

**ГОСУДАРСТВЕННЫЙ КОМИТЕТ
СОВЕТА МИНИСТРОВ СССР
ПО НАУКЕ И ТЕХНИКЕ**

**АКАДЕМИЯ НАУК
СОЮЗА СОВЕТСКИХ
СОЦИАЛИСТИЧЕСКИХ РЕСПУБЛИК**

ВСЕСОЮЗНЫЙ ИНСТИТУТ НАУЧНОЙ И ТЕХНИЧЕСКОЙ ИНФОРМАЦИИ



ИТОГИ НАУКИ И ТЕХНИКИ

СЕРИЯ

ОБЩАЯ ЭКОЛОГИЯ.

БИОЦЕНОЛОГИЯ. ГИДРОБИОЛОГИЯ

Том 1

СЕРИИ «ИТОГОВ НАУКИ И ТЕХНИКИ» ПО БИОЛОГИИ, ВЫХОДЯЩИЕ В 1973 г.

1. Генетика человека том 1.
2. Биофизика том 3.
3. Общая экология и биоценология. Гидробиология том 1.
4. Зоология позвоночных том 4.
5. Зоология беспозвоночных том 2.
6. Энтомология том 2.
7. Зоопаразитология том 3.
8. Физиология человека и животных том 11 (Гормоны)
9. Физиология человека и животных том 12 (Почки)
10. Онкология том 6.
11. Вирусология том 2.
12. Микробиология том 2.
13. Растениеводство (биологические основы) том 2.
14. Фармакология. Химиотерапевтические средства. Проблемы фармакологии том 4 (Противовоспалительные средства).
15. Фармакология. Химиотерапевтические средства. Проблемы фармакологии том 5 (Математические аспекты).
16. Молекулярная биология том 2.

ИТОГИ НАУКИ И ТЕХНИКИ

ОБЩАЯ ЭКОЛОГИЯ.
БИОЦЕНОЛОГИЯ. ГИДРОБИОЛОГИЯ

Том 1

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ
ВОДОЕМОВ

СЕРИЯ

ОБЩАЯ ЭКОЛОГИЯ. БИОЦЕНОЛОГИЯ. ГИДРОБИОЛОГИЯ

ГЛАВНЫЙ РЕДАКТОР — член-корреспондент АН СССР *А. А. Ничипорович*
УЧЕНЫЙ СЕКРЕТАРЬ РЕДАКЦИОННОЙ КОЛЛЕГИИ —
канд. мед. наук *В. А. Кочукова*

ЧЛЕНЫ РЕДАКЦИОННОЙ КОЛЛЕГИИ: профессор *В. В. Алпатов*,
профессор *Л. Л. Балашев*, профессор *Г. Г. Винберг*,
профессор *Ю. А. Владимиров*, член-корр. АН СССР *М. С. Гиляров*,
докт. биол. наук *Я. Л. Глембоцкий*, канд. с.-х. наук *Е. В. Ластовка*,
профессор *И. М. Нейман*, докт. биол. наук *Л. П. Познанин*,
канд. биол. наук *И. А. Поляков*, профессор *Т. А. Работнов*,
профессор *А. А. Роде*, канд. биол. наук *Б. И. Рукавишников*,
профессор *Г. А. Степанский*, канд. мед. наук *В. Н. Тарасов*,
канд. вет. наук *О. А. Чайкина*, академик *С. С. Шварц*

Том 1-й содержит три обзора. Они освещают новейшие результаты изучения отдельных звеньев сложной цепи биопродукционных процессов в водоемах.

В первом обзоре рассмотрены результаты исследований первичной продукции морей и океанов, выполненных преимущественно в 1965—1972 гг., с особым вниманием к вопросам методики, экологии и структуры фотосинтезирующих сообществ и эффективности их функционирования в разных районах океана.

Второй обзор посвящается итогам изучения бактериальной продукции в континентальных и морских водоемах.

В третьем обзоре охарактеризованы принципы современных методов расчета продукции морских беспозвоночных, а также дана сводка новейших данных об удельной продукции пелагических и бентических беспозвоночных. Дана общая оценка продукции зоопланктона и зообентоса по отдельным акваториям Мирового океана.

Обзоры предназначены научным работникам, аспирантам и студентам, работающим в области гидробиологии.

Авторы: чл.-корр. АН УССР *В. Н. Грезе*, докт. биол. наук *Ю. И. Сорокин*
Научный редактор: канд. биол. наук *З. И. Кузнецова*

ОТ РЕДАКЦИОННОЙ КОЛЛЕГИИ

Этим выпуском под общим названием "Общая экология. Биоценология. Гидробиология" начинается новая серия обзоров "Итоги науки и техники".

Первый том новой серии содержит три обзора, посвященные новейшим результатам изучения первичной продукции морей и океанов, бактериальной продукции в морских и континентальных водоемах и, наконец, продукции морских беспозвоночных животных.

Изучение биологической продуктивности водоемов составляет центральную проблему современной гидробиологии, чрезвычайно интенсивно разрабатываемую во всех своих разветвлениях. Два раздела только что закончившихся исследований по Международной биологической программе были посвящены проблеме продуктивности водных экосистем. Решение этой проблемы требует многообразных исследований всей сложной системы связей, в первую очередь трофических, существующих между отдельными компонентами водных экосистем и этими системами и взаимодействующими с ними экосистемами суши. Вскрытие этих связей необходимо и для понимания механизмов влияния, которое на водные экосистемы оказывают такие антропогенные факторы, как промысел водных организмов, загрязнение и эвтрофикация водоемов или нарушение природного термического режима в них.

Последние годы ознаменованы внедрением в практику биопродукционных исследований таких новых методов, как изучение первичной продукции с применением радиоизотопа C^{14} , флуорометрическое измерение концентрации хлорофилла *in situ*, применение автономных автоматических анализаторов для характеристики важнейших параметров

внешней среды и т.п. Одновременно необыкновенно широкие масштабы приобрело экспедиционное изучение биологической продуктивности морей и океанов с помощью все увеличивающейся армады научно-исследовательских кораблей.

Все это ведет к лавинообразному возрастанию объема научных публикаций по вопросам биологической продуктивности водоемов, часть которых к тому же оказывается напечатанной в редких или труднодоступных изданиях. В этих условиях совершенно необходимыми становятся обзоры главных достижений по отдельным разделам проблемы биологической продуктивности водоемов, составляемые ведущими специалистами по этим разделам.

Редакционная коллегия надеется, что открываемая этим томом серия обзоров по проблемам экологии, биоценологии и гидробиологии послужит делу улучшения информации о новейших достижениях в этих областях науки и встретит благожелательный отклик со стороны научных работников, аспирантов и студентов, интересующихся успехами в разработке указанных проблем.

ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ МОРЕЙ И ОКЕАНОВ

Ю. И. Сорокин

ВВЕДЕНИЕ

Первичная продукция органического вещества за счет фотосинтеза растительных организмов составляет энергетическую основу биопродукционного процесса. В пелагиали морей и океанов она создается за счет жизнедеятельности фитопланктона. В прибрежных морских биогесценозах значительную роль в качестве первопроductентов играют микроводоросли фитобентоса, симбиотические зооксантеллы и макрофиты. Уровень первичной продукции, определяемый физиологическими свойствами водорослей и факторами среды, является основным регулятором интенсивности и эффективности всего биопродукционного процесса, который обеспечивает воспроизводство пищевых и сырьевых ресурсов океана и лежит в основе биогеохимического круговорота большинства элементов в морях и океанах. Рыбопродуктивность различных районов морей и океанов находится в прямой зависимости от уровня первичной продукции (4, 5, 6, 31, 78, 136, 151, 156, 173). Не случайно поэтому проблема изучения первичной продукции последние 10-15 лет находилась в центре внимания морских биологов. К настоящему времени накоплен огромный фактический материал, который неоднократно обобщался в виде монографий и обзорных работ (1, 9, 18, 19, 113, 173, 175, 179). Задачей настоящего об-

зора является краткое рассмотрение результатов исследований, выполненных преимущественно за последние 3—5 лет, с особым вниманием к вопросам методики, экологии фотосинтеза фитопланктона в естественных условиях, структуры фотосинтезирующих сообществ и эффективности их функционирования в разных районах океана.

МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ

Совокупность методов изучения первичной продукции включает методы измерения основных параметров водной среды: физических (температура, плотность, прозрачность воды, подводная и поверхностная освещенность), химических (минеральные и органические биогены — Si, P, N, Fe, витамины). Важной частью методики продукционных исследований являются методы определения биомассы фитопланктона и его видового состава и методы измерения содержания пигментов (хлорофиллов, каротиноидов, феофитина). Наконец, само измерение величины первичной продукции делится на 2 этапа: измерение интенсивности фотосинтеза в индивидуальной пробе и определение продукции под 1 м^2 поверхности водоема.

Методы измерения параметров среды

Физические параметры среды измеряются с помощью обычных методов океанографии. Методы анализа химических компонентов среды описаны в руководствах (102, 183), в сводке Райли и Скирроу (154) и в ряде отдельных работ по определению содержания биогенов и витаминов в море и влиянию этих факторов на фотосинтез (74, 75, 119, 135, 168, 192, 196). Группа исследователей Лаборатории пищевых целей Института Скриппса (США) разработала прибор-комбайн (Autoanalyser), в котором объединен комплекс батометров для отбора проб, срабатывающих на разных глубинах по заданной программе, и серия датчиков, которые регистрируют основные физико-химические параметры среды (63). Система автоматически анализирует в пробах из батометров, а также с помощью заборных датчиков в поверхностном слое воды на ходу судна следующие параметры: подводную и поверхностную

освещенность, кислород, температуру, хлорофилл, силикаты, нитраты, аммоний и фосфаты. Возможно и непрерывное зондирование этих параметров до глубины 100 м. При этом вода для определения содержания биогенов по вертикальному профилю непрерывно отбирается с помощью насоса и равномерно погружаемого шланга. Все эти данные поступают прямо на перфоленту и вводятся для обработки и обобщения в бортовую электронно-счетную машину.

Методы измерения биомассы фитопланктона

Основную задачу при определении биомассы фитопланктона составляет его концентрирование в небольшом объеме воды. До сих пор основным методом концентрирования фитопланктона остается осадочный метод по Утермолю, несмотря на то, что при его применении теряется часть фитопланктона и особенно голых жгутиковых, которые иногда составляют значительную часть популяции (57). Этим же недостатком, видимо, страдает и метод его концентрирования на мембранных фильтрах (134). Вуд (210) предложил метод осторожного центрифугирования. Самым удачным методом мягкого концентрирования фитопланктона следует признать метод обратной фильтрации (79). Эппли (85) предложил метод определения биомассы фитопланктона по интенсивности усвоения меченой $C^{14}O_2$. Этот метод пока не нашел широкого применения. Для грубых расчетов биомассы фитопланктона используются также данные о содержании в нем пигментов. (137).

Однако соотношение "хлорофилл: биомасса" обычно колеблется в широких пределах. Например, содержание хлорофилла в процентах от сухого веса даже у водорослей, выращенных в стандартных условиях, колеблется от 0,23 (*Skeletonema*) до 2,2 (*Dunaliella*). Его содержание в клетках зависит от условий их роста и прежде всего от концентрации биогенов и от освещенности, т.е. от факторов, которые в условиях водоема постоянно меняются.

Очень сложным до сих пор остается определение объема клеток водорослей и расчет биомассы в единицах углерода. Соотношения этих величин для некоторых представителей морского фитопланктона приводит Муллин с соавторами (138). По их данным, содержание углерода на единицу объема клеток фитопланктона варьирует в широких

зора является краткое рассмотрение результатов исследований, выполненных преимущественно за последние 3—5 лет, с особым вниманием к вопросам методики, экологии фотосинтеза фитопланктона в естественных условиях, структуры фотоинтегрирующих сообществ и эффективности их функционирования в разных районах океана.

МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ

Совокупность методов изучения первичной продукции включает методы измерения основных параметров водной среды: физических (температура, плотность, прозрачность воды, подводная и поверхностная освещенность), химических (минеральные и органические биогены — Si, P, N, Fe, витамины). Важной частью методики продукционных исследований являются методы определения биомассы фитопланктона и его видового состава и методы измерения содержания пигментов (хлорофиллов, каротиноидов, феофитина). Наконец, само измерение величины первичной продукции делится на 2 этапа: измерение интенсивности фотосинтеза в индивидуальной пробе и определение продукции под 1 м^2 поверхности водоема.

Методы измерения параметров среды

Физические параметры среды измеряются с помощью обычных методов океанографии. Методы анализа химических компонентов среды описаны в руководствах (102, 183), в сводке Райли и Скирроу (154) и в ряде отдельных работ по определению содержания биогенов и витаминов в море и влиянию этих факторов на фотосинтез (74, 75, 119, 135, 168, 192, 196). Группа исследователей Лаборатории пищевых цепей Института Скриппса (США) разработала прибор-комбайн (Autoanalyser), в котором объединен комплекс батометров для отбора проб, срабатывающих на разных глубинах по заданной программе, и серия датчиков, которые регистрируют основные физико-химические параметры среды (63). Система автоматически анализирует в пробах из батометров, а также с помощью заборных датчиков в поверхностном слое воды на ходу судна следующие параметры: подводную и поверхностную

освещенность, кислород, температуру, хлорофилл, силикаты, нитраты, аммоний и фосфаты. Возможно и непрерывное зондирование этих параметров до глубины 100 м. При этом вода для определения содержания биогенов по вертикальному профилю непрерывно отбирается с помощью насоса и равномерно погружаемого шланга. Все эти данные поступают прямо на перфоленту и вводятся для обработки и обобщения в бортовую электронно-счетную машину.

Методы измерения биомассы фитопланктона

Основную задачу при определении биомассы фитопланктона составляет его концентрирование в небольшом объеме воды. До сих пор основным методом концентрирования фитопланктона остается осадочный метод по Утермолю, несмотря на то, что при его применении теряется часть фитопланктона и особенно голых жгутиковых, которые иногда составляют значительную часть популяции (57). Этим же недостатком, видимо, страдает и метод его концентрирования на мембранных фильтрах (134). Вуд (210) предложил метод осторожного центрифугирования. Самым удачным методом мягкого концентрирования фитопланктона следует признать метод обратной фильтрации (79). Эппли (85) предложил метод определения биомассы фитопланктона по интенсивности усвоения меченой $C^{14}O_2$. Этот метод пока не нашел широкого применения. Для грубых расчетов биомассы фитопланктона используются также данные о содержании в нем пигментов (137).

Однако соотношение "хлорофилл: биомасса" обычно колеблется в широких пределах. Например, содержание хлорофилла в процентах от сухого веса даже у водорослей, выращенных в стандартных условиях, колеблется от 0,23 (*Skeletonema*) до 2,2 (*Dunaliella*). Его содержание в клетках зависит от условий их роста и прежде всего от концентрации биогенов и от освещенности, т.е. от факторов, которые в условиях водоема постоянно меняются.

Очень сложным до сих пор остается определение объема клеток водорослей и расчет биомассы в единицах углерода. Соотношения этих величин для некоторых представителей морского фитопланктона приводит Муллин с соавторами (138). По их данным, содержание углерода на единицу объема клеток фитопланктона варьирует в широких

пределах: от 0,023 (*Coscinodiscus*) до 0,15–0,25 (*Dunaliella* или *Coccolithus*). Есть ряд обзоров методов измерения численности и биомассы фитопланктона (62, 69, 152, 201, 210). Возможно, что для учета биомассы фитопланктона будут все шире применяться автоматические счетчики частиц (130, 166).

Методы определения концентрации пигментов в морской воде

До 1963 г. основным методом определения концентрации хлорофилла в воде был спектрофотометрический метод его анализа в ацетоновых экстрактах (153) или прямо на мембранных фильтрах. В 1963 г. был предложен новый метод, основанный на измерении флуоресценции хлорофилла (214). В настоящее время зарубежные исследования базируются в основном, на применении этого метода (114). В дальнейшем на базе этого метода была разработана техника для непрерывной регистрации концентрации хлорофилла с помощью заборного зонда (108, 127, 181). Применение этого метода значительно экономит время. Непрерывная запись концентрации хлорофилла предотвращает пропуски слоев его наибольшей концентрации, которые возможны при отборе серии отдельных проб. Г.С.Карабашев и К.П.Зангалис (17), однако, предупреждают о возможности серьезных ошибок при использовании указанного метода из-за недоучета фоновой флуоресценции растворенного органического вещества морской воды. С помощью флуорометрического метода можно анализировать также и феофитин (163).

Методы измерения продукции фотосинтеза

Основным методом определения первичной продукции фотосинтеза в морских водоемах является в настоящее время радиоуглеродный метод, предложенный в 1952 г. Стиманом Нильсеном. Кислородный метод из-за его малой чувствительности и методы расчета первичной продукции по содержанию хлорофилла или убыли биогенов находят лишь ограниченное применение (37, 45, 50, 137). Радиоуглеродный метод измерения интенсивности фотосинтеза естественного фитопланктона в пробах воды описан

в ряде руководств и статей (9, 28, 38, 62, 83, 179, 201) как стандартный гидробиологический метод. Однако его переработка, совершенствование и осмысливание истинного значения получаемых с его помощью величин (чистая это или валовая продукция) продолжают до сих пор.

Определение интенсивности фотосинтеза в изолированных пробах воды

Для отбора проб обычно используются пластмассовые батометры типа Ван Дорна, Джиттса, Суслева. Применяемые рабочие растворы C^{14} -карбоната имеют удельную активность 5–50 мк Cu /мл, имея в виду, что в опытную склянку объемом 50–500 мл добавляют по 1 мл этого раствора. Важнейший момент, обеспечивающий надежность определений, – правильное приготовление рабочего раствора C^{14} -карбоната. Зарубежные исследователи обычно получают "рабочий" раствор расфасованным в ампулы емкостью 1 мл из специального Агенства, которое организовано при Международном Совете по исследованию морей (Conseil permanent international pour l'Exploration de la Mer) в Копенгагене. В нашей стране каждая лаборатория использует собственные и не всегда обоснованные приемы приготовления "рабочего" раствора из заводских препаратов. Следует напомнить, что Рабочая группа № 20 по первичной продукции в Копенгагене указала на обязательность применения отгонки $C^{14}O_2$ при изготовлении "рабочего" раствора C^{14} -карбоната. Эту отгонку можно произвести следующим образом. Заводской препарат растворяют в небольшом объеме раствора щелочи, затем этот раствор помещают в бюкс, который ставят на дно колбы Бунзена, куда налита тонким слоем щелочь ($NaOH$, 0,1 н.). Затем колбу герметически закрывают и создают в ней небольшой вакуум. Через трубку, пропущенную через верхнюю пробку в бюксе с раствором C^{14} -карбоната, добавляют 10%-ный раствор H_2SO_4 до прекращения выделения CO_2 . Затем колбу оставляют на 1 сутки. По прошествии этого срока бюкс извлекают из колбы. Раствор щелочи, поглотившей меченую CO_2 , сливают из колбы, разводят до нужной концентрации и нейтрализуют раствором HCl до pH 9–9,5, добавляют в него 3,5%

NaCl, фильтруют через мембранный фильтр с размером пор 0,1–0,3 мк. Готовый раствор разливают в ампулы, которые затем запаивают и стерилизуют.

Следующая очень важная операция — определение удельной радиоактивности приготовленного рабочего раствора, выполняется по-разному в разных лабораториях и до сих пор не унифицирована. Это, по-видимому, может служить источником ошибок. Трудность определения вызывается малой энергией излучения C^{14} и значительным его самопоглощением в препаратах $BaCO_3$, которые используются для определения общей радиоактивности C^{14} —карбоната. Вопросы методики определения истинной радиоактивности осадков $BaCO_3$ до сих пор являются предметом дискуссии (36, 39, 101, 118, 176, 203, 212). При этом разные авторы пользуются разной аппаратурой для регистрации излучения и разными условиями для получения осадков $BaCO_3$ и, естественно, получают разные кривые самопоглощения излучения в толще осадка, так как спектр энергии β —излучения сам по себе изменяется в зависимости от толщины осадка (211). В то же время эффективность счета непосредственно зависит от этого спектра, что и является причиной несовпадения кривых у разных авторов. Указанное обстоятельство делает затруднительной стандартизацию определений удельной активности "рабочего" раствора C^{14} —карбоната. Наиболее правильным решением проблемы определения этой величины следует считать измерение активности водорослей и общей радиоактивности C^{14} —карбоната в одних и тех же условиях в виде слоя водорослей на фильтре (39). В последнее время для измерения радиоактивности C^{14} при определении первичной продукции начали применять метод жидкостной сцинтилляции (125, 165, 167, 209), или метод измерения радиоактивности C^{14} вещества водорослей и C^{14} —карбоната после перевода в газовую фазу в виде $C^{14}O_2$ путем сжигания (водорослей) или разложения кислотой (карбонат). В последнем случае радиоактивность в газовой фазе измеряется с помощью электроскопа (101).

Авторы этих сообщений указывают на выявленные ими с помощью новых методов учета радиоактивности серьезные ошибки в определении первичной продукции в случае использования обычной техники при измерениях радиоактивности высушенных на фильтрах водорослей с при-

менением торцовых счетчиков Гейгера со слюдяным окном (203). Величина этих ошибок может достигать 20-45%. Полагают, что их причина состоит в потере вещества при высушивании фильтров (до 20%), в ошибке при определении радиоактивности карбоната в виде осадков BaCO_3 (до 10%), а также в значительном самопоглощении излучения C^{14} (до 50%) веществом клеток крупных водорослей, вызывающих "цветение" воды, таких, как диатомеи *Skeletonema* или *Thalassiosira*. На потери вещества при высушивании клеток фитопланктона на мембранных фильтрах, а также в виде летучих веществ при их хранении (до 20%) указывают и другие авторы (202). Все эти наблюдения говорят о необходимости дальнейших исследований возможных источников подобных ошибок и нахождения соответствующих поправочных коэффициентов. Согласно Кушину (78) поправочный коэффициент, на который следует умножать все ранее полученные величины первичной продукции, равен 1,45. Перевод всех массовых измерений первичной продукции на сцинтилляционный метод или метод учета абсолютной радиоактивности, видимо, мало реален ввиду того, что эти методы весьма трудоемки и дорогостоящи, неудобны в полевых и судовых условиях. В то же время они не исключают ошибок, связанных с потерей вещества при его растворении или сжигании.

Вероятны также и другие ошибки радиоуглеродного метода, связанные с процедурой фильтрации, и в частности с методикой удаления с фильтра остатков радиоактивного карбоната и радиоактивных органических примесей в рабочем растворе C^{14} (64, 68, 133, 208). Показано, что в процессе жизнедеятельности фитопланктона часть меченого органического вещества, синтезированного за время опыта, выделяется из клеток в виде растворенных ассимилятов и проходит через фильтр (42, 60, 106, 109, 140, 195). Кроме того, потеря меченой органики клетками фитопланктона может происходить в процессе фильтрации вследствие разрушения части клеток (141). Особенно это вероятно для наннопланктонных форм, которые не имеют прочных оболочек, например, для зеленых жгутиконосцев, составляющих часто значительную часть биомассы фитопланктона (57).

Потери растворенного органического вещества, не учитываемого при определении фотосинтеза, составляют от 5 до 50%. Таким образом, они вносят значительную ошибку

ку при анализах продуктивности, приводя к занижению получаемых результатов. В новейших исследованиях первичной продукции некоторые авторы учитывают эти потери, анализируя радиоактивность новообразованного в ходе опыта органического вещества не только на фильтрах, но и в фильтрате (42, 109, 126, 195). С этой целью из подкисленного фильтрата путем продувания воздуха удаляют меченую углекислоту, после чего органическое вещество в нем сжигают с помощью ультрафиолета или химическим путем. Образовавшуюся углекислоту отгоняют из фильтрата и измеряют ее радиоактивность после осаждения в виде BaCO_3 или в газопоточном счетчике.

В числе дискуссионных вопросов методики следует назвать также вопрос о времени экспозиции склянок в опытах. Одни исследователи экспонируют склянки в течение полных суток при естественном освещении, другие — разные доли светового дня, третьи — разные периоды времени при постоянном искусственном освещении (42, 65, 80). Столь длительный период инкубации, как сутки, допустим в умеренных и холодных водах. В тропических же водах в большей степени приемлема экспозиция в течение доли или половины светового дня. Согласно данным Доти и соавторов (80), при инкубации склянок в течение двух часов сразу после восхода или перехода заходом солнца полученные результаты можно пересчитывать на полный световой день. Сложность интерпретации результатов определений фотосинтеза с помощью радиоуглеродного метода общеизвестна (9, 175). Вследствие реассимиляции части выдыхаемой клетками во время опыта меченой CO_2 первичная продукция, измеряемая с помощью C^{14} , должна, в принципе, составлять величину, промежуточную между чистой и валовой продукцией. Многочисленные сравнения радиоуглеродного метода с другими методами (с кислородным методом, с методом прямого измерения накопления биомассы) дали весьма пеструю картину. Однако в большинстве случаев величина продукции, измеряемая с помощью C^{14} , соответствовала чистой продукции, получаемой при измерениях кислородным методом (35), или была ниже последней, соответствуя продукции органической взвеси (90, 159, 190). Во всяком случае все ошибки радиоуглеродного метода, о которых упоминалось выше, занижают получаемые результаты (42). При оценке получаемых с помощью C^{14} данных следует также помнить,

что этому методу присущ недостаток любого скляночного метода, состоящий в несомненном отрицательном воздействии самого заключения воды в склянки на функционирование содержащегося в ней фитопланктона (201). Задача будущих методических работ будет заключаться в том, чтобы более полно оценить степень этого влияния и найти способы избежать потерь при определениях первичной продукции с помощью C^{14} .

Измерение фотосинтеза в столбе воды под 1 м^2

Суточная продукция фитопланктона под 1 м^2 является основной целью измерений первичной продукции, поскольку она соответствует энергетическому входу пелагической экосистемы. Для расчета этой величины достаточно знать абсолютную величину суточного фотосинтеза у поверхности и относительную интенсивность фотосинтеза в толще воды. Существующие методы определения включают прямые измерения абсолютной скорости фотосинтеза в толще воды путем экспозиции склянок *in situ*. Недостатком этого метода является его громоздкость, трудоемкость и связанная с ней ограниченность числа измерений по вертикали. Тем не менее будучи прямым методом он служит своеобразным эталоном для проверки репрезентативности результатов, получаемых другими, косвенными методами (21, 38). Другие методы основаны на расчете продукции под 1 м^2 на основе измерений абсолютной величины фотосинтеза в поверхностном слое и кривых потенциального фотосинтеза (K_p) и зависимости фотосинтеза от подводной освещенности (K_T) (38, 169). Преимущество этого метода в том, что он не требует частых и длительных экспозиций склянок в море, связанных со стоянками судна. Кроме того, легкость и быстрота измерения потенциального фотосинтеза в кратковременных опытах на палубе судна дают возможность выполнять их для большого числа горизонтов (до 20) на каждой станции, пользуясь предварительной индикацией слоев с разным обилием фитопланктона или прицельным отбором проб (11, 42). Таким путем можно достаточно полно оценить продукцию всей популяции фитопланктона. Основной недостаток метода состоит в трудности учета влияния световой адаптации глубинного фитопланктона на результаты измерений коэффициентов K_p и K_T . Указанный метод является в настоя-

щее время основным в отечественных исследованиях продуктивности морского фитопланктона (51).

Существуют также косвенные методы расчета. Один из них основан на вычислении продукции под 1 м^2 на основе данных о подводной освещенности и содержании хлорофилла в воде (50, 52, 137). Этот метод, как слишком косвенный, не нашел широкого применения. Другой метод расчета основан на средних величинах эмпирического соотношения между продукцией в 1 м^3 поверхностного слоя воды и под 1 м^2 . Величины этого соотношения были вычислены О.И. Кобленц-Мишке (18).

Основным методом определения продукции под 1 м^2 , которым пользуются зарубежные исследователи, является метод измерения абсолютной скорости фотосинтеза в толще воды путем экспозиции проб воды, взятых с разных глубин, при освещенности, соответствующей освещенности на глубинах отбора проб. Такая освещенность создается с помощью нейтральных светофильтров в инкубаторе с искусственным или естественным освещением (83, 115). Преимущество этого метода в его малой трудоемкости. Его существенный недостаток, ведущий к серьезному занижению результатов, состоит в том, что выбор глубин для отбора проб воды диктуется не вероятным положением минимумов и максимумов распределения фитопланктона, а характером подводной освещенности. Пробы отбираются на тех глубинах, на которых ослабление освещенности соответствует таковой в каждом из отделений инкубатора с нейтральными светофильтрами. К тому же число отбираемых проб не может превышать число этих отделений. Поэтому пользуясь этим методом трудно получить представление о продукции всего фитопланктона, так как при этом легко пропустить зоны максимальной концентрации фитопланктона, для которого характерно неравномерное распределение по вертикали (см. стр. 21, рис.2).

Таким образом, и в изучении продукции под 1 м^2 нет единой согласованной методики. Поэтому получаемые разными авторами данные можно сравнивать и обобщать лишь с определенными оговорками.

ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ В РАЗНЫХ РАЙОНАХ МОРЕЙ И ОКЕАНОВ

Внутренние моря

В эвтрофированных заливах умеренных вод Балтийского и Белого морей уровень первичной продукции фитопланктона достигает величин, характерных для эвтрофных пресных вод $200 - 800 \text{ г С/м}^2$ в год (124). Содержание хлорофилла в водах таких заливов составляет $20 - 80 \text{ мг/м}^3$, суточный фотосинтез $1 - 7 \text{ г С/м}^2$ и ассимиляционное число $- 4 \text{ мг С/мг хлорофилла/час}$. Величина фотосинтеза в столбе воды ограничивается здесь мутностью воды, снижающей толщину эвфотической зоны до $1 - 2 \text{ м}$ (93, 110). В прибрежных водах внутренних морей субтропической зоны суточный фотосинтез в поверхностном слое составляет $10 - 100 \text{ мг С/м}^3$ или $0,5 - 4 \text{ г С/м}^2$, а в год около $200 - 500 \text{ г С/м}^2$ (16, 50, 53, 56, 98). Ассимиляционное число в таких водах составляет около $6 \text{ мг С/мл хлорофилла/час}$ и суточный Р/В коэффициент $1,7$. В пелагиали морей умеренного пояса годовая первичная продукция составляет около 100 г С/м^2 (124) и $1 - 2 \text{ г С/м}^2$ в сутки (45). Максимум продукции фитопланктона приходится на весну (54% годовой продукции). При отсутствии на льду снегового покрова наблюдается интенсивное зимнее "цветение" воды диатомеями (26). Величина первичной продукции в морях умеренной зоны (Японское море, Берингово море) в летний период в сильной степени определяется вертикальной стратификацией и устойчивостью в толще поверхностного слоя воды (187). Фитопланктон образует скопления на глубине максимальной устойчивости (187, 188). В пелагиали морей субтропической зоны (Черного, Средиземного, Тирренского, Карибского, Аравийского) годовая продукция очень низка $40 - 50 \text{ г С/м}^2$. Суточная продукция под 1 м^2 составляет $0,05 - 0,15 \text{ г С/м}^2$ (16, 51, 132, 159). В пелагиали мелководного Азовского моря первичная продукция достаточно высока и соответствует уровню эвтрофного водоема ($0,8 - 2 \text{ г С/м}^2$ в сутки).

Умеренные воды океана

Годовая продукция фитопланктона в умеренных районах Тихого океана составляет в среднем $150-300 \text{ г С/м}^2$, содержание хлорофилла $20 - 50 \text{ мг/м}^2$ и суточная продукция $- 0,3 - 2 \text{ г С/м}^2$. Ассимиляционное число колеблется в пределах $0,5 - 8 \text{ мг С/мг хлорофилла/час}$ в зависимости от условий освещенности (18, 19, 22, 73, 188, 189). Для умеренных вод океана характерны большие сезонные колебания уровня первичной продукции, связанные с сезонными изменениями устойчивости водных масс в пределах термоклина и изменениями освещенности (139, 146, 189). Основной максимум продукции и концентрации хлорофилла приходится на вторую половину зимы-весну, когда в результате нарушения стратификации верхние слои воды обогащаются биогенами и одновременно повышается уровень солнечной радиации. Второй максимум обычно наблюдается осенью, когда происходит частичная регенерация биогенов в эвфотической зоне. Летом после прогрева верхнего слоя воды формируется термоклин. Концентрация биогенов в верхнем прогревом слое убывает и численность фитопланктона в нем быстро падает. Основная часть фитопланктона в этот период обитает в верхней части термоклина. В связи с этим летом формируется подповерхностный максимум концентрации фитопланктона и хлорофилла (38, 58, 162, 188).

Тропические воды шельфа

Продукция фитопланктона в поверхностном слое воды тропического шельфа в $10 - 15$ раз выше, чем в открытом океане и составляет $20 - 100 \text{ мг С/м}^3$ в сутки и ассимиляционное число $- 3 - 7 \text{ мг С/мг хлорофилла/час}$ (41, 61, 172). На тропическом шельфе, подверженном влиянию речного стока, продукция фитопланктона в поверхностном слое достигает максимально возможных величин $- \text{до } 600 \text{ мг С/м}^3/\text{сутки}$. Величина же суточной продукции под 1 м^2 в таких водах снижается из-за малой толщины эвфотической зоны в мутных прибрежных водах. (121). Несмотря на отсутствие в этих водах значительных сезонных колебаний температуры, здесь наблюдаются четко выраженные сезонные циклы продукции, свя-

занные с сезонной динамикой поверхностных водных масс и береговых течений, создающих локальные апвеллинги вблизи берегов (61, 67, 172). Влияние тропического шельфа на продуктивность окружающих вод открытого океана, характеризующихся, как правило, низкой продукцией, в большинстве случаев ограничивается зоной 5 – 10 км. Лишь вблизи континентов или крупных островов под влиянием значительного речного стока эта зона расширяется (40, 42, 67; рис.1). В районах береговых апвеллингов на шельфе у восточных берегов континентов у побережья Перу, Орегона (США), Гвинеи (Африка), Аравийского полуострова наблюдается высокий уровень первичной продукции

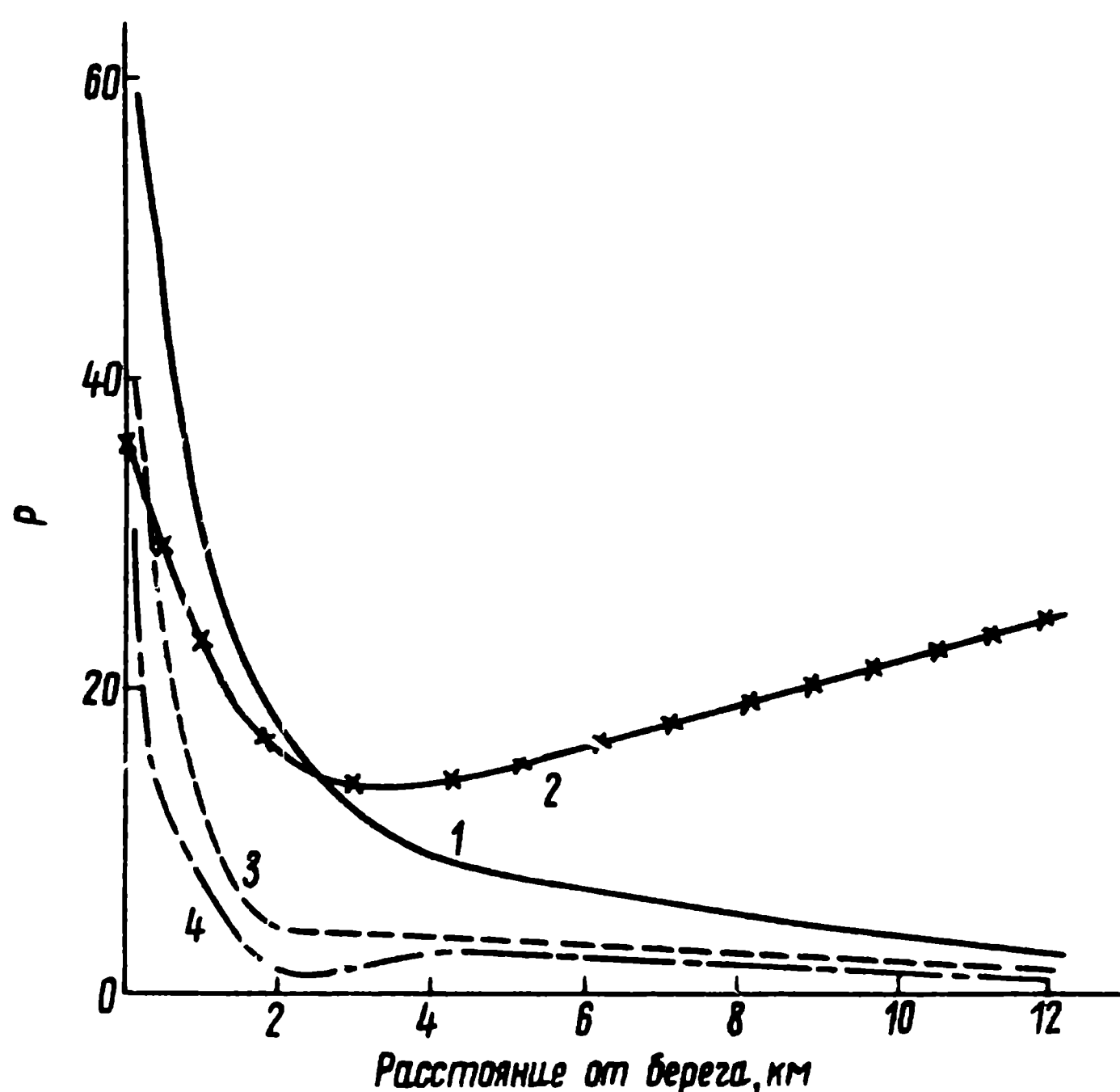


Рис.1. Изменения суточной величины первичной продукции (P , мг C/m^3) на разрезах от берега в открытый океан в тропической области Тихого океана:

1 — от Большого Австралийского барьерного рифа; 2 — от о. Новая Гвинея; 3 — от о. Таити; 4 — от атолла Фаннинг (по данным 40, 42)

(1 – 5 г C/m^2 в сутки), вызываемый постоянным притоком биогенов с поднимающимися к поверхности глубинными водами (15, 63, 67, 78, 126, 169). Эффективность утилизации солнечной энергии в поверхностных водах шельфа может достигать 0,4% и часовое ассимиляци-

онное число — 3 — 5 мг С/мг хлорофилла. В коралловых сообществах основная часть первичной продукции создается донными и симбиотическими водорослями: фитобентосомacroфитами, известковыми водорослями и зооксантеллами (147).

