

В. С. ТЕН

МЕТОД РАСЧЕТА ПРОДУКЦИИ ФИТОПЛАНКТОНА

Лабораторией фитопланктона Севастопольской биологической станции была предложена задача: связать имеющиеся опытные данные по изменению численности популяции планктонных водорослей с темпом деления. В процессе решения объем задачи несколько расширился. Введены два независимых параметра, определяющих динамическую структуру популяции, даны формулы для вычисления величины биомассы, ушедшей из данной популяции в природных условиях в результате выедания и естественной гибели за определенный промежуток времени, что для удобства называем «изъятием». Общая продукция популяции в смысле, принятом в советской гидробиологии [Г. Г. Винберг, (1), В. А. Водяницкий (2)], будет получаться, если к изъятной части продукции присоединить разность между величинами биомассы популяции в конце и начале опыта, причем эта разность может быть и положительной и отрицательной.

А°. Формулировка задачи. Рассматривается популяция планктонных водорослей на определенной акватории моря.

По данным поставленных в море опытов с изолированными от консументов планктонными водорослями определяются феноменологические параметры популяции, характеризующие динамическую структуру последней [методические указания по постановке опытов даны в статье Т. М. Кондратьевой (3)].

Зная структурные параметры и опытные значения по изменению концентрации популяции продуцентов в исследуемом участке моря, определяем величину изъятия.

В°. Способ получения опытных данных.

Опыты проводятся на определенном участке моря. Продуценты изолируются от консументов в стеклянных цилиндрах, затянутых с обеих сторон газом. В цилиндрах определяется концентрация каждого вида водорослей в начале и конце опыта. Для удобства в дальнейшем пронумеруем все изучаемые виды водорослей $\{x_i\}$:

$x_i(0)$ — начальная концентрация продуцента i -го вида;

$y_i(0)$ — начальная концентрация трупов продуцента i -го вида.

По истечению T времени снова определяются

$x_i(T)$ — концентрация продуцента i -го вида в момент T ;

$y_i(T)$ — концентрация трупов продуцента i -го вида в момент T .

Параллельно на том же участке моря проводится определение концентраций изучаемых видов водорослей в разные моменты времени:

$x_i(t_i)$ — концентрация продуцента i -го вида в момент t_i

В результате для каждого вида водорослей получаем таблицу следующего характера (таблица составлена по опытным данным Т. М. Кондратьевой, полученным на суточной станции 28—30 июля 1957 года в открытой части Черного моря).

Таблица 1

Exuviaella cordata

t — время в сутках	$t_0 = 0$	$t_1 = 0,17$	$t_2 = 0,5$	$t_3 = 0,6$	$t_4 = 0,75$	$t_5 = 1$
x_1 — число клеток в море (в 1 л)	4660	1430	2760	1890	1390	1820
x_1 — число живых клеток в цилиндре (в 1 л)	2600					12600
y_1 — число мертвых клеток в цилиндре (в 1 л)	200					2600

Начало опыта ($t_0 = 0$) — 20 час. 20 мин. Число клеток *Exuviaella cordata* в разные моменты времени $x_1(t)$ назовем экспериментальной кривой изменения продуцента 1-го вида.

С°. По данным $x_i(0)$, $x_i(T)$, $y_i(0)$, $y_i(T)$ определить структурные параметры популяции продуцента i -го вида.

2°. По структурным параметрам и экспериментальной кривой изменения концентрации продуцента i -го вида определить величину его изъятия и продукцию за данный промежуток времени.

Д°. Общеизвестно, что исходное дифференциальное уравнение изменения продуцента записывается в следующем виде [Lotka (6)]:

$$\left\{ \begin{array}{l} \text{Наблюдаемое} \\ \text{изменение} \\ \text{концентрации} \\ \text{водорослей} \\ \text{i-го вида} \end{array} \right\} = \left\{ \begin{array}{l} \text{Изменение} \\ \text{концентрации} \\ \text{за счет} \\ \text{прироста к-ва} \\ \text{водорослей} \\ \text{i-го вида} \end{array} \right\} - \left\{ \begin{array}{l} \text{Изменение} \\ \text{концентрации} \\ \text{водорослей i-го} \\ \text{вида за счет} \\ \text{естественной} \\ \text{гибели} \end{array} \right\} - \left\{ \begin{array}{l} \text{Изменение} \\ \text{концентрации} \\ \text{водорослей} \\ \text{i-го вида за} \\ \text{счет выедания} \\ \text{консументами} \end{array} \right\} \quad (1)$$

Введем обозначения:

dx_i — наблюдаемое изменение концентрации продуцента i -го вида;

$\delta^{(0)}x_i$ — изменение концентраций продуцента i -го вида за счет прироста;

$\delta^{(1)}x_i$ — изменение концентраций продуцента i -го вида за счет естественной гибели;

$\delta^{(2)}x_i$ — изменение концентраций продуцента i -го вида за счет выедания консументами.

