

**СОДЕРЖАНИЕ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ПИГМЕНТОВ  
В ВОДОРОСЛЯХ ПЕРИФИТОНА МАЛЫХ РЕК ЗАКАЗНИКА  
«ХЕХЦИРСКИЙ» (ХАБАРОВСКИЙ КРАЙ)**

**Н.М. Яворская<sup>1,2</sup>, М.А. Климин<sup>1</sup>**

<sup>1</sup>*Институт водных и экологических проблем ДВО РАН,  
ул. Дикопольцева, 56, г. Хабаровск, 680000, Россия. E-mail: yavorskaya@ivep.as.khb.ru*  
<sup>2</sup>*ФГБУ «Заповедное Приамурье», ул. Калинина, 27Б, г. Хабаровск, 680000, Россия*

Приведены первые сведения по содержанию фотосинтетических пигментов в водорослях перифитона малых рек заказника «Хехцирский». Установлено, что пигментные характеристики имели большие сезонные и межгодовые колебания, которые обусловлены природно-климатическими условиями и биологическими особенностями водорослей перифитона. По годовым величинам интегральной первичной продукции обследованные реки относятся к высокопродуктивным водотокам. Современное экологическое состояние малых рек заказника оценивается как удовлетворительное.

**CONTENT OF PHOTOSYNTHETIC PIGMENTS IN THE ALGAE  
PERIPHYTON OF SMALL RIVERS IN THE KHEKHCIRSKIY  
WILDLIFE SANCTUARY (Khabarovsk Territory)**

**N.M. Yavorskaya<sup>1,2</sup>, M.A. Klimin<sup>1</sup>**

<sup>1</sup>*Institute of Water and Ecological Problems FEB RAS,  
56 Dikopoltsev Str., Khabarovsk, 680000, Russia. E-mail: yavorskaya@ivep.as.khb.ru*  
<sup>2</sup>*The joint directorate of state natural reserves and national parks of the Khabarovsk Territory  
«Zapovednoye Priamurye», 27B Kalinin Str., Khabarovsk, 680000, Russia*

The first information on the content of photosynthetic pigments in the algae of the periphyton of small rivers of the Khekhtsirsky wildlife sanctuary is given. It was established that the pigment characteristics had large seasonal and inter-annual fluctuations, which were dictated by the environmental conditions and biological features of periphyton algae. According to the annual values of the integral primary production, the surveyed rivers belong to highly productive water courses. The current ecological status of small rivers in the reserve is assessed as satisfactory.

**Введение**

Заказник «Хехцирский», расположенный в южной части Хабаровского края в пределах хребтов Малый и Большой Хехцир, является буферной зоной заповедника «Большехехцирский». Почти треть его территории пронизана густой сетью малых рек, берущих свое начало на этих хребтах (Флора..., 2011). В реках, имеющих горный или предгорный характер, основную роль в образовании первичной продукции играют водорослевые обрастания камней, среди которых в количественном отношении преобладают диатомовые перифитона и зеленые нитчатки (Богатов, 1994; Леванидова и др., 1989). Информация о физиологических характеристиках

перифитонного сообщества, в частности, данные о степени развития, функциональном состоянии и продуктивности водорослей позволяют судить об экологическом благополучии водотока и степени его эвтрофикации (Белая, Христофорова, 2011).

Исследования проводились в среднем течении рек Елька, Моховая, Бешеная, ручье без названия и в нижнем течении рек Левая и Правая рядом с автодорожным мостом у с. Корсаково-2. Обследованные реки протекают по малонаселенной территории, где расположены сельские поселения и дачные участки. Относятся они к категории чистых и имеют большое рекреационное значение. В настоящее время на данной территории начались работы по строительству различных объектов федерального значения, которые затрагивают многие водотоки, в том числе рр. Левая и Правая (Яворская, 2015).

