

**ПИГМЕНТНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ СООБЩЕСТВ
ВОДРОСЛЕЙ ЭПИЛИТОНА РЕКИ КЕДРОВАЯ
(ПРИМОРСКИЙ КРАЙ)**

Л.А. Медведева

*Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН,
проспект «100 лет Владивостоку», 159, 690022 Владивосток, Россия.
E-mail: medvedeva@ibss.dvo.ru*

Приводятся данные о фитопигментных показателях водорослей эпилитона предгорной лососяной реки Кедровая (Приморский край). В сообществах водорослей преобладают цианобактерии, диатомовые и золотистые водоросли. Значения показателей хлорофилла *a* и каротиноидов подвержены значительным колебаниям. Регулирующее влияние на развитие эпилитона реки оказывает гидрологический режим. При высоких, но стабильных скоростях течения сообщества водорослей находятся в относительно равновесном, устойчивом состоянии. По содержанию хлорофилла *a* в воде определен трофический статус реки.

**PIGMENT CHARACTERISTICS OF THE EPILITHON ALGAE
COMMUNITIES OF KEDROVAYA RIVER
(PRIMORYE TERRITORY)**

L.A. Medvedeva

*Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far East Branch of the Russian
Academy of Sciences, 100 let Vladivostoku 159, 690022 Vladivostok, Russia.
E-mail: medvedeva@ibss.dvo.ru*

Data on phytopigment characteristics of the epilithon algae from foothill salmon Kedrovaya River (Primorye territory) are given. Cyanobacteria, diatoms and chrysophyte algae have dominated in the communities. Values of the chlorophyll *a* and carotenoids have significantly fluctuated. Hydrological regime has a regulatory effect on the development of the epilithon. At high, but stable rates, algae communities are in a relatively equilibrium, steady state. The trophic status of the river is determined by the content of chlorophyll *a*.

Введение

К сообществам организмов, создающим первичную продукцию в водных экосистемах, относятся фитопланктон, водоросли обрастаний (перифитон, эпилитон) и высшая водная растительность. Синтез органических веществ хлорофиллсодержащими организмами является энергетической основой для всех последующих звеньев трофической цепи. По составу и количеству фотосинтетических пигментов можно оценить степень развития водорослей, их биомассу, физиологическое состояние, продуктивность и другие параметры. Среди показателей продуктивности автотрофных организмов важное место занимает

хлорофилл *a*. Качественное содержание пигментов различно в разных систематических группах водорослей. Все растительные фотосинтезирующие клетки содержат хлорофилл *a*, называемый основным. Присутствие остальных фотосинтетических пигментов, которые относятся к вспомогательным или дополнительным, специфично для различных систематических групп. Хлорофилл *b* имеется в клетках зеленых водорослей. В клетках диатомовых, золотистых, динофитовых, криптофитовых и бурых водорослей содержится хлорофилл *c*. Группа каротиноидов включает множество природных органических пигментов, различные типы каротиноидов встречаются во всех группах водорослей (Водоросли..., 1989).

Фитопигментные и количественные показатели водорослей эпилимтона являются конечным результатом влияния предшествующих событий, условий и факторов. Колебания значений фитопигментных показателей водорослей, наблюдаемые нами в изучаемый период, можно рассматривать по меньшей мере в двух аспектах: пространственном (от переката к плесу) и временном (от апреля к ноябрю), однако отделить их один от другого практически невозможно.

Изучению различных аспектов функционирования водных экосистем на основе фотосинтетических пигментов посвящены работы ряда дальневосточных исследователей (Сиротский, Медведева, 1996; Сиротский, 1998, 2007, 2014; Юрьев, 1996, 1998; и др.).

Наша работа является частью нового подхода к исследованию речной системы, разрабатываемого группой коллег под руководством д.б.н. Т.М. Тиуновой (Тиунова и др., 1996; Tiunova et al., 1998). Сочетание количественного анализа сообществ бентосных организмов с методом картирования впервые позволило составить карты микрораспределения водных животных и водорослей на исследуемом участке, получить количественные данные о пространственных и временных изменениях структуры многовидового сообщества лососевой реки. Впервые метод был опробован нами на экспериментальном участке р. Кедровая, расположенном в 500 м выше усадьбы заповедника «Кедровая падь». В качестве структурного элемента речной системы был взят участок «плес–перекат», который является типичным для ритрали горных и предгорных рек Приморья.

