

Мату КАХРУ

ОСОБЕННОСТИ ПРОДУКЦИОННОГО ПРОЦЕССА В ОТКРЫТОЙ БАЛТИКЕ

По утверждению Б.-О. Янссона (Jansson, 1980), Балтийское море — одно из наиболее изученных морей мира. Однако с точки зрения экологии хорошо изученными можно считать лишь отдельные прибрежные районы (Кильская бухта, окрестность о. Ландсорт), в то время как для центральной части моря отсутствуют даже оценки основных потоков веществ и энергии. Нехватка экспериментальных данных сильно ограничивает результативность применения имитационных моделей экосистем Балтики.

В последние годы в Балтийском море проведены исследования мезомасштабного распределения биомассы фитопланктона (Kahru, 1981; Кахру, 1981б; Kahru и др., 1981а, б), седиментации взвешенного органического материала (Smetacek и др., 1978; Smetacek, 1980) и связывания атмосферного азота синезелеными водорослями (Lindahl и др., 1978; Rinne и др., 1978). Результаты этих исследований дополняют существующие представления об основных экологических процессах в открытой Балтике.

Сезонный цикл изменений первичной продукции и биомассы фитопланктона в умеренных водах принято представлять в виде весенней вспышки, продолжительной летней депрессии, небольшого осеннего максимума и зимнего минимума (Cushing, 1975). В последнее время установлено (Jansson, 1978; Niemi, 1979; Smetacek и др., 1980), что в Балтийском море, за исключением Ботнического залива, лимитирующим элементом для фитопланктона является азот. В аэробных условиях неорганический азот выступает в основном в форме нитратов. В период короткой весенней вспышки нитраты, поступившие в верхние слои воды в результате перемешивания и конвекции в течение зимы, почти полностью потребляются фитопланктоном, а в галоклине они остаются на прежнем уровне (примерно в 100 раз выше). Летом из-за дефицита азота биомасса и продуктивность фитопланктона низки и ограничены в основном скоростью деструкции. Такое положение подтверждается работами многих авторов (Hobg и др., 1980; Schulz и др., 1978 и др.). Благодаря новым данным эту схему можно дополнить.

Для изучения пространственного распределения фитопланктона нами использовалось вертикальное зондирование флуоресценции хлорофилла *a in situ* и температуры—солености—давления (Kahru, 1981; Кахру, 1981а) на прямоугольной сетке станций размером 25×30 миль (37,0×46,3 км) с шагом 5 миль (9,3 км) на юге Готландского бассейна. Концентрация хлорофилла *a* использовалась в качестве характеристики биомассы фитопланктона. На небольшом «полигоне» в открытой части моря определена значительная мезомасштабная (~10 км) изменчивость распределения биомассы фитопланктона. Например, в конце весенней вспышки (8—9 мая 1980 г.) интегральные концентрации хло-

рофилла a в слое 0—10 м варьировались в пределах 12,6—82,5 $мг \cdot м^{-2}$ (разница в 6,5 раза) и в слое 0—60 м — от 62,0 до 200,8 $мг \cdot м^{-2}$ (разница в 3,2 раза). В начале июля в тех же слоях наблюдалось варьирование концентрации хлорофилла a от 7,7 до 24,2 и от 39,0 до 93,6 $мг \cdot м^{-2}$ соответственно. Используя соотношение между содержаниями азота и хлорофилла a в биомассе фитопланктона при дефиците азота $N : Хл = 16$ (Strickland, 1965), концентрацию хлорофилла можно приблизительно выразить через азот: пространственные различия концентраций азота в слое 0—60 м достигали 2220 $мг \cdot м^{-2}$ в мае и 875 $мг \cdot м^{-2}$ в июле. Поскольку среднее содержание суммарного азота находится около 200 $мг \cdot м^{-3}$, различия концентраций фитопланктона составили соответственно 18 и 8% от среднего суммарного азота над галоклином. Как может возникнуть такая мозаичность пространственного распределения биомассы? По этому вопросу существует несколько гипотез, объясняющих «пятнистость» планктона как результат динамических интеракций фитопланктона с зоопланктоном и их диффузии в пространстве (Steele, 1974; Levin, Segel, 1976; Кахру, 1978). Основа этих гипотез — перераспределение биомассы между различными компонентами экосистемы. В данном случае, однако, существует непосредственная связь между содержанием хлорофилла и гидрофизической структурой, определяющей интенсивность вертикального перемешивания и тем самым перенос биогенных веществ в верхние слои (Кахру и др., 1981а, б). Вертикальный поток нитратов через галоклин можно оценить по формуле

