

УДК 551.464.7 : 581.526.325 (267)

ОБЕСПЕЧЕННОСТЬ ФИТОПЛАНКТОНА БИОГЕННЫМИ ЭЛЕМЕНТАМИ И ЭФФЕКТИВНОСТЬ ИХ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ В ИНДИЙСКОМ ОКЕАНЕ. ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ

М. П. Максимова

Для решения проблемы обеспеченности фитопланктона биогенными элементами в Индийском океане необходимо количественно сопоставить «запасы» питательных солей с учетом их обрачиваемости, с потребностями фитопланктона — дифференцированно по зонам океана. Ибо, как известно, эффективность использования питательных солей зависит от скорости обрачиваемости, т. е. от скоростей противоположно направленных процессов — ассимиляции биогенных элементов и их регенерации — возвращения в среду.

Разработка проблемы ведется на основе первичных гидрохимических материалов советских и зарубежных экспедиционных исследований, в результате которых построены карты послойного содержания биогенных элементов в водах Индийского океана (Максимова, 1972а); рассчитано послойное содержание биогенных элементов по зонам океана (Максимова, 1973); рассчитаны скорости регенерации азота и фосфора также по зонам (Максимова, 1972б) и на их основе — зональные коэффициенты обрачиваемости биогенных элементов. Необходимым промежуточным этапом явилась и разработка критериев оценки обеспеченности фитопланктона питательными солями.

Задача решается по возможности всесторонне. Идентичные результаты, полученные несколькими путями, наиболее убедительно свидетельствуют о их реальности. Кроме стереотипного визуального сопоставления карт, среднезональных величин содержания биогенных элементов в поверхностном слое и первичной продукции, а также корреляционного анализа этих параметров выполнен ряд вычислений, позволивших оценить потребности фитопланктона в питательных солях (по зонам) и потенциальные возможности их обеспечения и рассчитать первичную продуктивность. Расчет первичной продукции произведен на основе запаса биогенных элементов с учетом их обрачиваемости и продолжительности вегетационного периода дифференцированно по зонам и для всего Индийского океана в целом. Полученные результаты, идентичные с данными первичной продукции Индийского океана, определенной радиоуглеродным методом*, подтверждают правомерность расчетов и цифровых характеристик в них использованных (скоростей регенерации, коэффициентов обрачиваемости). Идентич-

* Для акватории к северу от 40° ю. ш., где эти определения производились.

ность коэффициентов оборачиваемости биогенных элементов, полученных расчетным путем на основе физико-химических закономерностей и вычисленных на основе эмпирических данных, также свидетельствует о их реальности.

Обеспеченность фитопланктона питательными солями и эффективность их использования. При визуальном сопоставлении карт распределения биогенных элементов в поверхностном слое Индийского океана с картой распределения первичной продуктивности, построенной на основе определений радиоуглеродным методом, выявляются крупномасштабная пространственная совместимость высокопродуктивных зон и зон повышенных концентраций биогенных элементов (Максимова, 1972 а).

Для тропиков и субтропиков Индийского океана, где продуктивность фитопланктона практически не ограничивается освещенностью и определяется питательными солями, корреляционный анализ показал жесткую взаимосвязь, близкую к функциональной, среднезональных (по пятиградусным широтным зонам) величин содержания биогенных элементов поверхностного слоя и величин первичной продуктивности (среднее значение $r \sim 0,90$; $p > 99,9\%$). Коэффициент корреляции факторов первичная продуктивность — фосфаты составляет +0,89; — нитратного азота +0,83; — кремнекислоты +0,88 при доверительной вероятности $p > 99,9\%$.

Для северной наиболее изученной части Индийского океана (к северу от экватора) коэффициенты корреляции взаимосвязи этих же факторов, рассчитанные на основе более дробных величин площадей (пятиградусных квадратов), более низкие, хотя и в этом варианте взаимосвязь достаточно выражена. Коэффициент корреляции факторов первичная продуктивность — фосфаты +0,62 — кремнекислоты +0,49 ($p > 99,9\%$); — нитратного азота, в результате меньшей обеспеченности данными $r = +0,35$ ($p > 95\%$). Подобное положение закономерно. Дело в том, что в северной части Индийского океана высокая продуктивность обеспечивается за счет обогащения поверхностных вод питательными солями в зонах апвеллингов и частичного выноса их advекционным путем в смежные районы. Если рассматривать микроструктуру районов апвеллингов, обнаруживается, что точки наиболее высокой концентрации биогенных элементов не всегда пространственно совпадают с точками высокой продуктивности, которые смещаются в микрозону II порядка, окружающую I микрозону — непосредственного выхода глубинных вод на поверхность (Максимова, Налетова, 1974). Глубинным водам надо «постареть», в них должен развиться фитопланктон, что и происходит в смежном районе. Крупномасштабное осреднение интегрирует эти смещения. Высокая продуктивность наблюдается непосредственно в районе апвеллинга, в том случае, если глубинные воды питают эвфотическую зону снизу, но поверхности не достигают.

Путем корреляционного анализа математически обоснована также приуроченность высокопродуктивных районов к зонам интенсивного подъема вод. Для Аравийского моря и Бенгальского залива (на примере фосфатов) установлена жесткая положительная связь районов с высокими величинами первичной продукции и величинами отношения содержания фосфатов в поверхностном слое (0—100 м) к содержанию в подстилающем слое (100—200 м), выраженная коэффициентом корреляции +0,80 ($p > 99,9\%$).

Корреляционный анализ величин первичной продуктивности и по слойного содержания биогенных элементов (на примере фосфатов)

поверхностной структурной зоны в динамически активной северной части океана показывает ослабление положительной связи с глубиной:

Слой, м . . .	0—100	100—200	200—300	300—400	400—500
<i>r</i>	+0,62	+0,49	+0,21	+0,27	+0,10
P	<0,001	<0,001	<0,15	<0,10	<0,50

Наличие положительной связи первичной продуктивности с содержанием фосфатов в поверхностном и подстилающем слоях и отсутствие значимой корреляции с более глубокими слоями подтверждает, что подъем вод, питающих фотический слой биогенными элементами происходит в основном с глубин 100—200 м и в меньшей степени за счет нижележащих вод. Это подтверждается и анализом температурных данных.

