

ПРОВ. 1990

ПРОВ 98

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ
им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

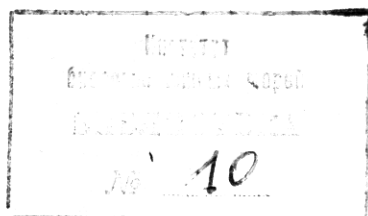
БИОЛОГИЯ МОРЕЯ

РЕСПУБЛИКАНСКИЙ МЕЖВЕДОМСТВЕННЫЙ СБОРНИК

Основан в 1965 г.

Выпуск 42

ДИНАМИКА ПОВЕДЕНИЯ
И ЭЛЕМЕНТЫ БАЛАНСА ВЕЩЕСТВА
И ЭНЕРГИИ В СООБЩЕСТВАХ МОРСКИХ
ОРГАНИЗМОВ



К. М. Хайлов, З. П. Бурлакова,
Л. А. Ланская, Н. Н. Лаврентьев

О СВЯЗИ ОРГАНОТРОФИИ МОРСКИХ ОДНОКЛЕТОЧНЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ С ПЛОТНОСТЬЮ ИХ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ И ИНДИВИДУАЛЬНОЙ МАССОЙ КЛЕТОК

В экологии водных животных известно по меньшей мере два постоянно действующих биологических регулятора, определяющих интенсивность функционирования популяций и, следовательно, интенсивность их обмена со средой — размерно-весовой состав и удельная численность («плотность») популяций, которая может быть выражена либо в единицах количества особей на единицу объема (N), либо их суммарной биомассой в том же объеме (W_p). Общее для большинства изученных животных правило состоит в том, что интенсивность функции (F) снижается с увеличением индивидуальной массы (W_i). Эта зависимость аппроксимируется обычно степенным уравнением вида

$$\frac{F}{W_i} = aW_i^{-b},$$

где F/W_i — интенсивность функционирования, например, потребления животным твердой пищи [5] или выделения CO_2 [3], потребления или выделения растворенных органических веществ (РОВ) [10], a и b — постоянные коэффициенты. Относительно плотности популяций известно, что с ее увеличением интенсивность функционирования животных, как правило, также снижается, хотя в последнее время описаны случаи интенсификации в плотных популяциях некоторых онтогенетических процессов [13]. Однако хотя этот регулятор хорошо известен, с количественной стороны он изучен менее, чем размерно-весовой состав. В частности, вид зависимости F/W_i от N или W_p точно не установлен, и, вероятно, он может быть в разных случаях различен.

В экологии морских водорослей названные популяционные регуляторы также описаны, но сведения о них явно недостаточны. Известно, например, что с увеличением индивидуальной массы или объема одноклеточных водорослей темп их деления снижается [7, 8, 27]. Темп деления фитопланктона снижается с увеличением плотности популяций [18, 22]. В более плотных природных популяциях прибрежного фитопланктона наблюдается менее интенсивное, чем в разреженных популяциях открытого моря, выделение растворенного органического вещества [15]. Эти наблюдения носят несистематический характер и сделаны, как правило, при решении других задач в качестве сопутствующего результата в условиях, когда пределы варьирования индивидуальной массы или плотности популяции были невелики. Однако детальный анализ полевых данных также указывает на существование обратной зависимости между интенсивностью первичной продукции и плотностью популяций природного фитопланктона [4]. Очевидно, что при небольших диапазонах W_i или W_p выявить и проанализировать связь этих величин с интенсивностью функционирования клеток очень нелегко. Возможно, именно поэтому данному вопросу не уделялось в экспериментальной экологии фитопланктона достаточного внимания.

В последнее время в экологии макрофитов появились специальные исследования по влиянию плотности популяции на величину первичной продукции. Для ряда видов количественно описана обратная зависимость между величиной органотрофии и индивидуальной массой талломов [11]. Показано снижение интенсивности потребления кислорода

фукусами с увеличением массы талломов [16]. Ранее уже было обнаружено снижение скорости потребления кислорода талломами фукусов с увеличением их общей биомассы в сосудах, т. е. с увеличением плотности экспериментальной популяции [23]. Недавно К. М. Хайлов и Т. Л. Моница количественно описали обратную зависимость интенсивности органотрофии макрофитов от плотности их популяций в условиях эксперимента [12].