$$Q = -K_z \frac{\partial C}{\partial z},$$

где K_z — коэффициент вертикальной (турбулентной) диффузии, а $\partial C / \partial z$ — вертикальный градиент концентрации. Типичное значение градиента нитратного азота в галоклине, соответствующее концентрациям 6 и 2 $мг \cdot атом N \cdot м^{-3}$ соответственно на глубинах 70 и 50 м, равняется примерно 3 $мг \cdot м^{-3} / м$. В результате изучения распространения примеси в галоклине Борнхольмского бассейна получено, что $K_z = 2,2 \cdot 10^{-6} м^2 \cdot с^{-1}$ (Kullenberg, 1977), что, по-видимому, является нижним пределом истинного значения его, так как эксперименты проводились летом и при тихой погоде. По приведенной формуле для восходящего потока азота можно получить значение 0,57 $мг \cdot м^{-2} \cdot сут^{-1}$. При такой интенсивности потока для накопления 500 $мг \cdot м^{-2}$ азота понадобится примерно 1000 суток, что показывает нереальность такого механизма. Очевидно, должен существовать механизм переноса по крайней мере на два порядка интенсивнее. Полученные оценки коэффициента вертикальной диффузии колеблются обычно в пределах $10^{-6} — 10^{-4} м^2 \cdot с^{-1}$ и являются спорными среди исследователей (Garret, 1979). Как показал Дж. Вудс (Woods, 1977), вертикальное перемешивание в стратифицированной среде имеет перемежающийся характер, что приводит к коэффициентам диффузии, флуктуирующим в пространстве и во времени, причем эти коэффициенты могут быть в 100 раз больше их средних значений за сезон. В галоклине прибрежной зоны Балтики, где перемешивание более интенсивное, получен $K_z = 10^{-4} м^2 \cdot с^{-1}$ (Shaffer, 1979), что более приемлемо для объяснения наших наблюдений. Такое значение обеспечивает восходящий поток нитратного азота примерно в 26 $мг \cdot м^{-2} \cdot сут^{-1}$. Можно предположить, что при благоприятных условиях сдвиги течений достаточны для уменьшения числа Ричардсона ниже его критического значения (неустойчивость Кельвина—Гельмгольца), а это приводит к перемежающимся пятнам волновой турбулентности. Сопутствующие потоки биогенов в верхние слои имеют пер-

востепенное значение для фитопланктона. По данным о распределении хлорофилла благоприятными для интенсивного переноса биогенов являются подъем галоклина и уменьшение толщины промежуточного слоя между термоклином и галоклином (Kahru и др., 1981a, б). Из-за небольших и изменчивых глубин в Балтике топография дна сильно влияет на поле течений (Aitsam, 1981). Продолжительные течения в результате геострофического баланса вызывают наклонение изопикнических поверхностей, что в свою очередь влияет на интенсивность вертикального переноса. Справа от течения изопикны опускаются, слева — поднимаются. Так возникает некоторое постоянство изменчивости продуктивности и биомассы. Последние измерения комплекса химических параметров (включая концентрацию нитратов) с помощью современной аппаратуры (Grasshoff, Hansen, 1980) также подтверждают существование выраженной пространственной мозаичности, имеющей в таком случае форму волнообразных подъемов вод, богатых биогенами, к поверхности. Физические механизмы обогащения поверхностных слоев биогенами, по-видимому, сильно зависят от конкретных гидрофизических и метеорологических условий.