Тропическое воды открытого океана

В районах дивергенции апвеллингов и фронтов течений где верхняя граница термоклина поднимается до 20 — 50 м при общей толщине трофогенного слоя соответственно 50 — 100 м первичная продукция в столбе воды достаточно высока — 0,5 — 5 г С/м²/сутки и 100 — 300 г С/м² в год (4, 8, 15, 19, 29, 76, 126, 142, 144, 169, 213, 215). Интенсивность фотосинтеза в поверхностном слое в таких районах достигает 100 и даже 600 мг С/м³/сутки. Максимум обилия фитопланктона и максимум фотосинтеза находятся обычно в верхней части термоклина (рис.2). Концентрация хлорофилла достигает 5 — 12 мг/м³, ассимиляционное число в поверхностном слое — 5 — 10 мг С/мг хлорофилла/час. Высокая продукция этих районов обуславливается интенсивным выносом биогенов в трофогенный слой и неглубоким положением слоя высокой устойчивости, находящимся здесь на глубинах, где освещенность составляет 30 — 50% от оптимальной. В зонах экваториальных дивергенций лимитирующие концентрации биогенов: 0,2 мкг-ат/л фосфора и 0,5 мкг-ат/л азота нитратов, поднимаются вместе с верхней границей термоклина до глубины 40—50 м, где освещенность соответствует 20—30% оптимума (192, 196; рис.3). Суточная продукция под 1 м² составляет в таких районах 0,3 — 1 г С/м² (24, 40, 185).

Зоны апвеллингов и дивергенций составляют меньшую часть (около 8%) общей площади океанов, занятой тропическими водами. Преобладающая масса поверхностных тропических вод относится по уровню продуктивности к олиготрофным и имеет годовую первичную продукцию, по данным радиоуглеродного метода, в пределах 40—90 г С/м². Суточная продукция в зонах конвергенции (Саргассово море, районы западного дрейфа в Тихом и Атлантическом океанах) составляет в среднем всего 0,02 — 0,1 г С/м². В водах пассатных течений суточная продукция в 2—3 ра-

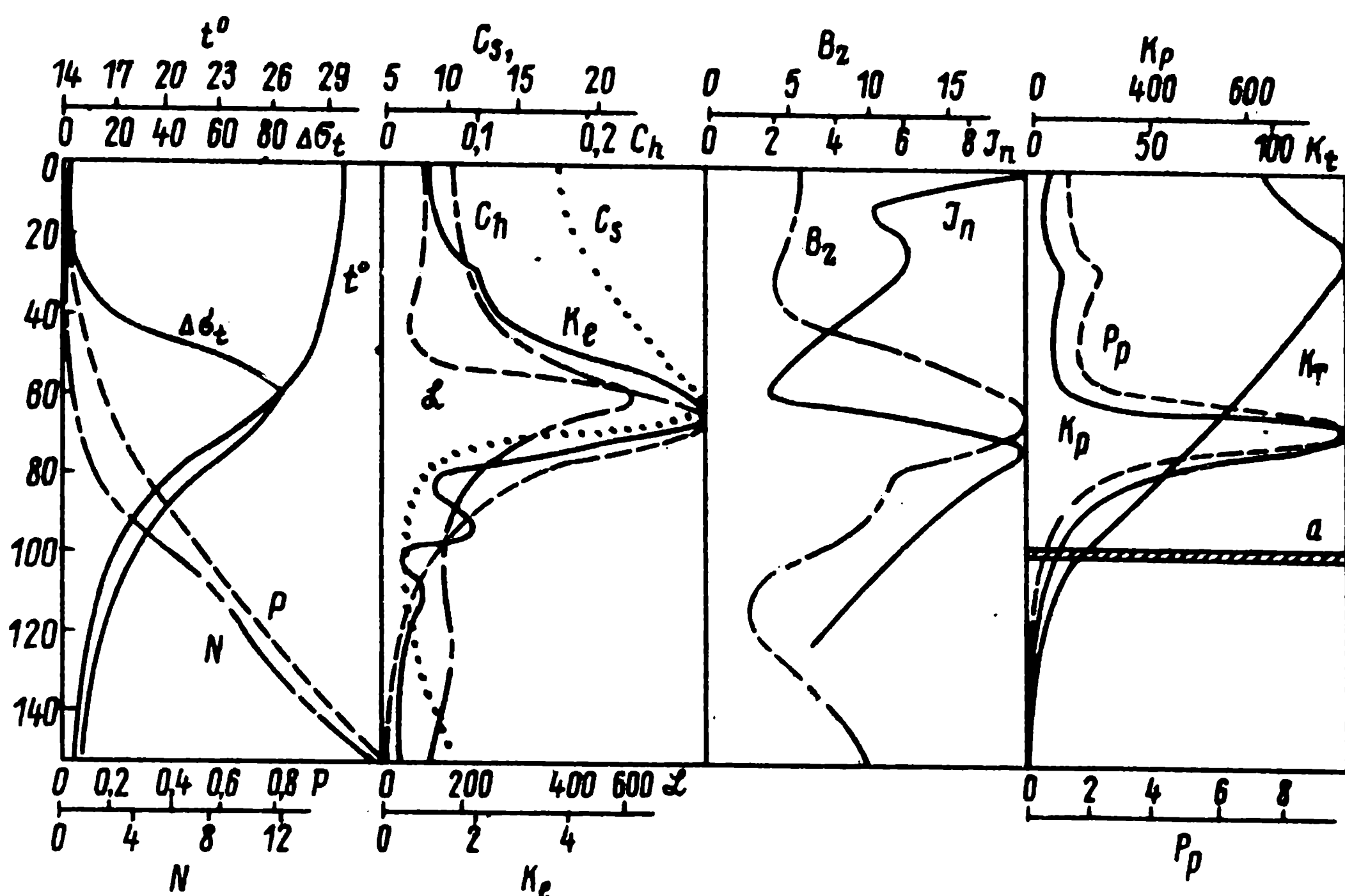


Рис.2. Вертикальная структура пелагического планктонного сообщества в западной части Тихого океана в районе приэкваториальной дивергенции (4° с.ш., 135° в.д.) по данным Ю.И. Сорокина и А.П. Цветковой (44).

$\Delta\sigma_t$ – градиент условной плотности воды; N и P – концентрация нитратов и фосфатов, мкг-ат/л; K_l – показатель ослабления света; L – интенсивность билюминесценции; C_h – содержание хлорофилла в воде, мг/м³; C_s – углерод взвеси, мг С/м³; B_z – биомасса фильтраторов зоопланктона, мг/м³; I_n – биомасса инфузорий, мг/м³; K_p – относительная концентрация живого фитопланктона (потенциальный фотосинтез), %; K_T – показатель зависимости интенсивности фотосинтеза от света, %; P_p – фотосинтез фитопланктона, мг С/м³ в сутки; a – глубина слоя, где освещенность составляет 1% от таковой у поверхности; t – температура

за выше – соответственно 0,1–0,3 г С/м² в сутки (15, 19, 23, 24, 40, 42, 51, 67, 117, 123, 158, 169, 177, 185, 206). Несмотря на отсутствие сезонных колебаний температуры, в тропических водах, так же как и в водах умеренной зоны, отмечаются значительные сезонные колебания интенсивности развития фитопланктона и первичной продукции, причем максимум в водах северного полушария приходится на весну (136, 215).

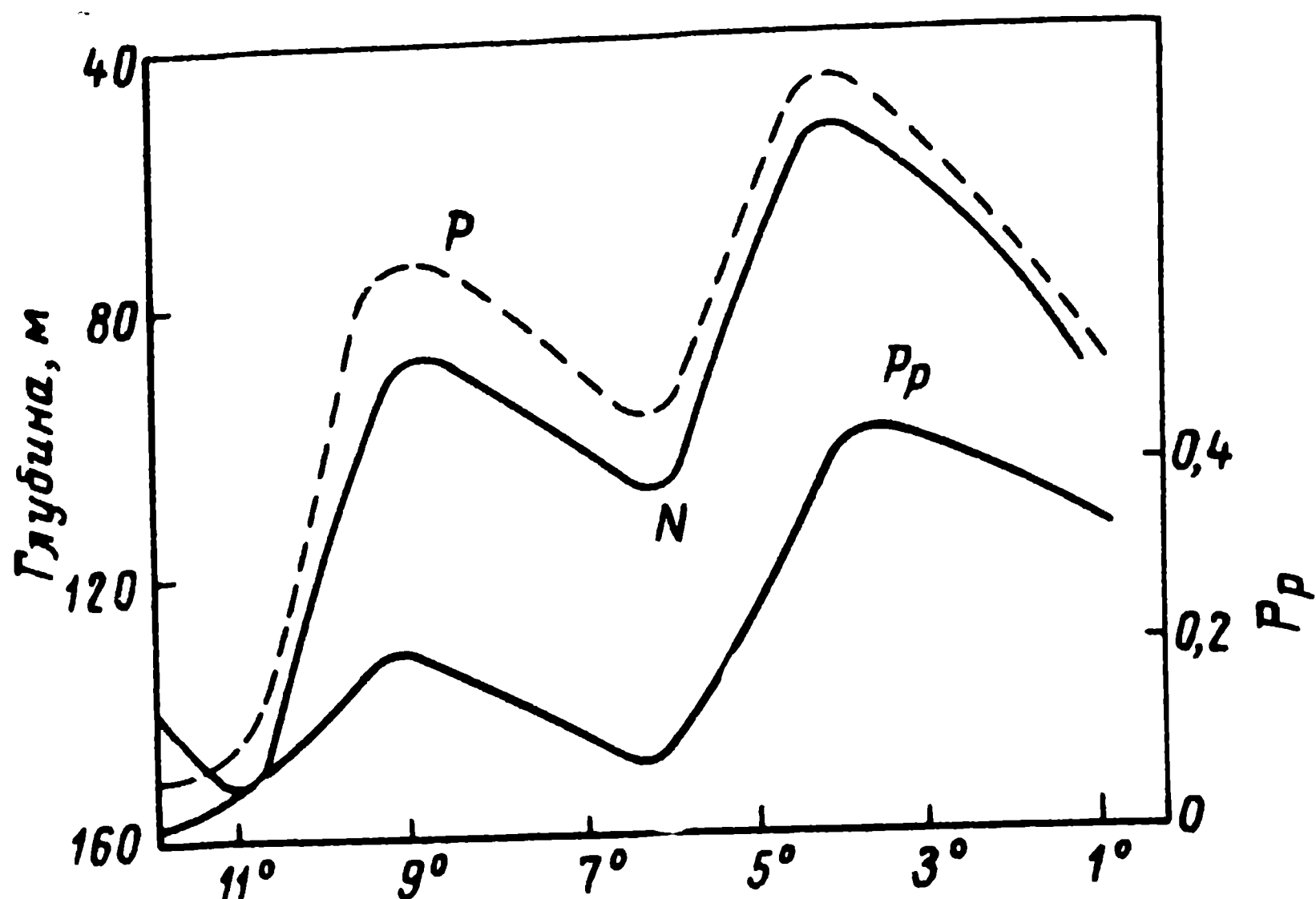


Рис.3. Продукция фитопланктона (P_p г С/м²/сутки) и глубина верхней границы лимитирующих концентраций биогенов: нитратного азота (N) 0,5 мкг/л и фосфора фосфатов (P) 0,2 мкг/л на разрезе по 142⁰ в.д.

В последнее время при изучении первичной продукции в тропических водах сделаны попытки оценить потерю растворенного органического вещества в опытах по определению интенсивности фотосинтеза естественного фитопланктона. Установлено, что эти потери за счет выделения водорослями части новообразованных ассимилятов составляют в олиготрофных водах 30 – 40% всей продукции в расчете на 1 м² или до 2 мг С/м³ в сутки. В прибрежных водах или в эвтрофных водах апвеллинга процент выделения меньше – около 20% продукции в столбе воды, однако абсолютное количество выделяемой водорослями за сутки растворенной органики достаточно велико – до 40 мг С/м³ (41, 60, 195). Выделение такого количества органического вещества достаточно для обеспечения суточной регенерации наличной биомассы бактерий, которая равна в таких водах 20 – 40 мг С/м³.

Результаты измерений бактериальной продукции и деструкции в тропических водах показали, что эти процессы протекают здесь в значительной степени за счет энергии органического вещества, приносимого из других более продуктивных районов океана (42). Было высказано предположение, что в тонком слое прогретых тропических вод, занимающих по объему около 1% всего объема океана, происходит деструкция более 60% всего продуцируемо-

го в нем органического вещества. Около 30% этого органического вещества переходит в бактериальную биомассу, которая служит дополнительным к фитопланктону источником питания зоопланктона тропических вод.

Воды полярных и субполярных районов

Эвфотическая зона полярных и субполярных районов, свободных от льдов, благодаря интенсивному вертикальному водообмену, обусловленному практически полным отсутствием термической стратификации, постоянно обогащается биогенами. Поэтому первичная продукция в этих районах достаточно велика. Она лимитируется здесь лишь недостатком света в зимнее время и постоянно низкой температурой воды, в определенной степени ограничивающей темпы размножения обитающих там водорослей, несмотря на отмеченную некоторыми авторами (71, 72) их психрофильность и адаптацию к низким интенсивностям света. Фотосинтез в поверхностном слое вод Арктического и Антарктического шельфа, у Южно-Оркнейских о-вов, о-вов Южн. Георгия и Южн. Сандвичевых составлял 20 – 60 мг С/м³/сутки и в проливе Дрейка у берегов Аргентины – до 70 мг/м³/сутки. В пелагиали интенсивность фотосинтеза несколько ниже 5 – 10 мг С/м³/сутки. В расчете на 1 м² продукция в морях Антарктики составляет 0,3 – 0,7 г С/м²/сутки или 50 – 180 г С/м² в год. Концентрация хлорофилла в поверхностных водах равна 2 – 30 мг/м³, биомасса водорослей достигает 1000 г/м² (12, 84, 92, 109, 131, 198, 207). Толщина эвфотической зоны в Антарктике ограничена 20 – 30 м ввиду интенсивного развития водорослей, снижающих прозрачность воды, и относительно низкой поверхностной освещенности. Максимум развития водорослей в Антарктике приходится на весну. В Арктическом бассейне, покрытом толстыми льдами, даже летом первичная продукция очень мала (0,1 – 1 мг С/м³/сутки) и лимитируется низкой освещенностью под слоем льда. Существенную роль в продукции органического вещества играют диатомовые водоросли, в массе растущие на нижней поверхности льда (72).

Массовые "цветения" в неритической зоне

В неритической зоне вблизи апвеллингов и в районах возрастающей в последнее время антропогенной эвтрофикации отмечается массовое развитие некоторых форм простейших и водорослей. В период такого "цветения", имеющегося "красным приливом" ("red tide"), биомасса водорослей достигает огромных величин — 100 — 200 и более г/м³. "Красные приливы" наносят серьезный ущерб рыбному хозяйству Японии и стран Балтийского моря (70, 143, 148). В числе организмов, вызывающих "цветение", отмечены в основном подвижные формы фитопланктона и хлорофиллоносных простейших: перидиния *Gymnodinium aulorum*, инфузория *Mesodinium rubrum* (ранее описанная как *Cyclotrichium meunieri*), эвглена *Eutreptiella* (70, 143, 145). Показано, что рост таких организмов, как *Eutreptiella* ускоряется в присутствии органических стоков бумажного производства (143). Очевидно, способность использовать органические формы биогенов и способность к фотосинтезу являются главными особенностями физиологии этих организмов, обуславливающими их массовое развитие в районах, обогащенных растворенной органикой. Фотосинтетическая активность инфузорий *Mesodinium rubrum* обуславливается наличием в ее клетке симбиотических водорослей, вероятно, из сем. *Cryptophyceae* (145).

Продукция фитобентоса и симбиотических водорослей

Для измерения продукции микрофитобентоса чаще всего используют радиоуглеродный метод (41, 99). По результатам этих измерений суточная продукция микрофитобентоса прибрежных песчанистых донных осадков одного из заливов Балтики составила в среднем 0,2—1,0 мг С/м². Продукция здесь была максимальной в июле и снижалась в 10 — 20 раз в ноябре. При оптимальной освещенности чистая продукция микрофитобентоса достигала 300 мг С/м²/час, что значительно выше продукции фитопланктона. Столь же значительна продукция фитобентоса коралловых песков и обрастаний мертвых кораллов в коралловых биоценозах. Значительных величин в этих биоценозах достигает продукция известковых водорослей ти-

па Porolithon — до 200 мг С/м²/час) и симбиотических зооксантелл, обитающих в колониях кораллов и в мантии некоторых моллюсков.

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ЭКОЛОГИИ ФОТОСИНТЕЗА ФИТОПЛАНКТОНА

В последнее десятилетие достигнуты значительные успехи в изучении влияния факторов среды и внутренних физиологических особенностей водорослей на уровень первичной продукции сообществ водных растений.

Биогены и их лимитирование

Исследование вопросов лимитирования развития фитопланктона недостатком биогенов имеет существенное значение для трактовки данных об уровне первичной продукции моря и об его изменениях в сезонном и географическом аспектах. Одно из направлений такого рода исследований связано с выяснением вероятного дефицита тех или иных биогенов в естественных сообществах фитопланктона. Эти исследования основаны на учете реагирования сообщества на добавки биогенов в пробы воды, взятые из водоема (86, 182, 193). При этом используется метод планируемых добавок биогенов (48, 49). В опытах такого рода показано, что основным лимитирующим элементом в тропических водах океана является азот (191, 193). Выяснено, что фитопланктон может использовать, наряду с нитратным, аммонийный азот и азот аминокислот (81, 104, 194). В то же время было найдено, что органический фосфор морской воды слабо используется естественным фитопланктоном (196). По результатам опытов с культурами водорослей можно полагать, что некоторые представители фитопланктона все же способны использовать органический фосфор (27). Установлено, что фитопланктон выделяет значительное количество органического фосфора в воду в процессе жизнедеятельности (122).

Другое направление исследований состоит в экспериментальном изучении потребления биогенов и их лимитирующего воздействия в опытах с культурами водорослей, выделенных из определенных районов океана (103). В ре-

зультате таких исследований показано, что лимитирующая концентрация азота для штаммов водорослей, выделенных из тропических вод океана, составляет около 0,5 мкг-ат/л и фосфора — около 0,2 мкг-ат/л (192, 196). Эти концентрации в первом приближении принимаются, как лимитирующие продукцию в естественных условиях (44). Действительно, именно такие концентрации наблюдаются в зоне пассатных течений и экваториальной дивергенции у верхней границы термоклина, где обитает основная популяция фитопланктона (рис.3). Серию интересных исследований биогенного питания фитопланктона выполнили Эппли и его сотрудники (87, 89, 91). Они установили константы лимитирования при потреблении нитратов в условиях их низких концентраций и изучили активность фермента нитратредуктазы. В исследованиях последнего времени дальнейшее развитие получили идеи Лукаса (128) и К.М. Хайлова (54) о роли метаболитов (включая витамины, растворенные органические вещества и микроэлементы) в развитии и функционировании сообществ фитопланктона (12, 33, 34, 47, 74, 94, 105).

Подводная освещенность и вертикальная структура сообщества фитопланктона

Вопрос об экологическом значении подводной освещенности для фитопланктона разных географических зон Тихого океана рассмотрен в ряде работ (3, 55, 113, 186). В двух последних биологических рейсах э/с "Витязь" в 1969 и 1970 гг. выполнены комплексные исследования факторов, определяющих вертикальную структуру сообщества фитопланктона пелагиали тропических вод Тихого океана (10). Вертикальную структуру сообщества определяли по характеру распределения потенциального фотосинтеза в толще воды. Горизонты для отбора проб выбирали с помощью зондов, измерявших биолуминесценцию и прозрачность воды с тем, чтобы не пропустить слоев с повышенным обилием водорослей (11, 13). При этом было установлено, что для тропических вод характерна структура с двумя максимумами обилия фитопланктона. Постоянно существующий основной максимум расположен у верхней границы термоклина в пределах максимального градиента плотности, на глубинах, где концентрация бисфенов

близка или немного превышает отмеченные выше лимитирующие их концентрации (рис.2). В зоне дивергенции этот слой располагается на глубинах 40–60 м. В пассатной зоне на глубинах 50–80 м и в зоне конвергенции на глубинах 80–130 м (42, 44). Существенную роль в формировании основного максимума, несомненно, играют микроградиенты плотности в пределах термоклина, имеющего по новейшим данным ступенчатую структуру (32, 178). В этом слое основного максимума, являющемся своеобразным биоценозом, концентрация фитопланктона, бактериопланктона и детрита в несколько раз выше их среднего содержания в пределах эвфотической зоны и в сумме близка к $0,5 - 1 \text{ г/м}^3$ биомассы, которая достаточна для удовлетворения пищевых потребностей фильтраторов зоопланктона. Последние (рис.2) также скапливаются в этом слое (30, 170).

Наряду с этим постоянным слоем часто, но не всегда, обнаруживается второй слой повышенного обилия фитопланктона. Он находится обычно в зоне оптимума освещенности (15 – 25 клк, глубина 20 – 35 м). Существование аналогичной вертикальной структуры сообщества фитопланктона и особенно четко – наличие основного максимума было констатировано в Японском море и в умеренных и субтропических районах Тихого океана (38, 58, 100, 112, 120, 162, 181, 185).

Важнейшими экологическими вопросами, связанными со структурой сообщества фитопланктона, являются вопросы об относительной роли наннопланктона в создании первичной продукции и о вертикальных перемещениях фитопланктона. Найдено, что наннопланктонные формы дают более половины продукции особенно в районе шельфа (129, 195, 205). Исследования скорости погружения динофлагеллят и диатомей из культур показали, что она зависит от размеров клеток и от их физиологического состояния. Покоящиеся клетки погружаются в 4 раза быстрее, чем активно растущие. В ряде случаев водоросли обладают нейтральной плавучестью, а динофлагелляты способны к активной миграции (88). С помощью чувствительного флуорометрического метода и путем концентрирования водорослей на мембранных фильтрах из больших объемов показано, что хлорофилл можно обнаружить в воде до глубины 4000 м. В глубинных водах обнаруживаются также живые кокколитины (96, 161).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обширные материалы, накопленные в результате измерений суточной и годовой первичной продукции морей и океанов, выполненных главным образом с помощью радиоуглеродного метода, позволили в результате их обобщения подсчитать суммарную годовую первичную продукцию Мирового океана (5, 6, 7, 18, 19, 20, 25, 149, 173). Ее оценивают в $1,5 - 2,3 \cdot 10^{10}$ т органического углерода, что составляет около 15% глобальной первичной продукции (табл. 1). Основное океаническое рыболовство сосредоточено в районах апвеллингов и фронтов, занимающих всего около 0,1-0,2% площади Мирового океана. Здесь вылавливается около 60% рыбы. Значительную роль играет также рыболовство на шельфе, занимающем около 10% площади океана.

Таблица 1

Первичная продукция и потенциальная рыбопродуктивность основных регионов Мирового океана по Райтеру (156)

Районы океана	Площадь		Средняя продукция в $г С/м^2$ в год	Суммарная годовая продукция		Рассчитанная потенциальная рыбопродуктивность	
	$10^6 км^2$	% от общей площади		10^{10} т С	% от суммы	млн. т	% от суммы
Открытый океан	326	90	50	1,63	81,5	1,6	0,7
Неритическая зона и шельф	36	9,9	100	0,36	18,0	120	49,2
Районы апвеллингов	0,36	0,1	300	0,01	0,5	120	49,2

В настоящее время вылов рыбы в основных районах примерно пропорционален соотношению потенциальной рыбопродукции (табл.1). В сумме он составляет 60–70 млн. т.

Рыбные ресурсы вод открытого океана согласно расчетам (156) относительно невелики, несмотря на занимаемую ими огромную площадь и на то, что в них создается более $3/4$ первичной продукции. Причина заключается в большой стабильности экосистем пелагиали океанов, базирующейся на сложности сообществ и включающей большое число (около 5) трофических уровней. Это снижает конечную продукционную эффективность экосистемы до 0,02 – 0,001 (14, 156). Эффективность утилизации солнечной энергии ($200\text{--}500 \text{ кал/м}^2/\text{сутки}$) составляет в продуктивных районах 0,4% и в среднем для океана 0,18%. Запасы детрита в толще воды Мирового океана ($5 \cdot 10^{11} \text{ т С}$) почти в 20 раз превышают годовую продукцию фотосинтеза ($2 \cdot 10^{10} \text{ т С}$). Запасы растворенной органики превышают годовую продукцию в 50–100 раз. Большие величины этих соотношений объясняются тем, что деструкция органики в океане тормозится низкой температурой 95% его водной массы.

Подсчеты всех доступных рыбных ресурсов океана позволяют прогнозировать возможный вылов, не нарушающий естественного воспроизводства, в пределах 100 – 200 млн. т (31, 156). Этот уровень вылова легко может быть достигнут за счет быстрого роста промыслового флота и усовершенствования технологии промысла. Верхний предел возможного вылова может сократиться под влиянием растущего загрязнения океана (82). Для повышения этого предела существует несколько путей: использование в промысле животных низших трофических уровней (планктонных ракообразных, мелких рыб), перехода от методов охоты к методам разумного хозяйствования и направленного восстановления рыбных ресурсов океана (10). К числу последних можно отнести регулирование промысла, рыбоводные мероприятия, локальное удобрение, создание искусственных апвеллингов, выращивание морских промысловых животных в изолированных бассейнах и т.п.

Видимо, величина первичной продукции Мирового океана (табл.1) занижена в 2–3 раза, и фактически эта величина составляет $6\text{--}8 \cdot 10^{10} \text{ т С}$ в год (42). Причина недоучета первичной продукции Мирового океана заключа-

ется в том, что все ошибки радиоуглеродного метода ведут к занижению получаемых результатов в общем в 1,5–2 раза. Кроме того, результаты расчетов годовой продукции, как правило, занижаются из-за недоучета сезонных колебаний продукции, значительных даже в тропических районах океана. Расчеты суточной продукции под 1 м² при отборе проб со стандартных горизонтов, постоянно практикуемом зарубежными учеными, приводят к существенному (в 1,5–2,5 раза) занижению величин продукции ввиду недоучета большой неравномерности вертикального распределения фитопланктона и пропуска значительной части его продуцирующей популяции. При расчетах продукции шельфа также явно недооценивается продукция фитобентоса за недостатком соответствующих данных.

Задачи будущих исследований первичной продукции морей и океанов состоят в дальнейшем уточнении методов ее определения с целью более полной оценки продукции растительных ресурсов океана. Необходимы более детальные сезонные наблюдения, более полные данные о продуктивности шельфа и коралловых сообществ. Для раскрытия факторов, определяющих уровень первичной продукции, важное значение имеет изучение экологической физиологии и метаболизма растительных сообществ морей и океанов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Анон . 1970. Современное состояние, биологическая продуктивность и биологические ресурсы Мирового океана. Калининград.
2. Блинова Е.И., Возжинская В.Б. 1971. Морские макрофиты и растительные ресурсы океана. В. сб. Основы биол. продуктивн. океана и ее использ. "Наука", М., 137–172
3. Бобров Ю.А. 1970. Зависимость скорости фотосинтеза на разных глубинах от температуры и света. Вестн. Моск. ун-та (биол.), 5, 91–93
4. Богданов Д.В., Соколов В.А., Хромов Н.С. 1968. Районы высокой биологической и промысловой продуктивности в Мексиканском заливе и в Карибском море. Океанология, т. 8, в. 3, 466–478

5. Богоров В.Г. 1967. Биологическая трансформация и обмен энергии и веществ в океане. Океанология, т. 7, в. 5, 839-859
6. Богоров В.Г. 1968. Продуктивность океана. Первичная продукция и ее использование в пищевых цепях. Сб. Основы океанологии, "Наука", М., 138-145
7. Богоров В.Г. 1970. Биологическая продуктивность океана и закономерности ее географического распределения. Сб. Вопросы географии, № 84, 84-102
8. Ведерников В.И., Стародубцев Е.Г. 1971. Первичная продукция и хлорофилл в юго-восточной части Тихого океана. Тр. Ин-та океанол. АН СССР, т. 89, 33-42
9. Винберг Г.Г. 1960. Первичная продукция водоемов. Из-во АН БССР, Минск, 3-328
10. Виноградов М.Е. 1971. Изучение биогеоценозов пелагиали океана. Природа, № 4, 35-41
11. Виноградов М.Е., Гительзон И.И., Сорокин Ю.И. 1971. О пространственной структуре сообществ эвфотической зоны тропических вод океана. Сб. Функционир. пелагич. сообщ. тропич. районов океана, "Наука", М., 255-264
12. Волковинский В.В. 1969. Измерение первичной продукции в море Скотия. Тр. ВНИРО, т. 66, 160-167
13. Гительзон И.И., Левин Л.А., Шевырнов А.П., Утюшев Р.Н., Артемкин А.С. 1971. Батифотометрическое зондирование пелагиали и возможное его применение для исследования пространственной структуры биоценозов. Сб. Функционир. пелагич. сообщ. тропич. районов океана. "Наука", М., 50-64
14. Грезе В.Н. 1971. Биологическая структура и продуктивность пелагиали тропической Атлантики. Сб. Планктон и биол. продуктивн. тропич. Атлантики. "Наукова думка", Киев, 214-252.
15. Кабанова Ю.Г. 1968. Первичная продукция в северной части Индийского океана. Океанология, т.8, в. 2, 270-278
16. Кабанова Ю.Г., Балуха Л.Б. 1970. Первичная продукция в южной части Мексиканского залива и у с.-з. берега Кубы. Сб. Океанологические исслед., № 20, "Наука", М., 46-68
17. Карабашев Г.С., Зангалис К.П. 1971. К мето-

- дике флуорометрического определения хлорофилла
in situ. Океанология, т. 11, в. 4, 735-738
18. Кобленц-Мишке О.И. 1965. Величина первичной
продукции Тихого океана. Океанология, т. 5, в. 2,
325-337
 19. Кобленц-Мишке О.И. 1967. Первичная продукция
В кн. "Тихий океан" (биология), кн. 1 "Наука",
М., 86-97
 20. Кобленц-Мишке О.И., Волковинский В.В.,
Кабанова Ю.Г. 1968. Новые данные о величине
первичной продукции Мирового океана. Докл. АН СССР
т. 183, № 5, 1189-1192
 21. Кобленц-Мишке О.И., Волковинский В.В.,
Кабанова Ю.Г. 1970. Первичная продукция планк-
тона Мирового океана. Сб. Программа и методика
изуч. биогеоценозов водной среды. "Наука", М.,
66-83
 22. Кобленц-Мишке О.И., Бекасова О.Д., Ведер-
ников В.И., Коновалов Б.В., Сапожников В.И.
Терских В.А. 1970. Первичная продукция и пиг-
менты в районе Курило-Камчатского желоба летом
1966 г. Тр. Ин-та океанол. АН СССР, т. 86, 77-
98
 23. Кобленц-Мишке О.И., Цветкова А.М., Громо
М.М., Парамонова Л.И. 1971. Первичная продук-
ция и хлорофилл "а" в западной части Тихого океана.
Сб. Функционир. пелагич. сообщ. тропич. районов
океана. "Наука", М., 70-79
 24. Кондратьева Т.М. 1969. Первичная продукция в
тропической части Атлантического океана. Сб. Био-
логия моря, "Наукова думка", Киев, 3-18
 25. Кондратьева Т.М., Финенко З.З. 1971. Первич-
ная продукция и некоторые аспекты физиологии
планктонных водорослей. Сб. Пробл. Морской биол.
"Наукова думка", Киев, 179-185
 26. Коновалова Г.В. 1972. Сезонная характеристика
фитопланктона в Амурском заливе Японского моря.
Океанология, т. 12, в. 1, 123-128
 27. Крупаткина Д.К. 1971. Усвоение фосфора планк-
тонными водорослями в темноте и при слабой осве-
щенности. Океанология, т. 11, в. 2, 270-275
 28. Кузнецов С.И., Романенко В.И. 1963. Микро-
биологическое изучение внутренних водоемов. Лабо-

раторное руководство. Из-во АН СССР, М.-Л., 1-127

29. Кун М.С. и др. 1969. Гидрологические условия и биологическая характеристика вод Куро-Сио. Изв. ТИНРО, т. 68, 3-14
30. Лубны-Герцык Е.А., Дегтярев В.И. 1967. Распределение планктона и слоя пониженной прозрачности. Докл. АН СССР, т. 176, № 2, 443-446
31. Моисеев П.А. 1971. Разработка научных основ рационального рыбного хозяйства и методов управления биопродуктивными процессами в океане. Сб. Основы биол. продуктивн. океана и ее использ. "Наука", М., 7-12
32. Нейман В.Г., Гледзер Е.Б. 1972. Новые данные о структуре верхнего термоклина в океане. Океанология, т. 12, в. 1, 168-170
33. Орадовский С.Г. 1971. О роли микроэлементов в процессе формирования первичной продуктивности морских вод. Сб. Основы биол. продуктивн. океана и ее использ. "Наука", М., 32-36
34. Пропп Л.Н. 1970. О сезонной динамике витамина В₁₂ и изменчивости фитопланктона в Дальнезеленечкой губе Баренцева моря. Океанология, т. 10, в. 5, 851-857
35. Романенко В.И. 1967. Сравнение кислородного и радиоуглеродного методов определения интенсивности фотосинтеза фитопланктона. Тр. Ин-та биол. внутр. вод, в. 15 (18), 54-60
36. Романенко В.И. 1971. Определение фотосинтеза фитопланктона во внутренних водоемах. Тр. Ин-та биол. внутр. вод, в. 21 (24), 234-240
37. Сапожников В.В., Галеркин Л.И. 1971. К расчету первичной продукции тропических вод по вертикальному выносу биогенных элементов. Сб. Функционир. пелагич. сообщ. тропич. районов океана. "Наука", М., 65-69
38. Сорокин Ю.И. 1960. О методике определения первичной продукции моря при помощи С¹⁴. Тр. Всес. Гидробиол. общ., т. 10, 235-254
39. Сорокин Ю.И. 1968. К методике определения радиоактивности С¹⁴ при измерениях первичной продукции водоемов. Микробиология, т. 37, в. 4, 741-744

40. Сорокин Ю.И. 1970. Некоторые данные о первичной продукции в центральной части Тихого океана. Океанология, т. 10, в. 4, 691-695
41. Сорокин Ю.И. 1971. О роли микрофлоры в продуктивности биоценоза коралловых рифов. Ж. общ. биол., т. 32, № 2, 169-186
42. Сорокин Ю.И., 1971. Количественная оценка роли бактериопланктона в биологической продуктивности тропических вод океана. Сб. Функционир. пелагич. сообщ. тропич. вод океана, "Наука", М., 92-122
43. Сорокин Ю.И., Петипа Т.С., Павлова Е.В. 1970. Количественное исследование пищевой роли морского бактериопланктона. Океанология, т. 10, в. 2, 332-340
44. Сорокин Ю.И., Цветкова А.М. 1972. Первичная продукция в западной части Тихого океана. Океанология, т. 12, № 6, 1047-1056
45. Стародубцев Е.Г. 1970. Сезонные изменения первичной продукции в юго-восточной части Берингова моря. Тр. ВНИРО, т. 70 93-97
46. Стародубцев Е.Г. 1970. Первичная продукция в районе течения Куро-Сио. Океанология, т. 10, в. 4, 686-690.
47. Супрунов А.Г. 1971. Ростовые факторы витаминной природы в Черном и Средиземном морях. Сб. Пробл. морск. биол., "Наукова думка", Киев, 168-173
48. Федоров В.Д., Максимов В.Н. 1967. Изучение процессов первичной продуктивности водоемов методом планируемых добавок биогенных элементов. Научн. докл. высш. школы (биол. науки), № 4, 132-142
49. Федоров В.Д., Семин В.А., Максимов В.Н. 1967. Исследование методом планируемых добавок влияния некоторых биогенных элементов на первичную продукцию в Чупинской губе Белого моря. Докл. АН СССР, т. 175, № 1, 220-223
50. Финенко З.З. 1964. Первичная продукция в Азовском море. Океанология, т. 4, в. 6, 1062
51. Финенко З.З. 1965. Первичная продукция в Черном, Азовском морях и тропической части Атлантического океана. Автореф. дисс., Минск

