

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

Е.А. Кудрявцева<sup>1</sup>, С.В. Александров<sup>2</sup>, О.А. Дмитриева<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, 117997, Москва, Нахимовский проспект, д. 36, e-mail: [kudryavtzeva@rambler.ru](mailto:kudryavtzeva@rambler.ru)

<sup>2</sup>Атлантический научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, Калининград, 236022, Россия  
e-mail: [hydrobio@mail.ru](mailto: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 NO<sub>3</sub>, 0,06 мкг-ат/л PO<sub>4</sub>). 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<sup>-2</sup>·год<sup>-1</sup>), 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

### Введение

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 (Kaczmarek 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 (HELCOM, 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..., 1993; 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 (Stee-mann Nielsen, 1952). Склянки с раствором  $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$  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

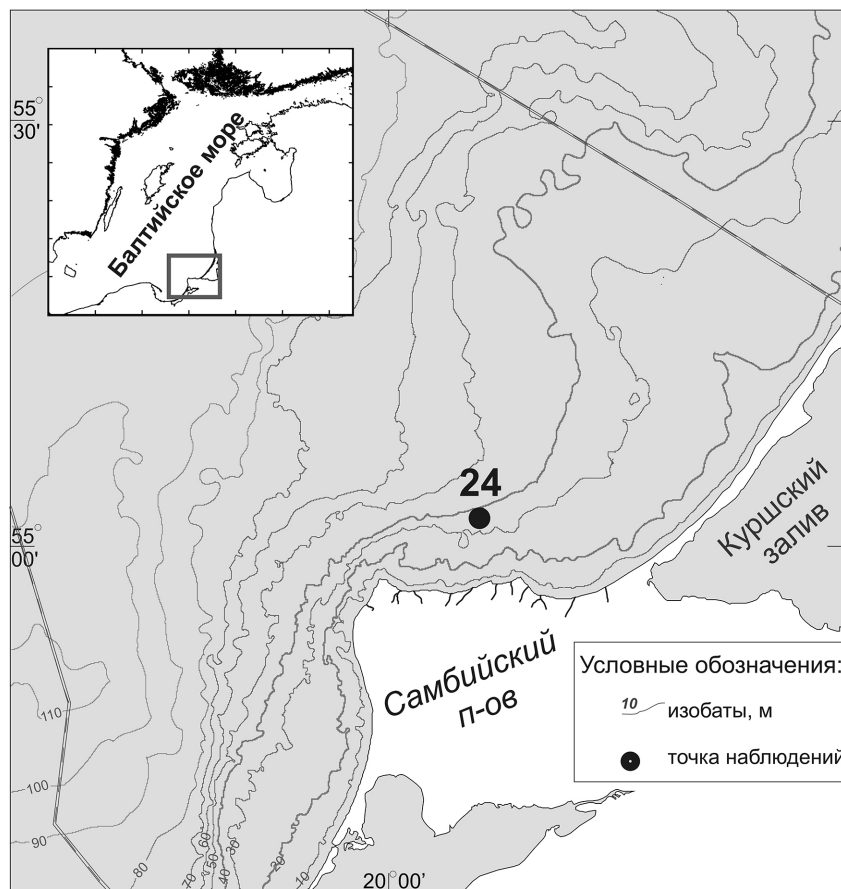


Рис. 1. Район наблюдений и его положение в Балтийском море.

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. Сгущение 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  $\times 400$  (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<sup>2</sup>, использован наземный

люксметр ТКА-ЛЮКС (диапазон измерений 400–700 нм) и пересчетный коэффициент  $19,5 \text{ мк моль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$  (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 ( $2,3\text{--}2,4^\circ\text{C}$ ). 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 ( $1,0 \pm 0,5 \text{ мкг-ат/л PO}_4$ ;  $5,8 \pm 1,7 \text{ мкг-ат/л NO}_3$ ;  $121 \pm 20 \text{ мкг-ат/л SiO}_4$ ). Однако

