

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

ISSN 0203-4646

ЭКОЛОГИЯ МОРЕЯ

1871



29
—
1988

РЕСПУБЛИКАНСКИЙ
МЕЖВЕДОМСТВЕННЫЙ СБОРНИК
НАУЧНЫХ ТРУДОВ

ЭКОЛОГИЯ МОРЕЯ

Основан в 1980 г.

Выпуск 29

КИЕВ НАУКОВА ДУМКА 1988

ЭКОСИСТЕМЫ ПЕЛАГИАЛИ

УДК 581.577.551.526

В. Д. ЧМЫР

ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ СРЕДИЗЕМНОГО МОРЕЯ В ПЕРИОД ЗИМНЕЙ КОНВЕКЦИИ

До недавнего времени в литературе преобладали представления о незначительной биологической продуктивности открытых вод Средиземного моря. Однако во время исследований на разрезах в северной части Алжиро-Прованского бассейна и в Лигурийском море в марте — апреле 1969 г. были получены [6, 7] высокие значения первичной продукции (до $1,2 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$), что привело к необходимости переоценки этих представлений.

В результате съемок, проведенных на обширных акваториях Средиземного моря в мае — июне 1968 г. [2] и особенно в декабре 1980 г., показано [3] значительное повышение первичной продукции на ограниченных участках в центрах циклональных круговоротов при низких ее значениях за их пределами.

Выполненные в 12-м рейсе нис «Профессор Водяницкий» в марте — апреле 1982 г. съемки в Адриатическом море, на полигоне в северной части Алжиро-Прованского бассейна и на разрезе в Тунисском проливе особенно важны для расчета годовой продукции, поскольку они совпадают с периодом весеннего максимума в развитии фитопланктона открытых вод Средиземного моря [3].

Материал и методика. Первичную продукцию рассчитывали радиоуглеродным методом Стимана — Нильсена [11]. Исходную радиоактивность определяли по методу Винберга — Калера [1].

Первичную продукцию в слое фотосинтеза измеряли методом имитации подводной освещенности в проточном палубном инкубаторе с нейтральными светофильтрами, пропускающими 50, 25, 10 и 1% падающего света, а также непосредственно *in situ*. Соответствующие по освещенности

щенности горизонты определяли исходя из уравнения $kS=1,45$, где S — условная прозрачность, или предельная глубина видимости белого диска, м; k — коэффициент вертикального ослабления рассеянного излучения. Пригодность этого уравнения для чистых океанических вод, к которым можно отнести и средиземноморские, установлена на основании анализа собственных и литературных данных [4, 8].

Глубину горизонта z (м) с заданной освещенностью (I_z), зная безразмерный коэффициент, можно найти по формуле

$$z = \frac{2,3 (\lg J_0 - \lg J_z)}{k}, \quad (1)$$

где освещенность (J_z) выражена в процентах от поверхностной освещенности (J_0), принимаемой за 100. При использовании диска для получения подобных ориентировочных гидрооптических характеристик следует иметь в виду, что в местах интенсивного распреснения производства kS значительно возрастают [12].

В первой декаде марта на съемке в Адриатическом море на поверхности выполнено 48 определений первичной продукции, во время второй съемки в конце апреля — 44. На полигоне в Алжиро-Прованском бассейне в начале апреля в поверхностном слое проведено 41 определение. В конце марта был выполнен разрез в Тунисском проливе, во время которого произведено 6 определений. В Адриатическом море измерения в поверхностном слое производили на поперечных разрезах при расстояниях между станциями около 30 миль. На полигоне в Алжиро-Прованском бассейне станции располагались на расстоянии 15 миль. В дневное время также определяли условную прозрачность, в середине дня — первичную продукцию в слое фотосинтеза.

Сравнительно частые измерения позволяют построить карты распределения первичной продукции в поверхностном слое. Для получения таких же карт распределения суммарной первичной продукции в слое фотосинтеза использована зависимость коэффициента Φ (отношение первичной продукции в слое фотосинтеза к максимальному значению первичной продукции в слое над диском) от условной прозрачности. Зависимость рассчитана по 176 измерениям первичной продукции в слое фотосинтеза в экваториальной части Атлантического океана и выражается уравнением

$$\Phi = 0,708 S^{1,18}. \quad (2)$$

Для зимних условий, когда значения первичной продукции в поверхностном слое максимальны, немногочисленные эмпирические данные, полученные в Средиземном море, также можно признать соответствующими этой закономерности, что позволило рассчитать ориентировочные значения первичной продукции в слое фотосинтеза на каждой станции.