Целью работы являлось определение трофического статуса и качества воды малых рек заказника «Хехцирский» по содержанию фотосинтетических пигментов в водорослях перифитона.

### Материал и методы

Материалом для определения фотосинтетических пигментов служили водоросли перифитона, которые отбирали ежемесячно в мае–ноябре 2015 г., апреле–ноябре 2016 г. в рр. Левая и Правая, в апреле, июне 2018 г. в р. Елька, в апреле 2018 г. – в ручье без названия, в июне 2018 г. в реках Моховая и Бешеная.

Река Левая (20 км) и р. Правая (16 км) протекают на протяжении нескольких километров по территории заповедника «Большехецирский» и заказника «Хехцирский», далее – по частично застроенной местности вне охранной зоны и, сливаясь в 0,8 км от протоки Амурская, впадают в нее единым водотоком. Река Елька (17 км) впадает в р. Каменушка справа в 6 км от устья. Река Моховая (17 км) является левым притоком р. Бешеная и впадает в нее в 10 км от устья. Река Бешеная (37 км) с правого берега впадает в р. Сита (Стрелка) в 31 км от устья (Гидрологическая изученность, 1966). Ручей без названия (длиной менее 10 км) является притоком р. Елька.

Грунт дна в реках представлен разноразмерной галькой с примесью песка, в ручье – песчано-илистой смесью с примесью детрита. Температура воды в р. Елька в апреле составила 5,3°C, в июне – 10,5°C, в р. Моховая – 17°C, р. Бешеная – 19°C, ручье без названия – 5,6°C. Минимальные значения (1 °C) зафиксированы в весенний и осенний периоды (март, апрель, ноябрь) в рр. Левая и Правая, максимальные (19 °C) – в летний (июнь) в р. Бешеная. Сезонная динамика температуры воды в рр. Левая и Правая представлена на рисунке 1.

С глубины 0,05–0,30 м методом случайной выборки доставали 2–5 камней, с которых водоросли перифитона счищали щеткой в определенном объеме воды. Затем определяли площадь камней по их проекции весовым методом (Вассер и др., 1989). Водоросли перифитона концентрировали из 0,2–0,55 л воды через фильтры обеззоленные «синяя лента» (ТУ 6-09-1678-77). Всего отобрано 37 проб водорослей перифитона.

Определение пигментов перифитона проводили с помощью спектрофотометра UV-mini-1240 фирмы Shimadzu по стандартной методике в 90% ацетоновом экстракте (ГОСТ, 1990) с учетом методических уточнений М.А. Климина и С.Е. Сиротского (2005). Информация о количестве осадков в г. Хабаровск по месяцам 2015–2016 гг. взята из (Погода, 2019). Оценка качества воды по концентрации хлорофилла *a* в перифитоне водотоков выполнена по (Сиротский, Юрьев, 2000).