52. Финенко З.З. 1970. Расчет продукции фитопланктона Черного моря по содержанию хлорофилла. Сб. Биология моря, в. 19, "Наукова думка", Киев, 74-82
53. Финенко З.З., Кондратьева Т.М. 1971. Продукция органического вещества в тропической части Атлантического океана. Сб. Планктон и биол. продукт тропич. Атлантики, "Наукова думка", Киев, 122-162
54. Хайлов К.М. 1971. Утилизация растворенного органического вещества морской воды иглокожими и моллюсками. Докл. АН СССР, т. 198, № 2, 443-446
55. Халемский Э.Н. 1971. Глубина расположения компенсационной точки в Тихом океане. Докл. АН СССР, т. 196, № 2, 445-447
56. Хмелева Н.Н. 1970. О первичной продукции Красного моря и Аденского залива. Сб. Биология моря, в. 21, "Наукова думка", Киев, 107-133
57. Allen M. B. 1967. Nannoplankton and the carbon cycle in tropical waters. Proc. Int. Conf. Oceanogr. in tropical waters. Miami Beach. 273-279
58. Anderson G. C. 1969. Subsurface chlorophyll maximum in the Northeast Pacific Ocean. Limnol. a. Oceanogr. v. 14. № 3, 386-391
59. Anderson G. C., Parsons T. R., Stephens K. 1969, Nitrate distribution in the subarctic Northeast Pacific Ocean. Deep Sea Res. v. 16. 329-334
60. Anderson G. C., Zeutshel R. P. 1970. Release of dissolved organic matter by marine phytoplankton in coastal and offshore areas of Northeast Pacific Ocean. Limnol. a. Oceanogr. v. 15, № 3, 402-407
61. Angot M. 1968. Variations de la production primaire aux environs de Nosy-Be (Madagascar) en 1965. Cah. ORSTOM, ser. Oceanogr., v. VI, № 2, 3-31
62. Anon. 1969. Recommended methods for measuring the productivity of plankton standing stock and related oceanic properties. Biol. Meth. Panel, Nat. Ac. Sci. Washington D. C., 59 pp.
63. Armstrong F.A. I., Searns C. R., Strickland J.D.H. 1967. The measurement of upwelling and subsequent biological processes by means of the Technicon Autoanalyser and associated equipment. Deep Sea Res. v. 14, 381-389

64. Arthur C, R., Rigler F. H. 1967. Possible source of error in the C^{14} method of measuring primary production. *Limnol. a. Oceanogr.* v. 12, № 1, 121–124
65. Barnett A. M., Hirota T. 1967. Changes in the apparent CO_2 uptake with length of incubation of phytoplankton populations. *Limnol. a. Oceanogr.* v. 12, № 2, 349–357
66. Becacos – Contos T. 1968. The annual cycle of primary production in the Saronicos Gulf. *Limnology a. Oceanogr.* v. 13, № 3, 485–489
67. Beers J. R., Steven D., Lewis I. B. 1968. Primary productivity in the Caribbean sea off Jamaica and in the tropical North Atlantic off Barbados. *Bull. Mar. Sci.* № 1, 86–104
68. Berman T., Holm – Hansen O. 1972, Potential sources of error in the measurement of low rates of planktonic photosynthesis and excretion. *Nature. New Biol.*, v. 236, № 64, 91–92
69. Braarud T. 1958. Counting methods for determination of the standing crop of phytoplankton. *Rapp. et proc.–verb. réun. Commiss. internat. explorat. mer.*, v. 144, 17–28
70. Braarud T., Heimdal B. R. 1970. Brown water on the Norwegian coast in autumn 1966. *Nytt. Mag. Bot.* v. 17, 91–97
71. Bunt J. S. 1968. Characteristics of microalgae isolated from Antarctic sea ice. *Antarctic Res. Ser.*, American Geoph. Union (Washington D.C.), v. 11, 1–15
72. Bunt J.S. Owens O. H., Hoch G. 1966. Exploratory studies on the physiology and ecology of a psychrophilic marine diatom. *J. Phycol.*, v. 2, 96–100
73. Burkholder P. R., Burkholder L. M., 1967. Primary productivity in surface waters of south Pacific. *Limnol. a. Oceanogr.* v. 12, № 4, 606–617
74. Carlucci A. F., Silbernagel S. B. 1969. Effect of vitamin concentration on growth and development of vitamin requiring algae. *J. Phycol.*, v. 5, 64–73
75. Carlucci A. F., Silbernagel S. B., McNally P. M. 1969. Influence of temperature and solar radiation on persistence of vitamin B_{12} , thiamine and biotin in sea water. *J. Phycol.*, v. 5, 302–305
76. Corcoran E. F., Mahnken C. V. W. 1969. Productivity of the tropical Atlantic ocean. *Proc. Symp. Oceanogr. Fish. Trop. Atlant., Rev. Pap. a. Contrib. Abidjan (UNESCO)* 57–68

77. Cushing D. H. 1955. Production and pelagic fisheries. Fishery Invest. Lond., ser. 2, v. 18, No.7, 104 pp.
78. Cushing D. H. 1971. Upwelling and the production of fish. Adv. Marine Biol., v. 9, 255-334
79. Dodson A. N., Thomas W. H. 1964. Concentrating plankton in a gentle fashion. Limnol. a. Oceanogr., v. 9, № 3, 455-456
80. Doty M. S., Newhouse J., Tsuda R. T. 1967. Daily phytoplankton productivity relative to hourly rates. Arch. Oceanogr. Limnol., v. 15, 1-9
81. Dugdale R. C., Goering J. J. 1967. Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity. Limnol. a. Oceanogr., v. 12, № 2, 196-206
82. Dyresen D., Jagner D. 1972. Changing chemistry of oceans. Nober Symp. № 20, Stockholm
83. Dyson N., Jitts H. R., Scott B. D. 1965. Techniques for measuring oceanic primary production using radioactive carbon. Div. Fish. Oceanogr. Tech. paper CSIRO, Australia, № 18, 1-12
84. El Sayed Z. 1967. On the productivity of southwest Atlantic ocean and the waters west of the Antarctic Peninsula. Biol. Antarctic Seas, Washington D.C. Amer. Geoph. Union., 15-47
85. Eppley R. W. 1968. An incubation method for estimating the carbon content of phytoplankton in natural samples. Limnol. a. Oceanogr., v. 13, № 4, 574-582
86. Eppley R. W., Carlucci A. F., Holm-Hansen O., Kiefer D., McCarthy J. J., Venrick Elizabeth, William P. M. 1971. Phytoplankton growth and composition in shipboard cultures supplied with nitrate, ammonium or urea as nitrogen sources. Limnol. a. Oceanogr., v. 16, № 5, 741-751
87. Eppley R. W., Coatworth J. L., Solorzano L. 1969. Studies in nitrate reductase in marine phytoplankton. Limnol. a. Oceanogr., v. 14, № 2, 194-205
88. Eppley R. W., Holmes P., Strickland J. D. H. 1968. Some observations on vertical migrations of dinoflagellates. J. Phycol., v. 4, 333-340
89. Eppley R. W., Rogers J. N., McCarthy J. J. 1969. Half saturation constants for uptake of nitrate and ammonium by marine phytoplankton. Limnol. a. Oceanogr. v. 14, № 6, 912-920

90. Eppley R. W., Sloan P. R. 1965. Carbon balance experiments with marine phytoplankton. J. Fish. Res. Bd. Canada., v. 22, № 4, 1083-1097
91. Eppley R. W., Thomas W. H. 1969. Comparison of half-saturation constants for growth and nitrate uptake of marine phytoplankton. J. Phycol., v. 5, 375-379
92. Fedosov M. V., Ermachenko I. A. 1968. On primary production in the north west Atlantic. ICNAF spec. publ. № 7, 87-93
93. Flemer D. A. 1970. Primary Production in Chesapeake Bay. Chesapeake Sci., v. 11, 117-129
94. Fogg G. E. 1972. Organic substances-plants. In "Marine Biol." ed. by Kinne, part 1, 1550-1677
95. Fogg G. E., Nalewajko C., Watt W. D. 1965. Extracellular products of phytoplankton photosynthesis. Proc. Roy. Soc. (London), (B), v. 162, № 989, 517-534
96. Fournier R. O. 1968. Observations of particulate carbon in the Mediterranean Sea and its relevance to the deep living Coccolithophorid. Limnol. a. Oceanogr., v. 13, № 4, 693-697
97. Foyn E., Hanneborg S. 1971. Determination of C^{14} labelled carbonate in solution. Marine Biol., v. 8, 57-59
98. Franco P. 1967. Condizioni idrologiche e produttività primaria nel golfo di Venezia. Arch. Oceanogr. Limnol., v. 15, 69-83
99. Gargas E. 1970. Measurements of primary production, dark fixation and vertical distribution of microbenthic algae in the Oresund. Ophelia, v. 8, 231-253
100. Goering J. J., Wallen D. D., Naumann N. 1970. Nitrogen uptake by phytoplankton in the discontinuity layer of the eastern subtropical Pacific Ocean. Limnol. a. Oceanogr., v. 15, № 5, 787-796
101. Goldman Ch. R. 1968. The use of absolute activity for eliminating serious errors in the measurement of primary productivity with C^{14} . J. Cons. Internat. Explorat. Mer., v. 32, 172-179
102. Golterman H. I., Clymo R. S. (Editors). 1967. Chemical environment in the aquatic habitat. N. V. Amsterdam, 5-325
103. Grant B. R., Turner I. M. 1969. Light-stimulated nitrate and nitrite assimilation in several species of algae. Compar. Bioch. a Physiol., v. 29, 995-1004

104. Guillard R. R. L. 1963. Organic sources of nitrogen in marine centric diatoms. Sympos. on Marine Microbiol., Springfield, Illinois
105. Hagedorn H. 1971. Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss des Thiamins auf die natürliche Algenpopulation des Pelagials. Arch. Hydrobiol., v. 68, 382–399
106. Hellebust G. A. 1965. Excretion of some organic compounds by marine phytoplankton. Limnol. a. Oceanogr., v. 10, № 2, 192–206
107. Holm–Hansen O. 1970. ATP levels in algal cells as influenced by environmental conditions. Plant and Cell Physiol., v. 11, 689–700
108. Holm–Hansen O., Lorenzen C. J., Holmes R.W., Strickland J. D. H. 1967. Fluorometric determination of chlorophyll. Contribs. Scripps. Inst. Oceanogr., Univ. Calif., San Siego, v. 36, 389–401
109. Horne A. J., Fogg G. E., Eagle D. J. 1969. Studies in situ of the primary production of an area of inshore Antarctic sea, J. Marine Biol. Ass. U. K., v. 49, № 2, 393–405
110. Hubel H. 1968. Die Bestimmung der Primärproduktion des Phytoplanktons der Norde–Rugenschen Bodengewässer. Int. Rev. Ges. Hydrobiol., v. 53, № 4, 601–633
111. Humphrey G. F. 1963. Seasonal variations in plankton pigments in waters off Sydney. Austr. J. Marine a. Freshwat. Res., v. 14, 24–36
112. Humphrey G. F. 1970. The concentration of chlorophylls a and c in the south–west Pacific Ocean. Austr. J. Marine a. Freshwat. Res., v. 21, 1–10
113. Ishimura S. 1968. Phytoplankton photosynthesis. In: Algae, Man and the Enviroment, Syracuse, N. Y. USA, VII, 103–120
114. Iwamura T., Nagai H., Ishimura S. 1970. Improved methods for determining contents of chlorophyll, protein, ribonucleic acids in planktonic populations. Int. Rev. Ges. Hydrobiol. v. 55, 131–147
115. Jitts H. R. 1963. The simulation in situ measurment of oceanic primary production. Austral J. Marine a. Freshwat. Res., v. 14. 139–147
116. Jitts H. R. 1964. A tween six liter plastic sampler. Limnol. a. Oceanogr., v. 9, № 3, 452–454
117. Jitts H. R. 1965. The summer characteristics of primary productivity in the Tasman and Coral Seas. Austr. J. Marine a. Freshwat. Res., v. 16, 151–162

118. Jitts H. R., Scott B. D. 1961. The determination of zero thickness activity in Geiger counting of carbon-14 solutions, used in marine productivity studies. *Limnol. a Oceanogr.*, v. 6, № 2, 116-122
119. Johnston R. 1966. Determination of ammonia in sea water as rubazoic acid. *I.E.C.S. Hydrogr. Comm.*, C. M. №10, 1-7
120. Kawarada Y., Sano A. 1969. Distribution of chlrophyll and phaeophytin in the western North Pacific. *Oceanogr. Mag. (Tokyo)*, v. 21, 137-146
121. Krishnamoorthy T. M., Wismanathan R. 1968. Primary productivity in Bombay Harbour, using C^{14} . *Indian J. Exp. Biol.* v. 6, 115-116,
122. Kuenzler E. J. 1970. Dissolved organic phosphorus excreted by marine phytoplankton. *J. Phycol.*, v. 6, 7-15
123. Le Bouris J., Wauthy B. 1969. Quelques aspects de la distribution de la production primaire le long du méridien 170° E. *Cah. ORSTOM Oceanogr.*, v. 7, 83-93
124. Lehmusluoto P. O. 1971. Kasvipplanktonin perustuotanto Itämeren alueella. *Luonnou, Tutkija*, v. 75, 85-91
125. Lind O. T., Campbell R. S. 1969. Comments on the use of liquid scintillation for routine determination of C^{14} in productivity studies. *Limnol. a. Oceanogr.* v. 14, № 5, 787-789
126. Lloyd L. J. 1971. Primary production off the coast of north-west Africa. *J. Cons. Internat. Explorat. Mer.* v. 33, 312-323
127. Lorenzen C. G., 1966. A method for the continuous measurement of in vivo chlorophyll concentration. *Deep Sea Res.* v. 13, 223-227
128. Lucas C. E. 1961. On the significance of external metabolites in ecology. *Sympos. Soc. Exper. Biol.*, № 15, 190-206. N. Y., Acad. Press
129. Malone C. 1971. The relative importance of nanoplankton and netplankton as primary producers in tropical oceanic and neritic phytoplankton communities. *Limnol. a. Oceanogr.* 1971, v. 16, № 4, 633-639
130. Maloney T. E., Donovan E. H. a. Robinson E. L. 1962. Determination of numbers and sizes of algal cells with an electronic particle counter. *Phycologia*. v. 2. p. 1-8
131. Mandelli E. F., Burkholder P. R. 1966. Primary production in the Gerlache strait of Antarctica. *J. Marine Res.* v. 24, № 1, 15-27

132. Margalef R. 1968. Fluctuaciones de varios años de periodo medio en la producción de fitoplankton en el Mediterraneo occidental. Collect. bot., v. 7, 727-747
133. McAllister C. D. 1964. Decontamination of filters in the C^{14} method in measuring marine photosynthesis. Limnol. a Oceanogr. v. 6, № 4, 447-450
134. McNabb C. D. 1960. Enumeration of freshwater phytoplankton concentrated on the membrane filters. Limnol. a. Oceanogr. v. 5, № 1, p. 57-61.
135. Menzel D. W., Corwin A. 1965. The measurement of total phosphorus by persulphate. Limnol. a. Oceanogr. v. 10, № 2, 280-283
136. Menzel D. W., Ryther J. H. 1961. Annual variations in primary production of the Sargasso Sea off Bermuda. Deep Sea Res. v. 7, 282-288
137. Mountford K. 1969. Chlorophyll analysis as a method of evaluating the standing crop of phytoplankton and primary productivity. Chesapeake Sci., v. 10, 301-306
138. Mullin M. M., Sloan P. R., Eppley R. W. 1966. Relationship between carbon content, cell volume and area in phytoplankton. Limnol. a. Oceanogr. v. 11, № 2, 307-311
139. Nakajima K., Nishizawa S. 1968. Seasonal cycles of chlorophyll and seston in the surface water of the Tsugaru strait area. Rec. Oceanogr. Works Japan, v. 9, 219-246
140. Nalewajko C. 1966. Photosynthesis and excretion in various plankton algae. Limnol. a. Oceanogr. v. 11, № 1, 1-10
141. Nalewajko C., Lean D. R. S. 1972. Retention of dissolved compounds by membrane filters as an error in the ^{14}C method of primary production measurement. J. Phycol. v. 8, 37-43
142. Nellen W. 1969. Horizontal and vertical distribution of plankton production in the Gulf of Guinea and adjacent areas. Proc. Symp. Oceanogr. Fish Trop. Atlant. Rev. pap. a contr. Abidjan (UNESCO), 255-263
143. Okaichi T., Akitaka Y. 1969. The effects of sulphate pulp wastes on the growth of marine phytoplankton. Bull. Plankt. Soc. Japan. v. 16, 126-132
144. Owen R., Zeitschel B. 1970. Phytoplankton production: seasonal change in oceanic eastern tropical Pacific. Marine biol. v. 7, 32-36
145. Parsons T. R., Blackbourn D. J. 1968. Pigments of the ciliate *Mesodinium rubrum*. Neth. J. Sea Res. v. 4, 27-31

146. Parsons T. R., Stephens K., Le Brasseur R. J.
1969. Production studies in the strait of Georgia. J. Expt.
Mar. Biol. a. Ecol. v. 3, No. 1, 37-38
147. Peres J. M., Pickard I. 1969. Réflexions sur la struc-
ture trophique des édifices résifaux. Marine Biol. v. 3, No. 3,
227-232
148. Pinceman J. M. 1969. Le probleme de l'eau rouge. Rev.
Int. Oceanogr. méd. v. 13-14, 181-203
149. Postel E. 1971. Production des oceans en proteines ani-
males. "Pêche marine", v. 50, p. 442-452
150. Radhakrishna K. 1969. Preliminary studies in primary
production at Poyakonda Golf, White Sea. Marine biol. v. 3,
188-190
151. Raymond I. E. 1963. Plankton and productivity in the
oceans. Pergamon Press, N. Y., 660 p.
152. Reid F., Fuglister E., Jordan J. B. 1970. The
ecology of plankton off La Jolla. Part V. Phytoplankton.
Bull. Scripps Inst. Oceanogr., Univ. of California
153. Richards F. A. Thompson T. G. 1952. A spectropho-
tometric method for the estimation of plankton pigments.
J. Marine Res. v. 11, 156-172
154. Riley J. P., Scirrow G. 1965. Chemical oceanography.
v. 1. 712 p. Acad. Press, N. Y., London
155. Ruasim S. Z., Wellerhaus S., Bhattathiri P. M. S.
1969. Organic production in a tropical estuary. Proc. Indian
Acad. Sci., B. v. 69, 51-94
156. Ryther J. H. 1969. Photosynthesis and fish production
in the sea. Science. v. 166. № 3900, 72-84
157. Ryther J. H., Dunstan W. M. 1971. Nitrogen, phosp-
horus, and eutrophication in coastal marine environment.
Science. v. 171, № 3975, 1008-1013
158. Ryther J. H., Hall I. R., Pease A. K., Bakum A.
1966. Primary organic production in relation to the chemist-
ry and hydrography of the western Indian Ocean. Limnol. a.
Oceanogr. v. 11, № 3, 371-380
159. Ryther J. H., Menzel D. W. 1965. On the production
composition and distribution of organic matter in the
western Arabian Sea. Deep Sea. Res. v. 12, 199-209
160. Ryther J. H., Menzel D. W. 1965. Comparison of C¹⁴
technique with direct measurement of photosynthetic car-
bon fixation. Limnol. Oceanogr. v. 10, № 3, 490-491
161. Saijo Y. 1969. Chlorophyll in the deep sea. Bull. Japan.
Soc. Fish. Oceanogr. (dedic. Prof. Uda), 179-182

162. Saijo Y., Iizuka S., Asaoka O. 1969. Chlorophyll maxima in Kuroshio and adjacent area. *Marine Biol.* v.4, 190–196
163. Saijo Y., Nishisawa S. 1969. Excitation spectra in the fluorometric determinations of chlorophyll-a and pheophytin-a. *Marine Biol.* v. 2, 135–136
164. Saijo Y., Takesue K. 1965. Further studies on distribution of photosynthesizing phytoplankton in the Indian Ocean. *J. Oceanogr. Soc. Japan.* v. 20, No. 5, 10–17
165. Scauen D. M., Marshall N., Fragala R. J. 1971. A liquid scintillation method for assaying C^{14} labelled benthic microflora. *J. Fish. Res. Bd. Canada.* v.28, 769–770
166. Sheldon R. W., Parsons T. R. 1967. A practical manual on the use of Coulter in marine science. Coulter Electr. Inc., Toronto, 66 p.
167. Shindler D. W. 1966. A liquid scintillation for measuring Carbon-14-uptake in photosynthesis. *Nature (London)*, v. 211, № 5051, 844–845
168. Solorzano L. 1969. Determination of ammonia in natural waters by the phenolhypochlorite method. *Limnol. a. Oceanogr.* v. 14, № 5, 799–801
169. Sorokin Y. I. 1963. Primary production in the Atlantic Ocean. *Hydrobiologia*, v. 22, 306–316
170. Sorokin Y. I. 1971. On the role of bacteria in the productivity of tropical oceanic waters. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* v. 56, 1–48
171. Sorokin Y. I. 1971. Bacterial populations as components of oceanic ecosystems. *Marine Biol.* v. 11, 101–105
172. Sournia A. 1968. Quelques nouvelles données sur la phytoplankton marine et la production primaire à Tulear (Madagascar). *Hydrobiologia*, v. 31, No. 3–4, 545–560
173. Steemann Nielsen E. 1960. Productivity of the ocean. *Ann. Rev. Plant Physiol.* v. 11, 341–361
174. Steemann Nielsen E. 1962. The relationship between phytoplankton and zooplankton in the sea. *Rapp. proc.-verb. Reun. Cons.int. Expl. Mer.* v. 153, 178–182
175. Steemann Nielsen E. 1963. Productivity: definition and measurement. *The sea*, v. 2, 129–164
176. Steemann Nielsen E. 1965. On the determination of the activity in ^{14}C ampoules for measuring primary production. *Limnol. a. Oceanogr.*, Suppl., to v. 10, 247–252
177. Steemann Nielsen E., Jensen E. A. 1957. Primary oceanic production. *Galathea Rep.* v. 1, 49

178. Stommel H., Fedorov K. N. 1967. Small scale structure in temperature and salinity near Timor and Mindanao. *Tellus*. v. 19, 306-325
179. Strickland J. D. H. 1960. Measuring the production of marine phytoplankton. *Bull. Canad. Fish. Res. Bd.* No. 122, 1-172
180. Strickland J. D. H. 1967. Continuous measurement of in vivo chlorophyll. *Deep Sea Res.*, v. 15, 225-227
181. Strickland J. D. H. 1968. A comparison of profiles of nutrient and chlorophyll concentrations taken from discrete depths and by continuous recording. *Limnol. Oceanogr.*, v. 13, 388-391
182. Strickland J. D. H., Holm-Hansen O., Eppley R. W., Linn R. J. 1969. Studies of the growth and composition of phytoplankton crops at low nutrient levels. *Limnol. a. Oceanogr.* v. 14, № 1, 23-24
183. Strickland J. D. H., Parsons T. 1969. A practical handbook of seawater analysis. *Bull. Fish. Res. Bd. (Canada)*, v. 167. 311 pp.
184. Taguchi S. 1970. Seasonal variations of photosynthetic behavior of phytoplankton in Akkeshi Bay, Hokkaido. *Bull. Plankt. Soc. of Japan*, v. 17, 65-77
185. Takahashi M., Satake K. Nakamoto N. 1972. Chlorophyll distribution and photosynthetic activity in the north and equatorial Pacific ocean along 155°W. *Нихон кайё гаккайси. J. Oceanogr. Soc. Jap.*, 28, № 1, 27-36
186. Takahashi M., Shimur S., Yamaguchi Y., Fujita Y. 1971. Photoinhibition of phytoplankton photosynthesis as a function of exposure time. *J. Oceanogr. Soc. Japan* v. 27, № 1, 43-50
187. Taniguchi A. 1969. Regional variations of surface primary production in the Bering Sea in summer and the vertical stability of water. *Bull. Fac. Hokkaido Univer.*, v. 20, 169-179
188. Taniguchi A., Kawamura T. 1972. Primary production in the Oyashio region with the special reference to subsurface chlorophyll maximum. In *Biol. Oceanogr. of North Pacific Ocean (Prof. Motoda commem. vol.)*
189. Taniguchi A., Nishisawa S. 1971. Primary production in the sea area east of New Zealand in winter 1968. *Kayo Rep.* № 3, 17-25
190. Thomas W. H. 1964. An experimental evaluation of the C^{14} method for measuring phytoplankton production, using

- cultures of *Dunaliella primolecta* Butcher. U.S. Fish. Wildlife service, Fishery Bull. v. 63, № 2, 273–291
191. Thomas W. H. 1966. Surface nitrogenous nutrients and phytoplankton in the north-eastern tropical Pacific ocean. Limnol. a. Oceanogr. v. 11, № 3, 393–400
 192. Thomas W. H. 1967. The nitrogen nutrition of phytoplankton in the north eastern tropical Pacific ocean. Proc. Int. Conf. Trop. Ocean. Stud. Miami. v.5, 280–288
 193. Thomas W. H. 1969. Phytoplankton nutrient enrichment experiments off Baia California in the eastern equatorial Pacific Ocean. J. Fish. Res. Bd. Canada. v. 26.1133–1145
 194. Thomas W. H. 1970. Effect of ammonium and nitrate concentrations on chlorophyll increases in natural tropical Pacific phytoplankton populations. Limnol. a. Oceanogr. v. 15, № 3, 386–394
 195. Thomas J. P. 1971. Release of dissolved organic matter from natural populations of marine phytoplankton. Marine Biol. v 11, 311–323
 196. Thomas W. H. Dodson A. H. 1969. Effect of phosphate on cell division rates and yield of a tropical oceanic diatom. Biol. Bull., v. 134, № 2, 199–208
 197. Thomas W. H., Renger E. H., Dodson A. N. 1971. Near surface organic nitrogen in the eastern tropical Pacific Ocean. Deep. Sea Res. v. 18, №1, 65–71
 198. Tominaga H. 1971. Chlorophyll and phaeophytin contents in the surface water of the Atlantic Ocean through the Indian Ocean. *НФНКёкы сирё*, Antarc. Rec., 124–134
 199. UNESCO 1966. Determination of photosynthetic pigments in sea water. Monogr. Ocean. Methodol. №1, Paris. 69 pp.
 200. Vinogradov M. E., Gitelson I. I., Sorokin Y. I. 1970. The vertical structure of the planktonic community in the tropical waters. Marine Biol., v. 6, 187–194
 201. Vollenweider R. A. 1971 A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments. London, Blackwell Sci. Publ., 224 pp.
 202. Wallen D. G., Geen G. H. 1968. Loss of radioactivity during storage of C^{14} –labelled phytoplankton on membrane filters. J. Fish. Res. Board Canada, v. 25, 2219–2224
 203. Ward F. J., Nakanishi Masami. 1971, A comparison of Geiger–Müller and liquid scintillation counting methods in estimating primary productivity. Limnol. a Oceanogr. v. 16, № 4, 560–563

204. Watt W. D. 1966. Release of dissolved organic material from the cells of phytoplankton population. Proc. Roy. Soc. London (B), v. 164, 521–551
205. Watt W. D. 1971. Measuring the primary production rates in individual phytoplankton species in natural mixed populations. Deep. Sea. Res. v. 18, № 3, 329–339
206. Wauthy B., Le Bourhis J. 1968. Contribution a l'étude de la production primaire en zone tropicale et subtropicale de l'Atlantique nord. Cahiers. ORSTOM. Océanogr. v. 6, 97–116
207. Welsh J. J. 1969. Vertical distribution of Antarctic phytoplankton. Limnol. a. Oceanogr. v. 14, 86–100
208. Wetzel R. G. 1965. Necessity for decontamination of filters in C^{14} measured rates of photosynthesis in freshwaters. Ecology, v. 46, 540–542
209. Wolfe D.A., Schelske C. L. 1967. Liquid scintillation and Geiger counting efficiencies for carbon-14 incorporated by marine phytoplankton in productivity measurement. J. Conseil perman. internat. explor. mer. v.31, 31–37
210. Wood E. J. F. 1971. Phytoplankton study— an appraisal. J. Conseil perman. internat. explor. Mer. v. 34, 123–126
211. Wood K. G. 1970. Effect of β – spectrum on selfabsorption of β – radiation from C^{14} . J. Appl. Radiat. a. Isotopes. v. 21, 581–586
212. Wood K. G. 1971. Self-absorption corrections for the C^{14} method with $BaCO_3$ for measuring of primary productivity. Ecology, v. 52, № 3, 491–498
213. Wooster W. S., Shaefer M. B., Robinson M. K. 1967. Atlas of the Arabian Sea for fishery oceanography. La Jolla, Univ. of California, Inst. Marine Resources, (IMR) 67, 1–12
214. Yentsch C. S. Menzel D. W. 1963. A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. Deep. Sea Res. v. 10, 221–231
215. Zeitzschel O. R. W. 1970. Phytoplankton production: seasonal change in the oceanic eastern tropical Pacific. Marine Biol. v. 7, 32–36
-

БАКТЕРИАЛЬНАЯ ПРОДУКЦИЯ В ВОДОЕМАХ

Ю.И. Сорокин

ВВЕДЕНИЕ

Растущая потребность в создании теоритической основы освоения водных и сырьевых ресурсов пресноводных и морских водоемов стимулирует широкое развитие исследований их биологической продуктивности. Одним из важных направлений этих исследований становится в настоящее время изучение микробиологических процессов, протекающих в водной среде, и в частности роли микрофлоры, как одного из основных звеньев пищевой цепи. За счет деструкционной деятельности микрофлоры происходит трансформация большей части энергии, поступающей в водные экосистемы с автохтонным и аллохтонным органическим веществом (35, 63, 75, 81, 99, 101, 247, 264, 277, 285, 306, 307). При этом около трети органического вещества, которое подвергается в водоеме деструкции при участии микрофлоры, используется для биосинтеза микробных тел. Синтез микробной биомассы, протекающий в водоемах, рассматривается в настоящее время как один из важнейших крупномасштабных процессов трансформации органического вещества в водной среде (277). Многими исследованиями была показана важная роль этого процесса в формировании основных пищевых ресурсов в водоемах (77, 92, 252, 253, 284, 302).

Указанный процесс играет также первостепенную роль

в биогеохимических превращениях углерода и многих других элементов, входящих в состав протоплазмы, таких как азот, фосфор, сера, железо, марганец, кобальт и т.п. (35, 111). Таким образом, вопросы совершенствования методики исследования бактериальной продукции в водоемах, оценка интенсивности и механизма этого процесса, оценка его энергетической эффективности, выявление источников энергии для микробного биосинтеза, изучение трофической роли бактерий в водоемах можно отнести к числу наиболее актуальных вопросов продукционной гидробиологии и биогеохимии водной среды.

В настоящем обзоре сделана попытка рассмотреть основные результаты исследований указанных проблем, выполненных за последние 5—6 лет.

МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ БИОМАССЫ И ПРОДУКЦИИ БАКТЕРИЙ

Методы отбора проб

Для отбора проб воды при определениях бактериальной биомассы и продукции используют чистые пластмассовые батометры типа Ван Дорна (293), Суслеева (276), Рутнера; батометры в виде стеклянных баллонов, резиновых груш (268), полиэтиленовых мешков (224) или шприцев (198).

Определение биомассы бактериопланктона методами прямого микроскопирования

Методы прямого учета численности и биомассы бактериального населения в воде и грунтах были предложены А.С. Разумовым и С.Н. Виноградским. Они основаны на подсчете и измерении объема окрашенных клеток бактерий в препаратах на мембранных фильтрах или на предметных стеклах под микроскопом (37, 67, 79, 279, 283). Для прямого микроскопического учета биомассы бактерий применялись также пелоскопические капилляры (57). В грунтах водоемов биомассу бактерий путем прямой микроскопии определяют на мембранных фильтрах (100) и на предметных стеклах (37). Для окраски мик-

рофлоры использовали также флуорохромы (206). С целью определения формы и размеров клеток бактериального планктона была применена также электронная микроскопия (50). Кассель (152) предложил номограмму для определения точности подсчета общего числа бактерий на мембранных фильтрах. Установлено, что объем клеток бактерий на высушенных мембранных фильтрах уменьшается в 1,2–2,5 раза, в связи с чем при его измерениях в этих условиях следует вводить соответствующую поправку (44, 82, 123).

Определение биомассы бактерий по АТФ

Метод основан на существовании определенного соотношения между биомассой живых клеток бактерий и содержанием в них АТФ (153, 165, 186, 189, 286). Микрофлора воды концентрируется на фильтрах, АТФ из них экстрагируется кипящим трио-буфером, в котором затем производится ее определение с помощью очень чувствительного метода. Метод позволяет определять 10^{-3} – 10^{-7} мкг АТФ (154). АТФ определяется по высвечиванию люциферина в присутствии люциферазы. Свечение регистрируется сцинтилляторами (131) или фотоумножителями. Промышленность США и ФРГ выпускает серийные приборы "Батометры", предназначенные для определения биомассы микроорганизмов с помощью описанного метода (фирмы "Packard I.C. и "E. J. Du Pont de Nemur"). Соотношение между биомассой бактерий и АТФ принимается равным 250:1 (179). Сделана успешная попытка применения метода АТФ для определения количества живого вещества в донных осадках (164). В качестве аналогичного индикатора величины бактериальной биомассы Маало и Къельгаард (213) использовали содержание ДНК.

Секи (258) использовал для определения биомассы скорость потребления меченого C^{14} растворенного органического вещества (глюкозы). Предварительно определялось соотношение между биомассой и интенсивностью усвоения меченой глюкозы в культуре *Vibrio* sp., выделенного из морской воды. Это соотношение использовалось для расчета биомассы естественного бактериопланктона.

Методы определения продукции бактерий в водоемах

Величину продукции бактерий в водной среде определяют в расчете за сутки, пользуясь обычно скляночными методами. Один из этих методов основан на определении прироста общей биомассы бактерий, который рассчитывается на основе определения скорости размножения бактерий. Другая группа методов основана на применении радиоизотопа углерода C^{14} .

Определение скорости размножения бактерий методом прямого счета

Широко распространенным методом определения скорости размножения бактерий является скляночный метод М.В. Иванова (24, 176). В последнее время был предложен ряд модификаций формулы расчета времени генерации (удвоения численности) бактерий, выражаемого в часах (18, 19, 85). В частности, формула Д.З. Гак (19) основана на допущении, что продукция бактерий в естественных условиях равна величине выедания. Допущение опирается на данные автора, согласно которым общее число бактерий в замкнутом объеме воды остается за время экспозиции постоянным до 1 суток.

В.И. Романенко (76) предложил определять время генерации бактерий в воде по интенсивности гетеротрофной ассимиляции CO_2 в склянках при их экспозиции в течение двух разных интервалов времени. Ассимиляция CO_2 определяется в этом случае с помощью C^{14} . Этот же автор предложил определять выедание бактерий в воде, в которую предварительно добавлены антибиотики с целью подавления размножения бактерий (78). Страшкрабова (283) определяет время генерации по скорости размножения естественной микрофлоры воды в микроколониях, которые выявляются на мембранных фильтрах, после фильтрации через них проб воды. Время генерации бактерий в илах М.Е. Гамбарян (21) предложил измерять в иловой воде.

Яннаш (192, 193, 195) разработал новый метод определения скорости размножения водной микрофлоры. Определение ведется в проточных культурах микроорганизмов при концентрации органического субстрата, близкой к естественной.

Радиоуглеродный метод определения продукции гетеротрофных бактерий в водоемах был предложен В.И. Романенко (70). Он основан на измерении с помощью C^{14} ассимиляции CO_2 гетеротрофной микрофлорой воды. Использование углерода внешней CO_2 на биосинтез составляет у разных групп гетеротрофных бактерий от 3 до 10% (274). Согласно В.И. Романенко (70, 72) для расчета продукции бактерий берется эмпирический коэффициент 16,6. Ю.И. Сорокин принимает этот коэффициент, выражающий отношение продукции бактерий к гетеротрофной ассимиляции CO_2 , равным 20. В.И. Романенко (72) предложил использовать величину интенсивности гетеротрофной ассимиляции CO_2 также и для расчета деструкции. Эмпирическое соотношение между суточными величинами деструкции ($mg\ O_2 / л$) и ассимиляцией CO_2 ($mg\ C / л$) составляет по В.И. Романенко 140 и по Ю.И. Сорокину 150. Соответственно, соотношение между деструкцией ($mg\ O_2 / л$) и продукцией бактерий ($mg\ C / л$) будет составлять 7,5–8,5. На основе этого соотношения оказывается возможным вычислять продукцию бактерий, исходя из величины деструкции, измеряемой скляночным кислородным методом (279). Продукцию автотрофных фотосинтезирующих и хемосинтезирующих бактерий определяют с помощью радиоуглеродного метода (35, 94, 288, 289).