Наряду с собственными в работе частично использованы также необходимые для анализа материалы других участников экспедиции: В. Н. Кривошен по гидрологии и З. П. Бурлаковой о содержании хлорофилла a .

Результаты. Вертикальное распределение первичной продукции в условиях свойственного для зимне-весеннего периода состояния вод, близкого к изотермии, и отсутствия выраженного термоклина характеризовалось максимальными значениями первичной продукции на поверхности и постепенным ее снижением с глубиной. Однако в разных по трофности и прозрачности водах отмечено существенное разнообразие этих показателей (рис. 1).

На ст. 1548, выполненной в середине марта в проливе Отранто, первичная продукция определена непосредственно *in situ*. При условной прозрачности 22 м глубина слоя фотосинтеза достигала 70 м. Хотя максимальное количество хлорофилла a отмечено на глубине 40 м, основ-

ная продукция органического вещества осуществлялась в верхнем 30-метровом слое, в пределах которого она уменьшалась от 4,9 (в поверхностном слое) до 3,2 $\text{мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$. Глубже происходило более резкое ее падение.

На ст. 1535, выполненной в начале марта у устья р. По методом имитации, при высокой биомассе фитопланктона условная прозрачность составляла 4 м, а глубина слоя фотосинтеза — 10 м.

Ход кривой распределения первичной продукции в слое фотосинтеза в этих условиях близок к таковой вертикального ослабления света.

Примерно такой же характер имело и вертикальное распределение первичной продукции на большей части высокопродуктивного полигона в Алжиро-Прованском бассейне (ст. 1598), где при условной прозрачности 9—13 м глубина слоя фотосинтеза достигала 29—42 м.

Горизонтальное распределение значений первичной продукции в исследованных акваториях находилось в тесной зависимости от гидрологических условий.

На разрезе в Тунисском проливе температура воды на поверхности составляла около 14°C, глубина слоя фотосинтеза — 50—60 м. Значения первичной продукции в поверхностном слое находились в пределах 16—21 $\text{мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$ (табл. 1), а суммарные значения — 300—500 $\text{мгС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$.

Воды Адриатического моря в первой декаде марта характеризовались изотермией и находились в состоянии конвективного перемешивания. На основной акватории съемки (рис. 2, а) глубина слоя фотосинтеза была равна 66—78 м, в то время как в северной части Ионического моря она достигала 112 м, а в приустьевой зоне р. По уменьшалась до 10 м. Наиболее типичными в поверхностном слое были значения первичной продукции 2—8 $\text{мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$. Более высокими

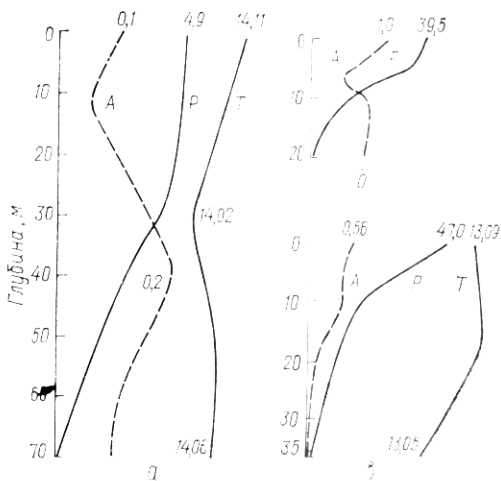


Рис. 1. Вертикальное распределение первичной продукции в Средиземном море в водах с различной условной прозрачностью (УП):

а — ст. 1548, пролив Отранто, 18.03. 1982 г., УП-22 м; б — ст. 1535, приустьевая акватория р. По, 9.03. 1982 г., УП-4 м; в — ст. 1598, северная Алжиро-Прованского бассейна, 2.04. 1982 г., УП-11 м; P — первичная продукция, $\text{мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$; A — содержание хлорофилла а, $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$; T — температура, °C

Таблица 1. Первичная продукция и условная прозрачность на разрезе в Тунисском проливе 25.03.82 г.