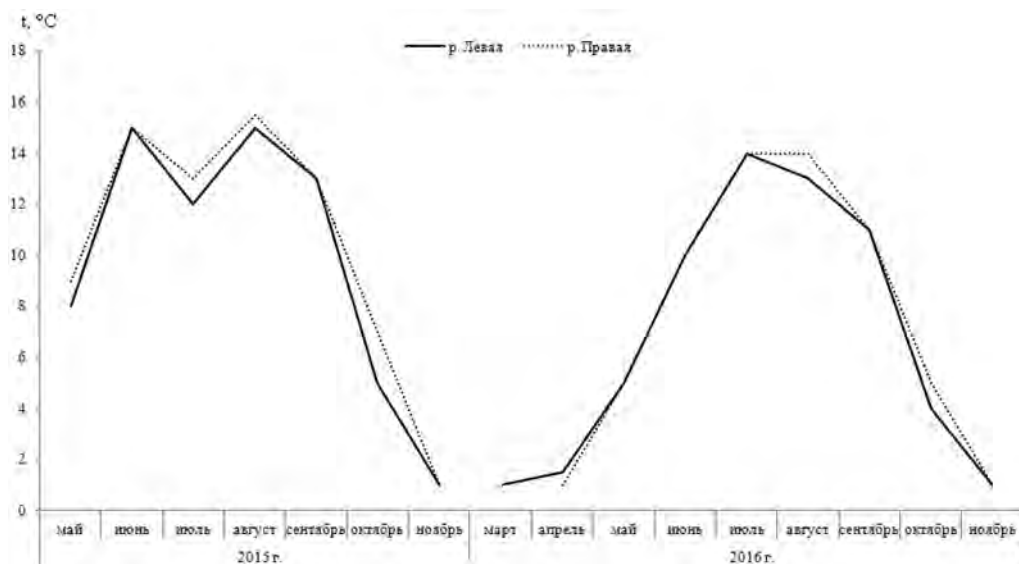


Рис. 1. Сезонная динамика температуры воды в рр. Левая и Правая в период исследований, 2015–2016 гг.

Расчет первичной продукции под  $1 \text{ м}^2$  и определение трофического статуса рек проведены по методикам, приведенным в работах Бульона (1983) и Винберга (1960).

### Результаты и обсуждение

Пигменты перифитона можно разделить на две основные группы: зеленые – хлорофиллы  $a$ ,  $b$ ,  $c_1 + c_2$  ( $c$ ), и желтые – каротиноиды. Качественное распределение пигментов различно в разных систематических отделах водорослей. Если хлорофилл  $a$  содержится в водорослях всех типов, то хлорофилл  $b$  – только у зеленых водорослей, а хлорофилл  $c$  – у диатомей, перидиней и хризомонад (Ермолаев, 1989).

Результаты измерений концентраций фотосинтетических пигментов в водорослях перифитона водотоков заказника «Хехцирский» представлены в таблице.

Хлорофилл  $a$  по количественному содержанию в клетках перифитона является основным показателем его фотосинтетической активности. Как обязательный компонент фотосинтеза, он имеет прямое отношение к процессам новообразования органического вещества в водоемах. По его количеству оценивают степень развития водорослей, их биомассу и первичную продукцию, определяют уровень трофности водоемов, степень эвтрофикации и интенсивность самоочищения вод (Ермолаев, 1989). По результатам всех наблюдений в реках заказника «Хехцирский» концентрация основного пигмента растительной клетки – хлорофилла  $a$  – колебалась в широких пределах: от  $0,08$  (апрель 2016 г., р. Правая) до  $153,65 \text{ мг/м}^2$  (июнь 2015 г., там же), составив в среднем  $37,07 \text{ мг/м}^2$ . Содержание хлорофилла  $a$  в некоторых образцах достигало 86% от суммарного количества хлорофилла ( $a + b + c$ ).

Концентрация характерного для зеленых водорослей хлорофилла  $b$  колебалась от  $0$  (октябрь 2016 г., р. Левая) до  $21,21 \text{ мг/м}^2$  (ноябрь 2015 г., р. Правая) (в среднем  $3,40 \text{ мг/м}^2$ ), а дополнительного пигмента диатомовых и золотистых водорослей – хлорофилла  $c$  – от  $0,01$  (апрель 2016 г., р. Правая) до  $26,52 \text{ мг/м}^2$  (ноябрь 2015 г., р. Правая) (в среднем  $5,80 \text{ мг/м}^2$ ).

Величина отношения хлорофилла  $a$  к хлорофиллу  $c$  находилась в интервале  $4,59$ – $15,56$  (в среднем  $7,27$ ), с наименьшим значением в ноябре 2015 г.

