УДК 574

DOI: 10.29006/1564-2291.JOR-2018.46(3).7

СЕЗОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ И СОСТАВА ФИТОПЛАНКТОНА В БЕРЕГОВОЙ ЗОНЕ РОССИЙСКОГО СЕКТОРА ГДАНЬСКОГО БАССЕЙНА БАЛТИЙСКОГО МОРЯ

Е.А. Кудрявцева¹, С.В. Александров², О.А. Дмитриева²

¹Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, 117997, Москва, Нахимовский проспект, д. 36, e-mail: kudryavtzeva@rambler.ru

²Атлантический научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, Калининград, 236022, Россия e-mail: hydrobio@mail.ru

Статья поступила в редакцию 21.05.2018, одобрена к печати 10.12.2018

В статье представлены и обсуждаются результаты изучения влияния абиотических факторов на продукцию, биомассу и сезонную сукцессию фитопланктона на станции, расположенной в береговой зоне российского сектора Гданьского бассейна Балтийского моря в 2007—2008 гг. Весенний максимум первичной продукции диатомовых водорослей и динофлагеллят, отмечающийся в исследованном районе в апреле, ограничивается концентрацией нитратов. После снижения концентрации нитратов и увеличения концентрации аммонийного азота, вследствие начала минерализации органического вещества, рост фитопланктона лимитируется фосфатами. В июне—июле концентрация нитратов и фосфора приближается к аналитическому минимуму (0,07 мкг-ат/л NO₃, 0,06 мкг-ат/л PO₄). Материковый сток, максимум которого приходился на период весенне-летнего снижения роста фитопланктона в мае—июне, оказывает умеренное положительное влияние на первичную продукцию: ее годовая величина в период наблюдений достигала эвтрофного уровня (290 гС·м-²-год-¹), однако сезонный ход был типичным для мезотрофных вод умеренных широт северного полушария.

Ключевые слова: Балтийское море, береговая зона, первичная продукция, фитопланктон, хлорофилл «а», биогенные элементы

Ввеление

В связи с сохраняющейся многие десятилетия проблемой эвтрофикации Балтийского моря, исследования продуктивности вод и состава фитопланктона остаются чрезвычайно актуальными. В большинстве районов Балтийского моря фитопланктон имеет два четко выраженных максимума сезонного развития (Очерки..., 1984; Гидрометеорология..., 1994). Во время весеннего «цветения» на создание биомассы эвфитопланктона быстро расходуются биогенные элементы, накопленные в фотическом слое в течение зимы. Летний максимум развития фитопланктона основан на регенерации биогенных элементов, высвобождающихся при минерализации органического вещества в эвфотическом слое. В связи с увеличением количества биогенных элементов, выносимых с речным стоком, во 2-й половине XX в. в Балтийском море отмечались изменения характера сезонной

динамики первичной продукции (ПП). В частности, в зоне Датских проливов в 1950–1960-х гг., величины ПП мало различались в течение вегетационного периода (март-октябрь), а уже в 1980–2000-х гг. здесь наблюдались четко выраженный максимум ПП в марте, а также второй максимум в июле—сентябре (Rydberg et al., 2006). Изменение характера сезонного хода ПП также отмечалось в юго-восточной части Балтийского моря, где вклад весеннего сезона в ежегодную величину ПП стал существенно больше вклада летнего периода (Касzmarek et al., 1997).

Одновременно в Балтийском море происходили изменения в структуре фитопланктона. Доминирование диатомовых водорослей весной было типичным для исторического ряда данных, полученных до 1980-х гг. (Wasmund et al., 2017). 1990-е гг. характеризовались снижением роли диатомовых: в период весеннего максимума в биомассе фитопланктона преобладали динофлагелляты. С 2001 г. наметилась тенденция к восстановлению роли диатомовых водорослей. Второй летний максимум развития фитопланктона в Балтийском море начинается с интенсивного развития пресноводных по происхождению, зеленых и синезеленых водорослей, что обусловлено существенным влиянием материкового стока (Николаев, 1961). Изменения концентрации и соотношения биогенных элементов в речном стоке во 2-й половине XX в. обусловили значительное увеличение повторяемости аккумуляции синезеленых водорослей в летний период (НЕLCOM, 2009).

Материалы и методы

Район работ характеризуется изменчивыми гидрологическими условиями среды и относительно повышенными концентрациями биогенных элементов, поступающими с материковым стоком и из точечных источников, расположенных на северном побережье Самбийского полуострова (Нагорнова, 2012; Кудрявцева, Александров, 2019). В период проведения исследований ежемесячно с апреля 2008 г. по апрель 2009 г. 5–10-ти литровыми пластмассовыми батометрами Нискина отбирали пробы со стандартных горизонтов 0, 5, 10, 15, 20, 30 м на станции 24 глубиной 35 м, расположенной в 11 км от северного побережья Самбийского полуострова (рис. 1). Использовали стандартные методы определения концентрации форм азота, фосфора И кремния (Руководство..., Руководство..., 2003). Содержание хлорофилла «а» проводилось по стандартной методике спектрофотометрическим методом согласно ГОСТ 17.1.04.02-90 на спектрофотометре LEKI SS 2109 UV (Методика..., 1990). Пробы воды фильтровали через мембранные фильтры МФАС-МА №6 с диаметром пор 0,3 мкм. Первичную продукцию измеряли радиоуглеродной модификацией скляночного метода (Steemann Nielsen, 1952). Склянки с раствором NaH14CO₃ объемом 310 мл инкубировали на горизонтах отбора пробы (на глубине 25 м смешанная проба с горизонтов 20 и 30 м) на поплавках, установленных в море в 10-11 ч утра и извлеченных из воды за час до окончания светового дня (экспозиция 5-8 часов). После инкубации пробы фильтровали через капроновые фильтры диаметром 47 мм

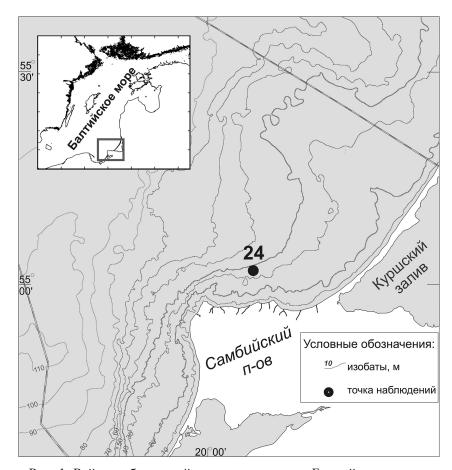


Рис. 1. Район наблюдений и его положение в Балтийском море.

и с размером пор 0,2 мкм (ООО «Катехол Хром»). Затем фильтры смачивали 1% раствором соляной кислоты для удаления остатков изотопа. Измерение активности фильтров производили в ИНМИ РАН (Москва) на счетчике «Packard TRI-Carb TR». Пробы фитопланктона объемом 1 л консервировали раствором Люголя. Стущение проб проводили седиментационным методом до 5-10 мл в зависимости от количества фитопланктона (Методика..., 1978). Количественная обработка осадка, в котором присутствуют клетки размером от 0,5-2,5 мкм до 60-100 мкм, выполнена в счетной камере типа «Ножотта» с помощью инвертированного микроскопа «Olympus IX51» на увеличении ×400 (Методика..., 1978; Дмитриева, 2017). За счетную единицу принимали: трихом, нить размером 100 мкм для нитчатых водорослей (Oscillatoria sp., Aphanizomenon sp. и др.), колонию (Woronichinia sp., Scenedesmus sp. и др.) или клетку в колонии (Aulacoseira sp. и др.). Биомассу фитопланктона вычисляли методом геометрического подобия. Пересчет биомассы фитопланктона в углерод биомассы был выполнен по аллометрическим формулам, приведенным в работе (Menden-Deuer, Lessard, 2000). Средневзвешенные величины наблюдаемых показателей состояния морской среды вычисляли методом трапеции.