Эффективность биосинтеза водной микрофлоры (коэффициент K_2), выражается процентным отношением усвоенного клетками органического вещества к потребленному. Ее определение производили с использованием меченного C^{14} органического вещества — гидролизата белка водорослей (115). При этом измеряли максимальное накопление меченой органики в телах бактерий. Другой метод основан на параллельном измерении двух величин: а) количества потребленной органики путем определения величины деструкции (потребления кислорода естественной микрофлорой воды), и б) величины бактериального биосинтеза — радиоуглеродным методом (115). Все величины продукции и биомассы бактерий в настоящем обзоре выражены в единицах сырого веса, принимая содержание углерода, равным 10%.

Измерение активности природных микробных популяций

Результаты многих исследований показывают, что локализация жизнедеятельных природных популяций микроорганизмов в условиях водоемов лишь весьма относительно характеризуется распределением их численности. Для выяснения их локализации в большей степени пригодны измерения относительной интенсивности метаболизма природной микрофлоры (усвоения $C^{14}O_2$, потребления кислорода) в пробах воды или грунта в присутствии специфических субстратов: разных органических веществ, а также восстановленных неорганических субстратов (36, 101, 255). В качестве органических веществ используют меченные C^{14} гидролизаты белков, водорослей, аминокислоты и сахара (104, 205, 290, 301, 304). Потребление этих субстратов измеряют по интенсивности накопления C^{14} в телах бактерий или по интенсивности выделения меченой CO_2 , которая образуется в результате метаболизма естественной микрофлоры, которая окисляет меченный C^{14} органический субстрат (139, 300). В качестве неорганических субстратов используют метан, водород, серу, сероводород, тиосульфат (95, 96, 99, 276). Относительную интенсивность бактериального метаболизма измеряют в этом случае по интенсивности окисления субстрата или по величине хемосинтеза, измеряемой с помощью C^{14} .

Измерение потребления микрофлорой элементов, вовлекаемых в бактериальный биосинтез

Для решения этого вопроса применяют два подхода. Один из них — химический анализ бактериальной биомассы, накопленной в культурах микроорганизмов (14, 53). Однако условия накопления элементов в телах бактерий, выращиваемых в культурах и продуцируемых в условиях водоема, весьма различны. Поэтому методы химического анализа не исключают прямого экспериментального определения потребления элементов естественной микрофлорой водоема. Для такого рода определений были применены изотопные методы. Усвоение молекулярного азота водной микрофлорой и фитопланктоном измеряют с помощью стабильного изотопа N^{15} (61, 162). Наряду с этим в последнее время для измерения интенсивности азотфикса-

ции в водоемах вместо N¹⁵ был применен ацетиленовый метод, основанный на определении скорости восстановления ацетилена естественной микрофлорой (282).

Оказалось, что эта реакция так же, как и фиксация N¹⁵, катализируется одним и тем же ферментным комплексом.

Усвоение другого важного биогенного элемента фосфора микрофлорой воды изучают с помощью фосфата, меченого радиоизотопом P³² (10, 17, 68, 199, 242, 297). Потребление микрофлорой металлов (железа, кобальта и т.п.) наиболее удобно изучать с помощью соответствующих радиоизотопов (108, 111).

Методы изучения трофической ценности водной микрофлоры

Потребление водной микрофлоры животным населением водоемов, а также пищевую ценность бактерий для водных животных определяют как прямым измерением скорости выедания микробной популяции по убыли ее концентрации в присутствии животных (78), так и путем длительного содержания подопытных животных на бактериальной корме. В последнее время значительное развитие получил радиоуглеродный метод изучения бактериального питания водных животных (90, 275, 295). Бактерий метят радиоуглеродом путем выращивания их на средах с мечеными субстратами или в результате усвоения ими меченого органического вещества, внесенного в пробу воды из водоема или во взвесь детрита.

РОЛЬ БАКТЕРИЙ В ПРОДУКТИВНОСТИ ПРЕСНЫХ ВОД

Пруды

Исследования О.И. Богданович (8, 9), В.А. Акимова (1, 2), Е.Я. Ивлиевой (26) подтвердили результаты более ранних работ А.Г. Родиной, С.И. Кузнецова, М.М. Исаковой-Кео, показавших, что микрофлора прудов характеризуется необычайно высокими показателями биомассы и продукции. В удобренных прудах они обычно соответствуют уровню, характерному для мезотрофных озер, а в удобряемых превосходят их в несколько раз (табл.1). Созда-

ваемая при этом бактериальная биомасса является важнейшим источником пищи для ветвистоусых рачков-фильтраторов, доминирующих в зоопланктоне прудов (64, 66).

Массовое развитие бактерий в прудах сопровождается нарастанием численности инфузорий (298). Показано, что бактерии используют органическое вещество отмирающих водорослей (177).

Озера и водохранилища

В последние годы особенно в связи с активизацией изучения пресноводных экосистем в рамках Международной биологической программы были предприняты широкие исследования бактериальной продукции в озерах и водохранилищах разного уровня трофии. Поэтому есть возможность, обобщив эти материалы, получить основные параметры, характеризующие роль бактериального населения в круговороте вещества и энергии в водоемах разного типа (12, 13, 22, 35, 77, 92, 150, 210, 218, 302).

Эвтрофные водоемы

В высокопродуктивных эвтрофных водоемах (табл.1), отличающихся высокой первичной продукцией ($1200 - 3000 \text{ ккал/м}^2/\text{год}$) общее число бактерий превышает $2-3 \text{ млн/мл}$. При этом и размеры клеток бактерий весьма значительны: $1-1,7 \text{ мк}^3$ (60). Биомасса бактерий в таких водоемах составляет $1 - 3,5 \text{ г/м}^3$ (22, 69, 80, 122, 129, 229, 230, 231). Эти величины в 3-6 раз ниже биомассы фитопланктона. Однако они соответствуют и даже превышают оптимальную концентрацию бактериопланктона для питания зоопланктеров-фильтраторов (90, 92, 220). Продукция бактериопланктона в эвтрофных водоемах составляет $0,5-2 \text{ г/м}^3$ в сутки, а суточный Р/В-коэффициент $0,3-2$. За период вегетации биомасса обновляется в таких водоемах 60-200 раз. Суммарная величина бактериальной продукции за период вегетации под 1 м^2 составляет в указанных водоемах $400 - 700 \text{ ккал/м}^2/\text{год}$. Особенно высока скорость обновления биомассы бактерий в эвтрофных водохранилищах-охладителях (31, 240). В эвтрофных озерах бактериальная деструкция меньше или соизмерима с первичной продукци-

ей, что указывает на относительно небольшую роль аллохтонной органики в энергетическом балансе экосистем этих водоемов. В эвтрофных же водохранилищах, имеющих высокую водообменность и получающих большой приток органических веществ за счет крупных рек, на которых они построены, бактериальная деструкция значительно — в 2–3 раза, превышает автохтонную фотосинтетическую продукцию органического вещества. Избыточная деструкция идет в данном случае за счет аллохтонного органического вещества и может служить мерилем его вовлечения в продукционно-биологический процесс (110). Особенно значительным должно быть использование аллохтонной органики микрофлорой Кураховского водохранилища-охладителя, где бактериальная деструкция более чем в 3 раза превосходит первичную продукцию, достигая огромной величины — 13 тыс. ккал или почти 3 кг сухого органического вещества под 1 м² за вегетационный период (табл.1).

Бактериальная ассимиляция CO₂ в эвтрофных озерах составляет 30–70 мкг С/л в сутки (22, 76, 291), возрастающая вблизи анаэробной зоны (232). Нарастание бактериальной ассимиляции CO₂, общей численности бактерий, их биомассы и продукции при изменении режима водоемов под влиянием антропогенных факторов (загрязнение, зарегулирование рек с богатым биогенным стоком) или интенсификационных рыбоводных мероприятий можно использовать в качестве показателя процесса эвтрофикации (20, 46). Эти показатели используют для оценки эффективности действия зеленых удобрений и выкашивания растительности на продуктивность озер и полоев (28, 65, 84). Максимальная продукция бактерий в эвтрофных озерах приходится на июль–август и совпадает с максимумом развития фитопланктона (60, 232, 303). В случае наличия стратификации толщи воды наиболее интенсивная продукция отмечена в эпилимнионе (232).

Мезотрофные озера и водохранилища

Согласно представленным обобщенным данным (табл.1), в мезотрофных водоемах, имеющих обычно уровень первичной продукции 500–2000 ккал/м²/год, для бактерий характерна общая численность 1–2 млн/мл,

Характеристика численности, биомассы и продуктивности
 средним обобщенным данным (N — общее число бак
 скорость размножения бактерий — время 1 генерации,
 $г/м^3$; P_2 и P_3 суммарная продукция соответственно
 $ккал/м^2$; D — бактериальная деструкция за период
 риального планктона в поверхностном слое воды

Тип и уровень трофии водоема	Водоем	N	B
1	2	3	4
Политрофные пруды	Неудобряемые пруды: рыбхозы Карамет-Нияз (Туркмения), Якоть (Подмосковье)	2-6	2-6
	Пруды, удобренные минеральными удобре- ниями, там же	5-20	5-25
	Пруды, удобренные органическими и ми- неральными удобре- ниями (Югославия)	6-30	20-70
Эвтрофные озера и во- дохранили- ща	Оз. Баторин (Бело- руссия)	3-5	3,5
	Оз. Дривяты (там же)	1,2-3	1,5
	Оз. Мястро (там же)	1,5- 2,5	1,2
	Киевское водохрани- лище	1,2- 5,2	3,2
Эвтрофные водохрани- лища-охла- дители	Кураховское водо- хранилище (подогре- ваемая часть)	3-5	3,0
	То же (неподогре- ваемая часть)	1-3	2,0
	Кайрак-Кумское во- дохранилище (Тад- жикистан)	0,5- 1,5	0,5- 1,2

Таблица 1

бактериального планктона континентальных водоемов по
 терий, 10^6 /мл; В — их сырая биомасса, г/м³; G —
 часы; P₁ — суточная продукция бактерий, сырая биомасса
 бактериопланктона и фитопланктона за период вегетации,
 вегетации, ккал/м²; P/V — средние величины для бакте-

G	P ₁	P/V	P ₂	D	P ₃	Автор
5	6	7	8	9	10	11
10-100	1-8	0,5-2	500	1400	1000	(2,8,9, 27,36)
5-40	3-30	1-2	1500	4200	3000	(2,8,9, 27,36)
5-40	20-50	1-3	2500	7000	3500	(252)
20-80	0,70	0,5	340	950	1760	(299)
50	0,55	0,5-1	440	1200	1200	(13,60)
30-90	0,45	0,5	400	1100	1570	(299)
6-40	1,2	0,3-2	730	2000	1210	(175)
-	2,5	0,8	4750	13000	3700	(58)
-	1,4	0,7	2760	7800	2600	(242)
-	0,6	0,8	800	2240	2000	(6)

1	2	3	4
Мезотрофные озера и водо- хранилища	Оз. Красное (Карелия)	0,5-1,5	0,3
	Оз. Глубокое (Подмоо- ковье)	1-1,5	0,5-1
	Оз. Нарочь (Белоруссия)	0,5- 1,5	0,35
	Оз. Дальнее (Камчатка)	0,5-2	0,5
	Рыбинское водохранили- ще	0,5-2	1,0
Олиготрофные озера	Оз. Байкал	0,1- 0,5	0,2
	Оз. Севан	0,2-0,6	0,32
	Оз. Кривое	0,4	0,17
	Оз. Круглое	1,0	0,4

биомасса $0,3-1 \text{ г/м}^3$, суточная продукция $0,1-0,5 \text{ г/м}^3$ и время генерации 30-200 часов (22, 29, 33, 34, 35, 39, 69, 73, 80, 81, 97, 120, 140, 210, 226). Под 1 м^2 за период вегетации в этих водоемах продукция бактерий эквивалентна $200-500 \text{ ккал/м}^2$. Эти величины в водохранилищах близки к уровню величин первичной продукции фитопланктона, в то время как в озерах они в 3-5 раз ниже. Причина указанного явления состоит в том, что для бактериальной продукции в водохранилищах используется аллохтонное органическое вещество (29, 38, 71, 73, 77, 81, 110). Расчет бактериальной деструкции в водохранилищах показывает, что она значительно (вдвое) превышает первичную продукцию (рис.1). Братское и Рыбинское водохранилища, для которых были сделаны такие расчеты, как и все крупные равнинные водохранилища, имеют большую площадь водосбора, с которой поверхностные воды смывают значительное количество органических веществ, минерализуемых микрофлорой водоема. Расчеты

Продолжение табл. 1

5	6	7	8	9	10	11
30-200	0,1-0,5	0,2-2	180	500	1090	(141)
70-200	0,5	0,3	230	640	480- 950	(130)
50-120	0,12	0,2	170	470	490	(298)
"	0,10	0,2	480	1300	2430	(211)
50	0,4	0,4	350	980	500	(81, 111)
50-300	0,04	0,15	300	840	875	(223)
300	0,03	0,07	350	970	600	(22)
50-200	0,04	0,2	60	160	135	(135)
50-200	0,13	0,3	28	78	36	(135)

показывают, что более $2/3$ микробной биомассы производится в этих водоемах за счет аллохтонной органики (110). Вполне естественно, что в них суммарная деструкция значительно выше первичной продукции. Продукция бактерий за счет аллохтонного органического вещества осуществляется фактически за счет внешнего по отношению к экосистеме водоема источника энергии. Поэтому она равноценна первичной продукции, относится к первому трофическому уровню (рис.1), является энергетическим входом в экосистему (116, 276).

В мезотрофных водоемах и особенно в водохранилищах, как это видно из рис.2, продукция бактерий играет существенную роль в формировании основных пищевых ресурсов. В этих водоемах основная продукция фитопланктона создается в период массовых его цветений ценобиальными формами планктонных водорослей, такими как *Melosira*, *Asterionella*, *Aphanizomenon*, *Microcystis*, которые мало доступны для прямого потребления зоопланктерами и уо-

ваиваются преимущественно через бактериальное звено (110). В мезотрофном озере доля энергии аллохтонной органики, реализуемой через бактериальное звено, в общем притоке внешней энергии в экосистему составляет до 30% (рис.2).

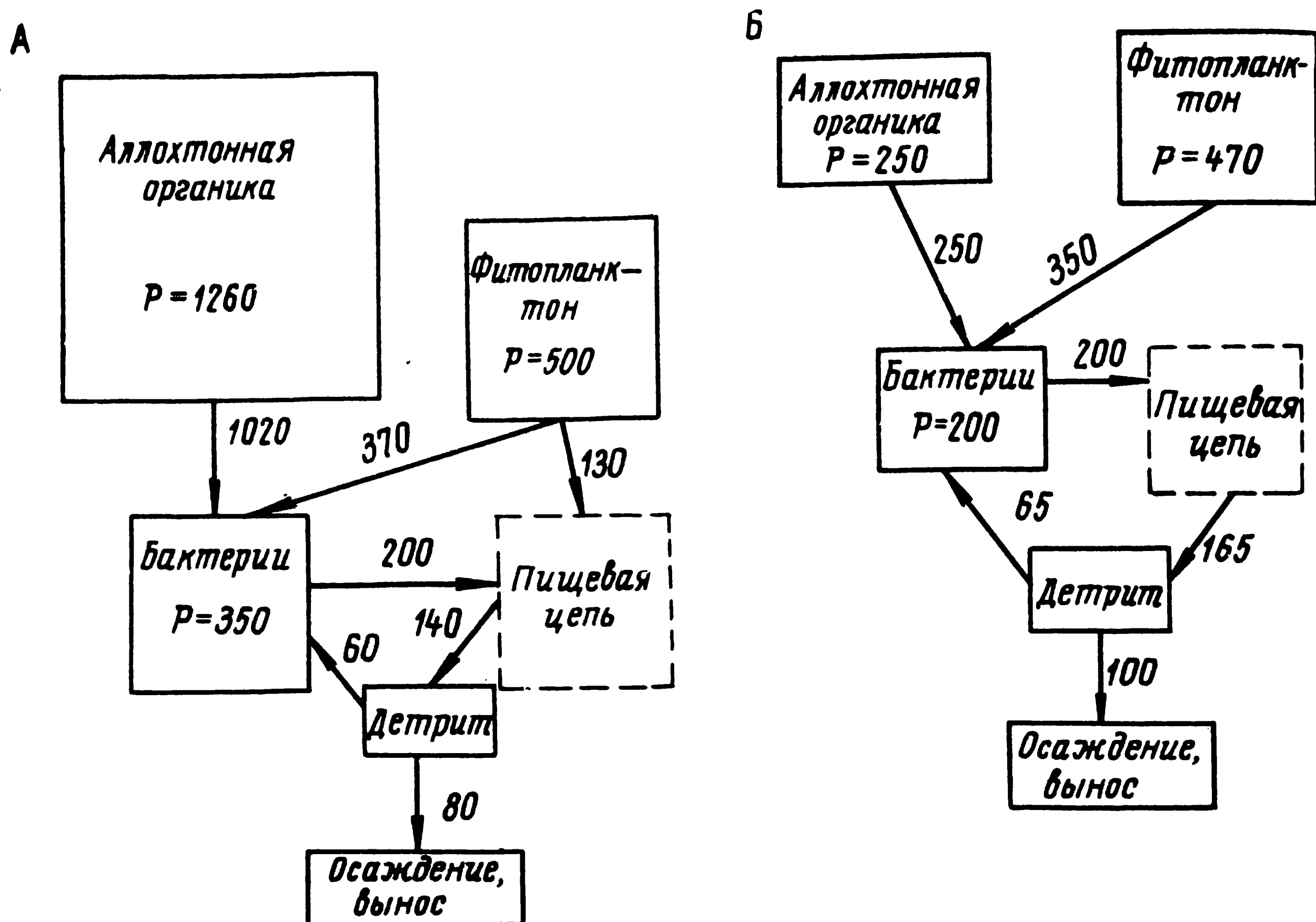


Рис.1. Продукция и потоки энергии в начальных звеньях экосистем Рыбинского водохранилища (А) за полный вегетационный период по средним данным за 1964–1968 гг. и оз. Дальнего на Камчатке (Б) за июль 1969 г. (по данным 81, 110, 116). Величины выражены в ккал/м²/год

Олиготрофные озера

В олиготрофных озерах общее число бактерий бывает обычно ниже $1 \cdot 10^6$ /мл, составляя в среднем 0,2 – $0,6 \cdot 10^6$ /мл при биомассе 0,2–0,4 г/м³ (табл.1). Время генерации бактерий в олиготрофных водоемах возрастает в среднем до 50–300 часов. В глубоких озерах коэффициент P/V снижается до 0,1 – 0,15. Суточная продукция бактериопланктона в таких озерах менее 0,1 г биомассы на 1 м³ (3, 21, 40, 118, 132, 226, 239). В олиготрофных водоемах биомасса бактерий недостаточ-

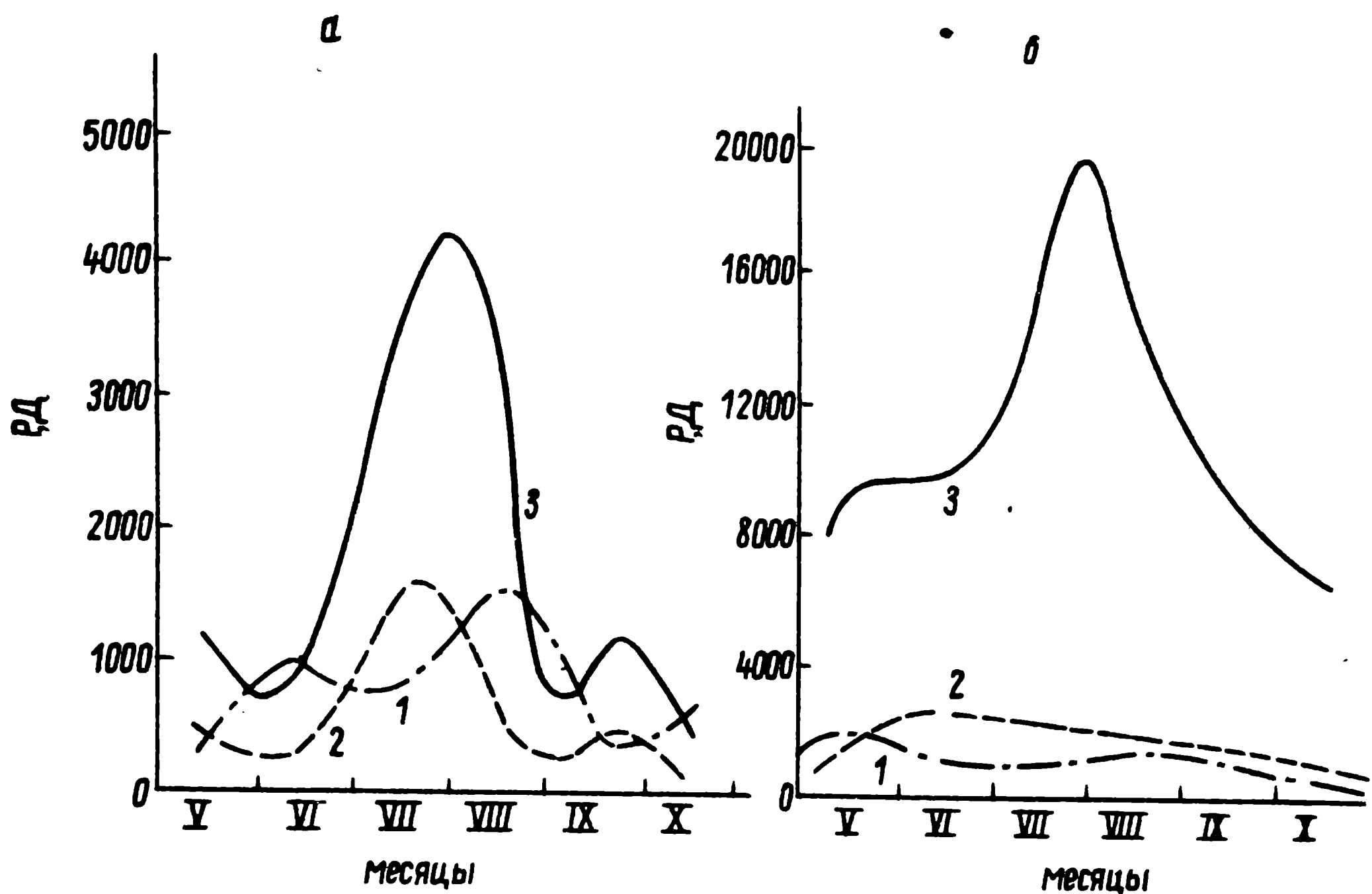


Рис.2. Сезонные изменения суточных величин продукции фитопланктона (1), продукции бактерий (2) и деструкции (3) в тоннах С на весь водоем в Рыбинском (а) и Братском (б) водохранилищах в 1964 г. (по данным 29,81)

на для того, чтобы обеспечить полноценное питание фильтрующих зоопланктеров. Поэтому здесь микрофлора может, по-видимому, служить лишь дополнительным источником питания (92). Ввиду слабой изученности распределения бактериопланктона в стратифицированных олиготрофных водоемах в настоящее время трудно судить о том, в какой мере слоистость их распределения, обнаруженная в олиготрофных водах океана (15, 16), имеет место также и в олиготрофных пресноводных водоемах.

Биомасса и продукция бактерий в илах

Методы определения общей численности, биомассы и продукции бактерий в донных осадках пока еще весьма несовершенны. Они дают весьма приблизительные величины. Имеющиеся данные показывают, что в мезотрофных водохранилищах Рыбинском и Куйбышевском, а также в оз. Севан общее число бактерий составляет $0,5 - 3 \cdot 10^9$ кл/г сырого ила, а в эвтрофных озерах и в прудах достигает $8-10 \cdot 10^9$ кл/г сырого ила (7, 8, 21, 25, 35, 81). Биомасса бактерий, соответственно, колеб-

лется в пределах 0,2–2 мг/г сырого ила. Попытки оценить суточную продукцию в грунтах дали величины 0,15–0,5 мг/г ила (оз. Севан) и 0,06–0,08 мг/г (Рыбинское водохранилище).

Продукция автотрофных бактерий в водоемах

Продукция хемосинтезирующих и фотосинтезирующих автотрофных бактерий локализована в тех биотопах водоемов, которые находятся в контакте с анаэробными зонами. В этих зонах протекают процессы анаэробного бактериального распада органического вещества, в ходе которых образуются восстановленные соединения (H_2 , H_2S , CH_4 , NH_4), которые служат основой энергетического метаболизма автотрофной микрофлоры (35, 89, 274, 276). Для хемоавтотрофов конечные продукты анаэробного распада органического вещества служат энергетическим субстратом. Для фотосинтезирующих микроорганизмов молекулярный водород и сероводород являются акцепторами электронов в процессе фотосинтеза. В озерах и водохранилищах с нормальным вертикальным водообменом бактериальный хемосинтез как процесс новообразования органического вещества имеет место лишь на границе анаэробных зон, расположенных у верхнего слоя донных осадков или в толще воды в условиях летней стагнации при образовании анаэробной зоны в гипolimнионе (89, 232, 289). Величины автотрофной суточной продукции составляют здесь 0,05–0,25 г биомассы/м³.

Гораздо большее значение имеет автотрофная продукция в меромиктических озерах, где существует стабильная анаэробная сероводородная зона. В тех водоемах, где анаэробная зона расположена ниже эвфотической, то есть глубже границы, до которой доходит 1% проникающей солнечной радиации, преобладают процессы хемосинтеза. Такая ситуация отмечена в оз. Гек-Гель (Кавказ) и в Черном море (93, 94, 95, 96). В оз. Гек-Гель анаэробная зона расположена глубже 28 м. На глубине 30–35 м, где величина редокс-потенциала (E_h) составляла – 10 – 35 мв, отмечен максимум хемосинтеза – 0,2 г биомассы/м³ в сутки. В этом же слое отмечен максимум общего числа и биомассы бактерий. Показано, что основой для автотрофной продукции в этом озере является окисление сероводорода, который образуется за счет бактериальной редукции сульфатов, протекающей в толще воды и в

для образования сероводорода является преимущественно аллохтонная органика. Таким образом было показано, что процессы бактериального образования и окисления сероводорода способствуют включению внешней энергии в метаболизм экосистемы озера (94, 274).

Эффективность использования энергии окисления сероводорода оказалась равной 10–15% (95, 101). Аналогичные закономерности были найдены и в крупнейшем меромиктическом водоеме – Черном море (99, 101). В этом водоеме активный хемосинтез был найден на глубинах 150–200 м в зоне, где содержание сероводорода составляет 0,05 – 0,2 мг/л, и где одновременно присутствует кислород. Интенсивность хемосинтеза составляла здесь 0,04–0,08 г биомассы/м³ в сутки. Фотосинтез бактерий в меромиктических озерах достигает значительно большей интенсивности. Так в одном из Мазурских озер популяция зеленых серобактерий, обитавшая при интенсивности света 10% от поверхностного, продуцировала от 30 до 170 мгС/м³/сутки, что было соизмеримо с продукцией фитопланктона. При этом содержание хлорофилла в слое, где концентрировались зеленые серобактерии, достигало 150 мг/м³ (155). В оз. Беловодь интенсивность фотосинтеза бактерий составляла 50 мг С/м³/сутки (91). В японских меромиктических озерах, где сероводородная зона расположена на глубине, где интенсивность света равна 10% от поверхностной, фотосинтез достигал 50 – 100 мг С/м³/сутки при биомассе бактерий до 800 мг/м³ (288). В среднем по 10 озерам бактериальный фотосинтез составлял 15% от фотосинтеза фитопланктона. Численность пурпурных серобактерий *Chromatium* в слоях максимумов составляла 0,5 – 25 · 10⁶ кл/мл. Оптимум света для фотосинтеза пурпурных серобактерий находится при интенсивности света 5 – 15 клк (289). Формирование сообществ фотосинтезирующих бактерий описано Тага (287).

Бактерии как источник питания водных беспозвоночных

Основные доказательства значительной пищевой ценности бактерий для водных животных были представлены уже в давних работах А.Г. Родиной, К.В. Горбунова, Зобелла.

В последнее время, особенно в связи с появлением радиоуглеродного метода изучения питания водных животных, стало возможно количественное исследование бактериального питания беспозвоночных. Эти исследования показали, что бактериопланктон может быть полноценной пищей для тонких планктонных и бентических фильтраторов: ветвистоусых рачков, губок, гидромедуз, аппендикулярий, полихет, коралловых полипов и гидроидов, двустворчатых моллюсков, асцидий и даже личинок рыб (47, 54, 56, 59, 90, 106, 109, 112, 113, 160, 219, 220, 251, 252, 253, 254, 259, 275, 305).

Оптимальная концентрация бактериопланктона для питания водных животных колеблется в пределах от 0,5–2 г/м³ сырой биомассы у самых тонких фильтраторов, таких как ветвистоусые рачки, губки, сабеллиды, аппендикулярии, до 3–4 г/м³ у более грубых фильтраторов, способных отфильтровывать бактерии преимущественно в скоплениях (агрегатах). К числу последних относятся асцидии, копеподы, эуфаузииды, полипы, моллюски (59, 117, 219, 220). Указанные концентрации бактериопланктона обычны для многих мезотрофных и эвтрофных водоемов, а в олиготрофных водах океанов встречаются в слоях максимумов бактериопланктона (16, 278).

Важным промежуточным трофическим звеном, обеспечивающим использование энергии растворенного органического вещества, которое в значительном количестве присутствует в воде водоемов, являются простейшие: бесцветные жгутиковые и инфузории (48, 167, 169, 200). Инфузории потребляют бактерий, сами являясь пищей копепод (49, 55). В условиях водоема инфузории в массе развиваются вслед за нарастанием биомассы бактерий, которое начинается после отмирания фитопланктона. Массовое развитие простейших обеспечивает пищей хищных зоопланктеров (48, 55).

Растворенное органическое вещество может в определенной степени потребляться животными и непосредственно (23, 112, 126, 138, 205, 281). Его усвоение в планктонном сообществе, включающем зоопланктеров-фильтраторов и бактерий, как промежуточное звено, может достигать 20%. Наличие хищников в этой системе снижает эффективность усвоения растворенной органики животными до 10% (110, 252). Важнейшим источником энергии для

биосинтеза биомассы бактерий является растворенное в воде органическое вещество. Эффективность его использования естественной микрофлорой (коэффициент K_1) в среднем составляет 25–50% (106, 115, 298). Меньшая из этих величин относится к общему органическому веществу воды, а большая – к легкоусвояемой органике, непосредственно выделяемой фитопланктоном. Ю.С. Беляцкая-Потаенко (5) приводит для озерного бактериопланктона величину $K_1=50\%$. Усвояемость самого бактериопланктона водными животными (табл. 2) составляет 40–60% (106, 110, 119, 275). Существенным фактором, облегчающим потребление бактериопланктона животными, является его агрегированность (102, 248).

Микрофлора (бактерии, грибы, дрожжи), которая развивается на отмерших организмах и фекалиях, представляет собою, по-видимому, основной питательный компонент детрита, который образуется из этого материала после его переработки бактериями, грибами и простейшими (45, 106, 167, 168, 217, 250). Детрит же в свою очередь является важнейшим источником питания беспозвоночных (121, 141, 143, 156, 170, 173, 203, 205, 208, 223, 225, 227, 234, 237, 247, 262, 275).

Таблица 2
Интенсивность и эффективность питания некоторых массовых видов пресноводных животных (по Сорокину, 1972)

Вид животного	Вид корма	Суточный рацион, % от веса тела	Усвояемость, %	Коэффициенты использования потребленной (K_1) и усвоенной (K_2) пищи на рост	
				K_1	K_2
Daphnia longispina	водоросли	93	42	25	60
	бактерии	65	50	32	64
Simoccephalus vetulus	водоросли	108	31	14	43
	бактерии	91	55	38	69
Dreissena polymorpha	бактерии	3	57	26	45

БИОМАССА И ПРОДУКЦИЯ БАКТЕРИЙ В МОРЯХ И ОКЕАНАХ

Исследования биологических процессов в морях и океанах в последнее время в значительной степени концентрируются вокруг проблемы биологической продуктивности населяющих их сообществ организмов, с целью создания теоретических основ рационального использования их ресурсов (15). Основным путем такого рода исследований становится анализ структуры и функционирования морских экосистем и создание их кибернетических моделей (16).

Уже первые результаты такого рода исследований показывают, что одним из важнейших компонентов морских экосистем является микрофлора водной толщи и дна (277, 285, 294). В то же время основные сведения, необходимые для оценки роли микрофлоры в продукционном процессе морских экосистем, такие как величины ее биомассы и продукции до сих пор очень скудны, несмотря на многочисленность работ по морской микробиологии и наличие соответствующих сводок А.Е.Крисса (32) и Зобелла (306). Причина такой ситуации состоит, по-видимому, в том, что метод оценки биомассы бактерий путем прямого микроскопирования хоть и был принят некоторыми зарубежными исследователями (197), тем не менее не получил распространения за рубежом. Численность бактерий большинство зарубежных исследователей учитывает до сих пор путем посевов, что не дает возможности рассчитать их биомассу. Предложенный недавно метод определения биомассы бактерий по АТФ требует дорогого оборудования и реактивов. К тому же основные параметры для расчетов биомассы по АТФ нуждаются в серьезной проверке (285). С нашей точки зрения для прогресса дальнейших исследований в этой области окажется весьма перспективным дальнейшее внедрение принятых в библиологии методов в изучение продукционной роли бактерий в океанах. Имеются ввиду метод прямого микроскопирования для определения биомассы и радиоуглеродные методы определения бактериальной продукции и пищевой ценности микрофлоры.

Численность, биомасса и продукция бактерий в толще воды

Сравнительно небольшое число имеющихся данных показывает, что величины численности и биомассы микробных популяций незагрязненных морских бассейнов на глубинах до 100 м в 1,5–2 раза ниже аналогичных величин, установленных для пресных вод такого же уровня трофии по показателям первичной продукции.

В эвтрофных участках морских заливов и лагун общее число бактерий составляет 1,5–4 млн./мл., а их биомасса 0,5–2 г/м³ (30, 46, 92, 109). В мезотрофных бассейнах, таких как умеренные воды Японского моря и его заливов (данные автора, табл. 3; 30), прибрежные воды тропических морей (4, 42, 99, 128, 260) общее число бактерий составляет 0,3–1,5 млн./мл и их биомасса – 0,05–0,5 г/м³. В олиготрофных водах, таких, как тропические воды пассатных течений или воды открытой глубоководной части Черного моря средние величины численности и биомассы бактерий очень малы – соответственно: 0,05–0,15 млн./мл и 0,005–0,05 г/м³ (106, 186, 187, 273). Весьма существенно, однако, что в толще стратифицированных олиготрофных вод у верхней границы термоклина существует слой повышенной биологической активности, в котором биомасса бактериопланктона близка к таковой в мезотрофных водах, достигая 0,05 – 0,1 г/м³ (16, 106). Аналогичные слои повышенной концентрации бактериопланктона существуют и в стратифицированных умеренных водах (данные автора, рис.3), а также в зоне хемосинтеза в Черном море (96, 99). В толще воды глубже 100–200 м число и биомасса бактерий убывают в 10–20 раз, составляя, соответственно, 3–6 тыс./мл и 0,2–0,4 мг/м³. Лишь в слое на глубинах 500–600 в тропических водах отмечается второй, но меньший максимум численности и биомассы бактерий. Результаты исследований вертикального распределения бактериопланктона в толще воды океана по другим показателям, таким как относительная интенсивность потребления меченого С¹⁴ органического вещества в кратковременных опытах ("активность микрофлоры"), концентрация АТФ, относительная активность окислительных ферментов, находятся в соответствии с описанной выше схемой вертикального распределения бактерий (185, 187, 188,

Таблица 3

Средние величины численности, биомассы и продукции бактериопланктона в морской воде в сравнении с биомассой и продукцией фитопланктона (обозначения как на табл.1)

Бассейн	Биотоп	Бактериопланктон			Фитопланктон		
		N (тыс/мл)	B (мг/л)	P ₁ (мг/л/сутки)	P/B	B (мг/л)	P ₁ (мг/л /сутки)
Черное море	эвфотический слой	40-80	0,8-2	1-3	0,6-1,3	5-10	2-4
	зона хемосинтеза	200-400	10-20	4-2	0,4-0,6	-	-
	глубинные воды	4-10	0,2-0,4	0,01	0,05	-	-
Тихий океан, тропические воды	эвфотический слой (средняя)	50-150	1-3	2-5	1-3	1-3	2-5
	--- (максим.)	300-800	6-20	4-12	1-1,5	2-6	10-30
	промежут. воды (максим.)	50-200	1-4	0,5-2	0,3-0,8	-	-
	глубинные воды	2-4	0,02-0,04	0,004-0,05	0,1-0,2	-	-
Японское море	неритическая зона	300-1500	30-80	10-30	0,3-0,6	15-60	10-100
	эвфотический слой (максим.)	1000-2000	60-100	20-40	0,4-0,6	200-400	100-200
	--- (средняя)	150-300	10-20	4-10	0,4-0,6	20-50	20-100

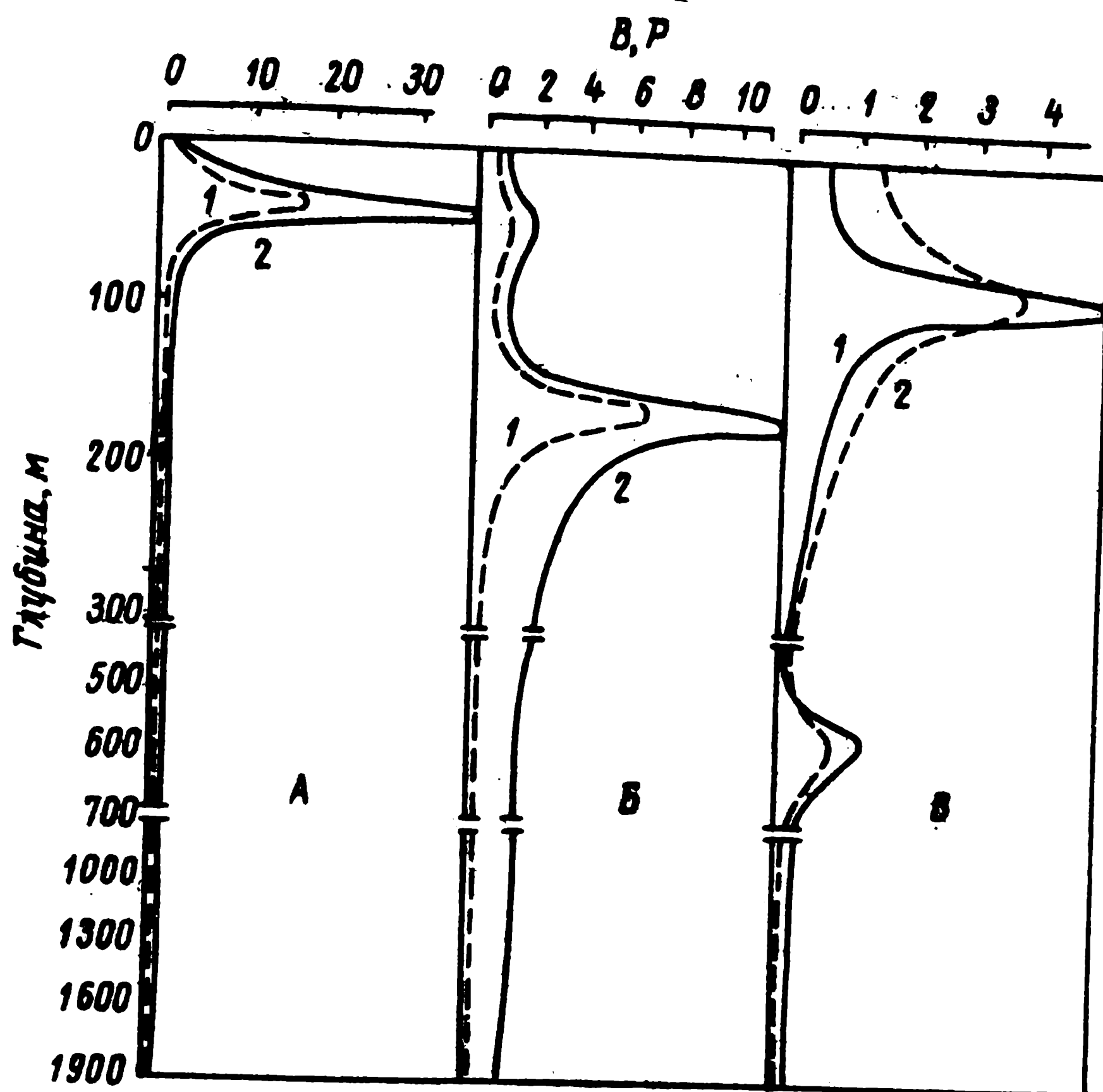


Рис.3. Биомасса (1) и суточная продукция (2) бактерий (мг С/м^3) в толще воды морских водоемов: А – Японское море, Б – Черное море, В – Тихий океан, южное пассатное течение (данные автора)

189, 233, 264, 285). Судя по результатам наблюдений ряда авторов, на значительных глубинах обнаруживаются организмы типа флагоеллят, которые составляют там значительную долю микрофлоры (148, 171, 172, 180, 185).