Часто допускают, что [Cushing (5), Lotka (6)]

$$\delta^{(0)}x_i = k_i^0 x_i dt,$$

$$\delta^{(1)}x_i = k_i^1 x_i dt,$$

(2)

Что касается компоненты $\delta^{(2)}x_i$, то мы сочли целесообразным отказаться от гипотезы, принимаемой обычно в виде

$$\delta^{(2)}x_i = k_i x_i dt.$$

Согласно этой гипотезе, скорость выедания $\frac{\delta^{(2)}x_i}{dt}$ пропорциональна концентрации продуцентов x_i .

Рассмотрим кратко, какое следствие содержит упомянутая гипотеза. Уравнение (1) при выполнении гипотезы принимает вид

$$\frac{dx_i}{dt} = (k_i^0 - k_i' - k_i) x_i.$$

Отсюда, предполагая постоянными k_i^0 , k_i' , k_i , Кушинг [Cushing (5)] получает

$$x_i(t) = x_i(0) e^{(k_i^0 - k_i' - k_i)t}$$

Если $(k_i^0 - k_i' - k_i) \neq 0$, то мы получаем экспоненциальную кривую изменения концентрации. В тех случаях, когда в море наблюдается изменение концентрации, не имеющее ничего общего с экспонентой, возникает необходимость или отказаться от гипотезы постоянства параметров k_i^0 , k_i' или предположить, что выедание происходит по закону, отличному от $\delta^{(2)}x_i = k_i x_i dt$. Кроме того, наличие экспериментальной кривой изменения концентрации исключает необходимость использования какой бы то ни было гипотезы относительно скорости выедания.

Итак, обозначим скорость выедания

$$\frac{\delta^{(2)}x_i}{dt} = p_i(t)$$

k_i^0 , k_i' суть структурные параметры популяции продуцента i -го вида. Выясним биологический смысл приведенных параметров.

Из (2) имеем

$$k_i^0 = \frac{1}{x_i} \frac{\delta^{(0)}x_i}{dt}.$$

то есть k_i^0 — скорость образования продуцентов, отнесенная к единице концентрации. Если концентрация продуцентов выражена числом клеток в единице объема, то k_i^0 — число клеток, образовавшихся от одной клетки в единицу времени в данный момент. Таким образом, k_i^0 характеризует темп роста популяции.

Точно также интерпретируется k_i' :

k_i' — количество мертвых клеток продуцента, образовавшихся в единицу времени, отнесенное к единице концентрации.

Если за единицу времени принять сутки, то k_i^0 совпадает с параметром R , введенным Кушингом (5), который называет его «суточным коэффициентом деления», а k_i — «суточным естественным отмиранием M ».

Параметр k_i^0 связан с феноменологическим периодом между двумя делениями следующим образом:

$$\tau_i = \frac{\ln 2}{k_i^0}$$

В таком случае τ_i биологически есть эквивалент периода между делениями, который соответствует темпу размножения k_i^0 при условии, что все живые клетки делятся, причем с одинаковым периодом τ_i .

Уравнение (1) переписывается в следующем виде:

$$\frac{dx_i}{dt} = (k_i^0 - k_i') x_i - p_i. \quad (1')$$

Решение задачи 1°.

Продуценты развиваются изолированно от поедающих их животных, что означает $p_i = 0$ (опыт в цилиндре).