Для получения представлений об облученности и ориентировочного числа фотонов, падающих за 1 секунду на поверхность 1 м 2 , использован наземный

люксметр ТКА-ЛЮКС (диапазон измерений 400–700 нм) и пересчетный коэффициент 19,5 мк моль·м $^{-2}$ ·с $^{-1}$ (Тооминг, Гуляев, 1967; Li-Core.., 1986).

Результаты

Наблюдения на станции 24 были начаты в середине апреля 2008 г. после теплой зимы (Wasmund et al., 1998; Морозов и др., 2007), в конце которой, по данным экспедиций в российском секторе юго-восточной части Балтийского моря, профили температуры характеризовались высокой однородностью от поверхности до дна (Кудрявцева, Александров, 2019). В апреле 2008 г. в точке наблюдений расслоение вод по температуре также отсутствовало (рис. 2; табл. 1). С мая по сентябрь 2008 г. сезонный термоклин опускался на глубины 20–30 м. Осенью происходило охлаждение водной толщи и выравнивание температуры по вертикали. В феврале и в марте 2009 г. охлаждение вод у поверхности достигало температуры максимальной плотности (2,3–2,4°С). Это приводило к возникновению конвективного фронта в верхнем 20-м слое. В отличие начала весны 2008 г. в апреле 2009 г. в районе наблюдений формировалась выраженная стратификация вод на глубинах 10–15 м.

Зимой 2008–2009 гг. биогенных элементов было достаточно для начала роста фитопланктона $(1,0\pm0,5\,\text{мкг-ат/л}\,\text{PO}_4;5,8\pm1,7\,\text{мкг-ат/л}\,\text{NO}_3;121\pm20\,\text{мкг-ат/л}\,\text{SiO}_4)$. Однако

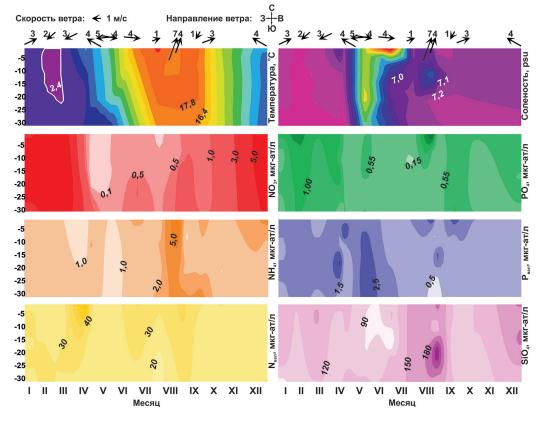


Рис. 2. Вертикальное распределение абиотических факторов морской среды с апреля 2008 г. по апрель 2009 г. Стрелками показаны средняя скорость и направление ветра за 3–6 часов до начала отбора проб.

Таблица 1. Абиотические и биотические показатели, измеренные в 30-м слое. Над чертой приведены минимальное и максимальное значения, под чертой – среднее значение и стандартное отклонение, в скобках – число горизонтов отбора проб (п)