Таблица

**Содержание в водорослях перифитона водотоков заказника «Хехцирский» фотосинтетических пигментов и величины их соотношений, 2015–2018 гг.**

| Водоток            | Год  | $C_{\text{хл } a^2}$<br>МГ/М <sup>2</sup> | $C_{\text{хл } b^2}$<br>МГ/М <sup>2</sup> | $C_{\text{хл } c^2}$<br>МГ/М <sup>2</sup> | $C_k$ , МГ/М <sup>2</sup> | $C_k/C_{\text{хл } a}$ | $C_{\text{хл } a}/C_{\text{хл } c}$ | $I_{430/664}$        |
|--------------------|------|---|---|---|---------------------------|------------------------|-------------------------------------|----------------------|
| Бешеная            | 2018 | 2,89                                      | 0,46                                      | 0,41                                      | 2,89                      | 1,00                   | 6,99                                | 3,38                 |
| Елька              | 2018 | 51,33                                     | 6,68                                      | 7,59                                      | 25,00                     | 0,49                   | 6,77                                | 2,06                 |
|                    |      | 26,27                                     | 1,58                                      | 2,56                                      | 13,36                     | 0,51                   | 10,26                               | 1,98                 |
| Моховая            | 2018 | 4,32                                      | 1,55                                      | 0,69                                      | 3,27                      | 0,76                   | 6,26                                | 2,52                 |
| ручей без названия | 2018 | 9,17                                      | 1,74                                      | 1,10                                      | 5,18                      | 0,56                   | 8,35                                | 2,20                 |
| Левая*             | 2015 | 43,35<br>(4,29–86,41)                     | 3,31<br>(0,71–8,01)                       | 6,38<br>(0,42–15,02)                      | 32,76<br>(1,77–66,63)     | 0,68<br>(0,41–1,03)    | 7,43<br>(4,83–10,26)                | 1,96<br>(1,34–2,31)  |
|                    |      | 2016                                      | 21,81<br>(0,23–73,12)                     | 1,02<br>(0–4,82)                          | 3,17<br>(0,03–10,89)      | 15,91<br>(0,31–56,17)  | 0,71<br>(0,37–1,31)                 | 7,26<br>(6,24–10,14) |
| Правая*            | 2015 | 80,97<br>(5,01–153,65)                    | 9,56<br>(1,04–21,21)                      | 13,98<br>(0,32–26,52)                     | 67,92<br>(3,83–137,77)    | 0,78<br>(0,58–1,03)    | 7,51<br>(4,59–15,56)                | 1,76<br>(1,25–2,23)  |
|                    |      | 2016                                      | 23,47<br>(0,08–60,02)                     | 1,61<br>(0,07–4,91)                       | 3,44<br>(0,01–8,42)       | 15,49<br>(0,17–36,88)  | 0,79<br>(0,43–2,27)                 | 6,71<br>(5,14–14,23) |

Примечание. \* – средние показатели и пределы колебаний (в скобках) содержания фотосинтетических пигментов и величин их соотношений;  $C_{\text{хл } a}$  – концентрация хлорофилла *a*;  $C_{\text{хл } b}$  – концентрация хлорофилла *b*;  $C_{\text{хл } c}$  – концентрация хлорофилла *c*;  $C_k$  – концентрация каротиноидов;  $C_k/C_{\text{хл } a}$  – отношение каротиноидов к хлорофиллу *a*;  $C_{\text{хл } a}/C_{\text{хл } c}$  – отношение хлорофилла *a* к хлорофиллу *c*;  $I_{430/664}$  – значение пигментного индекса.

(р. Правая) и наибольшим – в июле 2015 г. (там же). Данный показатель характеризует фотосинтетическую активность водорослей перифитона, уменьшаясь в стареющем сообществе и детритном материале.

Каротиноидные пигменты (каротин и ксантофиллы) – желтые фотосинтетические пигменты перифитона. Количество каротиноидов в перифитоне варьировало от 0,17 (апрель 2016 г., р. Правая) до 137,77 мг/м<sup>2</sup> (июнь 2015 г., там же), среднее значение этого показателя составило 28,03 мг/м<sup>2</sup>.