Станция	Координаты	Условная прозрачность, м	Ф	Первичная продукция	
				$\text{мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$	$\text{мгС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$
1580	37°38'2 с. ш. 12°11'9 в. д.	20	25	20,8	520
1581	37°35'1 с. ш. 12°02'9 в. д.	15	17	18,5	314
1582	37°30'0 с. ш. 12°02'9 в. д.	16	19	18,2	346
1585	37°22'3 с. ш. 11°35'5 в. д.	17	20	17,7	354
1587	37°18'3 с. ш. 11°23'0 в. д.	17	20	16,1	322
1588	37°16'3 с. ш. 11°15'8 в. д.	17	20	18,1	362

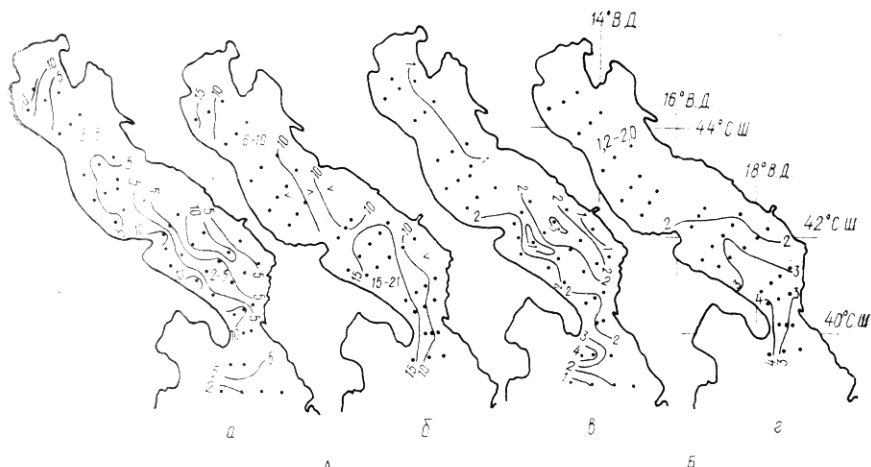


Рис. 2. Распределение первичной продукции поверхностного слоя (А, $\text{мгС} \times \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$) и слоя фотосинтеза (Б, $\text{мгС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$) по акватории Адриатического моря:

а, в — 2—11.03. 1982 г., б, г — 17—24.04. 1982 г.

($10\text{--}14 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$) они были в южном глубоководном бассейне. Сложный характер горизонтального распределения первичной продукции в южном бассейне объясняется системой течений. Она связана с водообменом с Ионическим морем через пролив Отранто и устойчивыми круговоротами, образующимися в глубоководной южной части Адриатики. В северной ее части значения в поверхностном слое уменьшаются до 5, а затем до $3 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$. Другой район, в котором определены более высокие значения первичной продукции, расположен на севере, в зоне влияния стока р. По. Вблизи устья реки ее величина составила $39,5 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$. Распределение первичной продукции под 1 м^2 (рис. 2, в) близко к описанному выше. Оно различается только в деталях. Это связано с особенностями распределения прозрачности вод. Так, максимальные значения первичной продукции в слое фотосинтеза (свыше $400 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$) отмечены в северной части Ионического моря вблизи пролива Отранто, где воды отличались высокой прозрачностью. В южной половине бассейна Адриатики на значительной акватории они достигали $200\text{--}300 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$. Для северной половины моря характерны значения $100\text{--}200 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$.

Во время съемки во второй половине апреля глубина слоя фотосинтеза на основной акватории Адриатического моря уменьшилась до $40\text{--}60 \text{ м}$. Повышение температуры и инсоляции привело к возрастанию первичной продукции в поверхностном слое в $1,5\text{--}2$ раза (рис. 2, б). В южной половине моря первичная продукция на значительной акватории составляла $15\text{--}21 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$. Севернее она постепенно падала до $10 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$ и ниже. Только в приустьевой зоне р. По она достигала $10\text{--}15 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$.