П	топ до	ртои — сред	лее значения	под чертои – среднее значение и стандартное отклонение, в скооках – число горизонтов отсора прос (п.) M_{cour}	OINIOHCHNO	, B CROOKAA –	- число гориз	онтов отоора	(II) oodii i		
показатель		(S) H	() III	(0) 211	() 11	INICCALL TIT (C)	() 1111	(0) 11111	3) 2	() A	3711 (
	1 (6)	II (6)	\sim 1	IV (12)	(6)	VI(5)	VII (6)	VIII (9)	(6) (6)	X (6)	XII (6)
Температура	3,1-3,2	2,3-2,6	2,3-2,8	3.8 - 7.0	4,4 - 9,8	14,1 - 17,0	17,0 - 19,6	16,8 - 18,4	16,4-18,0	12,6 - 13,2	5,8-6,8
(T, °C)	$3,2 \pm 0,03$	2.5 ± 0.3	$2,4 \pm 0,2$	5.2 ± 1.0	$8,3 \pm 2,0$	$15,9 \pm 1,2$	$18,2 \pm 0,9$	$17,7 \pm 0,6$	17.8 ± 0.6	$13,0 \pm 0,2$	$6,2 \pm 0,3$
Соленость	7,3-7,6	7,4 - 7,5	7,4 - 7,5	9'2 – 8'9	5,3 - 5,8	4,1-6,8	7,0-7,1	6,2-7,3	7,2-7,3	7,0-7,3	7,1 - 7,2
(S, PSU)	$7,4 \pm 0,1$	7.5 ± 0.04	7.4 ± 0.05	$7,2 \pm 0,2$	$5,4 \pm 0,2$	$6,3 \pm 1,0$	$7,0 \pm 0,1$	7.0 ± 0.3	$7,2 \pm 0,03$	$7,1 \pm 0,1$	$7,2 \pm 0,04$
Нитраты	3,0-8,3	5,1-6,8	6,1 - 8,4	0.08 - 2.4	0.07 - 0.2	0,19 - 1,1	0.07 - 0.5	0.3 - 2.9	0.5 - 1.0	1,2 - 1,8	5,2-6,6
$(NO_3, MK\Gamma-aT/\Pi)$	$6,2 \pm 2,7$	5.9 ± 0.8	$6,9 \pm 0,9$	0.7 ± 0.9	0.1 ± 0.03	$0,3 \pm 0,4$	$0,3 \pm 0,2$	$1,0 \pm 0,8$	0.7 ± 0.2	$1,5 \pm 0,2$	5.8 ± 0.6
Аммонийный азот	1,0 - 1,6	1,0 - 1,5	1,1 - 1,6	0,4 - 2,2	0.36 - 0.9	1,1-3,0	1,1-2,5	1,4-6,8	1,7 - 3,8	1,0-1,9	1,5 - 3,6
$(NH_4, MK\Gamma-aT/\Pi)$	$1,4 \pm 0,2$	$1,2 \pm 0,2$	$1,3 \pm 0,2$	$1,3 \pm 0,5$	0.6 ± 0.2	$1,8 \pm 0,7$	$1,7 \pm 0,5$	$2,0 \pm 3,5$	$2,0 \pm 0,8$	$1,4 \pm 0,4$	$2,0 \pm 0,8$
Минеральный	4,2 - 10,2	6,3 - 8,4	7,7 - 10,1	0.7 - 4.2	0.71 - 1.0	1,4-3,3	1,2-2,9	1,2-2,9	2,3-5,0	2,6 – 3,8	7,2-10,3
азог (N _{мин} , мкг-ат/л)	$7,7 \pm 3,0$	$7,2 \pm 0,9$	$8,5 \pm 0,1$	$2,0 \pm 1,1$	0.8 ± 0.2	2.0 ± 0.8	$2,1 \pm 0,64$	$2,1 \pm 0,64$	3.0 ± 1.0	$3,1 \pm 0,5$	$8,3 \pm 1,2$
Фосфаты	0.5 - 1.3	1,1-2,0	0.8 - 1.1	0.3 - 1.4	0.3 - 0.6	0,14-0,44	0.06 - 0.36	2,0-7,2	0,6-1,0	0.2 - 0.7	0,4-0,7
$(PO_4, MK\Gamma-aT/I)$	0.6 ± 0.3	$1,3 \pm 0,4$	0.9 ± 0.1	0.7 ± 0.4	0.55 ± 0.2	$0,28 \pm 0,1$	$0,23 \pm 0,1$	$4,6 \pm 1,8$	0.9 ± 0.2	0.4 ± 0.2	0.7 ± 0.2
Силикаты	81 - 145	100 - 126	118 - 165	93 - 152	88 - 130	50 - 145	160 - 168	122 - 272	95 - 122	89 - 122	133 - 185
$(SiO_4, MK\Gamma-aT/\pi)$	131 ± 24	112 ± 9	143 ± 16	113 ± 19	96 ± 16	95 ± 35	167 ± 3.5	178 ± 47	107 ± 11	111 ± 13	167 ± 20
Od/ N	3.5 - 20.9	4,2-7,1	7,1 - 12,8	0,1-8,0	0.9 - 2.7	1,2 - 21,1	1,1 - 42	0,1-6,9	0,6 - 1,4	2,2-7,5	9,1 - 19,2
1Мин/1 О4	$14,1 \pm 7,0$	$5,9 \pm 1,3$	$\overline{10,1\pm1,8}$	3.0 ± 2.5	$1,6 \pm 0,7$	$8,7 \pm 6,0$	11 ± 15	$2,9 \pm 2,3$	0.8 ± 0.3	$4,3 \pm 2,0$	$13,3 \pm 3,7$
Хлорофилл "а"	1,2 - 1,6	0.9 - 1.3	1,2-3,2	2.0 - 19.8	1,0 - 4,1	2,3-4,0	1,7 - 11,8	1,8 - 12,8	1,5 - 11,1	3,0-4,9	2,2-2,9
$(X_{\rm I}"a", M\Gamma/M^3)$	$1,4 \pm 0,1$	$1,1 \pm 0,2$	$2,6 \pm 0,7$	$10,0 \pm 5,2$	$2,9 \pm 1,0$	$3,4 \pm 0,6$	$6,4 \pm 4,0$	$6,1 \pm 3,7$	$6,7 \pm 4,0$	$4,4 \pm 0,7$	$2,5 \pm 0,3$
Биомасса	23 - 67	86 – 6	16 - 124	29 – 3804	68 – 287	305 - 1848	202 - 1705	96 - 1057	15 - 159	32 - 162	107 - 548
фитопланктона $(Б\Phi, M\Gamma C/M^3)$	42 ± 18	35 ± 32	93 ± 40	978 ± 1077	160 ± 73	1311 ± 541	$\overline{1035\pm577}$	348 ± 369	106 ± 58	110 ± 43	+1
Первичная				1596 – 2153				998 - 1700			
продукция (ПП, мгС.м ⁻² ·суг ⁻¹)	40	44	219	1874 ± 1596	450	538	1748	1349 ± 496	1214	1124	69
% от годовой	0,5	0,4	2	20	5	8	21	14	13	12	3
Ассимиляционное число $(AY, MrC \cdot MrX_1^{-1} \cdot q^{-1})$	6,0	1,2	1,1	$\frac{1,8-4,4}{3,8\pm1,9}$	1,6	1,9	3,3	$\frac{1,8-7,5}{4,0\pm4,6}$	2,4	5,8	1,1
					-						

вследствие небольшой продолжительности светового дня и слабой освещенности в течение дня ($65\pm4,8\,$ моль·м⁻²·сут⁻¹) величины ПП не превышали $42\pm3\,$ мгС·м⁻²·сут⁻¹. В этот период основная часть продукции и биомассы фитопланктона создавалась комплексом видов, различающихся по экологии и происхождению: *Coscinodiscus granii*, *Gymnodinium* sp., *Teleaulax amphioxeia*, *Tetrastrum glabrum* и *Planctonema lauterbornii* (табл. 2, рис. 3).

В середине марта 2009 г. создавались условия, благоприятные для начала интенсивной вегетации фитопланктона. Средние в продуктивном 20-м слое концентрация хлорофилла «а» (2,8±0,3 мг/м³) и общая биомасса фитопланктона (110±11 мгС/м³), представленная в основном комплексом мелкоклеточных диатомовых (Cyclotella choctawhatcheeana, Chaetoceros Skeletonaema costatum, S.subsalsum), а также динофлагеляттами (Gymnodinium helveticum и Peridiniella catenata), возросли относительно зимних значений $(42\pm26~{\rm MrC/m^3}~{\rm i}~1,4\pm0,2~{\rm Mr/m^3}~{\rm соответственно}).$ За счет повышения обилия фитопланктона наметилась тенденция к увеличению ПП (219 мгС·м-2·сут-1). Однако максимальное ассимиляционное число (AY_{max} 1,1 мгС·мгХл⁻¹·ч⁻¹) соответствовало зимнему уровню $(1,1\pm0,2 \text{ мгC}\cdot\text{мгX}\pi^{-1}\cdot\text{ч}^{-1})$, несмотря на существенное увеличение фотосинтетически активной радиации, приходящей к поверхности моря за день (ФАР; 228 моль·м-2·сут-1).

В апреле в изучаемом районе наблюдался первый годовой максимум развития фитопланктона. В апреле 2009 г., в завершающий период наблюдений на станции, AH_{max} существенно возросло по сравнению с мартом (4,4 мгС·мгХл⁻¹·ч⁻¹). Величина ПП (2153 мгС·м⁻²·сут⁻¹) достигала максимальных за время наблюдений значений. Концентрация хлорофилла «а» и общая биомасса фитопланктона, осредненные в продуктивном слое, также были высокими и составляли соответственно $11,0\pm3,9\,\text{мг/м}^3$ и $542\pm347\,\text{мгС/м}^3$. При этом по биомассе преобладал комплекс автотрофных видов фитопланктона: динофлагелляты *P.catenata* и *G.ostenfeldii* и диатомовая водоросль *S.hantzschii*.

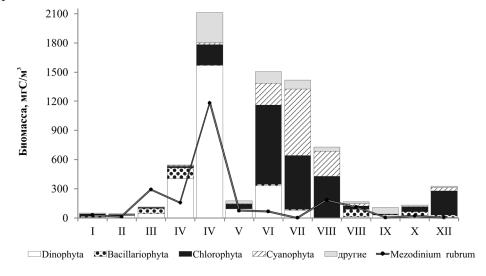


Рис. 3. Сезонная динамика биомассы фитопланктона в верхнем 15-м слое.

