соленость 17 psu), достигнутый во время климатического оптимума послеледникового, приходился на поздний атлантический период.

Конец фазы Мастогля и начало следующей литориновой стадии соответствовали регрессии, когда уровень моря был на 15-20 м ниже современного (Блажчишин, 1998; Uscinowicz, 2000). Первичная продукция в последующие 350-400 лет возвратилась к уровню 123-186 (средняя 143 ± 18) $\text{гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$, близкому к уровню продукции в Анциловом озере. В умеренном влажном климате раннего атлантического периода относительно интенсивный пресноводный сток, по-видимому, способствовал выносу органических веществ через проливы в Северное море, снижению внутренней биогенной нагрузки. Кроме того, по данным спорово-пыльцевого анализа палинокомплекс первой половины атлантического периода свидетельствует о максимальном развитии широколиственных лесов со значительной примесью дуба, вяза, липы и орешника, которые занимали большую площадь, чем в настоящее время. Известно, что вынос биогенов из лесных экосистем относительно низкий, поскольку их большая часть включена в растительность.

В теплой, но более засушливой второй половине атлантического периода (7000-5300 л.н.) площадь широколиственных лесов сократилась, первичная продукция фитопланктона Гданьского бассейна увеличилась до 283-469 (средняя 402 ± 43) $\text{гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$. Толчком к повышению могло стать начало нового трансгрессивного цикла и вентиляции застойных впадин североморским водами. С увеличением нагрузки по фосфору в условиях потепления климата должна была многократно усилиться интенсивность «цветений» синезеленых, которые ограничиваются содержанием фосфора, железа и температурой воды за счет высокой энергоемкости процесса фиксации атмосферного азота (Deutsch et al., 2007). Известно, что два из трех видов (*Aphanizomenon* и *Nodularia*) способны формировать «цветения» синезеленых в Балтийском море, при солености вод, достигающей 11,5 psu (Wasmund, 1997). Вынос органических веществ и биогенных элементов в Северное море вследствие относительно пониженного пресноводного стока и повышенной испаряемости должен был замедлиться.

Завершающий этап развития Литоринового моря характеризуется снижением его солености, что объясняется, прежде всего, тектоническим поднятием земной коры в районе Датских проливов (Блажчишин, 1998; Григорьев и др., 2009). С этого времени Балтика принимает современный облик. Климат становится немного холоднее. По окончании последней трансгрессивной фазы на границе атлантического и суббореального периодов первичная продукция постепенно снижателься от 271-433 (364 ± 43) $\text{гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$ в субатлантический период (5300-4200 л.н.) до 205-313 (230 ± 96) $\text{гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$ в суббореальный. К сожалению, часть колонки соответствующая данному климатическому периоду не была изучена. Величины первичной

продукции в суббореальный период должны были снижаться, в соответствии со снижением солености, увеличением пресноводного стока и общим похолоданием климата.

Акватория современного Балтийского моря прошла несколько этапов развития, представляя то замкнутую пресноводную озерную систему, то морскую, связанную с океаном. Существование этих этапов стало результатом изменений климата, гляциостатического вздымания Балтийского щита, неотектонических движений и других факторов. Исходя из рассмотренных данных, можно отметить, что, в целом, увеличение первичной продукции происходило в период потепления климата после таяния ледника вплоть до атлантического периода, соответствующего климатическому оптимуму голоцена. В этот же период отмечалось наиболее существенное повышение уровня Балтийского моря. После относительного похолодания климата и относительного замедления увеличения уровня моря продуктивность Балтики снижалась.

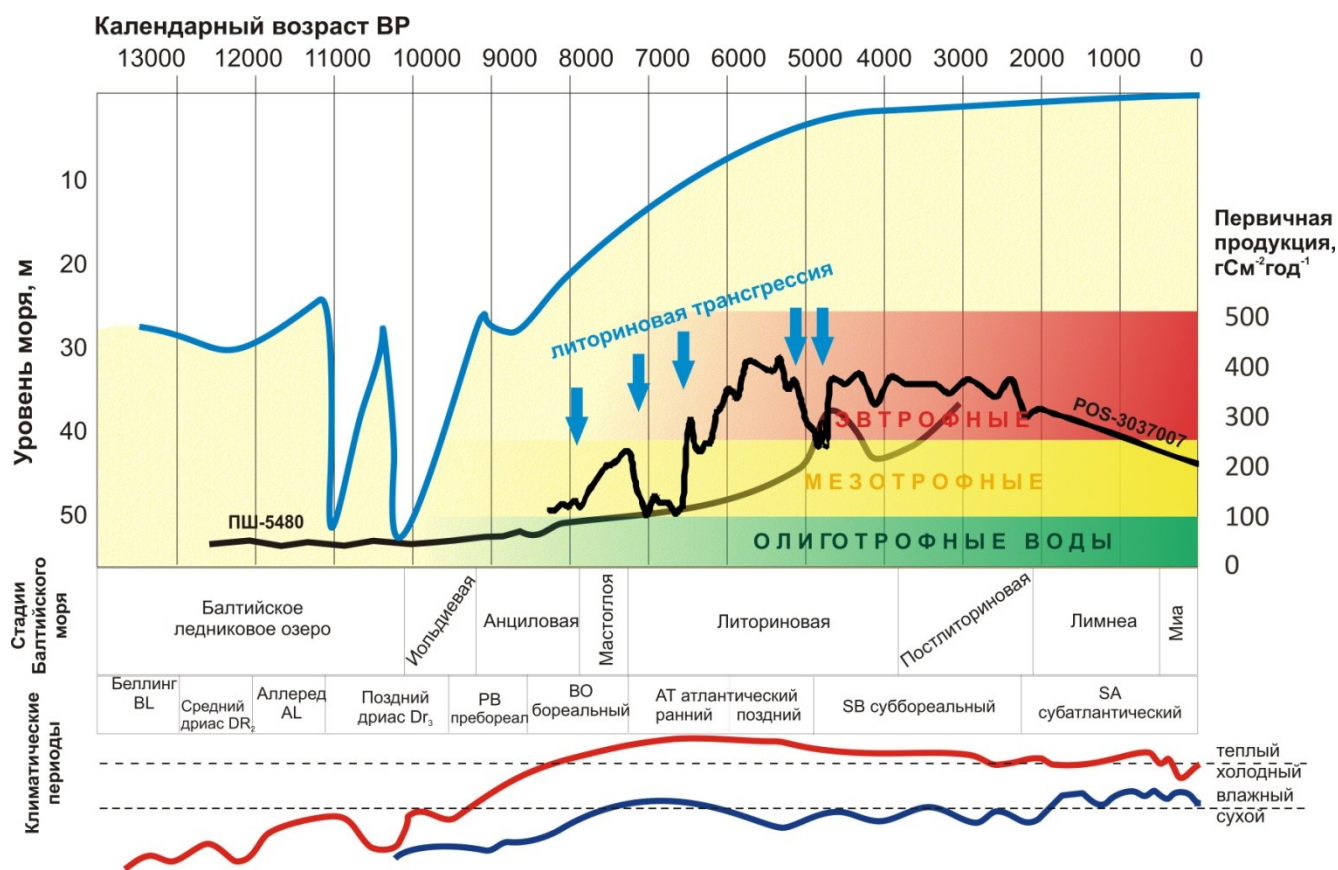


Рисунок 56 – Сопоставление уровня тропности вод Гданьского бассейна в голоцене со стадиями развития Балтийского моря, климатическими периодами и изменениями уровня моря (Uscinowicz, 1999). Голубыми стрелками отмечены пики солености (Григорьев и др., 2009).

Трофический статус дан по величине первичной продукции фитопланктона согласно (Wasmund et al., 2001).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящей работе подведен итог в исследованиях разномасштабной пространственно-временной изменчивости первичной продукции фитопланктона в российском секторе Гданьского бассейна Балтийского моря. До начала исследований указанный район оставался «белым пятном» на региональном уровне, поскольку определения первичной продукции фитопланктона здесь не проводились.

Можно указать следующие основные выводы проделанной работы:

1. В российском секторе Гданьского бассейна Балтийского моря слой «оптимального» фотосинтеза лежит в диапазоне глубин 0-5 м. В верхнем десятиметровом слое создается $89\pm 6\%$ интегральной первичной продукции. Толщина фотического слоя мало изменяется в течение года. Численное соотношение между глубиной видимости диска Секки и толщиной фотического слоя снижается с увеличением относительной прозрачности воды и, наоборот, увеличивается со снижением относительной прозрачности воды. Региональный регрессионный алгоритм обеспечивает более качественную связь между толщиной фотического слоя и относительной прозрачностью воды.

2. По ежегодным величинам первичной продукции в верхнем десятиметровом слое вод выделены участки акватории, характеризующиеся разными природными (температура, соленость, глубина, рельеф и форма береговой линии) и антропогенными (концентрации основных биогенных элементов) факторами: район м.Таран, район сочленения Самбийского п-ва и Куршской косы, район плато Рыбачий, открытое море и российская часть Гданьского залива. Температура является индикатором вод с разной продуктивностью фитопланктона в исследуемом районе.

3. В российском секторе Гданьского бассейна, как в большинстве других районов Балтийского моря, отмечается низкое молярное N:P-соотношение, а также статистически значимая связь между годовым ходом первичной продукции и концентраций нитратов. Около четверти (21-27%) ежегодной величины первичной образуется в период её короткого весеннего максимума, достигающего пика в апреле, преимущественно динофлагеллятами. Почти половина ежегодной величины первичной продукции (43-49%) создается зелеными и синезелеными водорослями в период продолжительного летнего максимума, достигающего пика в июле и отмечающегося на месяц раньше, чем считалось. Сезонные изменения первичной продукции в столбе воды с достаточной точностью могут быть описаны на основании данных по концентрации хлорофилла «а» в верхнем десятиметровом слое.

4. Современные ежегодные величины первичной продукции ($237 \text{ гС}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{год}^{-1}$) близки к верхнему уровню, установленному для мезотрофных вод ($100\text{-}250 \text{ гС}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{год}^{-1}$). Воды,

примыкающие к густонаселенному северному побережью Самбийского п-ва, достигают эвтрофного уровня. Здесь существенная часть биогенных элементов, приносимых с материковым стоком (главным образом, в районе м. Гвардейский, где находится коллектор), имеет антропогенное происхождение. Поступление дополнительных количеств биогенных элементов стимулирует развитие фитопланктона. Достоверные тренды многолетних изменений трофического статуса изучаемого района выявлены не были. Сохранению первичной продукции приблизительно на одном уровне в период наблюдений способствовало постепенное снижение концентраций фосфатов в морских водах после крупного затора 2003 г., которое компенсировалось увеличением глубины проникновения зимней конвекции во второй половине периода исследований и ростом температуры поверхности моря в теплый период года.

5. Современный трофический статус акватории российского сектора Гданьского бассейна Балтийского моря находится в пределах его естественных колебаний в голоцене ($43-417$ (180 ± 121) $\text{гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$), обусловленных природными факторами.

Дальнейший сбор экспериментального материала позволил бы выявить возможные изменения уровня первичной продукции фитопланктона и внутриэкосистемных взаимосвязей под влиянием потепления климата и вытекающих из него снижения объемов речного стока с территории водосборного бассейна и сокращения внешней биогенной нагрузки из антропогенных источников. Это даст возможность более достоверно моделировать условия морской среды в будущем и с большей аргументацией говорить причинах изменений уровня первичной продукции в прошлом, выявить спусковые факторы, вызывающие функциональные «сдвиги» экосистемы между её устойчивыми состояниями.

Необходимо пополнение базы данных по величине первичной продукции фитопланктона в отдельные месяцы, в частности, в период весеннего максимума, когда ситуация изменяется особенно быстро, и время достижения которого составляет от одной до трех недель.