Возрастание первичной продукции в слое фотосинтеза не было столь существенным из-за падения показателей прозрачности воды (рис. 2, г). Тем не менее на значительной части акватории южного бассейна в апреле первичная продукция превышала $300 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$. Самые высокие ее значения (свыше $400 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$) отмечены к северу и к югу от пролива Отранто у побережья Аппенинского п-ова.

В результате съемки, выполненной в начале апреля на полигоне в северной части Алжиро-Прованского бассейна, получены намного более высокие значения первичной продукции. Глубина слоя фотосинтеза на большей части акватории съемки была $30\text{--}40 \text{ м}$. Средняя за день освещенность составляла $45\text{--}59$ тыс. лк у поверхности при максимальных значениях — до $73\text{--}95$ тыс. лк. Температура поверхностных вод была $13\text{--}14^\circ\text{C}$ при характерном для изотермии вертикальном ее

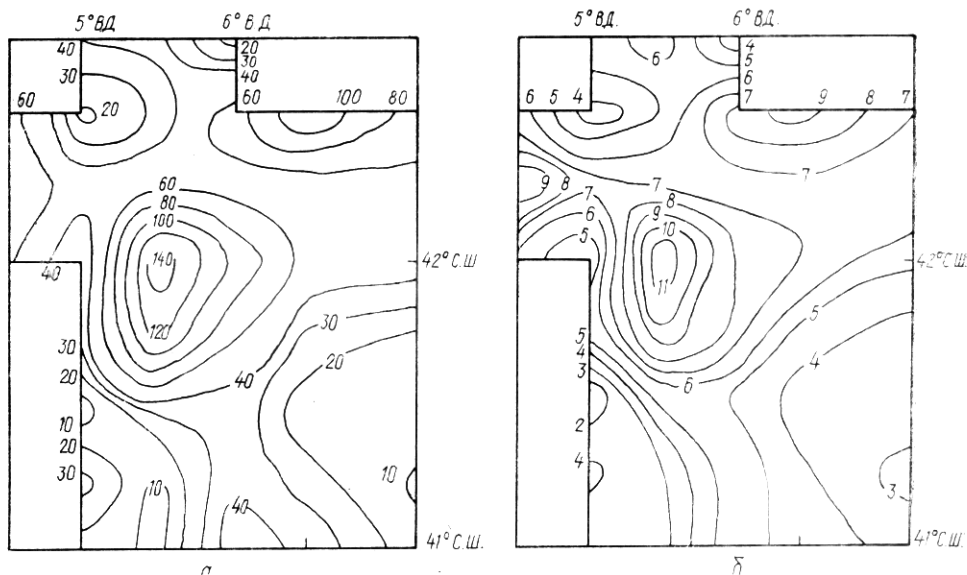


Рис. 3. Распределение первичной продукции поверхностного слоя (а, $\text{мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$) и слоя фотосинтеза (б, $\text{мгС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$) на полигоне в Алжиро-Прованском бассейне 2—6. 04. 1982 г.

распределении. В этих условиях происходило интенсивное вертикальное перемешивание вод с выраженным подъемом в циклональных круговоротах. Зоны максимальных величин первичной продукции расположены к юго-западу и к северо-востоку от центра циклонального круговорота (рис. 3), минимальных — практически совпадают с областями антициклональных круговоротов, расположенных в южной и северо-западной частях полигона. Значения первичной продукции в поверхностном слое (рис. 3, а) в зонах максимумов достигали 100—150, в зонах минимумов они уменьшались до 20—10 $\text{мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$. Суммарные значения первичной продукции в слое фотосинтеза (рис. 3, б) в зонах максимумов были равны 900—1200, а в зонах минимумов они уменьшались до 200—400 $\text{мгС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$.

Средние для трех съемок в Средиземном море значения первичной продукции на поверхности и в слое фотосинтеза приведены в табл. 2.

Обсуждение. Единовременные съемки первичной продукции на всей акватории Адриатического моря ранее, вероятно, не проводились. В отдельных районах моря, преимущественно в прибрежной зоне, определены значения 45—260 $\text{мгС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ и 40—160 $\text{гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$ [2].