Оценивая представленные величины биомассы с точки зрения ее возможной пищевой роли для беспозвоночных-фильтраторов, следует отметить, что нормальное их питание бактериопланктоном может осуществляться уже при концентрации бактерий $0,1-0,3 \text{ г/м}^3$ сырой биомассы (106, 117). Такие величины биомассы характерны для умеренных мезотрофных вод и для слоя основного максимума в эвфотической зоне олиготрофных вод. Таким образом, бактериопланктон при существующих в море его концентрациях в большинстве случаев, несомненно, является важным источником питания фильтраторов (54, 56,

117). По аналогии с пресными водами можно полагать, что и в морских сообществах в качестве промежуточного звена между бактериями и мезозоопланктоном выступают простейшие. Этот вывод подтверждается наблюдениями автора в Японском море, где биомасса простейших в слое максимума достигала $0,5-1 \text{ г/м}^3$.

Пищевая роль морского бактериопланктона должна зависеть от степени его агрегированности, поскольку размер частиц обуславливает их доступность для грубых фильтраторов и хватателей, преобладающих среди зоопланктона открытого моря (259). С помощью C^{14} была определена степень агрегированности бактериопланктона. Она оказалась равной 20-40% (102). Вблизи берегов, коралловых рифов и атоллов концентрация агрегатов сильно возрастает (109, 201, 214, 222, 261, 271).

Прежние исследователи, описавшие образование агрегатов (147, 246, 248), считали, что они образуются под действием пузырьков воздуха. С помощью C^{14} (102) и опытами со стерильной водой (144) было показано, что образование органических агрегатов в морской воде происходит при участии микрофлоры (146, 151, 266).

Опыты показали, что бактериальные агрегаты доступны как пища для грубых фильтраторов, таких как каляниды (106) и даже эуфаузииды (59).

Существенную роль в экологии поверхностных слоев моря несомненно играет накопление мелких организмов, в том числе бактериопланктона в поверхностной пленке (128, 175, 267). Концентрация микроорганизмов в пленке в несколько раз превосходит среднюю их концентрацию в толще воды. Образованная ими биомасса должна играть существенную роль в трофических связях приповерхностного нейстонного сообщества.

Данные о продукции бактерий в морских водоемах пока немногочисленны. Методом проточных культур Яннаш (195) нашел, что время 1 генерации бактерий планктона в Атлантике колеблется в пределах 20-200 часов, что близко к величинам, характерным для бактерий мезотрофных озер. Согласно данным Ю.И. Сорокина (99) и Т.Ш. Карапетян (30) в прибрежной зоне Черного и Японского морей продукция биомассы бактерий достаточно высока - $0,3 - 1 \text{ г/м}^3$ в сутки, а коэффициент Р/В равен здесь 0,3-1. В лагунах атоллов продукция бактерио-

планктона составляла $0,3-0,8 \text{ г/м}^3$ в сутки и коэффициент $P/V - 0,2 - 0,4$ (109, 113). Таким образом, в прибрежной зоне продукция бактерий соизмерима с продукцией фитопланктона. В мезотрофных водах (Японское море) продукция бактерий оказалась в пределах $0,06-0,2 \text{ г биомассы/м}^2$ в сутки. В поверхностных олиготрофных тропических водах Тихого океана и в поверхностных водах Черного моря средние величины бактериальной продукции снижались до $0,01-0,03 \text{ г биомассы в } 1 \text{ м}^3$ (рис.3). Однако в слоях повышенной биологической активности у верхней границы термоклина она возрастала в 3-5 раз (99, 106). Величина P/V коэффициента бактерий в поверхностных тропических водах составляла $0,5-2$. В глубинных водах океана продукция бактерий снижается до ничтожных величин: $0,0001-0,0002 \text{ г/м}^3$ в сутки (107, 278).

Сравнение продукции бактерий и фитопланктона под 1 м^2 в таких олиготрофных бассейнах, как Черное море (99) и тропические воды пассатных течений Тихого океана (107) показало, что эти величины соизмеримы (табл.3), а величины бактериальной деструкции, соответствующие указанной продукции бактерий в 2-3 раза выше продукции фотосинтеза. Это же явление отметили Помрой с сотрудниками (243, 244), изучавшие дыхание планктонного сообщества, сконцентрированного путем мягкой фильтрации (190). При обсуждении этих данных была выдвинута гипотеза о том, что избыточная деструкция идет в тропических водах океана за счет органического вещества, поступающего из районов высоких широт (Антарктическая конвергенция) в процессе меридиальной адвекции глубинных вод (103). При этом был предложен способ расчета количества бактериальной продукции, создаваемой за счет поступающего "внешнего" органического вещества и в региональном аспекте равноценной первичной продукции. Суммарная величина продукции фитопланктона и этой части бактериальной продукции рассматривается как количество первопищи, эквивалентное энергетическому входу в локальную экосистему. В пользу вероятности такого глобального транспорта растворенного органического вещества говорят факты значительного содержания усвояемого органического вещества, измеряемого при определениях потенциальной продукции бактерий (106), а также данные, которые показывают, что распад органического вещества в глубинных водах океана тормозится совместным ингибиру-

ющим действием низкой температуры и высокого давления на метаболизм бактериопланктона (98, 133, 196, 307). С другой стороны, длительные опыты по деструкции органического вещества глубинных вод указывают на его стабильность (145). Таким образом, этот вопрос нуждается в дальнейших исследованиях. Одно, несомненно, что запас растворенного органического вещества в холодных глубинных и полярных водах океана, где бактериальная деструкция тормозится низкой температурой и высоким давлением (98, 134), составляет около $4 \cdot 10^{12}$ т. Указанная величина в 60–80 раз выше годовой первичной продукции всего Мирового океана. Интенсивная его деструкция идет в прогретых водах, объем которых не превышает 1–2% всего объема океана. Анализы показывают, что низкомолекулярные органические вещества и органическая взвесь присутствуют в толще воды океанов до больших глубин (126, 191, 216, 228, 235, 237, 241, 247, 296, 299). Согласно Киннею и др. (207) в холодных водах Арктики наблюдалось повышенное содержание растворенной органики. В то же время величина деструкции в холодных водах низка (166).

Численность, биомасса и продукция бактерий в морских осадках и обрастаниях

Численность и биомасса бактерий в осадках колеблются при изменении уровня продуктивности соответствующего участка моря в тех же пределах, как и в донных осадках пресных вод. Наибольшие величины общего числа и биомассы (соответственно: $1-9 \cdot 10^9$ кл/г и 0,4–5 г/кг осадка) были найдены в донных осадках высокопродуктивных прибрежных биотопов Каспийского и Аральского морей (51, 87), осадках тропического шельфа и коралловых биоценозов (105, 109, 160). В коралловых биоценозах наибольшая биомасса бактерий была обнаружена в детритоподобных "регенеративных" осадках и в обрастаниях мертвых кораллов. Суточный коэффициент Р/В микрофлоры в этих осадках составляет в среднем 0,2–0,4 и продукция бактерий 0,1–1 г/кг осадка в сутки.

Важным компонентом обрастаний в коралловых и других прибрежных биоценозах оказываются нитчатые бактерии и в том числе сравнительно недавно описанная группа флексибактерий (212, 272).

В донных осадках внутренних морей, в осадках континентального склона тропической и умеренной областей океана, в прибрежных песках общее число и биомасса бактерий составляют соответственно $0,1-1 \cdot 10^9$ кл/г осадка и $0,05-0,4$ г/кг осадка и их продукция $0,005-0,06$ г/кг осадка в сутки (86, 87, 99, 136, 256, 264, 273). В донных осадках глубоких олиготрофных областей океана (радиоляриевые и диатомовые илы, красные глины) общее число бактерий снижается до $0,005-0,050 \cdot 10^9$ кл/г, биомасса — до $3-30$ мг/кг и продукция до $0,05-1$ мг/кг в сутки (100). Таким образом, диапазон величин бактериальной биомассы и продукции от высокопродуктивных до малопродуктивных осадков составляет 10^3-10^4 раз (табл.4).

Таблица 4

Биомасса и продукция бактерий в верхнем слое донных осадков Тихого океана

Место	Глубина, м	Биомасса, мг/кг	Продукция, мг/кг/сутки
Атолл Фаннинг	25	910	226
Склон у о. Таити	1100	51	3,3
Район экватора, 160° з.д.	5020	17	1,4
Южная котловина 20° ю. ш., 160° з.д.	5330	3,4	0,05

Показано, что продукция бактерий быстро убывает в толще осадков. Так в осадках Черного моря и в глубоководных осадках Тихого океана в толще илов глубже 5–20 см живая микрофлора отсутствовала (99, 100, 105). Установлено также, что активность глубоководной микрофлоры возрастает на поверхности железомарганцевых конкреций, и высказано предположение об участии гетеротрофных бактерий в рафинировании металлов из взвесей, осаждающихся на поверхности конкреций (108, 111).

Исследования экологии и трофических связей в биоценозах прибрежных песков (136, 137, 142, 238, 280),

сообществах коралловых рифов (109, 160), бентических сообществах морских осадков (109, 308) показывает, что бактериальное население является важнейшим компонентом питания иловых форм и сестонофагов. Уровень биомассы и продукции бактерий в различных осадках во многом определяет обилие и состав донной фауны. Данные о пищевой ценности бактерий для иловых и фильтрующих донных животных имеются в работах Ю.И. Сорокина (112), Секи (253, 259), Ньюэлла (223).

Использование минеральных компонентов в бактериальном биосинтезе

Как отмечалось выше, результатом бактериального метаболизма является не только деструкция и минерализация органического вещества, но и продукция бактериальной биомассы. В ее биосинтез вовлекаются ряд важных биогенных элементов (N, P, S, Fe, Si), микроэлементов (Co, Mn, Ni, Cu) и радионуклидов. Поэтому процессы бактериальной продукции должны оказывать существенное влияние на круговорот указанных элементов в водоемах (111, 263). К сожалению, до сих пор роль бактерий в потреблении минеральных форм азота и фосфора изучена недостаточно, хотя вполне вероятно, что бактерии могут быть конкурентами фитопланктона за эти элементы. В последнее время точка зрения на бактерий как на единственных минерализаторов подвергнута сомнению. Показано, что по крайней мере в прибрежном тропическом биоценозе в этой роли выступают скорее животные, чем бактерии, в то время как последние в большей степени потребляют минеральный фосфат, чем выделяют его в среду (17, 199, 202, 297). Показано, что в тропических водах океана преобладает бактериальная ассимиляция минерального фосфора (111).

Найдено, что морская микрофлора может включать молекулярный азот в биосинтез (61, 62, 215). Однако этот процесс трудно разграничить с ассимиляцией азота синезелеными водорослями (161). Суммарная же фиксация азота в море может превышать 300 г/га/сутки (163). В донных осадках морского эстуария азотфиксация составляла 0,02–0,06 мкг N /л/час, а в осадках озера – до 20 мкг N /л/час (149). Данные о накоплении бакте-

риями и другими компонентами планктона металлов можно получить, определяя их содержание в планктоне (53). Анализы потребления железа и кобальта в ходе биосинтеза и деструкции были произведены с помощью радиоизотопов этих металлов (111, 114). Показано, что железо потребляется в основном фитопланктоном и в значительно меньшей степени — бактериями. Кобальт потребляется морским бактериопланктоном для синтеза витамина В₁₂. Бактерии, синтезирующие этот витамин, широко распространены в море (43). Потребление кобальта бактериями, включение его в пищевую цепь и вертикальный транспорт в составе оседающих фекалий беспозвоночных является, по-видимому, основным путем его миграции на дно, так как этот металл не образует гидроокисей (111).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящее время вполне четко установлена исключительно важная роль микрофлоры в биопродукционном процессе. Новый в гидробиологии этап изучения целостных водных экосистем неизбежно усилил внимание к разработке методов исследования запасов биомассы и продукционной активности микрофлоры и к постановке этих работ на большом числе водоемов.

Обзор методов определения продукционной активности водной микрофлоры в естественных условиях показывает, что поиски подобных методов идут в настоящее время достаточно широким фронтом. Благодаря этому мы уже сейчас имеем возможность в определенной степени оценить основные продукционные параметры микробных популяций и их роль в трансформации энергии в водных экосистемах разного типа. Тем не менее, необходимы дальнейшие серьезные усилия в разработке, совершенствовании и сопоставлении методов изучения продукции бактерий. Существующие методы нуждаются в серьезной доработке. В частности, существенной доработки требуют радиоуглеродные методы измерения продукции, так же как и АТФ-метод определения бактериальной биомассы. Эти методы основаны на ряде эмпирических соотношений, требующих уточнения (184), особенно в приложении к водоемам разного типа.

Результаты определений бактериальной продукции в пресных водах, особенно те, которые в рамках МБП были выполнены параллельно с изучением всех основных параметров продуктивности экосистемы, позволили выяснить роль бактерий в трансформации вещества и энергии в водоемах разного уровня трофии. Было показано, что бактериальная биомасса и продукция в пресноводных водоемах соизмерима с таковыми фитопланктона, и что микрофлора наряду с фитопланктоном участвует в формировании основных пищевых ресурсов этих водоемов. В процессе бактериального биосинтеза энергия органического вещества и восстановленных минеральных соединений, непосредственно для водных животных недоступная, со значительной эффективностью (около 30%) перерабатывается в энергию усвояемого животными органического вещества тел бактерий. В качестве основных энергетических субстратов бактерии водоемов используют органическое вещество отмирающей водной растительности и фитопланктона, фекалии животных, растворенное органическое вещество, прижизненно выделяемое растениями и приносимое со стоком с суши, а также продукты анаэробного распада, такие как водород, метан, сероводород.

Исследования энергетики водных экосистем показали, что бактериальная продукция, создаваемая за счет энергии внешнего по отношению к водоему, аллохтонного органического вещества, эквивалентна первичной продукции и должна суммироваться с нею. Это позволяет объяснить многие случаи, когда первичная продукция фотосинтеза не обеспечивает энергетические потребности экосистемы, и тем не менее последняя длительно сохраняет устойчивость. Участие бактерий в трофических связях в водоемах обеспечивает энергетическую связь между водными и наземными биотопами, поскольку в водоемах за счет бактериального биосинтеза используется в пищевых целях энергия органического вещества, переносимого стоком и течениями.

Рассмотрение путей участия бактериального населения в метаболизме водных экосистем показывает, что процесс минерализации органического вещества, поступающего в водоемы (процесс, именуемый самоочищением), может осуществляться микрофлорой лишь в ходе функционирования целостной сложной экосистемы, поскольку продуцируемая параллельно с бактериальной деструкцией биомасса бак-

рий в свою очередь должна подвергаться минерализации. Это происходит благодаря использованию бактерий в пищевых цепях. Их нарушение вследствие антропогенного воздействия нарушает процесс биологического продуцирования и ведет к ухудшению качества воды.

Задачи последующих исследований продукционной роли микрофлоры в водной среде заключаются прежде всего в дальнейшем совершенствовании методов определения ее биомассы и продукции. Предстоит дальнейшее накопление данных о продуктивности бактериального населения в различных водных биоценозах. Особенно это касается морских биотопов, и в частности умеренных и холодных вод и вод апвеллингов, в отношении которых данные о продукционной роли микрофлоры практически отсутствуют. Важное значение будут иметь количественные исследования пищевой ценности водной микрофлоры для морских беспозвоночных, исследования доступности растворенного органического вещества глубинных и поверхностных вод для естественных микробных популяций. Предстоит большая работа по изучению самой структуры этих популяций и физиологии олигокарбофильных микроорганизмов, составляющих основную массу гетеротрофной микрофлоры водоемов.

Л и т е р а т у р а

1. Акимов В.А. 1966. Общая численность микроорганизмов в воде рыбоводных прудов при интенсивном удобрении и кормлении рыбы. Тр. ВНИИ прудов. рыбн. хоз., т. XIV, 185-189
2. Акимов В.А. 1969. Разложение органического вещества в воде рыбоводных прудов. Тр. ВНИИ прудов. рыбн. хоз., т. XVI, 63-71
3. Александрова Д.Н. 1972. Бактериопланктон и микрофлора донных отложений Онежского озера. Автореф. дисс., Л.
4. Анищенко Э.Я. 1968. Численность и биомасса бактериального населения южного и восточного районов Мексиканского залива. Сб. Иссл. Центр-Американск. морей, в. 2, "Наукова думка", Киев, 3-13
5. Беляцкая-Потаенко Ю.С. 1962. Интенсивность газообмена у водных бактерий. Микробиология, т. 31, в. 1, 135-139

6. Богданов Н.И. 1968. Микробиологический режим Кайрак-Кумского водохранилища. Докл. АН ТаджССР, т. XI, № 5
7. Богданов Н.И. 1972. Микрофлора и химический состав грунтов Кайрак-Кумского водохранилища. Изв. АН ТаджССР, отд. биол., № 2
8. Богданович О.И. 1969. Первичная продукция и микрофлора удобряемых прудов рыбхоза Карамет-Нияз (Туркмения). Автореф. дис., Алма-Ата
9. Богданович О.И. 1969. Численность и биомасса микроорганизмов в воде рыбоводных прудов Карамет-Нияз и в Каракумском канале. Изв. АН ТуркмССР, сер. биол., № 2, 33-40
10. Былинкина А.А. 1969. О времени и скорости оборота минерального фосфора в поверхностных водах. Матер. к совещ. по прогноз. содерж. биогенных элемен. и органич. в-ва в водохранилищах. Рыбинск, 37-44
11. Винберг Г.Г., Ляхнович В.П. 1965. Удобрение прудов. "Пищевая промышленность", М., 1-270
12. Винберг Г.Г. 1970. Поток энергии в экосистеме эвтрофного озера. Докл. АН СССР, т. 186, № 1, 198-202
13. Винберг Г.Г. 1970. Общие особенности экологической системы оз. Дривяты. Сб. Биологич. продуктивн эвтрофного озера. "Наука", М., 185-195
14. Виноградов А.П. 1943. Химический состав планктона. Тр. биогеохимич. лаб. АН СССР, т. 5
15. Виноградов М.Е. 1971. Изучение биогеоценозов пелагиали океана. Природа № 4, 35-41
16. Виноградов М.Е., Гительзон И.И., Сорокин Ю.И. 1971. О пространственной структуре сообществ эвфотической зоны тропических вод океана. Сб. Функционир. пелагич. сообщ. тропич. районов океана. "Наука", М., 255-264
17. Гак Д.З. 1962. О накоплении радиофосфора различными компонентами водоема. Радиобиология, т. 2, в. 6, 938-943
18. Гак Д.З. 1967. К расчету бактериальной продукции водоема. Гидробиол. ж., т. III, № 5, 93-96
19. Гак Д.З. 1968. К определению времени генерации гетеротрофных бактерий. В Сб. Лимнология, т. 3, ч. 2, "Зинатне", Рига, 16-19

20. Гак Д.З. 1969. Изменение бактериопланктона реки при зарегулировании ее стока (на примере Днепра). Сб. Лимнологич. исслед. Дуная. "Наукова думка", Киев, 68—75
21. Гамбарян М.Е. 1968. Микробиологические исследования озера Севан. Изд. АН АрмССР, Ереван, 5—166
22. Даукшта А.С. 1968. Бактериопланктон озер Латвийской ССР. Сб. Лимнология, т. 3, ч. 2, "Зинатне", Рига, 27—30
23. Ерохин В.Е. 1971. О возможности накопления рачками *Tigriopus brevicornis* и личинками *Valanus* растворенных в морской воде макромолекул. Гидробиол. ж., т. VI, № 6, 94—98
24. Иванов М.В. 1955. Метод определения продукции бактериальной биомассы в водоеме. Микробиология, т. 24, в. 1, 79—89
25. Иватин А.В. 1970. Динамика численности бактерий в воде и донных отложениях Куйбышевского водохранилища. Микробиология, т. 38, в. 3, 525—529
26. Ивлиева Е.Я. 1969. Влияние минеральных удобрений на развитие бактериопланктона в нагульных прудах. Тр. ВНИИ прудов. рыбн. хоз., т. XVI, 56—62
27. Извекова Э.И., Сорокин Ю.И. 1969. Исследование питания *Chironomus antracinus* с помощью C^{14} . Биол. внутр. вод, информац. бюлл., № 3, 33—37
28. Исакова-Кео М.М., Коновалова Г.В. 1969. К вопросу о повышении биологической продуктивности озер. Мат. 14 конф. по изуч. внутр. водоемов Прибалтики. "Зинатне", Рига, 34—38
29. Калашникова Э.П., Сорокин Ю.И., 1966. Изучение микрофлоры Братского водохранилища. Тр. Ин-та биол. внутр. вод, в. 13 (16), 170—178
30. Карапетян Т.Ш. 1971. Количественная характеристика начальных звеньев продукционного процесса в мелководных бухтах залива Посьета. Океанология, т. 11, в. 3, 700—704
31. Кривенцова Т.Д. 1968. Бактериальная продукция Кучурганского лимана-охладителя Молдавской ГРЭС. Сб. Лимнология, т. 3, ч. 2, "Зинатне", Рига, 45—49
32. Крисс А.Е. 1959. Морокая микробиология (глубоководная). Изво АН СССР, М.

33. Кудрявцев В.М. 1970. Микробиологическое обследование Волгоградского водохранилища. Биол. внутр. вод. Информац. бюлл., в. 5, 22-26
34. Кудрявцев В.М. 1971. Микробиологическая характеристика Волги от Куйбышевской до Волгоградской плотины. Тр. Ин-та биол. внутр. вод. АН СССР, в. 22(25), 14-25
35. Кузнецов С.И. 1970. Микрофлора озер и ее геохимическая деятельность. "Наука", Л., 1-435
36. Кузнецов С.И., Иванов М.В., Ляликова Н.Н. 1962. Введение в геологическую микробиологию. Из-во АН СССР, М., 1-238
37. Кузнецов С.И., Романенко В.И. 1963. Микробиологическое изучение внутренних водоемов. Лабораторное руководство. Из-во АН СССР М.-Л., 1-127
38. Кузнецов С.И., Романенко В.И., Карпова Н.С. 1966. Численность бактерий и продукция органического вещества в водной массе Рыбинского водохранилища в 1963 и 1964 гг. Тр. Ин-та биол. внутр. вод, в. 13 (16), 123-131
39. Кузнецов С.И., Романенко В.И., Карпова Н.С., 1967. Численность бактерий и продукция органического вещества в Рыбинском водохранилище в 1965г. Тр. Ин-та биол. внутр. вод, в. 15(18), 17-26
40. Кузнецов С.И., Романенко В.И., Кузнецова Н.С. 1971. Микробиологическая характеристика озер Карелии. Тр. Ин-та биол. внутр. вод, в. 22 (25), 3-13
41. Кузьмичева В.И. 1969. Первичная продукция при разных методах удобрения нагульных прудов азотом и фосфором. Тр. ВНИИ прудов. рыбн. хоз., т. XVI, 46-55
42. Лебедева М.Н. 1957. Количественное распределение и биомасса микроорганизмов в кислородной зоне Черного моря. Докл. АН СССР, т. 115, № 1, 186-189
43. Лебедева М.Н., Маркианович Е.М., Гутвейб Л.Г. 1971. Распространенность гетеротрофных бактерий, ауксотрофных по витамину В₁₂ в южных морях. Гидробиол. ж., т. VII, № 2, 20-26
44. Локк С. 1966. Измерение микробных клеток при обработке их для прямого счета методом ультрафильтрации. В Сб. Гидробиол. и рыбн. хоз-во внутр. водоемов Прибалтики, "Валгус", Таллин

45. Луферова Л.А., Сорокин Ю.И. 1971. К биологии *Dolerocypris fasciata* (Ostracoda). Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, в. 21 (24), 196-202
46. Мелберга А.Г. 1968. Бактериопланктон бассейна р. Лиелупе. Сб. "Лимнология", т. 3, ч. 2, "Зинатне", Рига
47. Михеев В.П., Сорокин Ю.И. 1966. Количественное исследование питания дрейссены радиоуглеродным методом. Ж. общ. биол., т. 27, 467-471
48. Монаков А.В., Сорокин Ю.И. 1971. Роль инфузорий и бактерий в питании циклопид Рыбинского водохранилища. Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, в. 22 (25), 37-42
49. Мордухай - Болтовская Э.Д., Сорокин Ю.И. 1965. Питание парамеций водорослями и бактериями. Сб. Экология и биология пресноводных беспозвоночных. "Наука", М.-Л., 12-15
50. Никитин Д.И., Кузнецов С.И. 1967. Применение электронной микроскопии для изучения водной микрофлоры. Микробиология, т. 36, в. 5, 938-941
51. Новожилова М.И., Адиятова Ж.Ф., Лопаницына В.В., Березина Ф.С., Ильинич Н.И. 1970. Результаты микробиологического изучения Аральского моря. Сб. Биол. процессы в морск. и континент. водоемах, Кишинев, 283-284
52. Олейник Г.Н. 1968. Время генерации бактерий в канале Северский Донец-Донбасс. Гидробиол. ж., т. IV, № 4, 65-67
53. Олейник В.Я. 1969. Динамика меди и марганца в планктоне поверхностного слоя северо-западной части Черного моря. Сб. Биол. пробл. океаногр. южных морей, "Наукова думка", Киев, 161-163
54. Павлова Е.В., Сорокин Ю.И. 1970. Бактериальное питание планктонного рачка *Penilia avirostris* из Черного моря. Сб. Биология моря, № 19, "Наукова думка", Киев, 166-182
55. Павельева Е.Б., Сорокин Ю.И. 1971. Изучение питания пелагического зоопланктона озера Дальнего на Камчатке. Тр. Ин-та биол. внутр. вод, в. 22 (25), 56-63
56. Павлова Е.В., Петипа Т.С., Сорокин Ю.И. 1971. Роль бактериопланктона в питании морских пелагических организмов. Сб. Функционир. пелагич.

- сообщ. тропич. районов океана, "Наука", М., 142-151
57. Перфильев Б.В., Габее Д.Р. 1961. Капиллярные методы изучения микроорганизмов. Из-во АН СССР, М.-Л.
58. Пидгайко М.Л., Грин В.Г., Поливанная М.Ф., Виноградская Т.А., Сергеева О.А. 1970. Итоги изучения гидробиологического режима пресных водоемов-охладителей юга Украины. Гидробиол. ж., т. VI, № 2, 36-44
59. Пономарева Л.А., Цихон-Луканина Е.А., Сорокин Ю.И. 1971. О потреблении фитопланктона и бактерий тропическими эвфаузидами. Сб. Функционир. пелагич. сообщ. тропич. районов океана. "Наука", М., 152-156
60. Потаенко Ю.С. 1970. Продукция озерного бактериопланктона. Сб. Биол. продуктивн. эвтрофного озера, "Наука", М., 81-89
61. Пшенин Л.Н. 1968. Азотфиксирующие бактерии кислородной зоны Черного моря. Сб. Биол. исслед. Черного моря и его промысл. ресурсов, 25-30
62. Пшенин Л.Н. 1971. Исследование биологической азотфиксации в море. Сб. Пробл. морской биол., "Наукова думка", Киев, 122-127
63. Родина А.Г., 1951. О роли отдельных групп бактерий в продуктивности водоемов. Тр. Проблемно-тематич. совещ. ЗИН АН СССР, в. 1, 21-35
64. Родина А.Г. 1958. Микроорганизмы и повышение рыбопродуктивности прудов. Из-во АН СССР, Л.
65. Родина А.Г. 1962. Численность бактериопланктона в удобренном заливе озера. Тр. Всес. гидробиол. о-ва, т. 12, 191-199
66. Родина А.Г. 1964. Закономерности развития бактерий при удобрении водоемов. Сб. работ химико-технол. ин-та в Праге, "Технология воды", в. 8
67. Родина А.Г. 1965. Методы водной микробиологии. Практическое руководство. "Наука", М.
68. Родина А.Г., Трошин А.С. 1954. Путь фосфора, внесенного в прудовую воду с растительным удобрением. Докл. АН СССР, т. 98, № 4, 665-668
69. Романенко В.И. 1964. Сравнительная характеристика микробиологических процессов в водохрани-

- лищах различных типов. Тр. Ин-та биол. внутр. вод, в. 9 (12), 233-246
70. Романенко В.И. 1964. Гетеротрофная ассимиляция CO_2 бактериальной флорой воды. Микробиология, т. 33, в. 4, 679-683
 71. Романенко В.И. 1964. Микробиологическое обследование Онежского озера, Выгозерского водохранилища и озер Северо-Двинского канала. Микробиология, т. 34, в. 2, 350-356
 72. Романенко В.И. 1965. Соотношение между потреблением кислорода и выделением CO_2 гетеротрофными бактериями при росте на пептоне. Микробиология, т. 34, в. 3, 391-396
 73. Романенко В.И. 1966. Характеристика микробиологических процессов образования и разрушения органического вещества в Рыбинском водохранилище. Тр. Ин-та биол. внутр. вод, в. 13(16), 133-153
 74. Романенко В.И. 1966. Микробиологическое обследование Онежского озера и Свирских водохранилищ. Тр. Ин-та биол. внутр. вод, в. 13 (16), 160-169
 75. Романенко В.И. 1967. Соотношение между фотосинтезом фитопланктона и деструкцией органического вещества в водохранилищах. Тр. Ин-та биол. внутр. вод, в. 15 (18), 61-72
 76. Романенко В.И. 1969. Время генерации и время удвоения ассимиляции CO_2 гетеротрофными бактериями. Биол. внутр. вод. Информ. бюлл., № 4, 8-11
 77. Романенко В.И. 1969. Продукция бактерий и фитопланктона в пресных водоемах. Гидробиол. ж., т. V, № 2, 56-58
 78. Романенко В.И. 1970. Экспериментальное исследование продукции бактерий в воде и выедания их дафниями. Микробиология, т. 39, в. 4, 711-714
 79. Романенко В.И. 1971. К методике определения количества бактерий в водоемах. Гидробиол. ж., т. VII, № 1, 122-123
 80. Романенко В.И. 1971. Микрофлора Волги и водоемов ее бассейна. Сб. Волга-1, Куйбышев, 89-94
 81. Романенко В.И. 1972. Микробиологические процессы. Сб. Рыбинское водохранилище, "Наука", Л., 129-146
 82. Романенко В.И., Добрынин Э.Г., 1972. Определение удельного веса сухих бактериальных клеток

- Pseudomonas denitrificans*. Биол. внутр. вод. Информ. бюлл. 16, 6-8
83. Романенко В.И., Кузнецов С.И., Даукшта А.С. 1970. Микробиологические процессы в озерах Латвии. Тр. Ин-та биол. внутр. вод, в. 21 (24), 31-41
 84. Романова А.П. 1968. Численность бактерий в оз. Пестово в зависимости от характера растительных ассоциаций. Изв. ГосНИОРХ, т. 67, 184-189
 85. Романова А.П., Зонов А.И. 1964. к определению продукции бактериальной биомассы в водоемах. Докл. АН СССР, т. 155, № 1, 194-197
 86. Салманов М.А., 1968. Микробиологические исследования донных отложений западного побережья Среднего и Южного Каспия. Сб. Биология Среднего и Южного Каспия. "Наука", М., 28-48
 87. Салманов М.А. 1970. Микроорганизмы в донных отложениях Каспийского моря. Микробиология, т. 39, в. 4, 697-704
 88. Соколова М.Н. 1970. Весовая характеристика мейобентоса различных глубоководных трофических областей Тихого океана. Океанология, т. 10, в. 2, 348-356
 89. Сорокин Ю.И. 1964. Роль темновой бактериальной ассимиляции углекислоты в трофике водоемов. Микробиология, т. 33, в. 5, 880-886
 90. Сорокин Ю.И. 1966. Применение радиоактивного углерода для изучения питания и пищевых связей водных животных. Сб. Планктон и бентос. внутр. водоемов., "Наука", 75-119
 91. Сорокин Ю.И. 1966. Взаимосвязь микробиологических процессов круговорота серы и углерода в меромиктическом озере Беловодь. Тр. Ин-та биол. внутр. вод., в. 12 (15), 332-355
 92. Сорокин Ю.И. 1967. Некоторые итоги изучения трофической роли бактерий в водоемах. Гидробиол. ж., т. III, № 5, 32-42
 93. Сорокин Ю.И. 1967. О взаимосвязи круговорота серы и углерода в водоемах. Ж. общ. биол., т. 28, 546-556
 94. Сорокин Ю.И. 1968. Первичная продукция и микробиологические процессы в озере Гек-Гель. Микробиология, т. 37, в. 2, 345-354

95. Сорокин Ю.И. 1968. Механизм окисления сероводорода в водоемах и эффективность использования энергии окисления для биосинтеза. Докл. АН СССР, т. 183, № 2, 456–459
96. Сорокин Ю.И. 1968. Изучение бактериальных процессов в Черном море. Сб. Биол. исслед. Черного моря и его промысл. ресурсов. "Наука", М., 18–25
97. Сорокин Ю.И. 1969. Сезонная динамика продуктивности планктона прибрежья и открытой части Волжского плеса Рыбинского водохранилища. Биол. внутр. вод. Информ. бюлл., № 3, 7–10
98. Сорокин Ю.И., 1969. Экспериментальная оценка влияния давления и температуры на метаболизм микрофлоры глубинных вод океана. Микробиология, т. 38, в. 5, 868–872
99. Сорокин Ю.И., 1970. Исследование численности, продукции и функциональной активности бактерий в Черном море. Сб. Биология моря, № 19, "Наукова думка", Киев, 43–75
100. Сорокин Ю.И., 1970. Характеристика численности, активности и продукции бактерий в донных осадках Центральной части Тихого океана. Океанология, т. 10, в. 6, 1055–1065
101. Сорокин Ю.И., 1970. Экспериментальное исследование скорости и механизма окисления сероводорода в Черном море с помощью S^{35} . Океанология, т. 10, в. 1, 51–61
102. Сорокин Ю.И., 1970. Об агрегированности морского бактериопланктона. Докл. АН СССР, т. 192, № 4, 905–907
103. Сорокин Ю.И., 1970. К количественной оценке роли бактериопланктона в круговороте органического вещества в тропических водах океана. Докл. АН СССР, т. 193, № 4, 923–925
104. Сорокин Ю.И., 1970. Определение активности гетеротрофной микрофлоры в океане с помощью органического вещества, содержащего C^{14} . Микробиология, т. 39, в. 1, 149–156
105. Сорокин Ю.И., 1970. Численность и продукция бактерий в воде и донных осадках Центральной части Тихого океана. Докл. АН СССР, т. 192, № 3, 655–658

