

ПРОВ 68

ПРОВ 98

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

СЕВАСТОПОЛЬСКАЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ СТАНЦИЯ
ИМ. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

ПРОВ 2010

ТРУДЫ
СЕВАСТОПОЛЬСКОЙ
БИОЛОГИЧЕСКОЙ
СТАНЦИИ

Том X



Севастопольская
БИОЛОГИЧЕСКАЯ СТАНЦИЯ
БИБЛИОТЕКА
№ 13251

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА · 1958

Т. М. КОНДРАТЬЕВА

**СУТОЧНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ФИТОПЛАНКТОНА
В СЕВАСТОПОЛЬСКОЙ БУХТЕ**

Суточные изменения численности и биомассы планктона в море давно уже привлекают внимание гидробиологов. Однако опубликованных работ по этому вопросу очень мало, и большинство из них посвящено колебаниям численности и биомассы зоопланктона в связи с его миграциями.

Детальному анализу изменений количества фитопланктона в течение суток посвящена работа Морозовой-Водяницкой (1954).

Наша работа представляет результаты наблюдений за ходом количественных суточных изменений фитопланктона на 5 суточных станциях, проведенных в различные сезоны года в Севастопольской бухте.

Методика работ. Сбор материала по фитопланктону производился однолитровым батометром системы Нансена в постоянной точке бухты. В течение суток, как правило, проводились 5 серий наблюдений, исключением является суточная станция III, где проведено 6 серий. Пробы брались на 4 горизонтах: 0, 5, 10 и 14 м. Первая серия наблюдений обычно приурочивалась ко времени рассвета, поэтому на всех станциях время первой серии наблюдений в зависимости от сезона года колебалось между 5 и 8 часами утра. Последующие серии брались через 4—5 часов таким образом, чтобы вечерняя совпадала с наступлением сумерек, а последняя опять с наступлением рассвета. Каждая станция обычно приурочивалась к определенному сезону, и ее данные используются для характеристики состояния фитопланктона в этот сезон.

Станция I, 12—13 февраля, зимний период года.

Станция II, 15—16 апреля, поздневесенний период года.

Станция III, 13—14 июля, летний период года.

Станция IV, 17—18 сентября, раннеосенний период года.

Станция V, 24—25 ноября, позднеосенний период года.

Первый подсчет клеток в пробах для количественного учета массовых форм производился в капле морской воды до фиксации и до осаждения организмов. Затем материал фиксировался и обрабатывался осадочным методом. Последующие подсчеты проводились при различной степени сгущения: в 100 см³, затем в 20—25 см³ и в 3—4 см³.

В этой работе мы делаем попытку выявить общие закономерности в суточном распределении фитопланктона для различных сезонов года. Как известно, малейшие изменения гидрологических условий в водной среде (сгонно-нагонные течения, температура, свет и др.) вызывают большие изменения в ее населении. Поэтому в прибрежных зонах, и особенно в бухтах, обычно наблюдаются значительные колебания фитопланктона

по сезонам и годам. Как указывает Водяницкий (1954), колебания количества фитопланктона наиболее заметны в прибрежных районах, постепенно сглаживаются по направлению к широким открытым пространствам океана, где в наиболее чистом виде проявляется регулярная сезонная цикличность смены видов и их количества.

Таким образом, сезонные изменения количества фитопланктона и его суточная продуктивность в точке наблюдений, характерные для одного 1954 г., еще не дают возможности выводить общие закономерности, которые могут выявиться только в результате многолетних наблюдений.

Суточная станция I, 12—13 февраля 1954 г. По метеорологическим условиям 1954 год резко отличался от предыдущих лет. Осенью 1953 г. отмечалось раннее и резкое похолодание, зима была длительной и холодной. В феврале 1954 г. средняя температура воздуха понизилась до 1—2°, в то время как в феврале 1953 и 1955 гг. она не опускалась ниже 5—10°. Температура воды в бухте в феврале 1954 г. упала до 4—3°, тогда как в предыдущие годы она колебалась в пределах 7—9°. Эти совершенно необычные условия наложили свой отпечаток и на развитие фитопланктона.

Суточная станция I совпала с периодом начала развития массовой диатомовой водоросли *Skeletonema costatum* Grew., когда ее численность в бухте уже достигала 2—2,5 млн. клеток в 1 л. Всего на станции отмечен 61 вид фитопланктонных организмов, из которых к *Dinoflagellatae* относятся 17 видов, к *Diatomeae*—35 видов и к прочим—10 видов (в последние включается большая группа мелких жгутиковых).

По биомассе отношение между различными группами фитопланктона выражается следующими величинами: *Diatomeae* 74,8%; мелкие жгутиковые 24%; *Dinoflagellatae* — 0,3%; прочие 0,9%. Средняя биомасса за сутки составляет 1,842 г/м³, причем на долю *Skeletonema costatum* приходится 0,877 г/м³ и мелких жгутиковых 0,442 г/м³, т. е. 71,6% всей биомассы. Таким образом, преобладающими формами здесь являются *Skeletonema costatum*, затем мелкие жгутиковые. В меньшем количестве, но со значительной биомассой представлены следующие виды диатомовых: *Melosira moniliformis* O. Müll., *Chaetoceros curvisetus* Cl., *Chaetoceros* sp., *Cerataulina Bergonii* Perag., *Cyclotella caspia* Grun., *Thalassionema nitzschioides* Grun., *Coscinodiscus* sp. Значение *Dinoflagellatae* на февральской суточной станции очень невелико.

В течение всех суток наблюдалось почти равномерное распределение фитопланктонных организмов по всем горизонтам, с незначительным преобладанием в слое 10—14 м (рис. 1). Такое же явление наблюдается и в распределении температуры. Температура распределялась почти равномерно по всем горизонтам в течение всех суток и колебалась от 3,5 до 4°. Наблюдения за ветровым режимом в районе за эти сутки (по данным гидрометслужбы) показали наличие ветров северо-восточного направления скоростью от 5 до 7 м/сек, что, очевидно, способствовало перемешиванию слоев воды. Лишь к часу ночи 13 февраля скорость ветра упала до 1—2 м/сек.

Изменения численности и биомассы фитопланктона в течение суток на февральской станции выражены слабо. Однако определенная тенденция к периодичности убывания и нарастания количества фитопланктона на протяжении суток наблюдалась: 12 февраля в 7 ч. 40 м. отмечается минимальная биомасса планктона 1,424 г/м³. В течение дня она постепенно нарастает и к 20 часам достигает максимума в 2,027 г/м³ (рис. 2). Если величину биомассы первой серии наблюдений мы примем за 100%, то к 20 часам она достигнет 142,3%. Затем к часу ночи 13 февраля показатель

биомассы падает до 137,1% и к утру опять повышается до 143,1%. Иными словами, дневное нарастание количества фитопланктона достигает значительных размеров, в то время как убыль ночью так мала, что ее колебания находятся в пределах возможной ошибки.

Следовательно, с 7 ч. 40 м. 12 февраля до 7 ч. 45 м. 13 февраля наблюдалось общее нарастание фитопланктона от 100 до 143,1%, т. е. биомасса прибавилась за сутки на 43%. По-видимому, здесь происходит общее на-

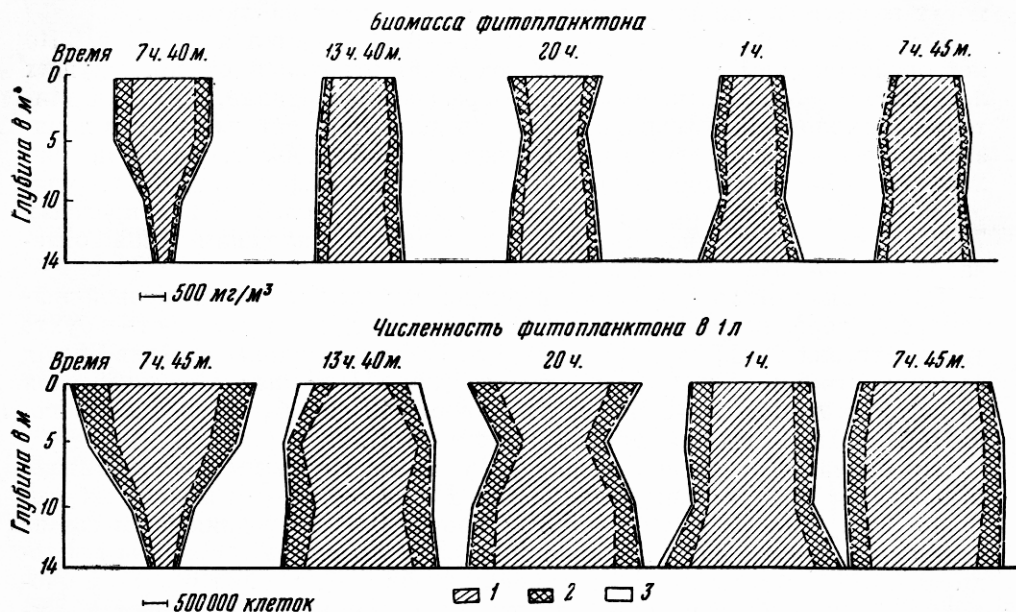


Рис. 1. Вертикальное распределение численности и биомассы фитопланктона на суточной станции I, 12—13 февраля 1954 г.