Таблица 2. Комплекс доминирующих видов фитопланктона и общее количество видов, обнаруженных в период съемки

,		Виды, доминирующие по	%	Виды, доминирующие по	0/	
(140)		численности (>10 % от численности фитопланктона)		биомассе (>10 % от биомассы	%	
		†	20	фитопланктона)	10	
январь	46	Komma caudata	20	Coscinodiscus granii	18	
		Teleaulax acuta	14	Tetrastrum glabrum	15	
		Teleaulax amphioxeia	12	Teleaulax amphioxeia	11	
1	42	Gymnodinium sp.	10	C II.	2.4	
февраль	42	Komma caudata	26	Gymnodinium sp.	34	
		Teleaulax amphioxeia	12			
		Gymnodinium sp.	11			
	4.6	Skeletonaema costatum	10		1.7	
март	46	Cyclotella choctawhatcheeana	37	Gymnodinium helveticum	17	
		Skeletonaema subsalsum	25	Cyclotella choctawhatcheeana	14	
		Skeletonaema costatum	14			
	42	Cyclotella sp.	10			
16 апреля	43	Heterocapsa rotundata	31	Peridiniella catenata	26	
2009 г.		Peridiniella catenata	20	Gymnodinium ostenfeldii	17	
1.6	2.4	Stephanodiscus hantzschii	18	Stephanodiscus hantzschii	12	
16 апреля	34	Chrysochromulina sp.*	43	Peridiniella catenata	30	
2008 г.				Gymnodinium sp.	19	
	2.0			Chrysochromulina sp.*	11	
май	30	Chrysochromulina sp.*	34	Gymnodinium sp.	29	
		Chrysochromulina spp.*	24	Monoraphidium contortum	13	
		Gymnodinium sp.	11	Chrysochromulina spp.*	10	
		Eutreptiella gymnastica	10	Pyramimonas grossii	10	
июнь	56	Chrysochromulina sp.*	36	Heterocapsa triquetra *	15	
		Planktolygbya limnetica	20	Tetrastrum glabrum	12	
		Chrysochromulina spp.*	10	Planktolygbya limnetica	10	
июль	47	Komma caudata	22	Woronichinia compacta *	16	
		Woronichinia compacta *	13	Dictyosphaerium pulchellum	14	
13 августа	40	Woronichinia compacta *	21	Monoraphidium contortum	31	
2008 г.		Monoraphidium contortum	19	Woronichinia compacta *	19	
		Teleaulax acuta	14	Oocystis lacustris	13	
19 августа	54	Woronichinia compacta *	36	Pyramimonas grossii	30	
2008 г.		Komma caudata	14	Coscinodiscus granii	19	
		Teleaulax acuta	17	Oocystis lacustris	10	
сентябрь	29	Eutreptiella gymnastica	54	Eutreptiella gymnastica	39	
		Komma caudata	20	Gymnodinium sp.	25	
				Peridinium sp.	15	
октябрь	56	Komma caudata	15	Chaetoceros brevis	13	
		Teleaul acuta	14	Pyramimonas grossii	13	
		Chaetoceros brevis	12			
		Pyramimonas grossii	11			
		Cyclotella choctawhatcheeana	10		<u> </u>	
декабрь	58	Monoraphidium contortum	23	Monoraphidium contortum	22	
		Woronichinia compacta *	16	Oocystis lacustris	13	
		Skeletonaema costatum	11	Tetrastrum glabrum	14	
				Woronichinia compacta *	10	
				Scenedesmus quadricauda *	10	
			1	Planctonema lauterbornii	10	

^{*}потенциально токсичный вид по данным сайта http://www.marinespecies.org/hab/index.php

В апреле 2008 г., в начальный период наблюдений на станции, при других условиях среды, фитопланктон характеризовался значительно большими, чем в 2009 г., величинами биомассы (1835±1297 мгС/м³) и концентрации хлорофилла «а» $(12,7\pm5,3 \text{ мг/м}^3)$ осредненными в продуктивном слое, при относительно низких величинах ПП (1596 мгС·м-²·сут-¹) и невысоких AH_{max} (1,8 мгС·мгХл-¹·ч-¹). Основу биомассы фитопланктона также составляла P.catenata. Однако другими доминирующими по биомассе видами были гетеротрофные Gymnodinium sp. и мелкие флагелляты Chrysochromulina sp. Биомасса автотрофной инфузории Myrionecta rubra была сопоставима с обилием водорослей. Кроме того, видовое разнообразие в апреле 2008 г. было существенно ниже (34 вида), чем в апреле 2009 г., когда было выявлено 43 вида. Гидрохимические условия также различались. В 2008 г. в продуктивном слое наблюдались высокие концентрации аммонийного азота (1,7±0,3 мкг-ат/л) при низких концентрациях нитратов $(0,1\pm0,3)$ мкг-ат/л) и фосфатов $(0,46\pm0,1)$ мкг-ат/л). В 2009 г. наоборот концентрация фосфатов оставалась высокой (1,0±0,4 мкгат/л), тогда как концентрация азота существенно снизилась (0,2±0,1 мкг-ат/л NO₃, 0.7 ± 0.4 мкг-ат/л N_{min}).

Период времени, соответствующий концу весны — началу биологического лета, характеризовался дальнейшим снижением величин ПП до $494\pm 63~\rm MrC\cdot M^{-2}\cdot cyt^{-1}$ и концентрации хлорофилла «а» до $3.2\pm 0.7~\rm Mr/M^3$ в продуктивном слое. По биомассе преобладали гетеротрофные и миксотрофные виды (*Gymnodinium* sp., *Chrysochromulina* spp., *Heterocapsa triquetra*). Одновременно отмечалось увеличение обилия пресноводных мелкоклеточных зеленых водорослей (*Monoraphidium contortum*, *Pyramimonas grossii*, *T.glabrum*), связанное с понижением солености вод. В июне средняя концентрация фосфатов в продуктивном слое опускалась до $0.3\pm 0.1~\rm Mkr$ -ат/л, на отдельных горизонтах (5 и 15 м) ниже лимитирующей концентрации ($0.15~\rm Mkr$ -ат/л) для относительно прогретых вод. При этом, как и в апреле $2008~\rm r$, концентрация аммонийного азота была высокой ($1.8\pm 0.8~\rm Mkr$ -ат/л).

Стадия летнего максимума развития фитопланктона наблюдалась при максимальном прогреве воды, что связано с ускорением процессов регенерации биогенных элементов. В июле на отдельных горизонтах концентрации нитратов и фосфатов опускались близко к аналитическому нулю (0,07 мкг-ат/л и 0,06 мкг-ат/л соответственно). Величины ПП возросли до 1748 мгС·м-²-сут-¹ и сохранялись на высоком уровне вплоть до начала октября (1259±307 мгС·м-²-сут-¹). Концентрации хлорофилла «а» в продуктивном слое в это время варьировались в пределах 7,2±3,3 мг/м³. АЧ (4,2±2,4мгС·мгХл-¹-ч-¹) в летний период достигали годового максимума. Исключение составлял период прохождения фронтальных разделов, сопровождаемых дождями и усилением ветра до 8–10 м/с в первой половине августа, когда АЧ существенно снижались (до 1,8 мгС·мгХл-¹-ч-¹). Во время второго летнего максимума ПП в биомассе преобладали представители отделов Chlorophyta (*Dictyosphaerium pulchellum, M.contortum, P.grossii, Oocystis lacustris*) и Суапорнута (*Planktolygbya limnetica, Woronichinia compacta*). Усиление ветра в первой половине августа обусловило появление среди доминирующих

видов крупноклеточных диатомовых водорослей *C.granii*. В сентябре в связи с резким повышением солености вод наблюдалось интенсивное развитие *Eutreptiella gymnastica* и резкое сокращение видового разнообразия (29 видов). Во вторую фазу лета общая биомасса фитопланктона существенно снизилась и оставалась таковой до конца зимы.