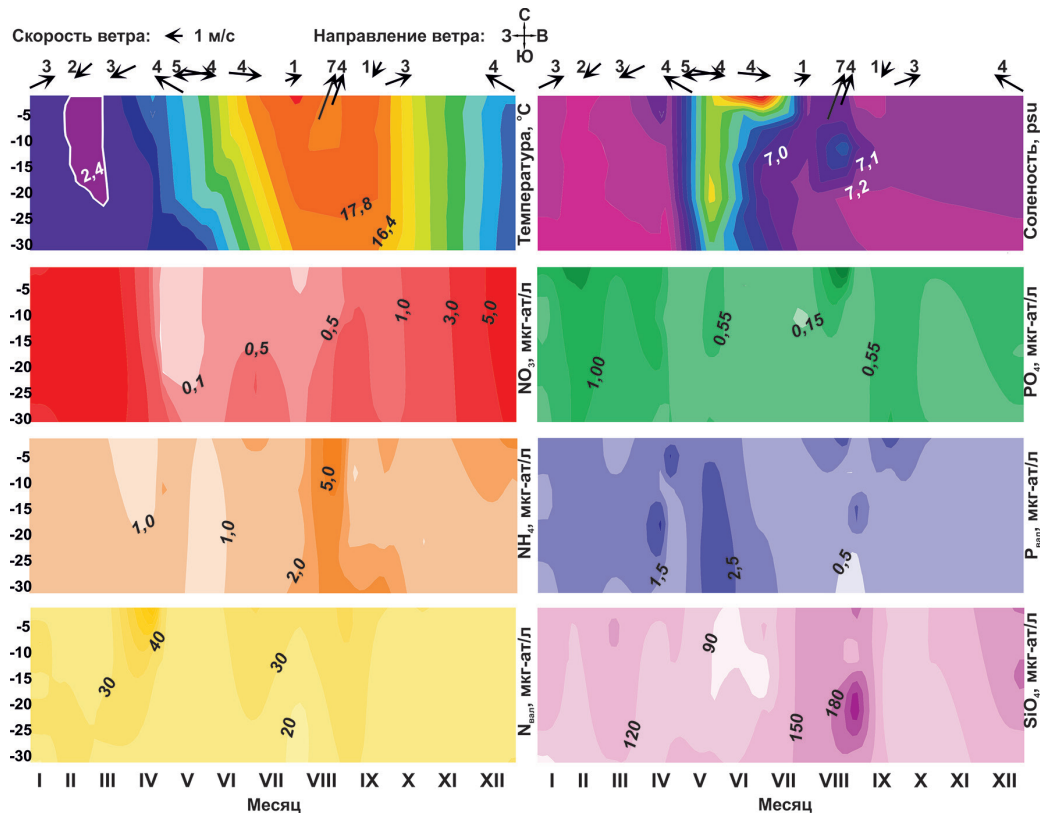


Рис. 2. Вертикальное распределение абиотических факторов морской среды с апреля 2008 г. по апрель 2009 г. Стрелками показаны средняя скорость и направление ветра за 3–6 часов до начала отбора проб.

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 (n)