Таким образом, вся совокупность альгологических данных говорит о том, что связь W_i и W_p с функционированием водорослей существует. Задача настоящей работы — в экспериментальных условиях изучить зависимость одной из физиологических функций одноклеточных водорослей — их органотрофии, от плотности моновидных популяций и индивидуальной массы клеток.

Таблица 1

Размеры и индивидуальная масса клеток водорослей, использованных в экспериментах

Вид	Высота, мкм	Толщина, мкм	Ширина, мкм	Объем, мкм ³	$W_i \cdot 10^{-7}$, мг сухой массы
<i>Gymnodinium kovalevskii</i> Pitz.	12,5	7,8	7,8	376	0,376
<i>Gymnodonium lanskaya</i>	10,4	7,7	7,7	316	0,316
<i>Prorozentrum micans</i>	39,4	13,6	32,2	9028	9,03
<i>Gyrodinium fissum</i>	40,0	30,2	30,2	18900	18,9
<i>Peridinium trochoideum</i>	29,6	23,2	23,2	8316	8,316
<i>Glenodinium foliaceum</i>	42,6	33,4	33,4	13093	13,093
<i>Thalassiosira</i> sp.	98,8	31,3	31,3	12860	12,8
<i>Stephanopixis palmeriana</i>	82,6	84,0	84,0	146000	146
<i>Chaetoceros affinis</i>	14,6	8,1	8,1	733	0,733

Материал и методы. Исследованы девять аксенически культивируемых видов морских одноклеточных водорослей из группы динофлагеллят и диатомей. Перечень видов и сведения об их расчетной массе (W_i) приведены в табл. 1. До опыта водоросли выращивались в лаборатории на стандартных средах. Для экспериментов использовали культуры, находившиеся в стадии логарифмического роста. Перед опытом клетки без повреждений переносили [1] из культуральной среды в чистую морскую воду, не содержащую никаких органических или минеральных добавок. Объем экспериментальных склянок — 100 мл. Концентрация клеток в склянках задавалась в пределах примерно 10^3 — 10^6 клеток на 1 л. После этого в воду вводили в одних случаях глюкозу с радиоуглеродной меткой по первому атому углерода (в концентрации $0,2 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$), в других — гликолевую кислоту с такой же меткой (в концентрации $0,2 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$). Склянки с водорослями помещали в стоящий под открытым небом проточный инкубатор с температурой воды 20 — 22° . Чтобы уменьшить яркость освещения, инкубатор накрывали сверху марлей. Продолжительность экспериментов — 6 ч. По окончании опыта аликваты из склянок фильтровали через мембранные фильтры с размером пор 1 мкм, отмывали нерадиоактивной морской водой, высушивали и радиометрировали на торцевом счетчике. Количество накопленной в клетках глюкозы и гликолевой кислоты за время опыта рассчитывали на основании радиометрии фильтров с учетом количества клеток в отфильтрованных аликвотах и их индивидуальной массы. Эти данные использовали для расчета удельных скоростей накопления клетками глюкозы и гликолевой кислоты (P_0 , микрограмм вещества на 1 мг массы веса клеток в час).

Совокупность экспериментальных данных по каждому опыту обрабатывалась на ЭВМ методом наименьших квадратов.

Результаты. На рис. 1 показана зависимость интенсивности потребления растворенной глюкозы от плотности популяции клеток, а на

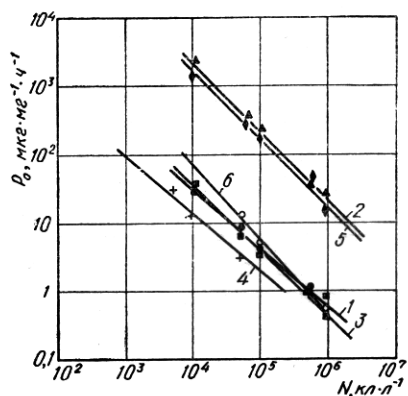


Рис. 1. Зависимость удельной скорости накопления глюкозы от численной плотности популяций водорослей: 1 — *Prorocentrum micans*; 2 — *Gymnodinium Lanskaya*; 3 — *Peridinium trochoideum*; 4 — *Gyrodinium* sp.; 5 — *Dymnodinium kowalevskii*; 6 — *Glenodinium foliaceum*.