Уравнение (1') приобретает вид

$$\frac{dx_i}{dt} = (k_i^0 - k_i') x_i$$

$\delta^{(1)} x_i = k_i' x_i dt$ — изменение концентрации популяции продуцентов i -го вида в результате естественной гибели клеток за время dt ,

$y_i = y_i(t)$ — концентрация мертвых клеток в цилиндре в момент t , следовательно,

$$\frac{dy_i}{dt} = \delta^{(1)} x_i.$$

Таким образом, получаем второе уравнение

$$\frac{dy_i}{dt} = k_i' x_i,$$

k_i^0, k_i' принимаем неизменными за изучаемый промежуток времени ($0 \leq t \leq T$). Теперь имеем систему:

$$\frac{dx_i}{dt} = (k_i^0 - k_i') x_i,$$

$$\frac{dy_i}{dt} = k_i' x_i,$$

где k_i^0, k_i' приняты постоянными. Решая систему, получаем

$$x_i(t) = x_i(0) e^{(k_i^0 - k_i')t},$$

$$y_i(t) = y_i(0) + x_i(0) \frac{k_i'}{k_i^0 - k_i'} \left(e^{(k_i^0 - k_i')t} - 1 \right).$$

Введем обозначения:

$$A_i(t) = \frac{x_i(t)}{x_i(0)},$$

$$B_i(t) = \frac{y_i(t) - y_i(0)}{x_i(0)}$$

$$C_i(t) = A_i(t) + B_i(t).$$

В новых переменных решение имеет следующий вид:

$$A_i(t) = e^{(k_i^0 - k_i')t},$$

$$B_i(t) = \frac{k_i'}{k_i^0 - k_i'} \left[e^{(k_i^0 - k_i')t} - 1 \right].$$

Решая систему относительно параметров k_i^0, k_i' при $t = T$, получаем:

$$k_i' = \frac{B_i(T) \ln A_i(T) - 1}{A_i(T) - 1} \cdot \frac{1}{T}; \quad (3)$$

$$k_i^0 = \frac{(C_i(T) - 1) \ln A_i(T)}{A_i(T) - 1} \cdot \frac{1}{T},$$

или

$$k_i^0 = \frac{1}{T} \ln A_i(T) + k_i'. \quad (4)$$

З а м е ч а н и е: при экспериментальном определении k_i^0 и k_i' необходимо учесть два фактора, которые могут в значительной мере исказить результат:

1°. Коэффициенты k_i^0, k_i' в замкнутом цилиндре будет изменяться во времени, причем так, что концентрация x_i описывает логистическую кривую. При этом k_i^0 будет уменьшаться, а k_i' увеличиваться (3) и при $T \rightarrow \infty$

$$\lim (k_i^0 - k_i') = 0.$$

2°. В области, близкой к начальной концентрации, изменение усло-

вий существования популяции, заключенной в опытный цилиндр, будет мало, и темпы деления k_i^0 , а также умирания k_i' не претерпят заметных изменений. Поэтому при определении коэффициентов k_i^0 , k_i' полученные значения будут тем ближе к естественным, чем меньше длительность опыта. Но, с другой стороны, при уменьшении промежутка времени T между началом и концом опыта погрешности могут значительно повлиять на результат.

Обозначим через A_i^u , B_i^u истинные значения. Тогда в результате опыта мы получаем:

$$A_i(T) = A_i^u(T) \pm \delta A_i,$$

$$B_i(T) = B_i^u(T) \pm \delta B_i,$$

где δA_i , δB_i — ошибки опыта. Так как при $T \rightarrow 0$

$$A_i^u(T) \rightarrow 1,$$

$$B_i^u(T) \rightarrow 0,$$

то

$$A_i(T) - 1 = A_i^u(T) - 1 \pm \delta A_i \approx \delta A_i,$$

$$B_i(T) = B_i^u(T) \left[1 \pm \frac{\delta B_i}{B_i^u(T)} \right] \approx \delta B_i,$$

$$\ln A_i(T) = \ln A_i^u(T) \left[1 \pm \frac{\delta A_i}{A_i^u(T)} \right] \approx \ln(1 \pm \delta A_i).$$

Таким образом,

$$k_i' = \frac{\mp \delta B_i \ln(1 \pm \delta A_i)}{\pm \delta A_i} \cdot \frac{1}{T},$$

$$k_i^0 = \frac{1}{T} \ln(1 + \delta A_i) + k_i',$$

т. е. при $T \rightarrow 0$ в значения k_i^0 , k_i' основной вклад вносят ошибки опыта, и мы получаем фиктивные значения k_i^0 , k_i' .

Экспериментатору необходимо выбрать оптимальное значение T . При этом T должно быть настолько велико, чтобы с достатком выполнялось условие

$$A_i(T) > \delta A_i + 1,$$

$$B_i(T) > \delta B_i.$$

Но вместе с тем T должно быть настолько невелико, чтобы отклонение значений k_i^0 и k_i' за счет ухудшения условий было достаточно мало.

Решение задачи 2.