Показатель	Месяц											
	I (6)	II (6)	III (6)	IV (12)	V (6)	VI (5)	VII (6)	VIII (9)	IX (6)	X (6)	XI (6)	XII (6)
Температура (Т, °С)	3,1 – 3,2 3,2 ± 0,03	2,3 – 2,6 2,5 ± 0,3	2,3 – 2,8 2,4 ± 0,2	3,8 – 7,0 5,2 ± 1,0	4,4 – 9,8 8,3 ± 2,0	14,1 – 17,0 15,9 ± 1,2	17,0 – 19,6 18,2 ± 0,9	16,8 – 18,4 17,7 ± 0,6	16,4 – 18,0 17,8 ± 0,6	12,6 – 13,2 13,0 ± 0,2		5,8 – 6,8 6,2 ± 0,3
Соленость (S, PSU)	7,3 – 7,6 7,4 ± 0,1	7,4 – 7,5 7,5 ± 0,04	7,4 – 7,5 7,4 ± 0,05	6,8 – 7,6 7,2 ± 0,2	5,3 – 5,8 5,4 ± 0,2	4,1 – 6,8 6,3 ± 1,0	7,0 – 7,1 7,0 ± 0,1	6,2 – 7,3 7,0 ± 0,3	7,2 – 7,3 7,2 ± 0,03	7,0 – 7,3 7,1 ± 0,1		7,1 – 7,2 7,2 ± 0,04
Нитраты (NO <sub>3</sub> , мкг-ат/л)	3,0 – 8,3 6,2 ± 2,7	5,1 – 6,8 5,9 ± 0,8	6,1 – 8,4 6,9 ± 0,9	0,08 – 2,4 0,7 ± 0,9	0,07 – 0,2 0,1 ± 0,03	0,19 – 1,1 0,3 ± 0,4	0,07 – 0,5 0,3 ± 0,2	0,3 – 2,9 1,0 ± 0,8	0,5 – 1,0 0,7 ± 0,2	1,2 – 1,8 1,5 ± 0,2		5,2 – 6,6 5,8 ± 0,6
Аммонийный азот (NH <sub>4</sub> , мкг-ат/л)	1,0 – 1,6 1,4 ± 0,2	1,0 – 1,5 1,2 ± 0,2	1,1 – 1,6 1,3 ± 0,2	0,4 – 2,2 1,3 ± 0,5	0,36 – 0,9 0,6 ± 0,2	1,1 – 3,0 1,8 ± 0,7	1,1 – 2,5 1,7 ± 0,5	1,4 – 6,8 2,0 ± 3,5	1,7 – 3,8 2,0 ± 0,8	1,0 – 1,9 1,4 ± 0,4		1,5 – 3,6 2,0 ± 0,8
Минеральный азот (N <sub>мин</sub> , мкг-ат/л)	4,2 – 10,2 7,7 ± 3,0	6,3 – 8,4 7,2 ± 0,9	7,7 – 10,1 8,5 ± 0,1	0,7 – 4,2 2,0 ± 1,1	0,71 – 1,0 0,8 ± 0,2	1,4 – 3,3 2,0 ± 0,8	1,2 – 2,9 2,1 ± 0,64	1,2 – 2,9 2,1 ± 0,64	2,3 – 5,0 3,0 ± 1,0	2,6 – 3,8 3,1 ± 0,5		7,2 – 10,3 8,3 ± 1,2
Фосфаты (PO <sub>4</sub> , мкг-ат/л)	0,5 – 1,3 0,6 ± 0,3	1,1 – 2,0 1,3 ± 0,4	0,8 – 1,1 0,9 ± 0,1	0,3 – 1,4 0,7 ± 0,4	0,3 – 0,6 0,55 ± 0,2	0,14 – 0,44 0,28 ± 0,1	0,06 – 0,36 0,23 ± 0,1	2,0 – 7,2 4,6 ± 1,8	0,6 – 1,0 0,9 ± 0,2	0,2 – 0,7 0,4 ± 0,2		0,4 – 0,7 0,7 ± 0,2
Силикаты (SiO <sub>4</sub> , мкг-ат/л)	81 – 145 131 ± 24	100 – 126 112 ± 9	118 – 165 143 ± 16	93 – 152 113 ± 19	88 – 130 96 ± 16	50 – 145 95 ± 35	160 – 168 167 ± 3,5	122 – 272 178 ± 47	95 – 122 107 ± 11	89 – 122 111 ± 13		133 – 185 167 ± 20
N <sub>мин</sub> /PO <sub>4</sub>	3,5 – 20,9 14,1 ± 7,0	4,2 – 7,1 5,9 ± 1,3	7,1 – 12,8 10,1 ± 1,8	0,1 – 8,0 3,0 ± 2,5	0,9 – 2,7 1,6 ± 0,7	1,2 – 21,1 8,7 ± 6,0	1,1 – 4,2 11 ± 1,5	0,1 – 6,9 2,9 ± 2,3	0,6 – 1,4 0,8 ± 0,3	2,2 – 7,5 4,3 ± 2,0		9,1 – 19,2 13,3 ± 3,7
Хлорофилл "а" (Хл"а", мг/м <sup>3</sup> )	1,2 – 1,6 1,4 ± 0,1	0,9 – 1,3 1,1 ± 0,2	1,2 – 3,2 2,6 ± 0,7	2,0 – 19,8 10,0 ± 5,2	1,0 – 4,1 2,9 ± 1,0	2,3 – 4,0 3,4 ± 0,6	1,7 – 11,8 6,4 ± 4,0	1,8 – 12,8 6,1 ± 3,7	1,5 – 11,1 6,7 ± 4,0	3,0 – 4,9 4,4 ± 0,7		2,2 – 2,9 2,5 ± 0,3
Биомасса фитопланктона (БФ, мгС/м <sup>3</sup> )	23 – 67 42 ± 18	9 – 98 35 ± 32	16 – 124 93 ± 40	29 – 3804 978 ± 1077	68 – 287 160 ± 73	305 – 1848 1311 ± 541	202 – 1705 1035 ± 577	96 – 1057 348 ± 369	15 – 159 106 ± 58	32 – 162 110 ± 43		107 – 548 227 ± 179
Первичная продукция (ПП, мгС·м <sup>-2</sup> ·сут <sup>-1</sup> )	40	44	219	1596 – 2153 1874 ± 1596	450	538	1748	998 – 1700 1349 ± 496	1214	1124		69
% от годовой	0,5	0,4	2	20	5	8	21	14	13	12		3
Ассимиляционное число (АЧ, мгС·мгХл <sup>-1</sup> ·ч <sup>-1</sup> )	0,9	1,2	1,1	1,8 – 4,4 3,8 ± 1,9	1,6	1,9	3,3	1,8 – 7,5 4,0 ± 4,6	2,4	5,8		1,1