Установив зависимость продуктивности фитопланктона от содержания питательных солей в поверхностном слое для акватории, где свет не является лимитирующим фактором, рассмотрим соответствие различных уровней первичной продукции и биогенных элементов в водах Индийского океана. Относительно высокая продуктивность (порядка 1000 мг С/м² в день) * приурочена к районам со средневзвешенной концентрацией в эвфотической зоне нитратного азота около 10 мкг-ат N/л, фосфатов — около 1 мкг-ат P/л при соотношении N/P ≈ 10. Средняя продуктивность (около 500 мг С/м² в день) характерна для районов с концентрацией NO₃ 3,5—4,5 мкг-ат N/л, и PO₄ — около 0,5 мкг-ат P/л при пониженном соотношении N/P = 7—8.

Низкая продуктивность фитопланктона (около 200 мг С/м² в день) наблюдается в районах со средневзвешенной концентрацией нитратного азота в пределах 1—2,5 мкг-ат N/л **, фосфатов в пределах 0,25—0,4 мкг-ат P/л при еще более низком соотношении величин N/P в пределах 4—6. И, наконец, очень низкой продуктивностью отличаются воды субтропического антициклонального круговорота, в эвфотической зоне которых средневзвешенная концентрация нитратов менее 1 мкг-ат N/л, а фосфатов около 0,2 мкг-ат P/л при отношении N/P менее 4.

Высокая продуктивность (нескольких граммов С/м² в день) может быть в условиях оптимальной освещенности, в локальных районах интенсивного питания фотического слоя глубинными водами при концентрации нитратного азота в эвфотической зоне более 10 мкг-ат N/л (до нескольких десятков мкг-ат N/л), при концентрации фосфатов более 1 мкг-ат P/л (до 2—3,5 мкг-ат/л); при «нормальном» соотношении N/P, характерном для океанических вод необедненных биогенными элементами и идентичном соотношению этих элементов в клетках фитопланктона, выросшего в условиях достаточного минерального питания.

Высокая первичная продуктивность более 1000 мг С/м² в день наблюдалась в Индийском океане, в северо-восточной части Аравийского моря, вблизи берега (к западу от Карачи), у юго-западной оконечности Индостана (Заика и др., 1967); у побережья Аравийского п-ва и Сомали — в период юго-западного муссона (максимальная из наблюденных величин 6,5 г С/м² в день); южнее Явы.

* Характеристики продуктивности приводятся в тексте по данным радиоуглеродного метода (Кабанова, 1968), без введения поправки. По последним сообщениям (Сорокин, 1973; Cushing, 1973), радиоуглеродный метод дает заниженные результаты, средний поправочный коэффициент — 1,50.

** Океаническую воду с концентрацией нитратов ≤ 2 мкг-ат N/л оценивают как бедную, истощенную питательными солями (Goering, Wallen, Nauman, 1970; Thomas, 1970 а).

Среднезональные характеристики концентрации биогенных элементов, их соотношения в эвфотической зоне и величины первичной продуктивности для Индийского океана приведены в табл. 1.

Таблица 1

**Средневзвешенные концентрации биогенных элементов в эвфотическом слое
и первичная продукция**

Широтные зоны Индийского океана	Средневзвешенные концентрации слоя 0—75 м, мкг-ат/л			N:P	N:Si	Si:P	Среднезональные величины первичной продукции, мг С/м ² в день*
	NO ₃ -N	PO ₄ -P	SiO ₃ -Si				
Более 20° с. ш.	10,3	1,05	11,7	9,8	0,86	11	~1000
20—15	4,5	0,56	7,5	8,0	0,60	13	
15—10	3,5	0,48	7,2	7,3	0,49	15	~ 500
10—5	2,5	0,39	5,1	6,4	0,49	13	
5—0	1,4	0,37	5,6	3,6	0,25	15	
0—5 ю. ш.	1,3	0,27	4,5	4,7	0,29	17	~ 200
5—10	1,9	0,30	6,1	6,3	0,31	20	
10—15	1,0	0,25	6,0	4,4	0,17	24	
15—20	0,65	0,18	6,7	3,6	0,10	37	
20—25	0,60	0,16	4,8	3,6	0,12	30	
25—30	0,74	0,20	4,5	3,8	0,16	22	Менее 200
30—35	0,76	0,27	3,7	2,9	0,18	14	
35—40	1,8	0,32	5,4	5,7	0,33	17	
40—45	4,4	0,53	5,8	8,4	0,76	11	Нет данных
45—50	10,4	1,25	8,0	8,2	1,30	6	
50—55	14,4	1,61	13,8	9,0	1,04	9	
55—60	13,8	1,66	30,1	8,4	0,46	18	Нет данных
Более 60	18,9	1,76	50,7	10,8	0,37	29	

* Характеристики даны на основе радиоуглеродного метода, без введения поправки.

Южнее 40° параллели для сопоставлений подобных вышеприведенным, мы не располагаем достаточными данными прямых определений первичной продуктивности. Кроме того, южнее зоны субтропической конвергенции — СТК (40° ю. ш.) — ограничивающее значение приобретает и световой фактор — вегетационный период — уже не является круглогодичным. В зоне Циркумполярного течения, ограниченного с севера зоной СТК (около 40° ю. ш.), а с юга зоной антарктической конвергенции — АК (около 50° ю. ш.), где продолжительность вегетационного периода в северной части составляет 7—8 мес, а в южной — около 6, концентрация питательных солей, составляющая в среднем для эвфотической зоны северной части NO₃-N 4,4, PO₄-P 0,53 мкг-ат/л, и для южной части NO₃-N 10,4; PO₄-P 1,25 мкг-ат/л при соотношении N/P около 8 все же ограничивает продуктивность фитопланктона.

Об этом свидетельствует и двухвершинная кривая развития фитопланктона. Лишь южнее зоны АК, где продолжительность достаточно интенсивной вегетации около 3—4 мес и запас питательных солей не успевает истощаться, концентрация биогенных элементов приближается к оптимальному пределу NO₃-N около 15 мкг-ат/л и PO₄-P > 1,6 мкг-ат/л; особенно же южнее АД (~65° ю. ш.), где вегета-

ционный период, ограниченный весной ледовыми, а осенью световыми условиями, сокращен до 2—2,5 мес*.