Отношение каротиноидов к хлорофиллу *a* позволяет судить о физиологическом состоянии водорослей (Сиренко, 1972). Высокие значения этого отношения характеризуют старение популяции перифитона (Ермолаев, 1989). Средняя величина отношения каротиноидов к хлорофиллу *a* за период наблюдений составила 0,73 при минимальном значении 0,37 (май 2016 г., р. Левая) и максимальным – 2,27 (апрель 2016 г., р. Правая).

Пигментный индекс, являющийся отношением суммы всех пигментов к хлорофиллу *a*, отражает пигментное разнообразие водорослевого сообщества (Margalef, 1960). Считается, что для нормально функционирующего фитопланктона этот коэффициент обычно равен 1,25–4,0 (Бульон, 1983). За период наших исследований были зафиксированы следующие значения пигментного индекса: минимальное – 1,25 (август, 2015 г., р. Правая), максимальное – 5,80 (апрель, 2016 г., там же), среднее – 2,24.

Как видно из данных, приведенных в таблице, разовые сборы проб водорослей перифитона в водотоках существенно отличаются по содержанию

фотосинтетических пигментов. Например, отобранные в один срок в июне 2018 г. пробы из рек Бешеная, Моховая и Елька показали довольно разные количественные результаты. Это же можно сказать и о собранных в апреле 2018 г. пробах в р. Елька и ручье без названия. Естественно, что анализ разовых проб не позволяет описать функционирование перифитонного сообщества при различных сценариях погодных условий в течение теплого сезона года, а дает лишь приблизительную оценку некоторых характеристик рек и ручья. Так, пигментный состав водорослей перифитона р. Елька несколько отличается от такового других водотоков, в которых были взяты разовые пробы, поскольку концентрация в нем хлорофилла *c* выше, чем хлорофилла *b*. Это может быть следствием развития в реках различных видов водорослей.

**Сезонная динамика пигментов.** Практически все значения пигментных характеристик, определенные в разовых пробах (см. таблицу), находятся внутри диапазона колебаний значений, полученных для объектов, где проводилось изучение изменений содержания пигментов водорослей в их сезонной динамике в течение двух лет – рр. Левая и Правая. Результаты этих исследований представлены на рисунках 2 и 3. Установлено, что за период исследований в перифитоне данных рек концентрация пигментов и показатели соотношений существенно варьировали, однако характер их сезонной динамики оказался очень близок. Наиболее заметно на развитие водорослей перифитона малых рек в теплый период года влияет количество и распределение атмосферных осадков. После прохождения паводков, обычно разрушающих сообщество перифитона, требуется некоторое время на его восстановление.

В мае 2015 г. невысокое содержание пигментов в обеих реках могло быть обусловлено двухдневными дождями (около 40 мм осадков), прошедшими за два дня до отбора проб, что явно увеличило количество воды и скорость ее течения в реках.

В июне, после продолжительного сухого периода, количество пигментов стало заметно выше, причем в р. Правая, как выяснилось позже, был зафиксирован абсолютный максимум их суммарного содержания. Июльский отбор, осуществленный через четыре дня после прохождения циклона (70 мм осадков за 2 дня), в обеих реках зафиксировал сезонный минимум содержания пигментов, поскольку водоросли были смыты паводком. В августе, после длительной межени, сообщества