Накоплению неорганического азота в верхних слоях посредством восходящего потока противодействует седиментация азота взвешенных частиц. Экспериментальные исследования седиментации, проведенные в период цветения в Борнхольмском бассейне и круглогодично в Кильской бухте (Smetacek и др., 1978; Smetacek, 1980), дают значения нисходящего потока азота в среднем $20 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ для периода цветения и приблизительно $10 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ для всего года (последнее значение является минимальным для Кильской бухты, где продуктивность выше). В летнее время нисходящий и восходящий потоки азота, по-видимому, составляют примерно $10 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$, но из-за некоторого доминирования восходящего потока накопление суммарного азота происходит в верхних слоях.

Дополнительным источником азота являются синезеленые водоросли, которые связывают атмосферный азот во время массового развития во второй половине лета, что подтверждает роль азота как лимитирующего фактора в развитии фитопланктона. Установлено, что в периоды цветения синезеленых водорослей поток связанного азота ($0,6 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$) обеспечивает до 10% первичной продукции (Lindahl и др., 1978).

Очевидно, следует отказаться от представления о «стационарности» и «равновесности» (Jansson, 1978; Schulz и др., 1978) планктонного сообщества в открытой Балтике летом после весенней вспышки. Пространственная и временная мозаичность потоков биогенов, связанная с эпизодическим перемешиванием слоев поддерживает нестационарность и неравновесность. Фитопланктон, находящийся в состоянии дефицита азота, реагирует на импульсы азота локальными вспышками. Даже при весьма скромной оценке локальных потоков неорганического азота ($10 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$) ими обеспечивается 14% первичной продукции при $400 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ и 23% при $250 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$. Первое значение первичной продукции является типичным для Готландского бассейна летом (Lindahl, 1977), второе получено Г. Л. Марголиной (1977) как среднее для открытой Балтики. Во время интенсивного перемешивания значение потоков азота, вероятно, значительно выше. При воспроизведении вертикального перемешивания экспериментальным путем в микроскопах также получен характерный скачок концентрации хлорофилла (Smetacek и др., 1980).

Отдельные наблюдения большой изменчивости первичной продукции и биомассы фитопланктона в открытой Балтике проводились и раньше, однако, недостаточное пространственное разрешение и недостаточный объем измерений не позволяли сделать сколько-нибудь достоверных заключений. Например, два измерения первичной продукции в Готландской впадине с интервалом в три дня различались более чем в два раза и имели различный видовой состав фитопланктона (Tarkiainen и др., 1974). По-видимому, в данном случае имела место смена разных водных масс. Необычно высокие концентрации хлорофилла осенью 1974 г. на востоке Готландского бассейна были, очевидно, вызваны выходом к поверхности глубинных вод (Юрковский и др., 1976).

Большая временная и пространственная неоднородность моря сильно затрудняет (с методической стороны) программу мониторинга Балтийского моря. Очень небольшое количество измерений как в пространстве, так и во времени не позволяет отличить продолжительные тенденции от кратковременных. Отмеченная изменчивость интегральной концентрации хлорофилла *a* в 6,5 раза в слое 0—10 м на расстоянии 30—40 км в открытой части моря — весьма выразительный пример. Концентрации на фиксированных горизонтах еще более изменчивы. Большая неопределенность возникает и из-за слишком редко проводимых измерений. Например, частота измерений первичной продукции 4—6 раз в год, предложенная в программах мониторинга, не позволяет обнаружить изменений среднегодового значения, которые составляют менее 50% (Wulff, 1979).

Выводы

1. Обнаруженные значительные мезомасштабные (~ 10 км) вариации биомассы фитопланктона в открытой части Балтики (до 18% среднего суммарного содержания азота над галоклином) не могут быть объяснены в предположении, что коэффициент вертикальной диффузии равен $10^{-6} \text{ м}^2 \cdot \text{с}^{-1}$. Очевидно, должны существовать явления вертикального перемешивания с эффективным коэффициентом диффузии, равным по крайней мере $10^{-4} \text{ м}^2 \cdot \text{с}^{-1}$.
2. «Стационарность» и «равновесность» пелагического планктонного сообщества летом не являются реальными: из-за эпизодических и локальных потоков биогенов снизу возникают перемежающиеся локальные вспышки фитопланктона.
3. Восходящий поток неорганического азота в верхние слои летом обеспечивает значительную часть первичной продукции. Восходящий и нисходящий потоки азота летом равны примерно $10 \text{ мг N} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ с некоторым преобладанием первого.
4. Значительная пространственная и временная изменчивость фитопланктона в открытой части моря может полностью замаскировать долговременные тенденции, обнаружение которых является целью программы мониторинга Балтийского моря.