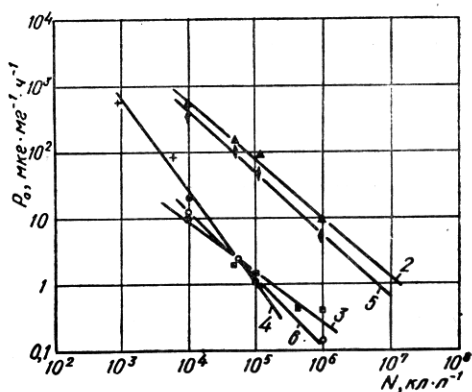


Рис. 2. Зависимость удельной скорости накопления гликолевой кислоты от численной плотности популяций водорослей: 1-6 — то же, что на рис. 1.

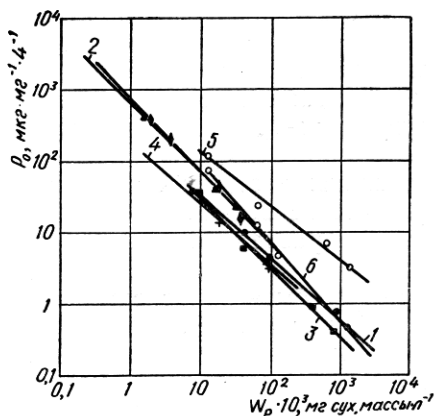


Рис. 3. Зависимость удельной скорости накопления глюкозы от массовой плотности популяций водорослей: 1-6 — то же, что на рис. 1.

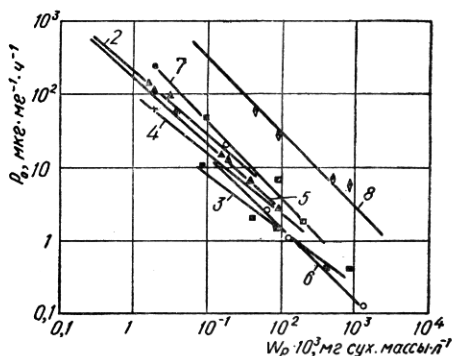


Рис. 4. Зависимость удельной скорости накопления гликолевой кислоты от массовой плотности популяций водорослей: 2-6 — то же, что на рис. 1; 7 — *Stephanopix palmeriana*; 8 — *Ghaetoceros affinis*.

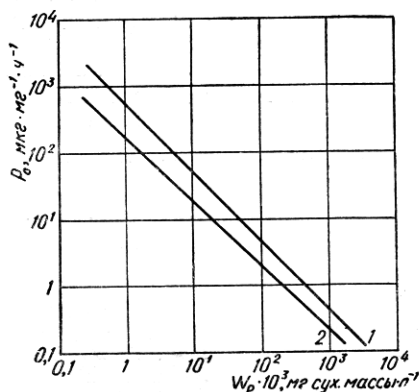


Рис. 5. Зависимость удельной скорости накопления глюкозы (1) и гликолевой кислоты (2) от весовой плотности популяций водорослей (обобщенная по шести видам водорослей).

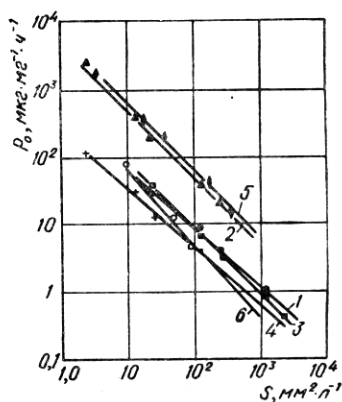


Рис. 6. Зависимость удельной скорости накопления глюкозы от общей поверхности клеток популяции водорослей: 1-6 — то же, что на рис. 1.