Цель работы – определение пигментных характеристик сообществ водорослей-обратателей (эпилимтона) р. Кедровая и изучение факторов их динамики и пространственной неоднородности.

Материал и методика

Образцы водорослей эпилимтона для определения фотосинтетических пигментов были взяты параллельно с отбором проб зообентоса и проб материала на количественный анализ водорослей обростаний. Из камней, изъятых из русла реки с помощью бентометра Леванидова, выбирался камень с максимальной степенью альгообрастаний. Водоросли с камня счищали синтетической щеткой в кювету с определенным объемом воды (чаще всего 100 мл, реже 200 мл). Фиксированный объем полученной суспензии водорослей, взятый мерной пипеткой, переносили в фильтровальную воронку с дальнейшим сепарированием водорослей на мембранных стекловолоконистых фильтрах марки Whatman GF/C. Объем пробы для фильтрации определялся визуально по степени густоты суспензии водорослей и колебался от 5 до 60 мл. Площадь камней рассчитывали по их проекции на бумаге весовым методом (Водоросли..., 1989).

Дальнейшая обработка материала на спектрофотометре была проведена к.б.н. С.Е. Сиротским (ИВЭП ДВО РАН, г. Хабаровск), которому мы выражаем свою глубокую признательность. Фотосинтетические пигменты водорослей рассчитывали согласно ряду источников (Margalef, 1964; Report of SCOR-UNESCO., 1966; Lorenzen, 1967; Strickland, Parsons, 1968). Нами были получены следующие показатели: концентрации хлорофиллов *a*, *b*, *c*; общих каротиноидов; отношение каротиноидов к хлорофиллу *a*; пигментное отношение; пигментный индекс; концентрация феопигментов; процент феопигментов.

Для компьютерной обработки данных использовали программу CHLO, созданную к.б.н. А.Ю. Семенченко (Приморский Океанариум ДВО РАН, г. Владивосток).

Параллельно с обработкой материала на фитопигменты проводился подсчет количественных характеристик (численности и биомассы) водорослей счетным методом (Водоросли..., 1989), а также определение видового состава водорослевых сообществ. Всего было собрано и обработано 532 пробы.

Результаты и обсуждение

Видовой состав водорослей обследованного участка р. Кедровая достаточно хорошо изучен нами ранее. В перифитонных альгосообществах преобладали диатомовые водоросли из класса Pennatophyceae. Наиболее разнообразными и многочисленными были реофильные диатомеи: *Gomphoneis olivaceum* (Hornemann) Dawson ex Ross et Sims, *Gomphonema angustatum* (Kützing) Rabenhorst, *Encyonema silesiacum* (Bleisch) Mann, *Cymbella turgidula* Grunow, *Hannaea arcus* (Ehrenberg) Patrick, *Cocconeis placentula* Ehrenberg, *Achnantheidium minutissimum* (Kützing) Czarnecki. Из других отделов водорослей заметную роль играли *Homoeothrix janthina* (Bornet et Flahault) Starmach из цианобактерий, *Hydrurus foetidus* (Villars) Trevisan из золотистых и *Ulothrix zonata* (Weber et Mohr) Kützing из зеленых. Видовой состав водорослей с апреля по ноябрь практически не изменялся, но в некоторые периоды отдельные виды выходили на уровень доминантов. Ранее нами были получены данные о численности и биомассе водорослей реки и динамике этих показателей (Медведева, 2001, 2014).

В таблице 1 приведены характеристики состояния руслового потока и данные уровня воды, предшествующие моменту взятия проб, расход воды в момент взятия пробы, а также средние значения фитопигментных характеристик водорослей отдельно на плесе и перекате (по данным 1993–1994 гг.).

Естественно, что периодом интенсивного развития водорослей соответствует увеличение концентрации их пигментных характеристик.