Вследствие близкого расположения к районам выноса вод Вислинского залива и трансформации вод р.Вислы участок акватории российского сектора Гданьского бассейна, примыкающий к западному побережью Самбийского п-ва и Вислинской косе, характеризуется высоким уровнем первичной продукции. Однако он остался относительно слабо изучен.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Александров С.В. Первичная продукция планктона в Вислинском и Куршском заливах Балтийского моря и её связь с рыбопродуктивностью. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. – СПб., 2003. – 24 с.
2. Александров С.В., Горбунова Ю.А. Продукция фитопланктона и содержание хлорофилла в эстуариях различного типа // Вестник Балтийского федерального университета им. И.Канта. – 2012. – Вып. 1. – С. 90-98.
3. Александров С.В., Кудрявцева Е.А. Хлорофилл «а» и первичная продукция фитопланктона // Нефть и окружающая среда Калининградской области. – Калининград: Терра Балтика, 2012. – Т. II. – С. 358-372.
4. Алисов Б.П., Полтараус Б.В. Климатология. – М.: Изд-во Московского университета, 1974. – 299с.
5. Антонов А.Е. Крупномасштабная изменчивость гидрометеорологического режима Балтийского моря и ее влияние на промысел. – Л.: Гидрометеиздат, 1987. – 248 с.
6. Атлас геологических и эколого-геологических карт Российского сектора Балтийского моря / гл. ред. О.В. Петров. – СПб.: ВСЕГЕИ, 2010. – 78 с.
7. Бабаков А.Н. Пространственно-временная структура течений и миграций наносов в береговой зоне Юго-Восточной Балтики (Самбийский п-ов и Куршская коса). Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата географических наук. – Калининград, 2003. – 24 с.
8. Батурин Г.Н. Первичная продукция органического вещества в океане и фосфатонакопление // Доклады Академии Наук. – 2006. – Т. 407. – №5. – С.682-686.
9. Беляев М.М., Гусев Ю.М., Михайлов А.Е., Морачевский Н.В., Савчук О.П. Некоторые особенности гидрофизических и гидрохимических условий Балтийского моря весной 1984 г. // Экосистемы Балтики в мае-июне 1984 г. – М., 1987. – С. 16-30.
10. Блажчишин А.И. Палеогеография и эволюция позднечетвертичного осадконакопления в Балтийском море. – Калининград: Янтарный сказ, 1998а. – 160 с.
11. Буканова Т.В. Тенденции эвтрофирования юго-восточной части Балтийского моря по спутниковым данным. Диссертация на соискание ученой степени кандидата географических наук. – Калининград, 2014. – 142 с.
12. Буканова Т.В., Вазюля С.В., Копелевич О.В., Буренков В.И., Григорьев А.В., Храпко А.Н., Шеберстов С.В., Александров С.В. Региональные алгоритмы оценки концентрации хлорофилла

- и взвеси в юго-восточной Балтике по данным спутниковых сканеров цвета // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. – 2011. – Т.8. – № 2. – С. 64-73.
13. Бульон В.В. Влияние географических факторов на первичную продукцию озерных и наземных экосистем // Водные ресурсы. – 2007. – Т. 34. – № 5. – С. 565-572.
14. Бычкова И., Викторов С., Шумахер Д. Взаимосвязь между крупномасштабной атмосферной циркуляцией и возникновением прибрежного апвеллинга в Балтийском море // Метеорология и гидрология. – 1988. – № 10. – С. 91-98.
15. Василенко В.М., Гриценко В.А., Домнин Д.А., Демченко Н.Ю., Кречик В.А., Сапожникова Е.В. Чибисова Н.В., Чубаренко И.П., Чугаевич В.Я. Экспериментальное изучение фронтальных зон и термохалинной структуры прибрежных вод Балтийского моря (Самбийский п-ов, Калининградская область) // Фундаментальные проблемы океанологии. – Москва, 2008. – С. 116-118.
16. Ведерников В.И. Сезонные изменения ассимиляционного числа морского фитопланктона // Труды ВГБО. – 1978. – Т. 22. – С.18-31.
17. Ведерников В.И., Коновалов Б.В., Кобленц-Мишке О.И. Сезонные изменения пигментов фитопланктона в прибрежных водах северо-восточной части Черного моря / Сезонные изменения черноморского планктона. – М.: Наука, 1983. – С.66-84.
18. Ведерников В.И., Микаэлян А.С. Структурно-функциональные характеристики разных размерных групп фитопланктона Черного моря / Структура и продукционные характеристики планктонных сообществ Черного моря. – М.: Наука, 1989. – С.84-105.
19. Виноградов М.Е. Биологическая продуктивность океанических экосистем / Новые идеи в океанологии. – М.: Наука, 2004. – Т. 1. – С. 237-264.
20. Виноградов М.Е. Развитие пелагических сообществ и биотический баланс океана // Океанология на старте XXI века. – М.: Наука, 2008. – С.257-292.
21. Возняк Б., Богущки Д., Монтвилл К. Поступление фотосинтетически активной радиации в эвфотическую зону Балтийского моря в весенний период 1984 г.// Экосистемы Балтики в мае-июне 1984 г. – М., 1987. – С. 80-101.
22. Гидрометеорология и гидрохимия морей. Балтийское море. Гидрометеорологические условия / Отв. ред. Ф.С. Терзиев. – СПб.: Гидрометеоздат, 1992. – Т. 3. – Вып. 1. – 452 с.
23. Гидрометеорология и гидрохимия морей. Балтийское море. Гидрохимические условия и океанологические основы формирования биологической продуктивности / Отв. ред. Ф.С. Терзиев. – СПб.: Гидрометеоздат, 1994. – Т. 3. – Вып. 2. – 450 с.
24. Голенко Н.Н., Голенко М.Н., Щука С.А. Наблюдение и моделирование апвеллинга в юго-восточной Балтике // Океанология. – 2009. – Т. 49. – №1. – С.20-27.

25. Голубков С.М., Максимов А.А., Голубков М.С., Литвинчук Л.Ф. Функциональный сдвиг в экосистеме восточной части Финского залива под влиянием естественных и антропогенных факторов // Доклады академии наук. – 2010. – Т. 432. – №3. – С. 423-425.
26. Григорьев А.Г., Спиридонов М.А., Шарапова А.Ю., Сивков В.В. Новые данные по истории развития юго-восточной части Балтийского моря от позднеледникового до современности // Региональная геология и металлогения. – 2009. – № 40. – С. 103-114.
27. Демидов А.Б., Мошаров С.А. Современные методы определения и оценки первичной продукции в морях и океанах / [Электронный ресурс] – Режим доступа: www.ocean.ru/index2.php?option=com_docman&task=doc_view&gid=623&Itemid=78 (дата обращения 24 декабря 2013 г.).
28. Драбкова В.Г., Капустина Л.Л., Каурова З.Г., Таматорина Н.Г. Бактериопланктон и его гетеротрофная активность / Финский залив в условиях антропогенного воздействия. – СПб, 1999. – С. 138-161.
29. Дубравин В.Ф. Гидрохимический режим // Нефть и окружающая среда Калининградской области. – Калининград: Терра Балтика, 2012. – Т. II. – С. 106-120.
30. Дубравин В.Ф., Стонт Ж.И. Гидрометеорологический режим, структура и циркуляция вод // Нефть и окружающая среда Калининградской области – Калининград: Терра Балтика, 2012. – Т. II. – С. 69-106.
31. Емельянов Е.М. Барьерные зоны в океане. Осадко- и рудообразование, геоэкология. – Калининград: Янтарный сказ, 1998. – 416 с.
32. Емельянов Е.М. Заключение. Основные черты процессов седиментогенеза // Процессы осадконакопления в Гданьском бассейне (Балтийское море) – М.: Институт океанологии им. П.П.Ширшова АН СССР, 1987. – С. 248-259.
33. Емельянов Е.М. Количественное распределение морской взвеси у побережья Самбийского п-ва Куршской косы (Балтийское море) // Океанологические исследования. – 1968. – № 18. – С. 203-213.
34. Есюкова Е.Е., Чубаренко И.П., Стонт Ж.И. Применение данных дистанционного зондирования при исследовании проявления апвеллинга в Юго-Восточной Балтике // Современные методы и средства океанологических исследований: Материалы XIV международной научно-технической конференции «МСОИ-2015». – М., 2015. – Том I. – С. 156-159.
35. Жамойда В.А., Сивков В.В. Донный рельеф и поверхностные осадки // Нефть и окружающая среда Калининградской области – Калининград: Терра Балтика, 2012. – Т. II. – С. 59-69.

36. Завьялов П.О., Копрова Л.И., Виноградов П.В., Калери А.Ю., Арманд Н.А., Тищенко Ю.Г. Грушин А.А., Евгущенко А.Н. Результаты наблюдений океана из космоса по программе эксперимента «Диатомея» на РС МКС // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. – 2008. – Т. 2. – № 5. – С. 90-94.
37. Зернов С.А. Общая гидробиология. – М.: Биомедгиз, 1934. – 504 с.
38. Зернова В.В., Шевченко В.П. Структура фитоплена Балтийского моря в условиях продолжающейся эвтрофикации вод // Океанология. – 2001. – Т. 41. – № 2. – С. 231-239.
39. Зуте С.О. Первичная продукция и микробиологическая характеристика прибрежной зоны рижского залива. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата географических наук. – Рига, 1974. – 22 с.
40. Исследование экосистемы Балтийского моря / ред. Ю.А. Израэль, А.В. Цыбань – СПб.: Гидрометеиздат, 2005. – 324 с.
41. Кобленц-Мишке О.И. Первичная продукция // Океанология. Биология океана. Биологическая структура океана. – М.: Наука, 1977. – Т. 1. – С. 62-63.
42. Кобленц-Мишке О.И., Ведерников В.И. Первичная продукция // Океанология. Биология океана. Биологическая продуктивность океана. – М.: Наука, 1977. – Т. 2. – С. 183-209.
43. Кобленц-Мишке О.И., Коновалов В.В. Первичная продукция и хлорофилл в Балтийском море летом 1978 г. // Осадкообразование в Балтийском море. – М.: Наука, 1981. – С.45-63.
44. Корсак М.Н. Первичная продукция в Балтийском море летом 1987 г. // Исследование экосистемы Балтийского моря. – Л.: Гидрометеиздат, 1990. – Вып. 3. – С. 97-101.
45. Корчагин Н.Н., Монин А.С. Мезоокеанология. – М.: 2004. – 175 с.
46. Крылова О.И. Первичная продукция в Куршском и Вислинском заливах // Теория формирования численности и рационального использования стад промысловых рыб: Сб.науч.трудов АтлантНИРО. – Калининград, 1992. – С.14-52.
47. Кудрявцев В.М., Цыбань А.В. Первичная продукция и деструкция органического вещества в пелагиали Балтийского моря // Экология. – 1998. – № 6. – С. 473-475.
48. **Кудрявцева Е.А.**, Пименов Н.В., Александров С.В., Кудрявцев В.М. Первичная продукция и хлорофилл в юго-восточной части Балтийского моря в 2003-2007 гг. // Океанология. –2011. – Т.51. – № 1. – С. 33-41.
49. **Кудрявцева Е.А.**, Саввичев А.С., Александров С.В., Канапацкий Т.А., Пименов Н.В. Бактериопланктон Гданьского бассейна Балтийского моря // Микробиология. – 2012. – Т. 81. – №3. – С. 377 - 388.
50. **Кудрявцева Е.А.**, Сивков В.В. Использование диска Секки для определения толщины фотического слоя в юго-восточной Балтике по данным измерений первичной продукции *in situ*

- // Ученые записки Российского гидрометеорологического университета. – 2016. – № 45. – С. 91-99.
51. Кузнецов С.И., Дубинина И.А. Методы изучения водных микроорганизмов. – М.: Наука, 1989. – 288 с.
52. Кузнецов А.П., Троцюк В.Я. О масштабах бассейновых «захоронений» органического вещества в морских осадках // Известия РАН. – 1995. – № 5. – С. 606-611.
53. Лаврова О.Ю., Краюшкин Е.В., Соловьев Д.В., Голенко М.В., Голенко Н.Н., Калашникова Н.А., Демидов А.Н. Влияние ветрового воздействия и гидродинамических процессов на распространение вод Калининградского залива в акватории Балтийского моря // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. – 2014. – Т. 11. – № 4. – С. 76-99.
54. Лисицын А.П., Виноградов М.Е. Глобальные закономерности распределения жизни в океане и их отражение в составе донных осадков. Образование и распространение биогенных осадков // Известия АН СССР. – 1982. – Т. 2. – № 4. – С. 5-24
55. Логинов В.В. Динамика береговой зоны бесприливных морей. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – 379 с.
56. Люцарев С.В. Определение органического углерода в морских донных отложениях методом сухого сжигания // Океанология. – 1986. – Т. 26. – № 4. – С. 704-708.
57. Методика спектрофотометрического определения хлорофилла “а”. ГОСТ 17.1.04.02-90. – М: Издательство стандартов, 1990. – 15 с.
58. Методические основы комплексного экологического мониторинга океана. – М., Московское отделение Гидрометеоиздат, 1988. – 288с.
59. Методы гидрохимических исследований океана. – М.: Наука, 1978. – 270 с.
60. Морозов Е.Г., Щука С.А., Голенко Н.Н., Запотько В.С., Стонт Ж.И. Структура температуры в прибрежной зоне Балтийского моря // Докл. Ак. Наук. – 2007. – Т. 416. – С. 1-5.
61. Науменко Е.Н., Хлопников, М.М., Рудинская Л.В. Потоки энергии в экосистеме Вислинского (Калининградского) залива Балтийского моря // Журнал Сибирского федерального университета. – Биология, 2012. – Т. 2. – № 5. – С. 184-202.
62. Николаев И.И. Биологические сезоны Балтийского моря // Труды Латв. отд. ВНИРО. – 1957. – С. 115-140.
63. Николаев И.И. Некоторые общие черты распределения и биологии массовых видов фауны и флоры Балтийского моря в связи с особенностями его гидрологии // Океанология. – 1961. – Т. 1. – № 6. – С. 1046-1058.
64. Основные характеристики биоты Финского залива и ее роль в формировании качества воды. – Л.: Гидрометеоиздат, 1986. – 95с.

