

ОБ ОКЕАНОЛОГИЧЕСКИХ ОСНОВАХ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ПЛАНКТОНА (НА ПРИМЕРЕ СЕВЕРНОЙ АТЛАНТИКИ)

А. А. Елизаров, А. Д. Щербинин

Изучение океанологических факторов, которые определяют пространственное распределение планктона, весьма важно как для практических целей выявления продуктивных и непродуктивных районов моря, так и для решения кардинальных вопросов движения живой и неживой материи.

Исследования океанологических, главным образом абиотических, основ пространственной неравномерности первичной продукции, по-видимому, следует начинать с изучения наиболее важных факторов и явлений, от которых зависят величина чистой массы фитопланктона, общий рост продуктивности и т. п.

Важной в аспекте промысловой океанографии характеристикой является температура воды. Однако если зависимость географического распределения фитопланктона от температуры воды очевидна (см. ниже), то рост и величина первичной продукции связаны с температурой воды лишь косвенно. В общем случае повышение температуры воды способствует росту продуктивности, так как регенерация солей идет быстрее (S. Nielsen, 1959). Но это явление характерно в основном для прибрежных районов, где снабжение биогенами слоя фотосинтеза происходит за счет распада органических соединений. В открытых же районах океана биогены поступают в слой фотосинтеза в результате циркуляции вод (S. Nielsen, 1959) и поэтому снабжение ими не зависит от распада органики и, следовательно, температуры воды. Содержание в воде биогенных веществ и некоторых растворенных газов является важнейшей реальной основой образования первичной продукции и роста планктона в море.

Харвей (1948) подчеркивал, что одним из факторов, определяющим растительную жизнь в море, является снабжение биогенами и, прежде всего, фосфатами и нитратами той зоны, куда свет подходящей длины волны проникает с интенсивностью, достаточной для того, чтобы образование углеводов в процессе фотосинтеза превосходило сгорание углеводов в процессе дыхания.

Последующие исследования подтвердили главенствующее значение солей фосфора и азота для развития фитопланктона. Так, по Волковинскому (1967), для холодноводных и тепловодных видов фитопланктона лимитирующие концентрации фосфора равны соответственно 0,5 и 0,3 мг-атом/м³, нитратов — 7,5 и 4,8, а кремния — 10,0 и 6,6 мг-атом/м³. Такие низкие концентрации минерального кремния почти не встречаются в пределах фотосинтетического слоя Мирового океана, тогда как концентрации фосфора и азота нередко бывают и меньше. Лимитирующее влияние последних на рост первичной продукции представляется очевидным.

Тесная связь роста фитопланктона с содержанием в морской воде биологически активных элементов С, О, Р и N позволила обосновать метод расчета первичной продукции по изменчивости во времени этих гидрохимических показателей (Волковинский, 1967).

Интенсивность фотосинтеза, скорость образования первичной продукции и в конечном итоге количество фитопланктона определяются также условиями освещенности и глубиной фотосинтетического слоя. Условия освещенности являются функцией широты и для определенных

широтных зон и ярко выраженных климатических областей более или менее постоянны. Более переменной величиной является глубина фотосинтетической зоны.

При прочих равных условиях закономерна обратная зависимость между продуктивностью и глубиной распространения фотосинтеза (Винберг, 1960; Харвей, 1948). Хорошо известен классический пример сравнения продуктивности в Саргассовом море и бухте Уолфиш-Бей. В Саргассовом море толщина зоны фотосинтеза выражается в десятках метров, в бухте Уолфиш-Бей — в дециметрах, соответственно продуктивность последней на два-три порядка выше.

Продуктивность морских вод в сильнейшей степени зависит от уровня стратификации вод, общепринятым показателем которой является вертикальная устойчивость водных слоев ($E \cdot 10^8$ или $E \cdot 10^5$).

При наличии слоя скачка плотности ρ , в котором наблюдается максимум $E \cdot 10^8$, наибольшую биомассу фитопланктона находят над этим слоем, а под ним биомасса резко снижается (Семина, 1957; Сорокин, 1959). Это положение справедливо лишь в том случае, если поверхностный слой, образующий зону интенсивного фотосинтеза, в достаточной мере насыщается биогенами. В противном случае высокий уровень стратификации вод, препятствующий обогащению поверхностного слоя биогенами, оказывает затормаживающее воздействие на рост фитопланктона. При обедненном биогенами поверхностном слое максимум фитопланктона часто располагается глубже слоя скачка плотности (Семина, 1957).

Перечисленные выше важные океанологические характеристики — температура воды, содержание биогенных веществ, глубина фотосинтетического слоя и вертикальная устойчивость водных слоев, связь которых с первичной продуктивностью морских вод очевидна, являются функцией динамики вод в целом и отдельных ее феноменов, таких как условия перемешивания, горизонтальный и вертикальный обмен вод, наличие апвеллинга и т. п.

Условия перемешивания, зависящие от суровости зимы, ветровой деятельности, топографии района, степени стратификации вод, общей циркуляции вод и многих других факторов, часто оказывают альтернативное влияние на развитие первичной продукции. Усиление перемешивания и вертикального обмена приводит к обновлению запасов биогенных веществ в поверхностном слое моря, но одновременно ускоряет вынос фитопланктона за пределы зоны фотосинтеза.