1 — *Diatomeae*; 2 — мелкие жгутиковые; 3 — *Dinoflagellatae* и пр.

растание количества *Skeletonema costatum*, которая через несколько дней достигла небывалого количества в 20—21 млн. клеток в 1 л, что по биомассе составляет 10—10,5 г/м³ и очень небольшое выедание фитопланктона зоопланктонными организмами, количество которых, по данным Т. С. Петина, в это время было незначительным — 214486 на 1 м³.

Суточная станция II, 15—16 апреля 1954 г. Суточная станция II была проведена в период, когда «цветение» *Skeletonema costatum* уже закончилось и начиналось интенсивное развитие *Chaetoceros socialis* Lauder. Численность *Skeletonema costatum* упала к этому времени до 300 тыс. — 400 тыс. клеток в 1 л, а *Chaetoceros socialis* достигала 1 800 000 — 2 000 000 клеток в 1 л. Всего на станции отмечено 79 видов фитопланктонных организмов, из которых: *Dinoflagellatae* 31 вид, *Diatomeae* 33 вида, *Silicoflagellatae* 3 вида, *Coccolithophoridae* 2 вида, прочие 10 видов.

Отношение между различными группами фитопланктона на апрельской станции по биомассе значительно отличается от такого же на февральской станции. Здесь роль мелких жгутиковых значительно меньше за счет увеличения роли диатомовых и динофлагеллят. *Dinoflagellatae* составляют по биомассе 4,2%, *Diatomeae* 76,3%, мелкие жгутиковые

11,9% и прочие 7,6%. Средняя суточная биомасса несколько меньше, чем на станции I, и равна $1,081 \text{ г/м}^3$, из которых *Skeletonema costatum* составляет $0,143 \text{ г/м}^3$, *Chaetoceros socialis* $0,535 \text{ г/м}^3$ и мелкие жгутиковые $0,134 \text{ г/м}^3$, т. е. эти виды составляют 76,2% от общего количества фитопланктона на станции. Здесь наблюдалось более дифференцированное распределение фитопланктона по горизонтам. Отмечено максимальное скоп-

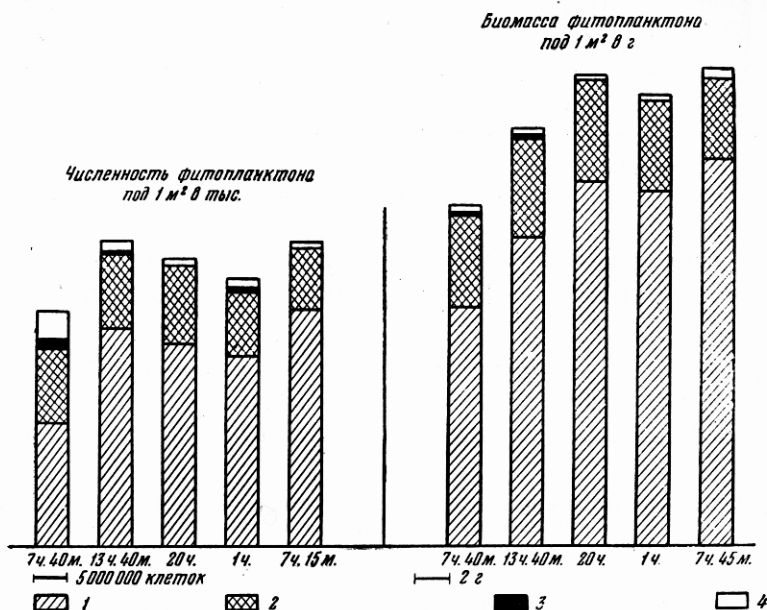


Рис. 2. Суточные изменения численности и биомассы фитопланктона 12—13 февраля 1954 г.

1 — Diatomeae; 2 — мелкие жгутиковые; 3 — Dinoflagellatae; 4 — прочие.

ление фитопланктонных организмов на горизонтах 0 и 5 м, в то время как в придонном слое их было в 3—4 раза меньше (рис. 3). Температурные колебания как в течение суток, так и по горизонтам незначительны: от 8 до $9^{\circ},8$. Работы начаты 15 апреля, при ветре восточного направления скоростью всего в 2 м/сек, затем, во второй половине дня (с 13 часов), направление ветра изменилось и скорость его достигла 10 м/сек.

При ветре юго-западного направления и скорости ветра 8—10 м/сек возможен нагон воды из открытого моря в верхние слои и отток воды из бухты в нижних (придонных) горизонтах. Однако длительность действия этого ветра была невелика, примерно 5—6 часов, поэтому существенных изменений в распределении водных масс в такой короткий срок произойти не могло. К часу ночи 16 апреля ветер упал до полного штиля. Величины солёности, температуры и содержания кислорода во второй половине дня не претерпевали резких изменений.

Наблюдалось постепенное повышение численности фитопланктона в дневное время с небольшим отклонением в 14 час. 45 мин., когда численность несколько падала, а к часу ночи она достигала своего максимума за сутки. Утром 16 апреля численность резко снизилась почти до величины, отмеченной в первой серии наблюдений. Суточные изменения биомассы почти полностью совпадали с изменениями численности (рис. 4). Некоторое уменьшение биомассы наблюдалось в 20 часов; здесь, очевидно, происхо-

дило возрастание численности главным образом мелких форм, которые дали небольшую биомассу. К часу ночи биомасса, как и численность,

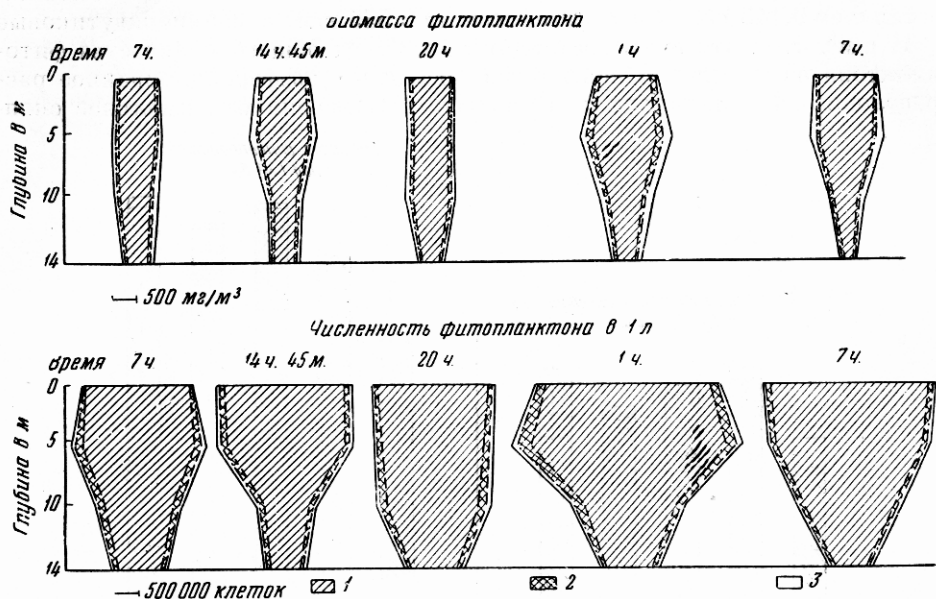


Рис. 3. Вертикальное распределение численности и биомассы фитопланктона на суточной станции 11, 15—16 апреля 1954 г.

1 — *Diatomeae*; 2 — мелкие жгутиковые; 3 — *Dinoflagellatae* и пр.