В таблице 3 представлены коэффициенты детерминации между продукционными характеристиками фитопланктона и абиотическими факторами, осредненными по верхнему 15-м слою, где в течение года создавалось основная часть первичной продукции в столбе воды. Из нее видно, что первичная продукция и концентрация хлорофилла «а» находятся в корреляционной взаимосвязи друг с другом и с концентрацией нитратов. Последняя отрицательно связана с температурой воды. Статистически значимая связь A_{max}^{u} с остальными параметрами не обнаружена.

Таблица 3. Коэффициенты детерминации между продукционными характеристиками фитопланктона и абиотическими показателями, осредненными в верхнем 15-м слое; $n=13; p \leq 0{,}008$

	T	S	Рвал	PO_4	NO ₃	NH ₄	N _{мин}	SiO ₄	ПП	БФ	Хл «a»	AЧ _{max}
ФАР	-	-	-	-	-	-	-	-	0,43	-	-	-
T		-	-	-	-0,47	ı	-	-	-	-	-	-
S			•	-	-	ı	-	-	•	-	•	•
Рвал				ı	ı	ı	-	1	ı	-	ı	1
PO_4					-	ı	-	-	ı	-	1	•
NO_3						ı	0,78	-	-0,53	-	-0,46	-
NH_4							-	-	•	-	•	•
N_{muh}								1	ı	-	1	-
SiO ₄									-	-	-	-
ПП										-	0,67	-
БФ											1	-
Хл «a»												-

Обсуждение

Считается, что температурный фактор оказывает косвенное влияние на ПП, воздействуя как на сезонную динамику фитопланктона, так и на скорость их биохимических процессов, а также обуславливая плотностную конвекцию в холодный период года и стратификацию в теплый. Статистически значимая связь между ПП и температурой воды обнаруживается только в случае совпадения кривых, описывающих их сезонный ход. В частности, такая связь отмечается в районах с одним сезонным максимумом первичной продукции, например, в олиготрофном Ботническом заливе (Wikner, Hagström, 1999). В высокопродуктивном Куршском заливе вследствие аккумуляции большого количества биогенных элементов основными первичными продуцентами органического вещества являются синезеленые водоросли (Александров, 2010; Aleksandrov, 2010). Наступление максимума их сезонного развития и максимума создаваемой ими ПП в заливе целиком зависит от уровня прогрева воды в данном году.

Изменения в течение года уровня ФАР также происходят по одновершинной кривой, поэтому коэффициент детерминации с продукционными показателями слабый. Световой фактор ограничивает развитие фитопланктона, в основном, в зимний период и осенью за счет сокращения продолжительности светового дня и увеличения числа облачных дней в регионе (Гидрометеорология..., 1992). В период максимума солнечной активности в конце весны — начале лета ярко выраженного эффекта «светового ингибирования» фотосинтеза в прибрежных водах не отмечается. Лишь в мае величины ПП и ассимиляционные числа на 5 м глубине были близки к значениям, наблюдаемым на поверхности.

Результаты математической обработки данных свидетельствуют о наличии двух максимумов развития фитопланктона, которые связаны, по-видимому, с сезонными циклами концентрации основных биогенных элементов (табл. 2, 3). При лимитирующих в холодных морях северного полушария концентрациях 1-2 мкг-ат/л NO, (Thomas, 1970) в исследуемом районе продолжается интенсивный фотосинтез. Угнетение роста фитопланктона отмечается при снижении концентрации нитратов ниже 0,1 мкг-ат/л. Это относится как к периоду весеннего максимума, когда деление диатомовых и автотрофных видов динофлагеллят, активно потребляющих нитраты, завершается, так и к первой фазе летнего максимума, в том случае, если условия морской среды еще не благоприятствуют массовому развитию видов синезеленых водорослей, способных ассимилировать N₂ (Aphanizomenon flos-aquae, Nodularia spumigena, Anabaena spp.; Stala et al., 2003). В период восстановления концентрации нитратов концентрация фосфатов продолжает снижаться: весной до значений ниже 0,4-0,6 мкг-ат/л, в начале лета до значений ниже 0,14-0,3 мкг-ат/л (Thomas, Dodson, 1968). С повышением температуры воды до 16 °C и началом интенсивной вегетации азотфиксирующих цианобактерий, обуславливающей начало летнего пика ПП, в российском секторе отмечается характерное для южных районов Балтийского моря снижение концентрации биогенных элементов до аналитического предела: нитратов до 0,07 мкг-ат/л, фосфатов до 0,06 мкг-ат/л (Wasmund et al., 1998; Nausch et al., 2008; Van Beusekom et al., 2009; Wielgat-Rychert et al., 2013).

В исследуемом районе в теплый период года большая часть доступных фитопланктону питательных веществ включается в локальный биогеохимический круговорот. Об этом свидетельствует расчет ПП по соотношению Редфилда С:N:P = 106:16:1 (Redfield, 1934), исходя из убывания средней концентрации биогенных элементов во время весеннего «цветения» в продуктивном слое, который дает близкие величины: 548 мгС·м³ за три месяца исходя из снижения концентрации нитратов и 474 мгС·м³ за три месяца исходя из снижения концентрации фосфатов. Во время половодья малых рек Самбийского полуострова, совпадающего во времени с периодом лимитирования ПП биогенными элементами, несмотря на приток дополнительных количеств биогенных элементов с суши, отмечается снижение продукции и биомассы фитопланктона. По-видимому, по отношению к элементу, остающемуся в избытке, буферная роль береговой зоны

несколько снижается. В холодный период года поступление питательных веществ с побережья и из открытых морских районов зависит исключительно от сложных гидродинамических процессов, протекающих в береговой зоне. Параллельные берегу ветра генерируют вдольбереговой поток, а поперечные к берегу — сгонные или нагонные ветра обуславливают переход преобладающих прибрежных течений к режиму апвеллинга или даунвеллинга. Зимой смена «пресноводных» и «морских» условий в исследуемом районе четко прослеживается по большинству наблюдаемых показателей (табл. 2, 3; рис. 2).

Выявленные сезонные изменения доминирующего комплекса видов фитопланктона определялись сезонными изменениями физических и химических условий морской среды, а также высоким уровнем эвтрофирования прибрежной зоны. Свидетельством последнего, в частности, служит доминирование в начале весны мелкоклеточных диатомовых водорослей *Skeletonaema* sp. и *C.choctawhatcheeana* способных потреблять полифосфаты, присутствующие в заметных количествах в загрязненных прибрежных водах (Olli et al., 2008). Обнаруженные в период наблюдений виды соответствовали альгофлоре южной части Балтийского моря (Gasiuunite et al., 2005). Уровень развития зеленых (*M.contortum*, *Scenedesmus* spp.) и синезеленых (*Woronichinia* spp.) был сопоставим с другими данными (Gasiuunite et al., 2005; Ланге, 2017). Достаточно высокие количественные характеристики в отдельные периоды имели потенциальнотоксичные виды *H.triquetra*, *W.compacta*, *Chrysochromulina* sp., *Scenedesmus quadricauda*.