65. Отчет о работах по теме «Морской производственный мониторинг окружающей среды при бурении и нефтедобыче на Кравцовском месторождении». – Калининград, 2007. – 490 с.
66. Отчет о работах по теме «Производственный экологический мониторинг морской среды при нефтедобыче на Кравцовском месторождении в 2008 г.». – Калининград, 2008. – Т. 1. – 452 с.
67. Охоцкий С., Громиш С., Корсаковска А. Первичная продукция Балтики в весенне-летний период на фоне некоторых параметров экосистемы // Экосистемы Балтики в мае-июне 1984 г. – М., 1987. – С. 311-328.
68. Очерки по биологической продуктивности Балтийского моря / Под ред. Д.Е. Гершанович. – М., 1984. – Т. 2. – Планктон. – 373 с.
69. Павельева Е.Б. Скорость разложение органического вещества в воде и функциональная роль бактериопланктона // Невская губа: Гидробиологические исследования. – Ленинград: Наука, 1987. – С. 45-52.
70. Парсонс Т.Р., Такахашаи М., Харгрейв Б. Биологическая океанография. – М.: Легкая и пищевая промышленность, 1982. – 432 с.
71. Пастернак А.Ф., Дрищ А.В., Семенова Т.Н., Крылов Т.И. Демидов А.А. Оценка выедания фитопланктона Балтийского моря зоопланктоном весной 1984 г // Экосистемы Балтики в мае-июне 1984 г. – М., 1987. – С. 343-363.
72. Платпира В.П., Филмановича Р. С. Исследование некоторых параметров микропланктона в Балтийском море во время 46-го рейса НИСП «Виктор Бугаев» в 1987 г. // Планктон Балтийского моря. – Рига: Зинатне, 1990. – С. 102-118.
73. Пфейфере М.Ю. Численность и продукция микроорганизмов в прибрежье Балтийского моря // Планктон Балтийского моря. – Рига: Зинатне, 1990. – С. 56-76.
74. Пырина И.Л., Сметанин М.М. Расчет интегральных и средних величин первичной продукции и оценка их точности // Методические вопросы изучения первичной продукции планктона внутренних водоемов – СПб.: Гидрометеоздат, 1993. – С. 21-25.
75. Романенко В.И., Кузнецов С.И. Экология микроорганизмов пресноводных водоемов. Лабораторное руководство. – М.: Наука, 1974. – 259 с.
76. Романкевич Е.А. Геохимия органического вещества в океане. – М.: Наука, 1977. – 256 с.
77. Романкевич Е.А., Ветров А.А., Пересыпкин В.И. Цикл углерода в современном океане и актуальные проблемы геохимии // Океанология на старте 21-го века. – М.: Наука, 2008. – С. 78-107.
78. Саввичев А.С. Микробные процессы циклов углерода и серы в морях российской Арктики. Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук. – М., 2011. – 48 с.

79. Садчиков А.П. Планктология: зоопланктон, трофические взаимоотношения. – М.: МАКС Пресс, 2007. – 224 с.
80. Сапожников В.В. Гидрохимические основы биологической продуктивности Мирового океана // Химия морей и океанов. – М.: Наука, 1995. – С. 61-74.
81. Семенова С.Н. Современное состояние фитоценоа водной системы река Преголя - канал - Калининградский залив Балтийского моря // Гидробиологические исследования в бассейне Атлантического океана: сб. науч. тр. АтлантНИИ рыб. хоз-ва и океанографии. – Калининград, 2000. – С. 20-36.
82. Семенова С.Н. Фитопланктон // Нефть и окружающая среда Калининградской области. – Калининград: Терра Балтика, 2012. – Т. II. – С. 344-358.
83. Сорокин Ю.И. К оценке адекватности радиоуглеродного метода измерения первичной продукции // Океанология. – 1987. – Т.27. – № 4. – С. 678-682.
84. Сорокин Ю.И. О влиянии стратификации водных масс на первичную продукцию фотосинтеза в море // Журнал общей биологии. – 1959. – Т. 20. – № 6. – С. 455-463.
85. Сорокин Ю.И. Первичная продукция в Индийском океане и оценка влияния на неё подводных поднятий // Океанология. – 1987. – Т. 27. – № 2. – С. 293-299.
86. Сорокин Ю.И. Первичная продукция морей и океанов // Общая экология, биоценология гидробиология: Биологическая продуктивность водоемов. – М.: ВИНТИ, 1973. – Т. 1. – С. 7-46.
87. Сорокин Ю.И. Продукция микрофлоры // Океанология. Биология океана. Биологическая продуктивность океана. – М.: «Наука», 1977. – Т. 2. – С. 209-233.
88. Сорокин Ю.И., Вшивцев В.С., Домников В.С. Биологическая структура вод, её изменчивость и состояние гидробионтов // Техногенное загрязнение и процессы естественного самоочищения. – М.: Недра, 1996. – С. 266-312.
89. Справочник по климату СССР. Литовская ССР и Калининградская область РСФСР. Солнечная радиация, радиационный баланс и солнечное сияние. – Ленинград, 1966. – Ч. 1. Вып. 6. – 47 с.
90. Степанов В.Н. Мировой океан. Динамика и свойство вод. – М.: Знание, 1974. – 256 с.
91. Стонт Ж.И. Современные тенденции изменчивости гидрометеорологических параметров в юго-восточной части Балтийского моря и их отражение в прибрежных процессах. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата географических наук. – Калининград, 2014. – 22 с.
92. Сушня Л.М. О первичной продукции планктона Рижского залива // Труды НИИРХ СНХ Латв ССР. – 1961. – Т. 3. – С. 330-334.

93. Тооминг Х.Г., Гуляев Б.И. Методика измерения фотосинтетически активной радиации. – М.: Наука, 1967. – 144 с.
94. Третьяк Л.Н. Обработка результатов наблюдений: Учебное пособие. – Оренбург: ГОУ ОГУ, 2004. – 171 с.
95. Федоров В.Д. О методах изучения фитопланктона и его активности. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1979. – 168 с.
96. Цыбань А.В., Кудрявцев В.М., Мамаев О.В., Суханова Н.В. Микрофлора и микробиологические процессы в открытых водах Балтийского моря // Исследование экосистемы Балтийского моря. – Л.: Гидрометеоздат, 1990. – Вып.3. – С. 51-57.
97. Шуляковский Ю.А. Первичная продукция на поверхности // Экосистемы Балтики в мае-июне 1984 г. – М., 1987. – С. 304-310.
98. Шушкина Э.А., Виноградов М.Е., Лебедева Л.П., Анохина Л.Л. Продукционные характеристики эпипелагических сообществ Мирового океана // Океанология. – 1997. – Т. 37. – № 3. – С. 199-207.
99. Щука Т.А. Зоопланктон // Нефть и окружающая среда Калининградской области. – Калининград: Терра Балтика, 2012. – Т. II. – С. 389-406.
100. Юрковска В.А. Общая численность, биомасса и физиологические группы бактерий Балтийского моря в осенний период // Планктон Балтийского моря. – Рига: Зинатне, 1990. – С. 6-26.
101. Юрковска В.А., Апинь С.О. Динамика численности и продукции бактериопланктона в Балтийском море // Планктон Балтийского моря. – Рига: Зинатне, 1990. – С. 27-55.
102. Юрковский А.К., Брамане А.Э. Применение пигментного анализа для индикации изменений первичной продукции по районам Балтийского моря в 1971-1973 гг. // Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря. – Рига: Зинате, 1975. – Вып.1. – С. 31-46.
103. Ackefors H., Hernroth L., Lindahl O., Wulff F. Ecological production studies of the phytoplankton and zooplankton in the Gulf of Bothnia // Finnish Marine Research. – 1978. – V. 244. – P. 116-126.
104. Ackefors H., Lindahl O. Investigations on primary phytoplankton production in the Baltic in 1974 // Medd. Havsfiskelab. Lysekil. – 1975a. – V. 195. – P. 1-13.
105. Ackefors H., Lindahl O. Primary production in the Baltic Proper in 1973-1976, in relation to secondary zooplankton production // International Council for the Exploration of the sea. – 1979. – L. 32. – P. 1-21.
106. Aleksandrov S.V. Biological production and eutrophication of Baltic Sea estuarine ecosystems: the Curonian and Vistula Lagoons // Marine Pollution Bulletin. – 2010. – V. 61. – P. 205-210.

107. Ameryk A., Mudryk Z., Podgórska B. The abundance, biomass and production of bacterioplankton in the Pomeranian Bay // *Oceanologia*. – 1999. – № 41. – P. 389-401.
108. Ameryk A., Podgórska B., Witek Z. The dependence between bacterial production and environmental conditions in the Gulf of Gdańsk // *Oceanologia*. – 2005. – V. 47. – № 1. – P. 27-45.
109. Anderson G.C. Subsurface chlorophyll maximum in the Northeast Pacific Ocean // *Limnol. And Oceanogr.* – 1969. – V. 14. – № 3. – P. 386-391.
110. Andruliewicz E., Kruk-Dowgiallo L., Osowiecki A. An expert judgement approach to designating ecosystem typology and assessing the health of the Gulf of Gdansk // *Managing the Baltic Sea. Coastline Reports*. – 2004. – № 2 – P. 53-61.
111. Andrushaitis G., Andrushaitis A., Bitenieks J., Lenshs E., Priede S. Balance of organic carbon of the Gulf of Riga // *Proceedings of the 17 Conference of Baltic Oceanographers, Norrköping, 1990*. – Norrköping: SMHI, 1992. – 12 p.
112. Antoine D., André J. M., Morel A. Oceanic primary production: 2. Estimation at global scale from satellite (Coastal Zone Color Scanner) chlorophyll // *Global Biogeochem Cycle*. – 1996. – V.10. – № 1. – P. 56-69.
113. Arthur M.A., Sageman B.B. Sea-level control on source-rock development: perspectives from the Holocene Black Sea, the Mid-Cretaceous Western Interior Basin of North America and the Late Devonian Appalachian Basin // *The Deposition of Organic-Carbon-Rich Sediments: Models, Mechanisms, and Consequences*. – 2004. – № 82. – P. 35-59.
114. Bagge P., Lehmusluoto P.O. Phytoplankton primary production in some Finnish coastal areas in relation to pollution // *Merentutkimuslait. Havsforskningsinst.* – 1971. – № 235. – P. 3-18.
115. Bagge P., Niemi A. Dynamics of phytoplankton primary production and biomass in Loviisa Archipelago // *Merentutkimuslait. Havsforskningsinst.* – 1971. – № 233. – P. 19-41.
116. Behrenfeld M.J. Abandoning Sverdrup's Critical Depth Hypothesis on phytoplankton blooms // *Ecology*. – 2010. – № 91. – V. 4. – P. 977-989.
117. Behrenfeld M.J., Falkowsski P.G. A consumer's guide to phytoplankton primary productivity models // *Limnology and oceanography*. – 1997a. – V. 42. – № 1. – P. 1-20.
118. Behrenfeld M.J., Falkowsski P.G. Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentration // *Limnology and oceanography*. – 1997b. – V. 42. – № 7. – P. 1479-1491.
119. Behrenfeld M.J., Randerson J.T., McClain C.R., Feldman G.C., Los S.O., Tucker, C.J., Falkowski P.G., Field C.B., Frouin R., Esaias W.E. Biospheric primary production during an ENSO transition // *Science*. – 2001. – № 291. – P. 2594-2597.
120. Bianchi T.S., Engelhaupt E., Westman P., Andrèn T., Rolff C., Elmgren R. Cyanobacterial blooms in the Baltic Sea: Natural or human-induced? // *Limnol. Oceanogr.* – 2000. – V. 45. – № 3. – P. 716-726.

121. Bianchi T.S., Rolff C., Widbom B., Elmgren R. Phytoplankton Pigments in Baltic Sea Seston and Sediments: Seasonal Variability, Fluxes and Transformations // *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. – 2002. – № 55. – P. 369-383.
122. Bjørnsen P.K. Automatic determination of bacterioplankton biomass by image analysis // *Appl. Environmental Microbiology*. – 1986. – № 55. – P. 1199-1204.
123. Börner R. Produktionsbiologisch-ökologische Untersuchungen am Phytoplankton des Zingster Stromes: diss. Biologie. – Rostock: University of Rostock, 1984. 150 s. (на немецком)
124. Campbell J., Antoine D., Armstrong R., Arrigo K., Balch W., Barber R., Behrenfeld M., Bidigare R., Bishop J., Carr M.-E., Esaias W., Falkowski P., Hoepner N., Iverson R., Keifer D., Lohrenz S., Marra J., Morel A., Ryan J., Vedemikov V., Waters K., Yentsch C., Yoder J. Comparison of algorithms for estimating ocean primary production from surface chlorophyll, temperature, and irradiance // *Global Biogeochem. Cycle*. – 2002. – V. 16. – № 3. – P. 74-75.
125. Carr M.E., Friedrichs M.A.M., Schmeltz M., Aita M.N., Antoine D., Arrigo K.R., Asanuma I., Aumont O., Barber R., Behrenfeld M.J., Bidigare R., Buitenhuis E.T., Campbell J., Ciotti A., Dierssen H., Dowell M., Dunne J., Esaias W., Gentili B., Gregg W., Groom S., Hoepffer N., Ishizaka J., Kameda T., Le Quere C., Lohrenz S., Marra J., Melin F., Moore K., Morel A., Reddy T.E., Ryan J., Scardi M., Smyth T., Turpie K., Tilstone G., Waters K., Yamanaka Y. A comparison of the Global estimates of marine primary production from ocean color // *Deep-Sea Research*. – 2006. – V. II. – № 53. – P. 741-770.
126. Carstensen J., Conley D., Muller-Karulis B. Spatial and temporal resolution of carbon fluxes in a shallow coastalecosystem, the Kattegat // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 2003. – № 252. – P. 35-50.
127. Carstensen J., Sanchez-Camacho M., Duarte C.M., Krause-Jensen D., Marbà N. Connecting the Dots: Responses of Coastal Ecosystems to Changing Nutrient Concentrations // *Environmental Science and Technology*. – 2011. – V. 45. – P. 9122-9132.
128. Cole J.J., Caraco J.M.F., Peierls B.L. Can phytoplankton maintain a positive carbon balance in a turbid, freshwater, tidal estuary? // *Limnol.Oceanogr.* – 1992. – № 37. – P. 1608-1617.
129. Conley D.J., Humborg C., Rahm L., Savchuk O., Wulff F. Hypoxia in the Baltic Sea and basin-scale changes in phosphorus biogeochemistry // *Environmental Science and Technology*. – 2002. – № 36. – P. 5315-5320.
130. Crawford D.W. *Mesodinium rubrum*: the phytoplankter that wasn't // *Marine Ecology Progress Series*. – 1989. – № 58. – P. 161-174.
131. Cruise report of r/v Aranda, SYNTAX 2010, 21 – 30 July 2010. – Helsinki, 2010. – P. 59.
132. Dahmen K. Dynamics of the main mesozooplankton taxa in the Bornholm Basin (1988-1992) // *Proceedings of the 14th Baltic Marine Biologists Symposium*. – Tallin, 1997. – P. 5-34.