вследствие небольшой продолжительности светового дня и слабой освещенности в течение дня ( $65 \pm 4,8$  моль·м<sup>-2</sup>·сут<sup>-1</sup>) величины ПП не превышали  $42 \pm 3$  мгС·м<sup>-2</sup>·сут<sup>-1</sup>. 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» ( $2,8 \pm 0,3$  мг/м<sup>3</sup>) и общая биомасса фитопланктона ( $110 \pm 11$  мгС/м<sup>3</sup>), представленная в основном комплексом мелкоклеточных видов диатомовых (*Cyclotella choctawhatcheeana*, *Chaetoceros simplex*, *Skeletonaema costatum*, *S.subsalsum*), а также динофлагеляттами (*Gymnodinium helveticum* и *Peridiniella catenata*), возросли относительно зимних значений ( $42 \pm 26$  мгС/м<sup>3</sup> и  $1,4 \pm 0,2$  мг/м<sup>3</sup> соответственно). За счет повышения обилия фитопланктона наметилась тенденция к увеличению ПП ( $219$  мгС·м<sup>-2</sup>·сут<sup>-1</sup>). Однако максимальное ассимиляционное число ( $AЧ_{max}$   $1,1$  мгС·мгХл<sup>-1</sup>·ч<sup>-1</sup>) соответствовало зимнему уровню ( $1,1 \pm 0,2$  мгС·мгХл<sup>-1</sup>·ч<sup>-1</sup>), несмотря на существенное увеличение фотосинтетически активной радиации, приходящей к поверхности моря за день (ФАР;  $228$  моль·м<sup>-2</sup>·сут<sup>-1</sup>).

В апреле в изучаемом районе наблюдался первый годовой максимум развития фитопланктона. В апреле 2009 г., в завершающий период наблюдений на станции,  $AЧ_{max}$  существенно возросло по сравнению с мартом ( $4,4$  мгС·мгХл<sup>-1</sup>·ч<sup>-1</sup>). Величина ПП ( $2153$  мгС·м<sup>-2</sup>·сут<sup>-1</sup>) достигала максимальных за время наблюдений значений. Концентрация хлорофилла «а» и общая биомасса фитопланктона, осредненные в продуктивном слое, также были высокими и составляли соответственно  $11,0 \pm 3,9$  мг/м<sup>3</sup> и  $542 \pm 347$  мгС/м<sup>3</sup>. При этом по биомассе преобладал комплекс автотрофных видов фитопланктона: динофлагелляты *P.catenata* и *G.ostenfeldii* и диатомовая водоросль *S.hantzschii*.