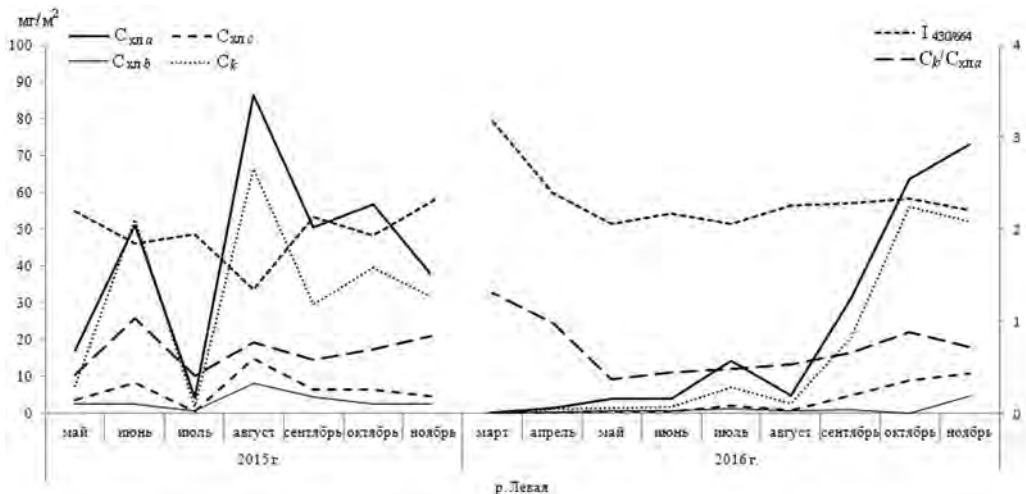


Рис. 2. Динамика концентрации пигментов и их соотношений в р. Левая, 2015–2016 гг.

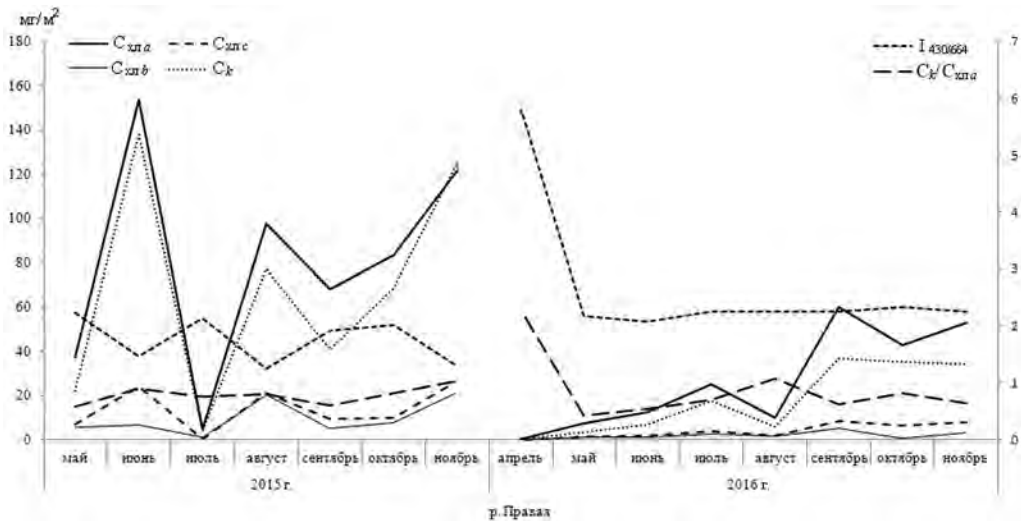


Рис. 3. Динамика концентрации пигментов и их соотношений в р. Правая, 2015–2016 гг.

водорослей восстановились. Здесь следует обратить внимание на очень близкие значения практически всех пигментных характеристик в обеих реках.

Даты следующих трех отборов образцов (сентябрь–ноябрь) выпали на достаточно сухие периоды, поэтому концентрации пигментов колебались незначительно. Так, в сентябре их количество снизилось, а в октябре слегка выросло. Ноябрь – единственный месяц, когда направление изменений содержания пигментов и их соотношений в рр. Левая и Правая кардинально отличалось. Вероятно, это связано с особенностями гидрологических характеристик этих водотоков и некоторой неопределенностью результатов протекания процессов фотосинтеза в предзимний период.