Даны:

а) k_i^0 k_i' — структурные параметры популяции продуцентов i -го вида;

б) $x_i(t)$ — экспериментальная кривая изменения концентрации продуцентов i -го вида.

Надлежит определить изъятие и продукцию вида за определенный промежуток времени.

Изъятие за счет выедания за период T обозначим через $I_i^g(T)$, а изъятие за счет естественной смертности — $I_i^m(T)$.

Из уравнения (1') имеем

$$p_i(t) = (k_i^0 - k_i') x_i - \frac{dx_i}{dt}.$$

Тогда

$$I_i^g(T) = \int_0^T p_i(t) dt,$$

или

$$I_i^g(T) = (k_i^0 - k_i') \int_0^T x_i(t) dt + x_i(0) - x_i(T), \quad (5)$$

$$I_i^m(T) = k_i' \int_0^T x_i(t) dt. \quad (6)$$

Общее изъятие обозначим через $I_i(T)$. В таком случае

$$I_i(T) = I_i^g(T) + I_i^m(T),$$

или

$$I_i(T) = k_i^0 \int_0^T x_i(t) dt + x_i(0) - x_i(T). \quad (7)$$

Продукция, как указывалось выше, является суммой изъятия и прироста популяции $x_i(T) - x_i(0)$. Отсюда получаем формулу для продукции

$$P_i(T) = I_i(T) + x_i(T) - x_i(0),$$

или

$$P_i(T) = k_i^0 \int_0^T x_i(t) dt. \quad (8)$$

Изъятие $I_i(T)$ является количественной характеристикой пере-

дачи биомассы данной популяцией другим звеньям пищевой цепи, тогда как продукция $\Pi_i(T)$ характеризует общий прирост биомассы популяции, независимо от распределения ее по трофическим уровням. Изъятие совпадает с продукцией, если в рассматриваемом промежутке времени начальная и конечная концентрации равны [формула (7)].

Относительно $I_i^m(T)$ заметим, что истинный отход мертвых клеток популяции в море должен быть меньше величины $I_i^m(T)$ по той причине, что и отмирающие клетки частично могут поедаться консументами. Но, как видно из формул (7) и (8), это обстоятельство не отражается на точности оценки изъятия и продукции.

В частном случае, когда в море наблюдается относительно постоянная концентрация продуцентов i -го вида, формулы (5)–(8) упрощаются.

Так как

$$x_i(t) = x_i = \text{const}, \text{ то}$$

$$I_i^g(T) = (k_i^0 - k_i') x_i T, \quad (5')$$

$$I_i^m(T) = k_i' x_i T, \quad (6')$$

$$I_i(T) = k_i^0 x_i T, \quad (7')$$

$$\Pi_i(T) = I_i(T). \quad (8')$$

Если в условиях справедливости формул (5')–(8') за единицу времени взять сутки, то формулы для определения суточных изъятий и продукции будут иметь вид:

$$I_i^g(1) = (k_i^0 - k_i') x_i, \quad (5'')$$

$$I_i^m(1) = k_i' x_i, \quad (6'')$$

$$I_i(1) = k_i^0 x_i, \quad (7'')$$

$$\Pi_i(1) = I_i(1). \quad (8'')$$

При данных структурных параметрах k_i^0 и k_i' формула для максимально возможной продукции имеет вид:

$$\max I_i^g(T) = x_i(0) \left[\frac{(k_i^0 - k_i') T}{e - 1} \right],$$

$$\max I_i^m(T) = \frac{k_i'}{k_i^0 - k_i'} \max I_i^g(T),$$

$$\max \Pi_i(T) = \frac{k_i^0}{k_i^0 - k_i'} \max I_i^g(T). \quad (9)$$

$\max I_i^m$ — максимально возможное число мертвых клеток популяции i -го вида, образовавшихся за время T в одном литре при начальной концентрации живых клеток $x_i(0)$.

В свете полученных результатов интересное толкование получает понятие оборачиваемости популяции. В статье В. А. Водяницкого (2) мы находим следующее определение. «Для выражения того, что фитопланктон сменяется много раз в течение года, применяется термин «оборотчиваемость» (turnover), который считается для данного случая синонимом (Бруевич) так называемого коэффициента П/Б. Коэффициент П/Б — отношение продукции к биомассе — есть удельная продукция, то есть прирост на единицу начального или среднего веса».