Участок выхода глубинных вод в поверхностные слои далеко не всегда выделяется высокой продуктивностью. Сложный характер зависимости продуктивности вод от абиотических факторов хорошо виден на примере шельфовой зоны у Юго-Западной Африки (Елизаров, 1967). Высокая продуктивность района Уолфиш-Бей ($22-23^\circ$ ю. ш.) обеспечивается постоянным притоком с юга, из зоны подъема, расположенной приблизительно на $25^\circ 30'$ ю. ш., богатых биогенными веществами вод и высокой степенью стратификации фотического слоя. Севернее Уолфиш-Бея высокий уровень стратификации вод не подкрепляется высокими величинами содержания биогенов, а южнее при очевидном богатстве вод питательными солями уровень стратификации сравнительно невысок.

Приведенный пример показывает, что в конкретных случаях может отсутствовать прямая связь между подъемом глубинных вод и продуктивностью. Однако в качестве общей закономерности такая связь, по-видимому, неоспорима.

С. Нильсен (S. Nielsen, 1959) различает по продуктивности четыре класса вод (в г С/сут): 0,5—3,0 — в местах апвеллинга, 0,2—0,5 — в местах постоянного смешения с глубинными водами, 0,1—0,2 — при от-

сутствии смещения с глубинными водами и 0,05 — в наиболее «старых» водах.

Не менее показательно сравнение общей картины распределения вертикальных скоростей движения вод $W_0 \cdot 10^5$ см/с, фосфатов и общей биомассы планктона в Атлантическом океане (Латун, 1962; Hentshel and Wattenberg, 1930).

Участки интенсивного подъема вод, высокого содержания фосфатов и биомассы планктона совпадают с динамически активными областями, районами мощных горизонтальных течений: Лабрадорского и Северо-Атлантического, Канарского, Северного и Южного Пассатных, Бенгельского и Антарктического кругового.

Исследование общих закономерностей распределения биомассы фитопланктона в зависимости от характера горизонтального и вертикального движения вод проводилось на примере Лабрадорского течения (Елизаров, Мовчан, 1973).

Оказалось, что повышенное (максимальное) содержание фитопланктона в течение почти всего года и в разные годы приходится на всю область движения вод, в проекции на вертикальную плоскость, совпадая большей частью с фронтальной зоной взаимодействия вод различного происхождения, которая выражена максимальными скоростями геострофических течений. В этом смысле благоприятные условия для развития фитопланктона не ограничиваются участком подъема глубинных вод, а захватывают полосу их распространения (растекания) в слое фотосинтеза и смежный участок их погружения.

Таким образом, к необходимым условиям интенсивного развития первичной продукции относятся оптимальная стратификация водных слоев, существенно ограничивающая глубину фотосинтетического слоя, и постоянное снабжение слоя фотосинтеза биогенными веществами. Такие условия соблюдаются преимущественно в районах интенсивных горизонтальных и вертикальных движений, часто связанных либо с характером рельефа дна моря, либо с взаимодействием водных масс различного происхождения.

Физическими и динамическими характеристиками океанических вод в вертикальной и горизонтальной плоскостях, которые сравнительно легко определить и рассчитать, могут служить горизонтальные и вертикальные (особенно для слоя фотосинтеза) градиенты поля плотности, температуры воды и морфологии дна моря.

Последняя характеристика, жестко закрепленная во времени, может быть рассчитана заранее, ее распределение в горизонтальной плоскости дает необходимый фон при поиске закономерных связей абиотических и биотических условий в море.

Географическое разделение районов с различной биомассой фитопланктона, пространственная неравномерность первичной продукции теснейшим образом связаны с теми же характеристиками среды и природными явлениями, которые определяют рост и биомассу продукции. Однако смысл и степень влияния тех же факторов нередко меняются.

Температура воды определяет пределы обитания тех или иных массовых и немассовых видов фитопланктона. На примере Северо-Западной Атлантики хорошо видно, что минимальное количество видов и минимальная биомасса фитопланктона приходятся на экстремальные по температуре генетически однородные воды — арктические, к которым весной 1958 г. относилось лишь 3% всех видов, и тропические — 4% (Мовчан, 1970). Следовательно, абсолютные величины температуры воды могут иметь лимитирующее значение для продуктивности вод вблизи крайних пределов существования массовых видов.

Содержание биогенных веществ является одним из основных определяющих факторов пространственной (географической) неравномерности

первичной продукции. Подробные съемки весной и осенью 1959 г. в районе Норвежского и Гренландского морей показали, что количество фитопланктона почти строго идентично содержанию фосфора в воде (Тимохина, 1960). Наблюдения на ЛП «Обь» в Атлантическом океане в районе от 25° с. ш. до 55° ю. ш. в 1958—1960 гг. также подтвердили по совпадению зон минимума тезис об общем соответствии содержания фосфатов величинам первичной продукции (Кляшторин, 1964).

Поскольку содержание минеральных солей фосфора, азота и кремния во многом определяет пространственную неравномерность продуктивности вод, весьма важно выделить географически выраженные источники биогенов. Помимо зон и участков интенсивного подъема вод гидродинамического характера выделяются прибрежные районы с большим объемом речного стока, области, расположенные между экстремумными положениями кромки льда и, наконец, отмельные части Мирового океана, целиком расположенные в пределах зоны фотосинтеза.