Следующий год по распределению атмосферных осадков внутри теплого сезона существенно отличался от предыдущего. В апреле–августе температурный режим был неустойчивым, а осадки выпадали неравномерно. Июнь оказался устойчиво холодным и дождливым, в июле осадков выпало около нормы, а в августе – гораздо выше нормы. В сентябре отмечался повышенный фон температуры воздуха, однако с началом октября резко похолодало. В октябре–ноябре наблюдался дефицит осадков (Государственный доклад..., 2017).

В этот год в обеих реках с весны и практически до конца лета фотосинтетических пигментов водорослей перифитона было очень мало. Только осенью, после прохождения августовского паводка, отмечено их существенное увеличение. Как и в осенний период 2015 г., динамика пигментов осенью 2016 г. в этих реках несколько отличается по направленности, однако, учитывая достаточно близкие параметры, это вряд ли существенно.

Отдельным образом следует отметить достаточно интересный факт, выявленный в ранневесенний период 2016 г. в обеих реках. Так, максимальные значения пигментного индекса и величин отношения  $C_k/C_{chl a}$ , характеризующие пигментное разнообразие в популяции водорослей, соответствуют в марте и апреле минимальному (почти нулевому) содержанию пигментов. Сравнивая комплекс данных характеристик с таковыми в июле 2015 г., когда в обеих реках произошло резкое уменьшение пигментов, можно видеть, что показатели пигментного индекса и отношения каротиноидов к хлорофиллу *a* в последнем случае столь сильно не возрастали. Объяснение этого, скорее всего, кроется в интенсивности развития водорослевого



сообщества, низкой ранней весной и высокой в летний период. В связи с этим, вероятно, является целесообразным при дальнейших исследованиях динамики пигментов водорослей водотоков отдельно рассматривать показатели каждого срока отбора и, при необходимости, исключать такие аномальные данные в процессе расчета средних величин.

В целом же, сезонная динамика пигментных характеристик рр. Левая и Правая за период наблюдений однонаправлена и отличается только в частности.

*Трофический статус и состояние экосистемы.* Трофический статус малых рек заказника «Хехцирский» по средним за вегетационные периоды значениям концентрации хлорофилла *a* в перифитоне оценивается как слабо эвтрофный, III класс качества, воды умеренно-загрязненные. Годовые для данных рек показатели продукции перифитона находятся в пределах от 1 до 2243 гС/м<sup>2</sup> или от 13 до 26 247 ккал/м<sup>2</sup>, средние – 541 гС/м<sup>2</sup> или 6333 ккал/м<sup>2</sup> в год; вылов рыб – 0,18% от первичной продукции. В итоге, водные массы рек заказника «Хехцирский» по показателям продукции перифитона относятся к водотокам наивысшего уровня трофности – гиперэвтрофным.

### Заключение

Таким образом, в результате впервые проведенных исследований установлено, что пигментные характеристики малых рек заказника «Хехцирский» имели большие сезонные и межгодовые колебания, которые обусловлены природно-климатическими условиями и биологическими особенностями водорослей перифитона. Максимальные концентрации хлорофилла *a* и, соответственно, величин первичной продукции наблюдались в периоды летней и осенней межени, что связано с активным развитием водорослей перифитона, минимальные – весной – сразу после схода льда и летом, после прохождения паводков. Следует отметить, что величина первичной продукции водорослей перифитона в ноябре может еще вырасти, а биомасса бентоса снижается (Яворская, Климин, 2019). В целом, в обследованных реках заказника наблюдаются благоприятные условия для фотосинтеза и развития водорослей. Содержание хлорофилла *a* в малых реках заказника сопоставимо с таковым в других реках Дальнего Востока России (Яворская, 2017). Резкие изменения погодных условий (паводки, вызванные сильными дождями) существенно влияют на развитие перифитона малых рек.

По годовым величинам интегральной первичной продукции малые реки заказника «Хехцирский» относятся к высокопродуктивным водотокам. Современное экологическое состояние водотоков на основе пигментных характеристик водорослей перифитона можно оценить как удовлетворительное.