Перепишем уравнение (1') в следующем виде:

$$p_i(t) + \frac{dx_i}{dt} + k_i' x_i = k_i^0 x_i.$$

В левой части полученного выражения мы имеем сумму скоростей выедания $p_i(t)$, прироста $\frac{dx_i}{dt}$ и естественной гибели $k_i' x_i$, то есть скорость образования продукции

$$\frac{d\Pi_i(t)}{dt} = k_i^0 x_i(t), \quad (10)$$

что можно было бы непосредственно получить, продифференцировав выражение (8). Отсюда получаем значение оборачиваемости популяции i -го вида для момента t , которое обозначим через $O_i(t)$:

$$O_i(t) = \frac{1}{x_i(t)} \frac{d\Pi_i(t)}{dt} = k_i^0(t). \quad (11)$$

Выражение для усредненной оборачиваемости i -го вида за определенный промежуток времени T будет иметь следующий вид:

$$O_i(T) = \frac{\int_0^T k_i^0(t) x_i(t) dt}{\int_0^T x_i(t) dt}. \quad (12)$$

Таким образом, мы получили выражение для оборачиваемости отдельного вида фитопланктона.

Для фитопланктона в целом оборачиваемость в момент t можно оценить следующим образом:

$$O(t) = \frac{\sum_i p_i k_i^0(t) x_i(t)}{\sum_i p_i x_i(t)}, \quad (11')$$

где i пробегает все основные массовые виды.

p_i — средняя величина одной клетки i -го вида планктонной во-

доросли (может быть выражена в единицах сырого или сухого веса, в калориях и т. д.).

Соответственно осредненную оборачиваемость фитопланктона можно представить в следующем виде:

$$\bar{O}(T) = \frac{\sum_i p_i \int_0^T k_i^0(t) x_i(t) dt}{\sum_i p_i \int_0^T x_i(t) dt} \quad (12')$$

Относительно определения осредненной оборачиваемости заметим, что данное выше определение (формулы (12), (12')) не является единственно приемлемым. Например, оборачиваемость, определенная в виде

$$\bar{O}'(T) = \frac{1}{T} \int_0^T O(t) dt, \quad (13)$$

тоже могла бы быть названа осредненной оборачиваемостью. Выбор выражений (12) и (12') для определения осредненной оборачиваемости имеет следующий смысл. Рассмотрим формулу (12').

Поделив справа числитель и знаменатель на T , мы получаем в числителе осредненную за время T , а в знаменателе — среднее значение биомассы, осредненное в промежутке T , то есть

$$\bar{O}(T) = \frac{\bar{P}(T)}{\bar{B}(T)}.$$

Таким образом, в формулах (12), (12') также как и в формулах (11), (11'), сохраняется отношение $\bar{P}/\bar{B}$ согласно определениям, данным в упомянутой статье (2). При осреднении же по формуле (13) нарушается отношение $\bar{P}/\bar{B}$.

Ниже проиллюстрируем численно применение полученных формул из данных таблицы 1.

1. Определение структурных параметров популяции *Exuviaella cordata*.

Даны:

$$x_1(0) = 2600,$$

$$x_1(T) = 12600,$$

$$y_1(T) = 200,$$

$$y_1(T) = 2600,$$

Следовательно,

$$A_1(1) \approx 4,85,$$

$$\ln A_1(1) \approx 1,58.$$

$$B_1(1) \approx 0,92,$$

$$K_1' = \frac{B_1(1) \ln A_1(1)}{A_1(1) - 1} \approx 0,38,$$

$$K_1^0 = \ln A_1 (1) + K_1' \approx 1,96,$$

$$\tau_1 = \frac{\ln 2}{K_1^0} \approx 0,35.$$

Это означает, что деление клеток происходит примерно через каждые 8 часов.

2. Определение продукции в море.

Если в течение суток действительно имело место колебание численности, соответствующее данным, приведенным в первой строке таблицы I, то мы должны использовать формулы (5) — (8).