133. Darecki M., Ficek D., Krężel A., Ostrowska M., Majchrowski R., Woźniak S. B., Bradtke K., Dera J., Woźniak B. Algorithms for the remote sensing of the Baltic ecosystem (DESAMBEM). Part 2: Empirical validation // *Oceanologia*. – 2008. – V. 50. – № 4. – P. 509-538.
134. Darecki M., Stramski D. An evaluation of MODIS and SeaWiFS bio-optical algorithms in the Baltic Sea, *Remote Sens // Environ.* – 2004. – V. 89. – № 3. – P. 326-350.
135. Daunys D., Olenin S., Paškauskas R., Zemlys P., Olenina I., Bučas M. Typology and classification of ecological status of Lithuanian coastal and transitional waters: an update of existing system, procurement of services for the institutional building for the Nemunas River basin management. – Tech. Rep. Transit. Fac. Proj. №. 2004/016-925-04-06, 2007.
136. Demidov A.B., Mosharov S.A., Makkaveev P.N. Patterns of the Kara Sea primary production in autumn: biotic and abiotic forcing of subsurface layer // *Journal of Marine Systems*. – 2014. – V. 132. – P. 130-132.
137. Dera J., Gonhs L., Hapter R., Kaser W., Prandke H., Ruting W., Woźniak B., Zalewski S. Untersuchungen zur Wechselwirkung zwischen den optischen, physikalischen und chemischen Umweltfaktoren in der Ostsee // *Geod. Geoph. Veröff.* – 1974. – V.4. – № 13. – P.1-100.
138. Deutsch C., Sarmiento J.L., Sigman D.M., Gruber N., Dunne J.P. Spatial coupling of nitrogen inputs and losses in the ocean // *Nature*. – 2007. – V. 445. – P. 163-167.
139. Dymond J., Suess E., Lyle M. Barium in deep-sea sediment: a geochemical proxy for paleoproductivity // *Paleoceanography*. – 1992. – V. 7. – № 2. – P. 163-181.
140. *Ecology of Baltic Coastal Waters. Ecological Studies / Ed. U. Schiewer.* – Springer, 2008. – XIX. – 430 p.
141. Edler L. Phytoplankton production in the Sound // *Kiel. Meeresforsch. Sonderh.* – 1978 – V. 4. – P. 139-146.
142. Elken J., Matthäus W. Physical system description. The BACC. Assessment of Climate Change for the Baltic Sea Basin. – Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, 2008. – Annex A1. – P. 379–386.
143. 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.
144. Emelyanov E.M. Geology of the Gdansk Basin. Baltic Sea. – Kaliningrad: Yantarny skaz, 2002. – 496 p.
145. Emerson S., Hedges J. Chemical oceanography and the marine carbon cycle. – New York: Cambridge University Press, 2008. – 454 p.
146. Eppley R.W. Temperature and phytoplankton growth in the sea // *Fisheries Bulletin*. – 1972. – № 70. – P. 1063-1085.
147. Eppley R.W., Peterson B.J. The flux of particulate matter to the deep ocean // *Nature*. – 1979. – № 282. – P. 677-680.

148. Eppley R.W., Strickland J.D.H. Kinetics of marine phytoplankton growth // *Advances in microbiology of the sea*. – 1968. – № 1. – P. 23-62.
149. Fonselius S.H. Hydrography of the Baltic deep basins. III // *Fish Board Sweden Series Hydrography*. – 1969. – № 23. – P. 1-97.
150. Fonselius S.H. On biogenic elements and pollution the Baltic Sea // *Marine pollution and sea life*. – London, 1972. – P. 23-28.
151. Fonselius S.H. On primary production in the Baltic // *JCES C.M.* – 1971. – V. L. – № 16. – 8 p.
152. Forsskahl M.A., Laakkonen J.M., Leppänen A., Niemi A. Sandberg A., Tamelander G. Seasonal cycle of production and sedimentation of organic matter at the entrance to the Gulf of Finland // *Neth. J. Sea Res.* – 1982. – № 16. – P. 290-299.
153. Gargas E., Aertebjerg-Nielsen G., Mortensen S. The Belt project. Phytoplankton production, chlorophyll «a» and nutrients in the open Danish waters 1975-1977. – National Agency of Environmental Protection. Denmark, 1978. – 62 p.
154. Glasby G.P., Szefer P. Marine pollution in Gdansk Bay, Puck Bay and the Vistula Lagoon, Poland // *Science of the Total Environment*. – 1998. – V. 212. – P. 49-57.
155. Gławdel M., Mackiewicz T., Witek Z. Composition and abundance of pikoplankton in the coastal zone of the Gulf of Gdańsk // *Oceanology Studies*. – 1999. – V. 28. – P. 17-30.
156. Gocke K., Rheinheimer G., Schramm W. Hydrographische, chemische und mikrobiologische Untersuchungen im Längsprofil der Schlei // *Schriften Naturwiss Vereins Schleswig-Holstein*. – 2003. – № 68. – P. 31-62.
157. Golubkov S.M., Alimov A.F., Telesh I.V., Anokhina L.E., Maximov A.A., Nikulina V.N., Pavel'eva E.B., Panov V.E. Functional response of midsummer planktonic and benthic communities in the Neva Estuary (eastern Gulf of Finland) to anthropogenic stress // *Oceanologia*. – 2003. – V. 43. – № 1. – P. 53-66.
158. Grönlund L., Leppänen J.M. Long-term changes in the nutrient reserves and pelagic production in the western Gulf of Finland // *Finnish Marine Research*. – 1990. – № 257. – P. 15-27.
159. Gurova E., Chubarenko B. Remote-sensing observations of coastal sub-mesoscale eddies in the south-eastern Baltic // *Oceanologia*. – 2012. – V. 54. – № 3. – P. 687-707.
160. Gurova E., Lehmann A., Ivanov A. Upwelling dynamics in the Baltic Sea studied by a combined SAR/infrared satellite data and circulation model analysis // *Oceanologia*. – 2013. – V. 55. – № 3. – P. 687-707.
161. Gustafsson B.G., Schenk F., Blenckner T., Eilola K., Meier H.E.M., Müller-Karulis B., Neumann T., Ruoho-Airola T., Savchuk O.P., Zorita E. Reconstructing the Development of Baltic Sea Eutrophication 1850–2006 // *Ambio*. – 2012. – V.41. – № 6. – P. 534-548.

162. Heath M.R., Beare D.J. New primary production in northwest European shelf seas, 1960 – 2003 // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 2008. – V. 363. – P. 183-203.
163. Hakanson L., Bryhn A.C. Eutrophication in the Baltic Sea. Present situation, nutrient transport process, remedial strategies. – Springer, 2008. – 264 p.
164. Hajdu S., Larsson U., Andersson A., Huseby S., Skjevik A.-T. Sommarens växtplankton samhälle har förändrats. – *Havet*, 2007. – P. 47-50.
165. Hargraves P.E. The ebridian flagellates *Ebria* and *Hermesium* // *Plancton Biology Ecology.* – 2002. – P. 9-16.
166. Heilmann J.P., Richardson K., Ærtebjerg G. Annual distribution and activity of phytoplankton in the Skagerrak Kattegat frontal region // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1994. – №112. – P.213-223.
167. Heinänen A.P. Bacterioplankton in a subarctic estuary: the Gulf of Bothnia (the Baltic Sea) // *Marine Ecology – Progress Series.* – 1992a . – V. 86. – P. 123-131.
168. Heinanen A.P. Bacterioplankton in the open Baltic Sea // *Finnish marine research.* – 1992. – № 260. – 142 p.
169. Heiskanen A.S. Factors governing sedimentation and pelagic nutrient cycles in the northern Baltic Sea // *Monogr. Boreal. Environ. Res.* – 1998. – № 8. – P. 1-80.
170. HELCOM. Biodiversity in the Baltic Sea - An integrated thematic assessment on biodiversity and nature conservation in the Baltic Sea // *Baltic Sea Environment Proceedings.* – 2009. – 116B. – 188 p.
171. HELCOM. Climate change in the Baltic Sea Area. HELCOM thematic assessment in 2013 // *Baltic Sea Environment Proceedings.* – 2013c. – № 137. – 66 p.
172. HELCOM. Development of tools for assessment of eutrophication in the Baltic Sea // *Baltic Sea Environment Proceedings.* – 2006. – № 104. – 64 p.
173. HELCOM. Eutrophication in the Baltic Sea. Draft HELCOM Thematic Assessment in 2006 // *HELCOM Stakeholder Conference on the Baltic Sea Action Plan*, 2006. – 34 p.
174. HELCOM. Eutrophication status of the Baltic Sea 2007-2011. A concise thematic assessment // *Baltic Sea Environment Proceeding.* – 2014. – № 143. – 41 p.
175. HELCOM. First periodic assessment of the state of the marine environment of the Baltic Sea area 1980-1985 // *Baltic Sea Environment Proceedings.* – 1987. – № 17 B. – 59 p.
176. HELCOM. Guidelines for the Baltic Monitoring Programme for the third stage // *Baltic Sea Environment Proceedings.* – 1988. – № 25. – P. A: 1-51.
177. HELCOM. Second Periodic Assessment of the State of the Marine Environment of the Baltic Sea, 1984-1988 // *Baltic Marine Environment Protection Commission-Helsinki Commission – Hamburg*, 1990. – №. 35 B. – 59 p.

178. Hobbie J. E., Daley R. J., Jasper S. Use of nucleopore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy // *Appl. Environ. Microbiol.* – 1977. – V. 33. – P. 1225-1228.
179. Holmes R. W. The Secchi disk in turbid coastal waters // *Limnol. Oceanogr.* – 1970. – V. 15. – P. 688-694.
180. Hübel H., Wolff Ch., Meyer-Reil L.A. Salinity, inorganic nutrients, and primary production in a shallow coastal inlet in the southern Baltic Sea (Nordrengenschen Bodden). Results from long-term observations (1960–1989) // *Revue Hydrobiol.* – 1998. – № 83. – P.479-499.
181. Humborg C., Pastuszak M., Aigars J., Siegmund H., Morth C.M., Ittekkot V. Decreased silica land-sea fluxes through damming in the Baltic Sea catchment – significance of particle trapping and hydrological alterations // *Biogeochemistry.* – 2006. – V. 77. – P. 265-281.
182. ICES Report. Baltic Sea Patchiness Experiment PEX'86. Int. Council for the Expoloration of the Sea. – Copenhagen, 1989. – 163 p.
183. ICES. Report of the Study Group on Baltic Sea Productivity (SGPROD), 23-26 January 2007, Gdynia, Poland. – ICES CM, 2007. – 70 p.
184. Ichimura S., Sauo Y., Aruga Y. Photosynthetic characteristics of marine phytoplankton and their ecological meaning in the chlorophyll method // *Botanical magazine.* – 1962. – № 75. – P. 212-220.
185. Ittekkott V., Humborg C., Schäfer P. Hydrological alterations and marine biogeochemistry: a silicate issue? // *Bioscience.* – 2000. – V. 50. – P. 776-782.
186. Jahnke R.J. The global ocean flux of particulate organic carbon: distribution and magnitude // *Global biogeochemical cycles.* – 1996. – 110 p.
187. Jankowski A. Model of wind-driven circulation in the Baltic Sea. [Электронный ресурс] – Режим доступа: www.iopan.gda.pl>model>model-bs (06 сентября 1999 г.)
188. Jonsson M.D., Tengs T., Oldach D., Stoecker D. Sequestration, performance and functional control of cryptophyte plastids in the ciliate *Myrionecta rubra* // *Journal Phycol.* – 2006. – V. 42. – P. 1235-1246.
189. Kaczmarek S., Koblentz-Nishke O.J., Ochocki S., Nakonieczny J., Renk H. Primary production in the eastern and southern Baltic Sea // *Oceanologia.* – 1997. – V. 37. – № 2. – P. 117-135.
190. Kaczmarek S., Woźniak B. The application of the optical classification of waters in Baltic Sea (Case 2 Waters) // *Oceanologia.* – 1995. – V. 37. – № 2. – P. 285-297.
191. Kahru M., Savchuk O.P., Elmgren R. Satellite measurements of cyanobacterial bloom frequency in the Baltic Sea: interannual and spatial variability // *Marine Ecology Progress Series.* – 2007. – № 343 – P. 15-23.
192. Kaiser W., Renk H., Schulz S. Die Primärproduktion der Ostsee // *Geodätische und Geophysikalische Veröffentlichungen.* – 1981. – V. 4. – P. 27-52. (на немецком)