По имеющимся в литературе сведениям, запас питательных солей фотического слоя в зоне южнее АД за период вегетации расходуется лишь наполовину (Химия Тихого океана, 1966).

Расчеты годичного потребления биогенных элементов (азота, фосфора, кремния) фитопланктоном выполнены нами на основе данных по первичной продукции, определенной радиоуглеродным методом (Кабанова, 1968), с использованием стехиометрического отношения биохимического состава фитопланктона $C:N:P = 106:16:1$ и $Si:N:P$ близких $20:16:1$ (Sverdrup et al, 1942; Richards, 1965 и др.). Расчетные данные годичного потребления биогенных элементов фитопланктом, осредненные по зонам, данные содержания биогенных элементов по зонам в эвфотическом слое океана и сопоставление годичной потребности фитопланктона в биогенных элементах с их содержанием приводятся в табл. 2.

Таблица 2
Сопоставление потребностей фитопланктона в биогенных элементах
с их запасом в фотической зоне Индийского океана

Широтная зона Индийского океана	Запас биогенных элементов в слое 0—75 м, $m \cdot 10^6$			Потребление фито- планктона за год, $m \cdot 10^{12}$			Отношение годич- ного потребления к запасу слоя 0—75 м			Отношение запаса биогенных элемен- тов слоя 0—75 м к дневному пот- реблению		
	PO_4-P	NO_3-N	SiO_3-Si	PO_4-P	NO_3-N	SiO_3-Si	PO_4-P	NO_3-N	SiO_3-Si	PO_4-P	NO_3-N	SiO_3-Si
>20° с. ш.	3,05	13,5	28,0	15,1	102,5	271	5,0	7,6	9,7	74	48	38
20—15° с. ш.	1,53	5,52	18,6	10,90	74,0	196	7,1	13,4	10,5	51	27	35
15—10° с. ш.	3,18	10,5	42,8	24,9	170	448	7,8	16,2	10,5	47	22	35
10—5° с. ш.**	2,64	7,65	31,2	8,39	56,9	150	(3,2)	(7,4)	4,8	(115)	(49)	76
5—0° с. ш.	2,83	4,65	38,4	3,44	57,3	151	(3,0)	12,3	3,9	(122)	30	93
0—5° ю. ш.	2,35	5,02	35,2	11,5	78,3	206	4,9	15,6	5,8	75	23	62
5—10° ю. ш.	3,05	8,73	55,5	10,44	70,8	188	3,4	8,1	3,4	107	45	108
10—15° ю. ш.	2,72	5,37	63,4	20,0	136	360	7,4	25,3	5,7	50	14	64
15—20° ю. ш.	2,01	3,24	66,5	14,1	95,9	254	7,0	29,6	3,8	52	12	96
20—25° ю. ш.	1,64	2,69	43,2	8,85	60,1	159	5,4	22,3	3,7	68	16	99
25—30° ю. ш.	2,04	3,48	42,7	10,95	74,4	186	5,4	21,4	4,6	68	17	80
30—35° ю. ш.	3,11	4,01	39,1	18,9	128	339	6,1	31,9	8,7	60	11	42
35—40° ю. ш.	4,36	11,3	64,4	14,8	100,0	265	3,4	8,9	4,1	108	41	89
Для акватории севернее 40° ю. ш.	34,51	85,66	569,0	177,27	1204,6	3183	5,2	18,3	5,5	78	25	76

* Рассчитано на основе данных первичной продукции Ю. Г. Кабановой (1968) с поправкой — 1,5.

** Данные первичной продукции зоны по ряду показателей явно занижены против фактических, поэтому и величины соотношения потребления и запаса плохо укладываются в общий ряд.

Суммарное потребление биогенных элементов в фотическом слое Индийского океана к северу от 40° ю. ш., где вегетационный период продолжается практически круглогодично, составляет в год: фосфора — 0,177 млрд. т; азота — 1,20 млрд. т; кремния — 3,18 млрд. т.

Годичное потребление биогенных элементов фитопланктоном в тропической и субтропической области (см. табл. 2) значительно пре-

* На основе сведений, содержащихся в работах: Атлас Антарктики (1966); Н. М. Ворониной (1971); Кашкина (1969); Канаевой (1969), определяются периоды достаточно интенсивной вегетации фитопланктона, способной оказать заметное влияние на химический состав поверхностных вод.

вышает их содержание в эвфотической зоне: для азота — в 14 раз, фосфора и кремния — в 5—6 раз. Чтобы покрыть потребности фитопланктона в биогенных элементах для зоны тропиков и субтропиков, запасы азота должны обернуться в течение года не менее 14 раз, фосфора и кремния — 5—6 раз (с учетом поступления биогенных элементов в фотический слой извне — за счет подъема вод, речного стока и атмосферных осадков). В то время как потенциальная оборачиваемость фосфора вдвое выше, чем азота ($K_{\Phi} > K_a$ в 2 раза) (Максимова, 1972б), и по расчетным данным составляет около 40, азота — около 20.

Величина отношения потребления к запасу в три раза более высокая для азота, несмотря на его замедленную регенерацию, свидетельствует о наиболее напряженном положении в азотном питании, что и является следствием замедленной регенерации последнего. Величины отношения потребления к запасу фосфора и кремния практически различны, хотя растворение кремневых скелетных частиц протекает еще медленнее, чем регенерация азота. Это обстоятельство говорит о том, что и кремний не является первичным лимитирующим фактором. Действительно, содержание азота в эвфотическом слое тропической и субтропической зоны океана резко понижено относительно фосфора и кремния (см. табл. 1). Особенно в областях наиболе обедненных питательными солями.