Даны:

$$T' = 1,$$

$$K_1^0 \approx 1,96,$$

$$K_1' \approx 0,38,$$

$$K_1^0 - K_1' = 1,58,$$

$$\mu_1 = 2 \cdot 10^{-6} \text{ мг}$$

и, по таблице I,

t — время в сутках	t = 0	t = 0,17	t = 0,5	t = 0,6	t = 0,75	t = 1
x_1 — концентрация клеток в море	4660	1430	2760	1890	1390	1820

Согласно формуле (5) имеем:

$$I_1^g(1) = 1,58 \int_0^1 x_1(t) dt + 4660 - 1820.$$

Относительно вычисления интеграла $\int_0^1 x_1(t) dt$ заметим, что можно было бы отыскать по имеющимся точкам интерполяционную кривую и затем проинтегрировать. Но в большинстве случаев выполнение подобной процедуры нецелесообразно, достаточно вычислить вместо интеграла площадь, полученную ломанной, соединяющей экспериментальные точки, и осью абсцисс. В последнем случае получаем:

$$\int_0^1 x_1(t) dt \approx \frac{1}{2} \sum_{i=0}^4 [x_1(t_i) + x_1(t_{i+1})] (t_{i+1} - t_i) \approx 2090.$$

Тогда

$$I_1^g(1) \approx 1,58 \times 2090 + 4660 - 1820 \approx 6140,$$

$$I_1^m(1) \approx 0,38 \times 2090 \approx 800,$$

$$I_1(1) \approx 6940,$$

$$P_1(1) \approx 4100.$$

Сравним суточную продукцию *Euxiviaella cordata*, наблюдавшуюся в море, с ее максимально возможной в тех же условиях

$$\max I_1^g(1) \approx 4660 \left(e^{1,58} - 1 \right),$$

$$\max I_1^m(1) \approx \frac{0,38}{1,58} \cdot \max I_1^g(1),$$

откуда

$$\max I_1^g(1) \approx 18000,$$

$$\max I_1^m(1) \approx 4320.$$

и в результате

$$\max P_1(1) \approx 22300,$$

тогда как по наблюдениям в море

$$P_1(1) \approx 4100.$$

Таким образом, продукция *Euxiviaella cordata*, наблюдаемая в море, в данном случае значительно меньше максимально возможной и составляет примерно 18% последней.

Последнее время в лаборатории фитопланктона Севастопольской биологической станции некоторые опытные данные обрабатываются по формуле (5'') — (8'') (Т. М. Кондратьева (4)). При этом принимается, что наблюдаемое в море колебание численности перекрывается ошибками наблюдений и в формулах (5'') — (8'') вместо x принимается значение

$$\bar{x}_i = \frac{1}{n} \sum_{j=i}^n x_j(t_j).$$

Тогда получаем

$$\bar{x}_1 \approx 2330,$$

откуда

$$I_1^g(1) \approx 1,58 \times 2330 \approx 3680,$$

$$I_1^m \approx 0,38 \times 2330 \approx 880,$$

$$I_1(1) \approx 880 + 3680 \approx 4600,$$

$$P_1(1) \approx I_1(1).$$

Для выражения продукции в весовых единицах в данном случае (*Euxiviaella cordata*) необходимо только умножить полученные выражения на $\mu_1 = 2 \cdot 10^{-6}$ мг.

Сравнивая полученные результаты с данными, полученными по формулам (5)—(8), замечаем, что значение изъятия I_1 (1) значительно изменяется при переходе от точных формул (5)—(8) к упрощенным (5'') — (8''), и разница в данном случае составляет 2.340 клеток в литре, тогда как продукция P_1 (1) остается почти неизменной, и разница равна 500 клеткам в литре, то есть примерно 10% от P_1 (1).

В заключение автор пользуется случаем выразить благодарность проф. В. А. Водяницкому, Т. М. Кондратьевой, М. П. Аронову, Г. К. Пичуку, Л. М. Суццено, консультациями которых постоянно пользовался при написании работы. Автор особо благодарит проф. В. С. Ивлева и проф. Г. Г. Винберга за исключительно ценные критические замечания, которые полностью учтены в окончательном варианте настоящей заметки.

ЛИТЕРАТУРА:

1. Винберг Г. Г., 1960. Первичная продукция водоемов, Минск.
2. Водяницкий В. А., 1954. О проблеме биологической продуктивности водоемов и, в частности, Черного моря. Тр. Севастоп. биол. ст. АН СССР, т. VIII.
3. Кондратьева Т. М., 1961. Определение суточной продукции фитопланктона в Севастопольской бухте. Тр. конференции по первичной продукции водоемов, Минск.
4. Кондратьева Т. М. (в печати). О суточной продукции фитопланктона в Черном море, Труды Всесоюзного совещания по культивированию одноклеточных водорослей, Ленинград.
5. Cushing D. H., 1953. Studies on plankton populations, J. Conseil perman. internat. explorat. mer, 19.
6. Lotka A. J., 1956. Elements of mathematical biology, New-York, Dover.