рис. 2 — аналогичная зависимость при потреблении гликолевой кислоты. Прежде всего стоит отметить основной факт: плотность популяции в условиях эксперимента, заданная в пределах 3—4 порядков, определяет величину органотрофии клеток также в пределах 3—4 порядков.

На графиках P_0-N линии регрессии разных видов образуют два пучка с одинаковым наклоном, отвечающие разным уровням органотрофии. Им соответствуют две группы видов, имеющие существенно разную индивидуальную массу клеток. Вследствие этого возникает вопрос: что является основным фактором, определяющим уровень органотрофии и ее связь с численностью — общая популяционная масса (W_p) или общая поверхность клеток (S) в единице объема воды? Общая масса клеток в литре воды может быть рассчитана по их индивидуальному объему (табл. 1) и численности. Таким же образом рассчитывается и их общая поверхность. На рис. 3, 4 и 5 величина P_0 для обоих органических субстратов показана как функция общей массы клеток в единице объема. Линии регрессии, отвечающие двум группам видов, которые на рис. 1 и 2 существенно различались, объединились теперь в один общий пучок и лежат значительно ближе друг к другу даже в пределах каждой группы.

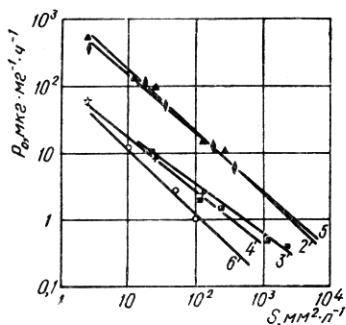


Рис. 7. Зависимость удельной скорости накопления гликолевой кислоты от общей поверхности клеток популяции водорослей:

1—6 — то же, что на рис. 1.

На рис. 6 и 7 величины P_0 сопоставлены с общей поверхностью клеток, находящихся в 1 л воды. При расчете на величину поверхности линии регрессии, отвечающие разным видам, разделяются на два пучка, как и на рис. 1, 2.

Зависимости типа P_0-N и P_0-W_p могут быть аппроксимированы степенным уравнением. В табл. 2 приведены численные значения параметров, связывающих органотрофию по глюкозе и гликолевой кислоте с массовой плотностью популяций. Расчеты сделаны для каждого вида в отдельности, что позволяет сравнивать коэффициенты каждого вида и всей совокупности изученных видов (см. также рис. 5).

Индивидуальные массы клеток разных видов, использованных в наших опытах, различались весьма значительно (табл. 1). Это позволило рассчитать P_0 так же как функцию индивидуальной массы клеток (рис. 8 и 9 соответственно для глюкозы и гликолевой кислоты). Параметры степенного уравнения, связывающего P_0 и W_i у разных видов,

Таблица 2
Уравнения, связывающие накопление глюкозы и гликолевой кислоты одноклеточными водорослями с массовой плотностью их популяций в условиях эксперимента

Вид	Органический субстрат (концентрация 0,2 мг·л ⁻¹)	
	Глюкоза	Гликолевая кислота
Gymnodinium kowalewskii Pitz	$P_0 = 0,75 \cdot W_p^{-0,98}$	$P_0 = 0,032 \cdot W_p^{-0,92}$
Gymnodinium lansкая	$P_0 = 0,67 \cdot W_p^{-0,95}$	$P_0 = 0,046 \cdot W_p^{-0,89}$
Prorocentrum micans	$P_0 = 0,63 \cdot W_p^{-0,83}$	$P_0 = 0,50 \cdot W_p^{-0,31}$
Glenodinium foliaceum	$P_0 = 0,59 \cdot W_p^{-1,09}$	$P_0 = 0,016 \cdot W_p^{-1,0}$
Gyrodinium fissum	$P_0 = 0,48 \cdot W_p^{-0,87}$	$P_0 = 0,037 \cdot W_p^{-0,78}$
Peridinium trochoideum	$P_0 = 0,37 \cdot W_p^{-0,95}$	$P_0 = 0,028 \cdot W_p^{-0,79}$
Stephanopixis palmeriana	—	$P_0 = 0,404 \cdot W_p^{-1,03}$
Thalassiosora sp.	$P_0 = 4,31 \cdot W_p^{-0,71}$	—
Chaetoceros affinis	—	$P_0 = 4,29 \cdot W_p^{-0,71}$