Отношение N/P фотического слоя для зоны тропиков и субтропиков составляет в среднем — 5,5, а в зоне субтропического антициклонального круговорота — 3,5; исключение представляют участки, обогащаемые питательными солями за счет подъема вод, где отношение N/P приближается к «нормальному» (10—15). На картах отношения N/P выделены биогеохимические провинции с разной степенью недостаточности азота в поверхностном слое Индийского океана (Максимова, 1974). При хорошем обеспечении азотом отношение N/Si близко 1, за исключением районов, непропорционально обогащенных кремнекислотой (приантарктические воды, устья больших рек), где величины N/Si перестают быть индикатором обеспеченности азотом.

Из вышесказанного следует, что, очевидно, для всей тропической и субтропической зоны Индийского океана характерна в первую очередь недостаточность азота, ограничивающая продуктивность фитопланктона, вследствие чего тормозится и ассимиляция фосфора и кремния; а фактическая оборачиваемость фосфора отстает от потенциально возможной. Лишь в отдельных локальных участках, обладающих комплексом специфических условий, можно допустить ограничивающее влияние недостаточности соединений фосфора и кремния. Неравенство в обеспечении фитопланктона азотом, фосфором и кремнием усугубляется еще и тем, что фитопланктон практически может использовать только неорганические соединения азота, в то время как потребности в фосфоре могут в какой-то мере удовлетворяться за счет органических соединений; а в кремнии кроме растворенных фракций и за счет глинистых частиц (Вернадский, 1960).

Величины отношения потребления биогенных элементов к запасу имеют закономерные зональные различия (см. табл. 2). В зоне субтропического антициклонального круговорота (САК) продуктивность фитопланктона определяется фактически скоростями оборачиваемости азота, а незначительное поступление биогенных элементов извне (атмосферные осадки, фиксация свободного азота, адvection) лишь компенсирует их потерю фотическим слоем за счет гравитационного выноса с неразложившимися частицами. Очевидно, отношение годичного потребления азота к запасу в эвфотическом слое САК должно быть рав-

нозначно коэффициенту оборачиваемости. Это отношение, равное в среднем для зоны САК-25 действительно однозначно с коэффициентом оборачиваемости, полученным расчетным путем на основе законов термодинамики и составляющим в среднем для зоны порядка 20 (продолжительность окисления азотсодержащей части фитопланктона по расчетным данным в среднем для этой зоны около 20 дней (Максимова, 1972 б).

Таким образом, фактическая оборачиваемость азота в зоне САК достигает предельной теоретически возможной величины и даже несколько превышает расчетную. Небольшое превышение фактической скорости оборачиваемости против расчетной может объясняться некоторым ее ускорением за счет метаболизма. Соответствие расчетного коэффициента оборачиваемости, полученного эмпирическим путем, свидетельствует о их реальности, характеризующей реальные скорости процессов оборачиваемости азота в природных условиях.

Для высокопродуктивных областей тропической и субтропической зон, поверхностные воды которых интенсивно обогащаются биогенными элементами за счет подъема глубинных вод и процесс регенерации не является единственным источником питательных солей, характерны пониженные величины отношения годичного потребления к запасу. Так, для северной части Аравийского моря и Бенгальского залива и для зоны экваториальной дивергенции отношение годичного потребления азота к запасу составляет около 8 против расчетного коэффициента оборачиваемости, равного соответственно 22 и 24. Таким образом, для тропической и субтропической зон по величине отношения годичного потребления азота фитопланкtonом к запасу в эвфотическом слое можно судить о интенсивности питания фотического слоя глубинными водами.

Разница величин отношения годичного потребления фосфора к запасу фосфатов в эвфотическом слое между зонами, обогащенными и обедненными питательными солями, значительно меньше, чем по азоту. Если для зоны САК величина отношения по фосфору около 6, то для зон интенсивного подъема глубинных вод — 3,5—5 (меньше в 1,5 раза, по азоту соответственно — в 4 раза).

В зоне САК для обеспечения годичной потребности фитопланктона фосфором его запасу достаточно было бы обернуться не более 7 раз в течение года (см. табл. 2). Продолжительность окисления фосфорсодержащей части органического вещества фитопланктона по расчетным данным в среднем для этой зоны около 9 дней (Максимова, 1972б). Таким образом, потенциальная (теоретически возможная) оборачиваемость фосфора могла бы достигнуть в САК 40 раз в год. Недостаток азота особенно тормозит оборачиваемость фосфора в зоне субтропического антициклонического круговорота.

В зоне субтропического антициклонического круговорота запас азота в слое фотосинтеза может обеспечить фотосинтетическую деятельность фитопланктона при условии прекращения процесса регенерации и поступления азота извне в среднем в течение 15 дней, что близко к расчетной скорости окисления азотсодержащей части органической материи (в среднем 18 дней).

Выполненные расчеты и сопоставления неопровергнуто показывают, что в зоне тропиков и субтропиков при отсутствии питания глубинными водами фотического слоя продукция фитопланктона определяется скоростями оборачиваемости (ассимиляции и регенерации) азота, максимальная величина которой согласно расчетным и эмпирическим данным может достигать 25—30.

Анализ величин отношения Si/P и их концентраций, а также величин отношения годичного потребления кремния к его запасам в эвфотическом слое свидетельствует о том, что вторым биогенным элементом, ограничивающим продуктивность фитопланктона, является фосфор, а не кремний.

Первичная продукция. Первичная продукция фитопланктона является основой, на которой базируются все последующие звенья трофической цепи, в том числе и промысловые объекты. Оценка величин первичной продукции производилась по кислородному, радиоуглеродному методам, по биомассе фитопланктона, усвоемой солнечной радиацией. Величины первичной продукции Мирового океана, предлагаемые разными авторами, варьируют в широких пределах от 12 до 155 млрд. т органического углерода в год.

Кислородный метод дает завышенные результаты, а радиоуглеродный — заниженные. По последним данным, для правильной оценки первичной продуктивности по радиоуглеродному методу следует вводить среднюю поправку — 1,5 (Сорокин, 1973; Cushing, 1973).

По Индийскому океану для акватории к северу от 40° ю. ш. на основе обобщения данных радиоуглеродного метода Ю. Г. Кабанова (1968) оценивает первичную продукцию в размере 5—5,6 млрд. т Сорг в год, в среднем 120 г/м², с поправкой соответственно 7,5—8,4 млрд. т, или 180 г/м² в год. Но Ю. А. Сорокин (1973) допускает возможность двукратного занижения первичной продукции радиоуглеродным методом, в этом случае первичная продукция составила бы 10—13 млрд. т.