При относительно стабильном состоянии водной среды в начале вегетационного периода отмечены незначительные колебания значений хлорофилла *a* и каротиноидов. Незначительный подъем уровня в начале июня и невысокие паводки с подъемом уровня воды до 105 см (конец июня, июль 1993 г.) не имели отрицательного влияния на сообщества водорослей обследованного участка, а напротив, привели к увеличению концентраций хлорофилла *a* водорослей до 12,84–25,34 мг/м² на перекате и плесе соответственно (табл. 1; рис. 1). В таких же пропорциях возросли и концентрации каротиноидов: 8,35–13,31 мг/м². Август 1993 г. характеризовался прохождением тайфуна «Робин», когда в течение 10 дней уровень воды держался на отметках 100–180 см (рис. 1). Паводок, вызванный этим тайфуном, привел к серьезным последствиям: увеличению мутности воды, перераспределению грунта в русле реки и вызвал частичное изменение направления руслового потока. Передвижение грунта привело к удалению водорослевых пленок с поверхности камней, что отразилось на значениях концентраций хлорофилла *a* (2,6–3,09 мг/м²) и каротиноидов (1,14–1,23 мг/м²). Относительная стабильность водных масс в сентябре позволила сообществам водорослей на короткое время прийти в нормальное состояние, однако затем кратковременный, но очень сильный октябрьский паводок (с подъемом уровня воды до 210 см) вновь привел к почти полному смыву водорослей. Значения концентрации хлорофилла *a* снизились до 2,88–2,57 мг/м², показатели концентрации каротиноидов до 1,58–1,73 мг/м². В дальнейшем, до зимнего ледостава на реке наблюдался постоянно низкий уровень воды, что вызвало бурное развитие водорослевых масс до уровня летних значений: 14,95–17,9 мг/м² и 10,41–12,75 мг/м² концентраций хлорофилла *a* и каротиноидов соответственно (табл. 1; рис. 1).

1994 г. в целом характеризовался более стабильными гидрологическими условиями и практически отсутствием паводков (рис. 2). Исследования были начаты в марте, когда

Таблица 1

Гидрологические условия и средние фитопигментные показатели эпилимниона р. Кедровая (1993–1994 гг.)

Дата	Предшествующее состояние реки	Т, °С	Уровень воды, см	Расход воды, м³/сек	Перекат		Плес			
					Хл а, мг/м²	С, мг/м²	Хл а, мг/м²	С, мг/м²		
1993 г.										
24.04	Вскрытие льда, слабый весенний паводок	3,8–4,3	56–78	0,885	1,0	0,46	0,42	1,44	0,01	0,31
9.05	Стабильность	5,0–11,2	67–69	0,53	2,64	1,5	0,69	2,24	1,06	0,48
24.05	Стабильность	8,5–14,4	63–67	0,34	2,13	0,85	0,4	2,21	0,97	0,43
10.06	Незначительный подъем уровня	8,5–12,3	60–87	0,98	3,95	2,14	0,54	7,35	3,34	0,46
28.06	Паводок	9,9–11,6	75–105	2,14	12,84	8,35	0,66	15,68	10,73	0,69
18.07	Паводок	10,8–14,0	68–106	2,55	8,14	4,58	0,57	25,34	13,31	0,52
3.08	Сильный паводок	11,5–12,5	84–104	2,85	4,28	2,03	0,44	4,9	3,07	0,6
23.08	Тайфун «Робин» в течение 10 дней	11,6–13,6	100–180	2,37	2,6	1,14	0,41	3,09	1,23	0,4
9.09	Стабильность	14,0	65–70	0,39	3,6	2,48	0,68	4,43	3,38	0,73
8.10	Кратковременный сильный паводок	9,5–12,7	103–210	0,57	2,88	1,73	0,59	2,57	1,58	0,6
24.10	Относительная стабильность	6,9–9,6	64–88	0,41	3,21	1,83	0,57	2,29	1,2	0,58
8.11	Относительная стабильность	5,6–6,8	63–88	0,77	10,82	7,24	0,82	7,02	4,35	0,64
25.11	Небольшой подъем уровня	1,2–2,6	66–96	0,91	17,9	12,75	0,71	14,95	10,41	0,7
1994 г.										
20.03	От льда свободны небольшие участки русла	1,7–3,3	Данные об уровне воды отсутствуют	0,115	8,86	3,4	0,47	7,24	5,09	0,77
3.04	Стабильность	0,5–2,7		1,38	4,19	2,42	0,53	3,71	1,55	0,36
19.04	Незначительный подъем уровня	6,6–7,6		1,7	6,27	4,44	0,66	8,03	5,26	0,64
12.05	Незначительный подъем уровня	9,9–10,2		1,57	10,67	5,63	0,41	6,65	5,81	0,54
26.05	Стабильность	9,0–14,2		0,87	12,85	6,05	0,47	5,82	3,35	3,23
6.06	Стабильность	9,2–15,5		0,54	11,6	5,65	0,46	5,22	3,61	0,4
21.06	Стабильность	10,2–12,0		0,31	10,91	10,72	0,75	11,96	9,09	0,58
20.07	Незначительный подъем уровня	15,5–16,9	1,16	3,35	1,19	0,32	8,14	5,68	0,63	