не рассчитывались, так как количество экспериментальных точек по каждому виду недостаточно для подобного расчета. Тем не менее из рис. 8 и 9 видно, что наклон линий регрессии примерно тот же, что и на предыдущих рисунках, т. е. степенные коэффициенты близки к единице. Эти данные показывают, что индивидуальная масса клеток, как и массовая плотность популяции, в большой мере определяет величину использования водорослями трофически ценных компонентов РОВ.

Обсуждение. Хотя удельная численность популяций, т. е. концентрация клеток в воде, варьирует в море в чрезвычайно широких преде-

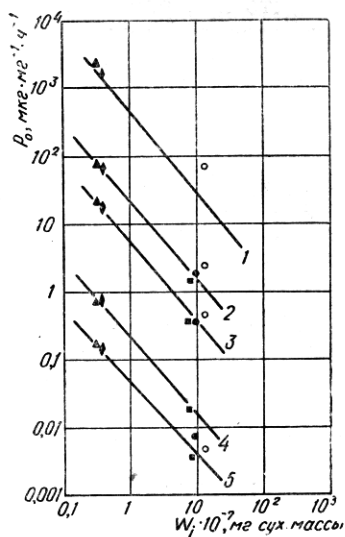


Рис. 8. Зависимость удельной скорости накопления глюкозы от индивидуальной массы клеток разных видов. Линии регрессии 1—5 объединяют значения P_0 разных видов при следующих плотностях популяций:

1— $1 \cdot 10^4$ кл. л $^{-1}$; 2— $5 \cdot 10^4$ кл. л $^{-1}$;
3— $1 \cdot 10^5$ кл. л $^{-1}$; 4— $5 \cdot 10^5$ кл. л $^{-1}$;
5— $1 \cdot 10^6$ кл. л $^{-1}$.

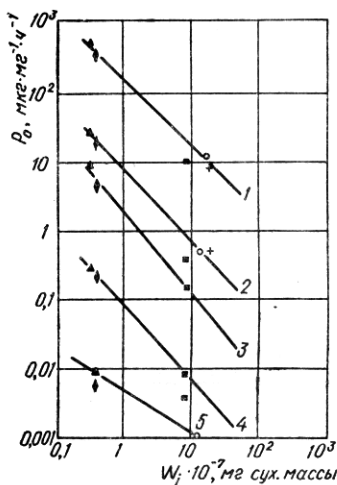


Рис. 9. Зависимость удельной скорости накопления гликолевой кислоты от индивидуальной массы клеток разных видов. Линии регрессии 1—5 объединяют значения P_0 разных видов при тех же плотностях популяций, что и на рис. 8.

лах (обычно 10^2 — 10^5 кл. л $^{-1}$, а вообще 10^1 — 10^6 кл. л $^{-1}$ [4]), в большинстве современных продукционных исследований она редко рассматривается как фактор, могущий влиять на интенсивность продукции водорослей в естественных условиях и в эксперименте. Опускается этот фактор и во многих схемах и математических моделях продукции в море, широко опирающихся на физиологические данные (например [24, 26]). Это в одинаковой степени относится и к традиционно изучаемым функциям — фотосинтезу и дыханию, и к более экзотическим функциям — органотрофии и экскреции органического вещества, довольно интенсивно изучаемым в последнее время. Действительно, большинство данных об интенсивности потребления органического вещества одноклеточными водорослями обсуждалось вне связи с плотностью популяций, существующей в природе и задаваемой в условиях эксперимента [2, 14, 19, 28, 29]. Не обсуждается этот вопрос и в обзорах, посвященных потреблению органических веществ одноклеточными водорослями [9, 17, 21] и иногда даже при обсуждении конкуренции между одноклеточными водорослями и бактериями за растворенные в воде органические вещества [20]. Более того, во многих публикациях об экспериментальном определении органотрофии или экскреции органических

веществ фитопланктоном точные сведения о концентрации клеток в опытах вообще не приводятся или приводятся в очень неопределенной форме. Например, при описании условий проведения экспериментов по потреблению органических веществ морским фитопланктоном в часто цитируемой работе Хеллебааст говорится, что использовалась суспензия, взятая из экспоненциально растущей культуры средней плотности [19]. Хорошо известно, что «средняя» плотность популяции клеток в культурах составляет обычно 10^6 — 10^7 кл.л⁻¹, что гораздо выше средней плотности природных популяций морского фитопланктона.