Реки как источник снабжения биогенами прибрежных вод неравноценны. По Алекину (1966), средняя величина минерализации речной воды для всех рек Земли равняется 63,6 мл/л (с CO_2 — 87 мл/л). Отклонения от средней величины весьма существенны (например, минерализация Гудзона равна 118 мл/л, а Делавэра — 70 мл/л).

Однако значение речного стока для продуктивности вод состоит не только в выносе минеральных солей. Реки с ярко выраженным сезонным стоком с начала половодья существенно изменяют стратификацию вод в прибрежных районах. Так, большие величины устойчивости водных слоев в 1960 г. вблизи берегов Ньюфаундленда и вдоль основной струи Лабрадорского течения появились в результате усиления речного стока и соответственного увеличения составляющей устойчивости по солености (Елизаров, 1962).

С удалением от источников континентального стока величина $E \cdot 10^8$ быстро уменьшается, достигая минимальных значений на расстоянии 150—200 миль от берега. Наиболее продуктивные промысловые районы Северо-Западной Атлантики (Флемиш-Кап, северо-восточный склон Большой Ньюфаундлендской банки и др.) отличаются наибольшими горизонтальными градиентами вертикальной устойчивости водных слоев Γ_E (рис. 1).

Высокий уровень первичной продукции в этих районах, так хорошо коррелирующийся с уровнем стратификации вод, по-видимому, мало зависит от скоростей геострофических течений, которые на северо-восточном склоне Большой Ньюфаундлендской банки превышают 0,6 узла, а на Флемиш-Кап лишь изредка достигают 0,2 узла (Буздалин, Елизаров, 1962).

В то же время наличие постоянного (устойчивого) геострофического течения является, по-видимому, основой образования зон повышенной биологической продуктивности. Так, в экваториальной части Атлантического океана наиболее продуктивной оказывается зона в пределах 10° с. ш. — 10° ю. ш., где взаимодействуют экваториальные течения и противотечения. Соответственно простирацию течений широтно располагаются участки повышенного содержания фито- и зоопланктона. Весьма продуктивный район интенсивного подъема вод у берегов Африки также сформировался вдоль прибрежного течения (Гордеева, 1970).

Анализ данных наблюдений, приведенных Стриклендом (Strickland, 1960), подтверждает положение о важной роли течений в формировании продуктивных районов. Так, среднее содержание органического вещества (C мг/м³) для фотической зоны летом для района Западно-Гренландского течения составляло 550 мг, для открытой части Ирмингера моря — 150—250, для шельфа Северо-Западной Атлантики — выше

500, а для отбрежных районов Новой Англи — 100 мг. Аналогичные данные имеются по многим районам Мирового океана.

Безусловно доказанным можно считать, что на продуктивность вод оказывает влияние не только наличие течения, но и особенности формы трехмерной циркуляции вод.

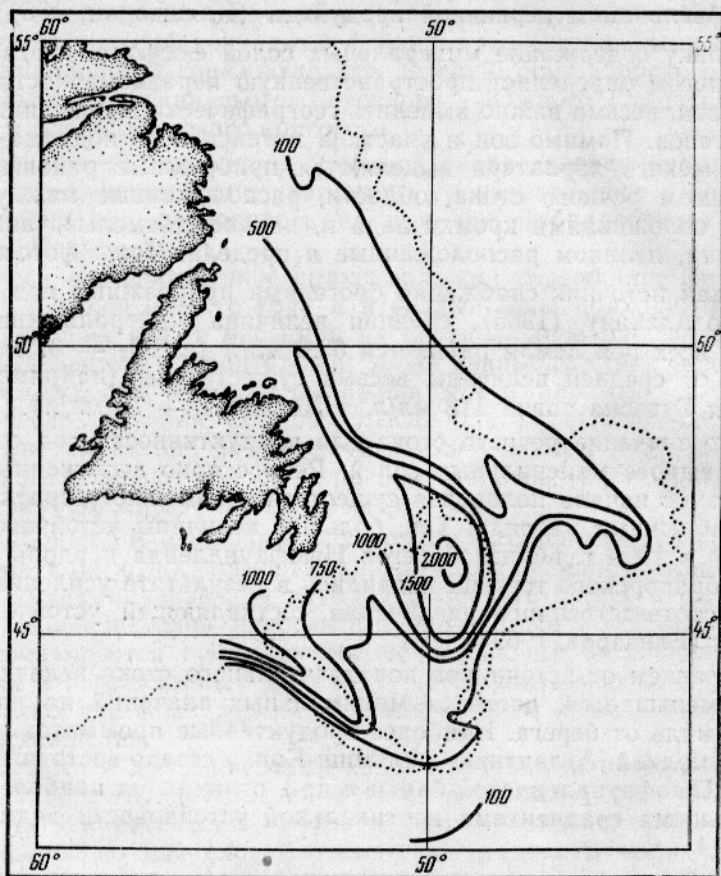


Рис. 1. Распределение вертикальной устойчивости водных слоев ($E \cdot 10^8$) у дна моря в районе Ньюфаундлендских банок летом 1960 г.

Районы интенсивного вихреобразования, относящиеся к зонам смещения вод различного происхождения, характеризуются высокой биологической продуктивностью. Области цветения фитопланктона отмечаются в местах циклонических круговоротов, близ фронтальных зон и границ водных масс (Aruga Yusho и др., 1968). В то же время поверхностные воды Саргассова моря, представляющие собой естественный гигантский антициклонический круговорот, чрезвычайно бедны первичной продукцией. Одна из основных причин — низкий уровень стратификации вод. В процессе зимнего охлаждения, достигающего близ поверхности моря 18°C , образуется однородный слой до глубины 350 м (Wortington, 1960).