Согласно расчетам Т. Пушер-Петкович [9], опирающимся на многолетние сезонные наблюдения югославских авторов на станции, расположенной в центре акватории моря ($42^{\circ}36'$ с. ш., $16^{\circ}16'$ в. д.), продукция «большой Адриатики», т. е. акватории открытого моря, составляет 55 $\text{гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$, или 151 $\text{мгС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$. Эта величина согласуется с нашими средними для всей акватории значениями, полученными (главным образом в результате косвенных расчетов) в марте ($172 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$) и апреле ($208 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$). Внимания, однако, заслуживает тот факт, что указанная станция расположена за пределами глубоководного южного бассейна моря, который по результатам обеих наших съемок значительно продуктивнее остальной акватории. Следовательно, и годовая продукция открытого моря может оказаться существенно выше полученной ранее [9].

Для всей акватории моря, включающей также три прибрежные зоны, годовая продукция, по расчетам [9], составляет 63 $\text{гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$, или 173 $\text{мгС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$. Учитывая более высокую продуктивность южного глубоководного бассейна, эта величина, возможно, также должна

Таблица 2. Средневзвешенные по акваториям съемок значения первичной продукции в средиземных морях в марте—апреле 1982 г.

Район исследования, дата	Поверхность, $\text{мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$	Слой фото- синтеза, $\text{мгС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$
Адриатика 2—11.03	6,1	172
17—27.04	10,5	208
Алжиро-Прованский бассейн 2—7.04	47,0	578

быть соответственно увеличена. Для этого следует провести сезонные измерения и в пределах южной части «большой Адриатики».

Максимальные значения первичной продукции в южном бассейне Адриатики связаны с зонами циклональных круговоротов, где подъем вод ведет к обогащению зоны фотосинтеза биогенными элементами. Не

исключено, что действительный максимум продуктивности был здесь несколько ранее нашей апрельской съемки. Однако можно предположить, что подъем вод в сравнительно мелководном и ограниченном по размерам бассейне Адриатики выражен значительно слабее, чем в других, более обширных и глубоководных акваториях Средиземного моря. Там в период зимней конвекции можно ожидать в несколько раз более высокие значения первичной продукции, как это уже было показано для северной части Алжиро-Прованского бассейна и для Лигурийского моря [6, 7].

По нашим измерениям, на полигоне в северной части Алжиро-Прованского бассейна в начале апреля средние значения первичной продукции в поверхностном слое составили $47 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$, в слое фотосинтеза $578 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$. Довольно высокие значения получены в конце марта и в южной части Алжиро-Прованского бассейна: на разрезе через Тунисский пролив — до $17—21 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$ и $300—500 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$. Следовательно, в зимний период, характеризующийся высокой динамикой воздушных и водных масс, интенсивным охлаждением и конвективным перемешиванием вод, высокая продуктивность характерна не только для ограниченных акваторий циклонических круговоротов, как это отмечено в начале зимнего периода, в декабре [3], но и для обширных окружающих акваторий, где также создаются благоприятные для развития фитопланктона условия.

По характеру сезонной динамики продуктивности открытые и прибрежные воды северо-западной части Средиземного моря довольно сходны. Низкая продукция отмечена в теплое время года и повышенная — в холодное. Отличие заключается в том, что в прибрежной зоне «продуктивный сезон» начинается с осеннего максимума, наступающего еще при высокой температуре поверхностных вод в результате распреснения и ветрового перемешивания. Это «тепловое» перемешивание (*homogénéisation „chaude“*), как и осенний максимум продуктивности, отсутствует уже в 6 милях от берега и далее в открытых водах, где повышение продукции наступает гораздо позже в результате «холодного» перемешивания (*homogénéisation „froide“*) после зимнего охлаждения поверхностных вод [5]. Близкое к изотермии состояние поверхностных вод наступает здесь уже в декабре, когда и отмечается повышение первичной продукции [3], в открытых водах северо-западной части Средиземного моря можно выделить «бедный» (июнь — ноябрь) и «продуктивный» (декабрь — май) сезоны, в продолжение которых происходит нарастание интенсивности конвективного перемешивания вод, достигающее максимума в феврале — марте [5, 10]. Максимальные значения первичной продукции достигаются в апреле, с началом стабилизации поверхностного слоя [6].