Результаты наблюдений согласуются с общими для южной части Балтийского моря тенденциями преобладания динофлагеллят весной. На примере Готландского бассейна было показано, что снижение роли диатомовых весной обусловлено увеличением зимней температуры воды. Влияние климатических факторов проявлялось не через угнетение развития диатомовых путем ослабления конвективного фронта, возникающего при температуре максимальной плотности воды, а за счет биологических механизмов (Wasmund et al., 2017). Мягкие зимы обуславливают более высокую биомассу зоопланктона, поедающего и измельчающего клетки диатомовых. Это приводит к запозданию начала их весеннего «цветения» и пониженным количественным оценкам их биомассы.

Лимитирование роста диатомовых физико-биологическим факторами может существенно сказываться на круговороте кремния в регионе. Проведенные исследования показали, что изучаемый район характеризуется высокими концентрациями кремния в течение года (табл. 2). Это относительно хорошо согласуется с данными, которые приводились в 1980-е гг. по зоне смешения вод р. Висла с морскими водами Гданьского залива Балтийского моря, омывающего западное побережье Самбийского полуострова (до 249 мкг-ат/л SiO₄). За пределами этой зоны гидрофронта, где интенсивно развивались диатомовые, содержание кремния снижалось в 4–6 раз, в т.ч. во время весеннего «цветения» концентрация кремния снижалась до 0,3–2,2 мкг-ат/л (Nowacki, Jarosz, 1998; Зернова, Шев-

ченко, 2001). В исследуемом районе концентрация кремния не опускалась ниже 50 мкг-ат/л. Таким образом, полученные данные лишний раз свидетельствуют о том, что снижение роли диатомовых весной не связано с дефицитом кремния в регионе.

Годная величина ПП (табл. 4) в районе наблюдений была выше среднемноголетней величины ПП 237 гС·м-2-год-1 для всего российского сектора юго-восточной части Балтийского моря, что подтверждает сделанные ранее заключения о большем уровне эвтрофированности вод данного района моря, в том числе под влиянием материкового стока и формирования специфических гидролого-гидрохимических условий (Кудрявцева и др., 2011; Кудрявцева, Александров, 2019). Полученная величина согласуется с другими показателям трофического статуса вод: среднегодовой величиной биомассы фитопланктона, средней за год концентрацией хлорофилла «а», зимней концентрацией фосфатов в эвфотическом слое (Wasmund et al., 2001). Зимняя концентрация суммы минеральных форм азота указывает на меньшую потенциальную продуктивность изучаемого района. Это может объясняться тем, что в зимних водах определялся не весь азот, доступный фитопланктону. Концентрация мочевины в воде и молекуляный азот, включаемый в биогеохимический цикл синезелеными водорослями, получающими преимущество в развитии, лишь летом не учитывались.

Таблица 4. Показатели трофического статуса вод района наблюдений (Wasmund et al., 2001).

Показатель	Олиготрофный	Мезотрофный	Эвтрофный	Станция 24
$\Pi\Pi$, Γ С·м ⁻² ·год ⁻¹	<100	100-250	250-400	290
Б Φ , мг/м ³	< 500	500-2000	2000–4000	2296
Xл «а», мг/м ³	<0,8	0,8-4,0	4,0-10	5,7
РО4, мкг-ат/л	<0,2	0,2-0,8	0,8-3,0	0,9
$N_{\text{мин}}$, мкг-ат/л	<2,0	2,0-10	10–60	7,8

Заключение

В заключение хотелось бы отметить, что проведенные наблюдения позволили подробно описать характер сезонных изменений первичной продукции и сукцессию фитопланктона в береговой зоне российского сектора Гданьского бассейна Балтийского моря, а также оценить их связь с гидрометеорологическими и гидрохимическими условиями. Ведущим фактором, регулирующим сезонный цикл первичной продукции в исследуемом районе, являются нитраты. Состав и сезонная сукцессия фитопланктона согласуются с общими тенденциями, выявленными в Балтийском море в 2000-х гг. (Gasiuunite et al., 2005; Ланге, 2017; Wasmund et al., 2017). Уровень продуктивности береговой зоны соответствует концентрации биогенных элементов (фосфатов) в морских водах и находится на нижней границе эвтрофного уровня.

Авторы благодарят к.г-м.н. В.В. Сивкова (АО ИО РАН) и д.б.н. Н.В. Пименова (ФИЦ Биотехнологии РАН) за предоставление возможности для проведе-

ния исследований, к.г.н. Ж.И. Стонт за метеорологические данные, А.В. Крека за организацию экспедиционных выходов (все АО ИО РАН), А.В. Гусева за отбор проб (АтлантНИРО). Авторы искренне признательны рецензентам за замечания и консультации, направленные на улучшение статьи.

Литература

- Александров С.В. Влияние климатических изменений на уровень эвтрофирования Куршского залива // Вестник Балтийского федерального университета им. И. Канта. Серия: Естественные и медицинские науки. 2010. № 1. С. 49–57.
- Гидрометеорология и гидрохимия морей. Балтийское море. Гидрометеорологические условия. СПб.: Гидрометеоиздат, 1992. Т. 3. Вып. 1. 452 с.
- Гидрометеорология и гидрохимия морей. Балтийское море. Гидрохимические условия и океанологические основы формирования биологической продуктивности. СПб.: Гидрометеоиздат, 1994. Т. 3. Вып. 2. 435 с.
- Дмитриева О.А. Исследование закономерностей пространственно-временных изменений структурных и количественных показателей фитопланктона в различных районах Балтийского моря: Автореф. ... дисс. канд. биологических наук: 03.02.10. Калининград, 2017. 24 с.
- *Зернова В.В., Шевченко В.П.* Структура фитоцена Балтийского моря в условиях продолжающейся эвтрофикации вод // Океанология. 2001. Т. 41. № 2. С. 231–239.
- *Кудрявцева Е.А., Александров С.В.* Гидролого-гидрохимические основы первичной продуктивности и районирование российского сектора Гданьского бассейна Балтийского моря // Океанология. 2019. Т. 59. № 1. (в печати).
- 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.
- *Ланге Е.К.* Фитопланктон южной части моря // Система Балтийского моря. М.: Научный мир, 2017. С. 241-257.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1978. 240 с.
- Методика спектрофотометрического определения хлорофилла «а». ГОСТ 17.1.04.02–90. М.: Издательство стандартов, 1990. 15 с.
- *Нагорнова Н.Н.* Геоэкологическая оценка состояния малых водотоков Калининградской области: Дис. ... канд. географических наук: 25.00.36. Калининград, 2012. 203 с.
- 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.
- Очерки по биологической продуктивности Балтийского моря. М.: Управление делами Секретариата СЭВ, 1984. Т. 2. 374 с.
- Руководство по химическому анализу морских вод РД 52.10.243–92. СПб.: Гидрометеоиздат, 1993. 129 с.
- Руководство по химическому анализу морских и пресных вод при экологическом мониторинге рыбохозяйственных водоемов и перспективных для промысла районов Мирового океана. М.: Изд-во ВНИРО, 2003. 202 с.
- *Тооминг Х.Г., Гуляев Б.И.* Методика измерения фотосинтетически активной радиации. М.: Наука, 1967. 144 c.
- Aleksandrov S.V. Biological production and eutrophication of Baltic Sea estuarine ecosystems:

- the Curonian and Vistula Lagoons // Mar. Pollut. Bull. 2010. Vol. 61. P. 205–210.
- Gasiunait Z.R., Cardoso A.C., Heiskanen A.S., Henriksen P., Kauppila P., Olenina I., Pilkaityt R., Purina I., Razinkovas A., Sagert S., Schubert H., Wasmund N. Seasonality of coastal phytoplankton in the Baltic Sea: Influence of salinity and eutrophication // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 2005. No. 65. P. 239–252.
- HELCOM, 2009. 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.
- *Kaczmarek S., Koblentz-Mishke O.J., Ochocki S., Nakonieczny J., Renk H.* Primary production in the eastern and southern Baltic Sea // Oceanologia. 1997. Vol. 37. No. 2. P. 117–135.
- Li-Core Radiation Measurement Instruments. Lincoln: Li-Core inc., 1986. 24 p.
- *Menden-Deuer S., Lessard E.J.* Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protistplankton // Limnology Oceanography. 2000. Vol. 45. No. 3. P. 569–579.
- Nausch G., Nehring D., Nagel K. Nutrient concentrations, trends, and their relation to eutrophication // State and evolution of the Baltic Sea, 1952–2005. Hoboken: John Wiley and Sons Inc., 2008. P. 337–366.
- *Nowacki J., Jarosz E.* The hydrological and hydrochemical division of the surface waters in the Gulf of Gdansk // Oceanologia. 1998. Vol. 40. No. 3. P. 261–272.
- 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. Vol. 73. P. 284–299.
- *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.
- 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 // Journ. Sea Res. 2006. Vol. 56. No. 1. P. 1–16.
- Stala, L.J., Albertanob P., Bergmanc B., Brockeld K., Gallone J.R., Hayesf P.K., Sivoneng K., Walsby A.E. BASIC: Baltic Sea cyanobacteria. An investigation of the structure and dynamics of water blooms of cyanobacteria in the Baltic Sea responses to a changing environment // Continental Shelf Research. 2003. No. 23. P. 1695–1714.
- Steemann Nielsen E. The use of radio-active carbon C¹⁴ for measuring organic production in the sea // J. Cons. Int. Explor. Mer. 1952. Vol. 18. No. 3. P. 117–140.
- *Thomas W.H., Dodson A.N.* Effects of phosphate concentration on cell division rates and yield of a tropical Oceanic diatom // Biol. Bull. 1968. Vol. 134. No. 1. P. 199–208.
- Van Beusekom J.E.E., Mengedoht 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 (GeolRundsch). 2009. Vol. 98. P. 251–260.
- Wasmund N., Andrushaitis A., Lysiak-Pastuszak 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 // Estuar. Coast. Shelf Sci. 2001. Vol. 53. P. 849–865.
- 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. Vol. 4. P. 1–13.
- 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. No. 20. P. 1099–1117.

- 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. Vol. 55. No. 4. P. 859–886.
- Wikner J., Hagström Å. Bacterioplankton intra-annual variability at various allochthonous loading: importance of hydrography and competition // Aquatic Microbial Ecology. 1999. Vol. 20. P. 245–260.

SEASONAL DYNAMIC OF PRIMARY PRODUCTION IN THE COASTAL ZONE OF THE SOUTH-EASTERN BALTIC SEA

E.A. Kudryavtseva¹, S.V. Aleksandrov², O.A. Dmitrieva²

¹Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, 36 Nahimovskiy prospekt, Moscow, 117997, Russia, e-mail: kudryavtzeva@rambler.ru ²Atlantic Research Institute of Marine Fisheries and Oceanography, 5, Dmytriya Donskogo, Kaliningrad, 236022, Russia, e-mail: hydrobio@mail.ru Submitted 21.05.2018, accepted 10.11.2018

From April 2008 to until April 2009 we investigated the seasonal dynamic of primary production in the coastal zone of the south-eastern Baltic Sea. The predominant limiting factor for diatoms and dinoflagellates spring bloom was nitrate. During the nitrate-limited period, increase of ammonium due to mineralization of organic matter can temporarily change the prevailing N-limitation for phytoplankton grows into a P-limited phase. Nitrate and phosphate concentrations reached minimum values in mid-summer, almost below detection limits (0,07 mmol/m³ NO₃, 0,06 mmol/m³ PO₄). Moderate influence of continental run off with the peak runoff during of the spring-summer minimum of phytoplankton grow on primary production was observed: its annual value reached to the eutrophic level (290 gC·m²-year¹), however the seasonal dynamic type was typical for mesotrophic waters of northern middle latitudes.

Keywords: Baltic Sea, coastal zone, primary production, phytoplankton, chlorophyll «a», nutrients

References

- *Aleksandrov S.V.* Biological production and eutrophication of Baltic Sea estuarine ecosystems: the Curonian and Vistula Lagoons. *Mar. Pollut. Bull.*, 2010, Vol. 61, pp. 205–210.
- Aleksandrov S.V. Vliyanie klimaticheskikh izmenenii na uroven' evtrofirovaniya Kurshskogo zaliva (The impact of climate change on the level of eutrophication of the Curonian Lagoon). Vestnik Baltiiskogo federal'nogo universiteta im. I. Kanta, Seriya: Estestvennye i meditsinskie nauki, 2010, No. 1, pp. 49–57.
- *Dmitrieva O.A.* Issledovanie zakonomernostei prostranstvenno-vremenny khizmenenii strukturnykh i kolichestvennykh pokazatelei fitoplanktona v razlichnykh raionakh Baltiiskogo morya: Avtoref. ... diss. kand. biol. nauk (Research of regularities of spatial and temporal changes of phytoplankton structure and phytoplankton number in the different regions of the Baltic Sea. Doct. dis. biol. sci. thesis), Kaliningrad, 2017, 24 p.
- Gasiunait Z.R., Cardoso A.C., Heiskanen A.S., Henriksen P., Kauppila P., Olenina I., Pilkaityt R., Purina I., Razinkovas A., Sagert S., Schubert H., and Wasmund N. Seasonality of coastal phytoplankton in the Baltic Sea. Influence of salinity and eutrophication, Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2005, No. 65, pp. 239–252.