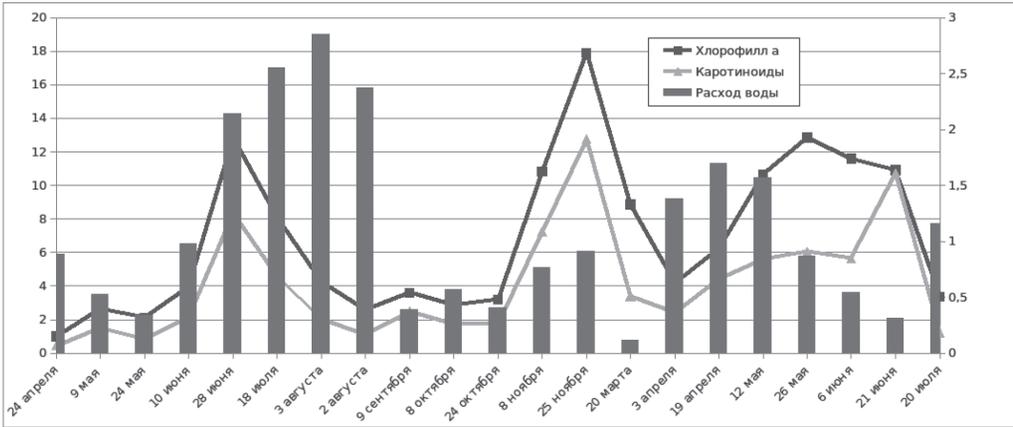


Рис. 1. Динамика концентрации хлорофилла *a* и каротиноидов в зависимости от расхода воды (перекат) в р. Кедровая (1993–1994 гг.)

основная площадь речной поверхности еще была покрыта льдом. Масса водорослей концентрировалась на освещенных свободных ото льда участках, достигая довольно высоких значений: 7,24–8,86 мг/м² хлорофилла *a* и 3,4–5,09 мг/м² каротиноидов. Незначительные подъемы уровня воды в апреле-мае не вызывали значительного сокращения биомассы водорослей, а стабильность условий водного потока вплоть до конца июня обусловила лишь незначительные флуктуации концентраций фитопигментных показателей: хлорофилла *a* – в пределах от 5,22 до 12,85 мг/м² и каротиноидов – от 3,35 до 10,72 мг/м². Небольшой подъем уровня воды в конце июля вызвал уменьшение концентраций фитопигментных показателей на перекате обследованного участка до 3,35 мг/м² (хлорофилла *a*) и 1,19 мг/м² (каротиноидов). На плесовом участке такого падения пигментных значений не наблюдалось.

Наиболее наглядно зависимость между расходами воды и средними значениями концентраций хлорофилла *a* и каротиноидов на перекате и плесе отражены на рисунках 1 и 2.

Необходимо отметить, что минимальные и максимальные значения фитопигментных характеристик имеют весьма значительный разброс величин (табл. 2).