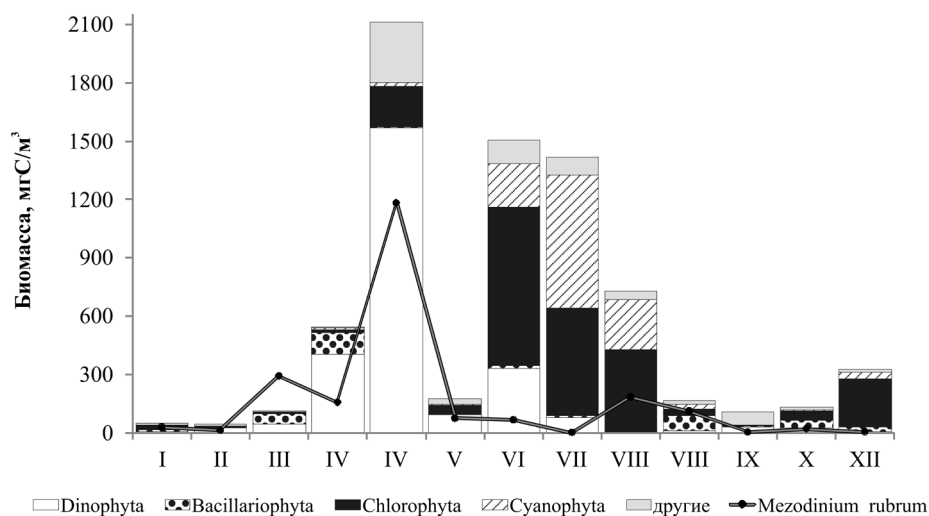


Рис. 3. Сезонная динамика биомассы фитопланктона в верхнем 15-м слое.