- Gidrometeorologiya i gidrokhimiya morei. Baltiiskoe more. Gidrometeorologicheskie usloviya (Hydrometeorology and hydrochemistry of the seas. The Baltic Sea. Hydrometeorological conditions), Saint-Petersburg: "Gidrometeoizdat", 1992, Vol. 3, No. 1, 452 p.
- Gidrometeorologiya i gidrokhimiya morei. Baltiiskoe more. Gidrometeorologicheskie usloviya (Hydrometeorology and hydrochemistry of the seas. The Baltic Sea. Hydrochemical conditions and oceanological bases of biological productivity), Saint-Petersburg: "Gidrometeoizdat", 1994, Vol. 3, No. 2, 435 p.
- HELCOM, 2009. 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.
- *Kaczmarek S., Koblentz-Mishke O.J., Ochocki S., Nakonieczny J., and Renk H.* Primary production in the eastern and southern Baltic Sea. *Oceanologia*, 1997, Vol. 37, No. 2, pp. 117–135.
- *Kudryavtseva E.A. and Aleksandrov S.V.* Gidrologo-gidrokhimicheskie osnovy pervichnoi produktivnosti i raionirovanie rossiiskogo sektora Gdan'skogo basseina Baltiiskogo morya (Hydrological and hydrochemical underprinnings of primary production and devision of Russian part of the Gdansk Basin of the Baltic Sea). *Okeanologiya*, 2019, Vol. 59, No. 1 (in print).
- *Kudryavtseva E.A., Pimenov N.V., Aleksandrov S.V., and Kudryavtsev V.M.* Pervichnaya produktsiya i khlorofill v yugo-vostochnoy chasti Baltiyskogo morya v 2003–2007 gg. (Primary production and chlorophyll content in the Southeastern Baltic Sea in 2003–2007). *Okeanologiya*, 2011, Vol. 51, No. 1, pp. 33–41.
- Lange E.K. Fitoplankton yuzhnoi chasti morya (Phytoplankton of the Southern part). Sistema Baltiiskogo morya (The Baltic Sea System), Moskva: "Nauchnyi mir", 2017, pp. 241–257. Li-Core Radiation Measurement Instruments, Lincoln, Li-Core inc., 1986, 24 p.
- *Menden-Deuer S. and Lessard E.J.* Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protistplankton. *Limnology Oceanography*, 2000, Vol. 45, No. 3, pp. 569–579.
- Metodika izucheniya biogeotsenozov vnutrennikh vodoemov (Methods of studying the biogeocenoses of inland waters). Moskva: Nauka, 1978, 240 p.
- Metodika spektrofotometricheskogo opredeleniya khlorofilla «a» GOST 17.1.04.02-90. (Method of spectrophotometric measurement of chlorophyll "a"), Moskva: "Izdatel' stvostandartov", 1990, 15 p.
- Nagornova N.N. Geoekologicheskaya otsenka sostoyaniya malykh vodotokov Kaliningradskoi oblasti: Dis. ... kand. geograficheskikh nauk (Geoecological assessment of the status of small watercourses of the Kaliningrad region). Kaliningrad, 2012, 203 p.
- *Nausch G., Nehring D., and Nagel K.* Nutrient concentrations, trends, and their relation to eutrophication. State and evolution of the Baltic Sea, 1952–2005, Hoboken: John Wiley and Sons Inc., 2008, pp. 337–366.
- *Nikolaev I.I.* Nekotorye obshchie cherty raspredeleniya i biologii massovykh vidov fauny flory Baltiiskogo morya v svyazi s osobennostyami ego gidrologii (Some general features of the distribution and biology of the mass species of the fauna and flora of the Baltic Sea due to the peculiarities of its hydrology). *Okeanologiya*, 1961, Vol. 1, No. 6, pp. 1046–1058.
- *Nowacki J. and Jarosz E.* The hydrological and hydrochemical division of the surface waters in the Gulf of Gdansk. *Oceanologia*, 1998, Vol. 40, No. 3, pp. 261–272.
- Ocherki po biologicheskoi produktivnosti Baltiiskogo moray (Essays on the biological productivity of the Baltic Sea). Moskva: Upravlenie delami Sekretariata SEV, 1984, Vol. 2, 374 p.
- Olli K., Clarke A., Danielsson A., Aigars J., Conley D.J., and Tamminen T. Diatom stratigraphy and long-term dissolved silica concentrations in the Baltic Sea. *Journal of Marine Systems*, 2008, Vol. 73, pp. 284–299.

- *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.
- Rukovodstvo po khimicheskomu analizu morskikh vod RD 52.10.243–92. (Manual of sea water chemical analysis), Saint-Petersburg: "Gidrometeoizdat", 1993, 129 p.
- Rukovodstvo po khimicheskomu analizu morskikh i presnykh vod pri ekologicheskom monitoringe rybokhozyaistvennykh vodoemov i perspektivykh dlya promysla raionov Mirovogo okeana (Guidelines for chemical analysis of marine and freshwater in the environmental monitoring of fishing reservoirs and prospects for fishing areas of the oceans). Moskva: Izd-vo VNIRO, 2003, 202 p.
- Rydberg L., Ærtebjerg G., and Edler L. Fifty years of primary production measurements in the Baltic entrance region, trends and variability in relation to land-based input of nutrients. *Journ. Sea Res.*, 2006, Vol. 56, No. 1, pp.1–16.
- Stala L.J., Albertanob P., Bergmanc B., Brockeld K., Gallone J.R., Hayesf P.K., Sivoneng K., and Walsby A.E. BASIC: Baltic Sea cyanobacteria. An investigation of the structure and dynamics of water blooms of cyanobacteria in the Baltic Sea responses to a changing environment. Continental Shelf Research, 2003, No. 23, pp. 1695–1714.
- Steemann Nielsen E. The use of radio-active carbon C¹⁴ for measuring organic production in the sea. J. Cons. Int. Explor. Mer., 1952, Vol. 18, No. 3, pp. 117–140.
- Thomas W.H. and Dodson A.N. Effects of phosphate concentration on cell division rates and yield of a tropical Oceanic diatom. *Biol. Bull.*, 1968, Vol. 13, No. 1, pp. 199–208.
- Tooming Kh.G. and Gulyaev B.I. Metodika izmereniya fotosinteticheski aktivnoi radiatsii (Measurement technique for photosynthetically active radiation). Moskva: Nauka, 1967, 144 p.
- Van Beusekom J.E.E., Mengedoht D., Augustin C.B., Schilling M., and Boersma M. Phytoplankton, protozooplankton and nutrient dynamics in the Bornholm Basin (Baltic Sea) in 2002–2003 during the German GLOBEC. Project Earth Sci (GeolRundsch), 2009, Vol. 98, pp. 251–260.
- Wasmund N., Andrushaitis A., Lysiak-Pastuszak E., Müller-Karulis B., Nausch G., Neumann T., Ojaveer H., Olenina I., Postel L., and Witek Z. Trophic status of the south-eastern Baltic sea: a comparison of coastal and open areas. Estuar. Coast. Shelf Sci., 2001, Vol. 53, pp. 849–865.
- Wasmund N., Kownacka J., Göbel J., Jaanus A., Johansen M., Jurgensone I., Lehtinen S., and 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, Vol. 4, pp. 1–13.
- Wasmund N., Nauch G., and Matthäus W. Phytoplankton spring blooms in the southern Baltic Sea spatio-temporal development and long-term trends. *Journal of Plankton Research*, 1998, No. 20, pp. 1099–1117.
- Wielgat-Rychert M., Ameryk A., Jarosiewicz A., Kownacka J., Rychert K., Szymanek L., Zalewski M., AgatovaA., Lapina N., and Torgunova N. Impact of the inflow of Vistula river waters on the pelagic zone in the Gulf of Gdańsk. Oceanologia, 2013, Vol. 55, No. 4, pp. 859–886.
- Wikner J. and Hagström Å. Bacterioplankton intra-annual variability at various allochthonous loading: importance of hydrography and competition. Aquatic Microbial Ecology, 1999, Vol. 20, pp. 245–260.
- Zernova V.V. and Shevchenko V.P. Struktura fitotsena Baltiiskogo morya v usloviyakh prodolzhayushcheisya evtrofikatsii vod (Structure of the Baltic Sea phytocene under the conditions of progressive water eutrophication). *Okeanologiya*, 2001, Vol. 41, No. 2, pp. 231–239.