106. Сорокин Ю.И., 1971. Количественная оценка роли бактериопланктона в продуктивности тропических вод океана. Сб. Функционир. пелагич. сообщ. тропич. районов океана, "Наука", М., 92-122
107. Сорокин Ю.И., 1971. Численность и продукция бактерий в толще воды центральной части Тихого океана. Океанология, т. 11, в. 1, 105-110
108. Сорокин Ю.И., 1971. О микрофлоре железо-марганцевых конкреций со дна океана. Микробиология, т. 40, в. 3, 563-566
109. Сорокин Ю.И., 1971. О роли микрофлоры в продуктивности биоценоза коралловых рифов. Ж. общ. биол, т. 32, № 2, 169-185
110. Сорокин Ю.И., 1972. Биологическая продуктивность. Сб. Рыбинское водохранилище, "Наука", М.
111. Сорокин Ю.И., 1972. О роли биологических факторов в седиментации железа, марганца и кобальта и в образовании конкреций. Океанология, т. 12, в.1, 3-13
112. Сорокин Ю.И., 1972. Исследование фильтрационного и осмотического питания кораллов. Ж. общ. биол., т. 33, № 2, 123-127
113. Сорокин Ю.И., 1972. Бактерии как пища фауны кораллового рифа. Океанология, т. 12, в. 2, 195-204
114. Сорокин Ю.И., Богданов Ю.А., 1971. Трансформация железа в процессе бактериального распада органического вещества планктона. Гидробиол., ж., т. VII, № 2, 106-107
115. Сорокин Ю.И., Годлевская-Липова В., Чердынцева Л.М., 1971. Об эффективности использования водной микрофлорой растворенного органического вещества. Тр. Ин-та биол. внутр. вод, в. 22 (25), 22-28
116. Сорокин Ю.И., Павельева Е.Б., 1972. К количественной характеристике экосистемы пелагиали озера Дальнего на Камчатке. Тр. Ин-та биол. внутр. вод, в. 23 (26), 24-38
117. Сорокин Ю.И., Петипа Т.С., Павлова Е.В., 1970. Количественное исследование пищевой роли морского бактериопланктона. Океанология, т. 10, в. 2, 332-340

118. Сорокин Ю.И., Федоров В.К., 1969. Определение первичной продукции и деструкции органического вещества в Онежском озере. Тр. Ин-та биол. внутр. вод, в. 19 (22), 3-8
119. Сорокин Ю.И., Чердынцева Л.М., 1971. Эффективность и механизм использования растворенного органического вещества в планктонных сообществах. Тр. Ин-та биол. внутр. вод, в. 22 (25), 27-34
120. Старикова Д.М., Сорокин Ю.И., 1971. Сезонные наблюдения за динамикой биологических процессов в Волжском плесе и прибрежной зоне Рыбинского водохранилища. Биол. внутр. вод. Информ. бюлл., № 11, 8-14
121. Сущеня Л.М., 1968. Детрит и его роль в продукционном процессе в водоемах. Гидробиол. ж., т. IV, № 2, 77-84
122. Сысуева А.Ф., 1965. Микробиологические процессы в Кременчугском водохранилище в период его становления. Сб. Вопросы гидробиологии (тезисы), "Наука", М., 406-407
123. Троицкий А.С., Сорокин Ю.И., 1967. К методике расчета биомассы бактерий в водоемах. Тр. Ин-та биол. внутр. вод, в. 15 (18), 85-90
124. Тульчинская В.П. и др., 1969. Видовая характеристика бактериального населения водоемов Килийской дельты Дуная. Сб. Лимнологич. иссл. Дуная, "Наукова Думка", Киев, 175-182
125. Федоров В.К., Сорокин Ю.И., 1967. Определение усвояемости водорослей, дрожжей и бактерий некоторыми представителями Cladocera. Докл. АН СССР, т. 174, № 4, 969-971
126. Хайлов К.М., 1971. Утилизация растворенного органического вещества морской воды иглокожими и моллюсками. Докл. АН СССР, т. 198, № 2, 443-446
127. Цыбань А.В., 1970. Бактериопланктон и бактерионейстон северо-восточной части Тихого океана. Сб. Биол. процессы в морск. и континент. водоемах. Кишенев, 398-399
128. Цыбань А.Б., 1970. Бактерионейстон и бактериопланктон шельфовой области Черного моря. "Наукова думка", Киев, 3-272

129. Шишкина К.А., 1969. Время генерации и продукция бактериопланктона в озерах Арахлей, Иван, Иргень. Сб. Биол. продуктивн. водоемов Сибири. "Наука", М., 90-93
130. Шербаков А.П., 1967. Озеро Глубокое. Гидро-биологический очерк. "Наука", М.
131. Addanki S., Sotos J., Rearick P. D. 1966. Rapid determination of picomole quantities of ATP with the liquid scintillation counter. Anal. Biochem., v. 14, 261-264.
132. Alimov A. F., Boullion V. V., Finogenova N. P., Ivanova M. B., Kuzmitskaya N. K., Nikulina V.N., Ozeretskoyanskaya N. G., Zharova T. N. 1972. Biological productivity of lakes Krivoe and Krugloe. In: "Productivity problems of freshwaters", Warszawa - Kraków, 39-56.
133. Allbright L. J. 1968. The effect of temperature and hydrostatic pressure on protein, ribonucleic acid and deoxyribonucleic acid synthesis by *Vibrio marinus*, an obligate psychrophile. Ph. D. Thesis, Oregon State Univ., Corvallis.
134. Allbright L. J., Morita R. G. 1968. Effect of hydrostatic pressure on synthesis of protein, ribonucleic acid and deoxyribonucleic acid by the psychrophilic bacterium. Limnol. a. Oceanogr., v. 13, № 4, 637-643.
135. Allen Harold L. 1971. Dissolved organic carbon utilization in size-fractionated algal and bacterial communities. Int. Rev. ges. Hydrobiol., Bd. 56, № 5, 731-749.
136. Anderson J. G., Meadows P.S. 1965. Microorganisms and organic matter attached to the surfaces of marine sand grains. J. Gen. Microbiol., v.43, № 3, p. XXI.
137. Anderson J. G., Meadows P. S. 1969. Bacteria on intertidal sand grains. Hydrobiologia, v.33, № 1, 33-46.
138. Anderson J. W., Stephens G. C. 1969. Uptake of organic materials by aquatic invertebrates. VI. Role of epiflora. Marine biol., v. 4, № 3, 243-250.
139. Andrews P., Williams P. Jj. 1971. Heterotrophic utilization of dissolved organic compounds in the sea. III. Measurements of the oxidation rates and concentrations of glucose and aminoacids. J. Mar. Biol. Ass. U.K., v.52, № 1, 111-125.
140. Andronnikova I. N., Drabkova V. G., Kuzmenko K. N., Michailova N. E., Stravinskaya E. A. 1972. Biological productivity of the main communities of the Red

- lake. In : "Productivity problems of freshwaters", Warsza-
wa-Krakow, 57-71.
141. Angelovic J. W. 1970. Assimilation of detritus and its associated bacteria by three species of estuarine animals. Chesapeake Sci., v. 11, №4, 249-254
 142. Anthony E. H. 1970. Bacteria in estuarine (Bras d'Or lake) sediment. Can. J. Microbiol., v. 16, 373-389.
 143. Bakus G. J. 1968. Defensive mechanisms and ecology of some tropical holothurians. Marine biol., v.2, №1, 23-32.
 144. Barber R. T. 1966. Interaction of bubbles and bacteria in the formation of organic aggregates in sea water. Nature (London), v. 211, 257-259.
 145. Barber R. T. 1968. Dissolved organic carbon from deep water resist microbial oxidation. Nature, (London), v. 220, 274-275.
 146. Batoosingh E., Riley G. P., Keshwar B. 1969. An analysis of experimental methods for producing particulate organic matter in sea water by bubbling. Deep Sea Res., v. 16, 213-219.
 147. Baylor E. R., Sutcliffe W. H. 1963. Dissolved organic matter as a source of particulate food. Limnol. a. Oceanogr., v. 8, №4, 369-372.
 148. Bernard F. 1963. Density of flagellates and mykophyceae in the heterotrophic layers related to environment. In: "Symp. on marine microbiol.", ed. by C. H. Oppenheimer, 215-228.
 149. Brooks Ralph H., Jr., Brezonic Patrick L., Putnam H. D., Keirn M. A. 1971. Nitrogen fixation in an estuarine environment: the Waccasassa on the Florida Gulf Coast. Limnol a. Oceanogr., v. 16, №5, 701-710.
 150. Cairns J. (ed.) 1969. The structure and functioning of freshwater microbial communities. Blackburn. USA.
 151. Carlucci A. F., Williams P. L. 1965. Concentration of bacteria by the bubble scavenging. J. du Conseil. perman. internat. explor. Mer., v. 30, 38-53.
 152. Cassel E. A. 1965. Rapid graphical method for estimating the precision of direct microscopic counting data. Appl. Microbiol., v. 13, 293-296.
 153. Chappelle E. W., Lewin G. V. 1968. Use of the firefly bioluminescent reaction for rapid detection and counting of bacteria. Biochem. Med., v. 2, 41-52.
 154. Cole H. A., Wimpenny J. W. T. 1967. The ATP pool in *Escherichia coli*. Biochim. Biophys. Acta. v. 143, 445-453.

155. C z e c z u g a B. 1968. An attempt to determine the primary production of the green sulphur bacteria *Chlorobium limicola*. *Hydrobiologia*, v. 31, № 2, 317-333.
156. D a r n e l l R. M. 1967. Organic detritus in relation to estuarine ecosystem. In: "Estuaries", ed. by Lauff. Publ. Am. Ass. Adv. Sci., № 83, 376-382.
157. D a u m a s R., F i a l a M. 1969. Evaluation de la matiere organique vivante dans les eaux marines par la mesure de l'adenosine triphosphate. *Marine Biol.*, v. 3, № 3, 243-246.
158. D i S a l v o L. H. 1969. On the existence of a coral reef regenerative systems. *Pacific Sci.* v. 23, № 1, 129.
159. D i S a l v o L. H. 1971. Regenerative functions and microbial ecology of coral reefs. II. Oxygen metabolism in the regenerative system. *Can. J. Microbiol.* v. 17, 1091-1100.
160. D i S a l v o L. H., G u n d e r s e n K. 1971. Regenerative functions and microbial ecology of coral reefs. I. Assays for microbial population. *Can. J. Microbiol.*, v. 17, № 8, 1081-1090.
161. D u g d a l e R. C. 1969. Nitrogen cycle in the sea. In: "Biol. a. Ecol. of Nitrogen", Ed. Nat. Ac. Sci. US. Washington, 16 -18.
162. D u g d a l e V. A., D u g d a l e R. C. 1965. Nitrogen metabolism in lakes. III. Tracer studies of the assimilation of inorganic nitrogen sources. *Limnol. a. Oceanogr.*, v. 10, № 1, 53.
163. D u g d a l e R. C., G o e r i n g J. J., R y t h e r J. H. 1964. High nitrogen fixation rates in the Sargasso and Arabian Sea. *Limnol. a. Oceanogr.*, v. 9, № 4, 507-510.
164. E r n s t W. 1970. ATP als Indikator fur die Biomasse mariner Sedimente. *Oecologia*, v. 5, № 1, 56-60.
165. E u s t a c h i o A. J., J o h n s o n D. R. 1968. ATP content of bacteria. *Federat Proc.*, v. 27, № 2, 761.
166. F e d o s o v M. V., E r m a c h e n k o L. A. 1969. On primary production in the Northwest Atlantic. In: "Spec. Publ. Int. Com. N-W Atlant. Fish.", № 7, p. 1, 87-93.
167. F e n s h e l T. 1968. The ecology of marine microbenthos. II. The food of marine ciliates. *Ophelia*, v. 5, № 1, 73-121.
168. F e n s h e l T. 1970. Studies of the decomposition of organic detritus derived from the turtle grass. *Limnol. a. Oceanogr.*, v. 15, № 1, 14-20.
169. F e n s h e l T. M., R e i d e R. J. 1970. The sulphide system: a new biotic community underneath the oxydized layer of marine sand bottoms. *Marine biol.*, v. 7, 255-268.

170. Finenko Z. Z., Zaika V. E., 1970. Particulate organic matter and its role in the productivity of sea. In: "Marine food chains", ed. by I. Steele, Oliver a. Boyd, Edinburgh, 32-44.
171. Fourner R. O. 1966. North Atlantic deep sea fertility. Science, v. 153, 1250-1252.
172. Fourner R. O. 1970. Studies on pigmented microorganisms from aphotic environment. Limnol. a. Oceanogr., v. 15, № 5, 675-682.
173. Frankenberg D., Coles S. L., Johannes R. E. 1967. The potential trophic significance of Callianassa major faecal pellets. Limnol. a. Oceanogr., v. 12, № 1, 113-120.
174. Gak D. Z., Gurvich V. V., Korelyakova I. L., Kostikova L. E., Konstantinova N. A., Olivari G. A., Priimachenko A. D., Tseeb Ya. Ya., Vladimirova K. S., Zimbalevskaya L. N. 1972. Productivity of aquatic organism communities of different trophical levels in Kiev Reservoir. In: "Productivity of freshwaters", Warszawa-Kraków. 447-455.
175. Garrett W. D. 1965. Collection of slick-forming material from the sea surface. Limnol. a. Oceanogr., v. 10, № 4, 602-605.
176. Godlevska-Lipova W. 1968. Relationship between the generation time of a group of bacteria in water and the exposure time and capacity of flasks. Bull. Acad. Polon. Sci. (ser. Biol.), v. 17, 233-237.
177. Golterman H. L. 1969. Mineralisation of algae under sterile condition or by bacterial breakdown. Verh. Intern. Verein. Limnol., v. 15, 544-548.
178. Gunkel W. 1972. Organic substances (Bacteria). In "Marine ecology", ed. by O. Kinue, v. 3, p. 1, 1533-1549.
179. Hamilton R. D., Holm-Hansen O. 1967. Adenosine triphosphate content of marine bacteria. Limnol. a. Oceanogr., v. 12, № 2, 319-324.
180. Hamilton R. D., Holm-Hansen O., Strickland J. D. H. 1968. Notes on occurrence of living microscopic organisms in deep water. Deep Sea Res. v. 15, 651-656.
181. Hamilton R. D., Morgan K. M., Strickland J. D. H. 1966. The glucose uptake kinetics of some marine bacteria. Can. J. Microbiol., v. 12, 995-1003.
182. Hamilton R. D., Preslan J. E. 1970. Observations on heterotrophic activity in the eastern tropical Pacific. Limnol. a. Oceanogr., v. 15, № 5, 675-682.

183. Hargrave B. T. 1971. An energy budget for a deposit feeding amphipod. *Limnol. a. Oceanogr.*, v. 16, № 1, 99–103.
184. Harrison D. E. F., Maitra P. 1968. The role of ATP in the control of energy metabolism of growing bacteria. *J. Gen. Microbiol.* v. 53, № 1, vii.
185. Holm–Hansen O. 1969. Determination of microbial biomass in ocean profiles. *Limnol. a. Oceanogr.*, v. 14, № 5, 740–747.
186. Holm–Hansen O. 1970. Determination of microbial biomass in deep ocean water. In: “Organic matter in natural waters. “ed. by D. W. Hood, University of Alaska, 287–300.
187. Holm–Hansen O. 1971. Determination of microbial biomass in deep ocean profiles. In: “Fertility of the Sea“. ed. Costlow J. D. Jr., Gordon a. Breach Ltd., Lond., 197–207.
188. Holm–Hansen O. 1971. Microbial distribution in ocean water relative to nutrients and food resources. In: “Biol. Sound Scattering in the Ocean“. ed. G. B. Farguhar, Maury Center for Ocean Sci., Washington D. C., 144–157.
189. Holm–Hansen O., Booth C. R. 1966. The measurement of adenosinetriphosphate in the oceans and its ecological significance. *Limnol. a. Oceanogr.*, v. 11, № 4, 510–519.
190. Holm–Hansen O., Packard T. T., Pomeroy L. R. 1970. Efficiency of the reverse flow filter techniques for concentration of particulate matter. *Limnol. a. Oceanogr.* v. 15, № 5, 832–835.
191. Hood D. W. (ed.) 1970. Organic matter in natural waters. Univ. Alaska Coll. Publ. 625 p.
192. Jannasch H. W. 1967. Growth of marine bacteria at limiting concentrations of organic carbon in seawater. *Limnol. a. Oceanogr.*, v. 12, № 2, 264–271.
193. Jannasch H. W. 1968. Growth characteristics of heterotrophic bacteria in seawater. *J. Bacteriol* v. 95, № 2, 722–723.
194. Jannasch H. W. 1969. Current concepts in aquatic microbiology. (Edgardo Baldi Memorial Lecture) .Verh. Internat. Verein. Limnol., v. 17, 25–39.
195. Jannasch H. W. 1969. Estimations of bacterial growth rates in natural waters. *J. Bacteriol.*, v. 99, № 1, 156–160.
196. Jannasch H. W., Eimhjellen K., Wirsen C.O., Farmanfarmian A. 1971. Microbial degradation of

- organic matter in deep sea. *Science*. v. 171, № 3972, 672–675.
197. Jannasch H. W., Jones G. E. 1959. Bacterial populations of sea water as determined by different methods of enumeration. *Limnol. a. Oceanogr.*, v. 4, № 2, 128–139.
 198. Jannasch H. W., Maddux W. S. 1967. A note on bacteriological sampling in seawater. *J. Marine Res.*, v. 25, 185–189.
 199. Johannes R. E. 1964. Uptake and release of dissolved organic phosphorus by representatives of a coastal marine ecosystem. *Limnol. a. Oceanogr.* v. 9, № 2, 224–234.
 200. Johannes R. E. 1965. The Influence of marine protozoa on nutrient regeneration. *Limnol. a. Oceanogr.*, v. 10, № 3, 434–442.
 201. Johannes R. E. 1967. Ecology of organic aggregates in the vicinity of a coral reef. *Limnol. a. Oceanogr.*, v. 12, № 2, 189–195.
 202. Johannes R. E. 1968. Nutrient regeneration in lakes and oceans. In: "Adv. in Microbiol. of the sea". v. 1, N. Y., Acad. Press, 203–213.
 203. Johannes R. E., Satomi M. 1966. Composition and nutritive value of faecal pellets of a marine Crustacean. *Limnol. a. Oceanogr.*, v. 11, № 2, 191–197.
 204. Kadota, Hata, Miyoshi. 1966. A new method for estimating the mineralization activity of lake water and sediment. *Memoirs Res. Inst. for Food Science*, № 27, 28–30.
 205. Khailov K. M. Finenko Z. Z. 1970. Organic micromolecular compounds dissolved in sea water and their inclusion into food chains. In: "Marine Food Chains", ed J. Steele, Edinburgh, 5–18.
 206. Kimball I. F., Wood E. J. F. 1964. A simple centrifuge for phytoplankton studies. *Bull. Marine Sci.*, v. 14, 539–544.
 207. Kinney P. J., Loder T. C., Groves J. 1971. Particulate and dissolved organic matter in the Amerasian Basin of the Arctic ocean. *Limnol. a. Oceanogr.*, v. 16, № 1, 132–137.
 208. Krey J. 1961. Der Detritus im Meere. *J. Conseil perman. internat. Explorat. Mer.*, v. 24, 263–280.
 209. Krogus F. V., Krokhin E. M., Menshutkin V. V. 1972. The modelling of the ecosystem of lake Dalnee on an electronic computer. In: "Productivity problems of freshwaters", Warszawa–Kraków, 149–164.

210. Kuznetsov S. I. 1968. Recent studies on the role of microorganisms in the cycling of substances in lakes. *Limnol. a. Oceanogr.*, v. 13, № 2, 211–224.
211. Kuznetsov S. I., Romanenko W. I. 1966. Production der Biomasse heterotropher Bakterien und die Geschwindigkeit ihrer Vermehrung im Rybinsk-Stausee. *Verh. int. Ver. Limnol.*, v. 16, 1493–1500.
212. Lewin R. A., Lunsberg D. M. 1969. Isolation, cultivation and characterization of flexibacteria. *J. Gen. Microbiol.*, v. 58, 145–170.
213. Maaløe O., Kjeldgaard N. O. 1966. Control of macromolecular synthesis. Benjamin Inc. N. Y.
214. Marshall N. 1968. Observations on organic aggregates in the vicinity of coral reefs. *Marine Biol.*, v. 2, 50–53.
215. Maruyama Y., Taga N., Matsuda O. 1970. Distribution of nitrogen fixing bacteria in the central Pacific ocean. *J. Oceanogr. Soc. Jap.*, v. 26, 360–366.
216. Menzel D. W., Ryther J. H. 1968. Distribution and cycling of organic matter in the ocean. Univ. of Alaska. Symp. on Organic Matter in Natural Waters.
217. Meyers S. P., Hopper B. E. 1966. Attraction of the marine nematodes to fungial substrates. *Bull. Marine Sci.*, Gulf Caribbean, v. 13, 329–342.
218. Microbes and biological productivity. 1971. Symp. Soc. Gen. Microbiol., № XXI.
219. Monakov A. V. 1972. Review of studies on feeding of aquatic invertebrates conducted in the Institute on Biology of Inland Waters, Acad. of Sci., USSR. *J. Fish. Res. Bd. Canada.*, v. 29, 363–383.
220. Monakov A. V., Sorokin Y. I. 1972. Some results of investigations on nutrition of aquatic animals. In: "Productivity problems of freshwaters", Warszawa-Kraków, 765–773.
221. Moskalenko B. K., Votintsev K. K., 1972. Biological productivity and balance of organic substance and energy in lake Baikal. In: "Productivity problems of freshwaters", Warszawa-Kraków, 207–226
222. Nemoto T., Ishikawa K. 1969. Organic particulate and aggregate matters stained by histological reagents in the East China Sea. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, v. 25, 282–291.
223. Newell R. 1965. The role of detritus in the nutrition of two marine deposit feeders. *Proc. Zool. Soc. (London)*, v. 144, № 1, 25–45.

224. N i s k i n S. J. 1962. A water sampler for microbiological studies. *Deep Sea Res.*, v. 9, № 5, 501–503.
225. N i s h i s a w a S. 1966. Suspended material in the sea : from detritus to symbiotic microcosmos. *Inform. bull. Planktonology (Japan)*, № 13, 1–33.
226. O c e v s k y B. 1966. Microbiological investigations of the Balkan lakes. *Verh. Int. Verein. Limnol.*, v. 16, p. 11, 1519–1525.
227. O d u m E. P., d e l a C r u z A. A. 1967 Particulate organic detritus in a Georgia salt marsh–estuarine ecosystem. In : “Estruaries”, ed. by J. Lauff, *Publ. Amer. Ass. Adv. Sci.*, № 83, 339–388.
228. O g u r s N. 1970. Dissolved organic carbon in equatorial regions of the Central Pacific. *Deep Sea. Res.*, v. 17, 221–231.
229. O l a h J. 1969. The quantity, vertical distribution and horizontal distribution of the total bacterioplankton of lake Balaton in 1966–67. *Annal. Biol. Tihany, Hungaria*, v. 36, 185–195.
230. O l a h J. 1969. A quantitative study of the saprophytic bacteria and total bacterioplankton in the open water and the littoral zone of lake Balaton in 1968. *Annal. Biol. Tihany, Hungaria.*, v. 36, 197–212.
231. O l a h J., V a s a r h e y i R. 1970. Comparative bacteriological investigation of three shallow Hungarian Lakes. *Annal. Biol. Tihany, Hungaria*, v. 37, 223–234.
232. O v e r b e c k J. 1972. Distribution patterns of phytoplankton and bacteria, microbial decomposition of organic matter and bacterial production in eutrophic stratified lake. In: “Productivity problems of freshwaters”, *Warszawa–Kraków*, 227–237
233. P a c k a r d T. T. 1971. Vertical distribution of activity of the respiratory electron transport system in marine plankton. *Limnol. a. Oceanogr.*, v. 16, № 1, 60–71.
234. P a p p e n k o f e r G. A., S t r i c k l a n d J. D. H. 1970. A note on the feeding of *Calanus helgolandicus* on detritus. *Marine biol.*, v. 5, № 2, 97–99
235. P a r k K., W i l l i a m s W. T., P r e s c o t t S. C., H o o d D. N. 1962. Aminoacids in deep sea water. *Science*. v. 138, № 3539, 531–532.
236. P a r s o n s T. R. 1963. Suspended organic matter in sea water. In : “Progress in oceanogrophy”, v. 1, 205–232.

237. Parsons T. R., Seki H. 1966. Importance and general implications of organic matter in aquatic environments. Univ. of Alaska Symp. on Organic Matter in Natural Waters.
238. Patamat M. M. 1968. Ecology and metabolism of a benthic community on an intertidal sand flat. Int. Rev. Ges. Hydrobiol., v. 53, № 2, 211-298.
239. Pechlander R., Bretschko G., Gollman P., Pfeifer G., Tilzer M., Weissenbach H. P. 1972. The production processes in two high-mountain lakes (Vorderer and Hinterer Finstertaler See, K ntai, Austria). In: "Productivity problems of freshwaters", Warszawa-Krak w, 239-269.
240. Pidgaiko M. L., Grin V. G., Kititsina L. A., Lenchina L. G., Polivannaya M. F., Sergeeva O. A., Vinogradskaya T. A. 1972. Biological productivity of Kurakhovs power station cooling reservoir. In: "Productivity problems of freshwaters", Warszawa-Krak w, 477-491.
241. Pocklington R. 1971. Free amino-acid dissolved in North Atlantic ocean waters. Nature, v. 230, № 5293, 374-375.
242. Pomeroy L. R. 1963. Experimental studies of the turnover of phosphate in marine environments. Radioecology. ed. by Shutz, N. Y., 163-173.
243. Pomeroy L. R., Johannes R. E. 1968. Occurrence and respiration of ultraplankton in the upper 500 m of the ocean, Deep Sea Res., v. 15, 381-391.
244. Pomeroy L. R., Wiebe W. J., Frankenberg D., Hendricks C., Layton W. L. 1969. Metabolism of total water columns. Antarctic J., v. 4, 188.
245. Qasim S. Z., Sankaranarayanan V. N., 1972. Organic detritus in a tropical estuary. Marine biol., v. 15, 209-220.
246. Riley G. A. 1963. Organic aggregates in seawater and the dynamics of their formation and utilisation. Limnol. a. Oceanogr., v. 8, № 4, 372-381.
247. Riley G. A. 1970. Particulate organic matter in seawater. Adv. Marine Biol., v. 8 : London-New York, 1-118.
248. Riley G. A., Vangersky P. J., Hermet D. 1964. Organic aggregates in tropical and subtropical surface waters of the Atlantic. Limnol. a. Oceanogr. v 9, № 4, 546-550.

249. Ristic O. 1966. Ukupanbroj bacterioplanktona i njegova dinamika u dubrenum ribujacima. *Microbiologija (Jugosl.)*, v. 3, №1, 33–34.
250. Rodina A. G. 1963. Microbiology of detritus of lakes. *Limnol. a. Oceanogr.*, v. 8, №4, 388–393.
251. Saunders G. W. 1969. Some aspect of feeding of zooplankton In: "Eutrophication", Nat. Acad Science, Washington D. C.
252. Seki H. 1965. Studies on microbial participation to food chain in the sea. II. Carbohydrats as the only organic sources in the microcosm. *J. Oceanogr. Soc. of Japan*, v. 20, №6.
253. Seki H. 1966. Role of bacteria as food for plankton. Inform. Bull. Planktonology (Japan), №13, 54–62.
254. Seki H. 1966. Studies on microbial participation to food cycle in the sea. III. *J. Oceanogr. Soc. of Japan*. v. 22, №3.
255. Seki H. 1967. Effect of organic nutrients on dark assimilation of carbon dioxide in the sea. Inform. Bull. Planktonology : (Japan), №14, 22–25.
256. Seki H. 1968. Relation between production and mineralization of organic matter in Aburatsubo Inlet, Japan. *J. Fish. res. Board Canada*, v. 25, №4, 625–637.
257. Seki H. 1969, Marine microorganisms associated with food of young salmon. *Appl. Microbiol.*, v. 17, 252–255.
258. Seki H. 1970. Microbial biomass on particulate organic matter in sea water of the euphotic zone. *Appl. Microbiol.* v. 19, 960–962.
259. Seki H. 1970. Role du microorganismes dans la chaine alimentaire de la mer profonde. *La Mer (Soc. francojaponaise d'oceanogr.)*, v. 8, №1, 27–34.
260. Seki H. 1970. Microbial biomass in the euphotic zone of of the North Pacific subarctic waters. *Pacific Sci.*, v. 24, 269–274.
261. Seki H. 1971. Microbial clumps in seawater in the euphotic zone of Saanich Inlet (British Columbia). *Marine Biol.*, v. 9, 4–8.
262. Seki H., Skelding J., Parsons T. R. 1968. Observations on the decomposition of a marine sediment. *Limnol. a. Oceanogr.*, v. 13, №3, 440–447.
263. Seki H., Taga N. 1967. Removal of radionuclides at different multiplication phases of marine bacteria. *J. Oceanogr. Soc. of Japan.*, v. 23, №3, 136–140.

264. Seki H., Zo Bell C. E. 1967. Microbial assimilation of carbon dioxide in the Japan Trench. *J. Oceanogr. Soc. of Japan*. v. 23, № 4, 182–188.
265. Seppanen H. 1971. Bacteriological studies on waters with a low electrolyte concentration. Helsinki Univ. of Techn. Res. papers, № 34, Finland, 82 p.
266. Sheldon R. W., Evelin T. P., Parsons T. R. 1967. On the occurrence and formation of small particles in seawater. *Limnol. a. Oceanogr.*, v. 12, № 3, 367.
267. Sieburth J., Men N. 1963. Abundance of bacteria in oceanic surface films. Abstr. A-8, 63 – d Ann. Meet. Am. Soc. Microbiol., Cleveland. Ohio.
268. Sieburth J. M. 1963. A simple form of ZoBell bacteriological sampler for shallow water. *Limnol. a. Oceanogr.*, v. 8, № 1, 489–493.
269. Sieburth J., Men N. 1965. Organic aggregation in seawater by alkaline precipitation of inorganic nuclei during the formation of ammonia by bacteria. *J. Gen. Microbiol.*, v. 41, № 3, XX.
270. Sieburth J., Men N. 1965. Bacteriological samples from air–water and water–sediment interfaces. In: “Ocean Science and Ocean Engineering”, Washington D.C. 1064–1068.
271. Sieburth J. 1968. Observations on planktonic bacteria. Proc. of U.S.–Japan seminar on Marine Microbiol., Kyoto, 49–65
272. Soriano E., Lewin R.A. 1965. Gliding microbes: some taxonomic reconsiderations. *Anth. van Leenwenhoek J. of Microbiol.*, v. 31. 66–75.
273. Sorokin Y. I. 1964. Primary production and bacterial activities in the Black Sea. *J. du Cons. perman. intern. explor. mer.*, 29, 41–60.
274. Sorokin Y. I. 1965. On the trophic role of chemosynthesis and bacterial biosynthesis in water bodies. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, v. 18 (suppl.), 187–205.
275. Sorokin Y. I. 1968. The use of C^{14} in the study of nutrition of aquatic animals. *Mitt. Ass. Intern. of Theor. and Appl. Limnol.*, № 16. 1–41, Stuttgart.
276. Sorokin Y. I. 1970. Productivity of Rybinsk reservoir. Prelim. papers of UNESCO–IBP Symposium, Warszawa, v. 1, 403–415.
277. Sorokin Y. I. 1971. Bacterial populations as components of oceanic ecosystems. *Marine Biol.*, v. 11, № 2, 101–105.

278. Sorokin Y. I. 1971. On the role of bacteria in the productivity of tropical oceanic waters. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.*, v. 56, № 1, 1-48.
279. Sorokin Y. I., Kadota H. 1972. Techniques for the assessment of microbial production in freshwaters. *IBP Handbook № 23*, Balckwell Pub., London, 1-112.
280. Steele J. H., Baird A. L. 1968. Production ecology of a sandy beach. *Limnol. a. Oceanogr.*, v. 13. № 1, 14-25.
281. Stephens G. C. 1963. Dissolved organic matter as a potential source of nutrition of marine organisms. *Amer. Zool.*, v. 8, 95-106.
282. Stewart W., Fitzgerald L. P., Burris R. H. 1967. In situ studies of N_2 fixation by acetylene method. *Proc. National Acad. Sci. US.*, v. 58, 2071-2078.
283. Straškrabová V. 1968. Bakteriologische Indikation der Wasserverunreinigung mit abbaubaren Stoffen. *Limnologica (Berlin)*, v. 6, 29-36.
284. Strickland J. D. H. 1965. Production of organic matter in the primary stages of the food chain. In : Riley J. a. Scirrow. G. "Chemical oceanography", v. 1.
285. Strickland J. D. H. 1971. Microbial activity in aquatic environments. *Symp. Soc. Gen. Microbiol.*, № XXI, "Microbes and biological productivity", 231-253.
286. Strickland J. D. H., Parsons T. R. 1968. A practical handbook of sea water analysis. *Bull. Fish. Res. Bd. Canada*, № 167, 245-249.
287. Taga N. 1967. Microbial coloring of sea water in tidal pool. *Bull. Planktonol. (Japan)*, Commemor. number of Dr. Y. Matsue, 219-229.
288. Takahashi M., Ishimura S. 1968. Vertical distribution and organic matter production of photosynthetic sulphur bacteria in Japanese lakes. *Limnol. a. Oceanogr.*, v. 13, № 4, 644-655.
289. Takahashi M., Ishimura S. 1970. Photosynthetic properties and growth of photosynthetic sulphur bacteria in lakes. *Limnol. a. Oceanogr.* v. 14, № 6, 929-944.
290. Takahashi M., Ishimura S. 1971. Glucose uptake in ocean profiles with special reference to temperature. *Marine Biol.*, v. 11, № 3, 206-213.
291. Takahashi M., Yamaguchi Y., Ishimura S. 1970. Dark fixation of CO_2 in the lake with special reference to organic production. *Bot. Mag., Tokyo*, v. 83, 397-410

292. Vaccaro R.F., Jannach H. W. 1966. Studies on heterotrophic activity in sea water based on glucose assimilation. *Limnol. a. Oceanogr.*, v. 11, № 4, 596–607.
293. Van Dorn W. G. 1956. Large volume water sampler. *Trans. Amer. Geophys. Union*, v. 37, № 4, 682–684.
294. Vinogradov M. E., Gitelson L.I., Sorokin Y.I. 1970. The vertical structure of a pelagic community in the tropical ocean. *Marine Biol.*, v. 6, 187–194.
295. Ward F. J., Wong Brian, Robinson G.G. 1970. A liquid scintillation procedure for determining the effect of size on selfabsorption of ^{14}C in *Daphnia pulex*. *Limnol. a. Oceanogr.*, v. 15, № 4, 648–652.
296. Walsh G. E., Douglas J. 1966. Vertical distribution of dissolved carbohydrate in the Sargasso sea off Bermuda. *Limnol. a. Oceanogr.*, v. 11, № 3, 406–407.
297. Watt W.D., Hayes F. R. 1963. Tracer study of the phosphorus cycle in sea water. *Limnol. a. Oceanogr.* v. 8, № 2, 276–288.
298. Wilbert N. 1969. Ökologische Untersuchung der Aufwuchs und Plankton-Ciliaten eines eutrophen Weihers. *Arch. Hydrobiol. (Suppl.)*, v. 35, № 4, 411–518.
299. Williams P. M. 1969. The distribution and cycling of organic matter in the ocean. In: "Proc. Rudolfs Conference", Rutgers Univ., USA
300. Williams P.I. 1970. Heterotrophic utilisation of dissolved organic compounds in the sea. 1. Size distribution of population. *J. Marine Biol. Ass. UK.*, v. 50, 859–870.
301. Williams P. I. Askew C. A. 1968. A method of measuring the mineralisation by microorganisms of organic compounds in sea water. *Deep Sea Res.*, v. 15, 365–375.
302. Winberg G. G. 1972. Some interim results of Soviet IBP investigations on lakes. In: "Productivity problems of freshwaters". Warszawa-Kraków, 363–382.
303. Winberg G. G., Babitsky V.A., Gavrilov S. I., Gladky G.W., Zakharenkov I.S., Kovalevskaya R. Z., Mikheeva T. M., Nevyadomskaya P. S., Ostapenya A. P., Petrovich P. G., Potanenko J. E., Yakushko O. F. 1972. Biological productivity of different types of lakes. In: "Productivity problems of freshwaters", Warszawa-Kraków, 383–404.
304. Wright R. T., Hobbie J. E. 1965. The uptake of organic solutes in lake water. *Limnol. a. Oceanogr.*, v. 10, № 1, 22–28.