Важным показателем физиологического состояния клеток водорослей и сообщества водорослей в целом служит величина отношения общих каротиноидов к хлорофиллу *a* (индекс $C/Хл\ a$). Каротиноиды более стабильны, чем хлорофилл *a*, поэтому при старении сообщества водорослей, ухудшении физиологического состояния водорослей или при не-

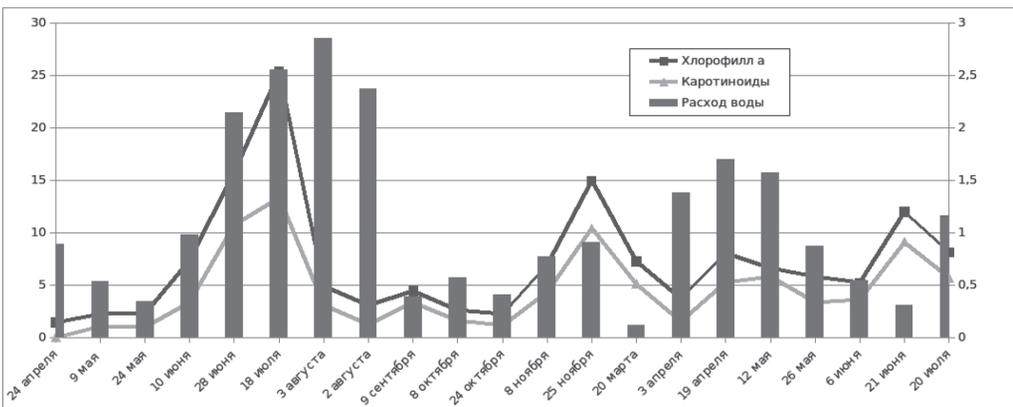


Рис. 2. Динамика концентрации хлорофилла *a* и каротиноидов в зависимости от расхода воды (плес) в р. Кедровая (1993–1994 гг.)

Таблица 2

Минимальные и максимальные пигментные показатели водорослей р. Кедровая (1993–1994 гг.)

Дата	Пережат			Плес		
	Хл <i>a</i> , мг/м ²	С, мг/м ²	С/Хл <i>a</i>	Хл <i>a</i> , мг/м ²	С, мг/м ²	С/Хл <i>a</i>
1993 г.						
24.04	<u>0,1</u> 2,19	<u>0,1</u> 0,8	<u>0,3</u> 0,61	<u>0,4</u> 3,0	<u>0,27</u> 0,89	<u>0,14</u> 0,42
9.05	<u>0,4</u> 11,78	<u>0,0</u> 6,06	<u>0,0</u> 3,24	<u>0,66</u> 6,61	<u>0,16</u> 2,73	<u>0,08</u> 0,75
24.05	<u>0,48</u> 7,05	<u>0,15</u> 2,58	<u>0,1</u> 0,59	<u>0,85</u> 3,03	<u>0,08</u> 1,6	<u>0,1</u> 0,66
10.06	<u>1,57</u> 9,73	<u>0,88</u> 4,5	<u>0,41</u> 0,81	<u>2,52</u> 15,2	<u>0,11</u> 9,08	<u>0,27</u> 0,6
28.06	<u>1,97</u> 31,44	<u>1,19</u> 20,08	<u>0,57</u> 0,93	<u>8,83</u> 23,3	<u>7,41</u> 14,8	<u>0,61</u> 0,9
18.07	<u>2,46</u> 25,98	<u>0,78</u> 13,04	<u>0,32</u> 1,57	<u>5,45</u> 66,57	<u>2,63</u> 35,35	<u>0,4</u> 0,63
3.08	<u>1,45</u> 9,81	<u>0,0</u> 4,76	<u>0,0</u> 0,62	<u>1,98</u> 8,32	<u>1,47</u> 4,88	<u>0,36</u> 0,87
23.08	<u>0,6</u> 5,34	<u>0,09</u> 2,39	<u>0,11</u> 0,64	<u>0,63</u> 5,51	<u>0,0</u> 2,97	<u>0,0</u> 0,67
9.09	<u>1,09</u> 6,84	<u>0,71</u> 4,7	<u>0,51</u> 1,03	<u>1,92</u> 8,15	<u>1,02</u> 8,73	<u>0,53</u> 1,13
8.10	<u>1,55</u> 5,49	<u>0,62</u> 3,95	<u>0,33</u> 0,85	<u>1,52</u> 3,37	<u>0,65</u> 3,47	<u>0,36</u> 1,26
24.10	<u>0,32</u> 11,15	<u>0,14</u> 6,34	<u>0,3</u> 1,01	<u>0,7</u> 4,17	<u>0,52</u> 3,4	<u>0,23</u> 1,2
8.11	<u>4,03</u> 27,54	<u>1,35</u> 18,3	<u>0,27</u> 4,54	<u>4,85</u> 8,7	<u>2,47</u> 7,37	<u>0,35</u> 1,23
25.11	<u>2,33</u> 54,6	<u>1,45</u> 38,74	<u>0,45</u> 1,01	<u>4,8</u> 20,95	<u>2,87</u> 17,72	<u>0,45</u> 0,99
1994 г.						
20.03	<u>0,76</u> 45,46	<u>0,5</u> 14,73	<u>0,06</u> 0,81	<u>2,36</u> 14,21	<u>0,35</u> 10,45	<u>0,12</u> 2,34
3.04	<u>1,83</u> 13,5	<u>0,36</u> 6,86	<u>0,1</u> 1,59	<u>0,3</u> 6,98	<u>0,42</u> 4,87	<u>0,08</u> 0,77
19.04	<u>3,5</u> 10,94	<u>1,95</u> 16,11	<u>0,36</u> 1,74	<u>2,9</u> 12,88	<u>2,54</u> 13,68	<u>0,42</u> 1,06
12.05	<u>1,5</u> 43,95	<u>0,52</u> 22,38	<u>0,1</u> 0,72	<u>0,62</u> 14,34	<u>0,98</u> 10,07	<u>0,2</u> 0,7
26.05	<u>0,0</u> 35,58	<u>0,0</u> 19,57	<u>0,31</u> 0,7	<u>0,0</u> 14,14	<u>0,0</u> 8,28	<u>0,49</u> 37,9
6.06	<u>2,6</u> 35,57	<u>0,19</u> 18,03	<u>0,07</u> 1,03	<u>1,55</u> 15,26	<u>0,21</u> 10,07	<u>0,07</u> 0,75
21.06	<u>0,76</u> 34,4	<u>0,25</u> 42,55	<u>0,06</u> 1,86	<u>0,49</u> 29,09	<u>0,12</u> 27,84	<u>0,09</u> 1,12
20.07	<u>1,44</u> 5,81	<u>0,31</u> 3,78	<u>0,14</u> 0,65	<u>2,26</u> 13,74	<u>0,57</u> 12,7	<u>0,19</u> 1,19