С. В. Бруевич и В. Н. Иваненков (1971) в результате пересчета данных радиоуглеродного метода (Коблен-Мишке и др., 1968) получили среднюю величину годовой продукции Мирового океана 44 млрд. т, в том числе для Индийского океана — 12,9 млрд. т (мотивировка использованных коэффициентов пересчета не приводится).

М. В. Федосов и В. В. Волковинский (1965), рассчитавшие первичную продуктивность антарктического сектора Индийского океана по кислороду, получили чрезвычайно высокий результат — 8,54 млрд. т С в год. Причина, очевидно, не только в общем завышении результатов кислородного метода, но и в результате использования для расчетов неверных, как показали последующие публикации, данных растворимости кислорода по Труслейлу (Максимова, Чернякова, 1968). Наумов (устное сообщение) оценивает на основе биомассы фитопланктона первичную продукцию всего антарктического водного кольца порядка 10 млрд. т С в год.

Таким образом, в оценке первичной продукции Индийского океана также нет единого мнения.

Для Индийского океана расчет первичной продукции на основе запаса питательных солей выполнен нами впервые. В своих расчетах мы исходили из предпосылки, что океан в целом является сбалансированной системой, в которой содержание биогенных элементов поверхностного слоя есть выражение динамического равновесия между скоростями физического переноса с одной стороны, а с другой — скоростями химических, биохимических и физико-химических процессов; а также поступления с речным стоком, атмосферными осадками и захоронением в грунты неразложившихся органических остатков. Расчет производился на основе запаса минерального азота (как определяющего продуктивность фитопланктона) в фотическом слое с учетом коэффициентов оборачиваемости и продолжительности вегетационного периода, дифференцированно по зонам и для океана в целом (табл. 3).

Таблица 3

Расчет первичной продукции Индийского океана на основе запаса питательных солей

Широтная зона Индийского океана	Содержание NO_3-N в слое 0—75 м, $m \cdot 10^6$	Продолжительность окисления азотодер- жачей части орга- нического вещества фитопланктона, дни	Коэффициент обращаемости	Запас NO_3-N слоя 0—75 м \times коэффици- ент обращаемости, $m \cdot 10^9$	Первичная продукция C_{org}		
					Суммарная запасы, $m \cdot 10^6$	g/m^2 в год	g/m^2 в день*
Более 20° с. ш.	13,48			296	1,68	1350	3,70
20—15° с. ш.	5,52			121	0,690	586	1,06
15—10° с. ш.	10,50	16,5	22	231	1,31	461	1,26
10—5° с. ш.	7,65			191	1,09	372	1,02
5—0° с. ш.	4,65			116	0,660	202	0,580
0—5° ю. ш.	5,02			120	0,684	184	0,500
5—10° ю. ш.	8,74			210	1,19	276	0,760
10—15° ю. ш.	5,37			124	0,702	140	0,380
15—20° ю. ш.	3,24			74,5	0,423	89,3	0,240
20—25° ю. ш.	2,70			51,3	0,291	67,9	0,190
25—30° ю. ш.	3,48			66,1	0,376	84,8	0,230
30—35° ю. ш.	4,02			52,3	0,297	59,3	0,160
35—40° ю. ш.	11,34			147	0,837	141	0,590
40—45° ю. ш.	26,68		4	107	0,608	106	0,500
45—50° ю. ш.	57,75		2	116	0,659	124	0,690
50—55° ю. ш.	72,54			72,5	0,412	85,9	0,720
55—60° ю. ш.	61,57			61,6	0,350	82,6	0,920
60—65° ю. ш.				36,3	0,206	56,5	0,750
Более 65° ю. ш.	72,51	125	0,5				
Для всего океана	377		6	2190	12,5	170	0,460

* Для периода вегетации.

За основу расчета взят слой 0—75 м. Толщина фотического слоя колеблется по районам в пределах 0—25, 0—50, 0—75, 0—100 м; наиболее интенсивно фотосинтез протекает в слое 0—50 м, но ветровое перемешивание обычно охватывает поверхностные воды до глубины 75 м, способствуя в его пределах перераспределению питательных солей. И только в областях, подверженных постоянно действующим устойчивым ветрам, ветровое перемешивание может охватывать 100-метровый слой. Средняя толщина эвфотической зоны Мирового океана принята равной 70—75 м (Моисеев, 1969) и 80 м (Норре, 1969). Подобные средние цифры получены путем непосредственных измерений и по Индийскому океану, обзор литературы по этому вопросу приводится в статье М. П. Максимовой (1972г).

В тропической и субтропической зонах с круглогодичной вегетацией, продуктивность определяется запасом питательных солей и их обращаемостью. Биогенные элементы неоднократно в течение года проходят цикл: минеральная форма — живое органическое вещество — отмершее органическое вещество — минеральная форма, измеряемый коэффициентами обращаемости. Коэффициент обращаемости

ваемости рассчитан на основе констант аммонификации Б. А. Скопинцева (1947), позволивших рассчитать продолжительность регенерации азота по зонам (Максимова, 1972б). Согласно расчетам (см. табл. 3) суммарная величина первичной продукции для тропической и субтропической зоны Индийского океана, на долю которой приходится около 70% акватории, составляет 10,3 млрд. т углерода в год.

В умеренных и высоких широтах продуктивность фитопланктона определяется не только запасом питательных солей и их оборачиваемостью, но и продолжительностью вегетационного периода. В северной части Циркумполярного течения (ЦК), примыкающей к СТК, где продолжительность вегетации 7—8 мес, расчеты показали возможность четырехкратной оборачиваемости питательных солей в течение этого периода. В южной части ЦК, примыкающей к АК, где продолжительность вегетации около 6 мес, оборачиваемость азота в этот период, исходя из скоростей регенерации, равна 2—3, что соответствует характерной для этой зоны двухвершинной кривой развития фитопланктона. Вторичная вспышка, вероятно, происходит за счет регенерации питательных солей, ассимилированных в период весеннего цветения фитопланктона.