Первенствующее значение циклонических областей для формирования высоких биомасс всего планктона, а не только фитопланктона тропических районов Южной Атлантики постулировано группой авторов (Богоров и др., 1973). Однако приведенные ими иллюстрации, на наш взгляд, не подтверждают это положение. Наиболее беден планктоном

циклонический вихрь, расположенный в районе приблизительно между $0-7^{\circ}$ в. д. и $11-13^{\circ}$ ю. ш.

Богатые планктоном области располагаются вдоль зон повышенных горизонтальных и вертикальных градиентов океанологических характеристик. Здесь снова следует обратить внимание на географический аспект такой важной для продуктивности вод характеристики, как стратификация фотосинтетического слоя (Елизаров, 1967). На наш взгляд, уровень стратификации поверхностных вод для большинства районов Мирового океана может быть выражен такой общей и легко рассчитываемой характеристикой, как вертикальный градиент условной плотности слоя $0-200$ м.

Распределение этой плотностной характеристики так же, как и $E \cdot 10^8$, для района Северо-Западной Атлантики, наложенное на распределение биомассы фитопланктона, обнаруживает сходство по максимумам и минимумам (рис. 2). В дальнейшем мы используем плотностные характеристики при анализе пространственной неравномерности биологической продуктивности.

Важным фактором формирования районов повышенной продуктивности в умеренных широтах океана является вынос полярных льдов. Особенности первичного продуцирования органического вещества в зоне льдов заключаются в том, что фотосинтез вблизи кромки льда по ряду причин проходит значительно интенсивнее, чем в близлежащих районах. Это явление во многом определяется богатством биогенных веществ у льда. В то же время летом и в начале осени кромка льда

постоянно меняет свое положение, постепенно отодвигаясь к истокам выноса льдов. В результате формируется обширная область, в которой в различное время вегетационного периода создаются весьма благоприятные условия для расцвета первичной продукции. Расположение такой области между линиями минимального и максимального распространения кромки льдов хорошо согласуется с положением большой группы районов высокой биологической и промысловой продуктивности (рис. 3).

Географическое разделение районов с различной биопродуктивностью определяется важными факторами — температурой воды и содержанием биогенных веществ, формой циркуляции вод и уровнем стратификации фотосинтетического слоя, речным стоком и выносом льда. Некоторые из этих факторов имеют определяющее значение главным образом в прибрежных районах, другие — носят универсальный характер. Особо велико значение горизонтальных и вертикальных градиентов некоторых физических характеристик, тесно связанных с полем плотности.

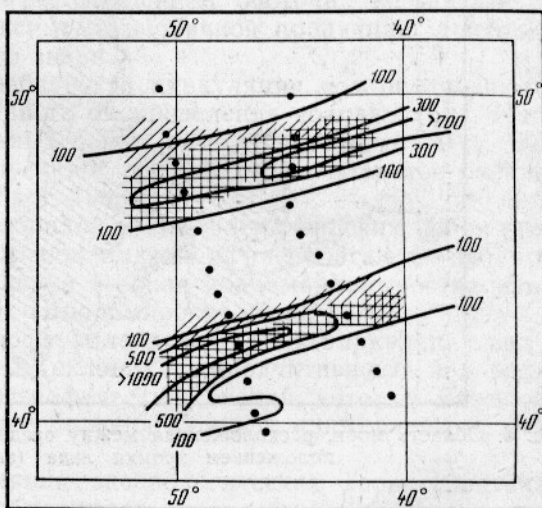


Рис. 2. Распределение максимумов вертикальной устойчивости водных слоев ($E \cdot 10^8$) в зоне фотосинтеза (двойной штрих) и наибольшие биомассы фито- и зоопланктона (простая штриховка) по О. А. Мовчан (1970) и Е. В. Владимирской (1972).

Совершенно очевидно, что распределение зоопланктона является функцией не только внешней среды, но и в значительной степени распределения фитопланктона.