193. Kaiser W., Schulz S. On primary production in the Baltic // *Merentutkimuslait. Havsforskningsinst.* – 1975. – V. 239. – P.29-33.
194. Kaiser W., Schulz S. On the causes for the differences in space and time of the commencement of the phytoplankton bloom in the Baltic // *Kieler Meeresforsch.Sonderh.* – 1978. – № 4. – P. 161-170.
195. Ketchum B.N. The development and restoration of deficiencies in the phosphorus and nitrogen composition of unicellular plants // *Journal of cellular and comparative physiology.* – 1939. – № 13. – P. 373-381.
196. Kirsten K.O. Annual variation of bacterial number, production and activity in Central Kiel Bight // *Distribution and Activity of Microorganisms in the Sea.* – *Kieler Meeresforsch.*, 1991. – Sonderh. 8. – P. 8-13.
197. Knies J., Mann U., Popp B. N., Stein R., Brumsack H.J. Surface water productivity and paleoceanographic implications in the Cenozoic Arctic Ocean // *Paleoceanography.* – 2008. – № 23. – P. 1-12.
198. Kowalewska G., Witkowski A., Toma B. Chlorophylls «c» in bottom sediments as markers of diatom biomass in the southern Baltic Sea // *Oceanologia.* – 1996. – V. 38. – № 2. – P. 227-249.
199. Kowalewska G., Winterhalter B., Talbot H.M., Maxwell J. R., Konat J. Chlorins in sediments of the Gotland Deep (Baltic Sea) // *Oceanologia.* – 1999. – V. 41. – № 1. – P. 81-97.
200. Kuparinen J. Development of bacterioplankton during winter and early spring at the entrance to the Gulf of Finland, Baltic Sea, *Verh. // Verein. Limnol.* – 1988. – V. 23. – P. 1869-1878.
201. Kuparinen J., Heinänen A. Inorganic nutrient and carbon controlled bacterioplankton growth in the Baltic Sea // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* – 1993 – V. 37. – P. 271-285.
202. Krzymiski W., Łysiak-Pastuszek E., Mietus M. Environmental conditions in the Polish zone of the southern Baltic in 1999 / *Materiały Oddziału Morskiego IMGW.* – Gdynia, 2000.
203. Lahdes E., Kononen K., Karjala L., Leppänen Y.M. Cycling of organic matter during the vernal period in the open northern Baltic Proper // *V. Community respiration and bacterial ecology. Finnish Marine Research.* – 1988. – V. 255. – P.79-95.
204. Larsson U., Hagström A. Fractionated Phytoplankton Primary Production, Exudates Release and Bacterial Production in a Baltic Eutrophication Gradient // *Marine Biology.* – 1982. – № 67. – P. 57-70.
205. Larsson U., Elmgren R., Wulff F. Eutrophication and the Baltic Sea: causes and consequences // *Ambio.* – 1985. – №14. – P. 9-14.
206. Lassig J., Leppänen J.M., Niemi Å., Tamelander G. Phytoplankton primary production in the Gulf of Bothnia in 1972-1975 as compared other parts of the Baltic Sea // *Finnish Marine Research.* – 1978. – V. 244. – P. 101-115

207. Lassig J., Niemi Å. Parameters of production in the Baltic measured during cruises with r/v Aranda in June and July 1970 and 1971 // *Merentutkimuslait. Havsforskningsinst.* – 1975. – № 239. – P. 34-40.
208. Lehmann A., Getzlaff K., Harlaß J. Detailed assessment of climate variability in the Baltic Sea area for the period 1958 to 2009 // *Climate Research.* – 2011. – № 46. – P. 186-195.
209. Lehmann A., Myrberg K. Upwelling in the Baltic Sea – a review // *Journal of Marine Systems.* – 2008. – V. 74. – P. S3-S12.
210. Lehmann A., Myrberg K., Höflich K. Statistical approach to coastal upwelling in the Baltic Sea based on the analysis of satellite data for 1990–2009 // *Oceanologia.* – 2012. – V. 54. – № 3. – P. 369-393.
211. Lehtoranta J., Pitkänen H., Sandman O. Sediment accumulation of nutrients (N, P) in the eastern Gulf of Finland (Baltic Sea) // *Water, Air and Soil Pollution.* – 1997. – № 99. – P. 477-486.
212. Leppänen J.M., Konnonen K. Cycling of organic matter during the vernal growth period in the open northern Baltic Proper.III. Phytoplankton composition and estimation of loss rates of phytoplankton composition and estimation of loss rates of phytoplankton production // *Finnish Marine Research.* – 1988. – № 255. – P. 37-54.
213. Lignell R. Carbon flow supplied by algae and bacteria in the planktonic food web off the SW coast of Finland. PhD Thesis // *Walter and Andree de Nottbeck Foundation Scientific Reports.* – 1993. – №9. – 55 p.
214. Lignell R. Excretion of organic carbon by phytoplankton: its relation to algal biomass, primary productivity and bacterial secondary productivity in the Baltic Sea // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1990. – V. 68. – P. 85-99.
215. Lindahl O. Studies on the production of phytoplankton and zooplankton in the Baltic in 1976, and a summary of results from 1973-1976 // *Meddelande fran Havfiskelaboratoriet Lysekil.* – 1977. – V. 220. – P. 1-30.
216. Lindahl O., Andersson L., Belgrano A. Primary phytoplankton productivity in the Gullmar Fjord, Sweden. An evaluation of the 1985 – 2008 time series // *Swedish Environmental Protection Agency.* – Report 6306. – Naturvårdsverket, 2009. – 38 p.
217. Lindgren D., Håkanson L., Functional classification of coastal areas as a tool in ecosystem modeling and management // *Mass-Balance Modelling and GIS-Based Data Analysis as Tools to Improve Coastal Management.* – Uppsala, 2007. – 126 p.
218. Lorenz Z., Nakonieczny J., Ochocki S., Renk H. Primary production and chlorophyll in the Gulf of Gdansk in 1987-1988 // *Acta Ichthyologia et Piscatoria.* – 1991. – V. 21. – P. 117-124.

219. Luhtala H., Tolvanen H. Optimizing the use of Secchi depth as a proxy for euphotic depth in coastal waters: an empirical study from the Baltic sea // *International Journal of Geo-Information*. – 2013. – P.1153-1168.
220. Łysiak-Pastuszek E., Drgas N., Pitkowska Z. Eutrophication in the Polish coastal zone: the past, present status and future scenarios // *Mar. Pollut. Bull.* – 2004. – V. 49. – P. 186-195.
221. Majewski A. *Gulf of Gdansk*. – Warszawa, 1990. – 398 p.
222. Matciak M. Estimation of the attenuation of visible light in waters of the Gulf of Gdansk with the use of Secchi transparency // *Oceanological Studies* – 1997. – Vol. XXVI4. – P. 35-40.
223. Mazur-Marzec H., Krężel A., Kobos J., Pliński M. Toxic *Nodularia spumigena* blooms in the coastal waters of the Gulf of Gdańsk: a ten-year survey // *Oceanologia*. – 2006. – № 48. – P. 255-273.
224. Meier H.E.M. Modeling the pathways and ages of inflowing salt- and freshwater in the Baltic Sea // *Estuarine Coastal and Shelf Science*. – 2007. – V. 74. – № 4. – P. 610-627.
225. Menden-Deuer S., Lessard E.J. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms and other protist plankton // *Limnology and Oceanography*. – 2000. – V. 45. – № 3. – P. 569-579.
226. Möllmann C., Diekmann R., Müller-Karulis B., Kornilovs G., Plikshs M., Axe P. Reorganization of a large marine ecosystem due to atmospheric and anthropogenic pressure: A discontinuous regime shift in the Central Baltic Sea // *Global Change Biology*. – 2009. – V. 15. – P. 1377-1393.
227. Müller P.J., Suess E. Productivity, sedimentation rate, and sedimentary organic matter in the oceans – I. Organic carbon preservation // *Deep-Sea Res.* – 1979. – V. 26 A. – P. 1347–1362.
228. Niewoszytko K., Wiktor K. Primary production in the Vistula Lagoon // *Stud. Mater. Oceanol. KBM PAN* – 1978. – V. 21. – P. 95-122.
229. Niemi A. Blue-green algal blooms and N:P-ratios in the Baltic Sea // *Acta Bot. Fenn.* – 1979. – № 110. – P.57-61.
230. Niemi A. Ecology of phytoplankton in the Tvarminne area, SW coast of Finland. II. Primary production and environmental condition in the archipelago zone and sea zone // *Acta Bot. Fennica*. – 1975. – №105. – P.14-25.
231. Nowacki J., Jarosz E. The hydrological and hydrochemical division of the surface waters in the Gulf of Gdansk // *Oceanologia*. – 1998. – V. 40. – № 3. – P. 261-272.
232. Olenina I. Abiotic factors controlling abundance of the invasive dinoflagellate *Prorocentrum minimum* (Pavillard) Schiller in the coastal waters of Lithuania, Baltic Sea // *Book of abstracts Baltic – the Sea of Aliens*. Conference hosted by Institute of Oceanography, University of Gdansk, Gdynia, Poland 25-27.08.2004. – Gdansk, 2004. – P. 39-40.
233. Olenina I. *Phytoplankton of the Kursiu marios lagoon and the south-eastern Baltic coastal zone*. Doctoral Dissertation. – Vilnius, 1997. – 159 pp.

234. Olenina I., Hajdu S., Edler L., Anderson A., Wasmund N., Busch S., Gobel J., Gromisz S., Huseby S., Huttunen M., Jaanus A., Kokkonen P., Jurgenson I., Niemkiewich E. Biovolumes and size-classes of phytoplankton in the Baltic Sea // *Balt. Sea Environ. Proc.* – HELCOM, 2006. – № 106. – 144 p.
235. Olesen M., Lundsgaard C.O., Andrushaitis A. Influences of nutrient and mixing on primary production and community respiration in the Gulf of Riga // *Journal of Marine Systems.* – 1999. – V. 23. – № 1-3. – P. 127-143.
236. Olli K. Temporary cyst formation of *Heterocapsa triquetra* (Dinophyceae) in natural populations // *Marine Biology.* – 2004. – V.145. – P.1-8.
237. Olli K., Clarke A., Danielsson A., Aigars J., Conley D.J., Tamminen T. Diatom stratigraphy and long-term dissolved silica concentrations in the Baltic Sea // *Journal of Marine Systems.* – 2008. V. 73. – P. 284-299.
238. Olli K., Heiskanen A.H., Seppälä J. Development and fate of *Eutreptiella gymnastica* bloom in nutrient-enriched enclosures in the coastal Baltic Sea // *Journal of plankton research.* – 1996. – V. 18. – № 9. – P. 1587-1604
239. Omstedt A., Elken J., Lehmann A., Leppäranta M., Meier H.E.M., Myrberg K., Rutgersson A. Progress in physical oceanography of the Baltic Sea during the 2003–2014 period // *Progress in Oceanography.* – 2014. – V. 128. – P. 139-171.
240. Papush L., Danielsson Å. Silicon in the marine environments: dissolved silica trends in the Baltic Sea // *Estuarine, Coastal and Shelf Science.* – 2006. – № 67. P. 53-66.
241. Pastuszak M., Nagel K., Grelowski A., Mohrholz V., Zalewski M. Nutrient dynamics in the Pomeranian Bay (southern Baltic): Impact of the Oder River outflow // *Estuaries.* – 2003. – V. 26. – № 5. – P. 1238-254.
242. Platt T., Platt T. The concept of energy efficiency in primary production // *Limnol. Oceanogr.* – 1969. – V. 14. – P. 653-661.
243. Poole H.H., Atkins W.R. Photo-electric measurements of submarine illumination throughout the year // *Journal Marine Biol. Assoc. U. K.* – 1929. – V. 16. – P. 297-324.
244. Pustelnikovas O. Geochemistry of Sediments of the Curonian Lagoon (Baltic Sea) – Vilnius, 1998. – 245 p.
245. Raateoja M., Seppala J., Kuosa H. Bio-optical modelling of primary production in SW Finnish coastal zone, Baltic Sea: Fast repetition rate fluorometry in Case 2 waters // *Mar.Ecol. Prog. Ser.* – 2004. – V. 267. – P. 9-26.
246. Redfield A.C. On the proportions of organic derivatives in the sea water and their relation to the composition of plankton. James Johnstone memorial volume. – Liverpool, 1934. – 176 p.

247. Renk H. Primary production and chlorophyll content of the Baltic Sea. Primary production in the southern part of the Baltic // *Pol. Arch. Hydrobiol.* – 1974. – V. 21. – P. 191-209.
248. Renk H. Primary production in the Southern Baltic in 1979-1983 // *Oceanologia.* – 1990. – V. 29. – P. 51-75.
249. Renk H. Primary production in the Southern Baltic. Gdynia: Studia i Materiały MIR, 2000. – Ser. A. – № 35. – 78 s. (на польском)
250. Renk H. Productivity // *Atlas of the Baltic Sea.* – Warszawa, 1994. – P. 173-176.
251. Renk H. Produkcja pierwotna Zatoki Puckiej // *Zatoka Pucka.* Fundacja Rozwoju Uniwersytetu Gdanskiego. – Gdansk, 1993. – P. 338-365. (на польском)
252. Renk H., Ochocki S. Primary production in the southern Baltic sea determined from photosynthetic light curves // *Bulletin of the Sea Fisheries Institute.* – 1999. – № 3. – V. 148. – P. 23-40.
253. Renk H., Ochocki S., Pytel H. Short-term fluctuations of primary production and chlorophyll «a» concentration at the Gdansk Deep // *Pol. Ecol. Stud.* – 1983. – V. 9. – P. 341-359.
254. Renk H, Ochocki S, Zalewski M, Chmielowski H. Environmental factors controlling primary production in the Polish part of the Vistula Lagoon // *Bull Sea Fisheries Instution.* – 2001. – № 1. – P. 77-95.
255. Renk H., Torbicki H., Ochocki S. Primary production in the Gdansk Deep // *Merentutkimuslait. Havsforskningsinst.* – 1975. – № 239. – P. 45-48.
256. Richardson K., Christoffersen A. Seasonal distribution and production of phytoplankton in the southern Kattegat // *Mar. Ecol.Prog. Ser.* – 1991. – № 78. – P. 217-227.
257. Riley G.A. The plankton in estuaries // *Estuaries.* American Association for the Advancement of Science Publication. – Washington, 1965. – P. 316-326.
258. Rosenberg R., Elmgren R., Fleischer S., Jonsson P., Persson G., Dahlin H. Marine eutrophication case studies in Sweden // *Ambio.* – 1990. – V. 19. – P. 102-108.
259. Rothenberger M.B., Burkholder J.M., Wentworth T.R. Use of long-term data and multivariate ordination to identify environmental factors governing estuarine phytoplankton species dynamics // *Limnology and Oceanography.* – 2009. – V. 56. – № 6. – P. 2107-2127.
260. Rydberg L., Ærtebjerg G., Edler L. Fifty years of primary production measurements in the Baltic entrance region, trends and variability in relation to land-based input of nutrients // *Journal of Sea Research.* – 2006. – V. 56. – № 1. – P. 1-16.
261. Rytehr J.H. Photosynthesis in the ocean as a function of light intensity // *Limnology and Oceanography.* – 1956. – № 1. – P. 61-70.
262. Ryther J.H., Dunstan W.M. Nitrogen, phosphorus and eutrophication in the coastal marine environment // *Science.* – 1971. – V. 171. – P. 1008-1013.