ЛИТЕРАТУРА

- Кахру М. О возникновении пространственной неоднородности биоценоза. — В кн.: Проблемы современной экологии. Тарту, 1978, 47—48.
- Кахру М. Связь глубин максимумов хлорофилла с вертикальной структурой поля плотности в Балтийском море. — Океанология, 1981а, 21, 112—117.
- Кахру М. Изменчивость трехмерной структуры поля хлорофилла в открытой части Балтийского моря. — Океанология, 1981б, 21, вып. 4.
- Марголина Г. Л. Особенности продукционно-деструкционных процессов в откры-

- тых водах Балтийского моря. — В кн.: I съезд советских океанологов. М., 1977, вып. 2, 86—87.
- Юрковский А. К., Брамане А. Э., Юрковска В. А. Цикл изменений пигментов фитопланктона и бактериопланктона в Балтийском море в 1974 г. — *Океанология*, 1976, 16, 830—838.
- Aitsam, A. On the scales of variability and the structure of waters of the Baltic Sea. — *Ocean Management*, 1981, 6, 173—181.
- Cushing, D. H. *Marine Ecology and Fisheries*. Cambridge, 1975.
- Garret, C. Mixing in the ocean interior. — *Dyn. Atm. Oceans*, 1979, 3, 239—265.
- Grasshoff, K., Hansen, H. P. Small-scale variability of chemical parameters in the Baltic. — *ICES Hydrogr. Committee*, 1980, C. M. E., 18.
- Hobro, R., Larsson, U., Wulff, F. Dynamics of a phytoplankton spring bloom in a coastal area in the Northern Baltic. — *Prace Morsk. Inst. Ryb.*, 1980.
- Jansson, B.-O. The Baltic — a systems analysis of a semi-enclosed sea. — In: *Advances in Oceanography*. New York, 1978, 131—183.
- Jansson, B.-O. Natural systems of the Baltic Sea. — *Ambio*, 1980, 9, 128—136.
- Kahru, M. Variability of the chlorophyll field in the Baltic Sea. — In: *The Investigation and Modelling of Processes in the Baltic*. Tallinn, 1981, 165—171.
- Kahru, M., Aitsam, A., Elken, J. Coarse-scale spatial structure of phytoplankton standing crop in relation to hydrography in the open Baltic Sea. — *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1981a (in press).
- Kahru, M., Aitsam, A., Elken, J. Spatio-temporal dynamics of chlorophyll in the open Baltic Sea. — *J. Plankton Res.*, 1981b (in press).
- Kullenberg, G. E. B. Observations of the mixing in the Baltic thermo- and halocline layers. — *Tellus*, 1977, 29, 572—587.
- Levin, S. A., Segel, L. A. Hypothesis for origin of planktonic patchiness. — *Nature*, 1976, 259, 659.
- Lindahl, G., Wallström, K., Brattberg, G. On nitrogen in a coastal area in the northern Baltic. — *Kieler Meeresforschungen Sonderheft*, 1978, 4, 171—177.
- Lindahl, O. Studies on the production of phytoplankton and zooplankton in the Baltic Sea in 1976, and a summary of results from 1973—1976. — *Medd. Havsfiskelab. Lysekil*, 1977, 220.
- Niemi, A. Blue-green algal blooms and N:P ratio in the Baltic Sea. — *Acta Bot. Fennica*, 1979, 110, 57—61.
- Rinne, I., Melvasalo, T., Niemi, A., Niemistö, L. Nitrogen fixation by blue-green algae in the Baltic Sea. — *Kieler Meeresforschungen Sonderheft*, 1978, 4, 178—187.
- Schulz, S., Kaiser, W., Breuel, G. The annual course of some biological and chemical parameters at two stations in the Arkona and Bornholm Sea in 1975 and 1976. — *Kieler Meeresforschungen Sonderheft*, 1978, 4, 154—160.
- Shaffer, G. Conservation calculations in natural coordinates (with an example from the Baltic). — *J. Phys. Oceanogr.*, 1979, 9, 847—855.
- Smetacek, V. Annual cycle of sedimentation in relation to plankton ecology in western Kiel Bight. — *Ophelia*, 1980, Suppl. 1, 65—76.
- Smetacek, V., Bröckel, K. v., Zeitzschel, B., Zenk, W. Sedimentation of particulate matter during a phytoplankton spring bloom in relation to the hydrographical regime. — *Mar. Biol.*, 1978, 47, 211—226.
- Pollehne, F., Zeitzschel, B. Shipboard experiments on the natural plankton populations in the Central Baltic Sea. — *Ophelia*, 1980, Suppl. 1, 77—98.
- Steele, J. Spatial heterogeneity and population stability. — *Nature*, 1974, 248, 83.
- Strickland, L. D. H. Production of organic matter in primary stages of the marine food chain. — In: *Chemical Oceanography*. New York, 1965, 447—610.
- Tarkiainen, E., Rinne, I., Niemistö, L. On the chemical factors regulating the primary production of phytoplankton in the Baltic proper. — *Merentutkimuslait. Julk.*, 1974, 238, 39—52.
- Woods, J. D. Parametrization of unresolved motions. — In: *Modelling and Prediction of the Upper Layers of the Ocean*. Oxford, 1977, 118—140.
- Wulff, F. The effects of sampling frequency on estimates of the annual pelagic primary production in the Baltic. — In: *The Use of Ecological Variables in Environmental Monitoring*. The National Swedish Environment Protection Board, 1979, Report PM 1151, 147—150.