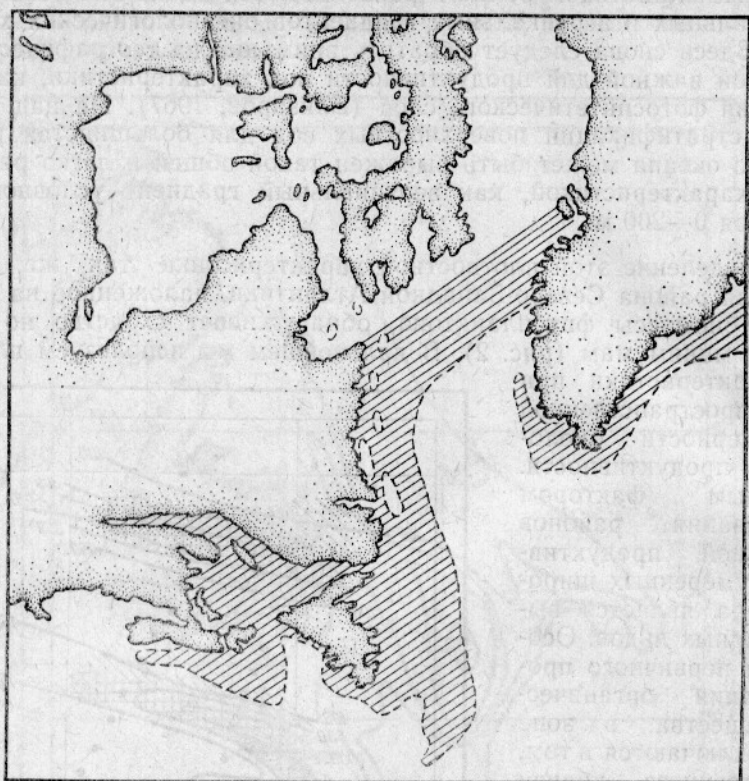


Рис. 3. Область моря, расположенная между средним минимальным и максимальным положением кромки льда (заштриховано).

В масштабах океанов и отдельных океанических бассейнов районы, богатые или бедные фито- и зоопланктоном, практически совпадают. Постоянно наблюдается низкое содержание фито- и зоопланктона в открытых районах тропиков Атлантического океана (Сущеня и др., 1964). Высоким содержанием планктона отличаются Северо-Западная Атлантика, район Канарского течения, приэкваториальный район и др.

Даже в масштабах сравнительно небольших океанических районов близость расположения экстремумов фито- и зоопланктона несомненна.

На схеме, построенной для зоны дивергенции экваториальных течений, максимум фитопланктона приходится на область подъема вод, зона зоопланктона располагается по соседству, далее следует полоса макропланктона, совпадающая с областью погружения вод (Виноградов и др., 1965).

Некоторое несовпадение во времени и в пространстве основных концентраций фито- и зоопланктона, наблюдаемое в отдельных районах Атлантики, привело к возникновению гипотезы инверсии фито- и зоопланктона (Riley, 1946). Однако большинство собранных данных убедительно свидетельствует о том, что прямая зависимость зоо- и фитопланктона характерна для моря. По мнению Стимана Нильсена (1958), гипотеза инверсии основана на недостатках измерений. Подтверждение этому мы находим в том, что районы моря, богатые зоопланктоном, связаны, как правило, с теми же условиями среды, что и области, богатые фитопланктоном.

В богатых фитопланктоном продуктивных зонах экваториальных течений, приблизительно в районе от 1 до 5° с. ш., биомасса зоопланктона колеблется от 200 до 1000 мг/м³, продукции С — от 20 до 1100 мг/сут. Продуктивные зоны практически совпадают с областями смешения экваториальных вод с водами Гвинейского и Южного Пассатного течений (Берников и др., 1966).

Максимум биомассы кормового зоопланктона наблюдался также в зонах смешения теплых вод Гольфстрима, холодных вод Лабрадорского течения и подтоков из залива Святого Лаврентия, минимум — в водах собственно Гольфстрима (Лука и др., 1961).

Богатые зоопланктоном воды приурочены к районам моря с интенсивным вихреобразованием. Так, в районе банки Джорджес максимум биомассы до 1000 мг/м³ наблюдался в центре вихря антициклонического характера (Клименков и др., 1961). Пятна высокой биомассы зоопланктона отмечались и в участках циклонических завихрений (Павштик, 1964). Более сложный характер этих пятен связан, на наш взгляд, с некоторым пространственным смещением биотопа кормового зоопланктона относительно максимума первичной продукции, приходящегося на центр циклонического вихря.

В целом характерные особенности циркуляции вод определяют неравномерность пространственного распределения зоопланктона. Например, при наличии параллельных берегу полос шириной от 30 до 80 км попеременного подъема и опускания вод биогены и планктон распределяются также полосами (Дюинг, 1966).

В районе полуострова Лабрадор и Ньюфаундлендских банок участки, наиболее богатые фито- и зоопланктоном, располагаются вдоль ветвей наиболее устойчивых течений в зонах подъема, распространения и погружения поднявшихся вод (Владимирская и др., 1974).

На северных склонах Ньюфаундлендских банок циркуляция вод более устойчива, чем на южных склонах, и продуктивность вод больше независимо от скоростей геострофических течений, которые максимальны на северо-восточном склоне Большой банки и минимальны на банке Флемиш-Кап.

Результаты анализа влияния океанологических характеристик на биосферу указывают на необходимость привлечения различных параметров поля плотности для объяснения неравномерности био- и промысловой продуктивности вод.

При этом очевидно, что особое внимание мы должны уделить вертикальным и горизонтальным градиентам поля плотности в пределах всего диапазона глубин (горизонтов), охватывающих фотосинтетический слой.

Нам представляется, что исследования надо вести по двум главным направлениям: по пути расчета осредненных величин поля плотности и по пути фиксации конкретных, полученных по непосредственным наблюдениям плотностных параметров. Каждое направление имеет свои преимущества и недостатки.

Осреднение по квадратам и времени дает более абстрактные величины, легче улавливающие общие закономерности распределения характеристик. Однако сопоставление с биосферой в данном случае менее надежно, так как сравнительно немногочисленные характеристики биотических условий пока еще далеки от возможных осреднений.

С другой стороны, сопоставление конкретных величин абиотических и биотических условий, например, по результатам какого-либо рейса, часто позволяет получить хорошие связи, но не дает ответа на вопрос, насколько они закономерны.