Для расчета первичной продукции в антарктических водах к югу от зоны АК необходимо знать, в какой степени используется в течение короткого вегетационного периода зимний запас биогенных элементов фотического слоя. На данном этапе вряд ли возможно по этому вопросу категоричное, достаточно обоснованное решение. Очевидно только то, что южнее зоны АК непродолжительный вегетационный период и длительность регенерации соединений азота в условиях низких температур допускают однократное их использование в течение одного сезона.

В пределах 50—60° параллели продолжительность вегетации (3—4 мес) и продолжительность регенерации солей азота (95—120 дней) (Максимова, 1972б) фактически равнозначны. По наблюдениям Н. М. Ворониной (1971) в этой зоне может возникать сравнительно небольшой осенний пик фитопланктона, что говорит о возможности вторичного использования лишь небольшой части питательных солей, ассимилированных в самом начале вегетационного периода, и в то же время свидетельствует о полном однократном использовании зимнего запаса питательных солей.

Южнее 60° параллели длительность регенерации солей азота (110—140 дней) значительно превышает продолжительность вегетационного периода, составляющего в пределах 60—65° ю. ш. около 3 мес, а к югу от зоны антарктической дивергенции (АД) — около 2—2,5 мес. Эта зона характеризуется хорошо выраженной одновершинной кривой развития фитопланктона.

Ход развития фитопланктона в субантарктических и антарктических водах, характерной чертой которого является смещение максимума с весны на период антарктического лета и кратковременность максимума, особенно в водах, прилегающих к материкову (Воронина, 1971), несмотря на достаточно высокое содержание биогенных элементов, свидетельствует о том, что ограничивающими факторами являются не питательные соли, а световые условия.

По литературным данным («Химия Тихого океана», 1966), зимний запас питательных солей в этой зоне в короткий вегетационный период расходуется лишь наполовину.

Согласно вышесказанному при однократном использовании питательных солей в зоне между 50—60° ю. ш. и половинном к югу от 60° параллели первичная продукция этой области составит около

1 млрд. т углерода в год, а для всего антарктического сектора Индийского океана — 2,24 млрд. т *. Полученная величина первичной продукции антарктического сектора Индийского океана сопоставима с расчетами А. Наумова (устное сообщение), сделанными на основе биомассы фитопланктона (10 млрд. т С в год для всего Южного океана).

Первичная продуктивность для Индийского океана в целом по нашим расчетам, сделанным на основе питательных солей, составляет 12,5 млрд. т углерода в год.

Возможные ошибки расчетов первичной продукции могут заключаться в следующем.

1. В расчетах не учитывалось использование в питании фитопланктона аммонийной и нитритной форм азота, что могло привести к некоторому занижению результатов. Правда, согласно литературным данным (Thomas, 1970 а, б), роль аммонийного и нитритного азота в питании фитопланктона в водах как богатых, так и бедных питательными солями, незначительна, поэтому и ошибка в расчетах за счет этих факторов не может быть существенной. В Индийском океане в фотическом слое доля аммонийного и нитритного азота в среднем составляет около 4 % от суммарного минерального.

2. За основу для расчетов взят поверхностный 75-метровый слой. Мотивировка выбора этого слоя приводилась выше. В малопродуктивной зоне САК процесс фотосинтеза может осуществляться до глубины 100 м и более, но на этих глубинах продуктивность столь незначительна, что существенных изменений в результаты расчетов также внести не может. Возможные отклонения толщины фотического слоя от взятой нами средней в сторону уменьшения в шельфовой прибрежной зоне компенсируются перераспределением питательных солей за счет ветрового перемешивания на глубину в среднем до 70—80 м. В зоне сильных устойчивых ветров (зона Циркумполярного течения) перемешивание охватывает несколько больший слой, что может сказать на некотором занижении результатов расчета первичной продукции для этой зоны.

3. При вычислении коэффициентов оборачиваемости азота нами использовались данные по скоростям регенерации азота, рассчитанные на основе констант аммонификации, полученных Б. А. Скопинцевым (1947) в результате обобщения экспериментальных данных. Но порядок величин скоростей регенерации питательных солей и их оборачиваемости, полученных нами расчетным путем на основе законов термодинамики, соответствует отдельным сведениям, встречающимся в литературе, по оборачиваемости биогенных элементов, наблюдаемой непосредственно в природе.

Некоторые возможные вышеуказанные небольшие неточности при расчете первичной продукции для крупномасштабных площадей нивелируются. А величины первичной продукции, полученные расчетным путем, взаимоподтверждаются данными радиоуглеродного метода (с поправкой) для акватории, где эти наблюдения имеются, показывая реальность оценки первичной продукции для Индийского океана, составляющей 12,5 млрд. т органического углерода в год. Средняя величина первичной продуктивности Индийского океана, по нашим расчетам, составляет 170 г С/м² в год, что очень близко к средней продук-

* При условии половинного расходования питательных солей в зоне к югу от 60° ю. ш. первичная продукция составит в среднем для периода вегетации 0,750 г С/м² в день, при условии расходования всего зимнего запаса дневная продукция этой зоны была бы неоправданно высокой — 1,5 г С/м² в день. Продуктивность всего антарктического сектора возросла бы незначительно — до 2,44 млрд. т.

ции Мирового океана. Первичная продукция Мирового океана, по последним данным Ю. И. Сорокина (1973) (на основе радиоуглеродного метода), достигает 60—80 млрд. т С в год, что составит в среднем 170—220 г/м² в год.

Результаты сопоставления характеристик скоростей оборачиваемости азота по зонам Индийского океана, полученных двумя противоположными путями: исходя из фактического потребления азота фитопланктоном и сопоставления их с наличными запасами азота в эвфотической зоне (см. табл. 2); расчетным путем на основе законов термодинамики (см. табл. 3) и их идентичность для зоны САК свидетельствует о том, что они отражают реальные скорости процессов оборачиваемости азота, протекающих в океане. Для областей тропической и субтропической зоны Индийского океана, в которых практически отсутствует подъем глубинных вод и продукция фитопланктона определяется скоростями реутилизации азота, коэффициенты оборачиваемости азота, полученные расчетным путем, близки величинам отношения годичного потребления азота к его запасу в эвфотическом слое (см. табл. 2, 3). Несоответствие расчетных коэффициентов оборачиваемости и величин отношения годичного потребления азота фитопланктоном к его запасу в эвфотическом слое наблюдается в зонах подъема глубинных вод, где основным источником азота являются глубинные воды и продуктивность определяется не только скоростями регенерации азота, но и интенсивностью подъема. И чем интенсивнее питание фотического слоя глубинными водами, тем ниже величина отношения годичного потребления к запасу.