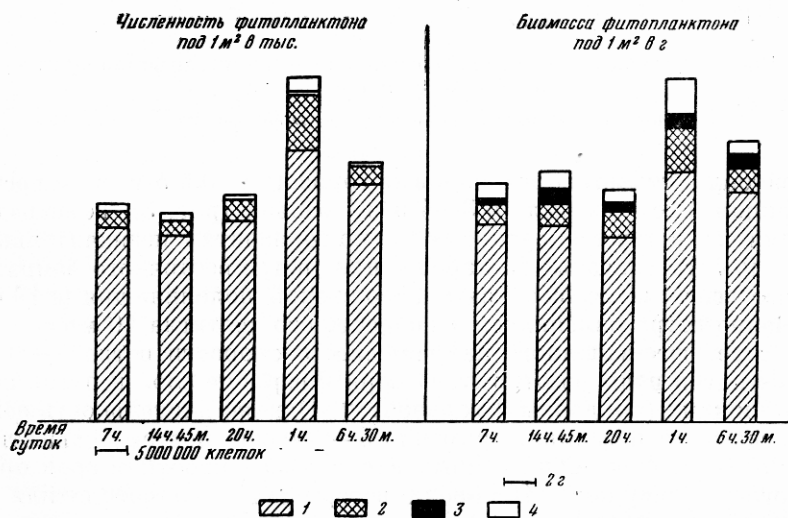


Рис. 4. Суточные изменения численности и биомассы фитопланктона 15—16 апреля 1954 г.

1 — *Diatomeae*; 2 — мелкие жгутиковые; 3 — *Dinoflagellatae*; 4 — прочие.

достигла максимальной величины, т. е. возросла за день до 150%, затем за ночь упала до 121%. Таким образом, биомасса к утру уменьшилась на 29% по сравнению с максимальной величиной.

В течение одних суток, с 7 ч. 00 м. 15 апреля до 6 ч. 30 м. 16 апреля,

наблюдалось общее нарастание биомассы фитопланктона от 100 до 121%. При вычислении процентов нарастания и убывания фитопланктона в течение суток за 100% принималась первоначальная величина биомассы под 1 м² поверхности моря (данные первой серии наблюдений). Так как на этой станции *Diatomeae* по биомассе составляют в среднем 76,3% от всего фитопланктона, то суточные изменения заметнее всего у этих видов. В суточных изменениях биомассы мелких жгутиковых также наблюдалось последовательное нарастание днем и резкое снижение, почти вдвое,

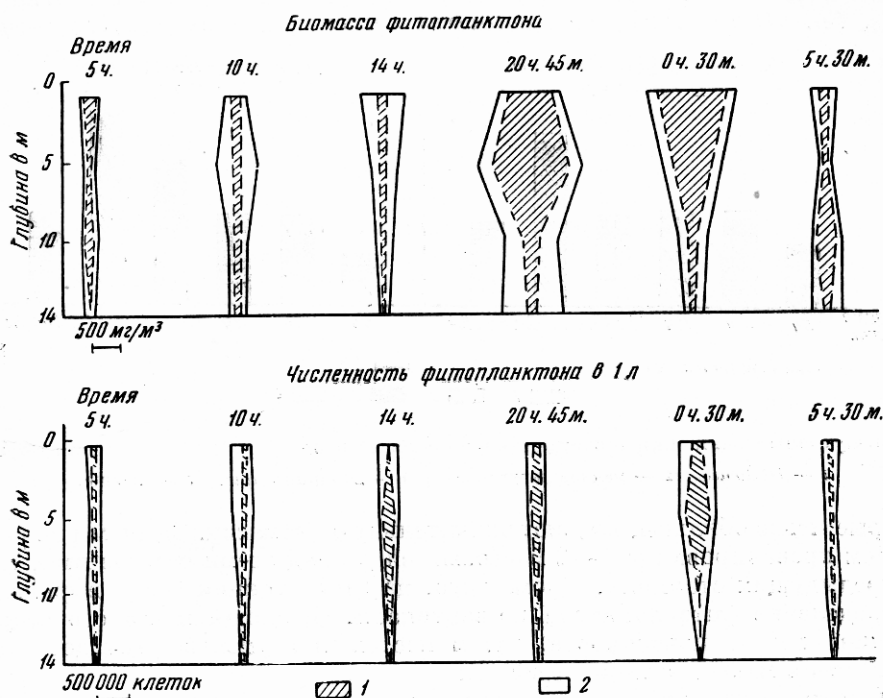


Рис. 5. Вертикальное распределение численности и биомассы фитопланктона на суточной станции III, 13—14 июля 1954 г.

1 — *Diatomeae*; 2 — *Dinoflagellatae* и пр.

к утру. Роль динофлагеллят на этой станции хотя несколько больше, чем на первой станции, но еще очень незначительна и поэтому суточные изменения их количества не оказывали большого влияния на ход общей кривой фитопланктона.

Численность зоопланктона в это время была в два раза выше, чем на первой станции, — около 600 тыс. особей в 1 м³.

Суточная станция III, 13—14 июля 1954 г. Суточная станция III существенно отличается от двух предыдущих. Она была взята в период, когда массовое развитие диатомовых закончилось, и в систематическом составе по количеству видов преобладали летние формы. Численность и биомасса фитопланктона на этой станции значительно ниже, чем на станциях I и II, а количество видов больше. Всего на станции отмечено 99 видов, из которых: *Dinoflagellatae* 42 вида, *Diatomeae* 41 вид, *Silicoflagellatae* 2 вида, *Coccolithophoridae* 4 вида, прочие 10 видов. Средняя биомасса составляет 0,5 г/м³. По численности диатомовые здесь составляют всего 30,4%, в то время как на 2 первых стан-

циях они преобладали над всеми другими группами фитопланктона и составляли 74,8—76,3%. Возрастает роль динофлагеллят, и особенно мелких жгутиковых, составляющих половину численности (51,5%) всего фитопланктона на станции, однако биомасса их незначительна, всего 11,7%, тогда как *Dinoflagellatae* составляют 41,6%, *Diatomeae* 46,6% и прочие 0,3%. Из динофлагеллят на этой станции преобладали следующие виды: *Prorocentrum micans* Ehrbg., *Peridinium triquetrum* Ehrbg., *Girodinium pingue* Schütt, из диатомовых: *Rhizosolenia calcar avis* Schultze, *Chaetoceros curvisetus* Cl., *Chaetoceros scabrosus* Pr.-Lavr., *Chaetoceros Lauderī* Ralfs, *Ch. affinis* Laud., *Leptocylindrus danicus* Cl. и ряд других видов.

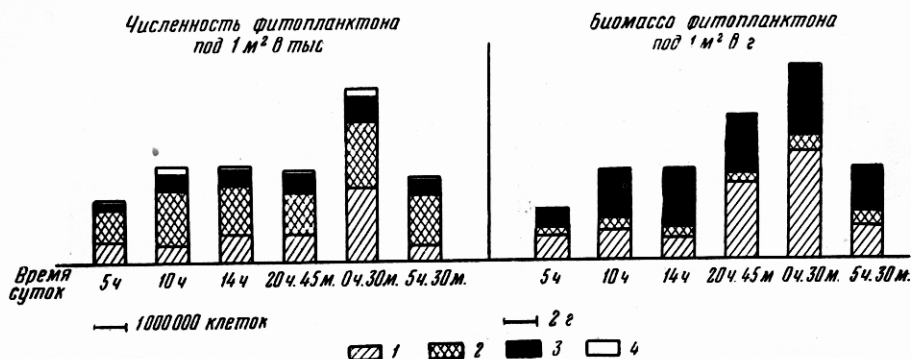


Рис. 6. Суточные изменения численности и биомассы фитопланктона 13—14 июля 1954 г.

1 — *Diatomeae*; 2 — мелкие жгутиковые; 3 — *Dinoflagellatae*; 4 — прочие.

которые менее обильны, но дают значительную биомассу. Здесь мы не наблюдаем преваширования 1—2 массовых видов над всеми остальными, как на предыдущих станциях. Кроме того, на этой станции более выражено распределение фитопланктона по вертикали. Основная масса его сосредоточивается на поверхности, затем постепенно уменьшается, достигая у дна очень малых величин (рис. 5).

Некоторое отклонение от такого распределения биомассы отмечается на 2 сериях, взятых в 10 часов и 20 ч. 45 м., когда биомасса на глубине 5 м была выше, чем на поверхности. На второй серии это увеличение получилось за счет нарастания количества нескольких видов *Diatomeae*, а на 4 серии увеличение вызвано скоплением в этом слое *Chaetoceros curvisetus*.