263. Samuelsson K., Andersson A. Predation limitation in the pelagic microbial food web in an oligotrophic aquatic system // *Aquat Microb Ecol.* – 2003. – V. 30. – P. 239-250.
264. Sarnthein M., Pflaumann U., Ross R., Tiedemann R., Winn K. Transfer functions to reconstruct ocean paleoproductivity // *Upwelling systems. Evolution since the early Miocene.* – Geological Society Special Publication, 1992. – P. 411-427.
265. Schulz S., Kaiser W. Biological effects of the saltwater influx into the Gotland Basin during IBY 1969-1970 // *Second Baltic Marine Biology Symposium.* – Stockholm, 1973 – V. 15. – P. 21-27.
266. Schumann R. Zur Rolle des Pico- und Nanophytoplanktons im mikrobiellen Nahrungsgefüge der Darß-Zingster Boddenkette. Dissertation Biologie. – Rostock: Univ. Rostock, 1993. – 142 s. (на немецком)
267. Schulz S., Kaiser W. Produktionbiologische Untersuchungen in der Ostsee und einige spezielle Ergebnisse aus dem Jahre 1975 // *Fish.Forsch.* – 1976. – № 14. – P. 53-63. (на немецком)
268. Sen Gupta R. Photosynthetic production and its regulating in the Baltic Sea // *Marine Biology.* – 1972. – № 17. – P. 82-92.
269. Seong K.A., Jeong H.J. Interaction between marine bacteria and red tide organisms in Korean waters // *Algae.* – 2013. – V. 28. – № 4. – P. 297-305.
270. Shaffer G. Redfield ratios, primary production, and organic carbon burial in the Baltic Sea // *Deep-Sea Research* – 1987. – V. 34. – P. 769-784.
271. Siegel H., Gerth M., Mutzke A. Dynamics of the Oder River Plume in the Southern Baltic Sea - Satellite data and Numerical Modelling // *Continental Shelf Research.* – 1999. – V. 18. – P. 1143-1159.
272. Smetacek V., Passow U. Spring bloom initiation and Sverdrup's critical depth model // *Limnol.Oceanogr.* – 1990. – V. 35. – P. 228-234.
273. Söderström J. The significance of observed nutrient concentrations in the discussion about nitrogen and phosphorus as limiting nutrients for the primary carbon flux in coastal water ecosystems // *Sarsia.* – 1996. – V. 81. – P. 1-96.
274. Steemann 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 // *Meddelelser fra Danmarks Fiskeri-Og Havundersogelser.* – NY Serie, 1964. – № 4. – P. 31-77.
275. Steemann Nielsen E. The use of radio-active carbon C-14 for measuring organic production in the sea // *J. Cons. Int. Explor. Mer.* – 1952. – V. 18. – № 3. – P. 117-140.
276. Steeman Nielsen E., Jensen A. Primary oceanic autotrophic production of organic matter in the oceans // *Galathea Reports.* – 1957. – № 1. – P. 49-33.
277. Steemann Nielsen E., Jorgensen E.G. The adaptation of plankton algae // *Physiology Plant.* – 1968. – V. 21. – P. 401-413.

278. Stramska M., Zuzewicz A. Comparison of primary productivity estimates in the Baltic Sea based on the DESAMBEM algorithm with estimates based on other similar algorithms // *Oceanologia*. – V.55. – № 1. – 2013. – P. 77-100.
279. Straskrabova V., Izmet's'yeva L.R., Maksimova E.A., Fietz S., Nedoma J., Borovec J., Kobanova G.I., Shchetinina E.V., Pislegina E.V. Primary production and microbial activity in euphotic zone of Lake Baikal (Southern basin) during late winter // *Global and Planetary Change*. – 2005. – V. 46. – P. 57-73.
280. Strickland J.D.H. Solar radiation penetrating the Ocean. A review of requirements, data and methods of measurement with particular reference to photosynthetic productivity // *Journal of the fisheries research board of Canada*. – 1958. – V.15. – №3. – P. 453-493.
281. Sverdrup H.U. On conditions for the vernal blooming of phytoplankton // *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*. – 1953. – V. 18. – P. 287-295.
282. Tamelander T., Heiskanen A.S. Effects of spring bloom phytoplankton dynamics and hydrography on the composition of settling material in the coastal northern Baltic Sea // *Journal of Marine Systems*. – 2004. – V. 52. – P. 217-234.
283. Tarkiainen E., Rinne I., Niemistö L. On the chemical factors regulating the primary production of phytoplankton in the Baltic Proper // *Merentutkimuslait. Havsforskningsinst.* – 1974. – V. 238. – P. 39-52.
284. Telesh I.V., Alimov A.F., Golubkov S.M., Nikulina V.N., Panov V.E. Response of aquatic communities to anthropogenic stress: a comparative study of Neva Bay and the eastern Gulf of Finland // *Hydrobiologia*. – 1999. – V. 393. – P. 95-105.
285. Telesh I., Postel L., Heerkloss R., Mironova E., Skarlato S. Zooplankton of the open Baltic Sea: Atlas // *Marine Science Reports*. – 2008. – V. 73. – P. 1-251.
286. Tenson J. Phytoplankton of the Pärnu Bay // *Ecosystem of the Gulf of Riga between 1920 and 1990*. – Tallinn, 1995. – P. 104-126.
287. Tomczak M.T., Szymanek L., Pastuszek M., Grygiel W., Zalewski M., Gromisz S., Ameryk A., Kownacka J., Psuty I., Kuzebski E., Grzebielec R., Margoński P. Evaluation of Trends and Changes in the Gulf of Gdańsk Ecosystem – an Integrated Approach // *Estuaries and Coasts*. – 2016. – V. 39. – № 33. – P.593-604.
288. Townsend D.W., Cammen L.M., Holligan P.M., Campbell D.E., Pettigrew N.R. Causes and consequences of variability in the timing of spring phytoplankton blooms // *Deep-Sea Res.* – 1994. – V.1. – № 41. – P. 747-765.
289. Tuomi P., Lundsgaard C., Ekeboom J, Olli K., Künnis K. The production and potential loss mechanisms of bacterial biomass in the southern Gulf of Riga // *Journal of Marine Systems*. – 1999. – V. 23. – № 1-3. – P. 185-196.

290. Uscinowicz S. Late Glacial and Holocene of the Southern Baltic Shoreline displacement [Электронный ресурс] – Режим доступа: www.lgt.lt/geoin/files/Szymon_Uscinowicz.doc (Дата обращения 30 ноября 1999 г.)
291. Uscinowicz S., Miotk-Szpiganowicz G. Holocene shoreline migrations in the Puck Lagoon (Southern Baltic Sea) based on the Rzucewo Headland case study // *Landform Analysis*. – 2003. – № 4. – P. 83-97.
292. Vahtera E., Conley D.J., Gustafsson B.G., Kuosa H., Pitkänen H., Savchuk O.P., Tamminen T., Viitasalo M., Voss M., Wasmund N., Wulff F. Internal ecosystem feedbacks enhance nitrogen-fixing cyanobacteria blooms and complicate management in the Baltic Sea // *Ambio*. – 2007. – V. 36. – P. 186-194.
293. Vahtera E., Laanemets J., Pavelson J., Huttunen M., Kononen K. Effect of upwelling on the pelagic environment and bloom-forming cyanobacteria in the western Gulf of Finland, Baltic Sea // *Journal of Marine Systems*. – 2005. – V. 58. – № 1-2. – P. 67-82.
294. Vaičiūtė D. Distribution patterns of optically active components and phytoplankton in the estuarine plume in the South-Eastern Baltic Sea. Doctoral dissertation. – Klaipėda, 2012. – 126 p.
295. Van Beusekom J.E.E., Mendedoht D., Augustin C.B., Schilling M., Boersma M. Phytoplankton, protozooplankton and nutrient dynamics in the Bornholm Basin (Baltic Sea) in 2002–2003 during the German GLOBEC // *Project Earth Sci (Geol Rundsch)*. – 2009. – V. 98. – P. 251-260.
296. Vollenweider R.A. A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments. Handbook IBP. – Oxford: Blackwell Scientific Publication, 1969. – № 12. – 213 p.
297. Von Bodungen B., Von Brockel K., Smetacek V., Zeitschel B. Growth and sedimentation of the phytoplankton spring bloom in the Bornholm Basin // *Kieler Meeresforschung Sonderheft*. – 1981. – № 5. – P. 49-60.
298. Voss R., Petereit C., Schmidt J.O., Lehmann A., Makarchouk A., Hinrichsen H.H. The spatial dimension of climate-driven temperature change in the Baltic Sea and its implication for cod and sprat early life stage survival // *Journal of Marine Systems*. – 2012. – № 100-101. – P. 1-8.
299. Wasmund N. Occurrence of cyanobacterial blooms in the Baltic Sea in relation to environmental conditions // *Rev. Gesamten Hydrobiol.* – 1997. – V. 82. – P. 169-184.
300. Wasmund N., Andrushaitis A., Lysiak-Pastuszek E., Müller-Karulis B., Nausch G., Neumann T., Ojaveer H., Olenina I., Postel L., Witek Z. Trophic status of the south-eastern Baltic sea: a comparison of coastal and open areas // *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. – 2001. – V. 53. – P. 849-865.
301. Wasmund N., Kownacka J., Göbel J., Jaanus A., Johansen M., Jurgensone I., Lehtinen S., Powilleit M. The Diatom/Dinoflagellate Index as an indicator of ecosystem Changes in the Baltic Sea 1. Principle and handling instruction // *Frontiers in Marine Science*. – 2017. – V. 4. –P. 1-13.

302. Wasmund N., Nauch G., Matthäus W. Phytoplankton spring blooms in the southern Baltic Sea – spatio-temporal development and long-term trends // *Journal of Plankton Research*. – 1998. – № 20. – P. 1099-1117.
303. Wasmund N., Uhlig S. Phytoplankton trends in the Baltic Sea // *ICES Journal of Marine Science*. – 2003. – № 60. – P. 177-186.
304. Westerberg J. The influence of embankments on the primary production of phytoplankton in the archipelago of Föglö, Åland // *Merentutkimuslaitos Julkaisu*. – 1975. – № 239. – P. 78-82.
305. Westphal H., Lenk B. Die räumlich-zeitliche Verteilung von Primärproduktion und Bakterienkeimzahlen. Greifs. – *Geogr. Arb.* – 1998. – V. 16. – P. 228-249. (на немецком)
306. Wielgat-Rychert M., Ameryk A., Jarosiewicz A., Kownacka J., Rychert K., Szymanek L., Zalewski M., Agatova A., Lapina N., Torgunova N. Impact of the inflow of Vistula river waters on the pelagic zone in the Gulf of Gdańsk // *Oceanologia*. – 2013. – V. 55. – № 4. – P. 859-886.
307. Wikner J., Hagström Å. Bacterioplankton intra-annual variability at various allochthonous loading: importance of hydrography and competition // *Aquatic Microbial Ecology*. – 1999. – V. 20. – P. 245-260.
308. Willén E. The large lakes of Sweden – Vänern, Vättern, Mälaren and Hjälmaren // *Lakes and reservoirs. Ecosystems of the world*. – 1984. – V. 23. – P. 107-134.
309. Winterthaler B., Flodén T., Ignatius H., Axberg A., Niemistö L. Geology of the Baltic Sea // *The Baltic Sea – Amsterdam: Elsevier*, 1981. – P. 1-121.
310. Witek Z. Biological production and its utilization in marine ecosystem of the Western part of the Gdańsk Basin – Gdynia: Marine Fishery Institute, 1995. – 145 p. (на польском)
311. Witek Z., Ochocki S., Maciejowska M., Pastuszek M., Nakonieczny J., Podgórska B., Kownacka J.M., Mackiewicz T., Wrzesińska-Kwiecień M. Phytoplankton primary production and its utilization by the pelagic community in the coastal zone of the Gulf of Gdańsk (southern Baltic) // *Marine Ecology Progress Series*. – 1997a. – V. 148. – P. 169-186.
312. Witek Z., Ochocki S., Nakonieczny J., Podgórska B., Drgas A. Primary production and decomposition of organic matter in the epipelagic zone of the Gulf of Gdańsk // *ICES Journal Marine Science*. – 1999. – V. 56. – P. 3-14.
313. Wulff F., Ærtebjerg G., Nicolaus G., Niemi Å., Ciszewski P., Schulz S., Kaiser W. Pelagic biology // First periodic assessment of the state of the marine environment of the Baltic Sea area 1980–1985; background document. *Baltic Sea Environ. Proc.* – Baltic Marine Environment Protection Commission, Helsinki Commission, Helsinki, 1987. – 17B. – P. 216-255.
314. Woźniak B., Ficek D., Ostrowska M., Majchrowski R., Dera J. Quantum yield of photosynthesis in the Baltic: a new mathematical expression for remote sensing applications // *Oceanologia*. – 2007. – V. 49. – № 4. – P. 527-542.