В числителе – минимальные значения, в знаменателе – максимальные.

благоприятных воздействиях на них факторов среды, которые могут вызвать разрушение хлорофилла, величина отношения С/Хл *a* возрастает. Во время наших исследований средние значения индекса С/Хл *a* колебались в рамках от 0,32 до 0,82 на пережатке и от 0,31 до 3,23 на плесе (табл. 1), а минимальные и максимальные показатели изменялись в еще больших пределах (табл. 2).

Согласно нашим данным, показатели пигментных характеристик водорослей в исследованном водотоке подвержены значительным колебаниям. Чаще всего минимальные, максимальные и средние значения этих показателей в целом на плесе выше, чем на пере-

кате. По-видимому, сообщества водорослей в этих местообитаниях меньше нарушаются паводковыми водами, чем водоросли на перекатах, а после падения уровня воды сообщества водорослей на плесе восстанавливаются быстрее, чем на перекате, так как на таких участках быстрее снижается скорость течения.

Не каждое наводнение приводит к тотальному уменьшению показателей хлорофилла и каротиноидов, и, соответственно, биомассы. Невысокие подъемы воды от 80 до 100 см не оказывают угнетающего влияния на численность и биомассу водорослей, что подтверждается пиками значений в летнее время.

Таким образом, наши данные подтверждают, что основным фактором, определяющим степень развития водорослей в водотоках, является их гидрологический режим, обусловленный конкретными климатическими условиями на водосборной площади. Регулирующая роль паводка в развитии сообществ перифитона для рек Северной Америки, Канады, Японии, а также Нижнего Амура отмечается в ряде работ (Tomimaga, Ichimura, 1966; Boot et al., 1985; Сиротский, Медведева, 1996 и др.). При частых паводках в водных объектах поддерживается низкий уровень развития водорослей, а их максимум устанавливается в период межени.