В бухте за эти сутки наблюдалось значительное различие в распределении температуры. Разница температуры у поверхности и у дна на первых 2 сериях была равна 4° (на 0 м 25°, у дна 21°), а во второй половине дня и утром 14 июля эта разница достигала 7° (на 0 м 25°, у дна 18°). Такое температурное расслоение по горизонтам могло быть вызвано явлениями сгона. В первой половине суток, т. е. с 7 до 13 часов 13 июля, наблюдался легкий бриз восточного направления, скоростью в 1—2 м/сек, а во второй половине дня ветер принял южное направление, скорость его достигала 10 м/сек, в районе наблюдений он мог вызвать явления сгона.

Однако, несмотря на перемещение водных масс в бухте, периоды нарастания и убывания количества фитопланктона в течение суток хорошо выражены. Наблюдается постепенное интенсивное нарастание биомассы в течение дня, с незначительным понижением в 14 часов. За день биомасса увеличивается до 371%, достигая максимума в 0 ч. 30 м., и к утру 14 июля понижается до 174%. В общем же за сутки отмечается нарастание биомассы фитопланктона на 74,8% от первоначальной величины биомассы

(рис. 6). В июле нарастание биомассы фитопланктона идет в течение 19 светлых часов суток, в то время как убыль происходит за очень короткий срок (5 часов). Такая закономерность нарастания и убывания обилия планктона наблюдается у всех его групп, но более хорошо выражена у *Dinoflagellatae*. Биомасса их к 0 ч. 30 м. ночи повышается более чем в 4 раза и к утру убывает почти в 2 раза. Такие резкие колебания обилия фитопланктона в течение суток, очевидно, объясняются интенсивным развитием в светлые часы суток и возросшей интенсивностью выедания его зоопланктоном, численность которого также значительно возросла (до 1 352 454 особей в 1 м³).

Суточная станция IV, 17—18 сентября 1954 г. На этой станции величина биомассы была самой высокой в 1954 г.

Среднесуточная биомасса в сентябре превышала биомассу первых 2 станций в 7—13 раз, а июльской и ноябрьской станций в 27—71 раз. Такая колоссальная величина биомассы вызывается «цветением» крупной диатомеи — *Cerataulina Bergonii* Perag., численность которой в 1954 г. достигала 3 600 000 клеток в литре. В предыдущие годы ее численность не превышала 300 тыс. клеток в литре, а в 1955 г. она едва достигала 30 тыс. клеток в литре. Такое количество *Cerataulina Bergonii* Perag., даже несколько выше — 4 000 000 клеток в литре — было отмечено Н. В. Морозовой-Водяницкой (1954) в Севастопольской бухте в 1949 г. Интересно отметить, что в 1954 г. в бухте развивались с одинаковой интенсивностью две формы *Cerataulina Bergonii* Perag. — крупная с размерами клеток $70 \times 14 \mu$ и мелкая со средними размерами клеток $45 \times 4,2 \mu$.

Всего на станции отмечено 87 видов фитопланктонных организмов; из них к *Dinoflagellatae* относятся 36 видов, *Diatomeae* 44 вида, *Silicoflagellatae* 2 вида и прочих 5 видов.

Средняя суточная биомасса фитопланктона, наблюдавшаяся на станции IV, была 14,0 г/м³.

По биомассе *Dinoflagellatae* составляют всего 0,6%, мелкие жгутиковые — 0,4%, *Diatomeae* — 98,9% и прочие 0,1%. Несмотря на то, что абсолютная величина биомассы *Dinoflagellatae* всего в 2 раза меньше, чем на июльской станции, ее относительное значение на фоне пышного развития *Cerataulina Bergonii* (93,9%) — ничтожно. По численности, кроме *Cerataulina Bergonii*, довольно обильными были мелкие жгутиковые *Chaetoceros curvisetus* Cl., *Leptocylindrus danicus* Cl., *Rhizosolenia calcar avis* Schultze.

Вертикальное распределение фитопланктона (рис. 7) и температуры воды оказались почти равномерными на протяжении всех суток. Наибольшая амплитуда колебания температуры была всего 1° (от 21,5 до 22,5). Ветер носил бризовый характер и скорость его не превышала 2—3 м/сек, слегка повышаясь во второй половине дня.

Суточный ход изменений численности и биомассы фитопланктона на станции IV в основном совпадает с типичным циклом нарастания днем и убывания во второй половине ночи. Только в 7 ч. 45 м. 17 сентября численность фитопланктона была значительно выше, чем в последующих сборах и даже превышала ночной максимум (рис. 8).

Возможно, здесь произошло скопление («пятно») фитопланктона, либо наблюдения совпали с резким затуханием развития *Cerataulina Bergonii*, поэтому утренний минимум предыдущих суток оказался выше вечернего максимума следующих суток.

В остальные часы наблюдений отмечалась обычная стройная картина увеличения количества фитопланктона с 14 часов до часа ночи и резкое снижение к 7 часам следующих суток.

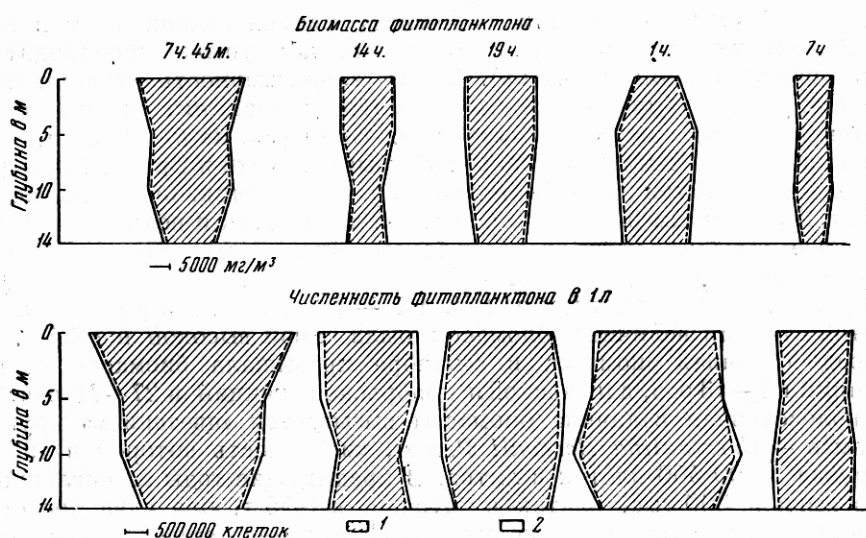


Рис. 7. Вертикальное распределение численности и биомассы фитопланктона на суточной станции IV, 17—18 сентября 1954 г.

1 — Diatomeae; 2 — Dinoflagellatae и пр.

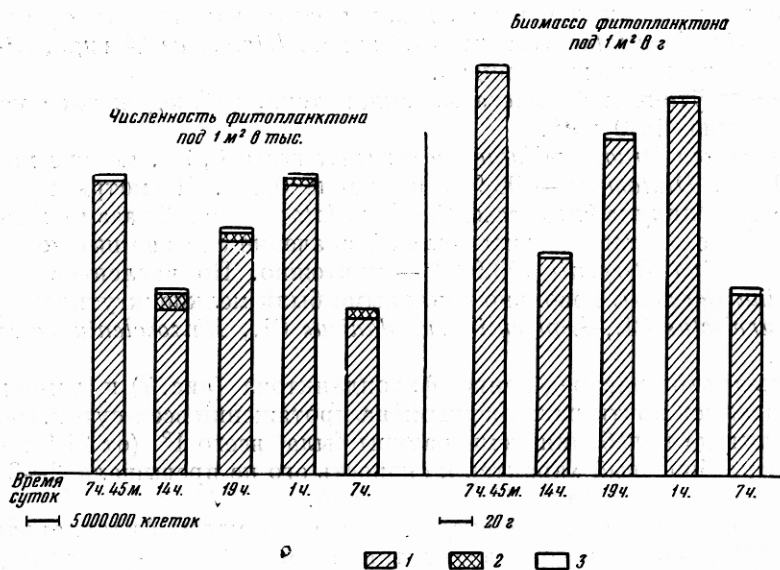


Рис. 8. Суточные изменения численности и биомассы фитопланктона 17—18 сентября 1954 г.

1 — Diatomeae; 2 — мелкие жгутиковые; 3 — Dinoflagellatae и пр.