Mati KAHRU

PRODUKTSIOONIPROTSESSI ISEÄRASUSED LÄÄNEMERE AVAOSAS

Klorofüllil *a* mesomastaabilise (~ 10 km) ruumijaotuse uurimisega on kindlaks tehtud fütoplanktoni biomassi suur muutlikkus (kuni 18% keskmisest summaarsest lämmastikust). Vahelduv vertikaalne segunemine põhjustab muutlike biogeensete ainete vooge halokliinist, millega kaasnevad fütoplanktoni lokaalsed paljunemistsüklid kogu suve jooksul. See on vastuolus levinud ettekujutusega pelagiaali planktonikoosluse staatsionaarsusest suvel. Efektiivne vertikaalse difusiooni koefitsient halokliinis peaks olema vähemalt $10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$ ja keskmine nitraatse lämmastiku tõusev voog suurusjärgus 10 mg N m^{-2} ööpäevas. Lämmastikuvoog halokliinist tagab olulise osa suvisest primaarproduktioonist. Bioloogiliste ja keemiliste väljade ruumiline ja ajaline muutlikkus raskendab oluliselt Läänemere avaosas toimuvate pikaajaliste protsesside avastamist ja jälgimist.

Mati KAHRU

CHARACTERISTIC FEATURES OF PRODUCTIVITY IN OFF-SHORE BALTIC

Surveys of the coarse-scale (~ 10 km) distribution of chlorophyll *a* in the off-shore Baltic revealed a striking variability of the phytoplankton standing crop (up to 18% of the mean total nitrogen above the halocline). Localized nutrient inputs from the deep layer, related to intermittent mixing events, cause local phytoplankton blooms in summer. This contradicts to the concept of the Baltic plankton community in summer as being in a steady state. The effective coefficient of the vertical diffusion in the halocline should be at least $10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$, and the mean upward flux of nitrate is of the order of $10 \text{ mg N m}^{-2} \text{ day}^{-1}$. A significant portion of the summertime primary production is promoted by the upward flux of nitrogen. The striking spatial and temporal variability considerably hampers the interpretation in terms of long-term processes of the Baltic Sea monitoring data.