Приведенные выше данные показывают, что при разной плотности популяций водорослей в экспериментальных сосудах можно получить сколь угодно разные удельные скорости потребления компонентов РОВ. Поэтому без указания плотности популяций в эксперименте данные о скоростях потребления РОВ фитопланктоном вообще не могут удовлетворительно интерпретироваться. В связи с этим приходится отметить, что для работ, которые проводили с культурами водорослей, характерно использование высоких плотностей популяций. Например, в интересной и широко цитируемой работе Слоан и Стрикленда [25] плотность популяций в опытах лежала в пределах $1 \cdot 10^6$ — $5 \cdot 10^8$ кл.л⁻¹. Авторы получили в основном низкие значения органотрофии и на основании этого заключили, что изученные ими и, вероятно, другие планктонные водоросли открытого океана не могут существовать за счет гетеротрофии, если они не приходят в контакт с повышенными концентрациями РОВ. Однако теперь такой вывод уже не оправдан, поскольку для океана гораздо более характерны низкие концентрации клеток в воде, при которых, как показывают наши данные, величина органотрофии при той же концентрации органического субстрата может быть на несколько порядков выше.

На том же основании теперь нельзя безоговорочно принять выводы о неспособности одноклеточных водорослей конкурировать с бактериями за органические вещества воды [20]. Не исключено, что при низких плотностях популяции водорослей их органотрофный потенциал приближается к таковому бактерий.

Еще одна трудность заключается в том, что в пробах природной морской воды, содержащих сообщества водорослей и бактерий, куда вводятся добавки радиоактивных органических веществ, практически невозможно дифференцировать накопление РОВ водорослями и бактериями, поскольку и те и другие входят в интегральную величину радиоактивности на фильтре. Однако при интерпретации результатов обычно полагают, что к гетеротрофному потреблению РОВ в гораздо большей мере способны бактерии, чем водоросли. Поэтому величину органотрофного потенциала обычно считают результатом жизнедеятельности и питания гетеротрофных бактерий. На наш взгляд, это может быть одной из причин, завышающих величину бактериальной продукции, когда она определяется по потреблению микропланктонным сообществом растворенных органических соединений, несущих метку по C^{14} .

Поскольку численность популяции связана как с общей массой клеток в единице объема, так и с общей поверхностью клеток в том же объеме, представляет интерес роль каждого из этих факторов. Величина поверхности клеток, в первую очередь, должна быть каким-то образом связана с поступлением веществ, в том числе и РОВ, в клетку. Составление зависимостей P_0 — N , P_0 — S и P_0 — W_p показывает, что N и S влияют на «уровень» органотрофии (коэффициент a в уравнении). Исчисление плотности популяции в единицах массы нивелирует их влияние (линии регрессии, которые на рис. 1, 2, 6, 7 лежат двумя пучками, на рис. 3, 4 соединяются в один пучок). В то же время, наклон линий регрессии на всех рисунках одинаков. Это говорит о том, что он определяется не величиной N или S , а массой популяции W_p .

В связи с этим отметим, что совпадение степенных коэффициентов в уравнениях, связывающих удельную скорость накопления клетками компонентов РОВ с величинами W_i и W_p , по-видимому, не случайно. Оно может говорить об общей природе механизма, лежащего в основе обеих зависимостей.

Природа этого механизма из проведенных нами экспериментов не выявляется. В принципе это может быть либо трофическое лимитирование при ограниченном запасе ресурсов в среде, либо накопление в среде продуктов метаболизма, обладающих автоингибирующим действием. Оба эти механизма давно известны, но определить, какой из них (или оба они одновременно) действуют в данном случае, затруднительно.