Если принять биомассу в 14 часов за 100%, то картина распределения биомассы фитопланктона в течение суток выразится следующими данными: утром 17 сентября биомасса составляла 174,8%, к 14 часам дня она упала до 100%, во второй половине дня постепенно увеличивалась и к часу

ночи достигала максимальной величины 160,1%, затем за короткий срок (6 час.) упала до 78,5%, т. е. уменьшилась в 2 раза.

Такое резкое снижение биомассы в течение ночи, которое в абсолютных данных составляет 7 г/м³, естественно вызывает вопрос о его причинах. Очевидно, здесь сказывается влияние 3 одновременно действующих факторов. С одной стороны, прекращение деления клеток во второй половине ночи, с другой — значительное выедание зоопланктоном, так как численность его в это время была наибольшая (1 523 021 особей на 1 м³) и, наконец, общее затухание «цветения» *Cerataulina Bergonii*.

Интересно отметить, что на этой станции наблюдалось почти полное совпадение кривой суточного распределения фитопланктона с ходом содержания кислорода (по материалам сотрудника Севастоп. биол. ст. М. А. Добржанской). Очевидно, гидрологические условия на этой станции были более устойчивыми, так как в течение суток наблюдалось равномерное распределение температуры и очень слабые колебания солености.

Суточная станция V, 24—25 ноября 1954 г. Суточная станция V взята в конце ноября, поэтому характеризует скорее зимний период, чем позднесенний.

Как по численности, так и по биомассе это самая бедная станция из всех 5 суточных станций, проведенных нами. Всего на станции обнаружено 60 видов фитопланктонных организмов, из которых: *Dinoflagellatae* 22 вида, *Diatomeae* 27, *Silicoflagellatae* 1, *Coccolithophoridae* 2 и прочих 9 видов. По численности соотношение различных групп фитопланктона представлено так: *Dinoflagellatae* 5%, мелкие жгутиковые 71,5%, *Diatomeae* 21,8%, прочие 1,2%. По биомассе: *Dinoflagellatae* 42,0%, мелкие жгутиковые 41,0%, *Diatomeae* 16,2%, прочие 0,7%.

Таким образом, здесь наблюдается возрастание роли *Dinoflagellatae* за счет крупных его форм и уменьшение роли мелких жгутиковых. Перидиниевые и мелкие жгутиковые вместе составляют 83,1% всей биомассы фитопланктона. Роль диатомовых здесь невелика. Преобладающими видами на ноябрьской станции являются мелкие жгутиковые и нанопланктонные формы *Peridinea*: *Prorocentrum micans*, *Gonyaulax gracilis*, *Peridinium globulus*, из диатомовых в больших количествах встречались: *Cyclotella caspia* Grun., *Chaetoceros socialis* Lauder, *Leptocylindrus danicus* Cl.

Общая численность фитопланктона на станции составляла в среднем 225 700 клеток в 1 л, а биомасса — около 0,2 г/м³. Распределение по горизонтам равномерное с небольшим увеличением в 10-метровом горизонте в дневных сериях (рис. 9). Температура распределялась также равномерно на всех горизонтах во все часы наблюдений и равнялась 15°. Ветровой режим за сутки характеризовался легкими бризами, скоростью в 2—3 м/сек, утром и днем северного направления, а ночью восточного.

Суточные колебания количества и биомассы фитопланктона на этой станции хорошо выражены. Утром 24 ноября отмечалась минимальная биомасса, которую мы принимаем за 100% при вычислении суточных колебаний фитопланктона. В течение суток шло постепенное нарастание биомассы, и к 17 ч. 45 м. она почти удвоилась (197,1%), достигнув своего максимума за сутки. К часу ночи биомасса уменьшилась до 99,7% (в 2 раза) и к 8 часам утра 25 ноября опять повысилась до 113,8%. Сравнивая данные первой и последней серий наблюдений, мы видим, что за сутки общая биомасса фитопланктона незначительно (на 13,8%) возросла (рис. 10).

Суточные колебания более закономерны у *Dinoflagellatae* и мелких жгутиковых; последние были более многочисленны и по существу определяли

характер суточных изменений биомассы фитопланктона в ноябре. Распределение биомассы диатомовых в течение суток носило иной характер. В 8 ч. 30 м. их было больше чем в 14 часов, затем в 17 ч. 45 м. биомасса их несколько увеличилась, а к утру следующего дня упала до минимальной величины.

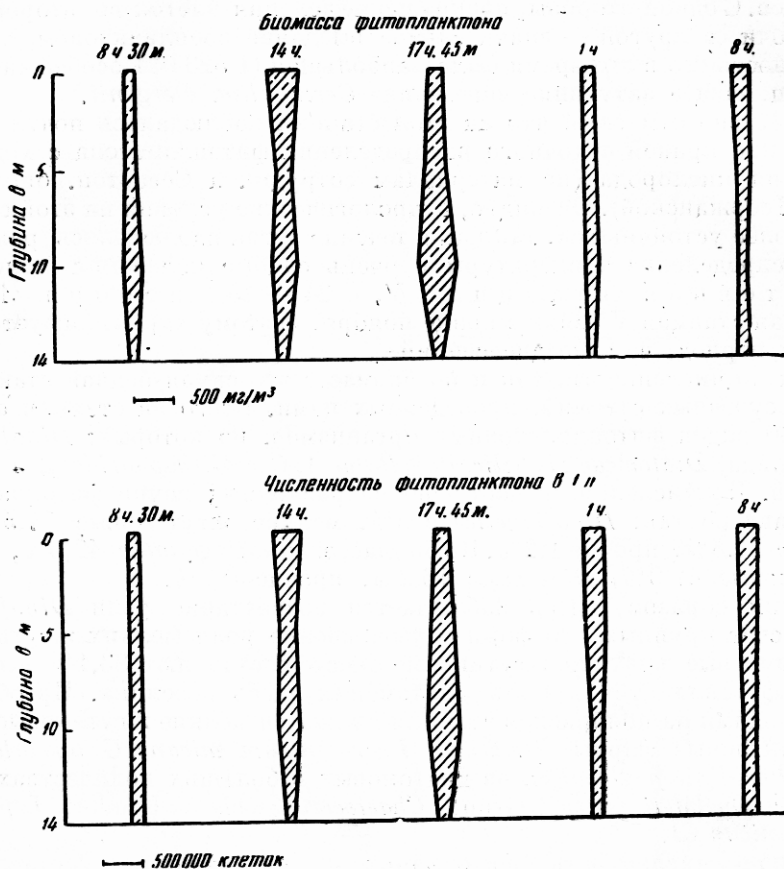


Рис. 9. Вертикальное распределение численности и биомассы общего фитопланктона на суточной станции V, 24—25 ноября 1954 г.

Данные по зоопланктону на этой станции отсутствуют, поэтому о соотношении между фито- и зоопланктоном можно сказать только предположительно, что зоопланктона в это время в бухте было еще довольно много, так как снижение численности фитопланктона в вечерние часы было значительным — почти в 2 раза.

Колебания обилия фитопланктона в морях зависят от ряда факторов: 1) метеорологических и гидрологических условий; 2) интенсивности и сроков деления фитопланктонных организмов; 3) степени отмирания клеток; 4) интенсивности выедания его зоопланктонными организмами.

Влияние гидрологических условий в бухтовом режиме сказывается значительно сильнее, чем в открытом море. Обилие и систематический состав фитопланктона находятся в большой зависимости от направления ветра и вызываемых им сгонных и нагонных течений. Огромное значение в суточной периодичности нарастания и убывания количества фитопланк-

тона имеет интенсивность деления клеток и выедания их зоопланктоном.

Эти факторы изучены еще очень слабо. Если по питанию зоопланктонных организмов в литературе имеются некоторые данные, то об интенсивности деления клеток фитопланктона, и особенно о времени деления их в течение суток, данных почти нет.

Некоторые авторы (Fritsch, 1935; Savage и Wimpenny, 1936; Hardy, 1936) считают, что диатомовые имеют тенденцию делиться ночью. В работе Уимпенни (Wimpenny, 1938) приводятся данные 2 суточных станций, проведенных 7—8 октября 1936 г. и 17—18 октября 1937 г., на площади со значительной популяцией *Biddulphia sinensis* Grey. В обоих случаях отмечено наибольшее количество диатомовых днем и больший процент

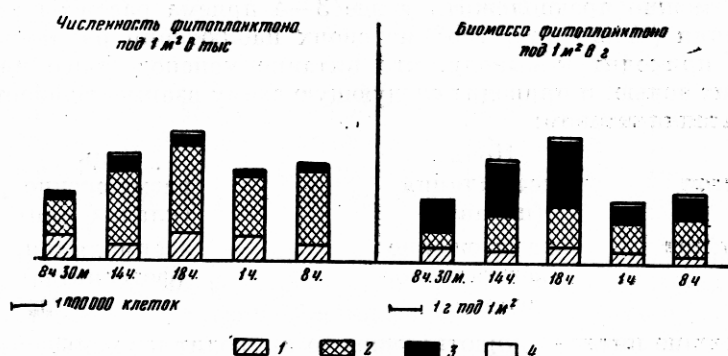


Рис. 10. Суточные изменения численности и биомассы фитопланктона 24—25 ноября 1954 г.