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

Месяц	Всего видов (140)	Виды, доминирующие по численности (>10 % от численности фитопланктона)	%	Виды, доминирующие по биомассе (>10 % от биомассы фитопланктона)	%
январь	46	<i>Komma caudata</i>	20	<i>Coscinodiscus granii</i>	18
		<i>Teleaulax acuta</i>	14	<i>Tetrastrum glabrum</i>	15
		<i>Teleaulax amphioxeia</i>	12	<i>Teleaulax amphioxeia</i>	11
		<i>Gymnodinium</i> sp.	10		
февраль	42	<i>Komma caudata</i>	26	<i>Gymnodinium</i> sp.	34
		<i>Teleaulax amphioxeia</i>	12		
		<i>Gymnodinium</i> sp.	11		
		<i>Skeletonaema costatum</i>	10		
март	46	<i>Cyclotella choctawhatcheeana</i>	37	<i>Gymnodinium helveticum</i>	17
		<i>Skeletonaema subsalsum</i>	25	<i>Cyclotella choctawhatcheeana</i>	14
		<i>Skeletonaema costatum</i>	14		
		<i>Cyclotella</i> sp.	10		
16 апреля 2009 г.	43	<i>Heterocapsa rotundata</i>	31	<i>Peridiniella catenata</i>	26
		<i>Peridiniella catenata</i>	20	<i>Gymnodinium ostensfeldii</i>	17
		<i>Stephanodiscus hantzschii</i>	18	<i>Stephanodiscus hantzschii</i>	12
16 апреля 2008 г.	34	<i>Chrysochromulina</i> sp.*	43	<i>Peridiniella catenata</i>	30
				<i>Gymnodinium</i> sp.	19
				<i>Chrysochromulina</i> sp.*	11
май	30	<i>Chrysochromulina</i> sp.*	34	<i>Gymnodinium</i> sp.	29
		<i>Chrysochromulina</i> spp.*	24	<i>Monoraphidium contortum</i>	13
		<i>Gymnodinium</i> sp.	11	<i>Chrysochromulina</i> spp.*	10
		<i>Eutreptiella gymnastica</i>	10	<i>Pyramimonas grossii</i>	10
июнь	56	<i>Chrysochromulina</i> sp.*	36	<i>Heterocapsa triquetra</i> *	15
		<i>Planktolygbya limnetica</i>	20	<i>Tetrastrum glabrum</i>	12
		<i>Chrysochromulina</i> spp.*	10	<i>Planktolygbya limnetica</i>	10
июль	47	<i>Komma caudata</i>	22	<i>Woronichinia compacta</i> *	16
		<i>Woronichinia compacta</i> *	13	<i>Dictyosphaerium pulchellum</i>	14
13 августа 2008 г.	40	<i>Woronichinia compacta</i> *	21	<i>Monoraphidium contortum</i>	31
		<i>Monoraphidium contortum</i>	19	<i>Woronichinia compacta</i> *	19
		<i>Teleaulax acuta</i>	14	<i>Oocystis lacustris</i>	13
19 августа 2008 г.	54	<i>Woronichinia compacta</i> *	36	<i>Pyramimonas grossii</i>	30
		<i>Komma caudata</i>	14	<i>Coscinodiscus granii</i>	19
		<i>Teleaulax acuta</i>	17	<i>Oocystis lacustris</i>	10
сентябрь	29	<i>Eutreptiella gymnastica</i>	54	<i>Eutreptiella gymnastica</i>	39
		<i>Komma caudata</i>	20	<i>Gymnodinium</i> sp.	25
				<i>Peridinium</i> sp.	15
октябрь	56	<i>Komma caudata</i>	15	<i>Chaetoceros brevis</i>	13
		<i>Teleaul acuta</i>	14	<i>Pyramimonas grossii</i>	13
		<i>Chaetoceros brevis</i>	12		
		<i>Pyramimonas grossii</i>	11		
		<i>Cyclotella choctawhatcheeana</i>	10		
декабрь	58	<i>Monoraphidium contortum</i>	23	<i>Monoraphidium contortum</i>	22
		<i>Woronichinia compacta</i> *	16	<i>Oocystis lacustris</i>	13
		<i>Skeletonaema costatum</i>	11	<i>Tetrastrum glabrum</i>	14
				<i>Woronichinia compacta</i> *	10
				<i>Scenedesmus quadricauda</i> *	10
				<i>Planctonema lauterbornii</i>	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 ( $1835 \pm 1297 \text{ мгС/м}^3$ ) и концентрации хлорофилла «а» ( $12,7 \pm 5,3 \text{ мг/м}^3$ ) осредненными в продуктивном слое, при относительно низких величинах ПП ( $1596 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ ) и невысоких  $\text{АЧ}_{\text{max}}$  ( $1,8 \text{ мгС} \cdot \text{мгХл}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ ). 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 ( $1,7 \pm 0,3 \text{ мкг-ат/л}$ ) при низких концентрациях нитратов ( $0,1 \pm 0,3 \text{ мкг-ат/л}$ ) и фосфатов ( $0,46 \pm 0,1 \text{ мкг-ат/л}$ ). В 2009 г. наоборот концентрация фосфатов оставалась высокой ( $1,0 \pm 0,4 \text{ мкг-ат/л}$ ), тогда как концентрация азота существенно снизилась ( $0,2 \pm 0,1 \text{ мкг-ат/л NO}_3$ ,  $0,7 \pm 0,4 \text{ мкг-ат/л N}_{\text{мин}}$ ).

Период времени, соответствующий концу весны – началу биологического лета, характеризовался дальнейшим снижением величин ПП до  $494 \pm 63 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$  и концентрации хлорофилла «а» до  $3,2 \pm 0,7 \text{ мг/м}^3$  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  $0,3 \pm 0,1 \text{ мкг-ат/л}$ , на отдельных горизонтах (5 и 15 м) ниже лимитирующей концентрации ( $0,15 \text{ мкг-ат/л}$ ) для относительно прогретых вод. При этом, как и в апреле 2008 г., концентрация аммонийного азота была высокой ( $1,8 \pm 0,8 \text{ мкг-ат/л}$ ).