С полной определенностью можно сказать, однако, что вносимые в воду органические субстраты (гликолевая кислота и глюкоза) не исчерпываются в сосудах с плотными популяциями клеток настолько, чтобы лимитировать их органотрофию в большей мере, чем в сосудах с малой плотностью популяции. В самом деле, при величине степенного коэффициента, близком к единице, произведение интенсивности потребления субстрата на биомассу клеток в склянке ($P_0 \cdot W_p$) одинаково при всех плотностях популяций. Это значит, что убыль глюкозы и гликолевой кислоты за время опыта одинакова во всех склянках, т. е. не ответственна за наблюдаемый эффект. В принципе не исключено, что снижение P_0 при повышенных плотностях популяций происходит за счет истощения растворенных карбонатов. Если фотосинтез не снижается с увеличением плотности популяции (что мало вероятно), или если он снижается в меньшей мере, чем органотрофия, то возможно соответствующее лимитирование величины P_0 в плотных популяциях.

Следует заметить, что по данным О. И. Кобленц-Мишке и В. И. Ведерникова [4] степенной коэффициент в уравнении, связывающем величину первичной продукции природного фитопланктона с плотностью его популяции, примерно вдвое ниже, чем в наших уравнениях. Это может свидетельствовать о том, что в экспериментальных и в природных условиях действуют в какой-то мере разные механизмы, связывающие плотность популяции с физиологией клетки. Не исключено, что в экспериментальных склянках трофическое лимитирование усугубляется автоингибированием, вызываемым продуктами метаболизма, которые в условиях эксперимента накапливаются в среде, а в природных условиях удаляются из нее.

Учитывая, что у морских многоклеточных водорослей также наблюдается зависимость величины органотрофного потенциала от индивидуальной массы талломов и плотности экспериментальной популяции, два эти регулятора можно считать свойственными всем морским растениям. Однако интересно, что степенные коэффициенты в уравнениях, описывающих аналогичные зависимости у макрофитов, значительно ниже, чем у одноклеточных водорослей, и весьма существенно различаются у разных видов [11, 12].

ЛИТЕРАТУРА

1. Акинина Д. К., Бурлакова З. П. Метод массовой пересадки клеток планктонных водорослей из одной среды в другую. — Физиол. раст., 1966, 13, вып. 6, с. 1094—1096.
2. Бурлакова З. П., Кондратьева Т. М., Хайлов К. М. Выделение и поглощение растворенных органических метаболитов водорослями. — В кн.: Экологическая физиология морских планктонных водорослей. К., 1971, с. 93—142.
3. Ивлев В. С. Зависимость интенсивности обмена у рыб от веса их тела. — Физиол. журн., 1954, 40, вып. 6, с. 717—721.
4. Кобленц-Мишке О. И., Ведерников В. И. Ориентировочное сопоставление первичной продукции и количества фитопланктона на поверхности океана. — Океанология, 1973, 13, вып. 1, с. 75—84.
5. Сущеня Л. М. Интенсивность дыхания ракообразных. К., «Наук. думка», 1972. 195 с.