1 — Diatomeae; 2 — мелкие жгутиковые; 3 — Dinoflagellatae; 4 — прочие.

делящихся клеток ночью, но разобшение делящихся клеток и потому увеличение их численности происходит утром.

Число делящихся клеток в 2 ч. 29 м. составляло 42,6% всех клеток *Biddulphia*, в 6 часов — 31,3%, а в 10 часов — 26,2%. На второй станции процент делящихся клеток с 28%, отмеченных в полночь, падает до 20% к 4 часам.

Из наблюдений, проведенных в сентябре 1954 г. на Севастопольской биологической станции Л. А. Ланской над культурами различных видов диатомовых (*Melosira moniliformis* O. Müll., *Grammatophora marina* (Linghb.) Ktz., *Cerataulina Bergonii*, *Chaetoceros socialis*, *Skeletonema costatum*, *Chaetoceros curvisetus* и др.) видно, что у большинства видов диатомовых наблюдалось увеличение интенсивности деления в течение дня, затем резкое понижение вечером к 22 часам. Минимальный темп деления держался от 22 до 4 часов. Некоторые виды в эти часы совсем прекращали деление. Затем интенсивность деления быстро нарастала и в 5—6 часов утра достигала максимума. Таков примерно общий характер деления клеток осенью, хотя вполне возможны значительные отклонения у различных видов. Интенсивность деления клеток в другие сезоны года пока еще не известна.

Большое значение в изменении численности фитопланктона на протяжении суток имеет выедание его зоопланктоном. Основными потребителями фитопланктона в море являются веслоногие рачки — копеподы. Интенсивность выедания фитопланктона меняется в течение года в зависимости от изменения обилия, возраста — стадии копепод и систематического состава. У различных видов и различных стадий зоопланктонных организмов интенсивность питания различна. Кроме того, она зависит и

от плотности популяции самого фитопланктона. К. В. Беклемишев (1954) отмечает, что при избыточном питании во время «цветения» фитопланктона зоопланктон уничтожает в сутки без пользы для себя пищу в количестве 20—30% собственного веса. При обилии пищи *Calanus* выделяет по фекальному комку через каждые 20 мин. В бедной фитопланктоном воде при 16—17° *Calanus* выделяет пищу примерно через 2 часа. Из работ Реймонта и Гросса (Raymont a. Gross, 1942) следует, что *Calanus finmarchicus* выделяет в среднем 50 фекальных комков в сутки, т. е. он съедает 1200—12 500 водорослей весом 0,025—0,44 мг, или 1—2% своего веса. Как указывает Г. Н. Миронов (1954), ноктилюка, являющаяся в основном детрито-фитофагом, переваривает растительную пищу от 6 до 9 часов, следовательно, можно предположить у нее 3—4 приема растительной пищи.

Уимпенни (Wimpeny, 1938) из своих наблюдений на двухсуточных станциях приходит к выводу, что питание копепод более интенсивно происходит ночью, и приводит следующую схему взаимоотношения между зоо- и фитопланктоном:

	Ночь	День
Зоопланктон	ассимиляция (питание)	размножение (кладка яиц)
Фитопланктон	размножение (вегетативное деление)	ассимиляция (фотосинтез)

Увеличение питания животных ночью приводит к уменьшению количества диатомовых, а ночное возрастание деления диатомовых клеток — к увеличению популяции диатомовых днем. Эти изменения в диатомовых популяциях могут быть значительными за очень короткий срок.

Кроме батометрических проб, на первых 4 суточных станциях проведены количественные сетяные сборы планктона сеткой Джеди большая.

На суточных станциях, проведенных нами в 1954 г., одновременно с наблюдениями по фитопланктону сотрудник станции Т. С. Петипа вела наблюдения над зоопланктоном, его систематическим составом, численностью, вертикальным распределением и питанием.

Наблюдения за питанием копепод в различные сезоны года в течение суток проводились ею на двух видах: *Acartia clausi* и *A. latisetosa* в фиксированных пробах. Из этих данных Петипа делает следующие предварительные выводы (по устному заявлению): *Acartia clausi* и *Acartia latisetosa* питаются в течение всех суток, выделение фекальных комков (по экспериментам на живом материале) происходит в среднем через 20 мин. — 1 час, но интенсивность питания различна в различное время суток.

В питании этих 2 видов копепод наблюдалось 2 максимума: первый в 13—14 часов и второй в 1—2 часа ночи. Эти сроки для различных сезонов года по времени несколько сдвигаются.

У *Acartia clausi* в составе пищевого комка растительная пища занимает 30—40%, а у *Acartia latisetosa*, являющейся фитофагом, 80—90%, а иногда и 100%.

Избирательная способность у растительноядных копепод выражена слабо. Состав пищи растительноядных копепод прежде всего зависит от состава фитопланктона. В каждый сезон в пищевом комке рачков доминируют те виды водорослей, которые доминируют в это время в планктоне.

Беклемишев (1954) указывает, что в избирательном захвате пищи фильтрующими копеподами, вероятно, гораздо большую роль играет их малая способность к улавливанию мелких объектов, чем активный выбор той или иной пищи определенного сорта.

Анализ данных 5 суточных станций, проведенных нами в различные сезоны года, показывает, что несмотря на массу привходящих факторов (береговые и атмосферные стоки, сгонно-нагонные течения, температура и др.), влияющих на развитие фитопланктона в бухте, на всех суточных станциях наблюдалась определенная цикличность периодов нарастания и убывания количества фитопланктона. В светлые часы суток происходит повышение численности фитопланктона, во второй половине ночи — понижение.

Для станций, взятых в различные сезоны года, периоды нарастания и убывания фитопланктона по времени различны.

На станции I, взятой 12—13 февраля, и на станции V проведенной 24—25 ноября, максимум количества фитопланктона отмечался в 18—20 часов, а затем шло снижение обилия фитопланктона; к часу ночи и утром следующего дня наблюдалось опять повышение. На 3 остальных станциях, проведенных весной, летом и осенью, когда число часов дневного освещения больше, наблюдается более удлинённый период нарастания количества фитопланктона. Здесь днем наблюдалось постепенное увеличение количества фитопланктона; максимума оно достигало в 24 часа — час ночи, а затем к рассвету, за очень короткий срок, снижалось почти вдвое.

На 2 станциях, I и II, стройной картины в смене периодов нарастания и убывания количества фитопланктона не наблюдалось. Здесь происходило значительное нарастание обилия фитопланктона днем и очень слабое убывание ночью. Очевидно, это явление объясняется влиянием ряда причин, а именно: а) влиянием гидрологических условий (вертикальное перемешивание водных масс), б) слабым выеданием зоопланктоном, так как его численность в этом случае была небольшой, в) начинающимся цветением мелких форм диатомей *Skeletonema costatum*, *Chaetoceros socialis*. На 3 остальных станциях мы видим более закономерную смену циклов суточных изменений численности и биомассы фитопланктона.

В апреле, мае и сентябре в 14 часов наблюдалось незначительное снижение численности. Это, очевидно, можно объяснить существованием у зоопланктонных организмов (копепод) второго максимума интенсивности питания в эти часы суток.

Характеризуя различные сезоны 1954 г., по данным суточных станций в бухте, мы видим, что биомасса фитопланктона, как и численность, колеблется в значительных размерах по сезонам года.

В зимний период (февраль) биомасса фитопланктона составляла в среднем $1,8 \text{ г/м}^3$, в поздневесенний период (апрель) $1,08 \text{ г/м}^3$; летом (июль) $0,51 \text{ г/м}^3$; в осенний период (сентябрь) $14,00 \text{ г/м}^3$; в позднеосенний период (конец ноября) $0,20 \text{ г/м}^3$.

Продукция фитопланктона. Под продукцией обычно понимается сумма всего органического вещества, производимого организмами в данном месте за определенный промежуток времени.