Поэтому с целью предварительного качественного определения закономерных связей пространственной изменчивости поля плотности в океанах и распределения планктона мы пошли по пути использования

в качестве аргумента абстрактных, осредненных по 5-градусным квадратам плотностных характеристик.

Заметим, что все исследование проводится в пределах верхних 200 м, т. е. ограничивается так называемым деятельным слоем моря. Карты-схемы характеристик поля плотности для всей площади Северной Атлантики были рассчитаны по всему массиву наблюдений, созданному в ИОАН СССР. На карты-схемы наносились осредненные величины за все годы и сезоны, приведенные к центрам 5-градусных квадратов.

Для анализа нами использовались карты-схемы распределения средних максимальных вертикальных градиентов плотности и распределения максимальных градиентов плотности за весь срок наблюдения, карта-схема стандартных отклонений на поверхности максимальных градиентов плотности, карты-схемы топографии поверхности максимальных градиентов плотности в средних величинах и за весь срок наблюдений.

В качестве материалов по биотическим условиям в Северной Атлантике были использованы классические данные Шотта (Schott, 1942), данные Е. В. Владимирской (1972), В. В. Зерновой (1974) и результаты комплексной экспедиции «Norwestlant» (1968).

Максимальные связи параметры биологической продуктивности обнаруживают с распределением максимальных градиентов плотности за весь срок наблюдений и их топографией.

На рис. 4 и 5 характеристики поля плотности Северной Атлантики сопоставлены с данными по распределению фито- и зоопланктона.

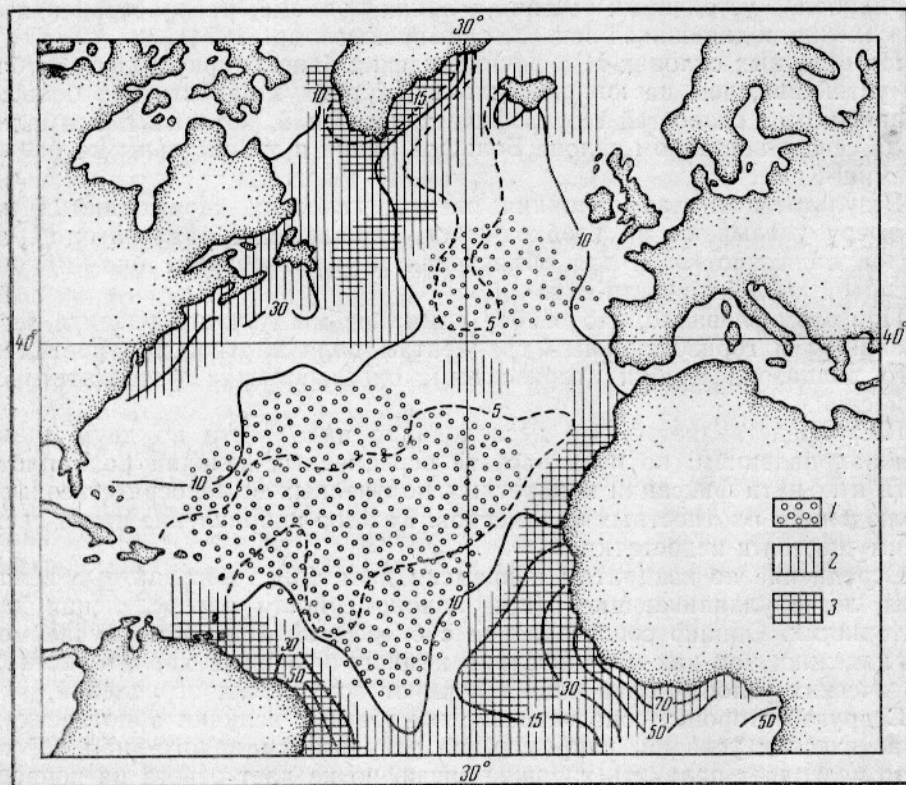


Рис. 4. Величины максимальных градиентов плотности и районы минимальной 1 и максимальной 2 биопродуктивности по Г. Шотту (1942), результатам экспедиции «Норвестлант» (1968), Е. В. Владимирской (1972) и В. В. Зерновой (1974). 3 — районы высокой продуктивности, наиболее обеспеченные наблюдениями.

Хорошо различаются четыре района высоких величин максимальных градиентов плотности: гренландский, северо-западный, южноамериканский и западноафриканский. Два последних соединяются вблизи экватора.