6. Федоров В. Д. О корреляции между биомассой особи и предельной численностью популяции в фитопланктонном сообществе.— ДАН СССР, 1969, 188, № 3, с. 694—696.
7. Федоров В. Д., Дауда Т. А., Кольцова Т. И. О связи между временем генерации и биомассой фитопланктонных организмов.— Научн. докл. высш. шк. Биол. науки, 1974, № 5, с. 128—136.
8. Финенко З. З., Ланская Л. А. Рост и скорость деления водорослей в лимитированных объемах воды.— В кн.: Экологическая физиология морских планктонных водорослей (в условиях культур). К., 1971, с. 22—50.
9. Хайлов К. М. Экологический метаболизм в море. К., «Наук. думка», 1971, с. 73—144.
10. Хайлов К. М. Утилизация растворенного органического вещества морской воды иглокожими и моллюсками.— ДАН СССР, 1971, 198, № 2, с. 443—445.
11. Хайлов К. М., Фирсов Ю. К. Соотношение веса, длины, возраста и интенсивности фотосинтеза и органотрофии слоевища черноморской цистозирры.— Биология моря (Владивосток), 1976, № 8, с. 00—00.
12. Хайлов К. М., Моница Т. Л. Органотрофия у макрофитов как функция плотности их популяций в условиях эксперимента.— Биология моря (Владивосток), 1976, № 6, с. 00—00.
13. Шварц С. С., Пастолова О. А. Популяционная регуляция обмена у личинок амфибии.— Экология, 1970, № 2, с. 38—53.
14. Allen H. L. Chemo-organotrophic Utilization of Dissolved Organic Compounds by Planktonic Algae and Bacteria in a Pond.— Int. Rev. Ges. Hydrobiol., 1969, 54, N 1, p. 1—33.
15. Anderson G. C., Zeuschel R. P. Release of Dissolved Organic Matter by Marine Phytoplankton in Coastal and Offshore Areas of the Northeast Pacific Ocean.— Limnol. and Oceanogr., 1970, 15, N 3, p. 402—407.
16. Elmgren R., Ganning B. Ecological Studies of Two Shallow Brackish Water Ecosystems.— Contribution form Askö Laboratory. Univ. of Stockholm, Sweden, 1974, N 6, p. 1—56.
17. Fogg G. E. Organic substances. Plants.— Marine Ecology, 1972, 1, N 3. (Ch. 10), p. 1551—1563.
18. Griffiths D. H. Factors Affecting the Photosynthetic Capacity of Laboratory Cultures of the Diatom *Phaeodactylum Tricornutum*.— Mar. Biol., 1973, 21, p. 91—97.
19. Hellebust J. A. The Uptake and Utilization of Organic Substances by Marine Phytoplankters.— In: Organic Matter in Natural Waters. Ed. D. W. Hood. Inst. of Mar. Sci., Occasional Publ., 1970, p. 225—256.
20. Hobbie J. E., Wright R. T. Competition Between Planktonic Bacteria and Algae for Organic Solutes.— Proc. IBP Symposia on Primary Productivity. Pallanza, Italy. Mem. Inst. Ital. Idrobiol., 1965, N 18, p. 175—185.
21. Hutner S. H., Provasoly L. Nutrition of Algae.— Ann. Rev. of Plant Physiol., 1964, 15, p. 37—56.
22. Maestrini S. Etudes de l'influence de quelques facteurs de milieu sur la productivité d'une algue planctonique en culture.— Res. Trav. Mar. End., 1966, 41, N 57, p. 33—108.
23. Nath H. Der einfluss verschiedener Sauerstoffspannungen und saugehalte auf die Sauerstoffaufnahme mariner braun und grunalgen.— Botanica marina, 1967, 10, N 3/4, p. 198—237.
24. Petipa T. S., Pavlova E. V., Mironov G. N. The Food Web Structure, Utilisation and Transport of Energy by Trophic Levels in the Planktonic Communities.— In: Marine Food Chains Edinburg Oliver and Boyd, 1970, p. 142—167.
25. Sloan P. R., Strickland J. D. H. Heterotrophy of Four Marine Phytoplankters at Low Substance Concentrations.— J. Phycol., 1966, 2, p. 29—32.
26. Steel J. H. The Structure of Marine Ecosystems. Cambridge—Mass., Harvard Univ. Press, 1974, p. 1—126.
27. Werner D. The Life Cycle with Sexual Phase in Marine Diatom *Coscinodiscus Asteromyschalus*. II. Surface-dependent Differentiation During the Vegetation.— Arch. Mikrob., 1971, 80, N 2, p. 115—133.
28. Williams P. J., Gray R. W. Heterotrophic Utilization of Dissolved Organic Compounds in the Sea. II. Observation on the Response of Heterotrophic Marine Populations to Abrupt Increase in Amino Acid Concentration.— J. Mar. Biol., Ass. A.K., 1970, 50, p. 871—881.
29. Wright R. T., Hobbie J. E. Use of Glucose and Acetate by Bacteria and Algae in Aquatic Ecosystems.— Ecology, 1966, 47, p. 447—464.