В. А. Броцкая и Л. А. Зенкевич (1936) под продукцией подразумевают прирост биомассы за определенный промежуток времени, который складывается из естественного увеличения биомассы за счет роста, отрождения новых индивидуумов и убыли биомассы, обусловливаемой отмиранием особей, отходом в результате биологических превращений, миграций, вылова человеком и гибели от врагов и от наступления неблагоприятных для жизни условий.

Продукция фитопланктона складывается в основном из увеличения биомассы за счет деления клеток и убыли его от естественного отмирания и выедания зоопланктонными организмами. Определение этих

факторов требует постановки специальных трудоемких работ по определению темпа и сроков деления фитопланктона, а также по питанию зоопланктона.

Поскольку прямых данных по динамике фитопланктона пока еще очень мало, большинство авторов пользуется косвенными методами определения продукции фитопланктона и других организмов в водоеме. Этому вопросу в нашей и зарубежной литературе посвящено довольно много работ, но большинство из них говорят о продуктивности вообще, а не конкретно о величине и способах определения продукции.

Предложено несколько способов определения продукции фитопланктона биохимическим путем. Проведены (Atkins, 1926; Kreps a Verjbinskaya, 1932; Соорер, 1933) работы по определению продукции фитопланктона по разности каких-либо биогенных элементов до начала вегетативного периода (зима) и в конце лета. Однако все определения указанных авторов относились в действительности не к продукции фитопланктона за вегетативный период, которая по величине во много раз больше, а к условному приросту фитопланктона. Пюттер (Pütler, 1924) предложил химический метод определения продукции фитопланктона, заключающийся в выдерживании на свету и в темноте проб морской воды и определения в первом случае прироста растворенного кислорода и во втором случае потребления кислорода фитопланктоном и бактериями. Сумма этих определений давала величину фотосинтетической продукции кислорода, а следовательно объем синтеза органического вещества. С. В. Бруевич (1936) применил метод определения продукции фитопланктона по наблюдениям над суточным ходом растворенного кислорода и рН в самом море. Разница между полуденным максимумом и предрассветным ночным минимумом кислорода и рН является мерилем продукции фитопланктона. Переводя данные кислорода в глюкозу, он определял коэффициент P/B^1 для фитопланктона Северного и Южного Каспия, равным 3,7 за сутки. В. П. Воробьев (1949) для бентоса Азовского моря фактическую продукцию определял биостатическим методом. Сначала он определял остаточную продукцию, под которой понимал положительную разность между биомассами двух смежных наблюдений, затем на основании установленного ранее процентного соотношения (по весу) различных систематических групп организмов в желудках бентосоядных рыб в Азовском море он определил потребление рыбами различных групп бентоса. По потреблению рыбами организмов и остаточной продукции определена фактическая продукция (без учета естественной смерти) и коэффициент P/B .

А. В. Окул (1941) определяет продукцию *Copepoda* в Азовском море, учитывая данные по потреблению *Copepoda* всеми планктоноядными рыбами в течение года и принимая его равным 1,2 млн. т. Прибавляя к этой величине среднегодовую биомассу *Copepoda*, полученную в результате ежемесячных наблюдений над изменениями их биомассы, он получил годовую продукцию. Продукция этих организмов в Азовском море составляет, по его данным, 1,4 млн. т, или 6 г/м^3 . Коэффициент P/B равен 30 (где продукция 6 г/м^3 , средняя годовая биомасса $0,2 \text{ г/м}^3$).

Как Воробьев для бентоса, так и Окул для зоопланктона, при определении их продукции исходили из известной (заранее определенной) величины выедания. Для фитопланктона таких величин мы не имеем, поэтому чаще всего продукция фитопланктона определялась по разности между дневной максимальной и ночной минимальной биомассой фитопланк-

¹ Коэффициентом P/B обозначается отношение продукции к средней биомассе, или удельная продукция, определяющая прирост на единицу начального или среднего веса.

тона. Н. В. Морозова-Водяницкая (1954) предложила другой способ определения суточной продукции фитопланктона. Сущность этого метода состоит в том, что производились определения увеличения численности и биомассы каждого вида в отдельности за время, прошедшее между двумя наблюдениями (обычно за 4 часа). Суточный прирост биомассы для каждого вида определялся сложением всех величин прироста, зарегистрированных во все моменты наблюдений в течение суток. Суточная продукция всего фитопланктона определялась по сумме показателей суточного прироста для всех видов фитопланктона. По тому же принципу определялась суточная убыль каждого вида и всех фитопланктонных организмов. При таких расчетах были получены величины прироста и убыли, значительно более близкие к действительным, чем при определении этих величин по суммарной биомассе всего фитопланктона и по разнице биомассы, отмеченной только в периоды максимума и минимума.

При определении суточной продукции на наших станциях мы пользовались методом, предложенным Морозовой-Водяницкой. При анализе данных суточной продукции на всех суточных станциях по различным сезонам года мы столкнулись с совершенно неожиданным фактом, что в бухте при цветении какого-либо массового вида фитопланктонных организмов, когда его среднесуточная биомасса очень велика и сама продукция значительно превышает по своей абсолютной величине продукцию на всех остальных станциях, коэффициент P/V получился значительно ниже. Так, на станции IV при массовом цветении крупной диатомеи *Serataulina Bergonii*, достигавшей в 1954 г. исключительно больших величин, среднесуточная биомасса была равна 197 г под 1 м² поверхности моря, а продукция 90,9 г под 1 м², тогда отношение P/V равно 0,48. В то время как на июльской станции при среднесуточной биомассе всего в 7,2 г под 1 м² и продукции 19,7 г под 1 м² коэффициент P/V был равен 2,68.

Это заставило нас сделать попытку определить суточную продукцию фитопланктона, используя данные Л. А. Ланской по темпу деления основных массовых видов фитопланктонных организмов. Для этой цели, во избежание завышения величины продукции, нами брались данные темпа деления, полученные в фильтрованной морской воде. Как правило, эти величины значительно ниже, чем для питательного раствора. Расчет велся по каждому виду отдельно, причем за исходную величину бралась средняя численность фитопланктона за сутки, т. е. средняя из 5 серий наблюдений. Имея данные темпа деления клеток фитопланктона, можно легко определить число генераций в течение суток. Зная число генераций и учитывая, что фитопланктон размножается делением клеток на две, мы определяем величину популяции через n генераций, которая выражается величиной 2^n на каждую клетку фитопланктона. По формуле $N = X \cdot 2^n$, предложенной Веркманом и Вильсоном (1954) для бактерий, мы определяем всю популяцию в целом, где N — вся конечная популяция, X — начальная популяция (начальная численность фитопланктона), n — число генераций.

Логарифмируя это выражение, получим уравнение следующего вида:

$$\log N = \log X + n \log 2.$$

По этой формуле мы производим расчеты общей популяции каждого вида в отдельности: выразив эту величину в весовых единицах и вычтя из последней исходную (среднюю) биомассу, мы получили прирост этого вида фитопланктонных организмов за сутки или его суточную продукцию. Складывая продукцию всех видов, мы получим общую продукцию на суточной станции.

Таблица

Суточная продукция фитопланктона на 5 суточных станциях, вычисленная по темпу деления массовых видов фитопланктона *

Станция	Дата	Биомасса в мг под 1 м ² , рассчитанная по средней численности и темпу деления клеток	Суточная продукция мг под 1 м ² (г/м ³)	Фактически наблюдавшаяся средняя биомасса за сутки	P/B	Основные виды, определяющие суточную продукцию станции
I	12—13.II	63 380	38 843 (2,8)	24 537	1,6	<i>Cerataulina Bergonii</i> , <i>Melosira maniliiformis</i> , <i>Skeletonema costatum</i> и мелкие жгутиковые
II	15—16.IV	32 823	19 338 (1,4)	13 484	1,4	<i>Chaetoceros socialis</i> , <i>Sc. costatum</i> , <i>Cerataulina Bergonii</i> и мелкие жгутиковые
III	13—14.VII	13 509	7 283 (0,5)	6 226	1,1	<i>Peridinium triquetrum</i> , <i>Chaetoceros curvisetus</i> и мелкие жгутиковые
IV	17— 18.IX	567 916	372 479 (26,6)	195 470	1,9	<i>Cerataulina Bergonii</i> , <i>Chaetoceros socialis</i> . Мелкие жгутиковые (<i>Thalassionema nitzschioides</i>)
V	24— 25.XI	6 909	4 407 (0,30)	2 501	1,7	<i>Gonyaulax gracilis</i> , <i>Prorocentrum micans</i> , <i>Chaetoceros socialis</i> , <i>Cyclotella caspia</i> и мелкие жгутиковые

* Расчет суточной продукции производился по массовым видам фитопланктона, темп деления которых известен. Эти виды составляют на станции I 95,1%, на станции II—87,7%, на станции III—86,3%, на станции IV—99,1% от общей численности фитопланктона.