315. Woźniak B., Krężel A., Darecki M., Woźniak S. B., Majchrowski R., Ostrowska M., Kozłowski Ł., Ficek D., Olszewski J., Dera J. Algorithms for the remote sensing of the Baltic ecosystem (DESAMBEM). Part 1: Mathematical apparatus // *Oceanologia*. – 2008. – V.50. – № 4. – P. 451-508.
316. Yentsch C.S., Lee R.W. A study of photosynthetic light reactions, and a new interpretation of sun and shade phytoplankton // *Journal Marine Research*. – 1966. – № 24. – P. 319-37.
317. Yu S.-Y., Berglund B.E., Sandgren P., Colman S.M. Holocene organic carbon burial rates in the south-eastern Swedish Baltic Sea // *The Holocene*. – 2007. – 2007. P. 673-681.

ПРИЛОЖЕНИЕ 1

Среднемноголетние показатели состояния морской среды, осредненные в верхнем десятиметровом слое российского сектора Гданьского бассейна, в группах станций, выделенных по батиметрическому принципу

Показатель		Район с глубинами 0-20 м				Район с глубинами 20-40 м				Район с глубинами >40 м			
		зима	весна	лето	осень	зима	весна	лето	осень	зима	весна	лето	осень
Температура, °C	n	26	29	55	38	22	21	47	29	28	27	56	29
	ср.	0,87	7,73	18,07	12,38	1,46	7,10	18,22	13,36	2,22	6,93	17,90	13,44
	σ	0,76	2,57	1,63	2,80	0,88	1,96	1,66	2,06	0,49	1,83	1,51	2,59
	min	-0,39	4,26	14,60	8,13	-0,38	4,09	14,69	9,42	1,12	4,09	13,49	9,46
	max	2,30	13,40	21,53	16,85	1,93	10,74	21,46	16,65	3,60	9,74	21,36	16,90
Соленость, psu	n	26	29	55	38	22	21	47	29	28	27	56	29
	ср.	7,20	6,99	6,73	7,02	7,31	7,13	6,97	7,20	7,38	7,31	7,04	7,23
	σ	0,24	0,16	0,40	0,18	0,15	0,20	0,23	0,09	0,12	0,16	0,23	0,17
	min	6,69	6,58	6,03	6,44	7,06	6,24	6,24	7,03	6,99	6,09	6,04	6,30
	max	7,51	7,48	7,17	7,30	7,45	7,48	7,32	7,40	7,57	7,53	7,40	7,47
Прозрачность, м	n	13	29	50	27	15	19	31	19	12	17	37	17
	ср.	4,3	4,4	3,5	3,5	9,1	6,9	3,9	6,0	11,2	7,9	4,0	7,6
	σ	1,3	1,3	0,9	1,5	2,1	0,8	0,4	1,7	1,5	1,5	0,4	1,0
	min	2,5	2,5	2,0	1,5	4,0	2,5	2,5	3,0	8,0	4,0	2,0	5,5
	max	7,0	7,5	5,5	8,0	12,0	13,0	6,0	11,0	14,0	12,0	5,0	10,0
PO ₄ , мкг-ат/л	n	26	34	67	38	25	24	54	30	29	27	48	29
	ср.	0,83	0,45	0,21	0,42	0,80	0,35	0,17	0,35	0,74	0,50	0,17	0,35
	σ	0,13	0,48	0,12	0,09	0,15	0,37	0,12	0,23	0,18	0,39	0,07	0,21
	min	0,48	0,05	0,03	0,20	0,43	0,03	0,03	0,09	0,40	0,08	0,03	0,09
	max	1,27	1,61	0,82	0,78	1,13	1,01	0,87	1,08	1,30	1,89	0,52	0,87
NO ₃ , мкг-ат/л	n	26	34	67	38	25	24	54	30	29	27	48	29
	ср.	7,19	2,67	0,93	2,32	5,29	1,30	0,44	1,42	5,05	1,02	0,47	1,25
	σ	2,71	3,68	0,64	0,62	1,33	1,37	0,31	0,33	2,08	1,33	0,30	0,83
	min	2,04	0,14	0,06	0,49	2,67	0,18	0,07	0,30	2,14	0,12	0,08	0,18
	max	14,11	13,61	7,87	8,53	10,49	4,63	1,58	5,44	10,91	3,49	4,38	4,04
N _{мин} , мкг-ат/л	n	26	34	67	38	25	24	54	30	29	27	48	29
	ср.	8,40	4,73	2,34	4,57	6,43	2,78	1,59	3,22	6,09	2,60	1,71	3,28
	σ	3,25	3,89	0,88	1,25	1,69	1,27	0,61	0,47	2,22	1,58	0,28	1,17
	min	2,39	0,67	0,50	1,69	3,01	0,92	0,36	1,25	2,69	0,61	0,36	0,86
	max	18,05	15,27	10,30	10,84	11,63	5,75	4,18	7,40	12,80	8,19	5,18	8,40
P _{орг} , мкг-ат/л	n		12	36	17	3	9	23	8		8	22	4
	ср.		0,78	0,79	0,73	0,68	0,60	0,57	0,37		0,29	0,57	0,34
	σ		0,08	0,09	0,11	0,27	0,03	0,09	0,11		0,10	0,05	0,07
	min		0,56	0,51	0,50	0,51	0,23	0,46	0,11		0,18	0,40	0,29
	max		1,06	1,09	1,24	0,99	2,05	1,13	0,51		0,39	0,86	0,44
N _{орг} , мкг-ат/л	n		18	42	17	3	14	28	8		13	27	4
	ср.		26,84	31,13	23,71	19,39	25,91	26,43	21,93		16,51	25,39	22,12
	σ		4,33	3,26	3,88	4,59	13,68	3,45	4,84		4,12	3,67	3,43
	min		9,45	20,62	16,89	16,53	9,18	18,88	17,20		9,90	11,96	18,15
	max		51,20	43,23	33,83	24,59	59,75	34,12	28,33		24,92	33,86	25,21

Показатель	Район с глубинами 0-20 м				Район с глубинами 20-40 м				Район с глубинами >40 м				
	зима	весна	лето	осень	зима	весна	лето	осень	зима	весна	лето	осень	
Первичная продукция, мгС·м ⁻³ ·сут ⁻¹	<i>n</i>	17	31	55	29	19	22	37	15	21	20	41	22
	ср.	4,55	69,73	177,1	88,26	4,68	50,94	159,9	45,87	3,59	54,79	139,9	43,64
	σ	4,29	56,94	88,1	106,6	5,95	52,61	84,19	44,52	3,75	54,13	81,06	42,18
	<i>min</i>	0,38	9,00	34,9	5,63	0,21	11,67	10,13	10,70	0,36	7,65	33,46	10,03
	<i>max</i>	15,32	196,4	379,0	415,0	22,5	249,1	351,1	160,5	11,5	187,7	505,7	187,6
Хлорофилл «а», мкг-аг/л	<i>n</i>	26	34	67	38	25	24	54	30	29	27	48	29
	ср.	1,85	3,32	3,54	3,13	1,20	1,36	3,43	1,80	0,90	0,95	2,99	1,76
	σ	1,08	4,79	1,48	1,20	0,53	0,49	1,79	0,40	0,35	0,71	1,00	0,60
	<i>min</i>	0,90	1,01	1,28	1,92	0,55	0,82	0,97	1,25	0,49	0,27	1,49	0,86
	<i>max</i>	7,65	16,13	10,74	10,00	5,35	5,74	16,30	12,39	5,55	7,10	9,70	7,52
Фитопланктон, мг/м ³	<i>n</i>	15	12	22	4	21	16	23	3	24	19	28	5
	ср.	203,4	1053	1027	678,9	62,32	457,8	708,2	90,77	42,16	369,1	551,4	177,2
	σ	145,0	1240	690,8	401,6	32,06	298,6	483,2	52,76	26,83	154,5	306,4	145,9
	<i>min</i>	16,83	38,83	138,9	308,5	3,84	74,48	36,39	41,62	0,62	46,69	60,08	4,96
	<i>max</i>	1042	3883	3170	1108	218,1	1694	2787	146,5	203,9	1165	2062	543,8
Биомасса бактерий, мг/м ³	<i>n</i>	3	17	43	13	2	4	28	8	5	6	29	8
	ср.	626,7	302,1	365,7	364,0	270,5	241,4	348,6	163,7	250,0	196,3	369,1	183,8
	σ	247,9	198,9	179,4	137,8	112,4	200,6	199,2	49,03	97,28	104,4	207,7	31,23
	<i>min</i>	450,0	88,72	103,0	173,5	191,0	73,77	112,0	84,50	160,0	87,0	62,64	88,50
	<i>max</i>	910,0	482,4	752,7	685,0	350,0	419,1	751,8	222,0	355,0	376,0	952,1	272,0
Продукция бактерий, мгС·м ⁻³ ·сут ⁻¹	<i>n</i>	17	32	55	28	17	20	37	19	22	21	43	21
	ср.	2,35	32,43	84,06	9,71	1,95	26,26	67,40	13,11	1,72	21,56	81,21	9,81
	σ	1,06	17,71	63,15	5,40	0,94	21,85	42,29	13,44	1,05	18,57	57,07	4,72
	<i>min</i>	0,76	2,23	5,86	0,3	0,94	2,49	9,44	0,37	0,60	1,19	6,23	1,12
	<i>max</i>	5,63	110,3	305,0	45,03	4,56	65,11	237,5	107,9	6,17	89,98	306,7	25,13
Зоопланктон, мг/м ³	<i>n</i>	13	14	27	13	15	18	27	17	20	22	34	22
	ср.	90,89	356,0	811,0	260,3	77,58	405,7	618,3	237,4	110,3	600,0	453,9	196,4
	σ	59,88	439,0	522,7	165,2	29,98	347,2	325,8	113,1	29,37	368,8	281,4	65,98
	<i>min</i>	18,78	46,04	188,9	93,57	19,35	42,17	124,2	90,86	40,68	40,37	17,78	70,92
	<i>max</i>	362,4	2049	2762	829,3	167,7	1882	1578	495,1	247,8	1601	3210	357,0

n – число измерений, *ср.* – среднее арифметическое, σ - стандартное отклонение, *min* – минимальное значение, *max* – максимальная величина

ПРИЛОЖЕНИЕ 2

Среднеголетние показатели состояния морской среды, осредненные в верхнем десятиметровом слое, в группах станций, выделенных по уровню первичной продукции в российском секторе Гданьского бассейна

Показатель		Район сочленения Самбийского п-ва и Куршской косы				Район м. Таран				Район п. Рыбачий				Район открытого моря				Гданьский залив			
		зима	весна	лето	осень	зима	весна	лето	осень	зима	весна	лето	осень	зима	весна	лето	осень	зима	весна	лето	осень
Температура, °C	n	21	27	47	31	8	7	18	10	17	15	45	28	24	23	36	19	6	6	12	8
	ср.	0,84	7,98	18,23	12,55	1,67	6,60	18,08	13,01	1,25	6,91	18,17	12,85	2,15	6,88	18,16	13,31	2,28	7,59	17,27	13,78
	σ	0,85	2,84	1,56	2,40	0,51	1,89	0,86	2,75	0,78	2,30	1,70	2,18	0,59	1,74	1,90	2,46	0,63	2,47	1,31	2,81
	min	-0,39	4,25	14,71	8,13	0,43	4,17	15,47	8,56	-0,38	4,15	14,60	8,57	-0,31	4,09	13,72	9,67	1,70	4,25	13,49	9,46
	max	2,73	13,40	21,53	16,67	2,46	8,66	19,81	16,85	1,51	10,74	21,46	16,62	3,60	10,42	21,36	16,69	3,16	9,74	20,27	16,90
Соленость, psu	n	21	27	47	31	8	7	18	10	17	15	45	28	24	23	36	19	6	6	12	8
	ср.	7,20	7,01	6,76	7,04	7,26	7,17	6,77	7,12	7,30	7,11	6,88	7,19	7,39	7,28	7,04	7,26	7,39	7,23	7,13	7,18
	σ	0,25	0,19	0,36	0,20	0,20	0,63	0,37	0,21	0,16	0,14	0,28	0,10	0,09	0,18	0,28	0,13	0,19	0,20	0,14	0,29
	min	6,69	6,58	6,04	6,44	6,99	6,98	6,03	6,70	7,06	6,91	6,22	7,03	7,20	6,09	6,24	7,01	7,06	6,97	6,62	6,30
	max	7,51	7,48	7,20	7,29	7,49	7,51	7,22	7,31	7,45	7,45	7,29	7,39	7,57	7,53	7,40	7,47	7,51	7,48	7,31	7,46
Прозрачность, м	n	10	24	42	26	2	6	14	5	14	14	29	14	9	13	25	12	4	5	8	6
	ср.	4,7	4,6	3,4	4,4	4	5,3	3,5	3,2	7,8	5,9	3,8	5,1	11,4	8,0	4,0	7,7	9,5	6,0	4,2	7,7
	σ	1,9	1,3	0,9	1,6	0,0	1,9	0,9	1,4	2,2	1,7	0,4	1,6	1,6	1,7	0,4	1,3	3,3	1,4	0,5	1,2
	min	3,0	2,5	2,0	1,5	4,0	3,0	2,0	1,5	2,5	3,0	2,5	2,0	8,0	5,5	3,0	5,5	4,0	4,0	3,5	6,0
	max	8,5	13	6,0	9,0	4,0	7,5	4,5	5,0	12,0	9,0	5,5	11,0	14,0	12,0	5,0	10,0	13,0	11,0	5,0	9,0
PO ₄ , мкг-ат/л	n	25	29	60	32	8	9	20	10	21	23	50	29	20	18	31	19	6	6	8	7
	ср.	0,88	0,41	0,19	0,48	0,84	0,37	0,23	0,43	0,76	0,45	0,17	0,38	0,76	0,47	0,18	0,37	0,66	0,70	0,14	0,34
	σ	0,16	0,44	0,11	0,22	0,20	0,30	0,17	0,20	0,15	0,45	0,12	0,17	0,21	0,33	0,07	0,22	0,15	0,80	0,07	0,20
	min	0,50	0,03	0,03	0,17	0,53	0,05	0,03	0,12	0,46	0,06	0,03	0,09	0,40	0,08	0,07	0,09	0,47	0,10	0,04	0,13
	max	1,19	1,61	0,58	1,08	1,17	1,00	0,82	0,73	1,27	1,43	0,87	0,81	1,30	1,02	0,52	0,87	0,84	1,89	0,28	0,66
NO ₃ , мкг-ат/л	n	25	29	60	32	8	9	20	10	21	23	50	29	20	18	31	19	6	6	8	7
	ср.	6,96	2,51	0,92	2,27	6,47	2,00	0,90	1,90	4,76	1,82	0,44	1,74	4,86	0,99	0,37	1,21	5,09	0,85	0,48	0,60
	σ	2,49	3,36	0,69	0,81	1,96	2,41	0,74	1,35	1,40	2,09	0,33	0,36	1,86	1,37	0,28	0,98	2,97	1,13	0,34	0,38
	min	3,00	0,14	0,06	0,61	2,39	0,37	0,11	0,42	2,04	0,28	0,07	0,30	2,14	0,12	0,08	0,18	2,49	0,13	0,18	0,20