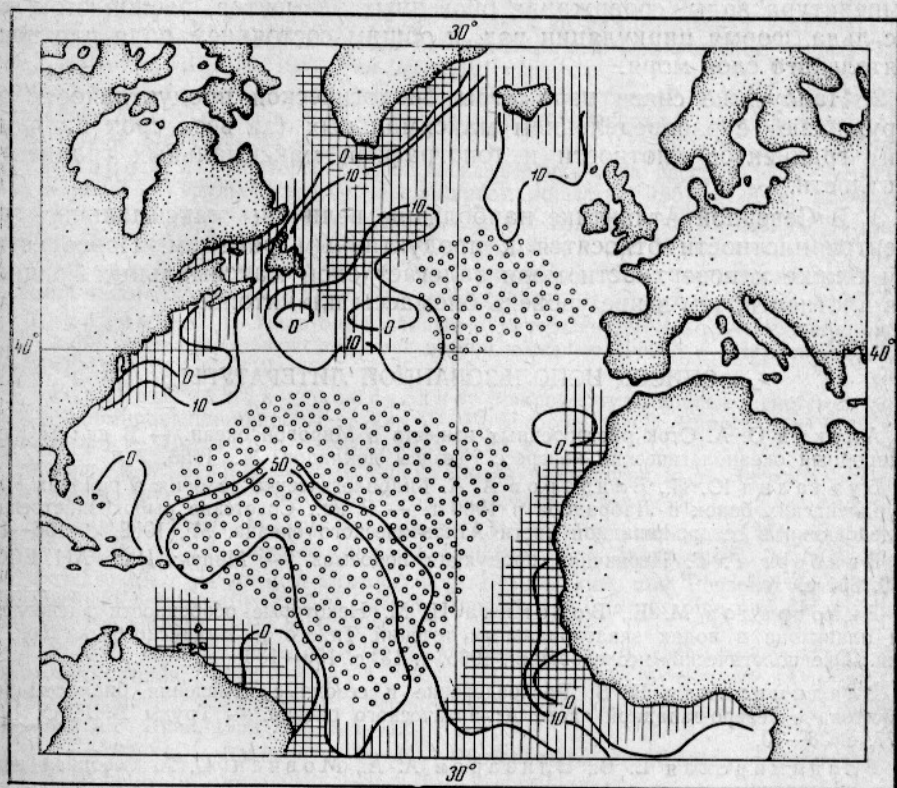


Рис. 5. Топография поверхности максимальных градиентов плотности и районы минимальной и максимальной продуктивности. (Обозначения те же, что и на рис. 4.)

Наименьшие величины максимальных градиентов плотности прослеживаются в меридиональном направлении приблизительно вдоль 30° з. д. севернее 40° с. ш., а также в обширной области океана приблизительно между 20 и 60° з. д. и 15 и 35° с. ш.

Соответствие этих акваторий районам минимальных биомасс планктона хорошо подтверждают уже упомянутые биологические материалы. По данным Владимирской (1972), в южной части района наименьших градиентов плотности, расположенного вдоль 30° з. д., наблюдается абсолютный минимум биомассы зоопланктона — ниже 20 мг/м³.

Область минимума биомассы фитопланктона на карте В. В. Зерновой (1974) хорошо совпадает с южной частью района наименьших величин максимальных градиентов плотности.

Комплексный анализ топографии поверхности максимальных градиентов плотности и распределения биомассы планктона также показывает наличие закономерных связей между ними. В подавляющем большинстве случаев, чем выше к поверхности моря залегает слой максимальных градиентов плотности, тем выше уровень биомассы планктона, и, наоборот, чем глубже располагается максимальный градиент плотности, тем беднее и непродуктивнее океанские воды.

Выводы

1. Географическое разделение районов различной биопродуктивности вод определяется такими разнородными факторами внешней среды, как температура воды, содержание биогенных элементов, речной сток, вынос льда, форма циркуляции вод, и общим состоянием поля плотности деятельного слоя моря.

2. Наилучшие связи параметры биологической продуктивности обнаруживают с распределением максимальных (за весь срок наблюдений) градиентов плотности и топографией максимальных градиентов плотности.

3. В Северной Атлантике наибольшие величины максимальных градиентов плотности относятся к продуктивным районам. Повсеместно, чем ближе к поверхности моря залегает слой максимальных градиентов плотности, тем выше уровень биомассы планктона.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Алекин О. А. Сток растворенных веществ в Мировой океан. — В кн.: II Международный океанологический конгресс. Тезисы докладов. М., 1966, 7 с.

Будзалин Ю. И., Елизаров А. А. Гидрологические условия в районах Ньюфаундлендских банок и Лабрадора в 1960 г. — В кн.: Советские рыбохозяйственные исследования в северо-западной части Атлантического океана. М., 1962, с. 155—171.

Винберг Г. Г. Первичная продукция водоемов. — Минск: Изд. АН БССР, 1960, 601 с.

Виноградов М. Е., Воронина Н. М. Некоторые особенности распределения планктона в водах экваториальных течений Тихого и Индийского океанов. — В кн.: Океанологические исследования, 1965, т. 13, с. 128—136.

Владимирская Е. В. Распределение и сезонные изменения биомассы зоопланктона в северо-западной части Атлантического океана. — Труды ВНИРО, 1972, т. 77, с. 38—70.

Владимирская Е. В., Елизаров А. А., Мовчан О. А. Сезонная динамика планктонных экосистем Ньюфаундлендской банки. — В кн.: Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана. Тезисы докладов. Л., 1974, с. 105—106.

Волковинский В. В. Применение двухслойной системы для расчета первичной продукции морских вод. — Океанология, 1967, т. 7, вып. 6, с. 1037—1052.

Гордеева К. Т. Количественное развитие зоопланктона в восточной части экваториальной Атлантики. — Труды АтлантНИРО, 1970, вып. 27, с. 199—215.

Дюинг В. Поле вертикальных скоростей у границ Аравийского моря в период северо-восточного муссона. — В кн.: II Международный океанологический конгресс. Тезисы докладов. М., 1966, с. 154.

Елизаров А. А. О вертикальной устойчивости водных слоев в промысловых районах Ньюфаундлендских банок. — В кн.: Советские рыбохозяйственные исследования в северо-западной части Атлантического океана. Рыбное хозяйство. М., 1962, с. 173—187.