305. Zelickman E. A., Gelfand V. I., Shifrin M. A.
1969. Growth, reproduction and nutrition of some Barents
Sea hydromedusae in natural aggregations. *Marine Biol.*,
v. 4, 1967.
306. Zo Bell C. 1946. *Marine Microbiology.*, Waltham, Mass.
U.S.A., Chronica Bot. Comp.
307. Zo Bell C. E. 1968. Bacterial life in the deep sea.
Proc. US-Japan Seminar on Marine Microbiology, Kyoto,
Bull. Misaki Marine Biol. Inst., Kyoto Univ., № 12, 77-96.
308. Z u k o v a A. I. 1963. On the quantitative significance of
microorganisms in nutrition of aquatic invertebrates. In:
“*Symp. on Marine Microbiol.*“, ed. by C. H. Oppenheimer,
699-710.
-

ВТОРИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ МОРЕЙ И ОКЕАНОВ

В. Н. Г р е з е

Интерес к изучению морей и океанов в последние годы резко возрастает. Расширение хозяйственной деятельности человека на шельфе, увеличение судоходства, освоение подводной среды ставят перед морской биологией разнообразные новые задачи. Одной из наиболее актуальных оказывается проблема рационального использования биологических ресурсов моря, а следовательно и точного познания законов их естественного воспроизводства.

Моря и океаны являются мощной и чрезвычайно сложной экологической системой, создающей разные формы биологической продукции, которые могут использоваться человеком. Однако, при огромных масштабах промыслового и другого рода воздействий на океан для правильного использования и сохранения ресурсов океана, для предвидения последствий деятельности человека в море, становится необходимым точное количественное изучение функционирования этой сложной системы. Между тем, если рассмотреть общий фронт разработки теории биологической продуктивности водоемов, то в настоящее время можно отметить неравномерность прогресса исследований на разных его участках.

Если с одной стороны, начиная с работ Ф.И. Баранова (2), довольно энергично исследовалась проблема воспроизводства популяций рыб и их оптимального использования, а с другой стороны, очень широкое развитие получили с 50-х годов (64) исследования первичной продукции с помощью радиоуглеродной методики, то изу-

чению вторичной продукции в промежуточных звеньях экосистемы до последних лет уделялось очень мало внимания. Одной из главных причин такого положения было отсутствие методов определения продукции популяций различных животных, отличающихся большим разнообразием своих биологических характеристик — размножением, ростом, продолжительностью жизни и другими параметрами.

Для относительно простых случаев, когда размножение вида происходит в определенные ограниченные сроки и в дальнейшем возможен учет изменений численности генерации ("когорты") и роста ее особей, способ определения продукции был предложен еще в 1919 г. Бойсен-Йенсеном (47). Но опыт этот не использовался долгое время, и лишь начиная с 40-х годов стали появляться немногочисленные исследования, посвященные изучению продукции морских животных, вычислявшейся по принципу, предложенному Бойсен-Йенсеном.

Наряду с этим Л.А. Зенкевичем были сделаны еще в 30-х годах попытки приближенной оценки возможных коэффициентов удельной продукции для разных категорий морских организмов на основании общих сведений о продолжительности жизни и скорости их воспроизводства.

Положение стало значительно изменяться в 60-х годах, когда вопросы вторичной продукции начали привлекать внимание ряда исследователей, были предложены методы расчетов продукции для сложных популяций с длительным периодом размножения и выполнены довольно многочисленные конкретные исследования. Таким образом к началу 70-х годов накопился материал, заслуживающий специального рассмотрения. Работу в этом направлении выполняли Раймонт (59), Муллин (55) и Манн (52).

Объем материала в настоящее время еще не достаточен для построения крупных обобщений, однако, поскольку вопрос находится сейчас в стадии интенсивной разработки, обзор накопленных материалов целесообразен. Задача такого обзора заключается в том, чтобы выявить общую картину хода исследований по отдельным вопросам и, тем самым, облегчить более целенаправленную разработку всей проблемы вторичной продукции.

МЕТОДИЧЕСКИЕ ПРИНЦИПЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВТОРИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ

Подробное рассмотрение всех предлагавшихся методов расчета вторичной продукции не входит в задачу настоящей статьи, поскольку оно было недавно сделано в специальном руководстве под редакцией Г.Г. Винберга (4). Мы ограничимся лишь общим обзором тех исходных принципов, которые используются в разных модификациях при определении продукции популяций водных животных. Оценка этих методических принципов должна иметь существенное значение при сопоставлении результатов отдельных исследований.

Первая группа методов, ведущая свое начало от способа расчета, предложенного Бойсен-Йенсенем, основывается на изучении динамики популяций и их возрастного состава. Продукция в этих случаях определяется как сумма элиминированной биомассы гибнущих за период наблюдений особей плюс прирост остаточной биомассы за период в соответствии с формулой:

$$P = B_e + B_2 - B_1, \quad [1]$$

где B_e — элиминированная биомасса, а B_1 и B_2 — биомасса в начале и конце периода наблюдений.

Этот метод определения продукции применим к популяциям с хорошо различимыми, сменяющими друг друга генерациями, появляющимися в сжатые сроки размножения и живущими относительно долго.

Второй принцип расчетов исходит из характеристики темпа роста особи на разных этапах ее жизненного цикла (с учетом производимых половых продуктов или рождаемого потомства). Умножая число особей разных стадий, наблюдающееся в популяции, на соответствующие каждой из этих стадий величины суточного весового прироста, можно из суммы таких произведений получить величину продукции по формуле:

$$P = \sum_{i=1}^k N_i \bar{p}_i \quad [2]$$

где N_i — численность особей i -той стадии (размерной группы), а \bar{p}_i — средний весовой прирост для данной стадии.

Величина \bar{p}_i находится в результате наблюдений за ростом особи на всех этапах ее жизненного цикла и ее репродуктивной деятельностью.

Эта же величина среднего весового прироста для разных стадий развития может быть получена и иным путем, основанным на изучении физиологических параметров животного — коэффициентов использования энергии усвоенной пищи на рост (K_2) и трат на обмен (T). Исходя из этих величин, в случаях параболического роста животного, прирост его (p) может быть определен по формуле:

$$p = T \cdot \frac{K_2}{1 - K_2}. \quad [3]$$

При таком физиологическом определении прироста дальнейший расчет продукции популяции может быть сделан в соответствии с формулой [2].

Располагая полученными тем или иным путем величинами p можно рассчитать для каждой размерной группы их относительный прирост (c_i):

$$c_i = \frac{p_i}{w_i}, \quad [4]$$

где p_i и w_i — средний весовой прирост и средний вес особи i -той размерной группы. Используя этот показатель можно вести расчет продукции также по формуле:

$$P = \sum_{i=1}^k N_i \bar{w}_i \bar{c}_i \quad \text{или} \quad P = \sum_{i=1}^k B_i \bar{c}_i \quad [5]$$

Получаемый для всей популяции показатель ее относительного прироста или удельной продукции (C) за определенное время, называемый обычно P/V -коэффициентом, представляет собой очень важный показатель, позволяющий сравнивать интенсивность продукции в популяциях различных организмов в разных условиях.

Такой подход к определению продукции применим в случаях сложных популяций, состоящих из многих генераций, с длительным или постоянно идущим размножением. Он особенно пригоден для изучения продукции планктонных животных и, в частности, в тропических водах, где такой характер размножения преобладает у многих групп организмов.

Существует и третья возможность определения продукции на основе изучения динамики популяций по учету скорости рождаемости. На этой основе определяется теоретически возможная численность в конце известного периода, при отсутствии элиминации, а затем, из сопоставления ее с фактически наблюдаемой численностью находится элиминируемая часть популяции N_e . Этот путь расчета, предложенный Эльстером (50), может быть выражен формулой:

$$N_e = N_{ov} \frac{1}{D_{ov}} - (N_t - N_0), \quad [6]$$

где N_{ov} — число яиц в популяции, D_{ov} — продолжительность их развития, N_0 и N_t — численность популяции в начале и конце периода.

При умножении численности элиминированных особей на их средний вес продукция получается в весовом выражении.

Все перечисленные способы расчетов продукции в связи с необходимостью иметь исходные данные по скорости развития, темпу роста, возрастному составу популяций или использованию энергии усвоенной пищи на рост и иным характеристикам требуют трудоемких исследований. Попытка преодолеть эти трудности, используя радиоуглеродный метод для непосредственного определения вторичной продукции, была сделана В.Д. Чмыром (41).

После инкубации сосудов, содержащих фито- и зоопланктон и внесенный радиоуглерод, продукция зоопланктона, образуемая в результате потребления фитопланктона, определяется по формуле

$$P = \frac{r_1}{r} (C_{ph} + B), \quad [7]$$

где r — радиоактивность фитопланктона, приобретенная им во время опыта, r_1 — радиоактивность приобретенная зоопланктоном, C_{ph} — синтезированное в опыте вещество фитопланктона и B — исходная биомасса фитопланктона в опыте.

В этом случае определяется суммарная продукция всего зоопланктона, без подразделения его по видам и трофическим уровням. В дальнейших исследованиях, где в экспе-

риментах использовался заранее меченный радиоуглеродом фитопланктон из культур, были сделаны попытки разделить определения продукции фитофагов и хищных представителей зоопланктона (44).

Наряду с этими прямыми методами измерения продукции известен и ряд попыток ее оценки для зоопланктона по величине первичной продукции (48, 49, 53, 61, 63) или для зоопланктона и бентоса, исходя из величины потребления их рыбами, уловы которых известны (32, 42). Естественно, что подобные косвенные методы решения задачи при существующей сложности взаимодействия разнообразных элементов биологической системы моря неизбежно связаны с возможностью значительных ошибок в оценке величины продукции одного трофического уровня по продукции другого. Поэтому основное внимание следует обратить на результаты, получаемые в последние годы прямыми методами расчета, хотя и косвенные оценки сохраняют определенный интерес, поскольку общий объем накопленных материалов по вторичной продукции еще невелик.

Рассматривая всю совокупность этих данных, необходимо учитывать специфику применявшихся в каждом случае методов и свойственную им степень точности. Следует иметь в виду, что в ряде случаев, когда были проведены параллельные расчеты, результаты, полученные физиологической и различными вариантами популяционно-аналитической методики совпадали довольно близко. Так в работе Н. П. Макаровой и В. Е. Заики (26) было показано, что расчеты, произведенные по принципу, выражаемому формулой [6], и по двум модификациям графического метода, выражаемого формулой [2], дают результаты, различающиеся на 2–5%. Н. Ю. Соколова (37) на пресноводных объектах получила разницу в величинах продукции при определении по принципу Бойсен-Йенсена, графическому (формула 2) и физиологическому (формулы 3, 4) в пределах 20%. При этом максимальные величины дал первый метод, а два последние показали очень близкие результаты.

В исследованиях Э. А. Шушкиной (44) в Тихом океане результаты, полученные радиоуглеродным и физиологическим методами, хорошо совпали, хотя и в том и другом случае использовались некоторые не вполне уточненные

коэффициенты. К таким же, довольно близким результатам пришел автор (11), сопоставляя расчеты продукции физиологическим, графическим и радиоуглеродным методом в тропической Атлантике. Было, однако, отмечено, что определения радиоуглеродным методом, в его первом варианте, давали более низкие величины, и требовалась поправка для учета роли хищников, без чего результаты тотального определения продукции зоопланктона в целом занижались. В тропических районах, где количество хищных форм относительно больше, чем в высоких широтах, такая поправка может быть значительной.

Обзор существующих методов определения вторичной продукции показывает, что в настоящее время преобладают методы, основанные на оценке продукции популяций отдельных видов, в отличие от исследований первичной продукции, где почти всегда оценивается суммарная продукция всего фитопланктона. Такой подход находится в соответствии с большим эколого-физиологическим разнообразием животных в планктоне и бентосе и различиями трофических уровней, ими занимаемых. Такие дифференцированные исследования популяций или их групп, относящихся к одному трофическому уровню, оказываются необходимыми для решения задачи, поставленной перед гидробиологией к началу 70-х годов и состоящей в кибернетическом моделировании экосистем в целях выяснения их функций и определения оптимальных режимов использования человеком.

ИССЛЕДОВАНИЯ УДЕЛЬНОЙ ПРОДУКЦИИ В ПОПУЛЯЦИЯХ МОРСКИХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

При изучении продукции в каждом отдельном случае задача исследователя заключается в определении той абсолютной величины ее, которая создается определенной популяцией или рядом популяций в известный период времени. Но, наряду с решением этой задачи, во всех таких исследованиях можно получить показатель относительной, удельной продукции, образуемой на единицу биомассы в единицу времени. Накопление таких характеристик для разных объектов даст возможность в дальнейшем оценивать общие размеры продукции в определенном районе по величине биомассы и ее видовому составу.

Таблица 1

Приближенные годовые Р/В коэффициенты для
вторичных продуцентов

Район	Бакте- рии	Зоо- план- ктон	Бентос	Рыбы	Ав- тор
Баренцово море	1000	1,33	0,25	0,17	(22)
— " — " — "	> 100	~ 1	0,20—0,25	0,12—0,16	(23)
Азовское мо- ре	—	—	1,6	—	(23)
— " — " — "	1000	30	2,5	0,6	(17)
Черное море	128	30	2,5	0,5	(17)
Каспийское море	250	30	4	0,5	(17)
Мировой океан	—	2,5	0,33	0,2	(3)

Важность определения Р/В-коэффициентов подчеркива-
лась Л.А. Зенкевичем более 40 лет назад (22). Он сде-
лал первую попытку оценить темп воспроизводства биомас-
сы разных категорий морских организмов — фитопланкто-
на, бактерий, зоопланктона, бентоса и рыб — с помощью
Р/В-коэффициентов. Корректируемые по мере получения
более достоверных данных, основанных на конкретных ис-
следованиях популяций различных организмов, эти коэф-
фициенты стали широко использоваться для общих оценок
расчетов вторичной продукции (3, 30). В табл.1
собраны эти приближенные коэффициенты, основанные на
общих представлениях о скорости воспроизводства и чис-
ле генераций у тех или иных категорий организмов.

К началу 60-х годов в области изучения вторичной
продукции в море можно было назвать лишь около десят-
ка исследований, относившихся преимущественно к бентоо-
ным животным и основанных на изучении их динамики
численности и элиминации по методу Бойсен-Йенсена.
Кроме обстоятельной работы этого автора, опубликован-
ной в 1919 г., лишь через 20 лет В.А. Яшновым (45)
была определена продукция *Calanus finmarchicus* в Ба-

ренцовом море. Позже появились работы В.В. Кузнецова (25), В. П. Воробьева (5), В.Н. Грезе (8), М.М.Камшилова (24). За рубежом было опубликовано исследование Сандерса (62).

В последнее десятилетие вопрос этот, привлекая все большее внимание, изучался в ряде углубленных исследований вновь разработанными или усовершенствованными методами и специально рассматривался автором (10), а недавно, накопленные материалы по удельной продукции были обобщены в монографическом обзоре В.Е. Заики (20).

Рассмотрим главные результаты этих работ. В составе зоопланктона (табл.2) внимание привлекли прежде всего копеподы, как наиболее массовая группа. В работе М.М. Камшилова (24) о продукции *Calanus finmarchicus* у побережья восточного Мурмана, на основании наблюдений за динамикой численности этого моноциклического вида, было показано, что популяция его продуцирует за год 6,9 средней годовой биомассы, или 1,5 максимальной биомассы. Средняя суточная продукция составляет при этом около 0,02 биомассы.

Оценку продукции другого представителя того же рода — *Calanus helgolandicus* сделали в Черном море Т.С. Петипа (35) и у калифорнийского побережья Тихого океана Муллин и Брукс (56). В обоих случаях расчеты велись на основе исследования усвоения пищи и роста на разных стадиях развития рачков и учета состава популяции. У калифорнийского *C. helgolandicus* в период с апреля по август средняя для популяции, без учета двух первых стадий науплиусов, удельная продукция составляла 0,11–0,16 в сутки. В халистатической области Черного моря, в июне, эта величина равнялась 0,15.

Близкие данные получили в Тихом океане, в проливе Джорджиа, Парсонс с соавторами (57), которые исследовали рост *Calanus plumchrus*. Здесь не было проведено анализа популяционного состава, но суточные весовые приросты колебались для особей разного возраста в пределах от 0,035 у копеподитов I–III стадий до 0,14 у науплиусов.

В течение ряда лет исследования продукции ряда других копепод велись в Черном море В.Н. Грезе и соавторами (12, 13, 14, 16). На основании экспериментального изучения роста, проводившегося Л. И. Сажинной (36),

Таблица 2

Суточные и сезонные Р/В-коэффициенты в популяциях планктонных животных

Таксономическая группа, вид	Район	Слой, м	Сезон	Р/В		Автор
				суточный	сезонный	
1	2	3	4	5	6	7
<u>Copepoda</u>						
<i>Calanus finmarchicus</i>	Баренцово море	0-дно	год	0,019	6,9	(24)
<i>Calanus plumchrus</i>	Тихий океан, пр. Джорджи	0-дно	II-V	0,035-0,14		(57)
<i>Calanus helgolandicus</i>	- " - у Калифорнии	0-100	IV-VIII	0,11-0,16		(56)
<i>Calanus helgolandicus</i>	Черное море, халистатика	0-100	VI	0,15		(35)
<i>Neocalanus gracilis</i>	Атлантика, Гвинейский зал.	0-100	VIII-X	0,04-0,08		(27)
<i>Euchaeta hebes</i>	- " - - " -	- " -	VIII-X	0,05-0,08		(27)
<i>Euchaeta marina</i>	- " - - " -	- " -	VIII-X	0,02-0,05		(27)
<i>Acartia tonsa</i>	Атлантика, Чезапикский зал.	0-3	лето	0,50		(51; цит по 52)
<i>Acartia clausi</i>	Черное море, халистатика	0-100	VI	0,22		(35)

1	2	3	4	5	6	7
1	1	2	3	4	5	6
2	1	2	3	4	5	6
"	Черное море, шельф	0-40	год	0,087	31,8	(13)
"	Азовское море	0-дно	год	0,063	23,0	(28)
"	"	0-дно	лето	0,090	11,2	(28)
Centropages kroeyeri	Черное море, шельф	0-40	лето	0,133	16,9	(13)
"	"	0-40	год	0,067	24,5	(13)
Paracalanus parvus	"	0-40	год	0,159	58,1	(13)
Pseudocalanus elongatus	"	0-40	год	0,084	30,7	(13)
Oithona minuta	"	0-40	год	0,080	29,2	(13)
Oithona similis	"	0-дно	год	0,073	26,7	(28)
Calanipeda aquae-dulcis	Азовское море	100-500		0,053	19,4	(43)
Haloptilus longicornis	Тихий океан, море Фиджи	100-500	год	0,005	1,82	(10)
"	Средиземное море	100-500	год	0,004	1,46	(10)
Mormonilla minor	"		год	0,007	2,55	(65)
Diaptomus salinus	Аральское море		год			
Cladocera						
Penilia avirostris	Черное море	0-40	лето	0,188	68,8	(10)
Chaetognata						
Sagitta setosa	Черное море	0-40	VI-IX	0,21-0,31	25,2-37,2	(18)
Appendicularia						
Oikopleura dioica	Черное море	0-40	VI-IX	0,32-0,35	38,4-42,0	(18)

и данных по возрастному составу популяций в течение ряда лет определялись средние суточные P/V -коэффициенты у *Acartia clausi*, *Centropages ponticus*, *Paracalanus parvus*, *Pseudocalanus elongatus*, *Oithona minuta* и *O. nana*. В первом сообщении (12), на основании наблюдений 1960 - 1961 гг., были определены P/V -коэффициенты у *A. clausi* и *C. ponticus*. Они составили у первого вида, в зависимости от сезона, от 0,014 до 0,044 и у второго, развивающегося лишь летом - 0,077. Однако, в ходе дальнейших исследований роста и размножения копепод выяснилось, что у них эти процессы имеют более высокие темпы; рассчитанные по наблюдениям за 1960-1966 гг. суточные P/V -коэффициенты для этих двух видов были уточнены и оказались, в разные сезоны разных лет, в пределах от 0,040 до 0,174 для *A. clausi* и от 0,087 до 0,155 для *C. ponticus*, а в среднем за ряд лет составили у первого вида 0,087, а у второго - 0,133.

У *A. clausi* Т.С. Петипа (35) в июне в халистатической области Черного моря отметила еще более высокий суточный P/V -коэффициент (0,22).

Среди других копепод Черного моря наиболее высокой суточной удельной продукцией - в среднем за год 0.159 - выделялся *P. elongatus*. У *P. parvus*, *O. minuta*, *O. similis* она равнялась в среднем 0.07 - 0.08.

Продуктивность *A. clausi* и *C. ponticus*, а также *Calanipeda aquae-dulcis* исследовалась и в Азовском море и Таганрогском заливе В.Е. Заикой и Л.М. Маловицкой (21) и Л.М. Маловицкой (28).

В последнее время сделано несколько определений продукции различных копепод физиологическим, а также радиоуглеродным методом в тропических районах Тихого (43) и Атлантического океанов (11, 27, 41). В последнем случае в Гвинейском заливе, на разрезах по 5° и 10° з.д. исследовались три вида - хищники *Euchaeta hebes* и *E. marina* и фильтратор *Neocalanus gracilis*. Приняв зависимость обмена от веса животного $T = 0,165 W^{0,8}$ и коэффициент использования усвоенной пищи на рост $K_2 = 0,5$, Л.М. Маловицкая рассчитала суточные приросты для популяций этих животных в августе-октябре. Они оказались у всех трех видов в пределах 0,02-0,08. Несколько выше среднего - в пределах 0.05-0,08 - была удельная продукция у *E. hebes*.

При этом отмечена значительная близость полученных

результатов с данными В.Д. Чмыра (41), определявшего радиоуглеродным методом общую продукцию зоопланктона на тех же двух разрезах. По его определениям, на 13 станциях суточный P/V -коэффициент находился между 0,012 и 0,058 и лишь на одной станции достигал 0,098. Среднее из всех его определений равнялось 0,04, в то время как по расчетам Л.М. Маловицкой среднее из 24 определений по трем видам составило 0,05. Учитывая уже упоминавшееся обстоятельство, в силу которого предложенная В.Д. Чмыром методика должна давать заниженные величины продукции зоопланктона, в состав которого входят не только фитофаги, но хищники, можно считать естественным такое расхождение данных этих двух авторов.

Расчеты удельной продукции копепод были выполнены также для открытых вод тропической Атлантики (11) на основании определений потребления кислорода у ряда видов (34). Исследованные Е. В. Павловой *Copilia mirabilis*, *Rhincalanus cornutus*, *Scolecithrix danae*, *Euchaeta marina*, *Candacia pachydactyla* были представлены в экспериментах взрослыми особями, со средним весом 0,97 мг, и при расчетах продукции физиологическим методом их средний суточный P/V -коэффициент был 0,06 (при принятом $K_2 = 0,3$). Этот результат очень близко совпал с определениями Л.М. Маловицкой, которая также использовала в своих исследованиях в основном зрелые и старшие копеподитные стадии рачков, улавливаемые сетью.

При расчете продуктивности копепод верхнего слоя южной халистатической области Атлантического океана, которые имели средний сырой вес ниже 0,016 мг, суточный P/V -коэффициент был 0,07 (при принятых $T = 0,165 W^{0,8}$ и $K_2 = 0,3$). Однако в этом случае естественно было предполагать, что у мелких особей, среди которых значительно преобладают молодые, интенсивно растущие животные, коэффициент использования пищи на рост выше, и потому ближе к действительному должен быть более высокий показатель продукции. При $K_2 = 0,5$ он был определен равным 0,16.

Для Тихого океана первые ориентировочные расчеты продукции были сделаны Э.А. Шушкиной (43) на основании анализа возрастного состава популяции *Haloptilus longicornis* от второй копеподитной до взрослой стадии и условно принятых показателей обмена и использования уо-

военной пищи на рост. Суточный Р/В-коэффициент составил по этим расчетам 0,053.

Однако у этого же вида, а также у *Mormonilla minor*, обитающих в Средиземном море, как и в Тихом океане, на глубинах порядка 200–300 метров В.Н. Грезе (10) были прослежены годовые изменения возрастного состава популяций, которые дают основания предполагать очень замедленный рост рачков, а следовательно и темп продукции популяции. Если эти данные подтвердятся, то найденные на их основе графическим методом суточные Р/В-коэффициенты, 0,005 у *Haloptilus* и 0,004 у *Mormonilla*, вероятно окажутся минимальными для планктонных ракообразных, что, возможно, объясняется обитанием их в глубинных слоях при относительно малых концентрациях пищи.

Дальнейшие исследования в Тихом океане проводились Э.А. Шушкиной (44) в Коралловом море, с использованием как физиологического, так и радиоуглеродного методов определения продукции. Расчеты, основанные на физиологических данных, были произведены отдельно для фитофагов и хищников микро- и мезозоопланктона, отличавшихся по своим средним размерам.

Для всех групп принимался коэффициент $K_2 = 0,25 - 0,3$, и использовалась найденная в экспериментах с 11 видами тропических копепод зависимость скорости дыхания от веса тела:

$$T = 1,01 W^{0,71},$$

где T – дыхание в мкал/экз/сутки и W – вес в мкал/экз. Результаты расчетов дали Р/В-коэффициенты в пределах 0,05 – 0,28, как видно из табл.3.

Существенно отметить, что параллельные измерения физиологическим и радиоуглеродным методами у мелких фитофагов дали хорошее совпадение результатов, что значительно подкрепляет достоверность полученных коэффициентов.

В исследованиях Э.А. Шушкиной (44), касавшихся целых трофических групп, кроме копепод были представлены и другие животные – *Euphausia*, *Chaetognatha*. Если относить к ним полученные средние коэффициенты, то для *Chaetognatha* нужно считать характерным Р/В-коэффициент от 0,05–0,08 у крупных особей до 0,15–0,20 у мелких.

Таблица 3
Результаты определения суточных Р/В-коэффициентов зоопланктона в Коралловом море
физиологическим и радиоуглеродным методом (по Э.А. Шушкиной, 44)

Размерная группа	Трофический уровень	Состав	Средний сырой вес, мкг	Р/В	
				по C ¹⁴	По физиологич. методу
Микрозоопланктон	Фитофаги	Paracalanus, Clausocalanus, Macrosetella, Microsetella Acartia, Euchaeta, Candacia, Cyclopoidea, Chaetognatha	15	0,25	0,22-0,28
	Хищники		38		0,15-0,20
Мезозоопланктон	Фитофаги	Calanus, Lucicutia, Pleuromamma, Undinula, Temora, Scolecithrix, Eucalanus, Neocalanus, Pyrosocypris, Euphausia. Euchaeta, Pontellina, Candacia, Chaetognatha.	140		0,06-0,10
	Хищники		320		0,05-0,08

Исследования, непосредственно касавшиеся продукции этой группы животных, были выполнены В.Е. Заикой (18) графическим методом. Этим автором для популяции черноморской *Sagitta setosa* был определен несколько более высокий P/V -коэффициент, равнявшийся в летние сезоны 1960 и 1961 гг. соответственно 0,21 и 0,31. Автор предполагает, что вследствие недоучета продукции ищ даже эти величины оказались несколько заниженными. Но с другой стороны не исключено, что темп роста сагитт, определенный им на основе анализа размерного состава популяции в последовательные сроки, не вполне правильно отражает картину их роста и в действительности средние показатели продукции могут быть сходны с величинами, определенными в тропических условиях, а P/V -коэффициент близок к 0,20. Дополнительные исследования этого вопроса весьма желательны.

В той же работе В.Е. Заики, с помощью такой же методики, исследовалась и продукция черноморских аппендикулярий *Oikopleura dioica*. У них определен суточный P/V -коэффициент 0,32–0,35, что представляется достаточно вероятным и с точки зрения физиологических оценок, учитывая малые размеры аппендикулярий, вес которых на один – два порядка меньше, чем у сагитт, и на порядок меньше, чем у изучавшихся Э.А. Шушкиной (44) фитофагов микрзоопланктона, суточный P/V -коэффициент которых оказался равен 0,22–0,28.

Довольно высокий суточный P/V -коэффициент – 0,188, найден также для черноморской кладоцеры *Penilia avigostriis* в летний сезон (10).

Рассчитанный Хейнле (51) у *Acartia tonsa* суточный P/V -коэффициент 0,5 вероятно мог наблюдаться лишь в исключительных условиях эстуария в летнее время и не может быть характерен для копепод открытых вод моря.

Таким образом, суточный P/V -коэффициент в различных группах планктонных животных колеблется в пределах от 0,004–0,005 до 0,35. Однако, эти крайние величины еще требуют проверочных определений, и несомненно, что для основной массы планктонных животных характерна суточная продукция, составляющая 0,05–0,15 от биомассы в сутки.

У организмов мезо- и макробентоса, имеющих обычно довольно продолжительные жизненные циклы, определения удельной продукции выполнялись главным образом путем

Суточные и сезонные Р/В-коэффициенты для популяций бентических животных

Таксономическая группа, вид	Район	Сезон	Р/В		Автор
			суточный	сезонный	
1	2	3	4	5	6
<i>Lamellibranchia</i>					
<i>Adasna vitrea</i>	Каспийское море	год	0,016	5,8	(33)
<i>Cardium edule</i>	Азовское море	год	0,012	4,25	(5)
<i>Mytilaster lineatus</i>	—'	год	0,009	3,22	(5)
<i>Syndesmya ovata</i>	—'	год	0,006	2,05	(5)
<i>Abra alba</i>	Северное море, Кильская бухта	год	0,004	1,64	(46)
<i>Pandora gouldiana</i>	Атлантика, прол. Лонг-Айленд	год	0,005	1,99	(26)
<i>Yoldia limatula</i>	—'	год	0,006	2,28	(26)
<i>Dosinia elegans</i>	Атлантика, Майами	год	0,008	2,8	(54)
Gastropoda					
<i>Ephera turrita</i>	Японское море	год	0,005	1,87	(7)

1	2	3	4	5	6
120					
<i>Neomysis mirabilis</i>	Японское море		0,13-0,17		(44)
<i>Neomysis americana</i>	Атлантика, прол. Лонг-Айленд	год	0,010	3,65	(60)
Decapoda					
<i>Crangon septemspinosa</i>	Атлантика, прол. Лонг-Айленд	год	0,010	3,65	(60)
Polychaeta					
<i>Harmothoe sarsi</i>	Северное море, Кильская бух- та	год	0,005	1,82	(46)
<i>Pectinaria coreni</i>	— " — — " —	год	0,009	3,19	(46)
<i>Pectinaria hyperborea</i>	Атлантика, Нов. Шотландия	год	0,012-0,013	4,3-4,6	(58)
<i>Ampharete acutifrons</i>	Атлантика, прол. Лонг-Айленд	год	0,012	4,38	(60)
<i>Nephtys incisa</i>	— " — — " —	год	0,006	2,16	(62)
<i>Cistenoides gouldii</i>	— " — — " —	год	0,005	1,82	(62)
Priapulida					
<i>Halicryptus spinulosus</i>	Северное море, Кильская бухта	год	0,002	0,89	(46)
Echinodermata					
<i>Asterias forbesi</i>	Атлантика, прол. Лонг-Айленд	год	0,023	8,40	(60)
<i>Ophiura albida</i>	Северное море, Кильская бухта	год	0,002	0,84	(46)

наблюдений за ростом и динамикой популяций, а также с помощью некоторых косвенных расчетов (табл.4).

После работы Бойсен-Йенсена наиболее обстоятельное исследование подобного рода было выполнено на Азовском море В.П. Воробьевым (5). Главное внимание было им уделено моллюскам, составляющим в Азовском море основную массу бентоса. Наиболее подробные исследования на двустворчатых моллюсках *Cardium edule*, *Mytilaster lineatus* и *Synedus mya ovata* позволили определить, что их годовой P/V -коэффициент соответственно равен 4,2; 3,2 и 2,0, а средний суточный — 0,012; 0,009 и 0,006.

Позднее весьма близкие величины удельной продукции были обнаружены и у других моллюсков в Каспийском море (33), в Кильской бухте Северного моря (46), в Атлантике, у Майами (54) и в проливе Лонг-Айленд (62) и в некоторых других районах (табл. 4). Повсюду эти величины находились в пределах 0,004–0,016 средней биомассы в сутки.

Как было показано недавно А.Н.Голиковым и В.В.Меншуткиным (7), у моллюсков с трехлетним жизненным циклом четыре серии проб в год позволяют, при исследовании продукции популяции, определить ее с ошибкой в пределах всего 5%. Поэтому большинство данных, приведенных в упомянутых выше работах, где интервалы между наблюдениями были невелики, можно считать достаточно достоверными.

Исследование полихет представляет некоторые дополнительные трудности из-за сложности измерения их размеров при возрастном анализе популяций. Поэтому сведений об их удельной продукции в литературе меньше. В работе Сандерса (62) были исследованы популяции *Nephtys incisa* и *Cistenoides gauldii* в проливе Лонг-Айленд, имеющие 2-х и 3-х летние жизненные циклы, для которых суточные P/V -коэффициенты оказались равны 0,006 и 0,005. В том же проливе Лонг-Айленд для *Ampharete acutifrons* Ричардс и Райли (60) нашли этот показатель более высоким — 0,012. Такую же величину находит Пир (58) у *Pectinaria hyperborea* у берегов Новой Шотландии. У другого вида этого рода — *P. coreni* и у *Harmothoe sarsi* в Кильской бухте суточные P/V -коэффициенты составили 0,009 и 0,005 (46).

Сведений о темпах продукции бентических ракообразных

несколько больше. Минимальные коэффициенты суточной продукции приводит Арнтц (46) для кумового рачка *Dias-tylis rathkei* — 0,003 и мизиды *Gastrosaccus spi-nifer* — 0,005 из Кильской бухты. Несколько большие ве-личины известны для *Pontoporeia affinis* из Енисейского залива Карского моря (8) и для *Crangon septemspinosa* и *Neomysis americana* из пролива Лонг-Айленд (60). У этих видов суточный Р/В-коэффициент равнялся 0,010.

Однако для близкого вида *Neomysis mirabilis* из Японо-кого моря, по определениям Э.А. Шушкиной (44) двумя методами, суточный Р/В-коэффициент оказался на порядок величин выше. При расчете графическим методом он соо-ставил 0,13, а по данным физиологического метода — 0,17. Надо полагать, что эти величины, основанные на экспериментальных данных по росту мизид, более точны, чем данные Ричардс и Райли, полученные путем популя-ционных наблюдений. При сложности состава популяции, длительности периода размножения в произведенных рас-четах легко недооценить интенсивность продукции, на что указывают и сами авторы.

Для животных других систематических групп есть лишь единичные сообщения, касающиеся их продуктивности. В частности Арнтц (46) в Кильской бухте определил годо-вой Р/В-коэффициент для популяций приапулиды — *Naliscyp-tus spinulosus* и офиуры — *Ophiura albida*, у которых он равнялся, соответственно 0,89 и 0,84. Средняя суточная величина Р/В-коэффициента составляла у них немногим более 0,002. Для *Asterias forbesi* в проливе Лонг-Айленд (60) она была на порядок выше — 0,023.

Таким образом, для морских беспозвоночных разных систематических групп суточные Р/В-коэффициенты колеб-лются в следующих пределах:

Полихеты	0,005 — 0,013
Приапулиды	0,002
Шетинкочелюстные	0,21 — 0,31
Ракообразные	0,003 — 0,188
в том числе Копеподы	0,004 — 0,159
Кладоцеры	0,188
Амфиподы	0,008 — 0,050
Мизиды	0,005 — 0,170
Кумовые	0,003

Моллюски	0,004 - 0,016
(Пластинчатожаберные)	
Иглокожие	0,002 - 0,023
Аппендикулярии	0,32 - 0,35

Можно отметить, что в ряде случаев удельная продукция у отдельных видов, принадлежащих к различным таксономическим группам, может быть одного порядка. Но, наряду с этим следует обратить внимание и на некоторые общие закономерности в распределении показателей удельной продукции, которые должны определяться теми или иными физиологическими особенностями отдельных групп животных и экологическими характеристиками их популяций.

Как было отмечено, прирост особи связан с величиной ее трат на обмен и коэффициентом использования усвоенной пищи на рост (формула 3). Поскольку траты на обмен (T) в свою очередь являются функцией веса (w) в соответствии с известным уравнением:

$$T = aw^b, \quad (8)$$

то естественно ожидать, что в той или иной мере, при рассмотрении совокупности данных о суточных P/V -коэффициентах для всех изученных таксономических групп должна проявляться зависимость величины удельной продукции от средних размеров животных. Такая закономерность и обнаруживается при общем сопоставлении порядка величин показателей удельной продукции в разных группах. Наиболее высоки они у мелких животных — аппендикулярий, кладоцер, копепод. Более крупные — моллюски, полихеты, иглокожие — продуцируют в среднем значительно медленнее. Эта общая закономерность становится еще более наглядной, если присоединить сюда сведения, с одной стороны о продукционных характеристиках микроорганизмов, где суточные P/V -коэффициенты определяются в среднем порядка 0,5 — 1,0 (38, 39), и с другой стороны — рыб. У последних, при гораздо более крупных размерах, удельная продукция оказывается на два порядка ниже, чем у первых, и лежит в пределах 0,002 — 0,008 (9).