Особенно низкие величины отношения (в три раза ниже расчетных коэффициентов оборачиваемости) свойственны зонам интенсивного подъема вод в северной части Аравийского моря, в северной части Бенгальского залива и в зоне экваториальной дивергенции.

В заключение интересно сопоставить фактическую первичную продуктивность Индийского океана и потенциально возможную при условии более высокой обеспеченности питательными солями.

Фактическая первичная продукция в водах Индийского океана — около 12,5 млрд. т углерода в год, а в зоне тропиков и субтропиков (к северу от 40° ю. ш.) — около 10 млрд. т. В условиях достаточной инсоляции (зона тропиков и субтропиков) при достаточной обеспеченности питательными солями первичная продуктивность может достигать нескольких граммов С_{орг}/м² в день. В условиях интенсивного питания фотического слоя глубинными водами наблюдается продуктивность 2—3 г С_{орг}/м² в день, а в исключительных случаях 6—10 г/м² в день. При уровне первичной продукции 2—3 г/м² в день на акватории Индийского океана к северу от 40° ю. ш. первичная продукция достигала бы соответственно порядка 35—55 млрд. т углерода в год, для чего потребовалось бы около 6—9 млрд. т азота, а при условии 20-кратной его оборачиваемости — 0,30—0,45 млрд. т (против фактического — 0,085 млрд. т). Таким образом, для достижения этой производительности средняя концентрация минеральных соединений азота в фотическом слое зоны тропиков и субтропиков должна быть в 3,5—5 раз выше фактической.

Выводы

1. Продуктивность фитопланктона при достаточной освещенности определяется наличием питательных солей в фотическом слое. Распределение величин первичной продукции в Индийском океане в крупномасштабном плане соответствует распределению биогенных элементов.

Положительная связь среднезональных величин первичной продукции и содержания биогенных элементов в поверхностном 100-метровом слое выражена коэффициентами корреляции: фосфатов +0,89; нитратного азота +0,83; кремнекислоты +0,88 (при доверительной вероятности $P > 99,9\%$).

Статистически достоверна приуроченность высокопродуктивных районов к зонам подъема вод.

2. Выявлено следующее соответствие различных уровней первичной продукции и биогенных элементов (средневзвешенные концентрации в фотическом слое):

Высокая продуктивность порядка нескольких граммов C/m^2 в день — в локальных районах интенсивного питания эвфотического слоя глубинными водами, $>10 \text{ мкг-ат N/l}$, $>1 \text{ мкг-ат P/l}$, при «нормальном» соотношении N/P , соответствующем стехиометрическому соотношению в составе клеток фитопланктона.

Относительно высокая продуктивность порядка 1 $\text{g C}/\text{m}^2$ в день — в зонах с содержанием около 10 мкг-ат N/l , 1 мкг-ат P/l , 10 мкг-ат Si/l , $\text{N/P}=10$.

Средняя продуктивность ($\sim 500 \text{ мг C}/\text{m}^2$ в день) — около 3,5—4,5 мкг-ат N/l ; 0,5 мкг-ат P/l ; 7 мкг-ат Si/l ; $\text{N/P}=7 \div 8$.

Низкая продуктивность ($\sim 200 \text{ мг C}/\text{m}^2$ в день) — около 1—2,5 мкг-ат N/l ; 0,25—0,4 мкг-ат P/l ; 5—6 мкг-ат Si/l ; $\text{N/P}=4 \div 6$.

Очень низкая продуктивность ($<200 \text{ мг C}/\text{m}^2$ в день — менее 1 мкг-ат N/l ; $\sim 0,2 \text{ мкг-ат P/l}$; 4—5 мкг-ат Si/l ; $\text{N/P}=4$).

3. Эффективность использования питательных солей определяется скоростями их обрачиваемости (ассимиляции — в процессе синтеза ОВ и регенерации — в процессе минерализации ОВ) и характеризуется коэффициентами обрачиваемости (КО). Константы фосфатификации вдвое выше констант аммонификации, вследствие чего регенерация фосфора протекает вдвое быстрее азота. По расчетным данным продолжительность регенерации фосфора в тропиках в среднем около 8 дней, в субтропиках — 12, в умеренных широтах — 18, в антарктических водах — 60, азота — соответственно около 16, 25, 55, 120 дней.

Обрачиваемость азота, рассчитанная на основе скоростей регенерации, с учетом продолжительности вегетационного периода составляет в тропиках порядка 24, в субтропиках — 15, в умеренных широтах — 3, южнее зоны АК основная масса азота успевает в течение периода вегетации использоваться фитопланктоном не более одного раза. Скорости обрачиваемости азота (вследствие более медленной регенерации) контролируют потребление фосфора и определяют его обрачиваемость, которая поэтому в океане вдвое ниже теоретически возможной.

4. Потребление биогенных элементов фитопланкtonом на акватории к северу от 40° ю. ш., рассчитанное на основе данных первичной продукции, определенной радиоуглеродным методом, достигает 0,177 млрд. т фосфора; 1,20 млрд. т азота, 3,03 млрд. т кремния в год, что многократно превышает содержание минеральных форм биогенных элементов в фотическом слое.

5. Соответствие величин коэффициентов обрачиваемости азота, полученных расчетным путем на основе физико-химических закономерностей, эмпирическим коэффициентам обрачиваемости для зоны, где потребности фитопланктона в питательных солях покрываются в основном за счет их регенерации, свидетельствует о том, что они отражают реальные скорости процессов обрачиваемости азота в океане.