Приведенное в настоящей работе среднее значение первичной продукции на полигоне в Прованском районе ($578 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$) фактически совпадает со средней величиной, полученной для этой же акватории в первой половине апреля 1969 г. ($606 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$) [6]. В первой половине марта 1969 г., по тем же данным [6], среднее значение

для этой акватории составило $311 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$. Принимая, что средняя продукция, близкая $300 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$, типична для этой зоны в течение большей части зимнего периода с января по март, а также что в переходные к «бедному» сезону месяцы (в декабре и мае) она близка к $150 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$, а в продолжение июня — ноября — к 100 , получим годовую продукцию этой акватории, близкую $80 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$. Вероятно, эту величину можно принять для всей северной части западного бассейна Средиземного моря. В циклональных круговоротах годовая продукция может достигать $140\text{—}180 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$, т. е. вдвое больших величин [3].

Закключение. Таким образом, в период зимней конвекции в результате интенсивного подъема глубинных вод условия, благоприятные для развития фитопланктона, создаются не только в центрах циклонических круговоротов, но и на значительных прилегающих акваториях. Об этом свидетельствуют обширные зоны повышенных значений первичной продукции в южном бассейне Адриатического моря и особенно в северной части Алжиро-Прованского бассейна, где первичная продукция достигает уровня, характерного для наиболее продуктивных зон Мирового океана.

1. Винберг Г. Г., Калер В. Л. Сравнительное исследование первичной продукции планктона радиоуглеродным и кислородным методами // Докл. АН СССР. — 1960. — 130, № 2. — С. 446—490.
2. Кондратьева Т. М., Финенко З. З. Первичная продукция в Средиземном море // Биологическая структура и продуктивность планктонных сообществ Средиземного моря. — Киев: Наук. думка, 1975. — С. 145—162.
3. Финенко З. З. Влияние зимних условий на продукцию фитопланктона в северо-западной части Средиземного моря // Экология моря. — 1984. — Вып. 16. — С. 38—46.
4. Чмыр В. Д. Продукция и биомасса фитопланктона экваториальной Атлантики: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Севастополь, 1979. — 24 с.
5. Jacquios G. Aspects quantitatifs du phytoplancton de Banyuls-sur-mer // Vie et milieu B. — 1970. — 21, N 1. — P. 37—102.
6. Jacquios G., Minas H. J., Nival P. Influence des conditions hivernales sur les productions phyto- et zooplanctoniques en Mediterranee Nord-Occidentale // Mar. Biol. — 1973. — 23, N 4. — P. 251—265.
7. Minas H. J. Resultats preliminaires de la campagne „Mediprod I“ du Jean Charcot // Invest. pesq. — 1971. — 35, N 1. — P. 137—146.
8. Poole H. H., Atkins W. R. Photo-electric measurement of submarine illumination throughout the year // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. — 1929. — 16, N 1. — P. 297—324.
9. Pucher-Petković T. Essai d'évaluation de la production primaire annuelle dans l'Adriatique // Rapp. et proc. verb. réun. Commis. int. explor. sci. Mermé. — 1974. — 22, N 9. — P. 71—72.
10. San Feliu J. M., Muñoz. Fluctuations d'une année à l'autre dans l'intensité de l'affleurement dans la Mediterranée occidentale // Invest. pesq. — 1971. — 35, N 1. — P. 155—159.
11. Steemann Nielsen E. The use of radioactive carbon for measuring organic production in the sea // J. Conseil perman. internat. explorat. mer. — 1952. — 18, N 2. — P. 117—140.
12. Walker Terry A. Use of a Secchi disc to measure attenuation of underwater light for photosynthesis // J. Appl. Ecol. — 1982. — 19, N 2. — P. 539—544.

Ин-т биологии юж. морей
им. А. О. Ковалевского АН УССР,
Севастополь

Получено 10.11.86

V. D. CHMYR

PRIMARY PRODUCTION OF THE MEDITERRANEAN SEA DURING WINTER CONVECTION

Summary

The radiocarbon method was used to measure primary production in the Adriatic Sea (surveys at the beginning of March and in the second half of April), in the Algeria-Provanian basin (surveys at the beginning of April) and in the Tunisia strait (section at the end of March) during the 12th voyage of research ship „Professor Vodyanitsky“. It is shown that productivity of open waters in the north-western part of the Mediterranean sea at final stage of winter convection is comparable with that of the most productive waters of the World ocean pelagial.