Сопоставление данных о весе, возрасте и продолжительности жизни с величинами удельной продукции для популя-

ций разных видов животных и более крупных таксономических групп позволило В.Е. Заике (19, 20) обнаружить ясно выраженную связь между продукцией и продолжительностью жизни. Допуская экспоненциальный рост организмов, при котором удельная скорость роста особей постоянна и соответствует удельной продукции всей популяции в целом, В.Е. Заика находит следующее выражение удельной продукции (C)

$$C = \frac{\ln n}{t_m} . \quad (9)$$

В этом выражении t_m — максимальный возраст организмов, а n — коэффициент, указывающий во сколько раз увеличивается вес родившейся особи ко времени t_m .

Минимальная известная в природе величина n оказывается у микроорганизмов, которые удваивают вес от деления до деления. Максимальная величина n принимается равной 10^9 , в соответствии с превышением веса, достигаемым рыбами и моллюсками к концу жизни над весом их икринок. Исходя из этих предпосылок, В.Е. Заика определяет пределы возможных значений удельной продукции различных животных при той или иной продолжительности жизни. Как видно на рис.1, все фактические материалы определений удельной продукции ложатся на графике между линиями Q и A.

При S-образном росте животных, возможные величины удельной продукции несколько меньше и ложатся в основном ниже линии M.

В пределах одновидовых популяций также обнаруживается зависимость удельной продукции от возрастного состава, который может быть охарактеризован через размеры животных. Количественное исследование такой связи, соответствующей общей биологической закономерности более интенсивного роста молодых, а, следовательно, и более мелких особей, было проведено В.Е. Заикой и Л. М. Маловицкой (21). На примерах разных популяций *Oikopleura dioica*, *Sagitta setosa* из Черного моря, *Centropages krøyeri* и некоторых других копепод из Азовского моря авторы пришли к выводу, что зависимость удельной продукции (C) от среднего веса особи (w), в логарифмических координатах выражается прямой, описываемой уравнением

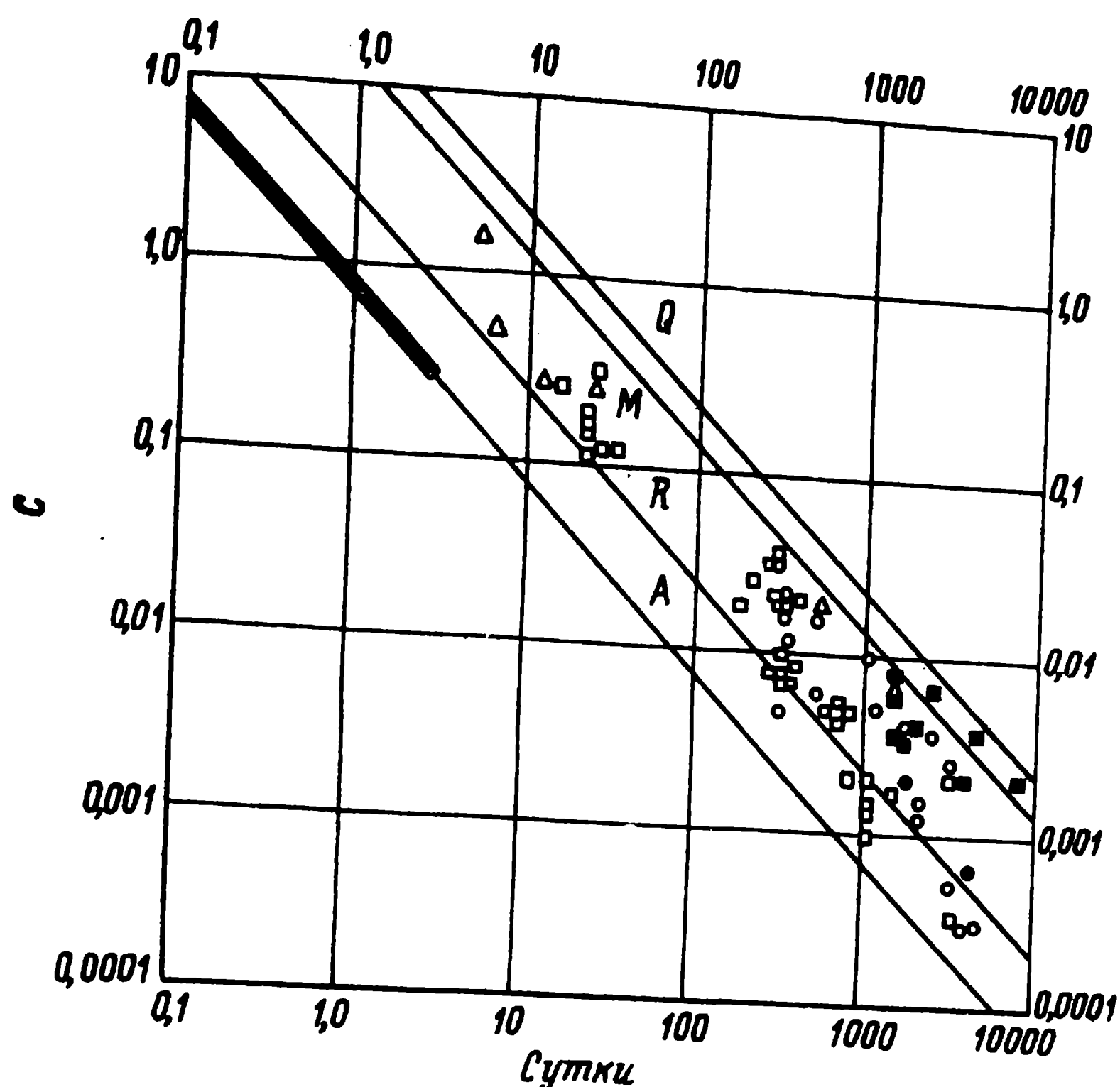


Рис.1. — Пределы возможных значений удельной продукции (C) различных животных в зависимости от их максимальной продолжительности жизни в днях (по В. Е. Заике, 20).

$$\log C = a - b \log w, \quad (10)$$

где a и b — коэффициенты (рис.2).

Существенное значение для темпа продуцирования в популяциях имеют температурные условия, поскольку они, как известно, в значительной мере определяют скорость развития и роста организма. Однако, видимо, нельзя ожидать простого соответствия зависимости продукции популяций от температуры известным закономерностям связи температуры и скорости развития, которые выражаются уравнениями Вант-Гоффа-Аррениуса, формулой Белерадека или иными математическими функциями. На физиологические основы продукционного процесса в популяциях накладываются усложняющие картину экологические закономерности. Результирующая все эти взаимодействия форма связи удельной продукции (C) с температурой (t) на

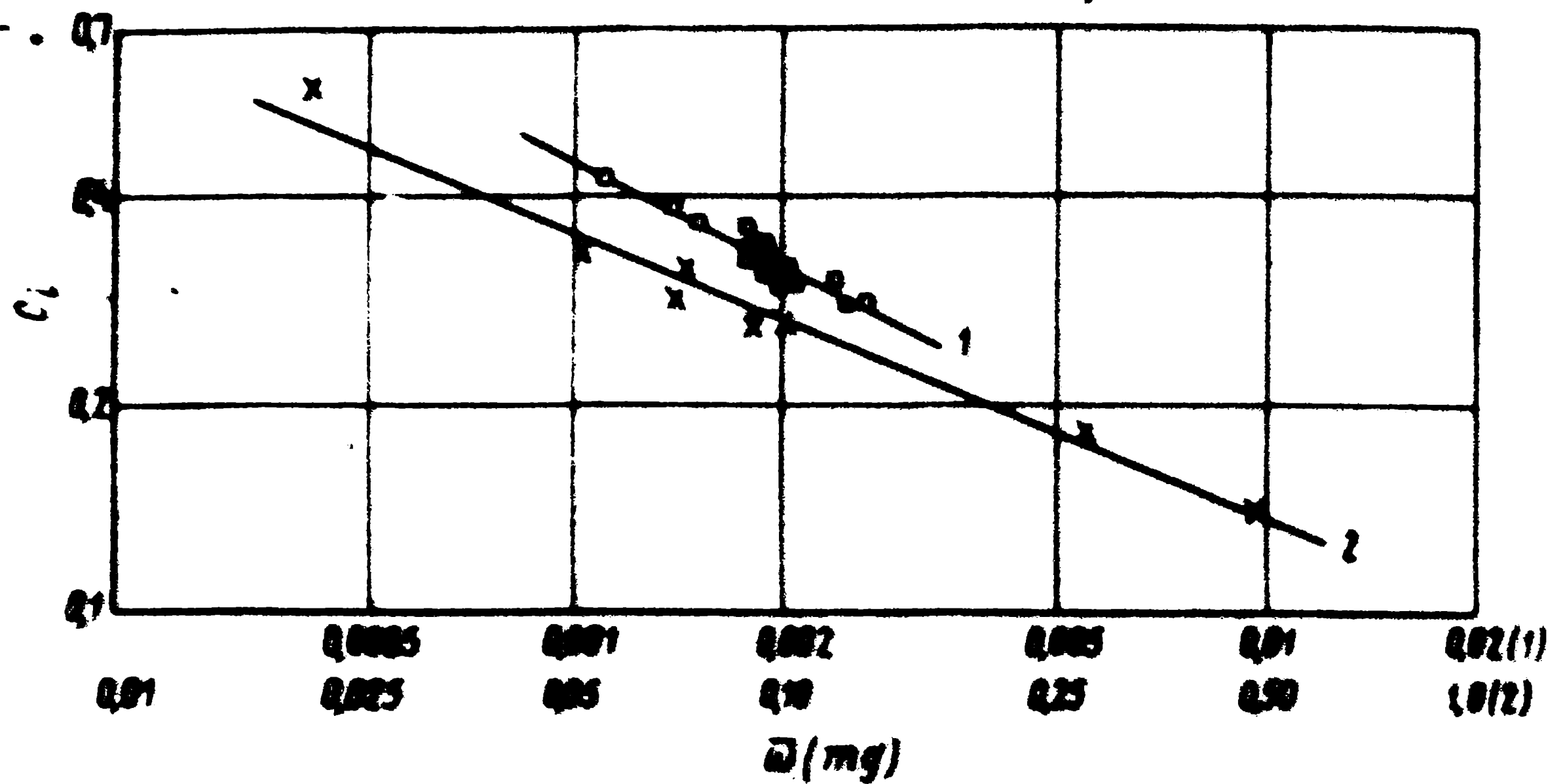


Рис.2. – Соотношение удельной продукции (C) и среднего веса особи (W) в разных популяциях *Oikopleura dioica* (1) и *Sagitta setosa* (2) (по В.Е. Занке и Л.М. Маловицкой, 21)

примерах *Acartia clausi* и *Calanipeda aquae-dulcis*, была выражена формулой

$$\log C = p + q \log W \quad (11)$$

где p и q – коэффициенты (21). На рис. 3 каждой точке соответствует средняя из ряда определений удельной продукции популяций при разных температурах. График показывает, что наклон прямой, отражающий зависимость C от температуры, и определяемый величиной q , очень близок у обоих видов.

Рассмотренные примеры показывают большое разнообразие зависимостей удельной продукции от биологических характеристик вида, от его физиологических параметров, подверженных влиянию факторов среды, популяционно-экологических закономерностей, зависящих в свою очередь от биоценологических связей вида. Все это чрезвычайно затрудняет расчеты продукции для биоценозов и отдельных трофических уровней в их составе.

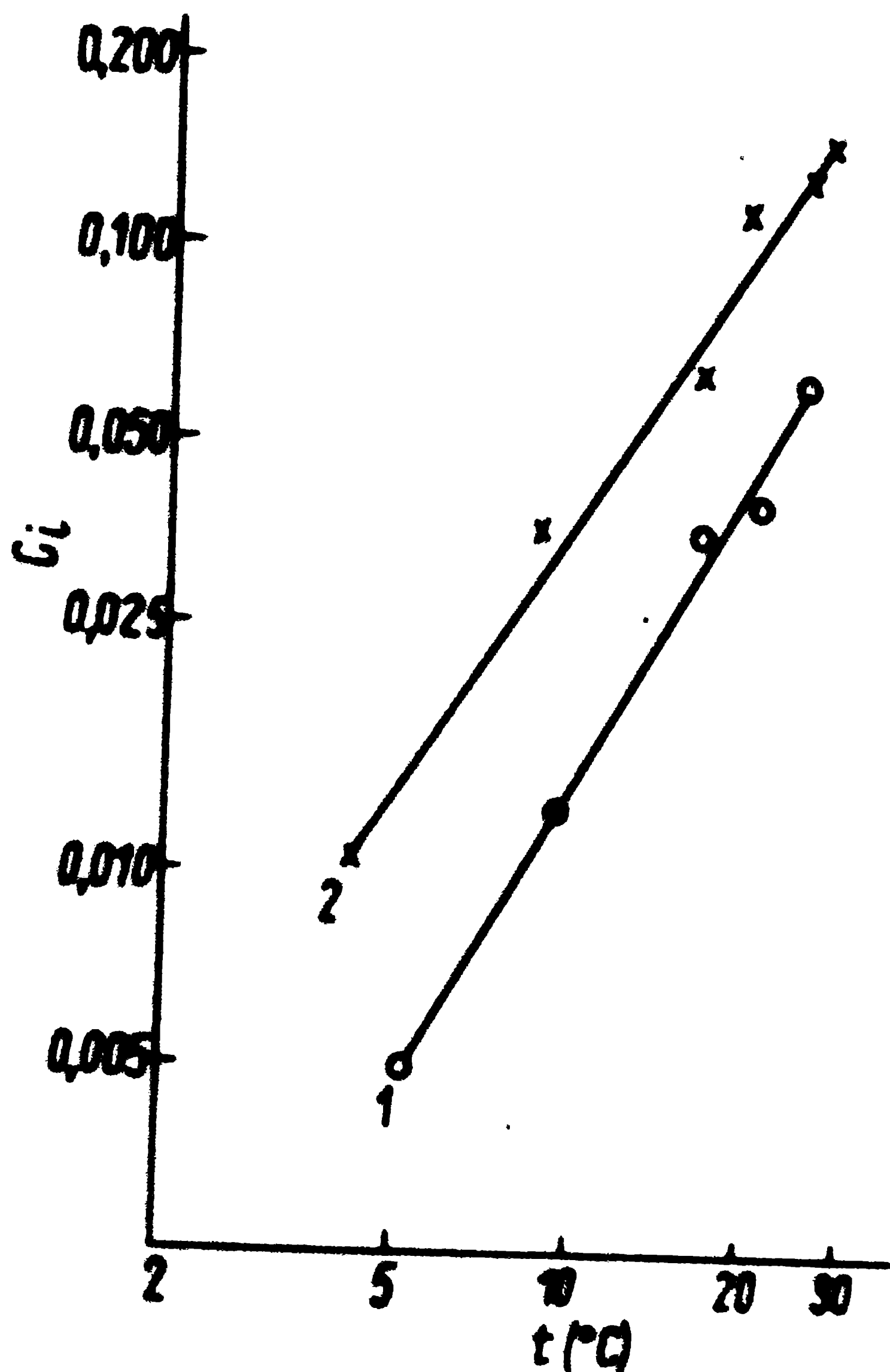


Рис. 3.—Связь между средними значениями удельной продукции (C) и температурой воды (t) у *Acartia* (1) и *Calanipeda* (2) (по В.Е. Завке и Л.М. Маловиной, 21)

ОБЩИЕ ОЦЕНКИ ПРОДУКЦИИ ЗООПЛАНКТОНА И ЗООБЕНТОСА

Благодаря разнообразию таксономического состава зоопланктона и зообентоса общая оценка их продукции весьма затруднена, так как требует изучения продукционных характеристик многих отдельных видов. Задача эта облегчается при резком доминировании отдельных видов. Но даже в этих случаях, говоря о продукции зоопланктона или зообентоса, следует учитывать, что в их состав входят элементы экологически неравноценные, принадлежащие либо к фитофагам, либо к хищникам или детритоедом. В настоящее время лишь в немногих исследованиях проводится разграничение по трофическим уровням, но надо полагать, что именно такое изучение продукционной системы является наиболее перспективным.

особенно в связи с общей задачей моделирования ее функций.

В табл. 5 представлены немногие имеющиеся в литературе оценки величин продукции зоопланктона различных акваторий, где такие расчеты делались. Необходимо подчеркнуть, что во всех этих оценках, основанных на изучении массовых видов, в большинстве случаев продукция ряда других элементов биоценоза не учитывалась, поэтому представленные величины неполно характеризуют продуктивность каждой акватории и соответствуют ее минимальным значениям.

В Баренцовом море, по оценкам В.А. Яшнова (45) и М.М. Камшилова (24), *Calanus finmarchicus* образуют в год продукцию порядка 300 мг/м^3 , что соответствует (для слоя воды около 200-250 м) $55-65 \text{ т/км}^2$. Поскольку этот вид составляет в среднем не менее 80% всей биомассы зоопланктона в этом районе, то указанные величины довольно близки к общей продукции зоопланктона. Это же относится к определениям А.К. Гейнрих (6), исследовавшей главные массовые виды в Беринговом море. При 500-метровом расчетном слое средняя величина годовой продукции этих видов — 230 мг/м^3 , оказалась близкой к продукции *Calanus* в Баренцовом море.

Расчеты Б.М. Медникова (29) для акватории северо-западной части Тихого океана дали величины того же порядка, поскольку для ряда массовых копепод-фитофагов залетний сезон с мая по сентябрь в слое 0-500 м продукция составила около 80 мг/м^3 , а для всего зоопланктона по минимальной оценке автора — $120 - 140 \text{ мг/м}^3$. За полный год общая продукция должна быть в этом случае близкой к величинам в Баренцовом и Беринговом морях.

Таким образом, в настоящее время можно говорить, что в относительно продуктивных бореальных районах океана годовая продукция планктонных фитофагов, составляющих там основную биомассу, достигает $200 - 300 \text{ мг/м}^3$.

Исследования продукции зоопланктона в Черном и Азовском морях показали, что для этих более южных водоемов характерны более высокие величины продукции, порядка 2 и более г/м^3 в год, ограниченные, однако, слоем 0-100 м глубины в Черном море и толщей вод Азовского моря со средней глубиной лишь 9 м.

Таблица 5

Оценка продукции зоопланктона различных акваторий (сырой вес)

Район	Объект	Расчет- ный се- зон	Расчет- ный слой, м	Продукция		Автор
				мг/м ³	т/км ²	
Баренцово море	<i>Calanus finmarchicus</i>	год	0-дно	326,0	65,0	(45)
—	—	год	0-дно	277,3	55,3	(24)
Берингово море западная часть	<i>C. tonsus</i> , <i>C. cristatus</i> , <i>Eucalanus bungii</i> , <i>Metridia pacifica</i> Весь зоопланктон	год	0-500	231,0	115,5	(6)
Тихий океан северо-западн. часть	В том числе: <i>Calanus cristatus</i> , <i>C. plumchrus</i> , <i>Eucalanus bungii</i>	V-IX	0-500	120-140	60-70	(29)
Черное море	Все ракообразные планктона <i>Sagitta setosa</i>	год	0-100	82 2156	41,1 215,6	(16)
Азовское море	Планктонные копеподы: <i>Acartia clausi</i> , <i>Centropages kroeyeri</i> , <i>Calanipeda aquaedulcis</i>	год	0-дно	760 2000- 6050	76,0	(28)
Атлантический океан, тропическая зона	Планктонные фитофаги хищники детритоеды	год	0-100	1500	150	(11)
		год	0-100	840	84	
		год	0-100	438	43,8	

Для тропических районов Атлантического океана нами была сделана попытка дифференцированной оценки продукции планктонных фитофагов, хищников и детритоедов, которая показала, что годовые величины продукции составляют соответственно около 1,5, 0,8 и 0,4 г/м³, то есть близки к тому, что наблюдается в Черном море. Эти величины говорят о том, что трофические отношения организмов в пелагиали тропических районов моря хорошо сбалансированы, и что в них должна играть существенную роль утилизация детрита и бактериальной продукции.

Общие оценки продукции донных биоценозов, основанные на обстоятельном изучении хотя бы главенствующих видов до сих пор почти отсутствуют. Расчеты Бойсен-Йенсена (47) по Северному морю, В.П. Воробьева (5) по Азовскому остаются примерами наиболее полных оценок общей продукции бентоса. К ним можно присоединить результаты недавнего исследования Арнтца (46) в Кильской бухте, где продукция основных организмов бентоса без *Syringia*, была определена равной около 43 г/м² в год.

По Азовскому морю новые данные о продукции бентоса опубликованы А.Я. Алдакимовой (1) по расчетам М.Я. Некрасовой (31). Согласно этим материалам продукция в 1960-х годах значительно колебалась от 260 до 1880 г/м². Сопоставление результатов этих, хотя и ориентировочных расчетов показывает, что, как и в случае планктонных сообществ, Азовское море отличается высоким уровнем продукции, по сравнению с северными акваториями.

К сожалению, при малочисленности и неполноте данных по продукции пелагических и, в еще большей мере, донных сообществ в различных географических районах в настоящее время еще нет возможности сделать более широкие обобщения о распределении уровня вторичной продукции в Мировом океане, подобно тому как это сделано для первичной продукции. Однако повышение интереса к исследованиям в этой области позволяет думать, что в ближайшее время эта очередная важнейшая задача морской биологии будет успешно решена.

Следует при этом отметить значительную роль советских гидробиологов в изучении проблемы. Это подтверждается разработкой в Советском Союзе ряда новых методов определения вторичной продукции, относительной мно-

гочисленностью отечественных работ по вторичной продукции в Черном, Азовском и северных морях, в Тихом и Атлантическом океанах, появлением обобщающих монографий по методам определения, по результатам исследований удельной продукции популяций животных.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алдакимова А.Я., 1972. Современное состояние кормовой базы рыб Азовского моря и предстоящие ее изменения в связи с водохозяйственными мероприятиями. Тр. Азовск. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва, в. 10, 52-66
2. Баранов Ф.И., 1918. К вопросу о биологических основах рыболовства. Изв. н.-и. ихтиолог. инст., I (1); 81-128
3. Богоров В.Г., 1971. Океаническая часть биосферы. Сб. Очередные задачи биогеоценологии и итоги работ биогеоценол. стационаров, ч. I. Л., 35-38
4. Винберг Г.Г. (ред.), 1968. Методы определения продукции водных животных. "Вышэйшая школа", Минск, 1-245
5. Воробьев В.П., 1949. Бентос Азовского моря. Тр. АзЧерНИРО, в. 13, 1-129
6. Гейнрих А.К., 1956. О продукции копепод в Беринговом море. Докл. АН СССР, т. 111, № 1; 199-201
7. Голиков А.Н., Меншуткин В.В., 1971. Модельное исследование продукционного процесса популяции брюхоногого моллюска *Ephheria turrita* (A. Adams). Докл. АН СССР, т. 197, № 4, 944-947
8. Грезе В.Н., 1951. Продукция *Pontoporeia affinis* и метод ее определения. Тр. Всес. гидробиол. о-ва, т. III, 33-43
9. Грезе В.Н., 1965. Темп роста и продукционные возможности популяций рыб. Гидробиол. ж., т. 1, № 2, 35-42
10. Грезе В.Н., 1967. Темп продукции в популяциях гетеротрофных морских организмов. В сб. Вопросы биоокеанографии, "Наукова думка", Киев, 121-127

11. Грезе В.Н., 1971. Биологическая структура и продуктивность пелагиали тропической Атлантики. В кн. Планктон и биол. продуктивность тропич. Атлантики. "Наукова думка", Киев, 214-276
12. Грезе В.Н., Балдина Э.П., 1964. Динамика популяций и годовая продукция *Acartia clausi* Giesbr. и *Centropages kroyeri* Giesbr. в неритической зоне Черного моря. Тр. Севастоп. биол. ст., т. XVII; 249-261
13. Грезе В. Н., Балдина Э.П., Билева О.К., 1968. Продукция планктонных копепод в неритической зоне Черного моря. Океанология, т. VIII, в. 6, 1066-1070
14. Грезе В.Н., Балдина Э.П., Билева О.К., 1971. Динамика численности и продукции основных компонентов зоопланктона в неритической зоне Черного моря. Сб. Биология моря, в. 24. "Наукова думка", Киев, 12-49
15. Грезе И.И., Грезе В.Н., 1969. Относительная продукция популяций некоторых амфипод Черного моря. Зоол. ж., т. 48, в. 3, 350-355
16. Грезе В.Н., Федорина А.И., Чмыр В.Д., 1973. Продукция основных компонентов кормовой базы планктоядных рыб Черного моря. Сб. Исслед. планктона южн. морей, сер. Биология моря, № 28, "Наукова думка", Киев стр. 3-23.
17. Дацко В.Г., 1959. Органическое вещество в водах южных морей СССР. Изд. АН СССР, 1-271.
18. Заика В.Е., 1969. О продукции аппендикулярий и сагитт в неритической зоне Черного моря. Сб. Биология моря, в. 17, 65-67.
19. Заика В.Е., 1970. Пределы продукционных возможностей различных животных. Сб. Биол. проц. в морск. и континент. водоемах. Кишинев, 136-137.
20. Заика В.Е., 1972. Удельная продукция водных беспозвоночных. "Наукова думка", Киев, 1-143
21. Заика В.Е., Маловицкая Л.М., 1967. Характеристика изменчивости удельной продуктивности у некоторых популяций зоопланктона. Сб. Структура и динамика водных сообществ и популяций. "Наукова думка". Киев, 86-94

22. Зенкевич Л.А., 1931. Материалы по питанию рыб Баренцова моря. Введение. Докл. I сессии Гос. океаногр. инст., № 4, 1-12
23. Зенкевич Л.А., 1947. Фауна и биологическая продуктивность моря, т. II "Советская наука", М., 1-588
24. Камшилов М.М., 1958. Продукция *Calanus finmarchicus* (Gunner) в прибрежной зоне восточного Мурмана. Тр. Мурманск. биол. ст., т. IV, 45-55
25. Кузнецов В.В., 1958. О некоторых особенностях биологической продуктивности беспозвоночных с длительным жизненным циклом в северных морях. Ж. общ. биол., т. XIX, № 6, 467-471
26. Макарова Н.П., Заика В.Е., 1969. Сравнение вариантов расчета продукции животных по кривой роста и возрастному составу. Вопр. морской биол. Тезисы II Всес. симпоз. молодых ученых. Киев 79
27. Маловицкая Л.М., 1971. О продукции наиболее массовых видов копепод Гвинейского залива. Тр. АтлантНИРО, в. 37, 401-405
28. Маловицкая Л.М., 1973. Продукция основных представителей зоопланктона Азовского моря в 1962-1964 гг. Сб. Кормовая база рыб южных морей и ее использование. Тр. ВНИРО, т. 80
29. Медников Б. М., 1960. О продукции калянид северо-западной части Тихого океана. Докл. АН СССР т. 134 № 5, 1208-1210.
30. Моисеев П.А., 1969. Биологические ресурсы Мирового океана. "Пищевая промышл.", М., 1-339
31. Некрасова М.Я., 1972. Запасы и продукция зообентоса Таганрогского залива. Гидробиол. ж., VIII, № 4, 41-47
32. Окул А.В., 1941. Материалы по продуктивности планктона Азовского моря. Зоол. ж., т. XX, в. 2, 198-212
33. Осадчих В.Ф., Яблонская Е.А., 1968. О продукции некоторых видов северо-каспийского бентоса. В кн. Методы определения продукции водных животных. "Высшая школа". Минск, 219-225
34. Павлова Е.В., 1967. Уровень обмена некоторых копепод тропической Атлантики. Сб. Биология и распредел. планктона южн. морей "Наукова думка", Киев, 138-151

35. Петипа Т.С., 1967. Об эффективности использования энергии в пелагических системах Черного моря. Сб. Структура и динамика водных сообществ и популяций. "Наукова думка". Киев, 44-65
36. Сажина Л.И., 1968. Об индивидуальной плодовитости и продолжительности развития некоторых массовых пелагических Соперода Черного моря. Гидробиол. ж., т. IV, № 3, 69-72
37. Соколова Н.Ю., 1971. Сравнительная оценка способов определения продукции личинок хирономид. Зоол. ж., т. 50, в. 3, 422-433
38. Сорокин Ю.И., 1970. Исследование численности, продукции и функциональной активности бактерий в Черном море. Сб. Биология моря, в. 19 "Наукова думка". Киев, 43-47
39. Сорокин Ю.И., 1971. Количественная оценка роли бактериопланктона в биологической продуктивности тропических вод Тихого океана. Сб. Функционир. пелагич. сообществ тропич. районов океана. "Наука", М., 92-122
40. Сущеня Л.М., 1967. Продукция и годовой поток энергии в популяции *Orchestia bottae* M.-Edw. (Amphipoda, Talitroidea). Сб. Структура и динамика водн. сообществ и популяций. "Наукова думка", Киев, 120-135
41. Чмыр В.Д., 1967. Радиоуглеродный метод определения продукции зоопланктона в естественной популяции. Докл. АН СССР, т. 173, № 1, 201-203
42. Шорыгин А.А., 1952. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. "Пищепромиздат". М., 1-268
43. Шушкина Э.А., 1968. Расчет продукции копепод на основе закономерностей обмена и коэффициента использования усвоенной пищи на рост. Океанология, т. VIII, в. 1, 126-138.
44. Шушкина Э.А., 1971. Оценка интенсивности продуцирования тропического зоопланктона. Сб. Функционир. пелагич. сообществ тропич. районов океана. "Наука", М., 157-166
45. Яшнов В.А., 1940. Планктическая продуктивность северных морей СССР. Из-во Моск. общ. испыт. природы, М., 1-85

46. Arntz W. E., 1971. Biomasse und Production des Makro-benthos in den tieferen Teil der Kieler Bucht im Jahr 1968. Kieler Meeresforsch., Bd. 27, № 1, 36-61
47. Boysen-Jensen P., 1919. Valuation of the Limfjord. I. Studies on the fish food in the Limfjord 1909-1917. Rep. Dan. Biol. St., XXVI, Copenhagen, 1-44
48. Cushing D. H., 1959. On the nature of production in the Sea. Min. Agr. Fish. Food, Fish Invest. Ser. II 22: 40
49. Cushing D. H., Vučetic T., 1963. Studies on a Calanus patch. III. The quantity of food eaten by Calanus finmarchicus. J. mar. biol. Ass., U. K., v. 43, 2, 349-371
50. Elster H. J., 1954, Über die Populationsdynamik von Eudiaptomus gracilis Sars und Heterocope borealis Fisher in Bodensee-Obersee. Arch. Hydrobiol. Suppl.-Bd. XX, H.4, 546-614
51. Heinle D. K., 1966. Production of a calanoid copepod Acartia tonsa in the Patuxent River Estuary. Chesapeake Sci., 7, 59-74
52. Mann K. H., 1969, The dynamics of aquatic ecosystems. Advances in Ecolog. Res., ed. Cragg, 6, 1-81-Acad. Press. New-York-London
53. McAllister C. D., 1969. Aspects of estimating zooplankton production from phytoplankton production. J. Fish. Res. Board Canada, v. 26, № 2; 199-220
54. Moore H. B., Lopez N. N., 1970. A contribution to ecology of the lamellibranch Dosinia elegans. Bull. Mar. Sci., v. 20, № 4, 980-986
55. Mullin M. M., 1969. Production of zooplankton in the ocean: the present status and problems. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. v. 7; 293-314
56. Mullin M. M., Brooks E. K., 1970. The ecology of the plankton off La Jolla, California, in the period April through September, 1967. Part. VII. Production of the planktonic copepod Calanus helgolandicus. Bull. Scripps Inst. Oceanogr., Univ. Calif., 17; 89-103
57. Parsons T. K., LeBrasseur R. J., Fulton J. D., Kennedy O. D., 1969. Production studies in the Strait of Georgia. Part. II. Secondary production under the Fraser River plume, February to May, 1967, J. exptl. Marine. Biol. and ecol., v. 3, № 1; 39-50

58. P e e r D. L., 1970. Relations between biomass, productivity and loss to predators in a population of a benthic polychaete *Pectinaria hyperborea*. J. Fish. Res. Board Can.. v.27, № 12; 2143-2153
 59. R a y m o n t J. E., 1966. Production of marine plankton. Adv. Ecolog. Res., 3; 117-205
 60. R i c h a r d s S. W., R i l e y G. A., 1967. The benthic epifauna of Long Island Sound. Bull. Bingham Oceanogr. Coll. v.19, № 2; 89-135
 61. R i l e y G. A., 1947. A theoretical analysis of the zooplankton population of Georges Bank. J. marine Res., v. 6; 104-113
 62. S a n d e r s H. L., 1956. Oceanography of Long Island Sound, 1952-1954. X. The biology of marine bottom communities. Bull. Bingham oceanogr. Coll., 15; 345-414
 63. S l o b o d k i n L. B., 1962. Energy in animal ecology. Adv. Ecol. Res., ed. Cragg., I, 69-101
 64. S t e e m a n n N i e l s e n E. 1952. The use of radio-active carbon (C^{14}) for measuring organic production in the Sea. J. conseil perman. internat. explor. mer, 18; 117-140.
 65. Y a b l o n s k a y a E. A., 1962. Study of the seasonal population dynamics of the plankton copepods as a method of determination of their production. Rapp. et proc.-verb.reun. Cons. int. explor. mer., 153; 224-226
-

СПИСОК СИМВОЛОВ

к статье В. Н. Грезе "Вторичная продукция морей
и океанов".

P	— продукция популяции
p	— прирост особи
P_i	— средний прирост особи i -ой размерной группы (стадии)
w_i	— средний вес особи i -ой размерной группы (стадии)
B_1	— биомасса популяции исходная
B_2	— —" — —" — конечная
B_e	— —" — —" — элиминированная
C	— относительный прирост (удельная продукция) популяции
c_i	— средний относительный прирост i -ой размерной группы (стадии)
D_{ov}	— продолжительность развития яйца
N_0	— численность особей исходная
N_t	— численность особей конечная
N_i	— —" — —" — i -ой стадии
N_{ov}	— —" — яиц в популяции
n	— коэффициент увеличения веса особи
T	— траты на обмен
K_2	— коэффициент использования усвоенной пищи на рост
t_m	— максимальный возраст организмов
r	— радиоактивность фитопланктона
r_1	— —" — зоопланктона
N_e	— численность элиминированных особей
C_{ph}	— органическое вещество фитопланктона, синте- зированное в опыте

СОДЕРЖАНИЕ

Ю.И. Сорокин. Первичная продукция морей и океанов.	7
Ю.И. Сорокин. Бактериальная продукция в водоемах	47
В.Н. Грезе. Вторичная продукция морей и океанов. .	102

Технический редактор Л.И. Дрожилова

Т-06881 от 17/V-1973 г.

Тираж 700 экз.

Формат бумаги 60 × 90¹/₁₆

Печ. л. 8,75 Уч.-изд.л. 5,93 Цена 59 коп. Заказ 3912

Производственно-издательский комбинат ВИНТИ

Люберцы, Октябрьский проспект, 403

Ю. И. Сорокин "ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ МОРЕЙ
И ОКЕАНОВ"

Общая экология. Биоценология. Гидробиология. Т.1.
(Итоги науки и техники. ВИНТИ АН СССР). М.,
1973. Библ. 215

Рассмотрены результаты исследований по первичной
продукции морей и океанов, выполненных, преимущественно
в 1965-1972 гг. с особым вниманием к вопросам
методики, экологии фотосинтеза фитопланктона в естественных
условиях, структуры фотосинтезирующих сообществ
и эффективности их функционирования в разных районах
океана.

Ю. И. Сорокин "БАКТЕРИАЛЬНАЯ ПРОДУКЦИЯ
В ВОДОЕМАХ"

Общая экология. Биоценология. Гидробиология. Т.1.
(Итоги науки и техники. ВИНТИ АН СССР). М.,
1973. Библ. 308

Рассмотрены основные результаты исследования вопросов
методики определения бактериальной продукции в
водоемах, интенсивности и механизма этого процесса, его
энергетической эффективности, источников энергии для
микробного биосинтеза, трофической роли бактерий в
водоемах. Материалы, гл. образом, 1965-1972 гг.

УДК 577.472

В. Н. Грезе "ВТОРИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ МОРЕЙ
И ОКЕАНОВ"

Общая экология. Биоценология. Гидробиология. Т.1.
(Итоги науки и техники. ВИНТИ АН СССР). М.,
1973, Библ. 65.

Обзор советских и зарубежных исследований вторичной продукции морских беспозвоночных. Кратко охарактеризованы основные принципы расчета продукции популяций. Дана сводка данных по удельной продукции (Р/В-коэффициентам) у различных животных, рассматриваются зависимости ее величины от веса тела животных и от температуры среды. Приведены общие оценки продукции зоопланктона и зообентоса отдельных акваторий морей и океанов. Материалы гл. обр. 1965-1972 гг.

О П Е Ч А Т К И
К ИТОГАМ НАУКИ И ТЕХНИКИ
ВЫП. «ОБЩАЯ ЭКОЛОГИЯ. БИОЦЕНОЛОГИЯ». ТОМ I, 1973 г.

Стр.	Строка	Напечатано	Следует читать
18	9 сверху	первичном	первичной
19	10 »	восточных	западных
20	6 »	<u>Тропическое</u>	<u>Тропические</u>
20	" »	дивергенции	дивергенций,
49	10 »	трио-буфером	трис-буфером