6. Первичная продукция, рассчитанная для Индийского океана на основе питательных солей, дифференцирована по широтным зонам с

учетом скоростей обрачиваемости биогенных элементов и продолжительности вегетационного периода; для океана в целом составляет порядка 12,5 млрд. т органического углерода в год при средней величине 170 г С/м² в год, выраженная в ОВ (в сыром виде) — около 250 млрд. т.

7. В Индийском океане промыслом изымается в год около 0,003% от годичной величины первичной продукции; в Тихом и Атлантическом океанах — около 0,03%. По своей продуктивности Индийский океан не уступает Тихому и Атлантическому.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас Антарктики. Л.—М., Изд-во ГУГК, т. I, 1966.
- Бруевич С. В., Иваненков В. Н. Проблемы химического баланса Мирового океана. — «Океанология», т. XI, вып. 5, 1971, с. 835—841.
- Вернадский В. И. К проблеме разложения каолина организмами. М., «Наука», 1960, т. V, с. 118—119.
- Воронина Н. М. Годовой цикл планктона в Антарктике. — В кн.: Основы биологической продуктивности и ее использование. М., 1971, с. 64—71.
- Кабанова Ю. Г. Первичная продукция северной части Индийского океана. — «Океанология», т. 8, вып. 2, 1968, с. 270—278.
- Канаева И. П. О количественном распределении планктона в море. — «Труды ВНИРО», т. 66, 1966, с. 168—176.
- Кашкин Н. И. Основные закономерности биологической продуктивности Южной Атлантики. — «Труды ВНИРО», т. 66, 1966, с. 128—159.
- Кобленц-Мишке О. И., Кабанова Ю. Г., Волковинский В. В. Распределение и величина первичной продукции вод Мирового океана. — В кн.: Научно-техническая информация ВНИРО. М., 1968, вып. 6, с. 3—9.
- Максимова М. П. Распределение биогенных элементов в водах Индийского океана (в форме карт). М., Изд-во ОНТИ ВНИРО, 1972а, с. 99.
- Максимова М. П. Расчеты скоростей регенерации азота и фосфора в водах Индийского океана. — «Океанология», т. XII, 1972б, вып. 6, с. 1003—1008.
- Максимова М. П. Химия трофического слоя Индийского океана и ее связь с продуктивностью (северное полушарие). — «Труды ВНИРО», 1972в, т. 75, вып. 1, с. 27—52.
- Максимова М. П. Биогенные элементы тропосферы и субтропосферы Индийского океана. — В кн.: Химия морей и океанов. М., 1973, с. 40—55.
- Максимова М. П. Отношение N/P и Si/P в водах Индийского океана. — «Океанология», 1974, т. XIV, вып. 5, с. 830—839.
- Максимова М. П., Налетова И. А. Гидрохимическая характеристика вод юго-западного побережья Южной Америки. Экспресс-информация ЦНИИТЭИРХ, 1974, сер. 9, вып. 8 (дополнительный), с. 1—23.
- Максимова М. П., Чернякова А. М. К вопросу о растворимости кислорода в морской воде. — «Океанология», 1968, т. VIII, вып. 5, с. 912—919.
- Моисеев П. А. Биологические ресурсы Мирового океана. М., «Пищевая промышленность», 1969, с. 338.
- Предварительные итоги биологических исследований в 19-м рейсе НИС «Михаил Ломоносов». — В кн.: Исследования в северо-западной части Индийского океана. Севастополь, 1967, с. 83—89. Авт.: В. Е. Заика, А. Д. Гордина, Т. М. Ковалева, Л. В. Кузьменко.
- Скопинцев Б. А. О скорости разложения органического вещества отмершего planktona. — «ДАН СССР», 1947, т. 58, № 8, с. 1797—1800.
- Сорокин Ю. И. Первичная продукция морей и океанов. — В кн.: Общая экология. Биоценология. Гидробиология. М., 1973, с. 7—46.
- Федосов М. В., Волковинский В. В. Кислородный режим — показатель первичной продуктивности морских вод. — «Труды ВНИРО», 1965, т. VII, с. 131—144.
- Химия Тихого океана. М., «Наука», 1966, с. 359.
- Хоулт С. Д. Пищевые ресурсы океана. — В кн.: Океан. М., 1971, с. 190.
- Cushing D. H. Production in the Indian Ocean and Transfer from the Primary to the Secondary Level. Eeological Studies, vol. 3, 1973, с. 475—486.
- Goering J. I., Wallen D. D., Nauman R. M. Nitrogen uptake by phytoplankton in the discontinuity layer of the eastern subtropical Pacific Ocean. Limnology and Oceanography, vol. 15, № 5, 1970.
- Horne' R. A. Marine Chemistry. Wiley—Interscience. New-York—London—Sydney—Toronto, 1969.
- Richards, F. A. Dissolved gases other than carbon dioxide—Chemical Oceanography, 1, 1965, с. 197—225.

Sverdrup H. V., Johnson, M. W., Fleming, R. H. The oceans, their physico-chemistry and general etiology. Prentice-Hall, N. Y., 1942, s. 1087.

Thomas, W. H. On nitrogen deficiency in tropical Pacific oceanic phytoplankton. Photosynthetic parameters in poor and rich water. Limnol. and Oceanogr., vol. 15, № 3, 1970 a, c. 380—386.

Thomas W. H. Effect of ammonium and nitrate concentration on chlorophyll increases in natural tropical Pacific phytoplankton populations. Limnol. and Oceanogr., vol. 15, № 3, 1970 b, c. 386—393.

Availability of biogenic elements for phytoplankton and efficiency of their utilization in the Indian Ocean Primary production

M. P. Maximova

SUMMARY

Primary hydrochemical materials obtained by Soviet and foreign expeditions including more than 100000 chemical analysis are taken as a basis for this investigation. Beside ordinary visual comparisons of charts and mean zonal values of the content of biogenic elements in the surface layer and primary production as well as correlation analysis of the parameters a series of calculations is made to assess the demand of phytoplankton in nutrients by zones and potential possibilities to meet the demand. Primary production is assessed on the basis of the stock of biogenic elements, their turnover and duration of the vegetative period by zones and for the whole Indian Ocean.