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 ( $0,07 \text{ мкг-ат/л}$  и  $0,06 \text{ мкг-ат/л}$  соответственно). Величины ПП возросли до  $1748 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$  и сохранялись на высоком уровне вплоть до начала октября ( $1259 \pm 307 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ ). Концентрации хлорофилла «а» в продуктивном слое в это время варьировались в пределах  $7,2 \pm 3,3 \text{ мг/м}^3$ .  $\text{АЧ}_{\text{max}}$  ( $4,2 \pm 2,4 \text{ мгС} \cdot \text{мгХл}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ ) 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  $\text{АЧ}_{\text{max}}$  существенно снижались (до  $1,8 \text{ мгС} \cdot \text{мгХл}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ ). Во время второго летнего максимума ПП в биомассе преобладали представители отделов Chlorophyta (*Dictyosphaerium pulchellum*, *M.contortum*, *P.grossii*, *Oocystis lacustris*) и Cyanophyta (*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  $АЧ_{\max}$  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	P <sub>вал</sub>	PO <sub>4</sub>	NO <sub>3</sub>	NH <sub>4</sub>	N <sub>мин</sub>	SiO <sub>4</sub>	ПП	БФ	Хл «а»	АЧ <sub>max</sub>
ФАР	-	-	-	-	-	-	-	-	0,43	-	-	-
T		-	-	-	-0,47	-	-	-	-	-	-	-
S			-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
P <sub>вал</sub>				-	-	-	-	-	-	-	-	-
PO <sub>4</sub>					-	-	-	-	-	-	-	-
NO <sub>3</sub>						-	0,78	-	-0,53	-	-0,46	-
NH <sub>4</sub>							-	-	-	-	-	-
N <sub>мин</sub>								-	-	-	-	-
SiO <sub>4</sub>									-	-	-	-
ПП										-	0,67	-
БФ											-	-
Хл «а»												-

### 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 прогресса 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  $\text{NO}_3$  (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  $\text{N}_2$  (*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 °С 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 C: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·м<sup>3</sup> за три месяца исходя из снижения концентрации нитратов и 474 мгС·м<sup>3</sup> 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 *S. 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 потенциально-токсичные 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 SiO<sub>4</sub>). 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 лишней 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<sup>-2</sup>·год<sup>-1</sup> 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 молекулярный 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
ПП, гС·м <sup>-2</sup> ·год <sup>-1</sup>	<100	100–250	250–400	290
БФ, мг/м <sup>3</sup>	<500	500–2000	2000–4000	2296
Хл «а», мг/м <sup>3</sup>	<0,8	0,8–4,0	4,0–10	5,7
РО <sub>4</sub> , мкг-ат/л	<0,2	0,2–0,8	0,8–3,0	0,9
N <sub>мин</sub> , 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.: Гидрометеиздат, 1992. Т. 3. Вып. 1. 452 с.
- Гидрометеорология и гидрохимия морей. Балтийское море. Гидрохимические условия и океанологические основы формирования биологической продуктивности. СПб.: Гидрометеиздат, 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 фитоценоза 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.: Гидрометеиздат, 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 с.
- 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.
- Stemann Nielsen E.* The use of radio-active carbon C<sup>14</sup> 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-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 // *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. Kudryavtseva<sup>1</sup>, S.V. Aleksandrov<sup>2</sup>, O.A. Dmitrieva<sup>2</sup>

<sup>1</sup>*Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, 36 Nahimovskiy prospekt, Moscow, 117997, Russia, e-mail: kudryavtzeva@rambler.ru*

<sup>2</sup>*Atlantic 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/m<sup>3</sup> NO<sub>3</sub>, 0,06 mmol/m<sup>3</sup> PO<sub>4</sub>). 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·m<sup>-2</sup>·year<sup>-1</sup>), 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. Vliyaniye 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 zakonornostei 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 underpinnings of primary production and division 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 perspektivnykh 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.
- Stemann Nielsen E. The use of radio-active carbon C<sup>14</sup> 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-Pastuszek 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., Agatova A., 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.