Так как почти на всех суточных станциях величины начальной (серия I) и конечной биомассы (серия V) очень близки и дают незначительные отклонения в сторону увеличения или уменьшения, то мы можем сделать предположение, что вся суточная продукция фитопланктона за этот же срок выедается зоопланктоном и отмирает естественной смертью. В. А. Водяницкий (1954) отмечает, что потребление фитопланктона в пищу происходит чрезвычайно энергично. Основываясь на литературных данных, этот автор указывает, что в Черном и Северном морях фитопланктон ежесуточно дает прирост в среднем на 30—50% и в той же мере поедается в течение ночи; малейший переход выедания за пределы возобновления резко снижает количество фитопланктона в течение нескольких дней, и лишь при вспышке развития планктона его количество оказывается избыточным; в этом случае наблюдается усиленное питание рачков.

Величина суточной продукции фитопланктона в разные сезоны года различна. Нам не удалось определить абсолютные величины суточной продукции всех видов фитопланктона, так как мы не располагали данными по темпу деления для всех видов и для всех сезонов года. Имеются средне-месячные данные по темпу деления для тех месяцев 1954 г., в которых мы брали суточные станции, но только по массовым видам фитопланктона.

Обычно по биомассе указанные виды составляют от 86 до 99 % от общей среднесуточной биомассы. Поэтому и величины продукции мы приводим только для данных видов (см. таблицу).

Анализируя данные таблицы суточной продукции фитопланктона на 5 суточных станциях, проведенных в различные сезоны года, мы видим, что величины суточной продукции очень варьируют по сезонам. Ранней весной, во время массового развития мелкой диатомовой водоросли *Skeletonema costatum* величина суточной продукции довольно велика, около $2,8 \text{ г/м}^3$. Весной, когда «цветение» *Skeletonema costatum* уже закончилось, а развитие *Chaetoceros socialis* не достигло своего максимума, суточная продукция фитопланктона была вдвое меньше: $1,4 \text{ г/м}^3$. Летом, когда весенний максимум в развитии фитопланктона заканчивается, отмечается развитие крупных форм перидиниевых, количественные показатели и темп деления которых очень невелики. Суточная продукция в этот период очень низка: $0,5 \text{ г/м}^3$.

Ранней осенью (сентябрь), в период массового «цветения» крупной диатомеи *Cerataulina Bergonii*, количество которой достигало 4 000 000 клеток в 1 л, а средняя биомасса за сутки выражалась величиной 14 г/м^3 , суточная продукция фитопланктона была самой большой за год — $26,6 \text{ г/м}^3$. Такую величину суточной продукции можно объяснить, с одной стороны, большой среднесуточной биомассой, принимаемой нами за исходную при расчете суточной продукции, а с другой — необыкновенно большим темпом деления клеток *Cerataulina Bergonii* в этот период. Ее клетки делились через каждые 15 часов, т. е. почти 2 раза в сутки.

Позднеосенний период характеризуется очень слабым развитием фитопланктона. Как численность, так и биомасса его была минимальной за весь год наблюдений. Отсюда и суточная продукция фитопланктона очень мала: $0,3 \text{ г/м}^3$.

ВЫВОДЫ

1. В изменениях численности и биомассы фитопланктона в течение суток наблюдается определенная закономерность. В дневные часы идет нарастание численности и биомассы фитопланктонных организмов, в темные, ночные часы происходит убывание. Основными факторами, определяющими суточную периодичность в количественных изменениях фитопланктона, являются: а) интенсивность деления клеток фитопланктона в течение суток и б) выедание его зоопланктонными организмами.

Л. А. Ланская на Севастопольской биологической станции установила, что деление клеток фитопланктонных организмов наблюдается в течение всех суток, но интенсивность его различна. Для большинства видов максимум разделившихся клеток отмечался в утренние часы, днем интенсивность колеблется у различных видов по-разному, но у всех видов самая минимальная величина разделившихся клеток приходится на ночные часы от 22 до 4 часов. Питание зоопланктона также происходит в течение всех суток, но, как и деление фитопланктона, имеет различную интенсивность в разное время суток. Здесь наблюдается два максимума в питании зоопланктонных организмов: первый в 13 — 14 часов дня и второй в 1—2 часа ночи (данные Т. С. Петипа).

2. Периоды нарастания и убывания фитопланктона в течение суток по времени неодинаковы для различных сезонов года: ранней весной и поздней осенью, когда продолжительность дневного освещения меньше, период нарастания фитопланктона значительно короче; летом и осенью период нарастания количества фитопланктона соответственно больше. Период убывания количества фитопланктона в первом случае более растянут, а во втором более кратковременен.

3. Суточная продукция в различные сезоны года сильно варьирует. Наибольших величин она достигает ранней весной и осенью (от 2,8 до 26,6 г/м³), а наименьших (0,30—0,52 г/м³) летом и поздней осенью.

4. Отношение продукции к средней биомассе, или коэффициент Р/В, в различное время года также неодинаково:

Период	Р/В
ранневесенний	1,6
весенний	1,4
летний	1,1
осенний	1,9
позднееосенний	1,7

ЛИТЕРАТУРА

- Беклемишев К. В. Питание некоторых планктонных копепод в дальневосточных морях. Зоол. журн., 1954, т. 33, в. 6.
- Броцкая В. А. и Зенкевич Л. А. Биологическая продуктивность морских водоемов. Зоол. журн., 1936, т. 15, в. 1.
- Бруевич С. В. Определение продукции органического вещества в море. Сб. «Академику В. И. Вернадскому», Изд-во АН СССР, 1936, т. 1.
- Веркман К. Х. и Вильсон П. В. Физиология бактерий. ИЛ, 1954.
- Водяницкий В. А. О проблеме биологической продуктивности водоемов. Тр. Севастопольск. биол. ст., 1954, т. VIII.
- Воробьев В. П. Бентос Азовского моря. Тр. АзЧерНИРО, 1949, в. 13.
- Морозова-Водяницкая Н. В. Фитопланктон Черного моря. Ч. II. Тр. Севастопольск. биол. ст., 1954, т. VIII.
- Мионов Г. Н. О питании некоторых планктонных организмов Черного моря. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1941, т. VII, в. 2.
- Мионов Г. Н. Питание планктонных хищников. Тр. Севастопольск. биол. ст., 1954, т. VIII.
- Окул А. В. Материалы по продуктивности планктона Азовского моря. Зоол. журн., 1941, т. XX, в. 2.
- Atkins W. R. G. A quantitative consideration of some factors concerned in plant growth in water, Part II. Some chemical factors. Journ. Conseil, 1926, v. 1.
- Cooper L. N. Chemical constituents of biological importance in the English channel. November 1930 to January 1932. Part II. Journ. Mar. Biol. Ass., 1933, v. 13, N 2.
- Fritsch F. E. Structure and Reproduction of the Algae. 1935, v. I.
- Hardy A. C. Plankton ecology and the hypothesis of animal Exclusion. Proc. Linn. Soc. London, 148 th. Session, part II, 64, London, 1936.
- Kreps E. a. Verjbinskaya N. The consumption of nutrient salts in the Barents sea. Journ. du Conseil, 1932, v. VII, N 1.
- Pütter A. Der Umfang der Kohlensäurereduktion durch die Planktonalgen. Pflüger's Arch. f. ges. physiol. Mensch. u. Tiere, 1924.
- Raymont E. a. Gross F., on the feeding and breeding of *Calanus finmarchicus* under laboratory conditions, Proc. Roy. Soc. Edinburgh, Section B (Biol.), 1942, v. LXI, part, III.
- Savage R. E. a. Wimpenny R. S. Phytoplankton and the Herring. Part II. 1933 and 1934. Min. Agric. a. Fish., Fish. Invest. Ser. II, London, 1936, XV, N 1.
- Wimpenny R. S. Diurnal variation in the feeding and breeding of Zooplankton related to the numerical balance of the zoo-phytoplankton community. Journ. du Conseil, 1938, v. 13, N 3.