Показатель	Район сочленения Самбийского п-ва и Куршской косы				Район м. Таран				Район п. Рыбачий				Район открытого моря				Гданьский залив				
	зима	весна	лето	осень	зима	весна	лето	осень	зима	весна	лето	осень	зима	весна	лето	осень	зима	весна	лето	осень	
	max	14,11	13,61	7,87	8,53	9,84	9,22	4,38	4,19	7,08	7,78	1,67	5,44	10,37	3,49	1,34	4,04	10,91	2,54	1,17	1,04
N _{нитр} , мкг-ат/л	n	25	29	60	32	8	9	20	10	21	23	50	29	20	18	31	19	6	6	8	7
	ср.	8,26	4,48	2,26	4,31	7,84	3,81	2,61	4,30	6,03	3,58	1,48	3,68	5,74	2,63	1,46	3,09	6,33	2,97	1,92	2,29
	σ	2,92	3,60	0,98	1,28	2,47	2,27	0,95	1,71	1,93	1,86	0,58	0,76	1,94	1,36	0,40	1,47	2,80	3,49	1,16	0,54
	min	3,52	0,75	0,50	1,69	3,75	1,45	1,17	2,70	2,39	0,93	0,36	1,25	2,69	0,61	0,46	0,86	4,02	0,93	0,38	1,38
	max	18,05	15,27	10,30	10,84	11,36	10,25	5,18	7,67	9,74	9,36	4,18	7,40	12,06	5,14	2,41	8,40	12,80	8,19	4,21	5,41
P _{орг} , мкг-ат/л	n	3	12	29	13	3	10	3	7	24	9	6	14	3	1	4	1				
	ср.	0,68	0,84	0,78	0,66	0,68	0,81	0,84	0,48	0,59	0,44	0,29	0,54	0,35	0,30	0,56	0,31				
	σ	0,27	0,12	0,07	0,17	0,07	0,15	0,31	0,11	0,05	0,06	0,10	0,08	0,08							
	min	0,51	0,32	0,51	0,11	0,33	0,58	0,68	0,23	0,46	0,26	0,18	0,43	0,29							
	max	0,99	2,05	1,13	1,02	0,93	1,09	1,24	0,81	0,79	0,68	0,39	0,74	0,44							
N _{орг} , мкг-ат/л	n	3	17	34	13	5	12	3	12	29	9	8	17	3	2	5	1				
	ср.	19,39	27,85	30,98	23,20	30,05	29,95	24,53	17,95	27,70	22,42	17,35	24,85	23,44	18,63	28,18	18,15				
	σ	4,59	7,81	3,79	4,57	18,52	8,26	5,10	5,13	2,03	3,46	5,81	3,97	2,69	2,48	2,22					
	min	16,53	13,86	20,62	16,89	12,42	14,52	20,11	9,18	18,88	17,20	9,90	11,96	20,35	16,88	26,54					
	max	24,59	59,75	41,31	33,83	51,20	43,23	29,13	29,96	34,12	28,33	24,92	33,86	25,21	20,39	32,07					
Первичная продукция, мгС·м ⁻³ ·сут ⁻¹	n	16	36	55	25	5	7	14	6	16	18	33	20	17	17	35	17	5	6	11	7
	ср.	4,88	74,01	169,9	79,71	5,46	37,29	176,8	106,7	4,16	50,09	144,1	42,01	3,59	47,95	131,1	43,36	3,67	82,92	202,3	39,04
	σ	4,52	62,63	84,58	91,78	5,86	24,32	85,94	156,1	6,10	54,11	84,54	41,56	3,92	48,12	62,54	44,45	2,96	72,92	125,7	33,14
	min	0,32	9,00	34,90	5,78	0,85	14,22	67,99	5,63	0,21	11,67	10,13	8,24	0,36	7,65	33,46	10,03	0,71	20,64	91,50	10,75
	max	17,70	271,0	364,1	392,5	15,32	85,35	379,0	415,0	22,51	249,1	356,0	152,2	11,51	161,9	277,6	187,6	7,91	187,7	505,7	92,43
Хлорофилл «а», мг/м ³	n	25	29	60	32	8	9	20	10	21	23	50	29	20	18	31	19	6	6	8	7
	ср.	1,91	2,23	3,29	2,80	1,82	2,12	4,82	3,67	1,25	1,11	3,02	1,80	0,91	1,25	3,06	1,88	1,43	2,01	3,75	2,43
	σ	1,17	1,98	1,22	1,29	1,69	1,26	1,95	1,57	0,76	0,39	1,34	0,40	0,35	0,41	1,03	0,65	0,94	1,24	1,24	0,52
	min	0,67	1,08	1,28	2,02	0,88	0,53	1,57	1,92	0,56	0,82	0,97	1,16	0,49	1,00	1,49	0,85	0,65	0,27	1,94	1,63
	max	7,65	16,13	19,30	10,00	6,52	12,08	10,25	6,76	4,50	11,88	1,79	7,50	2,10	6,67	9,70	5,05	5,55	7,10	6,09	5,10

Показатель		Район сочленения Самбийского п-ва и Куршской косы				Район м. Таран				Район п. Рыбачий				Район открытого моря				Гданьский залив			
		зима	весна	лето	осень	зима	весна	лето	осень	зима	весна	лето	осень	зима	весна	лето	осень	зима	весна	лето	осень
Фитопланктон, мг/м ³	n	11	9	16	2	8	6	8	2	20	15	24	3	16	13	20	2	5	4	5	3
	ср.	227,2	793,6	1056	700,0	248,6	524,2	1191	649,7	62,68	641,5	700,1	90,77	40,93	325,1	463,9	243,2	53,85	520,7	669,7	244,0
	σ	271,6	963,5	882,7	565,0	220,6	302,7	684,4	238,0	37,67	386,6	504,0	51,76	29,58	172,2	242,3	336,9	51,97	57,43	424,4	260,7
	min	67,9	58,65	138,9	308,5	12,83	38,83	291,2	481,4	3,84	74,48	36,39	41,62	2,10	46,69	60,08	4,96	0,62	375,3	184,1	70,0
	max	1042	2491	3170	1108	1015	1389	2229	818,1	218,1	3883	2787	146,5	203,9	1165	1161	481,4	132,1	791,3	1056	543,8
Биомасса бактерий, мг/м ³	n	2	13	35	11	1	3	10	3	2	5	29	7	4	5	20	6	1	1	6	2
	ср.	550,5	282,2	371,9	210,4	520,0	262,5	396,8	539,8	400,0	299,0	323,7	168,6	256,3	216,0	320,3	183,8	225	98	457,9	221,0
	σ	508,4	175,4	193,4	4,77		177,8	183,4	205,4	70,71	258,5	159,4	57,39	111,2	103,5	196,2	31,23			332,2	75,12
	min	191,0	75,51	103,0	113,5		70,80	164,0	394,5	350,0	73,77	112,0	84,50	160,0	87,00	62,64	88,50			71,4	170,0
	max	910,0	508,0	752,6	280,5		421,8	620,0	685,0	450,0	758,6	621,4	222,0	355,0	376,0	872,0	272,0			952,1	272,0
Продукция бактерий, мгС·м ⁻³ ·сут ⁻¹	n	14	28	44	23	5	6	13	6	16	17	37	17	17	16	31	16	5	6	10	6
	ср.	2,60	33,55	82,59	10,01	2,60	27,52	74,13	13,63	1,94	23,87	71,18	13,36	1,58	21,87	77,67	9,81	1,70	21,13	76,70	7,54
	σ	1,26	21,99	64,47	7,34	1,60	20,58	71,49	5,51	1,09	19,66	43,83	12,85	0,90	18,37	58,87	4,02	1,18	20,09	73,82	3,19
	min	0,72	5,10	9,94	0,34	0,85	3,61	5,86	7,04	1,00	2,23	9,44	0,37	0,60	1,92	6,51	1,12	0,61	1,19	6,23	4,23
	max	5,63	100,3	305,0	45,03	5,47	50,50	224,2	20,48	4,56	65,11	237,5	107,9	6,17	89,98	306,7	25,13	2,97	50,11	232,6	12,05
Зоопланктон, мг/м ³	n	9	9	20	9	5	6	7	5	14	16	26	16	15	16	27	16	5	7	8	6
	ср.	86,60	464,9	762,8	198,8	66,13	415,3	823,2	169,4	94,83	254,5	606,5	287,7	111,9	525,8	392,8	216,4	110,7	758,0	753,0	154,0
	σ	60,77	554,0	551,8	129,7	49,45	430,3	892,1	64,25	59,78	195,1	297,9	164,7	31,05	335,7	277,7	66,30	30,27	671,8	1158	77,24
	min	35,30	71,18	124,2	90,86	18,78	107,3	188,9	93,57	19,35	42,17	208,0	115,7	40,68	40,37	17,78	93,17	59,62	64,70	59,94	70,92
	max	174,7	2049	2335	428,4	124,6	1601	2762	240,4	362,4	1156	1845	829,3	247,8	1090	1903	357,0	140,2	1882	3210	243,2

ПРИЛОЖЕНИЕ 3

Корреляционная матрица линейной связи первичной продукции и показателей состояния морской среды в верхнем десятиметровом слое на станции 24 (n=13, p<0,05 - нет статистически значимой корреляции)

	ФАР	ПП/БФ	D	T	O ₂	N _{мин}	NO ₃	N _{орг}	N _{мин} /P _{мин}	Si	V _ф	C/Хл«а»	Хл«а»	БФ	Bacillar.	Chloroph.	Cryptoph.	Cyanoph.	Dinophyta	Haptophyta	Zoomastig.	M.rubrum	ЧБ	ББ	БП
ПП	0,43	-	-0,52	-	-	-0,42	-0,59	0,62	-	-	-	-	0,69	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,42	-	-
САЧ	0,47	0,43	-	0,41	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ПП/БФ			-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,42	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
D				-	-	-	0,53	-	-	-	-	-	-0,54	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
T					-0,75	-	-0,47	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
S						-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-0,57
P _{орг}						0,40	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
N _{мин}							0,79	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
NO ₃								-0,41	-	-	-	-	-0,46	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
N _{орг}									-	-	0,46	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,7	0,72	-
N _{мин} /P _{мин}										0,59	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
V _ф											-	0,45	-	-	0,64	-	-	-0,55	-	-	-	-	-	0,84	-
C/Хл«а»													-	0,45	-	0,72	-	-	-	-	0,81	-	-	-	-
C/БФ														-	-	0,43	-	-	-	-	-	-	-	-	-
БФ														-	-	0,53	0,47	-	0,55	0,55	-	-	-	-	-
Bacillar.															-	-	-	-	-	-	-	-	0,44	-	-
Chloroph.																-	-	0,52	-	-	0,64	-	-	-	-
Cryptoph.																	-	0,55	-	-	-	-	-	-	-
Dinoph.																			-	0,84	-	0,86	-	-	-
Haptoph.																				-	-	0,87	-	-	-
ЧБ																						-	-	0,84	-
ББ																								-	-
БП/ББ																									0,78

ПП – первичная продукция; Хл«а» – концентрация хлорофилла «а»; САЧ – суточное ассимиляционное число; БФ – биомасса фитопланктона; ПП/БФ – удельная первичная продукция относительно биомассы фитопланктона; D – прозрачность; T – температура; S – соленость; O₂ – концентрация кислорода; P_{мин} – концентрация минерального фосфора; P_{орг} – концентрация органического фосфора; N_{мин} – сумма концентраций неорганических форм азота; NO₃ – концентрация нитратов; N_{орг} – концентрация органического азота; Si – концентрация кремнесиликатов; V_ф – средний объем клеток фитопланктона; C/Хл«а» – удельное содержание хлорофилла «а» в биомассе фитопланктона; C/БФ – содержание углерода в сырой биомассе фитопланктона; Bacillar. – биомасса диатомовых водорослей; Chloroph. – биомасса зеленых; Cryptoph. – биомасса криптофитовых; Cyanoph. – биомасса синезеленых; Dinophyta – биомасса динофитовых; Haptophyta – биомасса гаптофитовых; Zoomastig. – биомасса отдела Zoomastigophora; M.rubrum; ЧБ – общая численность бактерий; ББ – биомасса бактерий; БП – бактериальная продукция.