Елизаров А. А. Некоторые результаты океанологических исследований в промысловых районах у Юго-Западной Африки. — Океанология, 1967, т. 7, вып. 3, с. 445—449.

Елизаров А. А., Мовчан О. А. Особенности вертикальной циркуляции вод и распределение фитопланктона в северо-западной части Атлантического океана (район Большой Ньюфаундлендской банки). — Океанология, 1973, т. 13, вып. 4, с. 662—668.

Зернова В. В. Распределение биомассы фитопланктона в тропических водах Атлантического океана. — Океанология, 1974, т. 14, вып. 6, с. 1070—1076.

Клименков А. И., Пахоруков В. И. Новый район сельдяного промысла в Западной Атлантике. — Научно-техн. бюлл. ПИНРО, 1961, 4(18), с. 9—13.

Кляшторин Л. Б. Первичная продукция и фосфаты в Атлантическом океане. — Океанология, 1964, т. 4, вып. 2, с. 311—312.

Латун В. С. Вертикальные движения на глубине нулевой поверхности в Атлантическом океане. — Океанология, 1962, т. 2, вып. 2, с. 206—212.

Лука Г. И., Павелко А. И. Краткая характеристика планктона северо-западной части Атлантики в летние месяцы 1960 г. — Научно-техн. бюлл. ПИНРО, 1961, 1(15), с. 36—38.

Мовчан О. А. Качественный состав фитопланктона в районе Ньюфаундленда. — Океанология, 1970, т. 10, вып. 3, с. 496—504.

Павштикс Е. А. Многолетние наблюдения за распределением планктона в период весенне-летнего откорма сельди в Норвежском и Гренландском морях (1951—1962). — Труды ПИНРО, 1964, вып. 16, с. 151—164.

Продуктивные зоны экваториальной Атлантики [Р. Г. Берников, Л. А. Виноградова, Л. Н. Грузов и др.]. — В кн.: II Международный океанологический конгресс. Тезисы докладов, М., 1966, 39 с.

Семина Г. И. Факторы, влияющие на вертикальное распределение фитопланктона в море. — Труды Всесоюз. гидробиолог. общества, 1957, т. 8, с. 119—129.

Сорокин Ю. И. О влиянии стратификации водных масс на первичную продукцию фотосинтеза в море. — Общая биология, 1959, т. 20, № 6, с. 455—463.

Сушения Л. М., Финенко З. З. К изучению продуктивности планктона тропической части Атлантического океана. — Океанология, 1964, т. 4, вып. 5, с. 866—872.

Тихохина А. Ф. Некоторые данные о качественном и количественном распределении планктона в Норвежском море весной и осенью 1959 г. — Научно-техн. бюлл. ПИНРО, 1960, 2(12), с. 19—23.

Тропические циклонические макроциркуляционные системы и их роль в формировании природы океана [В. Г. Богоров, М. Е. Виноградов, В. Н. Степанов и др.]. — Труды ИОАН СССР, 1973, т. 95, с. 7—13.

Харвей Х. В. Современные успехи химии и биологии моря: перевод с английского. — М.: ИЛ, 1948. — 164 с.

Aruga Yusho, Monsi Masami. Primary production in the northwestern part of the Pacific off Honshu, Japan. J. Oceanogr. Soc. Japan, 1968, 18, N 2, 85—94.

Hentschel E. und Wattenberg H. Plankton und Phosphat in der Oberflächenschicht des Sudatlantischen Ozeans. Annalen der Hydrographie und der Maritimen Meteorologie. 58 Jarg., 1930, s. 177—273.

ICNAF, Special publication N 7, Norwestlant 1—3, 1963, Part 2. Atlas, 1968, Dartmouth, Canada, 286 p.

Steemann, Nielsen E. Primary production in tropical marine areas. J. Mar. Biol. Ass. India, 1959, 1, N 1, 7—12.

Riley G. A., Bumpus D. F. Phytoplankton-zooplankton relationship on Georges Bank. J. Mar. Res., 1946, Vol. 6, N 1, p. 3—27.

Steemann Nielsen E. The balance between phytoplankton and zooplankton in the sea. J. du Cons., Vol. 23, N 2, Cop. p. 1—34. 1958.

Schott G. Geographie des Atlantischen Ozeans. 3 Aufl., 1942, Hamburg, 368 s.

Strickland J. D. Measuring the production of marine phytoplankton, Bull. Fish. Res. Bd., 1960, 122, Canada, p. 1—172.

Wortington L. V. The 18° Water in the Sargasso Sea. Coll. Rep. Woods Hall Instit., 1960, N 1015, p. 104—146.

Some oceanologic basis of the spatial distribution of plankton with special reference to the North Atlantic

ELIZAROV A. A., SHCHERBININ A. D.

SUMMARY

The patchy pattern of the distribution of phyto- and zooplankton is caused by irregular structures of the fields of major oceanographic characteristics. The distribution of plankton is closely associated with such factors as the intensity of mixing and stratification of waters, rate of entry of biogenic elements into the photosynthetic layer and other characteristics and phenomena referred to the water dynamics.

The temperature of water also affects the distribution of plankton near the extremities of the habitats of most abundant species.

In the North Atlantic the areas with higher values of the maximum density gradients estimated by 5° squares are observed to be most productive. The observations have indicated a direct relationship between the topography of the maximum density gradients and the biomass of plankton.