### Благодарности

Авторы выражают благодарность за помощь в организации и проведении работ на территории заказника сотрудникам ФГБУ «Заповедное Приамурье».

### Литература

- Богатов В.В. 1994.** Экология речных сообществ российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука. 218 с.
- Белая С.А. Христофорова Н.К. 2011.** Фотосинтетические пигменты водорослей перифитона в водотоках Сихотэ-Алинского биосферного заповедника // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 5. Владивосток: Дальнаука. С. 53–60.

- Бульон В.В. 1983.** Первичная продукция планктона внутренних водоемов. Л.: Наука. 150 с. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 98).
- Вассер С.П., Кондратьева Н.В., Масюк Н.П., Паламарь-Мордвинцева Г. М., Ветрова З.И. и др. 1989.** Водоросли: справочник. Киев: Наукова Думка. 608 с.
- Винберг Г.Г. 1960.** Первичная продукция водоемов. Минск: Изд-во АН БССР. 329 с.
- Государственный доклад о состоянии и об охране окружающей среды Хабаровского края в 2016 году. 2017.** Ижевск: ООО «Принт-2». 226 с.
- ГОСТ 17.1.04.02-90. ВОДА. Методика спектрофотометрического определения хлорофилла *a*. 1990.** М.: Издательство стандартов. 14 с.
- Гидрологическая изученность. 1966.** Т. 18. Вып. 1. Амур. Ленинград. 487 с.
- Ермолаев В.И. 1989.** Фитопланктон водоемов бассейна озера Сартлан. Новосибирск: Наука. Сибирское отделение. 96 с.
- Климин М.А., Сиротский С.Е. 2005.** Распределение фотосинтетических пигментов в профиле торфяных отложений как отражение колебаний климата в голоцене // Биогеохимические и геоэкологические процессы в экосистемах. Вып. 15. Владивосток: Дальнаука. С. 237–248.
- Леванидова И.М., Тесленко В.А., Лукьянченко Т.И., Макаренко М.А., Семенченко А.Ю. 1989.** Структура сообществ донных беспозвоночных как основа биомониторинга горных рек Сихотэ-Алиня // Систематика и экология речных организмов. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 69–73.
- Сиренко Л.А. 1972.** Физиологические основы размножения сине-зеленых водорослей в водохранилищах. Киев: Наукова Думка. 202 с.
- Сиротский С.Е., Юрьев Д.Н. 2000.** Трофический статус водных объектов бассейна Амура по содержанию хлорофилла «а» в автотрофных организмах // Геохимические и эколого-биогеохимические исследования в Приамурье. Вып. 10. Владивосток: Дальнаука. С. 111–129.
- Погода. 2019.** Метеостанция Хабаровск, осадки за 2014–2019 гг. // Погода на погода. ru. 10.05.2019.– [http://www.pogoda.ru/].
- Флора и растительность Большехецирского заповедника. 2011.** Хабаровск: Частная коллекция. 192 с.
- Яворская Н.М. 2015.** Структура сообществ донных беспозвоночных животных реки Левая (бассейн реки Амур) (Хабаровский край) // Амурский зоологический журнал. Т. 7, № 1. С. 14–19.
- Яворская Н.М. 2017.** Содержание фотосинтетических пигментов в водорослях перифитона протоки Амурской (Хабаровский край) // Региональные проблемы. Т. 20, № 1. С. 5–10.
- Яворская Н.М., Климин М.А. 2019.** Зообентос реки Правая (заказник «Хецирский», Хабаровский край) // Вестник ДВО РАН. № 1. С. 34–43.
- Margalef R. 1960.** Valeur indicatrice de la composition des pigment du phytoplankton sur la productivite, composition taxonomique et proprietes dynamiques des populations // Rapp. et process – verbaus reunions. Commiss. Intern. Explorat Sci. Mer. Mediterranee. № S. V. 15, fasc. 2. P. 277–281.