Все перечисленные соотношения показателей перифитона исследуемых водотоков находятся в пределах известных данных для рек горного типа (Сиротский, Медведева, 1996) и характеризуют нормальное физиологическое состояние водорослей в период исследований.

По схеме, разработанной С.Е. Сиротским в отношении трофического статуса водных объектов и определению классов качества воды по содержанию хлорофилла *a* в фитопланктоне и водорослях перифитона (Сиротский, 1998) обследованный участок реки относится к олиготрофным водам.

Литература

- Водоросли. Справочник. 1989.** Вассер С.П., Кондратьева Н.В., Масюк Н.П. и др. Киев: Наукова думка. 608 с.
- Медведева Л.А. 2001.** Некоторые данные о динамике численности и биомассы эпилитонных водорослей реки Кедровая // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 1. Владивосток: Дальнаука. С. 31–37.
- Медведева Л.А. 2014.** Количественные характеристики сообществ перифитонных водорослей реки Кедровая (Приморский край) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 6. Владивосток: Дальнаука. С. 443–452.
- Сиротский С.Е. 1998.** К вопросу о трофической классификации водоемов и водотоков на основании величин первичной продукции и концентрации хлорофилла *a* // Биогеохимические и гидроэкологические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток: Дальнаука. С. 77–83.
- Сиротский С.Е. 2007.** Трофический статус водных объектов бассейна реки Бурея // Гидроэкологический мониторинг зоны влияния Бурейского гидроузла. Хабаровск. С. 105–124.
- Сиротский С.Е. 2014.** Фотосинтетические пигменты в перифитоне водотоков бассейнов рек Зея и Бурея // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 6. Владивосток: Дальнаука. С. 619–628.
- Сиротский С.Е., Медведева Л.А. 1996.** Пигментные характеристики водорослей перифитона водотоков на Дальнем Востоке // Биогеохимические и экологические исследования природных и техногенных экосистем Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука. С. 86–96.
- Тиунова Т.М., Тесленко В.А., Медведева Л.А., Кочарина С.Л. 1996.** Новый методологический подход к изучению многовидовых сообществ бентосных организмов малой лососевой реки Дальнего Востока // VII съезд Гидробиологического общества РАН. Казань. Т. 1. С. 81–84.
- Юрьев Д.Н. 1996.** Динамика хлорофилла *a* в подледном фитопланктоне и криоперифитоне р. Амур и факторы, ее определяющие // Биогеохимические и экологические исследования природных и техногенных экосистем Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука. С. 97–112.
- Юрьев Д.Н. 1998.** Пигментные характеристики криоперифитона и подледного фитопланктона р. Амур // Биогеохимические и гидрологические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток: Дальнаука. Вып. 7. С. 84–96.
- Boot J.T., Dunn C.S., Naiman R.J. 1985.** Benthic community metabolism in four temperate stream systems: An interbiome comparison and evaluation of the river continuum concept // *Hydrobiologia*. V. 123, N 1. P. 1–45.
- Lorenzen C. J. 1967.** Determination of chlorophyll and phaeopigments: spectrophotometric equations // *Limnol. Oceanogr.* V. 12. P. 342–346.
- Margalef R. 1964.** Correspondence between the classic types of lakes and the structure and dynamic properties of their populations // *Intern. Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie. Verhandlungen*. V. 15, Pt. 1. P. 169–175.

- Report of SCOR-UNESCO working group 17. 1966.** Determination of photosynthetic pigments in seawater. UNESCO. p. 9–18.
- Strickland J.D.H., Parsons T.R. 1968.** A practical handbook of seawater analysis // Bulletin Fisheries Research Board of Canada. Queen's Printer. Is. 167. 311 p.
- Tiunova T.M., Teslenko V.A., Medvedeva L.A., Kocharina S.L. 1998.** Long-term research of the small salmon rivers of the Far East of Russia // Proceedings of the 2nd East Asia-Pacific regional conference «Long-term ecological research in the East Asia-Pacific region: biodiversity and conservation of terrestrial and freshwater ecosystems». Tsukuba. P. 39–46.
- Tominaga H., Ichimura S. 1966.** Ecological studies on the organic matter production in mountain river ecosystem // Bot. Mag. Tokyo. V. 73. P. 815–829.